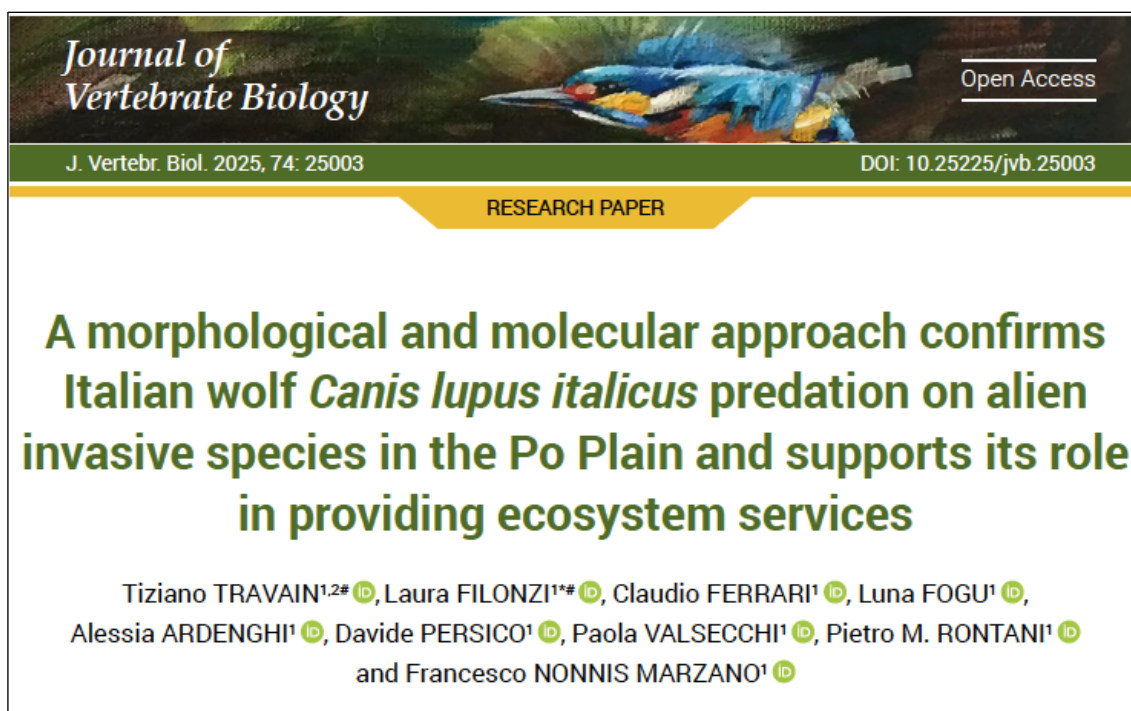


Une étude morphologique et moléculaire confirme que le loup Italien (*Canis lupus italicus*) se nourrit d'espèces exotiques envahissantes dans la plaine du Pô et met en évidence son rôle dans la fourniture de services écosystémiques



Résumé

Le loup Italien (*Canis lupus italicus*) a frôlé l'extinction au XIX^{ème} siècle et au début du XX^{ème} siècle en raison de persécutions massives, de la dégradation de son habitat et de l'épuisement de ses proies. Au cours des 50 dernières années, les efforts de conservation, la protection juridique et la restauration de son habitat ont favorisé un regain de population, dont le nombre est estimé aujourd'hui à environ 3 300 individus. Les loups se sont étendus vers les basses terres, les plaines et les zones côtières, y compris la plaine du Pô, fortement anthropisée. Cette expansion intensifie les conflits entre l'homme et la faune sauvage, notamment dans les secteurs de l'élevage et de la chasse. Le ragondin (*Myocastor coypus*) et le lapin de Floride (*Sylvilagus floridanus*), espèces envahissantes, ont causé des dommages écologiques et économiques considérables dans le nord de l'Italie. Ces populations sont difficilement maîtrisées en raison de leur plasticité écologique et de l'absence de prédateurs naturels. Compte tenu de la capacité d'adaptation des loups et de leur régime alimentaire opportuniste, cette étude examine si ces espèces pourraient devenir des proies importantes pour les loups dans les environnements de plaine, contribuant ainsi potentiellement à leur contrôle tout en atténuant la prédation sur le bétail. Grâce à des analyses génétiques, à l'étude de la morphologie des excréments et à la mise en place de pièges photographiques, cette étude confirme la présence de **ragondins** dans le régime alimentaire d'une meute de loups de la réserve naturelle de Torile et Trecasali.

Ces résultats mettent en évidence le rôle écologique potentiel des loups en tant **qu'alliés indirects** dans la gestion des espèces envahissantes, ce qui pourrait contribuer à atténuer les dommages économiques et matériels causés à l'agriculture et aux berges des cours d'eau, favorisant ainsi une attitude plus positive du public et une meilleure acceptation de l'espèce.

Mots-clés : allochthone, identification morphologique osseuse, codage à barres ADN, biologie de la conservation, conflit entre l'homme et la faune sauvage

INTRODUCTION

Largement répandu dans toute l'Italie au cours des siècles passés, le loup Italien (*Canis lupus italicus*) a fait l'objet d'une persécution acharnée au XIX^{ème} siècle. La chasse intensive, combinée à un appauvrissement écologique progressif des zones occupées, à la déforestation et à l'absence d'espèces proies, a entraîné la disparition totale de l'espèce des Alpes et un rétrécissement significatif de son aire de répartition dans le reste de la péninsule (Cagnolaro et al. 1974). Au début des années 1970, le loup avait été presque entièrement éradiqué d'Italie, à l'exception d'une petite population fragmentée (estimée à environ 100 individus) qui avait survécu dans les Apennins centraux (Boitani 1984). Au cours des 50 dernières années, l'espèce a connu un rétablissement lent mais progressif dans les Alpes et les Apennins (Fabbri et al. 2007, 2014 ; Ciucci et al. 2009). Ce regain de population a été largement favorisé par la protection juridique de l'espèce, soutenue par une sensibilisation croissante du public et par un renforcement de la réglementation en matière de conservation (par exemple : L 157/1992 « Norme per la protezione della fauna selvatica omeoterma e per il prelievo venatorio », en Français : « Normes relatives à la protection de la faune homéothermique et aux activités cynégétiques »). En 1997, l'adoption en Italie de la directive « Habitats » (directive 92/43/CEE du Conseil concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages) a inclus le loup parmi les espèces strictement protégées. Aujourd'hui, l'expansion du loup se poursuit même dans les zones de basses collines, de plaine et côtières (Caniglia et al. 2014) et le dernier suivi national a estimé à 3 307 individus (fourchette : 2 945-3 608) le nombre d'individus sur l'ensemble de la péninsule, dont environ 2 388 (fourchette : 2 020-2 645) le long des Apennins et 952 (816-1 120) dans les Alpes (Aragno et al. 2022), avec une concentration maximale de 9,6 individus pour 100 km² (intervalle de confiance : 8,6-10,4) à Plaisance et Parme, où se situe la zone d'étude.

L'expansion des loups exacerbe les conflits existants entre l'homme et la faune sauvage, notamment en ce qui concerne l'élevage du bétail et la chasse aux ongulés sauvages, en particulier dans les régions où les prédateurs sauvages avaient auparavant été éradiqués (Donfrancesco 2024), comme les plaines, où cette expansion actuelle se produit. Bien qu'il s'agisse d'un prédateur généraliste au comportement opportuniste, le loup peut adapter localement ses habitudes alimentaires en fonction de la disponibilité (Terraube et al. 2014, Baudrot et al. 2016) et de la vulnérabilité des proies locales (Mattioli et al. 2011). En Italie, le régime alimentaire du loup est principalement composé de sangliers (*Sus scrofa*), suivis des chevreuils (*Capreolus capreolus*) et, dans une moindre mesure, du bétail. Selon Mori et al. (2016), le bétail ne représente qu'environ 18% du régime alimentaire du loup.

Les sources alimentaires complémentaires des loups, qui peuvent varier considérablement au cours de l'année (Newsome et al. 1983), comprennent les fruits (Meriggi et al. 1991), les charognes (Ciucci et al. 2020) et les mammifères de petite et moyenne taille (Fritts & Mech

1981, Mattioli et al. 1995). Dans certains cas, les petits et moyens mammifères peuvent constituer la proie principale des loups, comme c'est le cas avec le castor d'Amérique (*Castor canadensis*) dans certaines régions du Canada (Thompson 1952, Fritts & Mech 1981, Newsome et al. 2016).

Le ragondin (*Myocastor coypus*) est un rongeur semi-aquatique envahissant originaire d'Amérique du Sud, qui a été introduit en Italie en 1928 pour l'élevage à des fins de fourrure. Au cours des années qui ont suivi, plusieurs lâchers, intentionnels ou accidentels, ont eu lieu, conduisant à l'établissement d'une population stable le long des berges et dans les zones humides entre 1960 et 1970 (Cocchi & Riga 2008). Aujourd'hui, le ragondin est répandu sur la quasi-totalité de la péninsule et des principales îles, avec une prévalence marquée dans le nord et le centre de l'Italie (Cocchi & Bertolino 2021). Cette espèce est considérée comme nuisible en raison de son impact négatif sur la biodiversité, les écosystèmes, les cultures et les systèmes d'irrigation (Prigioni et al. 2005, Bertolino & Genovesi 2007, Angelici et al. 2012). En Italie, le coût économique estimé lié au ragondin s'élève à plusieurs millions d'euros chaque année, principalement en raison des dégâts causés aux berges des cours d'eau et, dans une moindre mesure, au secteur agricole (Panzacchi et al. 2007), atteignant près de 70 000 000 d'euros par an si l'on considère l'ensemble de l'Union Européenne (Kettunen et al. 2009). Pour ces raisons, le ragondin figure parmi les 100 pires espèces exotiques envahissantes au monde (Lowe et al. 2004) et se classe parmi les dix espèces envahissantes ayant le plus grand nombre d'impacts multiples sur les services écosystémiques (Vilà et al. 2010). Il figure également sur la « Liste des espèces exotiques envahissantes présentant un intérêt pour l'Union » depuis sa rédaction initiale (Règlement d'exécution de la Commission 2016). Selon le Plan national Italien de gestion du ragondin, l'éradication ou le contrôle des populations doit être mis en œuvre dans la mesure du possible (Cocchi & Bertolino 2021). Cependant, les campagnes de contrôle précédentes se sont révélées inefficaces pour freiner l'expansion nationale du ragondin, principalement en raison de sa remarquable plasticité écologique, de sa biologie reproductive et du nombre limité de ses prédateurs naturels (Doncaster & Micol 1989). Bien que les ragondins puissent servir de proies aux renards (*Vulpes vulpes*) (Koynova et al. 2023, Viviano et al. 2025), cette prédation ne limite pas de manière significative la croissance de leur population.

Le lapin à queue blanche (*Sylvilagus floridanus*), un lagomorphe envahissant originaire des Amériques, a été introduit comme espèce cynégétique dans le nord de l'Italie à partir de 1966. Contrairement à ce qui s'est passé dans d'autres pays Européens, il a établi une population stable dans le nord, tandis que les introductions dans le sud ont échoué (Cerri et al. 2016, Dori et al. 2019). Le lapin à queue blanche est un vecteur potentiel de maladies pouvant être transmises aux lagomorphes indigènes (Bertolino et al. 2011). Il est porteur de parasites exotiques (Tizzani et al. 2014), de champignons (Gallo et al. 2005, Tizzani et al. 2007) et de maladies (Zanet et al. 2013, Lavazza et al. 2015), tandis que son effet concurrentiel négatif sur le lièvre Européen indigène, *Lepus europaeus*, fait encore l'objet de débats. Bien que certaines études suggèrent que le déclin du lièvre Européen dans le nord de l'Italie coïncide avec l'expansion du lapin à queue blanche (Vidus-Rosin et al. 2010), d'autres travaux ont montré qu'ils occupent des micro-habitats différents, évitant ainsi toute concurrence (Vidus-Rosin et al. 2011, Bertolino et al. 2013). Bien que la population de lapins de Virginie ne soit pas aussi bien établie que celle du ragondin, son éradication semble réalisable dans les zones

où l'espèce a été introduite récemment et où les populations sont petites et dispersées, mais reste difficile dans les régions où l'espèce est plus répandue (Dori et al. 2019).

Compte tenu du comportement alimentaire opportuniste du loup et de son arrivée récente dans les régions de plaine, les espèces envahissantes (prédominantes dans la plupart des zones de plaine) sont susceptibles de devenir la principale ressource alimentaire des loups dans ces zones. Les prédateurs apicaux, par le biais d'effets écologiques descendants, régulent l'abondance et la répartition des espèces situées plus bas dans la chaîne alimentaire, renforçant ainsi la stabilité de l'écosystème. Dans ce contexte, leur présence dans les plaines, où les campagnes de contrôle et/ou d'éradication se sont révélées inefficaces pour réduire le nombre d'espèces envahissantes, pourrait contribuer de manière significative à atténuer les impacts de ces espèces sur l'écosystème (Estes et al. 2011, Ripple et al. 2014, Newsome & Ripple 2015).

Cela pourrait potentiellement entraîner une diminution des attaques contre le bétail, car il a été observé que, dans certaines régions d'Asie et d'Europe, l'augmentation de la consommation par les loups de nourriture fournie par l'homme suit généralement l'épuisement des populations de proies sauvages (López-Bao et al. 2013, Tourani et al. 2014, Newsome et al. 2016). **Par conséquent**, l'expansion des loups vers les zones de plaine, caractérisées par une présence importante de ragondins et de bétail difficile d'accès, pourrait favoriser une réorientation du régime alimentaire des loups vers une alimentation à base de rongeurs envahissants et de lagomorphes. **De plus**, la prédation des loups sur les ragondins pourrait soutenir les mesures de contrôle des populations, car l'efficacité de ces dernières est liée à la taille des populations d'espèces envahissantes (Imperio et al. 2010). **Cependant**, divers facteurs pourraient influencer ce résultat, car les animaux adoptent des stratégies comportementales visant à maximiser les bénéfices à moindre coût, conformément à la « théorie de l'alimentation optimale » (Werner & Hall 1974). **Par conséquent**, même en présence de fortes densités de proies, des attaques contre le bétail peuvent encore se produire, en particulier en l'absence de mesures préventives (Treves et al. 2004, Janeiro-Otero et al. 2020, Soofi et al. 2022).

Dans cette étude, le régime alimentaire d'une meute de loups résidant dans la réserve naturelle de Torrile et Trecasali (province de Parme, catégorie IV de l'UICN) a été analysé à l'aide de la méthode d'analyse des excréments (Mattioli et al. 1995). L'objectif principal était de déterminer la présence et l'importance du ragondin dans le régime alimentaire des loups habitant une zone de plaine adjacente à une grande ville (Parme, environ 200 000 habitants) à l'aide d'une double approche reposant sur l'analyse génétique (par code-barres ADN), combinée à la taxonomie morphologique des restes osseux trouvés dans les excréments de loups. La recherche s'est également appuyée sur des méthodologies complémentaires basées sur la surveillance par caméras pièges et les observations du public. **L'hypothèse est que le ragondin constitue un élément clé du régime alimentaire des loups dans cette région, car les rongeurs et les lagomorphes y sont abondants et facilement accessibles, tandis que les proies de plus grande taille sont moins disponibles ou confinées dans des structures fermées.** La prédation d'espèces envahissantes par les grands carnivores et leur contribution potentielle à leur maîtrise sont des sujets importants qui nécessitent des recherches plus approfondies.

Zone d'étude

L'étude a été menée dans la région d'Émilie-Romagne, au nord de l'Italie. La réserve naturelle de Torrile et Trecasali est située au sein d'une zone de protection environnementale Natura 2000 plus vaste, IT4020017 - ZSC-ZPS- « Area delle risorgive di Viarolo, Bacini di Torrile, fascia golenale del Po » ; en Français : « Sources de Viarolo, bassins de Torrile, zone de la plaine inondable du Pô » (Fig. 1). Elle se caractérise par un paysage intensément cultivé et fortement anthropisé, situé à environ 9 km de la périphérie de Parme, englobant plusieurs autres petites localités voisines, ainsi que de nombreuses zones humides et des plantations de peupliers (*Populus* sp.). Elle s'étend sur 2 622 hectares et présente un climat de type Cfa selon la classification climatique de Köppen-Geiger (Beck et al. 2018). En hiver, la température moyenne est de 4,6°C avec des précipitations moyennes de 15,3 mm, tandis qu'en été, la température moyenne est de 23,6°C avec des précipitations moyennes de 17,1 mm. La zone d'étude est bordée au nord par le Pô (longueur totale : 651,8 km, débit moyen : 1,506 m³/sec, largeur dans la zone d'étude : 165 à 310 m en période de débit normal) et est traversée par de petits affluents (le Taro et la Parma-Enza).

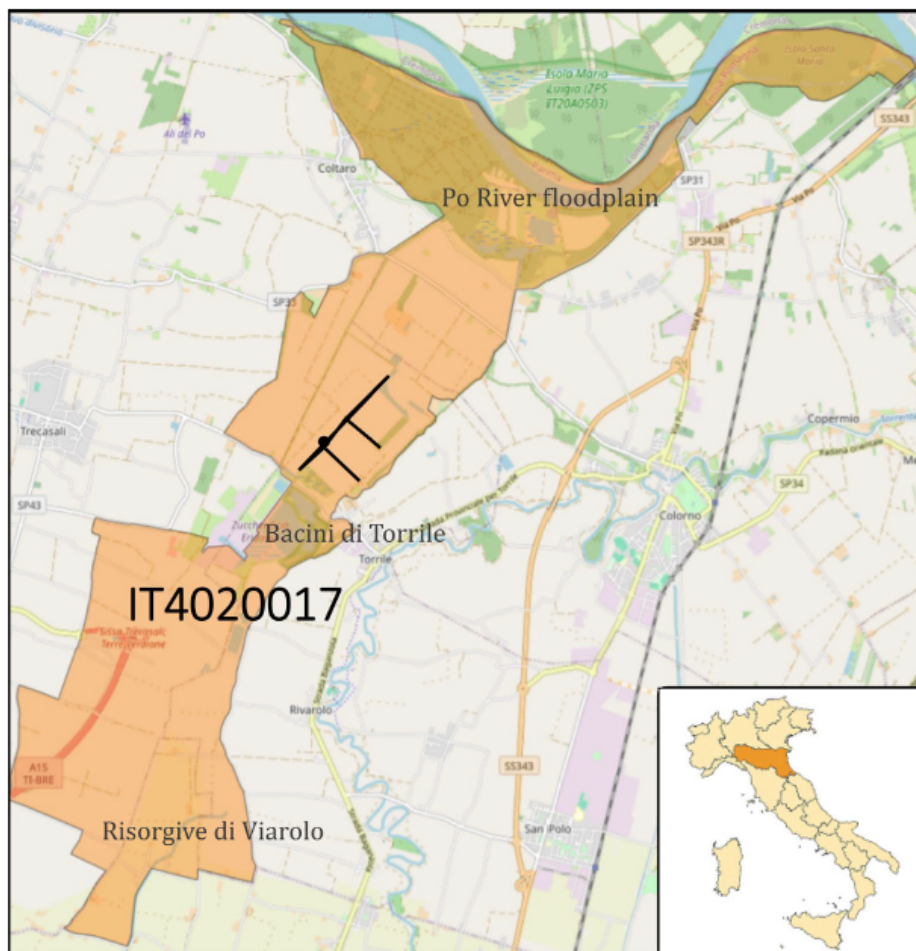


Fig. 1. Carte de la zone de protection environnementale Natura 2000 IT4020017, située en Émilie-Romagne, dans le nord de l'Italie. Cette zone englobe les Risorgive di Viarolo, les Bacini di Torrile et la plaine inondable du Pô. La réserve naturelle de Torrile et Trecasali se trouve au sein de cette vaste région protégée. Le point noir indique l'emplacement du piège photographique, tandis que les lignes noires délimitent le transect

Le paysage est essentiellement agricole, les terres cultivées couvrant environ 91% de la superficie. L'agriculture en lisière de forêt représente un peu moins de 4%, tandis qu'environ 3% de la superficie est caractérisée par une végétation de densités variées et des zones humides. Les cultures les plus courantes comprennent la tomate (*Solanum lycopersicum*), le blé (*Triticum* sp.) et la betterave sucrière (*Beta vulgaris* var. *saccharifera*) ; en outre, on trouve des élevages de porcs (*Sus scrofa domesticus*) et de bovins (*Bos taurus*), qui constituent la principale activité économique de la commune de Torrice. Les porcs et les bovins étant élevés de manière intensive, ces animaux ne sont pas accessibles aux loups. Malgré une forte densité de population humaine, les chiens errants (*Canis lupus familiaris*) sont rares. Outre les loups et les ragondins, les principales espèces de mammifères présentes dans la région comprennent le renard roux, le chacal doré (*Canis aureus moreoticus*), le chevreuil, le lièvre Européen, le hérisson d'Europe (*Erinaceus europaeus*), le lapin d'Amérique envahissant et divers petits rongeurs.

Collecte des données

Transects d'excréments

À la suite d'observations antérieures par le public et d'un suivi par pièges photographiques mené par une association locale afin d'identifier les zones où les loups étaient les plus présents, des excréments ont été collectés de manière opportuniste le long d'un transect linéaire de 4 km, qui a fait l'objet d'un suivi hebdomadaire de septembre 2020 à juillet 2021. Le transect sélectionné s'appuyait sur des informations préalables recueillies grâce à des pièges photographiques dans la région. Les excréments ont été conservés dans des sacs en plastique et congelés à -20°C jusqu'à leur analyse, leurs positions GPS ayant été enregistrées. Une fois les os se prêtant à l'extraction d'ADN séparés, les excréments ont été traités selon la méthodologie décrite par Mattioli et al. (1995) afin d'isoler les macro-constituants non digérés. Les poils extraits ont été identifiés jusqu'au niveau de l'espèce par comparaison avec des atlas (Debrot et al. 1982, Teerink 1991), tandis que les fragments osseux isolés ont été traités au peroxyde d'hydrogène afin d'éliminer les résidus organiques, rendant ainsi visibles les caractéristiques morphologiques taxonomiques distinctives. Les os ont été classés morphologiquement à l'aide de l'atlas de Schmid (Schmid, 1972) et du système d'identification osseuse OsteoID (<https://boneidentification.com>). Les analyses trichologiques et morphologiques des os étaient comparatives et complémentaires (Ciucci et al., 1996).

Adéquation de la taille de l'échantillon

Afin d'évaluer l'adéquation de la taille de l'échantillon pour représenter le régime alimentaire des loups, l'indice de Brillouin a été appliqué comme mesure de la diversité des proies, selon la méthode de Glen & Dickman (2006). Cet indice prend en compte le nombre total d'individus par taxon de proie et leur répartition au sein des échantillons (Brillouin 1956, Hass 2009, Franchini et al. 2017). L'indice de Brillouin varie de 0 à 3, et une courbe de diversité a été établie en rééchantillonnant entre 2 et 30 échantillons par incréments de deux, en effectuant 10 000 itérations pour calculer les valeurs moyennes. L'adéquation de l'effort d'échantillonnage a été déterminée en évaluant l'asymptote de la courbe de diversité et la variation incrémentale des valeurs de diversité.

De plus, l'indice de Shannon-Wiener (Shannon 1948, Chao & Shen 2003, Spellerberg & Fedor 2003) a été calculé afin d'apporter un éclairage supplémentaire sur la diversité des

taxons de proies dans les échantillons. Tant pour l'indice de Brillouin que pour l'indice de Shannon-Wiener, la variation des valeurs de l'indice à chaque échantillon supplémentaire a également été calculée afin d'évaluer la cohérence de l'effort d'échantillonnage. Le pourcentage d'occurrence de chaque taxon de proie a été calculé comme sa proportion par rapport au nombre total de proies consommées par le loup.

Extraction et amplification de l'ADN

...

Piégeage photographique et déclarations spontanées du public

Un appareil photo LtI-5310WA (Ltl Acorn, Shenzhen, RPC) a été installé le long du transect utilisé pour la collecte des excréments afin de déterminer si des événements de prédation s'étaient produits. Le piège photographique a fonctionné tous les jours entre avril et juillet 2021, et a été vérifié chaque semaine. La caméra étant programmée pour fonctionner pendant les heures de clarté, elle a été orientée vers le nord afin d'éviter les effets de contre-jour. **De plus**, des enregistrements vidéo provenant de la réserve naturelle voisine de Torrile et fournis par le personnel de Trecasali, ainsi que par des agriculteurs locaux, ont été collectés à partir de septembre 2020.

RESULTATS

Transects d'excréments

Au total, 31 excréments ont été collectés et répartis par saison : $n = 9$ (29%) ont été collectés en hiver (de novembre à avril), tandis que $n = 22$ (71%) l'ont été pendant l'été (de mai à octobre). Au total, $n = 26$ os résiduels destinés à l'analyse morphologique ont été extraits de $n = 23$ excréments : $n = 8$ (34,8%) en été et $n = 15$ (65,2%) en hiver. Les huit excréments restants contenaient 16 os résiduels qui n'ont pas pu être utilisés pour l'analyse morphologique et ont été utilisés à la place pour l'analyse génétique.

Adéquation de la taille de l'échantillon

La **Figure 2** (Panneau A) illustre la relation entre l'indice de Brillouin et le nombre d'échantillons. L'indice de diversité augmente avec la taille de l'échantillon et commence à se stabiliser autour de 25 à 30 échantillons, ce qui suggère que des échantillons supplémentaires ne contribueraient que de manière minimale à une estimation plus précise de la diversité. Le graphique correspondant à la variation incrémentale montre une forte baisse de l'augmentation de la diversité à mesure que l'on ajoute des échantillons, la tendance se stabilisant à environ 25 échantillons.

De même, le panneau B de la **Figure 2** présente l'indice de Shannon-Wiener, qui montre également une tendance à la saturation à mesure que la taille de l'échantillon augmente. La variation incrémentale de cet indice diminue rapidement, ce qui confirme encore davantage l'idée qu'environ 25 échantillons suffisent pour rendre compte de la diversité alimentaire des loups.

Ces résultats indiquent que la taille de l'échantillon utilisée dans cette étude est suffisamment importante pour évaluer de manière fiable le régime alimentaire saisonnier des loups, car les

échantillons supplémentaires au-delà de ce seuil ne contribuent que de manière négligeable à l'estimation de la diversité.

Analyse génétique

Les fragments du gène de la cytochrome oxydase I (COI), analysés à partir d'un total de 16 échantillons osseux, ont été amplifiés avec succès dans dix de ces échantillons, ce qui indique une qualité et une quantité d'ADN suffisantes (comprises entre 3,86 et 6,74 ng/uL) provenant de spécimens présumés de ragondins. Les séquences COI obtenues à partir de ces dix échantillons ont été alignées avec un haut degré de confiance sur une région de 167 paires de bases (pb) après rognage des extrémités 5' et 3' afin de supprimer environ 40 pb présentant une faible résolution de séquençage, garantissant ainsi un alignement et une analyse plus précis des séquences. À la suite de l'alignement, les résultats de séquençage ont fait l'objet d'une comparaison exhaustive avec les bases de données génomiques disponibles. Cette comparaison a permis la reconnaissance et l'identification précise de l'espèce sur la base de la présence de polymorphismes nucléotidiques simples (SNPs) spécifiques, qui correspondaient au profil SNP précédemment décrit pour *M. capus* dans GenBank (numéro d'accès : MH182628). Les scores d'identité obtenus grâce à l'analyse BLAST ont indiqué un degré élevé de similarité, allant de 98,25% à 100%, confirmant ainsi l'identification précise des espèces parmi les échantillons analysés.

Analyse morphologique

D'après l'analyse morphologique, des restes de quatre espèces ont été identifiés (Tableau 1) : le lapin d'Amérique (13), le lièvre d'Europe (6), le faisan commun (*Phasianus colchicus*) (3) et la souris (2). L'identification de l'espèce n'a pas été possible pour deux échantillons.

Résultats vidéo

Entre avril et juillet 2021, nous avons enregistré un total de 24 observations de loups, la majorité (n = 21, 87,5%) ayant eu lieu en mai, dont un enregistrement vidéo d'un acte de prédation sur un lièvre d'Europe. D'après les informations fournies par le public, n = 187 observations de loups ont été signalées, ainsi que n = 4 actes de prédation impliquant des ragondins.

De plus, nous avons pu estimer la composition de la meute de loups. En 2020, la meute se composait de deux adultes, de deux jeunes adultes et d'un louveteau, qui a été retrouvé braconné le 22/11/2020. En 2021, la meute ne comprenait plus que deux adultes et un louveteau nouveau-né. Il est possible que les deux jeunes adultes se soient dispersés vers le nord, car des observations directes ont été signalées par la suite.

DISCUSSION

L'objectif de cette recherche était 1) d'étudier la présence du **ragondin** dans le régime alimentaire des loups vivant dans un paysage fortement anthropisé à proximité d'une ville, à l'aide d'approches à la fois génétiques et morphologiques, et 2) d'approfondir la compréhension de la prédation exercée par les grands carnivores sur les espèces envahissantes. Ce sujet revêt une importance particulière en raison de ses implications en matière de conservation : **d'une part**, il pourrait fournir de nouveaux outils pour lutter contre l'expansion des espèces envahissantes, ce qui aurait des effets bénéfiques sur les espèces

indigènes dont les niches écologiques ont été envahies ; **d'autre part**, il pourrait favoriser la conservation des grands carnivores en les présentant sous un nouveau jour **positif** au grand public.

Tableau 1. Classification morphologique des espèces identifiées dans les échantillons d'excréments contenant des os (n = 24). Ce tableau présente les pourcentages de fréquence des espèces recensées dans l'ensemble des échantillons d'excréments, ainsi que leur répartition dans les échantillons d'excréments contenant des os prélevés en été (n = 9) et en hiver (n = 15). Les valeurs indiquent le pourcentage de fréquence et le nombre d'occurrences (entre parenthèses)

Species morphological assignment (n = 24)	Frequency %	Summer scats bones (n = 9) %	Winter scats bones (n = 15) %
Eastern cottontail (13)	54.2	(6) 66.7	(7) 46.7
European hare (6)	25.0	(1) 11.1	(5) 33.3
Common pheasant (3)	12.5	(1) 11.1	(2) 13.3
Coypu (2)	8.3	(1) 11.1	(1) 6.7

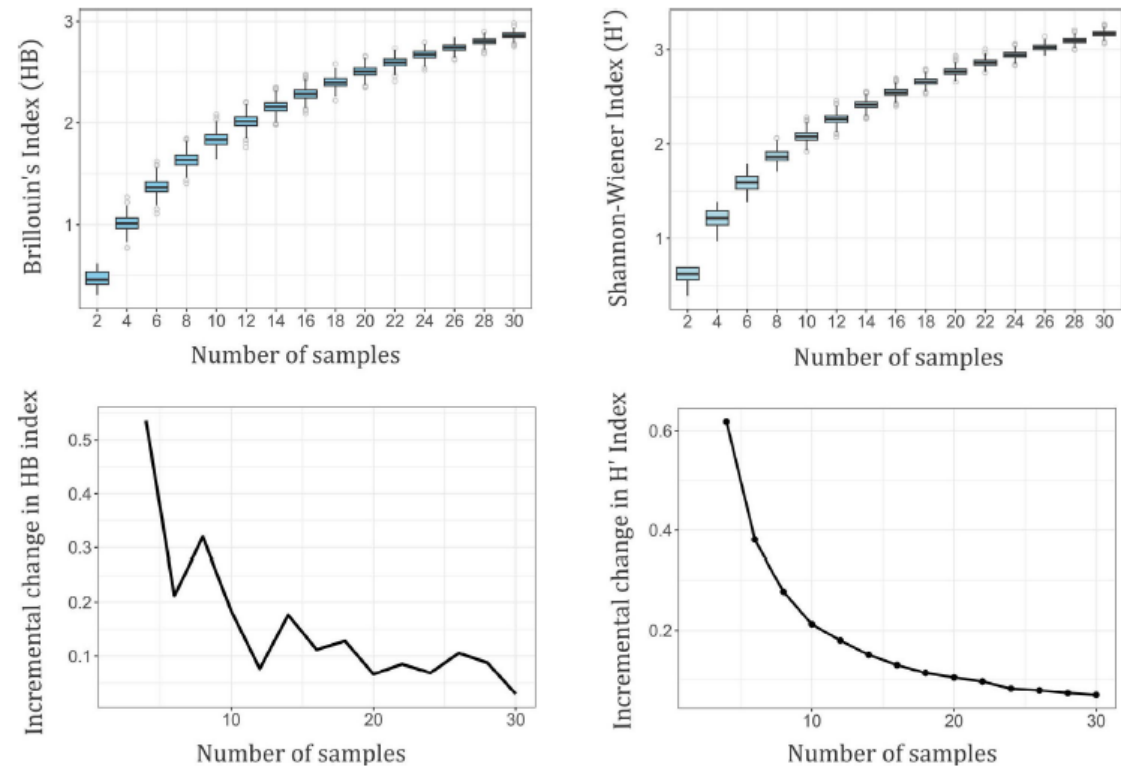


Fig. 2. Analyse de raréfaction visant à évaluer l'adéquation de la taille de l'échantillon pour l'étude du régime alimentaire saisonnier des loups. Le panneau **A** présente l'indice de Brillouin (en haut) et sa variation incrémentale (en bas) en fonction de la taille de l'échantillon. Le panneau **B** présente l'indice de Shannon-Wiener (en haut) et sa variation incrémentale (en bas). Ces deux indices montrent une tendance à la saturation au-delà de 25 à 30 échantillons, ce qui indique que la taille de l'échantillon collecté est suffisante pour décrire la diversité alimentaire des loups

Des fragments d'os ont été extraits de crottes collectées de manière opportuniste, puis utilisés pour des analyses génétiques et morphologiques visant à déterminer leur origine. **Le recours à une approche génétique, fondée sur le codage à barres ADN et étayée par des analyses morphologiques et des séquences vidéo, a montré que les loups se nourrissent à la fois de ragondins et de lapins à queue blanche, confirmant ainsi les services écosystémiques importants fournis par les grands carnivores** (Brackowski et al. 2018). Dans ce contexte, l'analyse moléculaire a fourni des informations supplémentaires concernant les espèces

proies, en particulier pour les fragments d'os qui ne pouvaient être identifiés par des méthodes morphologiques. Cette double approche nous a permis d'assurer une attribution plus précise des espèces.

Différents facteurs, tels que l'abondance des proies, la taille de la meute et les caractéristiques du paysage, jouent un rôle clé dans la détermination des habitudes alimentaires (Mech & Peterson 2003). Malgré des résultats récents indiquant que, dans le nord des Apennins, l'impact des ongulés sauvages, tels que le sanglier, sur le régime alimentaire des loups est important et en augmentation (Meriggi et al. 2011), Ciucci et al. (2020) ont rapporté que, notamment en hiver, les loups se nourrissent de charognes d'animaux d'élevage résultant d'une élimination inadéquate des carcasses. Ces rapports indiquent que les loups manifestent une forte tendance à se nourrir de charognes durant cette période, ce qui peut affaiblir leur rôle écologique en réduisant leur pression prédatrice sur les ongulés sauvages. Dans la plaine du Pô, un paysage fortement dominé par l'homme, cela n'est pas possible, car le bétail vit exclusivement dans des exploitations d'élevage intensif, qui appliquent des procédures plus strictes d'élimination des carcasses, et le paysage agricole y est complètement différent, dominé par des champs entrecoupés çà et là de haies et de petites zones boisées. Cependant, les loups peuvent tout de même tirer parti d'autres restes d'élevage, tels que les placentas. Cela a pu avoir un impact sur les habitudes de chasse des loups et a peut-être contraint les meutes de Torrile et de Trecasali à adopter un régime alimentaire à proies multiples, les loups comptant sur différentes espèces selon les saisons et les années (Sidorovich et al. 2003). Les loups se nourrissent généralement de tout ce qui est disponible, y compris les charognes et les déchets (Peterson & Ciucci 2003), chassent un large éventail de proies, des grands animaux aux espèces plus petites (Haber 1977), et peuvent apprendre à chasser de nouvelles proies, comme cela s'est produit dans le parc national de Yellowstone (États-Unis), où des loups Canadiens réintroduits ont appris à chasser le bison (*Bison bison*) car ils provenaient d'une région où les bisons étaient absents (Smith et al. 2000). Certaines études montrent que les loups peuvent sélectionner des proies spécifiques, mais cette sélection peut simplement refléter le choix de la proie la plus facile à capturer, en fonction de facteurs tels que la vulnérabilité de la proie, son emplacement, ainsi que l'efficacité et les traditions de chasse des loups (Mech & Peterson 2003).

La **densité des proies** dans la zone d'étude est dominée par les petits rongeurs et les lagomorphes, car dans les zones fortement anthropisées, les grands ongulés ne sont pas présents en nombre significatif, tandis que les petits animaux sont bien adaptés aux environnements humains. Cela influe sur les habitudes alimentaires et de chasse des loups, mais il est également possible que la prédation des loups sur les ragondins et les lapins à queue blanche soit influencée par la taille limitée de la meute. La meute de Torrile et Trecasali se compose d'un couple accompagné d'un ou deux jeunes individus apparentés, et une corrélation a été suggérée entre la taille de la meute et la capacité à chasser certaines espèces de proies (Okarma 1995, Gade-Jorgensen & Stagegaard 2000). Bien que la taille de la meute influence le succès de la chasse aux grosses proies (Mech & Peterson 2003), les meutes composées d'un nombre réduit d'individus peuvent néanmoins être capables de s'attaquer à des animaux plus grands mais affaiblis.

Il convient de noter que des restes de lapins d'Amérique de l'Est et, en plus petite quantité, de ragondins, sont présents dans les excréments collectés aussi bien en hiver qu'en été. En

hiver, ces deux espèces proies sont confrontées à des conditions de vie difficiles, car leur capacité d'adaptation aux climats froids est limitée (Gosling et al. 1981, Boland & Litvaitis 2008). En présence d'une épaisse couche de neige, les lapins à queue blanche doivent se nourrir d'écorce et de plantes vivaces ligneuses (Schwartz & Schwartz 2001), ce qui entraîne une réduction de leur masse corporelle et une mortalité saisonnière plus élevée (Haugen 1942, Boland & Litvaitis 2008). **De plus**, lors d'hivers prolongés, le gel empêche l'exploitation des rhizomes et des racines des plantes, c'est-à-dire les principales ressources alimentaires des ragondins, ce qui réduit par conséquent leurs réserves énergétiques et entraîne un taux plus élevé d'avortements ainsi qu'une diminution du nombre de portées (Gosling et al. 1981). Ce phénomène s'est avéré bénéfique, puisque la seule tentative d'éradication réussie a été facilitée par une succession d'hivers particulièrement rigoureux au Royaume-Uni (Gosling & Baker 1989). **Cependant**, il est peu probable que, sous le climat plus chaud de l'Italie, une succession d'hivers suffisamment rigoureux pour réduire de manière significative le taux de reproduction des deux espèces puisse se produire. Normalement, dans la plaine du Pô, les jours de gel sont rares en hiver, et la disponibilité des herbes et des racines n'est pas limitante.

Grâce à des analyses génétiques et morphologiques, ainsi qu'à des preuves vidéo à l'appui, la présence du **ragondin** dans le régime alimentaire du loup est confirmée et corroborée par des observations indépendantes menées dans diverses zones de la plaine du Pô (Meggiolini et al. 2024). **Toutefois**, pour déterminer si les loups **contrôlent** effectivement la population de ragondins, il est essentiel de surveiller les effectifs actuels et d'évaluer l'impact des loups sur les ragondins ainsi que sur les efforts d'abattage. La surveillance des espèces envahissantes pouvant s'avérer coûteuse, il sera nécessaire de disposer d'outils fiables et rentables. Des indices indirects sont souvent utilisés pour estimer les populations de mammifères en raison des coûts élevés et des difficultés liées aux méthodes directes. Bien que ces méthodes soient critiquées pour leur incertitude inhérente, elles restent populaires en raison de leur rentabilité et de leur reproductibilité.

Des recherches ont montré qu'une **méthode indirecte** reposant sur des relevés actifs des sentiers de ragondins le long des cours d'eau, visant à évaluer les populations de ragondins dans la plaine du Pô, est fiable par rapport aux estimations directes de la taille des populations obtenues par les techniques de marquage-recapture. Elle pourrait donc être utilisée pour un suivi à grande échelle (Balestrieri et al. 2016). L'expansion probable des loups dans la zone adjacente à la commune de Sissa Trecasali, près de l'embouchure du Taro, qui se jette dans le Pô, pourrait entraîner une pression accrue sur les populations de ragondins et de lapins à queue blanche, offrant ainsi une zone plus vaste pour étudier l'efficacité de la prédation par les loups.

Une **limite potentielle** de la présente étude tient à la petite taille de l'échantillon ; toutefois, l'application des indices de Shannon-Wiener et de Brillouin indique que l'échantillon est suffisamment représentatif.

Une **autre limite** de cette étude réside dans le fait qu'il a été démontré que la taille et le type de proies peuvent influencer de manière significative tant la quantité que la qualité des restes (Reynolds & Aebischer 1991, Ciucci et al. 1996). À biomasse ingérée égale, le rapport surface/volume élevé des petites proies a entraîné une plus grande quantité de restes non

digestibles par rapport aux grandes proies (Floyd et al. 1978). Pour cette raison, bien qu'aucun reste d'animaux sauvages et/ou domestiques n'ait été trouvé dans les excréments de loups, nous ne pouvons exclure leur consommation potentielle par le prédateur. Cette observation est intéressante, car il a été démontré que les ongulés ont un impact important sur le régime alimentaire des loups Italiens vivant dans le parc national des Abruzzes, du Latium et du Molise, en Italie centrale (Ciucci et al. 2020), ainsi que dans l'ensemble des Apennins et des Alpes. **De plus**, l'analyse des restes ne permet d'obtenir que des informations concernant les différentes utilisations des ressources alimentaires ; **toutefois**, aucune conclusion ne peut être tirée concernant la prédation, car les excréments ne permettent pas de distinguer la prédation directe de la charogne (Potvin 1988, Huggard 1993). **De plus**, il est probable que la disponibilité d'animaux morts soit élevée : des facteurs naturels, tels que les températures hivernales ou les maladies, ou des facteurs anthropiques, tels que la chasse ou les collisions routières, peuvent jouer un rôle clé. **Par conséquent**, même s'il existe des preuves vidéo d'événements de prédation impliquant des loups et des ragondins, démontrant que la nécrophagie sur des carcasses n'est pas le seul moyen pour les loups d'accéder aux ragondins en tant que ressource alimentaire, l'impact réel de ce phénomène nécessite des recherches supplémentaires, compte tenu de l'abondance relative des proies potentielles au sein du territoire de la meute.

En conclusion, la présence de loups dans un environnement anthropisé pourrait entraîner l'émergence de conflits entre l'homme et les carnivores. Cela nécessite l'adoption de stratégies de prévention efficaces et d'un comportement humain approprié afin de réduire l'intensité des interactions négatives potentielles dans les espaces partagés. Cette étude a toutefois mis en évidence le rôle écologique significatif que jouent les loups au sein de l'écosystème. Autrefois considérés comme une espèce « nuisible » et poussés au bord de l'extinction en Italie, les résultats suggèrent que les loups pourraient au contraire être considérés comme des **alliés indirects** potentiels dans la maîtrise de la présence et de l'abondance des espèces exotiques envahissantes. Cela permettrait de prévenir et/ou d'atténuer d'autres dommages économiques et matériels importants causés à l'agriculture et/ou aux berges des cours d'eau, favorisant ainsi des attitudes plus positives et une meilleure acceptation de l'espèce par le public.

Literature

- Angelici C., Marini F., Battisti C. et al. 2012: Cumulative impact of rats and coypu on nesting waterbirds: first evidences from a small Mediterranean wetland (central Italy). *Vie Milieu* 62: 137–141.
- Aragno P., Salvatori V., Caniglia R. et al. 2022: La popolazione di lupo nelle regioni dell'Italia peninsulare 2020/2021. *ISPRA – Istituto Superiore per la Protezione e la Ricerca Ambientale, Ozzano Dell'Emilia, Italy*. https://www.isprambiente.gov.it/it/attivita/biodiversita/monitoraggio-nazionale-del-lupo/file-monitoraggio/report-nazionale-lupo-regioni-penisulari-20_21-1.pdf
- Balestrieri A., Zenato M., Fontana E. et al. 2016: An indirect method for assessing the abundance of introduced pest *Myocastor coypus* (Rodentia) in agricultural landscapes. *J. Zool.* 298: 37–45.
- lupus L.) in Italia e nei cantoni Ticino e Grigioni (Svizzera). Laboratorio di Zoologia applicata alla Caccia, Bologna, Italy.*
- Caniglia R., Fabbri E., Galaverni M. et al. 2014: Noninvasive sampling and genetic variability, pack structure, and dynamics in an expanding wolf population. *J. Mammal.* 95: 41–59.
- Cerri J., Ferretti M. & Tricarico E. 2016: Are you aware of what you are doing? Asking Italian hunters about an invasive alien species they are introducing. *J. Nat. Conserv.* 34: 15–23.
- Chao A. & Shen T.-J. 2003: Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in sample. *Environ. Ecol. Stat.* 10: 429–443.
- Ciucci P., Boitani L., Pelliccioni E.R. et al. 1996: A comparison of scat-analysis methods to assess the diet of the wolf *Canis lupus*. *Wildl. Biol.* 2:

- Baudrot V., Perasso A., Fritsch C. & Raoul F. 2016: Competence of hosts and complex foraging behavior are two cornerstones in the dynamics of trophically transmitted parasites. *J. Theor. Biol.* 397: 158–168.
- Beck H.E., Zimmermann N.E., McVicar T.R. et al. 2018: Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Sci. Data* 5: 180214.
- Bertolino S., di Montezemolo N.C. & Perrone A. 2013: Habitat use of coexisting introduced eastern cottontail and native European hare. *Mamm. Biol.* 78: 235–240.
- Bertolino S. & Genovesi P. 2007: Semiaquatic mammals introduced into Italy: case studies in biological invasion. In: Gherardi F. (ed.), *Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats. Springer Netherlands, Dordrecht, Netherlands*: 175–191.
- Bertolino S., Ingegno B. & Girardello M. 2011: Modelling the habitat requirements of invasive Eastern cottontail (*Sylvilagus floridanus*) introduced to Italy. *Eur. J. Wildl. Res.* 57: 267–274.
- Boitani L. 1984: Genetic considerations on wolf conservation in Italy. *Ital. J. Zool.* 51: 367–373.
- Boland K.M. & Litvaitis J.A. 2008: Role of predation and hunting on eastern cottontail mortality at Cape Cod National Seashore, Massachusetts. *Can. J. Zool.* 86: 918–927.
- Brackzkowski A.R., O'Bryan C.J., Stringer M.J. et al. 2018: Leopards provide public health benefits in Mumbai, India. *Front. Ecol. Environ.* 16: 176–182.
- Brillouin L. 1956: *Science and information theory. Academic Press, New York, USA.*
- Cagnolaro M., Rosso D., Spagnesi M. & Venturi B.M. 1974: *Inchiesta sulla distribuzione del lupo (Canis lupus)*. 37–48.
- Ciucci P., Mancinelli S., Boitani L. et al. 2020: Anthropogenic food subsidies hinder the ecological role of wolves: insights for conservation of apex predators in human-modified landscapes. *Glob. Ecol. Conserv.* 21: e00841.
- Ciucci P., Reggioni W., Maiorano L. & Boitani L. 2009: Long-distance dispersal of a rescued wolf from the Northern Apennines to the Western Alps. *J. Wildl. Manag.* 73: 1300–1306.
- Cocchi R. & Bertolino S. 2021: Piano di gestione nazionale della Nutria *Myocastor coypus*. ISPRA – Istituto Superiore per la Protezione e la Ricerca Ambientale, Ozzano Dell'Emilia, Italy. https://static.technichenuove.it/terraevita/2022/01/piano_gestione_nutria_10-2021.pdf
- Cocchi R. & Riga F. 2008: Control of a coypu *Myocastor coypus* population in northern Italy and management implications. *Ital. J. Zool.* 75: 37–42.
- Commission Implementing Regulation 2016: Commission Implementing Regulation (EU) 2016/1141 adopting a list of invasive alien species of Union concern pursuant to Regulation (EU) No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council. *European Union, Brussels, Belgium.* http://data.europa.eu/eli/reg_impl/2016/1141/oj
- Debrot S., Fivaz G., Mermoud C. & Weber J.-M. 1982: *Atlas des poils de mammifères d'Europe. Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel, Neuchâtel, Switzerland.*
- Doncaster C.P. & Micol T. 1989: Annual cycle of a coypu (*Myocastor coypus*) population: male and female strategies. *J. Zool.* 217: 227–240.
- Donfrancesco V. 2024: (Co)producing landscapes of coexistence: a historical political ecology of

- human-wolf relations in Italy. *Geoforum* 149: 103958.
- Dori P., Scalisi M. & Mori E. 2019: "An American near Rome" ... and not only! Presence of the eastern cottontail in Central Italy and potential impacts on the endemic and vulnerable Apennine hare. *Mammalia* 83: 307–312.
- Estes J.A., Terborgh J., Brashares J.S. et al. 2011: Trophic downgrading of planet Earth. *Science* 333: 301–306.
- Fabbri E., Caniglia R., Galov A. et al. 2014: Genetic structure and expansion of golden jackals (*Canis aureus*) in the north-western distribution range (Croatia and eastern Italian Alps). *Conserv. Genet.* 15: 187–199.
- Fabbri E., Miquel C., Lucchini V. et al. 2007: From the Apennines to the Alps: colonisation genetics of the naturally expanding Italian wolf (*Canis lupus*) population. *Mol. Ecol.* 16: 1661–1671.
- Floyd T.J., Mech L.D. & Jordan P.A. 1978: Relating wolf scat content to prey consumed. *J. Wildl. Manag.* 42: 528.
- Franchini M., Fazzi P., Lucchesi M. & Mori E. 2017: Diet of adult and juvenile wildcats in Southern Tuscany (Central Italy). *Folia Zool.* 66: 147–151.
- Fritts S.H. & Mech L.D. 1981: Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in Northwestern Minnesota. *Wildl. Monogr.* 80: 3–79.
- Gade-Jørgensen I. & Stagegaard R. 2000: Diet composition of wolves *Canis lupus* in east-central Finland. *Acta Theriol.* 45: 537–547.
- Gallo M.G., Tizzani P., Peano A. et al. 2005: Eastern cottontail (*Sylvilagus floridanus*) as carrier of dermatophyte fungi. *Mycopathologia* 160: 163–166.
- Glen A.S. & Dickman C.R. 2006: Diet of the spotted-tailed quoll (*Dasyurus maculatus*) in eastern Australia: effects of season, sex and size. *J. Zool.* 269: 241–248.
- Gosling L.M. & Baker S.J. 1989: Demographic consequences of differences in the ranging behaviour of male and female coypus. In: Putman R.J. (ed.), *Mammals as pets*. Chapman & Hall/CRC, London, UK: 155–167.
- Gosling L.M., Watt A.D. & Baker S.J. 1981: Continuous retrospective census of the east Anglian coypu population between 1970 and 1979. *J. Anim. Ecol.* 50: 885.
- Haber G.C. 1977: Socio-ecological dynamics of wolves and prey in a subarctic ecosystem. *Ph.D. thesis, University of British Columbia, Vancouver, USA*.
- Hass C.C. 2009: Competition and coexistence in sympatric bobcats and pumas. *J. Zool.* 278: 174–180.
- Haugen A.O. 1942: Life history studies of the cottontail rabbit in Southwestern Michigan. *Am. Midl. Nat.* 28: 204.
- Huggard D.J. 1993: Prey selectivity of wolves in Banff National Park. I. Prey species. *Can. J. Zool.* 71: 130–139.
- Imperio S., Ferrante M., Grignetti A. et al. 2010: Investigating population dynamics in ungulates: do hunting statistics make up a good index of population abundance? *Wildl. Biol.* 16: 205–214.
- Janeiro-Otero A., Newsome T.M., Van Eeden L.M. et al. 2020: Grey wolf (*Canis lupus*) predation on livestock in relation to prey availability. *Biol. Conserv.* 243: 108433.
- Kettunen M., Genovesi P., Gollasch S. et al. 2009: Technical support to EU strategy on invasive species (IAS) – assessment of the impacts of IAS in Europe and the EU (final module report for the European Commission). *Institute for European Environmental Policy (IEEP), Brussels, Belgium*.
- Koreasaar T. & Remm M. 2007: Enhancements and modifications of primer design program Primer3. *Bioinformatics* 23: 1289–1291.
- Koynova T., Tsvetkov R. & Natchev N. 2023: A fox on the hunt: red fox (*Vulpes vulpes*) was able to subdue and kill an adult coypu (*Myocastor coypus*) in a protected site in south-eastern Bulgaria. *Nat. Croat.* 32: 549–554.
- Kumar S., Stecher G. & Tamura K. 2016: MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Mol. Biol. Evol.* 33: 1870–1874.
- Lavazza A., Cavadini P., Barbieri I. et al. 2015: Field and experimental data indicate that the eastern cottontail (*Sylvilagus floridanus*) is susceptible to infection with European brown hare syndrome (EBHS) virus and not with rabbit haemorrhagic disease (RHD) virus. *Vet. Res.* 46: 13.
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S. & De Poorter M. 2004: 100 of the world's worst invasive alien species a selection from the global invasive species database. *The Invasive Species Specialist Group (ISSG), Auckland, New Zealand*. <https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/2000-126.pdf>
- López-Bao J.V., Sazatornil V., Llaneza L. & Rodríguez A. 2013: Indirect effects on heathland conservation and wolf persistence of contradictory policies that threaten traditional free-ranging horse husbandry. *Conserv. Lett.* 6: 448–455.
- Mattioli L., Apollonio M., Mazzarone V. & Centofanti E. 1995: Wolf food habits and wild ungulate availability in the Foreste Casentinesi National Park, Italy. *Acta Theriol.* 40: 387–402.

- Mattioli L., Capitani C., Gazzola A. et al. 2011: Prey selection and dietary response by wolves in a high-density multi-species ungulate community. *Eur. J. Wildl. Res.* 57: 909–922.
- Mech L.D. & Peterson R.O. 2003: Wolf-prey relations. In: Mech L.D. & Boitani L. (eds.), *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, USA: 131–160.
- Meggiorini D., Frignani E., Giachello S. et al. 2024: The return of the wolf (*Canis lupus*) in the central Po Plain, preliminary investigation on the ecology of the species in the province of Mantua. *Conference: XIII Congresso Italiano di Teriologia*, 3-5 July 2024, Pesche, Italy.
- Meriggi A., Brangi A., Schenone L. et al. 2011: Changes of wolf (*Canis lupus*) diet in Italy in relation to the increase of wild ungulate abundance. *Ethol. Ecol. Evol.* 23: 195–210.
- Meriggi A., Rosa P., Brangi A. & Matteucci C. 1991: Habitat use and diet of the wolf in northern Italy. *Acta Theriol.* 36: 141–151.
- Mori E., Benatti L., Lovari S. & Ferretti F. 2016: What does the wild boar mean to the wolf? *Eur. J. Wildl. Res.* 63: 9.
- Newsome A.E., Catling P.C. & Corbett L.K. 1983: The feeding ecology of the dingo. II. Dietary and numerical relationships with fluctuating prey populations in south-eastern Australia. *Aust. J. Ecol.* 8: 345–366.
- Newsome T.M., Boitani L., Chapron G. et al. 2016: Food habits of the world's grey wolves. *Mammal Rev.* 46: 255–269.
- Newsome T.M. & Ripple W.J. 2015: A continental scale trophic cascade from wolves through coyotes to foxes. *J. Anim. Ecol.* 84: 49–59.
- Okarma H. 1995: The trophic ecology of wolves and their predatory role in ungulate communities of forest ecosystems in Europe. *Acta Theriol.* 40: 335–386.
- Panzacchi M., Bertolino S., Cocchi R. & Genovesi P. 2007: Population control of coypu *Myocastor coypus* in Italy compared to eradication in UK: a cost-benefit analysis. *Wildl. Biol.* 13: 159–171.
- Pardo M.Á., Jiménez E., Viðarsson J.R. et al. 2018: DNA barcoding revealing mislabeling of seafood in European mass caterings. *Food Control* 92: 7–16.
- Peterson R.O. & Ciucci P. 2003: The wolf as a carnivore. In: Mech L.D. & Boitani L. (eds.), *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, USA: 104–130.
- Potvin F. 1988: Wolf movements and population dynamics in Papineau-Labelle reserve, Quebec. *Can. J. Zool.* 66: 1266–1273.
- Prigioni C., Balestrieri A. & Remonti L. 2005: Food habits of the coypu, *Myocastor coypus*, and its impact on aquatic vegetation in a freshwater habitat of NW Italy. *Folia Zool.* 54: 269–277.
- R Development Core Team 2023: R: a language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria.
- Reynolds J.C. & Aebischer N.J. 1991: Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis: a critique, with recommendations, based on a study of the fox *Vulpes vulpes*. *Mammal Rev.* 21: 97–122.
- Ripple W.J., Estes J.A., Beschta R.L. et al. 2014: Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science* 343: 1241484.
- Sambrook J. & Russel D.W. 2001: Molecular cloning: a laboratory manual, 3rd ed. *Cold Spring Harbor Laboratory Press*, New York, USA.
- Schmid E. 1972: Atlas of animal bones: for prehistorians, archaeologists and Quaternary geologists. *Elsevier Publishing Company*, Amsterdam, Netherlands.
- Schwartz C.W. & Schwartz E.R. 2001: The wild mammals of Missouri. *University of Missouri Press*, Columbia, USA.
- Shannon C.E. 1948: A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.* 27: 379–423.
- Sidorovich V.E., Tikhomirova L.L. & Jędrzejewska B. 2003: Wolf *Canis lupus* numbers, diet and damage to livestock in relation to hunting and ungulate abundance in northeastern Belarus during 1990–2000. *Wildl. Biol.* 9: 103–111.
- Smith D.W., Mech L.D., Meagher M. et al. 2000: Wolf-bison interactions in Yellowstone National Park. *J. Mammal.* 81: 1128–1135.
- Soofi M., Qashqaei A.T., Mousavi M. et al. 2022: Quantifying the relationship between prey density, livestock and illegal killing of leopards. *J. Appl. Ecol.* 59: 1536–1547.
- Spellerberg I.F. & Fedor P.J. 2003: A tribute to Claude Shannon (1916–2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and the 'Shannon-Wiener' Index. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12: 177–179.
- Teerink B.J. 1991: Hair of west-European mammals. *Cambridge University Press*, Cambridge, UK.
- Terraube J., Guixé D. & Arroyo B. 2014: Diet composition and foraging success in generalist predators: are specialist individuals better foragers? *Basic Appl. Ecol.* 15: 616–624.
- Thompson D.Q. 1952: Travel, range, and food habits of timber wolves in Wisconsin. *J. Mammal.* 33: 429–442.

- Tizzani P., Catalano S., Rossi L. et al. 2014: Invasive species and their parasites: eastern cottontail rabbit *Sylvilagus floridanus* and *Trichostrongylus affinis* (Graybill, 1924) from Northwestern Italy. *Parasitol. Res.* 113: 1301–1303.
- Tizzani P., Gallo M.G., Peano A. et al. 2007: Dermatophytosis caused by *Microsporum canis* in Eastern cottontail (*Sylvilagus floridanus*). *Eur. J. Wildl. Res.* 53: 238–240.
- Tourani M., Moqanaki E.M., Boitani L. & Ciucci P. 2014: Anthropogenic effects on the feeding habits of wolves in an altered arid landscape of central Iran. *Mammalia* 78: 117–121.
- Treves A., Naughton-Treves L., Harper E.K. et al. 2004: Predicting human-carnivore conflict: a spatial model derived from 25 years of data on wolf predation on livestock. *Conserv. Biol.* 18: 114–125.
- Untergasser A., Cutcutache L., Koressaar T. et al. 2012: Primer3—new capabilities and interfaces. *Nucleic Acids Res.* 40: e115.
- Vidus-Rosin A., Meriggi A., Cardarelli E. et al. 2011: Habitat overlap between sympatric European hares (*Lepus europaeus*) and Eastern cottontails (*Sylvilagus floridanus*) in northern Italy. *Acta Theriol.* 56: 53–61.
- Vidus-Rosin A., Meriggi A. & Perez S.S. 2010: Density and habitat requirements of introduced Eastern cottontail *Sylvilagus floridanus* in northern Italy. *Acta Theriol.* 55: 139–151.
- Vilà M., Basnou C., Pyšek P. et al. 2010: How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Front. Ecol. Environ.* 8: 135–144.
- Viviano A., Ancillotto L., Dondina O. et al. 2025: What a camera trap survey can reveal about the behaviour of an invasive species: insights from coypus *Myocastor coypus* in an urban park of central Italy. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 284: 106534.
- Werner E.E. & Hall D.J. 1974: Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis Macrochirus*). *Ecology* 55: 1042–1052.
- Wickham H. 2009: ggplot2: elegant graphics for data analysis. *Springer, New York, USA*.
- Zanet S., Palese V., Trisciuglio A. et al. 2013: *Encephalitozoon cuniculi*, *Toxoplasma gondii* and *Neospora caninum* infection in invasive eastern cottontail rabbits *Sylvilagus floridanus* in Northwestern Italy. *Vet. Parasitol.* 197: 682–684.