Rapport sur le conditionnement aversif à court terme d'un loup documenté par télémétrie

European Journal of Wildlife Research (2023) 69:64
https://doi.org/10.1007/s10344-023-01693-z

RESEARCH

A report of short-term aversive conditioning on a wolf documented through telemetry

Michele Zanni[1] · Francesca Brivio[1] · Duccio Berzi[1] · Sonia Calderola[2] · Siriano Luccarini[1] · Liliana Costanzi[1] · Fabio Dartora[1] · Marco Apollonio[1]

Résumé

La prédation du bétail par les grands prédateurs est l'une des principales préoccupations en matière de conservation des espèces, car elle suscite des réactions rapides et efficaces. Par conséquent, l'atténuation des conflits est essentielle pour assurer la coexistence à long terme des prédateurs avec les humains. Nous avons procédé à un **conditionnement aversif** (CA) avec des balles en caoutchouc sur un loup porteur d'un collier qui s'était montré particulièrement audacieux envers un berger transhumant et qui s'était attaqué au bétail. En exploitant les données uniques de localisation à résolution fine disponibles avant et après le **conditionnement aversif**, ainsi que des études rétrospectives minutieuses sur le terrain, nous avons pu analyser les effets du **conditionnement aversif** sur le comportement des loups. Notre étude a révélé qu'après un seul événement d'AC, le loup a modifié son comportement spatial et prédateur : le loup a modifié son utilisation de l'espace en augmentant la distance par rapport aux humains et a cessé d'attaquer les fermes au cours des deux mois suivants ; en fait, le seul bétail attaqué après l'AC était représenté par un mouton et deux chèvres perdus par les bergers qui avaient quitté les pâturages alpins. Cette étude représente une première étape pour accroître les connaissances sur l'effet de l'AC sur le loup. D'autres chercheurs sont encouragés à mener et à publier des résultats sur ce sujet afin de fournir un ensemble d'outils utiles et largement testés pour promouvoir la conservation du loup dans les paysages dominés par l'homme.

INTRODUCTION

Un nombre croissant de grands carnivores dans certaines régions du monde a été signalé au cours des dernières années (Chapron et al. 2014), de même que des conflits entre humains et prédateurs (Lute et al. 2018 ; Hoffmann et al. 2019 ; Pettersson et al. 2021 ; Bogezi et al. 2021). Des stratégies efficaces pour atténuer ces conflits devraient impliquer des décisions équilibrant l'efficacité et les coûts des mesures de gestion, tout en tenant compte du bien-être des animaux et de l'acceptabilité sociale et éthique (Breck et al. 2017 ; Moreira-Arce et al. 2018 ; Sampson et Van Patter 2020). Dans la mesure du possible, les interventions non létales devraient être préférées au contrôle létal, comme le préconise de plus en plus la communauté de la conservation (Dubois et al. 2017). En outre, dans de nombreux pays Européens, les grands carnivores sont protégés par la loi, ce qui rend inapplicables les techniques de gestion létale pour ces individus problématiques, comme cela est couramment pratiqué en Amérique du Nord.

Le débat sur les **méthodes alternatives non létales** pour gérer et atténuer les conflits entre les grands carnivores et les humains s'intensifie (Shivik 2006 ; McManus et al. 2015 ; Blackwell et al. 2016 ; Berzi et al. 2021), en grande partie à cause d'une opinion publique de plus en plus opposée aux interventions létales. Il existe plusieurs méthodes de dissuasion non létales pour éviter les conflits entre les prédateurs et les humains (Shivik 2006 ; Blackwell et al. 2016 ; Sampson et Van Patter 2020). Ces méthodes sont basées sur deux approches principales (Shivik et Martin 2000) : les approches par stimulus perturbateurs et les approches par stimulus aversifs. Les **premières** agissent en perturbant l'accès du prédateur à la ressource et en l'effrayant (par exemple, le bizutage au niveau de la communauté, Bonnell et Breck 2017). La **seconde** méthode vise à modifier le comportement du prédateur par le biais du conditionnement : cette méthodologie vise à faire en sorte que le prédateur associe une douleur physique et/ou des sentiments d'inconfort (par exemple, maladie, nausée, vomissement) à un élément de l'environnement tel que l'odeur, le goût et la présence humaine. En raison de ce renforcement négatif, l'animal devrait éviter le stimulus précédemment attractif (McCarthy et Seavoy 1994 ; Linnell et al. 1996 ; Tobajas et al. 2020), recréant ainsi le paysage de la peur (Gaynor et al. 2019). Bien qu'il existe des connaissances approfondies sur certaines techniques non létales (garde électronique : Linhart et al. 1992 ; chiens de garde : Fritts et al. 2003 ; fladry : Musiani et al. 2003 ; colliers en plastique dur : King 2004 ; bizutage au niveau de la communauté : Bonnell and Breck 2017), le manque de connaissances est évident pour les techniques qui utilisent le **conditionnement aversif** (par exemple, colliers à chocs électriques : Shivik et al. 2002 ; balles en caoutchouc : Beckmann et al. 2004 ; aversion alimentaire conditionnée : Tobajas et al. 2020). Par exemple, l'utilisation de balles en caoutchouc pour effrayer le prédateur est peu documentée, même si plusieurs pays Européens, comme la France, l'Italie et la Suède, peuvent les utiliser à des fins de gestion. Sur ce sujet, les connaissances anecdotiques sont nombreuses alors que la littérature scientifique est très rare (Rauer et al. 2003). L'une des rares études publiées a testé des balles en caoutchouc dans différentes situations sur des ours bruns, avec quelques individus radiomarqués qui ont été étudiés après l'événement de conditionnement des balles (Rauer et al. 2003).

Sur plusieurs autres espèces problématiques, comme le loup, la littérature scientifique est très rare. Par cette étude, nous souhaitons combler ces lacunes en publiant les premiers résultats obtenus à partir d'une expérience de **conditionnement aversif** réalisée sur un loup problématique habitué à la présence de bergers. Nous avons prévu qu'après l'intervention de conditionnement aversif, le loup éviterait davantage les humains et réduirait son activité de prédateur sur le bétail. Notre objectif est également d'inciter d'autres auteurs disposant de données comparables à reproduire l'expérience dans d'autres contextes et à publier et partager leurs résultats.

AIRE D'ETUDE

L'étude a été menée durant l'été 2021 dans les Préalpes Italiennes du Nord-Est (45°52'24 N, 11°47'57 E ; Fig. 1) sur le massif du Grappa. La zone d'étude (35 008 ha, altitude : 110-1775 m) est caractérisée par un climat océanique selon la classification de Köppen (Pinna 1978), également appelé Cool temperate (Cf) selon le schéma de Köppen-Geigers (Fratianni et Acquaotta 2017). L'hiver est la saison la plus froide, la température moyenne du mois le plus froid étant comprise entre 0 et -3°C. L'été est la saison la plus chaude, la température moyenne du mois le plus chaud allant de 15 à 19,9°C (Fratianni et Acquaotta 2017). Les

précipitations annuelles s'élèvent à 1200-1500 mm, sans différences significatives entre les saisons. La zone d'étude est principalement couverte de forêts (forêt à feuilles caduques 54% ; forêt mixte 14%). Les zones ouvertes occupent environ 30% de la zone d'étude et comprennent des prairies, des pâturages, des terres arables et des zones anthropisées. L'élevage est une activité économique importante, avec quelques milliers de moutons qui passent le printemps et l'été dans le massif du Grappa. Le temps passé dans les pâturages d'altitude par les troupeaux d'ovins commence en juin et peut durer longtemps, avec une conclusion allant de la fin août à la mi-octobre, en fonction des conditions environnementales dans les différentes zones d'alimentation. La zone d'étude est caractérisée par une présence humaine considérable au printemps et en été, due à la fois au tourisme et au pâturage du bétail. La zone a été récemment occupée par des loups : la première reproduction a été documentée en 2017 avec une meute composée de deux adultes et six petits (Avanzinelli et al. 2018). Le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) et le chamois (*Rupicapra rupicapra*) sont les espèces d'ongulés les plus abondantes, mais on trouve également le mouflon méditerranéen (*Ovis aries*) et le sanglier (*Sus scrofa*) en faibles densités.

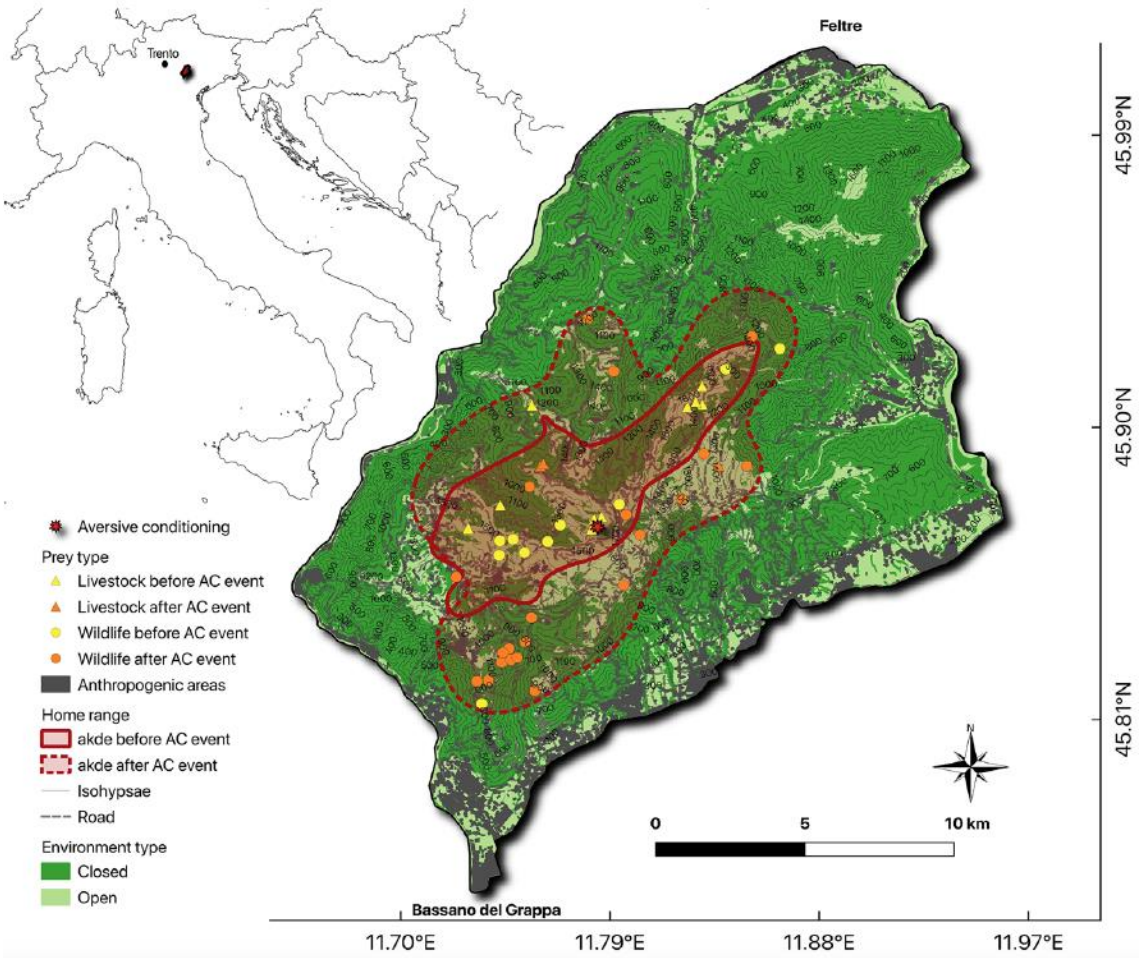

Fig. 1 Carte de l'Italie (en haut à gauche) montrant la localisation de la zone d'étude, située dans les Préalpes Italiennes du nord-est, et un agrandissement de la carte montrant la localisation de l'événement de condition aversive (AC), le domaine vital du loup avant (du 07/06/2021 au 19/08/2021) et après l'événement AC (du 19/08/2021 au 17/10/2021), et les positions des proies du loup observées dans la période avant et après l'événement AC. La carte a été générée dans Qgis

METHODE

Collecte des données

Nous avons capturé cinq loups entre 2019 et 2021 à l'aide de pièges à mâchoires (FremontTM Humane Foot Snare Wolf/Cougar 1/8 7 × 7 et FremontTM Humane Foot Snare Fox/Coyote 3/32 7 × 7). Une fois capturés, les loups ont été immobilisés à l'aide d'un mélange de médicaments anesthésiants (médétomidine-cétamine) à l'aide d'une sarbacane (Telinject). Nous avons collecté des données biométriques et prélevé des échantillons biologiques ; nous avons pesé les animaux et les avons équipés de colliers GPS (VERTEX Plus Vectronic Aerospace GmbH). A la fin, nous avons injecté de l'atipamezole afin d'inverser l'effet des drogues anesthésiques et nous avons surveillé les loups pendant leur rétablissement. Nous avons programmé les colliers pour qu'ils enregistrent une localisation toutes les 2 heures pendant la journée, de 6h00 à 18h00 UTC, et toutes les 30 minutes pendant la nuit. Nous avons programmé les colliers pour qu'ils transmettent des données deux fois par jour (transmission IRIDIUM).

Nous avons suivi tous les loups munis de colliers à distance et, en utilisant leurs données de localisation, nous avons identifié des grappes de localisations (c'est-à-dire un nombre minimum de deux localisations distantes de 200 m au maximum ; Sand et al. 2005) à vérifier au moyen d'une enquête directe sur le terrain afin d'identifier la prédation des loups. Nous avons distingué les proies du bétail et de la faune sauvage en utilisant les caractéristiques phénotypiques des proies (poils, bois/cornes). L'un des objectifs de l'étude était de tester des méthodes de **conditionnement aversif** qui peuvent être utiles pour réduire la prédation sur le bétail et donc les conflits avec l'homme. A cette fin, nous avons utilisé des clôtures virtuelles tracées autour des élevages de moutons qui sont averties si les loups pénètrent dans le périmètre virtuel autour de l'élevage ; en outre, nous avons mis en place un système d'émissivité composé d'un capteur de proximité combiné à un émetteur de son et de lumière (communément appelé garde radio-activée « RAG » ; Breck et al. 2002).

Durant l'été 2021, l'un des loups suivis (un mâle adulte) s'est montré particulièrement confiant à l'égard d'un berger transhumant dans les alpages (ci-après dénommé berger de référence). Le loup, avec d'autres membres de sa meute, a visité l'enclos en essayant de faire sortir les moutons de la clôture, malgré la présence du berger avec 4 chiens (race Pastore Bergamasco), et une clôture électrifiée. Les systèmes de dissuasion et d'alerte mentionnés précédemment ont été efficaces pour signaler la présence des loups et pour dissuader l'entrée dans le corral des moutons, mais ils ont été inefficaces pour obtenir le résultat que les loups quittent la zone. Du 25 mai au 4 juillet, nous avons observé 18 cas d'approche de loups jusqu'à 10 m du berger avec des distances de fuite réduites. Leur présence a provoqué la panique au sein du troupeau de moutons dans le corral, causant la mort de certains moutons écrasés par les autres et le saut de certains moutons hors du corral, qui ont été rapidement attaqués par les loups en attente. Pour dissuader le loup de s'approcher de la zone utilisée par le berger, nous avons prévu de mettre en œuvre une action de conditionnement aversif (AC). Cette action a été anticipée par une procédure légale impliquant la préparation d'un rapport sur le cas et sur l'action de conditionnement aversif prévue pour le gouvernement régional qui l'a approuvé et l'a envoyé au ministère national de l'environnement ; le ministère a approuvé l'action dissuasive après une évaluation positive de l'Agence Italienne pour la protection de la nature (ISPRA). Suite à l'approbation du projet, du 19 août au 24 septembre,

deux gardes forestiers de la police provinciale sont restés de 19 heures à 12 heures près de la clôture électrique qui protégeait les moutons, observant les environs à l'aide d'une caméra infrarouge (Flir Scout II-640 9 Hz) dans le but de tirer le loup qui s'approchait avec des balles en caoutchouc (Fiocchi 12 bore single bullet) à l'aide d'un fusil de chasse (Franchi, modèle Alcione). Au cours d'une première période (19-29 août), l'étude a été menée tous les jours, tandis que pendant la deuxième période (30 août-24 septembre), l'étude a été menée à une fréquence aléatoire (N = 16). Le protocole d'enquête consistait à viser la cuisse du loup, uniquement lorsque le loup se trouvait à moins de 30 m de la clôture à moutons et qu'il affichait un comportement de prédateur. Après l'événement AC, nous avons suivi le loup de manière intensive en utilisant la télémétrie et 13 pièges photographiques (Browning spec ops advantage) répartis de manière opportuniste à l'intérieur de la zone d'étude sur les principaux points de passage des loups.

Analyse des données

A partir des données de localisation enregistrées par le collier, nous avons comparé une série de paramètres utiles pour comprendre l'effet de l'AC sur l'animal cible. Nous avons supposé que la présence du berger de référence avait une influence sur le loup depuis la première prédation saisonnière (07/06/2021) jusqu'au dernier jour qu'il a passé dans les alpages avant de commencer la transhumance en dehors du territoire de la meute (17/10/2021). Pour éviter l'influence de variables non contrôlées sur cette large échelle temporelle, nous avons également réalisé les analyses sur une échelle temporelle plus courte et considéré une période de 20 jours avant et 20 jours après l'événement AC (du 30/07/2021 au 08/09/2021).

Dans un premier temps, nous avons analysé si le loup changeait de comportement spatial dans la période suivant l'AC par rapport à la période précédant l'AC. En utilisant la méthode d'estimation de la densité du noyau autocorrélé (AKDE ; Fleming et al. 2015), nous avons calculé le domaine vital avant et après l'AC et évalué leur degré de chevauchement, en utilisant la fonction akde du paquet « CTMM » dans R (Calabrese et al. 2016). Ensuite, nous avons calculé les distances quotidiennes moyennes parcourues au cours des deux périodes (avant et après l'AC) en utilisant une méthode d'estimation continue de la vitesse et de la distance (CTSD) mise en œuvre à l'aide de la fonction de vitesse du paquet « CTMM » dans R (Calabrese et al. 2016 ; Noonan et al. 2019). Cela a permis de surmonter certaines lacunes de l'estimation du déplacement en ligne droite, car la méthode CTSD est plus précise et non biaisée car elle tient compte de l'autocorrélation et de la tortuosité des données de localisation (Noonan et al. 2019). Ensuite, pour étudier les caractéristiques environnementales des emplacements des loups et si le loup surveillé a sélectionné différemment des caractéristiques environnementales particulières au cours des deux périodes surveillées, nous avons adopté l'approche de la fonction de sélection des ressources (RSF) avec la « conception de la disponibilité de l'utilisation » (Manly et al. 2007). En conséquence, nous avons apparié les emplacements des loups (ci-après dénommés emplacements « utilisés ») à des emplacements choisis au hasard (ci-après dénommés emplacements « disponibles »). Nous avons échantillonné les emplacements disponibles en générant des points aléatoires indépendants à l'intérieur du polygone convexe minimal (PCM) de 100%, estimé en utilisant les déplacements du loup recueillis tout au long de la période de suivi (du 07/06/2021 au 17/10/2021). Nous avons utilisé un ratio utilisation/disponibilité de 1:20, le jugeant suffisamment large en raison de la complexité de l'environnement dans la zone d'étude. Nous avons ensuite associé les emplacements disponibles aux emplacements utilisés et chaque

association (ratio 1:20) s'est vu attribuer un code d'identification unique (strate-ID). La date et l'heure de l'observation ont été attribuées à l'emplacement utilisé correspondant, ainsi qu'aux emplacements disponibles correspondants. Ensuite, à l'aide d'un logiciel SIG, nous avons attribué à tous les emplacements (utilisés et disponibles) les covariables environnementales suivantes : l'altitude (Alt), le type d'environnement (EType), classé en environnement ouvert (c'est-à-dire prairies, pâturages et forêts), et le nombre de personnes qui ont participé à l'étude. La distance par rapport (**i**) au berger de référence (dSH), (**ii**) aux zones anthropiques et résidentielles (dAA) et (**iii**) à la route la plus proche (dR) a également été calculée. En raison de la tempête Vaiastorm qui a frappé la zone d'étude au cours de l'automne 2018, 1% des arbres de la zone forestière sont tombés, créant des sites d'abris optimaux pour plusieurs animaux, y compris les loups. Par conséquent, en tant que covariable environnementale supplémentaire à prendre en compte dans l'analyse, nous avons également calculé la distance de chaque emplacement de loup à la zone la plus proche avec des arbres tombés (dFT). Enfin, nous avons attribué à chaque emplacement (utilisé et disponible) une variable temporelle binaire liée à la date de l'événement AC (tACevent) : « **avant** » et « **après** ».

Nous avons construit des fonctions de sélection des ressources (RSFs) en utilisant les emplacements des loups. Les coefficients des fonctions de sélection des ressources ont été estimés en ajustant des modèles mixtes linéaires généralisés (GLMM) avec une variable de réponse binaire (utilisé = 1, disponible = 0). Nous avons ajusté les GLMM en utilisant la fonction glmer du paquetage lme4. Les variables prédictives telles que dSH, dAA, dR, dFT, Alt, EType et tACevent ont été utilisées dans le modèle. L'ID de la strate a été inclus comme effet aléatoire dans le modèle. Tous les prédicteurs numériques ont été mis à l'échelle [(x-moyenne)/SD] avant l'exécution de tout modèle afin d'améliorer la convergence glmer (Bates et al. 2015). La sélection des variables a révélé l'absence de colinéarité (coefficient de Pearson $|r_p| < 0{,}6$) et de multicolinéarité (facteur d'inflation de la variance, VIF < 3) entre les prédicteurs.

Nous avons d'abord créé un GLMM avec une structure de modèle complète, sur la base de nos attentes quant à l'effet des prédicteurs sur la sélection des ressources par les loups. Comme nous voulions évaluer si la sélection par le loup avait changé après l'événement AC, tous les prédicteurs environnementaux (dSH, dAA, dR, dFT, Alt, EType) ont été inclus dans le modèle en interaction avec la variable binaire tACevent (avant/après). Nous avons choisi le meilleur modèle en appliquant une procédure AIC par étapes manuelles, en supprimant itérativement le plus mauvais prédicteur (celui ayant la valeur *P* la plus élevée) et en réexécutant le modèle jusqu'à l'obtention d'un modèle ayant l'AIC le plus faible. Enfin, les coefficients bêta estimés par le modèle le plus parcimonieux ont été introduits dans la fonction de sélection des ressources afin d'obtenir les scores RSF, qui sont proportionnels à la probabilité de sélection. Les scores RSF ont été utilisés pour représenter le scénario prédit par le modèle. Nous avons mis en œuvre la RSF séparément aux deux échelles temporelles (grande : en utilisant les données du 07/06/2021 au 17/10/2021, courte : du 30/07/2021 au 08/09/2021).

Dans un dernier temps, nous avons cherché à savoir si le loup avait modifié son comportement prédateur après l'événement AC. Nous avons analysé le nombre de proies sauvages et de proies animales trouvées dans les clusters identifiés à l'aide des données de

localisation des loups avant et après l'événement AC. Nous avons utilisé un test de contingence chi-carré (avec correction de Yates) pour tester l'existence d'une association significative entre les deux variables catégorielles que sont le type de proie (bétail/faune sauvage) et la période (avant/après l'AC).

RESULTATS

L'action AC à l'aide de balles en caoutchouc a été réalisée avec succès le 19 août 2021, lors du premier jour où les opérateurs ont tenté l'approche AC. Les opérateurs ont tiré deux balles en caoutchouc qui ont touché le loup sur la cuisse de la patte arrière gauche à chaque fois, en suivant le protocole. Les jours suivants, les opérateurs n'ont pas vu le loup pendant l'enquête. Lors de l'AC, le loup n'a pas réagi de manière agressive. Il s'est rapidement enfui à plus de 800 m, où il s'est couché pendant environ 30 min. Il a ensuite repris sa fuite à une vitesse plus lente jusqu'à ce qu'il arrive au site de rendez-vous où il est resté jusqu'à la nuit suivante. Grâce aux vidéos enregistrées dans les jours suivant l'événement AC par les pièges-caméras, un vétérinaire a pu vérifier l'état de santé du loup : aucune trace de blessure n'a été détectée, ce qui a également été confirmé par des paramètres de déplacement adéquats : le loup a pu doubler la distance parcourue pendant la nuit suivant l'AC.

Le comportement spatial du loup a changé de manière significative après l'événement AC par rapport à la période qui l'a précédé, comme le montre l'absence de chevauchement des intervalles de confiance estimés pour la taille du domaine vital et la distance quotidienne moyenne. A grande échelle temporelle, la taille du domaine vital a augmenté de 170%, passant de 38,36 km^2 (IC 95% = 32,71-44,95) à 103,58 km^2 (IC 95% = 125,06-84,09 ; Fig. 1). Le chevauchement entre les deux aires d'habitation était de 98,47%, c'est-à-dire que l'ancienne aire d'habitation était incluse dans l'aire d'habitation après l'AC. Après l'événement AC, la distance journalière moyenne parcourue par le loup a varié de manière significative, de 31,33 km/jour (IC 95% = 30,35-32,31) à 42,88 km/jour (IC 95% = 41,64-44,24) et de 26,82 km/jour (IC 95% = 25,24-28,42) à 46,56 km/jour (IC95% = 44,27-48,88) en considérant respectivement l'échelle temporelle large et l'échelle temporelle courte.

Pendant la période de suivi, les localisations du loup se situaient à une distance moyenne du berger de référence de 2464 ± 8 m avant l'AC et de 3715 ± 11 m après. La distance thématique aux routes était de 109 ± 0,5 m avant l'événement AC et de 151 ± 1 m après. Enfin, le loup avant l'événement AC était à 435 ± 1 m des structures anthropogéniques, alors qu'après l'événement AC la distance moyenne était de 406 ± 1 m.

A l'échelle temporelle courte, le modèle RSF le plus parcimonieux comprenait dSH, dAA, dR, dFT, Alt, EType, tACevent et les interactions tACevent*dSH, tACevent*dR, tACevent*dFT, tACevent*Alt et tACevent*EType (Tableau 1). Les prédictions de ce modèle ont montré qu'après l'événement AC, le loup a augmenté la sélection pour les altitudes plus élevées et pour les zones proches d'arbres tombés (Fig. 2). Plus généralement, le loup a augmenté sa sélection pour les habitats ouverts (Tableau 1). Alors que pendant les 20 jours précédant l'événement AC, le loup a fortement sélectionné les zones proches du berger de référence, pendant les 20 jours suivants, ce schéma de sélection a disparu (Fig. 2). Au contraire, avant l'événement AC, la distance aux routes ne semblait pas influencer la sélection spatiale par le loup, mais pendant les 20 jours suivant l'événement AC, il a clairement sélectionné les zones plus éloignées des routes (Fig. 2). Le loup a montré une sélection pour

les zones éloignées des structures anthropogéniques, indépendamment de l'événement AC (Tableau 1).

Tableau 1. Résultats du modèle de fonctions de sélection des ressources le plus parcimonieux à l'échelle temporelle courte par le loup suivi avant et après l'événement de condition aversive (AC), dans la zone d'étude située dans les Préalpes Italiennes du nord-est (du 30/07/2021 au 08/09/2021)

Coefficients	Estimate	Std. error	z-value	*p*-value
(Intercept)	−5.37	0.17	−30.66	<0.001
Alt	−0.22	0.11	−2.04	0.042
dR	−0.08	0.06	−1.36	0.173
dAA	0.12	0.04	2.92	0.004
dSH	−2.43	0.14	−17.55	<0.001
dFT	−1.36	0.11	−12.91	<0.001
tACevent (After)	1.90	0.19	10.02	<0.001
EType (Open)	−0.68	0.14	−4.75	< 0.001
tACevent (After) * Alt	0.91	0.13	6.93	<0.001
tACevent (After) * dR	0.17	0.08	2.16	0.031
tACevent (After) * dSH	2.21	0.15	14.87	<0.001
tACevent (After) * dFT	0.84	0.12	6.79	<0.001
tACevent (After) * EType	1.07	0.18	5.85	<0.001

L'analyse à grande échelle temporelle a confirmé les résultats à courte échelle, sauf que le modèle RSF le plus parcimonieux incluait également les interactions tACevent*dAA (Online Resource, Table S1), suggérant une modification du modèle de sélection par le loup également en raison de la distance aux structures anthropogéniques. En général, les prédictions du meilleur modèle étaient en accord avec les prédictions à l'échelle temporelle courte : le loup a augmenté la sélection pour les altitudes plus élevées, pour les habitats ouverts et pour les zones proches des arbres tombés (Online Resource, Figure S1). Lorsque l'on considère 59 jours après l'événement AC, une sélection plus forte pour les zones éloignées des routes et une sélection plus faible pour les zones éloignées des zones anthropogéniques a été détectée (Online Resource, Figure S1). De plus, les prédictions du modèle RSF à grande échelle temporelle ont montré une faible sélection pour les zones proches du berger de référence (Online Resource, Figure S1).

Nous avons identifié 49 prédations par le loup suivi : 25 pendant la période avant l'AC et 24 après l'événement AC. Le nombre relatif d'espèces de bétail (avant : $N = 15$, après : $N = 3$) prédatées par le loup a varié de manière significative après l'événement AC ($\chi^2 = 9{,}93$; $P = 0{,}002$), avec une augmentation de la prédation sur les ongulés sauvages par rapport au bétail (Online Resource, Figure S2, Tableau S2). Cependant, il faut noter que les trois animaux prédatés (deux chèvres et un mouton) ne faisaient partie d'aucun troupeau : ils étaient seuls dans les bois car ils avaient été perdus par des bergers qui s'étaient déplacés vers les plaines. Si l'on considère uniquement le bétail du berger de référence, l'effet de l'AC réinitialise les prédations : cinq prédations ont été enregistrées avant l'événement AC et zéro prédation après. Le loup expérimental est resté avec la meute jusqu'en décembre 2021 et a continué à s'attaquer aux ongulés sauvages, puis le 22 janvier 2022, il a quitté la meute et s'est dispersé vers le nord en s'éloignant de 80 km, atteignant une zone où il s'est arrêté et où, le 14 mars, il a été filmé avec une femelle adulte qui est devenue sa compagne et qui a donné naissance à 5 petits en mai 2022. Le suivi du loup a cessé le 12 août 2022, lorsque la pile du collier s'est épuisée, jusqu'alors il ne s'était attaqué qu'à des ongulés sauvages.

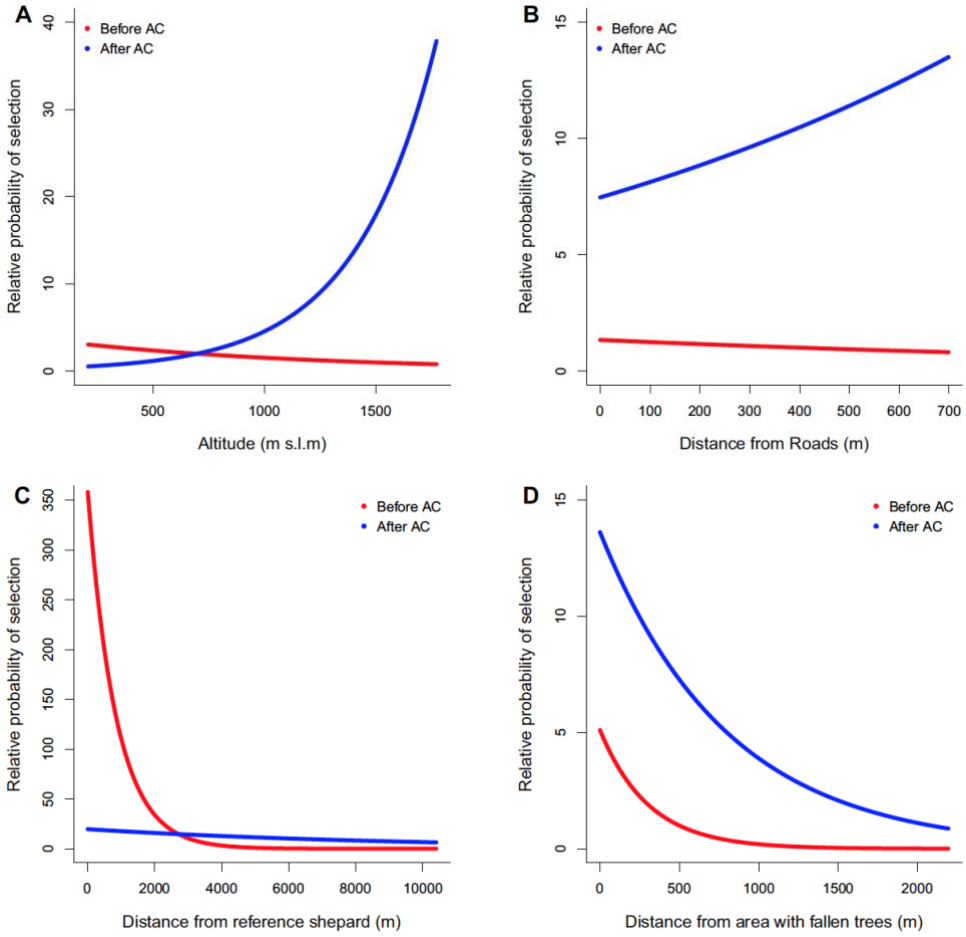

Fig. 2. Probabilité relative de sélection prédite par la fonction de sélection des ressources, qui a été construite à partir des observations de loups collectées du 30/07/2021 au 08/09/2021 (échelle temporelle courte) dans le nord-est des Préalpes Italiennes (Italie). Les graphiques illustrent l'effet de l'interaction entre le temps de l'événement de conditionnement aversif et **A** l'altitude, **B** la distance de la route la plus proche, **C** la distance du berger de référence, et **D** la distance de la zone avec des arbres tombés. La figure a été générée en R

DISCUSSION

En tirant parti des données de localisation détaillées et à résolution fine uniques disponibles avant et après l'événement AC, ainsi que d'une étude de terrain minutieuse a posteriori, nous avons montré que le loup augmentait ses déplacements, modifiait sa sélection des ressources en augmentant les distances par rapport au berger et aux routes, et diminuait sa prédation sur le bétail en ne s'attaquant qu'aux moutons et chèvres errants abandonnés par les bergers, cessant ainsi toute attaque sur le bétail dans les exploitations agricoles.

Après l'événement AC, le loup a augmenté de manière significative les distances quotidiennes moyennes parcourues et la taille du domaine vital, aux deux échelles temporelles (grande et courte). La distance journalière parcourue peut représenter une mesure à court terme des besoins en espace qui reflète au moins en partie la distribution des ressources alimentaires et la stratégie de recherche de nourriture (Garland 1983 ; Carbone et al. 2005). Nous avons supposé que cette augmentation significative des distances journalières moyennes parcourues pouvait être liée au type de ressources alimentaires utilisées par le prédateur. Les résultats sur le taux de prédation soutiennent cette hypothèse : en effet, le ratio entre les espèces sauvages et les espèces de bétail dont le loup est la proie a varié de manière substantielle après l'événement AC. Avant l'événement AC, le loup s'attaquait principalement au bétail qui était généralement concentré dans quelques endroits connus du prédateur, ce qui impliquait moins

de temps et des distances plus courtes pour les trouver. A l'inverse, les animaux sauvages peuvent nécessiter plus d'efforts et de temps pour les recherches puisqu'ils sont généralement répartis de manière plus uniforme. De plus, les proies sauvages sont habituées à la présence de prédateurs et sont capables d'adopter des comportements anti-prédateurs efficaces pour éviter d'être prédatées (Laundré et al. 2001 ; Caro 2005 ; Bongi et al. 2008). Il a été démontré que le processus de domestication entraîne l'inhibition de certains comportements et des changements dans la nature quantitative et qualitative des réponses, telles que les réactions aux prédateurs (Price 1999 ; Mignon-Grasteau et al. 2005 ; Brokordt et al. 2006 ; Ciucci et al. 2020). Ainsi, lorsque le bétail n'est pas protégé et géré de manière adéquate par les agriculteurs, il représente une ressource plus avantageuse que les proies sauvages en termes de compromis coûts-bénéfices. Nous avons émis l'hypothèse que la réduction des attaques sur le bétail par les loups après l'événement AC était principalement due à une perception accrue du risque autour des zones et des activités anthropiques. Cependant, nous ne pouvons pas exclure que la modification du taux de prédation par le loup expérimental ait également été influencée par une modification de la disponibilité et du comportement des proies sauvages. Nous ne pouvons pas non plus exclure que d'autres membres de la meute, qui ne portaient pas de collier, aient pu s'attaquer au bétail lorsque le loup expérimental n'était pas présent, bien qu'il soit intéressant de noter que le loup expérimental n'a jamais attaqué le bétail dans les fermes après l'AC (mais seulement un mouton errant et deux chèvres), non seulement pendant la période où il se trouvait dans la zone de la meute, mais aussi lorsqu'il s'est éloigné pour créer une nouvelle meute à 80 km au nord.

Les résultats du RSF ont montré que la sélection spatiale du loup a également changé de manière significative au cours des deux mois qui ont suivi l'événement AC par rapport à la période qui l'a précédé. Très probablement, à travers l'événement AC, le paysage des loups de l'année a été remodelé (Gaynor et al. 2019). La présence d'humains près du troupeau de moutons, armés de fusils tirant des balles en caoutchouc, serait perçue par le loup comme un danger et, par conséquent, les environs seraient également perçus comme une zone à haut risque (Johnson et al. 2015). Nos résultats soutiennent cette hypothèse : alors qu'avant l'événement AC, le loup sélectionnait fortement les zones proches du berger de référence (c'est-à-dire le berger qui avait subi le plus d'attaques de la part du loup et qui possédait l'alpage sur lequel nous avons effectué l'événement AC), au cours des 20 jours suivants, ce modèle de sélection a disparu, ce qui suggère que le loup a réduit ou annulé ses visites auprès du berger. L'analyse sur les grandes échelles temporelles a montré une faible sélection par le loup pour les zones proches du berger de référence, suggérant un possible effet de dilution de l'AC dans le temps. L'analyse RSF a montré que le loup sélectionnait les zones éloignées des structures anthropogéniques indépendamment de l'événement AC, alors que la sélection pour les zones plus éloignées des routes augmentait après l'AC, probablement parce qu'elles étaient perçues par le loup comme des zones à plus haut risque associées à l'activité humaine (Eggermann et al. 2011 ; Muhly et al. 2019).

Notre étude a révélé qu'un seul événement d'AC utilisant des balles en caoutchouc a réussi à éloigner le loup du berger et plus généralement de la prédation du bétail. Nos résultats sont cohérents avec ceux de Smith et al. (2020), qui ont montré des résultats préliminaires dans lesquels, dans 81% des cas, le **conditionnement aversif** par l'utilisation de balles en caoutchouc sur les loups a réussi à éloigner les prédateurs des zones urbaines. Ceci contraste avec d'autres études sur les ours, qui ont montré que l'utilisation de balles en caoutchouc n'a

pas empêché le prédateur de revenir dans les zones urbaines (Rauer et al. 2003 ; Beckmann et al. 2004 ; Mazur 2010). De plus, dans notre cas d'étude, l'effet semble durer plus d'un mois, c'est-à-dire au moins 59 jours. Cette durée est plus longue que celle rapportée par Beckmann et al. (2004) sur les ours noirs, où l'impact de l'AC était souvent effectif au-delà d'un mois. Malheureusement, nous n'avons pas pu analyser l'efficacité de l'AC pour éloigner le loup du berger pendant une période plus longue, puisque le berger a quitté l'alpage pour redescendre dans les vallées 59 jours après l'événement AC. Cependant, le suivi du comportement de chasse du loup après sa dispersion et jusqu'au mois d'août suivant nous permet de conjecturer un effet durable de l'AC.

Implications en termes de gestion

Avec le retour des grands carnivores, il y a un besoin croissant de systèmes de prévention pour résoudre les conflits avec les humains tout en préservant ces espèces (Woodroffe 2000 ; McManus et al. 2015). L'utilisation de balles en caoutchouc peut être une méthode de conditionnement aversif efficace pour limiter les dommages causés par les grands carnivores, les empêcher de s'approcher des zones urbaines et éviter les solutions illégales pour gérer les problèmes. Il est cependant impératif que le conditionnement aversif soit mis en œuvre dans le cadre d'un programme global de coexistence avec la faune sauvage (Sampson et Van Patter 2020). En ce sens, l'utilisation de **techniques préventives alternatives** moins invasives (par exemple, les chiens de garde, les clôtures électrifiées : Shivik et al. 2003 ; Shivik 2006 ; aversion alimentaire conditionnée : Tobajas et al. 2020), ainsi que l'éducation et l'engagement de la communauté et des parties prenantes devraient également être encouragés pour obtenir une coexistence plus compatissante et éthiquement correcte avec la faune sauvage (Bonnell et Breck 2017 ; Breck et al. 2017 ; Sampson et Van Patter 2020). Une des limites de la présente étude de cas est que nous n'avons pas été en mesure de vérifier l'efficacité de l'AC sur un échantillon plus large ; cependant, cette étude représente une première étape dans l'acquisition de connaissances qui peuvent être utiles pour la comparaison avec d'autres études à l'avenir. D'autres recherches évaluant d'autres méthodes de conditionnement aversif moins risquées et nocives (par exemple, l'aversion alimentaire conditionnée : Tobajas et al. 2020, conditionnement aversif au niveau de la communauté ; Bonnell et Breck 2017) devraient être menées pour améliorer la conservation des carnivores sauvages. Nous encourageons d'autres chercheurs à mettre en œuvre et à publier des études similaires afin de fournir un outil utile et largement testé pour les administrations et les opérateurs impliqués dans la conservation de la faune.

References

Avanzinelli E, Calderola S, Giombini V, Marucco F (2018) Lo Status del lupo in Veneto 2014- 2018.2018. Relazione tecnica, Progetto LIFE 12 NAT/IT/00080 WOLFALPS – Azione D1. In: Marucco et al. (2018). Lo Status della popolazione di lupo sulle Alpi Italiane e Slovene 2014–2018 Relazione tecnica, Progetto LIFE 12 NAT/IT/00080 WOLFALPS – Azione A4 e D1

Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. J Stat Soft 67. https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01

Beckmann JP, Lackey CW, Berger J (2004) Evaluation of deterrent techniques and dogs to alter behavior of "nuisance" black bears. Wildl Soc Bull 32:1141–1146. https://doi.org/10.2193/0091-7648(2004)032[1141:EODTAD]2.0.CO;2

Berzi D, Cerri J, Musto C, Zanni ML (2021) Use of European funds and ex post evaluation of prevention measures against wolf attacks (Canis lupus italicus) in the Emilia-Romagna Region (Italy). Animals 11:1536. https://doi.org/10.3390/ani11061536

Blackwell BF, DeVault TL, Fernández-Juricic E et al (2016) No single solution: application of behavioural principles in mitigating human–wildlife conflict. Anim Behav 120:245–254. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.07.013

Bogezi C, van Eeden LM, Wirsing AJ, Marzluff JM (2021) Ranchers' perspectives on participating in non-lethal wolf-livestock coexistence strategies. Front Conserv Sci 2:683732. https://doi.org/10.3389/fcosc.2021.683732

Bongi P, Ciuti S, Grignolio S et al (2008) Anti-predator behaviour, space use and habitat selection in female roe deer during the fawning season in a wolf area. J Zool 276:242–251. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00481.x

Bonnell MA, Breck SW (2017) Using resident-based hazing programs to reduce human-coyote conflicts in urban environments. Human-Wildlife Interactions 11:5

Breck SW, Poessel SA, Bonnell MA (2017) Evaluating lethal and non-lethal management options for urban coyotes. Human-Wildlife Interactions 11:133–145

Breck SW, Williamson R, Niemeyer C, Shivik JA (2002) Non-lethal radio activated guard for deterring wolf depredation in Idaho: summary and call for research. USDA National Wildlife Research Center - Staff Publications. 467. https://digitalcommons.unl.edu/icwdm_usdanwrc/467

Brokordt KB, Fernández M, Gaymer CF (2006) Domestication reduces the capacity to escape from predators. J Exp Mar Biol Ecol 329:11–19. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.08.007

Calabrese JM, Fleming CH, Gurarie E (2016) ctmm: an R package for analyzing animal relocation data as a continuous-time stochastic process. Methods Ecol Evol 7:1124–1132. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12559

Carbone C, Cowlishaw G, Isaac NJB, Rowcliffe JM (2005) How far do animals go? Determinants of day range in mammals. Am Nat 165:290–297. https://doi.org/10.1086/426790

Caro T (2005) Antipredator defenses in birds and mammals. University of Chicago Press

Chapron G, Kaczensky P, Linnell JDC et al (2014) Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. Science 346:1517–1519. https://doi.org/10.1126/science.1257553

Ciucci P, 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. Global Ecology and Conservation 21:e00841. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00841

Dubois S, Fenwick N, Ryan EA et al (2017) International consensus principles for ethical wildlife control: principles for Ethical Wildlife Control. Conserv Biol 31:753–760. https://doi.org/10.1111/cobi.12896

Eggermann J, da Costa GF, Guerra AM et al (2011) Presence of Iberian wolf (Canis lupus signatus) in relation to land cover, livestock and human influence in Portugal. Mamm Biol 76:217–221. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.10.010

Fleming CH, Fagan WF, Mueller T et al (2015) Rigorous home range estimation with movement data: a new autocorrelated kernel density estimator. Ecology 96:1182–1188. https://doi.org/10.1890/14-2010.1

Fratianni S, Acquaotta F (2017) The Climate of Italy. In: Soldati M, Marchetti M (eds) Landscapes and Landforms of Italy. Springer International Publishing, Cham, pp 29–38

Fritts SH, Stephenson RO, Hayes RD, Boitani L (2003) Wolves and humans. In: Mech LD, Boitani L (eds) Wolves: behavior, ecology, and conservation. University of Chicago Press, Chicago, pp 289–316

Garland T (1983) Scaling the ecological cost of transport to body mass in terrestrial mammals. Am Nat 121:571–587. https://doi.org/10.1086/284084

Gaynor KM, Brown JS, Middleton AD et al (2019) Landscapes of fear: spatial patterns of risk perception and response. Trends Ecol Evol 34:355–368. https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.01.004

Hoffmann CF, Kissui BM, Montgomery RA (2019) Spatial pattern analysis reveals randomness among carnivore depredation of livestock. Front Ecol Evol 7:478. https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00478

Johnson HE, Breck SW, Baruch-Mordo S et al (2015) Shifting perceptions of risk and reward: dynamic selection for human development by black bears in the western United States. Biol Cons 187:164–172. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.04.014

King L (2004) King collar: predator protection collars for small livestock. Carnivore Damage Prevention News 7:8–9

Laundré JW, Hernández L, Altendorf KB (2001) Wolves, elk, and bison: reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, U.S.A. Can J Zool 79:1401–1409. https://doi.org/10.1139/z01-094

Linhart SB, Dasch GJ, Johnson RR, Roberts JD (1992) Electronic frightening devices for reducing coyote predation on domestic sheep: efficacy under range conditions and operational use. Proceedings of the Fifteenth Vertebrate Pest Conference 1992. 47.https://digitalcommons.unl.edu/vpc15/47

Linnell JDC, Smith ME, Odden J et al (1996) Carnivores and sheep farming in Norway. 4. Strategies for the reduction of carnivore - livestock conflicts: a review., In NINA Oppdragsmelding 443. Norwegian Institute for Nature Research, Trondheim

Lute ML, Carter NH, López-Bao JV, Linnell JDC (2018) Conservation professionals agree on challenges to coexisting with large carnivores but not on solutions. Biol Cons 218:223–232. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.12.035

Manly B, McDonald L, Thomas DL et al (2007) Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. Springer Science & Business Media

Mazur RL (2010) Does aversive conditioning reduce human–black bear conflict? J Wildl Manag 74:48–54. https://doi.org/10.2193/2008-163

McCarthy TM, Seavoy RJ (1994) Reducing nonsport losses attributable to food conditioning: human and bear behavior modification in an urban environment. Bears: Their Biology and Management 9:75. https://doi.org/10.2307/3872686

McManus JS, Dickman AJ, Gaynor D et al (2015) Dead or alive? Comparing costs and benefits of lethal and non-lethal human–wildlife conflict mitigation on livestock farms. Oryx 49:687–695. https://doi.org/10.1017/S0030605313001610

Mignon-Grasteau S, Boissy A, Bouix J et al (2005) Genetics of adaptation and domestication in livestock. Livest Prod Sci 93:3–14. https://doi.org/10.1016/j.livprodsci.2004.11.001

Moreira-Arce D, Ugarte CS, Zorondo-Rodríguez F, Simonetti JA (2018) Management tools to reduce carnivore-livestock conflicts: current gap and future challenges. Rangel Ecol Manage 71:389–394. https://doi.org/10.1016/j.rama.2018.02.005

Muhly TB, Johnson CA, Hebblewhite M et al (2019) Functional response of wolves to human development across boreal North America. Ecol Evol 9:10801–10815. https://doi.org/10.1002/ece3.5600

Musiani M, Mamo C, Boitani L et al (2003) Wolf depredation trends and the use of fladry barriers to protect livestock in Western North America. Conserv Biol 17:1538–1547. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2003.00063.x

Noonan MJ, Fleming CH, Akre TS et al (2019) Scale-insensitive estimation of speed and distance traveled from animal tracking data. Mov Ecol 7:35. https://doi.org/10.1186/s40462-019-0177-1

Pettersson HL, Quinn CH, Holmes G et al (2021) Welcoming wolves? Governing the return of large carnivores in traditional pastoral landscapes. Front Conserv Sci 2:710218. https://doi.org/10.3389/fcosc.2021.710218

Pinna M (1978) L'atmosfera e il clima"–UTET. Collana il nostro universo

Price EO (1999) Behavioral development in animals undergoing domestication. Appl Anim Behav Sci 65:245–271. https://doi.org/10.1016/S0168-1591(99)00087-8

Rauer G, Kaczensky P, Knauer F (2003) Experiences with aversive conditioning of habituated brown bears in Austria and other European countries. Ursus 215–224

Sampson L, Van Patter L (2020) Advancing best practices for aversion conditioning (humane hazing) to mitigate human–coyote conflicts in urban areas. Human-Wildlife Interactions 14:7

Sand H, Zimmermann B, Wabakken P et al (2005) Using GPS technology and GIS cluster analyses to estimate kill rates in wolf—ungulate ecosystems. Wildl Soc Bull 33:914–925. https://doi.org/10.2193/0091-7648(2005)33[914:UGTAGC]2.0.CO;2

Shivik JA (2006) Tools for the edge: what's new for conserving carnivores. Bioscience 56:253. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)056[0253:TFTEWN]2.0.CO;2

Shivik JA, Asher V, Bradley L et al (2002) Electronic aversive conditioning for managing wolf predation. Vertebrate Pest Conference. 20. https://doi.org/10.5070/V420110062

Shivik JA, Martin DJ (2000) Aversive and disruptive stimulus applications for managing predation. Wildlife Damage Management Conferences - Proceedings. 20. https://digitalcommons.unl.edu/icwdm_wdmconfproc/20

Shivik JA, Treves A, Callahan P (2003) Nonlethal techniques for managing predation: primary and secondary repellents. Conserv Biol 17:1531–1537. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2003.00062.x

Smith DW, Stahler DR, McIntyre R et al (2020) 17 wolves and humans in Yellowstone. In: Yellowstone wolves. University of Chicago Press 247–256

Tobajas J, Descalzo E, Mateo R, Ferreras P (2020) Reducing nest predation of ground-nesting birds through conditioned food aversion. Biological Conservation 242:108405. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108405

Woodroffe R (2000) Predators and people: using human densities to interpret declines of large carnivores. Anim Conserv 3:165–173. https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2000.tb00241.x

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.