

Annexe 6 :

Sélection des ongulés sauvages et du cheptel par les loups en phase de recolonisation dans les monts cantabriques

de Vincent Vignon, Extrait du Bulletin de la Société Neuchâteloise des sciences naturelles, 1997, (120-2)

BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ NEUCHÂTELOISE DES SCIENCES NATURELLES 120 (2) : 71- 84. 1997

SÉLECTION DES ONGULÉS SAUVAGES ET DU CHEPTEL PAR LES LOUPS EN PHASE DE RECOLONISATION DANS LES MONTS CANTABRIQUES

VINCENT VIGNON

Office de Génie Ecologique, 5, boulevard de Créteil F-94100 Saint-Maur
tél. : 01 42 83 21 21 – fax. : 01 42 83 92 13

Mots-clés: loup, ongulés, prédation, recolonisation, pâturage.

Key-words: wolf, ungulates, predation, recolonisation, grazing.

Résumé

Depuis 1987, la recolonisation des loups dans les Monts Cantabriques (Espagne) est suivie dans une zone de 650 km². Ce territoire est caractérisé par des landes très étendues qui constituent des végétations particulièrement productives pour les grands herbivores, sous l'influence d'un climat océanique montagnard. Des communautés d'ongulés sauvages et domestiques y réalisent une exploitation de la végétation favorisant des densités très élevées de ces espèces. Une alternance saisonnière du régime alimentaire des prédateurs accompagne les transhumances du cheptel. Ainsi, le loup exploite toutes les proies disponibles, mais les ressources-clés sont constituées par les espèces présentes en hiver. Au cours de leur recolonisation de la région, les loups ont exploité des proies de taille croissante: le chevreuil, puis le cerf et le cheval. Les premières meutes ont été observées alors que les loups s'attaquaient aux cerfs. Auparavant les prédateurs étaient observés seuls et parfois en couples. Par la suite, une réorganisation des territoires de certaines meutes a été observée lorsque les loups se sont attaqués aux chevaux dans une autre partie de la zone d'étude. La densité des loups a atteint une valeur de l'ordre d'un individu pour 30 km². La superficie moyenne du territoire d'une meute, comprenant 2 à 6 loups est de 100 à 150 km².

Summary: Selection of wild and domestic ungulates by wolves during their recolonisation of the Cantabric mountains (Spain).

Since 1987 the recolonization of the Cantabric Mountains (Spain) by wolves has been monitored in a 650 km² area. This particular area, under the influence of both sea and mountain climates, is characterized by extended heathlands with high primary productivity. These conditions are suitable for the herbivore community, which occurs in very high densities.

Wolves' prey changed according to livestock transhumance. Although wolves fed upon all available prey, the key resources were the prey species that are present in the area during the winter. During the recolonisation of the area, wolves fed on prey of increasing size. First, roe deers were selected, then red deers and horses. At the beginning, wolves were observed either alone or in couples. Then the first packs were observed, when the wolves started to prey upon red deers, and finally the wolves' territories were reorganized, when they fed on horses. Wolf density reaches now about 1 individual per 30 km². The average surface area of a wolf pack (2 to 6 individuals) territory ranges between 100 and 150 km².

INTRODUCTION

Depuis 1987, les relations entre les habitats naturels, les grands herbivores sauvages et domestiques et le loup (*Canis lupus*) sont analysées dans une région des Monts Cantabriques.

Une première phase de l'étude a consisté à analyser la prédation du cheptel et des ongulés sauvages dans un massif comprenant la plus importante population de cerfs (*Cervus elaphus*) de la région. Ce massif est plus petit que le territoire moyen d'une meute. Au cours de cette phase de l'étude, les loups recolonisaient la région. Le processus de recolonisation a été observé dès le début des années 1980. Lorsque les ongulés sont bien représentés, certaines de ces espèces constituent les proies principales des loups (PIMLOTT *et al.*, 1969; MECH, 1970). Le cerf a ainsi représenté la ressource-clé des loups au cours de leur recolonisation de la région. La prédation a alors été suivie en analysant l'évolution de certains paramètres démographiques de la population de cerfs, de même que la répartition des attaques sur les autres ongulés dans le massif à cerfs et aux alentours (VIGNON, 1994, 1995a, 1995b, 1996).

L'étude actuelle porte sur une superficie plus vaste comprenant les territoires de cinq meutes. Elle fait la synthèse de dix années d'observation. L'objectif de cet article est de mettre en relation les caractéristiques de distribution des ongulés sauvages et domestiques avec la répartition dans l'espace et dans le temps des attaques des loups sur ces espèces. Les caractéristiques des habitats et les mécanismes écologiques qui expliquent les hautes densités d'ongulés de la région sont discutés. La sélection des proies par le loup dans l'espace et dans le temps est alors analysée depuis les premières phases de

recolonisation des prédateurs dans la région jusqu'à la stabilisation de leurs effectifs.

ZONE D'ÉTUDE

La zone d'étude, d'une superficie d'environ 650 km², est située dans les Monts Cantabriques, dans la province autonome des Asturies, en Espagne (fig. 1).

La cordillère Cantabrique est une chaîne de montagnes orientée selon un axe est-ouest. La ligne de crête de ce massif, qui culmine à 2'200 m, se trouve environ à 60 km de la mer. La zone d'étude s'étend de la ligne de crête à la mer sur une longueur de 35 km. Selon l'altitude et l'exposition, les milieux naturels de ces régions bénéficient d'influences méditerranéennes, atlantiques ou boréales.

Climat

La zone d'étude, située sur le versant nord des monts Cantabriques, connaît un climat dominé par les influences océanique et montagnarde. Malgré l'altitude, le climat est relativement doux du fait de la proximité de la mer. La nébulosité et les précipitations sont abondantes. A Cangas de Narcea, qui est situé au voisinage de la zone d'étude à 670 m d'altitude, la température moyenne est de 4 °C en janvier et de 17 °C en juillet. Les précipitations sont de 1'856 mm/an (GARCIA DE PEDRAZA & PALLARES QUEROL, 1985). L'enneigement est variable. La neige tombe en général entre le mois de novembre et le mois de mai. La fonte des neiges est souvent rapide. La montagne peut alors être sans neige au cours des mois d'hiver, au-dessous de 1'700 mètres

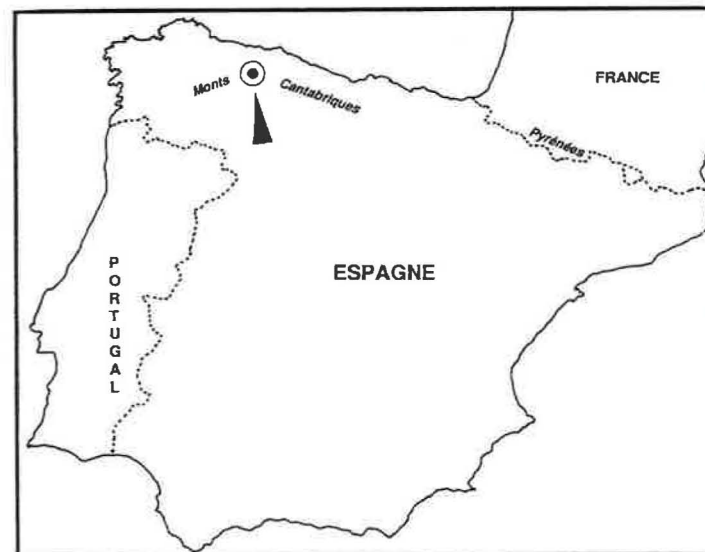


Figure 1 : Situation de la zone d'étude.

Substrat et végétation

Le massif est formé de couches sédimentaires plissées. Des terrains calcaires alternent avec des couches plus ou moins métamorphosées (gneiss, arène granitique d'érosion, ...).

Les forêts, qui représentent un peu moins de la moitié de la surface totale, se développent principalement sur les versants exposés au nord et au nord-est. Trois formations principales sont présentes :

- les forêts de chênes (*Quercus pedunculata*) plus ou moins hétérogènes couvrent les versants de l'étage collinéen jusqu'aux pentes les plus chaudes de l'étage montagnard,
- une forêt de hêtres (*Fagus sylvatica*)

relativement homogène domine l'étage montagnard. De place en place, la hêtraie est mélangée aux houx (*Ilex aquifolium*) ou aux ifs (*Taxus baccata*),

- une hêtaie (*Betula alba*), comprenant des alisiers blancs (*Sorbus aria*) et des sorbiers des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*) marque la limite supérieure de la forêt.

Les milieux ouverts, qui représentent une peu plus de la moitié de la surface totale, sont dominés par les landes à bruyères. Celles-ci sont supraforestières ou recouvrent les pentes généralement plus sèches, dont les sols sont souvent dégradés ou peu évolués (évolution régressive des sols liée au pastoralisme: surpâturage et feux pastoraux).

Des pelouses subalpines sont présentes au-

dessus de 1'800-1'900 m. Des formations de pelouses sont également en place sur quelques pentes abruptes des étages collinéens et montagnards exposés au sud (sol squelettique). Localement, celles-ci sont colonisées par le chêne vert (*Quercus ilex*), ou le chêne pubescent (*Quercus pubescens*) sur les sols calcaires.

Activités humaines

Le pastoralisme, et notamment l'élevage du cheval ou de la vache pour la production de viande, représente l'activité économique principale de la région. Le cheptel de la zone d'étude est dominé par ces deux espèces auxquelles se mêlent quelques chèvres, ânes, mulets, bardots. Il n'y a plus de moutons depuis les années '70 (BOBBÉ, 1993), à l'exception des zones de transhumance utilisées de l'été à l'automne.

Les vaches sont conduites aux pâturages et redescendues chaque jour au printemps et en automne. Les troupeaux restent en permanence en montagne lorsque les conditions climatiques deviennent favorables, entre les mois de mai-juin et la mi-octobre. Pendant cette période, des chiens seuls gardent les vaches.

Les chevaux paissent en liberté toute l'année, dans des pâturages situés en altitude et le plus souvent éloignés des habitations. Leur surveillance est restreinte.

Quelques chèvres sont maintenues à proximité des villages et déplacées d'un versant à l'autre.

Une exploitation agricole familiale destinée à la production vivrière est pratiquée autour des villages. La sylviculture est inexistante, excepté une exploitation prohibée de bois de

chauffage à proximité des habitations.

En 40 ans, de 1940 à 1980, la population de la région a chuté de deux tiers. La densité humaine y est actuellement d'environ 6 habitants par km² alors que la moyenne des Asturies est de 106 habitants par km² (A. HARTASANCHEZ, comm. pers.).

Paysages et pastoralisme

L'importance des landes à bruyères est une caractéristique majeure de la région. Selon les expositions et les substrats, la composition des landes est très variable. La répartition des grands herbivores, qu'ils soient sauvages ou domestiques, ne se fait pas au hasard sur ces formations végétales. Une recolonisation spontanée d'une végétation arbustive souvent très dense apparaît dans les secteurs soumis à la déprise agricole.

Dans la région étudiée, la douceur du climat et l'importance des précipitations, augmentées par la nébulosité, soutiennent une forte productivité de la végétation. Dans ces conditions, le territoire est particulièrement favorable aux activités pastorales.

D'importantes populations de grands herbivores coexistent dans les landes et les forêts de la région. Cette situation est particulièrement favorable à l'étude des relations entre les habitats naturels, les grands herbivores et leur prédateur.

MÉTHODES

L'analyse est fondée d'une part sur une interprétation de la répartition des ongulés et des loups dans l'ensemble de la zone étudiée

et, d'autre part, sur les données d'une étude menée depuis 1987 dans un secteur de cette zone. Dans ce secteur, d'une superficie d'environ 50 km², l'étude a consisté à analyser l'impact des loups sur la démographie des espèces-proies et notamment sur la principale population de cerfs de la zone d'étude. Ainsi des indicateurs relatifs à la structure de cette population ont pu être quantifiés chaque année (VIGNON, 1995b).

Les données de terrain ont été recueillies au cours d'itinéraires-échantillons. Ces itinéraires ont été déterminés dans le but de recueillir une information la plus représentative possible de la diversité des habitats tout en ayant la possibilité d'allier des observations directes des animaux à la collecte d'indices de présence. Seize séjours sur le terrain ont été réalisés au cours des dix années de cette étude, totalisant 174 jours sur le site.

Les loups ont été principalement suivis grâce à leurs traces. Les fèces et les restes alimentaires ont été systématiquement collectés et analysés. Les observations directes, relativement rares, ont permis de compléter les informations relatives au nombre et au type d'individus; seize observations directes ont été réalisées par l'auteur. Les données de terrain ont été complétées par une enquête menée auprès des éleveurs, des chasseurs et des naturalistes.

Une partie des données présentées dans cette étude sont qualitatives. C'est notamment le cas de l'évaluation de l'importance relative de chaque espèce-proie pour le loup. Cette démarche a été privilégiée du fait de l'hétérogénéité des sources de données: analyse des fèces, restes alimentaires, nombres d'ongulés capturés et de l'hétérogénéité de la répartition des

données brutes selon les massifs. De plus, les niveaux de prédation relatifs exercés par le loup sur chacune des espèces-proies sont suffisamment différents pour permettre de les hiérarchiser sans ambiguïté.

RÉSULTATS

Répartition des grands herbivores dans la zone d'étude

Les espèces prises en compte sont celles qui sont suffisamment représentées dans le territoire étudié, c'est à dire dont l'aire de répartition est supérieure à 5 % de la superficie de la zone d'étude. Ces espèces sont, parmi le cheptel, le cheval (*Equus caballus*), la vache (*Bos taurus*), le mouton (*Ovis amon*) et, parmi les ongulés sauvages, le cerf, le chevreuil (*Capreolus capreolus*), l'isard (*Rupicapra rupicapra*) et le sanglier (*Sus scrofa*).

La figure 2 présente une répartition de ces espèces en tenant compte de: a) leur poids moyen, b) la proportion de la superficie de la zone d'étude qu'elles fréquentent, et c) leur présence permanente ou temporaire sur le terrain (transhumance).

Il apparaît que les grandes espèces comme le cheval ou la vache sont largement réparties et représentent une biomasse importante dans la zone d'étude. A l'opposé, les moutons ou les isards sont des espèces de petite taille et de surcroît leurs aires de répartition sont très localisées. Parmi les espèces de taille intermédiaire, deux ongulés sauvages, le sanglier et le chevreuil sont très largement répartis dans le territoire. Le cerf, qui représente le troisième ongulé en ordre de taille, est présent dans une aire de répartition limitée par rapport à la superficie de la zone

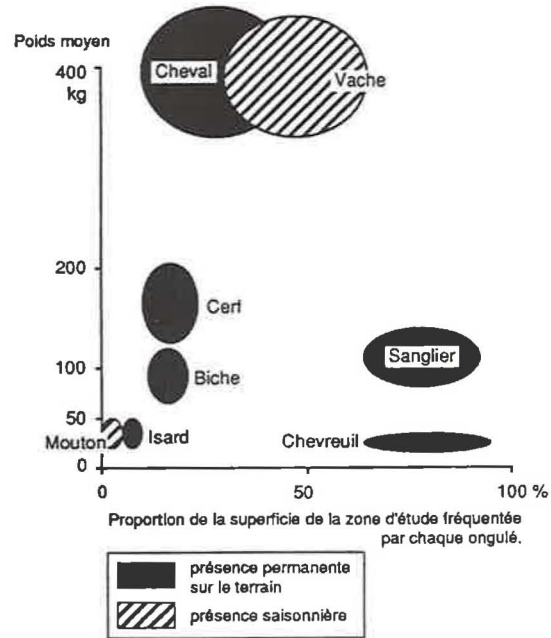


Figure 2 : Répartition des ongulés en fonction de leur poids, de l'importance de leur répartition dans la zone d'étude et de leur présence permanente ou saisonnière.

étudiée (environ 15 %).

La figure 3 présente la répartition des proies principales: le cheval, la vache et le cerf. Les zones de transhumance du mouton ont également été représentées en raison de leur exploitation saisonnière par les loups.

Le cheval et le cerf sont les deux plus grandes espèces présentes toute l'année en montagne. La présence de la vache ou du mouton est saisonnière. Ainsi, les espaces fréquentés par les chevaux et ceux fréquentés par les cerfs sont les seules zones dans

lesquelles les loups peuvent se nourrir toute l'année, et en particulier en hiver. Les aires de répartition des deux espèces sont disjointes. Le cheval est présent au nord de la zone d'étude et le cerf au sud de celle-ci. Les cerfs sont divisés en trois populations dont celle du centre est nettement plus importante. Le cerf et le cheval constituent ainsi des espèces-clés pour le loup, et leur répartition influence fortement son activité dans la région. Les autres ongulés ne représentent qu'un complément alimentaire saisonnier pour le prédateur.

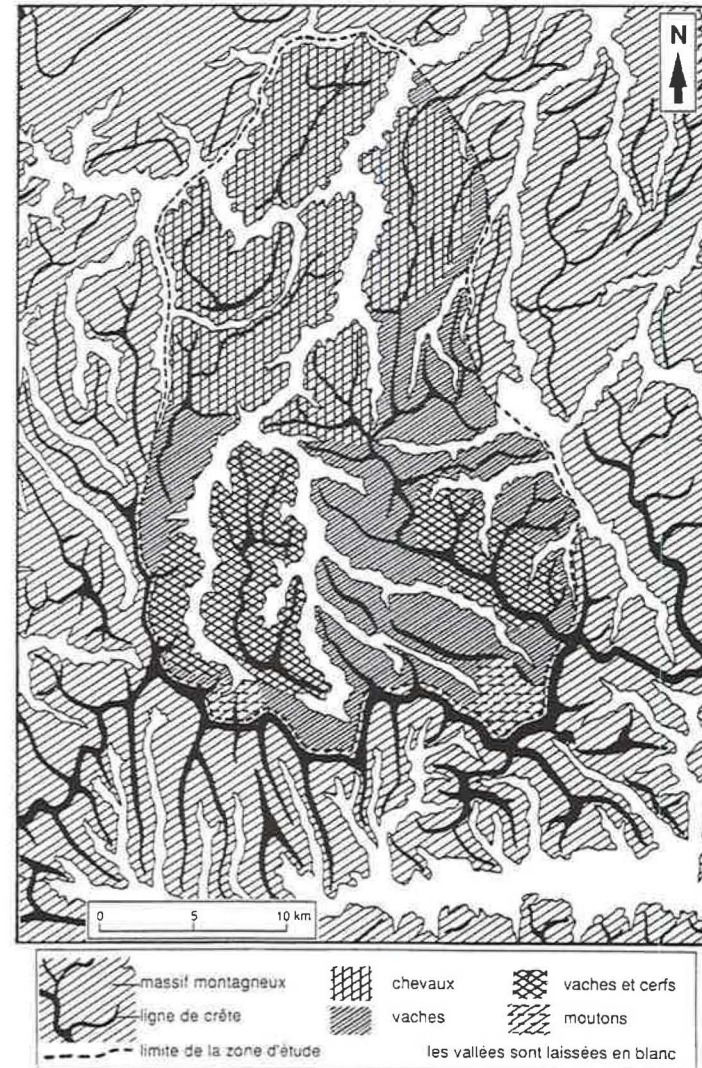


Figure 3 : Répartition des principaux ongulés sauvages et domestique dans la zone d'étude.

Alors que le territoire est relativement bien couvert par l'une ou l'autre des deux plus grandes espèces du cheptel que sont la vache et le cheval, seul ce dernier est présent toute l'année en montagne avec les ongulés sauvages.

L'ensemble de ces caractéristiques, qui concernent la répartition des grands herbivores sauvages ou domestiques, sont déterminantes dans la prédation de ces espèces par le loup.

Importance de chaque espèce-proie pour le loup

Tous les ongulés de la zone d'étude sont exploités par le loup. Toutefois, l'exploitation des proies se fait selon un rythme saisonnier dépendant des transhumances du cheptel (VIGNON, 1995b).

Le suivi des attaques des loups aux troupeaux et l'analyse des restes alimentaires ou des fèces montrent que le cheval, le cerf et la vache sont les ongulés les plus exploités.

Localement, le sanglier peut être une proie importante. Le chevreuil a représenté une proie déterminante avant l'augmentation du nombre des loups. Il est actuellement régulièrement attaqué mais ne semble pas constituer une proie importante dans l'un ou l'autre des massifs de la zone d'étude. Les moutons font l'objet d'une prédation liée à la transhumance dans une partie limitée de la zone d'étude. Ces secteurs, situés en haute altitude, ont très peu été visités par les loups en dehors de ces périodes. Enfin, l'isard, qui est très peu touché par la prédation du loup, est le seul ongulé sauvage dont les effectifs ont significativement augmenté au cours des dix dernières années.

Recolonisation de la région par les loups

La figure 4 présente les principaux événements survenus dans la zone d'étude au cours des dix années d'observation.

L'effectif minimal des populations de loups dans la région a été noté à la fin des années 1970. A cette époque, quelques individus étaient présents. Leur activité était essentiellement relevée dans la zone centrale comprenant la principale population de cerf de la région et de nombreux chevreuils. Les loups étaient observés seuls ou en couple.

L'augmentation du nombre des loups a été plus remarquable à partir de la fin des années 1980. A cette époque, les loups, qui se nourrissent essentiellement aux dépens des chevreuils, en particulier en hiver, se sont mis à attaquer les cerfs. Parallèlement, les premières meutes d'environ cinq individus ont été observées dans les zones comprenant à la fois des vaches et des cerfs. Les premières attaques sur les chevaux ont été notées dans la moitié nord de la zone d'étude, au début des années 1990.

Le nombre de loups semble s'être stabilisé vers 1992-93. Depuis cette date, cinq à sept meutes comprenant 2 à 6 individus fréquentent les 650 km² de la zone d'étude. Le nombre de loups par meute est maximal au cours de l'automne avant qu'intervienne une mortalité hivernale des jeunes. En automne, cela représente une moyenne d'un loup pour 30 km². La superficie moyenne du territoire des meutes serait d'environ 100 à 150 km² en tenant compte d'un recouvrement partiel des territoires adjacents.

Ainsi, dans l'ensemble de la zone d'étude, la recolonisation du loup a été marquée par deux événements :

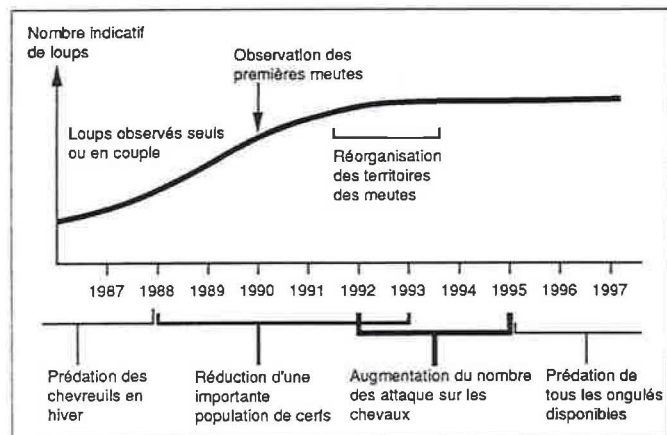


Figure 4 : Principaux événements relevés dans la zone d'étude, au cours de la recolonisation de la région par les loups.

- Une exploitation intensive de la principale population de cerfs située dans le sud de la zone d'étude à la fin des années '80. Celle-ci a été réduite de plus de la moitié (de 1'200 individus en 1988 à environ 500 en 1993; Vignon, 1995b). Auparavant les loups capturaient principalement les chevreuils. La plus forte activité des loups a été observée au cours de l'hiver rigoureux de 1991-92 dans ce massif. Une journée de battue au loup a permis d'y dénombrier 9 individus sur une superficie prospectée d'environ 10 km² (A. HARTASANCHEZ, comm. pers.). D'après le suivi des traces de loups et les observations directes, au moins deux meutes fréquentaient cet espace de 50 km².

- Une importante prédation exercée sur les chevaux, dans le nord de la zone d'étude. Cette prédation a suivi la réduction de l'effectif de la population de cerfs à partir de 1992. Parmi les chevaux capturés, les

poulains représentent un peu plus de la moitié des individus tués, les subadultes (d'un âge compris entre 1 et 3 ans) un tiers et les adultes moins de 10 %. Le nombre des chevaux tués a augmenté de 1992 à 1995, passant de 100-150 captures par an à un peu plus de 300 (Données non publiées de la garderie de la chasse). Cette prédation a été réalisée sur une population d'environ 1'500 chevaux qui occupe une superficie de 150 km².

DISCUSSION

Interactions entre la végétation et les communautés de grands herbivores

La densité des grands herbivores sauvages et domestiques a beaucoup varié depuis le

siècle dernier. Parmi ces espèces, celles qui ont connu les plus importantes variations d'effectif sont les plus grandes : le cerf, mais plus particulièrement la vache et le cheval.

Les cerfs ont disparu de la cordillère à la fin du 19^{ème} siècle (NORES, 1986). Ils ont été réintroduits dans de grandes réserves de chasse créées au cours des années 1950 (BRAZA *et al.*, 1989). Le nombre de vaches, généralement élevé, a varié au gré des facteurs économiques locaux et du nombre d'éleveurs. L'élevage s'est développé à partir du 16^{ème} siècle. Le maximum de densité humaine et d'effectif du cheptel a été atteint au cours des années 1910-1920 (A. HARTASANCHEZ, comm. pers.).

Les très hautes densités de grands herbivores ont provoqué une régression de la forêt. Le morcellement de la forêt a favorisé une extension des landes à bruyères qui constituent une part importante du potentiel alimentaire pour les herbivores. La biomasse végétale disponible dans les diverses formations de landes est élevée. Ces végétations bénéficient de la douceur du climat et de l'abondance des précipitations, auxquelles s'ajoute l'eau apportée par les brouillards qui se condense sur ces végétaux très ramifiés.

Dans le massif de 50 km² comprenant la plus importante population de cerfs, situé au sud de la zone d'étude, il y avait 850 vaches et près de 1'200 cerfs, avant la phase de réduction de ces derniers par les loups à la fin des années 1980 (VIGNON, 1995b). Les densités étaient alors de 24 cerfs et de 17 vaches pour 100 hectares. Vers 1950, il n'y avait pas de cerf mais 40 à 50 vaches pour 100 hectares et des moutons non dénombrés. Bien que ces valeurs paraissent très élevées, un processus lié aux complémentarités des modes de pâturage des grands herbivores

favorise de telles densités.

Dans la zone d'étude, ce processus intervient entre un herbivore de grande taille, en l'occurrence la vache, et un herbivore de taille inférieure comme le cerf ou encore le mouton, qui étaient autrefois répandus dans la région.

La vache, qui consomme de grandes quantités de fourrage, est moins sélective que le cerf. D'autre part, du fait de la largeur de sa mâchoire, elle ouvre les tapis continus d'espèces herbacées sociales comme le nard dressé (*Nardus stricta*). Les trouées ainsi créées dans la végétation herbacée dense favorisent des espèces végétales qui sont peu représentées dans les pelouses homogènes non pâturées par les vaches. Les plantes sociales, largement consommées par ces dernières, sont peu consommées par les cerfs ou par les moutons. Par contre, les plantes favorisées par le mode de pâturage de la vache sont sélectionnées par ces derniers (CLUTTON-BROCK & ALBON, 1989 ; In: VIGNON, 1995b).

Ainsi, la communauté de grands herbivores de la zone d'étude comprend des espèces sélectives comme le chevreuil, des espèces peu sélectives à ingestion massive comme la vache et le cheval, enfin des espèces aux exigences intermédiaires comme le cerf et l'isard. La coexistence des communautés d'herbivores limite le reboisement spontané et agit directement sur la structure, la richesse, la diversité et la productivité des formations végétales (SCHAAL, 1995).

L'importante productivité primaire des végétations et l'effet bénéfique de l'écologie des communautés de grands herbivores sur ces milieux a favorisé une densité très élevée d'ongulés sauvages et domestiques. Le cumul de ces facteurs favorables pour les ongulés a

vraisemblablement favorisé les loups lors de leur expansion démographique dans la région.

Variations de la densité des loups dans l'espace et dans le temps

Au cours de la période d'étude, le nombre de loups a augmenté pour atteindre une valeur maximale vers 1992-93. La densité atteinte d'environ un individu pour 30 km² est proche de la valeur maximale notée par ZIMEN (1982), qui précise que la densité moyenne en Amérique du Nord est d'environ un loup pour 150 km². En Espagne BLANCO *et al.* (1990, 1992) signalent des densités équivalentes à celles qui ont été observées dans la zone d'étude, dans la moitié sud des monts Cantabriques et des densités supérieures de l'ordre d'un loup pour 15 à 20 km² dans la région de Zamora (Sierra de la Culebra).

Dans la zone d'étude, le nombre moyen de loups par meute semble diminuer de l'automne à la fin de l'hiver, vraisemblablement en raison d'une mortalité des jeunes au cours de cette période.

D'importantes fluctuations de la présence des loups ont été observées dans certaines parties de la zone d'étude. Les variations d'activité les plus importantes ont été notées dans le massif de 50 km², qui comprend la plus importante population de cerfs de la zone d'étude. La densité la plus élevée y a été observée de l'hiver 1991 à l'été 1992. Deux meutes ont alors intensivement exploité la population de cerfs adultes en hiver et les faons en été (VIGNON, 1995b). Par la suite, les loups n'ont plus été observés dans cette zone, du mois d'août 1992 au mois de mars 1993. Dès leur retour, ils ont poursuivi leur prédation sur les cerfs. D'importantes

variations de densité, chez les loups, ont également été observées dans la zone d'élevage des chevaux avec un maximum de densité noté au printemps.

Les meutes de la zone d'étude qui ont exploité intensivement les cerfs à la faveur de l'enneigement hivernal, ou celles qui ont exploité les poulains peu après leur naissance au cours des mois d'avril et de mai, ont fréquenté des zones d'une superficie d'environ 50 km². Ces superficies sont très inférieures à celle du territoire moyen d'une meute qui est de l'ordre de 150 km². Les territoires de deux meutes voisines pouvaient ainsi se chevaucher lors de l'exploitation d'une ressource particulièrement abondante.

Sélection et exploitation des proies dans l'espace et dans le temps

Les espèces-proies présentes en hiver en montagne constituent les ressources-clés des loups, étant donné l'indisponibilité de la plupart des espèces domestiques à cette saison. Ainsi, au cours de leur phase de recolonisation, les loups ont successivement exploité, en hiver ou en dehors des périodes de transhumance, des proies de taille croissante, c'est à dire : les chevreuils, les cerfs et les chevaux. Ces espèces-proies, disponibles toute l'année, assurent également le maintien des prédateurs dans la région.

Alors que la densité des loups était faible et celle des ongulés forte, les prédateurs exploitaient essentiellement les chevreuils en hiver. Le changement de proie du chevreuil au cerf, qui a été observé à la fin des années 1980, marque une première étape de la recolonisation du territoire par les loups. Cette étape a également été caractérisée par l'apparition des premières meutes vers 1990 (VIGNON, 1995b).

La taille de la proie principale est l'un des facteurs importants qui détermine le nombre de loups par meute, cette proie devant nourrir le groupe lors de chaque événement de capture (ZIMEN, 1982). Dans de bonnes conditions alimentaires, une population de loups peut doubler en 2 à 5 années (FULLER, 1995). Le nombre de loups est directement corrélé à la densité des ongulés (FULLER, 1995).

Des loups colonisateurs et des loups établis ont été étudiés dans des régions d'Amérique du Nord dans lesquelles les proies étaient constituées par le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) ou par le wapiti (*Cervus elaphus*). Dans chaque situation, les loups colonisateurs se nourrissaient de faons alors que les loups établis se nourrissaient de cerfs adultes (BOYD *et al.*, 1994 In: VIGNON, 1995b).

Au cours des processus de recolonisation des loups étudiés en Amérique du Nord, la prédation exercée sur des proies de taille croissante s'est opérée entre le jeune et l'adulte d'une même espèce. Dans la zone d'étude, ce changement de proie a été observé entre les adultes de deux espèces de taille très différente, le chevreuil étant une proie plus petite qu'un faon de cerf en hiver (VIGNON, 1995b). L'originalité du changement d'espèce-proie observé dans la zone d'étude par rapport à ce qui a été noté en Amérique du Nord est une conséquence de l'absence d'une espèce d'ongulé de taille équivalente à celle du chevreuil dans le nord du continent américain.

Le fait que les loups colonisateurs se soient mis à capturer des proies de taille croissante est d'autant plus remarquable que, parmi les cerfs, les loups ont sélectionné les mâles plus lourds que les biches (VIGNON 1995b, 1996).

L'apparition d'une nouvelle proie, en l'occurrence le cheval, dans le régime du loup après une réduction de la population d'une espèce-proie antérieure, en l'occurrence le cerf, est connue (différentes références sont mentionnées dans BRANGI *et al.*, 1992). Une réorganisation des territoires des meutes de loups a été observée au cours de cette période de transition.

Comme l'a relevé FULLER (1989), le fonctionnement et la territorialité des meutes évoluent en fonction des disponibilités alimentaires. Après une concentration des activités d'au moins deux meutes dans le massif comportant la principale population de cerfs, l'activité des prédateurs s'est davantage portée vers d'autres espaces principalement occupés par des chevaux.

Le cerf et le cheval sont devenus les deux proies principales du loup dans la zone d'étude, parce que ce sont les deux plus grandes espèces disponibles toute l'année et parce qu'une fois installés en meute, les loups pouvaient s'attaquer à ces proies. Leur répartition essentiellement disjointe dans le territoire a déterminé, en grande partie, la localisation des principaux secteurs d'activité des meutes qui ont été notés ces dernières années. Dans le même ordre d'idée, l'exploitation des moutons dans les pelouses subalpines a provoqué une extension saisonnière des territoires de certaines meutes vers certains secteurs de haute altitude.

La sélection des proies par les loups s'est opérée par une optimisation de l'exploitation des ongulés dans l'espace en fonction de la répartition des proies, de leur abondance, de leur disponibilité et de leur taille corporelle.

Cette sélection des espèces s'est également opérée en fonction des rigueurs climatiques qui influencent, d'une année sur l'autre, la

vulnérabilité des proies. Ainsi, les faons ont été tués, en été, à la suite des hivers rigoureux alors que les veaux constituaient la proie des loups sur les mêmes sites après les hivers plus cléments (VIGNON 1995b, 1996).

CONCLUSION

La qualité biologique des habitats naturels des Monts Cantabriques dépend du maintien d'une communauté de grands herbivores. Celle-ci comprend des espèces dont les aptitudes alimentaires se complètent. Le peuplement actuel des ongulés sauvages est insuffisant pour maintenir la diversité, la richesse et la productivité des formations végétales, le rôle écologique des grandes espèces domestiques (bovins, équidés) est indispensable. Ces dernières espèces perpétuent le rôle écologique des chevaux et des bovidés sauvages disparus de la région.

Les conditions climatiques favorables de la région et les effets bénéfiques de la communauté d'ongulés sur la productivité des milieux naturels ont permis d'atteindre de très hautes densités de grands herbivores sauvages et domestiques. La densité des loups, au terme de leur expansion démographique, a bénéficié de ce potentiel. La présence des prédateurs, aux densités actuelles, dépend en partie du pastoralisme parce que les loups exploitent toutes les proies disponibles. Cette situation est une source de conflit sur un plan économique.

Le déclin du pastoralisme représente donc une menace pour la conservation de la richesse biologique exceptionnelle des landes et des vieilles forêts pâturées de la région.

(flore, espèces animales invertébrés, mais également grand tétras, ours, ...).

Si l'activité pastorale doit être limitée à terme, la conservation des habitats naturels des Monts Cantabriques pourrait être assurée par le remplacement progressif des grandes espèces pastorales par des équidés et des bovidés de races rustiques ou d'espèces sauvages. C'est l'un des objectifs possibles pour ce territoire.

Pour assurer la conservation du loup, encore faut-il réaliser un projet dans un espace suffisant en regard de la superficie occupée par les meutes d'une population minimale viable. Cela représenterait une superficie d'environ 4'000 km², pour une population de loups comprenant par exemple une trentaine de meutes, en tenant compte d'une superficie moyenne de leurs territoires de 150 km² se recouvrant partiellement.

REMERCIEMENTS

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 Eric 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 Paul-Emile Lafleur pour ses conseils lors de la relecture du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- BLANCO, J.C., CUESTA, L., & REIG, S. 1990. El lobo (*Canis lupus*) en Espana - situacion, problematica y apuntes sobre su ecologia. *ICONA, Coleccion Tecnica, Madrid*. 118 pp.
- 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.
- BOBBÉ, S. 1993. Statut légal de l'animal sauvage et pratiques sociales: exemple du loup et de l'ours dans la cordillère Cantabrique. *Forestier 21 (supplément: Actes du colloque "Protection et gestion de la faune sauvage en milieu rural et forestier")*: 407-428.
- BRANGI, A., ROSA, P., & MERIGGI, A. 1992. Predation by Wolves (*Canis lupus* L.) on wild and domestic Ungulates in Northern Italy. In: Spitz, F., Janeau, G., Gonzales, G., & Aulagnier, S. eds): Colloque "Ongulés/Ungulate 91", *SFEPM - IRGM, Paris - Toulouse*. pp. 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.
- FULLER, T.K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife Monographs* 105: 1-41.
- FULLER, T.K. 1995. Guidelines for gray wolf management in the northern great lakes region. Technical publication 271. *International Wolf Center, Ely*. 19 pp.
- GARCIA DE PEDRAZA, L., & PALLARES QUEROL, M. 1985. El Clima y la caza mayor. *Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentation, Madrid*. 35 pp.
- MECH, L.D. 1970. The wolf: the ecology and the behaviour of an endangered species. *The Natural History of Press, New York*. 384 pp.
- NORES, C. 1986. Los Mamíferos, Naturaleza de Asturias. *GH Editores, S.A., Gijon*. 78 pp.
- PIMLOTT, D.H., SHANNON, J.A., & KOLENOSKY, G.B. 1969. The ecology of the timber wolf in Algonquin Provincial Park. *Ont. Dep. Lands and For. Res. Rep. Wildl.* 87: 1-92.
- SCHAAL, A. 1995. Les ongulés peuvent-ils être des auxiliaires dans la gestion des milieux naturels herbacés? In : Forum des gestionnaires du 31 mars 1995: La gestion des milieux herbacés. *Espace naturels de France, Réserves naturelles de France & Ministère de l'Environnement, Paris*. pp. 23-34.
- VIGNON, V. 1994. Espagne: quand on parle du loup ... *Le Courrier de la Nature* 148: 28-32
- VIGNON, V. 1995a. Première analyse de la prédation des ongulés par les loups dans un massif des monts Cantabriques (Asturies, ESPAGNE). *Mémoire de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes*. 63 pp.
- VIGNON, V. 1995b. Analyse de la prédation des ongulés par les loups (*Canis lupus*) dans un massif des Monts Cantabriques (Asturies, Espagne). *Cahiers d'éthologie Appliquée* 15 (1): 81-92.
- VIGNON, V. 1996. La predacion del lobo sobre ungulados en Asturias. *Quercus* 130: 12-15.
- ZIMEN, E. 1982. A wolf pack sociogram. In: Wolves of the world - perspectives of behaviour, ecology and conservation. Harrington, F. H. , & Paquet, P. C. (eds). *Noyes, Park Ridge* pp. 282-322.