

## La disponibilité des proies sauvages et la protection du bétail pourraient expliquer la faible consommation de bétail par les loups Ibériques dans les paysages pastoraux du nord de l'Espagne



museu de  
ciències naturals  
de Barcelona

Animal Biodiversity and Conservation 49.2 (2026)  
DOI: [10.32800/abc.2026.49.0017](https://doi.org/10.32800/abc.2026.49.0017)

Research paper

### Wild prey availability and livestock protection may shape low livestock consumption by Iberian wolves in pastoral landscapes of northern Spain

F. Palomares<sup>1</sup> , J. C. Rivilla<sup>1</sup>, J. Román<sup>1</sup>, J. Calzada<sup>2</sup>, H. Ruiz-Villar<sup>3</sup>,  
E. Martínez-Vera<sup>3</sup>, J. M. Sánchez<sup>1</sup>

#### Résumé

La disponibilité des proies sauvages et la protection du bétail pourraient expliquer la faible consommation de bétail par les loups Ibériques dans les paysages pastoraux du nord de l'Espagne. Comprendre à quel moment les loups se nourrissent de bétail plutôt que de proies sauvages est essentiel pour la conservation des carnivores et l'atténuation des conflits dans les paysages pastoraux. Nous avons testé l'hypothèse selon laquelle les loups Ibériques (*Canis lupus*) se nourriraient principalement d'ongulés sauvages, plutôt que de bétail, dans les zones montagneuses où les proies sauvages sont abondantes et où le bétail est généralement protégé, et que les différences spatiales dans leur régime alimentaire refléteraient les différences entre les communautés de proies et le contexte paysager. Nous avons analysé 167 excréments de loup provenant de deux zones pastorales des monts Cantabriques (nord de l'Espagne), tous préalablement confirmés par **identification moléculaire**, et avons décrit la composition du régime alimentaire à l'aide de la fréquence d'occurrence. Les ongulés sauvages dominaient le régime alimentaire dans les deux zones, le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) étant la proie la plus fréquente dans la Montaña Palentina et le sanglier (*Sus scrofa*) dans l'ouest des monts Cantabriques. **Des restes d'animaux d'élevage ont été observés à faible fréquence, bien que l'élevage extensif soit une activité majeure dans les deux zones d'étude.** La composition alimentaire différait significativement entre les zones d'étude et variait au fil du temps au sein même de la Montaña Palentina. Ces résultats corroborent l'hypothèse selon laquelle, dans les paysages pastoraux, la consommation d'animaux d'élevage par les loups dépend non seulement de la présence de ces derniers, mais aussi de la disponibilité des proies sauvages, de la protection du bétail et de la vulnérabilité des proies, qui dépend elle-même du paysage. **Le maintien de communautés d'ongulés en bonne santé, associé à des pratiques d'élevage efficaces, pourrait contribuer à réduire les conflits entre loups et bétail.**

**Mots-clés :** *Canis lupus*, régime alimentaire, monts Cantabriques, paysages dominés par l'homme, analyse des excréments, variation spatiale

## INTRODUCTION

Le loup gris (*Canis lupus*) est l'un des carnivores terrestres les plus répandus ; il occupait autrefois un large éventail d'habitats à travers l'hémisphère nord, allant de la toundra et des forêts boréales aux écosystèmes tempérés et méditerranéens (Mech et Boitani 2003). Cette **flexibilité écologique** reflète la grande **plasticité comportementale** de l'espèce et sa capacité à exploiter une grande variété de proies dans des conditions environnementales différentes.

Bien que les loups puissent se nourrir d'une grande diversité de proies, leur régime alimentaire est généralement dominé par des **ongulés** de taille moyenne à grande, qui offrent le meilleur rendement énergétique et constituent souvent la principale ressource alimentaire lorsqu'ils sont disponibles (Mech et Boitani 2003, Peterson et Ciucci 2003). **Le régime alimentaire du loup peut donc être considéré comme une réponse écologique aux effets combinés de la disponibilité des proies, de leur vulnérabilité et de l'accès à des ressources alternatives** (Mech et Boitani 2003, Peterson et Ciucci 2003). Lorsque les ongulés sauvages sont abondants, des espèces telles que le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le sanglier (*Sus scrofa*) et le chamois (*Rupicapra* spp.) deviennent souvent les proies principales dans les écosystèmes Européens (Meriggi et Lovari 1996, Newsome et al. 2016, Janeiro-Otero et al. 2020).

**Cependant**, les loups peuvent également s'attaquer aux animaux d'élevage, en particulier dans les paysages où le bétail est abondant, où la densité des proies sauvages est faible, ou encore lorsque les pratiques d'élevage augmentent l'exposition du bétail à la prédation (Janeiro-Otero et al. 2020). Les attaques contre le bétail constituent donc une source majeure de conflit entre les loups et les humains sur l'ensemble de leur aire de répartition (Treves et Karanth 2003, Kuijper et al. 2016). Dans de nombreuses régions Européennes, l'importance relative des proies domestiques dans le régime alimentaire des loups varie non seulement en fonction du nombre d'animaux d'élevage présents, mais aussi selon que ceux-ci sont **accessibles**, gardés ou mis à l'abri de manière saisonnière (Meriggi et Lovari 1996, Newsome et al. 2016, Janeiro-Otero et al. 2020). **Cette distinction entre l'abondance du bétail et son exposition est essentielle pour interpréter le régime alimentaire des loups dans les paysages pastoraux.**

Les monts Cantabriques, au nord-ouest de l'Espagne, abritent une importante population de loups, où ceux-ci coexistent à la fois avec des ongulés sauvages abondants et un élevage extensif (Palomo et al. 2007). Le loup Ibérique représente la population la plus au sud-ouest de l'espèce en Europe et a connu un rétrécissement significatif de son aire de répartition au cours du XX<sup>ème</sup> siècle, bien qu'elle soit restée relativement stable dans les monts Cantabriques (Clavero et al. 2023). La compréhension du régime alimentaire du loup dans cette région est donc particulièrement pertinente pour évaluer la contribution relative des proies sauvages et domestiques et pour améliorer la gestion des conflits entre loups et bétail.

Dans la péninsule Ibérique, plusieurs études ont mis en évidence une variation spatiale marquée du régime alimentaire du loup en fonction de la disponibilité des proies et des

pratiques d'élevage. Dans certaines zones, les loups se nourrissent principalement d'ongulés sauvages tels que le chevreuil et le sanglier (Salvador et Abad 1987, Barja 2009, Figueiredo et al. 2020, Barja et al. 2023), tandis que dans d'autres, le bétail domestique peut constituer une part importante de leur régime alimentaire, avec plus de 80% des cas observés (Magalhães et Petrucci-Fonseca 1982, Alvares et al. 2000, Carreira et Petrucci-Fonseca 2000, Torres et al. 2015, Lemos et al. 2025). Ces contrastes suggèrent que les paysages pastoraux n'ont pas d'effet unique sur le régime alimentaire des loups. Au contraire, ils constituent un cadre utile pour vérifier si les loups se nourrissent d'animaux d'élevage simplement parce qu'ils sont présents, ou si la consommation de ces derniers reste faible lorsque des proies sauvages sont disponibles et que les pratiques d'élevage limitent l'accès aux animaux domestiques. Cependant, la plupart des études sur le régime alimentaire des loups dans la péninsule Ibérique se sont appuyées sur une identification sur le terrain ou morphologique des excréments pour attribuer les restes aux espèces de prédateurs, sans confirmation moléculaire de l'identité des échantillons (mais voir Figueiredo et al. 2020, Lemos et al. 2025). Ce point est important car l'identification sur le terrain peut introduire des erreurs lorsque plusieurs espèces de carnivores coexistent (Palomares et al. 2026a), et une telle erreur de classification peut affecter les résultats et l'interprétation des analyses alimentaires (Martínez-Gutiérrez et al. 2015). La confirmation moléculaire des excréments de loup avant l'analyse du régime alimentaire est donc recommandée, et souvent nécessaire, pour garantir que les schémas alimentaires observés puissent être attribués avec certitude aux loups et utilisés pour déduire les processus écologiques qui déterminent l'utilisation des proies.

Ici, nous avons utilisé des excréments de loup confirmés par analyse moléculaire pour tester les hypothèses écologiques concernant la composition du régime alimentaire dans deux zones de pâturage du bétail des monts Cantabriques, caractérisées par une abondance et une diversité élevée d'ongulés sauvages (Román et al. 2024). Nous avons formulé trois hypothèses. Premièrement, si la disponibilité des proies sauvages limite le recours au bétail, les ongulés sauvages devraient dominer le régime alimentaire, et les proies domestiques devraient apparaître à de faibles fréquences malgré la présence généralisée de bétail. Deuxièmement, si le contexte paysager influence les communautés d'ongulés sauvages et leur vulnérabilité à la prédation, la composition du régime alimentaire devrait différer entre les zones d'étude, les proies dominantes reflétant les conditions écologiques locales plutôt que la seule présence de bétail. Troisièmement, si les loups s'adaptent de manière flexible aux variations à court terme ou locales de la disponibilité des proies, la composition du régime alimentaire devrait varier selon les contextes d'échantillonnage tout en restant dominée par les proies sauvages. En associant la confirmation moléculaire des excréments à des prédictions alimentaires explicites, nous avons cherché à aller au-delà de la simple documentation de la composition des proies et à évaluer les mécanismes susceptibles de maintenir la consommation de bétail à un faible niveau dans les paysages pastoraux peuplés de loups.

## MATERIEL et METHODES

### Zone d'étude

L'étude a été menée dans deux régions des monts Cantabriques (nord-ouest de l'Espagne ; Fig. 1) : le parc naturel de la Montaña Palentina (785 km<sup>2</sup>), situé au centre des monts Cantabriques, et la partie occidentale des monts Cantabriques [~1 850 km<sup>2</sup>]. Dans la partie

occidentale des monts Cantabriques, la zone d'étude comprenait le parc naturel de Somiedo, le parc naturel d'Ubiñas-La Mesa, le parc naturel de Babia y Luna et la réserve de biosphère de la vallée de Laciana. À des fins d'échantillonnage, les emplacements de crottes situés à proximité, mais en dehors des limites administratives de ces aires protégées, ont également été inclus dans la même zone d'étude régionale.

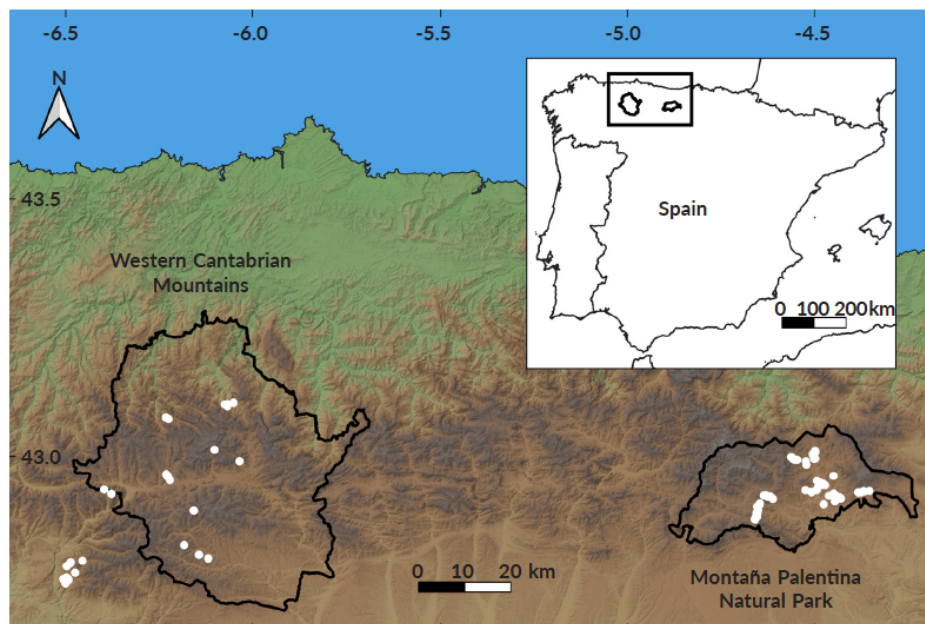


**Fig. 1.** Localisation des zones d'étude dans la péninsule Ibérique et des excréments de loups collectés (points blancs). Les lignes noires indiquent les limites des zones protégées. L'arrière-plan de la carte représente l'altitude d'après le modèle numérique d'altitude fourni par l'Institut géographique national espagnol (Instituto Geográfico Nacional 2026)

Ces deux régions bénéficient d'un climat océanique tempéré, avec quelques influences subméditerranéennes à proximité (Martinez et Arregui 1999, Ruiz-Villar et al. 2023a). La végétation est dominée par des forêts de feuillus, comprenant des espèces de *Quercus*, *Fagus* et *Betula*, entrecoupées de maquis et de prairies pastorales au fond des vallées (Loidi 2017). La composition du paysage diffère quelque peu entre les deux zones : la partie occidentale des monts Cantabriques comprend des secteurs à couverture forestière étendue et d'autres dominés par des pâturages ouverts, tandis que la Montaña Palentina présente un mélange plus équilibré de forêts et de prairies sur la majeure partie du parc (Ruiz-Villar et al. 2023b). Les sols de la Montaña Palentina sont principalement calcaires, tandis que l'on trouve à la fois des substrats calcaires et siliceux dans la partie occidentale des monts Cantabriques (Loidi 2017).

Ces deux régions abritent des populations diversifiées d'ongulés sauvages, notamment le sanglier (*Sus scrofa*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) et le chamois (*Rupicapra pyrenaica*) (Palomo et al. 2007). **De plus**, dans le parc naturel de la Montaña Palentina, Román et al. (2024) ont recensé les ongulés en effectuant des relevés nocturnes estivaux dans les pâturages sur une période de sept ans et ont enregistré 2,1 ongulés par km parcouru, le cerf élaphe étant l'espèce la plus abondante. La densité de population humaine est faible (< 15 habitants par km<sup>2</sup> ; Goerlich et Cantarino 2013), tandis que l'élevage extensif constitue l'une des principales activités socio-économiques, comme le reconnaissent les documents officiels de gestion de la Montaña Palentina, de Somiedo et de Las Ubinas-La

Mesa (Junta de Castilla y León 1998, Principado de Asturias 2000, 2014). Les registres régionaux officiels pour 2022 ont recensé 5 700 vaches reproductrices et 1 434 équidés dans les communes composant la Montaña Palentina. Dans l'ouest des monts Cantabriques, les communes correspondantes comptaient plus de 30 000 bovins au moment de l'échantillonnage ; les registres officiels ont recensé 2 507 équidés dans le secteur de León en 2022, tandis que le dernier recensement municipal complet disponible pour le secteur asturien a enregistré 3 338 équidés en 2020 (Junta de Castille-et-León 2026a, 2026b, SADEI 2021, 2023). Les bovins (*Bos taurus*) et les chevaux (*Equus ferus caballus*) paissent largement dans les alpages et les prairies de montagne. Dans ces deux zones, le bétail est généralement protégé par des chiens de berger en liberté, notamment des mastiffs, et est mis à l'abri pendant les périodes de rigueur hivernale.

### **Collecte d'excréments, identification moléculaire et analyse du régime alimentaire**

Les excréments ont été collectés lors de relevés sur le terrain menés à un rythme de marche lent (environ 2 à 3 km/h) afin de rechercher des excréments de carnivores dans les zones d'étude, au cours des campagnes d'échantillonnage hivernales (janvier-mars) et estivales (juin-septembre) de 2022 et 2023 pour la Montaña Palentina (Palomares et al. 2025) et durant l'hiver 2023 pour l'ouest des monts Cantabriques (Palomares et al. 2026b ; <https://doi.org/10.20350/digitalCSIC/29082>). **En règle générale**, chaque campagne de relevé durait trois jours par saison d'étude, bien qu'une journée supplémentaire ait parfois été ajoutée pour augmenter le nombre d'échantillons prélevés. Pour chaque excrément, les coordonnées géographiques ont été enregistrées à l'aide de l'application CyberTracker, générant ainsi un code d'échantillon unique. Les relevés ont été répartis entre différents secteurs au sein de chaque zone d'étude afin d'accroître la couverture spatiale et la probabilité d'échantillonner différentes meutes de loups. Chaque secteur n'a fait l'objet que d'un seul relevé par campagne saisonnière, plutôt que de relevés répétés au cours des jours ou des semaines suivants. **Cependant, comme aucun génotypage individuel n'a été effectué, certains excréments peuvent provenir du même loup.** Pour les analyses moléculaires, la surface externe de chaque excrément a été prélevée à l'aide d'un écouvillon, et les écouvillons ont été conservés dans un tampon de lyse de Longmire (Longmire et al. 1997) jusqu'à l'extraction de l'ADN.

L'identification moléculaire des excréments a été réalisée au Laboratoire d'écologie moléculaire (LEM) de la Station biologique de Doñana (EBD-CSIC). L'extraction de l'ADN a été réalisée dans des conditions stériles à partir des écouvillons conservés dans le tampon de lyse de Longmire, à l'aide d'un protocole de purification à base de silice (Boom et al. 1990, Höss et Paabo 1993) adapté à l'ADN dégradé généralement obtenu à partir d'échantillons fécaux.

Les excréments ont d'abord été identifiés comme appartenant à *Canis* sp. à l'aide d'amorces ciblant des régions conservées du gène mitochondrial du cytochrome b (Fernandes et al. 2008), qui amplifient des fragments de tailles variables chez les espèces de carnivores ibériques. Cette approche a permis de distinguer les échantillons appartenant au genre *Canis*, mais elle ne permet pas de différencier les loups des chiens domestiques ; par conséquent, les échantillons identifiés comme *Canis* sp. ont fait l'objet d'une analyse complémentaire par séquençage d'un fragment de la région de contrôle mitochondriale afin de différencier les loups des chiens, selon la méthode de Leonard et al. (2002).

Les analyses alimentaires ont été réalisées selon la méthodologie traditionnelle d'analyse des excréments (Lockie 1959), fondée sur l'identification visuelle des restes de proies dans les excréments. Les proies ont été identifiées au niveau taxonomique le plus bas possible à l'aide de restes diagnostiques tels que des poils, des os, des sabots et d'autres matières non digérées. Lorsque l'identification au niveau de l'espèce n'était pas possible, les proies ont été classées dans des catégories taxonomiques plus larges. Dans la mesure du possible, le nombre minimal d'individus pour chaque type de proie a été estimé en comptant le nombre de fois où les éléments diagnostiques se répétaient. L'identification des restes de proies s'est appuyée sur des clés morphologiques pour les échantillons de poils (Baria et al. 2021) et sur les collections de référence disponibles à la Station biologique de Doñana.

### Analyses des données

La composition du régime alimentaire a été décrite à l'aide de la fréquence d'occurrence (FO) de chaque catégorie de proies, calculée comme la proportion de crottes de loups contenant un type de proie donné par rapport au nombre total de crottes analysées dans chaque échantillon. Nous avons utilisé la FO pour évaluer si le régime alimentaire observé confirmait notre **première hypothèse, selon laquelle les ongulés sauvages domineraient et le bétail resterait une composante mineure du régime.**

Pour évaluer les différences spatiales dans la composition du régime alimentaire, nous avons comparé des échantillons prélevés dans la Montaña Palentina et dans l'ouest des monts Cantabriques au cours de l'hiver 2023, seule campagne d'échantillonnage disponible pour ces deux zones. Cette comparaison a permis de tester notre **deuxième hypothèse, selon laquelle les proies sauvages dominantes différencieraient d'une zone à l'autre en fonction des communautés de proies et du contexte paysager.** La variation temporelle du régime alimentaire a été évaluée en comparant les quatre campagnes d'échantillonnage menées dans la Montaña Palentina (hiver 2022, été 2022, hiver 2023 et été 2023), ce qui a permis d'examiner notre **troisième hypothèse concernant une variation du régime alimentaire flexible mais dominée par les proies sauvages.** Pour chaque analyse, nous avons construit une matrice binaire « excréments par proie » dans laquelle chaque ligne représentait un excrément et chaque catégorie de proie était codée comme présente ou absente. Étant donné qu'un excrément pouvait contenir plusieurs catégories de proies et que certaines fréquences attendues étaient faibles, la signification statistique a été évaluée à l'aide de tests de permutation au niveau des excréments.

Les excréments ont été réaffectés de manière aléatoire entre les zones d'étude ou les campagnes d'échantillonnage, tandis que toutes les catégories de proies enregistrées au sein d'un même excrément ont été conservées ensemble. La statistique  $\chi^2$  de Pearson, calculée à partir de la matrice de comptage « groupe par proie » correspondante, a été utilisée comme statistique de test, et les valeurs p ont été obtenues à partir de 100 000 permutations.

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées dans R (R Core Team 2024), en utilisant un seuil de signification de  $\alpha = 0,05$ . L'étude a été menée avec les autorisations correspondantes de la Junta de Castille-et-León (dossier AUES/CYL/007/2022) et du gouvernement de la Principauté des Asturies (AUTO/2021/12591).

## RESULTATS

Au total, 236 excréments présumés de loup ont été collectés, dont 173 (73,3%) ont été confirmés génétiquement comme provenant de loups. Parmi ces échantillons **validés génétiquement**, le régime alimentaire a pu être analysé pour 167 excréments, dont 113 collectés dans la Montaña Palentina et 54 dans l'ouest des monts Cantabriques. Dans la Montaña Palentina, les excréments analysés ont été collectés au cours de quatre campagnes d'échantillonnage (hiver 2022,  $n = 23$  ; été 2022,  $n = 28$  ; hiver 2023,  $n = 35$  ; été 2023,  $n = 27$ ), tandis que dans l'ouest des monts Cantabriques, des échantillons n'étaient disponibles que pour l'hiver 2023 ( $n = 54$ ). Sur les 167 excréments, 170 occurrences de proies ont été enregistrées, **ce qui correspond à une moyenne de 1,02 catégorie de proie par excrément** (intervalle = 1-2). Aucun excrément ne contenait de traces de plus d'un individu du même type de proie. Les comptages bruts des occurrences par zone d'étude et par campagne d'échantillonnage sont présentés dans le **Tableau 1**.

**Tableau 1.** Nombre d'excréments de loups analysés et nombre brut d'occurrences pour chaque catégorie de proies, par zone d'étude et par campagne d'échantillonnage. *Remarque* : les valeurs indiquent le nombre d'excréments contenant chaque catégorie de proie. Étant donné qu'un même excrément peut contenir plusieurs catégories de proies, la somme des occurrences dans une ligne peut dépasser le nombre d'excréments. Les fréquences d'occurrence sont présentées dans les Figures 2 et 3. La catégorie « Autres mammifères » comprend les mammifères non identifiés, les rongeurs et les chats domestiques

| Study area and campaign                    | No. of scats | Wild boar | Red deer | Roe deer | Chamois | Horse | Other   |
|--------------------------------------------|--------------|-----------|----------|----------|---------|-------|---------|
|                                            |              |           |          |          |         |       | mammals |
| Montaña Palentina - winter 2022            | 23           | 9         | 5        | 5        | 0       | 2     | 3       |
| Montaña Palentina - summer 2022            | 28           | 1         | 22       | 5        | 0       | 0     | 0       |
| Montaña Palentina - winter 2023            | 35           | 8         | 12       | 13       | 1       | 2     | 0       |
| Montaña Palentina - summer 2023            | 27           | 3         | 4        | 6        | 5       | 2     | 7       |
| Montaña Palentina - all campaigns          | 113          | 21        | 43       | 29       | 6       | 6     | 10      |
| Western Cantabrian Mountains - winter 2023 | 54           | 32        | 6        | 6        | 6       | 4     | 1       |

**Conformément** à notre **première hypothèse**, le régime alimentaire des loups Ibériques dans les deux zones d'étude était dominé par les ongulés sauvages (**Fig. 2**). Dans la Montaña Palentina, le cerf élaphe était la proie la plus fréquente, présente dans 38,1% des excréments, suivi du chevreuil (25,7%) et du sanglier (18,6%). **En revanche**, le régime alimentaire dans l'ouest des monts Cantabriques était fortement dominé par le sanglier, présent dans 59,3% des excréments, tandis que le cerf élaphe, le chevreuil et le chamois apparaissaient chacun dans 11,1% des échantillons. Les proies domestiques (chevaux) n'apparaissaient qu'à de faibles fréquences dans les deux zones (5,3% dans la Montaña Palentina et 7,4% dans l'ouest des monts Cantabriques). **Cependant, l'analyse des excréments ne permet pas de déterminer si ces restes provenaient d'animaux tués par les loups ou de charognes récupérées.** D'autres types de proies, notamment des mammifères non identifiés, des rongeurs et des chats domestiques, étaient présents à de faibles fréquences.

La composition du régime alimentaire différait significativement entre les deux zones d'étude au cours de l'hiver 2023 ( $\chi^2 = 21,17$ ,  $df = 5$ ,  $p = 0,00018$ ), ce qui confirme notre deuxième hypothèse concernant les différences alimentaires spatiales. Dans l'ouest des monts Cantabriques, les loups consommaient du sanglier beaucoup plus fréquemment qu'à la Montaña Palentina, où les cervidés dominaient le régime alimentaire. En particulier, les chevreuils et les cerfs rouges représentaient ensemble une proportion plus élevée dans les

excréments de la Montaña Palentina, tandis que le sanglier était la proie la plus fréquente dans l'ouest des monts Cantabriques (Fig. 2 pour l'ouest des monts Cantabriques et Fig. 3 pour la campagne correspondante de l'hiver 2023 dans la Montaña Palentina).

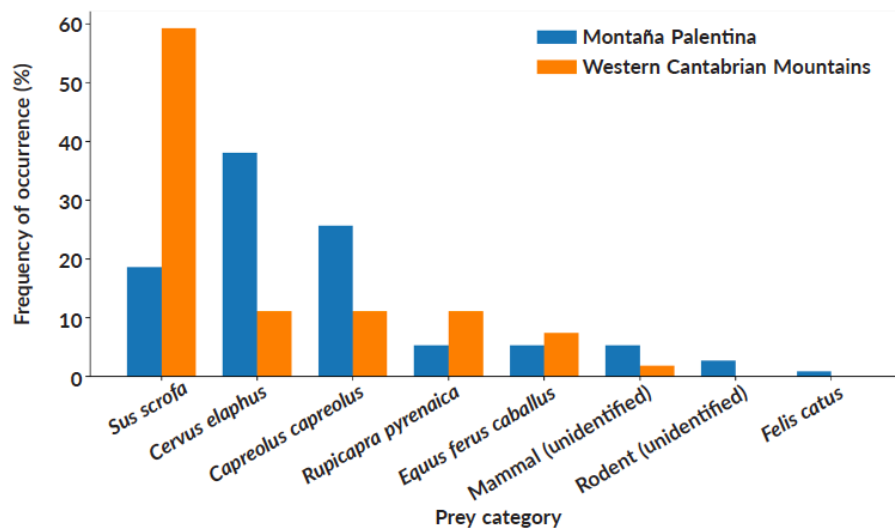


**Fig. 2.** Fréquence d'occurrence (FO, % de crottes contenant chaque catégorie de proies) des proies dans le régime alimentaire des loups ibériques dans les deux zones d'étude : la Montaña Palentina et l'ouest des monts Cantabriques. La FO a été calculée comme la proportion de crottes contenant chaque type de proie par rapport au nombre total de crottes analysées dans chaque zone (Montaña Palentina :  $n = 113$  ; partie occidentale des monts Cantabriques :  $n = 54$ ). Les données de la Montaña Palentina ont été regroupées à partir de quatre campagnes d'échantillonnage, tandis que celles de la partie occidentale des monts Cantabriques ne concernaient que l'hiver 2023. Ainsi, le graphique présente un résumé descriptif basé sur l'ensemble des échantillons disponibles. Dans les deux zones, le régime alimentaire était dominé par les ongulés sauvages, en particulier le sanglier *Sus scrofa*, le cerf élaphe *Cervus elaphus* et le chevreuil *Capreolus capreolus*, tandis que les proies domestiques (cheval, *Equus ferus caballus*) et les autres catégories de proies étaient présentes à des fréquences bien plus faibles

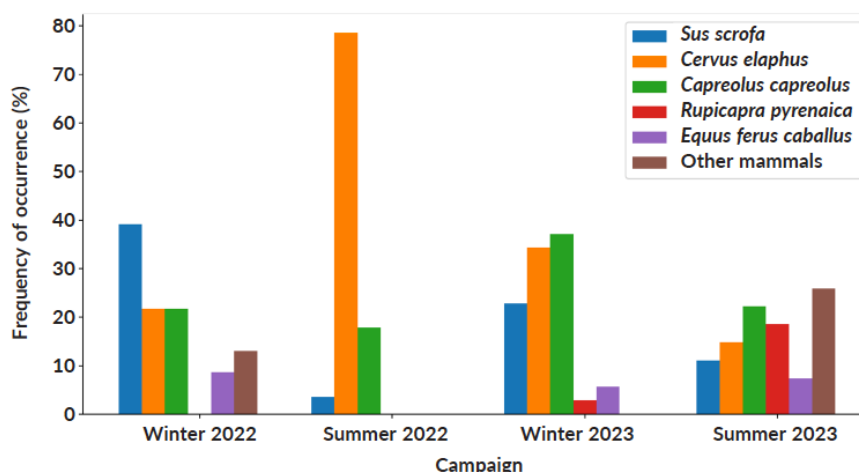


**Fig. 3.** Fréquence d'occurrence (FO, % d'excréments contenant chaque catégorie de proie) des proies dans le régime alimentaire des loups Ibériques de la Montaña Palentina au cours de quatre campagnes d'échantillonnage : hiver 2022, été 2022, hiver 2023 et été 2023. La FO a été calculée comme la proportion de crottes contenant chaque type de proie par rapport au nombre total de crottes analysées lors de chaque campagne (hiver 2022 :  $n = 23$  ; été 2022 :  $n = 28$  ; hiver 2023 :  $n = 35$  ; été 2023 :  $n = 27$ ). Les types de proies moins fréquents (mammifères non identifiés, rongeurs et chats domestiques) ont été regroupés sous la catégorie « Autres mammifères »

La composition du régime alimentaire dans la Montaña Palentina variait également de manière significative d'une campagne d'échantillonnage à l'autre ( $\chi^2 = 59,74$ ,  $df = 15$ ,  $p <$

0,0001 ; Fig. 3), ce qui **corrobore** notre **troisième hypothèse** concernant la **flexibilité temporelle dans l'utilisation des proies**. Au cours de l'hiver 2022, le sanglier était la proie la plus fréquente, tandis qu'à l'été 2022, le régime alimentaire était fortement dominé par le cerf élaphe. Au cours de l'hiver 2023, le régime alimentaire était réparti de manière plus équilibrée entre le sanglier, le chevreuil et le cerf élaphe, tandis qu'en été 2023, les loups consommaient un éventail plus large de types de proies, notamment des fréquences plus élevées de chamois et d'autres mammifères (Fig. 3). Sur l'ensemble des campagnes, cependant, les proies domestiques (chevaux) et les autres catégories de proies sont apparues à des fréquences bien plus faibles que les ongulés sauvages (Fig. 3).

## DISCUSSION

Nos résultats **corroborent** l'hypothèse selon laquelle, dans les paysages montagneux d'élevage, les loups Ibériques pourraient se nourrir de bétail de manière **sporadique** lorsque les ongulés sauvages sont abondants et que les pratiques d'élevage limitent l'exposition du bétail. **Cependant**, les proies domestiques détectées se composaient exclusivement de restes de chevaux, et l'analyse des excréments ne permet pas de déterminer si ceux-ci provenaient d'une prédation ou d'un charognage. Plutôt que de fournir un simple compte rendu descriptif du régime alimentaire, les deux zones d'étude ont mis en évidence un contraste dans la composition des proies dans un **contexte pastoral commun** : le bétail était largement présent dans les deux zones, mais le régime alimentaire des loups était systématiquement dominé par les ongulés sauvages. Cette tendance suggère que la présence de bétail à elle seule est un mauvais indicateur de la consommation de bétail par les loups.

La **première hypothèse**, selon laquelle les ongulés sauvages domineraient le régime alimentaire des loups et les proies domestiques resteraient rares, a été clairement confirmée. À Montaña Palentina, les cervidés, en particulier le cerf élaphe et le chevreuil, représentaient les proies les plus fréquentes, tandis que dans l'ouest des monts Cantabriques, le **sanglier dominait le régime alimentaire**. Les proies domestiques n'apparaissaient qu'à de faibles fréquences dans les deux zones. Ce résultat revêt une importance écologique, car ces deux zones sont des paysages pastoraux où les bovins et les chevaux paissent largement dans les alpages et les prairies de montagne. La faible fréquence des restes de bétail s'explique donc par l'effet combiné de l'abondance des proies sauvages et d'un accès réduit aux animaux domestiques, plutôt que par une simple absence de bétail. Dans nos zones d'étude, le bétail est souvent accompagné de chiens de berger et, dans certains cas, mis à l'abri pendant les rigueurs de l'hiver, ce qui peut réduire sa vulnérabilité face à la prédation des loups.

Les différences observées entre les zones concernant les proies sauvages dominantes concordaient avec notre deuxième prédiction. **Toutefois**, la structure du paysage et la vulnérabilité des proies n'ayant pas été directement modélisées, leur rôle reste une hypothèse interprétative. Les variations locales au sein des communautés d'ongulés et le contexte paysager ont pu influencer la disponibilité relative et la vulnérabilité des proies, les cervidés jouant un rôle plus important dans la Montaña Palentina et les sangliers occupant une place plus prépondérante dans l'ouest des monts Cantabriques.

La Montaña Palentina se caractérise par une mosaïque hétérogène de forêts et de prairies ouvertes, tandis que de vastes secteurs des montagnes cantabriques occidentales présentent

un couvert forestier plus étendu (Loidi 2017, Ruiz-Villar et al. 2023a). On sait que ces différences de **structure du paysage** influencent l'utilisation de l'habitat par les ongulés. Les cervidés exploitent généralement les environnements écotonaux et utilisent largement les interfaces forêt-pâturage ainsi que les habitats ouverts (par exemple Mysterud et Ostbye 1999, Saïd et al. 2005), qui sont très répandus dans la Montaña Palentina. **En revanche**, le sanglier est fortement associé aux milieux forestiers et à un couvert végétal dense, où la disponibilité alimentaire et les abris sont abondants (Keuling et al. 2008). Ces associations avec les habitats constituent un mécanisme plausible pouvant contribuer à l'importance contrastée des cervidés et des sangliers dans le régime alimentaire des loups entre les deux régions, mais cette interprétation nécessite d'être vérifiée directement. **En effet**, dans les recensements de Román et al. (2024) menés dans la Montaña Palentina, les sangliers ne représentaient que 4% des ongulés recensés, alors que dans une zone proche de nos zones d'étude dans l'ouest des monts Cantabriques, au sein du parc naturel de Somiedo, la densité de sangliers est estimée entre 0,86 et 1,32 individu par km<sup>2</sup> (Nores et al. 2000). **De plus**, une étude par pièges photographiques menée dans certaines parties des deux zones d'étude a confirmé ces contrastes au sein de la communauté des ongulés (Ruiz-Villar et al. 2023b). Dans la Montaña Palentina, le nombre d'ongulés photographiés était relativement équilibré entre les sangliers (41,9% des observations d'ongulés), les cerfs élaphe (33,7%) et les chevreuils (24,3%). Dans l'ouest des monts Cantabriques, **en revanche**, le sanglier était l'ongulé le plus fréquemment photographié (59,0%), suivi du chevreuil (36,6%), tandis que le cerf élaphe était beaucoup moins souvent recensé (4,4%). Ces données issues des pièges photographiques concordent donc avec la contribution plus importante du sanglier au régime alimentaire des loups dans l'ouest des monts Cantabriques et avec le schéma plus mixte, associant cervidés et sangliers, observé dans la Montaña Palentina.

La **troisième hypothèse**, selon laquelle le régime alimentaire varierait d'une campagne d'échantillonnage à l'autre tout en restant dominé par les proies sauvages, a été confirmée dans la Montaña Palentina. Les variations temporelles entre le sanglier, le cerf élaphe, le chevreuil, le chamois et d'autres mammifères indiquent que les loups ont adapté leur choix de proies au fil des saisons ou des années, mais cette **flexibilité** ne s'est **pas** traduite par une **consommation accrue de bétail**. Ce constat est pertinent pour la gestion des conflits, car une faible fréquence de restes de bétail a été observée au cours des différentes campagnes d'échantillonnage, malgré les changements dans l'importance relative des espèces de proies sauvages.

Nos résultats concordent avec des études montrant que les loups s'appuient généralement sur les ongulés sauvages lorsque ceux-ci sont abondants (Peterson et Ciucci 2003, Newsome et al. 2016, Janeiro-Otero et al. 2020). Partout en Europe, des espèces telles que le cerf élaphe, le chevreuil et le sanglier dominent fréquemment le régime alimentaire des loups, bien que leur importance relative varie en fonction de la disponibilité locale des proies et des caractéristiques de l'habitat (Meriggi et Lovari 1996, Imbert et al. 2016). Dans la péninsule Ibérique, des études antérieures ont également fait état d'un régime alimentaire reposant en grande partie sur des ongulés sauvages, en particulier le chevreuil et le sanglier (Salvador et Abad 1987, Nores et al. 2008, Barja 2009, Figueiredo et al. 2020, Barja et al. 2023). **Cependant**, le bétail peut prendre une importance accrue dans les zones où la densité des proies sauvages est plus faible ou lorsque les pratiques d'élevage augmentent la vulnérabilité du bétail face à la prédation (Meriggi et Lovari 1996, Imbert et al. 2016, Janeiro-

Otero et al. 2020), par exemple lorsque les animaux paissent sans surveillance pendant de longues périodes, en l'absence de chiens de garde, ou lorsque les naissances ont lieu dans des alpages ouverts (Barja 2009, Figueiredo et al. 2020, Lemos et al. 2025).

La confirmation moléculaire des excréments a joué un rôle central dans cette interprétation. Étant donné que 73,3% des excréments présumés de loup ont été confirmés génétiquement comme provenant de loups, l'échantillon alimentaire final a été filtré en fonction de l'identité du prédateur avant l'analyse des restes de proies. Cela réduit le risque que la composition du régime alimentaire ait été biaisée par l'inclusion d'excréments de chiens domestiques ou d'autres carnivores, une limitation potentielle dans les études reposant uniquement sur l'identification sur le terrain (Palomares et al. 2026a). Cette étape moléculaire renforce donc l'inférence écologique selon laquelle la faible présence de bétail reflète le régime alimentaire du loup plutôt qu'une erreur de classification des échantillons, d'autant plus que la plupart des études alimentaires antérieures menées dans la péninsule Ibérique s'appuyaient sur l'identification sur le terrain des excréments en fonction de caractéristiques morphologiques, sans confirmation moléculaire de l'identité des espèces (mais voir Figueiredo et al. 2020, Lemos et al. 2025).

Malgré cet atout, notre étude présente certaines limites. Les analyses moléculaires ont confirmé les espèces de prédateurs mais n'ont pas permis d'identifier les loups individuellement. **Par conséquent**, certains excréments peuvent provenir du même individu, et nous n'avons pas pu distinguer les individus appartenant à différentes meutes ni évaluer les variations alimentaires potentielles entre les meutes avec les tailles d'échantillons disponibles. **De plus**, l'identification des proies s'est appuyée sur des restes non digérés caractéristiques plutôt que sur une identification moléculaire des proies. **Par conséquent**, les proies consommées principalement sous forme de tissus mous, sans poils, os, sabots ou autres restes identifiables, ont pu être sous-estimées ou rester non identifiées. **En outre**, l'analyse des excréments permet d'identifier les restes de proies consommées, mais ne permet pas de déterminer si les proies sauvages ou domestiques ont été tuées par les loups ou consommées sous forme de charognes. Ces limites doivent être prises en compte lors de l'interprétation des régimes alimentaires observés.

Du point de vue de la **conservation**, nos résultats indiquent que la réduction des conflits entre loups et bétail dans les paysages pastoraux nécessite de se concentrer sur les mécanismes plutôt que sur la seule présence du bétail. Le maintien de communautés d'ongulés sauvages diversifiées et en bonne santé, tout en conservant des pratiques d'élevage et de protection efficaces, pourrait réduire la vulnérabilité du bétail et contribuer à pérenniser la coexistence entre les loups et l'élevage extensif. Cela ne signifie pas que le risque de prédation disparaisse, mais cela suggère que le contexte écologique lié à la disponibilité et à l'exposition des proies peut fortement influencer le niveau de consommation du bétail par les loups.

## References

- Álvarez F, Pereira E, Petrucci-Fonseca F, 2000. O lobo no parque internacional Gerês-Xurés. Situação populacional, aspectos ecológicos e perspectivas de conservação. *Galemys* 12(nº especial), 223-239.
- Barja I, 2009. Prey and prey-age preference by the Iberian wolf *Canis lupus signatus* in a multiple-prey ecosystem. *Wildlife Biology* 15, 147-154. DOI: [10.2981/07-096](https://doi.org/10.2981/07-096)
- Barja I, Hernández MC, Navarro-Castilla Á, 2021. *Manual de los patrones macroscópicos y cuticulares del pelo en mamíferos de la Península Ibérica*. Universidad Autónoma de Madrid, UAM Ediciones. DOI: [10.15366/9788483447611.id.6](https://doi.org/10.15366/9788483447611.id.6)
- Barja I, Navarro-Castilla Á, Ortiz-Jiménez L, España Á, Hinojosa R, Sánchez-Sotomayor D, Iglesias Á, España J, Rubio-Sánchez S, Martín-Romero S, Vielva J, Horcajada-Sánchez F, 2023. Wild ungulates constitute the basis of the diet of the Iberian wolf in a recently recolonized area, wild boar and roe deer as key species for its conservation. *Animals* 13, 3364. DOI: [10.3390/ani13213364](https://doi.org/10.3390/ani13213364)
- Boom R, Sol CJA, Salimans MMM, Jansen CL, Wertheim-van Dillen PME, Van der Noordaa J, 1990. Rapid and simple method for purification of nucleic acids. *Journal of Clinical Microbiology* 28, 495-503. DOI: [10.1128/jcm.28.3.495-503.1990](https://doi.org/10.1128/jcm.28.3.495-503.1990)
- Carreira RS, Petrucci-Fonseca F, 2000. Lobo na região oeste de Trás-os-Montes (Portugal). *Galemys* 12(nº especial), 123-134.
- Clavero M, García-Reyes A, Fernández-Gil A, Revilla E, Fernández N, 2023. Where wolves were, setting historical baselines for wolf recovery in Spain. *Animal Conservation* 26, 239-249. DOI: [10.1111/acv.12845](https://doi.org/10.1111/acv.12845)
- Fernandes CA, Ginja C, Pereira I, Tenreiro R, Bruford MW, Santos-Reis M, 2008. Species-specific mitochondrial DNA markers for identification of non-invasive samples from sympatric carnivores in the Iberian Peninsula. *Conservation Genetics* 9, 681-690. DOI: [10.1007/s10592-007-9364-5](https://doi.org/10.1007/s10592-007-9364-5)
- Figueiredo AM, Valente AM, Barros T, Carvalho J, Silva DAM, Fonseca C, Carvalho LM, Torres RT, 2020. What does the wolf eat? Assessing the diet of the endangered Iberian wolf (*Canis lupus signatus*) in northeast Portugal. *Plos One* 15, e0230433. DOI: [10.1371/journal.pone.0230433](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230433)
- Goerlich FJ, Cantarino I, 2013. Population density and demographic dynamics in Spain. *Investigaciones Regionales* 27, 5-24.
- Höss M, Pääbo S, 1993. DNA extraction from Pleistocene bones by a silica-based purification method. *Nucleic Acids Research* 21, 3913-3914. DOI: [10.1093/nar/21.16.3913](https://doi.org/10.1093/nar/21.16.3913)
- Imbert C, Caniglia R, Fabbri E, Milanese P, Randi E, Chambon C, 2016. Why do wolves eat livestock? Factors influencing wolf diet in northern Italy. *Biological Conservation* 195, 156-168. DOI: [10.1016/j.biocon.2016.01.003](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.01.003)
- Instituto Geográfico Nacional (IGN), 2026. Modelos digitales de elevaciones [Dataset]. Centro Nacional de Información Geográfica. Available online at: <https://centrodedescargas.cnig.es/CentroDescargas/modelos-digitales-elevaciones> [Accessed 15 March 2026].
- Janeiro-Otero A, Newsome TM, Van Eeden LM, Ripple WJ, Dormann CF, 2020. Grey wolf (*Canis lupus*) predation on livestock in relation to prey availability. *Biological Conservation* 243, 108433. DOI: [10.1016/j.biocon.2020.108433](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108433)
- Junta de Castilla y León, 1998. Decreto 140/1998, de 16 de julio, por el que se aprueba el Plan de Ordenación de los Recursos Naturales de Fuentes Carrionas y Fuente Cobre-Montaña Palentina (Palencia). *Boletín Oficial de Castilla y León* 137, 6873-6908.
- Junta de Castilla y León, 2026a. Explotaciones ganaderas de bovino [Dataset]. Portal de Datos Abiertos de la Junta de Castilla y León. Available online at: <https://analisis.datosabiertos.jcyl.es/explore/dataset/explotaciones-ganaderas-de-bovino/> [Accessed 20 July 2026].
- Junta de Castilla y León, 2026b. Explotaciones ganaderas de équidos [Dataset]. Portal de Datos Abiertos de la Junta de Castilla y León. Available online at: <https://analisis.datosabiertos.jcyl.es/explore/dataset/explotaciones-ganaderas-de-equidos/> [Accessed 20 July 2026].
- Keuling O, Stier N, Roth M, 2008. How does hunting influence activity and spatial usage in wild boar (*Sus scrofa* L.)? *European Journal of Wildlife Research* 54, 729-737. DOI: [10.1007/s10344-008-0204-9](https://doi.org/10.1007/s10344-008-0204-9)
- Kuijper DPJ, Sahlén E, Elmhagen B, Chamailé-Jammes S, Sand H, Lone K, Croomsigt JPM, 2016. Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. *Proceedings of the Royal Society B* 283, 20161625. DOI: [10.1098/rspb.2016.1625](https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1625)
- Lemos S, Llana L, Pereira A, Monzón A, 2025. Food habits of the wolf in a low-density territory in the northeast of Trás-os-Montes (Portugal). *Animals* 15, 873. DOI: [10.3390/ani15060873](https://doi.org/10.3390/ani15060873)
- Leonard JA, Wayne RK, Wheeler J, Valadez R, Guillén S, Vilà C, 2002. Ancient DNA evidence for old world origin of new world dogs. *Science* 298, 1613-1616. DOI: [10.1126/science.1076980](https://doi.org/10.1126/science.1076980)
- Lockie JD, 1959. The estimation of the food of foxes. *Journal of Wildlife Management* 23, 224-227. DOI: [10.2307/3797647](https://doi.org/10.2307/3797647)
- Loidi J, 2017. *The vegetation of the Iberian Peninsula*. Springer, Cham. DOI: [10.1007/978-3-319-54784-8](https://doi.org/10.1007/978-3-319-54784-8)
- Longmire JL, Maltbie M, Baker RJ, 1997. Use of "lysis buffer" in DNA isolation and its implication for museum collections. *Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University* 163, 1-3.
- Magalhães CP, Petrucci-Fonseca F, 1982. The wolf in Bragança country. Impact on cattle and game. *Transactions of the International Congress of Game Biologists* 14, 281-286.
- Martínez A, Arregui J, 1999. Climate variability in the Cantabrian Mountains. *Pirineos* 154, 23-40.
- Martínez-Gutiérrez PG, Palomares F, Fernández N, 2015. Predator identification methods in diet studies: uncertain assignment produces biased results? *Ecography* 38, 922-929. DOI: [10.1111/ecog.01040](https://doi.org/10.1111/ecog.01040)
- Mech LD, Boitani L, 2003. *Wolves: behaviour, ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Meriggi A, Lovari S, 1996. A review of wolf predation in southern Europe, does the wolf prefer wild prey to livestock? *Journal of Applied Ecology* 33, 1561-1571. DOI: [10.2307/2404794](https://doi.org/10.2307/2404794)
- Mysterud A, Østbye E, 1999. Cover as a habitat element for temperate ungulates, effects on habitat selection and demography. *Wildlife Society Bulletin* 27, 385-394.
- Newsome TM, Boitani L, Chapron G, Ciucci P, Dickman CR, Dellinger JA, López-Bao JV, Peterson RO, Shores CR, Wirsing AJ, Ripple WJ, 2016.

- Food habits of the world's grey wolves. *Mammal Review* 46, 255-269. DOI: [10.1111/mam.12067](https://doi.org/10.1111/mam.12067)
- Nores C, Fernández A, Corral N, 2000. Estimación de la población de jabalí (*Sus scrofa*) por recuento de grupos familiares. *Naturalia Cantabrigiae* 1, 53-59.
- Nores C, Llana L, Álvarez Á, 2008. Wild boar *Sus scrofa* mortality by hunting and wolf *Canis lupus* predation, an example in northern Spain. *Wildlife Biology* 14, 44-51. DOI: [10.2981/0909-6396\(2008\)14\[44:WBSSMB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2008)14[44:WBSSMB]2.0.CO;2)
- Palomares F, Rivilla JC, Calzada J, Román J, Alguazas Martínez JA, 2025. Diet analyses of mammalian carnivore scats collected in the project SETROCAR in five study areas of Spain [Dataset]. DIGITALCSIC. DOI: [10.20350/DIGITALCSIC/17650](https://doi.org/10.20350/DIGITALCSIC/17650)
- Palomares F, Román J, Calzada J, Rivilla JC, Quintanilla I, 2026a. Molecular validation of carnivore scat surveys: effects of climate, scat age, and observer experience on identification success. *Plos One* 21(2), e0343095. DOI: [10.1371/journal.pone.0343095](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0343095)
- Palomares F, Sánchez JM, Ruiz-Villar H, Martínez-Vera E, 2026b. Diet analyses of wolf (*Canis lupus*) scats collected in the Western Cantabrian Mountains, Spain [Dataset]. DIGITALCSIC. DOI: [10.20350/digitalCSIC/29082](https://doi.org/10.20350/digitalCSIC/29082)
- Palomo LJ, Gisbert J, Blanco JC, 2007. *Atlas y libro rojo de los mamíferos terrestres de España*. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid.
- Peterson RO, Ciucci P, 2003. The wolf as a carnivore. In: *Wolves: behaviour, ecology and conservation*: 104-130 (LD Mech, L Boitani, Eds). University of Chicago Press, Chicago.
- Principado de Asturias, 2000. Decreto 87/2000, de 14 de diciembre, por el que se aprueba el III Plan Rector de Uso y Gestión del Parque Natural de Somiedo. *Boletín Oficial del Principado de Asturias* 301, 15227-15253.
- Principado de Asturias, 2014. *Parque Natural de Las Ubiñas-La Mesa*. Red Natural de Asturias, Consejería de Agroganadería y Recursos Autóctonos.
- R Core Team, 2024. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org/>
- Román J, Jubete F, Urrea F, Revilla E, Palomares F, 2024. Long-term mammal survey in pasture fields of the Montaña Palentina Natural Park, Cordillera Cantábrica (Spain) [Dataset]. DIGITALCSIC. DOI: [10.20350/DIGITALCSIC/16095](https://doi.org/10.20350/DIGITALCSIC/16095)
- Ruiz-Villar H, Urrea F, Jubete F, Morales-González A, Adrados B, Revilla E, Rivilla JC, Román J, Seijas J, López-Bao JV, Palomares F, 2023a. Presence of pastoral fields in mountain landscapes influences prey consumption by European wildcats. *Journal of Zoology* 319, 1-12. DOI: [10.1111/jzo.13027](https://doi.org/10.1111/jzo.13027)
- Ruiz-Villar H, Sanglas A, Benito L, Jubete F, Palomares F, 2023b. Photo captures obtained within "Camera trapping of mammals in the Cantabrian Mountains (Spain)" [Dataset]. DIGITALCSIC. DOI: [10.20350/digitalCSIC/15690](https://doi.org/10.20350/digitalCSIC/15690)
- Saïd S, Gaillard JM, Duncan P, Guillon N, Servanty S, Pellerin M, Lefeuve K, Martin C, Van Laere G, 2005. Ecological correlates of home-range size in spring-summer for female roe deer (*Capreolus capreolus*) in a deciduous woodland. *Journal of Zoology* 267, 301-308. DOI: [10.1017/S0952836905007454](https://doi.org/10.1017/S0952836905007454)
- Salvador A, Abad PL, 1987. Food habits of the wolf (*Canis lupus*) in León Province, Spain. *Mammalia* 51, 45-52. DOI: [10.1515/mamm.1987.51.1.45](https://doi.org/10.1515/mamm.1987.51.1.45)
- Sociedad Asturiana de Estudios Económicos e Industriales (SADEI), 2021. Explotaciones ganaderas y cabaña según especie. Concejos [Dataset]. Anuario Estadístico de Asturias 2021. Available online at: [https://www.sadei.es/sadei/pxweb/es/01/catalogo\\_\\_m00\\_\\_anuario\\_\\_2021\\_\\_px/6.6.5.px/](https://www.sadei.es/sadei/pxweb/es/01/catalogo__m00__anuario__2021__px/6.6.5.px/) [Accessed 20 July 2026].
- Sociedad Asturiana de Estudios Económicos e Industriales (SADEI), 2023. Explotaciones ganaderas y cabaña según especie. Concejos [Dataset]. Anuario Estadístico de Asturias 2023. Available online at: [https://www.sadei.es/sadei/pxweb/es/01/catalogo\\_\\_m00\\_\\_anuario\\_\\_2023\\_\\_px/6.6.5.px/](https://www.sadei.es/sadei/pxweb/es/01/catalogo__m00__anuario__2023__px/6.6.5.px/) [Accessed 20 July 2026].
- Torres RT, Silva N, Brotas G, Fonseca C, 2015. To eat or not to eat? The diet of the endangered Iberian wolf (*Canis lupus signatus*) in a human-dominated landscape in central Portugal. *Plos One* 10, e0129379. DOI: [10.1371/journal.pone.0129379](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129379)
- Treves A, Karanth KU, 2003. Human-carnivore conflict and perspectives on carnivore management worldwide. *Conservation Biology* 17, 1491-1499. DOI: [10.1111/j.1523-1739.2003.00059.x](https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2003.00059.x)