

Comportements audacieux chez les loups : définitions et analyse des cas signalés par le passé à travers l'Europe

Bold wolf behaviour: definitions and analysis of reported past cases across Europe



© L. Richter / BROHT.

Auteurs : Šárka Frýbová, Paola Fazzi, Miroslav Kutal, José Vicente López-Bao, Ilka Reinhardt, Simone Angelucci, Paola Aragno, Elisa Avanzinelli, Matej Bartol, Barbora Černá, Dario Hipolito, Yorgos Iliopoulos, Hugh A. H. Jansman, Jasna Jeremić, Sabrina Karthun-Strijbos, Gesa Kluth, Josip Kusak, Glenn Lelieveld, Marco Lucchesi, Francesca Marucco, Sabina Nowak, Tanja Polleres, Giulia Scartezzini & Valeria Salvatori

Le présent rapport a été rédigé dans le cadre du projet « Mesures concrètes pour la préservation de l'état sauvage des loups dans les paysages anthropiques d'Europe » (LIFE21-NAT-IT-LIFE-WILD-WOLF/101074417), cofinancé par l'Union Européenne. **Ce rapport ne reflète pas nécessairement la position officielle de la Commission Européenne.**

1. Contexte

Les grands carnivores, dont le loup (*Canis lupus*), ont connu un rétablissement en Europe au cours des dernières décennies (Chapron et al. 2014a, Linnell & Cretois 2018, Boitani et al. 2022, Kaczensky et al. 2024). Outre leur plasticité écologique, plusieurs facteurs ont été mis en avant comme moteurs de ce rétablissement, notamment des politiques de conservation strictes et des engagements politiques, l'application de la loi, des dispositifs institutionnels, des pratiques de gestion adaptées au contexte (par exemple, le recours à des mesures de

prévention des dégâts, la lutte contre l'utilisation illégale de poison, l'abandon des terres et les changements d'affectation des sols, ou encore l'évolution de l'acceptation de leur présence par le public (par exemple, Chapron et al. 2014a, Dressel et al. 2015, Eklund et al. 2017, Van Eden et al. 2018, Cimatti et al. 2021).

Les facteurs de conflit dans les paysages de coexistence entre les grands carnivores et les populations humaines peuvent être divers, notamment la prédation sur le bétail, la concurrence avec les chasseurs pour le gibier, ou les risques réels/perçus que représentent les grands carnivores pour la sécurité humaine (Carter & Linnell 2016, Chapron & López-Bao 2016, Lute et al. 2018). Dans le cas des loups, par exemple, alors que certaines questions, telles que la prédation du bétail et la concurrence pour le gibier, ont été largement abordées, tant dans la littérature scientifique que du point de vue de la gestion (par exemple, Bisi et al. 2010, Singer et al. 2023, Kutal et al. 2024, Treves 2009, Trump et al. 2022), **on s'intéresse relativement peu aux comportements** (y compris ceux considérés comme indésirables d'un point de vue anthropocentrique ou aux situations à risque pouvant constituer une menace réelle ou perçue pour la sécurité humaine, ainsi qu'à la gestion de ces cas (Linnell et al. 2002, Behdarvand et al. 2014, Penteriani et al. 2016, Nowak et al. 2021). **Jusqu'à présent**, l'attention principale de la recherche concernant les menaces réelles ou perçues que représentent les loups pour la sécurité humaine s'est concentrée sur les attaques contre les humains, qui sont des événements extrêmement rares (par exemple, Linnell et al. 2002, McNay et al. 2002, Behdarvand et al. 2015, Penteriani et al. 2016, Iliopoulos et al. 2022, Linnell et al. 2021) ; bien qu'elles soient souvent exagérées par les médias et très sensibles aux fausses informations (Arbieu et al. 2021 ; Iliopoulos et al. 2022). **De plus**, la peur des loups et les stéréotypes à leur égard, y compris la compréhension des facteurs qui régissent cette peur, ont également fait l'objet de recherches ces derniers temps (par exemple, Johansson et al. 2012, 2016, 2016b ; Mohammadi et al. 2021 ; Sevillano-Triguero et al. 2023).

On rapporte généralement que les loups évitent les rencontres rapprochées avec les humains (par exemple, Karlsson et al. 2007, Reinhardt et al. 2020). Dans 34 approches expérimentales menées auprès de loups équipés d'un collier émetteur, Karisson et al. (2007) ont décrit comment les loups s'éloignaient lorsque l'humain qui s'approchait se trouvait à une distance comprise entre 17 et 310 m, avec une distance moyenne de 106 m. Wam et al. (2014) ont approché à plusieurs reprises des loups sauvages afin de tester leur réaction individuelle et leur accoutumance aux rencontres avec les humains. **Les loups ont réagi et se sont éloignés à une distance moyenne de 248 m (fourchette de 35 à 488 m), aucun des animaux ne s'exposant visuellement ou vocalement.** Versluis et al. (2022) ont constaté que, sur 21 essais d'approche menés sur 7 loups équipés d'un collier GPS, ceux-ci ont principalement montré une réaction de fuite ($n = 18$), et aucun loup n'a été vu ou entendu pendant les essais, même lorsque l'observateur passait à moins de 50 m du loup. **De même**, les loups persistant dans des paysages dominés par l'homme évitent les infrastructures et les activités humaines (par exemple, Ahmadi et al. 2014, Sazatornil et al. 2016, Ronnenberg et al. 2017, Rio-Maior et al. 2019, Carricondo-Sánchez et al. 2020, Barker et al. 2023, Zanni et al. 2023) ; ou se sont adaptés pour utiliser certaines infrastructures (par exemple, les routes) de manière discrète afin d'éviter les rencontres avec les humains et en modulant leur comportement pour minimiser les risques (par exemple, Zimmermann et al. 2014, Llaneza et al. 2016, Smith et al. 2022, Martinez-Abraín et al. 2023).

Néanmoins, compte tenu de leurs vastes besoins spatiaux (avec des domaines vitaux allant de quelques centaines de kilomètres carrés à plus de mille kilomètres carrés en Europe et une dispersion sur des distances considérables ; par exemple, Ciucci et al. 2009, Jedrzejewski et al. 2007 ; Mattisson et al. 2013, Razen et al. 2016, Silva et al. 2018, Vorel et al. 2024), **il est impossible** pour les loups Européens d'éviter totalement les établissements humains, les infrastructures, voire les personnes, et, comme d'autres espèces sauvages, ils peuvent également être observés pendant la journée (Bombieri et al. 2021, Kojola et al. 2016, Martínez-Abraín et al. 2023, Reinhardt et al. 2020 ; Ferreiro-Arias et al. 2024). Le rétablissement de la population de loups dans l'Europe d'aujourd'hui conduit inévitablement à une augmentation des risques de rencontres entre l'homme et le loup. Par exemple, dans les populations de loups en expansion au sein de paysages dominés par l'homme, on observe de plus en plus souvent de jeunes loups en phase de dispersion à proximité des infrastructures humaines, alors qu'ils traversent des zones inconnues. Les loups se dispersant dans des zones plus densément peuplées et plus fragmentées peuvent se montrer moins réticents à approcher les infrastructures humaines qu'auparavant, même après leur dispersion (Barry et al. 2020).

L'inquiétude croissante du public à travers l'Europe quant aux conséquences potentielles d'interactions étroites entre les loups et les humains exige une meilleure compréhension des types de comportements ou de situations chez les loups qu'il est nécessaire d'identifier comme des signes avant-coureurs pouvant mener à une situation potentiellement risquée.

Dans cette optique, prévenir les conflits entre l'homme et la faune sauvage face à ces risques perçus ou réels nécessite de comprendre à quel moment une **accoutumance** sans problème chez les loups peut dégénérer en une forte accoutumance à la présence proche des humains ou, à terme, en un **comportement audacieux**. Ceci est fondamental pour la mise en œuvre d'interventions préventives appropriées dans chaque cas. **Les situations les plus difficiles sont à prévoir dans les zones où les loups ont été historiquement exterminés, ce qui a conduit à la disparition de la conscience humaine de la présence des loups et des adaptations nécessaires à la coexistence** (Chapron et al. 2014a, Chapron & López-Bao 2016, Kuijper et al. 2019). Dans ce scénario, lorsque les grands carnivores reviennent, la peur et le ressentiment peuvent émerger (López-Bao et al. 2017). Un exemple illustratif est la crainte que les loups recolonisent des zones proches des agglomérations, en raison de la perception selon laquelle les loups devraient être timides et sont censés habiter des zones sauvages et reculées (Figari & Skogen 2011). Les personnes vivant dans ces zones peuvent ne pas savoir comment interpréter le comportement des loups, ce qui peut renforcer leurs inquiétudes quant au fait de partager le paysage avec cette espèce.

Il existe deux types de situations dans lesquelles les gens peuvent s'inquiéter et être amenés à signaler une observation de loup en supposant un comportement indésirable ou menaçant, ou une situation à risque (Karlsson et al. 2007) :

- 1) Les situations dans lesquelles les attentes humaines quant à ce qui constitue un comportement normal chez le loup (qui peuvent être motivées par l'idée que les loups devraient être timides et rester dans des zones reculées ou naturelles) ne correspondent pas à la manière dont les loups se comportent réellement dans une situation particulière, par exemple lorsque les loups laissent les gens s'approcher à courte distance ou sont aperçus près d'habitats humains.

- 2) Les situations dans lesquelles les loups agissent réellement de manière audacieuse, c'est-à-dire lorsque l'animal s'approche intentionnellement des humains.

La réponse à cette préoccupation publique émergente est encore compliquée par l'incohérence de la terminologie utilisée pour décrire le comportement des loups le long d'un gradient d'accoutumance, ce qui peut semer la confusion et exacerber les tensions lors de la gestion de ces situations.

L'établissement d'une terminologie cohérente est particulièrement difficile compte tenu de la complexité des comportements des loups, qui sont influencés par de nombreux facteurs et peuvent varier considérablement, par exemple en présence d'une personne promenant un chien (Karlsson et al. 2007). **De plus**, le comportement des loups a traditionnellement été étudié dans des environnements isolés et naturels, où la présence humaine est généralement rare (Mech & Boitani 2010). Transposer ces schémas comportementaux à des environnements anthropiques n'est pas toujours approprié, compte tenu également de la capacité d'adaptation des loups à différents scénarios. **Enfin**, la perception de ce qui constitue un comportement normal peut être influencée par des interprétations culturelles et des représentations sociales de l'espèce fortement liées au contexte (Peterson et al. 2008 ; Lescureux 2011). Il est également important de noter que les humains qui s'approchent sont reconnaissables par les loups comme tels ; en d'autres termes, des personnes dans une voiture, un camion forestier ou un bâtiment peuvent ne pas provoquer chez les loups la même réaction que si ces personnes marchaient simplement. Malgré ces difficultés, il est essentiel de disposer de recommandations claires et faisant autorité pour identifier les comportements des loups susceptibles de créer des situations à risque, afin que le public et les autorités puissent éviter toute crainte inutile et agir rapidement si nécessaire (Reinhardt et al. 2020). **Un exemple parmi tant d'autres est l'ambiguïté entourant le terme « accoutumance » qui, comme évoqué plus haut, n'est pas en soi synonyme de comportement problématique, sauf précision contraire.**

2. Une forte accoutumance et un comportement audacieux

On s'attend à ce que les loups qui se rétablissent et persistent dans des paysages dominés par l'homme soient davantage **habitués** à la présence des humains et à leurs activités (Lowry et al. 2012) que leurs congénères vivant dans des zones reculées et plus naturelles, car ils s'habituent aux éléments liés à l'activité humaine. **En réalité**, cela revêt une importance particulière dans les paysages dominés par l'homme d'aujourd'hui, car un certain degré d'accoutumance aux humains et à leurs activités est une condition préalable nécessaire à la persistance et à la survie des loups, ainsi que de toute autre faune sauvage, dans ces paysages. Du point de vue de la **menace réelle** ou **perçue** que représentent les loups pour la sécurité humaine, les loups habitués ne constituent pas nécessairement une menace, car l'habitation couvre un large spectre comportemental, allant de comportements naturels et sans problème à d'autres comportements pouvant conduire à des situations à risque dans certaines circonstances, comme lors de rencontres rapprochées entre l'homme et le loup (Baker & Timm 2017, Linnell et al. 2021).

L'accoutumance est généralement définie comme la « perte de la réaction naturelle d'alerte après avoir été exposé de manière répétée au même stimulus » (Rankin et al. 2009), ce qui est considéré comme neutre (Whittaker & Knight, 1998) lorsqu'elle n'est pas associée à des événements significatifs (Enquist et al. 2016). Dans notre cas, le stimulus auquel les loups

s'habituent est la présence et les activités humaines, auxquelles ils ne semblent avoir aucune réaction positive ou négative, et qu'ils ignorent. Bien que l'accoutumance en soi ne soit pas menaçante (Uchida et al. 2019), sur le gradient de l'accoutumance, une forte accoutumance pourrait potentiellement conduire à des comportements à risque. **L'accoutumance est un processus adaptatif, et les humains pourraient, délibérément ou non, habituer les loups à ce que des humains s'approchent à courte distance** (Knight 2009). Le **conditionnement** positif est une forme de processus d'apprentissage associatif par lequel les animaux associent la présence d'humains ou des éléments liés à l'homme (par exemple, les environnements urbains) à un avantage, qu'il s'agisse de jeu, de sources de nourriture ou de refuge (Bateman & Fleming 2012). Cela peut se produire plus facilement chez les jeunes loups que chez les adultes en raison de leur curiosité et de leur naïveté naturelle. **Les loups fortement habitués, comme c'est le cas des loups conditionnés par la nourriture, peuvent délibérément rechercher la proximité des humains pour les avantages qu'ils y associent** (Reinhardt et al. 2020). Bien qu'ils ne constituent pas en soi une menace, ils pourraient potentiellement entraîner des rencontres rapprochées susceptibles de créer des situations à risque pour les personnes (LCIE 2019).

À l'extrême de l'accoutumance, les loups fortement accoutumés peuvent s'approcher intentionnellement et de manière répétée des humains, un comportement souvent qualifié d'audacieux.

Afin de mieux comprendre comment le comportement audacieux envers les humains est défini dans la littérature, nous avons mené une revue systématique à l'aide de la base de données Scopus (www.scopus.com). Outre les loups, nous avons étendu notre recherche à d'autres espèces de canidés, notamment le coyote (*Canis latrans*), le renard roux (*Vulpes vulpes*), le chacal doré (*Canis aureus*), le dhole (*Cuon alpinus*) et le dingo (*Canis lupus dingo*). Aucun résultat n'a été trouvé pour le dhole, le dingo ou le chacal, tandis que quatre articles pertinents ont été identifiés pour les renards, deux pour les coyotes et un pour les loups (voir les détails de la revue systématique en Annexe I).

Comme dans le cas de l'habituation, les termes « audace » ou « comportement audacieux » sont utilisés de manière incohérente dans la littérature ; il semble toutefois y avoir un consensus général sur le fait que l'audace est un **trait** appartenant à un continuum comportemental associé à la **propension à prendre des risques** (Lazzaroni et al. 2024). Breck et al. (2019) définissent l'audace chez les coyotes comme une réponse à une situation risquée, telle que la rencontre avec un prédateur ou un humain en milieu urbain. Certains auteurs associent l'audace à une néophobie réduite et à des réponses à des situations inconnues (Bridge & Harris 2020, Padovani et al. 2021, Morton et al. 2023). **Cependant**, d'autres chercheurs considèrent que ce comportement relève du concept de comportement exploratoire (Breck et al. 2019, Lazzaroni et al. 2024), allant même jusqu'à le décrire comme une audace exploratoire dans le cas des loups en dispersion (Barry et al. 2019). **Le lien entre le niveau d'accoutumance et l'audace est également suggéré par Lazzaroni et al. (2024), qui définissent l'audace chez les renards urbains comme une propension à prendre des risques dans des situations non nouvelles, c'est-à-dire après accoutumance.** Au stade **extrême** de l'audace, certains auteurs évoquent un comportement agressif (par exemple, Farr et al. 2023). Le comportement agressif est défini par Breck et al. (2019) pour les coyotes comme une

réaction agonistique envers des congénères, sa forme extrême étant celle d'un coyote attaquant des chiens tenus en laisse.

La progression de l'audace vers sa forme la plus extrême (c'est-à-dire les incidents de morsure ou les attaques) est illustrée par Farr et al. (2023), qui proposent une échelle à quatre niveaux du comportement des coyotes :

- 1) Évitement. L'individu s'enfuit ou s'éloigne des personnes ;
- 2) Comportement indifférent. L'individu semble ne pas remarquer ou ne pas se soucier de la présence des personnes, même s'il les observe ou émet des vocalisations à leur égard ;
- 3) Comportement audacieux. L'individu suit ou traque les personnes ou s'approche des animaux de compagnie ou des personnes ;
- 4) Comportement agressif. L'individu attaque des animaux de compagnie (à proximité immédiate des personnes) ou des personnes

Un comportement audacieux manifesté de manière répétée caractérise un individu audacieux ; **ainsi**, la fréquence et la nature répétitive du comportement audacieux sont essentielles pour identifier un individu audacieux. L'audace est une propension individuelle et peut se manifester différemment d'un individu à l'autre. Reconnaisant la nécessité de fournir une classification cohérente de certains comportements des loups à des fins de gestion, nous proposons une définition opérationnelle des loups fortement habitués et audacieux. Bien que la manifestation d'un comportement donné puisse dépendre du contexte et que chaque cas de rencontre rapprochée entre loups et humains doive être analysé séparément, en tenant compte de la variabilité individuelle et des conditions environnementales, nous estimons que des définitions capables de guider le jugement global sont nécessaires pour assurer une gestion adéquate des situations potentiellement risquées.

Dans cette optique, nous définissons la forte accoutumance comme une situation dans laquelle un loup permet à des personnes (reconnaisables comme telles) de s'approcher à plusieurs reprises à courte distance sans s'éloigner (le loup semble indifférent à la présence des personnes). Un loup adulte qui tolère de manière répétée la présence d'humains à une distance inférieure à 30 m est un signe de forte accoutumance, car la plupart des loups ont une distance de fuite bien plus longue (par exemple, Wam 2002, Karlsson et al. 2007). **De plus**, les moyens de dissuasion techniques tels que les tirs de balles en caoutchouc ou de paintball ne peuvent être mis en œuvre de manière réaliste que si le loup peut être approché à moins de 30 m de l'humain. Un comportement audacieux n'apparaît généralement pas sans une forte accoutumance préalable, qui doit également être enregistrée et surveillée pour une évaluation globale et la mise en œuvre d'interventions précoces.

D'autre part, compte tenu de deux aspects essentiels pour une définition correcte d'un loup audacieux : la distance par rapport aux personnes et la fréquence du comportement audacieux, nous définissons un loup audacieux comme un loup qui s'approche de manière répétée des personnes (reconnaisables comme telles) à une courte distance (30 m ou moins). Les loups qui s'approchent des humains à une courte distance une seule fois peuvent faire preuve d'un comportement audacieux, mais ne doivent pas être classés comme des loups audacieux, car la **répétition** de ce comportement est essentielle pour une telle classification.

Étant donné que la plupart des cas de comportement audacieux chez les loups rapportés dans la littérature concernaient des loups qui étaient auparavant fortement habitués à la présence humaine (McNay 2002, Reinhardt et al. 2020, Nowak et al. 2021), il pourrait être nécessaire de décourager le développement d'une forte accoutumance afin d'empêcher l'évolution vers des comportements plus risqués (c'est-à-dire des comportements audacieux). Par exemple, dans les six cas signalés où des loups non enragés ont mordu des humains en Europe entre 2002 et 2020, tous les incidents ont été précédés par des comportements inhabituels de la part de chaque individu, répétés au fil du temps, indiquant un stade de forte accoutumance, une proximité fréquente avec les humains ou une dépendance à l'égard de sources de nourriture anthropiques (c'est-à-dire des loups conditionnés par la nourriture) (Linnell et al. 2021 ; Nowak et al. 2021).

Le seuil pour une rencontre entre loups et humains à courte distance est fixé arbitrairement à 30 m. La plupart des loups ont une distance de fuite bien plus longue (Karlsson et al. 2007, Wam et al. 2014). Cette limite est en outre étayée par des tests balistiques et des données empiriques sur l'utilisation de balles en caoutchouc à des fins de conditionnement aversif (par exemple, Reinhardt et al. 2020).

Des tests balistiques réalisés à l'aide d'un fusil Benelli M3 avec des munitions Fiocchi « Rubber Baton » et « 15 Rubber Buckshot » de calibre 12 suggèrent que l'énergie des balles en caoutchouc tirées à 20 m avec des armes longues ou courtes ne diminue pas pendant la trajectoire, alors qu'elle diminue de manière significative à une distance allant jusqu'à 30 m. À des distances plus importantes, la trajectoire pourrait également être compromise en raison de la perte d'énergie et de vitesse (CUFA, 2024).

3. Recueil de cas de loups fortement habitués et audacieux

La collecte systématique d'informations détaillées sur chaque rencontre rapprochée entre l'homme et le loup, susceptible de permettre d'identifier des cas de loups fortement habitués et audacieux, est essentielle pour évaluer correctement le comportement des loups et mettre en place des mesures de gestion adaptées. **Cependant**, jusqu'à présent, notre compréhension des loups fortement habitués et audacieux repose principalement sur des données anecdotiques (par exemple, Reinhardt et al. 2020, Nowak et al. 2021, Linnell et al. 2021).

À cet égard, l'objectif de la tâche 2.1 du projet LIFE WILD WOLF était de collecter des informations détaillées sur les cas de rencontres rapprochées entre l'homme et le loup correspondant à nos définitions de loups fortement habitués et audacieux, entre 2012 et 2022. Notre collecte de données a été effectuée dans les pays participant au projet (huit pays : Croatie, République Tchèque, Allemagne, Grèce, Italie, Portugal, Slovaquie et Suède) et au-delà, à travers l'Europe (par exemple aux Pays-Bas). Nous avons en outre contacté des experts de tous les États membres de l'UE (membres du comité scientifique du projet et de l'Initiative pour les grands carnivores en Europe de l'UICN – LCIE) afin qu'ils contribuent à la collecte de données sur les cas signalés aux autorités locales ou aux institutions compétentes. Nous avons également inclus des cas provenant de Pologne rapportés dans la littérature (Nowak et al. 2021), les médias et les réseaux sociaux. Dans les cas où aucune description fiable et détaillée n'avait été consignée, des informations ont été recueillies auprès de diverses sources, y compris des entretiens avec des personnes directement impliquées dans le cas, et compilées dans un formulaire récapitulatif pour chaque cas, dans la mesure du

possible. Les cas qui étaient toujours en cours à la fin de l'année 2022 n'ont pas été inclus dans ce rapport.

Un ensemble de données pour tous les cas a été créé en s'inspirant de l'approche développée en Allemagne dans le cadre du projet DBBW (www.dbb-wolf.de/) comme point de départ, puis modifié pour inclure des options catégorielles et des champs supplémentaires (voir les détails à l'Annexe II). **Toutes les observations concernant le même animal, la même meute de loups ou le même lieu ont été classées dans un « dossier de cas ».** Un dossier de cas recense chaque événement signalé au cours duquel un loup a manifesté une forte accoutumance et un comportement audacieux selon les définitions proposées ci-dessus. Les observations peuvent être des observations visuelles (avec ou sans documentation photographique), des photos/vidéos prises par des pièges photographiques ou tout autre type de traces de loup pouvant être reliées au cas en question. Le formulaire final invite à recueillir des descriptions détaillées des observations individuelles, encourageant la saisie des données de manière systématique, dans la mesure du possible. **La collecte de données comprenait l'environnement et les circonstances de l'observation, la distance la plus proche entre le loup et l'humain, le comportement du loup, le comportement humain, la présence d'attractifs tels que des chiens, et toute intervention effectuée** (Annexe II).

Pour l'analyse du comportement des loups, seules des informations de première main documentées ont été utilisées (Reinhardt et al. 2020) afin d'éviter toute incertitude. Afin de garantir une interprétation objective des cas passés, nous n'avons utilisé que des observations présentant un haut degré de fiabilité, en adoptant la classification utilisée pour la surveillance du lynx Eurasien en Suisse (SCALP ; Molinari-Jobin et al. 2012), adaptée par la suite à la surveillance du loup (Kaczensky et al. 2009, Wolf Alpine Group 2022). Les critères SCALP classent les preuves en fonction de leur vérifiabilité et comprennent une échelle allant de « hautement fiable » (c'est-à-dire C1, qui indique la disponibilité de preuves tangibles, telles que des photographies, des séquences vidéo avec un lieu identifiable ou des échantillons vérifiés génétiquement) jusqu'à impossible à vérifier (c'est-à-dire C3, observation non confirmée, qui inclut tous les indices indirects tels que les signalements d'observations sans photos ou les traces de présence trop anciennes ou incomplètes, impossibles à vérifier).

Dès qu'aucune nouvelle observation n'est plus signalée pour un cas particulier, le dossier est clos (après un an, selon Reinhardt et al., 2020). Cela peut se produire pour différentes raisons, telles que la disparition du loup concerné ou la mise en œuvre de mesures d'intervention.

Chaque dossier clos est associé à un résumé établi à l'aide d'un formulaire dédié (Annexe III) qui résume l'ensemble des événements, c'est-à-dire le comportement des loups et des personnes, la présence d'attractifs, la durée du cas et les éventuelles mesures de gestion mises en œuvre. En raison de la nature intrinsèque des données historiques, la plupart des cas n'étaient disponibles que sous forme de résumés, sans descriptions détaillées des observations individuelles. **Par conséquent**, des informations essentielles à la compréhension et à l'évaluation de ces cas pouvaient faire défaut. **En conséquence**, cinq cas et résumés de cas n'ont pas pu être inclus dans les analyses ultérieures, car il manquait des informations qui auraient, par exemple, permis de déterminer si le loup s'approchait d'humains reconnaissables (et non d'une voiture ou d'un bâtiment).

4. Aperçu des cas signalés

Bien que nous n'ayons pas explicitement demandé aux personnes contactées de signaler chaque rencontre rapprochée, nous avons reçu un total de 371 signalements, dont 312 concernaient des rencontres rapprochées isolées entre des loups et des humains survenues entre 2012 et 2022. Ces 312 enregistrements ne répondaient pas aux critères applicables aux loups audacieux ou fortement habitués (il ne s'agissait pas d'un comportement répété ; 75% des rencontres rapprochées uniques ont été classées comme des signalements non C1 selon les critères SCALP et, dans la plupart des cas, le comportement n'était même pas considéré comme remarquable, ou le signalement ne répondait pas aux critères de qualité minimaux pour évaluer correctement le comportement du loup). Cinq autres cas (comportant plusieurs événements individuels) et six résumés de cas n'ont pas non plus été inclus dans les analyses, car ils ne répondaient pas aux critères ou ne disposaient pas d'informations suffisantes. Au final, un total de 20 cas répondait à nos critères de loups fortement habitués et/ou audacieux, impliquant 6 pays (Tableau 2, Annexe III). Dans 7 de ces 20 cas, nous avons obtenu non seulement les résumés de cas que nous avions demandés, mais aussi les événements individuels appartenant à ces cas (entre 3 et 9 par cas).

Parmi les 20 cas analysés, un cas a été classé comme « fort accoutumement » (le loup permet aux personnes de s'approcher) et 19 cas comme « loups audacieux » (le loup s'approche des personnes ; notons que, généralement, une condition préalable à l'audace d'un loup est un fort accoutumement). Voir l'Annexe III pour les résumés des cas. Les informations disponibles dans les rapports concernant le cas impliquant un loup fortement habitué (IT_03) ne nous ont pas permis d'évaluer si cet individu pouvait également répondre aux critères d'un loup audacieux.

Trois cas en Allemagne sont liés et concernent une même portée de louveteaux, dont le comportement suggérait qu'ils avaient été conditionnés positivement par les humains (DE_01). Deux de ces petits sont ensuite devenus des cas distincts : l'un après s'être dispersé (DE_02) et l'autre après avoir été le seul de la meute à reprendre un comportement audacieux à la suite d'une intervention (DE_03).

Dans 75% des cas (n = 15), un seul loup était impliqué dans les rencontres entre l'homme et le loup. Un cas exceptionnel est celui de Tolve (Italie, IT_04), où jusqu'à cinq membres de la meute fréquentaient la ville, comprenant à la fois des adultes et des jeunes d'un an.

Lorsque l'âge du loup était connu (80% des cas, n = 16), dans 14 cas (87%), les individus étaient des jeunes d'un an, voire des louveteaux dans trois cas. Seul le cas DE_05 concernait un adulte, dont le comportement audacieux était probablement influencé par son handicap physique, comme mentionné ci-dessous. Dans les cas où le sexe était connu, le rapport était de cinq mâles pour cinq femelles, ce qui correspond aux conclusions précédentes de Kojola et al. (2016) selon lesquelles le comportement à risque envers les infrastructures humaines ne dépend pas du sexe.

Dans deux cas, le comportement des loups était probablement influencé par leur condition physique. Il a été confirmé que le loup du cas DE_05 souffrait de gale, de la maladie de Carré, de parvovirus et d'une lésion spinale, ce qui a gravement affecté sa capacité à chasser. La louve du cas PL_02 présentait une anomalie de la rate qui a probablement eu une influence

négligence sur sa condition physique et a pu favoriser son conditionnement alimentaire (Nowak et al. 2021).

Deux autres loups identifiés comme audacieux provenaient probablement de captivité. Le loup du cas IT_02 présentait des traces de collier autour du cou, suggérant une détention antérieure. La louve de République Tchèque (CZ_01) s'est avérée positive aux anticorps de la rage, mais comme la rage n'a pas été détectée, on suppose que la louve avait été vaccinée en captivité. Certaines hypothèses laissaient penser que le cas du loup audacieux des montagnes de Bieszczady (PL_01) aurait également pu être élevé en captivité en raison de certains indices, mais cela n'a jamais été confirmé (Nowak et al. 2021).

En termes de couverture géographique, six cas provenaient d'Italie, six d'Allemagne, trois de Grèce, deux de Pologne, et un respectivement de République Tchèque et des Pays-Bas (Fig. 1). La plupart des cas ($n = 17$; 85%) se sont produits dans des zones recolonisées par les loups depuis 2012 (Kaczensky et al. 2021, 2024). **Seuls trois cas se situent dans l'aire de répartition des loups à son étendue minimale estimée pour la période 1950-1970** (Chapron et al. 2014*b*). Au total, 30% des cas ont été enregistrés dans la péninsule Italienne, 45% provenaient de la population d'Europe centrale, et les cas restants (25%) ont été signalés en Grèce et dans les Carpates Polonaises, régions où, contrairement aux zones susmentionnées, les populations de loups sont restées relativement stables au cours des dernières décennies (Chapron et al. 2014*a, b*, Kaczensky et al. 2024).

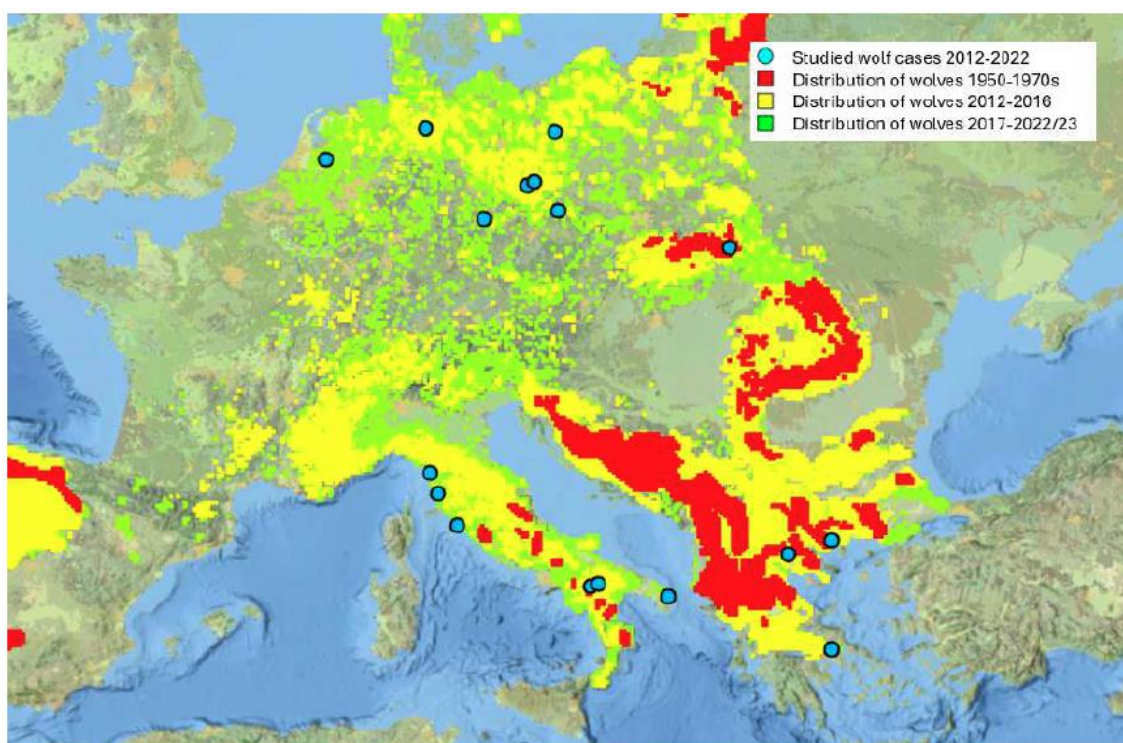


Figure 1 : Répartition des cas documentés de loups présentant une forte accoutumance ou un comportement audacieux, par rapport à l'évolution de la répartition des loups au fil des ans (Chapron et al. 2014*b*, Kaczensky et al. 2021, Kaczensky et al. 2024)

Tableau 1 : Nombre de cas recensés de loups ayant manifesté un comportement fortement habitué ou audacieux, par année, sur une période de dix ans

Year	Number of cases
2012-2013	0
2014	1
2015	2
2016	0
2017	3
2018	5
2019	0
2020	3
2021	5
2022	1

En moyenne, la durée des cas répondant à nos critères était d'environ 5,3 mois (3 à 401 jours). Pour deux cas en Grèce (GR_01, 02), la durée n'était pas claire, mais elle se situait probablement entre plusieurs semaines et quelques mois. Le cas GR_04 n'a pas été inclus dans le calcul de la durée moyenne des cas, car de nouveaux individus présentant un comportement audacieux continuent d'apparaître, probablement avec de nouvelles portées de petits, jusqu'à l'été 2024. Il semble que la plupart des cas (90%, n = 18) comprenaient des rencontres et des observations à différents moments de la journée, principalement pendant la journée ; à l'exception d'un cas en Grèce (GR_01) et d'un autre en Allemagne (DE_06), où les observations et les rencontres ont eu lieu exclusivement pendant la nuit.

Dans tous les cas d'individus **audacieux**, les loups se sont activement approchés des personnes à moins de 30 m (Tableau 2) ; bien que dans trois cas (DE_05, GR_03, IT_05), les loups se soient eux-mêmes approchés des personnes, ils ne leur ont pas permis de s'approcher d'eux. Dans 75% des cas (n = 15), les loups sont entrés à plusieurs reprises ou sont restés dans des agglomérations ou à proximité de maisons habitées pendant la journée. Ce n'est que dans cinq cas que les loups se sont approchés des voitures avec un intérêt manifeste. Un cas concernait des louveteaux inspectant l'équipement d'un forestier (DE_04), tandis que les quatre autres (DE_01, 02, 03, L_ 01) concernaient des loups qui avaient probablement été conditionnés à la nourriture à partir de voitures ou à proximité de celles-ci. Il convient de rappeler que les trois cas observés en Allemagne sont liés entre eux, l'intérêt pour les voitures observé dans les cas DE_02 et DE_03 trouvant son origine dans le cas DE_01. La distance minimale enregistrée dans les cas signalés variait de 0 à 5 m dans 70% de l'ensemble des cas (n = 14, Fig. 2), quatre de ces rencontres ayant donné lieu à un contact physique avec des humains (20% de l'ensemble des cas, Tableau 2).

Il est important de noter que le contact physique s'est produit dans des cas impliquant des loups qui étaient probablement en captivité (CZ_01, IT_02, PL_01) et/ou fortement conditionnés par la nourriture sur une longue période (PL_01, 02).

Le cas CZ_01 n'a entraîné aucune blessure chez l'humain, et le contact s'est produit lorsque le propriétaire du chien a retiré son animal de la gueule du loup. Dans les autres cas, des personnes ont été mordues (voir Annexe III).

Tableau 2 : Type de comportement des loups, présence d'appâts et implication de chiens dans les cas documentés de loups ayant manifesté un comportement fortement habitué ou audacieux. « NA » (sans objet) indique que cette condition n'est pas pertinente pour le cas en question, car les circonstances préalables n'étaient pas réunies

Country	Case	Wolf approaches people < 30 m	Wolf allows people to approach < 30 m	Wolf approaches or follows cars with interest	Wolf repeatedly in built-up areas during daylight	Closest distance	Physical contact to people	Attractants were known	Type of attractant	Dogs involved	Dog as the main object of interest	Physical contact to dog	Attractants removed
Italy	IT_01	repeatedly	one time	no	yes	11 - 30m	no	no	NA	no	NA	NA	NA
	IT_02	repeatedly	repeatedly	no	yes	0 - 5m	yes, with injury	yes	food source	not clear	NA	no	unknown
	IT_03	unknown	repeatedly	no	yes	6 - 10m	no	yes	dogs - mating	yes	yes	yes	no
	IT_04	repeatedly	unknown	unknown	yes	11 - 30m	no	partly	food sources/dogs	yes	partly	yes	partly
	IT_05	repeatedly	no	no	yes	0 - 5m	no	no	NA	yes	no	no	NA
	IT_06	repeatedly	repeatedly	no	yes	6 - 10m	no	yes	food source	yes	no	no	yes
Greece	GR_01	repeatedly	repeatedly	no	yes	6 - 10m	no	yes	food source	no	NA	NA	unknown
	GR_02	repeatedly	repeatedly	no	no	0 - 5m	no	unknown	NA	no	NA	NA	NA
	GR_03	repeatedly	repeatedly	no	no	6 - 10m	no	partly	food sources/dogs	yes	partly	yes	NA
	GR_04	repeatedly	one time	no	no	0 - 5m	no	partly	food sources/dogs	yes	partly	no	NA
Germany	DE_01	repeatedly	repeatedly	repeatedly	yes	0 - 5m	no	partly	food source	yes	no	no	no
	DE_02	repeatedly	repeatedly	repeatedly	yes	0 - 5m	no	partly	dogs	yes	yes	yes	partly
	DE_03	repeatedly	repeatedly	repeatedly	yes	0 - 5m	no	partly	dogs	yes	partly	yes	partly
	DE_04	repeatedly	repeatedly	repeatedly	no	0 - 5m	no	partly	tools	no	NA	NA	partly
	DE_05	repeatedly	no	no	yes	0 - 5m	no	yes	food sources/dogs	yes	partly	yes	partly
	DE_06	repeatedly	repeatedly	no	unknown	0 - 5m	no	yes	dogs - mating	yes	yes	yes	partly
Poland	PL_01	repeatedly	repeatedly	no	yes	0 - 5m	yes, with injury	yes	food sources/dogs	yes	partly	yes	no
	PL_02	repeatedly	repeatedly	no	yes	0 - 5m	yes, with injury	yes	food sources/dogs	yes	partly	yes	no
Czechia	CZ_01	repeatedly	repeatedly	no	yes	0 - 5m	yes, without injury	yes	food sources/dogs	yes	partly	yes	no
The Netherlands	NL_01	repeatedly	repeatedly	repeatedly	no	0 - 5m	no	partly	food sources	no	NA	NA	no

Les **attractifs** étaient au moins partiellement connus dans 85% des cas (n = 17). Trois types d'attractants ont été identifiés : les sources de nourriture (n = 12, par exemple les ordures, la nourriture pour animaux, les restes de cuisine), les chiens (n = 11) et les outils humains (n = 1). Dans un cas (IT_06), les attractants (ordures) ont été identifiés et retirés, et aucun comportement du loup n'a plus été signalé. Diverses sources de nourriture ont été enregistrées dans 12 cas. **Cependant**, dans seulement 5 de ces cas (29% des cas où les attractifs étaient connus), la nourriture était le seul attractif connu. Dans 7 cas, les loups s'intéressaient également aux chiens, et leurs interactions entraînaient presque toujours des blessures ou la mort du chien, comme dans les deux autres cas où les chiens avaient été identifiés comme l'un des attractifs possibles. **En revanche**, les chiens constituaient le principal attractif pour deux louves (IT_03, DE_06), probablement à des fins d'accouplement. Dans un seul cas (DE_04), les attractifs n'étaient ni la nourriture ni les chiens, mais plutôt l'équipement des travailleurs forestiers, qui intéressait les louveteaux.

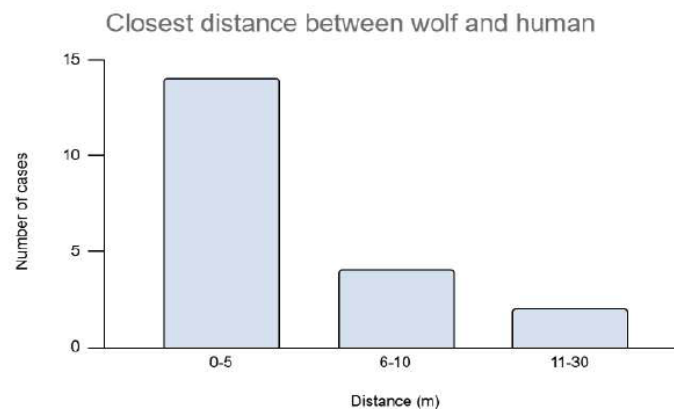


Figure 2 : Fréquence de la distance minimale lors des rencontres entre humains et loups, telle que rapportée dans les cas documentés de loups présentant un comportement fortement habitué ou audacieux

5. DISCUSSION

Dans ce rapport, nous proposons des définitions pour les loups **fortement habitués** et les **loups audacieux**. Nous reconnaissons que ces définitions s'inscrivent dans une perspective purement anthropocentrique et privilégient **la sécurité humaine**. Bien que certains aspects de nos définitions puissent être contestables (par exemple, le seuil de distance choisi, qui dépend du type d'armes et de balles utilisées pour les traitements aversifs), notre objectif principal est d'apporter une contribution pratique en matière de gestion des situations à risque, avec pour objectif secondaire de décourager les comportements des loups susceptibles de susciter des inquiétudes et de mettre en péril la sécurité des loups. Nos définitions supposent une récurrence des comportements indésirables au fil du temps. **En effet**, nous avons observé une longue durée moyenne des cas sélectionnés de forte accoutumance et de loups audacieux (5,3 mois). L'observation d'un seul épisode de comportement audacieux ou de forte accoutumance ne signifie pas nécessairement qu'il s'agit d'un cas nécessitant une intervention immédiate, mais elle exige un niveau de surveillance approprié au fil du temps. Nous reconnaissons qu'une définition plus précise du terme « de manière répétée » pourrait être nécessaire et nous avons pour objectif d'en fournir une lors de futures collectes de données.

Entre 2008 et 2011, on estimait à environ 12 000 le nombre de loups présents en Europe (Charon et al. 2014a) ; ce chiffre a atteint environ 23 000 loups au cours de la période 2017-2022/23 (Kaczensky et al. 2024). Au cours de la même période (2012-2022), nous avons recensé 20 cas de loups dont le comportement correspondait à nos définitions de loups fortement habitués et audacieux (1 loup fortement habitué, c'est-à-dire autorisant les gens à s'approcher, et 19 loups audacieux, c'est-à-dire s'approchant des humains). Il est remarquable de constater que la plupart des cas signalés se sont produits dans des zones recolonisées par les loups au cours de la dernière décennie. Bien que le nombre de cas dans le passé soit faible (en moyenne, 2 cas par an en Europe pendant la période étudiée), nous reconnaissons que l'absence de définitions homogènes des loups fortement habitués et audacieux à travers l'Europe, ainsi que les différents scénarios de coexistence avec l'espèce, l'absence de surveillance systématique des cas potentiels et le manque de sensibilisation et de motivation à signaler les cas, entre autres facteurs, peuvent influencer le nombre de cas observés. **D'autre part**, un grand nombre de signalements de comportements prétendument audacieux ont été écartés de notre analyse car les critères de forte accoutumance ou de comportement audacieux n'étaient pas remplis, et de nombreuses observations faisaient état de comportements qui n'étaient pas problématiques. Nous recommandons donc l'adoption de **définitions homogènes**, ainsi que la standardisation de la collecte de données et des protocoles à travers l'Europe afin de surveiller l'apparition de cas potentiels de forte accoutumance et de loups audacieux dans les paysages dominés par l'homme. L'intensification des efforts de surveillance des cas signalés et l'information du public sur les différents comportements des loups constituent deux premières étapes cruciales pour lutter contre ces comportements indésirables (LCIE 2019, Reinhardt et al. 2020). **À cet égard**, les définitions que nous proposons et le modèle utilisé pour compiler les informations sur ces rencontres rapprochées entre l'homme et le loup – qui peuvent potentiellement conduire à une forte accoutumance et à un comportement audacieux chez le loup – pourraient s'avérer utiles pour mieux cerner l'ampleur de ces comportements indésirables chez le loup à l'échelle Européenne.

Néanmoins, parmi les 20 cas compilés, certaines tendances préliminaires se sont dégagées qui pourraient être utiles pour une identification précoce des cas potentiels. La plupart des cas concernaient un seul loup et, lorsque l'âge du loup était connu, la majorité (87%) étaient des jeunes (loups d'un an ou louveteaux). Cela concorde avec des études indiquant que les jeunes loups en phase de dispersion sont plus susceptibles de développer un comportement audacieux que les adultes (Smith et Stahler 2003, Kojola et al. 2016, Barry et al. 2020). **De plus**, la plupart des cas (90%) concernaient des rencontres et des observations survenant principalement pendant la journée, lorsque les humains sont plus actifs.

D'autre part, l'analyse détaillée des cas a révélé que les loups fortement habitués et audacieux sont souvent le **résultat d'actions humaines à l'origine**. Au moins deux des cas concernaient des loups qui avaient probablement été maintenus en captivité auparavant (pour un troisième cas en Pologne, c'est également une explication probable, Nowak et al. 2021). Dans 55% des cas signalés, la nourriture a joué un rôle d'attractif. Dans la majorité des cas signalés (70%), des chiens étaient impliqués. Les situations dans lesquelles un loup s'intéresse principalement aux chiens peuvent être plus complexes et plus difficiles à prévenir et à résoudre que celles impliquant un conditionnement alimentaire (Mugnari et al. 2025).

La **nourriture accessible** ou le nourrissage direct par les humains est le facteur le plus courant lorsque les loups perdent leur comportement timide/prudent envers les humains (Smith et al. 2020, Reinhardt et al. 2020). Nous appelons donc à accorder une attention accrue à la prévention des comportements indésirables chez les loups et les humains. Cela inclut une intervention immédiate pour éviter l'audace dès que des conditions facilitant le développement d'une forte accoutumance sont signalées selon nos définitions. L'élimination des attractifs est l'une des premières mesures recommandées pour gérer les loups présentant une forte accoutumance et/ou un comportement audacieux (LCIE 2019, Reinhardt et al. 2020, Linnell et al. 2021). **Cependant, il n'est pas toujours possible d'identifier et d'éliminer tous les attractifs, en particulier lorsque des chiens sont impliqués.** Une élimination efficace des attractifs n'a été enregistrée que dans un seul des cas recensés (IT_06). Notre étude a fourni des informations précieuses sur un phénomène qui a jusqu'à présent reçu peu d'attention. En particulier, nous proposons des définitions objectives des comportements indésirables des loups envers les humains et un protocole spécifique de collecte de données, avec des interventions possibles tant pour les loups présentant une forte accoutumance que pour ceux faisant preuve d'audace, ce qui, dans l'ensemble, est absolument nécessaire pour garantir une gestion adéquate, appropriée et rapide de situations potentiellement risquées.

Acknowledgments

The work is part of task 2.1 and task 2.5 of the LIFE WILD WOLF project, co-funded by the European Union under grant nr.101074417. We thank E. Palagi and the participants of the workshop held on 28th of October 2024 for their contribution to the definition of bold wolf: F. Álvares, S. Angelucci, P. Aragno, E. Avanzinelli, G. Cavalloni, C. Cindolo, P. Ciucci, A. Eriksen, S. Dietz, D. Klees, Y. Iliopoulos, G. Lelieveld, M. Oliveira, G. Papitto, H. Potočník, G. Scartezzini, L. Scillitani, M. Sever, A. Solic. We thank the members of the IUCN LCIE for constructive and fruitful comments on previous drafts of the document.

References

- Ahmadi, M., López-Bao, J.V. and Kaboli, M., 2014. Spatial heterogeneity in human activities favors the persistence of wolves in agroecosystems. *PLoS One*, 9(9), p.e108080.
- Arbieu, U., Chapron, G., Astaras, C., Bunnefeld, N., Harkins, S., Iliopoulos, Y., Mehring, M., Reinhardt, I. and Mueller, T., 2021. News selection and framing: the media as a stakeholder in human–carnivore coexistence. *Environmental Research Letters*, 16(6), p.064075 DOI 10.1088/1748-9326/ac05ef
- Baker, R. and Timm, R., 2017. Coyote Attacks on Humans, 1970-2015: Implications for Reducing the Risks. *Human-Wildlife Interactions*, 11, pp.120–132.
- Barker, K.J., Cole, E., Courtemanch, A., Dewey, S., Gustine, D., Mills, K., Stephenson, J., Wise, B. and Middleton, A.D., 2023. Large carnivores avoid humans while prioritizing prey acquisition in anthropogenic areas. *Journal of Animal Ecology*, 92(4), pp.889-900.
- Barry, T., Gurarie, E., Cheraghi, F., Kojola, I. and Fagan, W.F., 2020. Does dispersal make the heart grow bolder? Avoidance of anthropogenic habitat elements across wolf life history. *Animal Behaviour*, 166, pp.219–231.
- Bateman, P. W. and Fleming, P. A., 2012. Big city life: carnivores in urban environments. *Journal of Zoology*, 287, pp.1-23.
- Behdarvand, N. and Kaboli, M., 2015. Characteristics of gray wolf attacks on humans in an altered landscape in the west of Iran. *Human dimensions of wildlife*, 20(2), pp.112-122.
- Behdarvand, N., Kaboli, M., Ahmadi, M., Nourani, E., Mahini, A.S. and Aghbolaghi, M.A., 2014. Spatial risk model and mitigation implications for wolf–human conflict in a highly modified agroecosystem in western Iran. *Biological Conservation*, 177, pp.156-164.
- Bisi, J., Liukkonen, T., Mykra, S., Pohja-Mykra, M. and Kurki, S., 2010. The good bad wolf-wolf evaluation reveals the roots of the Finnish wolf conflict. *European Journal of Wildlife Research*, 56, pp.771–779.
- Boitani, L., et al. 2022. Assessment of the conservation status of the Wolf (*Canis lupus*) in Europe. *Document prepared for the Convention on the Conservation of European Wild and Natural Habitats by Large Carnivores Initiative for Europe, a Specialist Group of the IUCN Species Survival Commission, with assistance of the Instituto Ecologia Applicata, Roma.*
- Bombieri, G., Penteriani, V., Delgado, M. del M., Groff, C., Pedrotti, L. and Jerina, K., 2021. Towards understanding bold behaviour of large carnivores: the case of brown bears in human-modified landscapes. *Animal Conservation*, 24, pp.783–797.
- Breck, S.W., Poessel, S.A., Mahoney, P. and Young, J.K., 2019. The intrepid urban coyote: a comparison of bold and exploratory behavior in coyotes from urban and rural environments. *Scientific Reports* 9.
- Bridge, B. and Harris, S., 2020. Do urban red foxes attack people? An exploratory study and review of incidents in Britain. *Human-Wildlife Interactions* 14, pp.151–165.

- Carricondo-Sanchez, D., Zimmermann, B., Wabakken, P., Eriksen, A., Milleret, C., Ordiz, A., Sanz-Pérez, A. and Wikenros, C., 2020. Wolves at the door? Factors influencing the individual behavior of wolves in relation to anthropogenic features. *Biological Conservation*, 244, p.108514.
- Carter, N.H. and Linnell, J.D.C., 2016. Co-Adaptation Is Key to Coexisting with Large Carnivores. *Trends in Ecology & Evolution*, 31, pp.575–578.
- Cimatti, M., Ranc, N., Benitez-Lopez, A., Maiorano, L., Boitani, L., Cagnacci, F., Cengic, M., Ciucci, P., Huijbregts, M.A.J., Krofel, M., et al. 2021. Large carnivore expansion in Europe is associated with human population density and land cover changes. *Diversity and Distribution*, 27, pp.602–617.
- Ciucci, P., Reggioni, W., Maiorano, L. and Boitani, L., 2009. Long-Distance Dispersal of a Rescued Wolf From the Northern Apennines to the Western Alps. *Journal of Wildlife Management*, 73, pp.1300–1306.
- CUFA 2024. Comando Scuola Carabinieri di Perfezionamento al Tiro. Relazione corso di abilitazione per gli istruttori di tiro dei Carabinieri Forestali all'utilizzo di armi -con munizione letale e non letale- per la gestione e dissuasione degli animali "confidenti". Comando Unità Forestali Alimentari e Agroambientali Carabinieri. [In Italian]
- DBBW – Dokumentations- und Beratungsstelle des Bundes zum Thema Wolf. 2025. DBBW, the Federal Documentation and Consultation Centre on Wolves. <https://www.dbb-wolf.de/>
- Dressel, S., Sandström, C. and Ericsson, G., 2015. A meta-analysis of studies on attitudes toward bears and wolves across Europe 1976–2012. *Conservation Biology*, 29, pp.565–574.
- Eklund, A., López-Bao, J., Tourani, M., Chapron, G. and Frank, J., 2017. Limited evidence on the effectiveness of interventions to reduce livestock predation by large carnivores. *Scientific Reports*, 7, 2097.
- Enquist, M., Lind, J. and Ghirlanda, S., 2016. The power of associative learning and the ontogeny of optimal behaviour. *Royal Society Open Science*, 3160734.
- Farr, J.J., Pruden, M.J., Glover, R.D., Murray, M.H., Sugden, S.A., Harshaw, H.W. and Clair, C.C.S., 2023. A ten-year community reporting database reveals rising coyote boldness and associated human concern in Edmonton, Canada. *Ecology and Society*, 28.
- Ferreiro-Arias, I., García, E.J., Palacios, V., Sazatornil, V., Rodríguez, A., López-Bao, J.V. and Llana, L., 2024. Drivers of Wolf Activity in a Human-Dominated Landscape and Its Individual Variability Toward Anthropogenic Disturbance. *Ecology and Evolution*, 14(10), p.e70397.
- Figari, H. and Skogen, K., 2011. Social representations of the wolf. *Acta Sociologica*, 54(4), pp.317–332.
- Chapron, G., Kaczensky, P. and Linnell, J.D.C., von Arx, M., Huber, D., Andren, H., Vicente Lopez-Bao, J., Adamec, M., Alvares, F., Anders, O. et al., 2014a. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science*, 346, pp.1517–1519.
- Chapron, G., Kaczensky, P. and Linnell, J.D.C., von Arx, M., Huber, D., Andren, H., Vicente Lopez-Bao, J., Adamec, M., Alvares, F., Anders, O. et al., 2014b. Data from: recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. Dryad, Dataset. <https://doi.org/10.5061/dryad.986mp>
- Chapron, G. and López-Bao, J.V., 2016. Coexistence with Large Carnivores Informed by Community Ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 31, pp.578–580.
- Iliopoulos, Y., Astaras, C. and Chatzimichail, E., 2022. Dogs, not wolves, most likely to have caused the death of a British tourist in northern Greece. *Nature Conservation*, 50, pp.115–143.
- Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Theuerkauf, J., Jędrzejewska, B. and Kowalczyk, R., 2007. Territory size of wolves *Canis lupus*: linking local (Białowieża Primeval Forest, Poland) and Holarctic-scale patterns. *Ecography*, 30(1), pp.66–76.

- Johansson, M., Ferreira, I.A., Støen, O.G., Frank, J. and Flykt, A., 2016b. Targeting human fear of large carnivores—Many ideas but few known effects. *Biological Conservation*, 201, pp.261-269.
- Johansson, M., Karlsson, J., Pedersen, E. and Flykt, A., 2012. Factors governing human fear of brown bear and wolf. *Human dimensions of wildlife*, 17(1), pp.58-74.
- Johansson, M., Sandström, C., Pedersen, E. and Ericsson, G., 2016. Factors governing human fear of wolves: moderating effects of geographical location and standpoint on protected nature. *European Journal of Wildlife Research*, 62, pp.749-760.
- Kaczensky, P., Linnell, J.D.C., Huber, D., von Arx, M., Andren, H., Breitenmoser, U. and Boitani, L., 2021. Distribution of large carnivores in Europe 2012 - 2016: Distribution maps for Brown bear, Eurasian lynx, Grey wolf, and Wolverine. Dryad, Dataset. <https://doi.org/10.5061/dryad.pc866t1p3>.
- Kaczensky, P., Ranc, N., Hatlauf, J., Payne, J.C., Acosta-Pankov, I., Álvares, F., Andrén, H., Andri, P., Aragno, P., Avanzinelli, E. et al., 2024. Large carnivore distribution maps for Europe 2017 - 2022/23. Dryad, Dataset. <https://doi.org/10.5061/dryad.pc866t1p3>
- Kaczensky, P., Kluth, G., Knauer, F., Rauer, G., Reinhardt, I. and Wotschikowsky, U., 2009. Monitoring of Large Carnivores in Germany. BfN Script, 251, pp.1-99.
- Karlsson, J., Eriksson, M. and Liberg, O., 2007. At what distance do move wolves away from an approaching human? *Canadian Journal of Zoology*, 85, pp.1193-1197.
- Knight, J., 2009. Making Wildlife Viewable: Habituation and Attraction. *Society and Animals*, 17(2), pp.167-184.
- Kojola, I., Hallikainen, V., Mikkola, K., Gurarie, E., Heikkinen, S., Kaartinen, S., Nikula, A. and Nivala, V., 2016. Wolf visitations close to human residences in Finland: The role of age, residence density, and time of day. *Biological Conservation*, 198, pp.9–14.
- 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? *Biological Conservation*, 235, 102–111.
- Kutal, M., Duľa, M., Selivanova, A.R. and López-Bao, J.V., 2024. Testing a conservation compromise: No evidence that public wolf hunting in Slovakia reduced livestock losses. *Conservation Letters*, 17, e12994.
- Lazzaroni, M., Brogi, R., Napolitano, V., Apollonio, M., Range, F. and Marshall-Pescini, S., 2024. Urbanization does not affect red foxes' interest in anthropogenic food, but increases their initial cautiousness. *Current Zoology*, 70, pp.394–405.
- LCIE (Large Carnivore Initiative for Europe). 2019. *Management of bold wolves*. Senckenberg Museum für Naturkunde Görlitz.
- Lescureux, N., Linnell, J. D. C., Mustafa, S., Melovski, D., Stojanov, A., Ivanov, G. and Avukatov, V., 2011. The King of the Forest: Local Knowledge About European Brown Bears (*Ursus arctos*) and Implications for Their Conservation in Contemporary Western Macedonia. *Conservation and Society*, 9(3), pp.189-201.
- Linnell, J. D. C. and Cretois, B., 2018. Research for AGRI Committee – The revival of wolves and other large predators and its impact on farmers and their livelihood in rural regions of Europe. European Parliament, Policy Department for Structural and Cohesion Policies, Brussels.
- Linnell, J. D. C., Kovtun, E. and Rouart, I., 2021. Wolf attacks on humans: an update for 2002–2020. NINA Report 1944 Norwegian Institute for Nature Research.
- Linnell, J.D.C., Andersen, R., Andersone, Z., Balčiauskas, L., Blanco, J.C., Boitani, L., Brainerd, S., Breitenmoser, U., Kojola, I., Liberg, O. et al., 2022. The fear of wolves: a review of wolf attacks on humans. *NINA Oppdragsmelding*, 731, pp.1-65.
- Llaneza, L., García, E. J., Palacios, V., Sazatornil, V. and López-Bao, J.V., 2016. Resting in risky environments: the importance of cover for wolves to cope with exposure risk in human-dominated landscapes. *Biodiversity and Conservation*, 25, pp.1515-1528.

- López-Bao, J. V., Chapron, G. and Treves, A., 2017. The Achilles heel of participatory conservation. *Biological Conservation*, 212, pp.139–143.
- Lute, M.L., Carter, N. H., López-Bao, J.V. and Linnell, J.D., 2018. Conservation professionals agree on challenges to coexisting with large carnivores but not on solutions. *Biological Conservation*, 218, pp.223–232.
- Lowry, H., Lill, A. and Wong, B. B. M., 2013. Behavioural Responses of Wildlife to Urban Environments. *Biological Reviews*, 88, pp.537–549.
- Martínez-Abraín, A., Llinares, Á., Llaneza, L., Tomillo, P., Pita-Romero, J., Valle-García, R., Formoso-Freire, V., Perina, A. and Oro, D., 2023. Increased grey wolf diurnality in southern Europe under human-restricted conditions. *Journal of Mammalogy* 104.
- Mattisson, J., Sand, H., Wabakken, P., Gervasi, V., Liberg, O., Linnell, J.D., Rauset, G.R. and Pedersen, H.C., 2013. Home range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors. *Oecologia*, 173, pp.813–825.
- McNay, M.E., 2002. Wolf-human interactions in Alaska and Canada: a review of the case history. *Wildlife Society Bulletin*, pp.831–843.
- Mech, D. and Boitani, L., 2010. Wolf social ecology. In: Mech, D. and Boitani, L. 2010. *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*, pp.1–34, University of Chicago Press, Chicago.
- Mohammadi, A., Alambeigi, A., López-Bao, J.V. and Kaboli, M., 2021. Fear of wolves in relation to attacks on people and livestock in Western Iran. *Anthrozoös*, 34(2), pp.303–319.
- Molinari-Jobin, A., Kéry, M., Marboutin, E., Molinari, P., Koren, I., Fuxjäger, C., Breitenmoser-Würsten, C., Wölfl, S., Fasel, M., Kos, I., Wölfl, M. and Breitenmoser, U., 2012. Monitoring in the presence of species misidentification: The case of the Eurasian lynx in the Alps. *Animal Conservation*, 15, pp.266–273.
- Morton, F.B., Gartner, M., Norrie, E.-M., Haddou, Y., Soulsbury, C.D. and Adaway, K.A., 2023. Urban foxes are bolder but not more innovative than their rural conspecifics. *Animal Behaviour*, 203, pp.101–113.
- Mugnari A., Álvares F., Salvatori V., Kojola I., Frank J., Kusak J., Reinhardt I., Villa I., Sever M., Vuksik N., Dietz S., Iliopoulos Y., López-Bao J.V., Frybova S. 2025. Review of lethal wolf attacks on dogs in Europe. Report for Task 1.4 of LIFE WILD WOLF project LIFE 101074417. Istituto di Ecologia Applicata
- Nowak, S., Szewczyk, M., Tomczak, P., Calus, I., Figura, M. and Mysłajek, R.W., 2021. Social and environmental factors influencing contemporary cases of wolf aggression towards people in Poland. *European Journal of Wildlife Research*, 67, pp.1–12.
- Padovani, R., Shi, Z. and Harris, S., 2021. Are British urban foxes (*Vulpes vulpes*) “bold”? The importance of understanding human–wildlife interactions in urban areas. *Ecology and Evolution*, 11, pp.835–851.
- Penteriani, V., Delgado, M.D.M., Pinchera, F., Naves, J., Fernández-Gil, A., Kojola, I., Härkönen, S., Norberg, H., Frank, J., Fedriani, J.M. and Sahlén, V., 2016. Human behaviour can trigger large carnivore attacks in developed countries. *Scientific reports*, 6(1), p.20552.
- Peterson, R.B., Russell, D., West, P. and Brosius, P.J., 2008. Seeing (and doing) conservation through cultural lenses. *Environmental Management*, 45: pp. 5–18.
- Rankin, C.H., Abrams, T., Barry, R.J., Bhatnagar, S., Clayton, D.F., Colombo, J., Coppola, G., Geyer, M.A., Glanzman, D.L., Marsland, S. et al., 2009. Habituation revisited: An updated and revised description of the behavioral characteristics of habituation. *Neurobiology of Learning and Memory*, 92, pp.135–138.
- Ražen, N., Brugnoli, A., Castagna, C., Groff, C., Kaczensky, P., Kljun, F., Knauer, F., Kos, I., Krofel, M., Luštrik, R. et al., 2016. Long-distance dispersal connects Dinaric-Balkan and Alpine grey wolf (*Canis lupus*) populations. *European Journal of Wildlife Research*, 62, pp.137–142.

- Reinhardt, I., Kaczensky, P., Frank, J., Knauer, F. and Kluth, G., 2020. How to deal with bold wolves. *Recommendations of the DBBW. BfN-Skripten 577*. Federal Agency for Nature Conservation, Bonn.
- Rio-Maior, H., Nakamura, M., Álvares, F. and Beja, P., 2019. Designing the landscape of coexistence: Integrating risk avoidance, habitat selection and functional connectivity to inform large carnivore conservation. *Biological Conservation*, 235, pp.178-188.
- Ronnenberg, K., Habbe, B., Gräber, R., Strauß, E. and Siebert, U., 2017. Coexistence of wolves and humans in a densely populated region (Lower Saxony, Germany). *Basic and Applied Ecology*, 25, pp.1-14.
- Sazatornil, V., Rodríguez, A., Klaczek, M., Ahmadi, M., Álvares, F., Arthur, S., Blanco, J.C., Borg, B.L., Cluff, D., Cortés, Y. and García, E.J., 2016. The role of human-related risk in breeding site selection by wolves. *Biological Conservation*, 201, pp.103-110.
- Sevillano-Triguero, V., Talayero, F., López-Bao, J.V. and Estrella-Aguirre, S., 2023. The social stereotypes of wolves and brown bears. *Human Dimensions of Wildlife*, 28(3), pp.265-280.
- Silva, P., López-Bao, J.V., Llana, L., Álvares, F., Lopes, S., Blanco, J.C., Cortés, Y., García, E., Palacios, V., Rio-Maior, H. and Ferrand, N., 2018. Cryptic population structure reveals low dispersal in Iberian wolves. *Scientific Reports*, 8(1), p.14108.
- Singer, L., Wietlisbach, X., Hickisch, R., Schoell, E.M., Leuenberger, C., Van den Broek, A., Désalme, M., Driesen, K., Lyly, M., Marucco, F. et al., 2023. The spatial distribution and temporal trends of livestock damages caused by wolves in Europe. *Biological Conservation*, 282, 110039.
- Smith, A.F., Ciuti, S., Shamovich, D., Fenchuk, V., Zimmermann, B. and Heurich, M., 2022. Quiet islands in a world of fear: Wolves seek core zones of protected areas to escape human disturbance. *Biological Conservation*, 276, p.109811.
- Treves, A., 2009. Hunting for large carnivore conservation. *Journal of Applied Ecology*, 46, pp.1350–1356.
- Trump, T., Knopff, K., Morehouse, A. and Boyce, M.S., 2022. Sustainable elk harvests in Alberta with increasing predator populations. *PLoS One*, 17, e0269407.
- Uchida K., Suzuki KK, Shimamoto T, Yanagawa H, Koizumi I. 2019. Decreased vigilance or habituation to humans? Mechanisms on increased boldness in urban animals, *Behavioral Ecology*, 30(6):1583–1590, <https://doi.org/10.1093/beheco/arz117>
- van Eeden, L.M., Eklund, A., Miller, J.R.B., López-Bao, J.V., Chapron, G. and Cejtin, M.R., et al. 2018. Carnivore conservation needs evidence-based livestock protection. *PLoS Biology*, 16(9): e2005577.
- Versluijs, E., Eriksen, A., Fuchs, B., Wikenros, C., Sand, H., Wabakken, P. and Zimmermann, B., 2022. Wolf responses to experimental human approaches using high-resolution positioning data. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, p.792916.
- Vorel, A., Kadlec, I., Toulec, T., Selimovic, A., Horníček, J., Vojtěch, O., Mokry, J., Pavlačík, L., Arnold, W., Cornils, J., Kutal, M., Dufa, M., Žák, L. and Barták, V. (2024), Home range and habitat selection of wolves recolonising central European human-dominated landscapes. *Wildlife Biology*, 2024: e01245.
- Wam, H.K., Eldegard, K. and Hjeljord, O., 2014. Minor habituation to repeated experimental approaches in Scandinavian wolves. *European journal of wildlife research*, 60, pp.839-842.
- Whittaker, D. and Knight, R.L., 1998. Understanding wildlife responses to humans. *Wildlife Society Bulletin*, 26, pp.312-317.
- Wolf Alpine Group, 2022. *The integrated monitoring of the wolf alpine population over 6 countries*. Report for LIFE WolfAlps EU project LIFE18 NAT/IT/000972, Action A5.
- Zanni, M., Brogi, R., Merli, E. and Apollonio, M., 2023. The wolf and the city: insights on wolves' conservation in the anthropocene. *Animal Conservation*, 26(6), pp.766-780.
- Zimmermann, B., Nelson, L., Wabakken, P., Sand, H. and Liberg, O., 2014. Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence. *Behavioral Ecology*, 25(6), pp.1353-1364.