

Habitudes alimentaires et faune parasitaire des loups dans le sud-ouest de la Bohême, en République Tchèque

Silva Gabreta

vol. 31

p. 67–81

Vimperk, 2025

Feeding patterns and parasitofauna of wolves in southwestern Bohemia, Czech Republic

Martin Duřa^{1,*}, Ondřej Daněk², Pavel Hulva³, Jana Šrutová³, Jan Mokrý⁴,
Horníček⁵, Aleš Vorel⁵ & Jana Juránková²

¹ Faculty of Forestry and Wood Technology, Mendel University in Brno, Zemědělská 1,
CZ-61300 Brno, Czech Republic

² Faculty of Veterinary Medicine, University of Veterinary and Pharmaceutical Sciences,
Palackého 1946/1, CZ-61242 Brno, Czech Republic

³ Faculty of Science, Charles University, Viničná 7, CZ-12844 Prague 2, Czech Republic

⁴ Šumava National Park, 1. máje 260, CZ-38501 Vimperk, Czech Republic

⁵ Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129,
CZ-16500 Praha, Czech Republic

*martin.dula@mendelu.cz

Résumé

Les habitudes alimentaires et la composition de la faune parasitaire des loups qui réinvestissent les paysages d'Europe centrale dominés par l'homme sont des phénomènes étroitement liés qui reflètent la dynamique des populations d'herbivores et des **communautés parasitaires**. Cette étude vise à évaluer la composition du régime alimentaire, la sélection des proies et les endoparasites des loups dans la zone récemment recolonisée du sud-ouest de la Bohême, où plusieurs territoires de loups se sont établis au cours de la dernière décennie. L'analyse de 361 excréments a révélé que les ongulés sauvages représentaient 92,8% de la biomasse totale consommée (Bio%). Après les ongulés sauvages, la proie alternative la plus importante était le castor Eurasien (3,9% de Bio). Malgré leur faible proportion dans la communauté locale d'ongulés, les loups ont montré une forte préférence pour le chevreuil ($D = 0,76$), tandis que le sanglier était **totalemtent évité** ($D = -0,94$). L'analyse coproscopique de 369 excréments a montré que 81,6% d'entre eux étaient positifs pour les stades fécaux d'au moins une espèce de parasite, y compris des parasites parasites provenant de la prédation, de la charogne et/ou de la coprophagie. Sur la base d'analyses morphologiques et **moléculaires**, neuf groupes d'endoparasites ont été identifiés. Les plus fréquemment détectés étaient les *Sarcocystis* spp. (55,3%), suivis des espèces de la famille des *Capillariidae* (38,8%) et des ténias taeniidés (18,4%). Cette étude constitue la première analyse des endoparasites chez les loups en liberté en République Tchèque basée sur l'examen des

excréments, et elle fait état du taux le plus élevé de stades parasitaires par rapport à des études similaires menées dans les pays voisins.

Mots-clés : loup, composition du régime alimentaire, sélection des proies, endoparasites

INTRODUCTION

Le régime alimentaire du loup gris est aussi varié que son aire de répartition (PETERSON & CIUCCI 2003, NEWSOME et al. 2016). Il n'est donc pas surprenant qu'il existe des liens complexes entre les communautés d'espèces proies et les parasites qu'elles transmettent (POULIN 2007, LEUNG & KOPRIVNIKAR 2019). Ces interrelations sont également évidentes chez les loups gris, chez lesquels la composition du régime alimentaire est étroitement liée aux parasites qu'ils hébergent et propagent (STRONEN et al. 2021).

L'un des facteurs clés du retour du loup dans les paysages dominés par l'homme en Europe est la restauration des populations de proies naturelles des prédateurs apicaux – les ongulés en liberté (CHAPRON et al. 2014). En République Tchèque, les populations d'ongulés sauvages ont atteint leur niveau historique maximal (OFFICE STATISTIQUE TCHÈQUE 2023), fournissant une base alimentaire suffisante et diversifiée aux populations de loups en voie de rétablissement dans le pays (KUTAL et al. 2017, HULA et al. 2018, BUFKA & CERVENÝ 2021, HULA et al. 2024, VOREL et al. 2024, VOREL et al. 2025). D'après les connaissances actuelles sur les habitudes alimentaires des loups dans les pays voisins où les populations de loups sont stables (par exemple l'Allemagne, la Pologne ou la Slovaquie ; NOWAK et al. 2011, KUTAL et al. 2024, LIPPITSCH et al. 2024), **une nette préférence pour les ongulés sauvages est évidente**. Cependant, les habitudes alimentaires des loups sont également influencées par la **disponibilité** des proies dans des zones spécifiques (OKARMA 1995, JEDRZEJEWSKI et al. 2000, ANSORGE et al. 2006, MERIGGI et al. 2011, WAGNER et al. 2012, ZLATANOVA et al. 2014).

Le retour récent des loups en Europe centrale, y compris dans le sud-ouest de la Bohême (BUFKA & CERVENÝ 2021, HULVA et al. 2024, VOREL et al. 2024, VOREL et al. 2025), où ils avaient auparavant disparu, offre une occasion précieuse d'étudier la **parasitofaune** de ces grands mammifères. En raison de sa diversité, la **parasitofaune** sert d'indicateur indirect de la santé globale de l'écosystème. Des données sur la faune parasitaire des loups sauvages sont disponibles dans les pays voisins tels que la Pologne, l'Allemagne et la Slovaquie.

Les loups gris peuvent servir d'hôtes définitifs à toute une série d'endoparasites. Ces dernières années, plusieurs études parasitologiques utilisant des échantillons de matières fécales de loups en liberté ont été menées dans des pays voisins tels que la Pologne, l'Allemagne et la Slovaquie (KLOCH et al. 2005, CABANOVA et al. 2017, BINDKE et al. 2019). Le pourcentage d'échantillons testés **positifs** pour au moins une espèce de parasite était similaire d'une étude à l'autre, variant entre 56,2% et 66%. Cependant, certaines études se sont concentrées uniquement sur la détection d'helminthes (POPIOLEK et al. 2007). Si le **spectre** des espèces parasitaires détectées variait considérablement, les parasites les plus fréquemment identifiés étaient des ténias de la famille des Taenidae, ainsi que des nématodes tels que *Encoelium aerophilus*, des ankylostomes des espèces *Ancylostoma/Uncinaria* et des ascaris *Toxocara canis* (KLOCH et al. 2005, CABANOVA et al. 2017, BINDKE et al. 2019).

Les examens parasitologiques fournissent des informations précieuses sur l'écologie alimentaire des espèces hôtes en révélant la présence de parasites hétéroxènes ou le passage de parasites provenant d'animaux proies. Une étude récente menée en Allemagne a montré que la prévalence de *Sarvovystis* spp. chez le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) était significativement plus élevée dans les zones habitées par des loups par rapport aux zones témoins, bien qu'aucune différence de ce type n'ait été observée chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) ou le sanglier (*Sus scrofa*). Étant donné que les *Sarvovystis* spp. sont généralement spécifiques à leurs hôtes intermédiaires, cela suggère que les espèces de *Sarvovystis* associées au cerf élaphe sont plus largement répandues, ce qui implique que le cerf élaphe est la proie principale des loups dans ces zones (LESNIAK et al. 2018).

L'étude des habitudes alimentaires des loups revenant dans des zones de leur ancien aire de répartition est une étape cruciale pour aborder les conflits entre l'homme et les carnivores et établir des stratégies efficaces de conservation et de gestion. L'objectif de cette étude est donc d'évaluer la composition du régime alimentaire et la sélection des proies des loups dans la région récemment recolonisée du sud-ouest de la Bohême, plus précisément dans le parc national de Šumava et la zone protégée adjacente.

Étant donné que le régime alimentaire est directement lié à la transmission des parasites, un autre objectif clé de cette étude est de déterminer le spectre des parasites **gastro-intestinaux et pulmonaires** chez les loups sauvages du parc national de Šumava. Cela inclut l'évaluation de la fréquence des différentes espèces de parasites et l'analyse du rôle des loups dans les cycles de vie de certains parasites à hôtes multiples.

MATÉRIEL et MÉTHODES

Collecte d'échantillons d'excréments et analyses alimentaires

Des excréments ont été systématiquement collectés dans la région de Šumava, principalement au sein du parc national et de l'espace naturel protégé de Šumava, de janvier 2020 à septembre 2023 (Fig. 1). Cette zone abrite une population stable de loups et des territoires de loups récemment établis (BUFKA & CERVENÝ 2021, VOREL et al. 2024, VOREL et al. 2025). Les échantillons de crottes ont été repérés pendant les mois d'hiver en suivant les loups dans des zones présentant un enneigement suffisant, ainsi qu'en parcourant les routes forestières, les sentiers et les chemins au sein des territoires de loups pendant les saisons plus chaudes. De plus, les données de télémétrie provenant d'individus équipés d'un GPS ont été utilisées pour identifier des emplacements potentiels de crottes (VOREL et al. 2024, VOREL et al. 2025).

Au total, 361 crottes ont été analysées à l'aide de méthodes standard, comprenant le lavage des échantillons à travers un tamis de 0,5 mm, le séchage au four à 60°C et la pesée. Les proies ont été identifiées par un examen macroscopique des os, sabots, sabots postérieurs, griffes et plumes, ainsi que par une analyse microscopique des poils, à l'aide de clés d'identification (DZIURDZIK 1973, TEERINK 1991, TOTH 2017). De plus, des comparaisons ont été effectuées avec notre propre collection de référence de parties de corps d'ongulés, couvrant différents âges et variations saisonnières. La composition du régime alimentaire a été exprimée en termes de fréquence d'occurrence (%Fo) et de pourcentage de la biomasse totale consommée (%Bio). Lorsque plusieurs éléments alimentaires étaient présents dans un même excrément, chaque composant a été pesé individuellement ou sa

proportion estimée visuellement. La biomasse de chaque composant du régime alimentaire a été calculée en multipliant la matière sèche par des coefficients de digestibilité : ongulés (118), mammifères de taille moyenne (50), petits rongeurs, insectivores et oiseaux (23 ; GOSZCZYNSKI 1974, LOCKIE 1961, JEDRZEJEWSKI & JEDRZEJEWSKA 1992). Le matériel végétal a été exclu des calculs de biomasse.

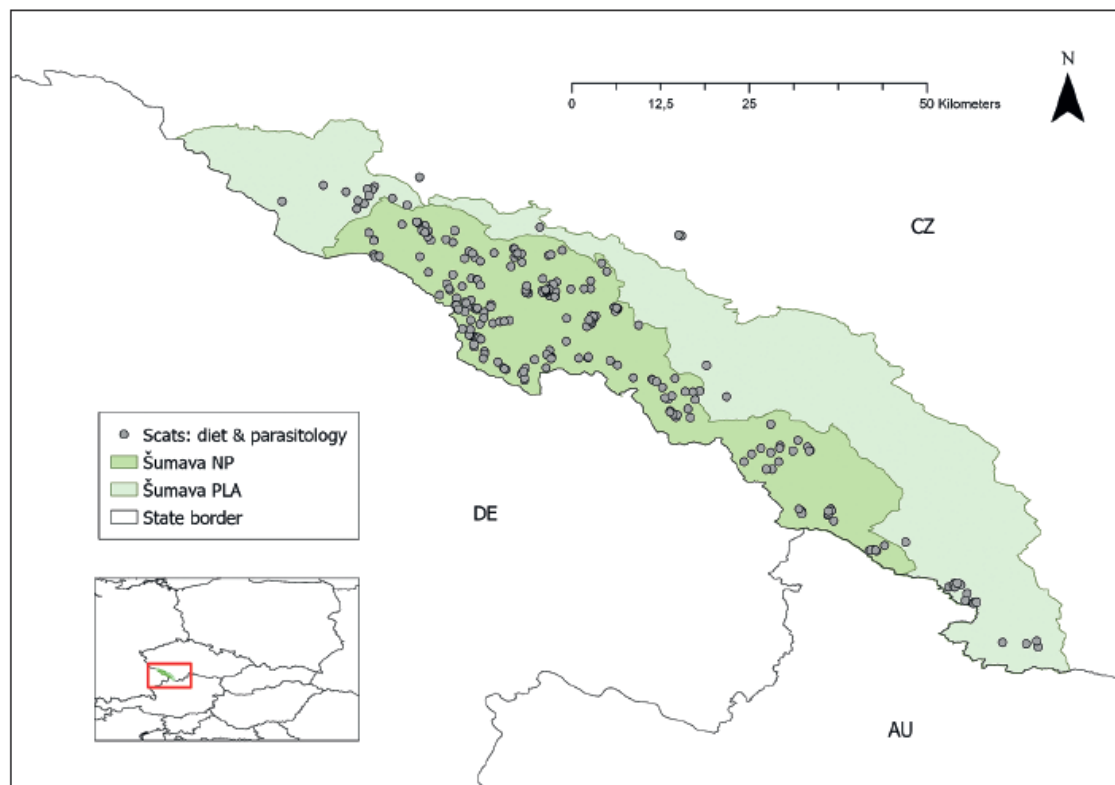


Fig. 1. Carte de la zone d'étude et emplacements des échantillons prélevés pour les analyses alimentaires et les examens parasitologiques

Calcul de la disponibilité et de la sélection des proies

La structure en espèces, l'abondance et la biomasse de la communauté d'ongulés dans la zone d'étude ont été déterminées à partir des données annuelles de recensement du gibier issues des inventaires des chasseurs, qui impliquaient des comptages systématiques du gibier au sein des territoires de chasse. Ces données ont été fournies par l'administration du parc national de Šumava. L'abondance de chaque espèce – chevreuil, cerf élaphe et sanglier – a été évaluée en calculant la moyenne sur cinq ans (2019-2023) pour deux catégories d'âge (jeunes, adultes). Pour estimer la contribution totale en biomasse de chaque espèce d'ongulé (en pourcentage), nous avons utilisé les valeurs moyennes de masse corporelle (en kg) pour chaque espèce et catégorie d'âge, sur la base des données de NOWAK et al. (2005) et ANSORGE et al. (2006). Les poids moyens suivants ont été appliqués : chevreuil – adulte 19 kg, faon 4 kg ; cerf élaphe – adulte 100 kg, faon 25 kg ; sanglier – adulte 40 kg, marcassin 10 kg.

Les préférences en matière d'espèces ont été calculées à l'aide de l'indice de sélectivité D (JACOBS 1974), selon la formule $D = (r - p) / (r + p - 2rp)$, où r représente le pourcentage de l'espèce dans la composition des ongulés trouvés dans les excréments de loups (biomasse consommée), et p représente le pourcentage de l'espèce dans la communauté globale d'ongulés de la zone d'étude (biomasse estimée). L'indice D varie de -1 (évitement total d'une espèce) à 0 (sélection proportionnelle à sa fréquence) et à 1 (sélection positive).

maximale). Pour la catégorie des cervidés non déterminés, les proportions d'espèces spécifiques (cerf élaphe et chevreuil) ont été estimées sur la base de la proportion de ces espèces dans des échantillons identifiés avec précision.

Parasitologie

Au total, 369 excréments ont été analysés à l'aide de trois méthodes coproscopiques standard : la flottation fécale, la larvoscopie de Baermann et la sédimentation fécale. Avant l'analyse, tous les échantillons ont d'abord été congelés à -70°C pendant une semaine afin d'inactiver tout œuf potentiel d'*Echinococcus* spp.

Pour la méthode de flottation fécale, environ 1 à 4 g de matière fécale provenant des excréments ont été mélangés à 20-30 ml d'eau dans un mortier et homogénéisés. Le mélange obtenu a été tamisé dans un tube à centrifuger de 10 ml et centrifugé à $875 \times g$ pendant 2,5 minutes, tandis que le reste du mélange homogénéisé et tamisé a été utilisé pour la sédimentation fécale. Le surnageant a ensuite été éliminé, et le sédiment a été mélangé à une solution de flottation au sucre de Sheather modifiée (densité 1,30). L'échantillon a été centrifugé à nouveau à $875 \times g$ pendant 2,5 minutes. À l'aide d'une boucle métallique, la matière du film de surface, y compris les stades parasitaires, a été transférée sur une lame de verre, recouverte d'une lamelle et examinée au microscope.

La larvoscopie de Baermann a été réalisée à l'aide de l'appareil standard de Baermann, qui se compose d'un entonnoir en verre relié à un tube en caoutchouc à sa base, muni d'une pince métallique fixée au tube. L'entonnoir a été rempli d'eau chaude du robinet et environ 5 g de selles enveloppées dans de la gaze y ont été ajoutées. Après environ 24 heures, le sédiment a été examiné au microscope dans une boîte de Pétri. Les larves de *Metastrongyloides* au premier stade (L1) détectées lors de l'examen ont été collectées pour une analyse moléculaire. Pour la sédimentation fécale, le mélange homogénéisé et tamisé restant a été transféré dans un bécher de 100 ml rempli d'eau du robinet et laissé à décanter à température ambiante pendant environ 5 minutes. Le surnageant a ensuite été soigneusement décanté et de l'eau du robinet a été ajoutée à nouveau. Le processus a été répété jusqu'à ce que le sédiment soit clair, généralement 3 à 5 fois, selon la nature de l'échantillon.

Les trois méthodes ont été complétées par un examen microscopique, au cours duquel les stades parasitaires individuels ont été identifiés et quantifiés de manière subjective pour chaque échantillon représentatif. La quantification s'est appuyée sur un système de notation « croix » allant de 1 à 4 croix (+), où + signifie moins d'un stade parasitaire par champ de vision ; ++ signifie environ 1 à 5 stades parasitaires par champ de vision ; +++ signifie environ 5 à 10 stades parasitaires par champ de vision et ++++ correspond à plus de 10 stades parasitaires par champ de vision. Cette méthode est semi-quantitative et vise à indiquer approximativement l'intensité de l'infection. L'identification des stades parasitaires s'est appuyée sur un manuel de référence (FOREYT 2001).

La spéciation morphologique de certains stades fécaux des parasites étant soit peu fiable (par exemple, les vers pulmonaires), soit impossible (par exemple, les ténias), des techniques moléculaires ont été utilisées pour identifier les larves détectées et un sous-ensemble d'échantillons positifs pour les œufs de ténias, afin de les classer au niveau du genre ou de

l'espèce. L'ADN génomique a été extrait des larves L1 à l'aide du kit NucleoSpin Tissue XS (Macherey-Nagel, Allemagne) et des œufs à l'aide du kit DNeasy Blood & Tissue (Qiagen, Allemagne) pour les vers pulmonaires et les ténias, respectivement. Pour les vers pulmonaires, une PCR ciblant la partie de l'espaceur transcrit interne 2 (ITS2) a été réalisée à l'aide des amorces NC1 et NC2, conformément à la méthode de GASSER et al. (1993). Pour différencier les œufs de téniaïdes, une PCR multiplexe ciblant l'ARN ribosomique de la petite sous-unité (12S) et la sous-unité 1 de la NADH déshydrogénase (NAD1) a été utilisée, suivant le protocole de TRACHSEL et al. (2007). Les amplicons obtenus ont été séparés par électrophorèse sur un gel d'agarose à 1,5% coloré au Midori Green Advance (Nippon Genetics Europe, Allemagne) et visualisés sous lumière UV. Tous les produits de PCR de la taille attendue ont été excisés des gels, purifiés à l'aide du kit Gel/PCR DNA Fragments (Geneaid, Taïwan), puis séquencés dans les deux sens avec les amorces d'amplification. L'analyse des séquences a été réalisée à l'aide des services de séquençage par électrophorèse capillaire de Macrogen (Macrogen Europe, Pays-Bas). Les séquences obtenues ont été traitées avec le logiciel Geneious Prime et comparées aux séquences disponibles dans la base de données GenBank® à l'aide de l'outil BLAST (Basic Local Alignment Search Tool).

RESULTATS

Composition du régime alimentaire et choix des proies

Nous avons identifié 16 types d'aliments différents à partir de 361 excréments de loups. Les ongulés sauvages représentaient 92,8% de la biomasse totale (Bio%) consommée par les loups (Tableau 1). Le cerf élaphe représentait la plus grande part, soit 42,0% de la Bio, suivi du chevreuil (28,5% de la Bio). Le sanglier ne représentait que 0,3% de la biomasse totale consommée. Parmi les mammifères de taille moyenne, le castor Eurasien et le lièvre brun constituaient les proies les plus importantes, représentant respectivement 3,9% et 1,1% de la biomasse. Les restes de moutons étaient les restes d'animaux d'élevage les plus fréquemment trouvés dans les excréments de loups, représentant 1,7% de Bio (Tableau 1). Les autres proies (par exemple, les petits mammifères) ne contribuaient que de manière négligeable au régime alimentaire des loups (Tableau 1). Le chevreuil était l'espèce de proie la plus sélectionnée positivement ($D = 0,76$), malgré sa part relativement faible dans la communauté des ongulés (8,4% ; Fig. 2). En revanche, le cerf élaphe était sélectionné négativement ($D = -0,49$) et le sanglier était complètement évité par les loups du parc national de Šumava (Fig. 2).

Parasitologie

Les résultats de l'analyse coproscopique des échantillons de crottes sont présentés dans le Tableau 2 et des exemples de stades parasitaires détectés figurent à la Figure 3. À l'aide de la méthode de flottation, 301 échantillons (81,57%) se sont révélés positifs pour la présence d'un ou plusieurs stades fécaux de parasites. Parmi ceux-ci, 154 échantillons (41,74%) présentaient un type, 124 échantillons (33,60%) deux types, 20 échantillons (5,42 %) trois types, et trois échantillons étaient positifs pour quatre types de stades parasitaires (1,08 %). Ceux-ci incluent également les stades de parasites provenant des proies.

En ce qui concerne la fréquence des stades parasitaires, les stades les plus fréquemment détectés étaient les sporocystes de coccidies du genre *Sarcocystis*, trouvés dans 204 échantillons (55,28%). Parmi les helminthes, des œufs de nématodes de la famille des Capillariidae ont été détectés dans 143 échantillons (38,75%). Des œufs de ténias de la famille des Taeniidae ont été détectés dans 68 échantillons (18,42%). Les analyses moléculaires d'un sous-ensemble

d'échantillons d'œufs de ténias ont révélé la présence de **trois espèces de ténias** : *Taenia hydatigena*, *T. krabbei* et *I. Inciscapreoli*. **De plus**, des œufs de *Toxocara* ont été trouvés dans 18 échantillons (4,87%), tandis que des œufs de *Toxascaris leonina* ont été détectés dans deux échantillons (0,54%).

Tableau 1. Composition alimentaire des loups de la région de Šumava, exprimée en fréquence d'occurrence (%Fo) et en biomasse totale consommée (%Bio), sur la base de 361 excréments collectés entre 2020 et 2023

Prey item	%Fo	%Bio	Bio (g)
Undetermined Cervids	32.69	21.87	78248.63
Red deer <i>Cervus elaphus</i>	32.96	42.00	150280.75
Roe deer <i>Capreolus capreolus</i>	26.04	28.54	102114.66
Wild boar <i>Sus scrofa</i>	1.38	0.34	1227.79
Wild ungulates total	92.52	92.75	331871.83
Sheep <i>Ovis aries</i>	1.66	1.68	59940.00
Dog <i>Canis familiaris</i>	0.28	0.16	563.50
Livestock total	1.93	1.83	6557.90
Eurasian beaver <i>Castor fiber</i>	4.99	3.93	14061.00
Red fox <i>Vulpes vulpes</i>	1.11	0.33	1183.00
Brown hare <i>Lepus europaeus</i>	2.22	1.13	4042.75
Medium mammals total	8.31	5.39	19286.75
Short-tailed field vole <i>Microtus agrestis</i>	0.28	≤0.05	16.56
Bank vole <i>Myodes glareolus</i>	0.28	≤0.05	3.45
Undetermined vole <i>Microtus</i> sp.	1.38	≤0.05	26.79
Undetermined mouse <i>Apodemus</i> sp.	0.28	≤0.05	24.15
Undetermined weasel <i>Mustela</i> sp.	0.28	≤0.05	6.90
Small mammals total	2.49	≤0.05	77.85
Birds	0.28	≤0.05	0.13
Insects	0.28	≤0.05	4.45
Plant material	14.13	—	—
Number of scats		361	

Des œufs de représentants de l'ordre des Strongylida ont été observés dans sept échantillons (1,89%), et des œufs de Trichuris ont été trouvés dans la même proportion (1,89%). Des oocystes de *Cryptosporidium* ont été détectés dans un seul échantillon (0,27%). L'intensité des infections variait de faible à moyenne (1 à 2 croix) dans la plupart des cas. **Cependant**, dans certains cas, des intensités plus élevées d'oocystes sécrétés et des cas isolés d'œufs ont été observés, en particulier pour *Sarcocystis* spp., les œufs de nématodes de la famille des Capillariidae et les œufs de ténias de la famille des Taeniidae.

L'examen larvoscopique de 367 échantillons a révélé la présence de larves L1 du nématode pulmonaire *Crenosoma vulpis* dans neuf cas (2,45%). L'espèce a été confirmée par PCR suivie d'un séquençage. Des analyses par sédimentation ont été réalisées sur 369 échantillons, et 57 échantillons (15,44%) se sont révélés positifs pour des œufs d'*Alaria* sp.

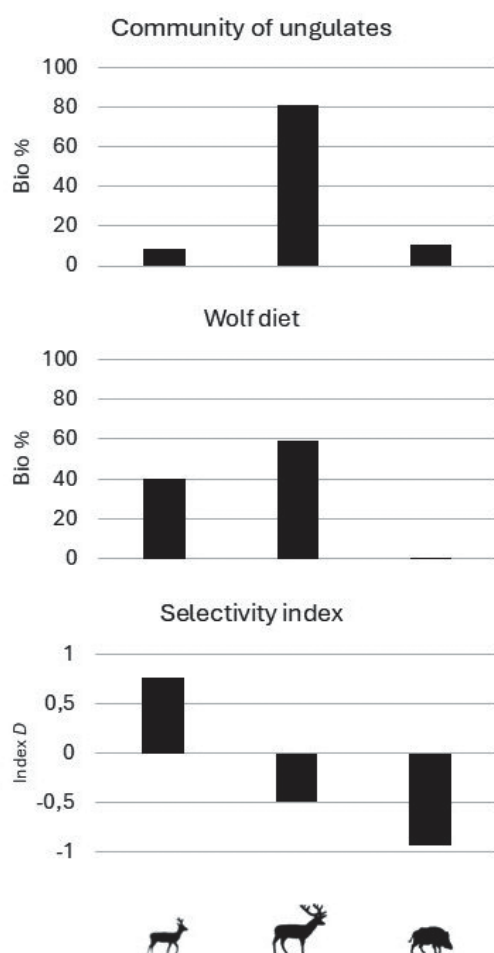


Fig. 2. Composition de la communauté d'ongulés sauvages, proies du loup, et préférences/évitement du loup selon l'indice de sélectivité *D* (JACOBS 1974) dans la région de Šumava

Dans plusieurs échantillons, des stades parasitaires typiques d'hôtes autres que les loups ont été détectés, reflétant le passage de stades parasitaires provenant d'espèces proies, de la nécrophagie et/ou de la coprophagie, qui est une caractéristique des carnivores de vie libre. L'analyse par flottation a révélé la présence d'oocystes du genre *Eimeria*, des coccidies typiques des hôtes herbivores et omnivores, détectés dans 11 échantillons (2,98%). **De plus**, des œufs d'espèces de *Metastrongylus*, nématodes pulmonaires généralement présents chez le sanglier, ont été détectés, ainsi que des œufs de *Nematodirus* spp. dans trois échantillons, soit 0,81%, et des œufs de ténias anoplocephalides dans deux échantillons (0,54%), tous deux parasites de proies (probablement des ruminants sauvages ou des lagomorphes). En raison de la similitude morphologique des œufs des différentes espèces de nématodes de la famille des Capillaridae, il est possible qu'une partie des détections corresponde à des œufs transmis par des proies, par exemple des ruminants sauvages. La larvoscopie combinée à la PC a révélé des larves L1 d'helminthes pulmonaires, généralement présentes chez les proies, telles que celles des genres *Varestrongylus*, *Elaphostrongylus* et *Protostrongylus*, qui parasitent les ruminants sauvages ou les lagomorphes. Celles-ci ont été détectées dans 35 échantillons (9,54%). Dans un cas, des larves L1 de *Perostrongylus falciformis*, un ver pulmonaire du blaireau Européen, ont été identifiées, bien que l'échantillon n'appartienne probablement pas à un loup et provienne d'un blaireau Européen.

Tableau 2. Résultats de l'examen des selles indiquant la diversité et la fréquence d'apparition des parasites détectés

Detected parasite stage	% of positive samples (n)	Method	Passage of parasites of prey
<i>Alaria</i> eggs	15.44 (57)	sedimentation	improbable
<i>Anoplocephalid</i> tapeworm eggs	0.54 (2)	flotation	yes
Capillariidae eggs	38.75	flotation	possible in some samples
<i>Crenosoma vulpis</i> larvae	2.45 (9)	larvoscopy + PCR	improbable
<i>Cryptosporidium</i> oocysts	0.27 (1)	flotation	possible
<i>Eimeria</i> oocysts	2.98 (11)	flotation	yes
<i>Elaphostrongylus</i> larvae	5.99 (22)	larvoscopy + PCR	yes
<i>Metastrongylus</i> eggs	2.17 (8)	flotation	yes
<i>Nematodirus</i> eggs	0.81 (3)	flotation	yes
<i>Protostrongylus pulmonalis</i> larvae	1.09 (4)	larvoscopy + PCR	yes
<i>Sarcocystis</i> sporocysts	55.28 (204)	flotation	improbable
<i>Strongylid</i> eggs	1.89 (7)	flotation	possible
<i>Taeniid</i> tapeworm eggs	18.42 (68)	flotation	improbable
<i>Toxocara</i> eggs	4.87 (18)	flotation	improbable
<i>Toxascaris leonina</i> eggs	0.54 (2)	flotation	improbable
<i>Trichuris</i> eggs	1.89 (7)	flotation	possible
<i>Varestrongylus</i> larvae	2.45 (9)	larvoscopy + PCR	yes
Total positives flotation	81.57% (n = 301)		
Total positives larvoscopy	11.99% (n = 44)		
Total positives sedimentation	15.44% (n = 57)		
Total positives coproscopy	84.55% (n = 312)		

DISCUSSION et CONCLUSIONS

Les études sur les habitudes alimentaires des loups en Europe centrale montrent systématiquement une forte préférence pour les ongulés sauvages (par exemple, NOWAK et al. 2005, 2011, ANSORGE et al. 2006, WAGNER et al. 2012, GUIMARÃES et al. 2022, KUTAL et al. 2024, LIPPITSCH et al. 2024). Cette tendance est **confirmée** par les résultats de la présente étude, où l'analyse de 361 excréments a révélé que les ongulés sauvages représentaient 92,8% de la biomasse totale consommée par les loups.

La **structure** de la **communauté** d'ongulés sauvages vivant dans notre zone d'étude est similaire à celle d'autres régions montagneuses d'Europe centrale, telles que les Carpates occidentales et orientales (NOWAK et al. 2005, GUIMARÃES et al. 2022, KUTAL et al. 2024). Bien que le cerf élaphe fût l'espèce dominante dans le régime alimentaire des loups, il était généralement évité proportionnellement à sa disponibilité, tandis que le chevreuil était clairement privilégié par les loups.

La forte préférence pour le chevreuil observée dans cette étude, malgré sa disponibilité relativement faible (~8% de la communauté d'ongulés), peut s'expliquer par plusieurs facteurs écologiques et comportementaux qui se recoupent probablement. **Premièrement**, le chevreuil offre un compromis favorable entre le gain énergétique et le risque de prédation. Comparés aux grands ongulés, tels que le cerf élaphe ou le sanglier, les chevreuils sont des proies de plus petite taille, ce qui réduit à la fois le temps de chasse et le risque de blessure, en particulier pour les meutes de loups plus petites ou les individus en dispersion (PETERSON & CIUCCI 2003). **De plus**, les chevreuils ont tendance à être solitaires et ne disposent pas de comportement de défense coordonné, ce qui en fait des cibles plus faciles,

en particulier dans les zones de couverture forestière dense où la visibilité est limitée. **Deuxièmement**, les conditions d'enneigement saisonnier dans la région de Šumava peuvent accroître encore la **vulnérabilité** des chevreuils pendant l'hiver. Leur petite taille et leur mobilité réduite dans la neige profonde augmentent leur vulnérabilité face à la prédation dans de telles conditions, comme cela a été observé dans d'autres régions (par exemple dans les montagnes de Bieszczady, GULA 2004). **Troisièmement**, la préférence pour les chevreuils pourrait refléter des stratégies de chasse acquises au sein des populations de loups ayant récemment recolonisé la région. Dans les zones où des meutes de loups établissent des territoires après plusieurs décennies d'absence, les couples et les meutes nouvellement formées s'appuient souvent au départ sur des proies plus petites et plus faciles à maîtriser, jusqu'à ce que leurs compétences de chasse et leur cohésion sociale soient suffisantes pour cibler des ongulés plus grands (CAPITANI et al. 2004, ZLATANOVA et al. 2014). Ce schéma pourrait aider à expliquer la **sélectivité** observée pour le chevreuil dans la région de Šumava, où les loups se sont réimplantés et ont établi des territoires stables au cours de la dernière décennie (BUFKA & CERVEN\ 2021, VOREL et al. 2024, VOREL et al. 2025). Des schémas comparables ont été rapportés dans d'autres régions Européennes (par exemple en Allemagne de l'Est, en Pologne occidentale ou en Italie du Nord), où les populations de loups en phase de recolonisation ont sélectionné de manière **positive** les chevreuils (CAPITANI et al. 2004, ANSORGE et al. 2006, NOWAK et al. 2011, WAGNER et al. 2012). Cela **contraste** avec les tendances observées dans d'autres régions où la population de loups est stable depuis longtemps, comme la forêt de Białowieża ou certaines parties des Carpates occidentales et orientales, où le cerf élaphe est souvent la proie préférée au sein de communautés d'ongulés diverses et abondantes (OKARMA 1995, JEDRZEJEWSKI et al. 2000, NOWAK et al. 2005, GUIMARAES et al. 2022).

Dans les écosystèmes riches en espèces, les loups ont tendance à affiner leurs stratégies de recherche de nourriture afin de maximiser leur efficacité énergétique (ZLATANOVA et al. 2014). Cela **suggère** qu'à l'avenir, à mesure que la population de loups de la Šumava mûrit et se stabilise, un **changement** alimentaire vers des proies plus grandes telles que le cerf élaphe pourrait se produire, d'autant plus que le chevreuil est également la proie principale de la population locale de lynx Eurasien (BELOTTI et al. 2015). La disponibilité des chevreuils pourrait donc fluctuer sous l'effet combiné de la pression de prédation exercée par ces deux prédateurs apicaux, ainsi que des pratiques de gestion cynégétique au sein et autour des parcs nationaux.

De plus, les loups ont totalement évité les sangliers dans notre zone d'étude, suivant les schémas alimentaires observés dans d'autres régions d'Europe centrale (par exemple WAGNER et al. 2012, KUTAL et al. 2024). **Toutefois**, cette exclusion pourrait ne pas être permanente. Si la disponibilité des proies préférées venait à diminuer, les loups pourraient adapter leur régime alimentaire pour y inclure le sanglier, ce qui mettrait en évidence leur plasticité écologique (par exemple DAVIS et al. 2012). **Néanmoins**, une augmentation de la prédation sur les sangliers dans la région de Šumava semble peu probable dans un avenir proche, en raison de la grande disponibilité de proies appropriées, principalement des espèces de cervidés, combinée à la densité de population relativement faible des sangliers par rapport à d'autres zones de la République tchèque et aux effets d'une gestion intensive de la chasse.

Parmi les autres types de proies, les mammifères de taille moyenne tels que les castors constituaient la source de nourriture la plus fréquemment détectée après les ongulés. Dans certaines zones du nord-ouest ou du nord-est de la Pologne (NOWAK et al. 2011, JEDRZEJEWSKI et al. 2012, MYSLAJEK et al. 2019, 2021), le castor Européen constitue une proie **alternative** aux ongulés sauvages, représentant entre 5,1% et 24,6% de la biomasse totale consommée. Une tendance similaire a été observée dans notre zone d'étude, où les castors représentaient près de 4% de la biomasse totale consommée. Grâce à leur rétablissement réussi au cours des deux dernières décennies (VOREL et al. 2014), les castors pourraient devenir une source de nourriture de plus en plus importante dans la région de Šumava.

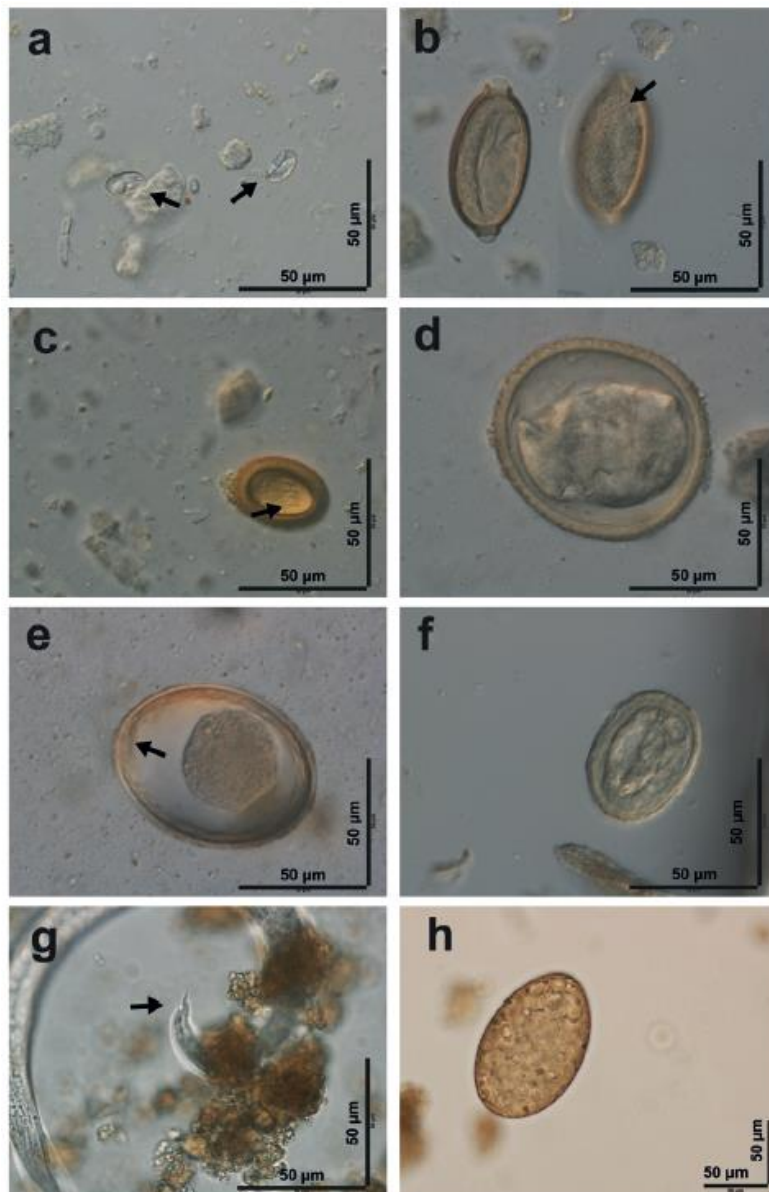


Fig. 3. Exemples de stades parasitaires détectés lors d'une coproscopie. (a) *Sarcocystis* sp., sporocystes (flèches) ; (b) œuf de capillaridé, identifié comme *Eucoleus aerophilus* en raison de la forme caractéristique et du motif de la paroi de l'œuf (flèche) ; (c) ténia, œuf présentant les crochets visibles de l'oncosphère (flèche) ; (d) *Toxocara* sp., œuf partiellement endommagé – en raison de congélations répétées ; (e) *Toxascaris leonina*, œuf présentant une ornementation typique de la paroi interne de l'œuf ; (f) *Metastrongylus* sp., œuf partiellement endommagé – en raison de congélations répétées ; (g) *Elaphostrongylus* sp., détail de l'extrémité postérieure des larves L1 (flèche) ; (h) *Alaria* sp., œuf

Le bétail ne représentait qu'une très faible part du régime alimentaire des loups dans notre zone d'étude (1,8% de la biomasse), ce qui est similaire aux résultats observés dans d'autres pays, tels que l'Allemagne, la Pologne ou la Slovaquie, où le bétail représentait jusqu'à 5% de

la biomasse totale consommée (NOWAK et al. 2005, WAGNER et al. 2012, NOWAK et al. 2011, GUIMARÃES et al. 2022, KUTAL et al. 2024, LIPPITSCH et al. 2024). Ces résultats concordent avec le schéma général des habitudes alimentaires des loups à travers l'Europe, où les loups de la partie nord de leur aire de répartition se nourrissent principalement d'ongulés sauvages (ZLATANOVA et al. 2014). À l'instar d'autres études ayant analysé un grand nombre d'échantillons de crottes (par exemple WAGNER et al. 2012 ou LIPPITSCH et al. 2024), d'autres sources de nourriture telles que les petits mammifères ou les oiseaux ne représentaient qu'une part négligeable du régime alimentaire des loups. Étant donné que les données annuelles de recensement du gibier issues des inventaires de chasse peuvent contenir des inexactitudes susceptibles d'affecter à la fois le calcul et l'interprétation de l'indice de sélectivité, les valeurs obtenues doivent être considérées avec prudence.

Nous recommandons donc que les futures études sur les préférences alimentaires des loups s'appuient sur des données plus fiables concernant la **disponibilité** des proies dans la zone d'étude. Parmi les approches appropriées, on peut citer, par exemple, les transects de crottes d'ongulés, qui peuvent fournir une image plus fiable de l'abondance et de la densité de population de la communauté d'ongulés et permettre une comparaison avec les données de recensement issues des statistiques de chasse.

La combinaison de ces méthodes est susceptible de fournir des résultats plus complets pouvant être directement appliqués à la conservation et à la gestion efficaces tant du prédateur apical que de ses proies ongulées dans la zone d'intérêt.

Au total, 312 des 369 échantillons (84,57%) se sont révélés positifs pour les stades fécaux de parasites selon les trois méthodes coproscopiques, ce qui représente une fréquence plus élevée d'échantillons positifs par rapport aux études menées dans des pays voisins tels que la Slovaquie et l'Allemagne (CABANOVÁ et al. 2017, LESNIAK et al. 2018). Bien que cela puisse indiquer une prévalence relativement élevée d'infections parasitaires chez les loups de la région de Šumava, la fréquence d'occurrence observée inclut le passage de parasites provenant des proies. L'intensité globale de l'infection parasitaire dans les échantillons examinés était faible, mais cela pourrait être attribué, au moins en partie, au traitement des échantillons, en particulier à la congélation.

En ce qui concerne les parasites hétéroxènes typiques transmis par les carnivores, notre étude a détecté des œufs de *Taenia* spp., notamment *I. krabbei* et *I. lynciscapreoli*, qui utilisent tous deux principalement le chevreuil comme hôte intermédiaire. *Taenia hydatigena*, qui possède un éventail plus large d'hôtes intermédiaires (notamment les ruminants sauvages et domestiques, ainsi que le sanglier et le porc domestique), a également été détectée. *Taenia hydatigena* et *I. krabbei* avaient déjà été recensés chez des loups en liberté en République Tchèque (JURÁNKOVÁ et al. 2021) ; il s'agit ici de la première confirmation de la présence d'*I. lynciscapreoli* chez les loups dans ce pays. *Taenia hydatigena* et *I. krabbei* ont également été documentés chez des loups en Allemagne, en Finlande et en France (LAVIKAINEN et al. 2011, UMHANG et al. 2023). Des œufs d'ascarides, courants chez les jeunes animaux, ont également été détectés dans notre étude, avec des résultats concordant avec une étude similaire menée en Pologne (POPIOLEK et al. 2007).

Notre examen larvoscopique, incluant le séquençage, a révélé la présence du nématode pulmonaire *C. vulpis*. Étant donné que *C. vulpis* est généralement considéré comme un parasite du renard roux et que des renards ont été détectés dans le régime alimentaire dans certains cas, tous les échantillons positifs ne prouvaient pas nécessairement une infection chez les loups. **Cependant**, l'analyse du contenu des proies pour plusieurs échantillons positifs à *C. vulpis* indiquait une origine lupine.

La fréquence d'*Alaria* sp. (15,44%) dans notre étude correspond aux données provenant d'Allemagne, où une prévalence similaire de 15,94% a été rapportée (BINDKE et al. 2019).

Les stades de développement des espèces de *Sarcocystis*, qui infestent plusieurs hôtes et dépendent de la prédation pour leur cycle de vie, figuraient parmi les stades parasitaires les plus fréquemment détectés dans notre analyse par flottation (55,28% des échantillons). Des œufs de ténias ont été trouvés dans 18,42% des échantillons. Ces résultats reflètent indirectement le niveau d'infection chez les hôtes intermédiaires, qui constituent des proies pour les loups. En Allemagne, une étude consacrée à *Sarcocystis* a identifié 11 espèces par **métabarcoding**, *Sarcocystis taeniata* et *S. grueneri* étant plus courantes chez les loups que prévu d'après les schémas d'infection observés chez les ongulés qui font partie du régime alimentaire des loups. Ces espèces semblent être hautement adaptées aux loups, ce qui en fait des exemples de « spécialistes parasitaires ». Il convient de noter que la richesse en espèces de *Sarcocystis* spp. chez les loups était significativement plus élevée chez les **louveteaux** que chez les adultes, les espèces spécifiques aux loups persistant tout au long de l'adolescence des loups. **Cependant**, une étude suggère que la maturation du système immunitaire en fonction de l'âge pourrait contribuer au contrôle des protozoaires parasites chez les loups (LESNIAK et al. 2018). **Ainsi**, notre étude fournit une base pour la poursuite des recherches moléculaires sur l'infection à *Sarcocystis* chez les loups.

Un aspect particulièrement intrigant de nos résultats est la détection de **stades de parasites** provenant d'animaux proies, tels que les ongulés sauvages et les sangliers. Cela met en évidence le rôle des stades de parasites provenant des proies dans la compréhension globale des préférences alimentaires des loups, car ces parasites reflètent indirectement le régime alimentaire et les interactions écologiques des loups. La présente étude démontre que les loups du parc national de Šumava ont un régime alimentaire fortement axé sur les cervidés, qui constituent la grande majorité de la biomasse consommée. **Le bétail n'y a contribué que de manière marginale, ce qui indique un faible niveau de conflit entre l'homme et le loup**. La combinaison d'un assemblage riche et diversifié d'ongulés, de la présence de **proies alternatives** telles que le castor Eurasiens et de vastes zones d'habitat forestier contigu offre des conditions écologiques favorables à une population de loups stable.

La communauté parasitaire détectée dans les excréments de loups reflète étroitement cette niche trophique spécialisée. **La prédominance d'endoparasites hétéroxyènes, en particulier *Taenia* spp. ou *Sarcocystis* spp., et d'helminthes pulmonaires, reflète un cycle de transmission étroitement lié aux hôtes intermédiaires cervidés**. Ces résultats concordent avec les assemblages parasitaires rapportés chez d'autres populations de loups d'Europe centrale et septentrionale et soulignent la dépendance trophique de la diversité parasitaire vis-à-vis de la sélection des proies. **De plus**, cette étude met en évidence le rôle écologique plus large des loups, non seulement en tant que prédateurs apicaux, mais aussi en tant qu'**hôtes clés** dans des systèmes parasitaires complexes à hôtes multiples. En maintenant et en reliant les cycles

de vie des parasites à travers les niveaux trophiques, les loups contribuent à la structuration des communautés parasitaires au sein des écosystèmes.

Enfin, l'intégration d'analyses diététiques et parasitologiques basées sur les excréments s'avère être une approche précieuse en écologie des carnivores. Lorsqu'ils sont interprétés conjointement, ces ensembles de données complémentaires fournissent une compréhension plus nuancée de la dynamique prédateur-proie, des interactions hôte-parasite et des conséquences écologiques du choix alimentaire. De telles méthodes intégratives sont essentielles pour éclairer des stratégies de conservation fondées sur des données probantes et pour comprendre les fonctions écologiques multiformes des grands carnivores dans les paysages en cours de recolonisation et modifiés par l'homme.

REFERENCES

- ANSORGE H., KLUTH G. & HAHNE S., 2006: Feeding ecology of wolves *Canis lupus* returning to Germany. *Acta Theriologica*, 51: 99–106.
- BELOTTI E., WEDER N., BUFKA L., KALDHUSDAL A., KÜCHENHOFF H., SEIBOLD H., WOELFING B. & HEURICH M., 2015: Patterns of lynx predation at the interface between protected areas and multi-use landscapes in Central Europe. *Plos One*, 10: e0138139.
- BINDKE J.D., SPRINGER A., JANECEK-ERFURTH E., BÖER M. & STRUBE CH., 2019: Helminth infections of wild European gray wolves (*Canis lupus* Linnaeus 1785) in Lower Saxony, Germany, and comparison to captive wolves. *Parasitology Research*, 118: 701–706.
- BUFKA L. & ČERVENÝ J., 2021: The grey wolf (*Canis lupus*) in southwestern Bohemia (Czech Republic): the beginning of new expansion in a long-term perspective. *Silva Gabreta*, 27: 143–160.
- CAPITANI C., BERTELLI I., VARUZZA P., SCANDURA M. & APOLLONIO M., 2004: A comparative analysis of wolf (*Canis lupus*) diet in three different Italian ecosystems. *Mammalian biology*, 69: 1–10.
- CHAPRON G., KACZENSKY P., LINNELL J.D.C., ARX M. VON, HUBER D., ANDRÉN H., LÓPEZ-BAO J.V., ADAMEC M., ÁLVARES F., ANDERS O., BALČIAUSKAS L., BALYS V., BEDÓ P., BEGO F., BLANCO J.C., BREITENMOSER U., BRØSETH H., BUFKA L., BUNIKYTE R., ... & BOITANI L., 2014: Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science*, 346: 1517–1519.
- CZECH STATISTICAL OFFICE 2023: Number and hunting of selected game species 2014–2023. Online <https://csu.gov.cz/docs/107508/bfe0cbc0-b7db-b737-f073-404d8249f75a/1000052406e.pdf?version=1.0> (accessed on 14 July 2025).
- ČABANOVÁ V., GUIMARAES N., HURNÍKOVÁ Z., CHOVANCOVÁ G., URBAN P. & MITERPÁKOVÁ M., 2017: Endoparasites of the grey wolf (*Canis lupus*) in protected areas of Slovakia. *Annals of Parasitology*, 63: 283–289.
- DAVIS M.L., STEPHENS P.A., WILLIS S.G., BASSI E., MARCON A., DONAGGIO E., CAPITANI C. & APOLLONIE M., 2012: Prey Selection by an Apex Predator: The Importance of Sampling Uncertainty. *Plos One*, 7: e47894.
- DZIURDZIK B., 1973: Klucz do oznaczania włosów ssaków Polski [Key to the identification of hairs of Mammals from Poland]. *Acta Zoologica Cracoviensis*, 13: 73–91 (in Polish with an English summary).
- FOREYT W.J., 2001: *Veterinary parasitology: Reference manual* (5th ed). Wiley-Blackwell, 256 pp.
- GASSER R., CHILTON N., HOSTE H. & BEVERIDGE I., 1993: Rapid sequencing of rDNA from single worms and eggs of parasitic helminths. *Nucleic Acids Research*, 21: 2525–6.
- GOSZCZYŃSKI J., 1974: Studies on the food of foxes. *Acta theriologica*, 19: 1–18.
- GUIMARÃES N.F., ÁLVARES F., ĎUROVÁ J., URBAN P., BUČKO J., ILEKO T., BRNDIAR J., ŠTOFIK J., PATAKY T., BARANČEKOVÁ M., KROPIL R. & SMOLKO P., 2022: What drives wolf preference towards wild ungulates? Insights from a multi-prey system in the Slovak Carpathians. *Plos One*, 17: e0265386.
- GULA R., 2004: Influence of snow cover on wolf *Canis lupus* predation patterns in Bieszczady Mountains, Poland. *Wildlife Biology*, 10: 17–23.
- HULVA P., ČERNÁ BOLFIKOVÁ B.Č., WOZNICOVÁ V., JINDŘICHOVÁ M., BENEŠOVÁ M., MYSLAJEK R.W., NOWAK S., SZEWCZYK M., NIEDZWIECKA N., FIGURA M., HÁJKOVÁ A., SÁNDOR A.D., ZYKA V., ROMPORTL D., KUTAL M.,

- FINO S. & ANTAL V., 2018: Wolves at the crossroad: fission–fusion range biogeography in the Western Carpathians and Central Europe. *Diversity and Distributions*, 24: 179–192.
- HULVA P., COLLET S., BARÁNKOVÁ L., VALENTOVÁ K., ŠRUTOVÁ J., BAUER H., GAHBAUER M., MOKRÝ J., ROMPORTL D., SMITH A.F., VOREL A., ZÝKA V., NOWAK C., ČERNÁ BOLFIKOVÁ B. & HEURICH M., 2024: Genetic admixture between Central European and Alpine wolf populations. *Wildlife Biology*, 2024: e01281.
- JACOBS J., 1974: Quantitative Measurement of Food Selection. *Oecologia*, 14: 413–17.
- JĘDRZEJEWSKI W. & JĘDRZEJEWSKA B., 1992: Foraging and diet of the red fox *Vulpes vulpes* in relation to variable food resources in Białowieża National Park, Poland. *Ecography*, 15: 212–220.
- JĘDRZEJEWSKI W., JĘDRZEJEWSKA B., OKARMA H., SCHMIDT K., ZUB K. & MUSIANI M., 2000: Prey selection and predation by wolves in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Mammalogy*, 81: 197–212.
- JĘDRZEJEWSKI W., NIEDZIAŁKOWSKA M., HAYWARD M.W., GOSZCZYŃSKI J., JĘDRZEJEWSKA B., BOROWIK T., BARTOŃ K.A., NOWAK S., HARMUSZKIEWICZ J., JUSZCZYK A., KAŁAMARZ T., KŁOCH A., KONIUCH J., KOTIUK K., MYSLAJEK R.W., NĘDZIŃSKA M., OLCZYK A., TELEON M. & WOJTULEWICZ M., 2012: Prey choice and diet of wolves related to ungulate communities and wolf subpopulations in Poland. *Journal of Mammalogy*, 93: 1480–1492.
- JURANKOVA J., HULVA P., BOLFIKOVA B., HRAZDILLOVA K., FRGELECOVA L., DANEK O. & MODRY D., 2021: Identification of tapeworm species in genetically characterised grey wolves recolonising Central Europe. *Acta Parasitologica*, 66: 1063–1067.
- KŁOCH A., BEDNARSKA M. & BAJER A., 2005: Intestinal macro- and microparasites in wolves (*Canis lupus* L.) from North-Eastern Poland recovered by coprological study. *Annals of Agricultural and Environmental Medicine*, 12: 237–245.
- KUTAL M., BELOTTI E., VOLFOVÁ J., MINÁRIKOVÁ T., BUFGA L., POLEDNÍK L., KROJEROVÁ J., BOJDA M., VÁŇA M., KUTALOVÁ L., BENEŠ J., FLOUSEK J., TOMÁŠEK V., KAFKA P., POLEDNÍKOVÁ K., POSPÍŠKOVÁ J., DEKAR P., MACHCINÍK B., KOUBEK P. & DULA M., 2017: Occurrence of large carnivores – *Lynx lynx*, *Canis lupus*, and *Ursus arctos* – and of *Felis silvestris* in the Czech Republic and western Slovakia in 2012–2016 (Carnivora). *Lynx, New Series*, 48: 93–107.
- KUTAL M., DULA M., SELIVANOVA A.R., & LÓPEZ-BAO J.V., 2024: Testing a conservation compromise: No evidence that public wolf hunting in Slovakia reduced livestock losses. *Conservation Letters*, 17: e12994.
- LAIVIKAINEN A., LAAKSONEN S., BECKMEN K., OKSANEN A., ISOMURSU M. & MERI S., 2011: Molecular identification of *Taenia* spp. in wolves (*Canis lupus*), brown bears (*Ursus arctos*) and cervids from North Europe and Alaska. *Parasitology International*, 60: 289–295.
- LESNIAK I., HECKMANN I., FRANZ M., GREENWOOD A.D., HEITLINGER E., HOFER H. & KRONE O., 2018: Recolonizing gray wolves increase parasite infection risk in their prey. *Ecology and Evolution*, 8: 2160–2170.
- LEUNG T.L.F. & KOPRIVNIKAR J., 2019: Your infections are what you eat: How host ecology shapes the helminth parasite communities of lizards. *The Journal of animal ecology*, 88: 416–426.
- LIPPITSCH P., KÜHL H., REINHARDT I., KLUTH G., BÖCKER F., KRUK M., MICHLER F.-U., SCHUMANN H., TEUBNER J., TEUBNER J., TROST M., WEBER H. & ANSORGE H., 2024: Feeding dynamics of the wolf (*Canis lupus*) in the anthropogenic landscape of Germany: a 20-year survey. *Mammalian Biology*, 104: 151–163.
- LOCKIE J.D., 1961: The food of the pine marten *Martes martes* in west Ross-shire, Scotland. *Journal of Zoology*, 136: 187–195.
- MERIGGI A., BRANGI A., SCHENONE L., SIGNORELLI D. & MILANESI P., 2011: Changes of wolf (*Canis lupus*) diet in Italy in relation to the increase of wild ungulate abundance. *Ethology Ecology & Evolution*, 23: 195–210.
- MYSLAJEK R.W., TOMCZAK P., TOLKACZ K., TRACZ M., TRACZ M. & NOWAK S., 2019: The best snacks for kids: the importance of beavers *Castor fiber* in the diet of wolf *Canis lupus* pups in north-western Poland. *Ethology Ecology & Evolution*, 31: 506–513.
- MYSLAJEK R.W., ROMAŃSKI M., KWIATKOWSKA I., STĘPNIAK K.M., FIGURA M., NOWAK-BRZEZIŃSKA A., DISERENS T.A. & NOWAK S., 2021: Temporal changes in the wolf *Canis lupus* diet in Wigry National Park (northeast Poland). *Ethology Ecology & Evolution*, 33: 628–635.
- NEWSOME T.M., BOITANI L., CHAPRON G., CIUCCI P., DICKMAN C.R., DELLINGER J.A., LÓPEZ-BAO J.V., PETERSON R.O., SHORES C.R., WIRSING A.J. & RIPPLE W.J., 2016: Food habits of the world's grey wolves. *Mammal Review*, 46: 255–269.

- NOWAK S., MYSLAJEK R.W. & JĘDRZEJEWSKA B., 2005: Patterns of wolf *Canis lupus* predation on wild and domestic ungulates in the Western Carpathian Mountains (S Poland). *Acta theriologica*, 50: 263–276.
- NOWAK S., MYSLAJEK R.W., KŁOSIŃSKA A. & GABRYŚ G., 2011: Diet and prey selection of wolves (*Canis lupus*) recolonising Western and Central Poland. *Mammalian Biology*, 76: 709–715.
- OKARMA H., 1995: The Trophic Ecology of Wolves and Their Predatory Role in Ungulate Communities of Forest Ecosystems in Europe. *Acta Theriologica*, 40: 335–86.
- PETERSON R.O. & CIUCCI P., 2003: The wolf as a carnivore. In: *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*, MECH L.D. & BOITANI L. (eds) University of Chicago Press: Chicago, p.: 104–130.
- POPIOLEK M., SZCZESNA J., NOWAK S. & MYSLAJEK R.W., 2007: Helminth infections in faecal samples of wolves *Canis lupus* L. from the western Beskidy Mountains in southern Poland. *Journal of Helminthology*, 81: 339–344.
- POULIN R., 2007: *Evolutionary Ecology of Parasites*. Princeton University Press, 342 pp.
- STRONEN A.V., MOLNAR B., CIUCCI P., DARIMONT C.T., GROTTOLI L., PAQUET P.C., SALLOWS T., SMITS J.E.G. & BRYAN H.M., 2021: Cross-continental comparison of parasite communities in a wide-ranging carnivore suggests associations with prey diversity and host density. *Ecology and Evolution*, 11: 10338–10352.
- TEERINK B.J., 1991: *Hairs of west European mammals*. Cambridge University Press. Cambridge, 223 pp.
- TÓTH M., 2017: *Hair and fur atlas of central European mammals*. Pars Ltd, 307 pp.
- TRACHSEL D., DEPLAZES P. & MATHIS A., 2007: Identification of taeniid eggs in the faeces from carnivores based on multiplex PCR using targets in mitochondrial DNA. *Parasitology*, 134/6: 911–920.
- UMHANG G., DUCHAMP C., BOUCHER J.M., CAILLOT C., LEGRAS L., DEMERSON J.M., LUCAS J., GAUTHIER D. & BOUÉ F., 2023: Gray wolves as sentinels for the presence of *Echinococcus* spp. and other gastrointestinal parasites in France. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 22: 101–107.
- VOREL A., MOKRÝ J. & ŠIMŮNKOVÁ K., 2014: Růst populace bobra evropského na Šumavě [The population growth of Eurasian beaver in the Bohemian Forest]. *Silva Gabreta*, 20: 25–40 (in Czech).
- VOREL A., KADLEC I., TOULEC T., SELIMOVIC A., HORNÍČEK J., VOJTĚCH O., MOKRÝ J., PAVLAČÍK L., ARNOLD W., CORNILS J., KUTAL M., DULA M., ŽÁK L. & BARTÁK V., 2024: Home range and habitat selection of wolves recolonising central European human-dominated landscapes. *Wildlife Biology*, 2024: e01245
- VOREL A., MOKRÝ J., VOJTĚCH O., GAHBAUER M., TOULEC T., HORNÍČEK J., ZENÁHLÍKOVÁ J., VORLOVÁ KORTANOVÁ J., KADLEC I., NICOLA W DI., PEPE H., VOJTĚCH JR. O., JŮNKOVÁ VYMYSLICKÁ P., ŽÁK L., CETKOVSKÁ E., ŠRUTOVÁ J., HULVA P., ČERNÁ BOLFIKOVÁ B. & HEURICH M., 2025: Population dynamics of grey wolves in the Bohemian Forest Ecosystem. *Silva Gabreta*, 31: 83–100.
- WAGNER C., HOLZAPFEL M., KLUTH G., REINHARDT I. & ANSORGE H., 2012: Wolf (*Canis lupus*) feeding habits during the first eight years of its occurrence in Germany. *Mammalian Biology*, 77: 196–203.
- ZLATANOVA D., AHMED A., VALASSEVA A. & GENOV P., 2014: Adaptive diet strategy of the wolf (*Canis lupus* L.) in Europe: a review. *Acta Zoologica Bulgarica*, 66: 439–445.

Received: 30 August 2024

Accepted: 16 July 2025