

ARTICLE ORIGINAL

Analyse de la prédation des ongulés par les loups (*Canis lupus*) dans un massif des monts Cantabriques (Asturies, Espagne)¹

par :
Vincent VIGNON²

SUMMARY

Analysis of the predation on the ungulates by wolves (*Canis lupus*) in one massy of the Cantabrian Mountains (Asturies, Spain)

The increase of Wolf (*Canis lupus*) in Spain is being monitored since 1987 in one massy of the Cantabrian Mountains. A high density of ungulates has made the forest regress in favor of heathlands. Under oceanic influence, this highly productive vegetation carried high densities of many species of large herbivores. The wolves alternately preyed upon wild ungulates in winter and domestic ungulates during summer. In this particular system, the key resource for Wolf is the winter prey. During the study period, colonizing wolves formed packs. Then wolves have shifted their winter prey : Roe Deer as been replaced by Red Deer. This change is being analysed, along with a selective predation on males Red Deer. Also, a summer predation on fawns following harsh winters is being recorded in the area. In highly productive pastoral system of the area, the transhumance induces important variations of domestic ungulates density at some locations. Wolf packs movements generate fluctuating predation rates along seasons, and from one massy to he other.

RÉSUMÉ

L'augmentation des populations de loups (*Canis lupus*) en Espagne est suivi depuis 1987 dans un massif des monts Cantabriques. Une forte densité d'ongulés a fait régresser la forêt en faveur des landes à bruyères. Sous une influence océanique, cette végétation productive a supporté de fortes densités de plusieurs espèces de grands herbivores. Les loups se sont attaqués en alternance aux ongulés sauvages en hiver et aux ongulés domestiques en été. Dans ce système, la ressource-clef du loup est la proie hivernale. Au cours de la période

¹ Manuscrit reçu le 5 octobre 1994 ; accepté le 22 septembre 1995.

² OGE (Office de génie écologique), 42 rue Gambetta, F-77 400 Lagny-sur-Marne, FRANCE.

d'étude, les loups colonisateurs se sont organisés en meute et ont changé de proie hivernale en délaissant les chevreuils pour les cerfs. Cette évolution est analysée ainsi qu'une prédation sélective des cerfs mâles et une prédation estivale des faons de cerfs observée à la suite des hivers rigoureux. Dans les systèmes pastoraux très productifs du site, la transhumance provoque d'importantes fluctuations de densité des ongulés domestiques de place en place. Les déplacements des meutes de loups entraînent une prédation fluctuante au cours des saisons, d'un massif à l'autre.

Introduction

Le loup (*Canis lupus*) présente un spectre alimentaire large composé d'espèces animales de taille très variable, de charognes, de végétaux, et de divers déchets d'origine humaine. Malgré cet éclectisme, ce prédateur est principalement dépendant des populations de grands herbivores qui constituent ses espèces-proies principales (PIMLOT *et al.* ; 1969, MECH, 1970).

En Europe, entre la fin du siècle dernier et les années cinquante, une chasse excessive des populations d'ongulés sauvages a poussé les loups à vivre aux dépens du cheptel domestique ou d'autres ressources liées aux activités humaines (DELIBES, 1990). Dans certaines régions d'Italie ou de la péninsule ibérique, 80 à 90 % de son alimentation dépend des activités humaines (MAGALHAES, 1975 *in* DELIBES, 1990 ; BOITANI, 1982 *in* DELIBES, 1990 ; REIG *et al.* 1985 ; SALVADOR et ABAD, 1987). Des extinctions régionales des grands herbivores sauvages ont souvent été suivies de la disparition des loups. Dans le sud-ouest de l'Europe (péninsule ibérique et Italie) le minimum historique a été atteint au cours des années 1970 (DELIBES, 1990).

En Espagne, depuis l'application de la protection du loup, l'espèce recolonise la péninsule à partir des populations septentrionales (**fig. 1**). Vers 1975-80, la répartition du loup, alors à son minimum historique, se superposait assez bien à celle du Chevreuil (*Capreolus capreolus*) qui constituait sa proie principale (**fig. 2**). Ailleurs, des populations plus réduites subsistaient pour l'essentiel dans des zones de présence du Sanglier (*Sus scrofa*) ou du Cerf élaphe (*Cervus elaphus*). Dans les régions où une densité suffisamment importante d'ongulés sauvages existe, les populations de loups sont stables et atteignent parfois des densités importantes. Dans les zones d'élevage où les ongulés sauvages sont rares, la présence des loups est irrégulière. Elle est fortement influencée par la transhumance ou par la présence saisonnière des troupeaux sur les pâturages (DELIBES, 1990).

L'augmentation des loups est suivie depuis 1987, dans une région des monts Cantabriques, située au nord de la cordillère, dans les Asturies (**fig. 3**). Cette étude a fait l'objet d'un mémoire de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes (VIGNON, 1995). Dans cette région montagneuse, soumise aux influences atlantiques, une forte densité d'ongulés sauvages et domestiques a fait régresser la forêt en faveur des milieux ouverts dont des landes très diversifiées (représentant plus de la moitié de la superficie). Avec la douceur du climat et une pluviosité importante, ces végétations très productives ont supporté de fortes densités de grands herbivores (cheptel domestique et ongulés sauvages). Cette région est également située dans l'un des noyaux historiques du loup de la péninsule ibérique (BLANCO *et al.*, 1992).

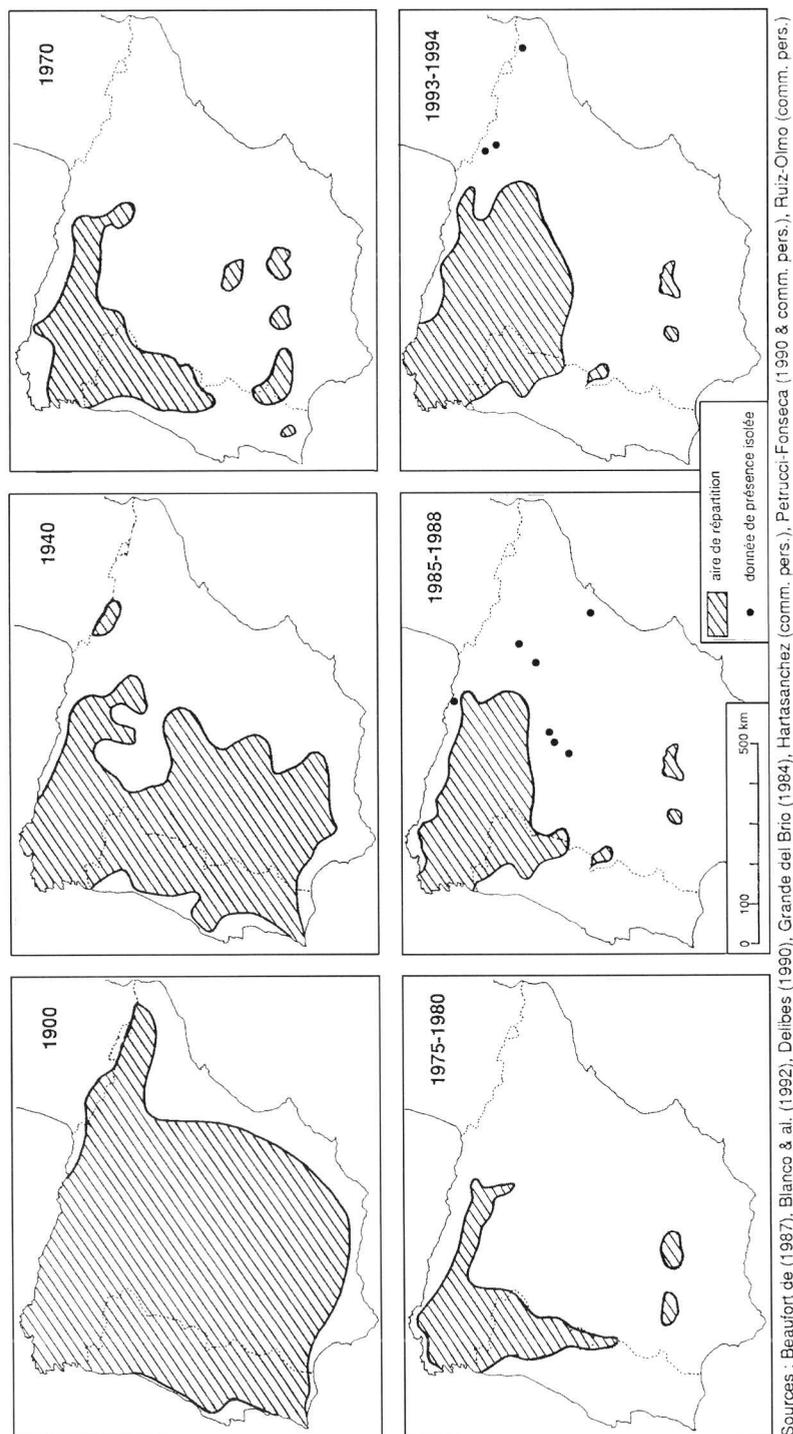
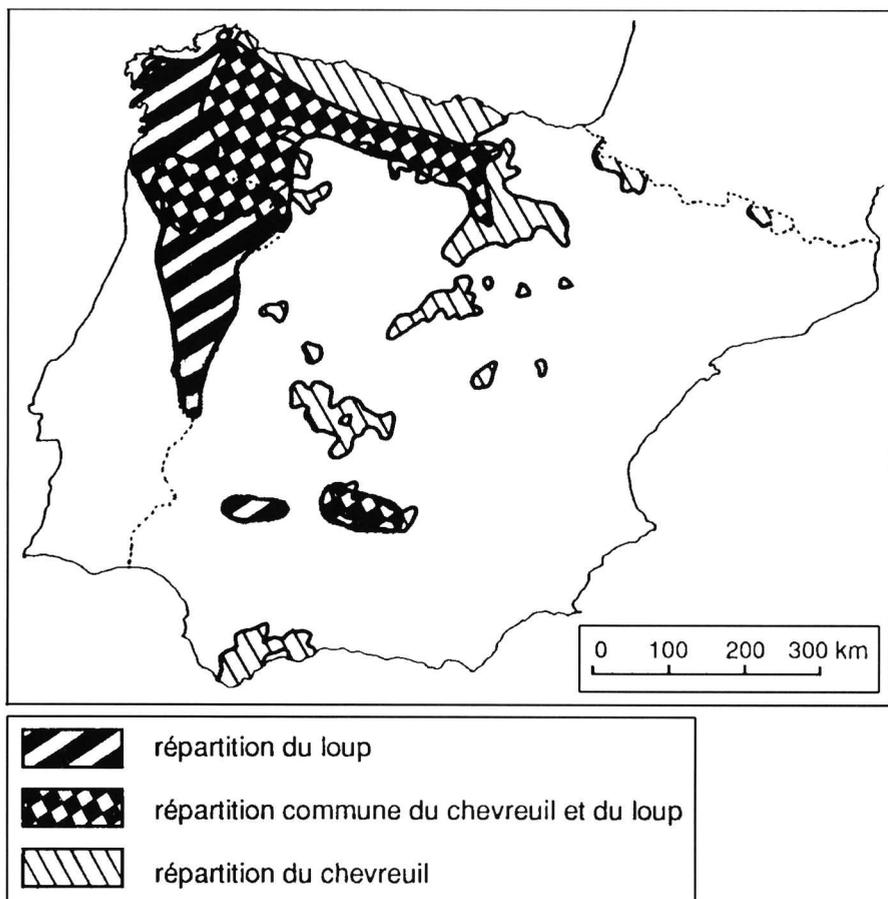


Fig. 1. Evolution de la répartition du loup dans la péninsule Ibérique au cours du XX^{ème} siècle.



Sources : Delibes (1990), Braza et coll. (1989), Gill (1986), Grande del Brio (1984)
Petrucci-Fonseca (1990 & comm. pers.)

Fig. 2. Coïncidence entre les répartitions du chevreuil et du loup lors du minimum historique des populations de loup en 1975-80.

Méthode

Depuis 1987, la prédation des ongulés par les loups est étudiée en analysant l'impact des prédateurs sur les espèces proies et notamment leur démographie. Les loups exploitent aussi bien le cheptel domestique que les ongulés sauvages. D'autre part la chasse, le braconnage et d'autres activités humaines ont une influence déterminante sur les populations d'ongulés sauvages ou domestiques. Les données de terrain ont donc été complétées par une enquête menée auprès des éleveurs, des chasseurs et des naturalistes.

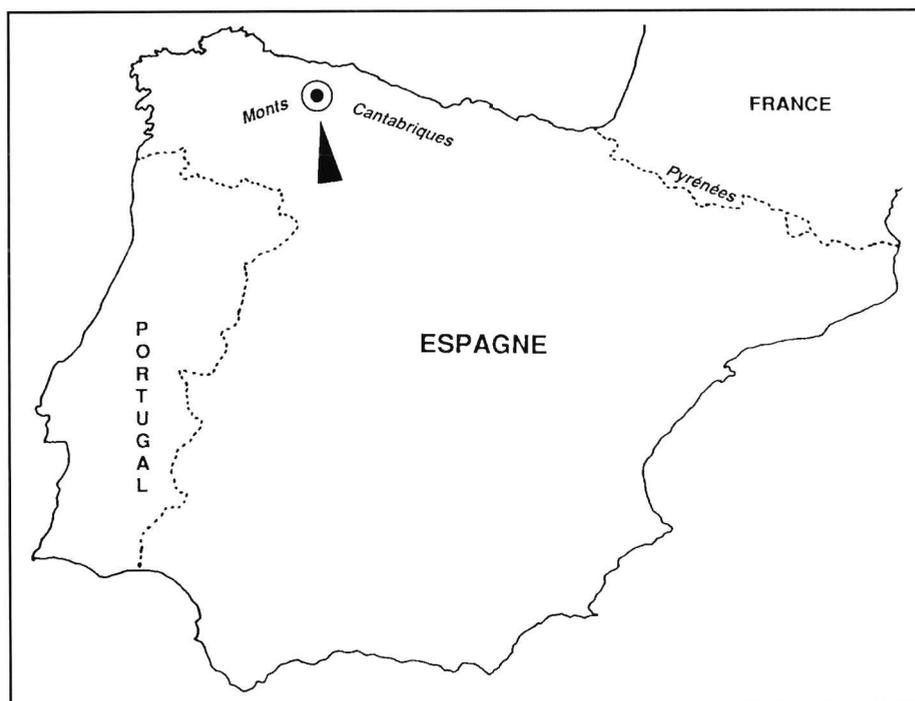


Fig. 3. Situation de la zone d'étude.

L'enquête a été effectuée pour renseigner les points suivants :

- évolution des pratiques cynégétiques et des activités de braconnage depuis les années 50 date de la mise en place d'une réserve de chasse de 87 000 ha dans la région étudiée,
- évolution des populations de loups dans la région au cours de cette période,
- enfin des informations socioéconomiques et notamment celles qui concernent l'élevage.

Parmi les ongulés sauvages, le **cerf** qui représente la ressource clef du loup sur la zone d'étude a fait l'objet d'une attention particulière. Deux types de données brutes ont été recherchées :

- les proportions du nombre de mâles par classes d'âge, de biches et de faons observées dans la population. Ces proportions permettent de préciser la structure de la population et de suivre l'évolution de cette structure ou d'un indice de reproduction au cours du temps.
- des évaluations de l'effectif total de la population réalisées chaque année.

Une plus grande attention est portée à la recherche des proportions de chaque catégorie d'individus dans la population. En effet, ces valeurs obtenues à la suite d'un échantillonnage adapté sont beaucoup plus fiables et précises que l'évaluation des effectifs qui repose davantage sur l'expérience de l'observateur.

La structure de la population est assimilée à cinq catégories : les biches, les faons, les daguets (cerf mâle d'un an), les jeunes cerfs mâles (de 2 à 4 ans) et les cerfs mâles adultes (5 ans et plus). Un indice de reproduction est évalué par le pourcentage de biche accompagnée d'un jeune. Cette valeur est recherchée à deux périodes chaque année, à la fin de l'été en août-septembre et avant les naissances en avril-mai. L'évaluation de l'effectif des cerfs est fondée sur l'observation directe et la collecte systématique d'indices de présence le long de parcours échantillons. Au cours de ces prospections l'ensemble des informations concernant la structure de la population, l'indice de reproduction ou l'évaluation des effectifs de place en place sont notées.

Les parcours échantillons sont réalisés de telle sorte que l'ensemble du domaine vital de la population est couvert en quelques jours. La structure de la population est évaluée d'après le plus grand nombre d'individus observés dans l'ensemble du massif. L'effectif de chaque catégories ; les mâles selon leur classe d'âge, les biches et les faons sont comptabilisés lors des observations réalisées au cours des parcours échantillons. Dans chaque secteur d'observation l'effectif maximal recueilli au cours de plusieurs parcours échantillons est retenu pour l'échantillon total. La validité de l'échantillon total dépend du fait d'avoir la même probabilité d'observer chaque individu quels que soient son sexe, son âge ou son comportement et ceci sans noter plusieurs fois le même (VIGNON, 1993). L'estimation du nombre de cerf est soumise à un biais qui dépend de l'expérience de l'observateur et de sa connaissance du terrain. Toutes les valeurs obtenues dans cette étude l'on été par le même observateur. Du fait d'une certaine imprécision des données, l'évaluation du nombre de cerfs est davantage utilisée pour comparer les zones ou les années entre elles qu'à fournir une valeur absolue.

Afin d'optimiser les prospections selon les objectifs de l'étude, certaines périodes clefs pour l'étude du cerf ont été plus particulièrement exploitées. Ce sont essentiellement les mois d'avril-mai (époque de la perte des bois des cerfs, des dernières hardes mixtes dans les zones de concentration hivernale alors que l'effectif de la population ne compte pas encore les naissances de l'année) et la période de la reproduction (septembre-octobre).

Les **loups** — en meute ou solitaires — sont connus par leurs traces. L'observation directe permet de compléter l'information relative au nombre d'individus présents et, parmi ceux-ci, au nombre de jeunes. Les fèces sont systématiquement collectées et analysées. Les restes alimentaires sont identifiés et cartographiés.

Résultats et analyses

1. Les changements de proies au cours du temps

Dans la région, les loups se sont attaqués en alternance aux ongulés sauvages en hiver et aux ongulés domestiques en été (vaches, chevaux, moutons). Cette alternance semestrielle du régime a été observée en Amérique du Nord (FRITTS et MECH, 1981 ; DORRANCE, 1982) et en Italie (Brangi *et al.*, 1992). Étant donnée l'absence du cheptel en montagne en hiver, la ressource-clef du loup est constitué par les ongulés sauvages. Dans la zone d'étude ces derniers sont : le sanglier, le chevreuil et le cerf.

Tout en augmentant leur effectif les loups se sont progressivement organisés en meutes. Le nombre d'individus réunis dépend, en particulier, de la taille de la proie principale qui doit pouvoir nourrir le groupe lors de chaque capture (ZIMEN, 1982).

Dans la région étudiée, les premières meutes de cinq ou six individus au maximum ont été observées vers 1990. Parallèlement, les loups ont changé de proie hivernale en délaissant les chevreuils pour les cerfs. Le sanglier a toujours été une proie secondaire (BRANA *et al.*, 1982 ; A. HARTASANCHEZ, comm. pers.).

Dans cette région, l'expansion démographique des loups au cours des années 80 peut être assimilée à une recolonisation même si localement les loups n'avaient pas disparu mais subsistaient en densité faible. BOYD *et al.* (1994) ont suivi la recolonisation des loups de 1985 à 1991, dans le Parc National des Glaciers à la frontière du Montana (USA) et de la Colombie Britannique (CANADA). Ils ont mis en évidence une exploitation préférentielle des faons de deux cervidés présents dans cette région : le Cerf de Virginie et le Wapiti. Les loups colonisateurs y compris ceux qui ont colonisé le nord ouest du Minnesota (FRITTS et MECH, 1981) ont tué une plus grande proportion de faons que les loups de populations établies étudiées par ailleurs (PIMLOTT *et al.* 1969, MECH et FRENZEL, 1971 ; KOLENOSKY, 1972 ; MECH et KARNS, 1977 dans BOYD *et al.*, 1994). Une densité faible des loups par rapport aux proies semble à l'origine de cette relation particulière (BOYD *et al.*, 1994).

Le fait que les loups colonisateurs aient changé d'espèce-proie hivernale dans le site étudié par rapport à ce qui a été observé en Amérique du Nord est une particularité de la faune européenne. En effet, le chevreuil, absent d'Amérique du Nord est plus petit qu'un faon de cerf en hiver. Les loups ont alors prélevé successivement les chevreuils puis des proies plus lourdes : les cerfs, notamment des adultes.

2. Impact des loups sur la population de cerfs

Les cerfs, réintroduits sur la zone d'étude en 1958 ont atteint un effectif maximal d'environ 1200 individus en 1988, utilisant strictement un massif montagneux non clos et relativement petit de 50 km², soit une densité très élevée de 24 têtes pour 100 hectares. Une densité aussi élevée peut être expliquée par trois facteurs :

- plus de la moitié de la surface est occupées par des landes à bruyères très productive,
- le climat océanique qui règne sur la zone d'étude favorise la productivité de la végétation (pluviosité élevée de l'ordre de 2000 mm/an et douceur des températures)
- les effets positifs de la coexistence de vaches et de cerfs sur les mêmes pâturages. 850 vaches pâturent sur la zone d'étude du printemps à l'automne.

L'effet bénéfique du pâturage des vaches sur les pâtures utilisées par les cerfs ou les moutons est un phénomène mis en évidence depuis longtemps (CAMERON, 1923 et NICHOLSON *et al.*, 1970 dans CLUTTON-BROCK et ALBON, 1989). Les cerfs et les moutons ont des appareils digestif très proches. Leurs préférences alimentaires convergent. Sur l'île de Rhum, l'introduction de Highland Cattle a permis d'ouvrir les tapis continus d'espèces herbacées

(*Nardus* et *Molinia*) en faveur d'espèces moins recouvrantes mais de meilleure valeur alimentaire pour les cerfs ou les moutons (GORDON, 1986 dans CLUTTON-BROCK et ALBON, 1989). L'introduction de vaches dans deux élevages de moutons situés dans des landes du sud de l'Ecosse a permis un accroissement de la production de ces derniers respectivement de 18 et 37 %. L'accroissement total de production du cheptel a été respectivement de 73 et 182 % (PEART, 1963 dans CLUTTON-BROCK et ALBON, 1989).

En cinq ans de 1988 à 1993, la population de cerfs a été fortement réduite d'environ 1200 à 450 individus. Cette réduction est le fait de la chasse, du braconnage et de la prédation exercées sur les cerfs. La chasse a été modérée. La fraction des individus tués annuellement a progressée de 1,5 à 4 % de la population au cours de ces cinq années (effectif communiqué par la Garderie de la chasse rapporté à l'évaluation annuelle de l'effectif de la population de cerfs). Le braconnage a été plus élevé. Au cours des cinq années de réduction le nombre d'individus braconnés a progressé d'environ 4 à 10 % de la population (évaluation des personnels luttant contre le braconnage rapporté à l'évaluation annuelle de l'effectif de la population de cerfs). Au cours de cette période, la réduction globale de la population a évolué d'environ 20 à 35 % de mortalité annuelle. Après la chasse et le braconnage, la prédation par les loups semble déterminante dans la réduction de la population de cerfs.

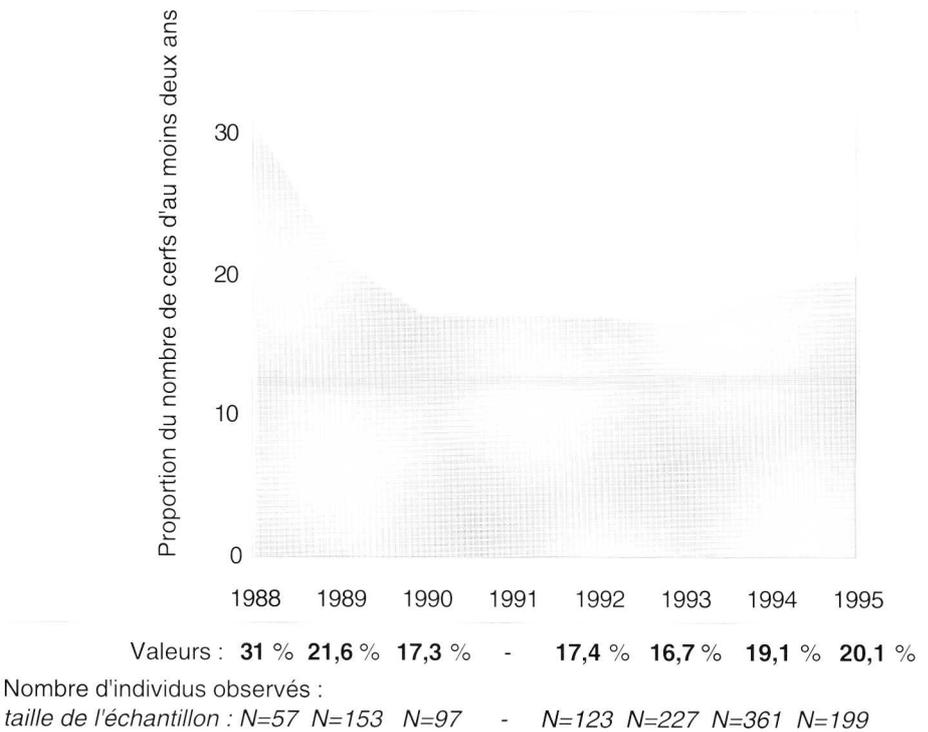


Fig. 4. Evolution de la proportion des cerfs mâles d'au moins deux ans dans la population.

Une réduction particulière des cerfs mâles a été mise en évidence par l'évolution de la proportion des mâles d'au moins deux ans dans la population. Cette proportion a chuté de moitié en deux années et a été maintenue à une valeur minimale jusqu'à la fin de la période de réduction (**fig. 4**). Une prédation sélective des cerfs mâles a été observée en Amérique du Nord dans le cas de la prédation des Cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) par les loups (PIMLOTT *et al.*, 1969 ; KOLENOSKY, 1972 ; HOSKINSON et MECH, 1976, MECH et KARNs, 1977, NELSON et MECH, 1986) et également dans le cas de la prédation du Wapiti (*Cervus canadensis*) par les loups (CARBYN, 1983). Il semble que la réduction spécifique des cerfs mâles observé sur la zone d'étude corresponde à une prédation sélective des loups.

Dans le cas du cerf élaphe sur la zone d'étude, ce phénomène peut être la résultante de trois caractéristiques biologiques des cerfs mâles :

- ils sont plus lourds que les femelles d'environ 50 %. Ils peuvent donc constituer une proie plus rentable pour les loups malgré un effort de capture plus élevé,
- ils sont plus vulnérables que les biches en vivant seuls ou en petits groupes alors que les femelles et leurs jeunes sont le plus souvent en hardes. Celles-ci sont plus difficiles à surprendre,
- ils utilisent davantage les zones moins productives délaissées par les biches. Ils se retrouvent alors à des altitudes plus élevées où les loups sont également plus actifs.

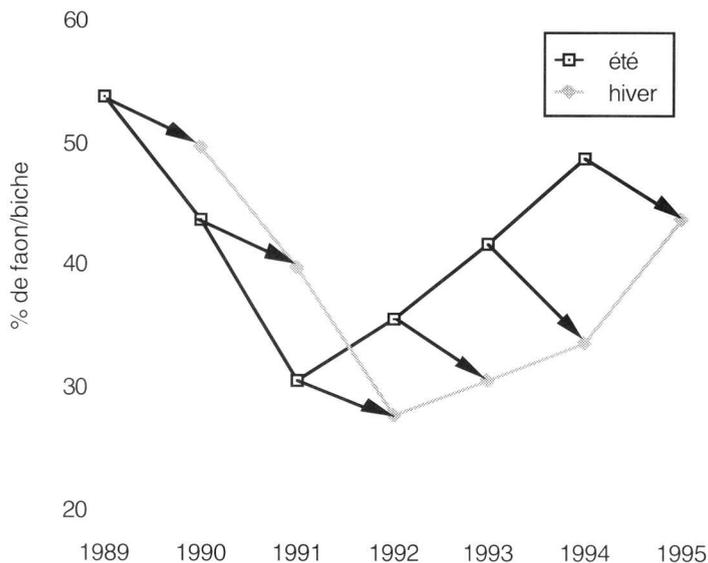
La prédation a d'abord touché sélectivement les cerfs mâles, notamment les adultes, provoquant un fort déséquilibre du sex-ratio. Les loups se sont ensuite attaqués aux biches et à toutes les classes d'âge parmi les mâles et les femelles comme l'ont attesté les restes des proies tuées par les loups qui ont été retrouvés sur le terrain.

La prédation essentiellement hivernale des cerfs a été poursuivie l'été par une prédation exercée sur les faons (**fig. 5**). Mais cette proie estivale n'a été exploitée intensivement qu'à la suite des hivers rigoureux de 1990-91 et de 1991-92. Les rigueurs hivernales, notamment durant les deux derniers mois de la gestation des biches ont comme conséquence de réduire le poids des faons à la naissance (ALBON *et al.*, 1983). La vitesse de croissance de ceux-ci en dépendant, il semblerait que les jeunes soient plus vulnérables en été et constituent alors une proie plus facile pour les loups, notamment après les hivers les plus rigoureux (MECH *et al.*, 1988).

L'impact plus modéré de la prédation des biches par les loups a maintenu un certain potentiel de reproduction. Dans ces conditions, la polygamie du cerf élaphe a permis d'amortir la chute de l'effectif de sa population.

3. La densité des loups et les déplacements des meutes

Dans un espace d'environ 500 km² autour de la zone d'étude, quatre meutes de quatre à six individus ont été identifiées (A. HARTASANCHEZ, comm. pers.), soit un territoire moyen d'environ 125 km² et une densité moyenne d'un individu pour 25 km². Sur le massif de 50 km² utilisés par les cerfs, le nombre de loups a atteint un maximum d'une quinzaine d'individus lors de l'hiver 1991-92. D'après la lecture des traces et les observations directes, deux meutes et des individus isolés ont utilisé cette zone particulièrement riche en ongulés sauvages au cours de cette période.



Valeur et taille de l'échantillon (N)

en fin d'été :	54 %	44 %	31 %	36 %	42 %	49 %	-
échantillon :	N=82	photos	N=59	N=225	N=126	N=73	-
en fin d'hiver :	-	50 %	40 %	28 %	31 %	34 %	44 %
échantillon :	-	photos	N=74	N=78	N=178	N=115	N=121

En 1990 les valeurs ont été évaluées d'après des photographies des hardes de biches

Fig. 5. Evolutions saisonnières du % faon/biche.

Le cheptel est dominé par les vaches. Sur la zone restreinte de 50 km² utilisée par les cerfs, 850 vaches sont conduites en altitude tous les jours du printemps et de l'automne. En été, elles restent en montagne, gardées par des mâtins, grands chiens au colliers cloutés utilisés contre les attaques de loups à la gorge. Certains secteurs sont principalement affectés au pâturage des chevaux. Ceux-ci restent en permanence en montagne, notamment en hiver, avec une surveillance restreinte. Quelques zones situées en altitude reçoivent les moutons en été.

La présence saisonnière du cheptel domestique en montagne et la répartition des différentes espèces selon l'affectation des pâturages communaux provoque d'importantes fluctuations de densité des ongulés domestiques d'un massif à l'autre. En fonction des disponibilités saisonnières des proies sur chaque massif, la mobilité des meutes de loups a entraîné une prédation sur le cheptel ou sur les ongulés sauvages très variable d'un massif à l'autre et au cours des saisons. Après la prédation essentiellement hivernale des cerfs du massif étudié, une autre phase remarquable de prédation a concerné des chevaux (notamment des poulains) qui ont été tués au printemps dans un secteur proche de celui qui a été étudié pour les cerfs (Garderie de la chasse, comm. pers.). Les vaches,

généralement de moins de trois ans, sont tuées en été. Les moutons sont davantage attaqués vers la fin de l'été et à l'automne.

Conclusion

La prédation particulièrement importante qui a été observée dans le site d'étude correspond à une forte diminution d'une population de cerfs. Celle-ci a atteint une densité très élevée avant de constituer la proie principale d'une ou de deux meutes de loups au cours de la période d'étude. Il semble que les loups se sont concentrés sur le massif utilisé par les cerfs avant d'exploiter les populations des autres espèces d'ongulés de la région. La capacité des habitats à supporter de hautes densités de grands herbivores a contribué à augmenter l'ampleur du phénomène. Depuis 1992-93, une stabilisation du nombre des loups est observée dans la région avec une diminution du nombre des attaques sur les cerfs. La redistribution des meutes de loups et leurs attaques sur les ongulés dans un secteur plus vaste, d'environ 500 km², sera analysée au cours des prochaines années.

REMERCIEMENT

Je tiens à remercier Alfonso HARTASANCHEZ qui m'a accueilli sur son terrain et m'a fait profiter de toute son expérience. Ma gratitude va également aux gardes ainsi qu'à Esteban et Barbara LAURENCERY pour leurs précieuses informations concernant les aspects sociaux et économiques. Je remercie également Éric SAGLIO pour la qualité des photos prises sur la zone d'étude et l'enseignement qu'elles ont pu nous apporter dans cette étude. Enfin un remerciement à l'équipe d'OGE, en particulier Patrick LECOMTE pour ses conseils à la relecture du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBON S. D., GUINNESS F. E., CLUTTON-BROCK T. H. (1983). — The influence of climatic variation on the birth weights of red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Zoologie*, **2** : 295-298.
- BEAUFORT DE F. (1987). — *Le loup en France, élément d'écologie historique*. Encyclopédie des Carnivores de France, fascicule 1, S.F.E.P.M., Nort/Erdre, 32 p.
- BLANCO J. C., CUESTA L., REIG S. (1992). — Distribution, status and conservation problems of the wolf (*Canis lupus*) in Spain. *Biological Conservation*, **60** : 73-80.
- BOYD D. K., REAM R. R., PLETSCHER D. H., FAIRCHILD M. W. (1994). — Prey taken by colozing wolves and hunters in the glacier national park area. *Journal of Wildlife Management*, **58** (2) : 289-295.
- BRANA F., DEL CAMPO J., PALOMERO G. (1982). — Le loup au versant nord de la cordillère Cantabrique. *Acta Biologica Montana*, **1** : 33-52.
- BRANGI A., ROSA P., MERIGGI A. (1992). — Predation by Wolves (*Canis lupus* L.) on wild and domestic Ungulates in Northern Italy. in : colloque « Ongulés / Ungulate 91 », Spitz F., Janeau G., Gonzales G., Aulagnier S., SFEPM - IRGM, Paris - Toulouse : 541-543.
- BRAZA F., VARELA I., JOSÉ C. SAN, CASES V. (1989). — Distribution actuelle du chevreuil (*Capreolus capreolus*), du daim (*Dama dama*), et du cerf élaphe (*Cervus elaphus*) en Espagne. *Z. Säugetierkunde*, **54** : 393-396.

- CARBYN L. N. (1983). — Wolf predation on elk in Riding Mountain National Park, Manitoba. *Journal of Wildlife Management*, **47** (4) : 963-976.
- CLUTTON-BROCK T. H., ALBON S. D. (1989). — *Red deer in the Highlands*. Clutton-Brock T. H. & Albon S. D., Oxford, 260 p.
- DELIBES M. (1990). — *Statut et conservation du loup (Canis lupus) dans les états membres du conseil de l'Europe*. Conseil de l'Europe, Strasbourg, 45 p.
- DORRANCE M. J. (1982). — Predation losses of cattle in Alberta. *Journal of Range Management*, **35** (6) : 690-692.
- FRITTS S. H., MECH L. D. (1981). — Dynamic, movement, and feeding ecology of a newly protected wolf population in northeastern Minnesota. *Wildlife Monographs*, **80** : 79 p.
- GILL R. M. A. (1986). — *Monitoring the status of European and North American cervids*. Nations Unies, Global Environment Monitoring System, Cambridge, 280 p.
- GRANDE DEL BRIO R. (1984). — *El lobo ibérico, biología y mitología*. Herman Blume, Madrid, 344 p.
- HOSKINSON R. L., MECH L. D. (1976). — White-tailed deer migration and its role in wolf predation. *Journal of Wildlife Management*, **40** (3) : 429-441.
- KOLENOSKY G. B. (1972). — Wolf predation on wintering deer in east-central Ontario. *Journal of Wildlife Management*, **36** (2) : 357-369.
- MECH L. D. (1970). — *The wolf : the ecology and the behaviour of an endangered species*. The Natural History of Press, New York, 384 p.
- MECH L. D., KARNS P. D. (1977). — Role of the wolf in a deer decline in the Superior National Forest. *USDA Forest Service Paper*, NC-148, 23P.
- MECH L. D., FRITTS S. H., PAUL W. L. (1988). — Relationship between winter severity and wolf depredations on domestic animal in Minnesota. *Wildlife Society Bull.*, **16** : 269-272.
- NELSON M. E., MECH L. D. (1986). — Mortality of White-tailed deer in northeastern Minnesota. *Journal of Wildlife Management*, **50** (4) : 691-698.
- PETRUCCI-FONSECA F. (1990). — *O lobo (Canis lupus signatus Cabrera 1907) em Portugal - Problemática da sua conservação*. Thèse de doctorat, Faculté des Sciences de Lisbonne, 392 p.
- PIMLOTT D. H., SHANNON J. A., KOLENOSKY G. B. (1969). — The ecology of the timber wolf in Algonkin Provincial Park. *Ont. Dep. Lands and For. Res. Rep. Wildl.*, **87** : 92 p.
- REIG S., CUESTA L. DE LA, PALACIOS F. (1985). — The impact of human activities on the food habits of red fox and wolf in old Castille, Spain. *Revue d'Ecologie la Terre et la Vie*, **40** : 151-155.
- SALVADOR A., ABAD P. L. (1987). — Food habits of a wolf population (*Canis lupus*) in Leon province, Spain. *Mammalia*, **51** : (1) : 45-52.
- VIGNON V. (1993). — L'utilisation de l'espace par une population de Cerf élaphe (*Cervus elaphus*) en forêt de Retz (Aisne-France). *Cahiers d'éthologie Appliquée*, **12** (4) : 497-508.
- VIGNON V. (1995). — *Première analyse de la prédation des ongulés par les loups dans un massif des monts Cantabriques (Asturies, ESPAGNE)*. Mémoire d'EPHE, 64 P.
- ZIMEN E. (1982). — *Wolves of the word : perspectives of behaviour, ecology and conservation*. F. H. Harrington and P. C. Paquet editors, Noyes, Park Ridge, 285 p.