

## Reproduction et hurlements provoqués : un comparatif international

### Introduction

Depuis 2003, des opérations de suivi estivales de la reproduction des loups en France sont menées de manière systématiques au sein des zones de présence permanentes identifiées par le réseau Grands-Carnivores au fil des années. Ces opérations visent à renseigner la qualité de la reproduction, paramètre primaire de la dynamique d'une espèce avec la survie, l'émigration et l'immigration. En effet, la qualité de la reproduction engendre un potentiel de dispersion de jeunes animaux dans leurs premières années de vies et donc traduit une dynamique de l'espèce à l'échelle de la population. Cependant, la mesure de ce paramètre doit tenir compte de notre capacité à adapter la technique de recherche sur le terrain à la biologie de la reproduction de l'espèce.

L'évaluation de l'efficacité de prospection, le choix des périodes, le choix des sites ... doivent donc coller au cycle biologique de l'espèce. Ces différents paramètres à prendre en compte sont ici passés en revue au niveau international, de l'Amérique du Nord à l'Europe, en les comparant avec les résultats du Réseau GC obtenus ces dernières années en France. Enfin, les conséquences pour la gestion de l'espèce et la connaissance de sa dynamique sont discutées.

### Biologie de la reproduction

*Canis lupus* est présent sur toute la partie holarctique de l'hémisphère sous la forme d'une seule et même espèce. Seules des sous-espèces se différencient selon les sites. Par conséquent, les caractéristiques intrinsèques de biologie de l'espèce peuvent être comparables pour cette seule et même espèce. Par contre, des adaptations aux différentes qualités de l'environnement peuvent jouer un rôle sur le « timing » ou « l'espace » qui permettent au loups de s'adapter à leur milieu de vie plus ou moins contraignant.

### Les caractéristiques fondamentales

En passant en revue différentes études de la phénologie de la reproduction, on s'aperçoit en fait que les caractéristiques fondamentales varient peu entre les données observées en Amérique du Nord et en Europe. En effet, les accouplements sont notés en moyenne entre fin février et début mars (Fuller 1980 au Nord-Est Alberta ; Fuller, 1989, Fritts et Mech, 1981 au Minnesota, Jolicoeur *et al.* 1998, Villemure 2003 au Québec ; Jedrzejewski *et al.* 2001 en Pologne). Même si les cas d'incestes existent, ils restent rares (Smith *et al.* 1997 sur la base d'une étude génétique de 25 meutes, Peterson *et al.* 1984). Seule la femelle alpha se reproduit en inhibant les chaleurs des autres femelles du groupe par des mimiques comportementales et des diffusions hormonales. Les femelles sont matures dès l'âge de 22 mois. Toutefois, la majorité des femelles se reproduisent à partir de 3 ans. D'après examens sur animaux morts, Rausch (1967), constate que les femelles âgées de 2 ans ont moins de fœtus (5,3 en moyenne) que les plus âgées (6,5 en moyenne), et qu'elles ont tendance à se reproduire plus tard en saison. Par ailleurs, le poids des jeunes (qui conditionne également leur survie) issus de femelles âgées de 2 ans serait inférieur à celui des jeunes produits par des plus âgées

(Jolicoeur *et al.* 1998). Aussi nous pouvons nous attendre, dans une population en expansion où une proportion supérieure de subadultes en dispersion peuvent avoir accès à la reproduction en dehors de leur meute de naissance, que la survie globale des louveteaux produits soit globalement plus faible.

### La dynamique de la reproduction

La grande majorité des meutes se reproduisent chaque année. Par exemple, Smith *et al.* (1995-2005) relèvent que 83 % des groupes se sont reproduits au Yellowstone sur 70 meutes étudiées pendant la phase de colonisation. En Europe, Ciucci et Boitani (1999) ont constaté dans la région de Toscane en Italie, qu'une meute s'est reproduite 9 années consécutives. Toutefois, le nombre de meutes reproductrices peut varier au cours du temps, par exemple au Yukon après une campagne de réduction des effectifs de loups, le nombre de meutes reproductrices est passé de 35 % à 90 % en l'espace de trois ans (Hayes et Harestad, 2000). Une relation est donc à faire entre la phase de croissance (colonisation ou stabilisation) et la quantité de jeunes produits dans la population. La proportion de femelles reproductrices est donc amenée à être supérieure dans une population en phase d'expansion comme en France, avec, notamment, un grand nombre de disperseurs qui peuvent avoir accès au statut de reproducteur en fondant un nouveau territoire.

Si la réussite de la reproduction est variable entre les diverses zones d'études, elle l'est aussi au sein d'une même région entre plusieurs années (Cf tableau 1). Les variations d'effectifs au sein des meutes peuvent être des réponses aux variations de la qualité de l'environnement (Adams, 2005) ou suite à des réductions drastiques des effectifs (Burch, 2002). Par exemple, dans le parc national du Denali, le nombre de jeunes en hiver a été de 1,4 entre 1986 et 1988, 4,4 entre 1988 et 1994, de 2,5 entre 1995 et 2002 (Adams 2005). Dans la réserve nationale de Yukon-Charley River (Nord-Est Alaska), le nombre de jeunes de fin août à fin octobre est passé de 1,4 en 1993 à 4,9 en 2000 (Burch, 2002). Au Yellowstone, le nombre moyen de jeunes en fin d'année a été variable : 4,3 en 2002, 5 en 2003, 3,7 en 2004 et 2,2 en 2005 suite à une épizootie de parvovirose (Smith *et al.* 2002 à 2005). Les variations inter-annuelles dues à une mortalité juvénile accrue dans les 7 premiers mois de vies sont également notables. À la naissance, le nombre moyen de jeunes se situe entre 4,4 et 6,6. Sept mois plus tard on retrouve une moyenne de 1,4 à 5,7 jeunes par groupe. En Pologne, le nombre moyen de jeunes à la naissance est estimé à 6,25 (2 à 8 jeunes) ; 7 mois plus tard, c'est 2,6 jeunes qui survivent (Jedrzejewska *et al.* 1996), soit un taux de survie de 0,42. En ce qui concerne la France, De Beaufort (1987) dans son enquête historique, rapporte un nombre moyen de 5 jeunes par portée (4,95 à 5,13), calculé sur 2271 données obtenues par destruction de portées à la tanière et d'après examen sur animal mort.

## Tanières, sites de rendez-vous, et hurlements provoqués

### La sortie des tanières

Les mises bas ont lieu dans une tanière, creusée par l'animal lui-même ou par l'agrandissement d'autres creusés par une autre espèce, renard, blaireau ou porc épic (Murrie 1944, Alaska, Ballard et Dau 1983, Centre-Sud Alaska ; Fuller 1989). La plupart sont situées en zones pentues ou sous couvert forestier (Trapp, 2004, Theuerkauf *et al.* 2003). Elle peut être aménagée sous un arbre creux, sous une cavité rocheuse ou même dans une hutte de castor (Ballard et Dau 1983, Fuller 1989b). La tanière est généralement située au centre du territoire, tout en précisant que plus le territoire est grand et plus la tanière se trouve au centre du territoire (Ciucci et Mech, 1992). En fait, Trapp (2004) a montré que 90 % des tanières se situaient dans un territoire défini par la méthode du noyau à 50 %, qui ne traduit pas un centre géographique mais un centre d'activité. La situation des tanières par rapport aux points d'eau ne dégage pas de tendance au sein de la littérature certains trouvant une relation, d'autres non.

Les tanières sont abandonnées de fin juin à début juillet. En Alaska, les départs définitifs se déroulent entre le 4 juin et le 1<sup>er</sup> août (Ballard *et al.* 1987 pour un exemple en Alaska, Murie, 1944, Peterson *et al.* 1984 pour un exemple au Minnesota). Au Minnesota où la latitude est à peu près équivalente à la notre (45° contre 47° pour la France), les départs se situent entre le 2 juin et le 16 juillet (Fritts et Mech, 1981).

### Durée de présence sur les sites de rendez-vous

Voici enfin la partie de l'écologie de l'espèce qui nous concerne plus particulièrement, puisque c'est durant cette phase que se déroulent les opérations de hurlements provoqués. En effet, lorsque les louveteaux quittent les tanières, ils ne sont pas encore en mesure de suivre les adultes lors des expéditions de chasse, ils attendent alors les parents jour et nuit sur une zone appelée « site de rendez-vous » (Murie 1944, Mech 1970). C'est à ce moment-là qu'il est possible d'obtenir des réponses de la part des adultes ou des louveteaux à des simulations de hurlements. Ainsi, la réponse provenant de jeunes, atteste directement un épisode de reproduction.

Au cours de l'été, une meute utilise de 1 à 3 sites de rendez-vous (Cf. tableau 3). Le site de rendez-vous n'a pas de lien avec la tanière puisque celui-ci peut se situer de quelques centaines de mètres à 14 km (Ballard *et al.* 1987, Peterson *et al.*, 1984, ; Fritts et Mech 1981 pour un exemple au Minnesota, Peterson 1977 pour l'Isles Royale, Joslin, 1967 pour Ontario). Joslin (1967) précise que les déplacements sont fonction de l'âge et du développement des jeunes. En mai-juin, les distances moyennes par jour parcourues par les jeunes sont de 1,6 km contre 3,7 km en août-septembre.

Les distances entre les sites de rendez-vous peuvent atteindre 7,3 km (Fritts et Mech 1981). Une moyenne de 3 km est citée par Joslin (1967).

Les dates d'arrivées sur le premier site de rendez-vous ne sont pas précises, mais elles se situent de fin juin à début juillet (Peterson *et al.* 1984, Smith, 1996 ; Fuller, 1989 ; Jedrzejewski *et al.*, 2001).

Les données sur le déplacement vers le deuxième site ne sont pas nombreuses. Néanmoins, Ballard *et al.* (1987) parle d'une période qui s'étale du mois d'août au mois de septembre. Smith (1996) rapporte un cas de transport vers un deuxième site de rendez-vous fin juin. Par ailleurs, Harrington et Mech (1982) situent le départ du premier site entre le 15 août et le début du mois de septembre.

La durée de présence sur un tel endroit s'étale de 8 à 71 jour (Cf. Tableau 2). De plus courtes durées sont régulièrement enregistrées, celles-ci étant attribuées le plus souvent aux facteurs de dérangements (opérations de hurlements provoqués, fréquentation humaines). Fuller (1989) précise que la durée de présence est plus courte en fin d'été.

L'abandon définitif du site de rendez-vous s'étale du 10 août au 10 octobre, plus généralement à la fin du mois de septembre (Cf. tableau 2). Il est aussi fonction du développement des jeunes et peut donc être différent suivant l'année. Par exemple, Harrington et Mech (1982) constatent un abandon du site de rendez-vous situé entre le 15 août et la première semaine de septembre pour la première meute, et entre le 24 septembre et le 1<sup>er</sup> octobre pour l'autre. L'abandon du site serait brutal pour les louveteaux et graduel pour les adultes et les loups âgés de 2 ans (*Yearlings*).

À l'image de la tanière, le site de rendez-vous peut être réutilisé d'autres années notamment si celui-ci n'est pas dérangé (Theberge et Theberge, 2004). Lorsqu'ils sont sur le site de rendez-vous, et sur tout en fin d'été, les louveteaux commencent à faire des excursions (Van Ballenberghe *et al.* 1975, Fritts et Mech 1981, Ballard *et al.* 1987) qui peuvent atteindre 6,9 km, mais celles de 3 km sont les plus fréquentes (Van Ballenberghe *et al.* 1975). On peut mentionner qu'une fois abandonné, le site de rendez-vous peut être visité en cours d'hiver (Harrington 1982, Dekker 1985 *in* Gray, 1993). Cela concerne alors, celui le plus utilisé au cours de la saison. Des individus seuls peuvent y séjourner de 1 à 8 jours.

### Taux de réponses aux hurlements provoqués

La majorité des études employant le hurlement provoqué concernent l'étude de la reproduction. Les variations possibles des vocalises, même au sein des adultes ne permettent pas une discrimination optimale pour compter les animaux (Sebe et Duchamp, *in prep.*). Aussi, les périodes d'échantillonnage sont souvent centrées entre juillet et septembre (Fuller et Sampson, 1988) afin de distinguer les hurlements des adultes de ceux des jeunes (Harrington 1986). En effet, il devient très difficile de différencier les jeunes à partir de septembre, ceux-ci ayant déjà appris les vocalisations (Harrington et Mech, 1982b). En revanche, les tests montrent que le début de la période post-reproduction est moins favorable pour obtenir des réponses qu'un peu plus tard en saison (Réseau loup non publié ; Gazolla *et al.* 2002). Les séances de hurlements provoqués consistent donc à localiser les sites de rendez-vous (lorsque ceux-ci existent) pour identifier les épisodes de reproduction (simple présence/absence). Les meilleurs taux de réponse varient dans la littérature selon la technique et l'intensité d'échantillonnage mais sont en moyenne de 20 à 30 % lorsque les prospections sont aléatoires sur les meutes connues (cf Harrington et Mech, 1982, Gazolla *et al.* 2002, Réseau GC, 2004). Ce taux est largement amélioré lorsque les prospections sont ciblées sur les connaissances de terrains antérieures (Harrington et Mech, 1982b, Réseau GC, 2004, Llaneza *et al.* 2005). En revanche, la prospection au hasard, ou sur les individus isolés donnent peu de résultat (<5 %) (Réseau GC, 2004, Gazolla *et al.* 2002).

## Conséquences pour la gestion

Cette revue internationale montre que les traits généraux de la biologie de l'espèce sont sensiblement équivalents des Etats Unis à l'Europe. Les variations observées dans les dates de reproduction sont principalement liées à la latitude qui reflète des conditions environnementales auxquelles les loups s'adaptent. Ainsi, pour caler les techniques d'échantillonnage, ces caractéristiques biologiques sont à prendre en compte.

Compte tenu des résultats observés en France suite au travail du Réseau loup/lynx mené par les correspondants depuis 2003 (cf Réseau GC, 2005), nous montrons que le choix des sites et périodes d'échantillonnage, pour une efficacité maximum de recensement des épisodes de reproduction, sont dans les moyennes internationales, sans divergences particulières qui pourraient être liées par exemple au milieu alpin.

### .... Choix des sites (animaux seuls ou animaux en meute)

Le hurlement provoqué est une technique relativement rentable uniquement dans les zones de présence permanente (ZPP) constituées en meute (au moins 1M et 1F depuis 2 ans) déjà détectées par le Réseau à grande échelle. L'application de cette technique, qui nécessite une logistique en personnel et temps de travail conséquente (minimum 1 point au 5 km<sup>2</sup> répété plusieurs fois par ZPP), ne peut s'envisager en utilisation aléatoire de prospection. Harrington et Mech (1983) ne trouvent aucune relation entre la position des loups au sein de leur territoire sur les taux de réponse. Ils suggèrent donc un mécanisme de réponse comportementale immédiat indépendant de sa position dans le territoire. Cependant leurs analyses ne couvrent pas d'autres facteurs confondants, comme la présence de jeunes sur sites de rendez-vous, qui sont rapportés par ailleurs comme influençant ce taux de réponse.

### .... Choix de la période

Nous avons vu que la période de juillet était précoce pour les jeunes et les taux de réponses souvent moins bons. Le choix de la période se centrera donc à l'avenir sur la période d'août à septembre avec 6 répétitions. En dehors des protocoles expérimentaux, les recensements pourront être stoppés dès lors que l'information de présence de reproduction est confirmée.

### .... Choix de la technique d'échantillonnage

Harrington *et al* (1982) proposent un échantillonnage systématique sur un système de grille de 3\*3 km dans laquelle seraient sélectionnés les points les plus favorables en rapport aux conditions de diffusion, d'accessibilité et de réception des signaux sono-

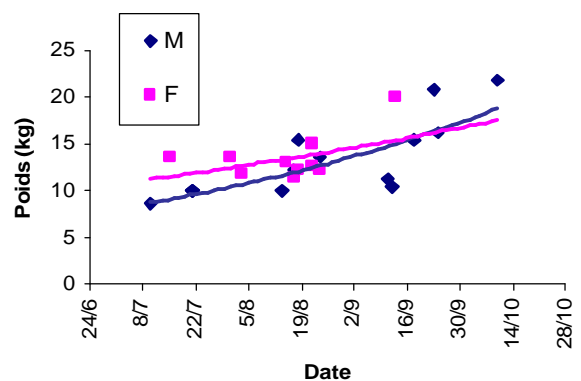
res. Cette technique systématique est cependant logiquement non applicable à grande échelle. La technique d'un échantillonnage dit « stratifié » sera préférée, en utilisant les connaissances préalables acquises sur les précédents sites de rendez-vous, observations de jeunes ... les répétitions seront réalisées jusqu'à obtention de la réponse jusqu'à 6 nuits (de préférence non consécutives) durant les 2 mois. Les ZPP non constituées en meute seront prospectées de façon opportuniste.

Les relevés effectués sur la fiche de terrain conserveront les détails de fréquences de réponses aux différents stimuli au sein d'une session.

## Effet du dérangement

Plusieurs auteurs montrent l'effet du dérangement sur les changements des sites de rendez-vous. Les durées de séjour sur les sites sont raccourcies, suite à un dérangement répété, et entraînent des risques de non-réutilisation l'année suivante (Theberge, 2004). Nous observons ces cas aussi en France. Le hurlement provoqué est un dérangement. L'objectif doit rester technique afin de maximiser les chances de contacts pour identifier les statuts reproducteurs des meutes installées.

Fig. 1 : Poids des louveteaux capturés (en nature) ou tués, au Minnesota<sup>1,2</sup>, En France<sup>3,4</sup> ou en Italie<sup>(5)</sup>: (1) Van Ballenberghe *et al* 1975 ; (2) Fritts & Mech 1981, (3) Réseau GC (2002) ; (4) Réseau GC (2005) ; (5) Marrucco *et al.* (2005). Courbe de tendance indicative exponentielle dans les 4 premiers mois de vie



Rodolphe Papet Correspondant du réseau loup lynx  
Hautes Alpes et Christophe Duchamp

Auteur (s)	Zone géographique	Taille moyenne des portées			Taux de survie
		sur animal mort	Printemps	Hiver De 7 à 9 mois	
Murie 1944	Parc National du Denali		4 à 6		
Adams 2005	Parc National du Denali			1,4 (1986-88) 4,4 (1988-94) 2,5 (1995-02)	
Rausch 1967	Alaska	6,5 F ad 5,3 F 2 ans			0,55
Peterson <i>et al</i> 1984	Péninsule de Kenai	5		4	0,80
Ballard <i>et al</i> 1987	Centre-Sud Alaska		5,5	5,3 à 5,4	
Burch 2002	Nord-Est Alaska	5,4		3,7	
Hayes et Harestad 2000	Territoire du Yukon		5,7 ± 0,4	4,3	0,75
Mech 1995	Ile d'Ellesmere		4 à 6		
Fuller et Keith 1980	Nord-Est Alberta		3 à 7	3,9	
Ream <i>et al</i> 1991	Colombie-Britannique		6	4,9 à 9 mois	0,81
Pletscher <i>et al</i> 1997	Nord-Ouest Montana		5,3	4,5	0,85
Smith 1997 à 2005	PN Yellowstone		5,52	3,8 à 7 mois	
Jimenez 2005	Wyoming (Hors YNP)			4,3**	
Van Ballenberghe 1975	Nord-Est Minnesota	6		3,36	0,44
Fritts et Mech 1981	Nord-Ouest Minnesota		4,4		
Harrington <i>et al</i> 1983	Nord-Est Minnesota : - Sup Nationale Forest - Beltrami Island Forest		1 à 7 1 à 6	2,85** 2,9**	
Fuller 1989	Centre-Nord Minnesota		6,6	3,2	0,48
Peterson 1977	Isle Royale Michigan		2 à 6		
Potvin 1986	Québec : Papineau-Labelle		5 à 6		
Jolicoeur 1998	Québec : Jacques-Cartier		6,3 ± 0,4	5,7 ± 0,7	
Villemure 2003	Parc de la Mauricie		3 à 7		
Jedrzejewska <i>et al</i> 1996	Bielowieza		6,25	2,6	0,42
Smietana 1997	Pologne (Bieszczady)		5 à 6		
Boscagli 1982	Italie		5,9	3 à 4	
Ciucci <i>et al</i> 1997	Italie		3 (1 cas)		
De Beaufort 1987	France (enquête historique)	4,95 à 5,13			

\*\* saison non précisée

Tableau 1 : Taille des portées et taux de survie

Auteur (s)	Zone géographique	Nombre	Distances de la tanière* et entre les sites de RdV	Arrivée	Durée de présence	Abandon
Ballard <i>et al</i> 1987	Alaska	1 à 2	100 m à 14 km* (1 <sup>er</sup> )	Au 2 <sup>e</sup> site : août-début sept	-	-
Peterson <i>et al</i> 1984	Alaska (Kenai)	plusieurs	2 km ou moins*	Fin juin début juillet	-	-
Frame 2005	Alberta	3	-	-	-	-
Clark 1971	Isle de Baffin	-	-	-	30 j	-
Gray 1993	Isle de Bathurst	2	4 km	-	8 j	-
Van Ballenberghe 1975	Nord-est Minnesota				25 à 56 j	Deb sept à déb oct
Fritts et Mech 1981	Nord-Ouest Minnesota	1 à 2	2,4 à 10 km* 7,3 km du 1 <sup>er</sup>	-	-	Fin sept à déb oct
Harrington 1982	Nord-Est Minnesota	-	-	-	16 jours ; jusqu'à 71 jours	Fin sept à déb oct
Ciucci et Mech 1992	Nord-Est Minnesota	1 à 2	-	-	-	-
Peterson 1977	Isle Royale		200 m à 6,7 km*	-	11 à 48 j	oct.
Joslin 1967	Parc Algonquin (Ontario)	1 à 3	800 m à 8 km* 3 km	-	17 j	Mi août à mi sept.
Theberge 2004	Parc Algonquin	-	-	-	qlq j à 42 j	-
Jedrzejewski, 2001	Pologne (Bialowieza)	-	-	Dès juin	-	-

Tableau 2 : Nombre de sites de rendez-vous et durée de présence

**RÉFÉRENCES :**

- ADAMS Layne G.** (2005). Population dynamics of wolves in Denali National Park, 1986-2002. *in* Frontiers of wolf recovery : southwestern U. S. and the World, 1-4 october 2005. (Résumé)
- BALLARD Warren B, Jackson S, WHITMAN and Craig L. GARDNER** (1987). Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. *Wildlife Monographs* n° 98. The Wildlife Society, Bethesda, MD. 54 pp.
- BALLARD Warren B, L. A. Ayres, C. L. Gardner and J. W. Foster** (1991). Den site activity patterns of gray wolves, *Canis lupus*, in southcentral Alaska. *Can. Field Nat.* 105 (4) : 497-504.
- BALLARD Warren B. and James R. DAU** (1983). Characteristics of gray wolf, *Canis lupus* den and rendez-vous sites in southcentral Alaska. *Can. Field. Nat.* 97 (3) : 299-302.
- BOYD Diane K., Robert R. Ream, Daniel H. Pletscher and Michael W. Fairchild** (1993). Variation in denning and parturition dates of a wild gray wolf *Canis lupus* in the Rocky Mountains. *Can. Field Nat.* 107 (3) : 359-360
- BURCH John** (2002). Ecology and demography of wolves in Yukon-Charley Rivers National Preserve, Alaska. Technical Report NPS/AR:NRTR – 2001/41
- CIUCCI Paolo and L. BOITANI** (1999). Nine-year dynamics of a wolf pack in the Northern Apennines (Italy). *Mammalia*, t. 63, n°3, p. 377-384.
- CIUCCI P., L. BOITANI, F. FRANCISCI and G. ANDREOLI** (1997). Home range, activity and movements of wolf pack in central Italy. *J. Zool.* 243 : 803-19
- CIUCCI P. and L. David MECH** (1992). Selection of wolf dens in relation to winter territories in northeastern Minnesota. *J. Mamm.*, 73 (4) : 899-905.
- BEAUFORT F (1987)** : Le loup en France. Encyclopedie des mammifères de France.
- FRAME Paul F., Dean CLUFF and David S. HIK** (2005). Response of wolves experimental disturbance at home sites. *in* Frontiers of wolf recovery : southwestern U. S. and the World, 1-4 october 2005. (Résumé)
- FRITTS Steven H. and L. David MECH** (1981). Dynamics, Movements, and feeding Ecology of a Newly Protected Wolf Population in Northwestern Minnesota. *Wildlife Monographs* n°80. The Wildlife Society, Bethesda, MD. 79 pp.
- FULLER T. K. and L. B. Keith** (1980a). Wolf population dynamics and prey relationships in northeastern Alberta. *J. Wildl. Mgmt.* 44 : 583-602
- FULLER T.K.** (1989a). Denning behavior of wolves in north-central Minnesota. *Am. Midl. Nat.* 121 : 184-188
- FULLER TK and SAMPSON BA** (1988) : Evaluation of simulated howling survey for wolves. *J. Wildl. Manage.* 58 : 60-63
- FULLER Todd K.** (1989b). Population dynamics of wolves in North-central Minnesota. *Wildlife monographs*, n°105. The Wildlife Society, Bethesda, MD. 50 pp.
- GAZOLLA A, AVANZINELLI E, MAURI L, SCANDURA M and APPOLLONIO M** (2002) : Temporal changes of howling in south european wolf packs. *Ital. J. Zool.* 69 : 157-161.
- GRAY D. R.** (1993). The use of muskox kill sites as temporary rendez-vous sites by arctic wolves with pups in early winter. *Arctic* 46 : 324-330
- HARRINGTON Fred H. (1986)** : Timber wolf howling playback studies : discrimination of pups from adult howls. *Anim. Behav* 34 (5) : 1575-1577
- HARRINGTON Fred H. and L. David Mech** (1982 a). Fall and winter homesite use by wolves in Northeastern Minnesota. *Canadian Field-Naturalist*, 96 (1) : 79-84
- HARRINGTON Fred H., L. David Mech (1982b)** : An analysis of howling response parameters usefull for wolf pack censusing. *J. Wildl. Manage.* 46 : 686-693.
- HARRINGTON Fred H., L. David Mech and Steven H. Fritts** (1983). Pack size and wolf pup survival : their relationship under varying ecological conditions. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 13 : 19-26
- HAYES R. D. and A. S. Harestad** (2000a). Demography of a recovering wolf population in the Yukon. *Can. J. Zool.* N°78 : 36-48.
- JEDRZEJEWSKA Bogumila, W. Jedrzejewski, A. N. Bunevich, L. Milkowski and H. Okarma** (1996). Population dynamics of wolves *Canis lupus* in Bialowieza primeval forest (Poland and Belarus) in relation to hunting by humans, 1847-1993. *Mammal Rev.* Vol. 26, n°2/3, 103-126.
- JEDRZEJEWSKI W, K. Schmidt, J. Theuerkauf, A. B. Jedrzejewska, and H. Hokarma** (2001). Daily movements and territory use by radiocollared wolves (*Canis lupus*) in Bialowieza Primeral Forest in Poland. *Can. J. Zool.* 79 : 1993-2004.
- JIMENEZ Michael D., Edward Bangs, Elisabeth Bradley, Steven Cain, Rodney F. Krischke, Dave Moody and Jhon Trapp** (2005). Wolf recovery in Wyoming, outside Yellowstone National Park, 1999-2004. *in* Frontiers of wolf recovery : southwestern U. S. and the World, 1-4 october 2005. (Résumé)
- JOLICOEUR Hélène** (1999) Le loup du massif du lac Jacques-Cartier. *Ministère de l'environnement et de la faune*, décembre 1998 bibliothèque nationale du Québec. 132 p
- JOLICOEUR Hélène, R. Lemieux, J. P. Ducruc et C. Fortin** (1998). Caractéristiques des tanières de loup dans le massif du lac Jacques-Cartier. *Ministère de l'environnement et de la faune*, Québec. 41 p
- JOSLIN P. W. B.** (1967). Movements and home sites of timber wolves in Algonquin Park. *Am. Zool.* 7 : 279-288.
- LLANEZA et al,** (2005) : Monitoring wolf populations using howling points combined with sign survey transects
- MECH L. D (1970)**. The wolf : The ecology and behavior of endangered species. Natural History Press, Garden City, NY. 384 p
- MECH L. David** (1995d). A ten-year history of the demography and productivity of an Arctic wolf pack. *Arctic*, vol. 48, n°4. Pp 329-332.
- MURIE A (1944)**. The wolves of Mount MacKinley. *U.S. National Park Service Fauna Series*, n°5. U.S. Government Printing Office, Washington, D. C. 238 p
- PETERSON Rolf Olin** (1977). Wolf ecology and prey relationships on Isle Royale. *National Park Service Scientific Monograph Series*, n°11. 210 pages
- PETERSON, R. O., J. D. Wollington and T. N. Bailey** (1984). Wolves of Kenai Peninsula, Alaska. *Wildlife Monographs* 88 : 1-52.
- PLETSCHER D. H., R.R. Ream, D. K. Boyd, M. W. Fairchild and K.E Kunkel** (1997). Population dynamics of a recolonizing wolf population. *Journal of wildlife Management* 61 (2) : 459-465.
- POTVIN François** (1986) Ecologie du loup dans la réserve de Papineau-Labelle. *Québec, Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Direction de la Faune terrestre, Publication n°1202, 103 P.*
- RAUSCH R. A.** (1967). Some aspects of the population ecology of wolves, Alaska. *American Zoologist*, 7 : 253-265
- REAM Robert R., Michael W. Fairchild, Diane K. Boyd and Daniel H. Pletscher** (1991). Population dynamics and home range changes in a colonizing wolf population. Pp. 349-66 *in* R. K. Keiter and M. S. Boyce eds. *The Greater Yellowstone ecosystem : Redefining America's wilderness heritage*. Yale University Press, New Haven, CT.
- RESEAU Grand carnivores** (2004) : Bulletin du réseau loup Quoi de neuf N° 12 : 5-7 - ONCFS (ed)
- RESEAU Grand carnivores** (2005) : Bulletin du réseau loup Quoi de neuf N° 14 : 15-17 - ONCFS (ed)
- SMIETANA W. and Jacek Wajda** (1997). Wolf number changes in Bieszczady National Park, Poland. *Acta Theriologica*, 42 (3) : 241-252.
- SMITH Deborah, Thomas Meier, Eli Giffen, L. David Mech, John W. Burch, Lane G. Adams and Robert K. Wayne** (1997). Is incest common in gray wolf packs. *Behavioral Ecology* 8 (4) : 384-391. Jamestown, ND : Northern Prairie Wildlife Research Center Online. <http://www.npwrc.usgs.gov/resource/mammals/wfincst/wfincst.htm> (version 02Mar2000).
- SMITH Douglas W., D. R. Stahler, D.S. Guemsey, M. D. Jimenez, R. F. Krischke, M. K. Phillips** (1995-2006). Yellowstone Wolf project, annual report 1995-2005). National Park Service, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, Wyoming.
- THEBERGE John B and Mary THEBERGE** (2004). The wolves of Algonquin Park : a 12 year Ecological Study. *Department of geography, University of Waterloo*. Publication series number 56. 163 p
- THEUERKAUF Jöm, Sophie ROUYS, and Wlodzimierz JEDRZEJEWSKI** (2003). Selection of den, rendezvous, and resting sites by wolves in the Bialowieza Forest, Poland. *Can. J. Zool.* 81 : 163-167.
- THIEL Richard P., Wayne H. Hall and Ronald N. Schultz** (1997). Early den digging by wolves, *Canis lupus*, in Wisconsin. *Canadian Field-Naturalist* 111 (3) : 481-482.
- TRAPP John R.** (2004). Wolf den site selection and characteristics in the northern Rocky Mountains : a multi-scale analysis. *Master Thesis* Prescott College. 52 p
- VAN BALLENGERGHE Victor, Albert W. Erickson and David Byman** (1975). Ecology of the timber wolf in Northeastern Minnesota. *Wildlife Monographs* n° 43, 43 pages
- VILLEMURE Mario** (2003). Ecologie et conservation du loup dans la région du parc national de la Mauricie. Ms Thesis, faculté des sciences de l'université de Sherbrooke. 92 p