

Les habitudes alimentaires du sanglier avant et après la recolonisation par le loup

Journal of Zoology

ZSL

Journal of Zoology. Print ISSN 0952-8369

ORIGINAL RESEARCH

Wild boar feeding habits before versus after wolf recolonization

I. Belardi¹ , G. Massei², L. Lazzeri¹ , C. Riggio^{1,3} & F. Ferretti^{1,4} 

¹Research Unit of Behavioural Ecology, Ethology and Wildlife Management, Department of Life Sciences, University of Siena, Siena, Italy

²Department of Environment and Geography, University of York, York, UK

³Maremma Regional Park, Alberese, Italy

⁴National Biodiversity Future Center (NBFC), Palermo, Italy

Résumé

Le régime alimentaire très varié est l'un des facteurs clés qui a favorisé la propagation du sanglier (*Sus scrofa*) à travers le monde. Le sanglier est également la principale proie du loup (*Canis lupus*), qui recolonise rapidement de vastes zones de son ancienne aire de répartition en Europe. Des **dynamiques complexes** peuvent s'instaurer entre ces deux espèces, car les carcasses des proies du loup constituent une ressource accessible aux charognards tels que le sanglier. Nous avons examiné les relations trophiques entre ces espèces et évalué les changements dans l'utilisation des carcasses d'ongulés par le sanglier avant et après la recolonisation spontanée du loup dans une zone côtière méditerranéenne. D'après l'analyse de 2 487 échantillons de matières fécales de sangliers prélevés avant la recolonisation du loup (1991-1994) et de 1 261 échantillons prélevés en 2023, c'est-à-dire après la recolonisation du loup, les matières végétales, y compris les fruits et autres parties de plantes, représentaient plus de 89% de la fréquence relative d'occurrence dans le régime alimentaire total au cours des deux périodes. En ce qui concerne les mammifères, aucun poil d'ongulé n'a été détecté dans les excréments de sangliers avant la recolonisation par le loup. À l'inverse, des poils de cerf ont été trouvés dans 13 des 1 261 échantillons prélevés en 2023. Aucun poil de sanglier n'a jamais été trouvé dans les excréments, ce qui ne corrobore pas l'hypothèse d'un cannibalisme au sein de l'espèce. Des poils de sanglier ont été trouvés dans 57% des excréments de loups collectés en 2023, suivis par 23% de poils de daims (*Dama dama*) et de chevreuils (*Capreolus capreolus*) combinés. Nos résultats sur l'étude du régime alimentaire des sangliers ont révélé une consommation remarquablement faible de cerfs dans notre zone d'étude, contrairement à d'autres sites. L'activité de charognage a pu être limitée par l'épuisement rapide des carcasses par les prédateurs, abondants dans notre zone d'étude, ainsi que par un risque de prédation perçu comme élevé et/ou par la faible disponibilité des cerfs par rapport aux sangliers en tant que proies pour les loups. Nos résultats soulignent la complexité des interactions entre loups et sangliers, mettant en évidence la nature contextuelle du comportement de charognage des sangliers.

Mots-clés : régime alimentaire ; interactions interspécifiques ; relations prédateur-proie ; nécrophagie ; *Sus scrofa* ; *Canis lupus*

INTRODUCTION

Les interactions entre espèces au sein des réseaux trophiques ont généralement été qualifiées de « négatives » ou de « positives », en fonction de leurs effets sur les individus ou les populations des organismes en interaction. Parmi les exemples d'interactions négatives, on peut citer la compétition ou la prédation, tandis que les interactions positives comprennent la facilitation ou le mutualisme (par exemple, Arsenault & Owen-Smith, 2002 ; Prugh & Sivy, 2020). Cependant, de plus en plus de données indiquent que les interactions interspécifiques pourraient être plus nuancées et aboutir à des résultats complexes, passant parfois de négatives à positives en fonction du contexte (par exemple, Prugh & Sivy, 2020).

Le retour des grands prédateurs dans de nombreuses régions devrait avoir des conséquences complexes, allant d'impacts sur l'écologie et/ou le comportement des proies à des effets potentiellement en cascade à travers les niveaux trophiques (par exemple, Estes & Duggins, 1995 ; Hebblewhite et al., 2005). Les processus associés aux interactions prédateur-proie peuvent impliquer des modifications comportementales chez les proies, notamment en matière d'alimentation ou de comportement spatial, de rythmes d'activité quotidiens ou de comportement de vigilance (par exemple, Fortin et al., 2005 ; Lazzeri, Pacini, et al., 2024 ; Lima & Dill, 1990 ; Schmitz et al., 1997). Parmi les exemples typiques, on peut citer les herbivores africains qui forment des groupes plus importants dans les zones ouvertes que dans les sites plus végétalisés où le risque d'être repérés par des prédateurs est moindre (Creel et al., 2014 ; Jarman, 1974). Chez les ongulés des écosystèmes tempérés, la recolonisation par le loup *Canis lupus* a conduit le daim *Dama dama* à modifier ses schémas d'activité quotidiens, passant d'un mode crépusculaire/nocturne à un mode plus diurne (Esattore et al., 2023 ; Lazzeri, Pacini, et al., 2024). Dans d'autres zones d'étude, il a été démontré que les femelles du chevreuil *Capreolus capreolus* choisissent des habitats forestiers denses, limitant ainsi leur domaine vital pendant la saison de mise bas (Bongi et al., 2008).

Les interactions écologiques des prédateurs apicaux ont souvent été étudiées dans des zones où ces espèces ont toujours été présentes (par exemple, Burkholder et al., 2013 ; Dorresteijn et al., 2015 ; Kuijper et al., 2013), alors que peu d'informations sont disponibles pour les zones récemment recolonisées par des prédateurs. En particulier, peu d'études ont examiné comment la recolonisation par un prédateur apical peut modifier le régime alimentaire des espèces omnivores, à quelques exceptions notables près (par exemple, Ferretti et al., 2021 ; Wilmers et al., 2003).

Si les carnivores omnivores peuvent bénéficier d'opportunités accrues de recherche de nourriture grâce à la disponibilité de restes de proies, le rapport coûts-bénéfices de l'exploitation de ces ressources dépend des interactions potentiellement mortelles avec d'autres prédateurs (Prugh & Sivy, 2020). En modifiant la répartition et la disponibilité des carcasses, les loups peuvent favoriser l'accès à la nourriture des charognards (Allen et al., 2014 ; van Dijk et al., 2008 ; Wilmers et al., 2003). Ce tableau est particulièrement complexe lorsqu'une des espèces en interaction peut agir à la fois comme proie et comme charognard/concurrent pour les prédateurs (Focardi et al., 2017).

Le sanglier *Sus scrofa* est un omnivore généraliste souvent cité comme la principale proie du loup dans les régions méditerranéennes (Barja et al., 2023 ; Mori et al., 2017). Le sanglier se

nourrit des carcasses d'animaux tués par les loups (Brogi et al., 2025 ; Focardi et al., 2017), ce qui suggère que des interactions complexes entre la proie et son prédateur peuvent se développer. Une meute de loups peut ne pas consommer l'intégralité du corps d'une grande proie en un seul repas, mais les restes peuvent être gardés pour éviter qu'ils ne soient consommés par des charognards. Ce comportement limite les coûts énergétiques liés à la chasse d'une autre proie, mais il peut augmenter le risque d'interactions négatives avec d'autres prédateurs, par exemple d'autres meutes ou des carnivores plus grands comme les ours (Mech, 1970 ; Peterson, 1977). Un sanglier adulte de pleine croissance peut chasser un loup isolé d'une carcasse ou, à l'inverse, des individus ou des groupes peuvent se nourrir de restes laissés sans surveillance, ce qui conduit à son tour à des relations complexes impliquant à la fois des composantes de prédation et de charognage (Focardi et al., 2017). Étant donné que ces deux espèces ont récemment recolonisé de vastes zones, plusieurs siècles après avoir disparu (par exemple, Barrios-Garcia & Ballari, 2012 ; Newsome et al., 2016), il est important de comprendre comment elles interagissent dans l'utilisation des carcasses d'ongulés sauvages afin de prédire les conséquences écologiques du retour des sangliers et des loups.

Le sanglier est originaire d'Asie du Sud-Est et s'est répandu à travers les continents à la fois par colonisation naturelle et par des lâchers effectués par des chasseurs, ce qui fait de cet ongulé l'un des mammifères terrestres les plus largement répartis au monde (Scandura et al., 2022). Le loup recolonise rapidement de vastes secteurs de son aire de répartition antérieure à travers les écosystèmes tempérés, après avoir subi une persécution humaine importante et de longue durée (Chapron et al., 2014). En Italie, cette expansion correspond approximativement à celle de sa proie principale, le sanglier (Mori et al., 2017).

Le régime alimentaire du sanglier dans les régions méditerranéennes se caractérise généralement par une alimentation végétale riche en énergie, telle que des tubercules, des acorns, des châtaignes, des pignons, des olives, des céréales et d'autres cultures.

Les invertébrés, tels que les insectes, les vers de terre, les escargots et les crustacés, ainsi que les vertébrés, sont consommés de manière opportuniste (Massei et al., 1996 ; Schley & Roper, 2003). Les sangliers peuvent également chasser activement les faons, les agneaux, les jeunes lièvres et les petits rongeurs, tandis que la consommation d'ongulés adultes est attribuable au charognage (Genov, 1981 ; Herrero et al., 2005 ; Pavlov et al., 1981). Dans certains cas, on a observé que les sangliers se nourrissaient de carcasses de congénères (Cukor et al., 2020), bien que la plupart des études indiquent que les sangliers ne présentent pas ce comportement (Leivers et al., 2023 ; Massei et al., 1997 ; Probst et al., 2017 ; Selva et al., 2005 ; Tummeleht et al., 2024).

Nous avons examiné les relations trophiques entre le sanglier et le loup dans une zone méditerranéenne récemment recolonisée par ce dernier. **En particulier**, nous avons analysé le régime alimentaire du sanglier avant et après la recolonisation spontanée du site par les loups, afin d'évaluer si le retour de ces derniers a pu accroître l'utilisation de carcasses de grands mammifères par les sangliers (Focardi et al., 2017). Avant le retour du loup, les mammifères ne représentaient qu'une part négligeable du régime alimentaire du sanglier, aucun reste d'ongulé n'ayant été détecté dans les 2 487 échantillons de fèces collectés entre juin 1991 et mai 1994 (Massei et al., 1996). Nous avons collecté de nouvelles données après la recolonisation de la zone par les loups afin de vérifier si la disponibilité accrue de carcasses

de grands mammifères qui en a résulté a influencé le régime alimentaire des sangliers, comme cela a déjà été constaté pour le renard roux *Vulpes vulpes* dans la même zone (cf. Ferretti et al., 2021). La fréquence des visites des sangliers sur les carcasses peut également être influencée par le risque de prédation perçu de la part des loups. Ståhlberg et Apollonio (2023) ont constaté que, bien que les sangliers visitent souvent les carcasses, l'activité de charognage était rare et se concentrait sur des sites offrant une bonne visibilité. En conséquence, nous avons également cherché à évaluer la contribution actuelle des sangliers au régime alimentaire des loups. Nous avons émis l'hypothèse que (1) le sanglier était la proie principale des loups, comme cela a été fréquemment rapporté dans différents contextes écologiques (Mattioli et al., 2011 ; Barja et al., 2023 ; pour notre zone d'étude, Lazzeri, Pacini, et al., 2024). Enfin, en supposant que le régime alimentaire du sanglier restait dominé par les végétaux (Massei et al., 1996), nous avons prédit que (2) le retour des loups s'accompagnerait d'une exploitation des carcasses par les sangliers (Brogi et al., 2025 ; Focardi et al., 2017).

MATERIEL et METHODES

Zone d'étude

Le Parc régional de la Maremme (Italie centrale, MRP ; 42°39'N, 11°05'E) s'étend sur environ 89 km² et est situé le long de la côte Tyrrhénienne (Fig. 1). Le climat est méditerranéen, avec des températures moyennes quotidiennes minimales et maximales allant de 3,9°C (février) à 32,5°C (août), et des précipitations totales de 574,6 mm en 2023 (<https://sir.toscana.it>). La végétation est dominée par le maquis sclérophylle méditerranéen (40% de la superficie ; Calosi et al., 2025), avec une présence dominante du chêne vert *Quercus ilex*, suivi du chêne pubescent *O. pubescens*. Parmi les arbustes, on trouve le genévrier *Juniperus phoenicea* et *J. oxycedrus*, le romarin *Salvia rosmarinus*, le ciste *Cistus salvifolius* et la bruyère *Erica arborea*. La pinède anthropique qui borde la côte est caractérisée par le pin pignon (*Pinus pinea*) et le pin maritime (*P. pinaster*). La partie nord du parc, qui était marécageuse au siècle dernier, se compose actuellement de champs agricoles et de zones humides côtières, obtenues à la suite d'un vaste travail d'assainissement mené entre 1922 et 1943 (De Silva et al., 2013 ; Fig. 1). Une grande partie du parc comprend des oliveraies (*Olea europaea*) abandonnées ou cultivées. Les cultures, principalement le blé (*Triticum* spp.), le maïs (*Zea mays*), l'avoine (*Avena sativa*), l'orge (*Hordeum vulgare*) et le tournesol (*Helianthus annuus*), occupent 30% de la zone d'étude (Ferretti et al., 2011, 2019 ; Melini et al., 2019 ; Sforzi et al., 2013). Des bovins, des chevaux et deux troupeaux de moutons en liberté étaient présents dans la zone (Ferretti et al., 2019). Parmi les ongulés sauvages, on trouve le sanglier (12 individus/km², estimés à partir du comptage des excréments en été ; Ferretti et al., 2024), le daim (5,9 individus/km²) et le chevreuil (3,0 individus/km²). Parmi les autres mammifères de taille moyenne, on trouve le renard roux, le blaireau européen (*Meles meles*), le chat sauvage (*Felis silvestris*), la martre des pierres (*Martes foina*), la martre des pins (*Martes martes*), le porc-épic à crête (*Hystrix cristata*), le ragondin (*Myocastor coypus*) et le lièvre européen (*Lepus europaeus*). Parmi les mammifères de plus petite taille, on trouve le hérisson *Erinaceus europaeus*, l'écureuil roux *Sciurus vulgaris* et plusieurs espèces de petits rongeurs et d'insectivores.

Le loup s'est réinstallé de manière permanente dans le MRP en 2015, et le nombre de meutes est passé à trois depuis 2019-2020 (Ferretti et al., 2023), avec des effectifs minimaux variant de 18 (au printemps) à 22 (en automne) en 2023, selon une estimation réalisée à l'aide de pièges photographiques (Ferretti et al., données non publiées). L'administration du parc met en œuvre un contrôle des populations de sangliers (par l'abattage et le piégeage) et de daims

(par l'abattage) avec l'enlèvement des carcasses, afin de limiter leur impact sur les habitats et les espèces d'intérêt pour la conservation et de réduire les dégâts causés aux cultures (Ferretti et al., 2016).

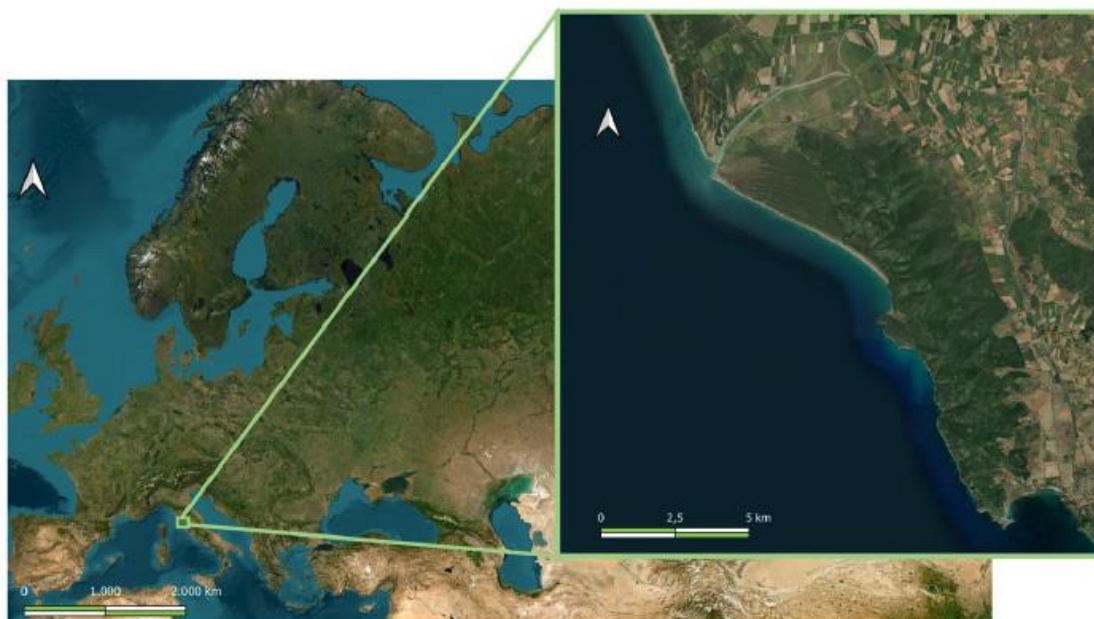


Figure 1 : Images satellites du Parc régional de la Maremme obtenues à l'aide du logiciel libre et open source QGIS 3.22.0 « Biatowieza » (<https://www.qgis.org>). Emplacement du parc en Europe (à gauche) et agrandissement de la zone d'étude (à droite)

Collecte et analyse d'échantillons de matières fécales

Des groupes de crottes de sangliers ont été collectés chaque mois pendant 4 ans, soit 3 ans en l'absence de loups (première année : juin 1991-mai 1992 ; deuxième année : juin 1992-mai 1993 ; troisième année : juin 1993-mai 1994) et une quatrième année après la réintroduction des loups (janvier-décembre 2023). Les bouses ont été collectées dans la partie centre-nord du parc, dans des secteurs représentatifs des différents habitats (à savoir, forêt de pins, maquis/forêt de chênes, oliveraies, prairies et dunes de sable). Au cours de la quatrième année, la collecte mensuelle de bouses de loup a été effectuée le long des itinéraires parcourus chaque mois à travers la zone du parc (voir Ferretti et al., 2019, 2021 ; Lazzeri, Belardi, et al., 2024 ; Lazzeri, Pacini, et al., 2024), et des excréments de sanglier ont également été collectés le long de ces itinéraires. Chaque groupe d'excréments collecté dans un sac en plastique a été étiqueté avec un code d'identification unique composé de la date de collecte, des initiales de l'opérateur, du nom du site et des coordonnées géographiques correspondantes.

Les échantillons de matières fécales ont été attribués aux différentes espèces selon des approches multicritères (c'est-à-dire en tenant compte de leur taille, de leur forme, de leur contenu et de leur odeur, tant pour le loup que pour le sanglier ; Lovari et al., 2009, 2013, 2015 ; Valdmann & Saarma, 2020). Les échantillons ont d'abord été conservés dans un congélateur (-20°C) jusqu'à leur traitement. Les excréments de loup ont ensuite été placés dans un four et laissés à sécher pendant 4 h à 80°C , afin de tuer les parasites potentiellement dangereux pour la santé humaine. Chaque échantillon a ensuite été lavé et les restes non digérés (par exemple, poils, os, dents, plumes, exosquelettes d'arthropodes, graines, fragments de plantes) ont été séparés, identifiés et quantifiés en volume selon la méthode établie par Kruuk et Parish (1981). L'identification des poils de mammifères a été réalisée à

l'aide d'un microscope optique (100-400×), en comparant les caractéristiques de la moelle et de la cuticule avec des manuels de référence, des atlas photographiques et une collection de référence de poils d'espèces proies potentielles vivant dans la zone d'étude (De Marinis & Asprea, 2006a, 2006b ; Teerink, 1991).

Afin de déterminer si les sangliers avaient consommé des cerfs adultes ou des faons, nous avons également distingué les poils des adultes de ceux des faons (c'est-à-dire âgés de moins de 4 mois) pour les espèces de cerfs, comme indiqué par De Marinis et Asprea (2006a, 2006b). L'opérateur a été autorisé à effectuer l'analyse microscopique des poils après avoir réussi un test de précision, avec au moins 95% des 75 échantillons d'origine connue identifiés correctement (Ferretti et al., 2019, 2021). Les analyses en laboratoire ont suivi la même procédure pour les échantillons prélevés avant et après la recolonisation du loup afin d'éviter tout biais éventuel dans les résultats. Les données ont été saisies dans une base de données Microsoft Excel pour chaque espèce.

L'utilisation de plusieurs indicateurs pour quantifier le régime alimentaire des mammifères est généralement recommandée (Ciucci et al., 1996). Les régimes alimentaires du sanglier et du loup ont été quantifiés à l'aide de différents indicateurs pour chaque i-ième catégorie alimentaire (Cavallini & Lovari, 1991 ; Ferretti et al., 2019, 2021). Pour chaque espèce et chaque catégorie alimentaire, la fréquence absolue d'occurrence (AOcc_i) a été calculée comme suit : $AOcc_i = (n_i/N) \times 100$, où n_i était le nombre d'échantillons contenant cette catégorie, et N était le nombre total d'excréments analysés (N = taille de l'échantillon). La fréquence relative d'occurrence (ROcc_i) a ensuite été calculée selon la formule $ROcc_i = (n_i/n_{tot}) \times 100$, où n_{tot} est la somme de toutes les occurrences de toutes les i-ièmes catégories (Ferretti et al., 2019, 2021 ; Massei et al., 1996). Les volumes de chaque i-ième catégorie alimentaire ont été estimés visuellement dans chaque échantillon, à l'aide de classes volumétriques (c'est-à-dire absent ; 1-5%, 6-25%, 26-50%, 51-75%, 76-95%, >95%) et en prenant en compte la valeur médiane de chaque classe (c'est-à-dire 0%, 2,5%, 15,5%, 38%, 63%, 85,5%, 98% ; Kruuk & Parish, 1981), puis normalisées sur une échelle de 0 à 100% pour chaque échantillon de fèces/excréments (VP_i). Ensuite, le volume total estimé pour chaque i-ième catégorie alimentaire a été calculé comme suit : $V_i = (VP_i \times AOcc_i / 100)$ (Kruuk & Parish, 1981 ; Lovari et al., 2015 ; Lucherini & Crema, 1995). L'incertitude a été estimée pour chaque indicateur alimentaire en calculant des intervalles de confiance bootstrap à 0,95, par rééchantillonnage 1 000 fois (Davis et al., 2012).

Les catégories alimentaires suivantes ont été utilisées pour le loup : sanglier, daim, chevreuil, cervidés non identifiés, bétail, ragondin, autres mésomammifères, petits mammifères, mammifères non identifiés, oiseaux, invertébrés, fruits ; pour le sanglier : Graminacées, autres légumes, *Juniperus* spp., olives, lentisque (*Pistacia lentiscus*), acorns, autres fruits, insectes, autres invertébrés, grands mammifères, mésomammifères, petits mammifères, mammifères non identifiés, autres vertébrés (Massei et al., 1996). La catégorie des grands mammifères dans le régime alimentaire du sanglier comprenait des ongulés sauvages et du bétail, tandis que la catégorie des mammifères de taille moyenne comprenait le blaireau, le ragondin, le renard roux, le chat, le porc-épic, le lièvre, la martre des pierres et la martre des pins. La catégorie des petits mammifères comprenait les petits rongeurs, l'écureuil roux et le hérisson, tandis que les autres vertébrés comprenaient les oiseaux, les reptiles et les amphibiens. Les autres

végétaux comprenaient des parties de racines, des bulbes et des fragments de feuilles autres que ceux de la famille des Graminées.

Le chevauchement alimentaire des sangliers entre l'année 2023 (c'est-à-dire avec « présence de loups ») et chacune des trois années des années 1990 (c'est-à-dire « absence de loups ») a été calculé à l'aide de l'indice de Pianka (Pianka, 1973) : $O_{jk} = (\sum RO_{ij} \times \sum RO_{ik}) / \sqrt{(\sum RO_{ij}^2 \times \sum RO_{ik}^2)}$ où j et k désignent respectivement les deux années comparées. L'indice de Pianka est exprimé par des valeurs allant de zéro (aucun chevauchement alimentaire) à un (chevauchement complet). Par souci de cohérence avec les analyses précédentes (c'est-à-dire 1991-1994) du régime alimentaire des sangliers dans notre zone d'étude, le chevauchement des niches trophiques a été calculé à l'aide des macro-catégories du régime alimentaire des sangliers telles que définies par Massei et al. (1996) (c'est-à-dire Graminées, Autres végétaux, Olives, Pignons, Genévrier commun, Glands et Animaux).

RESULTATS

Au total, 366 excréments de loup et 1 261 groupes de crottes de sanglier ont été collectés en 2023, tandis que 2 487 échantillons de crottes de sanglier ont été prélevés entre juin 1991 et mai 1994. Le nombre mensuel d'échantillons analysés est présenté dans le Tableau S1 des informations complémentaires.

Contribution du sanglier au régime alimentaire du loup

D'après nos échantillons, le régime alimentaire du loup était dominé par les ongulés sauvages. Le sanglier était la proie principale (AOcc : 71,2% ; ROcc : 56,9% ; V : 60,6%), suivi du daim (AOcc : 18,4% ; ROcc : 14,7% ; V : 14,6% ; Fig. 2). La fréquence et le volume des chevreuils et du bétail dans le régime alimentaire des loups n'ont pas dépassé 10%. Les ragondins et autres mésomammifères étaient présents à des fréquences et des volumes $\leq 5,4\%$ (Fig. 2). Les fruits (AOcc : 3,2% ; ROcc : 2,9% ; V : 0,7%) étaient présents en pourcentages relativement faibles dans le régime alimentaire des loups, tandis que les petits mammifères, les amphibiens, les reptiles et les invertébrés n'ont pas été observés (Fig. 2).

Régime alimentaire du sanglier en 2023

Au total, 1 261 échantillons de matières fécales de sanglier ont été collectés et analysés entre janvier et décembre 2023 (Tableau S1). Le régime alimentaire annuel du sanglier était dominé par les graminées (c'est-à-dire les graines et les parties de plantes de la famille des Graminaceae ; AOcc : 56,4% ; ROcc : 28,8% ; V : 35,2% ; Fig. 3), suivies par d'autres plantes ou parties de plantes, y compris des racines et des bulbes ainsi que d'autres taxons végétaux (AOcc : 40,4% ; ROcc : 20,6% ; V : 26,7%). Ces deux catégories de matière végétale ont été retrouvées dans 1 222 échantillons sur les 1 261 analysés (Fig. 3). Les olives étaient présentes dans 31,7% des échantillons (ROcc : 16,2% ; V : 16,7% ; Fig. 3), et les « autres fruits » constituaient la quatrième catégorie consommée par le sanglier (AOcc : 20,1% ; ROcc : 10,3% ; V : 8 % ; Fig. 3). Les autres catégories alimentaires (à savoir le genévrier, le lentisque, les acomes, les insectes et les autres invertébrés) n'ont pas dépassé 10,5% de la fréquence absolue et 4,5% du volume estimé (Fig. 3). La catégorie « autres invertébrés » était principalement caractérisée par des larves de cigales, des escargots, des coléoptères et des crustacés. En particulier, l'écrevisse rouge des marais (*Procambarus clarkii*) a été trouvée dans

21 crottes de sanglier. Parmi les mammifères, les grands ongulés étaient les plus consommés (AOcc : 1% ; ROcc : 0,5% ; V : 0,1%), tandis que les méso-mammifères n'ont jamais été observés dans les échantillons (Fig. 3). Aucun poil de jeunes ongulés sauvages (c'est-à-dire de faons) n'a été détecté dans les échantillons analysés.

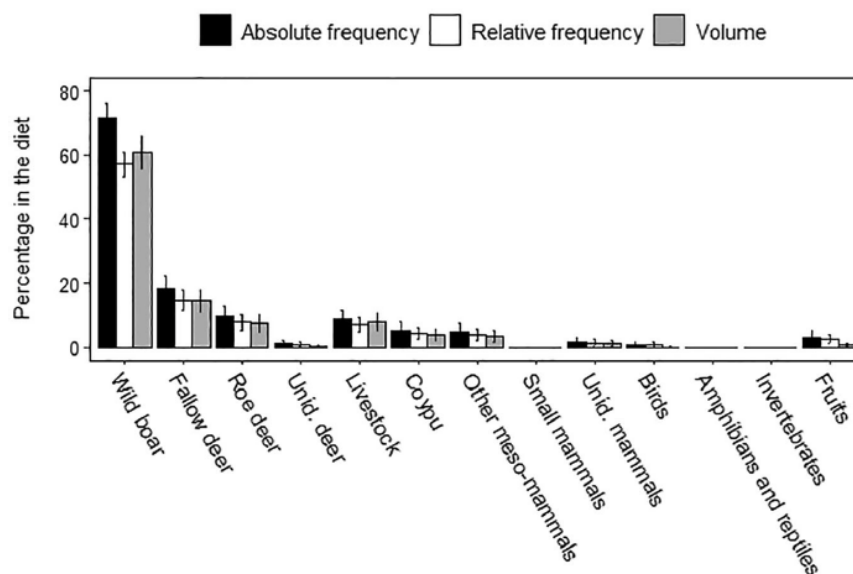


Figure 2 : Fréquences absolues d'occurrence, fréquences relatives d'occurrence et volumes estimés des éléments alimentaires composant le régime alimentaire des loups dans le Parc régional de la Maremme, de janvier à décembre 2023 ; $N = 369$ échantillons. Les barres d'erreur indiquent les intervalles de confiance à 0,95 estimés par la méthode du bootstrapping (1 000 rééchantillonnages)

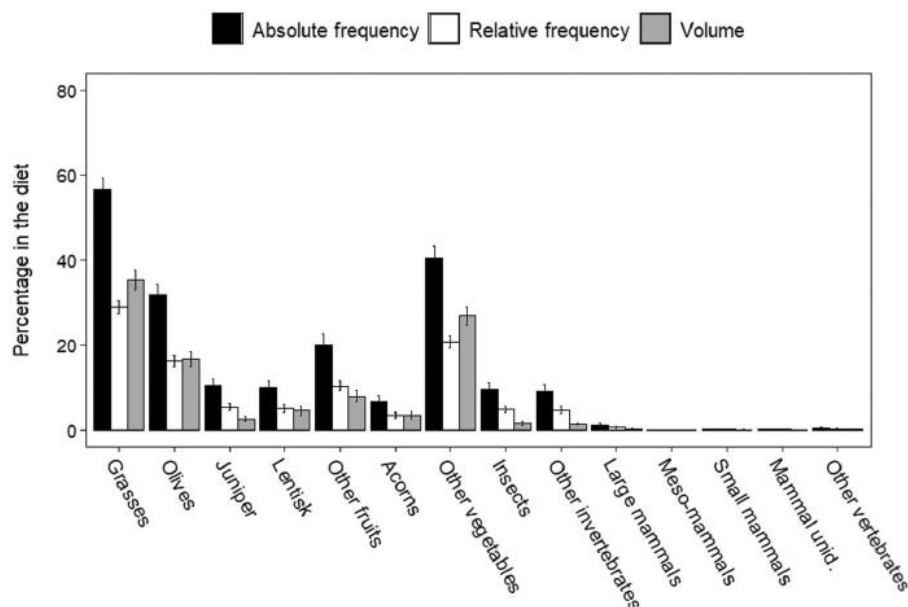


Figure 3 : Fréquences absolues d'occurrence, fréquences relatives d'occurrence et volumes estimés des éléments alimentaires composant le régime alimentaire des sangliers dans le Parc régional de la Maremme, de janvier à décembre 2023 ; $N = 1\,261$ échantillons. Les barres d'erreur indiquent les intervalles de confiance à 0,95 estimés par la méthode du bootstrapping (1 000 rééchantillonnages)

Consommation d'ongulés sauvages par les sangliers avant et après la recolonisation par le loup

Dans le régime alimentaire du sanglier, la catégorie générale « Animaux » (composée de vertébrés et d'invertébrés) a atteint ses fréquences absolues les plus élevées au cours de la

quatrième et de la première année (AOcc : 18,9% et 16%, respectivement), alors qu'elle n'a pas dépassé 5 % de la fréquence absolue d'occurrence les autres années (Fig. 4).

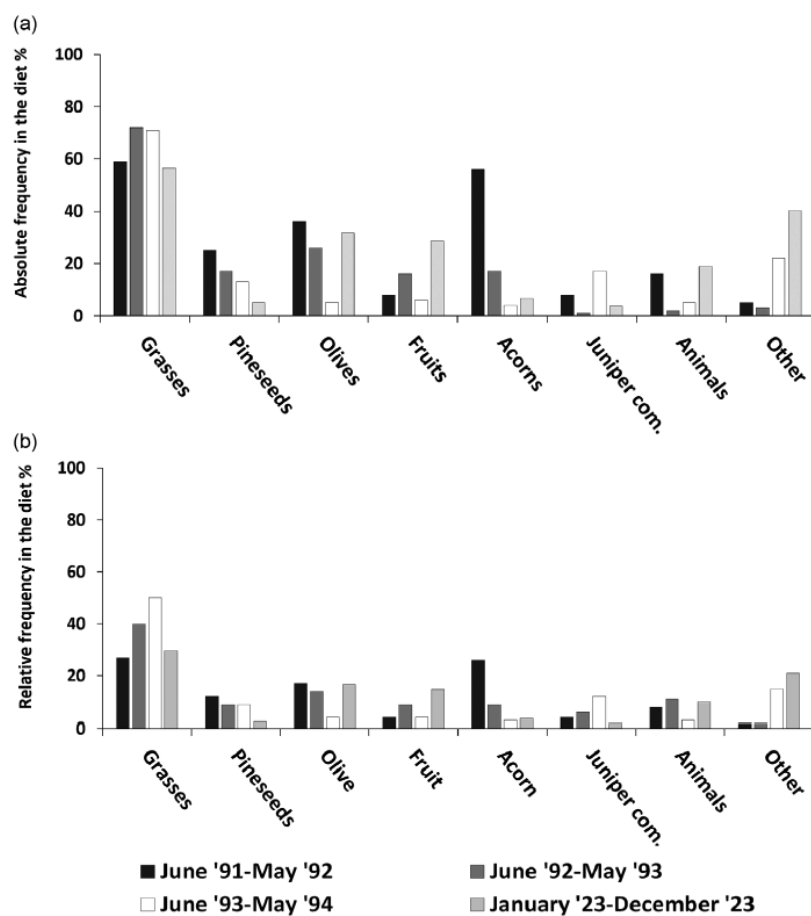


Figure 4. Régime alimentaire du sanglier : fréquences absolues (a) et relatives (b) de présence des différentes catégories alimentaires dans le Parc régional de la Maremme (juin 1991-mai 1992, $N = 637$ échantillons ; juin 1992-mai 1993, $N = 870$; juin 1993-mai 1994, $N = 980$; janvier 2023-décembre 2023, $N = 1261$). Juin 1991-mai 1994 : avant la recolonisation par le loup ; janvier-décembre 2023 : après la recolonisation par le loup

Aucun ongulé n'a été signalé dans le régime alimentaire des sangliers entre 1991 et 1994, mais ils ont été présents dans 13 échantillons en 2023. Des mammifères (un porc-épic à crête dans un échantillon et de petits rongeurs dans trois échantillons) ont été trouvés dans quatre bouses avant la recolonisation par le loup et dans 14 bouses (petit rongeur dans un échantillon, chevreuil dans un, daim dans 10 échantillons, et 2 échantillons contenant des poils non identifiés d'espèces de cervidés) en 2023, c'est-à-dire après la recolonisation par le loup.

En général, tant la fréquence absolue que la fréquence relative de présence des autres catégories alimentaires dans le régime des sangliers ont montré une **forte variation interannuelle** tout au long des années d'étude (Fig. 4). Les matières végétales, avec une prédominance des graminées, ont dominé le régime des sangliers (AOcc/an : 57-72% ; ROcc/an : 27-50% ; Fig. 4). Les « autres » plantes (c'est-à-dire les racines ou les bulbes), les olives, les glands et les fruits constituaient d'autres catégories importantes, bien qu'ils aient été consommés de manière irrégulière au fil des années (AOcc : 4-56% ; ROcc : 2-26% ; Fig. 4). Les pignons de pin et le genévrier étaient relativement moins consommés, bien qu'ils aient présenté des fréquences d'occurrence > 12% certaines années (Fig. 4).

Le chevauchement alimentaire mensuel (O_{ik} ; indice de Pianka) des sangliers entre les périodes antérieures et postérieures à la recolonisation par le loup variait entre 0,37 (avril 1992 *vs.* avril 2023) et 0,93 (mai 1994 *vs.* mai 2023) (Tableau S2). La moyenne annuelle du chevauchement alimentaire mensuel en 2023 était de 0,62 (avec la première année), 0,77 (avec la deuxième année) et 0,70 (avec la troisième année) (Tableau S2).

DISCUSSION

La prédation est la relation la plus évidente entre le loup et les ongulés sauvages (par exemple, Mori et al., 2017 ; Newsome et al., 2016), et nos résultats ont confirmé que le sanglier est la principale proie des loups (Belardi et al., 2024 ; Lazzeri et al., 2024a ; Lazzeri, Pacini et al., 2024). L'activité de charognage des sangliers sur les carcasses des proies des loups a été rapportée ailleurs (Brogi et al., 2025), mais elle était **très faible** dans notre zone d'étude (voir également Stahlberg & Apollonio, 2023, pour une autre zone d'étude en Italie centrale), où le retour des loups a été suivi d'une augmentation très limitée de l'utilisation des carcasses par les suidés.

Des études antérieures ont souligné l'importance du sanglier dans le régime alimentaire du loup (Lazzeri, Belardi, et al., 2024 ; Lazzeri, Pacini, et al., 2024) et le fait que le régime alimentaire du sanglier était dominé par les plantes là où les loups étaient absents (Massei et al., 1996). Avant la recolonisation par les loups, les ongulés sauvages n'apparaissaient pas dans le régime alimentaire des sangliers étudiés pendant 3 ans, mais ont été observés dans 1% des échantillons de matières fécales de sangliers prélevés après le retour des loups dans la région. On sait que les sangliers chassent activement les très jeunes ongulés sauvages (Genov, 1981 ; Herrero et al., 2005 ; Pavlov et al., 1981) et se nourrissent de leurs carcasses. Aucun poil d'ongulés sauvages nouveau-nés n'a été détecté dans les crottes analysées, ce qui corrobore l'idée que la présence de cerfs dans le régime alimentaire des sangliers était liée à la consommation de charognes.

La présence de grands carnivores peut moduler le processus de nécrophagie dans les écosystèmes (Wenting et al., 2024), car les prédateurs ne consomment pas toujours leurs proies de grande taille en une seule fois, générant ainsi de nouvelles sources de nourriture pour les omnivores opportunistes. Bien que nos résultats suggèrent que les sangliers ont tiré profit de la nécrophagie des carcasses de cerfs tués par les loups, le potentiel de facilitation trophique était remarquablement faible.

Au cours de toutes nos périodes d'étude, le régime alimentaire des sangliers comprenait principalement des graminées, des parties de racines ou de bulbes, des fruits, des olives, des glands et des cultures, ce qui concorde avec d'autres études (par exemple, Focardi et al., 2017 ; Genov, 1981 ; Massei et al., 1996 ; Pavlov et al., 1981 ; Schley & Roper, 2003). Des invertébrés, tels que des escargots, des larves de Cicadidae et des coléoptères, ont été observés dans 20% des échantillons, mais en quantités relativement faibles. Le stade larvaire des cigales est riche en protéines et constitue une ressource alimentaire importante pour les mammifères omnivores (par exemple, les renards roux et les blaireaux ; Patterson et al., 1997 ; Massei et al., 1996). Nous avons également confirmé la capacité du sanglier à se nourrir activement de crustacés (Giménez-Anaya et al., 2008) : l'écrevisse rouge des marais, espèce exotique, a été trouvée dans diverses bouses collectées entre l'été et l'automne 2023. Au cours

de cette période, le niveau d'eau dans les cours d'eau douce est généralement bas, ce qui augmente probablement l'accessibilité de ces crustacés pour les sangliers.

L'adaptabilité trophique du sanglier aux environnements dominés par l'homme conduit souvent à des interactions négatives avec les activités humaines, principalement en raison des dégâts causés aux cultures (Cecchini et al., 2024) : le régime alimentaire de ce suidé comprend souvent des cultures et des déchets (Hafeez et al., 2011 ; Li et al., 2013 ; Mayer et al., 2021 ; Schley et al., 2008). Dans notre zone d'étude, les cultures ont constitué une petite partie du régime alimentaire des sangliers tout au long de l'étude, probablement en raison d'une combinaison entre la disponibilité relativement importante de ressources naturelles et les mesures de gestion adoptées par l'autorité du parc et les propriétaires fonciers pour réduire les dégâts causés par les sangliers aux cultures (c'est-à-dire des mesures préventives par des clôtures ; l'abattage sélectif et le piégeage).

Nos résultats issus de l'analyse du chevauchement alimentaire ont montré une cohérence interannuelle relativement modérée du régime alimentaire des sangliers. En effet, la plupart des différences dans le régime alimentaire annuel des sangliers semblaient suivre la production de glands, qui constitue une source alimentaire majeure et privilégiée (Massei et al., 1996). La consommation de glands a été élevée en 1991-1992 (fréquence absolue de 56% dans le régime alimentaire), et plus faible les autres années (fréquences absolues de 17 et 4%, Massei et al., 1996). La production de glands a été particulièrement abondante en 1991-1992, tandis qu'elle a diminué au cours des deuxième et troisième année de l'analyse, lorsque la famine s'est produite (Massei et al., 1996). La diminution de la consommation de glands a été compensée par une augmentation de la consommation de la « catégorie Autres », composée de bourgeons et d'autres parties souterraines des plantes.

En tant qu'espèce omniprésente et omnivore, le sanglier peut adapter son régime alimentaire aux variations spatio-temporelles de la disponibilité des ressources (par exemple, Barrios-Garcia & Ballari, 2012 ; Herrero et al., 2006 ; Massei & Genov, 2004), ce qui inclut la consommation de carcasses de proies de grands carnivores (Focardi et al., 2017). Ainsi, les charognards vertébrés jouent un rôle écologique important en contribuant à accélérer le cycle des nutriments (Beasley et al., 2015 ; Focardi et al., 2017). Même si ce n'est qu'en petite proportion, nos résultats ont confirmé que les sangliers tiraient parti de la présence des loups, en exploitant des ressources alimentaires à haute valeur énergétique telles que les carcasses de cerfs (Wilmers et al., 2003). Cependant, la consommation d'ongulés sauvages par les sangliers était très faible en 2023, ce qui suggère une faible contribution de la nécrophagie à leur régime alimentaire, les poils de cerfs (principalement des daims) n'ayant été retrouvés que dans 13 échantillons sur plus de 1 200 analysés. Les indices de prélèvement suggèrent que les densités d'ongulés n'ont peut-être pas augmenté entre les années 1990 et ces dernières années (Ferretti et al., 2021 ; Massei et al., 1996), ce qui corrobore l'hypothèse selon laquelle le charognage était une conséquence directe de la localisation par les sangliers de cerfs tués par les loups. L'odorat du sanglier est particulièrement développé et efficace pour trouver de la nourriture et détecter les prédateurs (Fulgione et al., 2017), qui étaient abondants dans notre zone d'étude (trois meutes de loups sur 90 km² pendant notre étude). La forte probabilité de rencontres avec des prédateurs a peut-être conduit les sangliers à éviter de s'approcher des carcasses, malgré leur potentiel énergétique élevé. Ceci est particulièrement pertinent car les loups marquent les carcasses de leur odeur, ce qui pourrait renforcer

l'évitement des carcasses par les charognards opportunistes, en particulier si ces derniers constituent la proie principale des loups (Boié et al., 2024). Si tel est le cas, les sangliers pourraient limiter le temps passé près des carcasses et se contenter d'en prélever des morceaux relativement petits, ce qui expliquerait également la faible quantité de poils et donc le faible volume de grands ongulés retrouvés dans les pelotes de sanglier. **En conséquence**, dans une autre zone d'étude du centre de l'Italie, où les sangliers constituent une proie importante pour les loups, ces suidés n'ont été observés en train de se nourrir de charognes que lors de 1,4% de leurs visites sur les carcasses (Ståhlberg & Apollonio, 2023).

Il se peut également que les meutes de loups monopolisent l'accès aux carcasses et les consomment entièrement, ne laissant qu'une quantité négligeable de restes aux charognards. Les daims et les chevreuils étaient présents dans le régime alimentaire des loups environ 3 à 5 fois moins souvent que les sangliers, respectivement. **Ainsi**, la présence de carcasses de sangliers devrait être plus élevée que celle des cervidés, et une récupération généralisée par les sangliers serait principalement associée au cannibalisme. **Cependant**, aucun échantillon contenant des poils de sanglier n'a été détecté, ce qui suggère l'absence de preuve d'une consommation cannibale de congénères au cours de notre étude. **De même**, aucun poil de sanglier n'a été détecté dans le régime alimentaire de ce suidé entre 1991 et 1994 (Massei et al., 1996), malgré la mortalité très élevée de cette espèce enregistrée en 1993, année où 217 carcasses de sangliers ont été trouvées dans la même zone d'étude (Massei et al., 1997). Ces résultats suggèrent que le retour du loup n'a pas affecté l'utilisation des carcasses de congénères par le sanglier. **L'analyse visuelle des restes non digérés dans les échantillons de matières fécales présente des limites, bien que cette procédure soit largement utilisée.**

Les sangliers pourraient ingérer des muscles ou des organes de cerfs qui ne peuvent être détectés dans les excréments, ce qui pourrait entraîner une sous-estimation de la part des cerfs dans leur régime alimentaire. Nous avons comparé les résultats obtenus au cours des deux périodes d'étude en utilisant la même procédure de laboratoire (Massei et al., 1997), ce qui exclut tout biais potentiel dans nos conclusions. **Néanmoins**, des travaux futurs utilisant des techniques moléculaires (par exemple, le codage à barres ADN) aideraient à identifier la présence de mammifères dans les excréments de sangliers même lorsque des poils et d'autres restes non digérés (c'est-à-dire des os, des dents ou des sabots) n'ont pas été ingérés ou lorsqu'ils ne sont pas détectables par des évaluations visuelles.

Le loup et le sanglier peuvent influencer l'écologie d'organismes à différents niveaux trophiques (Barrios-Garcia & Ballari, 2012 ; Hebblewhite et al., 2005). **Ainsi**, l'issue des interactions entre ces deux espèces est susceptible d'avoir des conséquences plus larges au sein des communautés animales. **Par exemple, des études menées dans notre zone d'étude après la recolonisation par les loups ont mis en évidence une faible occurrence de stratégies anti-prédateurs basées sur l'évitement spatio-temporel (Lazzeri et al., 2024b ; Rossa et al., 2021), bien que le sanglier soit la principale proie des loups (Belardi et al., 2024 ; Lazzeri et al., 2024a).** Nos résultats indiquent également un faible potentiel d'interférence des sangliers avec les loups autour des carcasses, car seule une activité de charognage limitée a été observée. **Par conséquent**, le potentiel des sangliers à contribuer à la consommation et à l'épuisement des carcasses pourrait être faible dans notre système d'étude. **Cependant**, cette relation dépend probablement de nombreux facteurs, tels que les rapports entre le nombre de sangliers, de loups et d'autres ongulés dans la zone, la disponibilité des carcasses d'ongulés

dans le temps et l'espace (qui est elle-même liée aux densités de ces espèces) et la disponibilité de ressources hautement énergétiques pour les sangliers tout au long de l'année. Par exemple, les sangliers ont été signalés comme les principaux charognards des carcasses de daims tués par des loups dans une autre aire protégée méditerranéenne située à environ 120 km au nord de notre site d'étude (Brogi et al., 2025) et abritant des densités remarquablement élevées de daims (>130 individus/km², soit une densité environ 20 fois supérieure à celle de notre zone d'étude : Franceschi et al., 2023).

Ces résultats suggèrent que les interactions entre loups et sangliers fondées sur la prédation peuvent être complexes et influencées par la disponibilité de différents types de ressources pour les deux espèces (Focardi et al., 2017). Des implications peuvent également se présenter en matière de transmission de maladies, ainsi que pour les interactions entre les espèces nécrophages autour des carcasses (par exemple, Brogi et al., 2025). Nos résultats décrivent un schéma différent de celui rapporté par Brogi et al. (2025), mais apparemment cohérent avec les conclusions obtenues dans une autre zone d'étude située dans les Apennins centraux, où le charognage n'était qu'un phénomène rare bien que le sanglier soit le principal visiteur des carcasses (Ståhlberg et Apollonio 2023). Dans l'ensemble, la dynamique des interactions entre loups et sangliers pourrait dépendre du contexte écologique local, tel que la disponibilité et l'abondance de proies alternatives pour les loups et les habitudes alimentaires locales de ce canidé. **Par conséquent**, des travaux supplémentaires visant à étudier les relations trophiques et spatio-temporelles entre ces deux grands mammifères d'importance écologique, ainsi que les variations de leur abondance et de la disponibilité de ressources alimentaires alternatives, seraient nécessaires.

References

- Allen, M. L., Elbroch, L. M., Wilmers, C. C., & Wittmer, H. U. (2014). Trophic facilitation or limitation? Comparative effects of pumas and black bears on the scavenger community. *PLoS One*, 9(7), e102257. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102257>
- Arsenault, R., & Owen-Smith, N. (2002). Facilitation versus competition in grazing herbivore assemblages. *Oikos*, 97, 313–318.
- Barja, I., Navarro-Castilla, Á., Ortiz-Jiménez, L., España, Á., Hinojosa, R., Sánchez-Sotomayor, D., Iglesias, Á., España, J., Rubio-Sánchez, S., Martín-Romero, S., Vielva, J., & Horcajada-Sánchez, F. (2023). Wild ungulates constitute the basis of the diet of the Iberian wolf in a recently recolonized area: Wild boar and roe deer as key species for its conservation. *Animals*, 13(21), 3364. <https://doi.org/10.3390/ani13213364>
- Barrios-García, M. N., & Ballari, S. A. (2012). Impact of wild boar (*Sus scrofa*) in its introduced and native range: A review. *Biological Invasions*, 14, 2283–2300. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0229-6>
- Beasley, J. C., Olson, Z. H., & DeVault, T. L. (2015). Ecological role of vertebrate scavengers. In E. M. Benbow, J. Tomberlin, & A. Tarone (Eds.), *Carrion ecology, evolution and their applications* (pp. 107–127). CRC Press.
- Belardi, I., Borkowski, J., Lazzeri, L., Banul, R., Pacini, G., Poerling, A., & Ferretti, F. (2024). Spatiotemporal plasticity of prey selection in the wolf. *Journal of Zoology*, 324, 118–127. <https://doi.org/10.1111/jzo.13205>
- Boić, N., Jukić, N., Mikuška, A., Bjedov, D., Kovačić, M., Šalika-Todorović, T., & Sudarić Bogojević, M. (2024). Preliminary study of scent rolling in captive wolves (*Canis lupus* L. 1758) in response to olfactory enrichment. *Biology*, 13(6), 422. <https://doi.org/10.3390/biology13060422>
- Bongi, P., Ciuti, S., Grignolio, S., Del Frate, M., Simi, S., Gandelli, D., & Apollonio, M. (2008). Anti-predator behaviour, space use and habitat selection in female roe deer during the fawning season in a wolf area. *Journal of Zoology*,

- 276, 242–251. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00481.x>
- Brogi, R., Bongi, P., Del Frate, M., Sieni, S., Cavallera, A., & Apollonio, M. (2025). Intra-guild competition and ecosystem services of mammal scavengers in a new colonized wolf landscape. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 79, 20. <https://doi.org/10.1007/s00265-025-03565-9>
- Burkholder, D. A., Heithaus, M. R., Fourqurean, J. W., Wirsing, A., & Dill, L. M. (2013). Patterns of top-down control in a seagrass ecosystem: Could a roving apex predator induce a behaviour-mediated trophic cascade? *Journal of Animal Ecology*, 82, 1192–1202. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12097>
- Calosi, M., Fattorini, N., Sforzi, A., Tonini, L., Ferretti, F. (2025). Starving or Stuffing? Plasticity in Wild Boar Body Mass Variations During Summer in a Mediterranean Area. *Integrative Zoology*. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.13012>
- Cavallini, P., & Lovari, S. (1991). Environmental factors influencing the use of habitat in the red fox, *Vulpes vulpes*. *Journal of Zoology*, 223, 323–339. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1991.tb04768.x>
- Cecchini, V., Franchini, M., Benfatto, M., Filacorda, S., Corazzin, M., & Bovolenta, S. (2024). The effect of the wild boar hunting system on agricultural damages: The north-east of Italy as a case scenario. *Animals*, 14(1), 42. <https://doi.org/10.3390/ani14010042>
- Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J. D. C., von Arx, M., Huber, D., Andrén, H., López-Bao, J. V., Adamec, M., Álvares, F., Anders, O., Balčiauskas, L., Balys, V., Bedř, P., Bego, F., Blanco, J. C., Breitenmoser, U., Brøseth, H., Buřka, L., Bunikyte, R., ... Boitani, L. (2014). Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science*, 346, 1517–1519. <https://doi.org/10.1126/science.1257553>
- Ciucci, P., Boitani, L., Pelliccioni, E. R., Rocco, M., & Guy, I. (1996). A comparison of scat-analysis methods to assess the diet of the wolf *Canis lupus*. *Wildlife Biology*, 2, 37–48. <https://doi.org/10.2981/wlb.1996.006>
- Creel, S., Schuette, P., & Christianson, D. (2014). Effects of predation risk on group size, vigilance, and foraging behavior in an African ungulate community. *Behavioral Ecology*, 25, 773–784. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru050>
- Cukor, J., Linda, R., Václavěk, P., Mahlerová, K., Šatráň, P., & Havránek, F. (2020). Confirmed cannibalism in wild boar and its possible role in African swine fever transmission. *Transboundary and Emerging Diseases*, 67, 1068–1073. <https://doi.org/10.1111/tbed.13468>
- Davis, M. L., Stephens, P. A., Willis, S. G., Bassi, E., Marcon, A., Donaggio, E., Capitani, C., & Apollonio, M. (2012). Prey selection by an apex predator: The importance of sampling uncertainty. *PLoS One*, 7, e47894. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047894>
- De Marinis, A. M., & Asprea, A. (2006a). Hair identification key of wild and domestic ungulates from southern Europe. *Wildlife Biology*, 12, 305–320. [https://doi.org/10.2981/09096396\(2006\)12\[305:HIKOWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/09096396(2006)12[305:HIKOWA]2.0.CO;2)
- De Marinis, A. M., & Asprea, A. (2006b). How did domestication change the hair morphology in sheep and goats. *Human Evolution*, 21, 139–149. <https://doi.org/10.1007/s11598-006-9010-0>
- De Silva, M., Guarducci, A., & Rombai, L. (2013). The Grosseto plain (Tuscany, Italy) in historical maps (18th–20th centuries): Georeferencing of historic landscape. *E-Perimetre*, 8, 21–36.
- Dorresteijn, I., Schultner, J., Nimmo, D. G., Fischer, J., Hanspach, J., Kuemmerle, T., Kehoe, L., & Ritchie, E. G. (2015). Incorporating anthropogenic effects into trophic ecology: Predator–prey interactions in a human-dominated landscape. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282, 20151062. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1602>
- Esattore, B., Rossi, A. C., Bazzoni, F., Riggio, C., Oliveira, R., Leggiero, I., & Ferretti, F. (2023). Same place, different time, head up: Multiple antipredator responses to a recolonizing apex predator. *Current Zoology*, 69, 703–717. <https://doi.org/10.1093/cz/zoac083>
- Estes, J. A., & Duggins, D. O. (1995). Sea otters and kelp forests in Alaska: Generality and variation in a community ecological paradigm. *Ecological Monographs*, 65, 75–100. <https://doi.org/10.2307/2937159>
- Ferretti, F., Fattorini, L., Sforzi, A., & Pisani, C. (2016). The use of faeces counts to estimate relative densities of wild boar in a Mediterranean area. *Population Ecology*, 58, 329–334. <https://doi.org/10.1007/s10144-016-0536-3>
- Ferretti, F., Lovari, S., Mancino, V., Burrini, L., & Rossa, M. (2019). Food habits of wolves and selection of wild ungulates in a prey-rich Mediterranean coastal area. *Mammalian Biology*, 99, 119–127. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2019.10.008>
- Ferretti, F., Machetti, A., Boldorini, U., & Tonini, L. (2024). *Programma per la gestione delle popolazioni di ungulati selvatici del Parco Regionale della Maremma*. Maremma Regional Park Authority, Alberese, Grosseto, Italy.
- Ferretti, F., Oliveira, R., Rossa, M., Belardi, I., Pacini, G., Mugnai, S., Fattorini, N., & Lazzeri, L. (2023). Interactions between carnivore species: Limited spatiotemporal partitioning between apex predator and smaller carnivores in a Mediterranean protected area. *Frontiers in Zoology*, 20, 20. <https://doi.org/10.1186/s12983-023-00489-w>
- Ferretti, F., Pacini, G., ten Belardi, I., Cate, B., Sensi, M., Oliveira, R., Rossa, M., Burrini, L., & Lovari, S. (2021). Recolonizing wolves and opportunistic foxes: Interference or facilitation? *Biological Journal of the Linnean Society*, 132, 196–210. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa139>
- Ferretti, F., Sforzi, A., & Lovari, S. (2011). Behavioural interference between ungulate species: Roe are not velvet with fallow deer. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 875–887. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1088-8>
- Focardi, S., Materassi, M., Innocenti, G., & Berzi, D. (2017). Kleptoparasitism and scavenging can stabilize ecosystem

- dynamics. *American Naturalist*, 190, 398–409. <https://doi.org/10.1086/692798>
- Fortin, D., Beyer, H. L., Boyce, M. S., Smith, D. W., Duchesne, T., & Mao, J. S. (2005). Wolves influence elk movements: Behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology*, 86, 1320–1330. <https://doi.org/10.1890/04-0953>
- Franceschi, S., Bongio, P., Del Frate, M., Fattorini, L., & Apollonio, M. (2023). A sampling strategy for habitat selection, mapping, and abundance estimation of deer by pellet counts. *The Journal of Wildlife Management*, 87(2), e22345. <https://doi.org/10.1002/jwmg.22345>
- Fulgione, D., Trapanese, M., Buglione, M., Rippa, D., Polese, G., Maresca, V., & Maselli, V. (2017). Pre-birth sense of smell in the wild boar: The ontogeny of the olfactory mucosa. *Zoology*, 123, 11–15. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2017.05.003>
- Genov, P. (1981). Food composition of wild boar in north-eastern and Western Poland. *Acta Theriologica*, 26, 185–205. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.81-16>
- Giménez-Anaya, A., Herrero, J., Rosell, C., Couto, S., & García-Serrano, A. (2008). Food habits of wild boars (*Sus scrofa*) in a mediterranean coastal wetland. *Wetlands*, 28, 197–203. <https://doi.org/10.1672/07-18.1>
- Hafeez, S., Abbas, M., Khan, Z. H., & Tehman, E. (2011). Preliminary analysis of the diet of wild boar (*Sus scrofa* L., 1758) in Islamabad, Pakistan. *Turkish Journal of Zoology*, 35, 115–118. <https://doi.org/10.3906/zoo-0806-24>
- Hebblewhite, M., White, C., Nietvelt, C., McKenzie, J. A., Hurd, T. E., Fryxell, J. M., Bayley, S. E., & Paquet, P. C. (2005). Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology*, 86, 2135–2144. <https://doi.org/10.1890/04-1269>
- Herrero, J., García-Serrano, A., Couto, S., Ortuño, V. M., & García-González, R. (2006). Diet of wild boar *Sus scrofa* L. and crop damage in an intensive agroecosystem. *European Journal of Wildlife Research*, 52, 245–250. <https://doi.org/10.1007/s10344-006-0045-3>
- Herrero, J., Irizar, I., Laskurain, N. A., García-Serrano, A., & García-González, R. (2005). Fruits and roots: Wild boar foods during the cold season in the southwestern Pyrenees. *The Italian Journal of Zoology*, 72, 49–52. <https://doi.org/10.1080/11250000509356652>
- Jarman, P. (1974). The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behavior*, 48(1–4), 215–267. <https://doi.org/10.1163/156853974X00345>
- Kruuk, H., & Parish, T. (1981). Feeding specialization of the European badger *Meles meles* in Scotland. *Journal of Animal Ecology*, 50, 773–788. <https://doi.org/10.2307/4136>
- Kuijper, D. P. J., de Kleine, C., Churski, M., van Hooft, P., Bubnicki, J., & Jędrzejewska, B. (2013). Landscape of fear in Europe: Wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża primeval Forest, Poland. *Ecography*, 36, 1263–1275. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00266.x>
- Lazzeri, L., Belardi, I., Pacini, G., Fattorini, N., & Ferretti, F. (2024). Beyond ungulate density: Prey switching and selection by the wolf in a recolonised area. *Global Ecology and Conservation*, 54, e03069. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e03069>
- Lazzeri, L., Pacini, G., Belardi, I., Fini, G., De Lillo, C., & Ferretti, F. (2024). Switch or perish? Prey–predator interactions in a Mediterranean area. *Animal Conservation*, 27, 830–850. <https://doi.org/10.1111/acv.12973>
- Leivers, S., Campbell, T., Bodenchuk, M., & Tomeček, J. (2023). Behavior of wild pigs toward conspecific carcasses: Implications for disease transmission in a hot, semiarid climate. *Transboundary and Emerging Diseases*, 12, 1–10. <https://doi.org/10.1155/2023/4195199>
- Li, L., Shi, J., Wang, J., Gao, Y., Wang, L., Wang, J., & Ying, X. (2013). Factors influencing wild boar damage in Taohongling National Nature Reserve in China: A model approach. *European Journal of Wildlife Research*, 59, 179–184. <https://doi.org/10.1007/s10344-012-0663-x>
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68, 619–640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Lovari, S., Boesi, R., Minder, I., Mucci, N., Randi, E., Dematteis, A., & Som, A. (2009). Restoring a keystone predator may endanger a prey species in a human-altered ecosystem: The return of the snow leopard to Sagarmatha National Park. *Animal Conservation*, 12, 559–570. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2009.00285.x>
- Lovari, S., Minder, I., Ferretti, F., Mucci, N., Randi, E., & Pellizzi, B. (2013). Common and snow leopards share prey, but not habitats: Competition avoidance by large predators? *Journal of Zoology*, 291, 127–135. <https://doi.org/10.1111/jzo.12053>
- Lovari, S., Pokheral, C. P., Jnawali, S. R., Fusani, L., & Ferretti, F. (2015). Coexistence of the tiger and the common leopard in a prey-rich area: The role of prey partitioning. *Journal of Zoology*, 295, 122–131. <https://doi.org/10.1111/jzo.12192>
- Lucherini, M., & Crema, G. (1995). Seasonal variation in the food habits of badgers in an Alpine valley. *Hystrix*, 7, 165–171. <https://doi.org/10.4404/hystrix-7.1-2-4067>
- Massei, G., & Genov, P. V. (2004). The environmental impact of the wild boar. *Galemys*, 16, 135–145.
- Massei, G., Genov, P. V., & Staines, B. W. (1996). Diet, food availability and reproduction of wild boar in a mediterranean coastal area. *Acta Theriologica*, 41, 307–320. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.96-29>
- Massei, G., Genov, P. V., Staines, B. W., & Gorman, M. L. (1997). Mortality of wild boar, *Sus scrofa*, in a Mediterranean area in relation to sex and age. *Journal of Zoology*, 242, 394–400. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb05813.x>
- Mattioli, L., Capitani, C., Gazzola, A., Scandura, M., & Apollonio, M. (2011). Prey selection and dietary response by wolves in a high-density multi-species ungulate community. *European Journal of Wildlife Research*, 57, 909–922. <https://doi.org/10.1007/s10344-011-0503-4>
- Mayer, J. J., Edwards, T. B., Garabedian, J. E., & Kilgo, J. C. (2021). Sanitary waste landfill effects on an invasive wild pig

- population. *Journal of Wildlife Management*, 85, 868–879. <https://doi.org/10.1002/jwmg.22042>
- Mech, L. D. (1970). *The wolf: The ecology and behavior of an endangered species* (1st ed.). American Museum of Natural History/Natural History Press.
- Melini, D., Agrillo, E., Ferretti, F., & Tonelli, L. (2019). *Piano di Gestione della ZSC/ZPS IT51A0016 Monti dell'Uccellina*. Ente Parco Regionale della Maremma.
- Mori, E., Benatti, L., Lovari, S., & Ferretti, F. (2017). What does the wild boar mean to the wolf? *European Journal of Wildlife Research*, 63, 9. <https://doi.org/10.1007/s10344-0161060-7>
- Newsome, T. M., Boitani, L., Chapron, G., Ciucci, P., Dickman, C. R., Dellinger, J. A., López-Bao, J. V., Peterson, L. O., Shores, C. R., Wirsing, A. J., & Ripple, W. J. (2016). Food habits of the world's grey wolves. *Mammal Review*, 46, 255–269. <https://doi.org/10.1111/mam.12067>
- Patterson, I. J., Massei, G., & Genov, P. (1997). The density of cicadas *Cicada orni* in Mediterranean coastal habitats. *The Italian Journal of Zoology*, 64, 141–146. <https://doi.org/10.1080/11250009709356187>
- Pavlov, P., Hone, J., Kilgour, R., & Pedersen, H. (1981). Predation by feral pig on merino lambs an Nyngan. New South Wales. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*, 21, 570–574. <https://doi.org/10.1071/EA9810570>
- Peterson, R. O. (1977). *Wolf ecology and prey relationships on isle royale*. Scientific Monograph Series. National Park Service.
- Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 53–74. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000413>
- Probst, C., Globig, A., Knoll, B., Conraths, F. J., & Depner, K. (2017). Behaviour of free ranging wild boar towards their dead fellows: Potential implications for the transmission of African swine fever. *Royal Society Open Science*, 4(5), 170054. <https://doi.org/10.1098/rsos.170054>
- Prugh, L. R., & Sivy, K. J. (2020). Enemies with benefits: Integrative positive and negative interactions among terrestrial carnivores. *Ecology Letters*, 23, 902–918. <https://doi.org/10.1111/ele.13489>
- Rossa, M., Lovari, S., & Ferretti, F. (2021). Spatiotemporal patterns of wolf, mesocarnivores and prey in a Mediterranean area. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 75, 1–13. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02956-4>
- Scandura, M., Podgórski, T., Vicente, J., & Iacolina, L. (2022). Wild boar *Sus scrofa* Linnaeus, 1758. In L. Corlatti & F. E. Zachos (Eds.), *Terrestrial Cetartiodactyla, Handbook of the Mammals of Europe*. Springer International Publishing.
- Schley, L., & Roper, T. J. (2003). Diet of wild boar *Sus scrofa* in Western Europe, with particular reference to consumption of agricultural crops. *Mammal Review*, 33, 43–56. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2907.2003.00010.x>
- Schley, L., Dufrêne, M., Krier, A., & Frantz, A. C. (2008). Patterns of crop damage by wild boar *Sus scrofa* in Luxembourg over a 10-year period. *European Journal of Wildlife Research*, 54, 589–599. <https://doi.org/10.1007/s10344-008-0183-x>
- Schmitz, O. J., Beckerman, A. P., & O'Brien, K. M. (1997). Behaviorally mediated trophic cascades: Effects of predation risk on food web interactions. *Ecology*, 78, 1388–1399. <https://doi.org/10.2307/2266134>
- Selva, N., Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W., & Wajrak, A. (2005). Factors affecting carcass use by a guild of scavengers in European temperate woodland. *Canadian Journal of Zoology*, 83(12), 1590–1601. <https://doi.org/10.1139/z05-158>
- Sforzi, A., Tonelli, L., Cortés-Selva, F., Mastacchi, R., Lanzi, L., Anselmi, G., Martini, G., & Naviglio, L. (2013). *Piano di Gestione dei SIC/SIR IT51A0039 [SIE 113 e A113(ZPS)] Palude della Trappola e Bocca d'Ombro, IT51A0014 [SIR 114] Pineta Granducale dell'Uccellina e IT51A0015 [SIR 115] Dune costiere del Parco dell'Uccellina*. Alberese: Ente Parco Regionale della Maremma.
- Ståhlberg, S., & Apollonio, M. (2023). Scavenger activity and anti-predator behaviour in an Apennine wolf area. *Sustainability*, 15(14), 11056. <https://doi.org/10.3390/su151411056>
- Teerink, B. J. (1991). *Hair of west-European mammals- atlas and identification key*. Cambridge University Press.
- Tummeleht, L., Suvi Siviä Häkkä, S., Jürison, M., Vilem, A., Nurmoja, L., & Viltrop, A. (2024). Wild boar (*Sus scrofa*) carcasses as an attraction for scavengers and a potential source for soil contamination with the African swine fever virus. *Frontiers in Veterinary Science*, 11, 1305643. <https://doi.org/10.3389/fvets.2024.1305643>
- Valdmann, H., & Saarma, U. (2020). Winter diet of wolf (*Canis lupus*) after the outbreak of African swine fever and under the severely reduced densities of wild boar (*Sus scrofa*). *Hystrix*, 2, 154–156. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00298-2020>
- Van Dijk, J., Gustavsen, L., Myrsetrud, A., May, R., Flagstad, Ø., Brøseth, H., Andersen, R., Steen, H., & Landa, A. (2008). Diet shift of a facultative scavenger, the wolverine, following recolonization of wolves. *Journal of Animal Ecology*, 77, 1183–1190. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01445.x>
- Wenting, E., Eikelboom, J. A. J., Siepel, H., Broekhuis, F., & van Langevelde, F. (2024). Influence of human hunting strategies and large carnivore presence on population dynamics of European facultative scavengers. *Ecology and Evolution*, 4(11), e70424. <https://doi.org/10.1002/ece3.70424>
- Wilmers, C. C., Crabtree, R. L., Smith, D. W., Murphy, K. M., & Getz, W. M. (2003). Trophic facilitation by introduced top predators: Grey wolf subsidies to scavengers in Yellowstone National Park. *Journal of Animal Ecology*, 72, 909–916. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00766.x>

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

comprised to January 1991 and May 1994 (wolf absence from the site) with the year 2023 (year of wolf presence). Pianka index values range between zero (no overlap) to 1 (complete overlap).

Table S1 Monthly collection of wolf and wild boar fecal samples in the Maremma Regional Park. June 1991 -May 1994: pre-wolf recolonization; January - December 2023: post-wolf recolonization.

Table S2 Monthly trophic niche overlap of the wild boar calculated through the Pianka index (O_{ik}), between each year