

Régime alimentaire du loup et sélection des proies dans le sud-Est des Carpates, Roumanie



Citation: Sin T, Gazzola A, Chiriac S, Rîșnoveanu G (2019) Wolf diet and prey selection in the South-Eastern Carpathian Mountains, Romania. PLoS ONE 14(11): e0225424. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225424>

RESEARCH ARTICLE

Wolf diet and prey selection in the South-Eastern Carpathian Mountains, Romania

Teodora Sin^{1,2*}, Andrea Gazzola², Silviu Chiriac³, Geta Rîșnoveanu^{1*}

1 Department of Systems Ecology and Sustainability, Faculty of Biology, University of Bucharest, Bucharest, Romania, **2** Association for the Conservation of Biological Diversity, Focșani, Vrancea County, Romania, **3** Environmental Protection Agency, Focșani, Vrancea County, Romania

* teodora.sin@g.unibuc.ro (TS); geta.risnoveanu@g.unibuc.ro (GR)

Résumé

La population de loups Roumaine, l'une des plus importantes d'Europe, occupe une aire totale de 154 500 km² et s'étend sur une variété de paysages - des collines et plateaux anthropisés aux montagnes éloignées et densément boisées. Cependant, cette population est nettement sous-étudiée, et même les connaissances de base sur les habitudes alimentaires de l'espèce sont insuffisantes. Le régime alimentaire des loups a été évalué sur la base de 236 échantillons d'excréments collectés entre novembre 2013 et octobre 2014, en suivant des transects préétablis (longueur totale = 774 km). La zone d'étude (600 km²) est un **écosystème multi-proies** dans le secteur sud des Carpates Roumaines orientales. **Nos résultats soulignent que plus de 80% du régime alimentaire des loups est basé sur les ongulés sauvages. Le sanglier est clairement sélectionné** ($D = 0,74$) et est l'espèce la plus commune dans le régime ($Bio = 72\%$), tandis que le chevreuil ($Bio = 10\%$) et le cerf rouge ($Bio = 5\%$) ont une contribution plus faible. Les espèces domestiques ont représenté la deuxième catégorie de proies la plus importante au cours des deux saisons. Parmi elles, le chien est une source de nourriture particulièrement importante ($Bio\ 3,5-10,9\%$). Les autres espèces domestiques (chèvre, mouton, cheval) ont une importance marginale dans le régime alimentaire des loups et dans leur présence saisonnière. Les largeurs de niche standardisées sont faibles au cours des deux saisons ($B_{Aw} = 0,07$, $B_{As} = 0,12$), et un degré élevé de chevauchement dans les ressources utilisées a été observé ($\widehat{O}_{ms} = 0,99$). Notre étude représente la première étape vers la compréhension du comportement de recherche de nourriture des loups dans les Carpates Roumaines et est précieuse pour aborder les questions complexes de gestion et de conservation des populations de loups et d'ongulés sauvages.

INTRODUCTION

Le loup (*Canis lupus*, L. 1758) est communément décrit comme une espèce généraliste, en raison de sa large distribution historique et de son comportement alimentaire diversifié et adaptable [1]. En Europe, des études récentes ont révélé que le loup se nourrit principalement d'ongulés sauvages de taille moyenne, comme le sanglier *Sus scrofa*, le chevreuil *Capreolus capreolus* et le chamois *Rupicapra rupicapra*, ou d'ongulés sauvages de grande taille, comme le renne *Rangifer tarandus*, l'élan *Alces alces* et le cerf élaphe *Cervus elaphus* [2, 3]. Bien que le loup soit bien adapté à la capture de grands herbivores, lorsqu'ils ne sont pas disponibles, il peut consommer n'importe quoi, des mammifères sauvages de petite taille aux fruits, en passant par les oiseaux et les ressources anthropiques, comme les déchets et le bétail [4-6]. En raison de ce comportement alimentaire, le loup a toujours été perçu par l'homme comme un concurrent (pour les espèces de gibier ou le bétail) et a été persécuté dans

le cadre d'un conflit sans cesse renforcé, qui se manifeste avec une intensité différente dans l'aire de répartition du loup [7].

Aujourd'hui, au niveau Européen, la perte et la fragmentation de l'habitat ont conduit à un manque d'habitat approprié et à une répartition inégale, avec plusieurs populations de loups de tailles et de degrés d'isolement différents [8]. Les paysages plus fragmentés et dominés par l'homme de l'Europe centrale et occidentale fournissent des habitats à de petites populations isolées, tandis que certaines des plus grandes populations de loups se trouvent en Europe de l'Est [9], notamment dans les Carpates, où les paysages forestiers et la biodiversité ont été historiquement mieux préservés [10, 11]. Cependant, depuis la chute du régime communiste à la fin des années 1980, l'intégrité écologique de ces forêts n'a cessé de diminuer sous la pression d'un pâturage inefficacement contrôlé et de l'augmentation des activités touristiques, ainsi que de récents changements dans la propriété foncière et les pratiques forestières [11, 12].

Les particularités de l'habitat, la densité et la vulnérabilité des proies [13], ainsi que le niveau d'exploitation des ressources naturelles par l'homme [14, 15] sont considérés comme des facteurs clés qui influencent la dynamique spatiale et temporelle et l'écologie alimentaire du loup. Zlatanova et al. [2] ont noté que les loups présentent des adaptations écologiques spécifiques dans leur alimentation, selon qu'ils habitent des habitats naturels ou anthropiques. Parallèlement, la **disponibilité** des proies et la sensibilité des loups aux changements de proies déterminent le statut écologique d'une meute de loups [15]. Une grande variabilité dans la sélection des proies peut se produire localement (c'est-à-dire entre meutes voisines) et régionalement [16], en fonction du contexte comportemental et écologique particulier [1].

Sur la base des données fournies par Kaczensky et al. [9], il a été estimé que la population de loups sur le territoire Roumain représente plus de 80% de la population totale de loups des Carpates. Géré activement dans le passé, le loup a disparu des plaines Roumaines à la fin des années 1970 [17], et on ne le trouve plus que dans les Carpates et sur le plateau de Transylvanie [18], où il occupe une superficie de 154 500 km². Dans cette zone, l'espèce est présente dans une variété de paysages, parmi lesquels les montagnes éloignées et densément boisées représentent plus de 70%, tandis que les collines et les plateaux fortement anthropisés forment moins d'un tiers du territoire du loup.

Le régime alimentaire du loup et les interactions entre le loup et ses proies ont été largement étudiés en Europe. Cependant, peu d'études ont documenté l'écologie alimentaire de la population de loups Roumaine, qui est la partie la plus représentative de la population de loups des Carpates. Bien que certaines études existent (par exemple [19, 20]), les informations sont sporadiques et inexhaustives. D'après les analyses du contenu des estomacs, dans les années 1970, les ongulés sauvages et domestiques étaient présents dans des proportions similaires (28% et 27%, respectivement) [19], alors que plus récemment, des pourcentages plus élevés d'ongulés sauvages (53%) ont été rapportés [20].

L'étude actuelle représente la première contribution au régime alimentaire des loups en Roumanie, basée sur une collecte de **données standardisée** et une analyse des excréments de loups collectés de manière **non-invasive**. Elle a été menée dans une zone forestière sauvage et compacte où quatre espèces d'ongulés sauvages (cerf rouge, chevreuil, sanglier et chamois) sont présentes à de faibles densités et où le bétail est abondant pendant l'été.

Les objectifs de notre étude sont : **i)** d'évaluer la contribution des différents aliments dans le régime alimentaire des loups ; **ii)** d'évaluer la variabilité saisonnière des habitudes alimentaires des loups. Étant donné les faibles densités d'ongulés sauvages dans la région, nous avons supposé que les loups auraient un comportement opportuniste, se nourrissant d'un large éventail d'aliments. En hiver, nous nous attendions à ce que les ongulés sauvages soient consommés proportionnellement à leur abondance dans l'habitat. Au contraire, en été, le régime alimentaire des loups se tournerait principalement vers les ongulés domestiques, ceux-ci devenant plus accessibles.

MATERIEL ET METHODES

Déclaration d'éthique

Notre recherche n'a pas impliqué la capture, la manipulation ou la mise à mort d'animaux, et n'a donc pas nécessité l'approbation de procédures de soins et d'utilisation des animaux. Les autorisations pour les études sur le terrain ont été données par l'administration du parc naturel de Putna-Vrancea et l'agence locale de protection de l'environnement.

Zone d'étude

L'étude a été menée dans le secteur sud des Carpates orientales Roumaines (N 45.915, E 26.502) (Fig. 1), sur une surface de 600 km², protégée dans le cadre législatif du réseau Natura 2000 (ROSCI0208, ROSCI0395, ROSCI0130). Les altitudes vont de 491 m à 1785 m d'altitude, et le terrain est caractérisé par des vallées étroites et des pentes raides et accidentées. **La couverture neigeuse dure de 62 à 170 jours par an, selon l'altitude, et l'épaisseur moyenne de neige est de 51 cm (en janvier-février). Les habitats forestiers compacts** (53% de forêts mixtes, composées de *Picea abies*, *Fagus sylvatica* et *Abies alba* ou *F. sylvatica* et *A. alba* ; 28% de conifères, principalement *P. abies* ; 11% de feuillus *F. sylvatica* et *Carpinus betulus* ou *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus* et *Ulmus glabra*) dominant le paysage, couvrant plus de 92% de la zone d'étude. Les pâturages et les prairies naturelles ne couvrent que 7% de la zone, tandis que les terres artificielles et agri-culturelles couvrent moins de 1% (évaluation basée sur CORINE Land Cover 2012 [21]).

Outre le loup, plusieurs espèces de carnivores comme le lynx européen (*Lynx lynx*), l'ours brun (*Ursus arctos*), le renard (*Vulpes vulpes*), le chat sauvage (*Felis silvestris*), le blaireau européen (*Meles meles*), la martre des pins (*Martes martes*) et la fouine (*Martes foina*) sont présentes dans la région. Une communauté écologique complexe comprenant un large éventail d'espèces de proies connues pour faire partie du régime alimentaire des loups, comme le cerf rouge (*Cervus elaphus*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le sanglier (*Sus scrofa*), le chamois (*Rupicapra rupicapra*) et les petits rongeurs, caractérise la zone.

Les perturbations humaines permanentes sont limitées à deux établissements linéaires de petite taille situés dans le centre-nord de la zone d'étude. La densité des routes principales est inférieure à 0,1 km/km². La chasse est autorisée pour les espèces d'ongulés et de grands carnivores et est basée sur des quotas établis annuellement. L'activité d'exploitation forestière se déroule tout au long de l'année et, au fil du temps, elle a entraîné une augmentation significative de la densité des routes forestières (5,2 km/km²) [22]. Selon la tradition de la transhumance, le pâturage est pratiqué de mai à septembre, dans 18 unités d'élevage avec différentes espèces de bétail (moutons, chèvres, bovins et porcs), chevaux et ânes (données non publiées, LIFE13- NAT/RO/000205). Les troupeaux sont placés sur des pâturages plus élevés, et pendant la nuit, les bergers les gardent à

l'extérieur, dans des enclos clôturés, généralement défendus par un ou deux chiens de garde et plusieurs chiens de race mixte de petite taille.

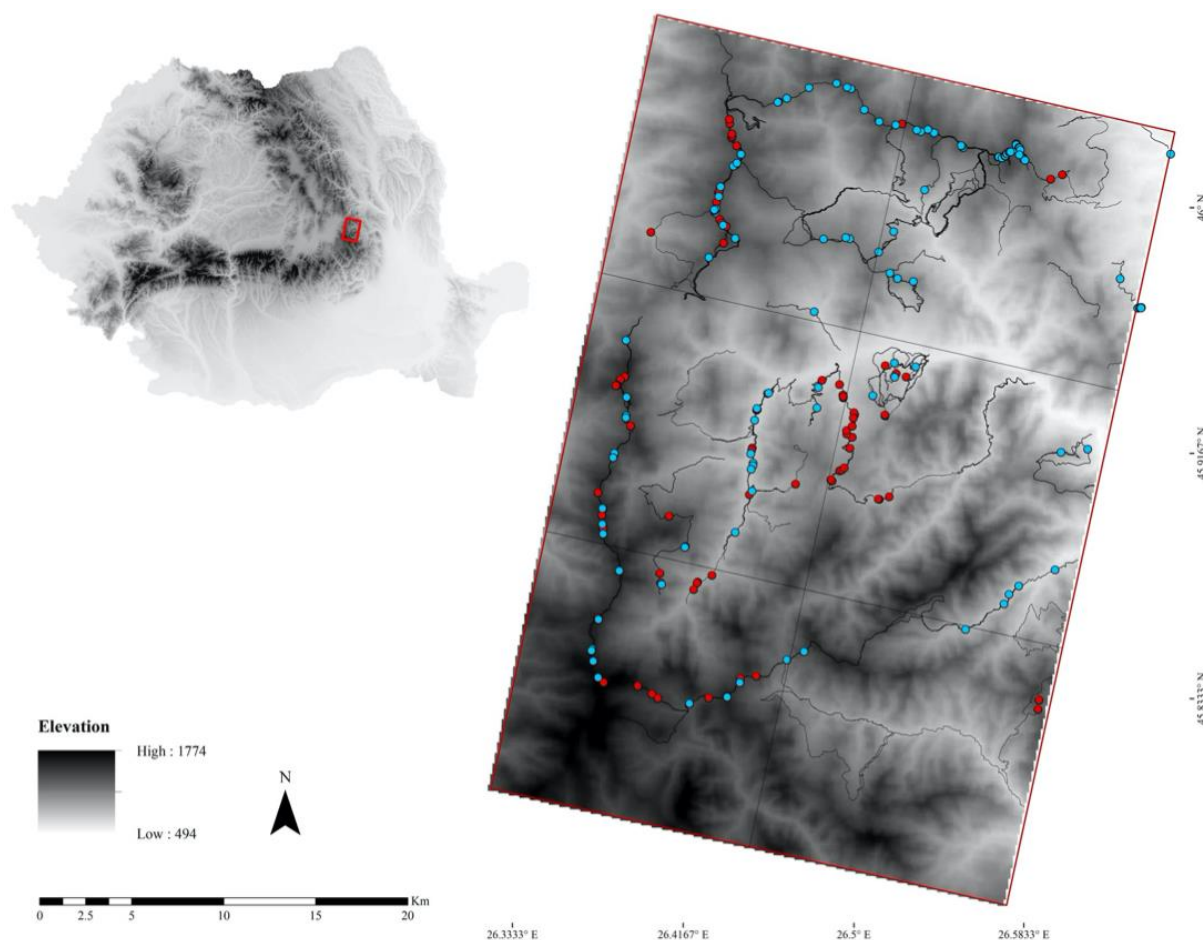


Fig. 1. Zone d'étude. Localisation de la zone d'étude dans le sud-Est des Carpates Roumaines ; unités d'échantillonnage (grille), emplacement des transects (lignes) et échantillons collectés en été (points rouges) et en hiver (points bleus)

Collecte des échantillons

Un total de 236 échantillons d'excréments a été analysé (115 en hiver, 121 en été). Comme aucune estimation fiable du nombre de loups ou de la répartition des meutes n'était disponible pour la zone d'étude, une stratégie d'échantillonnage équilibrée dans l'espace a été utilisée pour augmenter la probabilité de détecter et de collecter un nombre représentatif d'échantillons. Compte tenu des grands domaines vitaux et des déplacements quotidiens sur de longues distances des grands carnivores, ainsi que des recommandations de l'UE visant à faciliter une procédure de collecte de données standardisée à travers l'Europe [23], six unités d'échantillonnage ont été définies en plaçant la grille de l'AEE de 10 × 10 km sur une carte topographique de la zone. Un ensemble de transects choisis au hasard le long du réseau existant de routes forestières et de sentiers a été étudié, à pied, à travers chacune des six unités d'échantillonnage. La longueur totale des transects s'est élevée à 774 km, et la longueur moyenne des transects était de $8,8 \pm 4,5$ km. De novembre 2013 à octobre 2014, les unités d'échantillonnage ont été visitées entre deux et six fois par saison, les sites les plus visités étant ceux où une plus forte présence de loups était observée (voir Tableau S1).

Pour tenir compte des changements possibles dans le comportement de chasse et d'alimentation des loups, notre enquête sur le régime alimentaire a été menée pendant deux saisons biologiques : novembre à avril, ci-après dénommée **hiver**, et mai à octobre, ci-après dénommée **été**. Pour

attribuer correctement les échantillons à chaque saison, des estimations visuelles du temps de dépôt basées sur la forme et la structure de l'échantillon, ainsi que les conditions environnementales telles que la couverture neigeuse, la pluie ou l'exposition au soleil ont été prises en compte. Les échantillons ont été classés comme « frais », si le temps de dépôt était inférieur à une semaine, « moyen », si le temps de dépôt était compris entre sept jours et un mois, et « vieux », si les crottes semblaient avoir plus d'un mois, généralement celles trouvées sous de vieilles couches de neige. Afin d'éviter un éventuel biais dans les estimations de l'alimentation dû à la collecte des excréments de loups sur différents sites (c'est-à-dire le long des routes, des itinéraires de déplacement des loups, des sites de prédation, des zones de mise-bas ou des sites de rendez-vous) [24], seuls les excréments collectés le long des transects ont été pris en compte dans l'analyse. Une approche **multicritère** [25, 26] a été utilisée pour réduire les risques d'inclure des excréments d'espèces non ciblées dans l'estimation du régime alimentaire. Les excréments de loup et de renard ont été distingués en fonction de leur morphométrie (forme, taille). Pour les excréments de loups et de chiens, qui sont généralement difficiles à différencier lorsque les deux espèces coexistent [25], des mesures de contrôle supplémentaires ont été appliquées. Pendant l'hiver, le contenu et l'odeur des excréments étaient suffisants pour les attribuer à une espèce, car les chiens ne sont présents que dans les villages ou, lorsqu'ils sont sporadiquement présents dans la forêt, ils accompagnent généralement des humains (bûcherons, chasseurs). En été, la collecte des excréments a été maintenue en dehors d'un rayon de deux kilomètres, choisi arbitrairement autour des bergeries actives, afin d'éviter de collecter les excréments de chiens de berger errant dans les forêts voisines. Les bergeries situées à l'intérieur de la zone tampon ont été visitées en mai, avant l'arrivée des bergers, et revisitées en octobre, après leur départ, lorsque seuls les excréments frais ont été collectés. Si un doute sur l'identification persistait, les excréments n'étaient pas inclus dans les analyses. Les analyses ADN de 187 échantillons d'excréments collectés par les mêmes observateurs lors d'une étude ultérieure ont confirmé leur capacité à distinguer les excréments de loups de ceux d'autres carnivores, 97% ($n = 181$) des échantillons étant correctement attribués au loup. Tous les échantillons ont été conservés dans des sacs en plastique scellés, à température constante (4°C), à l'abri de la lumière directe du soleil.

Préparation des échantillons et analyse en laboratoire

La préparation des échantillons a suivi les procédures standards discutées en détail dans les articles précédents [27, 28]. Pour décomposer les crottes et éliminer tous les débris, les échantillons ont été trempés dans de l'eau avec un détergent, puis lavés à l'eau courante tout en étant filtrés à travers des tamis à mailles de 0,5 mm. Les matériaux restants ont été séchés à l'air libre pendant 24 à 48 heures. Une fois séchés, les restes de proies non digérés (poils, sabots, griffes, fragments d'os) et les matières végétales (graines, feuilles, autres) ont été placés dans des sacs en plastique étiquetés, accompagnés d'un formulaire standard correspondant, et conservés jusqu'à leur analyse. Les proies ont été identifiées en examinant macroscopiquement les restes de poils et en les comparant à une collection de référence de poils de mammifères. Des **tests en aveugle** ont été appliqués sur des échantillons choisis parmi la collection disponible de poils de mammifères sauvages et domestiques présents dans notre zone d'étude afin d'évaluer la capacité des deux observateurs à identifier les espèces de proies. Le processus a été répété au moins trois fois, et une espèce a été considérée comme déterminée avec précision si les réponses des deux observateurs correspondaient dans 11 cas sur 12 (92%). Pour augmenter encore la fiabilité, tous les échantillons collectés ont été vérifiés par les deux observateurs. Si nécessaire, une observation microscopique de la structure des poils

(médulla et cuticula) a été utilisée [29-31]. Si une espèce n'a pas été identifiée par l'une des méthodes, elle a été enregistrée comme « indéterminée ».

Analyse des données

La contribution des différents aliments dans le régime alimentaire...

La variabilité saisonnière des habitudes alimentaires...

Tableau 1. Masse corporelle moyenne et nombre total d'individus des proies vivantes dans la zone d'étude

Species	Body mass (kg)	Reference	No. of individuals*
Wild boar	66	[38]	962
Red deer	115	[39]	632
Roe deer	24	[39]	667
Chamois	NA	NA	145
Sheep	40	[5]	6500
Goat	30	[5]	230
Horse	234	[25]	NA
Mustelids	0.7	[40]	NA
Small rodents	0.06	[25]	NA
Fox	5.4	[41]	NA
Dog	22	[25]	173

* les effectifs des ongulés sauvages ont été obtenus à partir des enquêtes de comptage des groupes de crottes (réalisées en mai) et ceux des espèces domestiques à partir des questionnaires des bergers. Les effectifs déclarés d'éléments domestiques ne sont représentatifs que pour l'été. Aucune donnée n'est disponible (NA) pour le reste des espèces. Voir le texte pour plus de détails

RESULTATS

Contribution des différents aliments dans le régime alimentaire

Globalement, le régime alimentaire des loups comprenait 11 aliments différents (Tableau 2). Plus de 95% des échantillons contenaient un seul aliment, et le nombre maximum d'aliments par échantillon était de deux. Les ongulés sauvages représentaient plus de 80% du régime alimentaire (%Occ = 82,59, %VM = 83,16, %Bio = 87,62), et parmi les trois espèces d'ongulés sauvages trouvées dans les échantillons, le sanglier était la proie dominante, le chevreuil étant la deuxième plus importante et le cerf rouge la dernière (Tableau 2). Les espèces domestiques ont été identifiées dans 34 échantillons, représentant 13,77% en termes d'occurrence, 14,09% en volume et 11,22% en biomasse. Les chiens étaient les plus présents parmi toutes les espèces domestiques identifiées, représentant 7,12% de la biomasse totale consommée par les loups. L'occurrence globale du bétail était faible (%Occ = 4,1), et seules trois espèces (chèvre, mouton, cheval) ont été identifiées dans les échantillons collectés. Les mammifères de petite et moyenne taille étaient peu présents dans le régime alimentaire (%Occ = 2,43), représentant environ 1% de la biomasse consommée par les loups (Tableau 2). En termes de classement des proies, les estimations du régime alimentaire étaient cohérentes entre toutes les méthodes ($W = 0,95$, $\chi^2 = 25,9$, $p = 0,002$).

Variabilité saisonnière des habitudes alimentaires

Les largeurs de niche standardisées étaient de 0,07 en hiver et de 0,12 en été. Entre les saisons, le chevauchement de l'utilisation des ressources était de 0,99 et les rangs des éléments de proie ne différaient pas de façon significative ($W = 0,83$, $\chi^2 = 15,08$, $p = 0,08$).

Les ongulés sauvages sont restés la principale catégorie de proies au cours des deux saisons (%Bio_h = 93,9, %Bio_s = 81). Bien que significativement plus faible en été ($p_{\text{randomisation}} = 0,04$), le sanglier était la principale espèce de proie dans les deux saisons (Fig. 2). La biomasse relative du cerf rouge dans le régime alimentaire du loup a diminué en été, tandis que le chevreuil est resté constant (Fig.

2). La consommation d'espèces domestiques a augmenté pendant l'été (%Bio_w = 5,66, %Bio_s = 17,07), des différences significatives étant observées pour la chèvre ($p_{\text{randomisation}} = 0,03$) et le chien ($p_{\text{randomisation}} = 0,02$). Outre la chèvre, trois autres nouveaux aliments ont été observés dans le régime alimentaire estival (mouton %Bio_s = 1,72, renard %Bio_s = 0,95, et petits rongeurs %Bio_s = 0,54). *Martes* sp. a eu une présence marginale pendant les deux saisons (%Bio_s = 0,42, %Bio_w = 0,44).

Par rapport à la biomasse de proies disponibles, le **sanglier** est apparu plus fréquemment dans le régime alimentaire du loup (D = 0,74), tandis que le chevreuil était moins fréquent (D = -0,85) que ce qui était disponible dans l'habitat. Le chevreuil a été utilisé proportionnellement à sa disponibilité (D = 0,01) (Fig. 3). Aucun chamois n'a été trouvé dans les échantillons analysés.

Tableau 2. Régime alimentaire annuel des loups dans le sud-Est des Carpates Roumaines, de novembre 2013 à octobre 2014 (n = 236)

Prey category/Food item	Scat no.	%Occ	%Vm	%Bio	95% CI of %Bio	
					lower limit	upper limit
Wild ungulates total	204	82.59	83.16	87.62	77.31	98.55
1. wild boar	159	64.37	65.57	72.19	65.3	78.38
2. roe deer	36	14.9	14.21	10.2	7.22	13.62
3. red deer	8	3.32	3.38	5.23	1.96	9.79
cervids undetermined*	1	/	/	/	/	/
Domestic species total	34	13.77	14.09	11.22	8.02	16.33
4. dog	24	9.72	10.17	7.12	4.46	9.79
5. goat	5	2.31	2.42	1.87	0.66	3.72
6. sheep	2	0.93	0.97	0.84	0.09	2.31
7. horse	2	0.81	0.53	1.39	0	6.14
domestic undetermined*	1	/	/	/	/	/
Small- and meso- mammals total	6	2.43	2.23	1.16	0.42	2.62
8. fox	2	0.81	0.85	0.47	0	1.16
9. mustela sp.	2	0.81	0.85	0.43	0	1.06
10. small rodents	2	0.81	0.53	0.26	0	1.11
Other						
11. plant material	3	1.21	0.53	/	/	/

%Occ = la fréquence relative de l'occurrence, %Vm et %Bio représentent les intervalles de confiance (IC) de la biomasse relative des différentes catégories de proies sont indiqués.

*Les cervidés et les indéterminés domestiques ont été répartis proportionnellement à leur apparition dans le régime alimentaire entre les espèces connues de la même famille

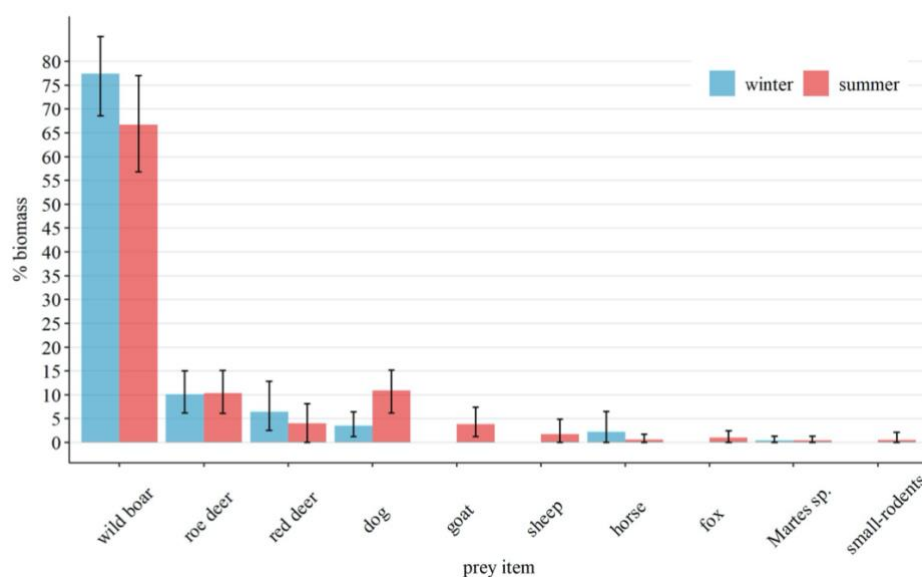


Fig. 2. Changement saisonnier de la biomasse consommée par les loups dans le sud-Est des Carpates Roumaines. Hiver : Novembre 2013-Avril 2014, Été : Mai-Octobre 2014. Les barres d'erreur indiquent les intervalles de confiance à 95 %

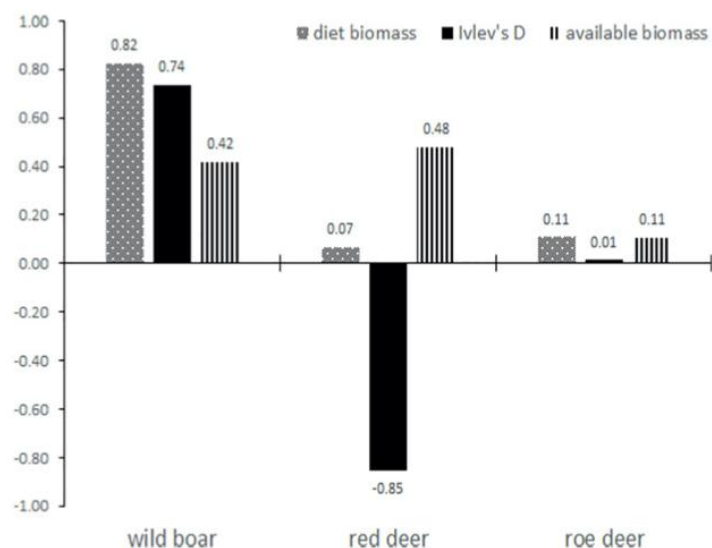


Fig. 3. Sélectivité des proies par les loups dans le sud-Est des Carpates Roumaines. D = indice de sélectivité d'Iylev dont les valeurs sont comprises entre 0 et 1 ; biomasse du régime alimentaire - biomasse relative telle que présente dans le régime alimentaire ; biomasse disponible - telle que présente dans les habitats sauvages.

DISCUSSION

La contribution des différents éléments du régime alimentaire

Nos résultats soulignent que plus de 80% du régime alimentaire des loups est basé sur les ongulés sauvages, et contrairement à notre hypothèse, l'étendue de la niche est étroite. Contrairement aux deux autres études menées en Roumanie [19, 20], nous avons constaté une diminution de l'importance des ongulés domestiques dans le régime alimentaire des loups. Le passage des proies domestiques aux proies sauvages suit la tendance des changements de régime alimentaire des loups à travers l'Europe [48] et est généralement attribué à une augmentation de l'abondance des proies sauvages et à un déclin des activités humaines dans les zones de montagne [49]. En Roumanie, ces facteurs ne peuvent expliquer que partiellement les changements. L'abondance des ongulés sauvages et du loup a augmenté au cours des quatre dernières décennies. Néanmoins, sur la base des données brutes officielles rapportées par les autorités Roumaines responsables, le ratio proies/loups a diminué dans tous les cas, sauf pour le sanglier (voir Tableau S2). En outre, la pression humaine n'a modifié l'habitat du loup que dans une faible mesure. La surface forestière est restée la même, mais les classes d'âge des arbres et la diversité des espèces ont diminué en réponse aux pratiques de gestion passées et présentes [50]. L'abandon des établissements permanents et des terres cultivées dans la région montagneuse [51] a considérablement réduit la présence de l'homme dans les forêts et a probablement modifié les schémas de chevauchement homme-faune et l'utilisation temporelle de l'espace et des ressources par les proies et les prédateurs. Le processus de dépeuplement a conduit à un déclin drastique des pratiques d'élevage de moutons [52], également observé dans le ratio bétail/loup, qui au niveau national a diminué de plus de la moitié (voir Tableau S2).

En ce qui concerne les espèces, nous avons constaté que le régime alimentaire des loups dans le sud-Est des Carpates était similaire à celui de l'Europe du Sud [2], également caractérisé par une forte consommation de **sangliers** [53]. Au contraire, dans la plupart des pays d'Europe centrale et orientale, les cervidés (cerfs rouges et chevreuils) sont les espèces les plus communes dans le régime alimentaire [2]. Dans notre zone d'étude, les densités des trois espèces d'ongulés sauvages sont similaires, le sanglier n'étant que légèrement plus abondant que les autres (Tableau 1). Pourtant, ce

dernier est clairement sélectionné, alors que le cerf rouge est évité et le chevreuil est consommé proportionnellement à sa disponibilité dans l'environnement.

Les classements des espèces ont été préservés par toutes les méthodes d'analyse, ce qui confirme la contribution importante des grandes proies sauvages dans le régime alimentaire, ainsi que la consommation occasionnelle de petits mammifères. Une stratégie optimale de recherche de nourriture impliquerait que les loups s'attaquent aux espèces qui leur assurent le plus d'apport énergétique et le moins de dépense énergétique [54]. Les niveaux d'énergie dépensés pour manipuler les proies sont faibles lorsque celles-ci sont abondantes (donc que les taux de rencontre sont élevés) ou vulnérables, et que la probabilité de réussite d'une attaque est importante. **Compte tenu des densités de proies sauvages dans notre région, leur abondance ne peut justifier à elle seule la forte utilisation du sanglier** [53]. Comme l'apport énergétique ne diffère pas entre les ongulés [55], la **vulnérabilité** des proies peut avoir une influence plus considérable sur le choix des proies du loup.

La **prévisibilité** de la **distribution** et la taille des groupes sont généralement associées à une vulnérabilité accrue des proies [48, 56]. Le sanglier est plus grégaire que le cerf, il utilise les zones de végétation dense comme sites de repos, et se déplace sur des sentiers relativement fixes entre les sites d'alimentation et de repos [57, 58]. Contrairement au cerf et au chevreuil, il a des portées plus importantes et le rapport adultes/jeunes est en faveur de ces derniers, **les marcassins et les sangliers d'un an étant les plus vulnérables à la prédation** [39, 59]. Les **facteurs climatiques** peuvent également jouer un rôle dans le façonnement des habitudes alimentaires du loup. La couche de neige dans le sud-Est des Carpates est épaisse (50 cm en moyenne) et compacte, en raison d'un gradient de température jour-nuit important. Il a été démontré que la neige profonde, de plus de 70 cm, affecte la vitesse de fuite de l'élan et augmente le succès de la chasse du loup [60]. **Elle peut également affecter la vitesse de fuite des sangliers, contrairement au cerf rouge, qui est censé pouvoir fuir plus rapidement en raison de sa haute stature et de la longueur de ses membres** [59]. Concomitamment, les températures inférieures à zéro (-20°C) déterminent le gel du sol, ce qui entraîne une incapacité des sangliers à trouver de la nourriture. **La dénutrition** était l'un des **principaux facteurs de mortalité des sangliers dans le parc national de Białowieża** [59], ce qui suggère que la présence élevée de sangliers dans le régime alimentaire n'est pas nécessairement due à une prédation active.

Outre l'abondance et le degré d'agrégation, l'utilisation de l'espace peut également influencer les taux de rencontre et les interactions trophiques. La chasse aux ongulés par l'homme modifie le comportement des proies et leur utilisation de l'habitat, les poussant à rechercher une meilleure couverture, même dans les habitats où les prédateurs naturels n'existent pas [61, 62]. Dans notre zone d'étude, la chasse a lieu pendant les périodes légales pour le chevreuil et le cerf rouge, tandis que la chasse des sangliers mâles est autorisée toute l'année. Parallèlement, l'exploitation forestière a lieu tout au long de l'année, et le réseau dense de routes forestières facilite l'accès humain dans toute notre zone d'étude. La continuité et la forte intensité des déplacements humains le long des sentiers peuvent contribuer à modifier le comportement des proies et des loups, voire limiter l'habitat disponible [63]. Actuellement, l'interaction homme-proie-prédateur dans notre zone n'est pas évaluée, et elle devrait faire l'objet d'études approfondies.

Le chamois, bien que présent dans notre zone d'étude, n'est pas présent dans les échantillons analysés. Les densités sont très faibles, et sa réaction de défense est de s'échapper dans des terrains

escarpés, inaccessibles au loup. Les ongulés domestiques n'apparaissent que comme des espèces accessoires, avec une utilisation accrue en été.

Régime alimentaire saisonnier

L'étroitesse des niches saisonnières et le chevauchement important des régimes alimentaires entre les deux saisons soulignent le haut degré de spécialisation du loup dans notre zone d'étude. Au total, les trois espèces d'ongulés sauvages présentes dans le régime alimentaire du loup dans notre région représentent 94% et 81% de la biomasse alimentaire totale en hiver et en été respectivement.

Contrairement à l'évolution saisonnière attendue du régime alimentaire des ongulés sauvages vers les ongulés domestiques, nous n'avons pas observé de changement notable dans les habitudes alimentaires, et le sanglier représentait toujours la principale proie consommée par le loup au cours des deux saisons (Fig. 2). Dans d'autres parties des Carpates, une forte utilisation du sanglier a été observée en hiver, et il a été signalé qu'elle diminuait considérablement en été [64, 65].

Au cours des deux saisons, les espèces domestiques représentaient la deuxième catégorie de proies, le chien étant l'aliment le plus important. Bien que la consommation de chiens par les loups ne soit pas une découverte récente, sa prévalence dans le régime alimentaire des loups dans notre zone d'étude est élevée par rapport à d'autres zones en Europe [25, 66, 67]. Dans les paysages dominés par l'homme, les aires de répartition des loups et des chiens se chevauchent considérablement et les chiens peuvent parfois constituer une source de nourriture rentable pour le loup [68]. Dans notre zone d'étude, les chiens sont moins accessibles en hiver, car on les trouve dans ou près des habitations. **En été, leur nombre augmente suite à l'arrivée des bergers dans les hauts pâturages.** Les chiens de berger sont rarement utilisés pour garder les moutons, et les chiens de race mixte de petite taille sont répandus. Outre leur disponibilité, leur taille et leur localisation prévisible (emplacements fixes des bergeries) en font une espèce vulnérable et facilement accessible.

Implications en matière de gestion et de conservation

Cette étude est importante car elle fournit des informations utiles pour éclairer les décisions de gestion de la faune. De nombreuses actions de gestion prévues jusqu'à présent ont été menées en l'absence d'études antérieures.

Selon la législation Roumaine, l'abattage des loups n'est autorisé que si l'espèce cause des dommages au bétail. Au vu de nos résultats, la faible utilisation d'ongulés domestiques dans le régime alimentaire des loups ne justifie pas leur abattage, surtout pas au niveau national, comme c'était le cas avant l'interdiction de la chasse aux grands carnivores énoncée en 2016 par le ministère de l'Environnement, des Eaux et des Forêts. La faible utilisation des ongulés domestiques est également étayée par le faible nombre d'attaques réussies et le nombre réduit d'animaux perdus (<0,1% de têtes/palette/saison de pâturage) rapportés par les bergers de notre zone d'étude (données non publiées, LIFE13NAT/RO/000205). Bien que la situation puisse varier d'une région à l'autre, une meilleure prévention des dommages et un système de compensation fonctionnel profiteraient davantage à la population de loups et serviraient mieux l'objectif de garantir un état de conservation favorable de la population.

D'autre part, en tuant leurs proies, les chasseurs pensent encore communément que le loup cause des dommages aux populations d'ongulés sauvages de valeur économique. À ce titre, ils considèrent le contrôle de la population de loups comme une nécessité et demandent des quotas d'abattage

beaucoup plus élevés que ceux attribués par les autorités nationales. Il a été démontré que l'utilisation de l'abattage comme mesure de gestion du loup augmente également le braconnage [69, 70]. En Roumanie, Popescu et al. [71] suggèrent que ces facteurs peuvent avoir un impact beaucoup plus important sur les populations de loups qu'ils ne le supposaient initialement dans leur étude. Il est donc nécessaire d'étudier l'impact des loups sur les proies afin de quantifier les quantités consommées par les loups. Ceci est fondamental pour sensibiliser les parties prenantes et prendre des décisions gouvernementales en connaissance de cause. Comme les quotas attribués aux loups et aux espèces proies ne sont actuellement pas basés sur des données solides, l'impact cumulé non comptabilisé peut avoir des conséquences sur les populations de proies et de loups.

Nos résultats concernant l'utilisation élevée de chiens, en particulier pendant l'été, suggèrent que les chiens constituent une source de nourriture particulièrement accessible pour les loups. De plus, la présence répandue de chiens dans notre zone d'étude peut représenter une menace pour les populations de loups en transportant des maladies et en favorisant le processus d'hybridation chien-loup.

En Europe, les mesures de prévention ont été reconnues comme les outils de gestion les plus efficaces pour maintenir un niveau bas acceptable de déprédation du bétail et, par conséquent, pour garantir la conservation du loup à long terme [72].

Dans notre zone d'étude, même si l'on s'attend généralement à ce que la déprédation augmente pendant l'été, en raison de la disponibilité accrue de bétail, les mesures de protection traditionnelles utilisées par les bergers semblent être efficaces contre les attaques de loups. Les bergers sont présents en permanence près des troupeaux, ils utilisent des chiens et, la nuit, ils gardent les troupeaux dans des enclos, les rendant ainsi inaccessibles au loup. Les pratiques pastorales sont restées les mêmes depuis des siècles en Roumanie, le loup n'ayant jamais disparu des Carpates. Cette continuité des mesures traditionnelles de protection du bétail peut contribuer de manière significative au nombre réduit de cas de déprédation réussie.