

Régime alimentaire du loup gris *Canis lupus* dans les forêts de Roztocze et de Solska, au sud-est de la Pologne



Résumé

La composition du régime alimentaire et la sélection des proies des loups gris (*Canis lupus*) habitant les forêts de Roztocze et de Solska (sud-est de la Pologne) ont été étudiées sur la base d'une analyse des excréments collectés en 2001-2002 ($n = 84$) et 2017-2020 ($n = 302$). Au cours des deux périodes, les loups se sont principalement attaqués aux ongulés sauvages (96,5-96,7% de la biomasse consommée). Le chevreuil (*Capreolus capreolus*) était la proie la plus importante des loups, représentant 57,8% de la biomasse consommée en 2001-2002 et 49,2% en 2017-2020, mais les loups ne sélectionnent positivement que les sangliers (indice de sélectivité de Jacob $D = 0,213$ en 2001-2002 et $0,710$ en 2017-2020) et les daims ($D = 0,588$ seulement en 2017-2020). Les espèces les plus grandes – l'élan *Alces alces* et le cerf élaphe *Cervus elaphus* - ont été moins consommées que prévu compte tenu de leur part dans la communauté des ongulés. La prédation sur les mammifères sauvages de taille moyenne et les animaux domestiques était faible, 0,8-2,2% et 1,1-2,7% de la biomasse consommée, respectivement. La largeur du régime alimentaire des loups était très étroite et identique dans les deux périodes d'étude ($B = 1,07$), tandis que la similarité de la composition du régime alimentaire était élevée ($\alpha = 0,999$). Cette étude indique la stabilité du régime alimentaire des loups sur deux décennies et l'importance du sanglier en tant que source de nourriture pour ce carnivore.

INTRODUCTION

Les loups gris (*Canis lupus*) ont été persécutés pendant des siècles, ce qui a conduit à leur extinction dans de nombreuses régions (Mech & Boitani 2003). Aujourd'hui, le rétablissement naturel de ce canidé a été observé en Europe (Chapron et al. 2014), principalement grâce à l'introduction d'instruments juridiques aux niveaux national et international (Trouwborst 2015, Nowak & Myslajek 2017) et à la mise en œuvre de nombreux projets d'organisations non gouvernementales et d'agences gouvernementales visant à faciliter la coexistence entre les loups et les humains (Salvatori & Mertens 2012, Salvatori et al. 2020). Néanmoins, l'abattage illégal généralisé de loups légalement protégés (Musto et al. 2021, Nowak et al. 2021) indique que des actions supplémentaires sont

nécessaires pour assurer la persistance de ce grand carnivore dans les paysages Européens dominés par l'homme.

L'une des principales raisons du manque d'acceptation du loup par certaines parties prenantes, en particulier les chasseurs et les éleveurs d'animaux, est la prédation sur le gibier et les animaux domestiques (Krange et al. 2017, van Heel et al. 2017, Arbieu et al. 2019). La part de ces catégories d'aliments dans le régime alimentaire des loups pourrait varier énormément, à la fois dans l'espace (Jędrzejewski et al. 2012, Zlatanova et al. 2014) et dans le temps (Sidorovich et al. 2003, Meriggi et al. 2011). Par conséquent, la mise en œuvre de solutions visant à améliorer la coexistence des loups et des communautés locales nécessite un suivi constant de leurs habitudes alimentaires (Mysłajek et al. 2021).

En Europe centrale, les loups s'attaquent principalement au cerf élaphe (*Cervus elaphus*), au chevreuil (*Capreolus capreolus*), au sanglier (*Sus scrofa*) et, à certains endroits, au castor d'Eurasie (*Castor fiber*) (Valdmann et al. 2005, Žunna et al. 2009, Jędrzejewski et al. 2012, Špinkytė-Bačkaitienė & Pételis 2012, Wagner et al. 2012, Sidorovich et al. 2017). Cependant, le régime alimentaire des loups dans cette partie de l'Europe est influencé par de multiples facteurs, notamment l'abondance des ongulés (Sidorovich et al. 2003), le nombre de loups dans un groupe familial (Jędrzejewski et al. 2002b), la saison (Mysłajek et al. 2021), l'élevage des petits (Mysłajek et al. 2019), et les épidémies de maladies des ongulés (Valdmann & Saarma 2020). Dans certaines études, une corrélation entre les distances génétiques et la différenciation alimentaire des sous-populations de loups a également été trouvée (Jędrzejewski et al. 2012, Pilot et al. 2012).

Plusieurs unités de gestion des loups - appelées sous-populations de la Baltique, de l'Europe centrale et des Carpates - ont été identifiées en Europe centrale, principalement sur la base de la distribution des espèces, des caractéristiques du paysage, de l'adéquation des habitats, des capacités de dispersion et des différences dans la gestion des populations (Linnell et al. 2008, Boitani 2018). En outre, des études génétiques ont indiqué que dans le sud-est de la Pologne, entre les sous-populations de la Baltique et des Carpates, il existe un cline de sous-groupes de loups génétiquement distincts (Pilot et al. 2006, Czarnomska et al. 2013, Szewczyk et al. 2019) qui s'étend vers l'est et vers l'ouest à peu près le long de la frontière entre la Biélorussie et l'Ukraine (Pilot et al. 2006). Dans cette étude, des échantillons d'excréments de loups collectés dans le sud-est de la Pologne pendant deux périodes (2001-2002 et 2017-2020) ont été analysés pour révéler les changements temporels potentiels dans le régime alimentaire de ce carnivore.

MATERIEL ET METHODES

Zone d'étude

La zone d'étude couvre de grandes parties (environ 1 300 km²) de deux régions voisines, bien que topographiquement différentes, les forêts de Roztocze et de Solska, situées dans le sud-est de la Pologne (point central 50° 30' N, 23° 00' E), près de la frontière avec l'Ukraine (Fig. 1). Roztocze est une région montagneuse, avec des collines atteignant une altitude maximale d'environ 390 m au-dessus du niveau de la mer. Les forêts locales se composent principalement de peuplements de pin sylvestre *Pinus silvestris*, mais il y a plusieurs parcelles de forêts de hêtres *Fagus sylvatica*, de chênes *Quercus* ssp. et de sapins *Abies alba*. Les parcelles

forestières sont fortement fragmentées et entrecoupées de grandes zones agricoles et de villages. À l'inverse, la forêt de Solska est une zone forestière compacte dominée par des pinèdes de pins sylvestres gérées, avec de petites parcelles d'aulne noir *Alnus glutinos* et des forêts marécageuses dans les endroits plus humides (Chmielewski & Sowińska 2011, Maciejewski & Szwagrzyk 2011). Le climat de la région est une transition entre le climat atlantique et le climat continental, avec une température moyenne de -2,9°C en janvier et de 19,1°C en juillet, et des précipitations annuelles de 691 mm (Tittenbrun 2019).

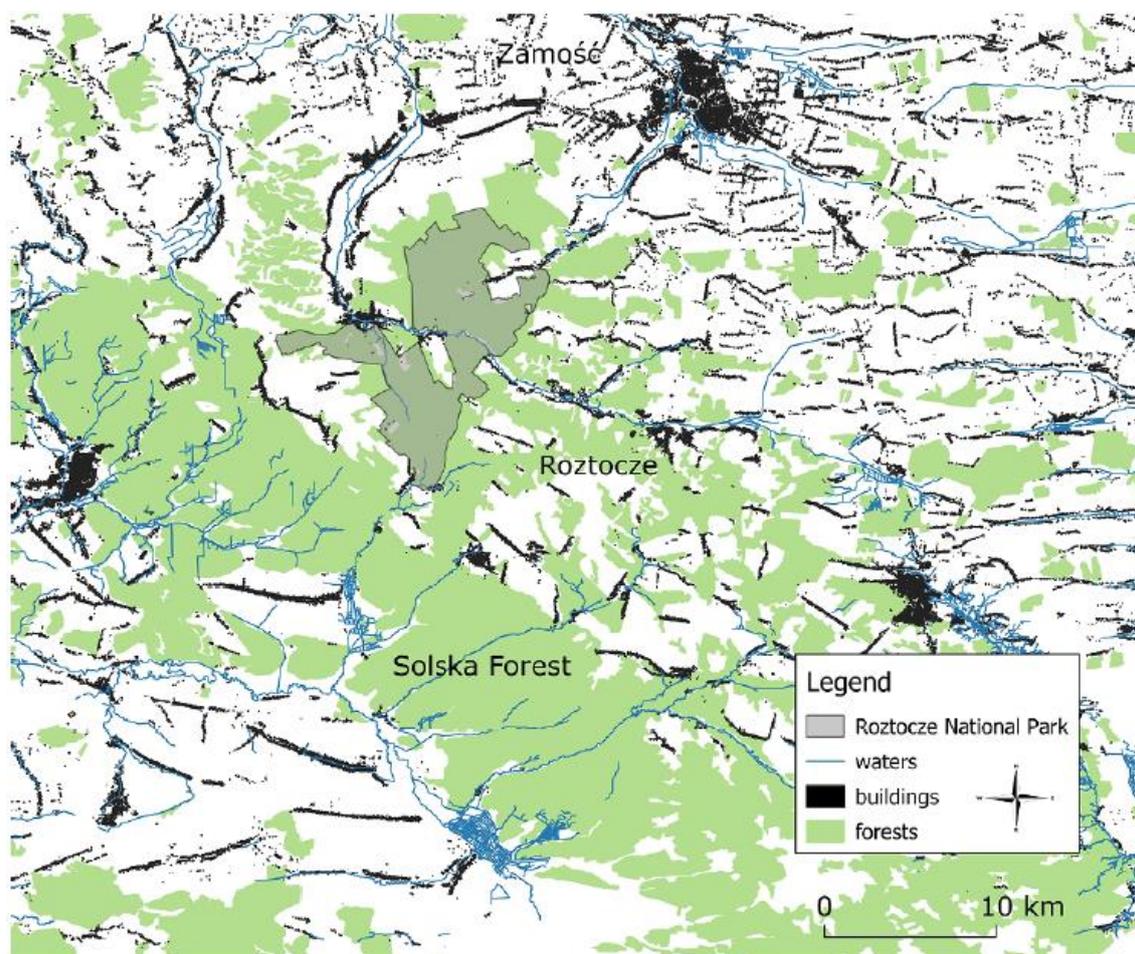


Fig. 1. La zone d'étude - Roztocze et la forêt de Solska dans le sud-est de la Pologne

Il existe plusieurs zones protégées dans la zone d'étude. La plus importante est le parc national de Roztocze (84,8 km²), qui protège des parcelles de forêts principalement à feuilles caduques dans la partie centrale de Roztocze (Tittenbrun 2019). Le parc national chevauche la zone spéciale de conservation Natura 2000 « Roztocze Środkowe » (PLH060017). Un autre site Natura 2000 situé dans la plaine de Biłgoraj, « Uroczyska Puszczy Solskiej » (PLH060034), protège de vastes zones (346,7 km²) de la forêt de Solska. Les deux sites Natura 2000 sont, entre autres, dédiés à la protection des habitats du loup (Diserens et al. 2017). Le réseau de zones protégées locales est complété par des parcs paysagers (Szczepczyński, Krasnobrodzki et Puszczy Solskiej), plusieurs petites réserves naturelles et quelques sites Natura 2000 mineurs.

La région est habitée par plusieurs espèces reconnues comme une base alimentaire primaire pour les loups (Jędrzejewski et al. 2012, Mysłajek et al. 2019), y compris les espèces d'ongulés indigènes (élan *Alces alces*, cerf rouge, chevreuil et sanglier) et exotiques (daim *Dama dama*)

(Borowik et al. 2013), ainsi que le castor d'Eurasie (Halley et al. 2021). Pendant la saison de végétation, les bovins, les chevaux et les moutons paissent dans les pâturages entourant les pistes forestières, en particulier dans la région de Roztocze (Dziaducha 2021). En outre, les parcs nationaux de Roztocze soutiennent de petits troupeaux de races patrimoniales de chevaux, de bovins et d'ovins (au total environ 120 individus) qui paissent dans les pâturages à l'intérieur du parc.

La population de loups a été présente dans cette région de façon continue tout au long de la seconde moitié du 20^{ème} siècle (Wolsan et al. 1992, Glowaciński & Profus 1997). Cependant, il a été intensivement chassé jusqu'à ce qu'il devienne protégé dans la majeure partie de la Pologne (y compris notre zone d'étude) en 1995, puis dans l'ensemble du pays en 1998 (Myslajek & Nowak 2015). L'enquête menée au début du 21^{ème} siècle a révélé que la région est habitée par au moins cinq groupes familiaux de loups (Jędrzejewski et al. 2002a). Les analyses des facteurs environnementaux ont montré que cette région est riche en habitats adaptés aux grands carnivores (Jędrzejewski et al. 2005, 2008) et qu'elle est bien reliée à d'autres forêts par des corridors écologiques (Huck et al. 2010, 2011). Outre les loups, le lynx Eurasiens *Lynx lynx* est également présent dans la zone d'étude (Niedzialkowska et al. 2006).

Évaluation du régime alimentaire des loups

Pour évaluer la composition du régime alimentaire des loups, nous avons analysé le contenu des crottes de loups. Entre 2017-2020, 302 excréments de loups ont été collectés de manière **opportuniste** (Roztocze $n = 146$ et Solska Forest $n = 156$). Des études en cours basées sur le suivi, les analyses génétiques et la télémétrie (Myslajek et al. 2018, S. Nowak et R.W. Myslajek, données non publiées) ont révélé que les territoires des groupes familiaux de loups locaux comprennent des fragments de Roztocze et de la forêt de Solska. Ainsi, dans nos analyses, les données ont été recueillies dans les deux régions. Les excréments ont été ramassés principalement le long des chemins forestiers fréquemment utilisés par les loups pour se déplacer et marquer les points chauds (Stępniaik et al. 2020). Des échantillons génétiques ont été obtenus à partir de 192 crottes fraîches, et un fragment de la région de contrôle de l'ADNmt et 13 loci microsatellites autosomiques polymorphes ont été réanalysés pour confirmer l'identification correcte des espèces (voir Szewczyk et al. 2019 pour les détails de l'analyse de l'ADN). Chaque échantillon a été placé dans une enveloppe en papier et séché pendant cinq jours à 70°C dans un séchoir de laboratoire, puis lavé à travers un tamis de 0,5 mm de maille et séché à nouveau.

Les espèces de proies ont été identifiées à l'aide de clés d'identification des poils (Debrot et al. 1982, Pucek 1984, Teerink 1991, DeMarinis & Asprea 2006) et comparées au matériel de référence. La composition de la nourriture a été exprimée comme suit : **1**) le pourcentage d'occurrence - le pourcentage de crottes contenant différentes espèces de proies par rapport au nombre total de crottes, et **2**) le pourcentage de biomasse - le pourcentage de biomasse d'un aliment particulier par rapport à la biomasse totale consommée par les loups. La biomasse des aliments a été calculée en multipliant le poids des restes de proies identifiés dans les excréments par les coefficients de digestibilité suivants : ongulés (118), mammifères de taille moyenne (50), petits rongeurs et insectivores (23), matériel végétal (4) (Jędrzejewska & Jędrzejewski 1998).

La formule de Levins (1968) a été appliquée pour estimer l'étendue de la niche alimentaire du loup :

$$B = \frac{1}{\sum p_i^2}$$

où p_i est la contribution du groupe i de proies de loups à la biomasse totale de nourriture consommée par les loups. Les proies identifiées des loups ont été classées dans les groupes suivants : **1)** ongulés sauvages, **2)** animaux domestiques, **3)** mammifères sauvages de taille moyenne et **4)** autres (petits mammifères, plantes, etc.). Par conséquent, l'indice B peut varier de 1 (forte spécialisation sur un groupe de proies) à 4 (opportuniste, s'attaquant à tous les groupes de proies).

La similarité de la composition du régime alimentaire a été calculée entre le printemps-été (avril-septembre, $n = 68$ crottes) et l'automne-hiver (octobre-mars, $n = 234$) en 2017-2020 et entre deux périodes d'étude 2001-2002 (Jędrzejewski et al. 2012) et 2017-2020 (cette étude). Les différences saisonnières dans le régime alimentaire des loups ont été analysées uniquement pour 2017-2020, car les données pour 2001-2002 étaient insuffisantes. Le calcul s'est basé sur deux niveaux : **1)** les groupes alimentaires généraux (ongulés sauvages, animaux domestiques, mammifères sauvages de taille moyenne et autres), et **2)** les espèces d'ongulés (élan, cerf élaphe, chevreuil, daim et sanglier). La structure des espèces d'ongulés sauvages consommés par les loups a été évaluée sur la base de la proportion de la biomasse consommée. Dans les cas de la catégorie « Cervidae indéterminé », les proportions d'espèces de cervidés données (cerf, chevreuil, daim et élan) dans l'ensemble de l'échantillon ont été déterminées sur la base des proportions de ces espèces dans les échantillons identifiés avec précision. La formule de Pianka (1973) a été appliquée pour calculer la similarité des régimes alimentaires :

$$\alpha_{ij} = (\sum p_{ia} \times \sum p_{ja}) \times [(\sum p_{ia}^2) \times (\sum p_{ja}^2)]^{-1/2}$$

où α_{ij} est le degré de similarité de la composition alimentaire entre la première (i) et la seconde (j) période, p_{ia} est la contribution de la catégorie de proies a dans la biomasse totale des proies consommées par les loups dans la première période, p_{ja} est la contribution de la catégorie de proies a dans la biomasse totale des proies consommées par les loups dans la seconde période. Pour calculer l'indice de Pianka, nous avons utilisé le logiciel Time Overlap 1.0. qui utilise un algorithme de randomisation pour calculer le degré de chevauchement de chaque groupe de distributions randomisées pour chaque itération. L'importance est déterminée en comparant les valeurs de chevauchement randomisées à la quantité de chevauchement empirique (Castro-Arellano et al. 2010). Nous avons utilisé 10 000 itérations pour générer des distributions nulles et avons considéré la signification à $\alpha = 0,05$.

Pour les ongulés sauvages, l'indice de sélectivité D a été évalué à l'aide de la formule de Jacobs (1974) :

$$D = \frac{r - p}{r + p - 2rp}$$

où r est la fraction d'une espèce dans le régime alimentaire du loup et p est la fraction de cette espèce dans la communauté des ongulés. L'indice de sélectivité D varie de -1 (sélection négative minimale) à 1 (sélection positive maximale). La structure des espèces d'ongulés sauvages consommés par les loups a été évaluée sur la base de la proportion de leur présence

dans les excréments. La présence d'une espèce donnée dans une crotte a été considérée comme un seul spécimen. Dans les cas où nous n'avons pas pu classer précisément les espèces de cervidés (catégorie « Cervidés indéterminés »), les proportions d'espèces de cervidés données (cerf élaphe, chevreuil, daim et élan) dans l'ensemble de l'échantillon ont été déterminées sur la base des proportions de ces espèces parmi les échantillons identifiés avec précision. La structure des communautés d'ongulés dans la zone d'étude a été estimée en utilisant les données des inventaires de gibier pour 2017-2020 fournies par le parc national de Roztocze et les terrains de chasse no. 277, 278, 279, 280, 281, 295, 296, 297, 306 et 319 publiées dans la banque de données forestières (Forêts d'État 2021), tandis que pour 2001-2002, elles ont été obtenues auprès de Jędrzejewski et al. (2012). Les données officielles sur le nombre d'ongulés sont dérivées de diverses méthodes de recensement, y compris le suivi hivernal après une nouvelle chute de neige, les comptages en voiture et les observations tout au long de l'année (Wawrzyniak et al. 2010).

RESULTATS

Les loups gris habitant les forêts de Roztocze et de Solska se nourrissent principalement d'ongulés sauvages, représentant 96,5% et 96,7% de la biomasse consommée en 2001-2002 et 2017-2020, respectivement (Tableau 1). Le chevreuil était la proie la plus importante, représentant 57,8% de la biomasse consommée en 2001-2002 et 49,2% en 2017-2020. Entre les deux périodes d'étude, la consommation de chevreuil et de cerf élaphe a légèrement diminué. En revanche, la tendance est inverse pour le sanglier, la biomasse de cette espèce consommée par les loups étant quatre fois plus élevée en 2017-2020 que deux décennies plus tôt. L'élan et le daim n'ont été enregistrés dans le régime alimentaire des loups qu'en 2017-2020 (Tableau 1).

Tableau 1. Régime alimentaire des loups dans la forêt de Roztocze et de Solska en 2001-2002 (Jędrzejewski et al. 2012) et 2017-2020 (cette étude). %O : pourcentage d'occurrence dans les crottes, %B : pourcentage de la biomasse totale consommée. (+) Contribution au régime alimentaire < 0,05%

Food item	2001-2002		2017-2020	
	%B	%O	%B	%O
Red deer <i>Cervus elaphus</i>	19.5	15.5	15.9	13.6
Roe deer <i>Capreolus capreolus</i>	57.8	51.2	49.2	43.4
Fallow deer <i>Dama dama</i>	-	-	2.9	3.0
Moose <i>Alces alces</i>	-	-	0.3	0.7
Undetermined cervids	13.4	27.4	2.3	6.0
Wild boar <i>Sus scrofa</i>	5.8	17.9	26.1	34.4
Wild ungulates total	96.5	97.6	96.7	96.4
European hare <i>Lepus europaeus</i>	0.8	2.4	1.0	1.7
Red fox <i>Vulpes vulpes</i>	-	-	0.4	0.3
European beaver <i>Castor fiber</i>	-	-	0.8	1.3
Medium-sized mammals total	0.8	2.4	2.2	3.3
Domestic dog <i>Canis lupus familiaris</i>	2.1	4.8	1.1	1.3
Cattle	0.6	1.2	-	-
Domestic animals total	2.7	6.0	1.1	1.3
Small rodents	+	6.0	+	0.7
Birds	+	1.2	-	-
Plant material	+	34.5	+	14.9
Plastic, rope	-	-	0.0	0.7
Number of scats analysed		84		302
Biomass of food consumed (kg)		160.0		327.6

Parmi les mammifères de taille moyenne, seul le lièvre d'Europe a atteint environ 1% de la biomasse consommée au cours des deux périodes d'étude, tandis que le renard roux et le castor Eurasien n'ont été consommés que sporadiquement en 2017-2020 (Tableau 1). Les chiens domestiques représentaient 2,1% de la biomasse consommée en 2001-2002 et seulement 1,1% en 2017-2020. Le bétail - exclusivement les bovins - n'a été consommé qu'en 2001-2002 et constituait 0,8% de la biomasse consommée. La biomasse des autres aliments, tels que les petits rongeurs ou les oiseaux, était négligeable (Tableau 1).

La largeur du régime alimentaire des loups était très étroite et identique dans les deux périodes d'étude ($B = 1,07$). La similarité de la composition du régime alimentaire entre les deux périodes d'étude était élevée lorsque quatre catégories générales de nourriture étaient considérées ($\alpha = 0,999$) et lorsque seuls les ongulés étaient considérés ($\alpha = 0,930$). L'étendue de la niche alimentaire était étroite à la fois au printemps-été et en automne-hiver ($B = 1,09$ et $B = 1,07$, respectivement) (Tableau 2). La similitude de la composition du régime alimentaire était élevée ($\alpha = 0,999$) pour les catégories alimentaires générales, mais modérée ($\alpha = 0,710$) pour les ongulés.

Tableau 2. Comparaison du régime alimentaire des loups dans les forêts de Roztocze et de Solska pendant les saisons printemps-été (avril-septembre) et automne-hiver (octobre-mars), 2017-2020. %O : pourcentage d'occurrence dans les excréments, %B : pourcentage de la biomasse totale consommée. (+) Contribution au régime alimentaire < 0,05%

Food item	Spring-summer		Autumn-winter	
	%B	%O	%B	%O
Red deer <i>Cervus elaphus</i>	28.3	17.6	13.1	10.7
Roe deer <i>Capreolus capreolus</i>	19.7	17.6	55.9	50.9
Fallow deer <i>Dama dama</i>	-	-	3.5	3.8
Moose <i>Alces alces</i>	1.5	2.9	-	-
Undetermined cervids	2.3	7.4	2.3	5.6
Wild boar <i>Sus scrofa</i>	43.9	50.0	22.0	29.9
Wild ungulates total	95.7	98.5	96.8	95.7
European hare <i>Lepus europaeus</i>	1.6	2.9	0.9	1.3
Red fox <i>Vulpes vulpes</i>	-	-	0.5	0.4
European beaver <i>Castor fiber</i>	2.6	2.9	0.4	0.9
Medium-sized mammals total	4.2	5.8	1.8	2.6
Domestic dog <i>Canis lupus familiaris</i>	-	-	1.4	1.7
Domestic animals total	-	-	1.4	1.7
Small rodents	+	1.5	+	0.4
Plant material	0.1	19.1	+	13.7
Plastic, rope	-	-	-	0.9
Number of scats analysed		68		234
Biomass of food consumed (kg)		61.0		266.6

De 2001 à 2002, la communauté d'ongulés sauvages dans les forêts de Roztocze et de Solska était composée de quatre espèces : élan (0,3%), cerf (24,0%), chevreuil (64,7%) et sanglier (11,0%), tandis qu'en 2017-2020, elle était composée de cinq espèces : élan (7,5%), cerf (28,8%), daim (0,8%), chevreuil (52,7%) et sanglier (10,1%). Les indices de sélectivité de Jacob (D) ont révélé qu'en 2001-2002, les loups sélectionnaient **positivement** les sangliers ($D = 0,213$), s'attaquaient aux chevreuils **proportionnellement** à leur présence dans l'environnement ($D = 0,004$) et **évitaient**, bien que dans une mesure différente, les élans ($D = -1,0$) et les cerfs élaphe ($D = -0,144$). En 2017-2020, cependant, les loups sélectionnent

positivement le sanglier ($D = 0,710$) et le daim ($D = 0,588$), et évitent l'élan ($D = -0,862$), le cerf élaphe ($D = -0,446$) et le chevreuil ($D = -0,193$).

DISCUSSION

Le loup gris est un prédateur **opportuniste** qui fait preuve d'une grande **plasticité** alimentaire. Bien qu'il se nourrisse principalement d'ongulés sauvages dans son aire de répartition, le loup complète fréquemment son régime alimentaire avec des vertébrés plus petits et même du matériel végétal (Zlatanova et al. 2014, Newsome et al. 2016, Homkes et al. 2020). **De plus, de nombreuses études ont démontré des changements temporels et spatiaux dans les habitudes alimentaires** (Meriggi et al. 2011, Lafferty et al. 2014, Lodberg-Holm et al. 2021). En Europe centrale, les loups chassent principalement des ongulés sauvages de taille moyenne et petite (c'est-à-dire des cerfs rouges, des chevreuils et des sangliers) mais évitent les grandes espèces d'ongulés comme l'élan et le bison d'Europe (Jędrzejewski et al. 2012). À l'échelle régionale, cependant, le castor d'Eurasie est devenu l'un des aliments les plus importants dans le régime alimentaire des loups (Špinkytė-Bačkaitienė & Pételis 2012, Sidorovich et al. 2017, Mysłajek et al. 2019, 2021).

Notre étude dans les forêts de Roztocze et de Solska a révélé une stabilité dans les habitudes alimentaires des loups, qui se sont concentrés sur les ongulés sauvages au cours de deux périodes d'étude sur deux décennies. Cependant, des **changements** dans la composition des espèces d'ongulés sauvages dans le régime alimentaire des loups ont été enregistrés, **c'est-à-dire une diminution des cerfs rouges et des chevreuils et une augmentation des sangliers sauvages, ainsi qu'une préférence des loups pour les sangliers** ; ce schéma est inattendu, compte tenu des études précédentes ; les cerfs rouges étaient considérés comme la proie préférée des loups en Europe centrale et de l'Est (Okarma 1995). De plus, en se basant sur des données à long terme de la forêt de Białowieża (nord-est de la Pologne), Jędrzejewski et al. (2000) ont suggéré qu'avec une augmentation de la densité de cerfs rouges, les loups chassent moins de chevreuils et de sangliers. Dans notre zone d'étude, la population de cerfs rouges a été multipliée par trois au cours des deux premières décennies du 21^{ème} siècle (Office central des statistiques, 2021), sans que cela ne s'accompagne d'une augmentation de la part de cet ongulé dans le régime alimentaire des loups. Un schéma similaire a été enregistré dans la partie orientale des Carpates Polonaises, où en 1989-1992, les chevreuils étaient mangés moins fréquemment que les cerfs (Śmietana & Klimek 1993), alors qu'en 2013-2014, la situation inverse a été enregistrée (Gorzelewska et al. 2017). Ces observations, ainsi que plusieurs autres études, révèlent la dominance du chevreuil dans le régime alimentaire du loup par rapport au cerf élaphe en Europe centrale (Nowak et al. 2011, Wagner et al. 2012, Mysłajek et al. 2019, 2021) malgré une forte abondance de cerfs élaphe (Office central des statistiques 2021). Ces résultats incitent à repenser les modèles précédemment proposés (Okarma 1995, Jędrzejewski et al. 2012) de préférences des loups pour les cerfs rouges.

Dans les forêts de Roztocze et de Solska, les loups ont montré une sélection envers le daim, qui est une espèce exotique introduite à des fins de chasse (Głowaciński et al. 2011). Malgré sa compétition avec les cervidés indigènes (Focardi et al. 2006, Dolman & Wäber 2008, Obidziński et al. 2013), cette espèce n'a pas été inscrite sur la liste des espèces exotiques envahissantes en Pologne, et l'introduction de daims se poursuit dans différentes régions du pays (Kopij et al. 2017). Les loups pourraient contribuer à l'élimination de cette espèce

exotique, mais la popularité croissante de cette espèce en tant que gibier et le comportement des chasseurs visant à accroître son aire de répartition et son nombre rendent cet objectif peu probable.

Le sanglier a rarement fait l'objet d'une sélection positive au sein de la communauté des ongulés en Europe centrale (Jędrzejewski et al. 2012), sauf dans certaines parties des Carpates (Lanszki et al. 2012, Sin et al. 2019). Cette espèce, cependant, est une partie essentielle et souvent dominante du régime alimentaire des loups dans le sud de l'Europe (Nores et al. 2008, Meriggi et al. 2011, Mori et al. 2017, Dolapchiev et al. 2022). Le sanglier est une espèce sociable, visible et localement abondante, facilement détectable par un prédateur (Mori et al. 2017). Mech et al. (2015) considèrent les sangliers comme des proies plutôt difficiles pour les loups, mais des études récentes ont montré que les loups s'attaquent principalement aux jeunes individus, en particulier aux marcassins, qui sont plus faciles à capturer (Nores et al. 2008). Ceci est également soutenu par nos observations d'une proportion élevée de sangliers dans le régime alimentaire des loups au printemps et en été, lorsque les marcassins sont abondants. De plus, une augmentation du nombre de sangliers dans le régime alimentaire des loups dans les forêts de Roztocze et de Solska a coïncidé avec l'apparition de la maladie porcine africaine (PPA) dans cette région (Woźniakowski et al. 2021). La PPA provoque une forte mortalité chez les sangliers, et les loups peuvent non seulement tuer facilement les individus affaiblis par la maladie, mais aussi consommer les carcasses des individus morts. Une étude récente (Szewczyk et al. 2021a) a montré que l'utilisation des carcasses de sangliers infectés par le virus de la peste porcine africaine devrait être considérée comme un service écosystémique précieux fourni par les loups.

Contrairement à d'autres études sur les habitudes alimentaires des loups de la sous-population Balte, qui indiquaient l'importance du castor d'Eurasie comme proie alternative aux ongulés (Jędrzejewski et al. 2012, Špinkytė-Bačkaitienė & Pételis 2012, Sidorovich et al. 2017, Mysłajek et al. 2021), la consommation de cette espèce par les loups habitant la forêt de Roztocze et de Solska était faible. L'abondance du castor d'Eurasie dans notre zone d'étude est cependant beaucoup plus faible que dans le nord-est de l'Europe (Halley et al. 2021), et dans le sud de la Pologne, cette espèce n'est pas présente dans le régime alimentaire des loups (Nowak et al. 2005, Gorzelewska et al. 2017, Mysłajek et al. 2021).

Les loups des forêts de Roztocze et de Solska s'attaquent rarement au bétail, et cette tendance s'est maintenue pendant les deux périodes d'étude. Dans l'ensemble, la proportion de bétail dans le régime alimentaire des loups en Pologne varie énormément, à la fois spatialement et temporairement (Śmietana & Klimek 1993, Nowak et al. 2005, 2011, Jędrzejewski et al. 2012, Gorzelewska et al. 2017), et est significativement affectée par la mise en œuvre de mesures appropriées de protection du bétail (Nowak et al. 2005). Cependant, des chiens domestiques ont été consommés en 2001-2002 et 2017-2020 dans notre zone d'étude. La prédation des chiens par les loups est considérée comme une source importante de conflit entre les prédateurs et les humains (Bassi et al. 2021, Iliopoulos et al. 2021). Néanmoins, les chiens en liberté sont abondants dans les habitats naturels à travers la Pologne, étant des prédateurs importants d'espèces sauvages, y compris le gibier et le bétail (Krauze-Gryz & Gryz 2014, Wierzbowska et al. 2016). Ainsi, la prédation des loups sur les chiens peut être considérée comme un avantage pour la conservation des espèces indigènes dans les sites Natura 2000 locaux (O'Bryan et al. 2018).

Dans le sud-est de la Pologne, le loup gris coexiste avec le lynx Eurasien, qui chasse également les ongulés sauvages. Contrairement aux loups, qui tuent une grande variété d'espèces de proies, le lynx s'attaque presque exclusivement au chevreuil (Myslajek et al. 2022). Cette espèce est l'ongulé le plus abondant en Pologne, et sa population augmente régulièrement (Central Statistical Office 2021) ; par conséquent, une concurrence potentielle entre le loup et le lynx pour les proies est peu probable (Schmidt et al. 2009).

Notre étude a confirmé que les loups du sud-est de la Pologne dépendent principalement des ongulés sauvages comme proies et ne tuent qu'occasionnellement des ongulés domestiques. Compte tenu de la richesse de la base alimentaire, c'est-à-dire des populations nombreuses et croissantes d'ongulés sauvages (Office central des statistiques 2021), des rares incidents de prédation du bétail et de la disponibilité de vastes parcelles d'habitats appropriés (Jędrzejewski et al. 2005, 2008, Huck et al. 2010), la persistance des loups dans les forêts de Roztocze et de Solska est jusqu'à présent assurée. Cette situation aidera à maintenir un statut de conservation favorable du loup dans les sites Natura 2000 locaux, où cette espèce est l'une des cibles de conservation (Diserens et al. 2017).