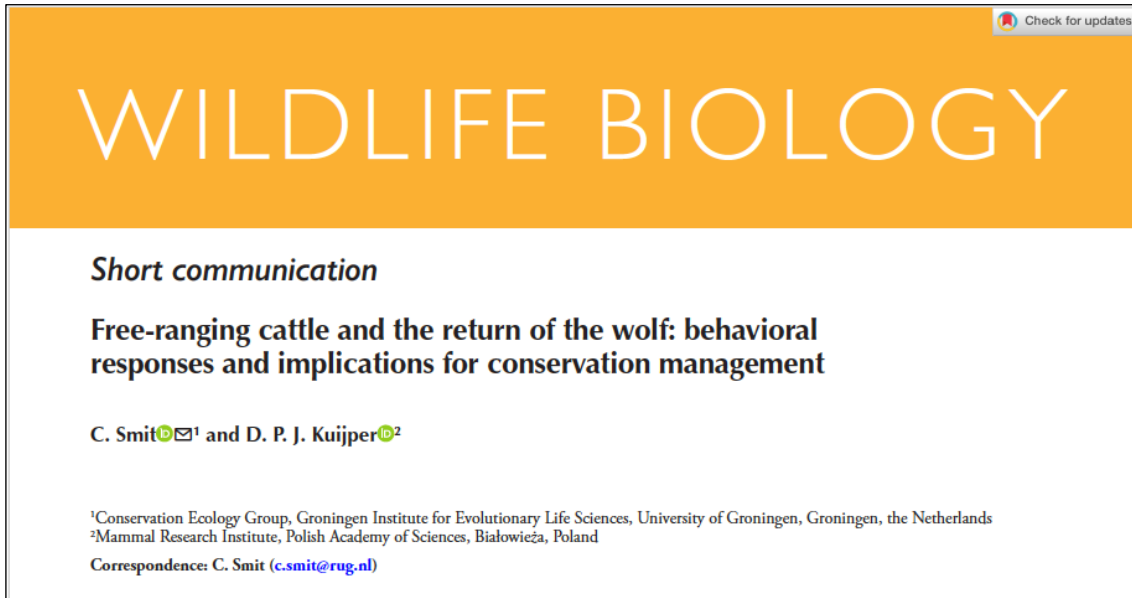


Bovins en liberté et retour du loup : réactions comportementales et implications pour la gestion de la conservation



Wildlife Biology, 2024: e01237, doi: 10.1002/wlb3.01237

Résumé

Au cours des dernières décennies, les loups ont considérablement étendu leur répartition en Europe. L'expansion de leur aire de répartition a même conduit à la recolonisation de pays densément peuplés par l'homme, tels que la Belgique et les Pays-Bas. Les quelques études disponibles sur les effets du retour des loups dans ces paysages se concentrent principalement sur les réactions comportementales des ongulés sauvages, tels que les cerfs. Alors que le bétail dans les élevages intensifs peut être protégé contre les loups, le bétail en liberté dans les zones naturelles doit souvent se protéger lui-même. La manière dont ce bétail réagit au retour des loups n'est pas encore claire, mais elle est très importante pour la gestion de la conservation. Il existe très peu d'informations sur la manière dont les bovins en liberté réagissent à la réapparition des loups en termes de comportement anti-prédateur et de capacité à se défendre. En juin 2022, un couple de loups nouvellement établi a été localisé dans une zone naturelle de Drenthe. Cette zone naturelle est pâturée toute l'année par des bovins Galloway en liberté, une race primitive petite et sans cornes couramment utilisée dans la gestion de la conservation. Ici, nous avons rapporté les **réponses comportementales** du troupeau suite à deux attaques de loups qui se sont produites la nuit en avril 2023, les premières filmées par des caméras de surveillance aux Pays-Bas. Pendant ces événements, les Galloway ont montré une **réponse comportementale** claire : ils sont devenus actifs, agités et vigilants, et ont montré un comportement de regroupement, probablement pour protéger les veaux. Certains individus ont même adopté un comportement de poursuite du loup attaquant. Les attaques signalées n'ont pas entraîné la mort ou la blessure du bétail. Ces deux interactions loup-bétail bien documentées sont prometteuses car elles mettent en évidence des **comportements anti-prédateurs** de la part d'une race bovine inexpérimentée, et ce dans l'année qui a suivi le retour des loups. Nous discutons largement de la pertinence de ces résultats pour la gestion des pâturages, y compris la sélection des races, les comportements anti-prédateurs, et l'impact de la structure et de la taille des troupes, et nous fournissons des pistes pour la recherche future afin de combler les lacunes actuelles en matière de connaissances.

INTRODUCTION

Au cours des dernières décennies, les loups *Canis lupus* ont considérablement augmenté la taille de leur population et étendu leur distribution en Europe occidentale, principalement en raison de l'amélioration des pratiques de conservation et de la législation au niveau de l'UE (Chapron et al. 2014). En conséquence, les loups se sont récemment réimplantés et se développent rapidement dans des pays à forte densité de population humaine comme la Belgique et les Pays-Bas, où ils étaient absents depuis plus de 120 ans (www.wolveninederland.nl). Une question clé est de savoir comment les espèces proies d'ongulés sauvages, qui ont vécu sans ce grand carnivore pendant plus d'un siècle, réagissent à leur arrivée, en particulier dans ces paysages dominés par l'homme (Kuijper et al. 2016). En effet, l'absence à long terme de grands carnivores pourrait avoir conduit les **ongulés naïfs** à manquer d'une réponse anti-prédateur précise (Sand et al. 2006). En outre, les projets de réensauvagement suscitent un intérêt croissant en Europe et visent à restaurer les interactions trophiques dans les écosystèmes (Bakker et Svenning 2018). Généralement, des **espèces de substitution** des ancêtres aujourd'hui éteints des bovins sauvages (l'aurochs *Bos primigenius*) et des chevaux (le tarpan *Equus ferus ferus*) sont réintroduites pour leurs fonctions écologiques et maintiennent des paysages semi-ouverts, pâturés et caractérisés par une grande biodiversité. Cela soulève les questions suivantes : dans quelle mesure ces **espèces de substitution** sont-elles capables de se défendre contre les loups, et quelles sont les implications du retour du loup pour la gestion de la conservation avec le pâturage des grands herbivores.

Des études réalisées dans des zones naturelles étendues et relativement peu perturbées montrent que les ongulés sauvages réagissent clairement aux loups, avec des conséquences pour d'autres niveaux trophiques (c'est-à-dire des **effets en cascade**). Par exemple, dans la forêt vierge de Bialowieza en Pologne, le cerf élaphe *Cervus elaphus* a eu tendance à éviter les zones à risque (Kuijper et al. 2015, Bubnicki et al. 2019, van Ginkel et al. 2019a). En outre, ils ont fait preuve d'une vigilance accrue au détriment de l'abrouissement (Kuijper et al. 2014, 2015), ce qui a eu un impact sur la performance des jeunes arbres (van Ginkel et al. 2021). En revanche, dans les paysages plus perturbés dominés par l'homme, les quelques études disponibles montrent un soutien limité ou inexistant pour les réponses comportementales des ongulés sauvages envers les loups récemment recolonisés (Nicholson et al. 2014, van Beeck Calkoen et al. 2018). Par exemple, une étude réalisée à Veluwe aux Pays-Bas, une zone naturelle avec un réseau dense et fréquemment visité de sentiers récréatifs, n'a trouvé aucune différence dans la réponse comportementale des cerfs rouges à différents indices olfactifs (urine de loup, eau, savon) avant la recolonisation des loups. Cela suggérerait que ces cerfs seraient devenus naïfs (pas encore capables de reconnaître le danger) vis-à-vis de ce nouveau prédateur (van Ginkel et al. 2019b). Cependant, une étude récente distincte a révélé qu'après la recolonisation par les loups dans la région de Veluwe, les cerfs rouges ont été moins souvent observés près du site de mise-bas des loups, tandis que les niveaux de vigilance et la taille du groupe n'ont pas été affectés (Mols et al. unpubl.). En outre, il semble que dans les paysages dominés par l'homme, le comportement des ongulés sauvages soit davantage influencé par les impacts humains directs et indirects que par les loups (Kuijper et al. 2016). Jusqu'à présent, les études disponibles sur la réponse des proies aux loups recolonisateurs dans les paysages dominés par l'homme se sont principalement concentrées sur les principales espèces proies des loups, telles que le cerf rouge et le chevreuil *Capreolus capreolus*,

l'élan *Aces alces* ou le sanglier *Sus scrofa*. Cependant, nous n'avons connaissance d'aucune étude ayant spécifiquement examiné la réaction des bovins en liberté au retour des loups dans les paysages Européens dominés par l'homme, malgré l'utilisation répandue du pâturage avec de grands herbivores comme pratique de gestion de la conservation dans cette région. En effet, cette pratique est souvent utilisée pour maintenir le paysage ouvert et, ce faisant, préserver un habitat approprié pour certaines communautés florales et faunistiques souhaitées ou menacées (Smit et Putman 2011). En termes de gestion des pâturages, le « pâturage naturel » est généralement appliqué, c'est-à-dire avec des troupeaux sociaux (mélange naturel de mâles et de femelles) de races primitives qui vivent en liberté toute l'année. Il s'agit de races anciennes qui sont encore relativement proches de leurs ancêtres sauvages éteints (aurochs ou tarpan) en termes de morphologie et de comportement, c'est-à-dire qu'elles n'ont pas fait l'objet d'une sélection intensive pour la production de lait ou de viande, mais de races autonomes qui n'ont pas besoin de soins humains, tels qu'une alimentation complémentaire ou des interventions de vétérinaires pendant le vêlage (Smit et Putman 2011). Dans la pratique, la plupart des sites de pâturage naturels contiennent - outre les ongulés sauvages potentiellement déjà présents tels que le chevreuil - des troupeaux de races bovines primitives (par exemple, le Scottish Highland cattle, le Sayaguesa cattle, le Heck cattle, le Galloway, ou le Tauros cattle). Ces races sont parfois complétées par des races de chevaux (par exemple Konik, Exmore, chevaux Islandais) ou, plus récemment, par des bisons Européens (par exemple dans la région de Kraansvlak ou de Maashorst aux Pays-Bas). Bien qu'il existe une variété de mesures de protection du bétail pour prévenir la prédation des loups (Kuijper et al. 2019), ces méthodes ne peuvent pas, ou seulement partiellement, être appliquées pour le bétail en liberté dans un contexte de gestion de la conservation. Par exemple, la présence de clôtures électriques anti-loup ou la présence de chiens de protection du bétail s'opposerait aux objectifs visant à promouvoir le comportement de pâturage naturel des grands herbivores. **Contrairement au bétail typique utilisé pour la production, le bétail en liberté dans les zones naturelles doit s'adapter de manière indépendante au retour des loups.**

Une question clé se pose : comment les bovins en liberté réagissent-ils à la présence croissante des loups dans les zones naturelles ? Plusieurs études montrent que la prédation des loups cible les veaux, les animaux plus jeunes (< 2 ans) (Oakleaf et al. 2003, Pimenta et al. 2017), mais aussi les adultes à l'occasion (Petridou et al. 2023). Plusieurs études menées aux États-Unis font état de changements comportementaux chez les bovins en réponse à la présence de loups, par exemple l'évitement de l'habitat alimentaire de haute qualité et la préférence pour la proximité des routes et des sentiers humains, probablement pour assurer la sécurité contre les loups (Muhly et al. 2010). **En particulier, un comportement de regroupement accru (c'est-à-dire une distance réduite entre les individus) a été observé en présence de loups, ce qui a été interprété comme un comportement anti-prédateur (Laporte et al. 2010).** De plus, les vaches mères ont montré une vigilance accrue et une recherche de nourriture réduite jusqu'à plusieurs jours après que leurs veaux aient été tués par des loups (Breck et al. 2012). Il convient de noter que ces études ont été réalisées sur des systèmes d'élevage (pour la production de lait ou de viande) aux États-Unis, où les bovins coexistent avec les loups depuis plus longtemps qu'en Europe. Étant donné le retour très récent du loup dans les zones dominées par l'homme en Europe occidentale, nous ne disposons pas encore de données sur la façon dont les bovins naïfs en liberté réagissent à leur retour et si, ou à quelle vitesse, ils développent des comportements anti-prédateurs.

Ici, nous rapportons deux attaques de loups sur des bovins Galloway en liberté qui ont été filmées par des caméras en avril 2023 dans une zone naturelle de la province de Drenthe, aux Pays-Bas. Ce premier couple de loups dans cette zone s'est établi en juin 2022, après plus d'un siècle d'absence. Nous décrivons les **réponses comportementales** du bétail pendant et après ces deux attaques consécutives. Nous utilisons ces deux événements pour discuter plus largement de la façon dont le retour des loups peut avoir un impact sur la gestion de la conservation des grands herbivores, indiquer les lacunes dans les connaissances actuelles et proposer des pistes pour de nouvelles études afin d'adapter en temps voulu la gestion des pâturages.

MATERIEL ET METHODE

Zone d'étude

Le site naturel « Hart van Drenthe » dans la province de Drenthe, aux Pays-Bas (52°54'N, 6°40'E), mesure environ 5000 ha et consiste principalement en un paysage de forêts à couvert dense (dominées par *Picea abies*, *Quercus robur*, *Betula pendula*) et de landes sèches et ouvertes (dominées par *Calluna vulgaris* et *Molinia caerulea*), mélangées à quelques tourbières de *Sphagnum* / fens, de petites vallées de ruisseaux (dominées par *Alnus glutinosa*, et *Salix spec*), et quelques prairies agricoles abandonnées (depuis environ 2012). La zone fait partie du plus grand parc national « Drentsche Aa » (environ 10 600 ha) qui est une zone désignée Natura 2000 pour la présence de plusieurs espèces et habitats spécifiques (Directive Habitat). Hart van Drenthe est géré par le Service national des forêts néerlandais qui vise à mettre en œuvre une gestion « **non interventionniste** » autant que possible depuis la dernière décennie, avec une extraction de bois limitée, et quelques installations de loisirs à petite échelle (quelques sentiers de randonnée et pistes cyclables).

Depuis les années 1990, environ 500 ha sont pâturés par des bovins Galloway en liberté, une race relativement petite et sans cornes, considérée comme bien adaptée aux conditions de vie difficiles puisqu'elle est autosuffisante. Son caractère doux envers les humains en fait une race privilégiée dans les zones de loisirs. Les Galloway ne sont pas nourris de manière complémentaire et les veaux naissent naturellement dans la région, sans intervention d'un vétérinaire. Le nombre maximum d'individus dans la zone est fixé à 120 animaux matures et les gestionnaires s'efforcent de maintenir cette densité constante au fil des ans. Certains individus sont sélectionnés une fois par an, à l'aide d'un corral, et vendus comme « **viande sauvage** ». Au départ, le troupeau comptait plus de femelles que de mâles, mais ce ratio a naturellement évolué vers un rapport plus équilibré. Les Galloway se déplacent généralement en 4-5 troupeaux différents (se mélangeant régulièrement) de 15-40 animaux, composés de vaches et de leurs petits, tandis que les taureaux quittent le troupeau lorsqu'ils ont environ 1 à 2 ans et forment des groupes séparés plus petits (15-20 animaux), sauf pendant la saison des amours (environ juillet/septembre). Les veaux naissent généralement au printemps (avril/mai) et - après les premiers jours passés à se coucher à l'abri - rejoignent le troupeau et restent près de leur mère, tandis que les adolescents de 5-6 mois ont tendance à s'éloigner plus souvent du troupeau (obs. pers.).

A l'exception du chevreuil, il n'y a pas d'autres ongulés sauvages naturels (par exemple le sanglier, le cerf rouge, le daim *Dama dama*) présents dans la région, car la province de Drenthe ne permet officiellement pas à d'autres espèces d'ongulés sauvages d'errer librement (c'est-à-dire une zone dite de « politique zéro »). Le régime alimentaire des loups n'a pas encore fait

l'objet d'études approfondies aux Pays-Bas, mais dans les pays voisins (Saxe en Allemagne et Flandre en Belgique), il se compose principalement de chevreuils, de sangliers, de lièvres et d'autres petits mammifères (Jansman et al. 2021). Comme le chevreuil est abondant dans la région, nous supposons que cette espèce est probablement la proie principale ici, avec le lièvre et d'autres petits mammifères.

À partir de 2019, les premières visites accidentelles de loups isolés ont eu lieu dans la région (GW998f ; ADN des excréments). En 2020, un loup mâle (GW1261m) est resté dans la zone pendant une période plus longue (environ 7 mois), mais il est retourné en Allemagne début 2021 et n'est pas revenu aux Pays-Bas. En mai 2022, une nouvelle femelle loup (GW3011f) a été vue près du troupeau de Galloway, et a été rejointe peu après par un mâle (GW2864m) ; ils ont été observés ensemble pour la première fois sur une caméra animalière le 10 juin 2022. À partir du 11 avril 2023, l'ADN d'un troisième loup, le mâle GW3250m, a été trouvé dans la région, qui semblait être apparié à la femelle. Pourtant, à l'époque des données des caméras de surveillance de la faune sauvage (4-6 avril 2023), il était probable que seuls deux loups (mâle et femelle) se trouvaient dans la zone. Les Galloway coexistaient donc avec cette paire de loups depuis moins d'un an et n'avaient aucune expérience préalable avec les loups.

Surveillance des pièges photographiques pour la faune sauvage

Après la première prédation signalée d'un veau Galloway en mai 2022, les gestionnaires de la conservation ont installé cinq caméras de surveillance de la faune sauvage (type : Browning Spec Ops Elite HP4 ; No Glow) à partir d'octobre 2022 dans l'espoir de surveiller les interactions entre les loups et les Galloway. Pour ce faire, cinq zones spécifiques ont été sélectionnées où la probabilité de rencontrer des interactions loup-Galloway serait la plus élevée : il s'agit de deux sites de repos à la lisière de la forêt où les Galloways passent régulièrement la nuit. Les Galloway ont tendance à utiliser ces sites pendant un certain nombre de nuits consécutives et se déplacent ensuite vers d'autres sites de repos tout au long de l'année.

Sur chaque site, une caméra animalière a été fixée à un arbre à une hauteur d'environ 120 cm, avec une vue étendue sur le site d'étude. Les cartes mémoire (et les piles) ont été remplacées et vérifiées chaque semaine. Les caméras ont été réglées pour réaliser des films de 30 secondes, avec un intervalle minimal entre les événements (1 seconde). Les caméras passent en vision nocturne (infrarouge, sans lumière pour minimiser l'impact sur la faune) pendant les heures sombres.

Les enregistrements ont été vérifiés pour détecter des signes clairs d'interactions entre les loups et les bovins, c'est-à-dire lorsque les deux se produisaient dans la même image de la caméra, ou 5 s avant ou après l'apparition de l'un ou de l'autre. Deux attaques individuelles de loups (tentatives) ont été enregistrées les 4 et 9 avril 2023 (toutes deux pendant la nuit).

Nous avons supposé que ces attaques n'avaient pas abouti, car aucune carcasse ou trace d'abattage n'a été trouvée à proximité directe des lieux au moment de l'étude. Nous décrivons le comportement des Galloway peu avant, pendant et peu après l'interaction. Nous notons ici que la mise en place appliquée par les gestionnaires était un projet pilote pour surveiller les interactions potentielles entre les loups et le bétail et n'était en aucun cas une étude scientifique approfondie du comportement du bétail. Ces enregistrements sont cependant

les premiers à décrire les interactions entre les loups et les bovins en liberté (dans un contexte de conservation) en Europe occidentale, à notre connaissance.

RESULTATS

Réponse comportementale à la première attaque de loup enregistrée

La première attaque (tentative) de loup enregistrée, s'est produite le 4 avril 2023, entre 20h56 et 21h00 du soir. Avant la tentative d'attaque, à 20h56, le troupeau était activement réparti sur l'aire de repos, sans être couché/reposé, et un veau d'environ 5-6 mois s'éloignait du troupeau, sans qu'aucun adulte ne soit visible dans le cadre (Fig. 1). Les bovins adultes du troupeau étaient des femelles accompagnées de leurs veaux plus âgés (d'un an), dont certains étaient des taureaux. A 20h58, le veau est revenu en courant vers le troupeau, poursuivi de près (à environ 2 m) par un loup de la même taille que le veau (Fig. 2) ; un fort meuglement de panique a été entendu dans l'enregistrement. L'attaque n'a pas réussi et le loup s'est enfui du troupeau dans la direction d'où il venait, poursuivi peu après par 2 ou 3 bovins adultes (20h58). Un seul loup a été enregistré, ce qui suggère qu'un seul animal a mené cette attaque, bien que nous ne puissions pas exclure qu'un autre loup se soit trouvé en dehors du champ de vision de la caméra. Après l'échec de l'attaque, le troupeau reste agité et actif, les individus étant proches les uns des autres, ce qui suggère un comportement de regroupement (Fig. 3). Le groupe fait preuve d'un comportement vigilant (balayage de la zone, tête levée, oreilles balayées), tous se déplacent et tournent la tête dans la même direction, suivant vraisemblablement le loup toujours présent (21h00, jusqu'à 21h10). Un individu commence à gratter le sol, signe d'irritation ou d'agression. Le troupeau reste vigilant pendant un certain temps dans les vidéos de 30 secondes qui suivent. A partir de 21h38, le premier individu se couche, suivi de deux autres à 21h44. Pendant le reste de la nuit, le groupe reste assez proche les uns des autres, avec des périodes de repos entrecoupées de courtes périodes de vigilance d'un ou deux individus (debout et balayant la zone). A 6h30 le lendemain matin (5 avril 2023), le troupeau est couché (huit visibles sur la vidéo) et au repos, réparti sur le site.



Figure 1. Vidéo de la première attaque de loup enregistrée le 4 avril 2023 : 20h56 - le veau s'éloigne du groupe.



Figure 2. Vidéo de la première attaque de loup enregistrée le 4 avril 2023 : 20h58 - le veau revient dans le troupeau et est poursuivi par un loup



Figure 3. Vidéo de la première attaque de loup enregistrée le 4 avril 2023 : 20h59 - comportement de regroupement du troupeau après l'attaque (infructueuse) du loup

Réponse comportementale à la deuxième attaque de loup enregistrée

La deuxième attaque enregistrée a eu lieu au même endroit et s'est produite dans la nuit du 9 avril 2023 à 4h02 du matin. Avant l'attaque, une vache Galloway adulte a été vue dans le cadre, immobile, regardant fixement et mâchant (3h54). À 4h02, un veau plus grand (environ 1 an) est vu s'enfuir à l'extérieur du coin droit du cadre, suivi de très près par un loup. Le troupeau voisin a réagi directement (même vidéo, 4h02) : cinq individus sont apparus dans le cadre, formant un groupe serré (à moins de 0,5 m les uns des autres), regardant tous dans la direction du loup. Deux individus ont commencé à gratter le sol (signe d'agression) et à avancer lentement, s'approchant du loup qui est rentré dans le cadre (la queue en l'air) avec le veau depuis la même direction. Le loup a réagi en quittant le cadre de la caméra (Fig. 4). Comme lors de l'attaque précédente, le troupeau (neuf animaux visibles) a montré un comportement de regroupement, se tenant la tête haute en signe de vigilance - scrutant constamment la zone (4h04). En outre, des meuglements alarmants ont été fréquemment entendus de la part du groupe qui se trouvait juste à l'extérieur du cadre de la vidéo. Ce comportement s'est exprimé dans les vidéos suivantes jusqu'à 4h24, après quoi le premier Galloway a commencé à se coucher tandis qu'un autre ruminait debout. À 5h09, l'ensemble du groupe de Galloway visible dans le cadre (sept Galloway) était couché (Fig. 5). À 6h30, l'aube s'est levée et le groupe a quitté les lieux à 7h30.



Figure 5. Photo vidéo 1 heure après la deuxième attaque de loup enregistrée le 9 avril 2023 : 5h09 - le groupe est couché



Figure 4. Vidéo de la deuxième attaque de loup enregistrée le 9 avril 2023 : 4h03 - le loup quitte la zone de la caméra en réaction à l'approche du bétail.

DISCUSSION

Bien que ces observations soient très **anecdotiques**, nous soutenons qu'elles fournissent des informations uniques sur la **réponse comportementale** des bovins en liberté dans les projets de **ré-ensauvagement** avec une recolonisation récente par les loups aux Pays-Bas. Nous décrivons ici deux rencontres loup-Galloway enregistrées, suggérant que dans l'année qui suit la première implantation de loups dans la région (après une absence d'environ 150 ans), les bovins Galloway montrent déjà des signes de **comportement anti-prédateur envers le grand carnivore**. Après une rencontre avec un loup, ils ont montré un comportement de regroupement (probablement pour protéger les veaux attaqués), une vigilance accrue, et certains individus ont montré des signes d'agression ou ont même brièvement poursuivi le loup attaquant. Bien qu'il s'agisse d'observations limitées issues d'un projet pilote qui n'était pas destiné à être une étude scientifique, nous pensons que ces observations sont très pertinentes pour la gestion de la conservation avec le pâturage des grands herbivores. Étant donné la présence croissante des loups dans les zones dominées par l'homme en Europe occidentale, et l'application étendue du pâturage avec de grands herbivores dans les zones naturelles (Smit et Putman 2011, Bakker et Svenning 2018), le nombre de rencontres entre loups et herbivores devrait augmenter et susciter des inquiétudes parmi les gestionnaires de la conservation. Alors qu'il existe une multitude d'études sur les réactions comportementales anti-prédatrices des ongulés sauvages face aux loups (Halofsky et Ripple 2008, Kuijper et al. 2013), on sait relativement peu de choses sur la façon dont les bovins en liberté dans les zones naturelles réagissent et se défendent potentiellement contre les loups. Les connaissances disponibles proviennent de systèmes d'élevage (pour la

production de lait ou de viande) aux Etats-Unis où les bovins coexistent avec les loups depuis bien plus longtemps que leurs homologues européens (Laporte et al. 2010, Muhly et al. 2010, Breck et al. 2012). **Les résultats de ces études ne peuvent pas être directement transposés à la situation où des races primitives de bovins en liberté sont utilisées pour la conservation de la nature avec un niveau élevé d'autonomie.** Les gestionnaires ne peuvent pas protéger ces bovins en liberté qui se déplacent librement jour et nuit et généralement toute l'année dans les grandes réserves naturelles. De plus, la recolonisation de ces zones par les loups crée une situation inédite où le bétail est confronté pour la première fois à un grand carnivore. La réaction des bovins aux loups et leur **capacité à se défendre** sont des éléments d'information essentiels pour les gestionnaires Européens de la nature confrontés à la recolonisation par les loups (Chapron et al. 2014). Il est donc crucial de mieux comprendre les effets du retour des loups dans le contexte de la gestion des pâturages et du ré-ensauvagement. Dans ce contexte, nous utilisons nos observations pour approfondir divers sujets clés liés à la gestion des pâturages, y compris les races bovines, la composition et la taille des troupeaux, le comportement inné par rapport au comportement appris. Nous suggérons également des domaines de recherche future pour répondre aux questions restées sans réponse.

Rôle de la race bovine dans la prédation des loups sur les bovins en liberté

La plupart des sites qui appliquent le pâturage naturel avec de grands herbivores sont également ouverts au public par le biais de sentiers de randonnée et/ou de pistes cyclables. Pour cette raison, les races de bovins sont sélectionnées en fonction de leur gentillesse envers les humains (par exemple, les Galloways ou les Scottish Highland cattle), bien que des panneaux d'avertissement soient généralement placés pour avertir le public de ne pas s'approcher à moins de 25 m des animaux, en particulier lorsque des veaux sont présents. Certaines de ces races (par exemple les Galloways ou les Herefords) sont dépourvues de cornes, tandis que d'autres sont écornées pour des raisons de sécurité publique. En outre, ces races sont généralement plus petites que les autres races bovines, en particulier par rapport à l'ancêtre disparu des bovins domestiques, l'aurochs. Avec leur caractère plus docile, leur taille plus petite et l'absence de cornes ou leur taille réduite, ils ont perdu plusieurs caractéristiques et traits de comportement qui sont importants pour la protection contre les grands carnivores. La question se pose donc de savoir dans quelle mesure ces races peuvent défendre efficacement leurs veaux contre la prédation par les loups. Plusieurs études suggèrent que la sélection de races bovines apprivoisées a conduit à des taux de prédation plus élevés par les loups (dans les Rocheuses, voir : (Flörcke et Grandin 2013)). Les espèces bovines sauvages non éteintes qui vivent dans des zones où les loups sont présents (par exemple le bison Européen) sont connues pour connaître de faibles niveaux de prédation par les loups (Jędrzejewski et al. 2002) et se défendre de la même manière que l'aurochs l'a très probablement fait. Dans les races bovines les plus primitives, certaines de ces caractéristiques et traits comportementaux sont encore présents. Les races qui vivent dans des conditions semi-sauvages et en liberté sont intéressantes à cet égard, comme la Camargue (France), la Monstrengra et Sayaguesa (Espagne), la Maremme (Italie) et le bétail des steppes Hongroises. Ces caractéristiques sont également présentes dans certaines races « récentes », telles que le Heck et le Tauros, qui combinent les caractéristiques de plusieurs races primitives. Ces races sont généralement plus grandes, plus mobiles, dotées de grandes cornes et présentent un comportement grégaire plus naturel. Cependant, elles sont également moins apprivoisées et considérées comme potentiellement agressives envers les humains, ce qui explique pourquoi

elles sont moins souvent utilisées dans les zones fréquemment visitées par le public. Ces races peuvent réagir différemment aux rencontres humaines, ce qui se traduit par des distances d'initiation au vol plus grandes, des niveaux de vigilance accrus ou un comportement de regroupement plus important, de l'agitation ou même un comportement agressif lorsque le danger est perçu (Welp et al. 2004, Stankowich et Blumstein 2005). Les gestionnaires sont donc confrontés au dilemme suivant : choisir des races en liberté en fonction de leur potentiel à repousser les attaques de carnivores, ou des races qui ne présenteront pas de danger pour les humains dans les zones fréquemment visitées par le public. Une question intéressante pour les recherches futures est de savoir dans quelle mesure certaines de ces caractéristiques peuvent être combinées, soit dans des races déjà existantes, soit par un élevage sélectif.

Au lieu de choisir des races qui possèdent déjà les caractéristiques nécessaires pour se défendre contre les attaques de loups, les gestionnaires pourraient également s'appuyer sur la **capacité d'adaptation** des races actuelles, étant donné que les bovins sont connus pour leurs **capacités d'apprentissage** (Meagher et al. 2020). En d'autres termes, les races peuvent être capables d'apprendre à faire face aux loups, comme notre description de la réponse comportementale des Galloway semble le suggérer. Cela impliquerait que permettre aux Galloway d'interagir et d'être exposés aux loups pourrait encore améliorer leur défense contre les loups par un comportement appris, mais cela devrait être étudié beaucoup plus en détail. A cet égard, il semble également important de prendre en compte la composition et la taille du troupeau (ci-dessous), avec suffisamment d'individus plus âgés et plus expérimentés présents dans le groupe. Les études futures devraient se concentrer sur la comparaison des réponses comportementales des différentes races de bétail aux attaques de loups, ainsi que sur la prise en compte des réponses comportementales envers les humains. En outre, des études devraient examiner l'importance de l'apprentissage dans l'amélioration des réponses efficaces contre les prédateurs.

Rôle de la composition et de la taille des troupeaux dans la prédation des loups sur les bovins en liberté

Plusieurs études sur les interactions entre les loups et les bisons aux États-Unis indiquent que la composition du troupeau est un facteur important pour la protection contre les attaques de loups. Par exemple, dans un troupeau de bisons attaqué par des loups dans le parc national de Wood Buffalo, les jeunes mâles et les femelles plus âgées se sont relayés pour défendre le veau ciblé et ont activement porté des charges contre la meute (Carbyn et Trotter 1988). Cela suggère que les différents membres du troupeau, y compris les mâles et les femelles de différents groupes d'âge, collaborent à la défense contre les prédateurs. Ceci indique la possibilité qu'une composition plus naturelle des troupeaux de bovins en liberté, avec des vaches et des taureaux d'âges différents, améliorerait le niveau de protection contre les attaques de loups. Le bœuf musqué *Ovibos moschatus* qui « possède des cornes et des sabots formidables qui sont probablement particulièrement difficiles à surmonter pour les loups (Mech 2007) » collabore également en tant que troupeau lorsqu'il est attaqué par des loups. Les adultes forment un groupe serré avec les veaux placés à proximité (Mech 2007), ou même forment un cercle étroit entourant les jeunes veaux lorsqu'ils sont attaqués par les loups (Tener 1954). De plus, la taille des troupeaux de bœufs musqués est positivement liée à la densité de loups (Heard 1992), ce qui indique que les grands troupeaux se protègent mieux de la prédation des loups que les petits troupeaux. Nos observations suggèrent que les bovins Galloway ont montré un comportement de regroupement accru, et que les veaux ont cherché

un abri dans le troupeau, lorsqu'ils ont été attaqués par un loup. Cependant, il est urgent de mener des études plus approfondies pour examiner l'impact de la composition et de la taille du troupeau sur sa capacité à se défendre contre les attaques de loups.

Réactions anti-prédateurs chez les bovins : comportement inné ou acquis ?

Étant donné que les bovins ne sont pas familiers avec les grands carnivores dans le contexte de la conservation de la nature, des questions importantes se posent quant à la mesure dans laquelle les différentes races de bovins font preuve de **naïveté** à l'égard des loups (par opposition à une réaction innée) et quant à leur capacité à apprendre à se défendre contre les attaques de loups, ainsi qu'à la vitesse de ce processus d'apprentissage. La **naïveté** vis-à-vis des prédateurs est importante, en particulier pour les programmes de translocation et de réintroduction d'espèces (proies) menacées qui souffrent souvent d'une forte mortalité due à la prédation avant de pouvoir former une population dans leur nouvel environnement (Blumstein et al. 2019). Simultanément, il existe des preuves indiquant que même les proies sans exposition préalable aux prédateurs peuvent rapidement s'adapter et modifier leur comportement, éventuellement en l'espace d'une génération (Berger et al. 2001), ou que les espèces proies conservent leurs comportements anti-prédateurs innés malgré l'absence prolongée de grands carnivores (Li et al. 2011, Chamaillé-Jammes et al. 2014). Des études menées aux États-Unis sur des bovins de production (Laporte et al. 2010, Muhly et al. 2010, Breck et al. 2012), combinées à nos propres observations sur les bovins Galloway, indiquent qu'une variété de bovins domestiques n'a pas complètement perdu ses réactions anti-prédatrices. La mesure dans laquelle ces réponses anti-prédateurs sont innées et n'ont donc jamais été vraiment perdues n'est pas encore claire. Néanmoins, il semble que le fait d'apprendre à réagir aux attaques de loups constitue probablement une composante importante des réponses anti-prédateurs déjà existantes dans les troupeaux de bovins, ou qu'il peut encore les améliorer. Cela signifie qu'une plus grande exposition à la présence des loups et à leurs attaques pourrait rendre les troupeaux de bovins en liberté mieux adaptés pour faire face aux loups. En théorie, cela favoriserait également la stabilité du troupeau, en supposant que les adultes plus âgés et plus expérimentés soient capables de transférer leurs réponses comportementales à leurs jeunes et aux autres individus inexpérimentés. Les études futures devraient donc s'attacher à distinguer les comportements anti-prédateurs innés des comportements appris chez les bovins et explorer l'influence de la stabilité du troupeau dans ce contexte.

Importance de l'abondance des proies sauvages pour la prédation des loups sur les bovins en liberté

Plusieurs études montrent que les loups sont plus susceptibles d'attaquer le bétail lorsque les proies sauvages sont insuffisantes (Meriggi et Lovari 1996, Meriggi et al. 1996, Sidorovich et al. 2003). Il est probable qu'il en aille de même pour les bovins en liberté dans le contexte de pâturage de conservation et qu'il soit donc pertinent dans diverses régions d'Europe occidentale, où les densités de population d'ongulés sauvages sont fortement contrôlées par la chasse ou l'abattage. Le nombre d'ongulés est généralement contrôlé dans le cadre d'une stratégie de gestion de la conservation, même dans les zones bénéficiant d'un statut de protection élevé (c'est-à-dire les parcs nationaux) (van Beeck Calkoen et al. 2020). En outre, alors que les petites espèces de proies ongulées telles que le chevreuil sont communes dans les paysages Européens dominés par l'homme, les espèces plus grandes telles que le cerf élaphe, le bison d'Europe ou l'élan (*Alces alces*) sont généralement absentes (Bluhm et al.

2023). En outre, il existe en Europe une politique très répandue visant à empêcher la recolonisation des espèces d'ongulés sujettes aux conflits, c'est-à-dire les « zones de politique zéro ». Cela concerne principalement le cerf élaphe (la principale espèce proie à travers une grande partie de l'aire de répartition du loup (Jędrzejewski et al. 2012) et le sanglier (la principale espèce proie dans la région méditerranéenne (Meriggi et Lovari 1996), l'Allemagne, les Pays-Bas et la France). Maintenant que les loups sont revenus dans de nombreuses régions qui appliquent le pâturage des bovins en liberté dans un contexte de conservation, mais où les proies sauvages alternatives sont souvent fortement limitées, on s'attend à ce que les risques d'événements de prédation sur ces bovins en liberté augmentent également. En plus d'améliorer les stratégies permettant aux bovins en liberté de se défendre contre les attaques de loups (y compris la sélection des races, la composition du troupeau et l'apprentissage), la gestion de la faune sauvage devrait réévaluer ses politiques concernant l'abattage et la "tolérance zéro" pour les espèces d'ongulés sauvages (Kuijper et al. 2019). En outre, les recherches futures devraient étudier dans quelle mesure la disponibilité des proies d'ongulés sauvages peut atténuer ou prévenir la prédation des loups sur les veaux dans les zones de pâturage naturel.

SYNTHESE

Le retour des loups en Europe occidentale a lancé un débat permanent sur leur rôle écologique dans ces paysages dominés par l'homme. Les études en cours se concentrent principalement sur les conséquences pour les ongulés sauvages (par exemple les cerfs ou les sangliers) ou les méso-carnivores (par exemple les renards, les blaireaux, les martres), tandis que les impacts sur les bovins en liberté dans le contexte de la gestion de la conservation n'ont jusqu'à présent pas reçu beaucoup d'attention. Nos observations du bétail Galloway réagissant à deux attaques consécutives de loups en avril 2023 donnent un premier aperçu de leur comportement anti-prédateur. Ces observations soulèvent une multitude de questions concernant l'impact de ce nouveau prédateur sur la gestion des pâturages dans le contexte de la conservation de la nature. Nous préconisons de poursuivre les recherches sur le rôle du comportement anti-prédateur chez les bovins, l'influence des différentes races bovines, la composition, la taille et la stabilité du troupeau, le comportement d'apprentissage, ainsi que la disponibilité d'espèces proies alternatives pour atténuer ou affecter la prédation des loups chez les bovins en liberté. De nouveaux outils sont disponibles pour faciliter de telles études comportementales, comme l'accélérométrie à haute résolution récemment développée dans les colliers GPS, à partir desquels des comportements spécifiques à chaque bovin peuvent être déduits (Versluijs et al. 2023). Compte tenu de l'importance croissante du pâturage des grands herbivores dans la conservation de la nature et de l'expansion prévue des territoires des loups en Europe occidentale, nous voyons un potentiel substantiel pour la recherche future dans ce domaine important.

References

- Bakker, E. S. and Svenning, J. C. 2018. Trophic rewilding: impact on ecosystems under global change. – *Philos. Trans. R. Soc. B* 373: 20170432.
- van Beeck Calkoen, S. T. S., Kuijper, D. P. J., Sand, H., Singh, N. J., van Wieren, S. E. and Cromsigt, J. P. G. M. 2018. Does wolf presence reduce moose browsing intensity in young forest plantations? – *Ecography* 41: 1–12.
- van Beeck Calkoen, S. T. S. et al. 2020. Ungulate management in European national parks: why a more integrated European policy is needed. – *J. Environ. Manage.* 260: 110068.
- Berger, J., Swenson, J. E. and Persson, I. L. 2001. Recolonizing carnivores and naive prey: conservation lessons from Pleistocene extinctions. – *Science* 291: 1036–1039.
- Bluhm, H. et al. 2023. Widespread habitat for Europe's largest herbivores, but poor connectivity limits recolonization. – *Divers. Distrib.* 29: 423–437.
- Blumstein, D. T., Letnic, M. and Moseby, K. E. 2019. In situ predator conditioning of naive prey prior to reintroduction. – *Phil. Trans. R. Soc. B* 374: 20180058.
- Breck, S., Clark, P., Howery, L., Johnson, D., Kluever, B., Smallidge, S. and Cibils, A. 2012. A perspective on livestock–wolf interactions on western rangelands. – *Rangelands* 34: 6–11.
- Bubnicki, J. W., Churski, M., Schmidt, K., Diserens, T. A. and Kuijper, D. P. J. 2019. Linking spatial patterns of terrestrial herbivore community structure to trophic interactions. – *eLife* 8: e44937.
- Carbyn, L. N. and Trotter, T. 1988. Descriptions of wolf attacks on bison calves in Wood Buffalo National Park. – *Arctic* 41: 297–302.
- Chamaillé-Jammes, S., Malcuit, H., Le Saout, S. and Martin, J. L. 2014. Innate threat-sensitive foraging: black-tailed deer remain more fearful of wolf than of the less dangerous black bear even after 100 years of wolf absence. – *Oecologia* 174: 1151–1158.
- Chapron, G. et al. 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. – *Science* 346: 1517–1519.
- van Ginkel, H. A. L., Kuijper, D. P. J., Schotanus, J. and Smit, C. 2019a. Wolves and tree logs: landscape-scale and fine-scale risk factors interactively influence tree regeneration. – *Ecosystems* 22: 202–212.
- van Ginkel, H. A. L., Smit, C. and Kuijper, D. P. J. 2019b. Behavioral response of naïve and non-naïve deer to wolf urine. – *PLoS One* 14: e0223248.
- van Ginkel, H. A. L., Churski, M., Kuijper, D. P. J. and Smit, C. 2021. Impediments affect deer foraging decisions and sapling performance. – *For. Ecol. Manage.* 482: 118838.
- Flörcke, C. and Grandin, T. 2013. Loss of anti-predator behaviors in cattle and the increased predation losses by wolves in the Northern Rocky Mountains. – *Open J. Anim. Sci.* 3: 248.
- Halofsky, J. S. and Ripple, W. J. 2008. Fine-scale predation risk on elk after wolf reintroduction in Yellowstone National Park, USA. – *Oecologia* 155: 869–877.
- Heard, D. C. 1992. The effect of wolf predation and snow cover on musk-ox group size. – *Am. Nat.* 139: 190–204.
- Jansman, H. A. H., Mergeay, J., van der Grift, E. A., de Groot, G. A., Lammertsma, D. R., van den Berge, K., Ottburg, F. G. W. A., Gouwy, J., Schuiling, R., van der Veken, T. and Nowak, C. 2021. De Wolf terug in Nederland: een factfinding study. – Wageningen Environmental Studies.
- Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jędrzejewska, B., Selva, N., Zub, K. and Szymura, L. 2002. Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Białowieża Primeval Forest (Poland). – *Ecology* 83: 1341–1356.
- Jędrzejewski, W., Niedziałkowska, M., Hayward, M. W., Goszczyński, J., Jędrzejewska, B., Borowik, T., Bartoń, K. A., Nowak, S., Harmuszkiewicz, J., Juszczyk, A., Kałamarz, T., Kloch, A., Koniuch, J., Kotiuk, K., Mysłajek, R. W., Nędzińska, M., Olczyk, A., Teleon, M. and Wojtulewicz, M. 2012. Prey tions for livestock production and wolf conservation. – *PLoS One* 5: e11954.
- Li, C., Yang, X., Ding, Y., Zhang, L., Fang, H., Tang, S. and Jiang, Z. 2011. Do Père David's deer lose memories of their ancestral predators? – *PLoS One* 6: e23623.
- Meagher, R. K., Strazhnik, E., von Keyserlingk, M. A. G. and Weary, D. M. 2020. Assessing the motivation to learn in cattle. – *Sci. Rep.* 10: 6847.
- Mech, L. D. 2007. Possible use of foresight, understanding, and planning by wolves hunting muskoxen. – *Arctic* 60: 145–149.
- Meriggi, A. and Lovari, S. 1996. A review of wolf predation in southern Europe: does the wolf prefer wild prey to livestock? – *J. Appl. Ecol.* 33: 1561–1571.
- Meriggi, A., Brangi, A., Matteucci, C. and Sacchi, O. 1996. The feeding habits of wolves in relation to large prey availability in northern Italy. – *Ecography* 19: 287–295.
- Muhly, T. B., Alexander, M., Boyce, M. S., Creasey, R., Hebblewhite, M., Paton, D., Pitt, J. A. and Musiani, M. 2010. Differential risk effects of wolves on wild versus domestic prey have consequences for conservation. – *Oikos* 119: 1243–1254.
- Nicholson, K. L., Milleret, C., Månsson, J. and Sand, H. 2014. Testing the risk of predation hypothesis: the influence of recolonizing wolves on habitat use by moose. – *Oecologia* 176: 69–80.
- Oakleaf, J. K., Mack, C. and Murray, D. L. 2003. Effects of wolves on livestock calf survival and movements in central Idaho. – *J. Wildl. Manage.* 67: 299–306.
- Petridou, M., Benson, J. F., Gimenez, O., Iliopoulos, Y. and Kati, V. 2023. Do husbandry practices reduce depredation of free-ranging livestock? A case study with wolves in Greece. – *Biol. Conserv.* 283: 110097.
- Pimenta, V., Barroso, I., Boitani, L. and Beja, P. 2017. Wolf predation on cattle in Portugal: assessing the effects of husbandry systems. – *Biol. Conserv.* 207: 17–26.
- Sand, H., Wikenros, C., Wabakken, P. and Liberg, O. 2006. Cross-continental differences in patterns of predation: will naive moose in Scandinavia ever learn? – *Proc. R. Soc. B* 273: 1421–1427.
- Sidorovich, V. E., Tikhomirova, L. L. and Jędrzejewska, B. 2003.

- choice and diet of wolves related to ungulate communities and wolf subpopulations in Poland. – *J. Mammal.* 93: 1480–1492.
- Kuijper, D. P. J., de Kleine, C., Churski, M., van Hooft, P., Bubnicki, J. and Jędrzejewska, B. 2013. Landscape of fear in Europe: wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland. – *Ecography* 36: 1263–1275.
- Kuijper, D. P. J., Verwijmeren, M., Churski, M., Zbyryt, A., Schmidt, K., Jędrzejewska, B. and Smit, C. 2014. What cues do ungulates use to assess predation risk in dense temperate forests? – *PLoS One* 9: e84607.
- Kuijper, D. P. J., Bubnicki, J. W., Churski, M., Mols, B. and Van Hooft, P. 2015. Context dependence of risk effects: wolves and tree logs create patches of fear in an old-growth forest. – *Behav. Ecol.* 26: 1558–1568.
- Kuijper, D. P. J., Sahlén, E., Elmhagen, B., Chamaillé-Jammes, S., Sand, H., Lone, K. and Cromsigt, J. P. 2016. Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. – *Proc. R. Soc. B* 283: 20161625.
- Kuijper, D. P. J., Churski, M., Trouwborst, A., Heurich, M., Smit, C., Kerley, G. I. H. and Cromsigt, J. P. G. M. 2019. Keep the wolf from the door: how to conserve wolves in Europe's human-dominated landscapes? – *Biol. Conserv.* 235: 102–111.
- Laporte, I., Muhly, T. B., Pitt, J. A., Alexander, M. and Musiani, M. 2010. Effects of wolves on elk and cattle behaviors: implications for *Canis lupus* numbers, diet and damage to livestock in relation to hunting and ungulate abundance in northeastern Belarus during 1990–2000. – *Wildl. Biol.* 9: 103–111.
- Smit, C. and Putman, R. J. 2011. Large herbivores as Environmental Engineers. – In: Putman, M. A. R. and Andersen, R. (eds), *Ungulate management in Europe: problems and practices*. Cambridge Univ. Press, p. 398.
- Smit, C. and Kuijper, D. P. J. 2024. Data from: Free-ranging cattle and the return of the wolf: behavioral responses and implications for conservation management. – *Dataverse.nl* Repository, <https://doi.org/10.34894/KLAJFM>.
- Stankowich, T. and Blumstein, D. T. 2005. Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. – *Proc. R. Soc. B* 272: 2627–2634.
- Tener, J. S. 1954. A preliminary study of the musk-oxen of Fosheim Peninsula, Ellesmere Island, NWT. *Wildlife Management Bulletin*, series 1, no. 9. – Canadian Wildlife Service.
- Versluijs, E., Niccolai, L. J., Spedener, M., Zimmermann, B., Hesse, A., Tofastrud, M., Devineau, O. and Evans, A. L. 2023. Classification of behaviors of free-ranging cattle using accelerometer signatures collected by virtual fence collars. – *Front. Anim. Sci.* 4: 1083272.
- Welp, T., Rushen, J., Kramer, D. L., Festa-Bianchet, M. and de Passillé, A. M. B. 2004. Vigilance as a measure of fear in dairy cattle. – *Appl. Anim. Behav. Sci.* 87: 1–13.