

Identifier et combler les lacunes dans les connaissances sur l'écologie alimentaire des loups gris vivant dans des paysages anthropisés

Current Zoology, 2026, 00, 1–13
<https://doi.org/10.1093/cz/zoag010>
Published: 19 February 2026
Original Article



OXFORD

Identifying and overcoming knowledge gaps in the feeding ecology of gray wolves inhabiting anthropized landscapes

Jacopo Cerri^{a,b,*}, Rudy Brogi^{b,c}, Carmela Musto^d, Elena Bassi^b, Giordano Ventura^e,
Alessandro Bianchi^e, Mauro Delogu^d, Massimo Scandura^b and Marco Apollonio^{b,c}

^aMammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Stoczek 1, Białowieża 17-230, Poland

^bDepartment of Veterinary Medicine, University of Sassari, via Vienna 2, Sassari 07100, Italy

^cNational Biodiversity Future Center (NBFC), Piazza Marina 61, Palermo 90133, Italy

^dDepartment of Veterinary Medical Sciences, University of Bologna, Via Tolara di Sopra, 50, Ozzano dell'Emilia 40064, Italy

^eIstituto Zooprofilattico della Lombardia e dell'Emilia-Romagna "B. Ubertini", Via Antonio Bianchi, 7/9, Brescia BS 25124, Italy

*Address correspondence to Jacopo Cerri. E-mail: j.cerri@ibs.bialowieza.pl

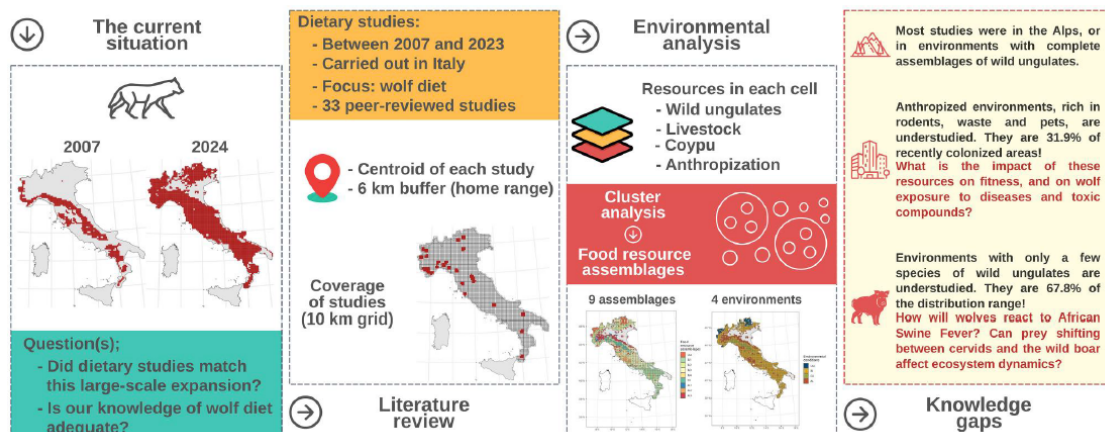
Handling editor: Yanping Wang

Résumé

L'expansion récente des loups gris (*Canis lupus*) en Italie les a conduits vers de nouveaux contextes écologiques, notamment des zones caractérisées par une faune de proies appauvrie et une anthropisation du paysage. Si les études sur le régime alimentaire sont essentielles pour prédire les fonctions écologiques et les impacts du loup, on ignore encore si la recherche sur ce régime a suivi le rythme de cette expansion. Nous avons cartographié la répartition actuelle des loups en Italie, puis regroupé les zones en fonction des ressources alimentaires à leur disposition : ongulés domestiques ou sauvages, le ragondin (*Myocastor coypus*) et les ressources liées à l'anthropisation du paysage. **Enfin**, nous avons vérifié la couverture de chaque groupe par les études alimentaires ($n = 33$). **Les zones actuellement habitées par les loups en Italie comprennent 9 assemblages différents de ressources alimentaires.** **Cependant**, la plupart des études sur le régime alimentaire des loups se sont concentrées sur des zones reculées des Alpes, où le chamois du Nord et le cerf élaphe sont abondants, ainsi que sur des zones présentant un riche assemblage d'ongulés sauvages. **En revanche**, le régime alimentaire des loups reste inexploré dans les écosystèmes méditerranéens, où les assemblages d'ongulés sont plus pauvres, ainsi que dans les paysages fortement anthropisés, alors que ces environnements représentent ensemble la majeure partie des zones d'expansion actuelle des loups. Ces lacunes peuvent nous empêcher de savoir si les loups vivant dans des paysages fortement anthropisés sont exposés à des composés toxiques et si la prédation sur les animaux de compagnie peut déclencher des conflits. **De même**, le manque de recherches dans les zones où les loups dépendent presque exclusivement du sanglier nous empêche de prédire l'impact potentiel de la peste porcine africaine sur l'écologie et le comportement des loups, ainsi que son influence plus large sur les conflits entre l'homme et le loup.

Mots-clés : analyse par grappes, régime alimentaire, écologie alimentaire, grands carnivores, mammifères, prédation

Résumé géographique



INTRODUCTION

Le rétablissement des grands carnivores en Europe et en Amérique du Nord (Chapron et al. 2014 ; Ingeman et al. 2022) soulève d'importantes questions quant à leur rôle écologique en tant que prédateurs et charognards (Wilmers et al. 2025). Ces questions sont particulièrement pertinentes dans le cas du loup gris (*Canis lupus*) en Europe. Le loup gris est de loin le grand carnivore qui a connu le plus fort rétablissement au cours des quatre dernières décennies, tant en termes d'aire de répartition que d'effectifs. Les loups Européens occupent aujourd'hui un large éventail d'environnements, qui diffèrent par leur degré d'anthropisation, les activités humaines, le couvert forestier et les communautés faunistiques (Di Bernardi et al. 2025). **Le rôle écologique des loups est donc susceptible d'être extrêmement variable à travers leur aire de répartition.** Les données disponibles indiquent que les loups vivant en Europe, par le biais de divers mécanismes, modifient à la fois le comportement (Gerber et al. 2024) et les densités de leurs proies (voir Melis et al. 2009 ; van Beeck Calkoen et al. 2023 pour les ongulés sauvages), ce qui a des répercussions sur la dynamique de la végétation (Kuijper et al. 2013 ; Churski et al. 2021) ainsi que sur la disponibilité et la persistance des carcasses dans l'environnement (Brogi et al. 2025).

Bien que différentes revues et méta-analyses aient abordé ce sujet (Kuijper et al. 2016 ; van Beeck Calkoen et al. 2023 ; Gerber et al. 2024 ; Kuijper et al. 2024), l'expansion rapide et généralisée des loups en Europe, associée au fait que les cascades trophiques dépendent fortement du contexte et sont influencées par les conditions écologiques locales et la présence humaine (Haswell et al. 2017), soulève la question de savoir si la littérature existante rend véritablement compte des différentes conditions environnementales caractérisant l'aire de répartition des loups. **Par exemple, Gerber et al. (2024) ont constaté que la plupart des études Européennes portant sur les réactions des ongulés face aux loups et sur les effets écologiques de ces derniers proviennent de quelques régions géographiques où l'impact humain est faible, alors que la majeure partie de l'Europe comprend des paysages présentant un niveau d'anthropisation plutôt élevé.** Cette conclusion a également été tirée par Kuijper et al. (2024), qui ont par ailleurs suggéré que l'expansion actuelle des loups dans des écosystèmes modifiés par l'homme, où ils étaient absents depuis des siècles, pourrait donner lieu à de nouvelles interactions écologiques dépendantes du contexte. Identifier les lacunes de la recherche existante est donc particulièrement utile pour replacer en perspective les résultats concernant les effets écologiques du retour du loup et, surtout, pour orienter de

nouvelles études visant à combler ces lacunes. Compte tenu du lien direct entre les habitudes alimentaires des loups et leur fonction écologique, cela revêt un caractère particulièrement urgent pour la recherche sur le régime alimentaire du loup (Newsome et al. 2016).

Bien que divers auteurs aient mis l'accent sur les **effets comportementaux** des loups sur d'autres espèces, la prédation elle-même peut avoir des impacts écologiques considérables, en particulier dans les zones à faible présence humaine et où la densité des loups est **fonctionnelle** sur le plan écologique (Kuijper et al. 2016). Outre leur rôle de prédateurs au sommet de la chaîne alimentaire, les loups influencent considérablement la dynamique de la nécrophagie, à la fois en tant que producteurs de carcasses (par le biais de leurs proies tuées et d'une consommation incomplète, Brogi et al. 2025) et en tant que nécrophages eux-mêmes, se nourrissant des restes laissés par d'autres prédateurs ou par les activités humaines (Wirsing et Newsome 2021). L'étude du régime alimentaire des loups fournit donc des informations essentielles sur les mécanismes par lesquels les loups façonnent les écosystèmes par la prédation directe et la nécrophagie. Ces connaissances peuvent ainsi alimenter des modèles écologiques visant à prédire l'ampleur et l'évolution temporelle de ces effets (Passoni et al. 2024). Une meilleure compréhension du régime alimentaire des loups, sur l'ensemble de leur aire de répartition, permettrait également de mieux comprendre comment les activités humaines (par exemple, la chasse, l'élevage, l'élimination des déchets), les maladies émergentes (par exemple, la peste porcine africaine, ci-après PPA, EFSA et al. 2024) ou le changement climatique peuvent modérer l'impact écologique actuel et futur des loups en Europe, en agissant sur leurs sources de nourriture.

Cependant, étant donné que les différentes parties de l'aire de répartition du loup offrent des ressources alimentaires très variables en raison des répartitions spatiales distinctes des espèces proies (par exemple, le castor Eurasiens, *Castor fiber*, Gable et al. 2018 ; par exemple les ongulés, consortium ENETWILD et al. 2022), **il est essentiel d'évaluer dans quelle mesure la répartition spatiale des études sur le régime alimentaire des loups correspond à celle des assemblages de proies disponibles**. Dans cette étude, nous avons utilisé une approche fondée sur les données pour classer l'aire de répartition des loups en Italie en fonction des principales ressources alimentaires dont ils disposent et pour quantifier dans quelle mesure les différentes conditions écologiques ont été couvertes par les études alimentaires. Nous avons considéré l'Italie comme un cas d'étude pertinent car la littérature sur l'écologie alimentaire des loups y est exceptionnellement riche, plusieurs groupes de recherche s'étant largement consacrés à ce sujet depuis les années 1990 (voir Meriggi et Lovari 1996 ; Meriggi et al. 2011 ; Mori et al. 2017) et parce que la répartition de l'espèce est bien connue (Marucco et al. 2023 ; Gervasi et al. 2024). **Notre approche vise à orienter les futures recherches dans ce domaine en identifiant les zones géographiques où la recherche sur l'écologie alimentaire des loups devrait être prioritaire, ainsi qu'à proposer une méthodologie susceptible d'être reproduite dans d'autres pays.**

MATERIEL et METHODES

Zone d'étude, ensemble d'études et critères d'inclusion

Cette revue porte sur les études consacrées au régime alimentaire du loup menées en Italie. L'Italie fait partie des pays Européens qui, depuis les années 1970, ont connu la plus forte augmentation de la population de loups (Zanni et al. 2023 ; Di Bernardi et al. 2025). Partant

d'une petite population de quelques centaines d'individus dans des régions reculées du centre de l'Italie, on estime aujourd'hui que la population compte au moins 2 945 à 3 608 individus (Gervasi et al. 2024). Dans certaines régions de la péninsule Italienne, comme la Toscane, les loups ont progressivement colonisé l'ensemble des espaces disponibles et vivent désormais à proximité des zones d'habitation humaines (Bassi et al. 2015 ; Zanni et al. 2023).

La collecte des données s'est déroulée en deux étapes. Dans un premier temps, nous avons extrait toutes les études mentionnées dans des revues consacrées au régime alimentaire du loup (Meriggi et al. 2011 ; Zlatanova et al. 2014 ; Newsome et al. 2016 ; Mori et al. 2017 ; Janeiro-Otero et al. 2020) et menées en Italie entre 2007 et 2023. Ensuite, nous avons également effectué des recherches à l'aide des mots-clés « *Canis lupus* », « loup » et « régime alimentaire » (à l'instar de Newsome et al. 2016) dans trois grandes bases de données de publications scientifiques : Scopus, Web of Science et Google Scholar. À partir de ce deuxième ensemble d'études, nous avons ensuite sélectionné celles qui avaient été menées en Italie et dont les données avaient été collectées entre 2007 et 2023. Nous avons ainsi pu examiner des études réalisées après la dernière revue consacrée au régime alimentaire du loup (Janeiro-Otero et al. 2020), ou qui avaient été écartées par des revues antérieures, mais dont la localisation géographique fournissait des informations utiles sur d'éventuels biais spatiaux. Parmi l'ensemble des études ainsi obtenues, nous avons retenu celles pour lesquelles il était possible de déterminer où les données avaient été collectées, par rapport à la grille utilisée par le ministère de l'Environnement pour quantifier la présence des loups entre 2019 et 2021.

Bien que différentes méthodes d'étude du régime alimentaire du loup puissent fournir des résultats divergents (Klare et al. 2011), nous n'avons pas écarté d'études en fonction de la méthode utilisée, notre méta-analyse visant principalement à évaluer les biais spatiaux. Nous avons donc regroupé les études s'appuyant sur l'analyse des excréments, le barcoding, le contenu stomacal et les isotopes.

Quantification de la localisation spatiale et des mesures

Nous avons utilisé une grille d'une résolution de 10 km établie par le ministère de l'Environnement et par le Wolf Alpine Group (2024) pour identifier l'aire de répartition des loups dans l'Italie péninsulaire, jusqu'au début de l'année 2024. Nous avons également téléchargé des cartes de répartition pour les périodes 2007-2012 et 2013-2018 à partir des rapports relatifs à la directive « Habitats » (<http://reportingdirettivahabitat.isprambiente.it/>) et calculé les zones où les loups se sont étendus au cours de la période 2019-2023 (Figure 1). La grille à une résolution de 10 km a été téléchargée depuis le site web de la directive « Habitats », tandis que les limites nationales provenaient de l'Institut Italien de statistique (ISTAT, <https://www.istat.it/notizia/confini-delle-unita-amministrative-a-fini-statistici-al-1-gennaio-2018-2/>). Ensuite, pour chaque cellule de la grille, nous avons extrait des variables liées aux principales sources de nourriture accessibles aux loups. Celles-ci comprenaient l'anthropisation et la présence de bétail domestique, d'ongulés sauvages et de ragondins (*Myocastor coypus*).

L'anthropisation influence le régime alimentaire du loup principalement par le biais des déchets alimentaires, qui constituent une source de nourriture quasi illimitée. Bien que les loups n'exploitent pas pleinement les glucides (Axelsson et al. 2013), ils se nourrissent de déchets alimentaires dès qu'ils en ont la possibilité (Barocas et al. 2018 ; Mohammadi et al.

2019), probablement en privilégiant les restes de viande et les os. **De plus**, les loups vivant à proximité des zones d'habitation humaines peuvent également s'attaquer aux animaux de compagnie (Nowak et al. 2011 ; Bassi et al. 2021 ; Kojola et al. 2022). Nous avons quantifié l'anthropisation en calculant l'uniformité de la densité humaine, mesurée à une résolution de 1 km à l'aide de la couche « Global Human Settlement Layer » (<https://human-settlement.emergency.copernicus.eu/index.php>), pour chaque cellule de notre grille. L'uniformité a été quantifiée à l'aide de l'indice de Gini, qui varie de 0 – lorsque toutes les unités d'un échantillon ont la même valeur pour une mesure donnée – à 1 – lorsqu'une seule unité détient la totalité de cette valeur. **Par conséquent**, l'indice de Gini était positivement associé à la superficie des paysages naturels dans chaque cellule (Figure supplémentaire S1), les cellules présentant les valeurs les plus faibles étant caractérisées par des zones d'habitation humaine étendues et disposant donc d'une plus grande disponibilité en déchets alimentaires et en animaux de compagnie.

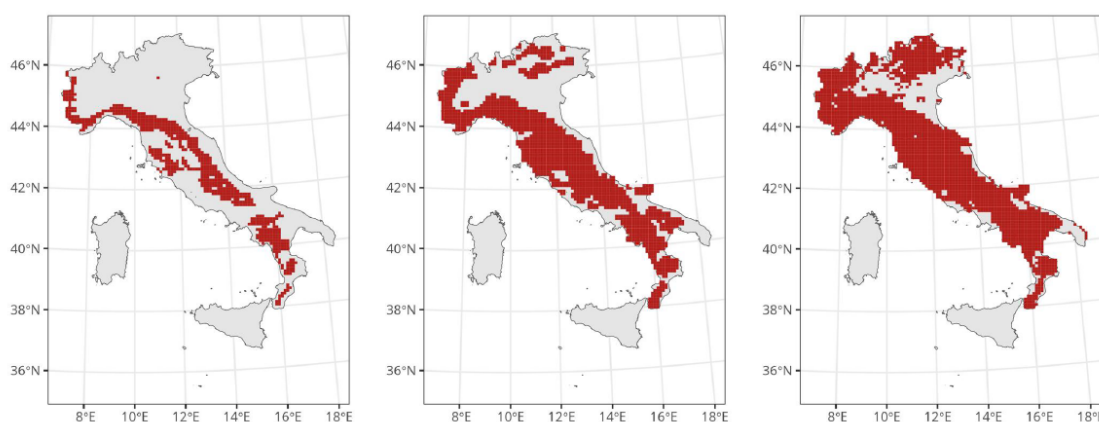


Figure 1. Répartition des loups en Italie entre 2007 et 2012 (à gauche), entre 2013 et 2018 (au centre) et entre 2019 et 2023 (à droite). Pour les sources des données, veuillez vous reporter à la section « Méthodes ». Cette figure est disponible sous licence CC BY 4.0 NC ND

Nous avons également pris en compte l'abondance du bétail domestique, en particulier les moutons, les bovins et les porcs domestiques, qui peuvent régulièrement servir de proies aux loups (Gervasi et al. 2021). **De plus**, l'abondance du bétail, notamment dans les zones d'élevage intensif, pourrait également expliquer la présence de charognes et d'abattoirs dans l'environnement, qui constituent d'importantes sources alimentaires complémentaires pour les loups (Cirovic et Penezic 2019 ; Ciucci et al. 2020 ; Nowak et al. 2026). Pour le bétail domestique, nous avons utilisé des projections d'abondance à l'échelle de 10 km générées par l'Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO) et structurées dans la base de données « Gridded Livestock of the World » (GLW4, <https://data.apps.fao.org/catalog/dataset/15f8C56c-5499-45d5-bd89-59ef6c026704>), relatives à l'abondance des ovins, des bovins et des porcs domestiques. **En effet**, les densités de bétail domestique avaient une signification différente selon les espèces. Bien que les moutons en Italie soient presque exclusivement élevés en élevage extensif, les bovins et les porcs présentent de profondes différences quant à leur mode d'élevage : les plaines du nord de l'Italie se caractérisent par un élevage intensif, qui représente à lui seul 30% du cheptel bovin total et 88% du cheptel porcin total du pays (https://www.vetinfo.it/j6_statistiche/#/).

Les zones à forte densité de bovins et de porcs correspondent donc à des zones **d'élevage intensif**, où les animaux sont gardés dans des étables et ne sont donc pas accessibles aux loups de leur vivant, mais où les loups peuvent se nourrir de charognes (Nowak et al. 2026) et de restes d'abattage non éliminés (Cirovic et Penezit 2019).

Pour les ongulés sauvages, nous avons pris en compte les cinq espèces les plus chassées par les loups en Italie : le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le sanglier (*Sus scrofa*), le daim (*Dama dama*) et le chamois (*Rupicapra rupicapra*) (Gazzola et al. 2007 ; Mattioli et al. 2011 ; Torretta et al. 2018). Nous n'avons pas pris en compte le mouflon (*Ovis gmelini musimon*), dont les populations sont dispersées sur la péninsule Italienne, bien qu'il puisse parfois constituer une proie importante (Capitani et al. 2004).

De plus, nous n'avons pas pris en compte le cerf sika (*Cervus nippon*) car sa répartition dans le nord et le centre de l'Italie reste incertaine (Mori et al. 2024b). Nous n'avons pas non plus pris en compte le bouquetin des Alpes (*Capra ibex*), car il semble jouer un rôle mineur dans le régime alimentaire des loups alpins (Palmegiani et al. 2013), ni le chamois des Apennins (*R. pyrenaica ornata*), en raison de son aire de répartition limitée et de la petite taille de ses populations (Corlatti et al. 2022). Pour les ongulés sauvages, nous nous sommes appuyés sur des cartes de densité des prises de chasse à l'échelle de 10 km élaborées dans le cadre du projet ENETWILD (consortium ENETWILD et al. 2022), en les utilisant comme indices relatifs de l'abondance locale de chaque espèce d'ongulé sauvage.

Enfin, nous avons également pris en compte l'adéquation environnementale potentielle de la péninsule Italienne pour le ragondin. Des études récentes ont montré que le ragondin peut constituer une proie importante dans certains écosystèmes agricoles du nord et du centre de l'Italie (Ferretti et al. 2019 ; Musto et al. 2024), probablement parce qu'il est facile à chasser et peut atteindre des densités très élevées, fournissant ainsi aux loups une biomasse significative (Balestrieri et al. 2016). En l'absence de carte d'abondance disponible pour cette espèce, nous avons plutôt utilisé l'adéquation potentielle du paysage Italien, à une résolution de 1 km, obtenue à partir de Schertler et al. (2020). Pour chaque cellule de notre grille, nous avons calculé la médiane de l'abondance des ongulés sauvages et du bétail, ainsi que la moyenne géométrique de l'adéquation pour les ragondins.

Bien que, dans de nombreuses régions d'Europe du Nord et d'Europe centrale, les loups s'attaquent régulièrement à d'autres rongeurs aquatiques, tels que le castor Eurasiens (Gable et al. 2018), nous n'avons pas inclus cette espèce car sa population dans le nord et le centre de l'Italie reste extrêmement réduite et confinée à quelques zones (Mori et al. 2024a). **En effet**, tant les cartes ENETWILD que celle de Schertler et al. (2020) présentent des valeurs s'étendant au-delà de l'aire de répartition réelle des différentes espèces. Nous avons donc utilisé les données de l'Atlas Italien des mammifères (Loy et al. 2025) pour recadrer ces cartes en fonction de l'aire de répartition effective des différentes espèces que nous avons prises en compte. Voir l'Annexe supplémentaire S1 pour un aperçu complet des différentes variables utilisées pour identifier les différentes conditions écologiques.

Analyse statistique

Nous avons identifié des assemblages de ressources alimentaires sous forme de zones homogènes au sein de l'ensemble de la péninsule Italienne, sur la base **1)** de l'indice de Gini

de la densité humaine, **2**) de l'abondance médiane des chevreuils, des cerfs élaphe, des sangliers, des daims et des chamois du Nord, **3**) de l'abondance médiane des porcs domestiques, des moutons et des bovins, et **4**) de la moyenne géométrique de l'adéquation potentielle pour le ragondin. À cette fin, nous avons utilisé l'algorithme CLARA, une extension de l'analyse en grappes « Partitioning Around Medoids » (PAM) basée sur les distances euclidiennes. Nous avons choisi l'algorithme CLARA en raison du nombre élevé de cellules ($n = 2\,510$) et de sa robustesse face aux données non normales et aux valeurs aberrantes. Le nombre de grappes a été déterminé en explorant graphiquement les méthodes statistiques de la largeur de silhouette, du coude et de l'écart (Kassambara 2017). Avant de regrouper nos cellules, nous avons normalisé et centré nos variables. En raison de valeurs manquantes dans la grille représentant la répartition des sources alimentaires, nous n'avons pu classer que 89,3% de la superficie totale de la péninsule Italienne. La quasi-totalité des cellules que nous n'avons pas classées se trouvait dans des zones côtières (Figure supplémentaire S4 de l'Annexe supplémentaire S1).

Nous avons ensuite affecté nos études aux différentes cellules de la grille. En nous appuyant sur les informations fournies dans les études analysées concernant la position géographique de leurs zones d'étude, nous avons identifié l'emplacement de chaque étude comme étant le centre géographique de la zone où des échantillons biologiques avaient été prélevés. Nous avons ensuite supposé que les loups pour lesquels des échantillons biologiques avaient été prélevés au centre de gravité pouvaient se déplacer dans un domaine vital d'environ 113 km² (Mancinelli et al. 2018 ; Mattioli et al. 2018) ; nous avons donc généré une zone tampon d'un rayon de 6 km autour de chaque point et classé toutes les cellules de la grille qui chevauchaient cette zone.

Comme notre objectif était d'évaluer la couverture spatiale des études existantes sur le régime alimentaire du loup, et étant donné que de nombreuses études se réfèrent au même projet de recherche, nous avons simplement classé les cellules de notre grille comme étant couvertes ou non par des études, à l'aide d'une variable dichotomique.

Une fois les clusters environnementaux identifiés, nous avons examiné graphiquement la répartition des études sur le régime alimentaire du loup entre les différents clusters au cours de la période 2007-2023. Bien que nous ayons regroupé les variables environnementales sur l'ensemble de la péninsule Italienne, nous n'avons ensuite exploré la couverture que dans les cellules correspondant à l'aire de répartition du loup au début de l'année 2023 ($n = 2\,510$ cellules).

Nous avons calculé à la fois **1**) la proportion d'études sur l'alimentation menées dans chaque cluster et **2**) la proportion de cellules de chaque cluster faisant l'objet d'au moins une étude sur l'alimentation. Les analyses statistiques ont été réalisées sous R (R Core Team 2025). Les cartes ont été générées à l'aide du package « sf » (<https://r-spatial.github.io/sf/>), et l'analyse par grappes a été réalisée à l'aide des paquets « cluster » (<https://cran.r-project.org/web/packages/cluster/index.html>) et « factoextra » (<https://cran.r-project.org/web/packages/factoextra/index.html>).

RESULTATS

Notre ensemble de données final comprenait 33 études (voir l'Annexe supplémentaire S3). Le nombre d'études sur l'alimentation a augmenté au cours des trois périodes étudiées, avec respectivement 7, 12 et 14 études publiées entre 2007 et 2012, entre 2013 et 2018, et entre 2019 et 2023. Nous avons inclus toutes les études publiées entre 2007 et 2023 et identifiées par nos requêtes, car il était toujours possible de déterminer leur localisation et, par conséquent, de les attribuer aux cellules de notre grille.

L'analyse par grappes a permis d'identifier 9 assemblages de ressources alimentaires, chacun caractérisé par une disponibilité différente des proies et d'autres ressources alimentaires (Figure 2 ; voir l'annexe supplémentaire S2 pour une description détaillée). Sur la base de leur répartition géographique et de leur profil écologique, ces 9 assemblages peuvent être regroupés en **4 grands types environnementaux** : 1) les zones des Alpes présentant une **faible anthropisation** du paysage et la présence du chamois nordique, du chevreuil et du cerf élaphe (ALA), 2) les zones présentant un assemblage riche en ongulés sauvages, caractérisées par de fortes densités de cerfs élaphes, de chevreuils, de daims et de sangliers (RAW), 3) les zones présentant un assemblage incomplet d'ongulés sauvages, où une ou plusieurs espèces sont absentes (IAW), et 4) les zones présentant un niveau d'anthropisation du paysage moyen à élevé (HAL).

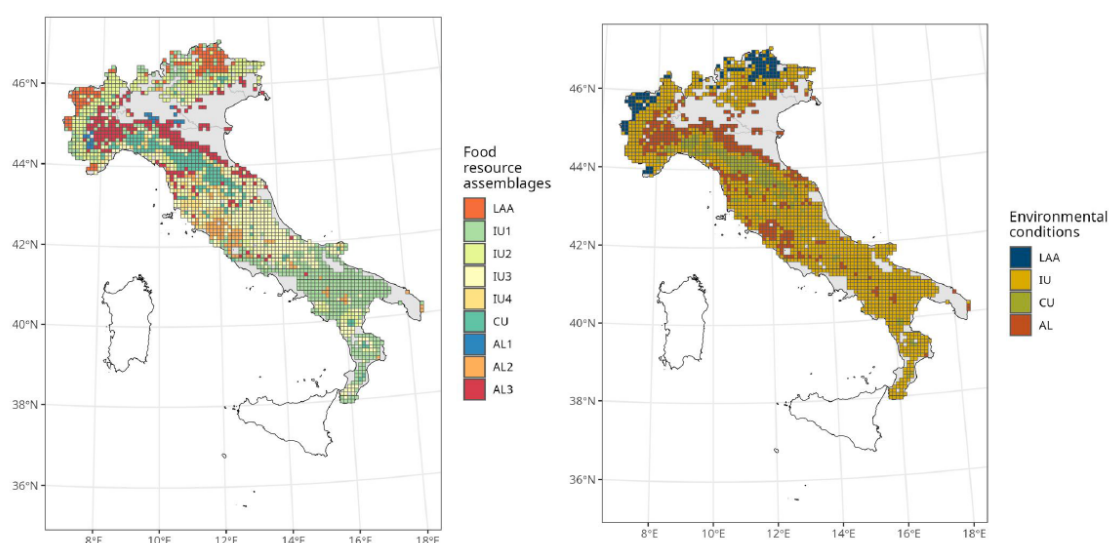


Figure 2. Répartition spatiale, en 2024, des zones présentant différents assemblages de ressources alimentaires (à gauche) et différentes conditions environnementales (à droite). Il s'agit notamment des zones à faible anthropisation dans les Alpes (LAA), des zones présentant un assemblage incomplet d'ongulés sauvages (IU1, IU2, IU3, IU4), des zones présentant un assemblage complet de grands ongulés (CU) et des paysages anthropisés (AL1, AL2, AL3). Cette figure est disponible sous licence CC BY 4.0 NC ND

L'analyse de la différence entre le pourcentage de cellules couvertes par des études et le pourcentage de cellules appartenant à chaque groupe de ressources alimentaires au sein de l'aire de répartition des loups (Figure 3 ; Tableau 1) a mis en évidence deux points. **Premièrement**, les zones des Alpes présentant une faible anthropisation du paysage et celles présentant un riche assemblage d'ongulés sauvages affichaient une différence positive, ce qui révèle que davantage d'études avaient été menées dans ces deux environnements que ce à quoi on aurait pu s'attendre si les études avaient été réparties de manière homogène dans

l'aire de répartition du loup. À l'inverse, les zones présentant un **assemblage incomplet** d'ongulés sauvages et celles présentant un niveau d'anthropisation du paysage moyen à élevé étaient proportionnellement moins couvertes par les études alimentaires (Figure 3).

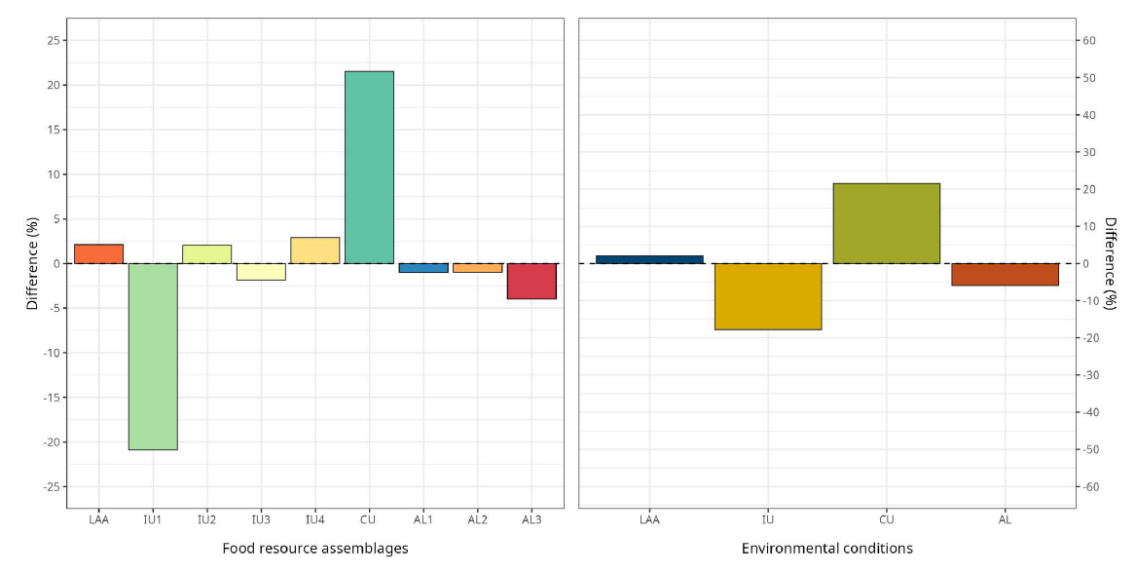


Figure 3. Différence entre le pourcentage de cellules situées dans l'aire de répartition des loups en 2024 et le pourcentage de cellules couvertes par des études alimentaires, dans chacune des 9 zones présentant des assemblages de ressources alimentaires différents (à gauche) et dans chacune des 4 conditions environnementales (à droite). Cette figure est disponible sous licence CC BY 4.0 NC ND

Tableau 1. Pourcentage de l'aire de répartition des loups et de leur aire d'expansion (zone de présence entre 2019 et 2023 où les loups n'étaient pas présents entre 2013 et 2018), ainsi que pourcentage de cellules couvertes par des études sur le régime alimentaire des loups, dans des zones présentant différentes ressources alimentaires et différentes conditions environnementales

Areas with different food resources				
Area	% in the distribution range	% in the expansion range	% of the range covered by studies	Difference between % of covered and total cells
LAA	5.8	8.6	7.9	+2.1%
IU1	25.5	30.3	4.55	−20.9%
IU2	13.8	17.5	15.9	+2.1%
IU3	23.4	10.4	21.6	−1.9%
IU4	5.0	0.9	7.9	+2.9%
CU	9.1	0.4	30.7	+21.5%
AL1	0.9	2.8	0	−0.98%
AL2	4.3	4.8	3.4	−0.96%
AL3	11.9	24.3	7.9	−3.98%
Environmental conditions				
Environment	% in the distribution range	% in the expansion range	% of the range covered by studies	Difference between % of covered and total cells
LAA	5.8	8.6	7.95	+2.14%
IU	67.8	59.1	50.0	−17.8%
CU	9.1	0.4	30.68	+21.5%
AL	17.3	32.0	11.3	−5.9%

Ces zones comprennent les zones à faible anthropisation des Alpes (LAA), les zones présentant un assemblage incomplet d'ongulés sauvages (IU1, IU2, IU3, IU4), les zones présentant un assemblage complet de grands ongulés (CU) et les paysages anthropisés (AL1, AL2, AL3)

Parmi les zones présentant une communauté d'ongulés sauvages incomplète, la couverture des études alimentaires était particulièrement faible pour deux groupes de zones. **Le premier** comprend les zones où le seul ongulé sauvage abondant est le sanglier, largement répandu

dans les Apennins méridionaux, entre les régions de Campanie, de Basilicate, de Calabre et des Pouilles, ainsi qu'en Calabre centrale et méridionale (voir le groupe IU1 sur la [Figure 5](#)). Le **deuxième** groupe comprend les zones où le sanglier et le chevreuil sont abondants, dans les Apennins centraux, entre les régions des Abruzzes, du Latium, des Marches, du Molise et de l'Ombrie (voir le groupe IU3 sur la [Figure 5](#)). **Parmi les zones présentant des paysages anthropisés, la couverture forestière était extrêmement faible dans les zones fortement anthropisées, qui se caractérisaient également par une présence importante de ragondins. Ces derniers étaient abondants dans le nord et le centre de l'Italie** (voir le groupe AL3 sur la [Figure 6](#)). **Enfin**, bien que les zones du nord de l'Italie pratiquant l'élevage intensif ne représentent qu'une très faible fraction de l'aire de répartition des loups (0,9%), aucune étude n'a jamais exploré le régime alimentaire de cette espèce dans cet environnement (voir le groupe AL1 sur la [Figure 6](#)).

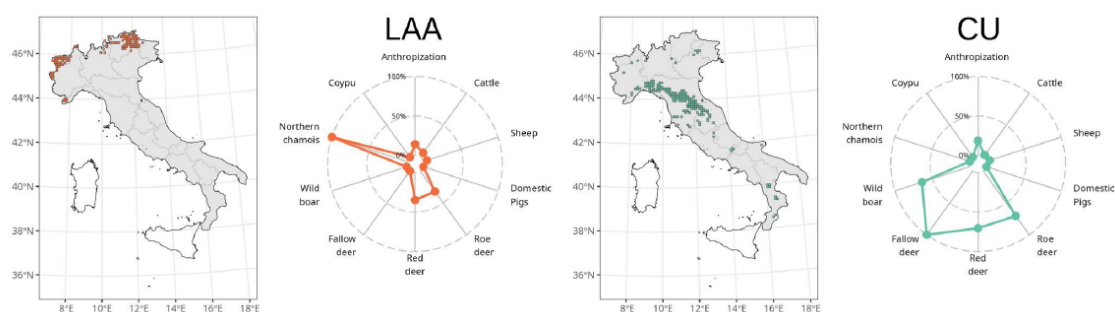


Figure 4. Répartition des zones à faible anthropisation du paysage dans les Alpes (LAA) et des zones abritant un ensemble complet d'ongulés sauvages (CU), au sein de l'aire de répartition des loups en 2024. Les valeurs indiquées dans le nuage de points correspondent à la valeur médiane de chaque variable, entre les cellules d'un même groupe. Cette figure est disponible sous licence CC BY 4.0 NC ND

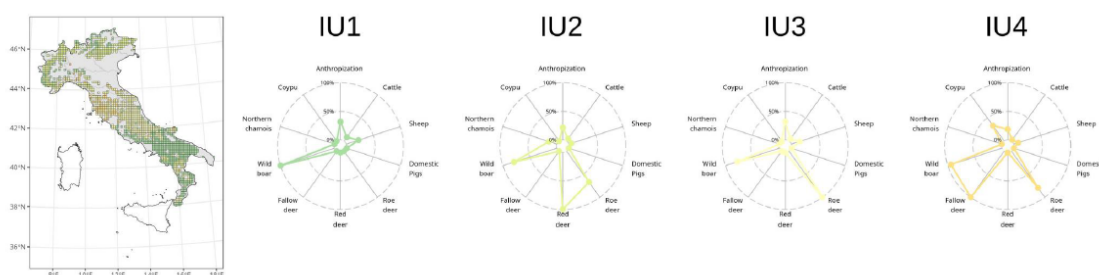


Figure 5. Répartition des zones présentant un assemblage incomplet d'ongulés sauvages (groupes IU1, IU2, IU3, IU4), au sein de l'aire de répartition des loups en 2024. Les valeurs indiquées dans le graphique en radar correspondent à la valeur médiane de chaque variable, entre les cellules d'un groupe donné. Cette figure est disponible sous licence CC BY 4.0 NC ND

DISCUSSION

Depuis les années 1970, le loup gris n'a cessé d'étendre son aire de répartition en Italie, retrouvant ainsi la majeure partie de son aire de répartition historique et entretenant désormais des interactions écologiques complexes au sein de nombreux écosystèmes différents. **Cependant, nos résultats soulignent que les recherches existantes sur le régime alimentaire du loup présentent des lacunes, résultant de biais spatiaux (Hughes et al. 2021) qui empêchent de comprendre et de prédire ces interactions écologiques ainsi que leur évolution future.** Dans les lignes qui suivent, nous présenterons nos conclusions concernant les quatre grands types d'environnements qui se sont dégagés de l'analyse des données.

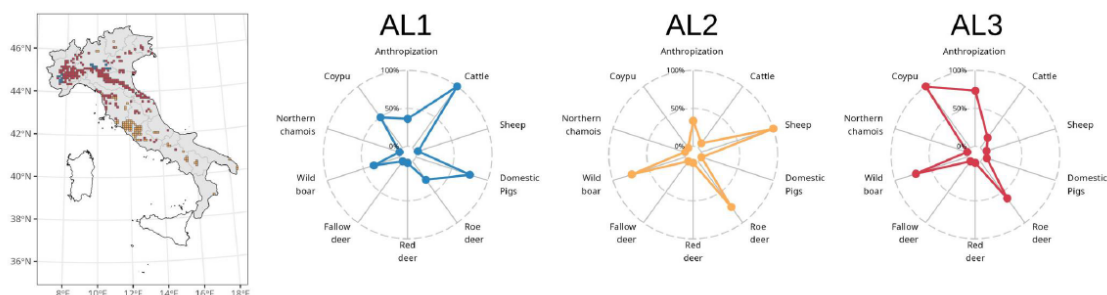


Figure 6. Répartition des zones présentant des paysages anthropisés (AL1, AL2, AL3) au sein de l'aire de répartition des loups en 2024. Les valeurs indiquées dans le diagramme en radar correspondent à la valeur médiane de chaque variable, entre les cellules d'un même cluster. Cette figure est disponible sous licence CC BY 4.0 NC ND

Le régime alimentaire du loup gris dans les zones des Alpes à faible anthropisation du paysage

Environ 5,9% de l'aire de répartition des loups en Italie se situe dans des zones des Alpes caractérisées par une faible anthropisation du paysage et peu peuplées. Ces zones, situées principalement dans les secteurs nord-ouest, sud-ouest et nord-est des Alpes (Figure 4), ont fait l'objet d'une couverture importante dans le cadre des études alimentaires (Figure 3 ; Tableau 1). En raison du faible niveau d'anthropisation du paysage et de la faible quantité de déchets alimentaires et d'animaux de compagnie qui en résulte, compensée par des densités élevées de chamois du Nord et des densités intermédiaires de cerfs élaphe et de chevreuils, les loups de ces environnements dépendent des ongulés sauvages (Capitani et al. 2004 ; Gazzola et al. 2007 ; Marucco et al. 2008 ; Meriggi et al. 2011 ; Palmegiani et al. 2013 ; Torretta et al. 2017). Les loups se nourrissent également de bétail paissant dans les alpages d'altitude en été, en particulier lorsque celui-ci n'est pas suffisamment protégé par des clôtures et des chiens de garde (Gervasi et al. 2021).

Bien que ces environnements ne soient pas ceux où les lacunes dans les connaissances sont les plus importantes, de futures études pourraient néanmoins apporter un éclairage sur certains aspects de l'écologie alimentaire des loups qui sont pertinents pour la conservation d'autres espèces et pour les structures des écosystèmes alpins. Par exemple, en raison du changement climatique, des ongulés adaptés au froid tels que le chamois du Nord (Mason et al. 2014 ; Corlatti et al. 2022 ; Malagnino et al. 2024 ; Thel et al. 2024) ou le bouquetin des Alpes (Brivio et al. 2019 ; Semenzato et al. 2021 ; Brivio et al. 2024) modifieront très probablement les schémas spatio-temporels de leur comportement. En conséquence, même si les loups des Alpes se nourrissent principalement d'espèces de cerfs (mais voir Palmegiani et al. 2013), il a été souligné que la nocturnalité accrue des bovidés Alpins, induite par le changement climatique, pourrait augmenter leur risque d'être la proie des loups dans un avenir proche (Brivio et al. 2024). Parallèlement, les mouvements vers les altitudes plus élevées induits par le changement climatique (Büntgen et al. 2017) devraient remodeler l'utilisation des principaux habitats d'alimentation par les ongulés Alpins, à savoir les prairies (Masoero et al. 2024) et les forêts (Reiner et al. 2021, 2022). Ces changements pourraient modifier la vulnérabilité relative des bovidés et des cerfs élaphe face à la prédation par les loups ; ces espèces ont en effet des impacts écologiques majeurs sur la structure et le fonctionnement des prairies et des forêts Alpines, et leur augmentation pourrait affecter le cycle des nutriments (Riesch et al. 2022) ainsi que les communautés biotiques (Schütz et al. 2003 ; Iravani et al. 2011 ; Gobbi et al. 2018).

Le régime alimentaire du loup gris dans les zones présentant une riche diversité d'ongulés sauvages

Une partie significative de l'aire de répartition des loups (9,2%) comprend des zones à faible niveau d'anthropisation, où ils peuvent compter sur les trois espèces de cerfs les plus répandues (cerf élaphe, chevreuil et daim) ainsi que sur le sanglier. Ces zones se concentrent principalement dans les secteurs nord des Apennins, avec quelques noyaux isolés dans les Alpes et le sud de l'Italie (Figure 4). Ces zones ont été largement couvertes par les études existantes, 30,68% de leurs cellules ayant été incluses dans les zones d'étude du régime alimentaire ; elles ne présentent donc pas de lacunes importantes dans les connaissances (Figure 3). **Cependant**, une caractéristique majeure du régime alimentaire du loup dans ces zones est la prédominance du sanglier, qui constitue la proie principale dans l'ensemble des Apennins du Nord et du Centre (Mattioli et al. 2011 ; Meriggi et al. 2011). Étant donné que, dans les prochaines années, les populations de sangliers de la péninsule Italienne risquent d'être brutalement décimées par la peste porcine africaine (PPA), ces assemblages risquent d'être déstabilisés, et de futures études devraient explorer l'adaptation potentielle des loups à une abondance réduite de sangliers.

Le loup gris dans les zones où l'assortiment d'ongulés sauvages est incomplet

La majeure partie de l'aire de répartition du loup gris en Italie (67,8%) se caractérise aujourd'hui par des conditions environnementales où les loups occupent des paysages présentant un faible degré d'anthropisation et une abondance d'ongulés sauvages. **Cependant**, les assortiments d'ongulés sauvages sont très variables, une ou plusieurs espèces étant systématiquement absentes. La plupart de ces zones présentent des assemblages de ressources alimentaires où le sanglier est le seul ongulé abondant, ou bien le sanglier et le chevreuil, et où le daim et/ou le cerf élaphe sont absents (Figure 5).

Il y a plusieurs décennies, la plupart des paysages de ces zones étaient habités et cultivés ; puis, des changements socio-économiques ont entraîné leur dépeuplement progressif, accompagné d'une perte de surfaces agricoles et d'une forte augmentation de l'étendue et de la complexité des forêts (Agnoletti 2018). Comme toutes ces dynamiques à grande échelle sont relativement récentes, ces zones présentent un intérêt écologique considérable.

En effet, il est bien connu que les différences entre les assemblages de grands ongulés, tant en termes de nombre d'espèces que d'abondance, influencent la structure et la dynamique des forêts, ainsi que les communautés biotiques et les sols locaux (Bernes et al. 2018 ; Ramirez et al. 2018, 2021 ; Suzuki 2025). L'étude du régime alimentaire des loups dans ces environnements permettrait donc de comprendre leur **rôle écologique** en tant que prédateurs dans un contexte hautement dynamique, où la sélection des ongulés sauvages peut avoir de forts effets écologiques sur la végétation et le sol. Ces effets sont également susceptibles d'être rapides, compte tenu de la taille actuelle de la population de loups en Italie (2 945 à 3 608 individus, voir La Morgia et al. 2022) et des estimations les plus récentes des taux de prédation (Bassi et al. 2020). **De plus**, l'étude du régime alimentaire des loups dans ces environnements permettrait également de comprendre les implications écologiques du changement de proies. Par exemple, Lazzeri et al. (2024) ont constaté que, dans une région du centre de l'Italie, les loups sont rapidement passés d'un régime principalement basé sur le daim, qui a un impact sur la végétation par le broutage et l'abroutissement (Esattore et al. 2022 ; Fattorini et al. 2026), pour se tourner vers le sanglier, dont les impacts écologiques

sont liés au fouissage du sol et à ses habitudes omnivores (Barrios-García et Ballari 2012). Malheureusement, malgré leur étendue et leur importance écologique, les types d'environnements où les loups pourraient se nourrir d'assemblages incomplets d'ongulés sauvages n'ont pas été suffisamment pris en compte dans les études alimentaires (Figure 3), deux types de zones étant particulièrement négligés.

La première comprend les zones, situées principalement dans le sud des Apennins et en Calabre, où le sanglier est de loin l'ongulé sauvage le plus abondant. Celles-ci représentent 25,5% de l'aire de répartition actuelle du loup et 30,3% des zones où les loups se sont étendus après 2018. Étant donné que l'Italie est actuellement confrontée à une épidémie de PPA (EFSA et al. 2024), avec certains cas confirmés dans le sud du pays (Pavone et al. 2023), les conséquences de la propagation de la PPA peuvent s'avérer plus importantes que dans les zones où la communauté d'ongulés est complète. Des études alimentaires à long terme sont nécessaires pour comprendre dans quelle mesure les loups pourraient se tourner vers d'autres ongulés sauvages ou vers des animaux domestiques. Ce processus a été étudié dans d'autres régions d'Europe centrale touchées par la PPA (Valdmann et Saarma 2020 ; Klich et al. 2021a, 2021b), mais aucune étude n'a été menée en Méditerranée. Comme les loups pourraient se tourner vers des animaux domestiques, tels que les animaux de compagnie ou le bétail (Klich et al. 2021a), avec parfois une variation spatiale considérable due au comportement spécifique à chaque meute (Jedrzejewski et al. 2012 ; Ciucci et al. 2018), ces connaissances contribueront à terme à prévoir les zones où la PPA peut déclencher des conflits entre l'homme et le loup.

Le deuxième contexte concerne les zones où le sanglier et le chevreuil sont les seuls ongulés sauvages abondants. Celles-ci sont également concentrées principalement dans les Apennins centraux (23,4% de l'aire de répartition) et ne font pas l'objet d'études alimentaires suffisantes (Figure 3). Comme ces zones sont également confrontées à la PPA, il serait utile de comprendre dans quelle mesure les loups pourraient se tourner vers le chevreuil, un brouteur qui a parfois des impacts importants sur la végétation (Hardalau et al. 2024) et dont les effectifs sont en baisse depuis quelques décennies dans certaines régions d'Europe (Cerri et al. 2026), en raison des changements paysagers et/ou climatiques (Apollonio et Chirichella 2023).

Le régime alimentaire du loup gris dans les paysages anthropisés

À l'heure actuelle, 17,2% de l'aire de répartition des loups, et 31,9% des zones colonisées entre 2019 et 2023, se composent de trois assemblages distincts de ressources alimentaires, tous associés à divers degrés d'anthropisation du paysage. Il s'agit notamment de zones rurales présentant des niveaux intermédiaires d'anthropisation du paysage et d'élevage ovin, de zones à forte anthropisation du paysage et extrêmement propices au ragondin, ainsi que de districts de la plaine du Pô présentant des niveaux moyen-élevés d'anthropisation du paysage et un élevage intensif (Figure 6). À l'exception des zones rurales du centre de l'Italie où l'élevage ovin est abondant (voir le groupe AL2 sur la Figure 6), les deux autres ensembles de ressources alimentaires ont été très peu étudiés. Nous estimons qu'il est prioritaire de mieux comprendre le régime alimentaire des loups dans les zones où ils cohabitent avec les humains afin de mieux apprécier leur rôle écologique dans un contexte marqué par des défis majeurs pour leur conservation (Musto et al. 2021).

Dans les paysages **fortement anthropisés**, les loups peuvent avoir accès à une quantité importante de déchets alimentaires, dont l'impact sur la condition physique individuelle est **probablement non négligeable**. En Italie, les restes alimentaires représentent environ 3,8% du total des déchets, estimé en 2023 à 29 millions de tonnes (ISPRA 2024). Bien que la majeure partie de ces déchets ne soit pas accessible aux loups, même une infime fraction correspondrait à une quantité très importante de nourriture. Évaluer le rôle joué par les déchets d'origine humaine dans le régime alimentaire des loups vivant dans les environnements anthropisés du nord et du centre de l'Italie est donc potentiellement important pour comprendre leur expansion récente dans ces régions (Zanni et al. 2023). **Parallèlement**, il est nécessaire d'étudier les différences entre le régime alimentaire des loups et celui des hybrides loup-chien vivant dans ces régions. Certaines races de chiens possèdent de l'alpha-amylase, qui facilite le métabolisme des glucides (Axelsson et al. 2013), ce qui, dans un environnement riche en déchets alimentaires, pourrait améliorer la capacité d'adaptation des hybrides. **Enfin**, l'étude de la consommation de déchets alimentaires par les loups serait utile pour évaluer leur exposition potentielle à des composés toxiques, tels que les microplastiques (Prata et Dias-Pereira 2023) ou les rodenticides (Musto et al. 2024).

Avec une forte densité de peuplement humain, les paysages fortement anthropisés du nord et du centre de l'Italie sont également riches en animaux de compagnie, tels que les chats ou les chiens. Des données empiriques, issues de l'analyse du contenu stomacal de loups trouvés dans le nord de l'Italie (voir l'Annexe supplémentaire S4), **indiquent que les loups peuvent s'attaquer aux animaux de compagnie, en particulier aux chats**. Étant donné que les chats et les chiens domestiques ont un impact prédateur majeur sur les petits vertébrés (Doherty et al. 2017 ; Loss et al. 2022), évaluer dans quelle mesure les loups s'en nourrissent sera utile pour comprendre comment la suppression des prédateurs domestiques peut avoir des effets en cascade sur les petits vertébrés (Kuijper et al. 2024). Il est également crucial de comprendre la consommation de chats et de chiens domestiques par les loups, compte tenu des nombreux **agents pathogènes** qu'ils partagent (Lescureux et Linnell 2014). **Par exemple, la prédation sur les chats peut exposer les loups à la toxoplasmose, ce qui peut entraîner des modifications de leur comportement** (Meyer et al. 2022) et, par **conséquent**, de leur écologie alimentaire. Un risque similaire peut également découler de la prédation sur le lapin à queue blanche (*Sylvilagus floridanus*, Canova et Meriggi 2025 ; Travain et al. 2025), une espèce envahissante qui, en Italie, est courante dans les plaines anthropisées et constitue également un hôte régulier de *Toxoplasma gondii* (Zanet et al. 2013).

Les paysages anthropisés du centre et du nord de l'Italie sont également très propices à la présence du **ragondin**. Des études existantes indiquent que le ragondin peut constituer une proie importante pour les loups (Ferretti et al. 2019). Étant donné que le ragondin est une espèce exotique envahissante, qui a un impact négatif sur les écosystèmes de son aire d'invasion en altérant le sol, la qualité de l'eau et la végétation (Sofia et al. 2017 ; De Michelis et al. 2024), l'étude du régime alimentaire des loups dans les paysages anthropisés sera utile pour évaluer leur rôle écologique en tant que prédateurs d'un « ingénieur écologique » envahissant et largement répandu.

Enfin, il convient de noter que le régime alimentaire des loups n'a jamais été étudié dans ces zones de la plaine du Pô où l'espèce vit dans des districts pratiquant l'élevage intensif. Bien que ces zones ne représentent qu'une minorité de l'aire de répartition de l'espèce (0,9%) et

malgré le fait que le rôle écologique que les loups peuvent y jouer reste incertain, nous estimons que la compréhension de leur régime alimentaire dans ces conditions est précieuse d'un point de vue de la conservation. **En effet**, si les loups se nourrissent de restes d'abattage ainsi que d'autres sous-produits (Ciucci et al. 2020 ; Nowak et al. 2026), ils peuvent être exposés à un large éventail d'agents pathogènes, y compris des bactéries résistantes aux antibiotiques (Dolejska 2020).

Limites de cette étude

Bien que nous estimions que nos résultats puissent être utiles pour identifier les lacunes dans les connaissances et orienter de nouvelles recherches sur le régime alimentaire des loups, il est important de souligner que cette étude présente également certaines limites. **Par exemple, nous n'avons pris en compte que les études menées après 2007.** Nous avons choisi de ne pas passer en revue les études préexistantes, car nous avons constaté qu'elles n'étaient souvent pas disponibles sous forme numérique, ce qui aurait pu biaiser nos résultats. **Cependant**, à notre avis, l'inclusion d'études antérieures à 2007 n'aurait fait que souligner davantage les différences entre les **quatre** principaux types d'environnements de notre étude. **En effet**, il y a 20 à 30 ans, les loups étaient davantage cantonnés à des zones à faible perturbation (Bassi et al., 2015). Nous pensons également que les différences de couverture entre les différents environnements auraient été beaucoup plus marquées si nous avions également classé les zones côtières (Figure supplémentaire S4 de l'Annexe supplémentaire S1), qui ont été exclues en raison de valeurs manquantes dans les maillages relatifs aux ongulés sauvages et à l'anthropisation. Les côtes Italiennes sont fortement anthropisées, et leur exclusion a probablement réduit la proportion de paysages anthropisés dans l'aire de répartition.

De plus, dans notre étude, nous avons utilisé des prévisions basées sur des modèles concernant l'abondance des ongulés sauvages, obtenues à partir des prises de chasse. Bien que les prises de chasse puissent différer de la densité réelle des animaux dans l'environnement (Imperio et al. 2010), nos données avaient été calibrées et se sont avérées refléter les gradients à grande échelle de l'abondance des grands ongulés (consortium ENETWILD et al. 2022). L'adéquation environnementale prévue pour le ragondin, qui était élevée pour le nord de l'Italie (voir l'annexe supplémentaire S1), correspond également aux tendances observées dans l'abondance de cette espèce, qui, dans la plaine du Pô, fait l'objet d'un abattage intensif, avec des milliers d'individus tués chaque année (Bertolino et al. 2012). Nous sommes également parfaitement conscients que les loups font preuve d'une grande flexibilité alimentaire, qui va bien au-delà des espèces proies que nous avons prises en compte (Newsome et al. 2016). **Néanmoins**, nous estimons que nos résultats peuvent tout de même contribuer à combler les lacunes concernant le régime alimentaire des loups, ce qui peut s'avérer utile pour comprendre et prédire leur rôle écologique en tant que prédateurs dans divers écosystèmes.

Nous estimons également que les études futures devraient tenir compte de la densité du bétail qui paît effectivement dans l'environnement, en raison de la présence d'élevages extensifs.

Bien que l'identification des zones présentant différents types d'élevage puisse être déduite à partir des densités totales de bétail, la cartographie de la répartition des systèmes d'élevage extensifs serait utile pour identifier plus précisément les zones où les loups peuvent chasser ou se nourrir de charognes de ces espèces. À l'heure actuelle, les estimations du cheptel en pâturage n'ont été élaborées qu'à l'échelle locale (Dragonetti et al. 2025), mais il est plausible

qu'à l'avenir, des estimations à grande échelle deviennent disponibles (par exemple, grâce à l'imagerie satellite, Delplanque et al. 2024).

Enfin, une limite majeure de cette étude réside dans l'utilisation de l'anthropisation du paysage comme indicateur de la disponibilité des déchets alimentaires. Bien que les déchets alimentaires soient fortement corrélés à la densité humaine, nous reconnaissons que la quantité réelle de déchets alimentaires non éliminés pourrait varier considérablement dans l'espace et dans le temps, en fonction des différences entre les administrations publiques locales (Pasotti 2010). Bien que cela soit extrêmement exigeant, il serait extrêmement précieux que de futures études associent la sélection des déchets alimentaires par les loups à leur quantification dans l'environnement, par le biais d'enquêtes de terrain.

Recommandations pour les recherches futures

Les loups ont rapidement étendu leur aire de répartition à travers l'Europe et continuent de le faire, mais la recherche sur leurs habitudes alimentaires peine à suivre le rythme. **En conséquence**, on sait peu de choses sur le régime alimentaire des loups dans les zones nouvellement colonisées, malgré les différences environnementales probables par rapport aux populations établies de longue date. Ces lacunes sont particulièrement importantes étant donné que les conditions environnementales de ces zones nouvellement colonisées pourraient conduire à de nouveaux rôles écologiques pour les loups (Kuijper et al. 2024), avec des conséquences potentiellement majeures pour la dynamique des écosystèmes et les interactions entre l'homme et le loup.

Au niveau Italien, nos résultats soulignent la nécessité de donner la priorité à l'étude du régime alimentaire des loups dans trois environnements principaux. Le premier concerne les paysages anthropisés du nord et du centre de l'Italie, où les loups vivent à proximité des agglomérations humaines et peuvent s'attaquer aux animaux de compagnie et aux ragondins, une espèce exotique envahissante. **De plus**, il est également crucial d'étudier le régime alimentaire des loups colonisant les zones de la plaine du Pô où l'élevage est intensif, où ils pourraient se nourrir de charognes et de sous-produits animaux. Nos résultats **soulignent** également la nécessité d'étudier le régime alimentaire des loups dans les régions du sud de l'Italie, où le seul ongulé sauvage abondant est le sanglier, dont les populations seront bientôt décimées par la peste porcine africaine. Enfin, d'un point de vue méthodologique, notre étude illustre comment les données relatives à la répartition des ressources alimentaires potentielles peuvent être utilisées pour identifier et corriger les biais spatiaux présents dans les études existantes sur l'écologie alimentaire des loups. Nous espérons donc que notre étude pourra être reproduite à des échelles spatiales plus larges (par exemple, à l'échelle Européenne) afin d'acquérir une meilleure compréhension du régime alimentaire des loups et d'orienter les recherches futures visant à mieux cerner leurs impacts en tant que prédateurs et charognards.

References

- Agnoletti M, 2018. *Storia del Bosco: Il Paesaggio Forestale Italiano*. Bari: Gius, Laterza & Figli Spa.
- Apollonio M, Chirichella R, 2023. Deer and climate change: impacts and perspectives. *Anim Prod Sci* **63**(16):1573–1582.
- Axelsson E, Ratnakumar A, Arendt ML, Maqbool K, Webster MT *et al.*, 2013. The genomic signature of dog domestication reveals adaptation to a starch-rich diet. *Nature* **495**(7441): 360–364.
- Balestrieri A, Zenato M, Fontana E, Vezza P, Remonti L *et al.*, 2016. An indirect method for assessing the abundance of introduced pest *Myocastor coypus* (Rodentia) in agricultural landscapes. *J Zool* **298**(1):37–45.
- Barocas A, Hefner R, Ucko M, Merkle JA, Geffen E, 2018. Behavioral adaptations of a large carnivore to human activity in an extremely arid landscape. *Anim Conserv* **21**(5):433–443.
- Barrios-García MN, Ballari SA, 2012. Impact of wild boar (*Sus scrofa*) in its introduced and native range: a review. *Biol Invasions* **14**(11):2283–2300.
- Bassi E, Gazzola A, Bongì P, Scandura M, Apollonio M, 2020. Relative impact of human harvest and wolf predation on two ungulate species in Central Italy. *Ecol Res* **35**(4):662–674.
- Bassi E, Pervan I, Ugarković D, Kavčić K, Maksan MT *et al.*, 2021. Attacks on hunting dogs: the case of wolf–dog interactions in Croatia. *Eur J Wildl Res* **67**(1):1–9.
- Bassi E, Willis SG, Passilongo D, Mattioli L, Apollonio M, 2015. Predicting the spatial distribution of wolf (*Canis lupus*) breeding areas in a mountainous region of Central Italy. *PLoS One* **10**(6):e0124698.
- Bernes C, Macura B, Jonsson BG, Junninen K, Müller J *et al.*, 2018. Manipulating ungulate herbivory in temperate and boreal forests: effects on vegetation and invertebrates. A systematic review. *Environ Evid* **7**(1):1–32.
- Bertolino S, Guichón ML, Carter J, Francis RA, 2012. *Myocastor coypus* Molina (coypu). In: Francis RA, editor. *A Handbook of Global Freshwater Invasive Species*. 1st edn. Abingdon-on-Thames: Routledge, 357–369.
- Brivio F, Apollonio M, Anderwald P, Filli F, Bassano B *et al.*, 2024. Seeking temporal refugia to heat stress: increasing nocturnal activity despite predation risk. *Proc R Soc B Biol Sci* **291**(2015): 20231587.
- Brivio F, Zurmühl M, Grignolio S, von Hardenberg J, Apollonio M *et al.*, 2019. Forecasting the response to global warming in a heat-sensitive species. *Sci Rep* **9**(1):3048.
- Broggi R, Bongì P, Del Frate M, Sieni S, Cavallera A *et al.*, 2025. Intra-guild competition and ecosystem services of mammal scavengers in a new colonized wolf landscape. *Behav Ecol Sociobiol* **79**(2):1–14.

- Büntgen U, Greuter L, Bollmann K, Jenny H, Liebhold A *et al.*, 2017. Elevational range shifts in four mountain ungulate species from the Swiss Alps. *Ecosphere* **8**(4):e01761.
- Canova L, Meriggi A, 2025. Reclaiming the man-made plain: ecological factors influencing the colonization of the wolf *Canis lupus* in the western Po Plain (NW Italy). *Hystrix* **2025**.
- Capitani C, Bertelli I, Varuzza P, Scandura M, Apollonio M, 2004. A comparative analysis of wolf (*Canis lupus*) diet in three different Italian ecosystems. *Mamm Biol* **69**(1):1–10.
- Cerri J, Chirichella R, Arnold W, Bartoš L, Borowik T *et al.*, 2026. Trends of ungulate species in Europe: not all stories are equal. *Mamm Res* **71**(2).
- Chapron G, Kaczensky P, Linnell JD, von Arx M, Huber D *et al.*, 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* **346**(6216):1517–1519.
- Churski M, Spitzer R, Coissac E, Taberlet P, Lescinskaite J *et al.*, 2021. How do forest management and wolf space-use affect diet composition of the wolf's main prey, the red deer versus a non-prey species, the European bison?. *For Ecol Manag* **479**: 118620.
- Ćirović D, Penezić A, 2019. Importance of slaughter waste in winter diet of wolves (*Canis lupus*) in Serbia. *North West J Zool* **15**(2):175–178.
- Ciucci P, Artoni L, Crispino F, Tosoni E, Boitani L, 2018. Inter-pack, seasonal and annual variation in prey consumed by wolves in Pollino National Park, southern Italy. *Eur J Wildl Res* **64**(1): 1–16.
- Ciucci P, Mancinelli S, Boitani L, Gallo O, Grottoli L, 2020. Anthropogenic food subsidies hinder the ecological role of wolves: insights for conservation of apex predators in human-modified landscapes. *GECCO* **21**:e00841.
- Corlatti L, Iacolina L, Safner T, Apollonio M, Buzan E *et al.*, 2022. Past, present and future of chamois science. *Wildl Biol* **4**: e01025.
- Delplanque A, Théau J, Foucher S, Serati G, Durand S *et al.*, 2024. Wildlife detection, counting and survey using satellite imagery: are we there yet? *GIScience Remote Sens* **61**(1):2348863.
- De Michelis S, Battisti C, Carosi M, 2024. Coypu (*Myocastor coypus*) as ecosystem engineer: composition, size, and density of platforms in a Mediterranean coastal wetland. *Rend Lincei Sci Fis Nat* **35**(3):725–732.
- Di Bernardi C, Chapron G, Kaczensky P, Álvares F, Andrén H *et al.*, 2025. Continuing recovery of wolves in Europe. *PLOS Sustain Transform* **4**(2):e0000158.
- Doherty TS, Dickman CR, Glen AS, Newsome TM, Nimmo DG *et al.*, 2017. The global impacts of domestic dogs on threatened vertebrates. *Biol Conserv* **210**:56–59.
- Dolejska M, 2020. Antibiotic-resistant bacteria in wildlife. In: Manaia C, Donner E, Vaz-Moreira I, Hong P, editors. *Antibiotic Resistance in the Environment: A Worldwide Overview*. Cham: Springer, 19–70.
- Dragonetti C, Masiello G, Villa F, Von Kempis SR, Cipollone M *et al.*, 2025. Map of livestock density in Central Apennines: a standardised protocol. *Nat Conserv* **59**:335–349.
- EFSA, Ståhl K, Boklund AE, Podgórski T, Vergne T *et al.*, 2024. Epidemiological analysis of African swine fever in the European Union during 2023. *EFSA J* **22**(5):e8809.
- ENETWILD-consortium, Illanas S, Croft S, Smith GC, López-Padilla S *et al.*, 2022. New models for wild ungulates occurrence and hunting yield abundance at European scale. *EFSA Support Publ* **19**(10):7631E.
- Esattore B, Saggiomo L, Sensi M, Francia V, Cherin M, 2022. Tell me what you eat and I'll tell you... where you live: an updated review of the worldwide distribution and foraging ecology of the fallow deer (*Dama dama*). *Mamm Biol* **102**(2):321–338.
- Fattorini N, Bonari G, Fini G, Angiolini C, Ferretti F, 2026. Browsing impact on Mediterranean forests: the role of introduced deer and implications for conservation. *Biol Conserv* **313**:111575.
- 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. *Mamm Biol* **99**:119–127.
- Gable TD, Windels SK, Romanski MC, Rosell F, 2018. The forgotten prey of an iconic predator: a review of interactions between grey wolves *Canis lupus* and beavers *Castor* spp. *Mamm Rev* **48**(2):123–138.
- Gazzola A, Avanzinelli E, Bertelli I, Tolosano A, Bertotto P *et al.*, 2007. The role of the wolf in shaping a multi-species ungulate community in the Italian western Alps. *Ital J Zool* **74**(3): 297–307.
- Gerber N, Riesch F, Bojarska K, Zetsche M, Rohwer NK *et al.*, 2024. Do recolonising wolves trigger non-consumptive effects in European ecosystems? A review of evidence. *Wildl Biol* **6**: e01229.
- Gervasi V, Aragno P, Salvatori V, Caniglia R, De Angelis D *et al.*, 2024. Estimating distribution and abundance of wide-ranging species with integrated spatial models: opportunities revealed by the first wolf assessment in south-central Italy. *Ecol Evol* **14**(5):e11285.
- Gervasi V, Linnell JDC, Berce T, Boitani L, Cerne R *et al.*, 2021. Ecological correlates of large carnivore depredation on sheep in Europe. *GECCO* **30**:e01798.
- Gobbi M, Bragalanti N, Lencioni V, Pedrotti L, 2018. Red deer (*Cervus elaphus* Linnaeus, 1758) increasing density effects on species assemblage of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in Alpine forests. *Eur J Wildl Res* **64**(3):32.
- Hardalau D, Codrean C, Iordache D, Fedorca M, Ionescu O, 2024. The expanding thread of ungulate browsing—a review of forest ecosystem effects and management approaches in Europe. *Forests* **15**(8):1311.
- Haswell PM, Kusak J, Hayward MW, 2017. Large carnivore impacts are context-dependent. *Food Webs* **12**:3–13.
- Hughes AC, Orr MC, Ma K, Costello MJ, Waller J *et al.*, 2021. Sampling biases shape our view of the natural world. *Ecography* **44**(9):1259–1269.
- Imperio S, Ferrante M, Grignetti A, Santini G, Focardi S, 2010. Investigating population dynamics in ungulates: do hunting statistics make up a good index of population abundance?. *Wildl Biol* **16**(2):205–214.
- Ingeman KE, Zhao LZ, Wolf C, Williams DR, Ritger AL *et al.*, 2022. Glimmers of hope in large carnivore recoveries. *Sci Rep* **12**(1): 10005.
- Iravani M, Schütz M, Edwards PJ, Risch AC, Scheidegger C *et al.*, 2011. Seed dispersal in red deer (*Cervus elaphus* L.) dung and its potential importance for vegetation dynamics in subalpine grasslands. *Basic Appl Ecol* **12**(6):505–515.
- ISPRA. 2024. Rapporto Rifiuti Urbani, Edizione 2024. https://www.isprambiente.gov.it/files2024/pubblicazioni/rapporti/rapportorifiutiurbani_ed-2024_n406_versione_integrale.pdf

- Janeiro-Otero A, Newsome TM, Van Eeden LM, Ripple WJ, Dormann CF, 2020. Grey wolf (*Canis lupus*) predation on livestock in relation to prey availability. *Biol Conserv* **243**:108433.
- Jędrzejewski W, Niedziałkowska M, Hayward MW, Goszczyński J, Jędrzejewska B *et al.*, 2012. Prey choice and diet of wolves related to ungulate communities and wolf subpopulations in Poland. *J Mammal* **93**(6):1480–1492.
- Kassambara A, 2017. *Practical Guide to Cluster Analysis in R: Unsupervised Machine Learning* (Vol. 1 Multivariate Analysis). [Sthda.com](https://www.sthda.com).
- Klare U, Kamler JF, Macdonald DW, 2011. A comparison and critique of different scat-analysis methods for determining carnivore diet. *Mamm Rev* **41**(4):294–312.
- Klich D, Sobczuk M, Basak SM, Wierzbowska IA, Tallian A *et al.*, 2021a. Predation on livestock as an indicator of drastic prey decline? The indirect effects of an African swine fever epidemic on predator–prey relations in Poland. *Ecol Indic* **133**:108419.
- Klich D, Yanuta G, Sobczuk M, Balcerak M, 2021b. Indirect effect of African swine fever on the diet composition of the gray wolf *Canis lupus*—a case study in Belarus. *Animals (Basel)* **11**(6):1758.
- Kojala I, Hallikainen V, Kūbarsepp M, Männil P, Tikunen M *et al.*, 2022. Does prey scarcity increase the risk of wolf attacks on domestic dogs? *Wildl Biol* **5**:e01038.
- Kuijper DP, De Kleine C, Churski M, Van Hooft P, Bubnicki J *et al.*, 2013. Landscape of fear in Europe: wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecography* **36**(12):1263–1275.
- Kuijper DP, Sahlén E, Elmhagen B, Chamaillé-Jammes S, Sand H *et al.*, 2016. Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. *Proc R Soc B Biol Sci* **283**(1841):20161625.
- Kuijper DPJ, Diserens TA, Say-Sallaz E, Kasper K, Szafraniec PA *et al.*, 2024. Wolves recolonize novel ecosystems leading to novel interactions. *J Appl Ecol* **00**:1–16.
- La Morgia V, Marucco F, Aragno P, Salvatori V, Gervasi V *et al.*, 2022. Stima della distribuzione e consistenza del lupo a scala nazionale 2020/2021. *Relazione Tecnica Realizzata Nell'ambito Della Convenzione ISPRA-Ministero Della Transizione Ecologica "Attività di Monitoraggio Nazionale Nell'ambito del Piano di Azione del Lupo"*.
- 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. *GECCO* **54**:e03069.
- Lescureux N, Linnell JD, 2014. Warring brothers: the complex interactions between wolves (*Canis lupus*) and dogs (*Canis familiaris*) in a conservation context. *Biol Conserv* **171**:232–245.
- Loss SR, Boughton B, Cady SM, Londe DW, McKinney C *et al.*, 2022. Review and synthesis of the global literature on domestic cat impacts on wildlife. *J Anim Ecol* **91**(7):1361–1372.
- Loy A, Bon M, Di Febbraro M, Baisero D, Amori G, 2025. *Atlante dei Mammiferi in Italia*. Latina: Edizioni Belvedere e Associazione Teriologica Italiana.
- Malagnino A, Courbin N, Bonnot N, Garel M, Marchand P *et al.*, 2024. The availability of thermal refuges shapes the thermoregulatory behavioural tactic of a heat-sensitive alpine endotherm species. *ResearchSquare*. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-3923795/v1>
- Mancinelli S, Boitani L, Ciucci P, 2018. Determinants of home range size and space use patterns in a protected wolf (*Canis lupus*) population in the central Apennines, Italy. *Can J Zool* **96**(8):828–838.
- Marucco F, Pletscher DH, Boitani L, 2008. Accuracy of scat sampling for carnivore diet analysis: wolves in the Alps as a case study. *J Mamm* **89**(3):665–673.
- Marucco F, Reinhardt I, Avanzinelli E, Zimmermann F, Manz R *et al.*, 2023. Transboundary monitoring of the wolf alpine population over 21 years and seven countries. *Animals (Basel)* **13**(22):3551.
- Masoero G, Gencheva KG, Isot N, Bersier LF, Tettamanti F *et al.*, 2024. Shrinking alpine chamois: higher spring temperatures over the last 27 years in Switzerland are linked to a 3 kg reduction in body mass of yearlings. *R Soc Open Sci* **11**(3):231295.
- Mason TH, Stephens PA, Apollonio M, Willis SG, 2014. Predicting potential responses to future climate in an alpine ungulate: interspecific interactions exceed climate effects. *Glob Change Biol* **20**(12):3872–3882.
- Mattioli L, Canu A, Passilongo D, Scandura M, Apollonio M, 2018. Estimation of pack density in grey wolf (*Canis lupus*) by applying spatially explicit capture-recapture models to camera trap data supported by genetic monitoring. *Front Zool* **15**(1):1–15.
- 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. *Eur J Wildl Res* **57**(4):909–922.
- Melis C, Jędrzejewska B, Apollonio M, Bartoń KA, Jędrzejewski W *et al.*, 2009. Predation has a greater impact in less productive environments: variation in roe deer, *Capreolus capreolus*, population density across Europe. *Glob Ecol Biogeogr* **18**(6):724–734.
- Meriggi A, Brangi A, Schenone L, Signorelli D, Milanese P, 2011. Changes of wolf (*Canis lupus*) diet in Italy in relation to the increase of wild ungulate abundance. *Ethol Ecol Evol* **23**(3):195–210.
- Meriggi A, Lovari S, 1996. A review of wolf predation in Southern Europe: does the wolf prefer wild prey to livestock?. *J App Eco* **33**(6):1561–1571.
- Meyer CJ, Cassidy KA, Stahler EE, Brandell EE, Anton CB *et al.*, 2022. Parasitic infection increases risk-taking in a social, intermediate host carnivore. *Comm Biol* **5**(1):1180.
- Mohammadi A, Kaboli M, Sazatornil V, López-Bao JV, 2019. Anthropogenic food resources sustain wolves in conflict scenarios of Western Iran. *PLoS One* **14**(6):e0218345.
- Mori E, Benatti L, Lovari S, Ferretti F, 2017. What does the wild boar mean to the wolf?. *Eur J Wildl Res* **63**(1):1–5.
- Mori E, Puttock A, Viviano A, Mosini A, Campbell-Palmer R *et al.*, 2024a. How much Eurasian beaver activity is there in Italy? Using field signs to monitor and map a returned species. *Mamm Res* **69**(4):519–532.
- Mori E, Viviano A, Ferri M, Ancillotto L, Grignolio S *et al.*, 2024b. Sika deer *Cervus nippon* out of the blue: a cryptic invasion in Italy. *Mamm Biol* **104**:1–6.
- Musto C, Cerri J, Capizzi D, Fontana MC, Rubini S *et al.*, 2024. First evidence of widespread positivity to anticoagulant rodenticides in grey wolves (*Canis lupus*). *Sci Total Environ* **915**:169990.
- Musto C, Cerri J, Galaverni M, Caniglia R, Fabbri E *et al.*, 2021. Men and wolves: anthropogenic causes are an important driver of wolf mortality in human-dominated landscapes in Italy. *GECCO* **32**:e01892.

- Newsome TM, Boitani L, Chapron G, Ciucci P, Dickman CR *et al.*, 2016. Food habits of the world's grey wolves. *Mamm Rev* **46**(4):255–269.
- Nowak S, Baranowska W, Szewczyk M, Witek M, Catus I *et al.*, 2026. Discarded carrion of poultry lures wolves to farms. *Eur J Wildl Res* **72**(1):2.
- Nowak S, Mysłajek RW, Kłosińska A, Gabryś G, 2011. Diet and prey selection of wolves (*Canis lupus*) recolonising Western and Central Poland. *Mamm Biol* **76**(6):709–715.
- Palmegiani I, Gazzola A, Apollonio M, 2013. Wolf diet and its impact on the ungulates community in a new recolonized area of Western Alps: Gran Paradiso National Park. *Folia Zool* **62**(1):59–66.
- Pasotti E, 2010. Sorting through the trash: the waste management crisis in Southern Italy. *South Eur Soc Polit* **15**(2):289–307.
- Passoni G, Coulson T, Cagnacci F, Hudson P, Stahler DR *et al.*, 2024. Investigating tritrophic interactions using bioenergetic demographic models. *Ecology* **105**(1):e4197.
- Pavone S, Iscaro C, Dettori A, Feliziani F, 2023. African swine fever: the state of the art in Italy. *Animals (Basel)* **13**(19):2998.
- Prata JC, Dias-Pereira P, 2023. Microplastics in terrestrial domestic animals and human health: implications for food security and food safety and their role as sentinels. *Animals (Basel)* **13**(4):661.
- Ramirez JI, Jansen PA, den Ouden J, Moktan L, Herdoiza N *et al.*, 2021. Above-and below-ground cascading effects of wild ungulates in temperate forests. *Ecosystems* **24**(1):153–167.
- Ramirez JI, Jansen PA, Poorter L, 2018. Effects of wild ungulates on the regeneration, structure and functioning of temperate forests: a semi-quantitative review. *For Ecol Manag* **424**:406–419.
- R Core Team, 2025. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing [cited 2026 February 20]. <https://www.R-project.org/>.
- Reiner R, Zedrosser A, Zeiler H, Hackländer K, Corlatti L, 2021. Forests buffer the climate-induced decline of body mass in a mountain herbivore. *Glob Change Biol* **27**(16):3741–3752.
- Reiner R, Zedrosser A, Zeiler H, Hackländer K, Corlatti L, 2022. Habitat and climate shape growth patterns in a mountain ungulate. *Ecol Evol* **12**(3):e8650.
- Riesch F, Wichelhaus A, Tonn B, Meißner M, Rosenthal G *et al.*, 2022. Grazing by wild red deer can mitigate nutrient enrichment in protected semi-natural open habitats. *Oecologia* **199**(2):471–485.
- Schertler A, Rabitsch W, Moser D, Wessely J, Essl F, 2020. The potential current distribution of the coypu (*Myocastor coypus*) in Europe and climate change induced shifts in the near future. *NeoBiota* **58**:129–160.
- Schütz M, Risch AC, Leuzinger E, Krüsi BO, Achermann G, 2003. Impact of herbivory by red deer (*Cervus elaphus* L.) on patterns and processes in subalpine grasslands in the Swiss National Park. *For Ecol Manag* **181**(1–2):177–188.
- Semenzato P, Cagnacci F, Ossi F, Eccel E, Morellet N *et al.*, 2021. Behavioural heat-stress compensation in a cold-adapted ungulate: forage-mediated responses to warming Alpine summers. *Ecol Lett* **24**(8):1556–1568.
- Sofia G, Masin R, Tarolli P, 2017. Prospects for crowdsourced information on the geomorphic ‘engineering’ by the invasive Coypu (*Myocastor coypus*). *Earth Surf Process Landf* **42**(2):365–377.
- Suzuki M, 2025. Ecosystem transition due to deer overabundance: insights from long-term studies and future considerations. *Ecol Res* **40**(1):3–19.
- Thel L, Garel M, Marchand P, Bourgoin G, Loison A, 2024. Too hot or too disturbed? Temperatures more than hikers affect circadian activity of females in northern chamois. *Anim Behav* **210**:347–367.
- Torretta E, Caviglia L, Serafini M, Meriggi A, 2018. Wolf predation on wild ungulates: how slope and habitat cover influence the localization of kill sites. *Curr Zool* **64**(3):271–275.
- Torretta E, Serafini M, Imbert C, Milanese P, Meriggi A, 2017. Wolves and wild ungulates in the Ligurian Alps (Western Italy): prey selection and spatial-temporal interactions. *Mammalia* **81**(6):537–551.
- Travain T, Filonzi L, Ferrari C, Fogu L, Ardenghi A *et al.*, 2025. A morphological and molecular approach confirms Italian wolf *Canis lupus italicus* predation on alien invasive species in the Po Plain and supports its role in providing ecosystem services. *J Vertebr Biol* **74**(25003):25003-1.
- 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* **31**(2):154.
- van Beeck Calkoen ST, Kuijper DP, Apollonio M, Blondel L, Dormann CF *et al.*, 2023. Numerical top-down effects on red deer (*Cervus elaphus*) are mainly shaped by humans rather than large carnivores across Europe. *J Appl Ecol* **60**(12):2625–2635.
- Wilmers CC, Levi T, Prugh LR, Ruprecht J, Stahler DR, 2025. The ecological impacts of large-carnivore recovery in North America. *Annu Rev Ecol Evol Syst* **56**(1):337–363.
- Wirsing AJ, Newsome TM, 2021. Scavenging effects of large canids. *Integr Comp Biol* **61**(1):117–131.
- Wolf Alpine Group 2024. The wolf Alpine population in 2020–2024 over 7 countries. In: Technical report for LIFE WolfAlps EU project LIFE18 NAT/IT/000972, Action C4. https://www.lifewolfalps.eu/wp-content/uploads/2025/01/WAG_Deliverable_C4_2020_2024-1.pdf
- Zanet S, Palese V, Trisciuglio A, Alonso CC, Ferroglio E, 2013. Encephalitozoon cuniculi, toxoplasma gondii and Neospora caninum infection in invasive Eastern Cottontail Rabbits Sylvilagus floridanus in Northwestern Italy. *Vet Parasitol* **197**(3–4):682–684.
- Zanni M, Brogi R, Merli E, Apollonio M, 2023. The wolf and the city: insights on wolves conservation in the anthropocene. *Anim Conserv* **26**(6):766–780.
- Zlatanova D, Ahmed A, Valasseva A, Genov PV, 2014. Adaptive diet strategy of the wolf (*Canis lupus*) in Europe: a review. *Acta Zool Bulg* **66**(4):439–452.