

Baubet, E. 1998. Biologie du sanglier en montagne. Thesis: 1-299. Lyon, Université Claude Bernard - Lyon 1.

Keywords: 8FR/damage/demography/diet/food consumption/food habits/hunting/Malme/migration/mountain/nutrition/space/Sus scrofa/wild boar

Abstract: Wild boar populations have recently rapidly increased in number in areas of high altitude. This evolution has caused an intensification of damages in alpine pastoral zones. In order to understand mechanisms able to explain this phenomenon, biodemography, space occupation and diet of wild boar have been studied. In the mountains, wild boar is sedentary and occupies space in a fragmented pattern; this could bring to altitudinal migrations. Hunting influences greatly space occupation patterns. In particular, the authors describe the existence of shelters in vital areas of the animal. Finally, as in the lowland, more marked displacements have been outlined between males. Concerning nutrition, strong variations of diet compositing are found at the end of the year.

THÈSE

présentée devant

L' UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD - LYON 1

pour l'obtention du

DIPLÔME DE DOCTORAT

(arrêté du 30 mars 1992)

Spécialité Biologie des Populations

soutenue le 11 décembre 1998 par

Eric BAUBET

Biologie du sanglier en montagne : biodémographie, occupation de l'espace et régime alimentaire.

JURY : M. D. DEBOUZIE *Président*
M. C. NEET *Rapporteur*
M. F. SPITZ *Rapporteur*
M. JM. GAILLARD *Directeur*
M. B. BOISAUBERT
M. P. DUNCAN

UMR CNRS 5558 « Biométrie, Génétique et Biologie des Populations »

Université Claude Bernard - Lyon 1

43, bd du 11 Novembre 1918

69622 Villeurbanne Cedex

Introduction

La genèse de ce travail s'explique, en terme de cause proximale, par l'augmentation importante et rapide des populations de sangliers (*Sus scrofa*) au niveau national (Mouron et Boisaubert, 1997). Cela s'est traduit par une colonisation et/ou une installation de cette espèce dans des milieux où ses effectifs étaient jusqu'à présent peu importants bien que sa présence en milieu de montagne ai déjà été notée dans le Jura (Hainard, 1949). Or, cette espèce montre de grandes possibilités d'acclimatation dans des milieux très contrastés (Mauget *et al.*, 1984; Gérard et Campan, 1988; Bouldoire et Vassant, 1989; Heptner *et al.*, 1989; Nowak, 1991). De plus, dans bon nombre de zones de son aire de répartition, elle ne subit aucune pression de la part de prédateurs naturels comme le loup (Heptner *et al.*, 1989), son seul prédateur étant l'homme. Dès lors, son arrivée est souvent synonyme de fortes modifications dans le milieu colonisé (bénéfiques ou négatives selon les points de vue) affectant la flore comme la faune (Bratton 1974, 1975, 1977; Challies, 1975; Spatz et Mueller-Dombois, 1975; Howe et Bratton, 1976; Genov, 1981a; Baron, 1982; Singer *et al.*, 1984; Lacki et Lancia, 1986; Kotanen, 1994, 1995; Groot Bruinderink et Hazebroek, 1996).

En effet, ces nombreuses études indiquent que l'activité alimentaire des sangliers peut avoir des effets bénéfiques comme l'élimination d'espèces d'insectes ravageurs, et une augmentation de la croissance de la biomasse végétale par amélioration des processus de minéralisation et d'humification du sol. En revanche, cette activité alimentaire peut entraîner la disparition d'espèces végétales ou animales lorsque les retournements qu'elle entraîne sont trop conséquents. Il apparaît néanmoins que lorsque l'intensité des perturbations est moyenne cela augmente le degré de diversité spécifique au moins pour les espèces végétales (Bratton, 1974, 1975, 1977; Singer *et al.*, 1984; Welander, 1995).

La présence du sanglier en montagne est doublée d'enjeux économiques puisque cet animal fait l'objet d'une longue tradition cynégétique (Bouldoire et Vassant, 1989) et qu'il reçoit un intérêt croissant de la part des chasseurs. Ces derniers sont donc plutôt favorables au développement des populations de sangliers. En revanche, les agriculteurs sont plutôt hostiles à l'installation de populations importantes. En effet, ils perçoivent le plus souvent la présence du sanglier *via* les dégâts engendrés dans les cultures (Vassant et Boisaubert, 1984; Macchi *et al.*, 1992; Meriggi et Sacchi, 1992; Neet, 1995). En montagne, ces coûts financiers sont liés d'une part à la remise en état des prairies, nécessaire pour éviter la dégradation du matériel lors du fauchage et d'autre part, à une baisse possible de qualité de la valeur alimentaire du fourrage des zones retournées. Enfin, un dernier risque, qui peut affecter aussi bien l'aspect agricole que celui de l'environnement, est lié à l'augmentation de l'érosion des terrains retournés, en présence de relief marqué.

Parallèlement à ces faits, il nous est apparu un manque évident d'informations sur *la biologie du sanglier en milieu de montagne à altitude élevée*; ce qui, à notre connaissance,

se traduit par une absence totale d'étude en France et très peu d'études en Europe Occidentale. Or cette espèce a déjà fait l'objet de plusieurs 'ateliers de travail' (voir Sjarmidi, 1992). Les quelques études récentes qui existent sont souvent préliminaires (cf. N°3 de IBEX 1995 pour une synthèse récente). Pour des travaux plus anciens, deux sources différentes sont disponibles : une aux Etats-unis, et l'autre en Europe de l'Est (bibliographie anonyme in Heptner *et al.*, 1989). Cependant, ces travaux sont inscrits dans des contextes différents du notre.

Ainsi, bien que toutes ces études concernent l'espèce *Sus scrofa*, les sous-espèces étudiées aux Etats-Unis et dans les pays de l'Est sont différentes de celle qui est trouvée en France¹. Les animaux étudiés aux Etats-Unis sont issus de croisements entre porcs domestiques redevenus sauvages et sangliers européens (voir Barrett, 1978; Bratton, 1975, 1977, 1978; Singer *et al.*, 1981, 1984 pour une présentation des origines des animaux) tandis que dans les pays de l'Est, ce sont des sous-espèces différentes (Heptner *et al.*, 1989). De plus, les études américaines ont souvent lieu dans des parc nationaux où l'action anthropique (chasse ou exploitation agricole) est faible. Par rapport aux Etats-Unis et aux pays de l'Est, la situation française se caractérise par l'absence de grands prédateurs autres que l'homme. Ces prédateurs peuvent avoir une action forte sur la dynamique des populations *via* l'organisation sociale (Baubet, 1993a). Cette action pourra ne pas avoir les mêmes conséquences que celle exercée par l'homme puisque les prédateurs ont une action continue sur toute l'année tandis que l'activité cynégétique n'est concentrée que sur quelques mois. Enfin, certaines zones échappent à l'influence de la chasse (réserve de chasse, parcs naturels protégés, etc.) et peuvent servir de zones refuges pour les sangliers.

Une autre différence concerne l'aspect méthodologique. En effet, la télémétrie commençait juste à être utilisée pour les suivis de populations chez *Sus scrofa*, seule l'étude de Singer *et al.* (1981), aux Etats-unis, utilise cet outil. Or il semble que pour caractériser de façon précise l'occupation de l'espace, les suivis par radiotélémétrie ont permis un apport conséquent de connaissances en biologie, d'où un recours de plus en plus important à cette technologie, notamment en France pour *Sus scrofa* depuis les années 80. En effet, elle autorise des suivis continus sur des cycles de 24 heures ou plus, concernant des individus précisément identifiés (âge et sexe) ou des groupes sociaux, sans contact visuel obligatoire et pour de longues périodes. Ainsi, pour la définition de domaines vitaux annuels, saisonniers ou mensuels, il est possible de se baser sur des jeux de données plus conséquents que ceux obtenus lors de simples marquages ou lors d'observations en conditions naturelles.

De fait, notre travail initié en 1994, vise à acquérir un maximum de connaissance sur la biologie du sanglier en montagne, et particulièrement à altitude élevée, dans le contexte français.

¹ France métropolitaine exceptée la Corse

Notre étude se place dans le cadre d'une coopération entre différents partenaires ayant tous des sensibilités propres quant aux résultats et attentes issus de cette étude. On trouve l'Office National de la Chasse (O.N.C.), organisme créé en 1974 sous la tutelle du Ministère de l'Environnement, qui parmi ses différentes fonctions, assure le suivi des populations de vertébrés, principalement celles qui sont à vocation cynégétique. Il contribue à la réalisation de recherches appliquées permettant une meilleure compréhension des mécanismes de fonctionnement des populations animales. Cette vocation lui permet d'avoir un rôle de conseil auprès des intervenants ayant un rapport avec le monde de la chasse, et notamment avec les Fédérations Départementales des Chasseurs (F.D.C.). Ces dernières sont statutairement des associations dont le rôle peut se résumer à une participation à la réglementation et au suivi du bon déroulement de l'activité cynégétique, à l'échelle départementale. Elles tentent de prévenir ou de résoudre les situations conflictuelles liées à cette activité cynégétique. Elles sont donc un interlocuteur privilégié de l'O.N.C., diffusant l'information vers les chasseurs, mais aussi en renseignant cet organisme sur des situations locales particulières et sur l'évolution des populations animales dans les départements. Ces échanges se font par l'intermédiaire de réseaux de correspondants (Mouron, 1997). Les deux F.D.C. particulièrement impliquées et à l'origine de cette étude sont celles de Savoie et de Haute-Savoie. Enfin comme dernier partenaire, on trouve le laboratoire de Biométrie, Génétique et Biologie des Populations (B.G.B.P.) de l'université Claude Bernard Lyon I, organisme de recherche à caractère plus fondamental qui me sert de lieu d'accueil pour le traitement des données et la réalisation de ce mémoire. Les problématiques de recherches se situent plus dans un cadre évolutif, permettant de faire progresser la compréhension de la biologie des populations et de l'intégrer à différents niveaux écologiques. Le principe étant, si possible, de confronter des observations expérimentales ou de terrain à des hypothèses biologiques théoriques. Ainsi, les prédictions testées sont acceptées ou réfutées ce qui permet souvent, en retour, d'en élaborer de nouvelles qu'il faudra alors tenter de valider.

Notre travail essaiera de faire le lien entre tous ces aspects. De fait, nous avons choisi de présenter notre travail sous la forme d'une monographie du sanglier en montagne.

Objectifs

Dues à la rareté des données spécifiques au milieu de montagne, à altitude élevée, des questions, nombreuses et diverses, nous ont été soumises comme programme d'étude. Certaines se réfèrent à des aspects de dynamique de population, dont les fondements théoriques impliquent des notions sur les traits d'histoire de vie (Roff, 1992; Stearns, 1992). Nous citerons par exemple les questions suivantes :

- Quelle est la croissance pondérale des jeunes ?
- Quel est l'âge de première reproduction pour les femelles ?

- La taille de portée est-t-elle différente, en montagne, par rapport à celle qui est connue en plaine ?

D'autres questions portent sur l'occupation de l'espace et l'influence possible de l'organisation sociale dans ce mécanisme :

- Quelle est l'occupation de l'espace en période hivernale et estivale ?

- Quels sont les facteurs déterminants de l'occupation de l'espace ?

Divers facteurs comme la structure sociale et familiale, la quiétude, la nourriture, l'enneigement sont susceptibles d'influer sur l'occupation de l'espace exprimée par les animaux.

Les dernières questions portent sur les habitudes alimentaires des sangliers et les éventuelles stratégies alimentaires adoptées, qui peuvent avoir de fortes répercussions sur le milieu (disparition d'espèces animale ou végétales, érosion des sols) et sur la dynamique de populations. Certaines sont assez générales :

- Quelles sources de nourriture utilise le sanglier au cours de l'année et notamment en hiver ?

- Peut-on classer les prairies et alpages en fonction d'un indice de vulnérabilité lié au risque de subir des dégâts ?

D'autres sont plus spécifiques :

- Existe t-il des variations entre prairies, liées à des différences de présence en lombrics, pouvant expliquer une attraction différentes de ces zones vis-à-vis des sangliers ?

- Leur recherche peut-elle être à l'origine des dégâts constatés dans ces prairies ?

Dans la suite de ce travail nous allons donc essayer d'apporter le maximum d'informations et si possible des réponses concrètes aux diverses questions posées, bien que toutes n'aient pas pu être traitées. Dans ce dessein, nous avons choisi de subdiviser ce travail en quatre grandes parties.

La première partie a une vocation de présentation générale. Elle débute par un rappel succinct des grandes caractéristiques de l'espèce étudiée *Sus scrofa* et fait un bref historique de la problématique 'dégâts' dans la zone d'étude. Ensuite sont présentées les principales caractéristiques de la zone d'étude. Cette approche est faite de manière globale à l'échelle de la vallée de la Maurienne pour différents aspects (relief, géologie, couverture végétale, météorologie, etc.), puis complétée par l'apport de précisions se rapportant au lieu de l'étude, et utiles pour la suite du travail. Enfin, nous terminerons cette partie par un paragraphe relatif aux techniques de capture et marquage. En effet, c'est de la réussite de cette étape que découle la plupart des autres résultats (dynamique de population et occupation de l'espace) qui vont être présentés.

Notre seconde partie abordera certains aspects de dynamique des populations. Pour débiter, un paragraphe assez bref apportera des renseignements sur l'évolution des effectifs constatée durant le déroulement de cette étude. En effet, chez les grands mammifères, les effets de la densité sur les paramètres démographiques ont été largement étudiés dans des conditions de densité-dépendance (Fowler, 1987 pour une revue). Dans notre cas, nous présenterons les densités absolues qui ont été observées pendant notre étude. Puis, nous aborderons l'analyse de la reproduction en liaison avec la croissance corporelle. En effet, ces deux composantes biologiques tiennent une place prépondérante dans l'analyse des variations des traits d'histoire de vie, et sont analysées en détail dans des synthèses récentes sur l'évolution des histoires de vie (Roff, 1992; Stearns, 1992).

La troisième partie traitera de l'occupation de l'espace. Elle essaiera de mettre en évidence l'influence de différents facteurs extrinsèques sur l'occupation de l'espace. Ainsi, la présence des ressources alimentaires sera perçue à travers la caractérisation des domaines vitaux saisonniers et mensuels. L'importance des zones de quiétude sera analysée à travers l'évolution de ces domaines vitaux pendant la chasse et hors chasse et les modifications dans l'utilisation de l'espace qu'elles peuvent entraîner. L'occupation spatiale sera aussi analysée en relation avec l'effet de l'altitude et/ou les modifications induites par l'abondance de neige. Elle apportera aussi quelques éléments d'informations sur la dispersion en zone de montagne. Enfin nous étudierons quelques notions sur les relations sociales en milieu de montagne afin d'estimer si les comportements sociaux sont modifiés par rapport au milieu de plaine.

Enfin, la dernière partie traitera de l'alimentation. Elle visera à déterminer les principales caractéristiques du régime alimentaire du sanglier dans ce milieu montagnard. En effet, sachant que cet animal est un omnivore opportuniste (Mauget *et al.*, 1984; Gérard et Campan, 1988; Bouldoire et Vassant, 1989, pour des synthèses), il convient de caractériser l'évolution de la composition alimentaire (items ingérés) au cours du cycle annuel, dans un milieu offrant des disponibilités différentes de ce qui est trouvé en plaine. Cette connaissance permettra de faire un lien entre le régime alimentaire et l'évolution de dégâts sur les alpages. Dans ce cadre-là, une synthèse de connaissances actuelles sur la consommation de lombriciens et ses implications biologiques et écologiques sera effectuée.

Une discussion générale fera un bilan des principaux résultats de ce travail afin de comprendre si, comme nous l'avons souvent entendu dire, l'expression '*sanglier de montagne*' est justifiée ou non. Puis, nous évoquerons quelques perspectives souhaitables à cette étude.

Pour terminer cette introduction, nous tenons à prévenir le lecteur qu'il trouvera dans ce travail de nombreux tableaux de synthèses bibliographiques qui peuvent en rendre la lecture difficile. Par ce choix, nous souhaitons fournir au lecteur un maximum d'informations relatives aux points abordés. Nous espérons que ces synthèses de données pourront servir autant aux gestionnaires qu'aux scientifiques non-spécialistes de l'espèce.

I. Première Partie :
Contexte biologique et écologique.

Chapitre 1

Le sanglier et son arrivée en montagne

I.1.1 Présentation synthétique de l'espèce *Sus scrofa*

I.1.1.1. Systématique et répartition spatiale

À notre connaissance, les travaux les plus récents sur la systématique des Suidae sont ceux d'Oliver (1993 in Oliver 1995) que nous utiliserons comme références à notre présentation (figure 1).

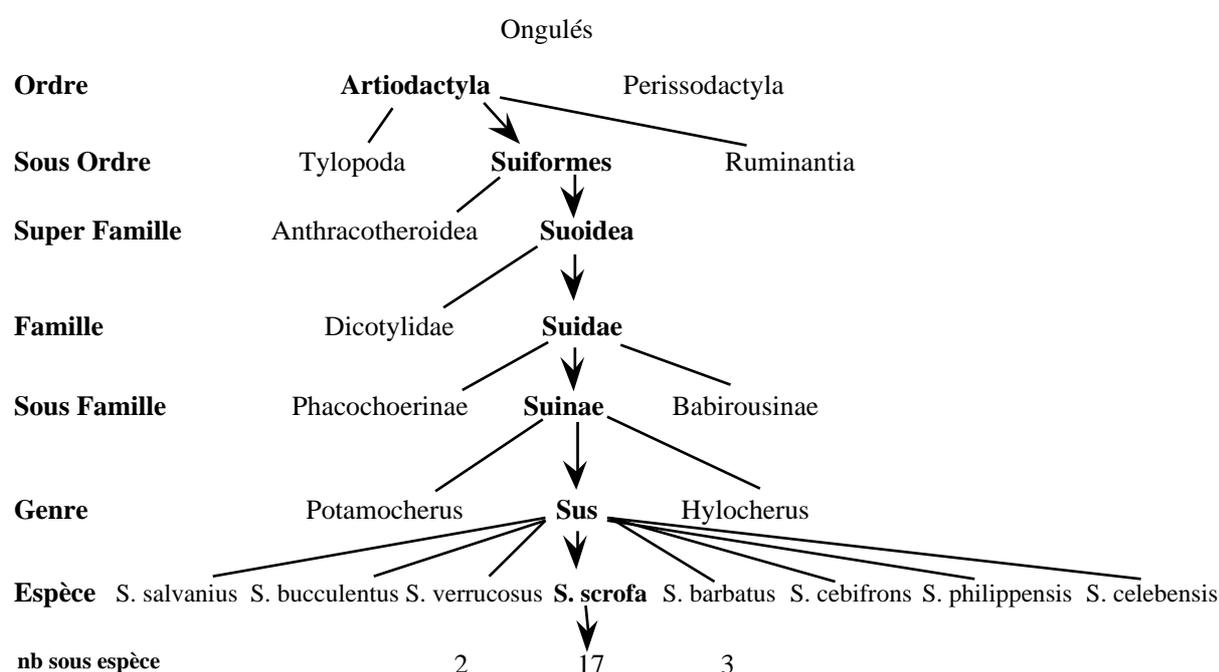


Figure 1 : Position systématique de l'espèce *Sus scrofa* (figure réalisée d'après la synthèse d'Oliver 1995). Il faut remarquer que cette espèce est celle qui comporte le plus de sous-espèces identifiées. (Il faut aussi noter que pour la sous-espèce domestique : porc (*Sus scrofa domesticus*), il existe diverses races dues aux multiples sélections génétiques).

Il est désormais acquis que le niveau taxonomique de la sous-famille peut être dissocié sur des bases génétiques fortes (Randi *et al.*, 1996). Par ailleurs le nombre de sous-espèces identifiées est plus restreint que celui déterminé par Dardaillon (1984a). Ce résultat n'est pas surprenant puisque Groves (1991) indiquait déjà l'existence de travaux de révision sur la systématique du genre *Sus*. Cependant, les connaissances dans ce domaine peuvent encore être sujettes à des modifications, notamment sous l'impulsion des techniques de biologie moléculaire (Randi, 1995). Enfin, en accord avec Macdonald et Frädrieh (1991) nous rappelons que le sanglier (*Sus scrofa*) est le suidé qui montre

la plus large aire de répartition, phénomène déjà bien visible au niveau du continent Eurasiatique (**figure 2**).

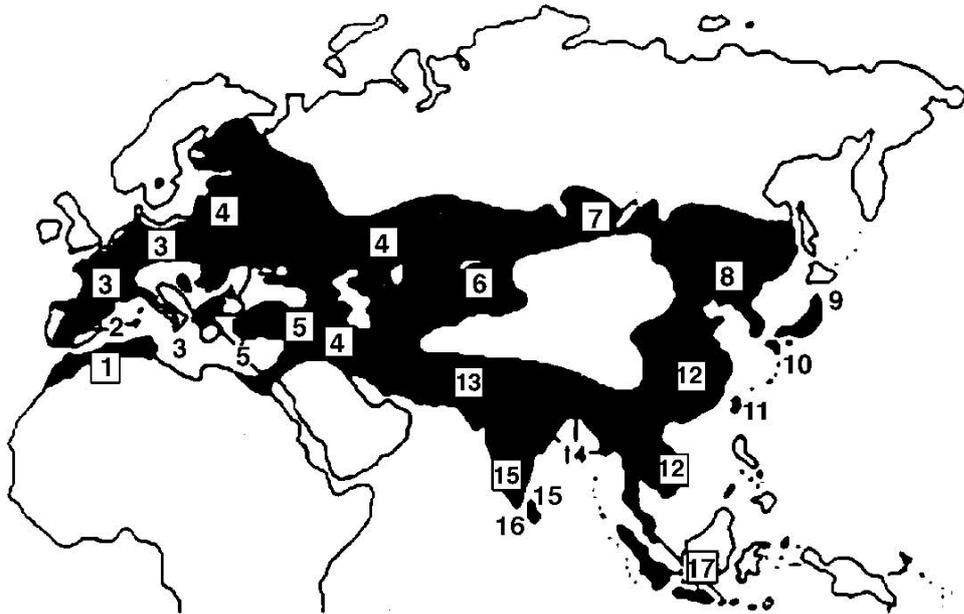


Figure 2 : Aire de répartition de l'espèce *Sus scrofa* au niveau du continent Eurasiatique (Sjarmidi et Gérard, 1988). 1 : *S.s. algira*; 2 : *S.s. meridionalis*; 3 : *S.s. scrofa*; 4 : *S.s. attila*; 5 : *S.s. lybicus*; 6 : *S.s. nigripes*; 7 : *S.s. sibiricus*; 8 : *S.s. ussuricus*; 9 : *S.s. leucomystax*; 10 : *S.s. riukiuanus*; 11 : *S.s. taivanus*; 12 : *S.s. moupinensis*; 13 : *S.s. davidii*; 14 : *S.s. cristatus*; 15 : *S.s. affinis*; 16 : *S.s. subsp. nov.?*; 17 : *S.s. vittatus*.

1.1.1.2. Cycle annuel

L'organisation sociale classiquement admise chez le sanglier repose sur l'existence de 'compagnie', c'est-à-dire un groupe de type matrilinéaire associant femelles adultes apparentées et leurs jeunes alors que les mâles adultes vivent en 'solitaire' (Mauget, 1980; Dardaillon, 1984a; Mauget *et al.*, 1984; Bouldoire et Vassant, 1989; Nowak, 1991; Cousse, 1994). Nous regroupons sous le terme 'compagnie' aussi bien l'unité de base constituée par la famille (femelle adulte et ses marcassins de l'année, Cousse, 1994), que des groupes multi-familiaux (Santiapillai et Chambers, 1980; Cousse, 1994).

L'évolution de la structuration des compagnies est rythmée par les différentes étapes de la reproduction (Bon *et al.*, 1986; Dardaillon, 1984b). Au moment du rut, défini en France¹ de mi-décembre à mi-janvier (Cugnasse *et al.*, 1987, e.g. **figure 3**) les mâles adultes se rapprochent des groupes familiaux. Le système d'appariement est de type polygyne, les mâles s'affrontant afin d'établir une dominance pour l'accès aux femelles (Mauget, 1980; Dardaillon, 1984a, b; Meynhardt, 1991). Cette arrivée des mâles adultes induit en partie le départ des jeunes mâles

¹ France métropolitaine exceptée la Corse

(subadultes) de la compagnie (Dardaillon, 1984a, b). Après une gestation d'environ 115 jours (Henry, 1968a; Barrett, 1978; Hagen et Kephart, 1980; Aumaitre *et al.*, 1982, 1984; Coblenz et Baber, 1987; Vassant *et al.*, 1994), les femelles s'isolent pour mettre bas (Dardaillon, 1984a, b). Souvent, elles construisent un nid appelé 'chaudron' où ont lieu les naissances (Dardaillon, 1986a; Brandt *et al.*, 1997). Les marcassins adoptent pendant quelques jours un comportement de 'cachés' ('hider') avant de devenir des 'suiveurs' ('follower' *sensus* Ralls *et al.*, 1986, 1987). Puis la compagnie initiale se reforme avec intégration des jeunes marcassins au groupe (Dardaillon, 1984b). Notons que pendant la mise bas, les jeunes de la portée précédente peuvent être tolérés à proximité du lieu de mise bas puis pourront rejoindre le groupe lors de sa reconstitution (Meynhardt, 1991; Vassant *et al.*, sous presse). L'effectif de ces compagnies se maintient relativement constant jusqu'au rut suivant, si elles ne sont pas trop désorganisées par la chasse.

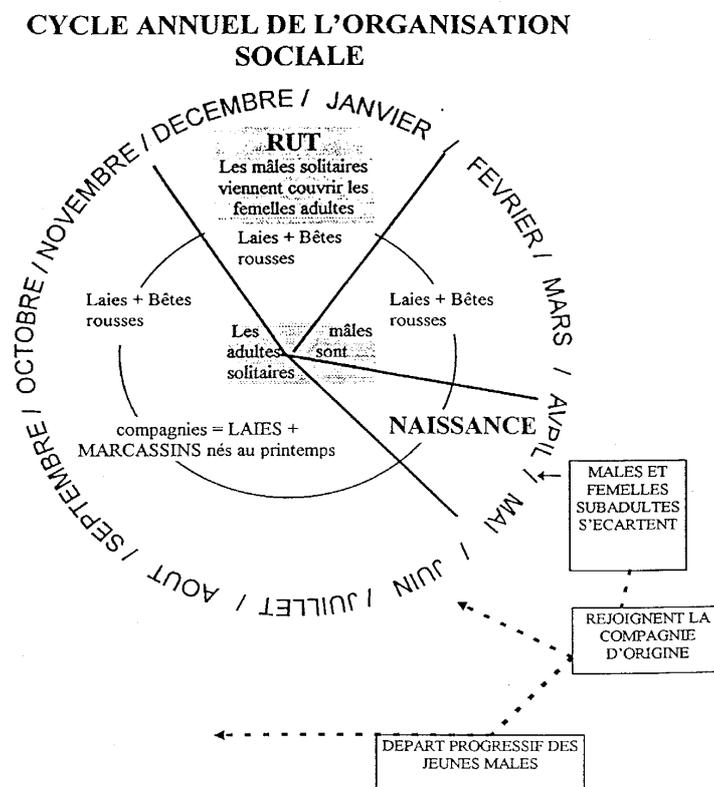


Figure 3 : Evolution du cycle annuel de l'organisation sociale du sanglier (d'après Bouloire et Vassant, 1989, modifié par Vassant com. pers.).

1.1.1.3. Remarque sur la morphométrie

MacDonald et Frädrieh (1991) rappellent l'existence d'une grande variabilité interspécifique des tailles corporelles adultes dans le genre *Sus* (environ 5 kg pour l'espèce *Sus salvanius* contre près de 300 kg pour l'espèce *Sus scrofa*). Une variabilité assez marquée se retrouve dans l'espèce *Sus scrofa* avec un gradient de taille variant en fonction de la longitude et de la latitude. Ainsi, une étude sur les mâles adultes indique une augmentation de la masse corporelle de 130 kg à 300 kg, en partant

de régions sud et ouest vers celles nord et est, pour le continent Eurasiatique (Heptner *et al.*, 1961 in Macdonald et Frädrieh, 1991; Heptner *et al.*, 1989). Enfin, comme cela est souvent rappelé dans les descriptions synthétiques de l'espèce, celle-ci montre un dimorphisme sexuel en faveur de mâles (Heptner *et al.*, 1989; MacDonald et Frädrieh 1991; Nowak, 1991), qui serait variable selon les régions (Macdonald et Frädrieh 1991).

I.1.2. Evolution de la situation en montagne

Ces dernières années, le sanglier s'est particulièrement bien développé dans les milieux montagneux de différents pays d'Europe (Nores *et al.*, 1995 pour l'Espagne; Mouron et Boisaubert, 1997 pour la France; Gallo Orsi *et al.*, 1995; D'Andrea *et al.*, 1995; Debernardi *et al.*, 1995; Peracino et Bassano, 1995 pour l'Italie; Moretti, 1995 pour la Suisse), confirmant sa grande capacité d'adaptation aux milieux les plus divers. Il est donc possible que son aire de répartition puisse encore s'étendre, par rapport aux limites définies actuellement, bien que l'abondance de neige puisse être un facteur limitant à ce développement (Erkinaro *et al.*, 1982; Heptner *et al.*, 1989, Nowak, 1991).

En France, on peut suivre l'évolution de cette colonisation à la manière des historiens en se basant sur les témoignages des chasseurs en milieu montagnard ou de naturaliste comme Robert Hainard. Ce dernier rapporte la présence de sangliers surtout dans le Jura, sans quantifier précisément les effectifs (il écrit souvent que les traces d'un gros individu isolé ont été vues). Par ailleurs, il souligne que les sangliers ne " sont jamais montés très haut " en montagne, bien " qu'ils étaient abondants dans les Préalpes, et l'auraient été bien davantage si les gens du commun ne les avaient chassés " (Hainard, 1949 p 110). Enfin, il apparaît d'après ces récits, que les observations de compagnies importantes, en nombre d'individus, qu'il a pu réaliser se situent plutôt en région de Bourgogne ou dans les Ardennes qu'en milieu montagnard.

Pour notre zone d'étude, il est possible de rapporter des commentaires similaires à ceux publiés par Vassant (1997) qui illustrent comment s'est installé progressivement le sanglier dans ce milieu de montagnes à altitudes élevées. Parallèlement aux propos que l'on peut recueillir localement, l'évolution des prélèvements de sangliers des départements de montagne de la région Rhône-Alpes (Isère 38, Savoie 73 et Haute-Savoie 74) montre une augmentation qui s'accélère fortement depuis la fin des années 80 (**figure 4**). Cette forte augmentation des prélèvements départementaux sur les dix dernières années, corrobore les commentaires évoquant une présence fréquente, synonyme d'installation définitive des populations de sangliers en montagne (Vassant 1997). Elle survient après une première phase d'expansion des populations de sangliers, qui montre des caractéristiques communes dans divers pays d'Europe (Saez-Royuela et Telleria, 1986). D'un point de vue économique, on constate que la forte augmentation des effectifs de sangliers prélevés s'accompagne d'une augmentation importante des dégâts, notamment sur les prairies en milieu de montagne. Ainsi, on note une similitude et, semble-t-il une adéquation entre l'évolution du nombre de sangliers prélevés

par chasse et le montant de la facture des dégâts, que ce soit pour un ensemble de départements dits 'de montagne' (**Figure 5**), ou à l'échelle départementale comme la Savoie et la Haute-Savoie (**Figure 6**). Nous constatons une hausse significative des dégâts et des prélèvements des sangliers au début des années 1990.

Outre l'importance économique qu'elle revêt, l'évolution démographique des sangliers suggère une certaine réussite pour cette espèce dans l'acclimatation au milieu de montagne. Il faut donc comprendre quels en sont les mécanismes (aspects de dynamique de population, d'occupation de l'espace et de patron d'alimentation), et comment ces mécanismes interagissent, pour pouvoir interpréter et expliquer cette évolution.

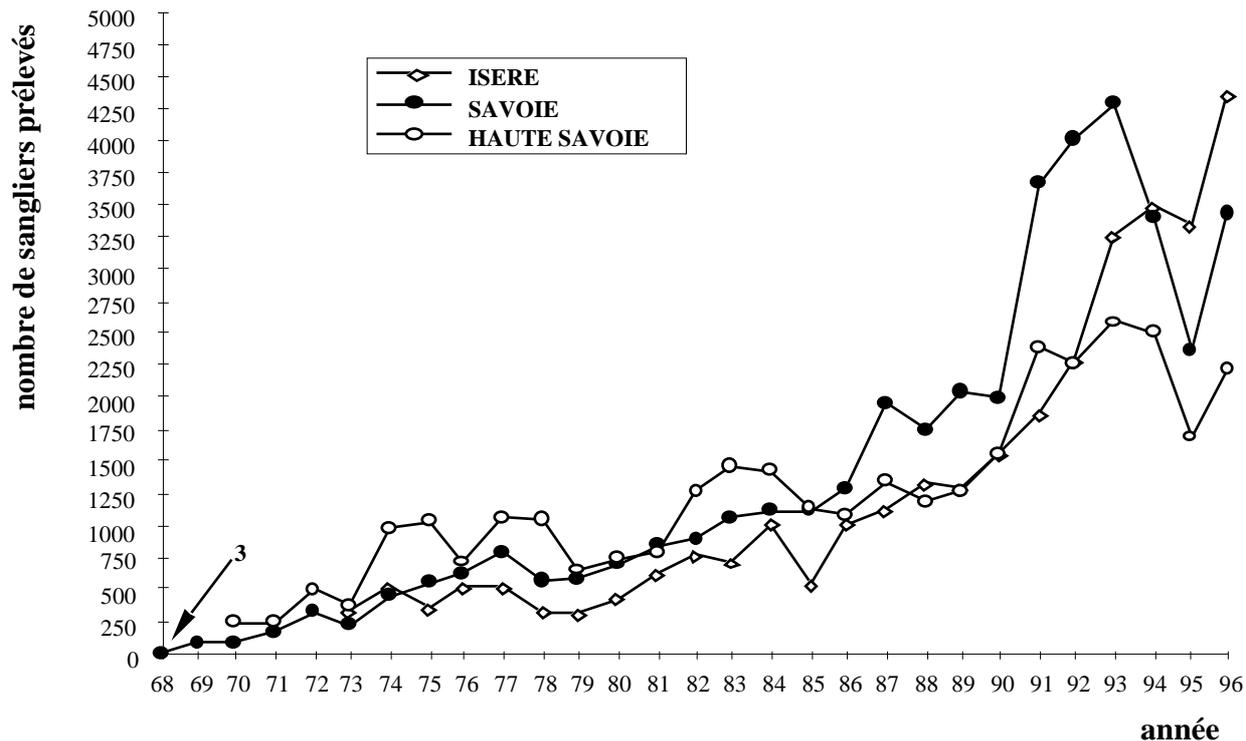


Figure 4 : Evolution des prélèvements de sangliers pour les trois départements montagneux de la région Rhône-Alpes.

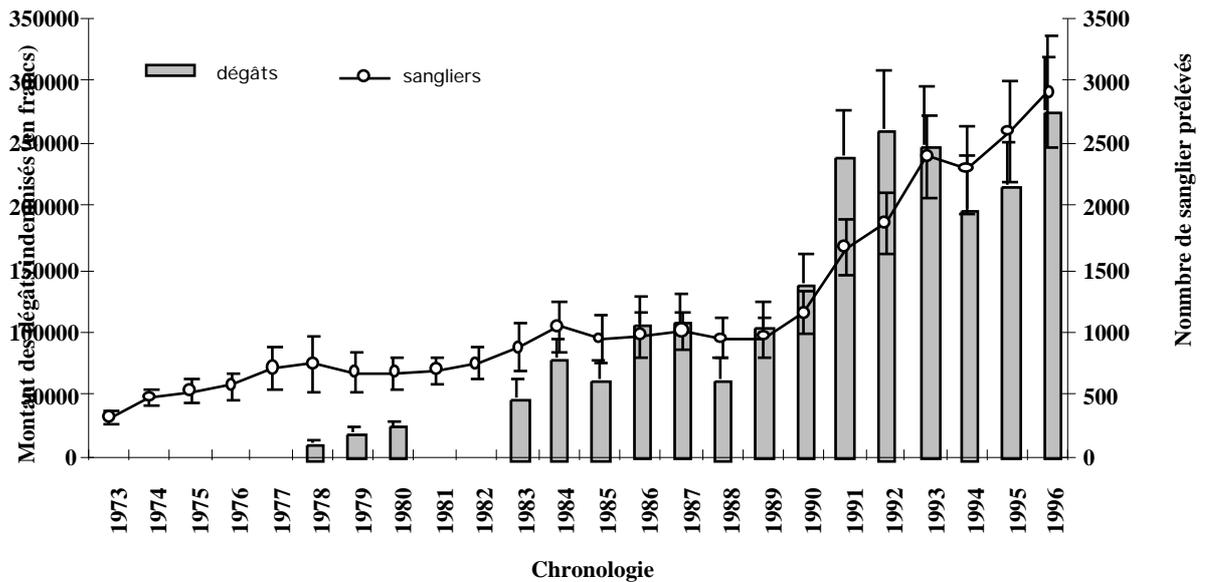


Figure 5 : Evolution du montant des indemnisations pour les dégâts à l'agriculture (histogramme) et du tableau des prélèvements moyens de sangliers (courbes) pour les 15 principaux départements de montagnes depuis 1973, en France. Pour les histogrammes et les cercles, la valeur représentée est la moyenne annuelle, les barres verticales représentent l'erreur standard. L'échelle de gauche se rapporte aux coûts des dégâts en francs, celle de droite aux prélèvements d'animaux en nombre de sangliers tués. (Source des données O.N.C., réseaux de correspondants CNERA cervidés-sanglier).

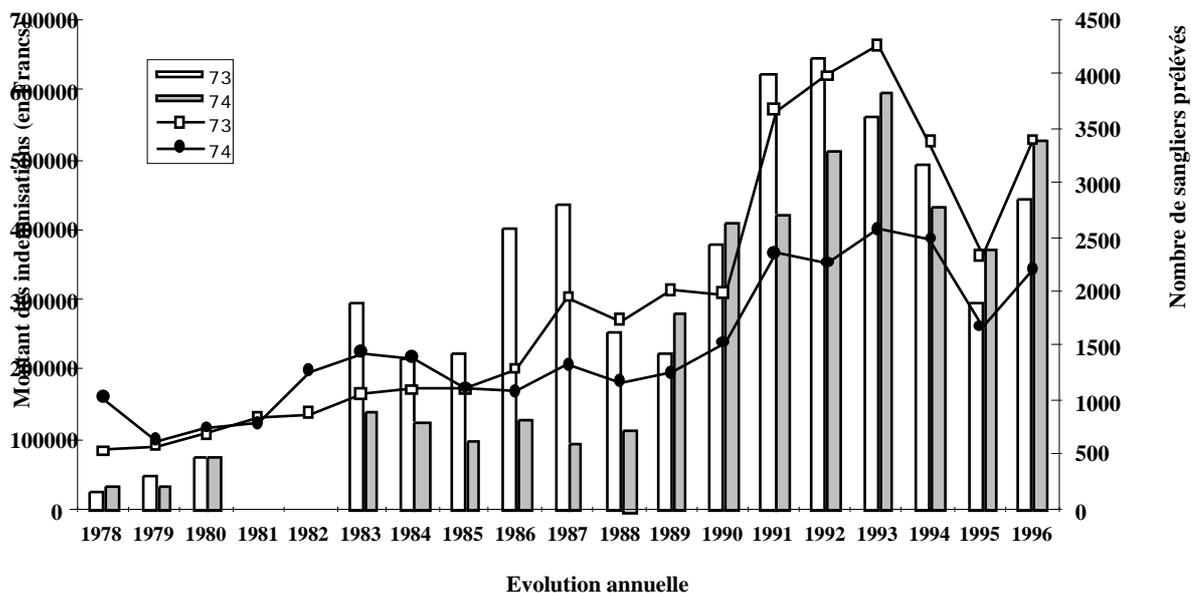


Figure 6 : Evolution du montant des indemnisations pour les dégâts à l'agriculture (histogramme) et du tableau des prélèvements de sangliers (courbes) pour les départements de Savoie et de Haute-Savoie depuis 1978. L'échelle de gauche se rapporte aux coûts des dégâts en francs, celle de droite aux prélèvements d'animaux en nombre de sangliers tués. (Source des données ONC, réseaux de correspondants CNERA cervidés-sanglier).

Résumé

L'espèce *Sus scrofa* montre une vaste aire de répartition, en particulier sur le continent Eurasiatique. Parmi les dix-sept sous-espèces qu'elle regroupe, nous trouvons le sanglier (*Sus scrofa scrofa*).

Le sanglier montre une organisation sociale de type matriarcal, bien que les mâles adultes vivent la plupart du temps en solitaire. Le groupe social ou 'compagnie' est généralement dirigé par la laie la plus expérimentée. La période de mise bas se déroule au printemps (avril-mai) après une période de gestation de 115 jours.

Le développement des populations de sangliers en milieu de montagne a été important à la fin des années 1980. Cette augmentation sensible s'est traduite par une augmentation marquée des dégâts et notamment ceux affectant les alpages.

Chapitre 2

Présentation de la vallée de la Maurienne et du site d'étude

I.2.1. Généralités sur la vallée de la Maurienne

I.2.1.1. Situation géographique

Le département de la Savoie est situé à une latitude moyenne de 45° N et constitue le département le plus oriental de la région Rhône-Alpes. Il est limitrophe des départements d'Ain, Hautes-Alpes, Isère et Haute-Savoie et possède une partie de frontière commune avec l'Italie. Il couvre une superficie totale de 627 048 hectares et est considéré comme un département de haute montagne puisque son altitude moyenne est de 1600 mètres et que seuls 20% de sa surface sont à moins de 500 mètres (I.F.N 1985-86). Au sein de ce département, notre territoire d'étude se localise dans la vallée de la Maurienne, dont nous allons rapidement donner quelques caractéristiques.

Cette vallée est subdivisée en trois tronçons, composée par la basse Maurienne depuis l'entrée de la vallée (Combe de Savoie) jusqu'au bassin de Saint Jean de Maurienne. Ensuite, sur environ 30 km, de Saint Jean de Maurienne à Modane, on se trouve en moyenne Maurienne. Enfin à partir du verrou de l'Esseillon et jusqu'à la fin de la vallée, on passe en haute Maurienne (Dompnier et Dompnier, 1988). Cette vallée, qui correspond également à la vallée de l'Arc, s'étend sur plus de 100 km avec une orientation ouest-est. Elle est dominée par des crêtes frôlant les 3000 mètres (**figure 7**) disposées en bandes parallèles dans une orientation sud-ouest nord-est. Le relief délimite ainsi un couloir à faible altitude, créant des conditions de plaine au coeur même de la haute montagne (Bozon, 1986). Le faciès irrégulier de la vallée, alternant ombilic et verrous, résulte d'une érosion sélective des glaciers sur les formations géologiques rencontrées (Dompnier et Dompnier, 1988).

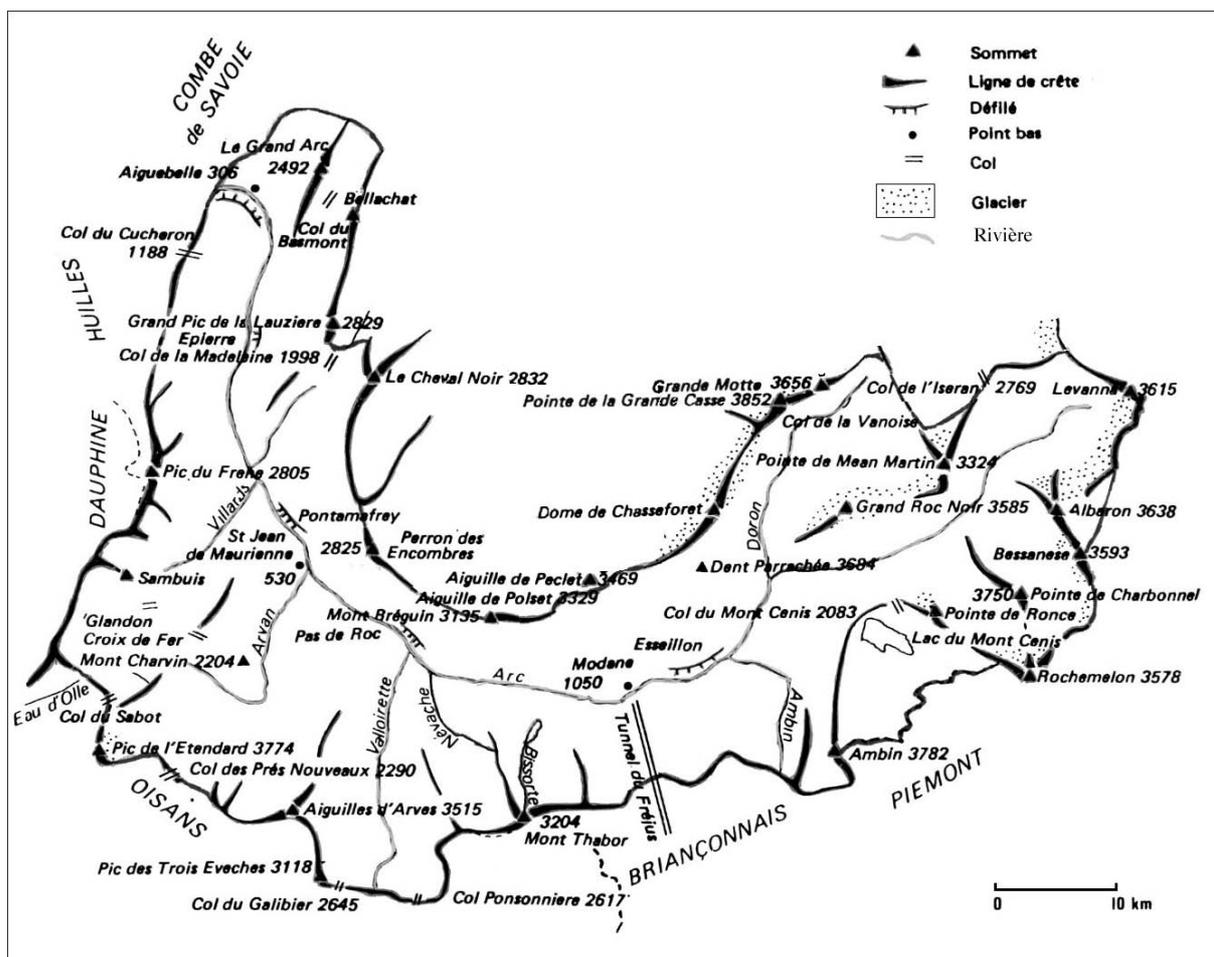


Figure 7 : Délimitation et description de la vallée de la Maurienne par ses principaux reliefs (modifiée d'après Bozon, 1986)

1.2.1.2. Géologie de la Maurienne

L'ossature de la vallée de la Maurienne peut être représentée, sur une ligne ouest-est, par quatre zones de relief constituées de roches dures encadrant trois domaines de roches tendres (**figure 8**). À l'ouest, la basse Maurienne débouche sur la Combe de Savoie par l'intermédiaire de la vallée de l'Arc qui perce une barrière occidentale, formée par un alignement de grands massifs cristallins de roches comme le granite, le gneiss et le micaschiste. Ensuite, nous trouvons une zone de roche friable de l'époque liasique constituée de schistes noirs, avec une présence de gypse. Elle est également composée de formations calcaires assurant, localement, des reliefs marqués (Mont Charvin), dominant la vallée de l'Arvan. On trouve ensuite une nouvelle zone de roches dures constituant une barrière centrale. Elle est constituée par des schistes, grès, calcaires et conglomérats, pouvant former des reliefs insolites (Aiguilles d'Arves). Après, nous retrouvons des roches plus tendres, dite 'zone briançonnaise', composée de gypse et de schistes houillers plus ou moins métamorphisés. Cette zone présente également des secteurs de calcaire et quartzite qui génèrent des reliefs à plus de 3000 m. Puis, nous trouvons un nouveau secteur de roches cristallines qui constituent le massif de la Vanoise

et dessinent des reliefs importants. Enfin, se trouve un troisième ensemble de roches tendres assez typiques de la vallée maurienne, composées par des schistes lustrés. Il est bordé à l'est par une barrière de roches cristallines, assurant en partie la frontière avec l'Italie; et plus au nord-est, par des formations schisteuses qui forment le fond de la vallée de la Tarentaise.

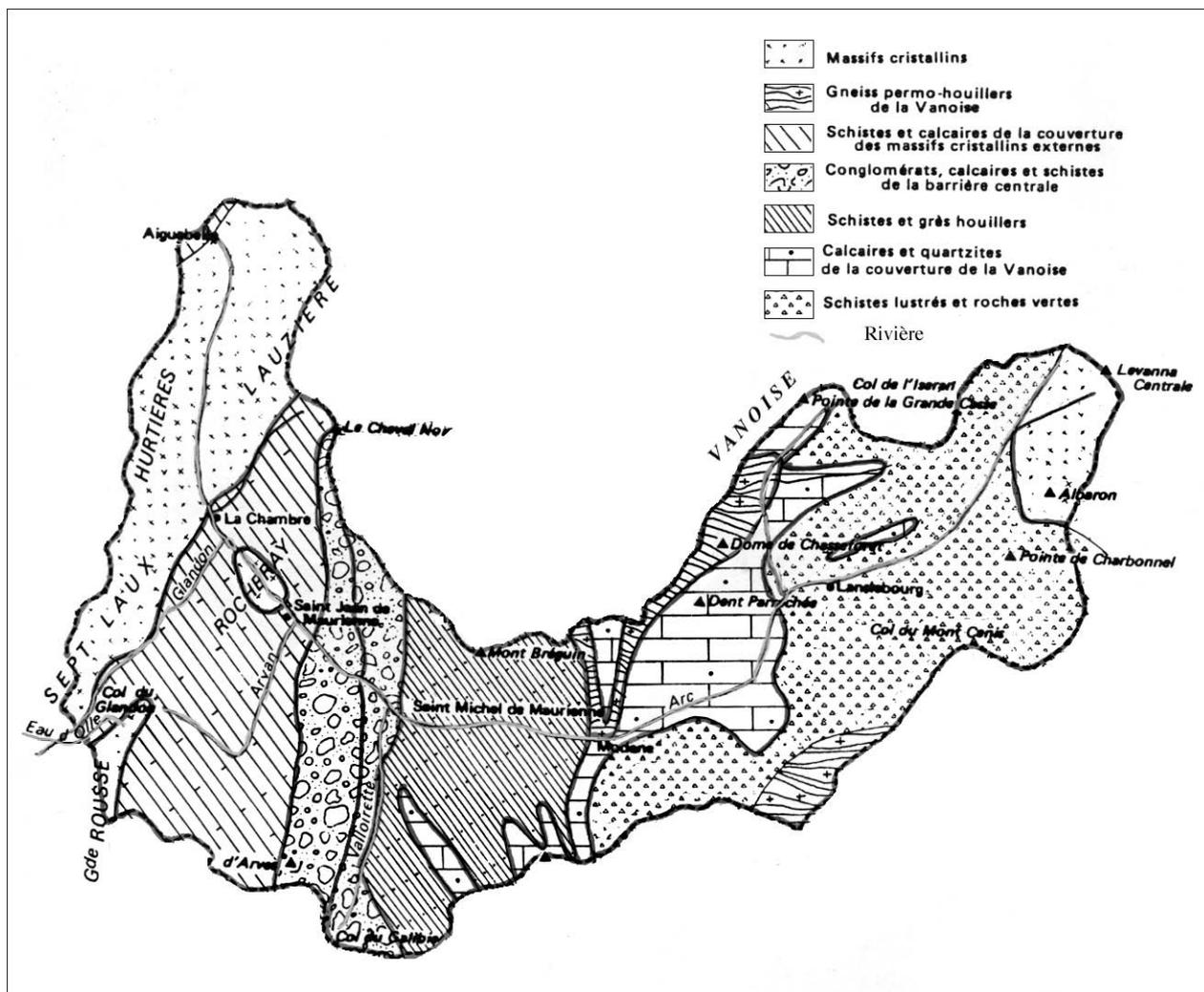


Figure 8 : Principales formations géologiques constitutives de la vallée de la Maurienne (modifié d'après Bozon, 1986).

1.2.1.3. Météorologie

1.2.1.3.1. Les vents

Les vents dominants sont "les bises" venant du nord qui sont des vents secs, froids, souvent violents dont la direction peut être influencée par l'orientation des vallées. Elles renforcent les "brises de vallée", créées par le relief, pouvant souffler très fort l'après-midi (Savourey, 1990), et très variables d'un jour à l'autre (IFN 1985-86).

Autres vents importants, ceux venant du sud-ouest, appelés "vent du midi", "vent d'en bas" ou "vent" (IFN 1985-86) ou également Föhn (Savourey, 1990) qui sont générateurs de précipitations

(pluies ou neiges) et de brusques élévations de températures (périodes de redoux violents) accélérant la fonte des neiges.

1.2.1.3.2. Précipitations

Tous les travaux concernant le régime des précipitations en vallée de Maurienne concordent avec la distinction de trois grandes zones issues d'une interaction entre facteurs altitudinaux et longitudinaux (Richard et Pautou, 1982). La grande tendance qui se dégage est, compte tenu de l'altitude, une diminution d'ouest en est des précipitations annuelles avec une légère augmentation en fond de vallée.

La basse Maurienne est le secteur le plus arrosé puisqu'il est soumis directement aux influences océaniques. Les précipitations annuelles en basse Maurienne dépassent toujours les 1000 mm (Fournier et Peltier, 1987).

En moyenne Maurienne, on se trouve dans un îlot de sécheresse ou pôle d'aridité selon les auteurs (Richard et Pautou, 1982; Bozon, 1986; Fournier et Peltier, 1987; Savourey, 1990) montrant une diminution de la quantité annuelle de précipitation avec l'augmentation d'altitude, contrairement à ce que l'on pourrait attendre (Richard et Pautou, 1982).

Enfin, en haute Maurienne les précipitations subissent l'effet de la Lombarde amenant des pluies padanes mais qui restent assez faibles, rapportées à l'élévation en altitude (Fournier et Peltier, 1987). Nous notons également que l'humidité diminue vers le sud, c'est-à-dire que la vallée de la Maurienne est plus sèche que celle de la Tarantaise avec un déficit pouvant atteindre 25 à 50% (Bozon, 1986).

Aucune saisonnalité réellement marquée n'existe dans le régime des précipitations, les écarts ne dépassant pas quelques millimètres (Fournier et Peltier, 1987). Néanmoins on peut différencier les stations de basses et moyennes vallées caractérisées par un maximum d'hiver, correspondant plutôt à un régime de marge océanique. En haute Maurienne, le maximum des précipitations est en automne, l'été étant souvent en dernière position, ce qui caractérise ainsi un régime hybride appelé régime alpin (Fournier et Peltier, 1987). Les précipitations estivales diminuent graduellement d'ouest en est, sauf en fond de vallée sous l'effet de la Lombarde. Ce phénomène d'affaiblissement des précipitations estivales, avec l'enfoncement dans la vallée, aura une influence sur les végétaux qui ont besoin d'une certaine quantité d'eau pendant la saison végétative (Fournier et Peltier, 1987). Pour finir, un des éléments majeurs de la vie montagnarde est la neige qui peut apporter des contraintes fortes aux composantes biotiques du milieu. Contrairement aux précipitations qui diminuent d'ouest en est, les précipitations neigeuses, elles, augmentent en allant vers l'est sous l'influence de l'élévation altitudinale et de l'enfoncement dans la masse montagneuse qui refroidit l'atmosphère (Bozon, 1986).

1.2.1.3.3. Expositions et températures

En région montagneuse l'exposition devient un facteur climatique prépondérant notamment au niveau thermique. Ainsi, les envers ou revers sont très frais car peu ensoleillés. A l'inverse, les endroits reçoivent bien les rayons solaires qui sont presque à la verticale en été. Ces contrastes sont accentués par l'orientation de la vallée conservant ainsi un versant exposé au nord tandis que l'autre est exposé au sud. Les différences de température sont donc considérables avec un effet très marqué lors de la fonte des neiges : les endroits sont tous dégagés, alors que les envers sont encore tous blancs (Bozon, 1986). Cependant, cette différence endroit-envers peut être réduite, lors de fort encaissement de la vallée, dû à un effet écran créé par la proximité d'une grande barre montagneuse.

Comme pour les précipitations, il existe un gradient ouest-est des températures annuelles moyennes qui décroît d'ouest en est (Richard et Pautou, 1982).

1.2.1.3.4. Couverture végétale

La distribution des communautés végétales forestières reconnues en Maurienne est fortement influencée par l'étagement altitudinal (Richard et Pautou, 1982) associé à un gradient de continentalité croissant. Ainsi, l'étage montagnard dans la zonation biocénotique de la vallée semble très important (Fournier et Peltier, 1987). Le découpage en trois zones de cette vallée se retrouve au niveau de la végétation avec, comme zone de transition, la moyenne Maurienne, où s'exprime un maximum de diversité des groupements végétaux (**figure 9**). Nous notons qu'à l'exception des formations d'aulnaies vertes, les formations caducifoliées ne sont plus présentes en haute Maurienne. D'un point de vue spatial, la répartition de la forêt se fait en bande étroite de part et d'autre de l'Arc et de ses affluents. De plus il existe une disparité entre les 'endroits' peu boisés et des 'envers' montrant des bandes continues de formations résineuses variant avec l'altitude (IFN 1985-86).

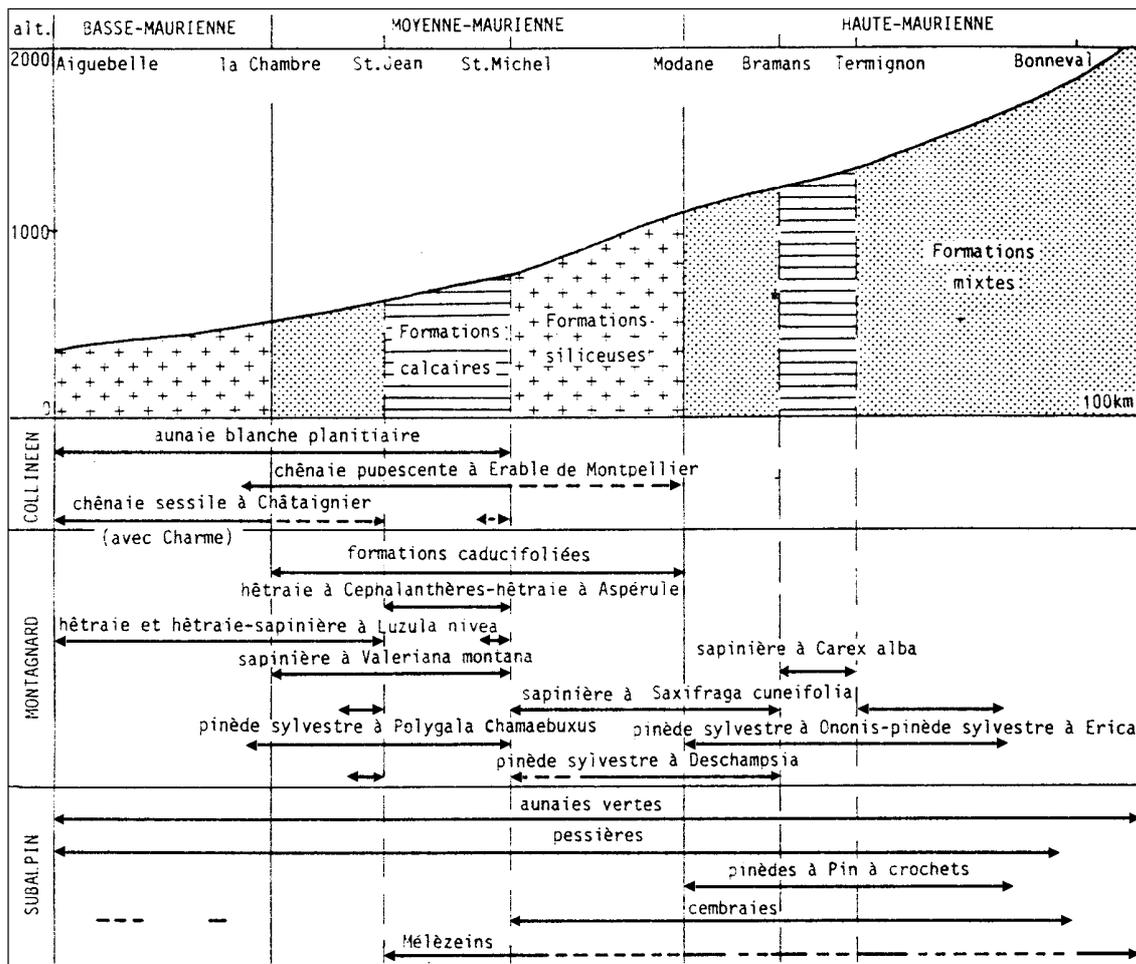


Figure 9 : Distribution des principaux groupements forestiers en Maurienne en fonction de l'altitude (d'après Fournier et Peltier, 1987).

I.2.2. Situation de la zone d'étude en Maurienne

Ce paragraphe vise à préciser les caractéristiques relatives à la zone d'étude (contexte humain) et préciser les conditions météorologiques locales durant l'étude et d'illustrer les types de formations végétales rencontrées sur notre zone d'étude. Pour le relief et la géologie, nous renvoyons le lecteur à la présentation générale de la Maurienne.

Notre étude (radiotéléométrie et collectes d'échantillons pour l'analyse du régime alimentaire) s'est déroulée essentiellement sur les communes du canton de Saint Jean de Maurienne, c'est-à-dire en moyenne Maurienne (**figure 10**).

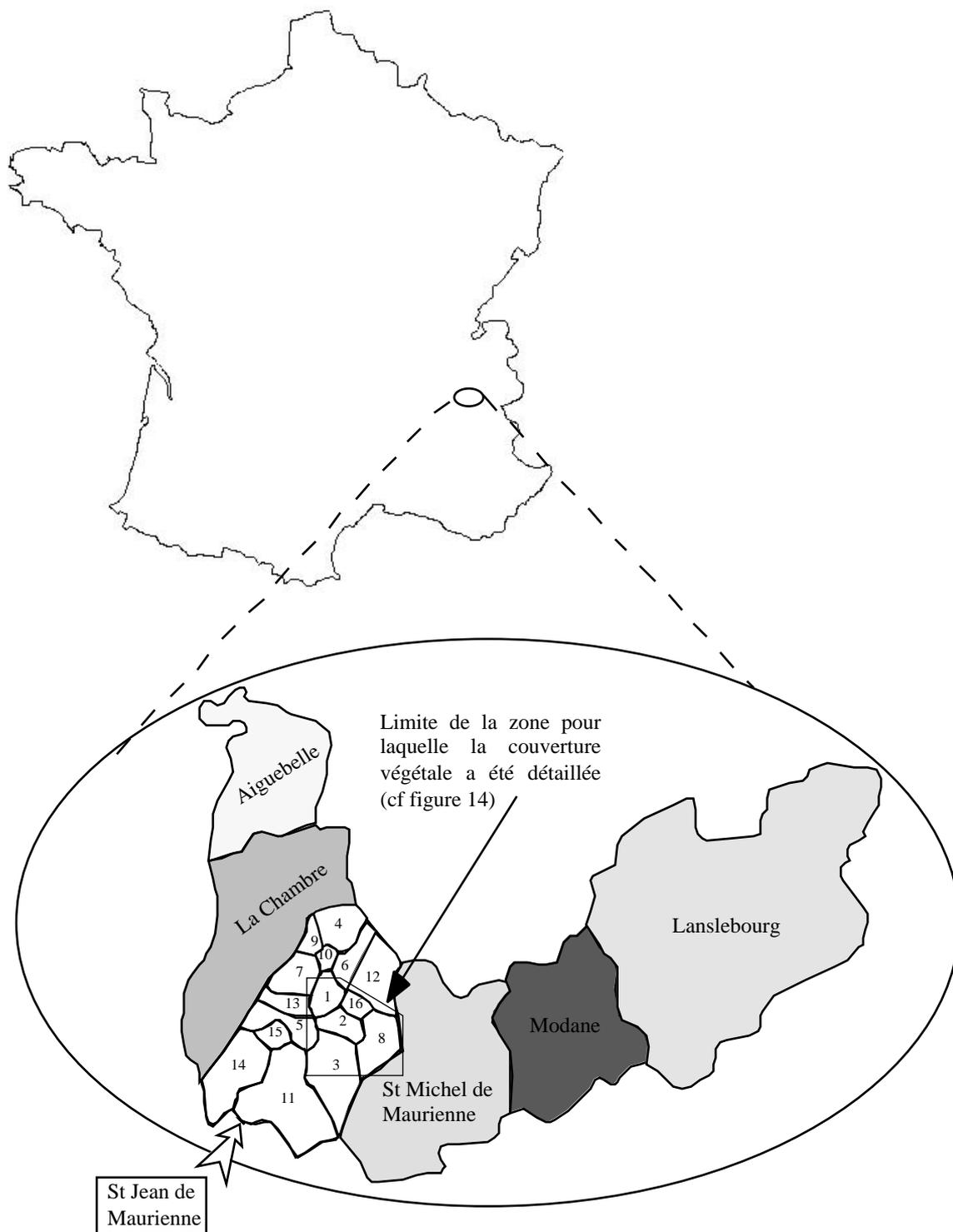


Figure 10 : Localisation de la zone d'étude en Maurienne. La partie blanche délimite le canton de Saint Jean de Maurienne. Les communes sont les suivantes : 1 Saint Jean de Maurienne, 2 Albiez-le-Jeune, 3 Albiez-Montrond, 4 Le Châtel, 5 Foncouverte, 6 Hermillon, 7 Jarrier, 8 Monticher-Albanne, 9 Montvernier, 10 Pontamaffrey, 11 Saint Jean d'Arves, 12 Saint Julien Mont Denis, 13 Saint Pancrace, 14 Saint Sorlin d'Arves, 15 Villarembert, 16 Villargondran (d'après Savourey, 1990). Notre zone de piégeage s'est répartie sur les communes 2, 3 et 8.

1.2.2.1. Composantes humaines

1.2.2.1.1. L'agriculture

Les deux principales productions agricoles sont la production de viande (bovins, ovins) et la production laitière (bovins, caprins). L'intérêt économique de la production laitière est assuré par la présence d'une coopérative fromagère aux appellations d'origine contrôlée. La taille moyenne des exploitations est de l'ordre de 20 à 25 hectares, et le nombre d'agriculteurs est assez faible. Pour les deux communes nommées 'Albiez', ils représentent moins de 10% des habitants.

1.2.2.1.2. Le tourisme

Les périodes principales de tourisme, en montagne, sont la période hivernale et, de façon moins marquée, la période estivale. En hiver, les activités sportives restent assez localisées et sont fonctions des aménagements (pistes de ski alpin, ou pistes de ski de fond). Pour ce qui est des randonnées en raquettes, elles se déroulent, le plus souvent, sur des plateaux d'altitude, où nous n'avons jamais constaté aucune trace de sangliers, au cours des différents hivers de l'étude.

En été, la principale activité est la randonnée pédestre. Elle se localise, en moyenne et haute montagnes, au-dessus des zones boisées, considérées comme le milieu le plus propice aux sangliers (Mauget, 1980; Baubet, 1993a; Maillard, 1996). Toutefois, lorsque cette activité se déroule en zone forestière, elle se cantonne essentiellement aux chemins et sentiers balisés à cet effet. De fait, et compte tenu de nos connaissances sur la biologie du sanglier, l'effet du tourisme n'a pas été étudié, son action étant supposée négligeable sur la biologie de l'espèce en milieu de montagne.

1.2.2.1.3. La chasse

Cette activité est connue pour influencer fortement la biologie du sanglier (Gaillard *et al.*, 1987; Jullien *et al.*, 1991; Maillard, 1996). Nous étudierons plus particulièrement dans ce travail son influence sur l'occupation de l'espace. Nous présentons ici le cadre général dans lequel se déroule l'activité cynégétique sur le secteur d'étude.

Le nombre de chasseurs est relativement faible (490 chasseurs pour 20 536 hectares ouverts à la chasse pour le canton de Saint Jean de Maurienne, cf. **figure 10**). Ils sont inégalement répartis entre communes ce qui peut générer des disparités locales concernant les pressions de chasse. Aucune restriction quantitative ou qualitative imposée par un plan de chasse ne concerne le sanglier en Savoie. De plus, comme le sanglier est classé nuisible dans le département de Savoie, il était possible de procéder à une ouverture anticipée de la chasse, pour cette espèce, ou de chasser en temps de neige, pour des conditions qui auraient dû entraîner la suspension de cette pratique. Toutefois, ces possibilités n'ont jamais été utilisées, durant la période de suivi, sur la zone d'étude. En dehors de ces particularités, la chasse au sanglier suit les règles définies par la société de chasse de chaque commune en fonction de la législation en vigueur dans le département. Ainsi, cette activité était autorisée quatre

jours sur sept. Elle pouvait se pratiquer individuellement, en équipe ou au sein de battues organisées par la société de chasse.

Bien que la pression de chasse puisse apparaître forte, différents éléments permettent de minimiser son impact vis-à-vis du sanglier.

La diversité des espèces chassées est importante dans notre secteur d'étude. En plus du sanglier, nous trouvons pour les ongulés, le cerf (*Cervus elaphus*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*), et le chamois (*Rupicapra rupicapra*). Il existe aussi des espèces typiques du milieu de montagne comme le lièvre variable (*Lepus timidus*), le tétras-lyre (*Tetraotetrix*) ou le lagopède alpin (*Lagopus mutus*). Nous trouvons aussi certains gibiers assez rares comme la gelinotte des bois (*Bonasa bonasia*), en plus de gibiers plus communs et présents en plaine. Sachant que beaucoup de ces espèces sont soumises à un plan de chasse, elles retiennent l'attention d'une majorité de chasseurs tant que les plans de chasse n'ont pas été réalisés, et notamment en début de saison de chasse. Quand ils sont réalisés, la pression exercée sur le sanglier devient alors plus forte car il devient le principal, pour ne pas dire l'unique, gibier recherché.

Cependant les difficultés de déplacement en milieu de montagne restreignent plus le champ d'activité des chasseurs par rapport au milieu de plaine.

Enfin, malgré un nombre élevé de jours chassés, tous les chasseurs ne sont pas présents en permanence sur le terrain. Ce deux arguments tendent à minimiser la pression de chasse qui est exercée sur les sangliers.

1.2.2.2. Météorologie

Le climat présente une variabilité intra et inter-annuelle, avec des conséquences directes ou indirectes sur les populations animales. Les variations de températures et de précipitations ont des répercussions sur la thermorégulation et sur les ressources alimentaires disponibles, en termes de quantité et qualité de biomasse produite. Un autre aspect de l'influence des facteurs météorologiques est l'accessibilité aux ressources alimentaires. Ainsi, en cas de couverture neigeuse importante ou lorsque le sol est fortement gelé, l'accès aux ressources alimentaires souterraines (végétales ou animales) est réduit.

Les caractéristiques de températures et précipitations présentées pour notre zone d'étude proviennent du service météorologique national (station météo d'Albiez-Montrond) et ont été complétées, par nos relevés effectués sur le terrain, en ce qui concerne l'enneigement.

L'ensemble de ces données montre des variations inter-annuelles aussi bien pour les températures que pour les précipitations (**figure 11**). En revanche, comme cela a été évoqué en présentation de la Maurienne, le régime de précipitation moyen est assez régulier d'un mois à l'autre. Par ailleurs, on retrouve le caractère sec typique de ce secteur de vallée, avec une quantité de précipitations annuelles moyennes de 740 mm (de 1986 à 1996), bien que l'on soit à 1500 mètres

d'altitude. Les températures moyennes se caractérisent par un cycle unimodal avec un pic estival en juillet (14.94 ± 1.33 °C) et des températures hivernales faibles (-0.39 ± 2.24 °C en janvier).

Un regroupement en catégorie des mois sur la période d'étude a été réalisé par une ACP (Analyse en Composantes Principales) à partir de neuf variables météorologiques associant mesure d'hygrométrie et de 'froid' (Richard et Pautou, 1982), facteurs qui influencent le développement de la végétation. Sur le plan factoriel 1-2, qui exprime 76% de la variabilité observée, on a regroupé les mois en cinq catégories (les mois : froids et secs, froids et humides, chauds et secs, chauds et humides et enfin ceux qualifiés de moyens (**figure 12**)). Ces catégories seront réutilisées pour une analyse fine de la consommation des lombriciens (cf. IV.2.4.2.3.).

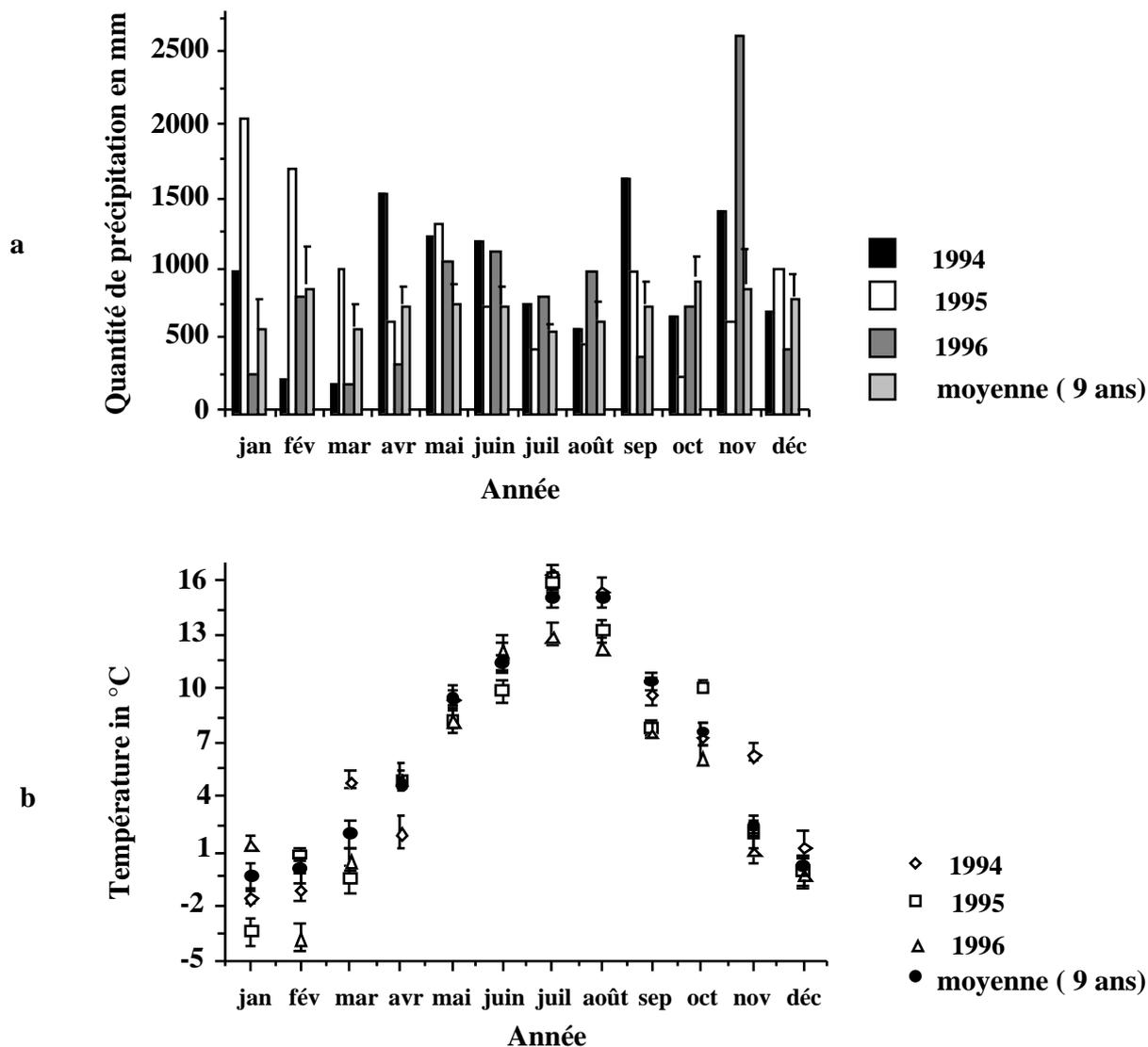


Figure 11 : a) Représentation des précipitations cumulées par mois pour les trois années de l'étude. La moyenne a été calculée sur les neuf dernières années. b) Représentation des températures mensuelles moyennes par année, pour les trois années de l'étude. La moyenne a été calculée pour les dix dernières années. Les barres verticales dans les figures a et b représentent l'erreur standard. (Source des données : Météo France, à partir de la station d'Albiez-Montrond).

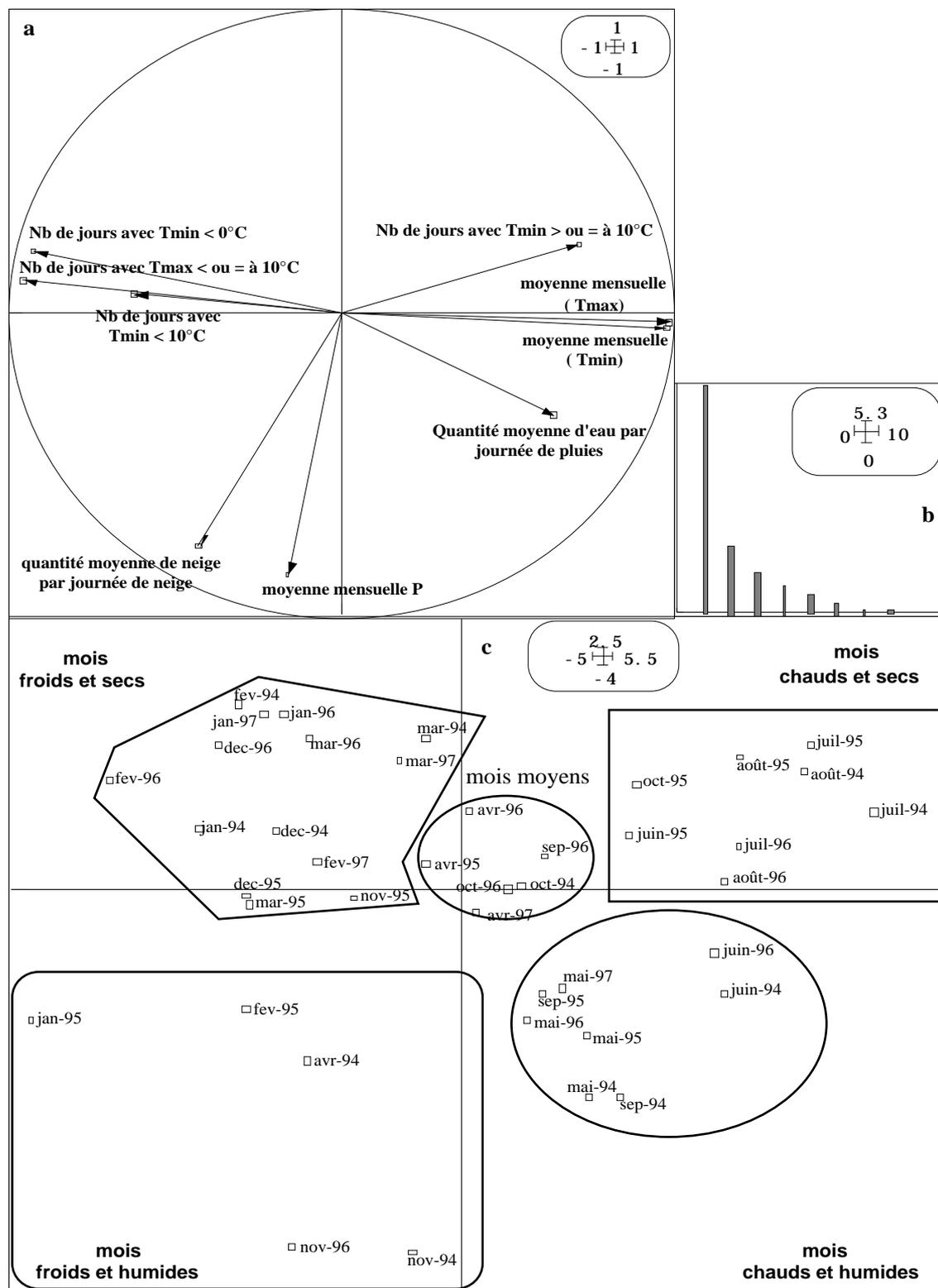


Figure 12 : a) Cercle de corrélation de l'analyse en composantes principales, sur le plan factoriel 1-2 schématisant l'influence et l'importance des variables utilisées dans l'analyse. b) Histogramme des valeurs propres c) Représentation du plan factoriel 1-2 de l'ACP utilisée pour regrouper les différents mois couvrant la période d'étude.

L'évolution de l'enneigement a été représentée pour quatre hivers couvrant la durée de l'étude (arrivée à la fin de l'hiver 1994). Comme il est lié aux températures et à la quantité de précipitations hivernales, il montre lui aussi des variations inter-annuelles (**figure 13**). Par ailleurs, comme nous l'avons évoqué dans la présentation générale, l'épaisseur de neige varie en fonction de l'exposition et de l'altitude, ce qui modifie aussi la persistance de la neige au sol (**annexe 1**).

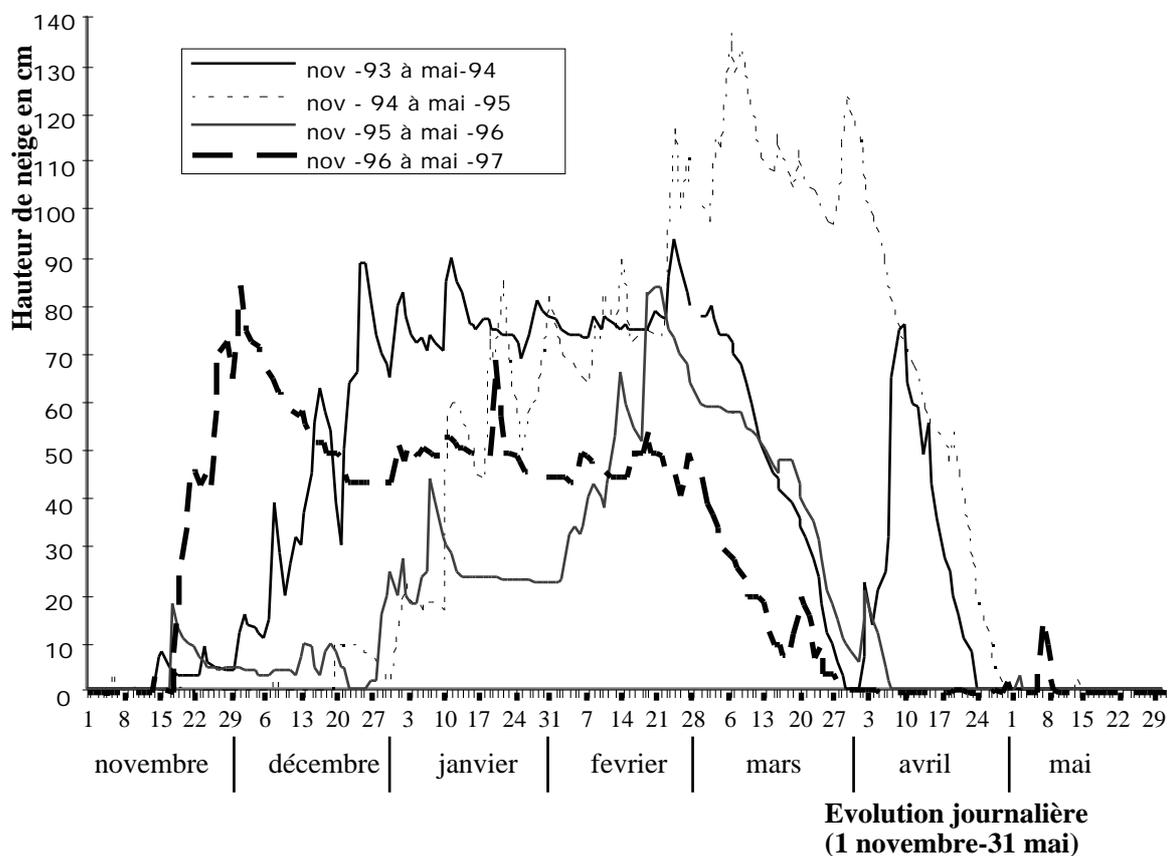


Figure 13 : Evolution de la hauteur de neige cumulée et de sa persistance sur le terrain durant sept mois pour quatre hivers liés à l'étude du régime alimentaire ou du suivi de radiotélémetrie.

1.2.2.3 Couverture végétale

Comme attendu d'après la localisation de notre zone d'étude en moyenne Maurienne (**Figure 9**), nous observons une grande variété des formations végétales rencontrées. Nous retrouvons l'étagement classique de cette végétation due à l'effet de l'altitude. Ainsi, les formations à dominante feuillue sont situées à faible altitude (notamment les formations à taillis de hêtres), puis progressivement les essences résineuses deviennent prédominantes et composent la totalité des forêts d'altitude (**Figure 14**). À altitude élevée, l'essentiel des formations boisées sont représentées par les zones dites 'd'arcesses', formations constituées d'aulnes verts, qui peuvent délimiter quelques îlots de végétation dense dans les alpages (**Figure 14**).

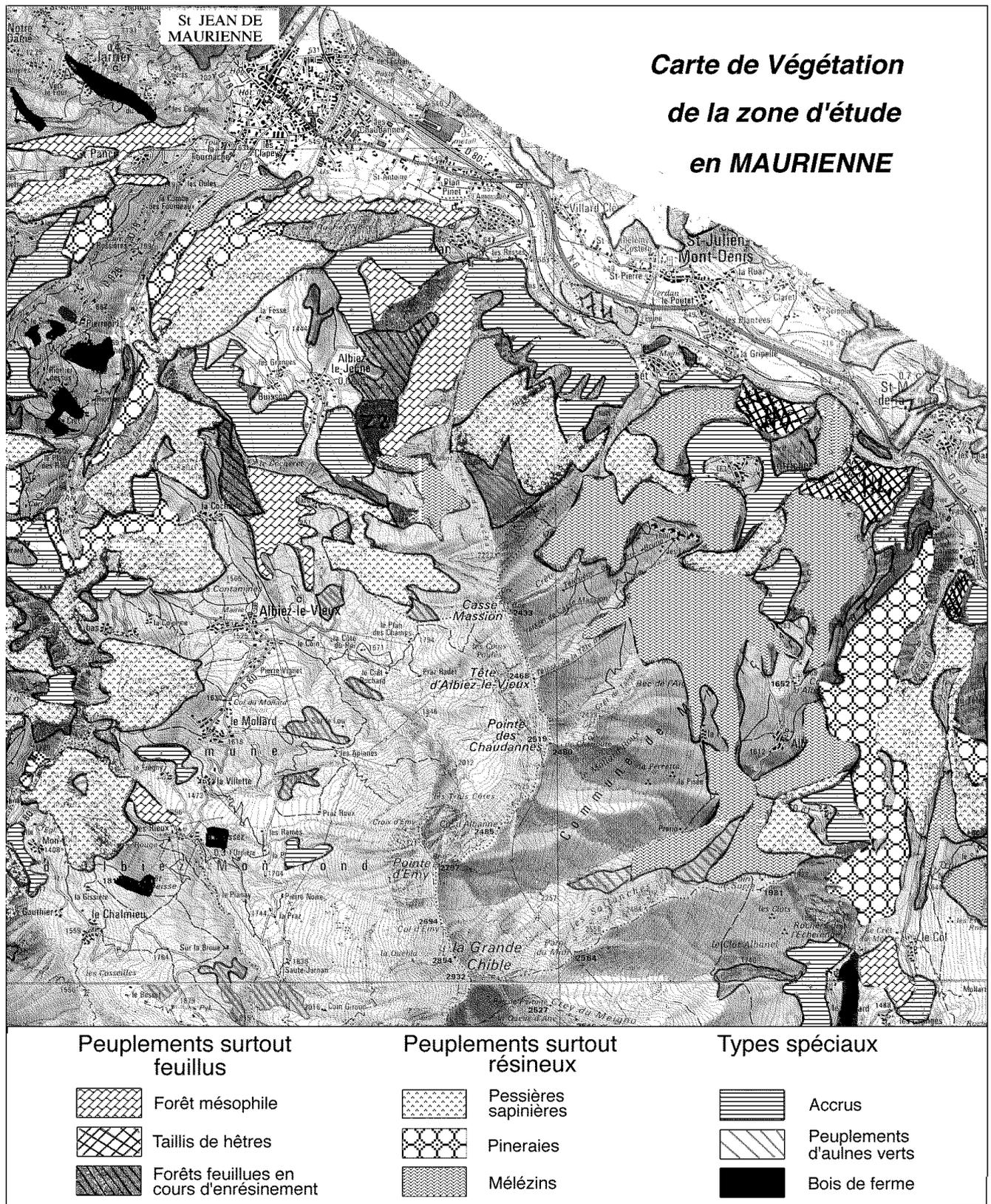


Figure 14 : Distribution des différentes formations végétales sur une partie de la zone d'étude (cf. figure 10). Les zones où aucune formation végétale n'est symbolisée sont essentiellement constituées de prairies ou alpages (trame pointillée du fond de carte).

Résumé

Cette étude a été menée dans le département de la Savoie, dans la vallée de la Maurienne. La zone d'étude se situe plus particulièrement en moyenne Maurienne, dans le canton de Saint Jean de Maurienne.

Cette vallée orientée est-ouest, est délimitée par des reliefs importants. Cette situation induit des variations sensibles pour les caractéristiques météorologiques rencontrées. En effet, la moyenne Maurienne est caractérisée par un faible régime de précipitations, qui détermine un îlot de sécheresse pour ce secteur de la vallée. Ainsi, la moyenne annuelle des précipitations dans le secteur d'étude n'est que de 740 mm pour les neuf dernières années.

La couverture végétale pour ce secteur de la vallée est caractérisée par une diversité marquée des groupements végétaux typiques d'une zone de transition (Fournier et Peltier, 1987).

Le régime des températures se caractérise par une courbe sinusoïdale avec un pic estival. Nous avons regroupé les mois en cinq catégories qui varient pour leurs conditions de précipitations et températures moyennes.

L'enneigement, toujours présent en hiver, montre des variations de son abondance entre les années.

Chapitre 3

Captures, marquage et suivi des sangliers

Toute étude d'une population d'animaux sauvages en milieu naturel est conditionnée par la réalisation du meilleur compromis possible entre les contraintes liées au sujet d'étude (morphologie, abondance et éthologie de l'espèce considérée), et les moyens techniques et financiers (personnels disponibles, technologie et fiabilité du matériel utilisé) pour sa réalisation. Cela dépend aussi fortement des objectifs souhaités, c'est-à-dire quelles sont les questions posées et comment y répondre au mieux. En France, pour les études de dynamique de population chez le sanglier, il se dégage de la majorité des travaux scientifiques de ces vingt dernières années, que la méthode la plus souvent employée est celle de capture-marquage-recapture. Souvent, elle est enrichie d'un double marquage de certains individus : boucles auriculaires associées à un collier émetteur (Mauget, 1980; Douaud, 1983; Dardaillon, 1984a; Cousse, 1994; Janeau, 1994; Maillard, 1996 pour des exemples de travaux chez *Sus scrofa*). Nous avons également utilisé cette méthodologie qui permet une individualisation et une identification fiables des animaux sur un long terme, par des marques spécifiques. Cependant, en préambule à l'étape de marquage, il faut réussir à capturer des animaux, problématique qui va être présentée maintenant.

I.3.1 Matériels et méthodes

I.3.1.1. Zone de piégeage

La zone de capture a été définie initialement sur deux communes voisines : Albiez-le-Jeune et Albiez-Montrond (où se situait la base de l'O.N.C.) puis élargie à une troisième commune limitrophe des deux précédentes : Montricher-Albanne (**figure 10**).

Les pièges étaient appâtés, au minimum tous les deux jours, par du maïs-grain avec environ 7 kg par piège. Les corrals (**annexe 2 et chap. I.3.1.2**) étaient équipés de systèmes d'agrainage automatique permettant une distribution journalière avant les périodes de piégeage ou pendant le week-end. Enfin, tous les pièges étaient équipés de balises émettrices reliées au système de déclenchement, permettant une surveillance à distance et une intervention sur les pièges (hors agrainage) uniquement lorsque cela était nécessaire (capture d'autres espèces non souhaitées et/ ou diverses autres raisons entraînant une fermeture inopinée du piège). Les périodes de capture se sont étalées sur toute l'année hors période de chasse, pour les années 1995 et 1996, et seulement de mi-juin jusqu'à la fin du mois d'août en 1994.

1.3.1.2. Captures

Pour les ongulés, il existe de nombreuses techniques de piégeage nécessitant ou non l'utilisation d'appâts. Dans le cas du sanglier, divers types et tailles de pièges existent, qui permettent la capture d'un nombre variable d'animaux (Jullien *et al.*, 1987, 1988, 1993; Valet et Cargnelutti, 1993; Vassant *et al.*, 1993a; Maillard *et al.*, 1994; Vassant et Brandt, 1995; Sweitzer *et al.*, 1997). Ces captures peuvent être spécifiques d'une classe d'âge (Jullien *et al.*, 1988, 1993). Nous avons utilisé trois types de pièges au cours de cette étude :

- des pièges de grande taille de type 'corral' (Vassant et Brandt, 1995; Sweitzer *et al.*, 1997) pour la capture de compagnies entières et notamment celles formées par plusieurs générations, c'est-à-dire avec un nombre élevé d'individus (**annexe 2**).

- des pièges de taille moyenne appelés 'grand piège mobile' (Jullien *et al.*, 1988; Vassant *et al.*, 1993a; Valet et Cargnelutti, 1993) couplés par deux (Maillard *et al.*, 1994) pour la capture de petits groupes de subadultes ou de petites unités familiales (une laie avec ses marcassins) (**annexe 2**).

- des pièges de petite taille (Jullien *et al.*, 1988, Vassant *et al.*, 1993a) pour la capture de marcassins (**annexe 2**).

1.3.1.2.1. Effort de piégeage

Pour l'espèce *Sus scrofa*, de nombreuses études indiquent une évaluation de l'effort nécessaire pour attraper et marquer des animaux, et attirent l'attention sur la possible difficulté de cette étape. Chez cette espèce, le piégeage est réalisé pour des études scientifiques, et parfois pour estimer l'efficacité de cette technique comme moyen de contrôle et de limitation des populations, les animaux piégés étant éliminés (Choquenot *et al.*, 1993; Coblenz et Baber, 1987). De fait on observe une certaine hétérogénéité entre études pour l'évaluation de l'effort nécessaire à la réalisation des captures. Mauget (1980) a analysé l'évolution du nombre d'individus capturés en fonction du nombre de reprises ou 'unité d'effort' et montre une corrélation variable, selon les années, entre ces deux paramètres. Selon les études, une information plus ou moins détaillée est accessible indiquant, le nombre de captures en fonction du nombre de pièges utilisés, le nombre de journées ou nuits de piégeage, la disposition du système de piégeage (pièges fixes ou déplacés régulièrement), et les types de pièges utilisés (Douaud, 1983; Spitz *et al.*, 1984; Pépin *et al.*, 1987; Janeau *et al.*, 1988; Massei et Tonini, 1992; Choquenot *et al.*, 1993). Certains auteurs utilisent même le nombre de sangliers capturés par saison de capture comme un indice de la densité de population de sangliers si l'effort de capture entre années est le même (Massei *et al.*, 1997a).

Durant notre étude, des variations dans le nombre de pièges, leur emplacement et la durée de piégeage sont intervenues. De fait, nous considérerons qu'une '**unité d'effort**' est un piège tendu durant une journée de 24 heures et nous travaillerons à partir de cette mesure. Il apparaît tout de suite

une ambiguïté, puisqu'à cinq unités d'effort peuvent correspondre soit un piège tendu cinq jours consécutivement, soit cinq pièges tendus une journée. Les conséquences sur le piégeage peuvent ne pas être les mêmes.

L'année 1994 est selon nous peu représentative au niveau du piégeage puisqu'elle correspond à la mise en place de l'étude. Pour les deux autres années, le déroulement des captures suivait la chronologie suivante :

➔ Une remise en état et un agrainage des sites de piégeage bien avant que les premières captures ne puissent avoir lieu (pièges non accessibles avec le véhicule pour le transport du matériel de contention à cause de l'enneigement).

➔ Surveillance régulière de zones de piégeage et des traînées de maïs conduisant à ces pièges.

➔ Dès la détection d'une fréquentation par des sangliers sur les coulées ou à proximité d'une zone de pièges, ces-derniers sont 'tendus' pour la capture.

À noter que certains pièges avaient été disposés et aménagés pour permettre des captures hivernales (hivers 94-95 et 95-96). De fait, les captures se déroulent de manière continue pendant toute la période hors chasse pour tous les pièges qui le permettent, suivant leur accessibilité.

➔ Après une capture, les pièges sont remis en état de marche de suite s'ils ne nécessitent que peu de réparations ou au pire dans la semaine (l'agrainage de la zone étant maintenu pour repérer une éventuelle fréquentation).

1.3.1.2.2. Manipulations

Chez cette espèce, la manipulation peut être une étape dangereuse aussi bien pour les manipulateurs que pour les animaux. Aussi, l'immobilisation par voie chimique est souvent employée pour les suidés (Gabor *et al.*, 1997) et particulièrement chez l'espèce *Sus scrofa* (Barrett, 1978; Pépin *et al.*, 1987; Jullien *et al.*, 1990b; Janeau *et al.*, 1990, 1993; Klein *et al.*, 1990, 1993; Fournier *et al.*, 1995; Massei *et al.*, 1997a; Sweitzer *et al.*, 1997). Toutefois, si l'anesthésie est la seule méthode possible pour la capture d'ongulés de grande taille (Tchamba *et al.*, 1995 chez l'éléphant *Loxodonta africana*; Cederlund et Sand, 1994 chez l'élan *Alces alces*, Koubek et Hrabe, 1996 chez le cerf élaphe *Cervus elaphus*), ou ceux réputés dangereux (Lovallo et Anderson, 1996a, b chez le lynx *Lynx rufus*), elle n'est pas systématiquement utilisée pour les animaux de taille intermédiaire (Shivik *et al.*, 1996 chez le coyote *Canis latrans*; Stephenson *et al.*, 1996 chez le cerf mulot *Odocoileus hemionus*). En effet, cette méthode nécessite une bonne connaissance des produits, utilisés seuls ou en combinaison, puisque leurs effets sont variables selon la voie d'administration et l'espèce considérée (Tranquili *et al.*, 1996). De plus, elle est compliquée par l'existence de réactions inter-individuelles variables à l'anesthésie (Tranquili *et al.*, 1996). Cette méthode reste contraignante au moment de la phase de réveil qui peut durer longtemps (Fournier *et al.*, 1995) et être sujette à incident (Chaduc *et al.*, 1993; Fournier comm. pers). Si le réveil ne se déroule pas dans un système de contention,

l'animal tente de fuir le plus rapidement possible bien qu'il n'ait pas encore retrouvé tous ses moyens physiques. Cela se traduit par des chutes lors du déplacement (obser. pers.) qui peuvent être une cause de mortalité dans les zones avec un relief accidenté. Comme d'autres auteurs, nous avons opté pour une manipulation sans anesthésie (Dardaillon, 1984a chez le sanglier; Pelabon, 1994 chez le daim *Dama dama*), excepté dans des cas extrêmes (1 cas d'anesthésie pour un mâle de 114 kg).

En l'absence d'anesthésie, la manipulation consiste à faire passer les animaux des pièges à des caisses de contention (ou sabot de contention, Vassant et Brandt, 1995). Ensuite, ils sont attrapés, sortis du sabot et maintenus immobilisés au sol pour le marquage. Les yeux sont masqués avec un sac en toile, ce qui tend à calmer l'animal. Chaque individu est équipé de deux boucles auriculaires de type vétal, fixées au moyen de boutons pressions grâce à une pince. Afin de connaître rapidement l'origine des sangliers marqués, notre jeu de boucles auriculaires a été utilisé de façon ascendante pour les animaux marqués sur les communes d'Albiez-le-Jeune et Albiez-Montrond (zone de capture initiale) et descendante pour la commune de Montricher-Albanne (extension de la zone de capture la deuxième année). En plus des boucles, certains animaux sont équipés de colliers émetteurs. Sur les boucles comme sur les colliers se trouvent un numéro d'identification spécifique et les coordonnées téléphoniques de la Fédération Départementale des Chasseurs de Savoie, pour permettre à toute personne trouvant un animal marqué mort, de nous faire parvenir l'information.

De plus avant chaque saison de chasse, une double information écrite, courrier et journal de la F.D.C., rappelait les buts de retours d'information, la démarche à suivre et les coordonnées de la station O.N.C.

1.3.1.3. Retour des marques

Le marquage auriculaire permet d'identifier de façon fiable un grand nombre d'individus et autorise l'étude de différents traits d'histoire de vie comme la dispersion, ou la survie. On peut également obtenir des données sur l'occupation de l'espace par l'intermédiaire des recaptures. Chez le sanglier le marquage auriculaire a été utilisé pour des études sur la dispersion (Barrett, 1978; Boisaubert et Klein, 1984; Spitz *et al.*, 1984; Dardaillon et Beugnon, 1987; Spitz, 1989; Janeau et Spitz, 1990; Meynhardt, 1991; Spitz et Valet, 1991; Cargnelutti *et al.*, 1992; Vassant *et al.*, 1992; Caley, 1997) et la survie (Pine et Gerdes, 1973; Barrett, 1978; Spitz *et al.*, 1984; Gaillard *et al.*, 1987; Janeau *et al.*, 1988; Vassant *et al.*, 1988; Meynhardt, 1991; Saunders, 1993).

Le retour d'information se fait lors d'événements de recapture, à la suite de la mort d'un animal lors de la chasse. Il arrive aussi d'obtenir des informations suite à des morts accidentelles (trafic routier et ferroviaire pour cette étude).

I.3.2. Résultats

I.3.2.1. Piégeage

Quatre-vingt deux sangliers différents ont été capturés et marqués au cours de l'étude (41 femelles et 41 mâles, **tableau 1**). La détermination de l'âge a été faite à partir de la chronologie de l'éruption des dents (Matchke, 1967) qui semble acceptable pour les études de terrain (Baubet *et al.*, 1994). Par 'jeunes', nous considérons les animaux âgés de moins de 12 mois, par 'subadultes' ceux qui sont âgés de 12 à 24 mois et au delà les animaux sont considérés comme 'adultes'.

Tableau 1 : Répartition des captures de sangliers en nombre d'individus, fonction de l'âge et du sexe sur toute l'étude. M = mâle et F = femelle.

Année	1994	1995	1996	Total
Jeunes	8	16	21	45
Subadultes	7	15	2	24
Adultes	3	4	6	13
Total	18	35	29	82
sex-ratio	8M:10F	19M:16F	14M:15F	41M:41F

La sex-ratio à la capture est de 1:1, alors que divers auteurs signalent un déséquilibre du piégeage en faveur des femelles, cette sélectivité pouvant être forte (Barrett, 1978; Schauss *et al.*, 1990; Choquenot *et al.*, 1993). En accord avec beaucoup d'études (Barrett, 1978; Mauget, 1980; Douaud, 1983; Dardaillon, 1984a; Spitz *et al.*, 1984; Jullien *et al.*, 1988; Massei et Tonini, 1992; Maillard, 1996), on observe que le nombre de jeunes animaux capturés est prépondérant, puisqu'il représente souvent plus de la moitié de l'effectif (55% des animaux capturés sur trois ans dans cette étude). Cependant cette règle n'est pas absolue (e.g Schauss *et al.*, 1990). Pour les années 1994 et 1995, on observe que l'effectif des jeunes individus capturés est à peine supérieur à celui des subadultes. Or, il est souvent admis que la capture de marcassins est beaucoup plus aisée car cette classe d'âge témoigne d'une méfiance moindre vis-à-vis des pièges (Barrett, 1978; Spitz *et al.*, 1984; Jullien *et al.*, 1988; Meynhardt, 1991), ce qui autorise des recaptures fréquentes sur de courtes périodes (Gaillard *et al.*, 1992; cette étude cf. II.2.2).

En 1994, deux éléments peuvent être avancés pour expliquer la faible proportion de jeunes animaux capturés. D'une part, l'effort de capture a été orienté sur les gros animaux pour la pose de collier émetteur (système de déclenchement automatique des pièges réglé avec une hauteur correspondant à des animaux adultes) et d'autre part la saison de piégeage a été tronquée du fait de la mise en place de l'étude. En revanche, en 1995 des pièges à marcassins ont été spécialement ajoutés pour la capture de jeunes. De plus, à partir de la fin du mois de juillet, tous les systèmes de déclenchement des pièges mobiles et de certains corrals ont été adaptés pour la capture de marcassins.

Malgré ces efforts, la proportion de jeunes animaux capturés a été à peine supérieure à celle des animaux subadultes. Diverses hypothèses peuvent être avancées pour expliquer un tel manque de jeunes individus.

Une forte mortalité juvénile pourrait être liée à l'importance de l'enneigement de fin d'hiver (**figure 12**). Cet argument apparaît important si les naissances ont lieu en altitude, et de façon assez précoce (mars ou avril) puisque les jeunes marçassins ne possèdent pas une régulation thermique parfaite pendant leurs premiers jours de vie (Myrcha et Jezierski, 1972 in Jezierski 1977; Mauget *et al.*, 1984).

Une telle hypothèse de mortalité précoce, néonatale, est perçue comme un mécanisme important de la limitation des populations de sanglier par certains auteurs (Boitani *et al.*, 1995a), bien qu'aucune étude ne l'ait démontré, à notre connaissance, chez cette espèce. Ces auteurs trouvent une mortalité néonatale assez variable entre année de 9% à 71% (Boitani *et al.*, 1995a). D'autres auteurs ont étudié la mortalité juvénile pour des périodes de temps plus longues et avancent des chiffres moins élevés : 15% sur le premier mois de vie, et 34% sur les trois premiers mois de vie (Jezierski, 1977) ou 20% (sur les trois premiers mois de vie Formozov, 1952 in Jezierski, 1977). En revanche, certains auteurs estiment que la mortalité postnatale est assez faible dans les premières semaines de vie (Coblentz et Baber, 1987). La récente étude de Markov (1997) indique que l'action de la neige au moment de la reproduction ne serait importante, chez le sanglier, qu'en présence de forte densité de population par restriction de l'alimentation.

Une autre hypothèse envisageable est une mauvaise année de reproduction. Deux aspects peuvent expliquer une telle situation :

- Les raisons peuvent être alimentaires (Massei *et al.*, 1997b pour un exemple chez le sanglier). De nombreux travaux indiquent clairement le rôle de l'alimentation dans la reproduction, aussi bien pour la participation des femelles à la reproduction que pour la taille des portées (Matschke, 1964; Barrett, 1978; Aumaitre *et al.*, 1982, 1984; Mauget et Pépin, 1985; Coblentz et Baber, 1987; Delcroix, 1989, Delcroix *et al.*, 1990; Abaigar, 1992a; Dziecielowski *et al.*, 1992; Boitani *et al.*, 1995a, b; Massei *et al.*, 1996, 1997b). L'alimentation conditionne l'état physiologique et corporel de ces femelles reproductrices, notamment pour la primiparité des jeunes femelles (Barrett, 1978; Pépin et Mauget, 1989; Pépin, 1991a; Gaillard *et al.*, 1993a; Vassant *et al.*, 1995).

- Il peut aussi se produire un manque de femelles reproductrices, si les animaux adultes subissent une forte diminution causée par la chasse et que les jeunes femelles ne peuvent pas participer à la reproduction, pour des raisons physiologiques (atteinte du poids seuil). Ainsi, nous ne pourrions pas observer d'effet compensateur dû aux jeunes femelles, pour la reproduction, comme cela semble être le cas pour des populations de plaine (Gaillard *et al.*, 1987).

1.3.2.2. Effort de piégeage

Il existe une nette différence entre les années 1995 et 1996 pour l'évolution des profils de capture, que l'on tienne compte ou non des recaptures (**figure 15**).

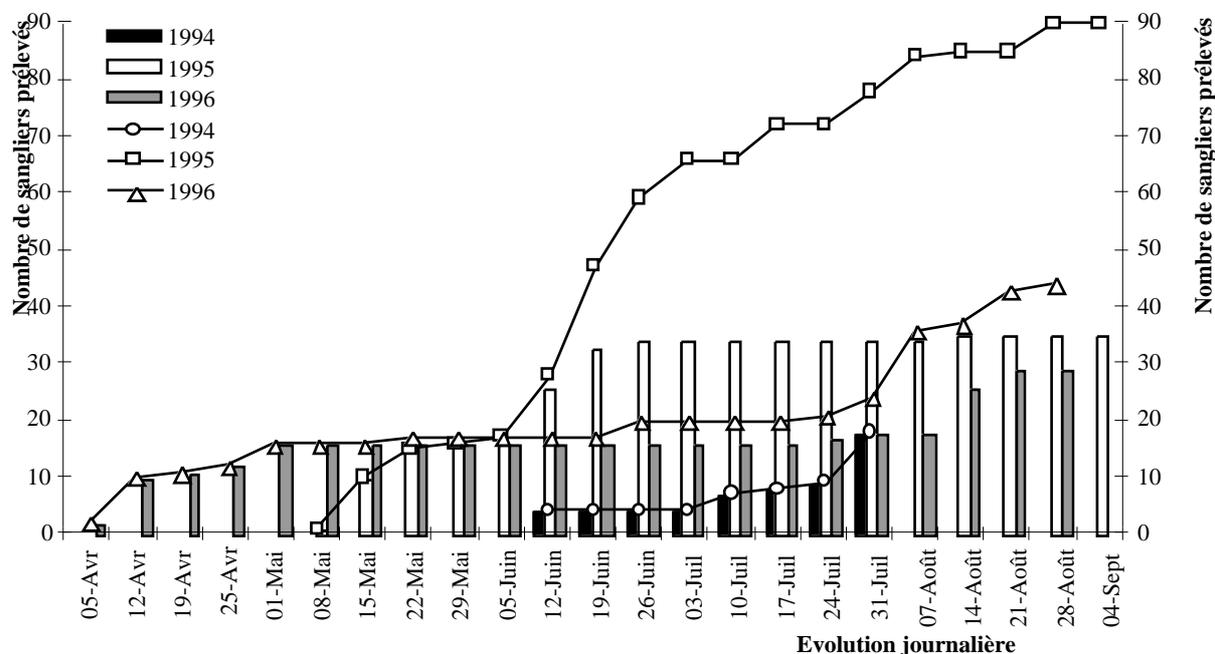


Figure 15 : Evolution des profils de capture de sangliers pour les trois années de piégeage. Pour l'année 1994, le délai dans le début de capture est lié à la mise en place et une installation progressive des pièges sur le terrain. Les histogrammes rendent compte de l'évolution des captures de sangliers différents alors que les courbes intègrent tous les événements de capture et recapture pour l'année considérée. Chaque donnée représente une valeur mesurée, d'où l'absence d'erreur standard. Chaque intervalle représente une période de 7 jours à partir de la date indiquée.

Pour les trois années, nous constatons de longues périodes sans événement de capture d'individu nouveau (**figure 15**). Cependant, pour l'année 1995, cette période montre une fréquentation de certains pièges autorisant de nombreuses recaptures qui concernent toutes des animaux d'un poids inférieur à 30 kg.

Pour les années 1994 et 1996, les périodes sans capture d'individu nouveaux'accompagnaient de peu de recapture. Par ailleurs, la plupart des sites de piégeage ne montraient pas d'indices de fréquentation de la part de sanglier (trace de pas, laissées, boutis, etc.) dans leurs abords immédiats.

Différentes hypothèses peuvent être associées à l'existence de ces longues phases sans capture d'animaux.

- Cette absence de fréquentation des sites de piégeage peut refléter une migration saisonnière connue chez cette espèce en montagne (Singer *et al.*, 1981).

- Cette baisse peut aussi correspondre à une phase particulière du cycle de vie de l'espèce comme la période de mise bas. En effet, les femelles réduisent fortement leur utilisation de l'espace durant la période suivant les naissances (Cousse, 1994; Maillard, 1996).

Ces possibilités sont illustrées par deux observations réalisées durant l'année 1996, confirmant des naissances après les premières captures (voir chapitre reproduction), c'est-à-dire pendant la période où l'on note la baisse de fréquentation des pièges. Dans l'un des cas, la zone de bauges de la compagnie est distante de plusieurs kilomètres de l'emplacement du piège où elle a été capturée ce qui suggère une probable migration saisonnière.

Enfin un dernier argument certainement complémentaire des hypothèses précédentes concerne l'aspect alimentaire. En effet, l'évolution saisonnière induit une variation de l'abondance des ressources alimentaires. Ainsi, en dépit de la présence de maïs, appât considéré comme le plus attractif pour les sangliers au niveau du piégeage (Jullien *et al.*, 1988; Massei et Tonini, 1992), lié à un fort indice de préférence de cet aliment (Vassant, fiche technique 92, 1997; Vassant *et al.*, sous presse), l'augmentation de nourriture tend à limiter l'efficacité du piégeage (Barrett, 1978; Coblenz et Baber, 1987). L'ensemble de ces remarques permettraient d'expliquer pourquoi, parallèlement à l'évolution chronologique des captures (**figure 15**), l'accroissement du piégeage en 'unité d'effort' ne permet pas d'augmenter significativement la proportion de sangliers capturés (**figure 16**).

En 1995, la totalité de l'effectif de sangliers est capturée assez rapidement (après environ 250 unités d'effort), le prolongement du piégeage n'a permis que la réalisation de recaptures. En 1996, le profil des captures en fonction de l'effort de capture montre deux phases distinctes. Une se réalise assez rapidement après la mise en fonctionnement des pièges, puis la seconde se situe en fin de période de piégeage. Cette seconde phase de capture ne concerne que des jeunes animaux d'un poids souvent inférieur à 20 kg.

Toutefois, il semble exister une baisse sensible du nombre de sangliers sur notre zone d'étude entre les années 1995 et 1996, puisque malgré un effort de piégeage plus intense, l'effectif total capturé est moindre en 1996. En effet, certains auteurs indiquent que le piégeage est influencé par la densité absolue de la population, avec une efficacité moindre associée à une baisse de densité de la population (Spitz *et al.*, 1984; Jullien *et al.*, 1988; Schauss *et al.*, 1990). Par ailleurs, en référence à Massei *et al.* (1997a) si l'on retient le nombre de sangliers capturés par unité d'effort comme un indice de densité, on doit admettre une forte baisse de densité de la population. Les valeurs de l'indice diminuent et passent de 0.157 en 1994, à 0.048 en 1995 pour finir à 0.035 en 1996.

Pour expliquer cette diminution des captures on pourrait évoquer une augmentation de la méfiance des animaux vis-à-vis des pièges (Mauget, 1980). Cependant nous ne pensons pas que ce facteur puisse à lui seul expliquer la diminution observée. De plus, c'est en 1996, troisième année de présence des pièges sur le terrain, que l'on a enregistré le plus de recaptures d'animaux différents (en 1995 ce sont toujours les jeunes d'un même groupe qui ont été recapturés, montrant un phénomène

d'attraction des pièges 'trap happy' Baber et Coblenz, 1986). C'est cette même année que l'on a attrapé le plus d'animaux adultes, réputés pour être les plus méfiants. Cependant comme le relatent divers auteurs, tous les animaux d'une zone ne sont pas capturables (Jeziarski 1977; Spitz *et al.*, 1984; Caley, 1993; Sweitzer *et al.*, 1997; Vassant comm. pers).

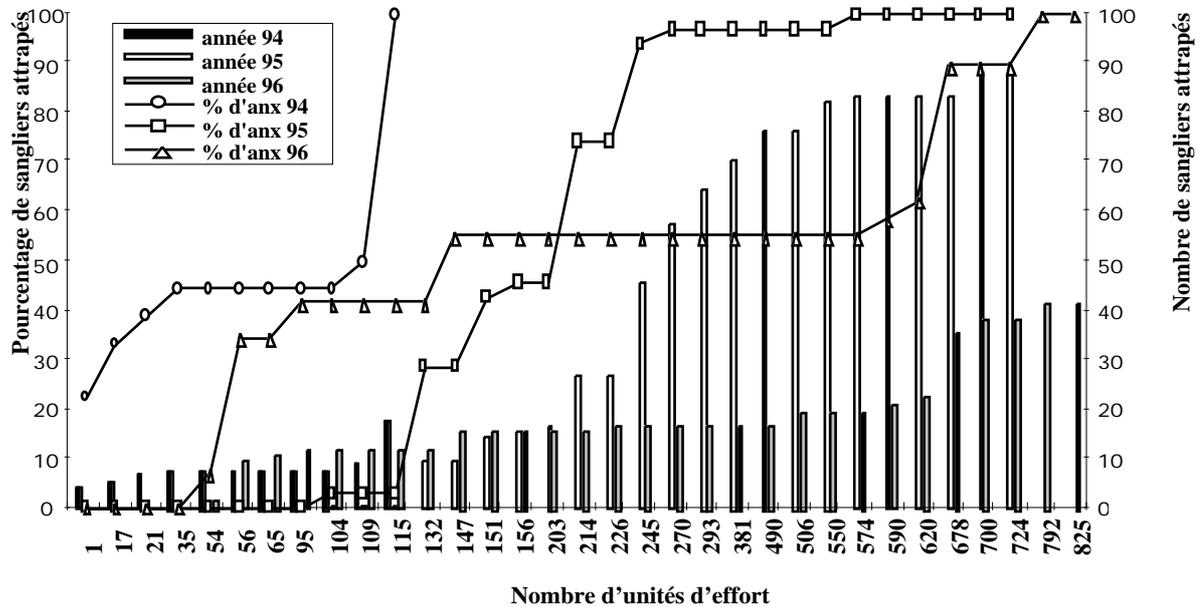


Figure 16 : Evolution de la proportion de sangliers piégés en fonction du nombre d'unités d'effort pour les trois années de piégeage. Les histogrammes indiquent le nombre cumulé (avec recaptures) de sangliers attrapés pour les différentes années. Les courbes indiquent la proportion de sangliers capturés par rapport au total de sangliers attrapés pour chaque année en fonction des unités d'effort consenties. Les proportions calculées ne tiennent pas compte des recaptures.

1.3.2.3. Retour des marques

Sur trois années, nous avons un taux de retour total de marques auriculaires de 40% (tableau 2).

Tableau 2 : Récapitulatif du retour de marques pour les trois années d'étude. Les calculs de pourcentages se rapportent aux chiffres entre parenthèses de la première colonne.

		1994	1995	1996	total	% boucles	% colliers	% total
1994	sans collier (n = 12)	3	0	2	5	41.67		
	avec collier (n = 6)*	3	1	0	4		66.67	
	total (n = 18)	6	1	2	9			50
1995	sans collier (n = 27)		8	2	10	37.04		
	avec collier (n = 8)*		5	2	7		87.5	
	total (n = 35)		13	4	17			48.57
1996	sans collier (n = 21)			4	4	19.05		
	avec collier (n = 8)*			3	3		37.5	
	total (n = 29)			7	7			24.14
	sans collier (n = 60)				19	31.67		
	avec collier (n = 22)*				14		63.64	
	total (n = 82)				33			40.24

* = Ne sont pris en considération que les animaux possédant leurs colliers émetteurs au moment de la chasse. Ont été inclus ceux qui sont retrouvés morts avant chasse (accident).

Ce taux reste dans la fourchette de 30 à 70%, habituellement observée en France (**tableau 3**). On constate une variabilité importante pour le retour d'information issue d'animaux équipés de colliers émetteurs par rapport à ceux munis uniquement de boucles auriculaires. Sous l'hypothèse d'équiprobabilité de prélèvement entre sangliers équipés de colliers et ceux équipés de marques auriculaires seules, on n'observe pas de différence significative ($\chi^2 = 7.24$, ddl = 3, $p = 0.0646$) entre le taux de prélèvement des deux catégories d'individus. Cependant nous sommes proches du seuil statistique et cette absence d'effet pourrait n'être due qu'à un manque de puissance du test. En effet, des animaux avec colliers montrent un prélèvement double par rapport à celui des animaux équipés de marques auriculaires seules avec respectivement 63.64% contre 31.67%. À notre connaissance, aucune étude à ce jour ne montre une mortalité plus forte liée au port d'un collier émetteur, chez le sanglier.

Diverses hypothèses peuvent être envisagées pour expliquer cet écart entre les retours d'informations selon le type de marquage.

- Il est possible que cela soit due à une plus grande curiosité suscitée par la présence du collier émetteur chez la personne (chasseur ou autre) retrouvant l'animal ainsi équipé. Il est possible, qu'elle fasse plus de démarche pour s'informer sur l'animal. Cela semble particulièrement vrai pour les animaux se faisant tuer loin du lieu de marquage. Une différence due à une perte importante de marques auriculaires nous semble peu probable. En effet, sur l'ensemble des animaux marqués et recapturés ou repris, nous n'avons constaté la perte des deux boucles d'oreille que pour un seul

individu, lequel avait encore une oreille qui saignait et la boucle perdue ayant été retrouvée dans le piège. De plus, sur l'ensemble des animaux non marqués que nous avons pu contrôler, aucun ne montrait de trous ou d'oreilles déchirées pouvant témoigner d'une perte des boucles d'oreilles. Toutefois, la perte d'une des deux boucles auriculaires a été constatée à plusieurs reprises.

- Cette différence peut aussi être un reflet du mode de chasse. Les animaux équipés de colliers émetteurs sont, en général, les individus les plus gros. De fait, un tir plutôt orienté sur les gros animaux pourrait être à l'origine de cette différence dans le taux de retour de marques. Cette situation est assez fréquemment rencontrée sur le terrain lorsque aucune règle de tir n'est précisée.

Tableau 3 : Synthèse sur le retour des marques auriculaires observé dans diverses études en France.

Lieu	Effectifs	Pourcentage de retour de marque	Référence
Haute Marne (Dhuits)	215	20	Douaud, 1983
Haute Marne (Chateauvillain -Arc-en-Barois)	198	65,7	Gaillard <i>et al.</i> ,1987
Haute Marne (Dhuits)	183	65,0	
Bas Rhin (La Petite Pierre)	553	33,6	
Camargue	242	27,68	Spitz, 1989
Grésigne	86	46,5	Spitz <i>et al.</i> ,1990
Haute Marne (Dhuits)	210	58,6	Janeau et Spitz, 1990
Haute Marne (Arc-en-Barois)	111	46,8	
Hérault	197	32	
Bas Rhin (La Petite Pierre)	613	31,6	
Grésigne	86	45,4	
Lauragais	17	64,7	
Camargue	79	32,6	
Haute Marne (Chateauvillain - Arc-en-Barois)	422	59,4	Vassant <i>et al.</i> ,1992
Hérault	148	69	Maillard, 1996
Hérault jeunes [0-1 an]	121	67	
Savoie	82	40	Cette étude

Afin de montrer cet éventuel effet de la taille corporelle, nous avons dissocié les animaux en deux classes d'âge (**tableau 4**), sachant que l'âge et le poids sont fortement liés pendant les

premières années de vie (Jeziarski et Myrcha, 1975; Mauget, 1980; Klein, 1984; Milkowski et Wojcik, 1984; Dardaillon, 1986a; Dzieciolowski *et al.*, 1990; Spitz *et al.*, 1990; Gallo Orsi *et al.*, 1992, 1995b; Boitani *et al.*, 1995b; Maillard, 1996).

Tableau 4 : Evolution des prélèvements de sangliers en fonction de l'âge au cours des trois années d'étude. Pour le calcul des pourcentages de mortalité en première année, nous rapportons à l'effectif de chaque classe les animaux tués pendant l'année de marquage (diagonale en caractère gras). Pour le total, il faut rapporter la somme des animaux de moins de six mois tués dans leur première année (ligne > de la diagonale en caractère gras) à l'effectif total de ces animaux.

	1994	1995	1996	total	% global	% 1ère année
1994 < 6 mois (n = 8)	2		2	4	50	25
1994 > 6 mois (n = 10)	4	1		5	50	40
1995 < 6 mois (n = 16)		6*	1	7	43.75	37.5
1995 > 6 mois (n = 19)		7	3*	10	52.63	36.84
1996 < 6 mois (n = 22)			4*	4	18.18	18.18
1996 > 6 mois (n = 7)			3*	3	42.86	42.86
total < 6 mois (n = 46)				15	32.61	26.09
total > 6 mois (n = 36)				18	50	38.89

Rq: Pour l'année 1996 les chiffres indiqués tiennent compte de toute la mortalité, si l'on ne tient compte que de la mortalité due à la chasse, nous obtenons pour la catégorie inférieure à 6 mois 2 individus soit 9.09% au lieu de 4 et 18.18%. * indique les cas où l'on a constaté une mortalité pour des raisons accidentelles.

Globalement, on remarque que les animaux de plus de six mois se font plus tuer ($\chi^2 = 15.512$, ddl = 3, p = 0.0014), à l'issue de la première année de chasse, que ceux de moins de six mois avec respectivement 38.89% contre 26.09%. Cependant, ce schéma n'est pas identique pour les trois années de suivi. En 1994 et 1995, nous ne trouvons aucune différence significative par rapport à une équiprobabilité des prélèvements entre animaux de plus et moins de six mois ($\chi^2 = 3.083$, ddl = 3, p = 0.379 pour 1994 et $\chi^2 = 2.48$, ddl = 3, p = 0.479 pour 1995). Mais, nous observons une tendance en faveur d'un prélèvement des gros animaux. Pour l'année 1996, nous constatons une forte différence entre les prélèvements de ces deux classes d'âges ($\chi^2 = 15.118$, ddl = 3, p = 0.0017). Là encore, les animaux les plus vieux, c'est-à-dire les plus gros, se font plus tuer avec un taux de retour d'information de 42.86% contre 18.18% pour les plus jeunes.

Résumé

L'utilisation de trois types de pièges (corrals, grands pièges mobiles et pièges à marcassins) a permis la capture de 82 animaux (41 mâles et 41 femelles).

Malgré une augmentation de la quantité d'efforts dévolus au piégeage, nous n'avons pas observé d'augmentation du nombre de sangliers. Nous aurions donc tendance à interpréter ce résultat comme une baisse de la densité absolue des populations de sangliers sur la zone d'étude.

Le retour de marques obtenu sur la zone d'étude se situe dans l'intervalle habituellement rencontré en France. Cependant, nous observons une proportion de retour pour les animaux équipés de colliers émetteurs supérieure à celle des marques auriculaires. Nous expliquons ce fait par un prélèvement plus orienté sur les gros animaux, qui sont généralement équipés de colliers émetteurs.

II. Deuxième Partie : Dynamique de population.

Chapitre 1

Estimation des effectifs de la population étudiée

Introduction

L'effectif d'une population est à la fois, comme le souligne Loison (1995), la résultante des processus démographiques et une variable qui les influencent. Sachant qu'il représente une donnée de base pour des populations animales soumises à un plan de gestion, son estimation nécessite le plus de précision possible. Cependant malgré bon nombre de développements méthodologiques pour le dénombrement de l'effectif chez différents ongulés (diverses techniques citées dans Mauget, 1980; Gaillard, 1988), ce dernier reste difficile à quantifier. Les méthodes les plus fiables semblent être celles de capture-marquage-recapture (Gaillard, 1988). Toutefois les résultats sont contraints par les conditions de milieu, l'espèce étudiée et les effectifs marqués, nécessitant souvent des études à moyen ou long terme (Gaillard, 1988). Cependant les progrès technologiques (colliers émetteurs) dans le marquage peuvent permettre de nouvelles avancées pour les méthodes d'estimations d'effectifs (Seber, 1986).

Chez le sanglier, différentes approches ont été utilisées pour estimer l'effectif d'une population et/ou la densité d'animaux d'une zone d'étude (**tableau 5**). La plupart de ces méthodes sont assez empiriques et ne donnent une image de la population qu'à un moment précis, conduisant certains auteurs à en utiliser plusieurs simultanément (Groot Bruinderink et Hazebroek, 1995).

II.1.1. Problématique

Le but de ce paragraphe est d'obtenir des informations sur l'évolution des effectifs de sangliers présents sur le terrain rapporté à une surface donnée. Ces effectifs serviront de repère pour une appréciation de la densité, paramètre agissant sur les stratégies démographiques intraspécifique (Fowler, 1987; Gaillard, 1988, 1994 chez le chevreuil). Compte tenu de nos objectifs, la méthode la moins coûteuse en temps et énergie est celle fondée sur les tableaux de chasse. Cette approche basée sur le dénombrement des animaux tués à la chasse est d'ailleurs largement utilisée dans la littérature sur l'espèce *Sus scrofa* (**tableau 5**).

Tableau 5 : Synthèse de différentes méthodes utilisées pour estimer l'effectif et/ou la densité des populations de sangliers.

méthodologie utilisée	commentaires et contraintes des méthodes	références
relevé d'empreinte sur la neige	<ul style="list-style-type: none"> - nécessite la présence de neige - dépend des conditions de terrain (impossible à réaliser si des chutes de neige se produisent pendant la nuit c'est-à-dire pendant l'activité des animaux) - risque de sous-estimation, en cas de modification de la mobilité des animaux (importance du volume de la chute de neige) 	Brandt et al. (1988)
variante : IKA sur neige recensements hivernaux (winter route censuses)	(transects 24h après les chutes de neige)	Alpe (1995) Markov (1997)
comptage sur place d'affouragement	<ul style="list-style-type: none"> - donne une image à un instant t de la population - nécessite la mise en œuvre d'une longue préparation et de beaucoup de personnes le jour du dénombrement -risque de double comptage 	Shaffer (1979), Douaud (1983); Vassant <i>et al.</i> , (1990); Groot Bruinderink et Hazebroek (1995), Saunders et Giles (1995), Focardi <i>et al.</i> (1996)
dénombrements des 'chaudrons' de mise bas	<ul style="list-style-type: none"> - estimation de la proportion de femelles reproductrices - non adéquation entre le nombre de femelles reproductrices et le nombre de 'chaudrons' (une femelle peut construire plusieurs chaudrons avant la mise bas effective) 	Dardaillon (1984a) Brandt <i>et al.</i> (1997)
données des tableaux de chasse	<ul style="list-style-type: none"> - le tableau de chasse est utilisé comme base de calcul d'un indice. - on suppose une pression et une efficacité constantes de chasse entre années et que la chasse soit la principale cause de mortalité. - prise en compte des règles de tir qui peuvent s'appliquer localement (sélectif sur certaine classe d'âge et sexe e.g. Baubet, 1993b) - influence de l'âge (pas de tir sur des jeunes animaux encore rayés) - recueil des informations de terrain assez aisé et ne nécessitant que peu de personnes (collaboration des chasseurs) 	Dardaillon (1984a), Telleria et Saez-Royuela (1985), Spitz (1989), Clarke et Dzieciolowski (1991a), Spitz et Valet (1991), Groot Bruinderink et Hazebroek (1995), Neet (1995), Maillard (1996).
modélisation 'prédictive' des effectifs à partir des données des tableaux de chasse	<ul style="list-style-type: none"> - nécessite de faire certaines hypothèses très contraignantes (population close, prélèvements des animaux de différentes âge (taille) équiprobables) - nécessite un recueil de données sur une longue période de temps en vue de la modélisation 	Badia <i>et al.</i> (1991) Boitani <i>et al.</i> (1995c)
méthode par indice de suppression ou méthode de suppression	<ul style="list-style-type: none"> -nécessite souvent la mort des animaux - risque de biais de la capture (tous les animaux n'ont pas la même chance d'être capturé cf. capture) 	Baber et Coblenz (1987), Saunders et Giles (1995)
surveillance aérienne	<ul style="list-style-type: none"> - nécessite des conditions locales particulières (région semi-désertique avec bonne visibilité) - méthode onéreuse (location de l'avion et prix des heures de vols) 	Hone (1990b)

méthode de capture-marquage-recapture	- de nombreuses hypothèses sous-jacentes aux modèles choisis doivent être remplies pour que les développements statistiques soient valides (e.g. Seber, 1973, 1986).	Pine et Gerdes (1973), Maugey (1980), Douaud (1983), Spitz <i>et al.</i> (1984), Groot Bruinderink et Hazebroek (1995).
---------------------------------------	--	---

II.1.2. Résultats

L'évolution du nombre de sangliers prélevés sur les deux communes d'Albiez (Albiez le Jeune et Albiez-Montrond) et sur le canton de Saint Jean de Maurienne montre une évolution similaire, bien que l'on puisse noter un décalage d'une année (**figure 16**).

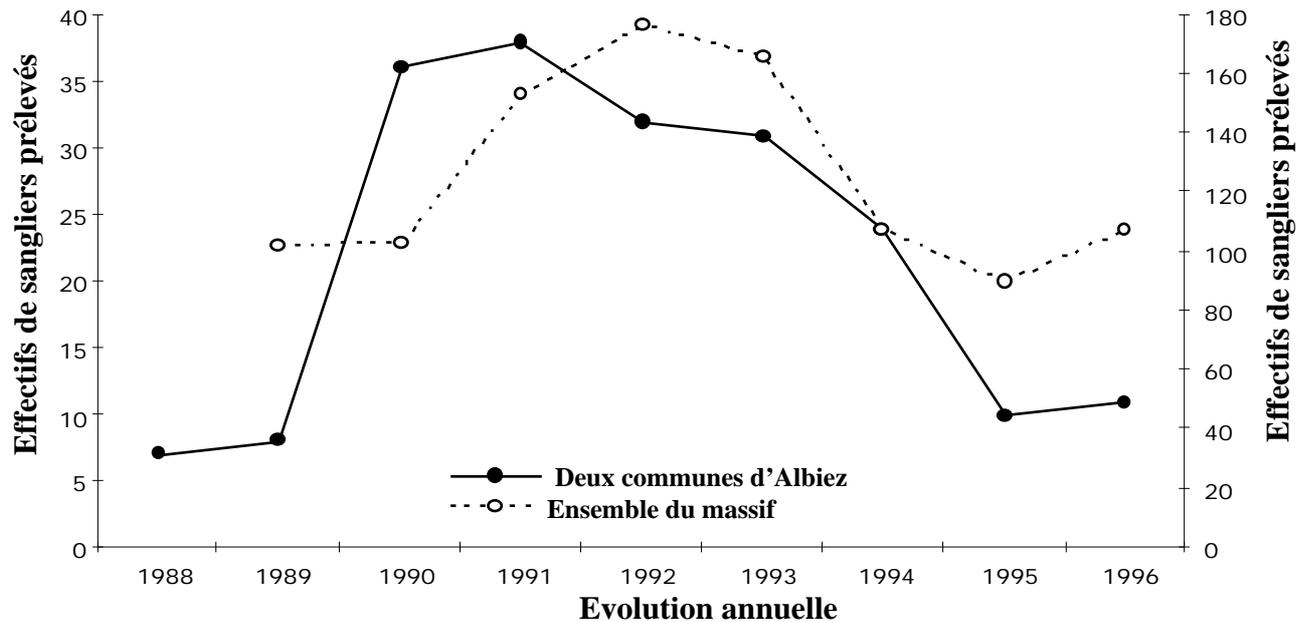


Figure 17 : Evolution du tableau de chasse pour les communes d'Albiez (Albiez le Jeune et Albiez-Montrond) et pour l'ensemble du canton de Saint Jean de Maurienne au cours des neuf dernières saisons de chasse. Se rapporter pour la courbe caractérisant Albiez en cercles noirs à l'échelle de gauche (données Dodey, 1994 et relevés personnels à partir de 1994). Avec surface totale des communes 5912 ha, surface boisée 744 ha, nombre de chasseurs 62 (Données F.D.C. 73). Pour l'ensemble du massif (courbe avec cercles blancs) se rapporter à l'échelle de droite. Avec surface totale des communes 36891 ha, surface boisée 5031 ha, nombre de chasseurs 490 (Données F.D.C. 73). Chaque point représente une valeur exacte obtenue par dénombrement des animaux tués d'où l'absence d'erreur standard.

On constate une forte augmentation de la courbe des prélèvements à partir des années 1990-91 puis un déclin en 1994 et 1995 et une stabilisation en 1996. Si on suppose que cette évolution reflète la densité de sangliers sur la zone d'étude, nous notons sa diminution pendant deux années et une stabilisation pour la dernière année. Ce patron d'évolution s'accorde bien avec les difficultés éprouvées pour la réalisation des captures de sangliers et les faibles quantités de dégâts constatées sur le terrain.

En plus de cette évolution globale, nous avons mis en parallèle, pour les communes de piégeage, les informations issues des captures et celles des tableaux de chasse. Pour l'analyse, nous avons séparé les deux sexes en deux classes de poids, afin d'apprécier comment se réalisaient les prélèvements par chasse et par piégeage (**figure 17**). Un seuil de poids de 50 kg (également utilisé par la F.D.C. 73 mais sans distinction des sexes) a été utilisé pour séparer nos deux catégories relatives à cette mesure.

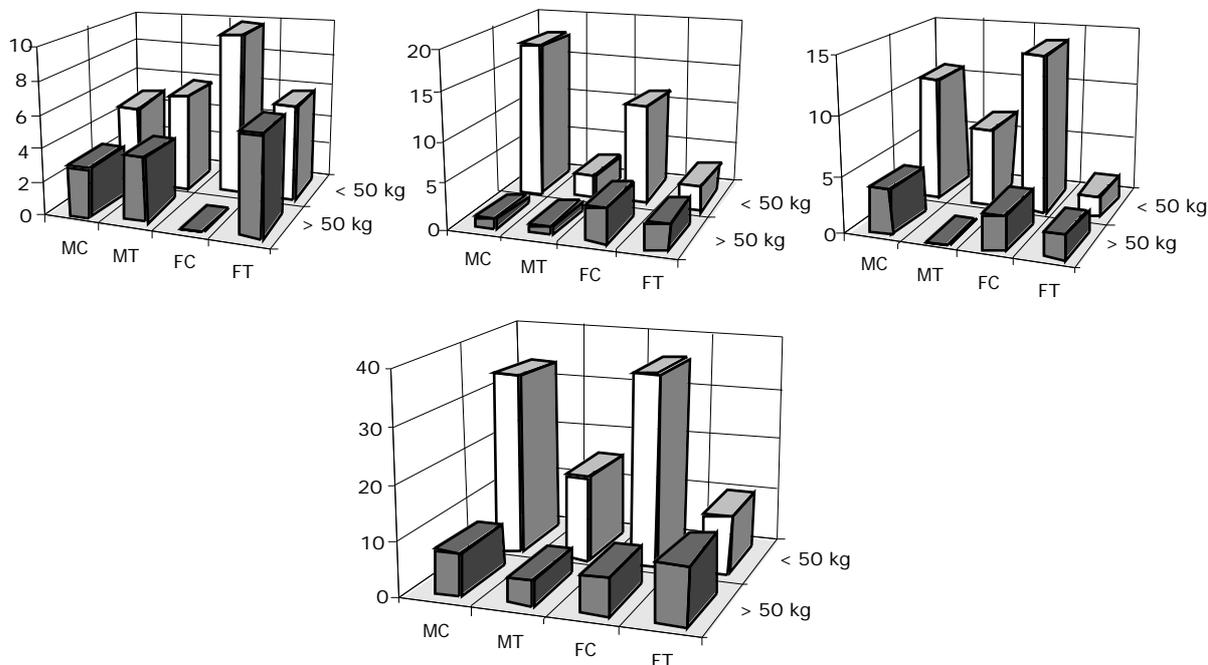


Figure 18 : Mise en relation des piégeages (C = Capture) et des prélèvements à la chasse (T = Tués) pour les trois années de suivi 1994 (haut gauche), 1995 (centre), 1996 (haut droite) et figure cumulée pour ces trois années (bas centre). Associé aux indications de capture (C) ou de chasse (T) apparaît le sexe de l'animal (M = mâle et F = femelle). La figure cumulée indique une relative proportionnalité entre le patron de piégeage des mâles et celui de reprise par chasse. Ainsi l'effectif de mâles de plus de 50 kg est inférieur à celui des mâles de moins de 50 kg aussi bien pour les captures que pour les reprises par chasse. Une telle constance ne semble pas s'appliquer aux cas des femelles où l'on note une inversion entre capture et chasse, les femelles de plus de 50 kg se faisant plus tuer et moins capturer que celles de moins de 50 kg.

Nous observons globalement que la part des animaux prélevés à la chasse coïncide bien avec les captures, pour les mâles ($\chi^2 = 0,194$, ddl = 1, $p = 0.66$). En revanche chez les femelles, la tendance serait plutôt opposée entre chasse et piégeage ($\chi^2 = 8,26$, ddl = 1, $p = 0.004$). Ainsi, celles d'un poids supérieur à 50 kg sont fortement représentées dans les prélèvements de chasse alors que leurs effectifs étaient faibles par piégeage. Pour les femelles de moins de 50 kg, la relation est inversée. Un effet temps (dû à la croissance pondérale des animaux entre les périodes de piégeage et de reprise) semble pouvoir être écarté puisque son action devrait agir plus chez les mâles que chez les femelles d'après la littérature sur la croissance. Donc, soit les femelles adultes sont plus difficiles à piéger, soit ces femelles sont plus vulnérables lors de la chasse. Dans ce second cas, une baisse de la densité des populations pourrait être expliquée par de fortes pressions de chasse sur ces femelles

reproductrices. En général, ce sont les femelles adultes qui assurent la majorité de la reproduction dans la population (e.g. Massei *et al.*, 1996). Toutefois ces commentaires restent spéculatifs compte tenu du faible nombre de données dont nous disposions.

Résumé

L'évolution des prélèvements de sangliers au cours de l'étude montre une baisse sensible du nombre de sangliers tués, aussi bien à l'échelle des communes de piégeage qu'à celle du massif.

Il existe une influence du poids sur le mode de prélèvement des animaux (piégeage ou chasse) dans le cas des femelles qui ne se retrouve pas chez les mâles.

Chapitre 2.

Reproduction et croissance corporelle

Un examen détaillé de l'évolution des traits d'histoire de vie (Roff, 1992; Stearns, 1992 pour des synthèses récentes) montre que la reproduction est l'un des fondements de cette théorie. Comme le rappelle Roff (1992) ' : le but premier de chaque organisme est de se reproduire'. Pour atteindre un tel objectif, l'organisme doit se développer et survivre pour pouvoir accéder à la reproduction. Il devra d'abord acquérir de l'énergie par son alimentation puis l'investir dans différentes fonctions biologiques (survie, reproduction, croissance..). Dans le cadre d'une approche d'optimisation, cette répartition se fera de façon à maximiser la valeur adaptative de l'individu qui subit la sélection naturelle. Il devra donc réaliser des compromis pour répartir l'énergie entre les différentes fonctions biologiques. La variabilité observée pour les traits d'histoire de vie exprimera la résultante de contraintes, de compromis (trade-off) coagissant sur ces traits pour un milieu donné (Roff, 1992; Stearns, 1976, 1977, 1992). Ainsi parmi les huit traits principaux d'histoire de vie dégagés par Stearns (1992), nous allons apporter quelques renseignements sur certains d'entre eux comme le patron de croissance ou la taille de portée dans les conditions de montagne. En effet, la mise en évidence d'une influence du milieu de montagne sur l'expression d'une variation des traits d'histoire de vie à déjà été réalisée chez des spermophiles (Bronson, 1979 chez *Spermophilus lateralis* et Zammuto et Millar, 1985; Zammuto, 1987 chez *Spermophilus columbianus*) pour la reproduction et la croissance pondérale. Ces auteurs montrent que l'âge de maturité sexuelle est retardé à haute altitude (Bronson, 1979; Zammuto et Millar, 1985) et que l'hypothèse d'une taille de portée diminuant avec l'altitude est acceptée (Bronson, 1979) ou non (Zammuto et Millar, 1985).

Un autre aspect qui sera abordé dans le cadre de la reproduction est celui de l'étalement (ou synchronisation) de la période de mise bas. En effet il est connu que la durée de la période de mise bas ainsi que le synchronisme des naissances sont deux facteurs influençant le taux de survie juvénile (Rutberg, 1987), autre trait d'histoire de vie. L'influence et la variabilité de ces facteurs dans le processus de reproduction ont d'ailleurs été étudiées chez de nombreux ongulés (Clutton-Brock *et al.*, 1982 chez le cerf élaphe; Howery *et al.*, 1989 chez le cerf axis (*Axis axis*), le cerf sika (*Cervus nippon*), le daim (*Dama dama*), l'antilope cervicapre (*Antilope cervicapra*); Clutton-Brock *et al.*, 1992 chez le mouton soay (*Ovis aries*); Berger, 1992 chez le bison (*Bison bison*); Gaillard *et al.*, 1993b chez le chevreuil *Capreolus capreolus*). L'existence d'une telle synchronisation des naissances est connue chez les ongulés de montagne (Loison, 1995 pour un exemple chez le chamois et l'isard). De plus, la distribution annuelle des mise bas peut avoir une influence assez forte sur la croissance. En effet plus les mise bas seront tardives et plus la durée de temps favorable à la croissance, due à l'abondance de ressources alimentaires, avant l'hiver sera courte. Outre la durée nécessaire à la croissance, il faudra tenir compte de la qualité de l'alimentation qui peut aussi modifier les taux de croissance observés. Or dans l'évolution des stratégies de vie, la modification des paramètres de

croissance peut avoir de fortes conséquences adaptatives sur l'expression d'autres traits d'histoire de vie et notamment sur ceux concernant la reproduction (Roff, 1992; Stearns 1992). Nous allons décrire différents aspects de la reproduction et la croissance du sanglier en milieu de montagne. Enfin certains aspects de la croissance ou de morphométrie ne seront analysés que du point de vue d'une probable adaptation à la vie en conditions de montagne (aspect de morphométrie, taille cardiaque). Bien que la reproduction et la croissance soient intimement liées, nous avons choisi de les présenter de manière séparée, par commodité, en débutant par la reproduction.

II.2.1. Reproduction

Nous supposons que certaines caractéristiques biologiques de l'espèce sont maintenues identiques à ce qui est connu en plaine. Ainsi on admet l'existence d'une période d'ancêtres de fin d'été et durant une grande partie de l'automne (Mauget, 1972, 1980). La durée de gestation est constante ou n'est variable que sur quelques jours (e.g. Berger, 1992 pour un exemple chez le bison). La faible efficacité de la thermorégulation chez les marcassins durant les quelques jours suivant la naissance (Mauget, 1980) existe toujours en montagne. Ainsi, en fonction de contraintes associées à la saisonnalité marquée mais prévisible qui existe en montagne (voir Zammuto et Millar, 1985) nous nous attendons à une période de mise bas plus courte (plus synchronisée) qu'en milieu de plaine. Nous attendons aussi des mise bas plus tardives qu'en plaine, qui minimiseraient le risque de mortalité des marcassins lors de périodes de froid et/ou de neige au début du printemps (mars-avril). En outre il semble, intuitivement, que des mise bas tardives correspondraient plus au redémarrage de la période végétative (production de ressources alimentaires).

Nous attendons aussi une taille de portée plus faible qu'en plaine, en milieu de montagne liée à une plus grande prévisibilité de ce milieu (e.g. Zammuto et Millar, 1985).

II.2.1.1. Méthodes

II.2.1.1.1. Périodes de rut et de mise bas.

Pour pouvoir déterminer au mieux les périodes de rut et de mise bas, nous avons utilisé plusieurs approches à partir de diverses sources d'informations. Ensuite les prédictions obtenues ont été recoupées de manière empirique pour estimer le laps de temps le plus plausible pour caractériser une période recherchée (mise bas ou rut). Quatre approches susceptibles d'apporter des éléments complémentaires ou de préciser les estimations ont été utilisées. Il s'agit de l'analyse des tractus génitaux, de l'estimation *ad hoc* de la période de mise bas à partir de l'âge des marcassins déterminé par la dentition, de l'estimation par capture-recapture c'est à dire l'observation des tailles des portées, et du calcul à partir du taux de croissance journalier (relation établie en fonction de la masse pondérale).

Analyse de tractus génitaux

Elle a été réalisée sur un maximum de femelles tuées à la chasse ou mortes accidentellement (date de mort précise et récente) qui possèdent une masse corporelle suffisante, d'après la littérature, pour permettre une participation à la reproduction (Aumaitre et al., 1982; Mauget et Pépin, 1985; Pépin et Mauget, 1989; Kanzaki, 1991; Pépin, 1991; Abaigar, 1992a; Dziecielowski et al., 1992; Gaillard et al., 1993a; Vassant et al., 1995). Nous avons retenu un poids vif de 30 kg, même si une très faible part de femelles peuvent se reproduire à partir de 20-25 kg de poids vif (Aumaitre et al., 1982; Kanzaki, 1991). En effet, la plupart des autres études indiquent des seuils supérieurs (ref op. cit). Les indices utilisés ont été la présence et l'état de développement des follicules au niveau ovarien, le développement du tractus génital dans son ensemble, la présence de corps jaunes (ovulation passée) et/ou la présence d'embryons (gestation en cours).

Estimation ad hoc à partir de l'âge des marcassins

L'âge a été estimé par la méthode d'apparition et de remplacement de la dentition proposée par Matschke (1967), méthode acceptable pour les populations en conditions naturelles (Baubet *et al.*, 1994).

Estimation à partir du taux de croissance journalier

Sur le principe d'une étude antérieure (Baubet *et al.*, 1994), l'âge des marcassins a été calculé à partir d'un taux de croissance journalier moyen de 103g/jour (cf. II.2.2.2.). Ce taux de croissance, calculé pour l'année 1995 sur un nombre important de marcassins, a été extrapolé aux années 1994 et 1996 bien qu'il puisse exister des variations inter-annuelles marquées (Gaillard *et al.*, 1992; Baubet *et al.*, 1994).

Captures-recaptures

Cette méthode empirique a été utilisée comme complément aux autres méthodes. Elle repose sur l'acquisition d'informations à partir d'événements de recaptures physiques (piégeages) et/ou visuelles (consécutive à la radiotélémetrie, surveillance nocturne aux phares).

II.2.1.1.2. Taille de portée

Après les naissances, la taille de portée peut être abordée par l'association mère-jeune avec une certaine facilité chez les espèces qui ne vivent pas dans des groupes sociaux (Gaillard, 1988 pour le chevreuil). En revanche cela devient plus compliqué dans le cas d'animaux sociaux présentant des naissances synchronisées pour un même groupe familial comme cela est décrit chez *Sus scrofa* (Santiapillai et Chambers, 1980; Mauget, 1980; Mauget *et al.*, 1984; Douaud, 1983; Baber et Coblenz, 1987; Delcroix, 1989; Delcroix *et al.*, 1990). Enfin une autre particularité commune aux suidés, relativement aux autres artiodactyles, est le phénomène de 'soins à des jeunes autres que ceux de sa portée' ('non-offspring nursing', Packer *et al.*, 1992; Delcroix *et al.*, 1985 pour un exemple chez le sanglier). Ainsi, une femelle accompagnée de nombreux marcassins peut ne pas être la mère

de tous, mais en être la responsable 'nurse' pour un certain laps de temps (Dardaillon 1984a). À l'extrême, ce comportement peut aller jusqu'à l'adoption de jeunes, phénomène décrit chez le sanglier (Delcroix *et al.*, 1985; Delcroix, 1989; Delcroix *et al.*, 1990; Teillaud, 1986; Janeau *et al.*, 1988).

Pour estimer la taille de portée d'une femelle dans notre étude, nous avons utilisé le nombre d'allaites utilisées. En effet, ce nombre reflète le nombre de marcassins puisque chacun d'eux s'attribue rapidement une tétine et une seule (Diong, 1973; Gonyou, 1993). De plus, dans notre étude l'utilisation du dénombrement des fœtus directement dans le tractus génital classiquement utilisée (voir **tableau 12**) s'est révélée impossible du fait d'un non recouvrement entre période de gestation et période de chasse. Nous n'avons utilisé que les femelles pour lesquelles aucune ambiguïté n'existait pour l'identification de l'utilisation des allaites (lactantes ou très développées par rapport aux autres allaites, c'est-à-dire typique d'une utilisation récente). Enfin un cas de taille de portée obtenu par information visuelle a été ajouté aux informations par 'allaites' après une confirmation de la stabilité des recaptures visuelles (n = 5) pour le nombre de marcassins associés à cette seule femelle parfaitement identifiée (marquage).

II.2.1.2. Résultats

II.2.1.2.1. Périodes de rut et de mise bas.

Analyse de tractus génitaux

Sur l'ensemble des tractus de femelle analysés durant l'étude, plus de 93% (n = 14) montraient une absence d'activité cyclique, et 7% (un seul) montrait les signes précurseurs d'une ovulation prochaine (**tableau 6**)

Tableau 6 : Récapitulatif des analyses de tractus génitaux réalisées durant les trois années de suivi (1994 à 1996). Toute l'information à laquelle on a eu accès pour les femelles adultes et subadultes est consignée dans le tableau. Nous ne donnons que deux exemples pour des jeunes animaux (*), afin de ne pas surcharger le tableau inutilement, sachant que pour la grande majorité des autres animaux le seuil de poids limite n'était pas atteint (voir texte).

date	âge	poids plein en kg	état reproductif
15/09/1994	adulte	68	repos
24/09/1994	adulte	54	repos
01/10/1994	subadulte	52	repos
01/10/1994	subadulte	47	repos
02/10/1994	subadulte	48.5	repos
29/10/1994	jeune*	20	repos
01/11/1994	adulte	66.7	repos
02/11/1994	adulte	66.2	repos
17/12/1994	adulte	76	repos
7 follicules développés diamètre 8 à 9 mm et 2 plus petit diamètre 4-5 mm. Tractus gonflé indiquant une ovulation imminente			
07/10/1995	adulte	54.6	repos
04/11/1995	adulte	85	repos
01/01/1996	adulte	82	repos
22/02/1996	jeune*	28.9	repos
23/10/1996	adulte	57	repos
02/11/1996	adulte	66	repos

Classiquement, ce sont les femelles adultes qui entrent en chaleur les premières et donc qui servent de référence pour déterminer la période de reproduction (Baettig, 1980; Delcroix *et al.*, 1990). Nos résultats indiquent qu'un seul signe de démarrage de la saison de reproduction est obtenu mi-décembre 1994, chez une femelle adulte. Dans tous les autres cas, les femelles adultes montrent un état de repos reproductif bien que toutes aient déjà été parturientes d'après le développement du tractus génital (Aumaitre *et al.*, 1982; Pépin *et al.*, 1987). Dans le cas des femelles subadultes, aucune ne montrait de signes d'activité sexuelle (cycle ovarien) ni d'une quelconque parité identifiable par la taille du tractus génital.

Estimation ad hoc à partir de l'âge des marcassins.

Nous déterminons par cette méthode une variation inter-annuelle pour la période de mise bas des marcassins capturés (**tableau 7**).

Tableau 7 : Détermination des périodes de mise-bas et rut possibles, estimées à partir de l'âge à la capture des marcassins et de la durée de gestation, pour les trois années de suivi.

Année	Date de capture	Poids à la capture	âge estimé à la capture	Période de mise-bas	Période de saillie ('rut')
1994	31/08/94	7 à 10 Kg	2 ou 3 mois	31/05/94 ou 1/07/94	05/02/94 08/03/94
1995	13/6/95	7 à 10 kg	2 ou 3 mois	13/3/95 ou 13/4/95	18/11/94 19/12/94
1996	06/08/96 et 07/08/96	14.5 kg et 10-15 kg	3 mois	06/05/96 et 07/05/96	12/01/96 13/01/96

Estimation à partir de taux de croissance journalier.

Contrairement à l'estimation par la denture, les périodes de mise bas semblent identiques pour les années 95 et 96 et plus précoces par rapport à l'année 1994 (**tableau 8**).

Tableau 8 : Estimation de la date de mise bas et la date de la période de rut à partir du taux de croissance journalier pour les trois années de suivi. La partie en caractères standards dans le tableau est calculée à partir d'un poids de naissance de 800g (Hayssen *et al.*, 1993), la partie en caractères gras du tableau est calculée avec un poids de naissance de 1066g (Aumaitre *et al.*, 1982).

Année	date de capture	poids moyen à la capture	âge calculé à la capture*	date de mise bas	date de saillie ('rut')
1994	31/08/94	8.5 kg	75 jours	17/06/94	22/02/94
1995	13/06/95	7.5 kg	65 jours	09/04/95	15/12/94
1996	6-7/08/96	12.9 kg	117 jours	11/04/96	18/12/95
1994	31/08/94	8.5 kg	72	20/06/94	25/02/94
1995	13/06/95	7.5 kg	62	12/04/95	18/12/94
1996	6-7/08/96	12.9 kg	114	14/04/96	21/12/95

* le calcul de l'âge est réalisé par la formule suivante : $(PAC - PN)/TC$ (d'après Baubet *et al.*, 1994) avec PAC = poids de l'animal à la capture, PN = poids à la naissance et TC = taux de croissance journalier.

Capture-recapture

Cette approche n'est valable que pour l'année 1996. Ainsi, après la capture de femelles adultes, des recaptures (par piégeage ou visuelles) ont été effectuées (**tableau 9**).

Tableau 9 : Eléments de capture et recapture visuelle ou physique permettant de confirmer la date de mise bas estimées pour l'année 1996.

Année	Date de capture des femelles	Recapture visuelle	Recapture par piégeage
1996	Sabine : 13/04/96 capturée avec 7 animaux de 19.9 à 23.9 kg. Elle n'allait plus.	Sabine* : 3/06/96 avec 7 bêtes de compagnie et trois marcassins	/
1996	Wanda : 25/04/96 capturée seule, apparemment très grosse (79 Kg)	Mr Lovato (lieutenant de louveterie) me signale avoir vu une femelle** équipée d'un collier émetteur, lors d'un comptage de nuit à proximité d'un point d'agraine accompagné d'un seul petit ('minuscule') 8-10 jours après la capture de Wanda. Or cette remarque confirme nos données de radiotélémetrie pour le secteur occupé par cette femelle.	Wanda : 7/8/96 recapturée avec un seul petit (femelle de 14,5 kg) elle même ne pesant que 69 kg.

Rq : * date de la première occasion de recapture visuelle, confirmée par la suite (n = 5).
 ** l'identification de la femelle (nommée Wanda) par le marquage n'est pas absolument certaine mais il y a une bonne concordance de l'information.

La confrontation entre les différentes informations obtenues permet de délimiter assez précisément des périodes ou dates de mise bas au cours du cycle annuel pour nos trois années (**tableau 10**). On obtient une période de rut en février pour l'année 1994. En 1995, la période probable pour le rut est le mois de janvier. Ce résultat est en accord avec les prémisses d'une activité cyclique constatée mi-décembre 1994, information obtenue par l'analyse de tractus (**tableau 6**). Pour l'année 1996, une première constatation est que l'âge estimé avec un taux de croissance de 103g/j est faux puisqu'il surestime l'âge des marcassins. Il implique des naissances avant les premières captures des deux femelles. Par conséquent, ces femelles auraient dû être au moins lactantes, et/ou accompagnées de leurs marcassins. Or ce n'était pas le cas. L'application d'un taux de croissance de 130g/j (cf. II.2.2.2) pour cette année 1996, aurait indiqué des dates de naissances au 18-20/04/1996, c'est-à-dire au moment des captures. De plus pour l'année 1996, nous n'avons pas d'autres éléments d'estimation à partir des éléments de recapture. Ainsi nous avons deux intervalles de temps encadrant la période probable de mise bas : un de 51 jours pour une des deux femelles et l'autre de 105 jours. On dispose aussi d'une approximation de l'âge à partir de la dentition (Matschke, 1967) et du poids (Spitz *et al.*, 1990), pour l'unique marcassin capturé en même temps qu'une des deux femelles. De fait, la période de mise bas en 1996 est déterminée début mai, ce qui induit une période de rut en janvier.

Tableau 10 : Synthèse des résultats obtenus par différentes méthodes d'estimation et détermination de la période de mise bas la plus probable pour les différentes années de l'étude.

méthode d'estimation	Année 1994	Année 1995	Année 1996
analyse tractus	/	prémisse d'activité cyclique au 17/12/94 donc les premières naissances ne devraient pas avoir lieu avant le 11/04/1995	pas d'activité au 1/01/96 pour les femelles adultes donc pas de naissances possibles avant le 25/04/96
estimation âge	31/05/94 au 01/07/94	13/03/95 au 13/04/95	6-7/05/96
capture-recapture	/	/	femelles adultes seules les 13/04/96 et 25/04/96 une accompagnée à partir du 03/06/96 pour et l'autre le 7/8/96
taux de croissance	17/06/94 ou 20/06/94	09/04/95 ou 12/04/95	11/04/96 ou 14/04/96
Estimation globale	Mise bas en juin	Mise bas en avril	Mise bas en mai

Le cumul de nos résultats sur l'ensemble de l'étude, montre une étendue de la période de mise bas d'avril à juin en milieu de montagne. Cet étalement assez réduit est conforme à nos prévisions. Ce patron est en accord avec la relation admise entre altitude, latitude et phénologie de la végétation (Rutberg, 1987) et date de naissance. De plus, cette apparente synchronisation de la période de mise bas concorderait assez bien avec les informations issues du piégeage puisqu'aucune capture de marçassins n'a été constatée avant juin. Par ailleurs, les marçassins capturés en 1994 l'ont été fin août alors qu'ils étaient âgés de deux ou trois mois ce qui confirme l'hypothèse de naissances assez tardives. Cependant, les captures sont arrêtées pendant la période de chasse et les marçassins sont protégés (non autorisés au tir), donc nous ne pouvons pas déterminer jusqu'à quand les naissances peuvent se prolonger en automne. Il n'est pas impossible que nos observations soient biaisées pour la fin d'année d'autant plus que notre échantillonnage par piégeage reste assez faible (seulement 45 jeunes attrapés sur trois ans). Ainsi, dans les Alpes italiennes proches de la zone où nous avons travaillé, Durio *et al.* (1992, 1995a) trouvent une distribution des naissances qui se produiraient pour tous les mois de l'année. Cependant ils trouvent 44% (N = 118) des naissances pour la période d'avril à juin et près de 85% pour février à août. Toutefois leur estimation des dates de naissance se fait sur les animaux tués à la chasse (c'est-à-dire plus vieux que ceux que nous avons étudiés) par des méthodes d'estimation de l'âge (dentition et cristallin). Or, la précision de l'estimation de l'âge diminue avec le vieillissement des animaux. En plus, en conditions naturelles, il peut exister de légers décalages par rapport aux standards d'estimation d'âge (Baubet *et al.*, 1994) classiquement utilisés (e.g. pour les dents Matschke, 1967). De fait, il est possible que l'étalement de la période des naissances soit dû à des biais lors de l'estimation de l'âge.

Cependant, l'existence d'une variabilité marquée entre études pour l'étalement des naissances chez l'espèce *Sus scrofa* est courante dans la littérature (**tableau 11**). Cette synthèse reste en accord avec celle réalisée par Dardaillon (1984a dans son tableau 24) pour des travaux plus anciens. Aucun patron très net ne se dégage pour les zones de montagne avec dans certains cas des naissances étalées sur toute l'année (Durio *et al.*, 1992 et 1995a; Saunders 1993) et dans d'autres, des indications confirmant une réduction de la période pendant laquelle les naissances peuvent avoir lieu (e.g. Saunders et Giles, 1995) ou sans naissances constatées (cette étude). Souvent chez les mammifères, le photopériodisme est un facteur responsable du cycle de reproduction et/ou de synchronisation de la reproduction (Mauget *et al.*, 1981) et cette caractéristique est bien connue chez *Sus scrofa* (Mauget *et al.*, 1984; Baber et Coblenz, 1986; Dzieciolowski *et al.*, 1992). Néanmoins il peut se produire des décalages plus ou moins importants dans le déroulement de cette phase, en présence d'abondance de ressources alimentaires et particulièrement lors de la production de glands (Matschke, 1964; Aumaître *et al.*, 1982, 1984; Baber et Coblenz, 1986, 1987; Pépin *et al.*, 1987; Vassant *et al.*, 1994; Boitani *et al.*, 1995b; Maillard, 1996). De fait une bonne connaissance du patron de naissance nécessite un suivi sur un nombre d'années suffisant pour prendre en compte toutes les sources de variabilité possibles.

Tableau 11 : Informations relatives aux périodes de mise bas de l'espèce *Sus scrofa*. * indique un nombre de portées par année plutôt qu'une fréquence.

localisation	étalement de la mise bas	période(s) principale(s)	fréquence de portée par année	références
USA Monterey Californie	pas d'informations	octobre à janvier	1*	Pine et Gerdes (1973)
Allemagne	printemps-été	64% des naissances de mars à mai	1*	Stubbe et Stubbe, 1977 in Mauget <i>et al.</i> , (1984) et in Dardaillon 1984a
USA Dye Creek Ranch Californie	toute l'année	un pic marqué en novembre (21%) dont l'étalement va de octobre à mars avec 78.5% des naissances et petit pic en juillet (6%).	2*	Barrett (1978)
USA Caroline du Sud	toute l'année	pic principal en février près de 20% des naissances	pas d'informations	Sweeney <i>et al.</i> , (1979)
France Réserve de Chizé (Deux Sèvre 79)	toute l'année avec variation inter-annuelle	deux patrons de mise-bas unimodal : avec le pic en avril bimodal : pics janvier-février et août-septembre	1* avec possibilité de deuxième portée (patron bimodal) non prouvée en nature	Mauget (1980)
France Domaine de Chambord (Loir-et-Cher 41) et Arc-en-Barrois (Haute-Marne 52)	naissances de novembre à mai pour Arc-en-Barrois de janvier à juillet pour Chambord (variabilité inter-annuelle)	pics en janvier et mars-avril pour Arc-en-Barrois pics en mars et mai pour Chambord. mise en évidence de l'influence de la période de reproduction liée à l'alimentation qui peut avancer les naissances	1*	Aumaitre <i>et al.</i> , (1982); Aumaitre <i>et al.</i> , (1984)
France région de Grésine entre rivière Tarn et Aveyron	mise-bas de janvier à octobre	pic en mai-juin pour toutes les années de suivi	pas d'informations	Spitz (1984)
USA Santa Catalina Island au large des côtes sud de la Californie	deux périodes dans l'année une principale de octobre à mars l'autre plus faible en juillet-août	un fort pic en hiver plus ou moins décalé de janvier à mars et un plus faible en juillet ou août selon les années	0.86	Baber et Coblentz (1986;1987)
Archipel des Galápagos Ile Santiago entre 89°W et 92°W	toute l'année	pic le plus marqué plutôt en décembre-janvier (du 24/11 au 23/01) et un second pic plus faible en avril (26/03 au 25/04) calculé d'après les informations fournies	1.1	Coblentz et Baber (1987)
France (Tarn 81; Tarn-et-Garonne 82) région de Grésigne 'piedmont' ou 'montagne'	naissances signalées sur des durées variables entre les années.	pic toujours centré sur mai-juin étalement maximal de la période de mise-bas signalée de janvier-février à septembre-octobre	pas d'informations	Pépin <i>et al.</i> , (1987); voir également Pépin (1991)

France Camargue (delta du Rhône)	sur une partie de l'année de février à septembre	pic en avril (32%) avec 75,5% des naissances de mars à juin	pas d'informations	Spitz <i>et al.</i> , (1990)
France zone du Languedoc regroupant une large zone.	toute l'année avec variations inter-annuelles	le plus souvent pic en mai-août bien que ce pic puisse être décalé en janvier-avril	pas d'informations	Spitz et Valet (1991)
Nouvelle Zélande nord de South Island	toute l'année	pic principal de juillet à novembre et un plus faible en mars	1.8	Dzieciolowski <i>et al.</i> , (1992)
Australie Kosciusko National park (36° 43'S; 148°32'E) Sub Alpin	toute l'année	pic principal en février (20% des naissances)	1* (55%) ou 2* (14%) d'ou une fréquence de 0.84	Saunders (1993)
Italie Toscane municipalité de Monticiano sub-méditerranéen	toute l'année (données cumulées)	période principale de naissance de mars à juin variable selon les années possibilité d'un second petit pic en novembre-décembre	1*	Boitani <i>et al.</i> , (1995 a, b)
Italie Vallée Varaita et Tanaro (Alpes)	toute l'année	mai à juillet cependant une étude préliminaire avait montré la distinction possible de trois pics : un en avril , un en juillet et un en novembre-janvier	pas d'informations	Durio <i>et al.</i> , (1992) et Durio <i>et al.</i> , (1995a).
Australie Kosciusko National Park (36° 43'S; 148°32'E) Sub Alpin Oxley station (30°15'S;149°29'E) semi aride	animaux tués toute l'année et absence de gestation de mars à juillet toute l'année	forte tendance à avoir lieu en été et automne (hémisphère sud) à priori, pas de pic rapporté par les auteurs	0.84 1.93	Saunders et Giles (1995)
Suisse Tessin région Malcantone (Alpes du Sud)	toute l'année	76% des naissances de février à juillet avec fort pic en mars et avril (17% et 13%) et pic plus faible en juin-juillet (2x12%).	pas d'informations	Moretti (1995)
France (Hérault 34) garrigues méditerranéennes	toute l'année	avril-mai ou plus largement février à mai. Cependant variable selon les années en fonction de la production de glands	pas d'informations	Maillard (1996)
France (Savoie 73) Maurienne - Alpes (45°45'N; 6°45'E)	informations notées d'avril à juin	variable selon les années	pas d'informations	cette étude

II.2.1.2.2. Taille de portée

Nous obtenons une taille de portée moyenne de 4.14 ± 0.46 marcassins par femelle avec un minimum de 3, un maximum de 6, et une médiane de 4. Cependant notre échantillon est faible et nous tenons à préciser qu'une femelle recapturée avec un seul petit a été écartée de l'analyse. Nous

justifions ce choix car le nombre d'allaites utilisées n'a pas été contrôlé lors de la manipulation. Or d'après notre estimation de la date de mise bas, cette femelle aurait été capturée dans les huit-dix jours avant parturition. De fait, nous soupçonnons 'un stress de capture' (Gibert, 1993) qui aurait pu influencer la fin de gestation et/ou la mise bas. Dans notre cas, la femelle évoquée est le seul individu qui a semblé très éprouvé par la manipulation (qui n'a pourtant pas été plus longue que d'habitude). En effet, lors du relâché, au lieu de fuir rapidement cette femelle s'est arrêtée après quelques mètres, puis est repartie en marchant sur les deux cent mètres où l'on a pu l'observer. Cependant notre choix est arbitraire car l'influence de la capture et de la manipulation est très peu étudiée chez les animaux sauvages, due à un manque d'informations avant capture et souvent des difficultés pour contrôler régulièrement un animal après sa capture (Cousse et Janeau, 1991). À notre connaissance, aucune étude chez le sanglier ne montre une influence du stress lié à la capture et à la manipulation, qui puisse avoir de conséquences négatives sur la fin de gestation et la mise bas. Cependant nous ne pouvons pas non plus écarter cette possibilité puisque c'est un des risques soulignés par Gibert (1993) qui déconseille la capture et le marquage de femelles gestantes.

Bien que notre résultat pour la taille de portée ne soit basé que sur peu d'individus, il reste néanmoins en accord avec ce qui est connu dans l'espèce *Sus scrofa* (**tableau 12**). Notre estimation pour la taille de portée en milieu de montagne n'apparaît pas différente des autres résultats trouvés en France .

Tableau 12 : Informations relatives aux tailles de portée dans l'espèce *Sus scrofa*. * estimation calculée par les auteurs. ** (moyenne \pm erreur standard).

Lieu	Nombre moyen de fœtus	Taille portée (allaites lactantes ou marcassins)	Observations	Références
France	4.6 (n = 21)		augmentation du nombre de fœtus avec le poids de la femelle	Mauget, 1972
Malaisie	4.5 (n = 23)	3.9	/	Diong, 1973
USA	5 (n = 32)	4.2	variation dans les tailles de portée au cours des différents mois de l'année	Pine et Gerdes, 1973
USA	5.6 (n = 71)	pas d'informations	influence du secteur d'étude sur la prolificité qui augmente ou non avec l'âge.	Barrett, 1978
USA	7.4 (n = 27)	7*	/	Sweeney <i>et al.</i> , 1979
?	(1) 6.2 (n = 17) (2) 9.8 (n = 12)	pas d'informations	(1) porc redevenu sauvage ('feral') (2) porc domestique (race Yorkshire)	Hagen et Kephart, 1980
Suisse	4.1 (n = 6)	pas d'informations	estimation calculée d'après les informations rapportées par l'auteur ne considérant que les femelles possédant des fœtus	Baetig, 1980
France	4.5 (n = 347)	pas d'informations	influence de la zone d'étude sur la prolificité influence de l'âge sur nombre de fœtus influence du poids sur nombre de fœtus influence de l'alimentation sur le nombre de fœtus	Aumaitre <i>et al.</i> , 1982 Aumaitre <i>et al.</i> , 1984
France	4.4 (n = 9)	4	/	Dardaillon, 1984a, 1986
USA	5.0 (n = 27)		influence de l'âge sur nombre de fœtus augmentation de la taille moyenne de portée de 7-12 mois à 25.5-36 mois puis apparemment léger déclin après.	Baber et Coblenz, 1986
Galápagos	4.7 (n = 34)	4 à 2.3 avec l'âge des marcassins	mise en évidence d'une forte mortalité juvénile après trois semaines de vie	Coblenz et Baber, 1987
Espagne	4.3 (n = 29)		augmentation du nombre de fœtus avec le poids de la femelle	Saez Royuela et Telleria, 1987

Japon	pas d'informations	de 3 à 4.6 (n = 8)	tendance pour une augmentation du nombre d'allaites utilisées avec l'âge de 1.5 à 4.5 ans bien que la différence ne soit pas significative.	Kanzaki et Ohtsuka, 1991
Espagne	4.1 (n = 79)	pas d'informations	pas d'influence de l'âge sur nombre de fœtus influence du poids sur nombre de fœtus	Abaigar, 1992a
Nouvelle Zélande	6.2 (n = 291)	5.4	pas d'influence de l'âge, ni de la saison, ni de la région, cependant les plus grandes tailles de portée observées uniquement chez des femelles de plus de 15 mois.	Dzieciolowski <i>et al.</i> , 1992
Australie	(1) 6.6 (n = 12) (2) 6.4 à 7.4 (n = 89)	pas d'informations	(1) zone sub-alpine (2) zone semi-aride	Saunders, 1993 ; Saunders et Giles, 1995
Italie	5 (n = 89)	pas d'informations	pas d'influence de l'âge sur nombre de fœtus influence du poids sur nombre de fœtus	Boitani <i>et al.</i> , 1995b
France	pas d'informations	3 (n = 19)	pour un échantillon de 19 jeunes femelles d'âge et poids connus (16.1 ± 0.39 mois et 47.7 ± 1.46 kg)**	Vassant <i>et al.</i> , 1995
France	4.3 (n = 12)	4 (n = 44)	/	Maillard, 1996
Italie	pas d'informations	3.2 (n = 28)	très variable entre années de 2.3 à 4.4 influence de l'alimentation sur taille portée et sur proportion de femelles reproductrices	Massei <i>et al.</i> , 1996
France	pas d'informations	4.1 (n = 7)	/	cette étude

Maillard (1996) souligne une relation possible entre le nombre de fœtus par femelle et un gradient sud-nord, en accord avec la loi écologique de Bergmann, avis partagé par d'autres auteurs (Saez-Royuela et Telleria, 1987). D'après nos informations (**tableau 12**) il existe de nombreuses causes de variabilité pouvant influencer la taille de portée calculée. Ainsi il faut être attentif à la manière dont elle est obtenue (par le nombre de fœtus, par le nombre d'allaites utilisées ou par le nombre de marcassins recensés). En effet d'une méthode à l'autre on prendra ou non en compte, la mortalité juvénile. De plus, les sources de variations pouvant modifier l'estimation de la taille de portée calculée sont nombreuses. En effet nous rappellerons l'existence de variabilité inter-annuelle liée à l'alimentation (e.g. Massei *et al.*, 1996), à la variation possible pour la composition en âges et

poids des femelles reproductrices constituant l'échantillon, à la taille de l'échantillon servant à établir l'estimation. Il nous semblerait donc judicieux d'obtenir des informations standardisées pour les conditions d'estimation de la taille de portée afin de pouvoir répondre sans ambiguïté à l'existence d'un gradient.

Ici, compte tenu d'un effet altitude souvent apparenté à l'effet latitude, nous aurions pu nous attendre à une taille de portée proche de ce qui est trouvé pour les populations nordiques (valeur proche de 5 à 6 d'après Maillard 1996 pour son tableau 24, ou Saez Royuela et Telleria, 1987 pour leur tableau 1). Or, notre estimation rapproche notre population de celles trouvées dans le sud de la France (Dardaillon, 1984a; Maillard, 1996). Notons cependant que Véricad (1983 in Saez Royuela et Telleria, 1987) indique pour le milieu Pyrénéen espagnol une taille de portée de 3.3 alors que nous observons 4.1 pour un milieu de montagne plus nordique. Cependant nous préférons réserver notre jugement compte tenu des différences dans les méthodes d'estimation des tailles de portée et de l'hétérogénéité apparente des résultats entre les différents pays européens que nous avons cités dans cette étude (**tableau 12**). Par ailleurs, nous estimons que notre échantillonnage, inférieur à dix individus, n'est pas suffisant pour estimer de façon robuste la taille de portée pour la zone d'étude.

II.2.2. Morphométrie et croissance pondérale.

La détermination de l'âge, dans une population de vertébrés, est une étape essentielle (Morris, 1972), puisqu'elle servira à estimer des paramètres tels que le taux de croissance, l'âge de première reproduction, etc., et permettra ainsi de cerner la biologie et la dynamique d'une population animale donnée. Chez les animaux non marqués, il existe de nombreuses méthodes fondées sur des critères très divers (Morris, 1972, pour une revue) mais souvent à l'origine d'études morphométriques. Ainsi chez le sanglier, nous rappellerons l'utilisation de la dentition à travers son éruption et son remplacement (Matschke, 1967; Diong, 1973; Varin, 1977; Hayashi *et al.*, 1977; Iff, 1978; Choquenot et Saunders, 1993; Boitani et Mattei, 1992; Clarke *et al.*, 1992; Genov *et al.*, 1992; Lockow et Stubbe 1992, Baubet 1993b; Baubet *et al.*, 1994), et des essais à partir de squelettochronologie (Quéré et Pascal, 1984; Choquenot et Saunders, 1993). Cependant beaucoup d'études se sont portées sur des analyses morphométriques à travers l'analyse des cristallins (Dardaillon, 1984a, Klein *et al.*, 1990), la croissance pondérale (Mauget, 1980; Douaud, 1983; Spitz *et al.*, 1990; Pedone *et al.*, 1995; Maillard, 1996) ou/et diverses longueurs corporelles (Boitani et Mattei, 1992; Clarke *et al.*, 1992; Gallo Orsi *et al.*, 1992; 1995b; Choquenot et Saunders, 1993; Genov *et al.*, 1995; Moretti, 1995; Maillard, 1996). Ce grand nombre d'études a permis d'acquérir des connaissances sur les mécanismes de croissance du sanglier en milieu naturel pour des conditions écologiques très diverses et contrastées. Si de telles données peuvent servir pour essayer de discriminer des populations entre elles (Brisbin *et al.*, 1977; Genov *et al.*, 1995; Maillard, 1996) elles sont également une base de réflexion pour comprendre les variations possibles de traits d'histoire de vie (Roff, 1992; Stearns, 1992).

Un paragraphe décrira les modalités de croissance (patron de croissance, valeur des taux de croissance) qui peuvent avoir des implications sur l'expression d'autres traits d'histoire de vie et pour la reproduction (e.g. âge de première reproduction, poids de première reproduction, taille de portée, etc., Roff, 1992; Stearns, 1992 pour des revues). Différentes hypothèses sur le patron de croissance ont déjà été testées en milieu de plaine. Ainsi Mauget (1980) montre une croissance moyenne 'linéaire' chez les marcassins pendant leurs six premiers mois de vie. Gaillard *et al.* (1992) confirment ce patron de croissance au niveau individuel et montrent une absence de différence des taux de croissance entre mâles et femelles pour cette période linéaire. Nous avons donc vérifié l'existence de tels patrons de croissance en milieu de montagne et comparé nos résultats avec ceux obtenus en plaine.

Au printemps, nous faisons l'hypothèse que la végétation herbacée en croissance, en plaine ou en montagne, apportera sensiblement les mêmes éléments nutritifs (protéines), et donc nous nous attendons à trouver des taux de croissance similaires pour les deux milieux. De fait, nous attendons, en montagne, à une phase de croissance linéaire au moins durant les premiers mois de vie (e.g. Mauget, 1980; Gaillard *et al.*, 1992), comme en plaine. De la même manière, nous n'attendons aucune différence entre les taux de croissance calculés chez les deux sexes durant cette phase de croissance. Toutefois, les mise bas tardives peuvent induire une modification dans la longueur de la période pour laquelle le modèle de régression linéaire explique bien le patron de croissance observé. En effet, il est peu probable que les jeunes femelles atteignent le seuil de poids nécessaire pour participer à la reproduction lors de la période de rut et ce avec suffisamment de réserves énergétiques pour supporter la période hivernale. Donc, nous supposons qu'elles vont continuer à investir toute l'énergie acquise par l'alimentation dans le processus de croissance d'où une phase de croissance linéaire probablement plus longue en montagne qu'en plaine.

À titre indicatif, nous illustrerons la croissance pondérale pour une même fratrie (Spitz *et al.*, 1990) sur le long terme, bien que nous ne testions pas un 'effet fratrie'. En effet, le faible nombre de marcassins attrapés n'a pas permis d'obtenir des données sur la croissance de plusieurs fratries distinctes une même année.

Enfin, le déroulement des captures et des reprises a autorisé l'examen des taux de croissance après la première année de croissance. Pour cette période, nous attendons l'apparition d'un dimorphisme sexuel induit par des taux de croissance supérieurs chez les mâles par rapport aux femelles. Ces derniers sont supposés toujours investir dans leur croissance alors que les femelles investiront dans la reproduction.

Un autre paragraphe portera sur l'examen de certaines variables morphométriques et sur les relations entre ces variables. Ainsi, nous présenterons un patron de croissance pondéral et morphométrique chez le sanglier en montagne, avec recherche de l'apparition du dimorphisme sexuel.

Si nos hypothèses sur les taux de croissance s'avèrent exactes, nous devrions observer une apparition tardive du dimorphisme sexuel en milieu de montagne.

Par ailleurs, nous chercherons à mettre en évidence des particularités fonctionnelles liées à la vie en milieu de montagne à partir des relations allométriques associant taille corporelle et masse corporelle. En effet, si l'on considère que la masse corporelle peut être prise comme une mesure de volume pour une taille donnée, on peut s'attendre à voir en montagne des animaux plus volumineux (plus lourds à taille égale) que les animaux de plaine. En effet, des animaux plus volumineux sont censés avoir des pertes énergétiques moindres par thermorégulation que ceux ayant une grande surface corporelle. Un morphotype plus rond semblerait plus 'adapté' aux conditions de montagne, que nous estimons plus contraignantes que celles rencontrées en plaine (notamment en hiver par l'enneigement important et le froid plus intense).

Un autre point associant morphométrie et adaptation possible au milieu de montagne est l'évolution de la masse du cœur. En effet, il est admis que la concentration d'oxygène diminue avec l'altitude. De fait, il est probable que pour une même consommation d'oxygène le volume sanguin qui devra transiter par le cœur devra être plus important pour permettre une bonne oxygénation des tissus et organes. On peut donc supposer qu'une taille cardiaque supérieure permettrait un tel ajustement. Une telle relation a été recherchée dans les deux sexes en tenant compte de la masse corporelle de l'animal. Nous nous attendons à trouver une masse du cœur supérieure en montagne à masse corporelle égale pour les deux sexes.

Enfin le dernier aspect de morphométrie que nous avons étudié est la relation associant le poids plein et le poids vidé de l'animal. Comme le font remarquer Swenson et al. (1995), il est parfois difficile d'obtenir des informations homogènes sur les poids des animaux tués sur une vaste échelle spatiale en fonction des habitudes différentes des chasseurs. Ainsi, on peut trouver diverses sortes d'estimations du poids comme les poids pleins, les poids vidés (entièrement ou partiellement certains organes restant dans la cavité abdominale, e.g. Loison 1995 pour un exemple chez le chamois *Rupicapra rupicapra* et l'isard *Rupicapra pyrenaica*) ou encore, dans des cas extrêmes, le poids de la carcasse sans les viscères, ni peau, ni pattes, ni mâchoire inférieure (Langvatn, 1977). En règle générale, les chasseurs d'un même secteur ont tous la même façon de procéder pour la pesée du gibier (soit des poids pleins, soit des poids vidés) cependant il arrive que des contraintes locales puissent engendrer une hétérogénéité des mesures. En effet, dans le contexte montagnard, il n'est pas rare qu'un animal se faisant tuer loin de tous chemins carrossables soit vidé sur place afin de faciliter son transport. Aussi, pour optimiser l'utilisation des sources de données, il convient de pouvoir établir des correspondances entre les poids de natures différentes. Nous avons donc estimé la relation entre les poids pleins et les poids vidés, pour cette zone d'étude, et confronté nos résultats à ceux trouvés dans la littérature chez *Sus scrofa* (Henry, 1969; Groot Bruinderink *et al.*, 1994; Gaillard *et al.*, 1993a; Mattioli et Pedone, 1995b). Nous nous attendons à trouver une bonne relation entre les deux mesures de masse comme cela a déjà été montré dans d'autres études (références op. cit.).

II.2.2.1. Matériel et méthodes

L'étude morphométrique sur des longueurs corporelles n'a été décidée que tardivement, donc ne porte que sur un nombre restreint d'individus (32), tous mesurés dans l'année 1996. En revanche, le poids a été mesuré systématiquement pendant toute la durée de l'étude, permettant ainsi une analyse sur 126 individus (64 mâles et 62 femelles). Les mesures regroupent celles faites sur des animaux à leur capture et celles réalisées sur les animaux tués à la chasse (**annexe 3**).

Les différentes variables de masse corporelle ont été le poids plein et le poids vide pesé avec une précision de 100g et le poids du cœur. Dans ce dernier cas, pour éviter des biais de mesure liés au matériel, toutes les mesures ont été réalisées à la station d'Albiez (altitude 1500 mètres). De fait, cette manipulation nécessitait un stockage des cœurs prélevés en plaine avant leur transport en montagne, donc pour éviter tout biais l'ensemble des cœurs prélevés a été congelé. En effet, quelques essais préliminaires avaient montré une perte de poids due à la congélation. Pour la pesée, les cœurs ont été coupés pour les débarrasser d'éventuels caillots sanguins, puis pesés sur balance de précision (Précisa 100M-300C) au dixième de gramme (par la suite nous avons arrondi toutes les mesures pour avoir un nombre de gramme entier).

Pour les mesures morphométriques, nous avons retenu la hauteur au garrot, mesurée la patte tendue mais non tirée, depuis la colonne vertébrale à la pointe serrée du sabot avant. La longueur totale du corps a été mesurée du bord supérieur du groin à la base de la queue, en suivant au plus près la colonne vertébrale. La longueur totale de la queue, depuis la base de l'anus à la fin de la colonne vertébrale, a été mesurée tendue mais non tirée. Enfin, la longueur de la patte arrière gauche a été mesurée depuis le coude formé par le talon lorsque la patte est pliée jusqu'au bout du sabot pointe serrée. L'ensemble de ces mesures a été réalisé au moyen d'un double mètre à ruban avec une précision au centimètre. Excepté pour la hauteur au garrot et la masse du cœur, toutes ces mesures suivent les recommandations de Langvatn (1977).

Enfin, la dernière variable mesurée est l'âge. Parmi toutes les méthodes possibles, les études comparatives montrent qu'aucune n'est parfaite (Clarke *et al.*, 1992; Choquenot et Saunders, 1993; Baubet *et al.*, 1994). Nous avons donc opté pour l'analyse de la denture (Matschke, 1967), cette technique étant la plus souvent utilisée dans la littérature chez le sanglier. Pour minimiser le risque de biais dû à l'appréciation de l'examineur (nécessité d'un minimum d'expérience) nous n'avons retenu pour les analyses que les âges déterminés ou contrôlés par les personnels de l'O.N.C.

Analyse de la croissance

À partir des 15 individus capturés en 1995 nous avons apprécié l'évolution du patron de croissance, en utilisant un individu moyen (moyenne des individus capturés à chaque occasion de capture, Mauget 1980). De plus, ce patron de croissance a également été vérifié au niveau individuel (Gaillard *et al.*, 1992) pour les individus ($n = 10$) présentant au moins trois captures différentes.

Pour l'examen des taux de croissance après la première année nous avons utilisé des taux de croissance sur des longues périodes (sur plus d'un an) dans le cas d'individus capturés marçassins. Nous

avons également eu accès à des mesures d'animaux subadultes repesés après de courtes périodes de temps. À partir de telles données, nous allons essayer de mettre en évidence une différence de taux de croissance entre mâles et femelles. En effet, dans le cas des marcassins suivis sur une longue période nous faisons l'hypothèse d'une croissance linéaire pour calculer le taux de croissance. Cependant nous savons et nous attendons une croissance identique pendant les six premiers mois de vie (Mauget, 1980; Gaillard *et al.*, 1992) ou plus probablement pendant la première année de vie (12 mois). De fait, si une forte différence du taux de croissance calculé sur le long terme existe, elle ne pourra être due qu'à une forte différence du taux de croissance entre mâles et femelles après la période de croissance commune aux deux sexes, c'est-à-dire après 12 mois. Pour les animaux subadultes nous aurons une mesure de la croissance dans leur seconde année de vie. Cependant à partir des travaux de Spitz *et al.*, (1990), nous faisons l'approximation d'une croissance linéaire pour les deux sexes pendant la période durant laquelle nous avons recueilli nos informations (mai à octobre).

Evolution de la masse du coeur

Parallèlement aux mesures classiques de morphométrie, nous avons prélevé, en fonction de l'accord des chasseurs, les coeurs de sangliers des deux sexes à des âges différents. Un prélèvement de coeur a également été effectué en parallèle pour le milieu de plaine (Arc-en-Barrois, Haute-Marne). La recherche d'une différence a été réalisée par une analyse de covariance (ANCOVA2) effectuée sur le logiciel GLIM (Francis *et al.*, 1993) avec le poids comme covariable, le sexe et le milieu étant les facteurs testés.

II.2.2.2. Résultats

Longueur du corps

Nous avons choisi d'illustrer la croissance morphométrique pour la longueur totale. L'analyse statistique ne met en évidence aucune différence significative entre mâles et femelles pour les six classes d'âge que nous avons définies (**tableau 13**). Or notre hypothèse prévoyait l'apparition d'un dimorphisme sexuel au moins à partir de la deuxième année c'est-à-dire pour nos deux dernières classes d'âge. Nous supposons que ce résultat s'explique par les faibles effectifs mesurés dans chaque classe d'âge, entraînant un manque de puissance des tests.

Tableau 13 : Comparaison de la longueur totale du corps (LC) entre sexes (M = mâles et F = femelles) pour les six classes d'âge définies. Pour chaque classe d'âge, la première colonne indique les longueurs moyennes obtenues pour les deux sexes et la seconde, les valeurs du test de Mann-Whitney (U) et la probabilité (p) associée. Les valeurs des tests et probabilités sont données corrigées pour les ex-aequos.

	2-5 mois	test	5-7 mois	test	7-9 mois	test
LC (cm)	M = 78.5	U = 14	M = 93.5	U = 0	M = 107.4	U = 1.5
	F = 79.08	p = 0.85	F = 99.5	p = 0.10	F = 104	p = 0.45
	11-13 mois	test	14-19 mois	test	> 22 mois	test
LC (cm)	M = 123	U = /	M = 125	U = 0	M = 159	U = 0
	F = /	p = /	F = 121	p = 0.22	F = 133	p = 0.12

Cependant, on notera une tendance qui indique un dimorphisme sexuel en faveur des mâles pour notre dernière classe d'âge. D'après la littérature (voir **annexe 4**) il apparaît que les mensurations moyennes de longueur du corps, pour nos animaux supposés adultes (classe >22 mois) sont assez proches des mensurations trouvées en Europe (Briedermann, 1970 in Dzieciolowski *et al.*, 1990; Moretti 1995). Par ailleurs ces mensurations apparaissent supérieures à celles trouvées pour des populations de porcs sauvages aux Etats-Unis ou en Nouvelle Zélande (Brisbin *et al.*, 1977; Dzieciolowski *et al.*, 1992).

Masse corporelle

Le modèle de régression linéaire permet de bien expliqué le patron de croissance pondérale observé pour les quatre premières classes d'âge ($F_{1,6} = 305.23$, $p = 0.0001$, $R^2 = 0.981$ et $y = 10.106x + 2.303$) chez les deux sexes (**figure 19**). Il est d'ailleurs maintenu chez les mâles pour la classe d'âge suivante ($F_{1,3} = 870$, $p = 0.001$, $R^2 = 0.997$ et $y = 10.413x + 1.964$). Ces résultats sont conformes à nos prévisions et restent compatibles avec la littérature chez cette espèce (Jeziarski et Myrcha, 1975; Mauget, 1980; Baettig, 1980; Klein, 1984; Pépin *et al.*, 1987; Dzieciolowski *et al.*, 1990; Kanzaki, 1990; Gallo Orsi *et al.*, 1992; Maillard, 1996). En effet, un tel patron de croissance pour les deux sexes est trouvé systématique pour des durées variables de 6 à 12 mois selon les territoires d'étude dans la littérature.

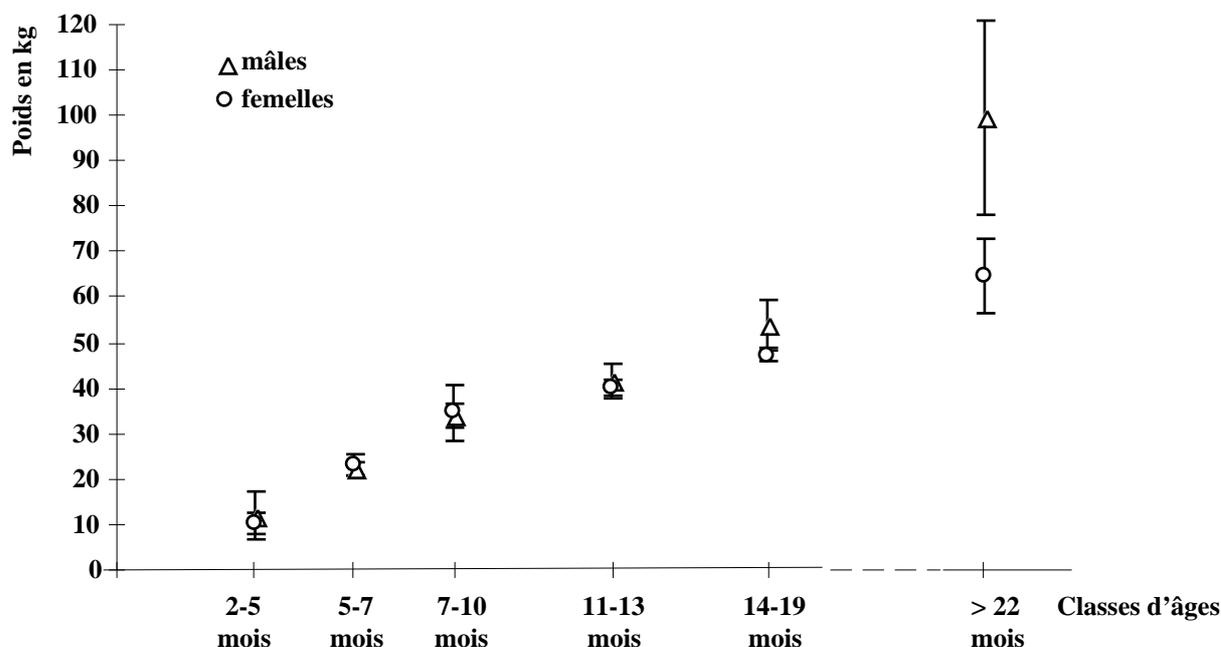


Figure 19 : Evolution de la masse corporelle totale des mâles et femelles en fonction des classes d'âges définies. Les barres verticales représentent trois fois l'erreur standard, pour une bonne lisibilité du graphique.

Nous montrons comme attendu l'apparition d'un dimorphisme sexuel significatif (**tableau 14**) après la première année de croissance c'est-à-dire à partir de notre classe d'âge 14-19 mois.

Tableau 14 : Comparaison de la masse corporelle entre sexes pour les six classes d'âge définies. Les valeurs des tests et probabilités sont données corrigées pour les ex-aequo. Les lignes figurées en gras indiquent l'existence d'une différence significatives de poids entre les sexes.

Classe d'âges	poids moyen mâles en kg	poids moyen femelles en kg	Valeur U (test Mann-Whitney)	probabilité
2-5 mois	12.33	10.43	148.5	0.67
5-7 mois	22.56	23.53	52	0.40
7-10 mois	34.36	34.95	12.5	0.77
11-13 mois	42.19	40.2	37	0.28
14-19 mois	54.58	47.26	43.5	0.02
> 22 mois	99.83	64.9	183.5	0.0003

Cette variable de masse corporelle est celle qui a reçu le plus d'attention au cours des différents travaux de ces dernières années chez l'espèce *Sus scrofa* (**annexe 4**). Il faut toutefois noter que la définition des classes d'âge n'a pas toujours fait l'objet d'un même degré de précision rendant donc les comparaisons entre études assez difficiles.

L'apparition du dimorphisme sexuel pondéral après 13 mois est en accord avec nos attentes et reste en accord avec la variabilité observée dans les différents travaux portant sur cette espèce (**tableau 15**).

Relation allométrique entre masses corporelles et variables morphométriques de taille

Nous obtenons de bons ajustements linéaires pour les relations associant la masse corporelle et les variables de tailles (**figure 20**) comme cela a déjà été montré pour cette espèce (Dardaillon, 1984a; Dzieciolowski *et al.*, 1990). Cependant, nous n'avons pas trouvé de différences entre mâles et femelles pour la relation entre longueur du corps et masse corporelle comme cela a été démontré par Dardaillon (1984a).

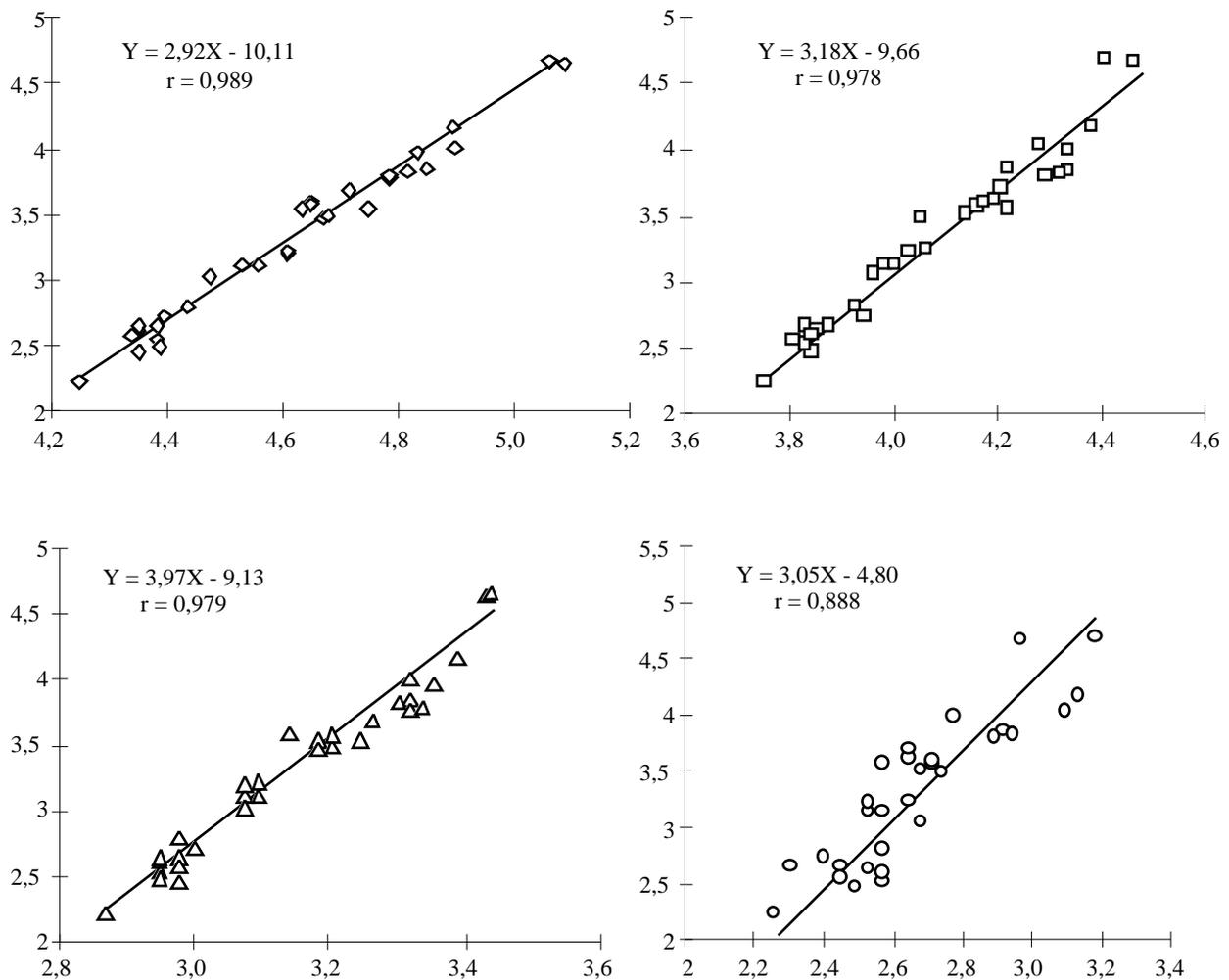


Figure 20 : Relations allométriques entre diverses longueurs corporelles et la masse corporelle. L'axe des abscisses et celui des ordonnées sont exprimés en logarithme népérien. a) longueur du corps, b) hauteur au garrot, c) longueur de la patte arrière gauche, d) longueur de la queue. Pour les quatre graphiques, les relations ont été établies au moyen de régressions orthogonales sur l'ensemble des individus (mâles + femelles).

A priori, la relation linéaire obtenue pour nos données diffère de celle trouvée par Dardaillon (1984a) pour le milieu camarguais. En effet, les équations linéaires obtenues par cet auteur pour les mâles et les femelles n'appartiennent pas à l'intervalle de confiance obtenu dans notre estimation (**figure 21**). De plus, et contrairement à nos attentes, il semblerait que les sangliers dans notre zone de montagne soient moins lourds à mensurations identiques que ceux du milieu camarguais, exceptés chez les jeunes mâles.

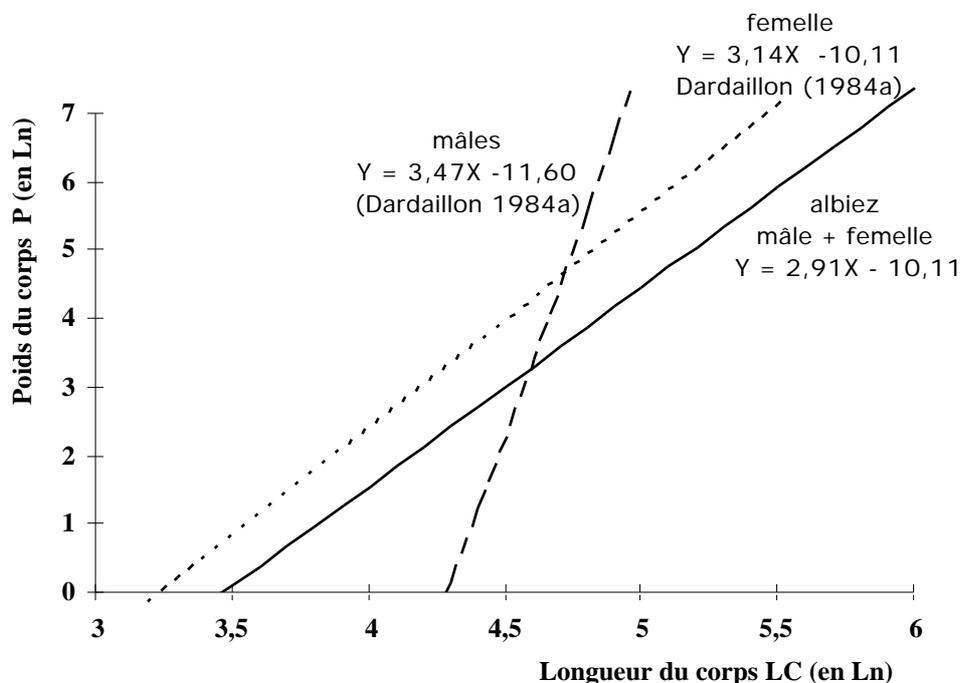


Figure 21 : Relations linéaires associant la taille corporelle et la masse corporelle pour les populations de sangliers de Camargue (d'après Dardaillon 1984a) et de montagne (cette étude).

Evolution de la masse du cœur

Nous n'observons aucun effet du site ou du sexe sur l'évolution de la masse du coeur, excepté une relation allométrique prévisible associant masse du coeur et masse de l'animal ($F_{1,36} = 428.63$, $p \ll 0.0001$ **figure 22**). De fait, nous pouvons admettre, que la masse du coeur n'est pas influencée par l'expression de facteurs physiologiques susceptibles d'entraîner un dimorphisme sexuel (voir Glucksmann, 1974 pour une revue). En revanche l'absence d'effet entre milieu de plaine et milieu de montagne semble plus surprenante. En effet, Yang et Lin (1997), indiquent que différents facteurs d'ordre alimentaires sont susceptibles de modifier la masse cardiaque. Ainsi des facteurs comme la qualité de la nourriture, le niveau d'efficience de conversion de la nourriture en fonction de sa qualité, ou encore la température, sont susceptibles d'influencer la masse du cœur (Yang et Lin, 1997), c'est-à-dire autant de paramètres probablement différents entre nos deux populations. Par ailleurs, l'activité alimentaire pour la recherche de nourriture devrait, a priori, demander moins d'efforts de locomotion pour les animaux de plaine (proximité des cultures et peu de relief) par rapport au milieu de montagne où de telles zones de concentration de ressources ne sont pas disponibles. Or, à travers la

domestication de l'espèce *Sus scrofa* il a été constaté une diminution de taille du cœur imputée à une diminution de la locomotion dans un but d'alimentation (Yang et Lin, 1997). De plus notre hypothèse fondée sur une contrainte liée à l'apport en oxygène et aux besoins en oxygène nécessaires aux processus physiologiques de la respiration n'est pas supportée par nos résultats. De fait, nous pouvons concevoir qu'aucune adaptation particulière au milieu de montagne ne s'exprime à travers la masse du cœur ou encore que la présence des sangliers en milieu de montagne n'est que récente d'où l'absence d'adaptations physiologiques marquées.

Tableau 15 : Synthèse bibliographique indiquant la mise en évidence ou non du dimorphisme sexuel (DS) chez l'espèce *Sus scrofa* dans différentes conditions d'études (naturelle et semi-captivité).

Lieu	Âge pour la mise en évidence du DS pondéral	Observations	Références
USA	DS n'existe pas même chez les adultes	Aucune information sur densité ou qualité alimentaire du milieu	Brisbin <i>et al.</i> , 1977
Suisse	DS probable à partir de 18-20 mois, sûr à 22 mois	DS déterminé d'après courbe de croissance, mais sur faibles effectifs	Baettig, 1980
Pologne	17-18 mois	Apparition du DS, puis il s'estompe pour les classes d'âge suivantes Ceci pourrait être dû à l'influence de la reproduction et réduction de nourriture disponible L'influence de la reproduction semble judicieuse puisqu'il est admis que la prise alimentaire particulièrement des mâles diminue au moment du rut (Claus et Weiler, 1994). Cependant des variations saisonnières de la quantité de nourriture ingérée existent aussi chez les femelles (Pépin et Mauget, 1989).	Frusinski, 1983
France	À partir de 12 mois (au Dhuits) Aucun DS à la Petite Pierre	Apparition du DS à partir d'un poids de 45 kg avec d'après les auteurs une croissance de mâles > à celle de femelles à partir de ce seuil. Apparemment pour la Petite Pierre pas de mise en évidence de DS de façon statistique bien que les mâles montrent une tendance à être plus gros que les femelles (en moyenne)	Klein, 1984
France	13-14 mois	Déterminé d'après courbe graphique	Pépin <i>et al.</i> , 1987
France	DS non mis en évidence pour la classe 13-14 mois	Croissances étudiées que sur les jeunes animaux, effectifs faibles (cf. annexe 4)	Spitz <i>et al.</i> , 1990
Pologne	DS ne semble pas exister même chez les adultes	Chute des poids moyens des animaux au fil des 10 années due à une pression de chasse intense sur les gros animaux (cela affecte aussi productivité de la population)	Milkowski et Wojcik, 1984

Nouvelle Zélande	DS après 9 mois	DS constaté d'après les courbes de croissance et annoncé par les auteurs bien que non chiffré Croissance des mâles supérieure à celle des femelles entre 9 et 15 mois Chez les adultes, DS très important avec 64.3 kg pour les mâles contre 39.6 pour les femelles soit 62% de différence	Dzieciolowski <i>et al.</i> , 1990
Italie	(1) 14-17 mois ou (2) 19-21 mois	(2) Le DS est supposé atteint pour cette classe d'âge puisque l'on constate une très forte différence de poids entre les deux sexes. Les mâles sont plus lourds que les femelles de 75%.	(1) Gallo Orsi <i>et al.</i> , 1992 (2) Gallo Orsi <i>et al.</i> , 1995
Suisse	13-18 mois		Moretti, 1995
Italie	Pas de DS chez les adultes	Effet de la densité qui limite le DS entre sexes pour la population en parc.	Mattioli et Pedone, 1995a
France	9 mois	Croissance pondérale identique entre mâles et femelles avant 9 mois puis elle se maintient chez les mâles alors qu'elle se ralentit chez les femelles	Maillard, 1996
France	Environ 12 mois	Léger décalage pour l'apparition du dimorphisme sexuel selon le biome considéré.	Spitz <i>et al.</i> , 1998
France	14-19 mois	Mise en évidence du dimorphisme sexuel de façon statistique. Les mâles pèsent en moyenne 15,5% de plus que les femelles	cette étude

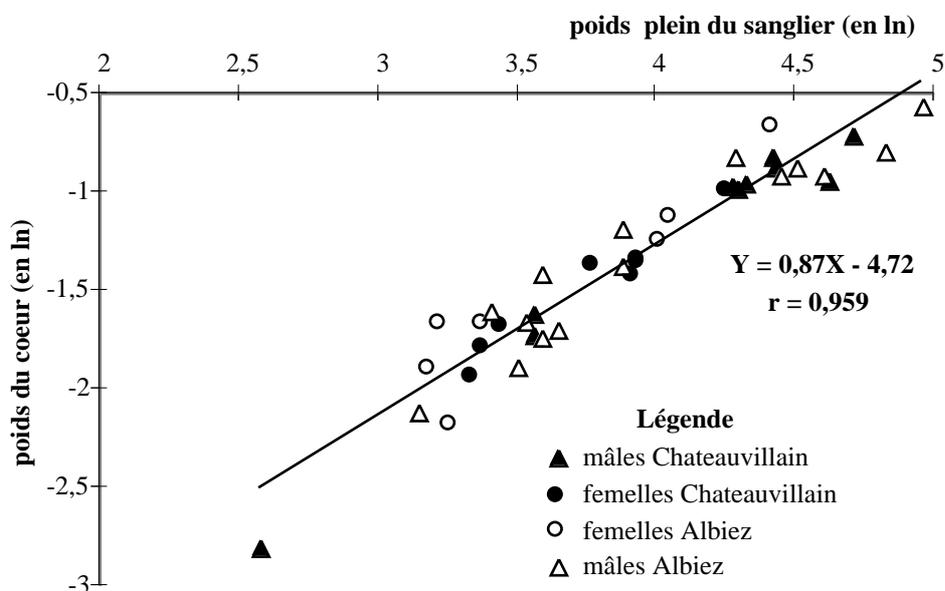


Figure 22 : Relation associant la masse corporelle et la masse du cœur pour les deux sexes et en fonction du type d'habitat.. Les abscisses et les ordonnées sont exprimées en logarithme népérien.

Relation poids plein-poids vide

Nous trouvons des relations linéaires équivalentes reliant les poids pleins et les poids vides pour chacun des deux sexes dans cette population (**figure 23**).

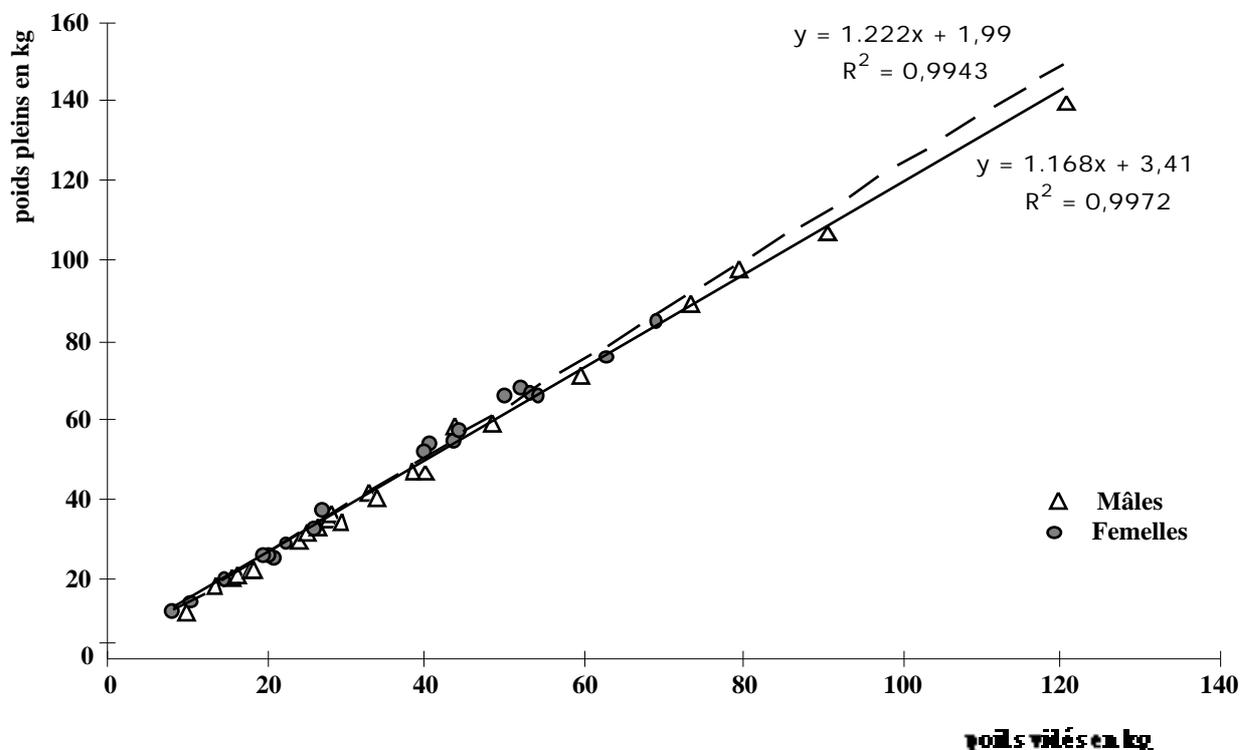


Figure 23 : Relation entre poids pleins et poids vides, en milieu de montagne, pour les deux sexes. les mâles sont figurés par des triangles et les femelles par des cercles.

Nous obtenons dans les deux cas une relation linéaire très significative avec dans le cas des mâles $P_{\text{plein}} = 1.168P_{\text{vide}} + 3.410$, ($F_{1,22} = 7801.4$, $p = 0.0001$) avec 99.7 % de la part de variabilité expliquée par le modèle linéaire ($n = 24$). Pour les femelles, nous obtenons $P_{\text{plein}} = 1.222 P_{\text{vide}} + 1.986$ ($F_{1,17} = 2974.5$; $p = 0.0001$). Là encore la régression linéaire explique 99.4 % de la variabilité ($n = 19$). Dans les deux cas, les pentes obtenues sont significativement différentes de 1 avec respectivement pour les femelles 1.22 (IC = 1.18-1.27) et pour les mâles 1.17 (IC = 1.14-1.20) et comparables entre elles. Ces résultats sont proches de ceux qui sont trouvés dans d'autres études (**tableau 16**).

Tableau 16 : Synthèse des résultats établissant une relation linéaire entre poids plein et poids vide chez le sanglier ou porc sauvage (*Sus scrofa*). Les données ont été classées de manière croissante à partir de l'équation de la droite de régression.

équation	sexe	étude de référence
$y = 1.16x + 3.55$	femelles	d'après Landry in Gaillard <i>et al.</i> , 1993a (France)
$y = 1.16x + 3.59$	femelles	Vassant ONC données non publiées (France)
$y = 1.17x + 3.41$	mâles	cette étude
$y = 1.17x + 4.69$	mâles	Vassant ONC données non publiées (France)
$y = 1.22x + 1.99$	femelles	cette étude
$y = 1.22x + 3.88$	mâles	Henry, 1969 Tennessee (USA)
$y = 1.24x + 5.20$	femelles	Henry, 1969 Tennessee (USA)
$y = 1.40x$	mâles + femelles	Groot Bruinderink <i>et al.</i> , 1994 (Hollande)
$y = 1.42x + 1.17$	mâles + femelles	Mattioli et Pedone, 1995b Toscane (Italie)

Néanmoins si l'on se réfère aux intervalles de confiance associés aux estimations des pentes calculées dans notre étude, et en supposant que dans les autres études ils sont du même ordre de grandeur, nous constatons une bonne homogénéité des estimations entre études pour le territoire français. Ainsi, en France, on aurait obtenu une estimation correcte de la correspondance entre poids pleins et poids vides indépendamment de l'équation utilisée pour les différentes zones d'études mesurées. Nous remarquons aussi que le résultat obtenu pour les femelles en zone de montagne apparaît compatible avec les estimations faites pour les deux sexes dans l'étude réalisée aux Etats-Unis. Toutefois les observations faites en Italie et en Hollande, *apriori* comparables entre elles, sont différentes de ce qui est trouvé en France et probablement aux Etats-Unis (**tableau 16**). Ce résultat peut être expliqué, en partie, par des variations de la masse des organes, comme celle que nous venons de mettre en évidence dans le cas du cœur. Cependant cette explication ne suffit pas à elle seule puisque nous observons une absence de différence pour la relation entre les poids pleins et les poids vides entre toutes les populations françaises de sangliers, alors qu'une différence pour le poids du cœur existe.

Taux de croissance

Comme nous l'avons déjà évoqué, la croissance pondérale chez *Sus scrofa* a été largement étudiée dans la littérature (cf. **annexe 4**). Elle peut être analysée par l'intermédiaire de taux de croissance (gain ou perte de masse rapporté à une unité de temps). Cependant l'unité temporelle retenue pour exprimer la croissance peut être différente selon les auteurs (e.g **tableau 17**).

Analyse de la croissance chez le marassin

Nous trouvons une croissance linéaire significative ($F_{1,7} = 158.08$, $p = 0.0001$, $r = 0.979$ **figure 24**) en milieu de montagne, pour la période juvénile. Le modèle linéaire explique près de 96% de la variation ($R^2 = 0.9575$), avec $y = 0.1x + 8.02$ (pente = 0.1 différente de 0; IC = 0.080-0.117).

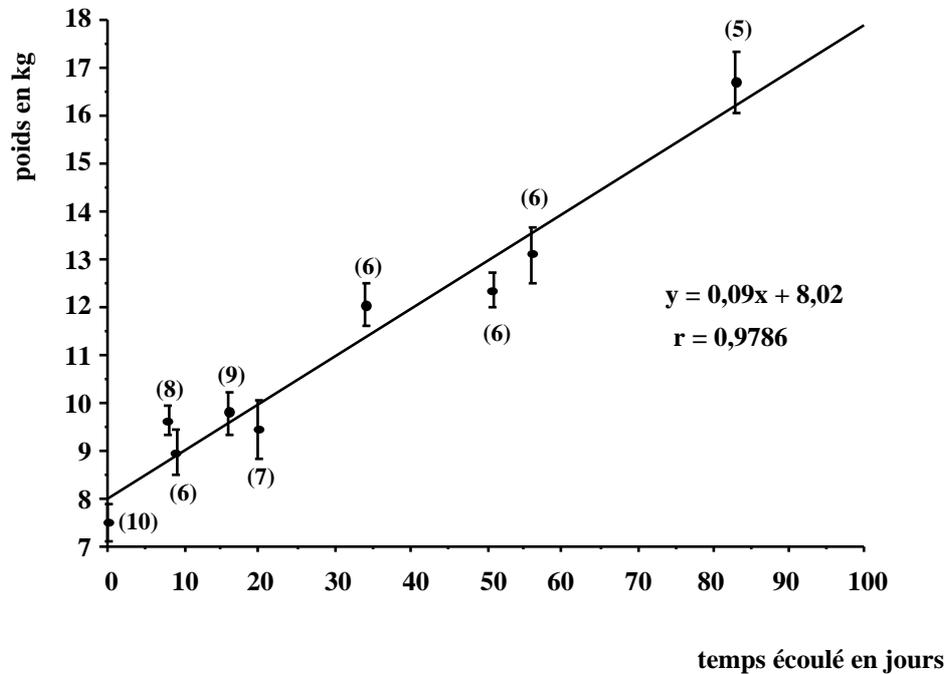


Figure 24 : Evolution linéaire de la croissance moyenne des marassins sur près de trois mois pendant la phase de croissance postnatale. Le nombre entre parenthèses indique l'effectif de marassins mesurés pour obtenir la valeur moyenne, les barres verticales représentent l'erreur standard.

Au niveau individuel, la linéarité de la croissance est mise en évidence aussi bien chez les mâles que chez les femelles (**tableau 17**).

Tableau 17 : Tableau récapitulatif des croissances pondérales journalières obtenues pour les individus recapturés plusieurs fois. L'importance de la relation linéaire est exprimée par l'intermédiaire du coefficient de détermination (R^2), pour chaque individu. Les indications sur le temps écoulé, et les valeurs de poids extrêmes sont également consignées.

Sexe	Nombres de captures	R^2	Taux de croissance (g/j)	Temps écoulé entre les captures extrêmes	poids à la première capture (kg)	poids à la dernière capture (kg)
F	6	0.98	120.48	83	7.0	17.0
M	6	0.97	92.86	56	7.2	12.4
M	7	0.98	114.29	56	8.9	15.3
M	5	0.79	87.5	56	6.1	11
F	6	0.98	109.64	83	9.9	19
F	3	0.83	112.5	16	7.4	9.2
M	7	0.99	115.66	83	6.4	16.0
M	5	0.95	103.57	56	8.2	14.0
F	6	0.96	106.76	74	7.6	15.5
F	5	0.96	94.67	75	8.9	16.0

Sur l'échantillon des 15 marccassins capturés en 1995, 12 possèdent au moins deux événements de capture ($n = 5$ pour les mâles et $n = 7$ pour les femelles) sur les trois mois de suivi, on obtient un taux de croissance moyen pour les mâles de 102.78 ± 5.62 g/j et pour les femelles 109.86 ± 6.22 g/j, ces deux taux n'étant pas significativement différents l'un de l'autre ($U = 21.5$, $p = 0.515$). A partir de notre individu moyen (figure 13) on obtient un taux de croissance de 110.72 g/j pour l'année 1995. Sur la durée de l'étude, en regroupant tous les individus qui le permettent ($n = 18$ avec deux pesées), nous calculons un taux de croissance moyen de 130.25 ± 12.13 g/j. Pour chaque sexe, nous obtenons 121.43 ± 13.06 g/j pour les femelles ($n = 9$), et 138.69 ± 21.25 g/j pour les mâles ($n = 9$). Une confrontation de nos résultats avec ceux de Gaillard *et al.*, (1992), indique une absence de l'effet site ($U = 143$; $p = 0.77$) avec un taux de croissance moyen en montagne de 130.25 ± 12.13 g/j contre 119.89 ± 9.83 g/j en plaine. Par ailleurs, nous confirmons l'absence de différence entre mâles et femelles ($U = 137.5$; $p = 0.93$) avec respectivement 130.44 ± 12.77 g/j chez les mâles contre 119.67 ± 8.53 g/j chez les femelles, pour le taux de croissance. La comparaison entre années sur l'ensemble des individus montre qu'il n'existe pas d'effet significatif de cette variable au seuil 5% ($H = 7.68$; $p = 0.104$). Au sein de chaque sexe, aucun effet du lieu n'est trouvé, avec chez les femelles $U = 27$, $p = 1$ et chez les mâles $U = 44$, $p = 0.757$. En revanche, un effet de l'année peut être mis en évidence chez les mâles ($H = 11.33$; $p = 0.0231$) ce qui n'est pas le cas chez les femelles ($H = 2.79$; $p = 0.5928$). Ceci s'explique sans doute par l'existence de fortes variabilités inter-individuelles et intra-annuelles, comme le montrent diverses études (Gaillard *et al.*, 1992, Baubet *et al.*, 1994, Baubet *et al.*, 1995) et de très faibles effectifs pour certains de nos échantillons. Ainsi, pour les mâles, les années montrant les plus forts taux de croissance sont 1987 en plaine avec

195.59g/j et 1996 en montagne avec 221.08g/j. Inversement, nous déterminons un faible taux de croissance pour l'année 1994, en montagne, avec 71.11g/j. Cependant, dans ces trois cas, l'effectif est faible (1987, n = 2; 1996, n = 3 et 1994, n = 1). En outre pour l'année 1996 en montagne, la mesure est faite sur trois animaux capturés à chaque fois ensemble, et supposés appartenir à une même fratrie *sensu* Spitz et al. (1990). Or, il nous semble que les animaux d'une même fratrie montrent des tendances de croissance relativement similaires en fonction du temps (**figure 25**) comme l'ont souligné d'autres auteurs (Spitz *et al.*, 1990). Toutefois nous n'avons pas dans cette étude d'informations sur la variabilité entre différentes fratries pour une même année.

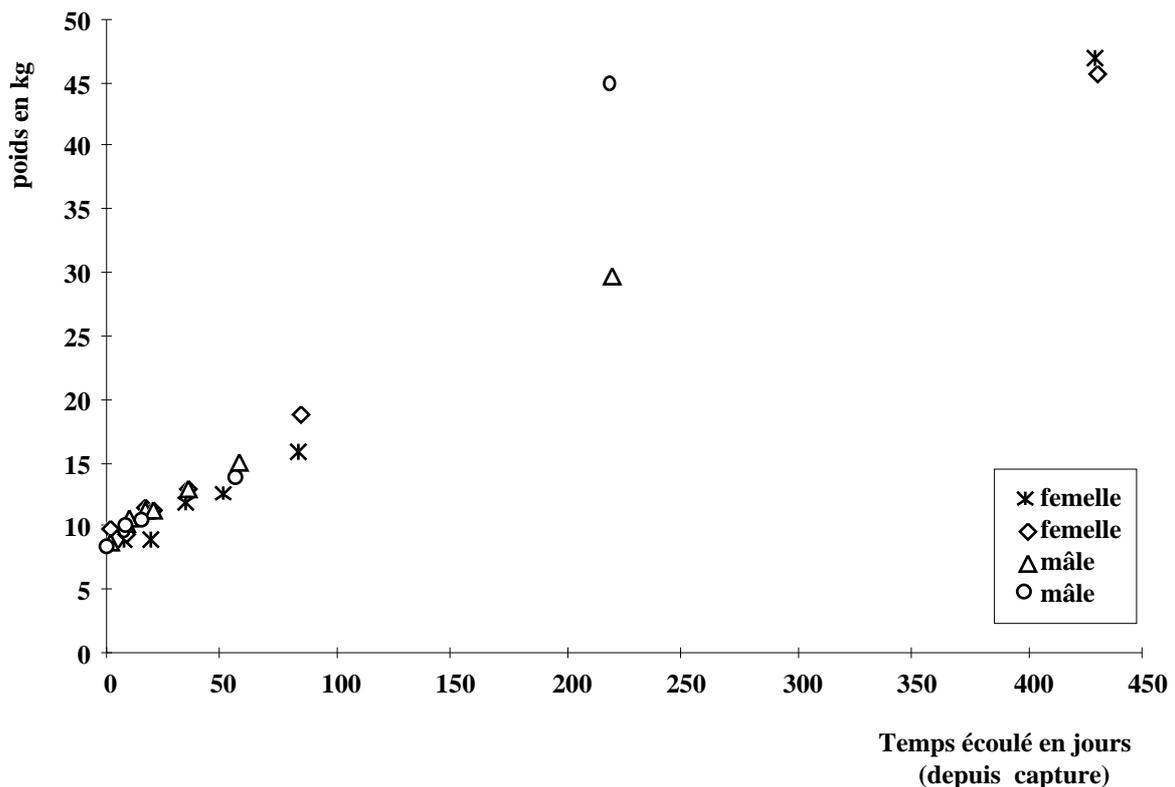


Figure 25 : Evolution de la croissance pondérale sur plus de 100 jours pour 4 animaux d'une fratrie capturée en 1995. Mâles et femelles montrent une tendance similaire pour une croissance linéaire sur environ 14-15 mois avec respectivement pour la femelle figurée avec des astérisques $y = 0.084x + 10.182$, $R^2 = 0.995$; $n = 6$; celle figurée par des losanges $y = 0.091x + 8.083$, $R^2 = 0.998$; $n = 7$; et le mâle figuré par des triangles $y = 0.094x + 9.681$, $R^2 = 0.997$; $n = 8$; celui figuré par des cercles $y = 0.168x + 7.572$, $R^2 = 0.989$; $n = 6$.

Sur les quatre individus suivis, nous observons une bonne homogénéité pour le patron de croissance, bien que tous n'aient pas une croissance rigoureusement identique (c'est-à-dire même valeur du taux de croissance). Il apparaît aussi que le patron de croissance linéaire individuel vérifié à l'échelle de trois mois puisse être étendu à une période beaucoup plus longue, qui avoisine les 14-15 mois pour cet exemple. Nous pouvons donc considérer que le patron de croissance est linéaire jusqu'à l'apparition du dimorphisme sexuel.

À partir d'informations sur des croissances pondérales à long terme et pour les animaux subadultes et adultes, nous avons établi d'autres estimations de taux de croissance journalier. Nous observons une grande variabilité des taux de croissance obtenus dans les deux sexes, sans qu'une tendance linéaire ne puisse être trouvée en fonction du temps (**figure 26**). Aucune corrélation significative n'est trouvée, que ce soit sur l'ensemble des individus (Approximation normale du coefficient de corrélation de Spearman : $Z = -1,38$; $p = 0,167$) ou pour chaque sexe, avec chez les mâles ($Z = -0,21$; $p = 0,834$) et chez les femelles ($Z = -0,76$; $p = 0,447$). Cependant nous observons une baisse de la variabilité entre taux de croissance avec l'augmentation de la période de temps servant à les calculer (**figure 26**).

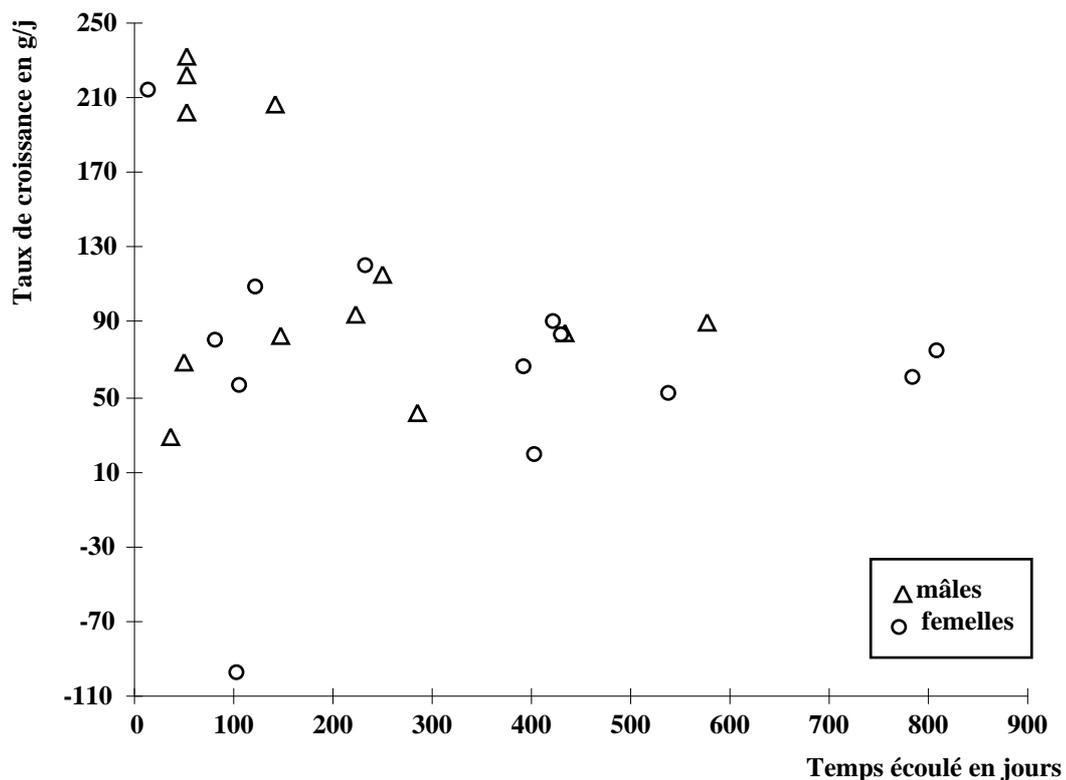


Figure 26 : Relation associant taux de croissance journalier et temps écoulé pour de longues périodes dans les deux sexes.

En ne considérant que les taux de croissance des animaux subadultes (12 à 24 mois) et ceux de jeunes animaux obtenus sur une longue durée (> 13 mois) nous obtenons un taux de croissance moyen de 76.44 ± 7.04 g/j pour les femelles ($n = 9$) et de 126.04 ± 28.36 pour les mâles ($n = 4$). La différence que nous trouvons apparaît significative ($U = 32$; $p = 0.0308$) et indique un taux de croissance moyen plus élevé chez les mâles par rapport à celui des femelles.

Il apparaît donc que le mécanisme inducteur du dimorphisme sexuel soit lié à une différence entre les taux de croissance chez les deux sexes après la première année. Ce patron est conforme à ce

qui est évoqué et décrit dans la littérature (Martin *et al.*, 1994 pour une revue chez les primates; Klein, 1984; Dzieciolowski *et al.*, 1990; Gaillard *et al.*, 1992; Maillard 1996 chez *Sus scrofa*).

Nos résultats pour les taux de croissance restent en accord avec ce qui figure habituellement dans la littérature (**tableau 18**).

Tableau 18 : Synthèse bibliographique relative au taux de croissance pondéral chez l'espèce *Sus scrofa*. Mise en évidence de facteurs intrinsèques et/ou extrinsèques susceptibles d'influencer les taux de croissance. [] = intervalle indiquant les valeurs extrêmes.

lieu	taux croissance journalier (g/j)	gain pondéral mensuel en kg	autres cas	observations	références
Pologne	177.68 phénotype noir 153.94 phénotype clair			taux de croissance calculé sur une période de 151 à 155 jours d'après les données.	Myrcha et Jezierski, 1972
USA	90.72 (1966) 49.90 (1967)			Les années 1966 et 1967 ont eu des productions de glands différentes (1966 : bonne ;1967 : pauvre)	Pine et Gerdes, 1973
France	Marcassins pendant six premiers mois de vie : 100.6	3.5 (M) 2.45 (F)		Estimation faite sur des périodes de temps très variables selon les cas. Les gains mensuels sont calculés entre 0 et 2 ans pour les deux sexes.	Dardaillon, 1984a
France		Les Dhuits 4.25 ± 0.7 (M) 3.12 ± 0.3 (F) La Petite Pierre 3.32 ± 0.5 (M) 2.04 ± 0.39 (F) La Petite Pierre 'effet glandée' avec : 4.1 ± 0.5 (M) 3.4 ± 0.6 (F) sans : 3.3 ± 0.4 (M) 3.2 ± 0.3 (F)	Les Dhuits gain pondéral moyen saisonnier en kg: Mai-Dec : 3.93 Jan-Avr : 2.24	Pour les gains pondéraux saisonniers pas de s.e. estimée.	Klein, 1984
USA			En 1981, les animaux perdent du poids pendant les mois d'été 0.07 ± 0.01 g/j	Etude qui souligne l'existence de périodes critiques fonction des ressources alimentaires	Baber et Coblentz, 1987

France	110			Différence de croissance pondérale entre années riches et années pauvres (glandée).	Pépin <i>et al.</i> , 1987
France			Variation saisonnière du taux de croissance journalier Jan-fev : - 25g/j Mar-Avr : 50g/j Mai-juin : 90g/j (entre 75 et 100 g/j) juil-août : 150g/j sep-oct : 103g/j Nov-Déc : 60g/j	Les estimations saisonnières ont été obtenues d'après la courbe. Différence de taux de croissance journalier moyen entre sexe et fonction de la saison : juil-oct 130 (F), 136 (M) nov-fév -3 (F), 40 (M) Par saison pas de différences significatives entre sexe Différence significative pour une même sexe entre saison.	Spitz <i>et al.</i> , 1990
France	Un peu > à 100			Pour différentes populations échantillonnées en Languedoc	Spitz et Valet, 1991
France	Mâles : 98.0 ± 34.44 120.17 ± 58.45 166.25 ± 21.45 173.00 ± 14.00 125.68 ± 10.12 98.67 ± 5.81 108.43 ± 32.51 Femelles : 73.00 ± 29.3 125.00 ± 116.1 162.00 ± 0.00 147.75 ± 21.38 120.32 ± 11.05 104.07 ± 5.79 98.86 ± 53.68			Chaque taux de croissance représente une moyenne calculée par année de 1983 à 1989. moyenne ± s.e.	Gaillard <i>et al.</i> , 1992
France	84.2 ± 33.9 121.9 ± 65.3 165.6 ± 37.5 142.2 ± 65.3 115.0 ± 64.0 100.7 ± 51.4 90.4 ± 69.4 93.0 ± 57.3 134.4 ± 61.9			Taux de croissance moyens cumulant mâles et femelles de 1983 à 1993 exceptée l'année 1990. moyenne ± s.e. (effectifs)	Baubet <i>et al.</i> , 1994

France	383 ± 90 [243 - 611]			Porcs d'élevage - race Gascogne Forte variabilité inter- individuelle des taux de croissance journaliers (durée 309 à 502 j)	Sans <i>et al.</i> , 1994
--------	-------------------------	--	--	---	------------------------------

II.2.3. Discussion.

Maillard (1996) indique une ressemblance morphométrique entre tous les sangliers des populations françaises, bien qu'entre populations, il puisse exister des différences de patron de croissance. Compte tenu de notre faible jeu de données morphométriques, il n'a pas semblé opportun de reprendre une analyse factorielle des correspondances, pour apprécier comment se positionnait notre population par rapport aux six étudiées par Maillard (1996). En effet il nous semble que l'intérêt est de caractériser les différentes populations à partir des animaux adultes c'est-à-dire ceux qui ont achevé leur croissance. Or c'est précisément pour cette classe d'âge que nous disposons du moins de données morphométriques.

En revanche on constate que le patron de croissance linéaire obtenu dans notre étude apparaît être parmi les plus longs de ceux qui sont trouvés dans la littérature. Or les taux de croissances calculés pour notre population ne diffèrent pas de ceux obtenus pour des populations du nord de la France (Gaillard *et al.*, 1992; Baubet *et al.*, 1994) où pourtant les animaux vivent dans un milieu considéré comme riche du point de vue des ressources alimentaires. En association avec ce patron de croissance, on montre une période de naissance plus tardive pour son début que dans les milieux de plaine du nord de la France (Vassant *et al.*, 1994). Cependant, nos observations concordent avec ce qui peut être attendu d'un point de vue théorique, il faut remarquer que beaucoup d'autres traits n'ont pu être étudiés. Ainsi on pourrait s'attendre à trouver associée à une taille de portée plus faible une masse à la naissance plus forte des nouveaux nés pour un investissement énergétique égal dans la reproduction par rapport au milieu où la taille de portée est plus élevée (Stearns, 1976, 1992). En montagne, l'avantage d'une masse plus importante à la naissance pourrait être associée à une meilleure survie postnatale (meilleure résistance de marcassins nés plus gros vis-à-vis des conditions climatiques sachant que la thermorégulation est imparfaite chez les jeunes individus (Mauget *et al.*, 1984). Cependant cette remarque sous-entend que la survie juvénile postnatale est une période critique pour les jeunes animaux comme le laissent penser certains auteurs (Boitani *et al.*, 1995b). La période de stress majeur la plus évidente pendant la phase postnatale, due à de forts changements physiologiques et sociaux chez les jeunes, intervient au moment du sevrage (Holden, 1989). Enfin pour terminer ce chapitre nous rappellerons que nos résultats sur le dimorphisme sexuel sont en accord avec l'hypothèse classiquement admise d'un investissement énergétique différent selon le sexe. En effet, les mâles investiraient plus longtemps dans la croissance que les femelles, l'intérêt supposé est d'acquérir une corpulence suffisante leur autorisant un accès à la reproduction (vainqueur

à l'issue des combats inter-mâles Meynhart, 1991; Beuerle, 1975). Dans le cas des femelles, on explique le patron de croissance par un investissement dans la reproduction dès que le poids seuil nécessaire à la parité est atteint, ceci se faisant aux dépens de leur croissance corporelle (Spitz *et al.*, 1990; Dzieciolowski *et al.*, 1990). Néanmoins ces ajustements doivent se faire sur les bases de compromis optimum entre les différents traits d'histoire de vie, et dans les limites de contraintes imposées par le milieu de vie (Stearns, 1977).

Résumé

Reproduction

Nous démontrons que les périodes de rut et de mise bas sont plus tardives qu'en milieu de plaine. En effet, les naissances les plus précoces que nous avons pu estimer d'après les captures ont lieu en avril.

Au cours de cette étude, nous observons que la période principale pour les naissances s'étale du mois d'avril au mois de juin. À ce jour, nous considérons donc que les naissances sont plus synchronisées dans le cycle annuel.

Nous observons une taille de portée moyenne de 4.1 petits, comparable à celle trouvée dans d'autres populations françaises.

Morphométrie et croissance

Nous mettons en évidence un dimorphisme sexuel pour la masse à partir de la classe d'âge 14-19 mois. Ce dimorphisme s'explique par un taux de croissance journalier différent entre mâles et femelles après un an.

Les caractéristiques allométriques reliant la taille et la masse des sangliers indiquent un morphotype plus 'plat' que celui obtenu en Camargue.

Nous n'observons aucune différence de masse entre plaine et montagne pour le poids du coeur pour les deux sexes.

Nous obtenons une relation marquée entre les poids pleins et les poids vides similaire à celle d'autres populations françaises.

Nous observons, pour la première année de vie, une croissance identique pour les deux sexes. De plus, les estimations de taux de croissance journalier donnent des valeurs moyennes comparables à celles obtenues en milieu de plaine.

III. Troisième partie : Occupation de l'espace

Introduction

Un autre aspect de la biologie des populations ayant reçu une grande attention est la répartition spatiale des animaux à travers les concepts de domaines vitaux et de territoire (Wittenberger, 1981). Pour aborder l'étude de l'occupation de l'espace, différentes techniques peuvent être envisagées en fonction des objectifs de l'étude et des moyens financiers alloués. Ainsi il est possible d'observer des animaux à distance lorsque les conditions environnementales (terrain dégagé) et le rythme d'activité de l'espèce (mœurs diurnes) facilitent ce travail (e.g Monfort 1974, chez le phacochère *Phacochoerus aethiopicus*). Des informations sur cette occupation de l'espace peuvent être obtenues par le relevé d'indices d'activité et/ou de présence (Dardaillon, 1984a; Abaigar, 1992a chez le sanglier). Toutefois, pour l'étude de l'occupation de l'espace, la technique qui offre la plus grande gamme de possibilités est la radiotélémétrie (Laundré *et al.*, 1987; Andreassen *et al.*, 1993). En effet, elle permet d'établir un protocole d'étude précis. Dans le cas d'études comportementales, elle permet d'effectuer des suivis sur un cycle de 24 heures ou plus, avec un intervalle de temps déterminé entre deux localisations consécutives et ceci pour un type d'individu choisi (e.g Janeau, 1994; Cousse, 1994 pour des exemples chez le sanglier). De plus, comme l'indiquent souvent les travaux de synthèse (White et Garrott, 1990; Blanc, 1996) son utilisation permet d'obtenir des informations de façon continue et précise dans des milieux où l'observation directe est difficile, comme le milieu de forêt (Meyer, 1996), ou le milieu aquatique (Blanc, 1996). Par ailleurs avec l'évolution technologique, la radiotélémétrie a permis de suivre des animaux de plus en plus petits (Riecken et Raths, 1996, pour un exemple sur un coléoptère carabidé). Enfin, le matériel s'est développé en vue de l'obtention de mesures d'ordre physiologique (Hedd *et al.*, 1995, 1996 pour des exemples récents chez *Phoca vitulina*), ou comportemental (Exo *et al.*, 1996; Whittingham, 1996; Belowsky, 1981; Janeau *et al.*, 1987; Janeau et Hachet, 1988, Cousse, 1994) approche qualifiée de biotélémétrie par certains auteurs (Janeau et Hachet, 1988).

Notre étude de l'occupation spatiale repose sur l'utilisation de cette méthodologie, toutefois il nous a paru bon de présenter quelques informations complémentaires obtenues à l'aide de capture-marquage-recapture ou reprise. De fait nous avons subdivisé cette partie sur l'occupation de l'espace en deux grands thèmes :

- un qui abordera une occupation dite 'linéaire' des mouvements (Chapitre 2),
- l'autre s'intéressera plus à l'aspect spatial en terme de surface (Chapitre 3).

Au préalable, notre premier chapitre va présenter succinctement certains aspects méthodologiques permettant l'obtention des résultats.

Chapitre 1

Aspects méthodologiques

III.1.1. Matériels

La majorité des émetteurs utilisés ont été de type TXE-3 5.500, fabriqués par la Société TELEVILT (Ramsberg - Suède). Cependant quelques émetteurs de type Pulsar 2001, fabriqués par la Société H.B.N (St.Dizier - France) ont servi pendant la première année d'étude. Ils ont été fixés sur deux types de colliers, soit 'tout cuir' (Kenward, 1987; Maillard, 1996) et dans ce cas ils étaient destinés aux animaux adultes, soit 'extensibles' (Jullien *et al.*, 1990c) pour les animaux subadultes. À la fin de notre première année, seuls les colliers extensibles ont été conservés et posés sur tous les animaux. La gamme de fréquence de nos émetteurs était comprise entre 146 et 150 Mhz.

La réception a été assurée au moyen d'un récepteur FT 290R II (marque YAESU) couplé à une antenne 'YAGI' 7 éléments (marque TONNA) installée sur le toit du véhicule. Nous disposions également d'antennes deux éléments pour les approches sur les animaux 'à la bauge', et qui permettaient aussi de retrouver un collier à terre (animal mort ou collier cassé).

Le principe de la méthodologie de triangulation ne sera pas traité ici, nous renverrons le lecteur à des ouvrages de synthèse (Kenward, 1987; White et Garrott, 1990; Janeau, 1994; Maillard, 1996). L'ensemble de notre travail porte sur des données obtenues par une localisation 'peak' (Janeau, 1994) bien que cette technique semble un peu moins précise pour le positionnement de l'animal que par la méthode dite 'null peak' (White et Garrott, 1990; Janeau 1994). Toutefois, la performance de la méthode 'null peak' n'a pas été démontrée en milieu de montagne. Cette méthode est même évitée par certains auteurs (D'Andréa *et al.*, 1995) dans les zones à relief très accidenté c'est-à-dire perturbant pour les mesures de radiotéléométrie, phénomène bien connu (Garrott *et al.*, 1986; White et Garrott, 1990; Janeau, 1994; Maillard, 1996). Le degré de précision pour établir la position de l'animal dépend des objectifs de l'étude et apparaît très important pour les études comportementales si l'on veut déterminer des trajets d'activité ou mesurer l'utilisation des habitats (Mauget, 1980; Jullien *et al.*, 1990a; Maillard, 1996). Dans notre cas, l'objectif principal est de décrire les grandes tendances de l'occupation de l'espace en montagne. En effet, nous cherchons à apprécier si comme en milieu de plaine, le sanglier montre des habitudes sédentaires (Vassant *et al.*, 1992) ou bien si, dans ce milieu montagnard, un erratisme plus marqué voire un comportement nomade apparaît. Ainsi, en plusieurs occasions, des affirmations rapportant des migrations sur de longues distances (d'un bout à l'autre de la vallée) nous ont été formulées par des chasseurs locaux.

III.1.2. Notion de précision de mesure

Bien que nous n'ayons pas cherché à quantifier cet aspect très précisément (le sujet de l'étude n'est pas la précision des méthodes de radiotélémétrie en montagne), nous avons néanmoins constaté l'existence de biais à plusieurs échelles spatiales. Les problèmes se situent à l'échelle d'un 'microrelief' comme la présence d'une souche d'arbre déracinée ou d'un gros bloc de rocher qui entraînent une forte erreur de mesures angulaires (erreur angulaire variable de 30° à 90°). Par ailleurs, cela peut induire de très fortes différences de réception du signal sonore en fonction de notre position de réception et ce en l'espace de quelques mètres. A l'échelle d'un 'macrorelief', en présence d'une longue vallée encaissée, nous avons constaté l'impossibilité d'établir une localisation précise, à cause des phénomènes d'échos sur les parois de la vallée et/ou l'impossibilité d'obtenir des directions de triangulation sécantes (**annexe 5**).

Plus attendu, un risque d'erreur dans la localisation a également été constaté dans le cas de vallées assez encaissées faisant un ou des coudes; la localisation obtenue se situe souvent à l'entrée de la vallée, à l'endroit où les ondes peuvent passer et être reçues (**annexe 5**).

De tels problèmes peuvent induire de grandes pertes de temps si la vallée est inaccessible en véhicule. En effet, une localisation précise devra se faire par une approche dite manuelle (Kenward, 1987; White et Garrott, 1990) avec une antenne portative, ce qui peut nécessiter une demi-journée de terrain pour ne localiser qu'un seul individu (obser. pers.). Enfin il a été constaté que lorsqu'un animal passe une crête, la réception du signal sonore devient très rapidement inaudible et donc impossible même si la distance 'à vol d'oiseau' par rapport au collier reste relativement faible. Une perte de signal sonore peut subvenir à une distance très inférieure à ce qui se produirait s'il n'y avait pas d'obstacle.

Néanmoins, tout notre suivi de radiotélémétrie n'a pas été effectué dans ces conditions extrêmes, et afin d'obtenir une information sur l'erreur moyenne lors de la localisation des animaux, quelques essais ont été menés sur le terrain.

Tests préalables

Compte tenu de la complexité du milieu et des multiplicités des sources d'erreurs potentielles nous avons opté pour une approche en aveugle, c'est-à-dire qu'une personne déposait des colliers émetteurs sur le terrain puis une seconde personne les recherchait et les localisait comme si cela avait été des sangliers 'baugés'. D'ailleurs, la majorité de ces tests ont été réalisés lors des séances de radiolocalisations sur les sangliers étudiés. Cela a permis de minimiser la perte de temps dévolue à cette activité et de travailler en 'conditions réelles'. Nous n'avons pas quantifié, ni testé l'effet manipulateur, considérant qu'il était négligeable en accord avec Maillard (1996). À partir d'un nombre variable de directions (minimum deux) une position 'estimée' du collier est définie. On mesure à l'aide d'une règle graduée au demi-millimètre près, sur carte au 25 millièmes, la distance séparant la

position estimée de celle réelle du collier (position connue précisément). De la même façon, nous avons estimé une distance moyenne de proximité au collier (distance de localisation). Cette mesure est obtenue en faisant la moyenne des distances linéaires entre position réelle du collier et position du véhicule lors du relevé. Bien que notre approche soit légèrement différente des tests classiquement réalisés (e.g Maillard, 1996) nos résultats montrent une diminution de la précision du positionnement des colliers avec l'augmentation de la distance moyenne de localisation (**figure 27**) comme cela est souvent montré (e.g. Maillard, 1996; Braun, 1997).

Nous trouvons une erreur moyenne de positionnement de 170 ± 43 mètres ($n = 18$) ou de $114,5 \pm 19,9$ mètres ($n = 16$) si l'on ne tient compte que des localisations effectuées à moins de 1700 m, ce qui nous semble très largement satisfaisant, compte tenu de nos objectifs et des multiples sources de biais évoquées. L'absence de relation linéaire marquée entre précision du positionnement et distance moyenne de localisation est due à un nombre d'essais assez faibles ($n = 18$) et influencée par les effets 'microrelief' qui sont une source importante d'erreurs, même à proximité du collier.

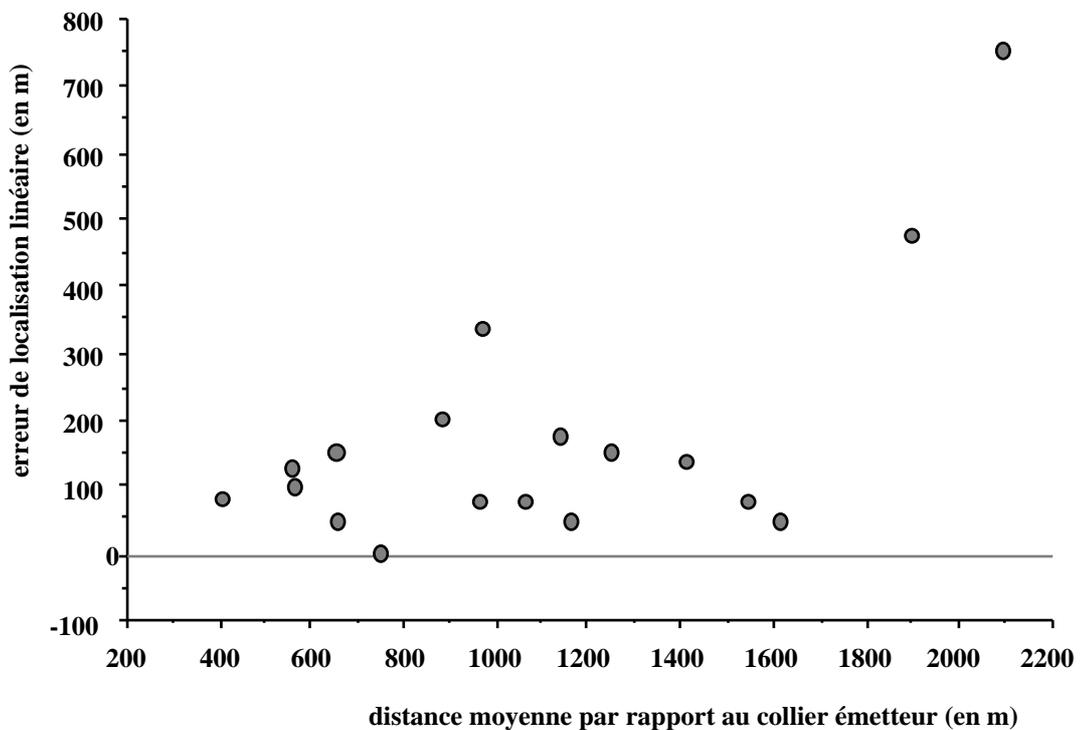


Figure 27 : Relation entre la précision de la localisation et la distance à laquelle le collier émetteur est localisé. L'effet 'microrelief' a été pris en compte dans cette analyse.

III.1.3. Animaux suivis en radiotélémetrie

Au total vingt-cinq animaux ont été équipés de colliers émetteurs (11 mâles et 14 femelles). Cependant pour un mâle, le contact a été perdu très rapidement sans que l'on ne puisse en expliquer la cause (panne de collier ou déplacement important ?). Pour les animaux suivis, nous avons une grande

variabilité sur la quantité et l'homogénéité des informations recueillies pour l'analyse de l'occupation de l'espace (**annexe 6**).

III.1.4. Logiciel utilisé pour l'analyse de données

Une étude récente compare les estimations numériques calculées sur des logiciels différents et pour les mêmes approches analytiques (différentes méthodes ont été testées comme celle des polygones convexes minimum, celle des noyaux, etc.) sur le même jeu de données et indique de fortes disparités dans les résultats obtenus (Gallerani-Lawson et Rodgers, 1997; voir **tableau 19**). De fait en suivant les conseils donnés par ces auteurs et notre expérience personnelle, nous avons sélectionné le logiciel Ranges V parmi ceux dont nous disposons (Ranges V (Kenward et Hodder, 1996), Ranges IV et Calhome (Kie *et al.*, 1996)). Outre le fait de disposer d'une gamme très large de méthodes d'analyse (ce qui n'est pas toujours le cas des premières versions notamment pour le logiciel 'Ranges'), il permet de passer facilement à d'autres logiciels comme Excel (ce n'est pas le cas de la version Ranges IV) permettant de saisir, compléter ou modifier très facilement les données. Cette précision sur le choix du logiciel de traitement des données vise à attirer l'attention du lecteur sur les estimations numériques qui vont être données dans la suite de ce travail.

Tableau 19 : Ordre de variation des estimations de surfaces de domaines vitaux obtenues à partir du même jeu de données en fonction du logiciel utilisé pour l'analyse de ces données. Le premier chiffre indique la valeur obtenue pour la taille du domaine vital en km² par les auteurs, les suivants le pourcentage de variation observé entre logiciels (indiqués en gras) que nous avons calculé en prenant comme référence la plus petite des deux valeurs de surface estimée.

Logiciels	Méthode polygones convexes minimum à 95%			
CALHOME	50.78	C/HR +27.1%		
HOME RANGE	39.96			
RANGES IV	65.67	R IV/HR +68.6%	R IV/C + 29.3%	R IV/T +18.6%
RANGES V	65.67	R V/HR +68.6%	R V/C + 29.3%	R V/T +18.6%
TRACKER	55.37	T/HR +38.7%	T/C +9%	
Logiciels	Méthode moyenne harmonique à 95%			
CALHOME	31.6			
HOME RANGE	90.98	HR/C +187.9%	HR/R IV +95.9%	HR/R V +118.1%
RANGES IV	46.44	R IV/C + 47%	R IV/R V +11.4%	
RANGES V	41.7	R V/C + 32%		
TRACKER	49.23	T/C +55.8%	T/R IV +6%	T/R V + 18.1%
Logiciels	Méthode kernel à 95%			
CALHOME	32.99	C/T +128.3%	C/R V + 0.1%	
RANGES IV	39.95	R IV/T +176.5%	R IV/C + 21.1%	R IV/R V +21.2%
RANGES V	32.96	R V/T +128.1%		
TRACKER	14.45			

III.1.5. Méthodes d'estimation des distances linéaires

Cette approche consiste à calculer la distance linéaire la plus courte entre deux bauges consécutives ou DRP (Janeau, 1994; Maillard, 1996). Ce calcul, effectué sur le principe du théorème de Pythagore, est réalisé directement par le logiciel RangesV (Kenward et Hodder, 1996, **figure 28**). Selon les modalités retenues pour le protocole de radiolocalisation, la distance inter-bauges n'apportera pas la même information selon le délai entre deux localisations consécutives (rythme quotidien ou non e.g Maillard, 1996).

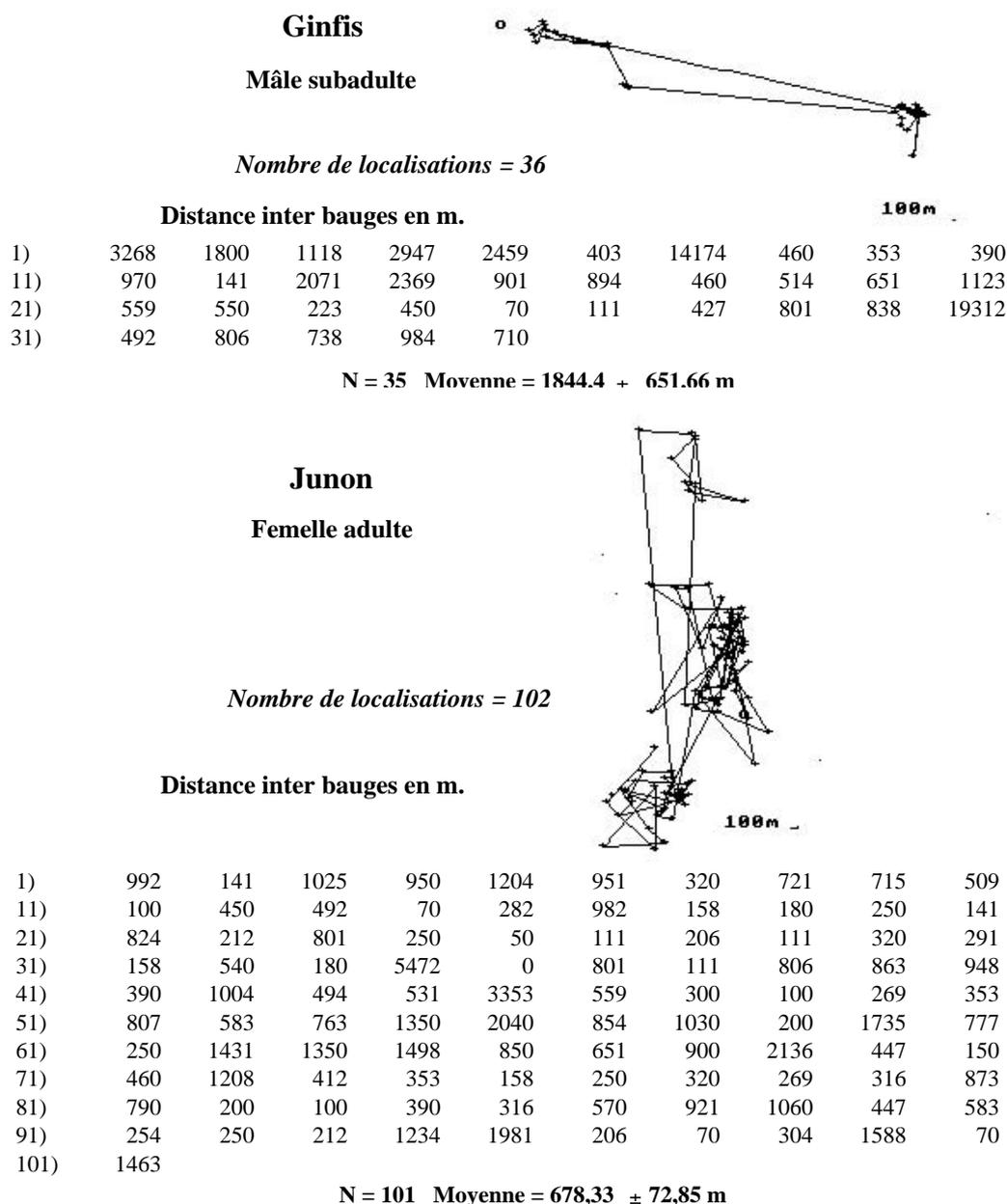


Figure 28 : Exemple de distances inter-bauges schématisées pour deux individus suivis durant cette étude. Chaque croix indique un point de localisation.

III.1.6. Méthodes d'estimation des surfaces de domaines de bauges

Parallèlement à l'évolution technologique généralisant l'utilisation de la télémétrie (ou biotélémétrie) pour l'occupation de l'espace, les méthodes statistiques d'estimations des surfaces de domaines vitaux ont connu elles aussi un intense développement théorique (Kenward, 1987; White et Garrott, 1990; Harris *et al.*, 1990; Andreassen *et al.*, 1993; Blanc, 1996 pour des revues). De façon simultanée, augmentait le nombre de logiciels pour les calculs de domaines vitaux (Blanc, 1996). Or, cette augmentation de diversité rend les comparaisons entre études, pour la même espèce assez approximatives compte tenu des biais existant (e.g. Gallerani-Lawson et Rodgers, 1997; **tableau 19**). De fait, nous avons choisi de présenter des estimations pour trois méthodes d'analyse différentes calculées à partir du logiciel RangesV (Kenward et Hodder, 1996).

Nous avons retenu la méthode des polygones convexes minimum, qui est la plus connue et la usitée car la plus ancienne (White et Garrott, 1990; Westrelin, 1993; Blanc, 1996). Par ailleurs, cette méthode est la seule qui puisse permettre une comparaison fiable entre études quel que soit le logiciel de calcul (Gallerani-Lawson et Rodgers, 1997). Cette méthode consiste à connecter les points de localisation extrêmes pour dessiner un polygone convexe, le plus petit possible puis de calculer la surface de ce polygone (Kenward, 1987; White et Garrott, 1990). L'inconvénient majeur de cette méthode est une surestimation de la taille des domaines vitaux surtout si quelques localisations sont dispersées (sensibilité aux points éloignés (outliers), Kenward, 1987). Une autre source d'erreur, avec cette approche, se produit lorsque les localisations sont à proximité de milieux inhospitaliers, autour d'un étang pour des animaux 'strictement' terrestres, puisque le domaine estimé risque d'englober une certaine surface d'étang non utilisable (White et Garrott, 1990; Andreassen *et al.*, 1993). Pour minimiser l'erreur d'estimation, la coutume consiste à ne conserver que la surface de domaine la plus fréquemment utilisée (domaine principal ou 'core area') en éliminant les points éloignés (outliers). Cette approche est largement subjective (Hodder *et al.*, 1998). Classiquement, le choix se réalise à partir d'une analyse progressive (**figures 29, 30, 31**) prenant en compte une proportion croissante de points (localisation). On obtient ainsi une courbe d'utilisation visualisant l'évolution de la surface du domaine calculé en fonction du pourcentage de points utilisés. La quantité de localisations à retenir pour l'estimation du domaine vital sera fonction des objectifs de l'étude et se basera sur les points de cassure de la courbe, synonymes de changements importants de surface du domaine vital (Hodder *et al.*, 1998 pour un exemple chez la buse variable *Buteo buteo*). Dans notre cas, nous avons retenu trois types de calculs, c'est-à-dire le domaine entier avec 100% des localisations (PCM 100). Il autorise une comparaison avec d'autres études, quels que soient les logiciels de calcul utilisés (Gallerani-Lawson et Rodgers, 1997). Nous avons également retenu les domaines à 95% et 90% des localisations respectivement (PCM 95 et PCM 90). En effet, pour tous nos sangliers nous obtenons un changement important de surface de domaine vital pour l'une ou l'autre de ces estimations. Ce phénomène a déjà été constaté chez le sanglier par d'autres auteurs (Maillard, 1996). De plus, cela devrait autoriser de plus larges opportunités pour comparer notre

étude à celles de la littérature si les logiciels de calculs donnent des résultats équivalents (exemple Range IV et Ranges V, **tableau 19**).

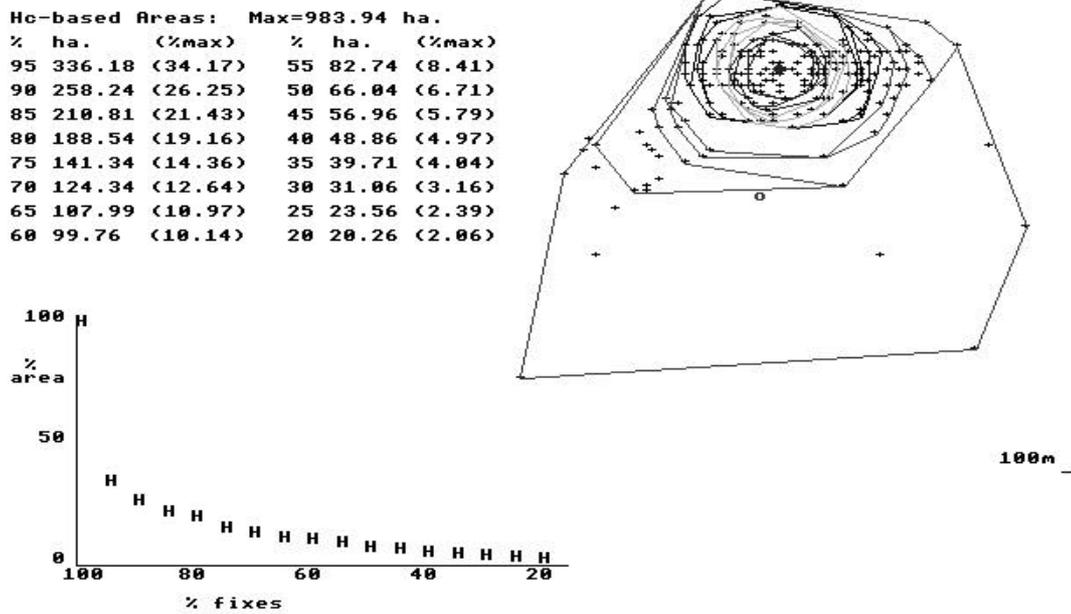


Figure 29 : Calcul des surfaces de domaines par la méthode des polygones convexes minimum avec le logiciel RangesV (Kenward et Hodder, 1996) autour de la moyenne harmonique pour notre sanglier dénommé Iélosubmarine (femelle subadulte). a) : Tableau du calcul des surfaces en fonction du pourcentage de localisations retenues. b) : Histogramme du pourcentage de la surface maximum (100%) exprimé en fonction du pourcentage de localisations retenues. c) : Tracé des différents noyaux, chaque petite croix correspond à une localisation et le petit cercle correspond au lieu de capture.

Une seconde approche utilise la méthode des noyaux. Cette méthode, non paramétrique, permet une approche souple de l'occupation de l'espace, et permet une interprétation quasi-directe de l'utilisation de certaines zones spécifiques du domaine vital (Westrelin, 1993; Hodder *et al.*, 1998 pour un exemple chez la buse variable). L'analyse utilisée repose sur la règle de proximité entre voisins (Kenward, 1987; Kenward et Hodder, 1996; Hodder *et al.*, 1998) délimitant assez précisément la ou les surfaces les plus utilisées par chaque individu (**figure 30**). Là encore trois types de domaines ont été retenus avec 100% (MN 100), 95% (MN 95) et 90% (MN 90) des localisations. Cette méthode permet d'appréhender des descripteurs de l'occupation de l'espace justifiant son intérêt dans le cas d'études prospectives sur les systèmes d'organisation sociale (Westrelin, 1993).

YM6 5/95 (N=47)
 Cluster-based Areas: Max=7138.19 ha.

%	ha. ($\langle \%max \rangle$)	nuc.	%	ha. ($\langle \%max \rangle$)	nuc.
95	1159.66 (16.25)	655	207.28 (2.90)	5	
90	814.72 (11.41)	7	50 112.88 (1.58)	5	
85	758.86 (10.63)	6	45 60.38 (0.85)	5	
80	663.64 (9.30)	6	40 44.98 (0.63)	5	
75	434.84 (6.09)	6	35 15.18 (0.21)	5	
70	434.84 (6.09)	6	30 12.18 (0.17)	5	
65	415.03 (5.81)	5	25 6.29 (0.09)	4	
60	222.48 (3.12)	5	20 4.40 (0.06)	3	

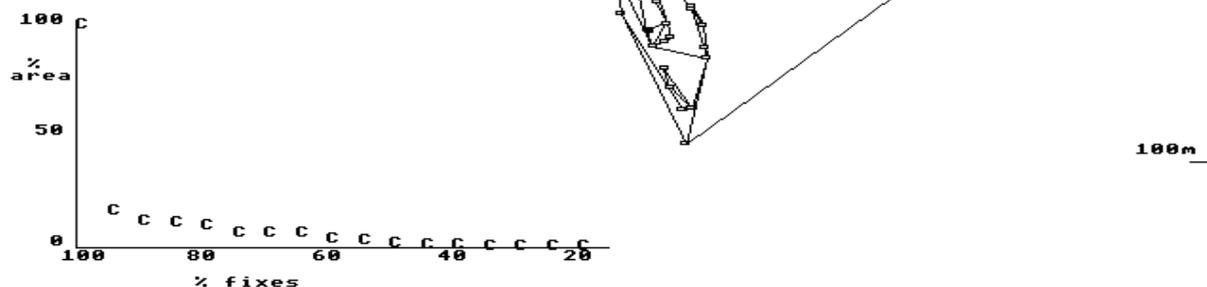


Figure 30 : Calcul des surfaces de domaines par la méthode des noyaux avec le logiciel Ranges V (Kenward et Hodder, 1996), pour notre sanglier dénommé Piout (mâle subadulte). La colonne **nuc** indique le nombre de noyaux retenu pour chaque surface. a) : Tableau du calcul des surfaces en fonction du pourcentage de localisations retenues. b) : Histogramme du pourcentage de la surface maximum (100%) exprimé en fonction du pourcentage de localisations retenues. c) : Tracé des différents noyaux, chaque petit rectangle correspond à une localisation et le petit cercle correspond au lieu de capture.

Enfin la troisième estimation des domaines calculés a été réalisée par la méthode de Kernel (**figure 31**), puisque c'est la méthode non paramétrique qui à ce jour semble la plus fiable, et la plus conseillée par les différentes revues sur ce sujet, pour estimer les domaines vitaux (White et Garrott, 1990; Harris *et al.*, 1990; Andreassen *et al.*, 1993; Kie *et al.*, 1996; Gallerani-Lawson et Rodgers, 1997). Néanmoins Westrelin (1993) indique que peu d'études d'approximation mathématique sur les biais et variances de cet estimateur ont été réalisées. Or elles sont nécessaires pour s'assurer de la performance de cette approche. Toutefois, l'utilisation de cette méthode d'estimation, est d'autant plus efficace et souhaitable que le nombre de localisations est grand (Harris *et al.*, 1990; Andreassen *et al.*, 1993) et donc, elle a été écartée lors des estimations des domaines mensuels. Chacune des trois méthodes d'analyse a été présentée chez un sanglier qui permettait de bien visualiser l'intérêt de la méthode et de l'analyse progressive (**figures 28, 29, 30**).

Isopleth Areas Max=1282.09 ha.

%	ha.	(%max)	%	ha.	(%max)
95	819.85	(63.95)	55	220.57	(17.20)
90	530.69	(41.39)	50	190.02	(14.82)
85	455.27	(35.51)	45	167.06	(13.03)
80	390.29	(30.44)	40	144.66	(11.28)
75	334.92	(26.12)	35	109.97	(8.58)
70	292.71	(22.83)	30	92.20	(7.19)
65	273.53	(21.33)	25	62.45	(4.87)
60	243.55	(19.00)	20	42.45	(3.31)

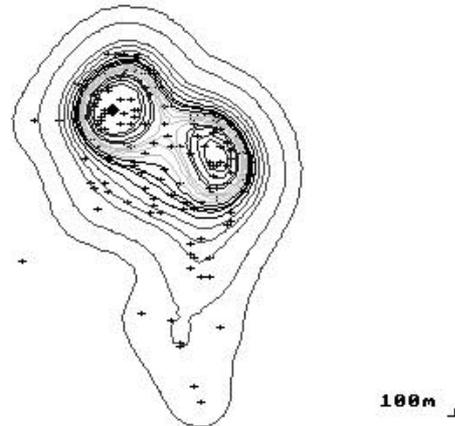
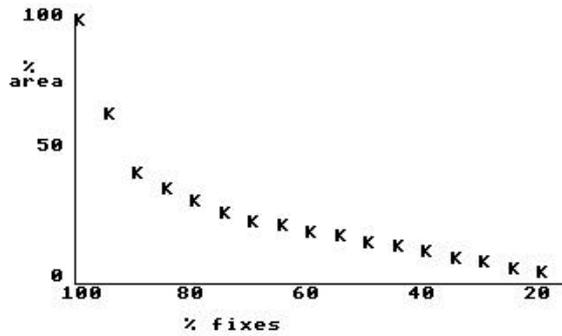


Figure 31 : Calcul des surfaces de domaines par la méthode de Kernel avec le logiciel RangesV (Kenward et Hodder, 1996) pour notre sanglier dénommé Quinine (femelle adulte). a) : Tableau du calcul des surfaces en fonction du pourcentage de points retenus. b) : Histogramme du pourcentage de la surface maximum (100%) exprimé en fonction du pourcentage de localisations retenues. c) : Tracé des différents domaines, chaque petite croix correspond à une localisation et le petit cercle correspond au lieu de capture.

Résumé

Nous rappelons quelques sources d'erreurs inhérentes à la radiotéléométrie en milieu de montagne dues à des problèmes d'échos ou de propagation de l'onde sonore.

Les tests de précision pour la localisation des animaux donnent une valeur moyenne (170 m) qui apparaît acceptable pour apprécier l'occupation de l'espace.

L'analyse porte sur vingt-deux animaux suivis en radiotéléométrie, qui permettent des études à différentes échelles temporelles.

Comme le nombre de logiciels qui permettent les analyses sur les domaines vitaux est de plus en plus important, et que, d'un logiciel à l'autre, les estimations peuvent varier de manière importante, nous avons retenu Ranges V pour ce travail. Nous présentons des estimations d'occupation de l'espace par trois méthodes de calcul différentes, ce qui permet une base de comparaison plus large avec la littérature.

Chapitre 2

Occupation de l'espace : Aspect linéaire

Introduction

L'objectif principal de ce chapitre est d'apporter quelques précisions sur des aspects concernant les déplacements linéaires, que nous avons identifiés à partir de nos suivis de radiotélémetrie et de capture-marquage-recapture. Les informations recueillies permettront d'étayer notre discussion sur l'occupation de l'espace pour des mouvements comme la migration, l'émigration ou la dispersion (Sinclair, 1984), importants par leur action sur la dynamique des populations. Nous présenterons d'abord une analyse de l'influence du sexe sur les distances inter-bauges, cette mesure de distance étant souvent utilisée pour décrire le patron d'activité journalière chez les sangliers (Janeau, 1994; Maillard, 1996). Ensuite nous décrirons l'occupation de l'espace en rapport avec l'aspect alimentaire à partir de capture-recapture. En effet, lors de la recapture nous supposons que l'intérêt du piège pour le sanglier est d'ordre alimentaire (principe d'attraction du piège). Nous pourrions donc apprécier comment se fait l'exploitation des différents pièges disposés sur notre zone d'étude. Se réalise-t-elle de façon aléatoire ou se concentre-t-elle plus sur les pièges d'un secteur pour les différents animaux ou groupes d'animaux ? En liaison avec cet aspect alimentaire, un autre aspect sera abordé par la mise en évidence ou non d'un patron d'éloignement vis-à-vis du point de capture. On pourra par ce biais aborder la notion de migration ou de dispersion (Sinclair, 1984). En effet, Johnson et Gaines (1990) indiquent qu'en dynamique de population, l'un des processus démographiques à connaître est la dispersion. Ainsi de très nombreuses études ont porté sur cette question avec l'apparition de nombreux modèles utilisant différents facteurs explicatifs à cette dispersion (Johnson et Gaines, 1990 pour une revue). Néanmoins il faut noter que ce terme a été employé pour divers usages en étant plus ou moins précisément défini (Greenwood, 1980; Sinclair, 1984; Johnson et Gaines, 1990). Ainsi deux aspects de la dispersion sont souvent distingués, celui de dispersion juvénile ("natal dispersal" Greenwood, 1980) et celui de dispersion adulte ("breeding dispersal" Greenwood, 1980). Le premier est utilisé pour un déplacement de l'animal entre le point de sa naissance et celui où il se reproduira, s'il survit et peut s'installer pour s'apparier. Le second s'applique à des animaux adultes, qui ont déjà participé à la reproduction mais qui se déplacent vers un autre site où ils participeront à nouveau à la reproduction. Chez les ongulés, de nombreux travaux se sont intéressés à la dispersion, notamment chez les cervidés (Robinette, 1966, chez le cerf mulet *Odocoileus hemionus* ; Clutton-Brock *et al.*, 1982, chez le cerf élaphe ; Nelson et Mech, 1984, chez le cerf de Virginie *Odocoileus virginianus* ; Gaillard, 1988, chez le chevreuil), avec la plupart du temps une dispersion biaisée en faveur des mâles. Chez le sanglier, il semble que la dispersion soit également, le plus souvent, le fait des mâles (Barrett, 1978; Boisaubert et Klein, 1984; Saez-Royuela et Telleria, 1986; Janeau et Spitz, 1990; Spitz et Valet, 1991; Boitani *et al.*, 1992 ; Vassant *et al.*, 1992; Baubet, 1993b; Caley; 1997).

D'après nos connaissances sur la biologie de l'espèce, notre principale attente est une mobilité plus grande chez les mâles que chez les femelles, et plus particulièrement chez les animaux subadultes.

Par ailleurs nous n'attendons pas d'effet de la durée sur la distance de dispersion.

III.2.1. Méthodologie

Distance inter-bauges

Au préalable, nous avons testé pour chaque individu si le rythme de localisation est susceptible de modifier l'estimation de la distance inter-bauges moyenne calculée. L'intérêt de cette analyse est un éventuel regroupement des différentes distances mesurées pour des analyses ultérieures. Elle a été réalisée pendant et hors période de chasse pour éviter un biais dû à ce facteur (Maillard, 1996).

À partir de comparaisons de moyenne non paramétriques (tests de Mann-Whitney, ou Kruskal-Wallis) nous avons recherché des différences entre DRP1 (c'est-à-dire une localisation le jour J et la suivante le jour J+1 qui peut être prise comme une mesure de la distance 'perçue' parcourue journalièrement (Laundré *et al.*, 1987)), DRP2 (localisation au jour J et la suivante au jour J+2) et DRP3-4 (seconde localisation le jour J+3 ou J+4). Nous faisons remarquer que le cas J+4 ne représente que 3.28% (64 sur 1949) des distances mesurées.

L'ensemble des comparaisons a été réalisé sur des mesures transformées en logarithme afin de normaliser la distribution des données (Legendre et Legendre, 1979a; e.g. Janeau, 1994 chez le sanglier).

Occupation de l'espace par capture-recapture (aspect alimentaire)

Cette approche permet l'obtention d'informations pour toutes les classes d'âge alors que la radiotélémetrie ne s'est intéressée qu'aux suivis d'animaux adultes ou subadultes. Cependant, comme nous l'avons montré dans notre première partie, l'information obtenue par recapture a été biaisée en faveur des jeunes animaux qui se font facilement attraper. Ce paragraphe repose sur une appréciation graphique des déplacements entre pièges à partir des cas les plus représentatifs.

Distance au point de capture

Nous avons calculé la distance entre chaque point de localisation par rapport à l'endroit où l'animal s'est fait attraper et a été relâché. Nous avons voulu évaluer si au fil du temps se dessinait un patron particulier d'éloignement par rapport à ce point précis. Comme pour les distances inter-bauges, nous avons examiné ce phénomène au niveau individuel. La recherche d'effets sexe, âge ou d'une interaction entre ces deux facteurs, a été réalisée au moyen d'une ANOVA2 sur les données transformées en logarithme ($\ln+1$) pour normaliser la distribution (Legendre et Legendre, 1979a).

Dispersion

Deux estimations de l'âge ont été utilisées pour analyser cet aspect des déplacements. Nous avons retenu l'âge au moment de la capture (C1) et celui au moment de la mort (C2 = âge à la capture plus temps écoulé jusqu'à la mort). Notre distance de déplacement correspond à la distance linéaire qui sépare le point de capture et le point de reprise. Compte tenu de nos faibles échantillons, l'hypothèse de normalité des données n'était pas respectée donc nous avons utilisé une analyse statistique non paramétrique sur les rangs, comparable à l'ANOVA 2 (Scheirer *et al.*, 1976 pour des détails), afin de tester l'interaction entre sexe et âge.

III.2.2. Résultats

Distance inter-bauges

Sur les 27 périodes hors-chasse testées, nous trouvons que dans plus de 96% des cas (26 périodes testées /27 au total) le rythme des localisations n'affecte pas de façon significative les moyennes entre les différentes DRP (DRP1, DRP2 ou DRP3). Cette absence de différence se retrouve dans 100% des cas (18/18) pendant les périodes de chasse (**annexe 7**). Cette observation s'accorde avec l'hypothèse de mouvements réguliers entre diverses zones de repos (dans notre cas 'les bauges') occupées cycliquement par les animaux à l'intérieur de leur domaine vital (Laundré *et al.*, 1987).

Pour la suite de notre travail, nous ne parlerons plus que de DRP en considérant que toutes sont équivalentes.

Effet du sexe sur la distance entre bauges successives

Il existe un effet du sexe sur la distance moyenne entre deux bauges successives aussi bien pendant la période de chasse ($t = 4.68$, $p = 0.0001$), que hors période de chasse ($t = 11.55$, $p = 0.0001$). Nous montrons dans ces deux cas, que les mâles ont une distance inter-bauges supérieure à celles des femelles avec respectivement 1389.48 ± 93.04 mètres contre 991.13 ± 38.44 mètres pendant la chasse et 1579.7 ± 69.26 mètres contre 883.1 ± 25.58 mètres hors période de chasse.

Variabilité individuelle pour chaque sexe

Au sein des deux sexes, nous constatons une forte variabilité inter-individuelle pour la distance moyenne entre bauges successives aussi bien pendant la saison de chasse ($F_{10,519} = 4.05$, $p = 0.0001$) chez les femelles et ($F_{5,180} = 8.43$, $p = 0.0001$) chez les mâles, qu'en dehors de cette période ($F_{12,785} = 5.92$, $p = 0.0001$) chez les femelles et ($F_{9,360} = 4.53$, $p = 0.0001$) chez les mâles. À titre indicatif, chez les femelles, les valeurs extrêmes trouvées sont respectivement de 466 ± 67 mètres pour la moyenne la plus faible, et 1579.2 ± 290 mètres pour la plus grande hors période de chasse. Durant la période de chasse, nous trouvons respectivement 761 ± 97 mètres et 1963 ± 512 mètres. Chez les mâles, nous trouvons, de la même façon, 741 ± 112 mètres opposé à 2297 ± 286 mètres

hors période de chasse, et des valeurs extrêmes de 586 ± 70 mètres et 1993 ± 267 mètres, pendant la chasse.

Occupation de l'espace par recapture (aspect alimentaire)

Une première constatation attendue, puisque notre dispositif de piégeage recherchait cet objectif, est que tous les pièges ne sont pas utilisés par les mêmes animaux. À partir des connexions établies entre certains pièges nous observons des échanges privilégiés entre les communes d'Albiez-le-Jeune et Montricher-Albanne (**figure 32**). L'hypothèse la plus probable pour de tels échanges est un passage par la ligne de crêtes séparant ces deux communes.

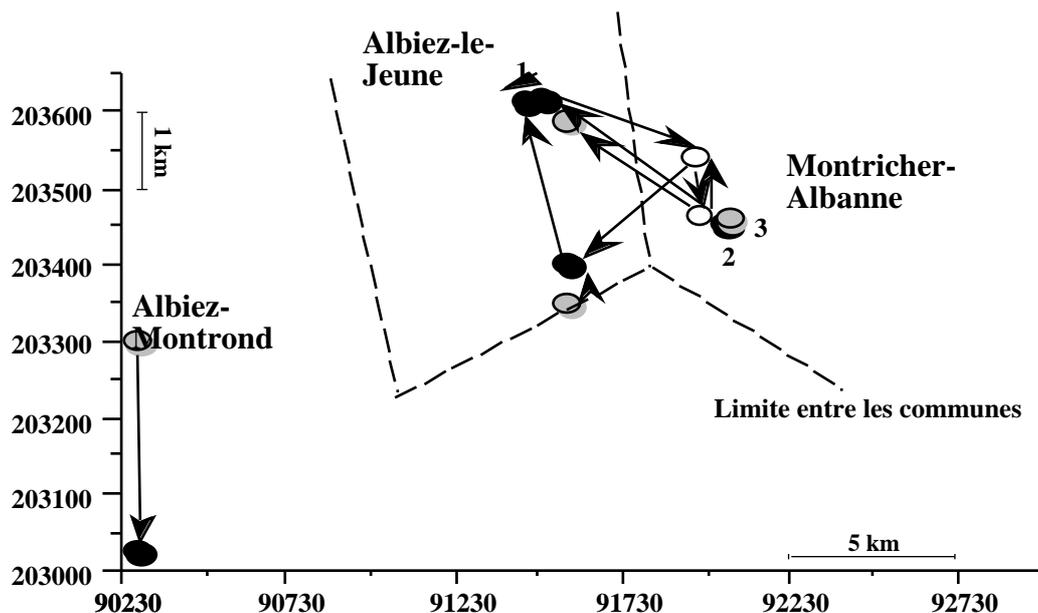


Figure 32 : Schématisation des relations impliquant les différents pièges qui ont permis des captures. Nous n'avons figuré que les distances suffisamment importantes pour la lisibilité du dessin (les recaptures dans un même piège ou entre pièges très proches ne sont pas indiquées). Les échanges sont représentés par des flèches échancrées. Les cercles blancs figurent des pièges à marcassins, ceux qui sont en grisés des grands pièges mobiles (GPM) et ceux qui sont en noirs des corral. La flèche droite, identifiée par le chiffre 1, indique un déplacement du piège entre les années 1995 et 1996 dans le sens indiqué. 2 indique un corral qui n'a été présent qu'en 1996. 3 indique un piège mobile qui était couplé avec un piège à marcassins en 1996. En 1995 au même endroit n'était présent qu'un piège à marcassins. Les axes des abscisses et des ordonnées sont exprimés en coordonnées Lambert (carte IGN 1/25000). La commune de Montricher-Albanne est séparée des deux autres par une ligne de crêtes.

L'analyse détaillée de la chronologie des captures, pour la zone où l'essentiel du piégeage s'est réalisé, montre une variabilité dans l'intensité des connexions entre pièges (**figure 33**).

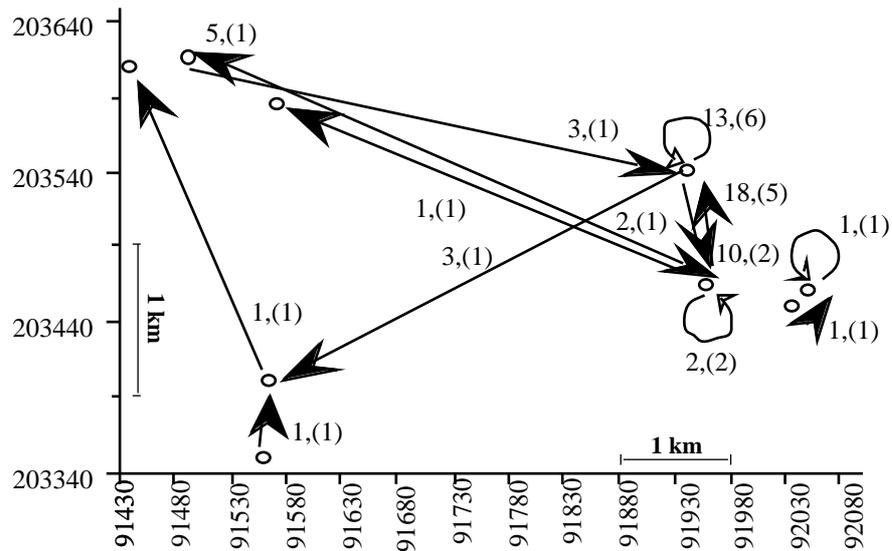


Figure 33 : Détail de la figure 32, montrant la principale zone d'échange entre les pièges et l'intensité des relations. Les flèches indiquent le sens des échanges, avec pour le premier chiffre le nombre total de sangliers impliqués alors que celui entre parenthèses exprime le nombre de sessions de recapture impliquées. Les axes des abscisses et des ordonnées sont exprimés en coordonnées Lambert (carte IGN 1/25000).

Nous observons une utilisation assez restreinte d'un espace délimité par les pièges à marcassins, avec quelques visites vers des zones plus éloignées. Cependant on restera prudent vis-à-vis d'une généralisation hâtive de cet exemple de fonctionnement pour l'ensemble de la population de sangliers du secteur. Toutefois, ce patron observé à partir des données de recaptures chez les jeunes animaux s'accorde bien aux résultats des suivis de radiolocalisations sur les femelles attrapées avec ces jeunes. Les domaines de bauges couvrent bien la zone de pièges à marcassins.

Cette localisation assez restreinte de l'espace est encore précisée à partir de deux études de cas pour lesquelles le nombre de recaptures est assez important (**figure 34**). On note que le patron général de l'utilisation de l'espace est le même pour les deux animaux (les trois mêmes pièges fréquentés en 1995). Cependant une étude de la chronologie d'utilisation de ces pièges montre des différences entre ces deux animaux, un peu surprenantes, dans l'hypothèse d'une utilisation synchrone d'un point d'agraine par un même groupe familial.

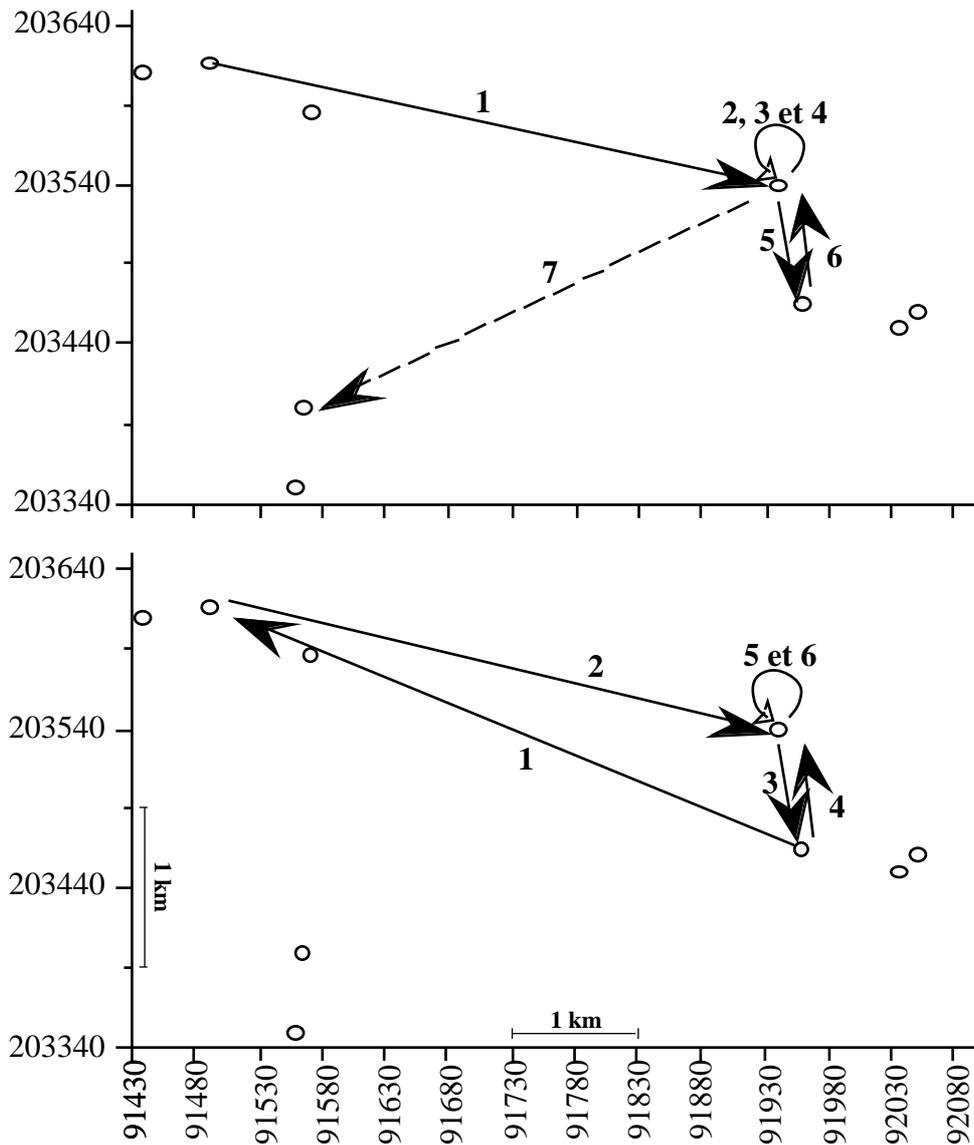


Figure 34 : Illustration de deux cas pour lesquels un nombre de recapture important a été effectué indiquant les relations possibles entre les différents pièges. Les chiffres indiquent la chronologie des sessions de captures. La flèche en pointillés indique une recapture effectuée l'année suivant le marquage (1996) tandis que les flèches en trait plein indiquent des recaptures effectuées la même année que le marquage (1995). Les axes des abscisses et des ordonnées sont exprimés en coordonnées Lambert (carte IGN 1/25000).

Tout d'abord la première capture des deux individus n'a pas eu lieu le même jour. Le premier sanglier (**figure 34**) est attrapé le 13 juin en compagnie de 9 autres individus, dans un piège à marcassins. Le second, (**figure 34**) est piégé le 21 juin dans un corral en compagnie de 7 autres marcassins et deux laies adultes. Le nombre d'allaites utilisées chez ces deux laies correspond exactement au nombre de marcassins les accompagnant dans le piège. Cette deuxième capture montre cinq marcassins déjà marqués parmi les huit et trois non marqués. À l'issue de ces deux captures, nous pouvons donc supposer l'existence d'un groupe familial avec au moins trois femelles (dont deux sont des adultes) et 13 marcassins. Ce fait a été confirmé par une recapture le lendemain, où deux des

trois individus nouvellement marqués ont été repris dans un piège à marcassins en compagnie de six autres petits dont cinq étaient déjà marqués. Notre hypothèse d'une compagnie avec trois femelles et maintenant 14 marcassins reste assez plausible. En effet, les captures se font de manière automatique donc on peut aisément expliquer pourquoi tous les animaux ne sont pas attrapés d'un seul coup, même si tous sont présents à proximité des pièges. L'harmonie d'une telle situation se complique à la capture suivante car le même jour des marcassins sont pris simultanément dans deux pièges à marcassins différents distants de près d'un 1 km (distance linéaire sur carte). Ainsi 12 marcassins (respectivement 9 et 3) sont capturés dont un animal non marqué. La distribution des animaux déjà marqués apparaissait aléatoire. Sur les trois jeunes marqués dans le corral, deux sont attrapés, chacun dans un des pièges avec des animaux marqués lors de la toute première capture (13/06). L'explication pour une telle capture devient double :

➔ Soit notre compagnie est bien structurée et reste groupée. Ainsi, après la visite vers le premier piège, le groupe dont l'effectif a diminué va s'alimenter vers le deuxième piège. Cela implique les remarques suivantes : les animaux restés libres, notamment les laies meneuses, ne seraient pas perturbés par la séquence de piégeage (bruit dû à la fermeture du piège et probables cris des jeunes animaux piégés). En effet, après une première capture, elles emmèneraient le reste des marcassins vers la deuxième zone de pièges. Un tel patron expliquerait bien le déséquilibre dans le nombre de petits attrapés dans les deux pièges. Enfin, cela indiquerait un fort intérêt pour le maïs, à ce moment précis de l'année, puisque ces animaux '*prendraient le risque de se faire piéger*' sachant qu'ils viennent de faire l'expérience d'un événement de piégeage de leurs congénères.

➔ Soit l'association des laies est assez lâche lors de la recherche de nourriture. Ces dernières conduiraient les marcassins aux deux points de piégeage différents de manière simultanée. Cette seconde hypothèse d'un groupe assez lâche, permettrait de réduire le nombre d'animaux lors de la recherche de nourriture. Cette approche renvoie à la notion de taille de groupe et d'optimalité de cette taille de groupe pour la recherche alimentaire (Bertram, 1978). L'agrégation en grand groupe pour l'alimentation ne se réaliserait qu'en présence de nourriture ponctuellement abondante (Shivik *et al.*, 1996). De plus, il est probable que ces regroupements pourront être influencés par la structure et les affinités sociales (Teillaud, 1986; Cousse, 1994). On s'attend à un degré de tolérance plus fort sur un point d'agrainage entre animaux apparentés (Teillaud, 1986). En effet, il est connu chez le sanglier des phénomènes de dominance entre compagnies '*différentes*' pour l'accès et le gain d'un point d'agrainage (Boulloire et Vassant, 1989; Delcroix, 1989; Delcroix *et al.*, 1990) ou entre individus, bien que cela puisse évoluer dans le cycle annuel (Schnebel et Griswold, 1983; Teillaud, 1986).

Il m'apparaît hasardeux de vouloir trancher de façon certaine entre ces deux possibilités. À ma connaissance, chez le sanglier, aucune étude sur un groupe où tous les individus seraient suivis de façon individuelle et simultanée (équipés d'émetteurs par exemple), ne rend compte d'un trajet suivi entre différents points de piégeage, ni du degré de cohésion de ce groupe lors du déplacement. Ainsi,

Cousse (1994) indique des fluctuations dans l'association des individus pour les groupes multifamiliaux.

Effet du sexe et de l'âge sur la distance par rapport au point de capture

Nous obtenons une interaction significative entre l'âge et le sexe sur la distance moyenne d'espacement vis-à-vis du point de marquage ($F_{1,1949} = 73.99$, $p = 0.0001$). Ainsi, chez les mâles une différence significative pour la distance d'éloignement au point de capture existe en fonction de l'âge ($t = -8.51$, $p = 0.0001$), les individus adultes s'éloignent plus que les animaux subadultes alors que, chez les femelles, aucun effet de l'âge n'est trouvé ($t = 0.93$, $p = 0.35$). À titre indicatif nous donnons les moyennes obtenues pour les quatre types d'individus sachant, que les tests ont été réalisés sur ces valeurs transformées en logarithme ($\ln x+1$). Nous trouvons pour les mâles subadultes 3.83 ± 0.18 km contre 7.99 ± 0.28 km pour les adultes. Chez les femelles, nous obtenons 1.93 ± 0.052 km pour les adultes contre 1.71 ± 0.049 km pour les subadultes. Cependant, pour les mâles adultes ces résultats ne sont obtenus que sur deux individus dont l'essentiel du suivi a lieu pendant la chasse. De fait nous pensons que l'effet âge ne serait dû qu'à un problème d'échantillonnage. En revanche nous remarquons dans les deux cas que les moyennes obtenues chez les mâles sont nettement supérieures à celles qui sont obtenues chez les femelles.

Cette situation permet aussi de faire un rapprochement entre l'occupation du milieu et le parcours alimentaire en accord avec ce qui a déjà été trouvé par de nombreux auteurs (Janeau et Spitz, 1984a; Janeau, 1990; Caley, 1997) pour le patron d'exploitation du milieu. Toutefois certains auteurs ne trouvent pas de différence significative entre sexes pour cette composante spatiale (Massei *et al.*, 1997a).

Pour l'éloignement par rapport à ce point de marquage, aucune tendance n'est mise en évidence en fonction du temps. Il semble exister diverses évolutions possibles depuis une occupation très fluctuante de l'espace à proximité de ce point de marquage (**figure 35a**). Dans d'autres cas, il peut exister un éloignement ou un rapprochement temporaire à ce point. Ces variations peuvent être perçues comme des petites migrations temporaires, qui pourraient éventuellement être associées à des changements altitudinaux (**figure 35b**). Enfin, pour un individu seulement, nous avons pu visualiser un déplacement à longue distance puis un retour après un laps de temps assez long (**figure 35c**). Si un tel phénomène s'était produit de façon similaire plusieurs années de suite, il aurait pu s'apparenter à un cas de migration *sensus* Sinclair (1984). Cependant il aurait fallu prouver que les déplacements s'effectuaient pour des raisons alimentaires. Or, cet animal s'est fait tuer pendant la saison de chasse après un nouveau déplacement.

Par ailleurs, dans cette étude, nous considérons que la plupart des grands déplacements sont dus à la chasse. À titre d'illustration, nous détaillerons deux exemples :

Dans un cas, un mâle subadulte a été suivi du 15/5/95 au 4/9/95, date à laquelle le contact n'a pas pu être établi. L'ouverture de la chasse a eu lieu le 10/9/95 et l'animal s'est fait tuer le 4/10/1995, à 35 km de son point de marquage. Toutefois, le collier ne fonctionnait pas lors de sa vérification bien que cette défaillance ne soit pas imputable à l'activité de chasse (balle dans l'émetteur comme cela a pu arriver). Comme cet animal n'a quasiment jamais bougé sur les 112 jours de son suivi avant la période de chasse, nous supposons que le collier est tombé en panne avant le départ de l'animal. Cependant nous ne pouvons pas exclure un départ entre le 4 et le 10 septembre 1995. Toutefois, nous privilégions l'hypothèse d'une influence directe de la chasse, par dérangement et une fuite devant les chiens. Ces dérangements peuvent d'ailleurs se produire plusieurs jours de suite (nous rappelons que le nombre de jours chassés par semaine est assez important, 4 jours).

Le second cas est celui d'une femelle tuée le 17/11/96 à 34 km de son point de marquage. Capturée marcassin le 31/8/1994, elle a été piégée en compagnie d'une laie adulte et de sept autres petits. La première année 2 petits se sont fait tuer à moins de 3 km du point de capture. Nous supposons donc que le groupe est resté sur place. La laie s'est faite tuer le 7/10/95, sur la commune limitrophe à environ 6 km du point de marquage. D'après les informations recueillies auprès des chasseurs, elle était accompagnée d'animaux pouvant correspondre à des marcassins devenus subadultes (le nombre exact n'a pas pu être déterminé). Là encore, nous supposons que le groupe vivait à proximité de la zone de capture. L'année suivante une femelle marquée marcassin en 1994 a été tuée le 23/10/96, à moins de 2 km du point de capture. Or, elle était accompagnée de 4 autres animaux de taille semblable. Ce patron reste compatible avec le suivi du groupe de départ. Puis, un mois après, notre femelle s'est faite tuer, à 34 km du lieu de marquage en compagnie de trois animaux de même corpulence. Le chasseur, qui nous a communiqué les informations, a affirmé être sûr de la présence d'au moins un autre animal, qui portait des marques auriculaires. Nous supposons donc que c'est toujours le même groupe qui a été suivi et que ce grand déplacement est directement dû à un dérangement par la chasse.

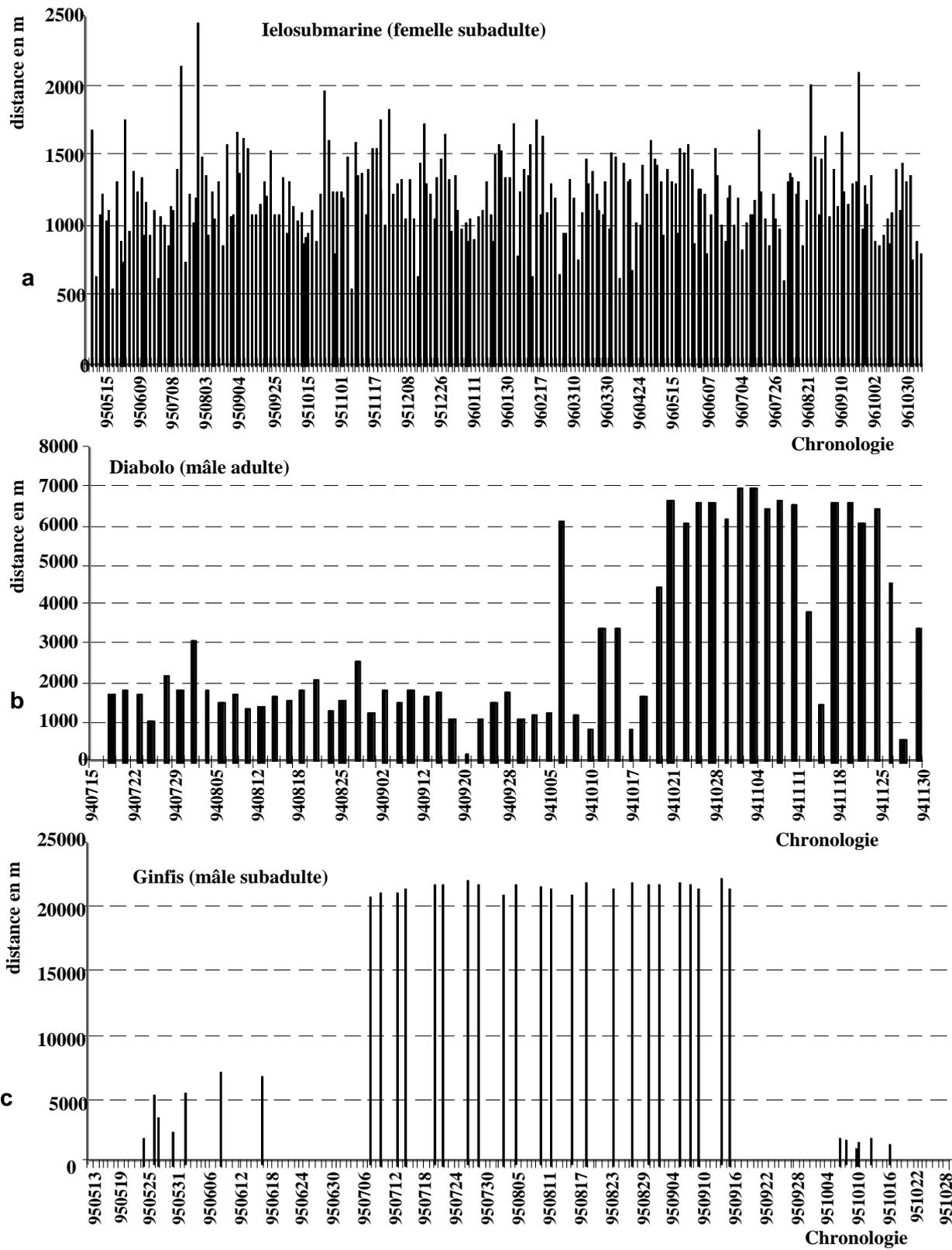


Figure 35 : Evolution de la distance de bauges par rapport au point de capture en fonction du temps. L'échelle des ordonnées indique une distance en mètres alors que celle des abscisses donne les dates de localisations. a) Le patron d'occupation de l'espace est fluctuant (le marquage a eu lieu le 15 mai 1995 = 950515). b) On constate une période d'éloignement relativement marquée pendant près d'un mois (marquage le 15 juillet 1994 = 940715). c) Animal montrant une période d'éloignement intense (plus de 20 km) pouvant être assimilée à une migration partielle (le

marquage le 15 juillet 1994 = 940715). Les zones blanches entre les histogrammes figurent des périodes pendant lesquelles le contact avec l'animal n'a pas pu être établi par radiotélémetrie malgré des recherches intenses.

Dispersion

Aucune relation linéaire n'est mise en évidence entre la distance parcourue par l'animal depuis le point de marquage en fonction du temps (**figure 36**).

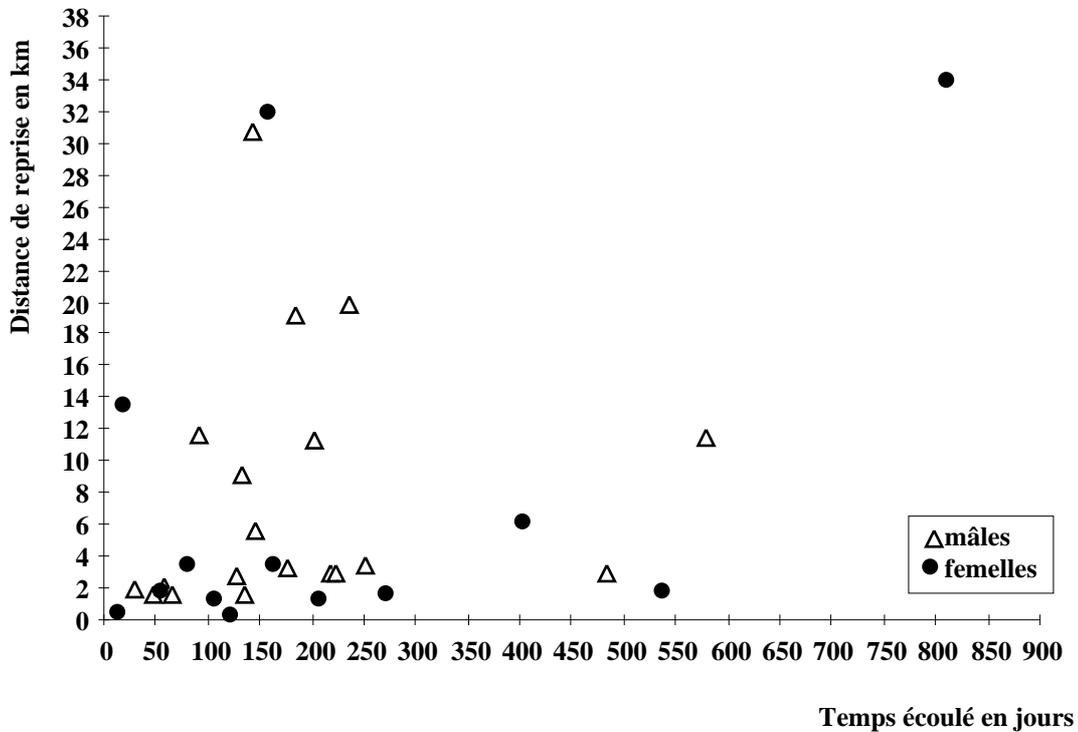


Figure 36 : Relation entre le temps écoulé et la distance de reprise des sangliers marqués pour les deux sexes

La proportion des reprises en fonction de la distance (**figure 37**) montre des déplacements plus lointains en faveur de mâles, par rapport aux femelles. En se fixant à un seuil de 5 km on obtient 42% pour les mâles au delà de ce seuil contre 30.8% pour les femelles. Cependant, dans l'hypothèse d'une équipartition vis-à-vis de ce seuil, nous obtenons une absence de différence significative entre mâles et femelles, pour les proportions de part et d'autre du seuil ($\chi^2 = 2.743$; ddl = 3; $p = 0.433$). Si l'on fixe le seuil à 10 km, distance souvent choisie dans la littérature pour cette espèce (Spitz *et al.*, 1990; Spitz et Valet, 1991), nous observons une proportion de mâles se déplaçant au-delà de ce seuil supérieure à celle des femelles ($\chi^2 = 8.29$, ddl = 3; $p = 0.0403$). Ce patron est encore plus net, si l'on ne conserve que les animaux qui ont évolué entre 0 et 20 km de distance par rapport à leur point de marquage ($\chi^2 = 9.096$, ddl = 3; $p = 0.028$). Enfin, nous constatons que la proportion de mâles repris à moins de 2 km de leur point de marquage est très faible par rapport à celle des femelles et significativement différente d'une équiprobabilité des répartitions ($\chi^2 = 16.8$; $p = 0.0008$) avec respectivement 15.8% pour les mâles contre 53.8% pour les femelles. D'autre part, seul des mâles

juvéniles sont repris à une distance inférieure à 2 km c'est à dire des animaux faisant encore partie des compagnies (**figure 37**).

Nous montrons une forte interaction sexe-âge sur la distance de déplacement des animaux aussi bien pour l'estimation à partir de l'âge à la capture ($\chi^2 = 94.90$, ddl 2, $p \ll 0.0001$) que pour celle avec l'âge à la mort ($\chi^2 = 94.94$, ddl 2, $p \ll 0.0001$). De fait, on présentera à titre indicatif les résultats obtenus pour les deux estimations de l'âge (**tableau 20**).

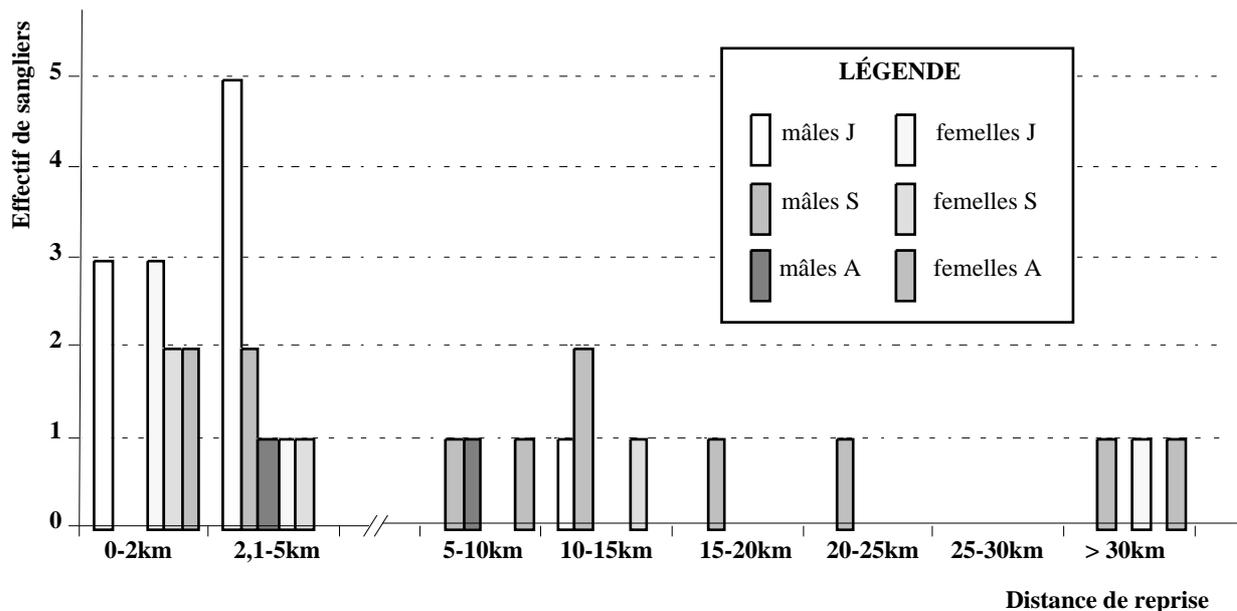


Figure 37 : Distribution de la distance de reprise en fonction du sexe et de l'âge à la capture. L'axe des abscisses donne des classes de distances, celui des ordonnées un nombre d'individus.

Tableau 20 : Comparaison des distances moyennes de déplacement par rapport au point de marquage calculé soit en fonction de données de recapture, soit en fonction de données de reprise (chasse) pour les deux sexes. Dans le tableau sont données les valeurs des rangs (en style gras) et celles des moyennes calculées par sexe (style normal). La comparaison a été effectuée par des test de Mann-Whitney (U) compte-tenu des très faibles effectifs (n).

Age	à la capture			à la mort		
	jeunes	M (9) = 8.1 F (5) = 6.4	3.66 km 8.04 km	U = 28 p = 0.459	M (7) = 6.07 F (3) = 4.17	2.61 km 1.47 km
subadultes	M (8) = 7.75 F (4) = 4	13.67 km 5.05 km	U = 26 p = 0.089	M (7) = 7 F (5) = 5.8	12.63 km 10.82 km	U = 21 p = 0.57
adultes	M (2) = 3.5 F (4) = 3.5	4.15 km 10.3 km	U = 4 p = 1	M (5) = 5.4 F (4) = 4.5	8.76 10.3	U = 12 p = 0.624

III.2.3. Discussion

Une première remarque concerne la notion de dispersion. Ainsi chez le sanglier beaucoup de travaux parlent de dispersion (Barrett, 1978; Boisaubert et Klein, 1984; Saez-Royuela et Telleria, 1986; Janeau et Spitz, 1990; Spitz et Valet, 1991; Boitani *et al.*, 1992 ; Vassant *et al.*, 1992; Baubet 1993b; Caley 1997). À notre connaissance, cette définition semble surtout fondée sur une distance parcourue à partir d'un point de marquage. Ainsi, la mise en évidence d'une reproduction, après le déplacement, attendue pour parler de dispersion (Greenwood, 1980) n'est jamais démontrée ni même évoquée dans ces études (ref. op. cit.). Or, d'après nos informations de radiotélémetrie et celles issues d'autres travaux (Maillard, 1996, Brandt *et al.*, 1998) il apparaît que des déplacements à longue distance sont possibles sans être synonymes de dispersion. En effet, il a été constaté qu'après un éloignement à longue distance pendant une durée variable, sous l'influence d'un dérangement lié à la chasse, les femelles survivantes sont revenues mettre bas sur leur zone de naissance (Maillard, 1996). Dans notre cas, les informations obtenues sur des animaux tués à longue distance ne nous ont pas permis de vérifier une reproduction après déplacement et avant la mort, donc nous préférons parler de déplacement plutôt que de dispersion pour la suite de ce travail.

Les faibles effectifs sont responsables de l'apparente grande différence entre les valeurs indiquées pour les moyennes de déplacements entre sexes. Ces valeurs doivent donc être considérées avec précaution. En effet dans certains cas une moyenne de 10 km pourra être due à un individu qui a parcouru 30 km alors que tous les autres n'auront quasiment pas bougé de place (par exemple femelles juvéniles **figure 37**). Or, le fait qu'on retrouve un animal à 30 km de son point de capture peut avoir comme signification :

- ➔ soit une vraie dispersion de l'animal vers cette nouvelle destination où il s'établit, vit, et se reproduit avant sa mort, sans retour dans sa zone d'origine (Greenwood, 1980)
- ➔ soit un déplacement provisoire durant lequel l'animal se fait tuer loin de son lieu de résidence habituel. Suite à ce déplacement, l'animal serait revenu, après un temps plus ou moins long, à son point de départ pour se reproduire, phénomène montré chez le sanglier (e.g. Maillard, 1996). Par ailleurs, ce déplacement pouvait n'être qu'une étape d'un mouvement de migration si la cause du déplacement est d'ordre alimentaire (Sinclair, 1984). Or, de tels phénomènes sont signalés chez certains mammifères en milieu de montagne (Singer *et al.*, 1981; Heptner *et al.*, 1989 chez *Sus scrofa*; Koubek et Hrabé, 1996 chez le cerf; Loison 1995 chez le chamois et l'isard). Toutefois, par rapport à notre méthodologie de mesure des distances linéaires, nous ferons remarquer que les mouvements altitudinaux n'impliquent pas forcément de longue distance linéaire sur carte.

Nous montrons une absence d'effet 'temps écoulé' sur la distance de déplacement pour les deux sexes, par rapport au point de marquage. Ce phénomène est conforme à ce qui a déjà été trouvé dans d'autres études (Dardaillon et Beugnon, 1987; Caley, 1997).

Nos résultats pour les déplacements sont en accord avec ce qui est trouvé habituellement dans la littérature (Barrett, 1978; Erkinaro *et al.*, 1982; Boisaubert et Klein, 1984; Saez-Royuela et Telleria, 1989b; Janeau et Spitz, 1990; Spitz et Valet, 1991; Boitani *et al.*, 1992 ; Vassant *et al.*, 1992; Baubet 1993b; Caley, 1997). En effet, la proportion de mâles se faisant tuer loin de leur point de marquage, entre 5 et 20 km, est supérieure à la proportion de femelles. Pour insister sur cet argument nous rappelons qu'au moment de l'arrêt de l'étude, il restait un effectif plus important de laies que de mâles, suivies par radiotélémetrie à proximité de leur point de marquage (4 contre 1).

Nous observons également une tendance à un déplacement plus important des animaux subadultes par rapport aux autres classes d'âge. Ce fait n'est pas nouveau puisque cette classe d'âge s'est souvent vue qualifiée 'd'erratique', principalement chez les mâles pour l'espèce *Sus scrofa* (Maillard, 1996). Il est possible, et même probable, que ces déplacements plus importants chez les subadultes soient en partie dus à l'existence d'une dispersion juvénile (Greenwood, 1980), au moins chez les mâles. Toutefois un tel phénomène peut aussi exister chez les femelles (Barrett, 1978 chez *Sus scrofa*).

Résumé

Nous démontrons une absence d'influence du rythme de localisation sur les distances inter-bauges obtenues.

Nous soulignons une grande variabilité inter-individuelle aussi bien chez les mâles que chez les femelles pour les distances inter-bauges moyennes.

Nous observons pour les individus montrant un nombre de recaptures élevées que celles-ci ne se répartissent pas aléatoirement sur tous l'ensemble des pièges disponibles de la zone d'étude. Nous suspectons donc une occupation de l'espace assez restreinte, dans un cadre alimentaire, qui s'effectue sur un nombre relativement réduit de pièges par rapport à ceux disponibles.

Nous pouvons distinguer trois grands patrons d'occupation de l'espace par rapport au point de marquage. Deux de ces patrons suggèrent des migrations temporaires sur des durées plus ou moins importantes, qui parfois peuvent être associées à un long déplacement spatial (1 seul cas).

Nous montrons l'influence du sexe et de l'âge sur la distance de déplacement des animaux. Comme en plaine, nous observons des déplacements plus importants chez les mâles par rapport aux femelles. Les animaux subadultes tendent à être plus mobiles que les adultes.

Chapitre 3

Occupation de l'espace : Approche spatiale

Depuis Burt (1943) le domaine vital est défini comme l'ensemble des lieux fréquentés par un individu durant une période donnée. Cette définition comprend une composante spatiale et une composante temporelle qui dépend du pas de temps retenu pour définir un domaine vital, (journalier, mensuel, saisonnier, annuel). Notre approche se base sur l'estimation du domaine de bauges, c'est-à-dire le regroupement d'un ensemble de localisations effectuées en journée, lorsque l'animal est en phase de repos (dans sa 'bauge'). Nous faisons remarquer que l'estimation du domaine de bauges sur une longue durée permet une bonne approximation du domaine vital (Maillard, 1996; Rassat, 1996; Brandt *et al.*, 1998). Ce chapitre visera à caractériser l'occupation de l'espace, à partir du domaine de bauges, pour différents facteurs comme les ressources alimentaires ou la quiétude, susceptibles de le modifier au niveau spatial et temporel (e.g Wittenberger, 1981). Par ailleurs, une analyse des relations spatiales entre animaux sera examinée succinctement afin d'apprécier si les règles sociales déterminées dans d'autres milieux restent valables en montagne (e.g Delcroix *et al.*, 1990; Cousse, 1994)

Une première approche fondée sur l'ensemble des histoires individuelles de suivi par radiotélémetrie, s'attachera à définir les grandes règles de l'occupation de l'espace du sanglier en montagne. Les domaines calculés seront dits domaines complets et assimilés au domaine de bauges annuel. En référence aux connaissances actuelles chez cette espèce (voir **annexe 8**), on s'attend à trouver une différence des surfaces occupées en fonction du sexe de l'animal.

➔ *Nous attendons une taille moyenne de domaines vitaux supérieure chez les mâles par rapport aux femelles.*

Par ailleurs, une appréciation de la fragmentation de ces domaines a été mesurée. En effet, une hypothèse de travail est l'existence de migrations altitudinales liées aux variations des conditions environnementales (disponibilité en ressources alimentaires, condition d'enneigement par exemple). Dans l'hypothèse de migrations saisonnières nous devrions observer, à l'échelle du domaine complet, une certaine fragmentation de ces domaines.

➔ *Nous faisons l'hypothèse d'une fragmentation plus marquée du domaine vital en montagne par rapport au milieu de plaine, qui traduira une occupation de l'espace influencée par des déplacements saisonniers.*

Dans un deuxième temps, nous analyserons les variations des domaines de bauges au niveau saisonnier. Deux mesures différentes de 'saisonnalité' ont été considérées. La première se fonde sur

le cycle saisonnier annuel classique. Dans ce contexte, nous étudierons l'évolution d'éventuelles variations de taille des domaines de bauges au fil des saisons. Cette analyse sera réalisée pour chaque sexe et nous discuterons les variations en rapport à des facteurs extrinsèques (ressources alimentaires, période de rut ou de mise-bas) et/ou intrinsèques (densité, dispersion) susceptibles d'expliquer ces variations.

Notre deuxième mesure de saisonnalité opposera les périodes de chasse et celle hors chasse. En effet, la chasse sur notre secteur d'étude repose sur une organisation en A.C.C.A. (Association Communale de Chasse Agréée). La législation impose que chaque société de chasse mette une partie de son territoire en 'réserve de chasse' c'est-à-dire une zone où ne se pratique pas l'action de chasse. Donc, cette disposition établit des zones refuges potentielles durant la période de chasse. En principe, la surface mise en 'réserve de chasse' représente environ 10% de la superficie de la commune (Charlez, 1993). Or, en montagne les communes peuvent être très étendues (jusqu'à 7519 ha pour la commune de Saint Jean d'Arves, d'après FDC 73). De fait, si la zone 'réserve de chasse' est délimitée d'un seul tenant, 10% peuvent représenter une superficie qui peut englober le domaine vital annuel d'un animal ou d'une compagnie. Outre l'existence de ces réserves de chasse, il faut noter la présence de forêts domaniales, qui sont chassées de façon peu intensive et donc qui peuvent avoir un rôle similaire à celui de ces réserves (pour la suite de l'étude nous n'avons travaillé que sur les réserves). Dans cette approche nous tenterons de mettre en évidence des variations de stratégie de l'occupation de l'espace en fonction des zones de quiétude. La cause proximale testée pour expliquer les éventuels changements de stratégie d'occupation de l'espace est le dérangement engendré par l'action de chasse. Nous nous demanderons :

- *Existe-t-il des modifications de l'occupation de l'espace dues à l'activité cynégétique ?*
- *Est-ce que les zones de réserve sont utilisées de façon identique pendant et hors période de chasse ?*

Un troisième stade d'appréciation de l'occupation de l'espace se fera au niveau mensuel. Nous estimerons les tailles de domaines de bauges au fil de l'année pour les deux sexes. Nous étudierons aussi les modalités d'occupation et d'utilisation de l'espace par les sangliers d'un mois à l'autre. Nous rechercherons l'existence de patrons particuliers qui pourraient refléter l'existence de migrations mensuelles régulières, ou au contraire de phases de sédentarité marquées. Cette analyse conduite dans les deux sexes permettra éventuellement de dégager des stratégies d'occupation de l'espace différentes d'un sexe à l'autre.

Pour chaque échelle de temps abordée, une appréciation des interactions sociales entre animaux a été recherchée pour estimer si en montagne les connaissances acquises pour d'autres milieux sont conservées. Cette approche sera regroupée dans un paragraphe unique.

Ensuite, deux paramètres typiques du milieu de montagne, l'altitude et l'enneigement, seront examinés pour quantifier leur action sur l'évolution de l'occupation de l'espace. La distribution altitudinale des animaux des deux sexes au fil de l'année sera appréciée à travers une évolution mensuelle moyenne. Dans le cas de la neige, son impact sera mesuré par les modifications de superficie induites sur les domaines de bauges calculés.

➔ *Nous nous attendons à une évolution cyclique caractérisée par une augmentation de l'altitude moyenne des domaines de bauges au printemps et en été, puis une décroissance de cette altitude en automne et plus particulièrement en hiver (Singer et al., 1981).*

➔ *L'influence attendue pour l'action de la neige est une réduction de la surface de domaine de bauges occupée au moment de précipitations importantes. Par ailleurs, cette occupation spatiale devrait être aussi influencée par la qualité du manteau neigeux (e.g Orlandi, 1991).*

Enfin pour conclure ce paragraphe sur l'occupation de l'espace nous établirons la relation entre masse corporelle et surface du domaine de bauges. En effet, l'existence d'une relation forte associant masse corporelle et surface du domaine vital est largement documentée au niveau interspécifique, en liaison avec l'alimentation dans un cadre bioénergétique (MacNab, 1963; Mace *et al.*, 1984; Harestadt et Bunell, 1979; Swihart *et al.*, 1988; DuToit, 1990). Nous quantifierons cet aspect pour notre étude afin de voir si à un niveau taxonomique intraspécifique, nous retrouvons l'existence d'une telle relation.

III.3.1. Méthodologie

Comme dans le cas de l'approche linéaire, l'hypothèse de normalité des données n'était pas respectée du fait des faibles échantillons. Comme précédemment, nous avons utilisé une analyse statistique non paramétrique sur les rangs (Scheirer *et al.*, 1976) pour tester les effets du sexe, de l'âge et de l'interaction entre ces facteurs.

La fragmentation a été mesurée grâce à un indice de fragmentation. Pour chaque individu et grâce à la méthode des noyaux, cet indice s'obtient en effectuant le rapport de la somme de toutes les surfaces de tous les polygones obtenus sur la surface du polygone le plus grand les englobant tous (e.g. Marboutin *et al.*, 1996; Kenward et Hodder, 1996). La valeur de cet indice sera comprise entre 0 et 1, les valeurs les plus faibles indiquent une fragmentation importante du domaine, alors que les plus élevées sont associées à une faible fragmentation. La valeur de l'indice est calculée directement par le logiciel Ranges V.

Pour analyser les relations sociales, différentes approches complémentaires ont été utilisées. Nous avons d'abord apprécié l'intensité des relations de voisinages en fonction de la taille du domaine de bauges. L'appréciation d'une relation entre taille du domaine de bauges et nombre de voisins a été effectuée après une transformation racine carré des surfaces de domaines, afin d'améliorer la normalité des données

(e.g. Smith, 1995). Nous avons considérés comme voisin tous les animaux suivis une même année et qui avaient des domaines de bauges qui se chevauchaient (Smith, 1995).

Nous avons aussi estimé les pourcentages de recouvrement des domaines de bauges pour tous les animaux suivis en radiotéléométrie et susceptibles d'avoir interagi une même année. Puis nous avons testé l'importance des quatre types d'interactions possibles (intra-sexe et inter-sexe) au moyen de comparaisons de moyennes. Les comparaisons statistiques ont été réalisées après une transformation arcsinus des valeurs des différents pourcentages observés (Sokal et Rolf, 1981; Snedecor et Cochran, 1980 in Anthony, 1997). Le recouvrement des domaines a été basé sur l'utilisation de deux méthodes de calcul du domaine de bauges. Nous avons retenu la méthode des polygones convexes minimum et celle des noyaux à 90%. Par rapport à la démarche adoptée dans ce travail, l'approche avec 90% des points est celle la plus restrictive que nous ayons calculée, c'est à dire celle permettant d'apprécier les interactions entre animaux dans les zones qu'ils fréquentent le plus. L'approche avec la méthode des noyaux permet de tenir compte d'un éventuel aspect fragmenté de l'occupation de l'espace (e.g figure 38). Cette seconde approche va permettre de souligner l'effet social puisque les animaux apparentés devraient montrer de forts recouvrements dans les zones de repos privilégiées (e.g. Hodder *et al.*, 1998).

Les mesures de l'utilisation de l'espace ont été calculées à partir de l'indice de Jacobs (Jacobs, 1974). Cet indice consiste en une version modifiée de deux indices de sélection (ratio de fouragement 'Forage Ratio: FR' et l'indice d'Ivlev : 'Ivlev's Electivity Index : E) classiquement utilisés dans la littérature (Jacobs, 1974). Il permet de mettre en évidence une sélection dans l'occupation de l'espace entre différentes zones. Son principe va être détaillé dans le cas de l'utilisation des zones de réserve de chasse. Pour chaque domaine de bauges, on peut définir des types d'habitats. Ici nous avons défini un type 'réserve' différent du reste de l'espace autorisé à la chasse. L'indice de Jacobs va comparer la distribution observée des localisations dans les deux types de zones (réserve ou hors réserve) avec une distribution théorique au prorata des surfaces occupées, par chacune des deux zones, dans la limite du domaine considéré. Les valeurs prises par cet indice fluctuent entre -1 et 1. La valeur zéro indique une distribution des localisations conforme à celle attendue d'après la règle de proportionnalité. Donc, plus l'indice sera négatif et plus la sélection des zones de réserves sera importante et inversement plus l'indice sera positif et plus les zones de réserve seront évitées. Cette méthodologie a également servi pour l'analyse de l'occupation spatiale entre domaines mensuels successifs chez un même individu, ou pour l'analyse des interactions entre individus différents pour un même mois.

Dans l'approche mensuelle, l'estimation de la surface du domaine de bauges a été calculée uniquement avec la méthode des polygones convexes minimum pour la totalité des points. En fonction de l'étalement du suivi, l'âge des animaux a été corrigé. Ainsi, à partir de l'estimation faite à la capture (par choix nous avons retenu l'âge le plus faible lorsque notre estimation correspondait à un intervalle, comme 8 mois dans le cas 8-10 mois) nous avons ajouté le nombre de mois écoulés depuis cette date. Donc, les animaux subadultes qui dépassent la limite de 24 mois, sont ensuite classés dans la catégorie adulte.

Figure 38 :

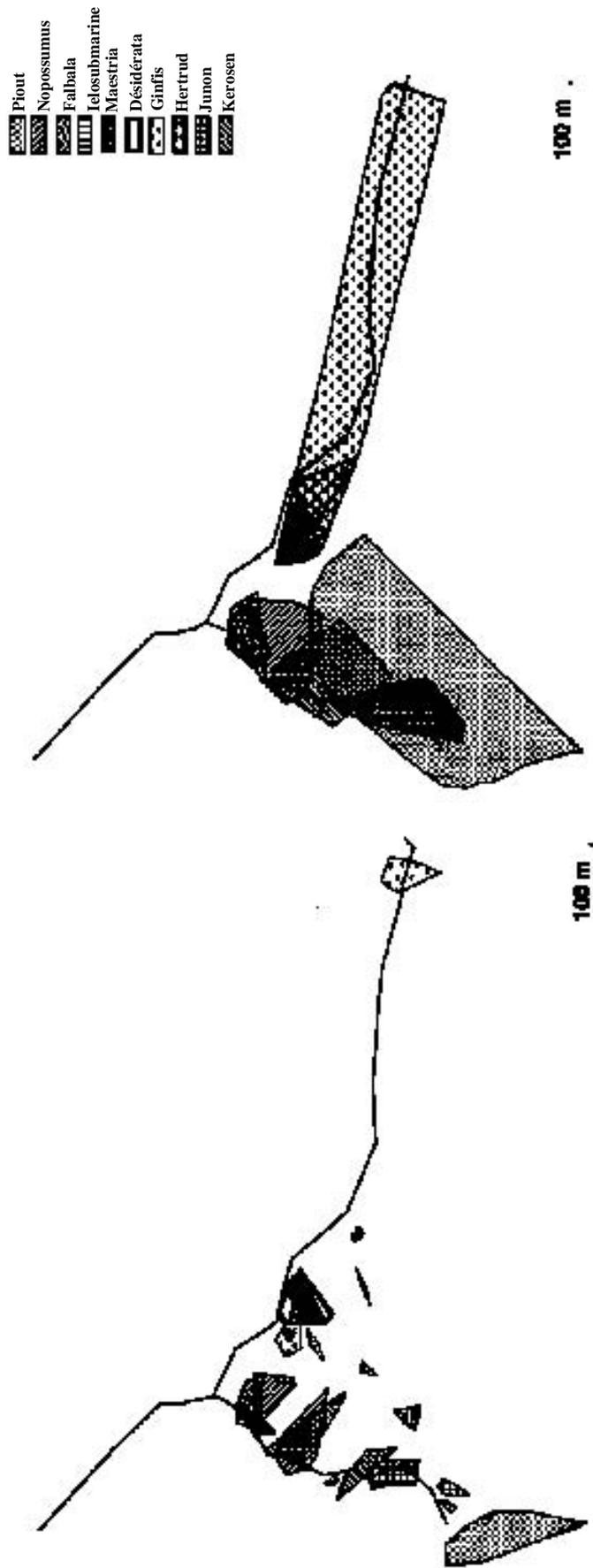


Figure 38 : Représentation des domaines de bauges et de leur différence de recouvrement selon la méthode utilisée, pour tous les animaux suivis l'année 1995. A gauche par la méthode des noyaux (90%) et à droite par celles des polygones convexes (90%).

Enfin pour trois animaux (2 femelles et 1 mâle) suivis sur plus d'une année, nous avons estimé que les domaines mensuels établis avec 12 mois d'écart pouvaient être considérés comme indépendants pour le calcul des domaines moyens mensuels.

Au niveau mensuel, des suivis linéaires pour chaque individu ont été réalisés pour mesurer l'occupation et l'utilisation de l'habitat entre mois. Puis l'ensemble de ces suivis a été regroupé par sexe afin d'apprécier l'évolution annuelle moyenne du patron d'occupation de l'espace. Par cette analyse, nous essayerons de mettre en évidence des périodes plus ou moins longues de sédentarité. En utilisant la même démarche, l'analyse des interactions mensuelles entre sangliers cherche à décrire comment se déroule l'occupation de l'espace (attraction ou évitement) des individus au fil des mois.

La capture d'animaux dans un même piège suppose une certaine tolérance entre ces animaux lors de la phase d'alimentation. Cette tolérance est supposée d'autant plus grande que le piège est petit (en surface) et donc qu'il impose un contact physique entre individus lors de la prise alimentaire. Compte-tenu des connaissances éthologiques sur la prise alimentaire chez le sanglier en présence de congénères, apparentés ou non (Delcroix *et al.*, 1990; Schnebel et Griswold, 1983) nous considérerons comme d'autres auteurs (Spitz *et al.*, 1990) que seuls des animaux apparentés peuvent être pris dans un même piège. Ainsi, pour l'analyse des relations sociales mensuelles entre animaux apparentés, nous avons pu suivre quatre groupes. Trois groupes reposent sur deux individus apparentés et le dernier comprend trois animaux. Toutefois il a été rapidement réduit à 2 animaux au moment de la chasse. Nous avons analysé comme précédemment les interactions mensuelles entre ces animaux apparentés.

L'analyse de l'occupation en altitude n'a été réalisée que sur 10 sangliers (5 mâles et 5 femelles) choisis arbitrairement par rapport à notre problématique : 'sanglier en montagne'. Les animaux retenus sont ceux qui, d'après nos impressions de terrain, ont été les plus mobiles dans le temps et l'espace et notamment ceux occupant les altitudes les plus élevées. Une altitude a été associée à chaque point de localisation (d'après la carte IGN au 25 millième). Ensuite, nous avons effectué des comparaisons de moyenne pour les altitudes des différents domaines mensuels de chaque individu. Parallèlement, nous avons réalisé une comparaison des distributions mensuelles altitudinales entre individus au fil de l'année (cf. Landa *et al.*, 1998 pour une approche similaire chez le renard arctique *Alopex lagopus* et chez le glouton *Gulo gulo*).

Pour mesurer l'influence de la neige, seule l'année 1996 a permis d'obtenir des éléments d'information conséquents. En effet, cette année les précipitations neigeuses ont eu lieu en abondance de manière précoce (mi-novembre) et nous avons encore six sangliers différents suivis en radiotélémétrie. Par ailleurs dans le cas d'une femelle, et plus probablement d'une compagnie, le cantonnement des animaux était assez élevé en altitude (aux environs de 1500m). Notre approche est indirecte puisqu'elle se fait à travers l'évolution de surface du domaine de bauges (MPC 100) et non pas par un suivi d'activité (de déplacement) nocturne ou diurne. Notre hypothèse est que l'abondance de neige va réduire les déplacements. De fait, les bauges utilisées seront soit très proches, soit seront inchangées pendant la 'période de gêne' causée par la neige. La conséquence attendue est une diminution de la taille du domaine de

bauges lors d'une abondance de neige. Deux pas de temps ont été définis en fonction de données météorologiques. Ainsi, nous pourrions essayer d'apprécier l'influence des chutes de neige, mais également l'effet de la hauteur cumulée de neige (bien entendu, un chevauchement entre ces deux facteurs est inévitable). Les pas de temps retenus sont quinze jours et un mois. La période de quinze jours représente une durée pendant laquelle les chutes de neige se sont déroulées de façon quasi continue (**figure 13**). Cet effet de la neige est mesuré de manière empirique par les variations des surfaces de domaines de bauges calculées pour quatre périodes, à savoir une période avant l'arrivée de la neige, une pendant les fortes chutes de neige puis les deux périodes après chute de neige.

III.3.2. Résultats

III.3.2.1. Domaines complets

Vingt-deux animaux (9 mâles et 13 femelles) ont été conservés pour déterminer les domaines complets moyens. Les estimations de surface de domaine reposent sur une moyenne de 88.18 localisations (minimum 19, maximum 316). Nous montrons une absence de relation entre surface du domaine de bauges et le nombre de localisations utilisées pour son estimation. En effet, l'ajustement linéaire testé, qui relie la surface des domaines de bauges au nombre de localisations, n'est pas statistiquement significatif sur l'ensemble de animaux ($F_{1,21} = 1.442$; $p = 0.243$, $r = 0.259$). De la même façon, aucune relation linéaire n'est trouvée chez les mâles ($F_{1,8} = 0.281$; $p = 0.612$, $r = 0.196$) ou chez les femelles ($F_{1,12} = 0.380$; $p = 0.55$, $r = 0.183$ **figure 39**). Par ailleurs, nous ne trouvons aucune corrélation entre la surface du domaine de bauges et le nombre de localisations (Approximation normale du coefficient de corrélation de Spearman : $Z = 0.217$; $P = 0.828$).

Pour les neuf analyses utilisées pour estimer les surfaces de domaine de bauges, aucune interaction entre les effets âge et sexe n'est mise en évidence (**tableau 21**).

Tableau 21 : Synthèse des tests mesurant l'interaction entre effet de l'âge et effet du sexe sur la taille de domaine de bauges. MCP = méthode des polygones convexes minimum; MN = méthode des noyaux; MK = méthode Kernel.

méthode	MCP 100	MCP 95	MCP 90	MN 100	MN 95	MN 90	MK 100	MK 95	MK 90
valeur du test	Hm = 0.44	Hm = 0.012	Hm = 0.1	Hm = 2.33	Hm = 0.92	Hm = 0.25	Hm = 0.11	Hm = 0.48	Hm = 0.12
probabilité	0.80	0.99	0.95	0.31	0.63	0.88	0.95	0.79	0.94

Aucun effet de l'âge n'est trouvé sur la taille du domaine de bauges. Cependant à titre indicatif nous présentons une estimation chiffrée des domaines moyens observés pour les deux classes d'âge (**tableau 22**).

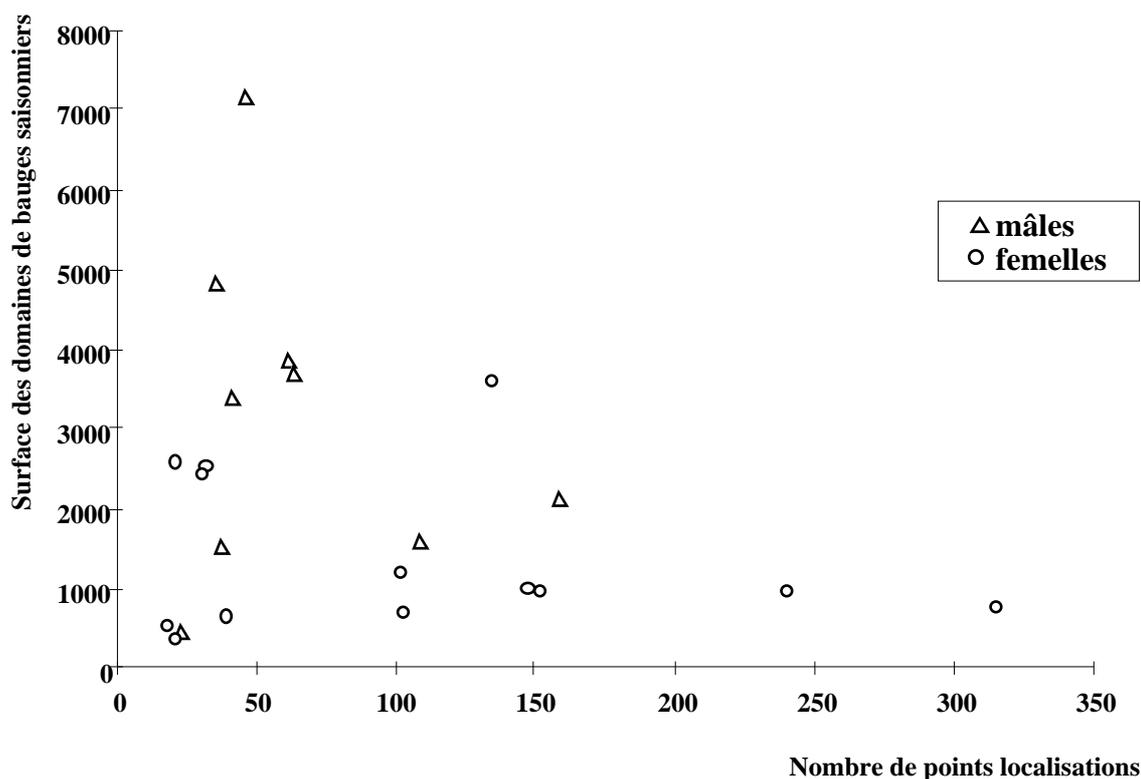


Figure 39 : Relation entre surface des domaines de bauges et le nombre de points de localisations utilisés pour calculer la surface de ce domaine. Chaque point ou triangle représente un domaine correspondant à un individu.

Tableau 22 : Estimations des tailles moyennes de domaines vitaux (en ha) en fonction de l'âge pour trois pourcentages de localisation et par trois méthodes (PCM : polygones convexes minimum, MN : méthode des noyaux, MK : méthode Kernel). Les valeurs données pour le test U et pour la probabilité sont corrigées pour les ex-aequo. Le chiffre entre parenthèses indique la taille d'échantillon.

méthode	PCM100	PCM95	PCM90	MN100	MN95	MN90	MK100	MK95	MK90
Sub. (12)	2365.98	1886.32	1663.06	1894.83	578.27	438.78	3849.46	2560.35	2073.44
Ad. (10)	1813.88	1186.13	1048.90	1565.85	640.06	336.62	2581.15	1532.91	1126.10
Test U	68	69	70	64	63	69	66	63	68
valeur de p	0.5978	0.5529	0.5097	0.792	0.8432	0.5529	0.6924	0.8432	0.5978

En revanche, on met en évidence une influence significative du sexe sur la taille de ce domaine pour six des neuf méthodes retenues (méthode des polygones convexes minimum et méthode de Kernel). Pour les trois estimations par la méthode des noyaux, la différence n'est pas significative mais très proche du seuil de signification (**tableau 23**).

Tableau 23 : Estimation des tailles moyennes de domaines vitaux (en ha) en fonction du sexe pour trois pourcentages de localisation et par trois méthodes (PCM : polygones convexes minimum, MN : méthode des noyaux, MK : méthode Kernel). Les valeurs données pour le test U et pour la probabilité sont corrigées pour les ex-aequo. Le chiffre entre parenthèses indique la taille d'échantillon.

méthode	PCM100	PCM95	PCM90	MN100	MN95	MN90	MK100	MK95	MK90
M (9)	3178.72	2631.24	2364.85	2550.52	708.76	494.79	5406.10	3355.36	2772.91
F (13)	1378.62	831.99	704.774	1187.83	535.46	321.42	1796.16	1081.15	860.47
Test U	92	102	103	86	78	87	94	95	94
valeur de p	0.0253	0.0037	0.003	0.0663	0.1929	0.057	0.0178	0.0148	0.0178

Compte tenu de la bonne concordance des informations, nous estimons que les mâles occupent effectivement un domaine de bauges moyen supérieur à celui des femelles en milieu de montagne. En effet, les estimations moyennes que nous avons obtenues reposent sur un nombre relativement réduit d'animaux. Toutefois cette faiblesse est commune à bon nombre d'analyses de radiotélémetrie chez l'espèce *Sus scrofa* (**annexe 9**).

Exemple de domaine annuel

À titre indicatif nous présentons quelques exemples chiffrés de domaines de bauges annuels (c'est-à-dire couvrant exactement 12 mois à partir de la date de capture) avec 100% des localisations et pour les trois méthodes d'estimations. Nous donnerons aussi à titre de comparaison la valeur qui avait été retenue pour ces mêmes individus pour le domaine complet (**tableau 24**).

Tableau 24 : Quantification de domaines de bauges annuels (en ha) par les trois méthodes de calculs employées. N = nombre de localisations, Les indications portées entre parenthèses qualifient l'animal (sexe et âge).

Animal	Domaine annuel		Domaine complet	
Falbala (F-Ad)	MPC100 = 758.79	N=172	MPC100 = 769.41	N=316
	MN100 = 758.79	N=172	MN100 = 769.41	N=316
	MK100 = 653.16	N=172	MK100 = 653.42	N=316
Ielosubmarine (F-Sub)	MPC100 = 941.76	N=170	MPC100 = 983.94	N=241
	MN100 = 941.76	N=170	MN100 = 983.94	N=241
	MK100 = 602.7	N=170	MK100 = 582.55	N=241
Quinine (F-Ad)	MPC100 = 958.26	N=148	MPC100 = 958.26	N=148
	MN100 = 958.26	N=148	MN100 = 958.26	N=148
	MK100 = 1282.05	N=148	MK100 = 1282.05	N=148
Yanounix (M-Sub(Ad))	MPC100 = 2125.81	N=155	MPC100 = 2125.81	N=159
	MN100 = 1412 N=155		MN100 = 1438.62	N=159
	MK100 = 1697.6	N=155	MK100 = 1783.87	N=159

Bien que ces résultats ne portent que sur peu d'individus, il semble que le domaine établi au bout d'une année soit représentatif de l'occupation de l'espace par un animal et confirme le comportement sédentaire évoqué chez le sanglier (Vassant *et al.*, 1992; Maillard, 1996), c'est à dire que les animaux utilisent une surface spatiale stable et relativement peu étendue durant toute leur vie. Ceci est particulièrement visible chez les deux premières femelles qui ont été suivies le plus longtemps. Dans le cas de Falbala, l'augmentation du domaine ne représente que 1.4% de la surface du domaine annuel alors que le nombre de localisations a plus que doublé pour le domaine complet. On constate même que pour la méthode de Kernel, il y a égalité des surfaces calculées à l'hectare près pour deux années de suivi.

Fragmentation des domaines de bauges

L'absence d'interaction entre effet de l'âge et effet du sexe a été vérifiée pour la méthode des noyaux dans les trois cas retenus. Il s'avère qu'aucune influence de cette interaction n'est notée sur le degré de fragmentation observé pour le domaine de bauges avec respectivement pour MN100 (Hm = 0.925, p = 0.3361), MN95 (Hm = 0.254, p = 0.6139) et MN90 (Hm = 1.627, p = 0.2027).

À partir de la comparaison des indices de fragmentation moyens, nous montrons que les mâles et les femelles occupent l'espace de manière différente. En effet, les mâles obtiennent des valeurs d'indices de fragmentation toujours plus faibles que celles des femelles (**tableau 25**). Cette différence est significative statistiquement dans deux cas sur trois. Nous observons que les mâles utilisent leur domaine de bauges de façon plus fragmentée que les femelles.

Tableau 25 : Indice de fragmentation obtenu pour les deux sexes calculé en fonction du pourcentage de localisation retenu par la méthode des noyaux. Les valeurs données pour le test U et pour la probabilité sont corrigées pour les ex-aequo. Le chiffre entre parenthèses indique la taille d'échantillon.

	méthode 100%	méthode 95%	méthode 90%
mâle (9)	0.841	0.359	0.321
femelle (13)	0.902	0.784	0.644
valeur du test	U = 64	U = 106	U = 96.5
probabilité	p = 0.6398	p = 0.0014	p = 0.0109

Comme dans le cas de l'estimation de la surface du domaine de bauges, l'âge des animaux n'a aucune influence sur le mode d'occupation de l'espace, quel que soit le niveau d'analyse utilisé pour estimer la fragmentation (**tableau 26**).

Tableau 26 : Indice de fragmentation obtenu pour les deux classes d'âge calculé en fonction du pourcentage de localisation retenu par la méthode des noyaux. Les valeurs données pour le test U et pour la probabilité sont corrigées pour les ex-aequo. Le chiffre entre parenthèses indique la taille d'échantillon.

	méthode 100%	méthode 95%	méthode 90%
subadultes (12)	0.881	0.553	0.525
adultes (10)	0.872	0.678	0.496
valeur du test	U = 63.5	U = 77.5	U = 63
probabilité	p = 0.7687	p = 0.2437	p = 0.8427

III.3.2.2. Domaines saisonniers

Comme dans le cas du domaine complet, nous avons vérifié l'absence de relation linéaire entre surfaces des domaines de bauges saisonniers et nombre de points de localisation utilisés pour les obtenir (**annexe 10**). Aucune relation linéaire n'est trouvée entre surface de domaines de bauges saisonniers (chasse et hors chasse) et nombre de localisations utilisé pour leur calcul avec ($F_{1,12} = 0.067$, $p = 0.799$, $r = 0.078$) pour les mâles et ($F_{1,18} = 0.236$, $p = 0.633$; $r = 0.117$) pour les femelles. De la même manière aucune relation linéaire n'est trouvée entre surface de domaines de bauges saisonniers (quatre saisons) et le nombre de localisations chez les mâles ($F_{1,19} = 0.48$, $p = 0.496$, $r = 0.161$) comme chez les femelles ($F_{1,34} = 0.030$, $p = 0.862$, $r = 0.03$).

III.3.2.2.1. Evolution selon le rythme saisonnier annuel

Sur l'ensemble de l'étude nous ne mettons pas d'effet saison en évidence, bien que nous soyons à la limite du seuil de signification ($H = 7.43$, $ddl = 3$, $p = 0.0595$ avec la méthode MCP 100). Nous constatons un rang moyen plus faible pour la saison hivernale et en revanche un rang moyen plus élevé pour la saison estivale, les moyennes respectives étant de 413.07 ha \pm 229.73 en hiver ($n = 7$) et 1097.57 ha \pm 242.95 en été ($n = 23$). Pour les autres méthodes d'estimation des domaines de bauges (MCP 95, 90 et MN 100, 95, 90), nous retrouvons les mêmes tendances. Cependant l'absence d'effet saison est plus nette par la méthode des noyaux puisque les valeurs des probabilités associées aux tests sont plus élevées (exemple MN100, $H = 4.25$, $ddl = 3$, $p = 0.236$). Cette absence d'effet doit s'expliquer par le faible nombre d'animaux suivis pour certaines saisons (hiver principalement) et le regroupement des mâles et des femelles dans la même analyse, qui augmente la variabilité intra-classe.

Effet sexe

La recherche d'un effet sexe pour une même saison et pour chaque année de l'étude indique que mâles et femelles occupent l'espace de façon identique à l'exception du printemps 1996 où un effet sexe a été trouvé avec une surface de domaine plus grande chez les mâles que chez les femelles (**tableau 27**).

Tableau 27 :

Cependant dans ce dernier cas, l'effet n'est significatif qu'avec la méthode MCP 100, choisie arbitrairement, pour notre présentation. Pour toutes les autres méthodes aucun effet significatif n'a été trouvé. Un seul autre cas en limite de signification est décelé pour la méthode des noyaux avec 90% des localisations, pour la période automnale. Les femelles tendraient à avoir une surface de domaine de bauges supérieure à celle des mâles ($U = 14$, $p = 0.0526$) avec des surfaces de domaine respectivement de 98.12 ± 25.64 pour les mâles ($n = 3$) et de 207 ± 34.30 pour les femelles ($n = 5$).

Effet saison

Pour les deux années où plus d'une saison a pu être suivie, nous ne trouvons aucun effet significatif du facteur saison sur la taille moyenne du domaine de bauges pour chacun des deux sexes (**tableau 28**).

Tableau 28 : Récapitulatif des tests recherchant un effet saison entre sexes pour les années avec un suivi sur plus d'une saison (cf. tableau 27). Les résultats présentés ici s'appliquent à la méthode MCP 100. Cependant aucun effet significatif n'a été trouvé avec les autres méthodes.

Année 1995	mâles	H = 1.125	p = 0.57
	femelles	H = 5.54	p = 0.063
Année 1996	mâles	H = 3.61	p = 0.165
	femelles	H = 3.66	p = 0.301

Effet année

Pour nos quatre années de suivi, la comparaison des domaines pour une même saison dans chaque sexe ne montre aucun effet significatif (**tableau 29**). Donc, l'occupation de l'espace pour les deux sexes ne varierait pas d'une année à l'autre. Cependant, nous resterons prudents quant à la validité de cette affirmation en regard des faibles effectifs et de la forte variabilité inter-individuelle.

Tableau 29 : Récapitulatif des tests recherchant un effet année pour chaque sexe et pour chaque saison (cf. tableau 27). Les résultats présentés ici s'appliquent à la méthode MCP 100. Cependant aucun effet significatif n'a été trouvé avec les autres méthodes. (H : Test de Kruskal-Wallis et U : test de Mann-Whitney)

	mâles	femelles
hiver	/	U = -0.46 p = 0.643
printemps	U = 0 p = 1	U = 10 p = 0.0528
été	H = 1.7 10^{-18} p = 1	H = 2.202 p = 0.333
automne	H = 3.2 p = 0.202	U = 10 p = 0.456

III.3.2.2.2. Saison chasse et hors chasse

Hors chasse

Sur les neuf méthodes d'estimation des domaines, nous avons vérifié l'absence d'interaction entre âge et sexe dans un cas sur les trois possibles pour chacune des approches (pour les six

estimations restantes, il a été supposé que l'interaction évoluait de la même manière). Il s'avère qu'aucune interaction n'est trouvée pour les trois tests effectués avec respectivement $H_m = 1.73$, $p = 0.188$ pour la méthode Kernel à 100%, $H_m = 2.17$, $p = 0.141$ pour la méthode des polygones convexes minimum à 95% et $H_m = 1.92$, $p = 0.166$ pour la méthode des noyaux à 90%.

Pour la plupart des estimations nous trouvons un effet du sexe sur la taille moyenne du domaine de bauges occupé hors période de chasse (**tableau 30**). Les mâles occupent un domaine de bauges plus vaste que celui des femelles. Nous retrouvons ainsi une concordance avec ce qui a été vu pour le domaine complet.

Tableau 30 : Estimation des tailles moyennes de domaine de bauges hors chasse pour les deux sexes (classes d'âge cumulées). Calcul pour trois pourcentages de localisations et par trois méthodes (PCM : polygones convexes minimum, MN : méthode des noyaux, MK : méthode Kernel). Les valeurs données pour le test U et pour la probabilité sont corrigées pour les ex-aequo. Le chiffre entre parenthèses indique la taille d'échantillon.

méthode	PCM100	PCM95	PCM90	MN100	MN95	MN90	MK100	MK95	MK90
M (8)	2714.63	2535.59	2107.04	2009	571.49	425.33	4718.72	3641.69	3153.22
F (12)	1036.25	552.6	475.91	886.66	366.44	217.85	1230.25	792.244	584.918
Test U	74	88	85	70	70	79	78	81	83
valeur de p	0.0449	0.002	0.0043	0.0896	0.0896	0.0168	0.0206	0.0109	0.0069

En revanche aucune influence de l'âge sur la taille moyenne du domaine de bauges n'est trouvée pendant cette période hors chasse, quelle que soit la méthode d'estimation des surfaces de domaine (**annexe 11**). Cependant, nous observons que les subadultes ont tendance à posséder un domaine moyen plus grand que les adultes, ce qui peut témoigner d'un plus grand erratisme lié à la découverte du milieu (Cousse, 1994).

Chasse

Pendant la période de chasse, aucune interaction n'est trouvée entre sexe et âge avec respectivement $H_m = 1.73$, $p = 0.188$ pour la méthode Kernel à 100%, $H_m = 2.17$, $p = 0.141$ pour la méthode des polygones convexes minimum à 95% et $H_m = 1.92$, $p = 0.166$ pour la méthode des noyaux à 90%. Aucune influence du sexe ou de l'âge n'est trouvée sur la taille moyenne du domaine de bauges pour cette période (**annexe 11**). On peut donc considérer que cette période est très perturbante pour les sangliers et qu'elle induit une forte variabilité inter-individuelle qui masque tout autre effet.

III.3.2.2.3. Fragmentation dans l'occupation de l'espace

Hors chasse

La seule absence d'interaction entre sexe et âge est obtenue avec la méthode des noyaux à 90% bien que l'on soit en limite de signification ($H_m = 3.377$, $p = 0.066$). Dans ce cas, nous observons

un effet sexe pour la fragmentation du domaine de bauges, les mâles possèdent en moyenne un domaine plus fragmenté que les femelles. Les indices de fragmentation respectifs sont de 0.382 pour les mâles et 0.648 pour les femelles ($U = 73.5$, $p = 0.048$). En revanche aucun effet de l'âge n'est observé sur la fragmentation des domaines ($U = 50.5$, $p = 0.94$).

Chasse

Aucune influence de l'interaction entre âge et sexe n'est trouvée pour les méthodes des noyaux à 95% et 90% alors qu'elle existe pour celle à 100% ($H_m = 10.67$, $p = 0.001$). En absence d'interaction nous ne trouvons ni d'effet sexe ($U = 23.5$, $p = 0.328$, MN95 et $U = 24.5$, $p = 0.254$, MN90), ni d'effet âge ($U = 26$, $p = 0.166$, MN95 et $U = 26.5$, $p = 0.142$) sur la fragmentation du domaine de bauges.

Les tendances observées montrent une occupation plus fragmentée chez les mâles par rapport aux femelles pour le sexe alors que pour l'âge, les adultes occupent l'espace de manière plus fragmentée que les subadultes.

III.3.2.2.4. Occupation des zones de réserve

Approche moyenne

Hors période de chasse, les deux sexes semblent se comporter de la même façon vis-à-vis des zones de réserve ($U = 73$, $p = 0.8603$) avec des valeurs moyennes calculées pour l'indice de Jacobs respectivement de -0.194 ± 0.160 pour les mâles ($n = 10$) et -0.122 ± 0.129 pour les femelles ($n = 14$). On peut donc en déduire de façon globale une moindre utilisation des zones de réserve lors de cette période par les sangliers.

À l'instar de la période hors chasse, aucune différence liée au sexe n'est trouvée pendant la période chasse pour l'utilisation des zones de réserve ($U = 40$, $p = 0.8919$). Cependant nous observons une tendance qui indique plutôt une sélection de ces zones de réserve, les indices moyens respectifs étant de $+0.194 \pm 0.157$ pour les mâles ($n = 7$) et $+0.121 \pm 0.144$ pour les femelles ($n = 11$).

Cependant, il faut noter dans le cas hors chasse comme pour celui chasse, une forte variabilité inter-individuelle chez les deux sexes qui est traduite par les fortes valeurs des erreurs standards.

Approche individuelle

Sur 17 sangliers étudiés, 12 montrent un changement marqué de leur patron d'utilisation de l'espace en relation avec les zones de réserve sous l'influence de la chasse (**figure 40**). Sur ces 12 sangliers, 9 montrent un changement assez marqué pour la valeur de l'indice de Jacobs. Dans 75% des cas (9/12), ce changement témoigne d'une utilisation plus marquée des zones de réserve (valeur

de l'indice passant d'une valeur très négative à une valeur quasi nulle ou positive). En revanche dans 25% des cas (3/12), nous observons l'effet inverse (**figure 40**). Pour les cinq cas, où la valeur de l'indice de Jacobs change peu, trois individus occupent plus les zones de réserve de chasse incluses dans leur domaine de bauges, pendant et hors chasse. Les deux autres animaux tendent à occuper de façon équilibrée les zones réserve et hors réserve (valeur de l'indice de Jacobs très proche de zéro) de leur domaine de bauges.

L'existence de tendance vers une utilisation plus soutenue des zones de réserve pendant la chasse est bien visible également au niveau individuel. Ce comportement est parfois très marqué pour certains individus comme celui identifié par le chiffre 14 (**figure 40**). Une représentation détaillée de l'occupation de l'espace pour cet individu (**figure 41**) montre un domaine de bauges qui augmente légèrement en surface pendant la chasse, sous l'influence de quelques points très dispersés, et sans doute consécutifs à des dérangements dus à la chasse. Néanmoins en dépit de cette augmentation de surface, la majorité du temps, les localisations pour cet individu sont situées dans des zones de réserve.

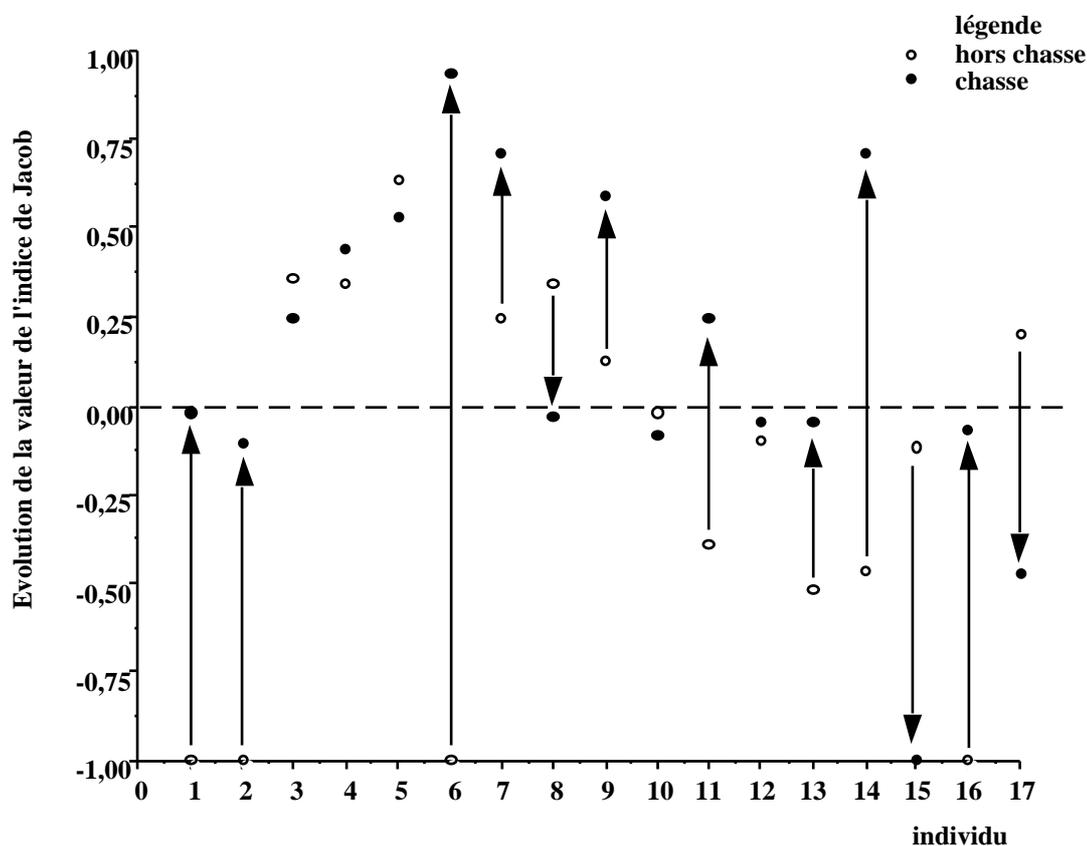


Figure 40 : Schématisation de l'évolution individuelle de l'indice de Jacobs pour 17 sangliers. Les flèches indiquent le sens du déplacement de la valeur de cet indice entre période hors chasse et période de chasse. La valeur 0 est indiquée par la ligne en pointillés. Elle symbolise un choix équiprobable des zones dites de réserve et hors réserve en fonction des surfaces respectives et de l'utilisation (nombres de localisations) de ces deux composantes dans le domaine de bauges de l'animal.

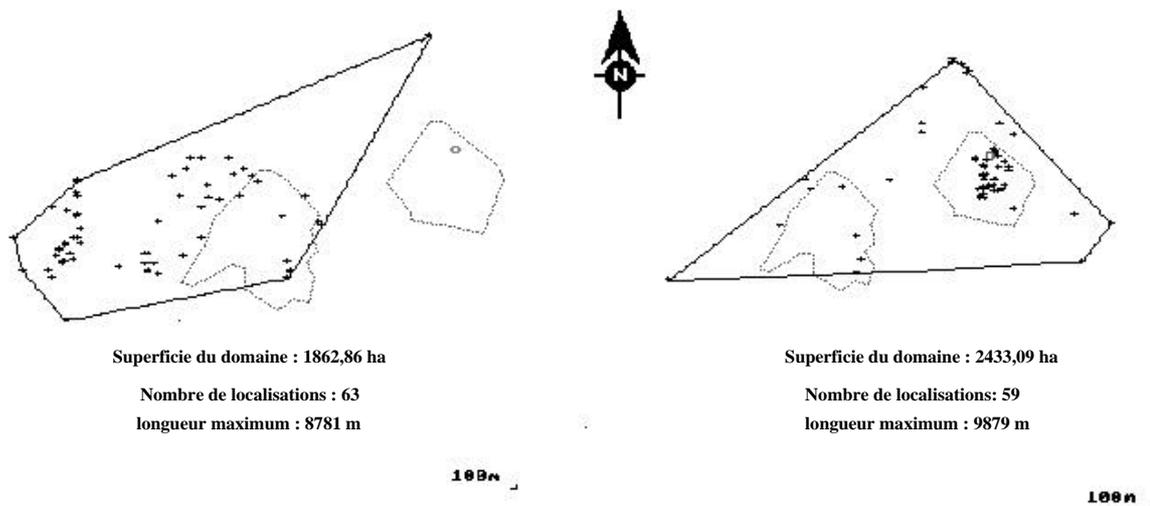


Figure 41 : Représentation de l'utilisation préférentielle des zones de réserve (zones refuges) illustrée par le cas d'une femelle en 1996. La partie gauche de la figure indique l'occupation de l'espace hors période de chasse alors que la partie droite l'occupation de l'espace pendant la période de chasse. Les aires délimitées en pointillés sont les zones de réserve de chasse.

III.3.2.3. Evolution du domaine mensuel

III.3.2.3.1. Evolution en fonction du sexe

Nous avons vu à travers l'approche annuelle et saisonnière que seul un effet sexe pouvait être mis en évidence, l'effet de l'âge n'ayant jamais été significatif. De fait, pour notre approche mensuelle nous nous intéresserons directement à l'évolution moyenne dans chaque sexe, sans tenir compte de l'âge des animaux.

Cas des femelles

Nous observons des différences significatives des surfaces moyennes pour les différents domaines mensuels occupés au fil d'une année ($H = 27.571$, ddl = 11, $p = 0.0038$ **figure 42**). Le profil du patron d'occupation mensuel montre une augmentation progressive de la surface moyenne de domaine de bauges au printemps et en été. Les mois pour lesquels les surfaces maximales sont constatées se situent en fin d'été -début d'automne (août à octobre). Toutefois l'augmentation de la surface moyenne des domaines mensuels s'accompagne d'une augmentation de la variabilité intra-femelle. Ainsi, certaines femelles vont beaucoup accroître leur occupation de l'espace alors que d'autres maintiendront et même diminueront la surface occupée pour cette période. Nous remarquons aussi que la période où l'augmentation de taille de domaines est maximale correspond à des conditions climatiques favorables. De fait, il n'est pas impossible que cette augmentation de surface puisse s'accompagner de mouvements en altitude. Ensuite, pour la fin de la période automnale et hivernale,

nous observons une décroissance de la surface moyenne pour les domaines mensuels considérés. Les surfaces de domaine les plus faibles qui ont été calculées couvrent les mois de janvier à mars.

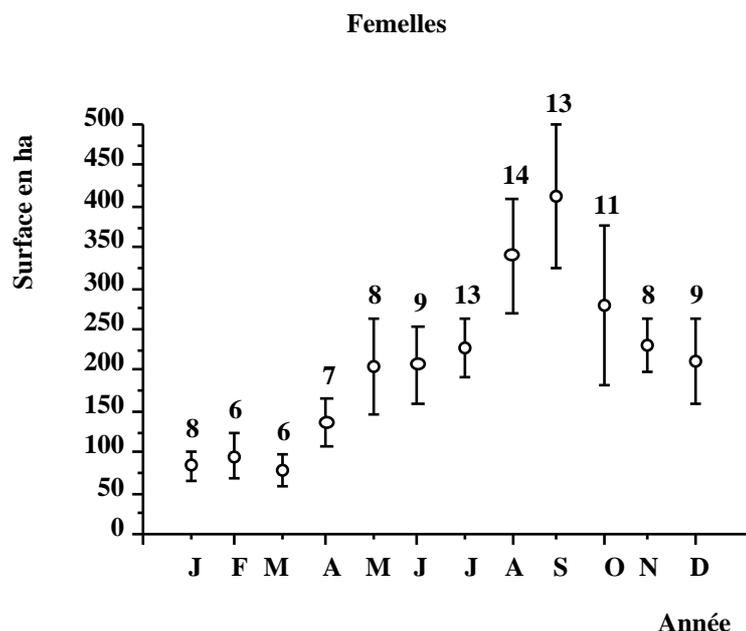


Figure 42 : Evolution mensuelle moyenne des surfaces de domaine de bauges chez les femelles. Les barres verticales indiquent l'erreur standard. Le chiffre, au-dessus de chaque point, indique l'effectif qui a servi pour le calcul de la moyenne.

Cas des mâles

Compte tenu d'effectifs très faibles pour plus d'un tiers de l'année, nous sommes contraints à plus de prudence dans notre interprétation. Néanmoins, il semble exister une tendance identique à celle observée pour les femelles montrant une augmentation des surfaces mensuelles moyennes des domaines de bauges au printemps et en été. Toutefois, chez les mâles aucune différence significative entre les surfaces des domaines mensuels n'est trouvée ($H= 13.068$, $ddl = 11$, $p = 0.2889$ ou si l'on se restreint aux 9 mois avec au moins deux données par classes $H = 11.234$, $ddl = 8$, $p = 0.1888$). En août et septembre, on constate une forte réduction des surfaces occupées, suivie d'une légère augmentation en fin d'automne avant une diminution hivernale (**figure 43**). Toutefois les mâles montrent une très forte variabilité inter-individuelle pour la plupart des mois (excepté pour août et septembre) qui conduit à cette absence d'effet significatif inter-mensuel.

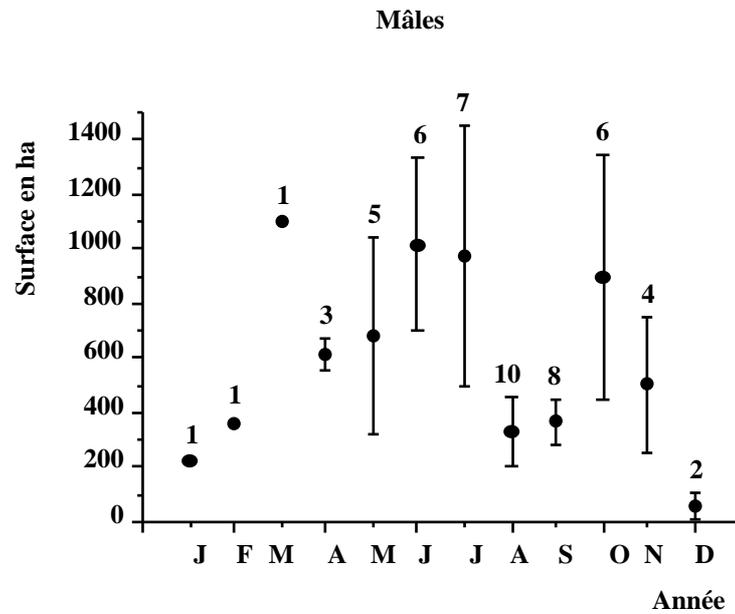


Figure 43 : Evolution mensuelle moyenne des surfaces de domaine de bauges chez les mâles. Les barres verticales indiquent l'erreur standard et le chiffre au-dessus de chaque point la taille d'échantillon.

La mesure d'une interaction entre sexes et mois s'avère très significative ($H_m = 88.40$; $p \ll 0.00001$). La comparaison entre sexes pour les surfaces de domaine de bauges mensuel montre, pour tous les mois sauf ceux d'avril et de juin, une absence de différence (**tableau 31**). Cette absence d'effet du sexe doit s'expliquer par un manque de puissance des tests lié aux faibles échantillons mensuels. En effet, la tendance observée montre une taille de domaine de bauges mensuel supérieure chez les mâles par rapport aux femelles. Nous rappelons que les mâles montrent une occupation de l'espace plus fragmentée que les femelles, à des échelles de temps supérieures (saisonnière ou annuelle). De fait, il est possible qu'ils occupent des domaines de bauges d'un mois à l'autre, plus distincts, par rapport aux femelles.

Tableau 31 :

III.3.2.3.2. Evolution de modalité de l'occupation de l'espace

A partir des suivis individuels pour tous nos sangliers, nous constatons que pour 50% des animaux (11 sur 22) nous observons un recouvrement, même faible, pour tous leurs domaines mensuels. En revanche, pour l'autre moitié des individus nous observons qu'il existe toujours deux domaines mensuels pour lesquels aucune zone de recouvrement n'est trouvée. En restreignant cette analyse aux animaux suivis pendant un minimum de cinq mois consécutifs, nous retrouvons les deux possibilités mais avec des proportions différentes. Ainsi, pour 30.8 % (4/13) des sangliers, nous observons toujours une zone de recouvrement de tous les domaines de bauges mensuels. Nous considérons qu'un tel patron reflète une grande sédentarité pour l'occupation de l'espace.

Nous avons également regardé si, d'un mois à l'autre et uniquement dans le cas de mois consécutifs, l'occupation de l'espace montrait les mêmes variations. Nous constatons sur l'ensemble des animaux que 18.2% (4/22) indiquent une absence totale de recouvrement entre deux domaines mensuels consécutifs. On peut donc en déduire l'existence de changements brutaux de l'occupation de l'espace. Cette proportion est de 23.1% (3/13) lorsque l'on ne retient plus que les animaux suivis pendant un minimum de 5 mois consécutifs.

L'analyse du patron moyen de recouvrement, au fil de l'année, montre pour chaque sexe une très forte variabilité (**figure 44**). Chez les femelles on observe une tendance à des recouvrements, plus faibles d'un mois sur l'autre, pour les mois de décembre, janvier ou mars. Un tel phénomène pourrait être expliqué en relation avec l'alimentation en faisant l'hypothèse que les laies se 'baugent' à proximité des lieux où elles s'alimentent. Nous supposons également que pour la période hivernale les disponibilités alimentaires sont limitées (période défavorable). Un faible recouvrement apparaît aussi pour le mois de juin (c'est à dire par rapport au domaine de mai). Une explication possible serait reliée à la période de mise-bas, période qui entraîne une restriction de l'occupation de l'espace (Maillard, 1996). Pour les mâles, nous observons de très fortes oscillations difficiles à interpréter.

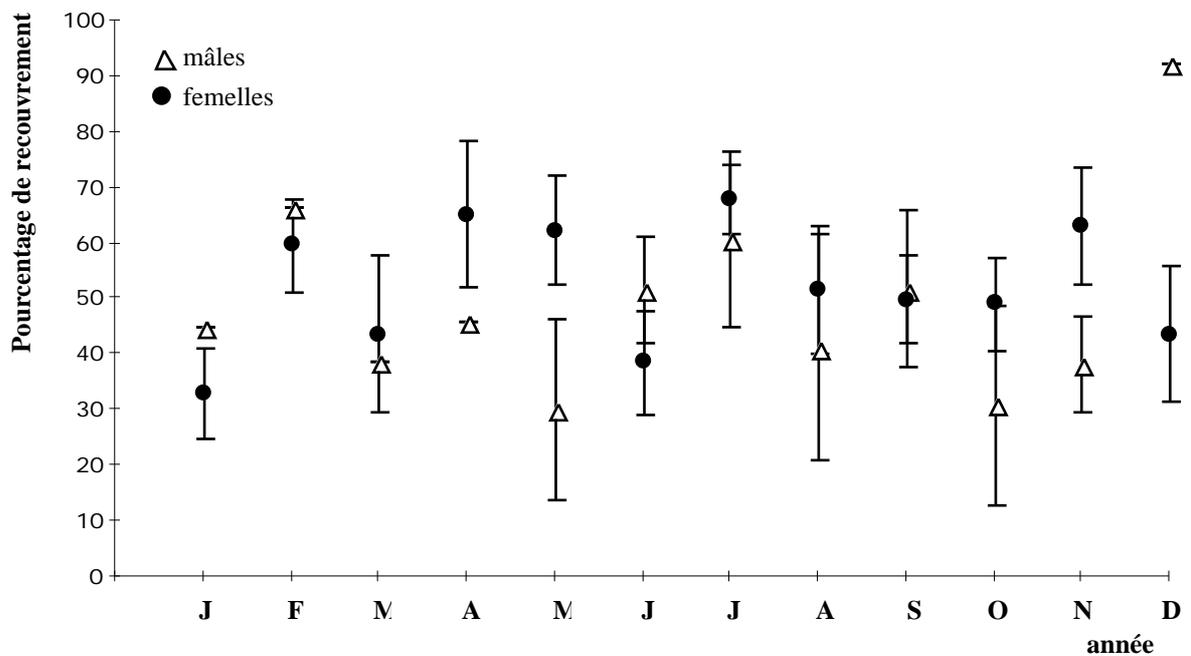


Figure 44 : Evolution du taux de recouvrement mensuel moyen pour chaque sexe sur l'ensemble de l'étude. Les barres verticales représentent l'erreur standard.

L'utilisation de l'espace, pour les deux sexes, montre des patrons sensiblement différents (**figure 45**). Chez les femelles, les valeurs moyennes de l'indice de Jacobs sont toutes assez proches de zéro. Cela indique qu'en moyenne, les femelles n'exploitent pas plus la zone de recouvrement entre deux domaines que les parties non-recouvrantes des domaines mensuels considérés.

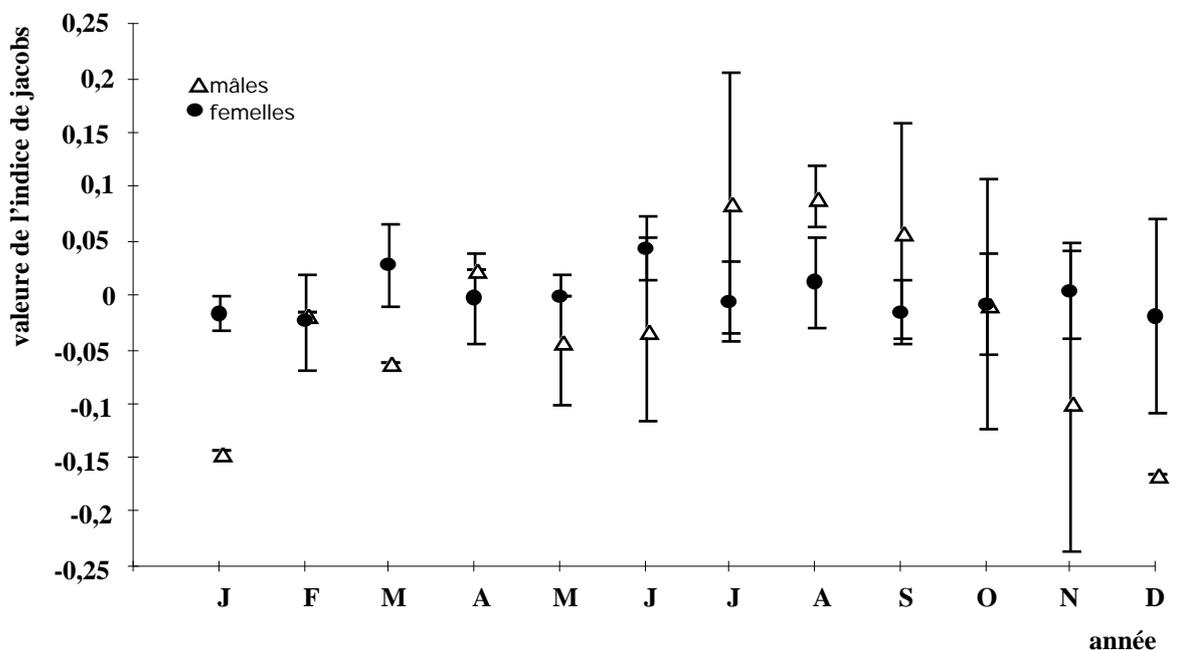


Figure 45 : Evolution de l'indice de Jacobs représentatif du patron d'utilisation de l'espace entre deux domaines de bauges mensuels pour chaque sexe sur l'ensemble de l'étude. Les barres verticales représentent l'erreur standard.

En revanche, chez les mâles nous observons un évitement des zones de recouvrement entre deux domaines consécutifs, dans le cas des mois hivernaux (novembre, décembre, janvier et mars). Inversement, nous obtenons une exploitation plus intense des zones de recouvrement pendant les mois d'été (juillet, août et septembre). Toutefois, chez les mâles comme chez les femelles, nous observons l'existence d'une variabilité inter-individuelle assez forte. Nous remarquons également que pour les deux sexes, l'utilisation des surfaces de recouvrement entre domaines successifs ne dépend pas de l'importance du recouvrement (**figure 46**).

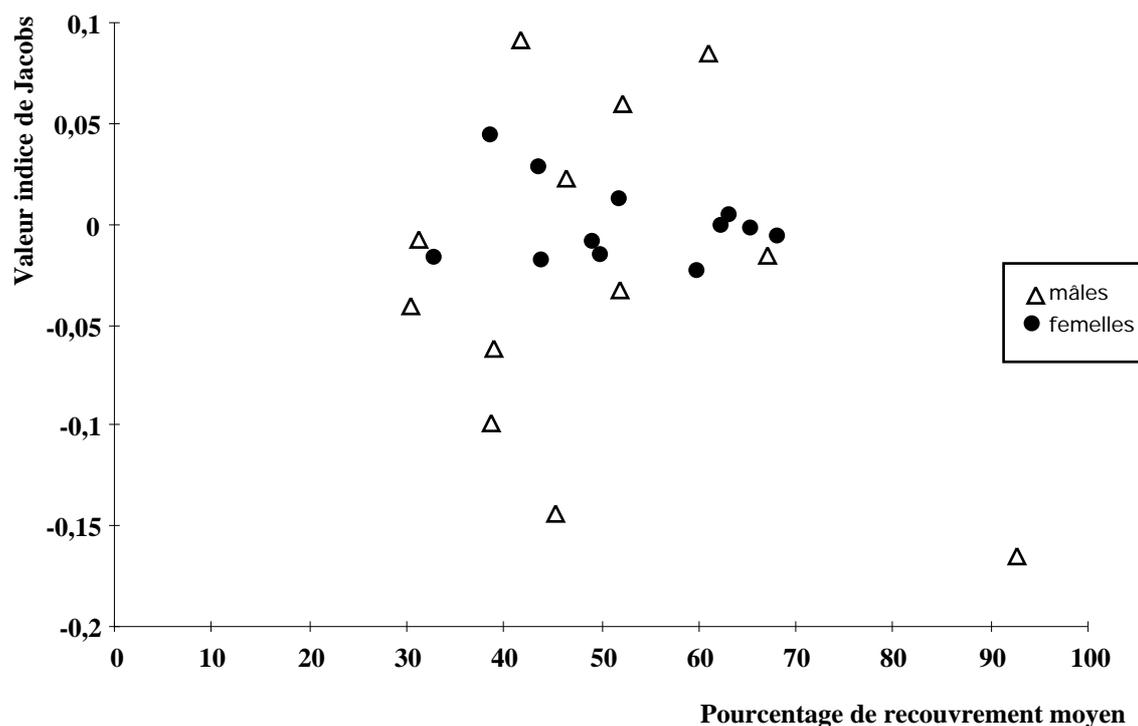


Figure 46 : Relation associant l'indice de Jacobs (utilisation de l'espace) et le taux de recouvrement entre deux domaines de bauges consécutifs pour les deux sexes.

Exemple de domaine mensuel individuel en suivi linéaire

Une illustration des variations inter-individuelles décrivant l'évolution mensuelle des tailles de domaines de bauges est présentée, à titre indicatif, chez des individus des deux sexes (**figure 47**). Nous observons une grande variabilité interindividuelle pour les surfaces de domaines de bauges mensuelle. En accord avec d'autres auteurs (Maillard, 1996; Brandt *et al.*, 1998) nous observons des fortes augmentations de taille des domaines de bauges mensuels à partir du mois de septembre, que nous expliquerions par des modifications dues au dérangements liés à l'activité cynégétique (**figure 47**, cas de Diabolo, Sabine).

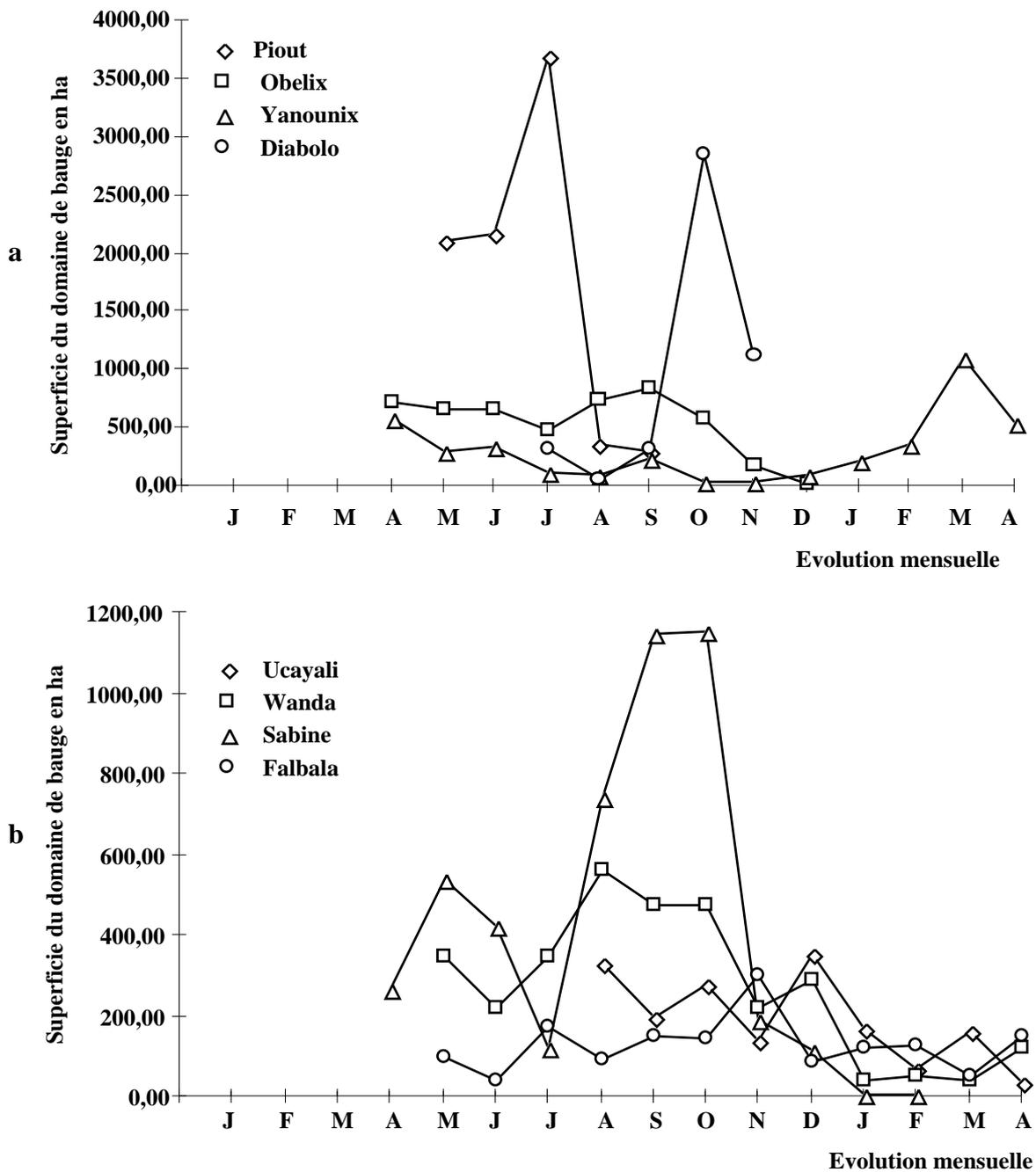


Figure 47 : Evolution des domaines de bauges mensuels pour des suivis continus d'au moins cinq mois. a) individus de sexe mâle et b) individus de sexe femelle.

III.3.2.4. Analyse des interactions entre individus - Notion sur la socialité

Domaine complet

Nous montrons que les mâles tendent à avoir un nombre de voisins plus grand que les femelles, en moyenne, bien que cette différence soit non significative au seuil 5%. Avec la méthode

des polygones convexes minimum, on obtient respectivement 4.7 ± 0.80 voisins pour les mâles contre 3 ± 0.39 voisins pour les femelles ($U = 90$, $p = 0.11$). Pour la méthode des noyaux nous trouvons 4.4 ± 0.70 voisins pour les mâles contre 2.9 ± 0.36 voisins pour les femelles ($U = 91$, $p = 0.096$).

En supprimant les relations qui impliquent des sangliers apparentés, nous trouvons que le nombre de voisins devient différent entre mâles et femelles, avec les deux méthodes de calcul des domaines. On obtient une moyenne de 4.4 ± 0.86 voisins pour les mâles contre 2.15 ± 0.27 voisins pour les femelles ($U = 102$, $p = 0.016$; MPC90) et 4.1 ± 0.77 voisins pour les mâles contre 2.0 ± 0.25 voisins pour les femelles ($U = 103$, $p = 0.014$; MN90). Une telle relation est conforme à des prédictions qui se basent sur la taille des domaines de bauges. En effet, les mâles qui possèdent en moyenne des domaines de bauges plus grands que les femelles, sont susceptibles d'interagir avec plus d'individus différents. Toutefois, il n'existe pas de relation linéaire entre la taille de domaine de bauges et le nombre de voisins pour les deux sexes (**figure 48**). Nous observons aussi, qu'une petite taille de domaine de bauges ne permet pas d'obtenir un grand nombre de voisins (maximum de 3 ou 4 selon la méthode). Cette remarque est valable chez les mâles comme chez les femelles. En revanche, pour les grandes tailles de domaines de bauges, nous observons une grande variabilité du nombre de voisins. Cette remarque est surtout valable chez les mâles qui montrent des variations de 3 à 9 ou 10 voisins, pour une même surface de domaine de bauges. Pour leur part, les femelles, même avec de grands domaines de bauges ne dépassent jamais plus de trois voisins, lorsque l'on ne tient pas compte des relations entre apparentés (**figure 48**).

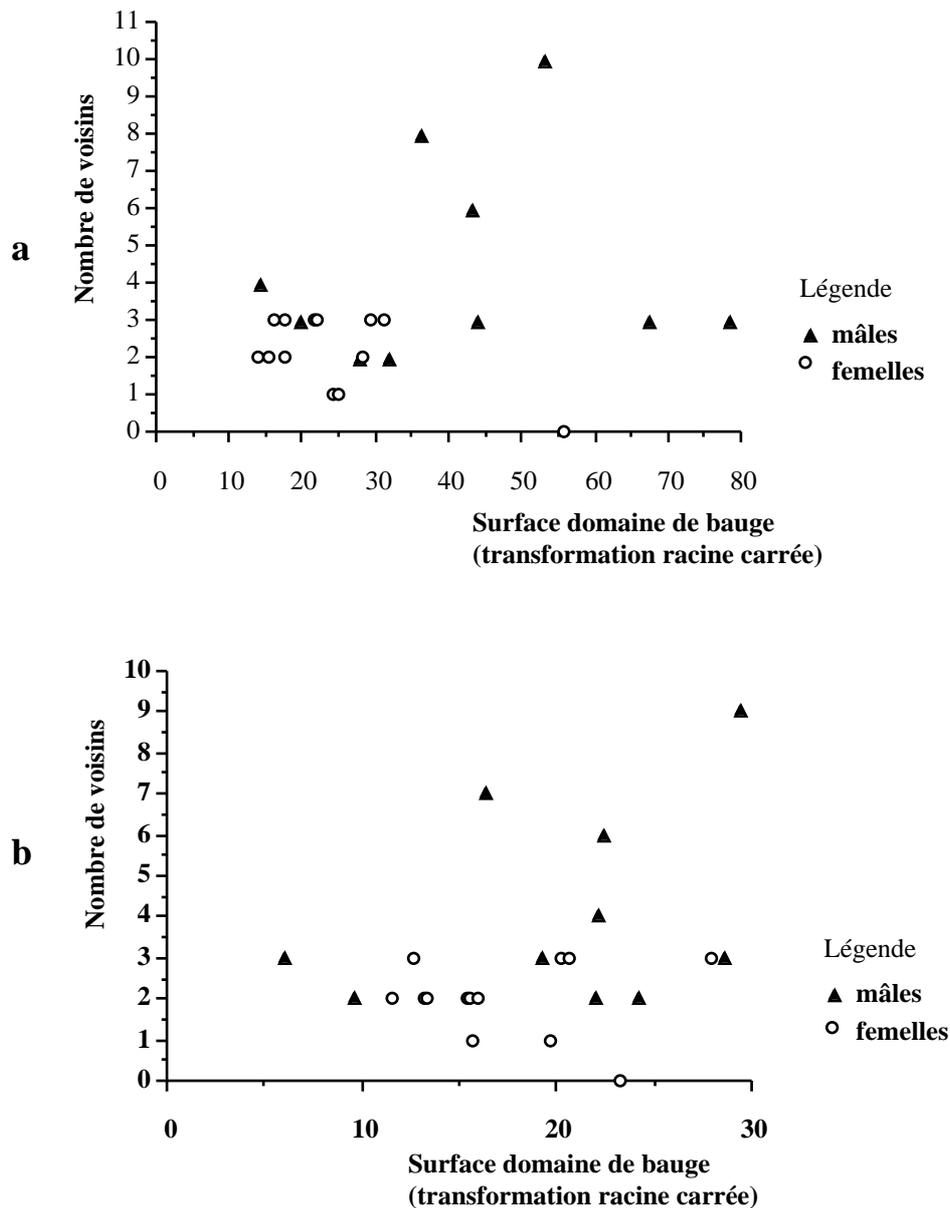


Figure 48 : Représentation de la relation entre nombre de voisins et taille du domaine de bauges. a) méthode des polygones convexes minimum à 90%. b) méthodes des noyaux à 90%. Le cas représenté ne prend pas en compte les relations entre animaux non apparentés.

Pour les quatre types de relations impliquant des recouvrements de domaines, nous montrons que la méthode de calcul choisie influence la signification de l'effet testé. La méthode des polygones convexes minimum permet de trouver un effet significatif ($H = 7.205$, ddl 3 $p = 0.024$) alors que celle des noyaux ne le permet pas ($H = 5.146$, ddl = 3, $p = 0.0715$). L'effet trouvé montre que la proportion de recouvrement des domaines de bauges annuels entre mâles est, en moyenne, plus importante que pour les trois autres types de relations (**tableau 32**). De plus, selon la méthode utilisée, nous constatons que l'ordination des relations inter ou intra-sexuelles en fonction de l'intensité du recouvrement n'est pas la même (**tableau 32**)

Tableau 32 : Récapitulatif des relations associant recouvrement des domaines de bauges et type d'interaction. L'analyse a été réalisée pour deux méthodes d'estimation de la taille des domaines de bauges. Les tests ont également été faits en intégrant, ou non, le lien de parenté des animaux. La colonne 'Avec apparentés' représente une analyse sur tous les animaux (toutes les interactions prises en compte). Celle 'Sans apparentés' mesure les relations entre les animaux une fois que toutes les relations entre individus apparentés ont été enlevées. H = test de Kruskal-Wallis.

	Avec apparentés		Sans apparentés	
	PCM 90%	MN 90%	PCM 90%	MN 90%
Type de relation	rang moyen	rang moyen	rang moyen	rang moyen
1 : DB f / DB m	111.359	114.164	106.639	108.689
2 : DB m / DB f	121.812	114.414	113.133	107.667
3 : DB f / DB f	114.812	120.597	99.167	104.286
4 : DB m / DB m	146.329	142.659	143.524	141.341
test	H = 7.205	H = 5.146	H = 12.443	H = 9.65
p	p = 0.024	p = 0.0715	p = 0.0005	p = 0.0025

Avec la méthode des polygones convexes minimum, les mâles montrent de fortes proportions de recouvrement aussi bien à travers la relation mâle-mâle que celle mâle-femelle. Inversement, les femelles montrent une proportion de recouvrement plus faible à travers les relations femelle-femelle et femelle-mâle. Par la méthode des noyaux, on observe que les relations intra-sexuelles montrent un plus fort degré de recouvrement que celles inter-sexuelles. Pour les mâles nous pouvons expliquer cette situation par un effet de la taille du domaine de bauges. Pour les femelles, l'explication privilégiée est plus d'ordre social puisque la méthode des noyaux est très restrictive. Or, les animaux apparentés sont généralement localisés très proches les uns des autres lors des séances de radiotéléométrie, ce qui induit avec cette méthode un fort pourcentage de recouvrement entre leurs domaines.

Une confirmation de l'influence de la structure sociale sur le recouvrement des domaines de bauges apparaît lorsque l'on ne considère plus que les relations entre sangliers 'non apparentés'. Le schéma général devient le même pour les deux méthodes d'analyse, la relation qui montre le plus faible pourcentage de recouvrement de domaines de bauges est obtenue chez les femelles (intra-sexuelle). Inversement la relation exprimant le plus fort recouvrement entre domaines est obtenue chez les mâles (intra-sexuelle, **tableau 32**).

Période Hors-Chasse

L'ordination des types d'interaction (inter-sexuelle ou intra-sexuelle) n'est pas affectée par la prise en compte du degré de parenté (**tableau 33**). Néanmoins cette prise en compte modifie les conclusions sur la signification des tests réalisés. Toutefois on retrouve le même patron que pour le domaine complet. Les relations intra-sexuelles montrent le plus fort recouvrement dans le cas des mâles, à l'opposé de celui des femelles qui est le plus faible (**tableau 33**).

Tableau 33 : Récapitulatif des relations associant recouvrement des domaines de bauges et type d'interaction. L'analyse a été réalisée pour deux méthodes d'estimation de la taille des domaines de bauges. Les tests ont également été faits en intégrant, ou non, le lien de parenté des animaux. La colonne 'Avec apparentés' représente une analyse sur tous les animaux (toutes les interactions prises en compte). Celle 'Sans apparentés' mesure les relations entre les animaux une fois que toutes les relations entre individus apparentés ont été enlevées. H = test de Kruskal-Wallis.

	Avec apparentés		Sans apparentés	
	PCM 90%	MN 90%	PCM 90%	MN 90%
Type de relation	rang moyen	rang moyen	rang moyen	rang moyen
1 : DB f / DB m	73.37	73.63	70.59	70.87
2 : DB m / DB f	74.79	72.10	70.35	67.84
3 : DB f / DB f	71.36	71.63	59.57	59.61
4 : DB m / DB m	93.8	98.03	92.6	97.43
test	H = 4.81	H = 6.99	H = 13.63	H = 17.61
p	p = 0.1863	p = 0.0722	p = 0.005	p = 0.0005

Période Chasse

Là encore, nous remarquons une homogénéité des résultats, que nous tenions compte ou non des liens sociaux. Comme précédemment, un effet significatif ne s'exprime que lorsque l'effet familial est enlevé (**tableau 34**). Cependant, contrairement au cas hors chasse, la relation avec la plus faible proportion de recouvrement est celle intra-mâle. Ensuite, nous trouvons la relation intra-femelle, enfin les relations mixtes qui montrent les proportions de recouvrement les plus fortes. Toutefois, le très faible effectif de mâles suivis pendant la période de chasse est peut-être responsable de la faible interaction trouvée. En effet, un seul individu mâle a réussi à être suivi pendant toute une saison de chasse. Tous les autres ont été tués ou le contact par radiotélémetrie avait été perdu, suite à des problèmes techniques. L'estimation des interactions a donc été réalisée sur des domaines calculés pour une durée ne couvrant pas toute cette période de chasse. Cependant, nous avons constaté une forte diminution du domaine de bauges, au moins pendant les premiers mois de la chasse pour plusieurs mâles encore présents sur la zone d'étude. De fait, la diminution de l'interaction entre mâles peut donc résulter d'un réel changement comportemental de l'occupation de l'espace pour ces derniers pendant cette période.

Tableau 34 : Récapitulatif des relations associant recouvrement des domaines de bauges et type d'interaction. L'analyse a été réalisée pour deux méthodes d'estimation de la taille des domaines de bauges. Les tests ont également été faits en intégrant, ou non, le lien de parenté des animaux. La colonne 'Avec apparentés' représente une analyse sur tous les animaux (toutes les interactions prises en compte). Celle 'Sans apparentés' mesure les relations entre les animaux une fois que toutes les relations entre individus apparentés ont été enlevées. H = test de Kruskal-Wallis.

	Avec apparentés		Sans apparentés	
	PCM 90%	MN 90%	PCM 90%	MN 90%
Type de relation	rang moyen	rang moyen	rang moyen	rang moyen
1 : DB f / DB m	46.91	46.02	46.91	46.02
2 : DB m / DB f	46.86	46.71	46.5	46.52
3 : DB f / DB f	41.11	41.67	35.94	36.44
4 : DB m / DB m	33	33.5	33	33.5
test	H = 3.871	H = 3.18	H = 9.193	H = 8.138
p	p = 0.2758	p = 0.3646	p = 0.0268	p = 0.0432

Etude au niveau mensuel

Interactions entre sangliers

Les informations les plus importantes ne concernent que les années 1995 et 1996. Nous observons un fort recouvrement des domaines de femelles apparentées, avec une utilisation forte de la zone de chevauchement des domaines (indice de Jacobs tendant vers 1). Les exceptions que l'on peut relever se situent en décembre pour l'année 1995 et en octobre pour l'année 1996 (**tableaux 35 b, c**). Pour les relations entre individus apparentés impliquant un mâle et femelle, aucune tendance ne peut être dégagée. Soit nous trouvons un faible recouvrement des domaines de bauges associé à une utilisation de l'espace proportionnelle à ce recouvrement (indice de Jacobs très proche de 0). Soit, le recouvrement est fort et il est associé à une utilisation plus commune de l'espace (indice de Jacobs positif, **tableaux 35 b, c**).

Chez les individus non apparentés, le patron observé montre encore plus de variabilité pour l'utilisation de l'espace. L'utilisation de l'espace montre un gradient depuis un évitement quasi total des zones de recouvrement des domaines à une forte utilisation de cette zone de chevauchement des domaines. Pour les années 1994 et 1997, les informations obtenues confirment ces patrons d'occupation et d'utilisation de l'espace (**tableaux 35 a, d**).

tableau 36

Tableau 35

Etude des animaux apparentés

L'analyse détaillée des interactions entre animaux apparentés est surtout le fait de femelles, cependant pour quelques cas on a pu noter la présence d'un mâle subadulte dans l'association (**tableau 36**).

Tableau 36 : Descriptif des différentes associations entre animaux considérés comme apparentés suivis par radiotélémetrie.

animaux impliqués	type d'association réalisée	durée du suivi en mois	% moyen de recouvrement
Aglaée-Cidonie	2 Femelles subadultes	4 mois	72.04%
Maestria-Désidérata	2 Femelles adultes	2 mois	58.15%
Ucayali-Xingu	1 femelle et 1 mâle subadultes	2 mois	86.35%
Falbala-lelosubmarine-Nopossumus	1 femelle adulte et 1 femelle et 1 mâle subadultes	4 mois	M-Fsub = 23.34% M-Fad = 24.16% F-F = 66.06%
Falbala-lelosubmarine	1 femelle adulte et 1 subadulte	18mois	70.48%

L'évolution des relations à travers le pourcentage de recouvrement moyen de domaine de bauges montre une forte interaction entre femelles apparentées. Le recouvrement mensuel moyen est souvent supérieur à 50% (**figure 49**). En revanche les relations entre mâles et femelles apparaissent plus variables, le pourcentage de recouvrement mensuel moyen peut fluctuer de 0% à près de 90% (**figure 49**).

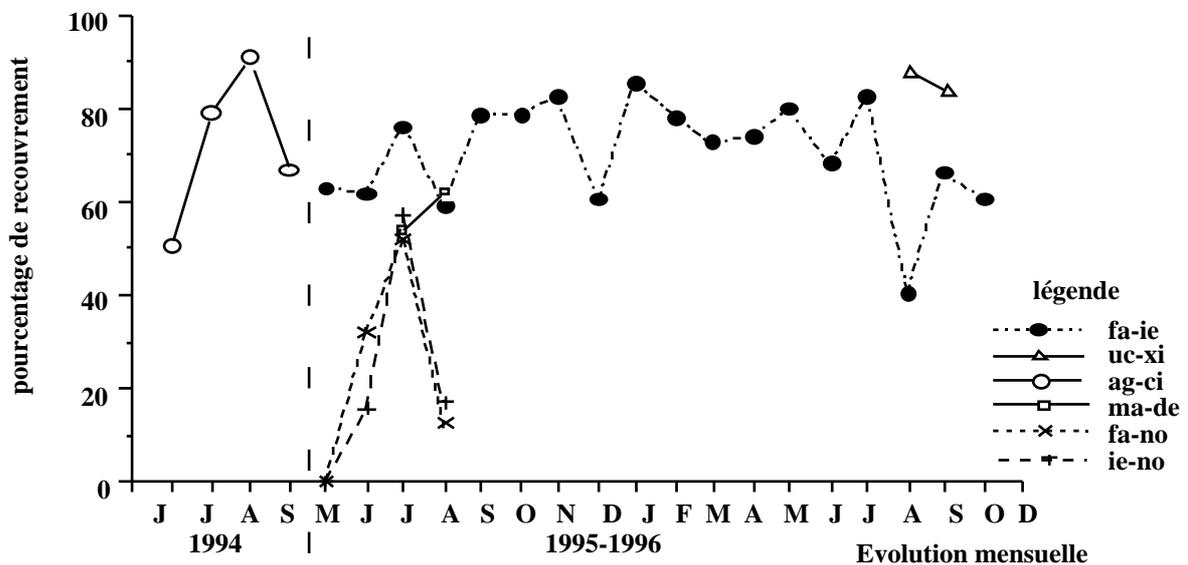


Figure 49 : Représentation des relations entre couples d'individus apparentés pour les interactions mensuelles moyennes. L'année 1994 montre un suivi du mois de juin au mois de septembre. L'année 1995 débute en mai et le suivi se poursuit jusqu'en octobre 1996 sans interruption. Les couples de sangliers sont désignés par les deux premières lettres de leur nom (voir le tableau précédent pour une information qualitative : nom, sexe et âge).

Il est difficile de tirer des conclusions fortes de ces résultats du fait de leur faible nombre. De plus, ils montrent une certaine diversité au moins pour les relations mâles-femelles. En outre, il existe une imprécision sur le degré de parenté reliant les individus considérés comme apparentés. Néanmoins, il ressort une forte tendance pour une association forte et coopérative chez les femelles (**tableau 36**). Ce résultat est en accord avec les connaissances acquises sur la structure sociale du sanglier et corrobore une organisation de type matrilineaire (Mauget, 1980; Dardaillon, 1984a; Cousse, 1994 chez le sanglier; Albon *et al.*, 1992 chez le cerf).

III.3.2.5. Effet de l'altitude

Pour la grande majorité des individus suivis nous observons une variation significative des moyennes mensuelles pour l'altitude de leur domaine de bauges (**tableau 37**).

Par ailleurs, une comparaison pour les mois identiques entre tous nos individus, montre une différence dans leur répartition en altitude. Tous ne sont pas localisés à la même altitude moyenne (**tableau 38 et annexe 12**).

Le regroupement de tous ces animaux sur un même graphique souligne bien les fortes variations inter-individuelles (**figure 50**).

Tableau 37 :

Tableau 38 :

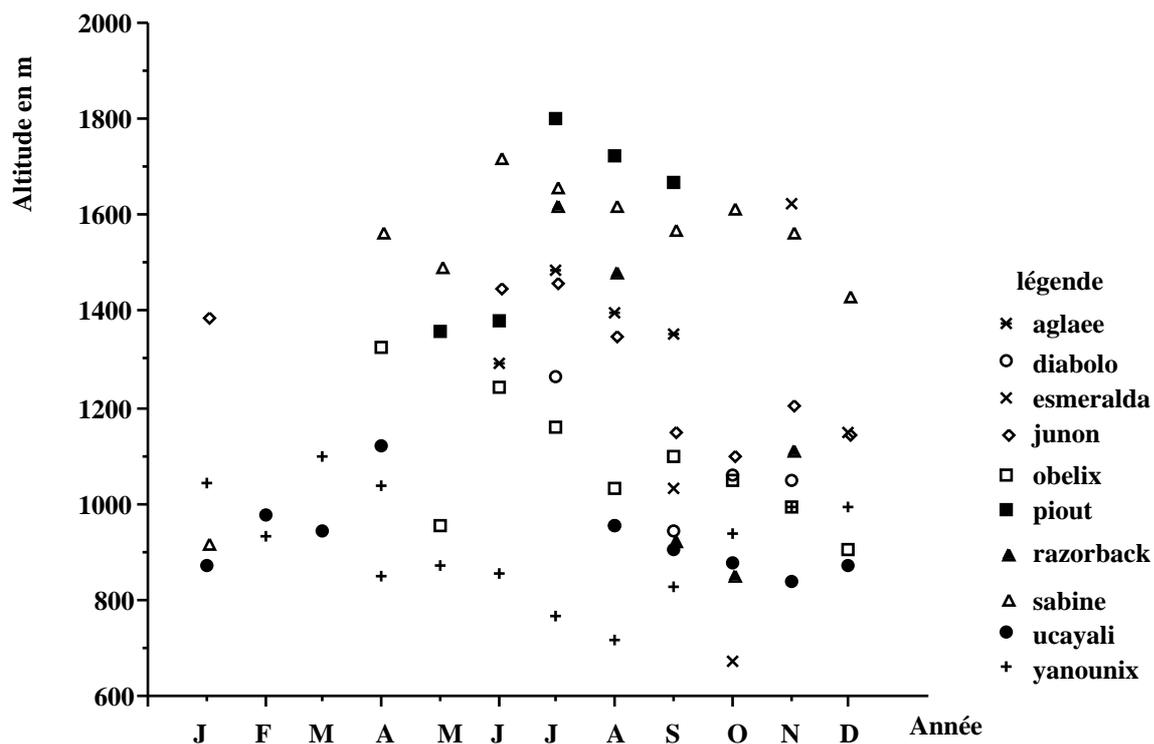


Figure 50 : Représentation individuelle de tous les animaux pour lesquels l'évolution de l'altitude moyenne du domaine de bauges a été calculée. Globalement, nous observons une plus grande variabilité de la répartition en altitude (d'environ 700m à 1700m) pendant la saison favorable (été). Inversement pendant la saison défavorable (hiver) les sangliers montrent une moindre variabilité pour leur répartition en altitude (d'environ 900m à 1400m).

Comme attendu, nous observons une utilisation des altitudes élevées plutôt pendant la saison estivale. Nous constatons que pour presque tous les individus le domaine de bauges est situé à une altitude moyenne supérieure à 1100m pour les mois de juin et de juillet (**figure 50**). En revanche, pour la période hivernale, la tendance s'inverse puisque pour les mois de décembre à mars, la grande majorité de points moyens se situe sous 1200m d'altitude (**figure 50**). Là encore, nous observons une certaine variabilité entre les individus. De plus, il existe des contre-exemples, avec certains animaux qui montrent une diminution de l'altitude moyenne mensuelle de leur domaine de bauges pendant l'été (cf. **Yanounix figure 50 et annexe 12**). Enfin, nous rappelons que tous les individus qui vivaient à des altitudes faibles n'ont pas été pris en considération dans l'étude de ce facteur.

Un autre fait qui semble se dessiner est une certaine 'fidélité' à l'altitude. Ainsi, nous trouvons des individus qui indiquent des altitudes moyennes toujours assez élevées pour leur domaine de bauges. D'autres, en revanche, restent à des altitudes en moyenne toujours assez faibles. De tels exemples sont illustrés par le mâle baptisé Yanounix, pour les 'altitudes faibles' et la femelle appelée Sabine pour les 'altitudes élevées' (**figure 50 et annexe 12**).

Nous observons parmi les animaux étudiés, qu'un faible nombre montre une altitude moyenne de leur domaine de bauges supérieure à 1600m. Or, nous avons orienté cette étude sur les animaux qui bougeaient le plus et surtout ceux nous ayant conduit aux altitudes les plus élevées. Pour expliquer cette constatation, nous supposons que la disponibilité des zones boisées est moindre au-dessus de cette limite de 1600m. Or les sangliers utilisent plutôt les zones boisées pour se bauger (Mauget, 1980; Maillard, 1996). Au-dessus de 1600m, les formations boisées rencontrées dominées par les aulnes verts ('zones d'arcosses') se restreignent à des parcelles qui sont de tailles variables. Par ailleurs, ces zones sont soit d'assez faible surface, soit montrent une fragmentation de l'espace boisé (Observ. pers.). On peut donc supposer qu'une utilisation des altitudes élevées devrait entraîner une occupation de l'espace plus fragmentée. Cependant, compte tenu de nos très faibles échantillons, une telle analyse n'a pas été effectuée.

Relation entre altitude et surface de domaine mensuel

Pour les dix animaux pour lesquels nous possédions des altitudes mensuelles moyennes du domaine de bauges, nous avons apprécié la relation entre la surface du domaine de bauges et l'altitude moyenne de ce domaine. En effet, Harestad et Bunnell (1979) indiquent l'existence d'une relation associant surface du domaine vital et localisation en latitude. Elle montre une augmentation de la surface du domaine vital avec la latitude et les auteurs l'expliquent dans un cadre alimentaire par une baisse de la productivité en biomasse végétale avec la latitude. Or il est souvent considéré que l'influence de la latitude et de l'altitude agissent de façon similaire.

Nous obtenons une tendance très comparable à celle décrite par Harestad et Bunnell (1979 **voir annexe 13**) pour l'effet latitude. Toutefois dans notre cas cette relation entre altitude et surface de domaine de bauges ne tient pas compte de la masse de l'animal (**figure 51**). Un ajustement de modèles linéaires pour l'ensemble des animaux ou pour chaque sexe n'a pas été réalisé, du fait de l'augmentation de la variabilité avec l'altitude (**figure 51**). Nous observons une augmentation de la surface du domaine de bauges avec l'altitude. En effet, la corrélation trouvée est significative chez les mâles (Approximation normale du coefficient de corrélation de Spearman : $Z = 3.58$, $p = 0.003$; $r = 0.605$) et en limite de signification chez les femelles ($Z = 1.84$, $p = 0.066$, $r = 0.341$).

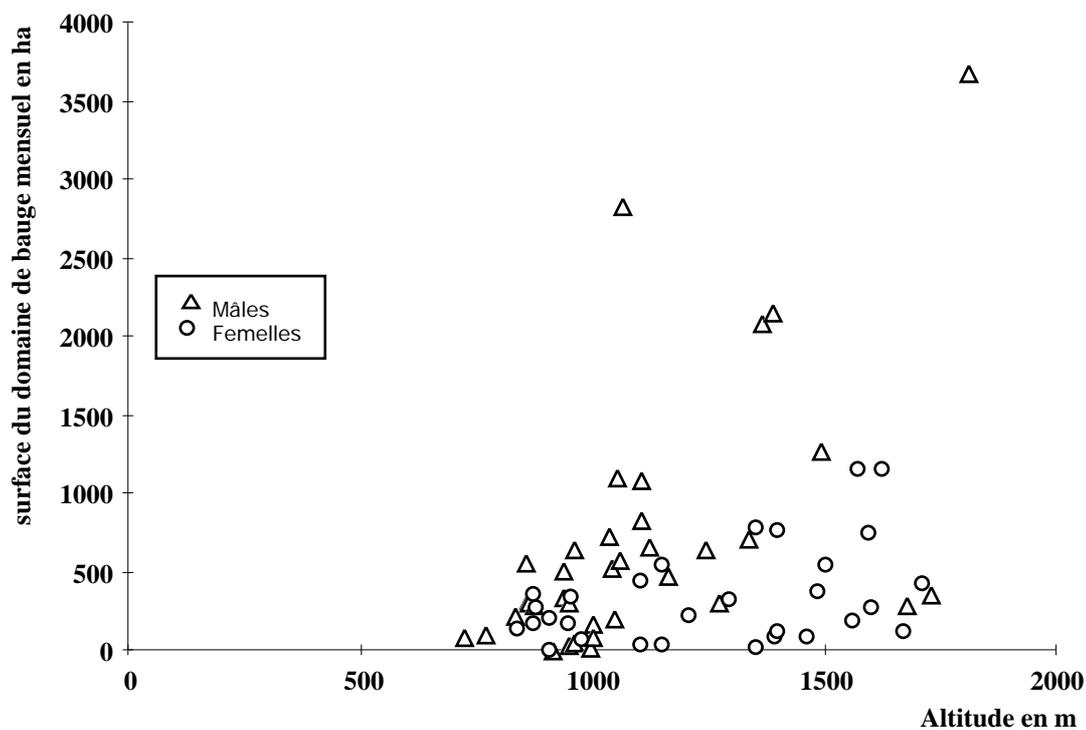


Figure 51 : Relation entre l'altitude et la surface du domaine de bauges chez les individus des deux sexes.

III.3.2.6. Notion sur la relation taille de domaine vital et masse corporelle

Un inconvénient pour cette approche est que nous ne disposons que de la masse de l'animal au moment de sa capture. Or, il est évident que celle-ci va évoluer au fil des saisons et de la vie de l'animal (cf. **annexe 4**). Malgré cet inconvénient, nous ne trouvons pas de relation entre masse corporelle et surface de domaine de bauges, pour différentes méthodes d'estimation du domaine (**figure 52**). Avec la méthode des polygones convexes minimum, nous obtenons pour l'ensemble des animaux une absence d'ajustement linéaire ($F_{1,21} = 0.0239$, $p = 0.8786$, $r = 0.035$). Les mêmes remarques peuvent être faites pour chaque sexe, avec chez le mâle ($F_{1,8} = 0.371$, $p = 0.5617$, $r = 0.224$) et chez les femelles ($F_{1,12} = 0.604$, $p = 0.4533$, $r = 0.228$). Pour la méthode des noyaux, nous montrons aussi une absence de relation entre masse corporelle et surface de domaine de bauges. Nous obtenons respectivement, pour l'ensemble des animaux ($F_{1,21} = 0.1138$, $p = 0.739$, $r = 0.075$), pour les mâles ($F_{1,8} = 0.155$, $p = 0.7052$, $r = 0.147$) et pour les femelles ($F_{1,12} = 0.0284$, $p = 0.8693$, $r = 0.051$).

Pour la période hors chasse, c'est-à-dire la période où l'occupation de l'espace ne sera influencée que par les besoins trophiques des animaux (pas d'influence de l'activité cynégétique), nous observons, là encore, une absence de relation entre taille du domaine de bauges et masse corporelle. Elle se retrouve aussi bien pour la méthode des polygones convexes minimum que pour la méthode des noyaux, avec respectivement, sur la totalité des animaux ($F_{1,19} = 0.3209$, $p = 0.5781$, r

= 0.132 pour MCP100 et $F_{1,19} = 0.055$, $p = 0.8157$, $r = 0.056$ pour MN90). La séparation par sexe ne change rien. Nous n'obtenons aucun ajustement linéaire significatif chez les femelles ($F_{1,11} = 1.908$, $p = 0.1972$, $r = 0.400$ MCP100 et $F_{1,11} = 0.897$, $p = 0.3659$, $r = 0.287$ MN90) ni chez les mâles ($F_{1,7} = 0.182$, $p = 0.6847$, $r = 0.172$ MCP100 et $F_{1,7} = 0.008$, $p = 0.93$, $r = 0.037$ MN90).

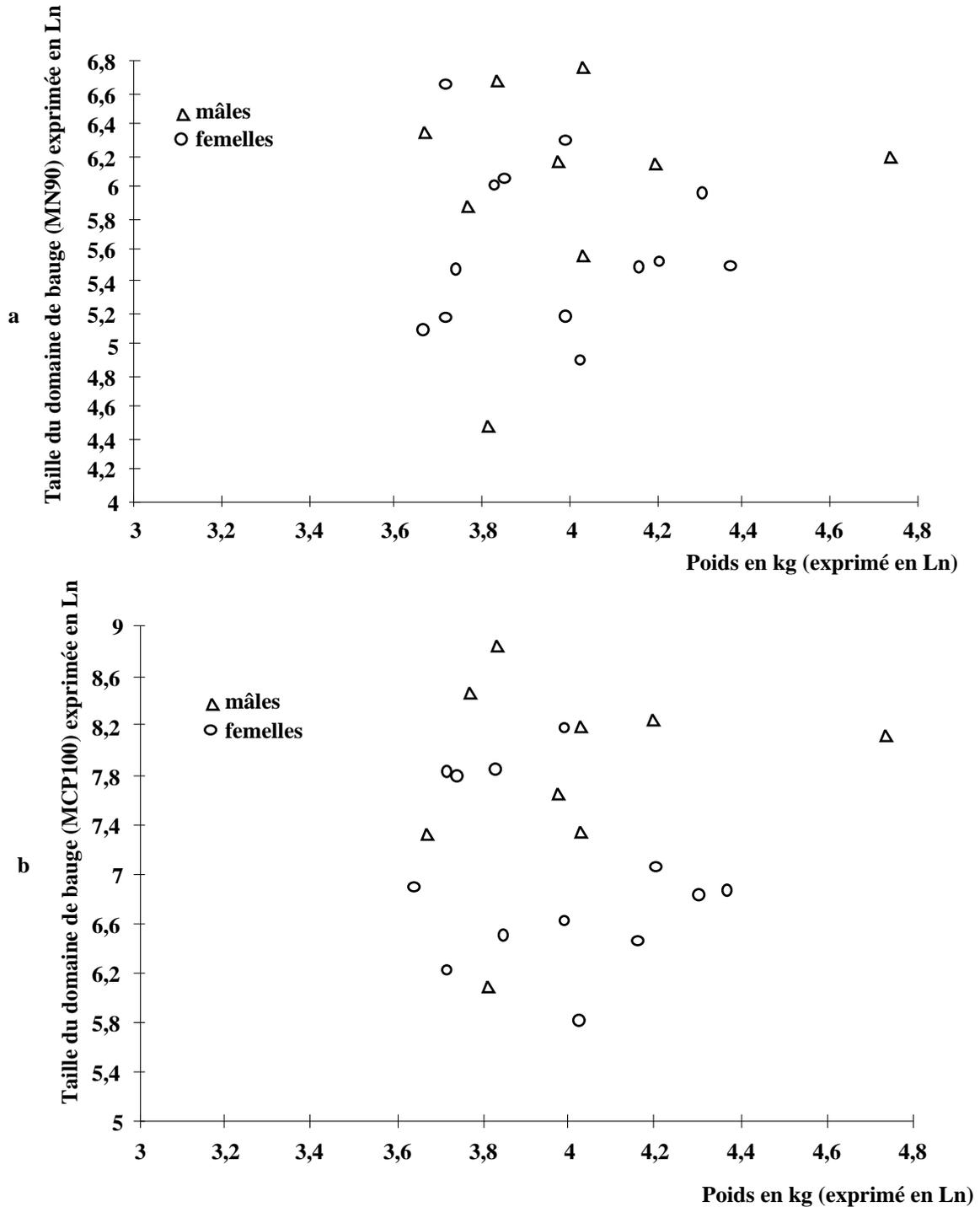


Figure 52 : Relation entre surface du domaine de bauges complet et masse corporelle. a) Méthode des noyaux à 90% b) Méthode des polygones convexes minimum à 100%.

III.3.2.7. Influence de la neige.

Comme tous les individus suivis se trouvaient dans des contextes d'altitude et d'exposition différents, une analyse globale ne semble pas judicieuse. L'estimation du domaine de bauges est une valeur exacte et ne permet donc pas de tester une différence entre les domaines successifs d'un animal. De fait, notre appréciation de l'influence de la neige a été empirique. Néanmoins, d'après les évolutions constatées pour les surfaces des domaines de bauges chez tous les animaux, nous admettons une forte influence de la neige. Elle est particulièrement visible sur les périodes de quinze jours (**tableau 39**).

Tableau 39 : Evolution par quinzaine ou par mois des surfaces de domaine de bauges pour les sangliers suivis pendant l'hiver 1996. L'astérisque indique une valeur pour laquelle j'émetts des réserves et qui est discutée dans le corps du texte. La partie supérieure du tableau (en style standard) représente le suivi par quinzaine et la partie inférieure (en style gras) le suivi par mois. Dans chaque case sont indiqués : la surface du domaine de bauges en hectares et le nombre de localisations pour l'estimation de ce domaine entre parenthèses. Les chutes de neiges ont eu lieu du 18 au 30 novembre (figure 13).

Animaux	1-17 nov	18-30 nov	1-15 dec	16-31 dec
Yanounix	12.74 (7)	9.01 (6)	25.49 (6)	98.36 (7)
Quinine	167.86 (7)	143.66 (6)	28.59 (5)	153.86 (7)
Wanda	96.44 (7)	61.84 (6)	78.31 (4)	27.41 (7)
Sabine	134.36 (7)	29.19 (8)	6.79 (6)	97.39 (7)
Ucayali	110.66 (7)	73.86 (6)	104.11 (6)	189.66 (7)
Animaux	17/10-17/11	18/11-18/12	19/12-19/01	20/01-20/02
Yanounix	49.36 (13)	52.39 (14)	137.44 (13)	373.71 (13)
Quinine	184.06 (13)	145.16 (13)	163.21 (13)	96.86 (13)
Wanda	492.84 (13)	327.29 (12)	64.61 (13)	56.41 (14)
Sabine	1339.86 (17)	42.04 (16)	96.96 (13)	7.21 (12) *
Ucayali	207.36 (13)	223.11 (14)	205.29 (13)	112.64 (13)

Nous attirons l'attention sur la femelle appelée Sabine qui était localisée à une altitude moyenne élevée jusqu'au début des précipitations neigeuses. Elle montre une très forte réduction de son domaine pendant les deux quinzaines correspondant à l'enneigement maximal (du 20 novembre jusqu'au 20 décembre). Puis en décembre, elle se déplace vers une zone d'altitude plus faible. Ce déplacement se traduit par une augmentation de la surface de son domaine de bauges. Ce phénomène de variations de la taille du domaine vital sous l'influence de la neige a déjà été mis en évidence chez d'autres ongulés (Rongstad et Tester, 1969 chez le cerf de Virginie). Puis à partir de mi-janvier plus aucun mouvement n'a été observé. Des suivis nocturnes n'ont pas révélé une quelconque activité. De fait nous avons considéré que cette bête avait, soit perdu son collier, soit était morte dans une zone inaccessible, en fin de période de chasse.

III.3.3. Discussion sur l'occupation de l'habitat

Surface de domaine de bauges complet

Dans cette étude, le sanglier mâle occupe un domaine de bauges plus grand que les femelles. Ce phénomène est conforme à ce qui est connu et largement décrit dans la littérature chez cette espèce (Barrett, 1978; Janeau et Spitz, 1984; Baber et Coblenz, 1986; Boitani *et al.*, 1994; Maillard, 1996; Caley, 1997; Saunders et Kay, 1997 voir **annexe 8**). Cependant, cette différence n'est parfois qu'une tendance observée qui apparaît non significative en regard de tests statistiques (Massei *et al.*, 1997). Nous attirons donc l'attention du lecteur, en accord avec d'autres auteurs comme Baber et Coblenz (1986), sur l'effet de la taille d'échantillon. En effet, l'absence ou la présence d'un effet significatif peut n'être due qu'à un effet échantillon en fonction du nombre d'animaux suivis. Cette critique sur la taille d'échantillon, pour établir une typologie de taille de domaine vital ou une tendance comportementale, en fonction du sexe et de l'âge des animaux suivis en télémétrie, a encore été soulignée récemment par Massei *et al.* (1997). En plus d'une taille d'échantillon suffisante, il est souhaitable que les calculs des domaines vitaux proviennent d'un même logiciel (biais dans les calculs), pour des méthodes semblables. Ainsi, malgré la forte variabilité inter-individuelle pour l'occupation de l'espace que nous observons, nous considérons qu'elle est assez représentative de l'occupation de l'espace en milieu de montagne. En effet, elle repose sur un suivi de 22 animaux sur 34 mois, ce qui est satisfaisant compte tenu des résultats trouvés, en général, dans la littérature (cf. **annexes 8 et 9**). Pour s'affranchir de ce problème de taille d'échantillon, une approche possible aurait été de calculer le nombre d'individus à observer (compte tenu de la variabilité inter-individuelle) pour avoir 95% de chance de mettre en évidence une différence significative dans les données (Debouzie com. pers.).

Nous montrons que le sanglier peut être considéré comme sédentaire en montagne, tout comme cela a été montré dans divers autres milieux (Pine et Gerdes, 1973; McIlroy *et al.*, 1989; McIlroy et Saillard, 1989; Vassant *et al.*, 1992; Maillard, 1996). Cependant, la sédentarité n'exclut pas le fait qu'il puisse effectuer des petits déplacements saisonniers (Pine et Gerdes, 1973; Dardaillon, 1986; Coblenz et Baber, 1987; Hone, 1990a; Abaigar *et al.*, 1994; Maillard, 1996) qui, en montagne, peuvent être liés à des mouvements altitudinaux (Singer *et al.*, 1981; D'Andrea *et al.*, 1995). Compte-tenu de cette sédentarité, le mécanisme qui pourrait expliquer cette plus grande taille de domaine de bauges chez les mâles est d'ordre comportemental. En effet, les mâles montrent des distances inter-bauges supérieures à celles des femelles en accord avec ce que montrent d'autres auteurs (Maillard, 1996). De plus, il a également été montré que les mâles occupent souvent des bauges occasionnelles, tandis que les femelles sont plus fidèles à certaines zones de bauges dites 'bauges principales' (Douaud, 1983). Ces deux remarques peuvent, aussi, permettre d'expliquer pourquoi nous observons une occupation de l'espace plus fragmentée chez les mâles que chez les

femelles. Cette occupation fragmentée de l'espace est déjà connue chez cette espèce puisqu'elle corrobore, au moins pour les mâles, les constatations réalisées par Boitani *et al.* (1994). Toutefois, nous avons utilisé une méthode différente de celle utilisée par ces auteurs (méthode buffer, voir Boitani *et al.*, 1994 pour des détails) et dans un milieu différent du leur. À notre connaissance, aucune autre étude n'a essayé de quantifier la fragmentation du domaine vital dans l'occupation de l'espace, de façon directe et par une analyse appropriée telle que la méthode des noyaux (Hodder *et al.*, 1998). Nous citerons néanmoins l'étude de Maillard (1996) qui a estimé des domaines vitaux à partir de cette méthode bien qu'il n'ait pas ensuite étudié l'aspect fragmentation du domaine vital. Cependant, cet auteur fait déjà remarquer cette possibilité, à partir de l'observation de la distribution des points de localisations à l'intérieur des domaines de bauges établis par la méthode des polygones convexes (e.g. Maillard, 1996).

Bien que nous ne l'ayons pas démontré dans cette étude, il n'est pas improbable que ce phénomène de fragmentation puisse être associé à des différences d'utilisation de l'habitat et lié à sa propre fragmentation. Cette fragmentation peut ainsi être induite par le type de formations végétales incluses dans le domaine vital de l'animal (zones d'arcosses). Elle peut aussi être liée à la proximité d'une ressource précise, comme l'eau, qui peut être parfois une ressource limitante (e.g. Maillard, 1996). Cette fragmentation refléterait l'utilisation de zones plus ou moins préférées, qui peuvent être différentes selon le sexe de l'animal (e.g. Boitani *et al.*, 1994; Spitz et Janeau, 1995; Maillard, 1996). Une dernière remarque porte sur l'ordre de grandeur, en surface, obtenue pour nos domaines de bauges. Il est admis que la taille du domaine vital et donc l'occupation de l'espace est influencée par la densité (Mauget, 1984). Or d'après l'évolution des tableaux de chasse, information corroborée par le piégeage, il apparaît que la densité absolue au moment de l'étude était l'une des plus faibles trouvée depuis ces dix dernières années. De fait, dans des conditions de densité différentes, nous pouvons peut-être obtenir un schéma d'occupation de l'espace différent de celui observé ici.

Domaine saisonnier

L'occupation de l'espace ne montre aucune différence significative pour les tailles moyennes de domaine de bauges en fonction des saisons. Ce résultat est sans doute dû à un faible nombre de mesures pour les domaines hivernaux, qui doit affecter la puissance des tests statistiques. Néanmoins, ce résultat est en accord avec ce qui est constaté dans le milieu méditerranéen (Massei *et al.*, 1996).

Pour l'influence due à la période de la chasse nous observons toute une gamme de réactions des animaux qui affectent différemment les tailles de domaine de bauges. Nous retrouvons les fortes augmentations déjà bien décrites dans la littérature (Maillard et Fournier, 1995; Maillard, 1996; Brandt *et al.*, 1998), directement liées aux dérangements dus à la chasse et au mode de chasse (Jullien *et al.*, 1991; Maillard et Fournier, 1995). Ce phénomène peut parfois être dû à des déplacements linéaires sur des longues distances. Ainsi, en plusieurs occasions des animaux marqués (boucles

auriculaires) ont été tués à des distances d'environ 30 km. Nous rappelons que cette distance n'est ni forcément exceptionnelle ni synonyme de dispersion. En effet, l'ordre de grandeur est le même que celui trouvé par Maillard (1996), en milieu méditerranéen, montrant une délocalisation des animaux vers des zones refuges. Par ailleurs, McIlroy et Saillard (1989) indiquent que la fidélité au domaine vital est très forte chez l'espèce *Sus scrofa*. Les animaux qui subissent la chasse ne partent vraiment qu'en dernière limite, et peuvent ne pas bouger si les traqueurs ou les chiens ne les y obligent pas. De plus, ces auteurs indiquent qu'en cas de dérangement, les animaux reviendront au plus vite sur le domaine initial. Ce retour au domaine de départ est d'ailleurs rapporté par d'autres auteurs (Vassant *et al.*, 1992; Maillard, 1996; Brandt *et al.*, 1998). Toutefois, Vassant *et al.* (1992) indiquent que les grands déplacements sont plus souvent le fait de jeunes animaux qui se retrouvent orphelins, sans une femelle adulte à suivre (cas des 'compagnies' formées par une laie avec ses petits).

A l'opposé d'un accroissement du domaine de bauge, nous avons pu constater que certains animaux maintenaient ou diminuaient la surface du domaine occupée pendant la chasse. Ce phénomène se réalise souvent en association avec la présence de zones de réserve de chasse, ou pour des forêts domaniales peu chassées. Nous démontrons une sélection des zones de réserve en période de chasse. L'existence d'un 'effet réserve' a déjà été rapportée par certains auteurs (Cugnasse *et al.*, 1987). Cependant dans leur cas, c'est une différence de comportement des animaux qui est observée dans les lieux de plus grande tranquillité (le rythme d'activité devient plus diurne).

Le plus souvent, nous n'observons pas de différences significatives entre les surfaces mensuelles moyennes de domaines de bauge occupées par un sexe ou l'autre, bien que souvent les tendances moyennes montrent des écarts assez nets. Elles montrent en général une occupation de domaine plus vaste chez les mâles que chez les femelles, phénomène déjà montré dans d'autres milieux (Massei *et al.*, 1996). Cependant une tendance en faveur d'un domaine mensuel moyen supérieur chez les femelles par rapport à celui des mâles peut aussi être observé (c'est le cas dans cette étude, Tableau 32). Certains auteurs (Massei *et al.*, 1996) expliquent ce phénomène lors d'une période de disette alimentaire qui entraîne de fortes mortalités de sangliers. Dans notre cas, nous n'avons pas observé, ni eu connaissance d'une augmentation de la mortalité pour la période où les femelles ont montré des domaines mensuels supérieurs à ceux des mâles. Nous observons que les tailles de domaines mensuels que nous obtenons restent en accord avec ce qui est trouvé chez cette espèce (**annexe 9**). Néanmoins il semble que ces domaines mensuels soient supérieurs à ce qui est connu en milieu méditerranéen (Massei *et al.*, 1996). La possibilité de migrations à l'échelle du mois est montrée à partir des suivis linéaires et de l'interaction entre les domaines mensuels. Dans ce dernier cas, nous indiquons, pour certains animaux, une absence de recouvrement entre des domaines de bauge successifs. Toutefois, les fluctuations observées aussi bien pour le recouvrement entre domaines et pour l'utilisation de l'espace, au niveau mensuel, montrent aussi une grande variabilité inter-individuelle. À notre connaissance, aucune autre étude n'a abordé cet aspect de l'occupation de l'espace chez le sanglier.

Effet altitude et neige

Des migrations saisonnières liées à l'altitude, observées par certains auteurs (Singer *et al.*, 1981; D'Andréa *et al.*, 1995) n'ont pas été mises en évidence de façon très nette dans notre étude. Ceci s'explique par l'espérance de vie assez courte du sanglier en zone chassée (Gaillard *et al.*, 1987; Baubet, 1993b). Cependant, nous pouvons admettre l'existence de tels phénomènes migratoires pour au moins une partie des animaux. De fait, ce patron se retrouverait assez fréquemment, chez les ongulés qui vivent en milieu de montagne. En effet, il est démontré chez des animaux typiquement montagnards (e.g Loison, 1995 chez le chamois et l'isard) mais également pour d'autres plutôt connus pour vivre en forêt de plaine comme le cerf (Schmidt, 1993; Koubek et Hrabe, 1996). Les mécanismes qui conduisent à ces phénomènes de migrations saisonnières sont souvent attribués à une variation des ressources alimentaires. Ainsi, la persistance de la neige au sol ou la valeur nutritive des ressources alimentaires pourrait induire ces déplacements. Ainsi, il est admis que la végétation dans sa phase de croissance (post-germination) est plus riche au niveau protéique (Barrett, 1978; Festa-Bianchet, 1988; Bousses, 1991) et plus assimilable que lorsqu'elle a atteint sa maturité (teneur en composés secondaires (alcaloïdes) ou constitutifs (cellulose) plus important). Donc, en fonction des besoins nutritionnels des animaux liés aux traits d'histoires de vie (croissance, reproduction, etc.), il peut exister des variations d'occupation de l'espace. Ce phénomène peut se traduire par une ségrégation sexuelle (Miquelle *et al.*, 1992, chez l'élan). De fait, une variation du déplacement en altitude en fonction du sexe n'est pas impossible chez le sanglier bien que nous ne l'ayons pas observée. Au printemps, le sexe qui sera le plus précoce pour sa migration ascendante, en fonction du déneigement, bénéficiera de l'accès aux jeunes pousses sorties de terre. De plus, il n'est pas impossible que l'effet de la densité des populations de sanglier puisse affecter le patron de migration en altitude. Ainsi nous pourrions faire des prédictions, *via* la théorie de l'affouragement optimal, pour l'exploitation des ressources alimentaires à différentes altitudes (Pyke, 1984a, 1984b). Néanmoins, il semble nécessaire de bien maîtriser les modalités de déplacements des sangliers lors des activités alimentaires pour le milieu de montagne.

Un deuxième effet de l'altitude, plus passif, est la disponibilité de terrain accessible aux sangliers en présence de neige. Orlandi (1991) considère que le couvert neigeux est le principal 'facteur climatique particulier' susceptible de modifier le déroulement des activités journalières et/ou la distribution spatiale des animaux, en montagne. L'influence de la neige peut avoir de multiples effets sur les ongulés (Orlandi, 1991 pour une revue) et donc sur le sanglier. Les deux contraintes les plus évidentes liées à l'abondance de neige sont : une entrave à la locomotion et une réduction plus ou moins forte des disponibilités alimentaires.

Entrave aux déplacements

L'entrave aux déplacements peut être expliquée par des changements de caractéristiques de l'enneigement. Orlandi (1991) souligne que malgré son homogénéité apparente, la couverture

neigeuse se caractérise par une texture et une structure variante de place en place, en raison de situations environnementales contrastées (topographique et couverture végétale). Elle est aussi l'objet de maturation génératrice de variation d'épaisseur, de dureté, de densité, de taille de grain et de structure, autant d'éléments susceptibles d'influencer les déplacements. Telfer et Kelsall (1979) ont apprécié la capacité de réaction des animaux vis-à-vis du manteau neigeux, à partir d'éléments morphométriques (hauteur du poitrail et pression de masse de l'animal sur la neige). D'autres auteurs (Oedekoven et Lindzey, 1987 in Orlandi 1991) indiquent que les animaux à longues pattes associées à de larges sabots (tels que l'original) sont favorisés dans une neige profonde. Or, par sa morphologie, le sanglier apparaît être l'exemple type d'un animal mal adapté à la neige par rapport aux adaptations souhaitables (Telfer et Kelsall, 1984). En effet, par rapport à la masse de l'animal, tout le poids est placé sur l'avant et cette contrainte est associée à des pattes courtes en rapport à la masse de l'animal (Bouloire et Vassant, 1989). D'ailleurs, divers auteurs indiquent que la hauteur de neige est limitante pour l'expansion géographique des sangliers (Erkinaro *et al.*, 1982; Heptner *et al.*, 1989; Nowak, 1991), avec comme limite souvent avancée 40-50 cm pour l'espèce *Sus scrofa*. Toutefois les contraintes imposées par la neige sont fonction de l'importance du manteau neigeux mais aussi de sa qualité (neige gelée, poudreuse, etc.).

Recherche alimentaire en milieu enneigé

Pour se nourrir, les animaux doivent consommer la végétation dépassant de la neige (Babad, 1997) ou creuser la neige (coût énergétique) mais ils sont limités par la dureté, la densité et l'épaisseur du manteau neigeux (Adamczewski *et al.*, 1988). Une alternative consiste à se réfugier dans des zones plus propices de moindre enneigement où la topographie permet un accès à la nourriture (Adamczewski *et al.*, 1988). En montagne, de telles migrations sont fréquentes et sont influencées directement par les conditions d'enneigement (Orlandi, 1991). Cet auteur les qualifie donc de migrations opportunistes. L'analyse de ce phénomène migratoire, n'a pas été possible de manière statistique. En effet, pour l'année 1995, où l'enneigement a été important et long, nous ne disposions pas d'animaux équipés de colliers émetteurs. Pour l'hiver 1996-1997, seul un individu nous semble satisfaisant pour observer cet effet. Compte-tenu des faibles effectifs suivis en hiver et au printemps, l'occupation de l'espace mesurant un 'effet versant' n'a pas pu être testée. Or un tel effet est bien connu en milieu de montagne (IFN, 1986-87). Les versants exposés au sud, où la neige fond plus rapidement, devraient être réoccupés plus précocement que les versants nord.

Influence des constructions humaines

Bien que nous n'ayons pas quantifié cet aspect particulier vis-à-vis de l'occupation de l'espace, nous souhaitons rapporter quelques observations sur cette problématique. En effet, de nombreuses études indiquent une sensibilité des espèces sauvages vis-à-vis des constructions humaines, qui réagissent en modifiant leur utilisation de l'espace (Lovallo et Anderson, 1996a, 1996b chez le lynx). Dans certains cas, les constructions peuvent être de vraies barrières au déplacement

(Forys et Humphrey, 1996). Or, la vallée de la Maurienne présente un profil assez encaissé, ne laissant que peu de place pour les voies de circulation d'origine humaine. Nous rencontrons une voie de chemin de fer, une route nationale à fort débit (liaison avec l'Italie) qui maintenant est doublée d'une autoroute (les travaux ont eu lieu durant le suivi de terrain). Ces trois voies sont disposées en parallèle et suivent l'axe de la vallée. De plus, on peut ajouter à ce système la rivière Arc. Elle possède des berges très abruptes dans certains secteurs où ses rives ont subi beaucoup d'aménagements (digues et mur de canalisation). D'après nos suivis de radiotélémetrie, nous avons constaté qu'aucun animal équipé de collier émetteur n'a traversé ce rideau de constructions. De même, aucune bête équipée de boucles auriculaires n'a été signalée tuée sur les communes du canton de St Jean de Maurienne situées rive droite de l'Arc (Saint Julien Montdenis par exemple). Cependant nous avons eu connaissance de collisions survenues sur la route nationale, impliquant des animaux marqués. Nous avons pu estimer le trajet probable que devaient effectuer ces animaux. De plus, on peut aussi signaler le cas d'une laie adulte, non marquée, qui a été tuée sur cette même route nationale. Le lieu de la collision probable laissait supposer un trajet identique à celui des animaux marqués.

On peut donc considérer que les échanges entre populations de sanglier, de part et d'autre de cet axe de constructions anthropiques, sont assez faibles. Le seul cas d'un passage vérifié par radiolocalisation a été le fait d'un mâle. Ce constat a été réalisé sur la commune de Saint-André, c'est-à-dire environ 15 km plus à l'Est dans la vallée, en direction de l'Italie.

Il semble donc que ce découpage de la vallée en deux parties distinctes doit être pris en considération dans le cadre d'une gestion des populations de sangliers. La création de l'autoroute devrait encore restreindre les possibilités d'échanges entre ces deux parties de vallée en ne les canalisant qu'au seul niveau des passages à gibier (Vassant *et al.*, 1993b). Cette contrainte devra s'ajouter à celle du relief à l'occasion d'une étude sur les directions de déplacements des sangliers. En effet il a été montré que la structure du paysage et son anisotropie pouvaient influencer fortement les voies des déplacements des sangliers (Gérard *et al.*, 1992).

Interaction sociale et occupation de l'espace

Du point de vu social, nous trouvons que les mâles sont les animaux qui initient le plus de contacts avec d'autres individus. Ces observations confirment celles faites par d'autres auteurs (McIlroy et Gifford, 1997). Nous confirmons aussi la forte association entre femelles apparentées qui corrobore l'aspect matrilineaire de la structure sociale chez le sanglier comme cela a été décrit ailleurs (Mauget, 1980; Dardaillon, 1984a; Cousse, 1994). En revanche, il semble exister un évitement entre femelles non-apparentées, ou d'une façon plus large entre compagnies non-apparentées (e.g Teillaud, 1986 pour un exemple dans un cadre alimentaire). Ce phénomène pourrait éventuellement refléter l'existence de compétitions intra-compagnie, pour certains aspects spatiaux permettant l'accès à des ressources limitantes (accès à des zones de bauges privilégiées = zones de quiétude).

Taille de domaine vital en fonction de la masse corporelle

Gaillard (1994) souligne l'existence de divergences entre 'biologistes de terrain' et 'biologistes de l'évolution' pour la prise en compte de la variabilité intraspécifique. Ainsi du point de vue interspécifique de très nombreuses études s'accordent pour trouver ou relater une relation linéaire entre masse corporelle et surface du domaine vital (MacNab, 1963; Harestadt et Bunell, 1979; Wittenberger, 1981; Mace *et al.*, 1984; Swihart *et al.*, 1988; Du Toit, 1990). Or, au niveau intraspécifique une telle relation n'a pas été retrouvée. Diverses remarques peuvent contribuer à concourir à ce manque de relation en fonction du protocole d'étude. Nous pensons qu'une approche associant 'domaine alimentaire' (domaine établi à partir de parcours alimentaires) et taille corporelle aurait été plus judicieuse pour tester cette relation, fondée sur des bases bioénergétiques. Une autre critique possible porte sur la masse corporelle retenue puisque nous avons utilisé la masse à la capture. Or l'évolution de la masse corporelle des individus au cours du suivi n'est pas connue précisément mais change obligatoirement. Cela peut donc modifier et expliquer en partie l'absence de relation que nous trouvons.

Toutefois il existe aussi des arguments qui laissent supposer qu'une approche au niveau intraspécifique ne permettra pas d'obtenir une bonne relation linéaire entre masse corporelle et surface de domaine vital. Ainsi, chez une même espèce, la richesse spécifique du milieu, l'effet de la densité et la présence d'espèces compétitrices peuvent induire des changements de taille de domaines vitaux (Wittenberger, 1981). D'une saison à l'autre, les disponibilités alimentaires peuvent varier de façon importante et affecter la taille des domaines vitaux. Donc, dans une analyse globale sans correction de l'effet année, on peut augmenter la variabilité inter-individuelle et masquer un éventuel effet de la masse. Souvent, la mise en évidence de cette relation linéaire repose sur des variations très importantes de taille corporelle, au niveau interspécifique (e.g Du Toit, 1990 pour un exemple dans un même milieu). Or il semble que de telles variations soient difficiles à obtenir pour une même population. Un dernier argument, qui à notre connaissance n'a jamais été clairement abordé dans la littérature, est le cas des espèces sociales. Nous avons considéré, arbitrairement, tous nos animaux dans l'analyse pour tester une relation, sur des bases bioénergétiques, entre surface du domaine vital et masse corporelle (MacNab, 1963). Or, une compagnie est un regroupement d'individus de corpulence différente. L'ensemble de ce groupe occupera une surface de domaine vital commune pour toutes ces activités, et notamment celles alimentaires. Donc intuitivement, nous pouvions prévoir une absence de relation au niveau intraspécifique. D'autant plus que les animaux subadultes peuvent posséder une surface de domaine vital bien supérieure à celui des adultes, due à un certain erratisme (Cousse, 1994), alors qu'ils ont une masse moindre. Ainsi, toutes choses égales par ailleurs, du point de vue alimentaire, la situation d'un groupe social (une compagnie) est forcément un compromis entre les besoins de tous les animaux. En effet il est peu probable que tous les animaux puissent optimiser leur comportement, en terme de gain bioénergétique, en adoptant une taille identique de domaine vital sachant qu'ils possèdent des masses différentes. A notre connaissance, aucune étude chez les suidés,

au niveau intraspécifique ne montre une relation entre surface de domaine vital et masse corporelle. A partir des quelques études chez d'autres suidés (**annexe 14**), nous n'avons pas pu trouver de relation linéaire dans ce groupe (**annexe 14**). Ainsi, dans notre cas, l'absence de relation est probablement imputable à un seul point, représenté par le phacochère. Toutefois, cette famille taxonomique dispose de potentialités pour permettre de telles analyses lorsque des données seront disponibles dans la littérature. Ainsi, on pourra tenir compte dans ces analyses, du milieu dans lequel vivent les espèces puisque cette composante affecte la surface des domaines vitaux occupés (Lovari et San José, 1997 chez le chevreuil).

Résumé

Domaine complet

Nous obtenons une différence entre sexes pour la taille moyenne de domaine de bauges en faveur des mâles pour l'ensemble des méthodes utilisées. En revanche aucun effet de l'âge n'est montré.

Nous observons une occupation de l'espace plus fragmentée chez les mâles par rapport aux femelles. Là encore aucun effet de l'âge n'est mis en évidence.

Domaine saisonnier

Aucune différence entre taille de domaine de bauges n'est trouvée pour les différentes saisons que ce soit chez les mâles ou chez les femelles. En revanche, nous trouvons un effet du sexe en faveur des mâles qui possèdent, en moyenne, des domaines plus grands que les femelles.

Aucune variation entre années ne peut être mise en évidence chez les deux sexes.

L'influence de la chasse affecte fortement l'occupation de l'espace. Ainsi, hors période de chasse nous trouvons une influence du sexe sur la taille de domaine de bauges et sur la fragmentation du domaine occupé. En revanche, pendant la chasse plus aucun effet n'est trouvé.

Nous montrons également que la chasse modifie l'utilisation de l'habitat, avec une sélection plus marquée des zones de quiétude (réserve de chasse) pendant la chasse.

Domaine mensuel

Nous montrons une évolution de la taille des domaines de bauges mensuels assez nette chez les femelles, avec les domaines les plus grands obtenus pendant les mois d'été. En revanche, chez les mâles, un tel patron est moins évident.

Nous observons, comme tendance générale, une surface de domaine de bauges toujours plus forte chez les mâles que chez les femelles.

Aucun patron net de l'occupation de l'espace ou de l'utilisation de l'espace entre domaines mensuels consécutifs n'est mis en évidence pour chacun des deux sexes. Nous observons comme règle générale une grande variabilité inter-individuelle.

Relations sociales

Nous montrons que les mâles interagissent avec un nombre de voisins supérieur à celui observé dans le cas des femelles lorsque l'on considère le domaine de bauges total.

Nous observons une influence de la chasse sur le degré d'interaction entre animaux.

Nous obtenons un fort effet du degré de parenté pour l'occupation de l'espace observé à l'échelle mensuelle. Ainsi, la structure matriarcale connue en plaine est retrouvée en montagne *via* le taux de recouvrement et d'utilisation de l'espace.

Effet de l'altitude et de l'enneigement

La tendance que nous observons pour la répartition altitudinale des animaux est conforme à celle attendue. En effet, nous montrons une altitude moyenne des domaines de bauges plus élevée pendant les mois d'été alors qu'elle est la plus faible pendant les mois d'hiver. Cependant nous trouvons une forte variabilité inter-individuelle car tous les sangliers n'adoptent pas la même stratégie au même moment.

Nous trouvons une relation entre surface du domaine de bauges mensuel et altitude moyenne. Plus le domaine est situé en altitude et plus il est grand. En revanche aucune relation entre taille du domaine et masse de l'animal ne peut être mise en évidence au niveau intraspécifique.

Nous montrons une forte influence de l'enneigement sur l'occupation de l'espace. La surface des domaines de bauges diminue assez fortement pendant des chutes de neige importantes. Cette réduction de la surface occupée se maintient encore un certain temps après l'arrêt des chutes de neige.

IV. Quatrième partie : Régime alimentaire

Introduction

Ce grand point de la biologie du sanglier que nous allons aborder à présent est bien sûr, lié aux précédents. Ainsi, l'abondance qualitative et quantitative des ressources alimentaires peut agir sur les processus de croissance, de reproduction ou de survie qui affectent les individus d'une population. Selon la composition de l'alimentation ingérée, la réponse exprimée au niveau évolutif, par les traits d'histoire de vie, pourra être très différente entre individus (Gottahrd et Nylin, 1995) ou plus globalement entre populations. Par ailleurs, la répartition spatiale et/ou saisonnière des ressources alimentaires pourra modeler l'occupation de l'espace exprimée par les animaux de cette même population (Sinclair, 1984).

Il faut noter que cet aspect alimentaire peut recouvrir de vastes champs d'investigation et constitue parfois à lui seul, l'objet d'un mémoire de thèse (Tixier 1996 chez le chevreuil; Sjarjadi, 1992 et Fournier-Chambrillon, 1996 chez le sanglier). Dans notre étude, ce thème est celui qui a le plus retenu notre attention. Il est donc présenté de manière assez détaillée. Tout d'abord nous avons choisi de faire un bref rappel des différentes approches possibles pour l'analyse du régime alimentaire, pour justifier le choix de notre démarche vis-à-vis des objectifs à atteindre (cf. IV.1). L'analyse du régime alimentaire se décompose en une deuxième partie assez globale (cf. IV.2), qui traite de la composition du régime alimentaire dans son ensemble et analyse les modifications subies sous l'influence de facteurs extrinsèques (évolution annuelle à deux pas de temps : saison et mois) ou intrinsèques (sexe et âge des animaux). Puis, une troisième partie (cf. IV.3), très spécifique, qui ne porte que sur l'aspect particulier de la consommation de lombriciens. Elle fera une mise au point sur les connaissances actuelles et tentera de répondre à la question suivante : la consommation de lombriciens peut-elle expliquer l'importance des dégâts (retournements) en prairie d'altitude ? Par commodité, nous avons choisi de présenter ces deux parties de manière indépendante. Toutefois, certaines informations méthodologiques relatives à la consommation des vers de terre apparaissent dans la présentation générale du protocole de l'analyse du régime alimentaire, afin d'assurer à cette présentation un caractère assez exhaustif et le plus homogène possible.

Enfin, nos résultats seront discutés dans un bref chapitre de synthèse (cf. IV.4).

Chapitre 1

Choix de la méthode d'analyse du régime alimentaire

Pour des études sur l'alimentation, deux grandes approches sont classiquement utilisées dans la littérature. Nous opposerons celle dite 'directe', basée sur l'observation des animaux pendant leur phase d'alimentation à celle dite 'indirecte' fondée sur l'analyse des restes ou de prélèvements issus du système digestif ou encore de relevés d'indices témoignant de l'activité alimentaire typique de certaines espèces (retournements, boutis, vermillis chez le sanglier). Le choix de la méthodologie employée va donc dépendre des buts recherchés, mais aussi de contraintes imposées par l'espèce étudiée et du contexte de l'étude. Souvent les méthodes d'observation directe permettent d'analyser des comportements alimentaires, par rapport à des prédictions issues de modèles d'optimisation, pour appréhender une stratégie alimentaire particulière (Krebs, 1978, 1979 revues avec exemples d'études, Tixier 1996 pour un exemple sur le chevreuil). En général chez les grands mammifères, de telles études nécessitent de travailler avec des animaux en captivité lorsque ceux-ci ne sont pas facilement observables, à distance, en milieu naturel. Or, les conclusions issues d'une étude en captivité imposent des précautions avant une généralisation aux conditions naturelles. En effet, il est possible que des facteurs non contrôlés lors des observations en captivité soient susceptibles de modifier le comportement alimentaire des animaux en nature. Pour s'affranchir d'une étude en captivité, une solution consiste à utiliser une approche par méthode indirecte. Cette approche est celle qui est la plus souvent utilisée pour des espèces, telles que le sanglier, difficilement observables en nature. À notre connaissance, toutes les études réalisées sur cette espèce, hors captivité, l'ont été par des méthodes indirectes. Si les indices d'activité alimentaire peuvent renseigner sur la question 'où les animaux se sont-ils alimentés ?', ils ne permettent généralement pas de savoir quels items alimentaires ont été mangés, sauf dans des cas particuliers (dégâts dans des cultures monospécifiques maïs, blé, vigne etc.). Pour remédier à ce problème une autre méthode indirecte est basée sur l'analyse des prélèvements issus du système digestif. Elle dissociera classiquement les analyses stomacales (portion du système digestif la plus souvent analysée chez les mammifères) et fécales c'est-à-dire analyse d'excréments, qui sont collectés, le plus souvent, directement sur le terrain. Ces techniques sont d'ailleurs très largement employées dans la littérature et pour un large spectre d'espèces animales. Leur principe repose sur une séparation granulométrique de fragments alimentaires, plus ou moins digérés, qui seront ensuite triés, identifiés et quantifiés par diverses méthodologies. Cependant, analyses stomacales et fécales présentent avantages et inconvénients qui pourront influencer le choix de l'une ou de l'autre de ces techniques selon le ou les buts souhaités (**tableau 40**).

Compte tenu des connaissances sur la biologie du sanglier en milieu naturel (Boulloire et Vassant, 1989; Heptner *et al.*, 1989), et sachant que l'un de nos objectifs est de définir le régime alimentaire *annuel* du sanglier en milieu de montagne, la seule possibilité a été l'utilisation d'une ou plusieurs méthodes indirectes. Notre choix s'est porté sur une analyse mixte mélangeant analyses

fécales et stomacales. Dans notre situation, l'analyse stomacale ne permettait pas de suivre tout le cycle annuel puisque la période de chasse est limitée dans l'année et donc ne pouvait pas être entreprise seule. Toutefois, comme elle permet une identification des items ingérés de façon plus précise (moins de digestion que pour les fèces) elle a été retenue afin d'apporter un complément d'information par rapport à l'analyse fécale. Notre choix pour l'étude du régime alimentaire reste conforme à ce qui est habituellement réalisé chez *Sus scrofa* pour des études réalisées en milieu naturel. Ainsi, l'approche mixte couplant l'analyse d'estomacs et de fèces, a déjà été fréquemment utilisée par d'autres auteurs (**annexe 14**).

Tableau 40 : Synthèse des avantages et inconvénients respectifs rencontrés selon la nature de l'analyse choisie (fécale ou stomacale) pour l'étude du régime alimentaire. Ce tableau s'inspire largement de celui proposé par Fournier-Chambrillon (1996) et a été complété d'après le travail de Reynold et Aebischer (1991).

Analyses Stomacales	Analyses Fécales
Très souvent, nécessité de mort de l'animal chez les mammifères notamment.	Aucune contrainte sur les animaux
Récolte limitée sur l'année, pour les espèces chassées, à la période de la chasse. Problème pour les espèces non chassées : possibilité de dérogations pour tirs exceptionnels (problème de taille d'échantillon). Récolte sur animaux accidentés (problème de délai par rapport à la mort).	Récolte possible sur un cycle annuel complet
Renseignement précis sur les animaux : sexe, âge, masse d'ou possibilités de comparaisons inter-classes.	Aucune information sur les animaux. (sauf pour les fèces prélevées directement dans le rectum des animaux lors de capture).
Récolte assez facile mais fonction des tableaux de chasse (effet densité de la population et éventuellement d'échantillonnage en fonction des règles de tirs en vigueur).	Récolte nécessitant un investissement fort sur le terrain : Méthode de recherche adaptée aux habitudes de chaque espèce, et aux densités de la zone d'étude. Contraintes de variations inter-saisonniers qui peuvent être fortes pour la disparition des fèces (Massei <i>et al.</i> , 1998). Végétation ± abondante qui peut masquer les fèces, et consommation ± rapide par les coprophages. Nécessité d'un effort d'échantillonnage adapté (Reynolds et Aebischer, 1991).
Etat de digestion pouvant être peu avancé facilitant l'identification des éléments (le plus souvent méthodes macroscopiques)	Echantillons tous au stade final de digestion : reconnaissance difficile, nécessitant souvent la mise en place de méthodes d'identification microscopiques.
Approximation possible d'un contenu stomacal équivalent à un repas.	Difficultés d'estimation de la représentativité des fèces (fraction d'un repas, variabilité du rythme d'excrétion des animaux au cours de l'année (Rogers, 1987)). Biais possible lié à une sédimentation différente des aliments au cours du transit intestinal.
Echantillons à différents stades de digestion en fonction du moment de prélèvement et vitesse de digestion différente selon la composition chimique des aliments ingérés (Loungouedi, 1989) : difficulté pour une comparaison directe des résultats entre estomacs.	Echantillons tous au même stade de digestion : Comparaisons possibles. Néanmoins il peut subsister des différences inter-saisonniers liées aux vitesses variables de transit intestinal, selon les matières ingérées . Des différences inter-individuelles liées à la taille corporelle, et à l'âge (efficacité de la digestion).

<p>Résultats qualitatifs et quantitatifs : possibilité de rapporter à une masse fraîche ingérée si l'on considère que la nourriture est peu digérée.</p>	<p>Résultats qualitatifs. Interprétation quantitative délicate (différence de vitesse de transit dans le système digestif selon les éléments : taille et nature, digestibilité différente selon les aliments (Ciucci <i>et al.</i>, 1996))</p> <p>Nécessité d'établir des facteurs de correction si l'on veut rapporter les résultats à une masse fraîche ingérée (méthode très lourde)</p>
<p>Volume de matière récoltée pouvant être très important : nécessité d'un protocole de sous échantillonnage pouvant intervenir à différents niveaux de l'analyse (définition d'un protocole de sous échantillonnage et des quantités minimales à analyser).</p> <p>Stockage le plus facile par congélation (stockage dans une solution formolée difficile et très contraignante pour les gros estomacs).</p>	<p>Volume de matière assez faible, donc possibilité d'un tri intégral des fèces.</p> <p>Stockage possible dans solution formolée (petits récipients) ou par congélation. Le stockage nécessite peu de place</p>

Résumé

La méthodologie retenue pour l'analyse du régime alimentaire est basée sur une approche indirecte. Nous avons couplé une analyse de fèces (sur toute l'année) et une analyse d'estomacs (réduite à la période de chasse). Ces deux approches permettent l'obtention d'informations complémentaires.

Chapitre 2

Régime Alimentaire en Montagne

IV.2.1. Introduction

Comme nous l'avons indiqué au début de ce travail, certaines questions portent sur les habitudes alimentaires des sangliers. Quelles sources de nourriture utilise le sanglier au cours de l'année et notamment en hiver ? Cette interrogation suppose une notion de choix alimentaire et d'évolution dans ce choix au fil de l'année. Par ailleurs, cela sous-entend aussi la notion d'une ou de stratégies alimentaires différentes, adoptées en fonction des circonstances environnementales rencontrées et qui pourraient avoir de fortes répercussions sur le milieu ('dégâts'). Ces interrogations sont aussi à la base de modélisation dans le concept de la 'théorie de l'approvisionnement optimal' (Optimal Foraging Theory, OFT). Le principe général de la théorie, en écologie comportementale, suppose que la sélection naturelle favorisera les animaux qui ont la meilleure valeur adaptative pour la propagation de leurs gènes. Pour atteindre cet objectif, des fonctions biologiques comme l'activité alimentaire, mesurables et testables expérimentalement devront être réalisées de manière optimale (e.g. Davies et Krebs, 1978; Krebs, 1979). Les principaux champs d'investigation dans le cadre de cette théorie concernent la composition du régime alimentaire, la répartition spatio-temporelle de l'effort de recherche alimentaire ou les modalités d'exploitation des ressources (Krebs, 1978, 1979; Pyke *et al.*, 1977, 1984a, 1984b; Krebs et Kacelnik, 1991; Benhamou, 1993; Cézilly et Benhamou, 1996 pour des synthèses). A partir de travaux pionniers (MacArthur et Pianka, 1966; Emlen, 1966) et de développements théoriques (e.g. Schoener, 1969, 1971; Pulliam, 1974, 1975) on peut définir le choix optimal comme une mesure de profitabilité, c'est-à-dire une différence entre les coûts et gains dus aux comportements alimentaires adoptés par l'animal, quantifiée en termes de gain énergétique net (Pyke, 1984a).

De fait, les comportements de prise de nourriture sont supposés être soumis à de fortes contraintes sélectives puisqu'ils influencent le devenir des individus qui les adoptent. Par exemple, si deux individus obtiennent le même gain énergétique en utilisant deux stratégies alimentaires qui diffèrent de manière importante pour le temps consacré à cette activité (toutes choses égales par ailleurs), celui adoptant la stratégie la plus économique en temps devrait être avantagé et sera dit minimiseur de temps ou 'time minimiser' (Schoener, 1971; Pyke *et al.*, 1977). Outre la possibilité d'avoir un budget temps supérieur à consacrer à d'autres activités et en particulier à la reproduction, il devrait être moins exposé aux risques de prédation, ou pourra se soustraire plus rapidement à des conditions climatiques défavorables. Inversement, si dans un même temps alloué à la prise alimentaire, un individu est capable de réaliser des prélèvements lui assurant une meilleure valeur énergétique qu'un autre, alors il pourra consacrer une part accrue de cette énergie à ses jeunes, ou effectuer des réserves adipeuses plus importantes susceptibles d'augmenter ses chances de survie

hivernale. Il sera dit maximisateur d'énergie ou 'energy maximiser' (Schoener, 1971; Pyke *et al.*, 1977). Il faut noter qu'un animal peut changer de stratégie alimentaire en fonction des conditions environnementales en adoptant l'une ou l'autre des ces deux stratégies (Pyke *et al.*, 1977).

Lors de la phase d'alimentation, un animal est sans cesse confronté à des choix de divers ordres. Parmi les différents aspects du comportement alimentaire pouvant faire l'objet de processus d'optimisation, on peut citer la sélection des zones d'alimentation, la nature des proies, le moment de la journée le plus favorable à l'alimentation, la dynamique des déplacements entre zones d'alimentation et au sein d'une même zone, les modalités d'affouragement à partir d'un point fixe, ou la taille du groupe d'animaux en phase d'alimentation (Schoener, 1971; Krebs, 1979; Pyke, 1984a). Chacun de ces volets a donné lieu à des développements plus ou moins spécifiques. L'optimisation de la stratégie alimentaire tente de prédire quels choix devraient être effectués, compte-tenu de diverses contraintes intrinsèques à l'animal (besoins métaboliques, état de satiété, capacité digestive etc.) et extrinsèques (abondance et répartition spatiale des items alimentaires, valeur nutritive des items etc.). Enfin, il faudra prendre en compte une composante comportementale aussi bien innée qu'issue d'un apprentissage propre à l'individu ou au contact de congénère à l'origine de la sélection alimentaire (e.g. Tixier, 1996 chez le chevreuil) ou de la stratégie alimentaire adoptée (e.g. Teillaud, 1986 chez le sanglier). Ces quelques remarques, loin d'être exhaustives, permettent déjà de comprendre que notre approche indirecte (analyse fécale et stomacale) ne nous permettra pas de *tester* réellement le caractère optimal du régime alimentaire que l'on va établir.

Au préalable en nous inspirant du travail de Bousses (1991), nous allons rappeler les implications les plus communément admises quant à la prédiction des choix alimentaires par un consommateur (voir Emlen, 1966; Schoener, 1969, 1971; Pulliam, 1974; Krebs, 1978, 1979).

- L'item ayant la plus forte profitabilité est toujours inclus dans le régime alimentaire. Le consommateur qui renonce à ingérer cet item et poursuit sa recherche n'aura pas une stratégie optimale car il pourra au mieux espérer rencontrer un autre item de même profitabilité.

- Les divers items peuvent être ordonnés en fonction de leur profitabilité et sont incorporés au régime alimentaire dans cet ordre. Si l'item de rang supérieur n'est pas suffisant pour couvrir les besoins de l'animal (abondance relative faible) alors de nouveaux items sont ajoutés au régime.

- Parmi les items acceptés dans le régime alimentaire, chacun est inclus en fonction directe de sa probabilité de rencontre, c'est-à-dire qu'un item alimentaire est soit systématiquement accepté soit systématiquement rejeté lors de chaque rencontre, suivant en cela une règle de tout ou rien. Néanmoins l'ingestion d'item alimentaire de valeur moindre associé à un item de forte valeur alimentaire reste optimale si le coût occasionné par son rejet est supérieur à celui de son acceptation.

- Lorsque la probabilité de rencontre des divers items est faible, la plupart de ceux rencontrés sont inclus dans le régime. L'animal devient de plus en plus sélectif lorsque l'abondance absolue des items augmente. Les animaux se comporteront donc en généralistes lors d'une faible abondance

absolue des items alimentaires avec une proportion ingérée fonction directe de la disponibilité et en spécialistes lorsqu'elle augmente.

- Une réduction de l'abondance des items de rang supérieur conduit à l'acceptation de nouveaux items alimentaires, le régime peut dans ce cas basculer (switching) vers la prédominance de ces derniers éléments si ceux-ci sont abondants dans le milieu alors qu'ils auraient été délaissés en situation d'abondance

Enfin il faut noter que des modèles plus adaptés à la situation des herbivores ont été développés sur des bases de préférences partielles (Westoby, 1974) puisque les différentes espèces végétales disponibles dans le milieu peuvent être incorporées dans le régime dans des proportions déterminées non seulement par leur valeur énergétique et leur abondance mais également par leur teneur en certains nutriments recherchés ou composants (alcaloïdes, tannins) à éviter. Enfin, Westoby (1977) estime pour le cas des omnivores, que leurs items potentiels sont inadéquats si ils sont ingérés d'une manière monospécifique. De fait, pour atteindre un équilibre nutritif, ces espèces omnivores doivent exprimer une certaine variété dans les items composant le régime alimentaire. Souvent, les études sur le régime alimentaire, chez le sanglier, se réfèrent à la théorie de l'affouragement optimal sans l'annoncer très explicitement (Dardaillon, 1984a; Maillard, 1996). Pour notre part, et en nous référant à la théorie succinctement évoquée en introduction, nous émettrons des prédictions vis-à-vis du régime alimentaire attendu pour les différentes situations abordées, à partir de connaissances acquises dans la littérature (**annexe 15**).

Evolution saisonnière

En nous basant sur les préférences alimentaires du sanglier (Genov, 1984; Jezierski et Dubas, 1984; Vassant, 1997 fiche 12; Vassant *et al.*, sous presse) et sur des informations concernant les valeurs nutritives de différents aliments (Barrett, 1978), nous attendons des variations importantes du régime alimentaire au fil de la saison. Ainsi, en faisant l'hypothèse que le sanglier a un comportement optimal, nous attendons une consommation prioritaire de ses aliments favoris en fonction de leur disponibilité. L'exemple le plus évident et le plus souvent rapporté dans la littérature est la consommation de fruits forestiers secs et en particulier de glands durant l'automne et l'hiver. Cet aliment est très riche énergétiquement et a un fort effet bénéfique dans le cycle reproductif. Ainsi en présence de fruits forestiers secs on attend une forte consommation préférentielle de cet item.

De manière un peu plus générale, le sanglier est connu pour sa tendance à la frugivorie (Dardaillon, 1984a; Sjarmidi, 1992; Fournier-Chambrillon, 1996; Massei *et al.*, 1996) donc on attend une consommation importante de fruits aux périodes où ceux-ci sont abondants, c'est à dire été, automne et début d'hiver. Bien entendu compte-tenu des variations inter-annuelles existant dans les productions de fruits par exemple chez le chêne *Quercus sp* (e.g. Maillard, 1996; Vassant *et al.*,

1994) ou chez le châtaignier *Castanea sativa* (Menu et Debouzie, 1993; Debouzie comm. pers.), nous attendons des variations sensibles du régime alimentaire entre années, perceptibles au niveau des consommations moyennes mensuelles. Pour une autre période du cycle saisonnier, au printemps, nos attentes concernent une consommation importante de parties aériennes de végétaux et principalement des végétaux herbacés en croissance. En effet, lors de la pousse des végétaux, il est connu que leur composition et donc leur valeur nutritive au niveau protéique est maximale (Barrett, 1978; Festa-Bianchet, 1988). De plus, durant la période printanière les fruits ne sont pas disponibles.

Enfin, bien que disponibles toute l'année, les parties souterraines (bulbe et racines) sont considérées comme les aliments les moins préférés par les sangliers (Vassant, 1997b; Vassant *et al.*, sous presse). Elles ne seront consommées de façon majoritaire que lorsqu'aucun autre item préféré ne sera disponible en abondance. De fait, nous attendons une consommation forte de cet item en hiver, si peu de fruits restent disponibles, et en début de printemps avant la reprise végétative quand celle-ci est tardive (enneigement). Cependant il n'est pas exclu que ponctuellement, les plantes qui emmagasinent de l'énergie dans leurs parties souterraines (bulbes, rhizomes, racines charnues) deviennent intéressantes pour les sangliers. Enfin, le caractère omnivore de cette espèce nous conduit à prédire la présence de matière animale, en faible proportion, mais sur toute l'année. Nous considérerons que cette part animale permet d'équilibrer la valeur nutritive du régime alimentaire (Westoby, 1977).

Evolution altitudinale

En montagne, l'altitude est responsable d'une gradation de la végétation (**figure 9**) qui induit une hétérogénéité dans la disponibilité des sources alimentaires. Il est bien évident que cette composante spatiale est aussi sous l'influence de la composante temporelle (saison ou mois). Par ailleurs, les disponibilités alimentaires seront influencées au niveau qualitatif par la répartition des différentes espèces d'arbres fruitiers en fonction de l'altitude, avec certaines espèces comme le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*) qui est localisé à des altitudes élevées (1400m à 1800m) alors que d'autres comme les chênes (*Quercus sp*) seront plutôt situés à des altitudes faibles et sur les versants bien exposés. Nous supposons donc qu'il existe un effet de l'altitude sur la composition du régime alimentaire. De plus, il paraît souhaitable de préciser quelques contraintes nécessaires à nos prédictions.

Tout d'abord nous faisons l'hypothèse que l'altitude à laquelle les échantillons ont été collectés est la même que celle à laquelle se sont alimentés les animaux. Une telle hypothèse impose des contraintes sur le type de rythme d'activité alimentaire de l'animal. Il pourra être, soit de type A avec dépôt des fèces sur ou à proximité de la zone d'alimentation, soit de type B et devra s'effectuer à une altitude (ou tranche d'altitude) constante (voir Janeau et Spitz, 1984a, pour type A et type B **annexe 16**). Pour ces deux cas l'hypothèse impose aussi la nécessité d'un cycle d'exploitation régulier d'une même zone pendant un certain laps de temps d'au moins deux jours consécutifs (mêmes ressources et mêmes altitudes). Bien qu'assez contraignante dans le cas du sanglier compte tenu de ses facultés de

déplacement, cette hypothèse n'est pas irréaliste si l'on se réfère à certains travaux qui indiquent une bonne adéquation entre la composition de fèces et les milieux dans lesquels elles ont été récoltées (Lescourret et Génard, 1985; Génard *et al.*, 1988). Notons qu'à travers cette approche nous abordons un autre pan de la théorie de l'approvisionnement optimal, qui est le choix de la parcelle où s'alimenter ('patch choice' Pyke, 1984a, 1984b). En effet, dans le cas A, on supposera que l'animal exploite cette zone considérée optimale, tant que sa disponibilité en ressources alimentaires le lui permet (Charnov, 1976).

Pour apprécier l'effet de l'altitude et son évolution dans le temps, nous avons axé notre recherche sur l'analyse stomacale. Nous restons soumis au rythme d'activité alimentaire (Janeau et Spitz, 1984) ainsi qu'aux différentes stratégies de déplacements des animaux (Spitz et Janeau, 1990). L'hypothèse, dans ce dernier cas, est que l'altitude pour l'alimentation de la nuit et celle du lieu de bauges en fin de nuit, sont identiques. En effet la plupart du temps, l'altitude à laquelle l'animal a été tué correspondait sensiblement à celle où il était baugé. Les animaux sont souvent tués au moment de leur départ (par les traqueurs) ou très peu de temps après (distance parcourue faible) par des chasseurs postés. Au besoin une correction de l'altitude a été apportée après renseignements auprès des traqueurs.

Dans ces conditions on attend une variation dans les proportions des items composant le régime alimentaire avec l'altitude. Lorsque l'on ne prend pas en compte l'évolution temporelle, on attend un effet marqué entre les zones d'altitude élevée, composées essentiellement d'alpages, et celles de moindre altitude. En effet dans les alpages, la principale ressource alimentaire durant toute l'année sera formée des végétaux herbacés dont seule la partie souterraine (bulbe et racine) sera prise en considération. En effet, les parties aériennes n'apparaissent intéressantes qu'au moment de leur croissance (de façon très ponctuelle au printemps); ensuite, avec la maturation, leurs qualités nutritives deviennent très faibles (supposées plus faibles que celles des racines) du fait d'une plus forte présence de composés cellulosiques (fibres alimentaires, Loungouedi, 1989) difficiles à assimiler chez un animal non ruminant. En revanche, à des altitudes moindres, la part attendue de racines et bulbes est plus faible en raison de la présence d'autres items préférés aux racines (zone forestière avec présence d'arbres fruitiers).

Pour l'évolution saisonnière, on suppose que la disponibilité des fruits va diminuer au fil de la saison, donc nous attendons un abaissement du seuil d'altitude séparant les zones dites 'élevées' où la part la plus importante du régime alimentaire sera composée de parties souterraines, et celles dites 'basses' où plus de diversité est attendue.

Facteurs intrinsèques : âge, sexe

L'influence du sexe ou de l'âge sur le régime alimentaire chez le sanglier est assez peu documentée. D'un point de vue optimal, nous nous attendons à des variations dues au sexe et/ou à l'âge (e.g. Engen et Stenseth, 1989). L'influence de ces facteurs intrinsèques sur le choix d'items alimentaires a pu être démontrée chez certains ongulés (Illius et Gordon, 1990 chez le cerf). Les quelques travaux mesurant l'influence du sexe et de l'âge sur le régime alimentaire chez le sanglier (Scott et Pelton, 1975; Barrett, 1978; Dardaillon, 1984a, 1989; Sjarmidi, 1992), permettent de prédire une absence de variation de l'alimentation en fonction du sexe et un effet possible de l'âge. Nous présenterons (paragraphes IV.2.3.2.5 et IV.2.3.2.6) un état de la situation telle que nous avons pu l'estimer en milieu de montagne et confronterons nos résultats aux études précédentes (références, op.cit.).

IV.2.2. Matériels et méthodes

IV.2.2.1. Collecte et stockage des matériels

Estomacs

Ils ont été prélevés essentiellement durant la période de chasse, de début septembre à début janvier. Néanmoins deux estomacs ont pu être prélevés sur des animaux accidentés, hors période de chasse (les 19/05/95 et 22/02/96). 92% des estomacs proviennent des communes du canton de Saint Jean de Maurienne (**figure 10**) et quatre d'entre eux ont été récoltés à l'extérieur de cette zone. Un a été prélevé en basse Maurienne et 3 prélevés en haute Maurienne.

Suite à un accord passé avec les chasseurs de la zone de travail, après la mort d'un ou plusieurs sangliers, nous étions contactés rapidement pour aller réaliser les prélèvements dans les plus brefs délais. Les chasseurs de la commune d'Albiez-Montrond nous apportaient directement les animaux à la station d'étude, permettant ainsi un gain de temps supplémentaire. Les estomacs ont été congelés à -20°C dans l'attente de l'analyse. La décongélation s'effectuait dans une solution formolée à 5% permettant une bonne conservation du matériel (inactivation des enzymes digestives) tout en limitant la gêne due à l'inhalation des effluves formolés. Les informations relatives au prélèvement sont mises dans un petit flacon plastique, puis associées à l'estomac pour éviter la détérioration de la fiche papier lors de la décongélation.

Fèces

La recherche de fèces s'étale de mars 1994 à avril 1996. Néanmoins, compte-tenu de la mise en place de l'étude, elle n'a été réalisée de façon intensive que de juin 1994 à avril 1996. Elle a été conduite à partir de différentes méthodes de recherche. Ainsi, une prospection aux alentours des zones de piégeage a été faite systématiquement quand nous constatons des indices de fréquentation récents par des sangliers. La recherche s'organisait de façon circulaire autour des pièges en suivant les coulées empruntées par les animaux. Des fèces ont aussi été collectées dans les pièges lorsque celles-ci n'étaient pas détruites par le

piétinement des animaux. Les zones de 'dégâts', quand nous disposions d'informations fiables (emplacement précis et fraîcheur approximative) fournies par les agriculteurs et les chasseurs, ont été prospectées systématiquement. Cette recherche a aussi été opportuniste lors des circuits de radiolocalisation lorsque des zones connues, sur le parcours habituel, avaient subi des retournements récents. En présence de neige, lorsque nous détectons des traces de sangliers en bordure de route, la coulée laissée par les animaux était suivie pour rechercher des zones d'alimentation et surtout des fèces.

Enfin, une part importante des recherches de fèces a été faite de manière aléatoire. En début d'étude, cela visait à se familiariser avec le terrain pour localiser des zones de recherche à privilégier lors de la suite du travail (zones de bauges, souilles etc.). Le principe consiste en une prospection des coulées, à la recherche d'empreintes de sanglier, puis en un suivi de ces coulées. En hiver, ce principe était facilité pour la détection des coulées par la présence de neige. Cependant ces recherches aléatoires nécessitaient souvent beaucoup d'efforts pour de faibles résultats.

L'estimation de l'âge des fèces était réalisée grâce à l'odeur, la couleur, et l'état de décomposition (présence d'insectes) des fèces. Afin d'améliorer l'estimation de l'âge, des suivis de vieillissement en conditions naturelles de quelques fèces ont été effectués avec contrôle systématique de l'aspect et odeur et la vitesse de disparition. Cela a permis de renforcer l'expérience des estimateurs. Toutefois, l'estimation de 'l'âge' des fèces a toujours été réalisée par les mêmes personnes afin de minimiser la variabilité inter-estimateur.

Les fèces, bien délimitées au sol, étaient ramassées en totalité et conservées dans un sac individuel jusqu'au retour à la station ONC. Ensuite, les fèces ont été conditionnées dans une solution formolée 5% (pots plastiques), avec une fiche de renseignement collée sur le pot. Lors du déroulement de l'analyse nous avons retenu en priorité les fèces considérées comme les plus fraîches.

IV.2.2.2. Méthodologie

IV.2.2.2.1. Protocole

Notre démarche est fondée sur le protocole utilisé par Chambrillon (1991), et Fournier-Chambrillon (1996). Les différences principales portent sur la réalisation des sous-échantillonnages (**figure 53**).

La première phase de l'analyse consiste en l'opération de tamisage des prélèvements qui ont été conservés soit dans une solution formolée (fèces), soit congelés (estomac). Pour les estomacs, cette étape est précédée d'une phase de décongélation et d'une pesée du contenu stomacal. Chaque prélèvement est désagrégé, délicatement, dans une bassine d'eau, afin de ne pas casser les plus gros éléments. La solution est versée et rincée sur une pile de cinq tamis superposés dont la taille de maille est décroissante de 5 mm à 40 µm (Chambrillon, 1991; Fournier-Chambrillon, 1996). Cette opération est répétée jusqu'à obtention de refus 'propres' c'est-à-dire disparition totale de la matière organique fine (liant fécal). Chaque refus, fraction retenue par une taille de tamis, est conservé dans une solution formolée 5% jusqu'à l'étape de tri. La seconde

étape de l'analyse est le tri des différents refus. Elle consiste en une séparation des différents éléments susceptibles de former un item alimentaire. Cette étape sera variable d'un refus à l'autre (**annexe 17**). Après la séparation en catégories d'éléments, ceux-ci sont identifiés par comparaison avec les collections de végétaux et d'animaux, préalablement établies. Enfin la dernière étape consiste en une pesée des différentes catégories alimentaires fraîches qui sont ensuite séchées en étuve jusqu'à l'obtention d'un poids stable, et ensuite repesées sèches.

Modalités du sous-échantillonnage et remarques méthodologiques

Le tri a été exhaustif pour la fraction de 5 mm. Des sous-échantillonnages, ont été effectués pour la fraction 2 mm seulement quand le volume de matière était important (> 100 ml c'est-à-dire presque uniquement pour les estomacs). Les trois autres fractions ont subi un sous-échantillonnage systématique (**annexes 17-18**). Le tri et l'identification se font en fonction de la taille du refus en couplant une identification à l'oeil nu et/ou identification à la loupe binoculaire. Contrairement à certains auteurs (Sjarmidi, 1992; Fogliato com. pers.), l'identification des différents éléments a été réalisée sur le matériel frais. Il nous semble que le matériel frais permet d'obtenir un spectre d'informations plus large, qui favorise l'identification (couleur, texture des différents fragments, visibilité des structures tissulaires et tégumentaires pour les arthropodes, possibilité de dissection, etc.). Nous faisons remarquer qu'une approche microscopique d'identification pour les épidermes végétaux a été écartée. En effet, cette méthode dite 'méthode des épidermes' (Butet, 1985, 1987; Chapuis, 1980) est souvent utilisée dans des travaux sur le régime alimentaire pour des espèces strictement herbivores (Massemin, 1992; Gibault, 1994, pour des exemples chez la marmotte). Dans notre cas, l'espèce est connue pour être omnivore (**annexe 15**), avec une tendance marquée pour la frugivorie (Fournier-Chambrillon, 1996). Sachant que cette technique est très lourde à mettre en oeuvre, et surtout destinée aux épidermes foliaires, il ne nous est pas apparu souhaitable d'investir du temps dans cette approche, d'autant que cette 'méthode des épidermes' semble peu efficace pour les épidermes des parties souterraines (Fournier-Chambrillon, 1996).

Après identification, chaque catégorie d'élément est égouttée puis pesée et séchée en étuve avant d'être repesée. Ce protocole ne s'applique qu'aux refus des tamis de maille 5 et 2 mm. Pour la fraction 1 mm, un dénombrement par case (**annexe 18**) permet de convertir en poids sec la proportion des différentes catégories identifiées. La définition des 8 items alimentaires est obtenue par un cumul des poids secs de toutes les catégories d'éléments constitutifs d'un item arbitrairement défini (**annexe 19**).

Une attention spécifique a été portée à la recherche de lombriciens, par un dénombrement de soies (parties chitineuses de forme sigmoïde). Ces dernières restent identifiables après digestion et sont présentes aussi bien dans les estomacs que dans les fèces. Cette recherche s'est faite dans le refus de 40 µm. Nous présenterons cette analyse de façon plus détaillée dans un paragraphe entièrement consacré à cet aspect de l'alimentation chez le sanglier.

IV.2.2.2.2. Notions de disponibilité alimentaire

Pour la partie animale, des pièges-trappes, 'pit-fall' (Robert, 1991) ont été disposés sur le terrain afin de constituer des collections (séchées ou formolées) d'arthropodes marcheurs (surtout des coléoptères). Cependant, ces pièges ont permis la capture de divers animaux : aussi bien des mollusques, batraciens, reptiles, que des micromammifères qui ont tous été identifiés et conservés le temps de l'étude. Toutefois, il n'est pas possible à partir de ce dispositif de quantifier l'abondance des invertébrés mais seulement de détecter leur présence (Robert, 1991).

Outre le dénombrement des soies, une récolte d'informations sur les disponibilités en vers de terre et les caractéristiques générales d'un ver de terre 'type' pour la zone d'étude a été réalisée. Diverses formations végétales ont été échantillonnées par la méthode au formol dite 'méthode éthologique' (Bouché, 1972 ; Bouché *et al.*, 1984; Bouché et Aliaga, 1986; voir Baubet *et al.*, 1997 pour des détails).

Schéma du protocole général d'analyse

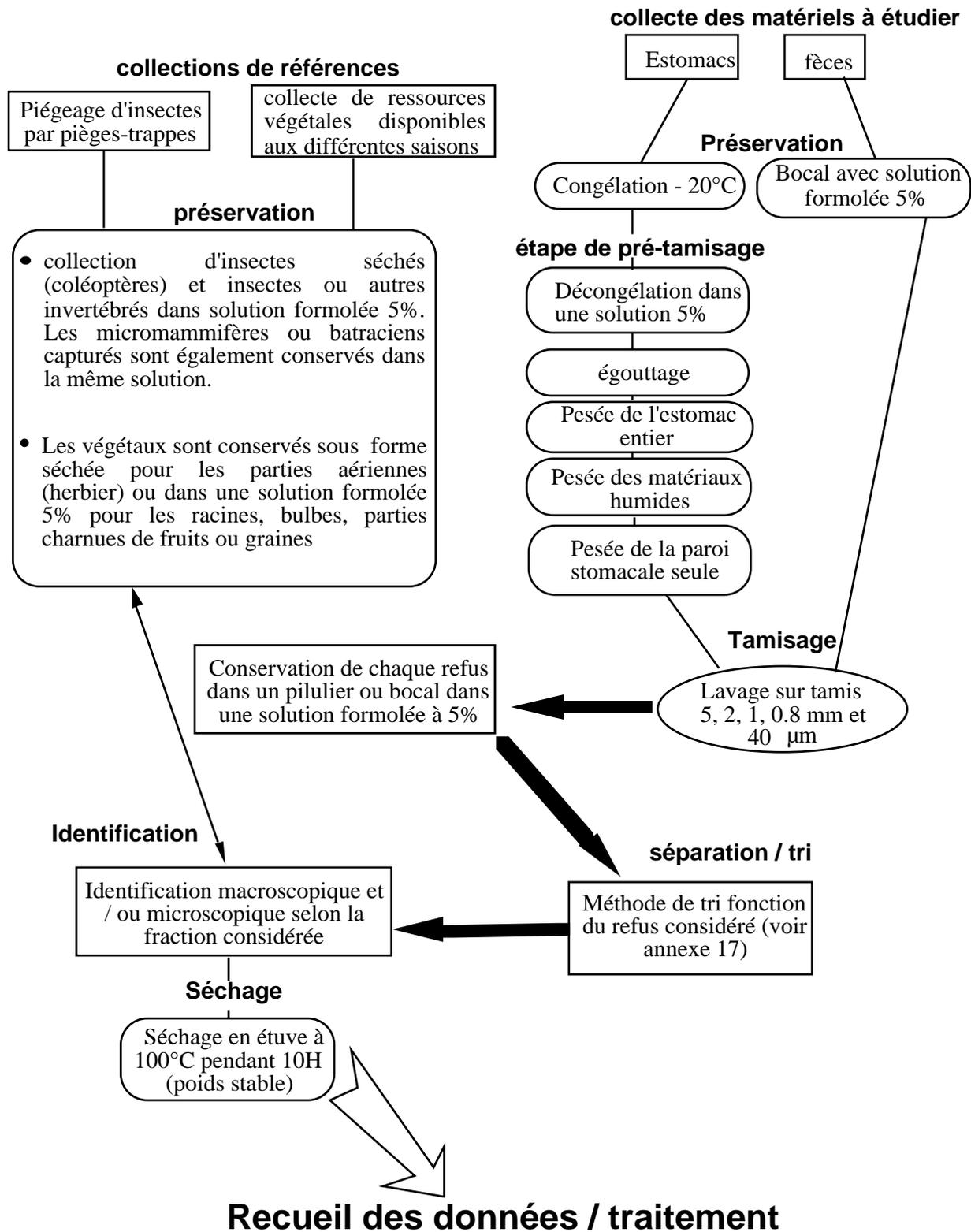


Figure 53 : Schéma du protocole général suivi pour la réalisation des différentes étapes de l'analyse du régime alimentaire (contenus fécaux et stomacaux).

IV.2.2.2.3. Répartition de l'échantillonnage et représentativité

La taille minimale de l'échantillon à analyser peut être perçue à différents niveaux méthodologiques, comme le souligne Fournier-Chambrillon (1996). Cependant, cette étape n'a reçu que peu de considération de la part des différents auteurs ayant travaillé sur le régime alimentaire. Ainsi, il est probable que d'une espèce à l'autre, l'échantillon représentatif minimum sera variable en fonction de la spécialisation de l'espèce pour son régime alimentaire. Il peut exister une hétérogénéité du régime alimentaire selon les items alimentaires disponibles aux différentes saisons (Babad, 1997; Tixier, 1996 pour des études de cas). De plus, cet effet peut être amplifié par les variations inter-individuelles relatives à la sélection alimentaire (Tixier, 1996 pour un exemple sur le chevreuil). Ainsi, Reynolds et Aebischer, (1991) proposent de calculer, pas à pas, le nombre minimal de fèces (ou estomacs) que devra comprendre l'échantillon à analyser pour être sûr d'atteindre l'objectif fixé. Néanmoins la réalisation de ce calcul impose des connaissances sur l'alimentation de l'espèce considérée, l'abondance des animaux sur le terrain et l'espace occupé par ces animaux. La méthodologie recommandée par ces auteurs impose des contraintes assez lourdes (effectif de personnel élevé pour la collecte des données sur le terrain et l'analyse au laboratoire).

Par ailleurs, pour un effort constant de travail, soit nous pouvons analyser un faible nombre de fèces (ou d'estomac) mais l'analyse se fait pour la totalité du prélèvement, soit nous pouvons analyser un grand nombre de fèces mais cela ne se réalise que sur une fraction des prélèvements. Cette étape n'a reçu que peu de considération comme le rapporte Fournier-Chambrillon (1996). Le choix sera bien évidemment fonction de la quantité des prélèvements disponibles et de la variabilité attendue. Fournier-Chambrillon (1996) indique qu'en milieu de garrigue méditerranéenne, pour le sanglier, des échantillons mensuels variant entre 6 et 15 prélèvements sont suffisants. De plus, elle utilise une méthode avec sous-échantillonnage, et n'analyse respectivement que 30% et 20% de la masse des fèces et des estomacs.

Pour notre part nous avons effectué un tamisage complet de tous nos prélèvements (fèces et estomacs). Puis, après la phase de tamisage, les prélèvements dont le volume était quantitativement important ont subi un sous-échantillonnage (annexe 16), avant la phase de séparation et identification des éléments.

La répartition annuelle des fèces et estomacs servant de support à cette étude est consignée dans le **tableau 41**.

Tableau 41 : Répartition annuelle des prélèvements analysés pour la détermination du régime alimentaire du sanglier en milieu de montagne. E = estomac, F = fèces

type	année	janv.	fév.	mars	avril	mai	juin	juil.	août	sept.	oct.	nov.	déc.	total
F	1994	-	-	1	3	5	35	12	17	28	12	29	6	148
	1995	1	8	6	12	6	8	3	12	10	12	14	0	92
	1996	13	19	22	10	-	-	-	-	-	-	-	-	64
		14	27	29	25	11	43	15	29	38	24	43	6	304
E	1994	-	-	-	-	-	-	-	-	6	10	5	3	24
	1995	-	-	-	-	1	-	-	-	4	5	3	6	19
	1996	4	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
		4	1	-	-	1	-	-	-	10	15	8	9	48
E+F		18	28	29	25	12	43	15	29	48	39	51	15	352

IV.2.2.2.4. Mode d'expression des résultats et notion de disponibilité alimentaire

Parmi les différents modes d'expressions des résultats existants, celui qui est le plus souvent utilisé chez le sanglier est l'expression des résultats en pourcentage de poids sec. Nous l'avons donc utilisé dans cette étude. Par ailleurs, l'identification assez fine réalisée pendant le tri et la pesée n'a pas été conservée pour la suite de l'analyse.

Les résultats ont aussi été exprimés en fréquence d'occurrence, c'est-à-dire en fréquence d'ingestion de chaque item. L'occurrence d'un aliment " i " est définie comme le rapport du nombre de prélèvements contenant " i " sur le nombre total de prélèvements analysés. Elle est souvent exprimée en pourcentage et permet de mettre en évidence l'importance quantitative des différents items et, associée à une échelle temporelle, d'appréhender la régularité de leur consommation.

Au point de vue qualitatif, notre effort a essentiellement porté sur l'estimation du nombre de vers de terre, par un dénombrement des soies lombriciennes. En effet l'ingestion des gastéropodes est apparue très faible après une analyse préliminaire sur 80 fèces, et souvent associée à des restes de coquilles. Dès lors nous avons stoppé cette recherche spécifique qui nous est apparue fastidieuse pour le peu d'informations complémentaires recueillies (fraction 0.8 mm non analysée et encore disponible) et le manque évident d'intérêt des sangliers vis-à-vis des mollusques en zones de montagne (malgré de bonnes disponibilités, sur deux tiers de l'année ou plus en fonction de l'altitude, estimée d'après nos observations de terrain et les observations par piégeage).

Le dénombrement de l'ingestion des lombrics ne sera rappelé que brièvement, et nous renverrons le lecteur à Bouché et al., (1984) pour un détail de la méthode et à Baubet et al., (1997) pour une illustration chez le sanglier en montagne. Le nombre de lombrics ingérés est calculé à partir du nombre de soies estimées dans la fraction 40 µm. Ce nombre de soies est converti en nombre de vers de terre en tenant compte de

facteurs de correction (Bouché et al., 1984) et du profil déterminé pour un 'lombric moyen' de la zone d'étude considérée (Baubet et al., 1997).

IV.2.2.3. Approche statistique

Certains auteurs comme Douaud (1983) déterminent des pourcentages moyens de différentes catégories alimentaires et discutent simplement ces pourcentages, sans référence à une quelconque statistique ou mesure d'appréciation des variations observées. Ce fait peut s'expliquer par les contraintes liées à l'analyse des résultats de régime alimentaire d'un point de vue statistique. En effet, pour un même prélèvement, les données des classes alimentaires sont dépendantes les unes des autres. Dans la littérature, l'appréciation des différences ou des ressemblances se fait, le plus souvent, à l'aide d'indices de similitude qui offrent une vaste gamme de possibilités (Legendre et Legendre, 1979a, b). L'utilisation de tels indices se retrouve dans divers travaux portant sur l'alimentation (Sjarmidi, 1992; Fournier-Chambrillon, 1996; Maillard, 1996; Massei *et al.*, 1996 chez le sanglier; Babad, 1997 pour un exemple récent chez trois ongulés phytophages; Massemin, 1992 chez la marmotte).

Une autre approche utilisée par certains auteurs est l'analyse multivariée qui permet une description des relations pouvant exister entre la composition du régime alimentaire observé (visualisation de sa variabilité) et différentes variables explicatives de ce dernier (Sjarmidi, 1992; Dardaillon, 1984a; Massei *et al.*, 1996). Parmi les techniques d'analyses multivariées existantes, une approche descriptive des grandes tendances de notre régime alimentaire, a été réalisée grâce à l'ACP (Analyse en Composantes Principales) en pourcentage, ou ACP modifiée (Dolédec, 1986). A notre connaissance, cette technique n'est quasiment pas utilisée, de par sa méconnaissance bien qu'elle soit bien adaptée à l'analyse de régime alimentaire (Chessel *com. pers.*). Le principe de l'analyse repose sur l'utilisation du triangle de Henin (Godron *et al.*, 1968 in Dolédec 1986) qui permet de déterminer une composition (texture de sol par exemple) ou, dans notre cas, de régime alimentaire. Cette détermination s'effectue à partir des distributions des éléments répartis en classes. Dans le cas simple de trois classes d'éléments, toute l'information peut être schématisée directement sur le graphique par l'image du triangle granulométrique (figure 54).

Une telle structure peut être obtenue à partir d'une ACP centrée, les vecteurs propres étant conservés pour représenter les variables (classes alimentaires), et les régimes alimentaires individuels seront placés au centre de gravité des pourcentages de poids de chaque classe d'éléments (voir Dolédec, 1986 pour des détails). Chaque sommet représentant 100% d'un item alimentaire, et donc chaque point à cette position aura une composition monospécifique pour l'item considéré. Au-delà de trois classes d'éléments (8 dans cette étude), l'utilisation de l'ACP modifiée permet une généralisation de la lecture habituelle à trois classes. Un autre intérêt de cette technique est qu'elle a permis d'évaluer, *a posteriori*, la pertinence du protocole de tamisage.

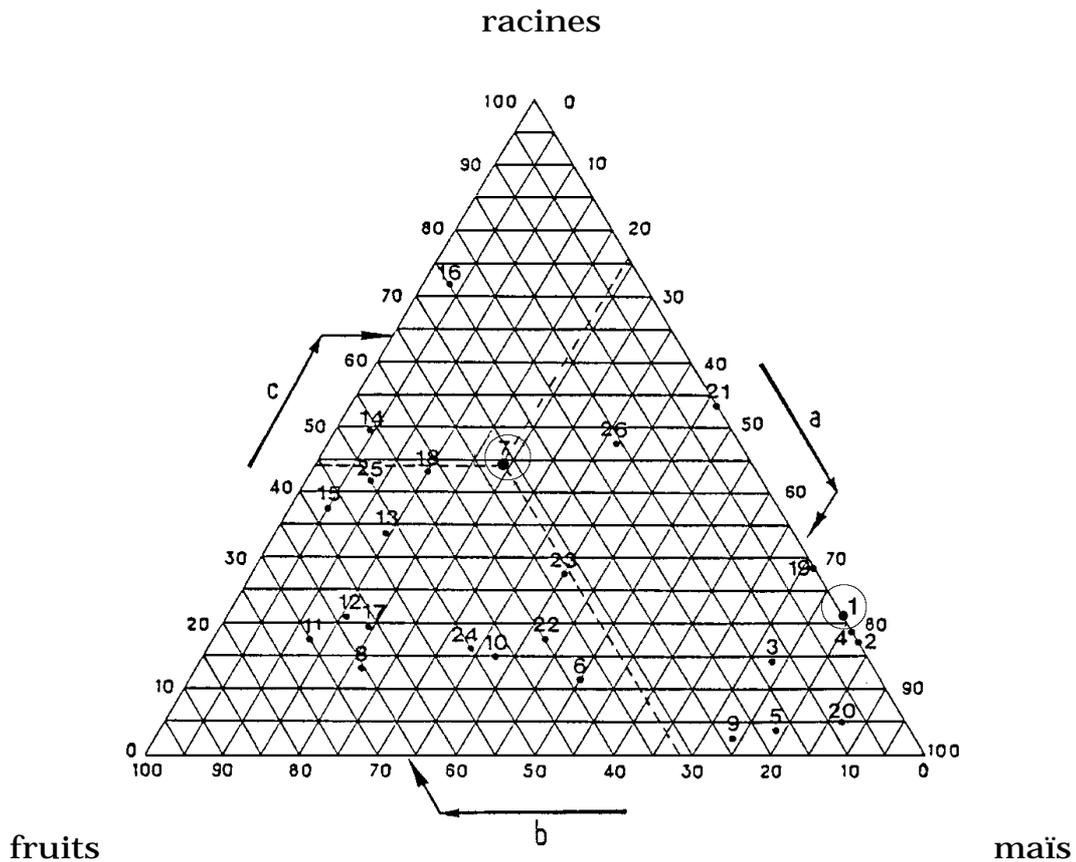


Figure 54 : Graphique triangulaire adapté à partir de celui de Dolédec (1986). La composition alimentaire au point 7 comprend les proportions suivantes 24.4 % de maïs, 31.8 % de fruit et 43.7 % de racines. De la même manière le point 1 possédera les proportion suivantes 79 % de maïs, 0 % de fruits et 21 % de racines.

En effet, le protocole adopté dans cette étude a été calqué, pour le choix des mailles de tamis, sur celui conseillé par les récentes études chez le sanglier (Chambrillon, 1991; Fournier-Chambrillon 1996). Ces auteurs indiquent une maille minimum de 1mm pour le tamis le plus fin retenu pour l'analyse quantitative afin de minimiser les problèmes de digestibilité différente entre aliments. Ce problème est dû au caractère omnivore du régime alimentaire chez le sanglier, c'est-à-dire plus varié quant à la nature biochimique des aliments ingérés que ne l'est celui d'un herbivore strict.

Un avantage lié à l'approche multivariée est la possibilité de projeter sur le nuage de points contenu dans le plan factoriel (dans notre cas sur le triangle granulométrique), des variables explicatives probables du régime alimentaire. Cette approche graphique permet d'apprécier la pertinence du choix d'une variable en vue d'une analyse plus fine. Ensuite par l'intermédiaire d'une analyse discriminante, nous avons déterminé si la variabilité observée était ou non significative, grâce à un test de permutation intégré au module d'analyse.

Une représentation des ressemblances entre régimes alimentaires établis pour les différentes variables mesurées, soit au niveau temporel (saison, mois par exemple) soit au niveau spatial (altitude), a

été calculée à partir de la distance du ². Ces approches satisfont au principe d'équivalence distributionnelle et permettent la réalisation de dendrogrammes construits par Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) avec comme critère d'agrégation celui du lien moyen (Legendre et Legendre, 1979a; Diday et al, 1982; Aubry com. pers.). La réalisation des dendrogrammes a été obtenue sur un logiciel non commercialisé programmé par P. Aubry (UMR 5558).

Enfin, pour pouvoir apprécier d'éventuelles variations dans l'évolution du régime alimentaire, des calculs de diversité ont été effectués (Indice de Shannon) et ont été comparés aux indices de diversité maximum (H_{\max}) par l'intermédiaire de l'équitabilité E (Daget, 1976; Legendre et Legendre, 1979b).

Indice de Shannon :

$H = -\sum p_i \log_2 p_i$ avec p_i = abondance relative des items

Equitabilité :

$E = H/H_{\max}$ avec $H_{\max} = \log_2 s$ et s = nombre total d'items

Ces indices ont été calculés pour le régime moyen obtenu pour les différentes variables que nous avons considérées (saison, altitude, ...). Nous avons également calculé ces indices pour chaque échantillon (fèces ou estomac), puis nous avons calculé une moyenne et apprécié la diversité intra-classe de ces indices.

Pour l'essentiel de l'étude la détermination du régime alimentaire repose sur le cumul fèces et estomac dans une même analyse afin d'obtenir un échantillon maximal de prélèvements. Cette approche est d'ailleurs adoptée par certains auteurs qui estiment que les résultats entre analyses fécales et stomacales sont comparables (Fournier-Chambrillon, 1996, Maillard, 1996). Néanmoins pour la mise en évidence de variations mensuelles inter-annuelles, nous avons choisi de séparer analyses stomacales et fécales, ce qui permet de minimiser d'éventuels biais liés à l'approche utilisée (**tableau 40**). De plus cette dissociation entre les deux types d'analyse a été utilisée pour l'aspect particulier de la consommation de lombriciens que nous détaillerons ensuite.

IV.2.3. Résultats

IV.2.3.1. Choix des tamis

Le protocole utilisé pour la partie macroscopique servant à déterminer le régime alimentaire repose sur l'analyse des tamis de maille 5 mm, 2 mm et 1 mm. Il semblait intéressant de vérifier si l'analyse multivariée devait être appliquée au jeu de données conservant l'information taille de tamis ou si un cumul des trois tamis pouvait être réalisé pour les huit items déterminés. Sur les plans factoriels 1-2 (46.7% de variabilité expliquée) et 3-4 (20.8% de variabilité expliquée), nous constatons une bonne adéquation entre les variables qui représentent un même item pour les différentes tailles de tamis. Pour les fruits charnus par exemple, nous voyons que les trois vecteurs

les représentant, indiquent la même information (direction identique) avec plus ou moins d'intensité sur les axes 1 et 2 du plan factoriel (**figure 55**).

Un effet lié aux tamis utilisés n'apparaît très clairement que sur le plan factoriel 1-5 qu'en relation avec la dernière valeur propre regardée (7.5% de variabilité expliquée). Il s'agit d'un effet taille, qui est obtenu lors de la projection sur l'axe 5 pour les vecteurs qui décrivent l'item végétaux souterrains (**figure 56**).

Il semble que cette différence puisse s'interpréter par rapport à la nature des parties souterraines ingérées (racines ligneuses ou racines charnues et bulbes) qui ne seront pas affectées par la digestion de la même manière. Ainsi dans le cas de racines ligneuses, la digestion nous est apparue assez faible, grossière alors que pour les racines de nature 'charnues' elle apparaissait quasi complète. Elles ne restaient présentes que sous forme d'épidermes ou d'agglomérats de fibres racinaires. De fait, le maintien de l'information 'taille de tamis' ne semble pas se justifier et donc nous cumulerons les données de trois tamis. Pour la suite des analyses nous travaillerons sur un tableau avec 8 colonnes (items alimentaires) et 352 lignes (échantillons : estomacs et fèces).

Il découle de cette redondance de l'information acquise avec les trois tailles de tamis que le protocole utilisé dans cette étude a été un peu lourd d'un point de vue qualitatif. Ainsi pour apprécier les tendances qualitatives du régime alimentaire en montagne, l'utilisation de trois tamis avec des tailles de maille de 5 mm, 2 mm et 1 mm ne se justifie pas. En revanche ce protocole semble être nécessaire dans d'autres milieux d'étude (Chambrillon, 1991; Fournier-Chambrillon 1996) où certains items importants semblent ne pouvoir être détectés que par le tamis 1 mm (les pépins de raisins par exemple). Nous remarquerons toutefois que l'information apportée par chaque taille de tamis apparaît être sensiblement différente au niveau quantitatif selon les items considérés. Le tamis 2 mm est celui qui apporte le plus d'information pour les fruits charnus et pour le maïs alors que pour les parties souterraines et les végétaux aériens, c'est le tamis de 1 mm qui est prépondérant.

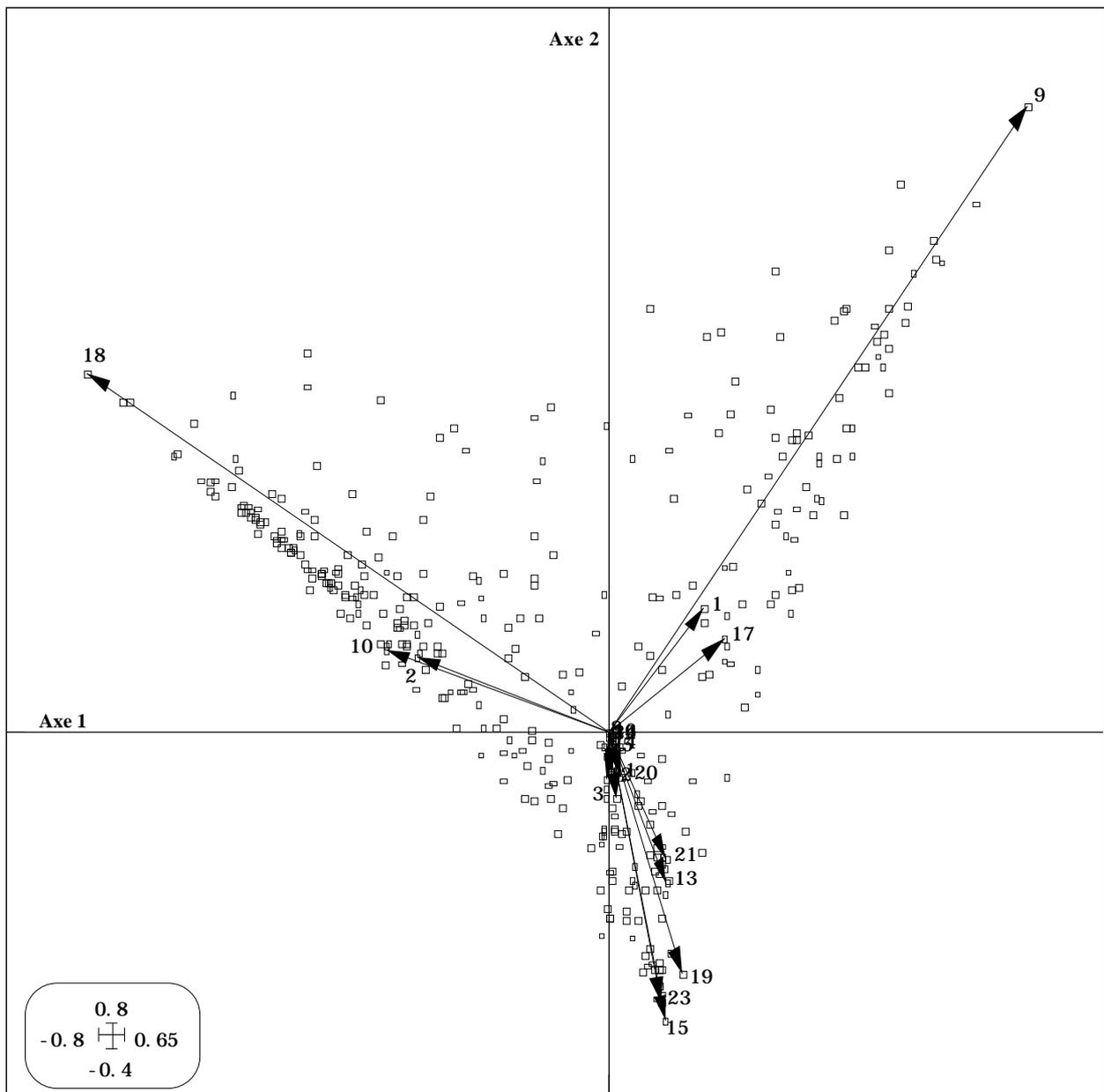


Figure 55 : Plan factoriel 1-2 de l'ACP en pourcentage en conservant l'information sur la taille de tamis. Cette analyse confirme l'homogénéité de l'information apportée par chaque taille de tamis dans la structure de l'analyse. En effet, les vecteurs qui représentent les mêmes variables pour les trois tailles de tamis indiquent une même tendance. Les items alimentaires sont représentés respectivement pour les tailles de tamis 5 mm, 2 mm et 1 mm comme suit : fruits charnus, vecteurs : 1, 9, 17; racines et bulbes, vecteurs : 2, 10, 18; végétaux aériens, vecteurs : 3, 11, 19; litière, vecteurs : 4, 12, 20; fruits forestiers secs, vecteurs : 5, 13, 21; matière animale, vecteurs : 6, 14, 22; maïs, vecteurs : 7, 15, 23 et champignon, vecteurs : 8, 16 et 24.

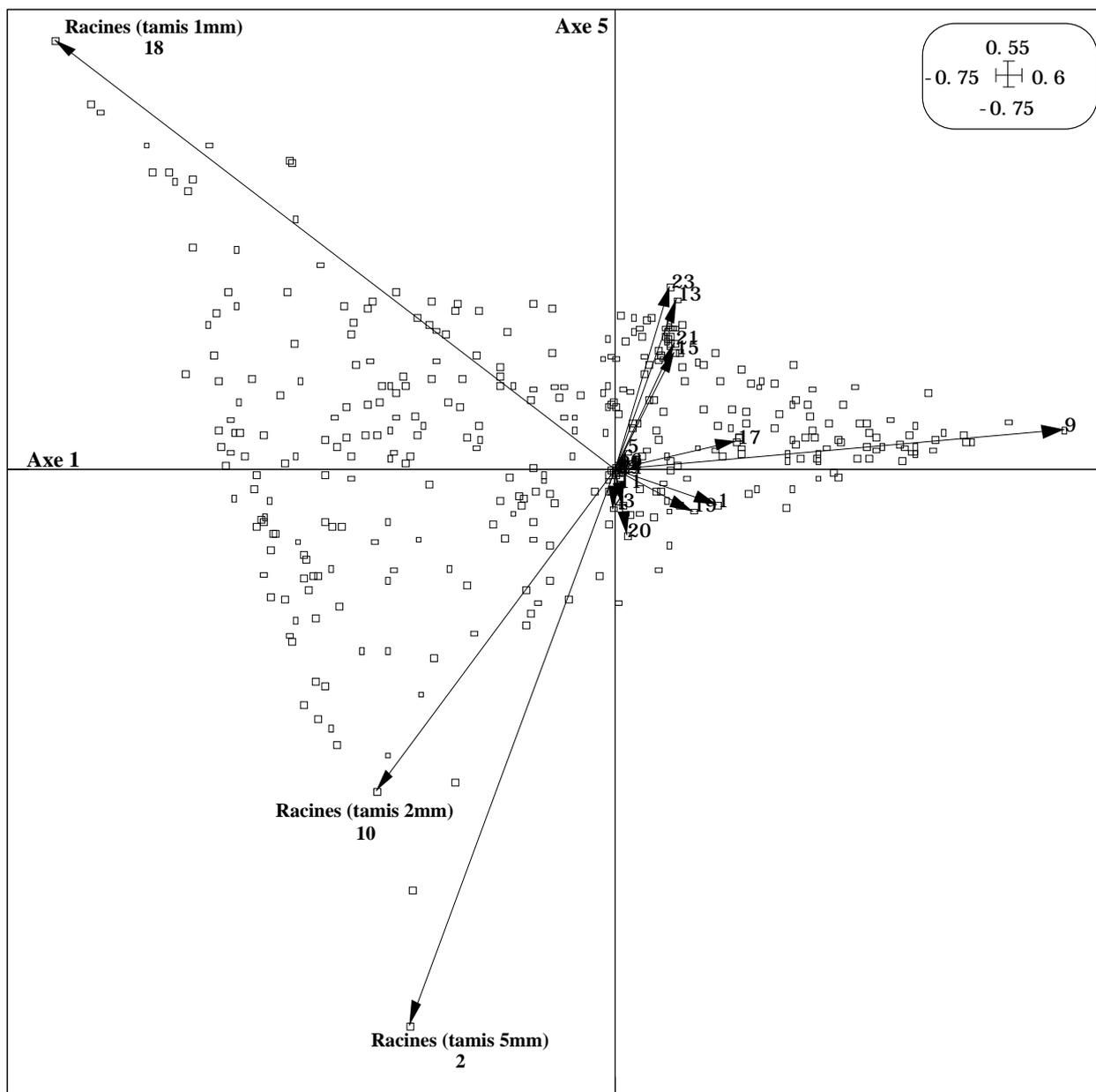


Figure 56 : Plan factoriel 1-5 de l'ACP en pourcentage. Mise en évidence de l'effet taille sur l'axe 5 dissociant les racines selon la taille de tamis. Ceci est probablement dû à la constitution de ces dernières qui aboutit à une répartition différente dans les tamis. En effet, elles étaient soit fibreuses et filamenteuses, souvent enchevêtrées en gros amas, soit ligneuses et assez dures, fragmentées en morceaux de tailles variables.

IV.2.3.2. Caractéristiques du régime alimentaire

IV.2.3.2.1. : Composition générale

L'importance en fréquence d'occurrence des différents items alimentaires identifiés montre une prépondérance de cinq items présents à plus de 75% sur l'ensemble de notre analyse (**tableau 42**). Ces items sont les fruits charnus, les bulbes et racines, les végétaux aériens, la litière et la matière

animale. Il faut cependant noter que l'item matière animale ne comprend pas les lombriciens qui ont fait l'objet d'une analyse spécifique. Si nous tenons compte de leur présence, l'importance en occurrence de l'item matière animale augmente à 95.2% sur l'ensemble de notre analyse, ce qui le place en troisième position pour sa fréquence d'apparition dans le régime alimentaire. Pour les trois items les moins représentés, une explication de leur faible présence en occurrence n'est pas forcément liée à un évitement de l'item par les sangliers. Ainsi, nous retiendrons l'influence de la saisonnalité pour certains de ces items (particulièrement pour les fruits forestiers secs), ou la spécificité de l'item (un seul élément constitutif de l'item dans le cas du maïs, et cinq seulement pour les fruits forestiers secs). De plus, une présence faible pourrait traduire une résistance à la digestion moindre que pour les autres items (les champignons n'ont été trouvés en quantité importante que dans les estomacs) qui entraîne une difficulté pour la détection et l'identification de l'item.

Au point de vue quantitatif, en poids sec, les racines et bulbes apparaissent représenter la nourriture la plus consommée avec 40.44% de la masse de nourriture ingérée. Toutefois, les fruits (charnus + forestiers secs) montrent une importance similaire à celle des parties souterraines dans l'alimentation du sanglier avec 38.54% du régime alimentaire global. La part de matière animale, supérieure à 1% du poids sec total, permet bien de confirmer le caractère omnivore du régime alimentaire du sanglier. Nous montrons que l'essentiel du régime alimentaire du sanglier, en poids sec, est de type végétal avec près de 95% des matières ingérées. Les 5% restant sont constitués de matière animale et litière. La litière n'a pas été prise en compte dans la part végétale puisqu'elle comprend la terre et petits cailloux ingérés lors de l'alimentation. Néanmoins une partie de cet item est d'origine végétale (aiguille sèches des résineux, écorce, restes de feuilles séchées c'est-à-dire pétiole avec le réseau de nervures etc.).

En montagne, le régime du sanglier est omnivore, avec une forte tendance à la frugivorie saisonnière conformément à ce qui ressort de toutes les études sur le régime alimentaire de cette espèce (Maillard 1996; Sjarmidi 1992).

Tableau 42 : Pourcentage en poids sec et en occurrence des huit items alimentaires déterminés sur l'ensemble de l'étude (n= 352). * = catégorie ne prenant pas en compte les vers de terres ceux-ci font l'objet d'une analyse spécifique (cf chapitre3).

	Fruits charnus	Racines et bulbes	Partie végétales aériennes	litière	fruits forestiers secs	Matière animale*	Maïs	Champignons
occurrence	85.23%	97.16%	97.72%	94.88%	30.40%	75%	34.94%	31.53%
poids sec	22.56%	40.44%	5.42%	4.09%	15.98%	1.15%	9.53%	0.83%

Analyse multivariée

L'ACP modifiée permet d'expliquer 95.35% de la variabilité exprimée dans notre jeu de données en conservant les quatre premières valeurs propres. Pour les plans factoriels 1-2 et 3-4, nous observons une structure triangulaire typique des gradients granulométriques qui autorise une lecture quasi directe de la composition de nos échantillons, pour les tendances principales.

Ainsi, dans le plan factoriel 1-2, nous constatons une ségrégation forte des deux items les plus importants en occurrence (qualitatif) et en masse (quantitatif) du régime alimentaire que sont les fruits charnus, les racines et bulbes (**figure 57**). Ce plan factoriel exprime près de 70% de la variabilité de nos données.

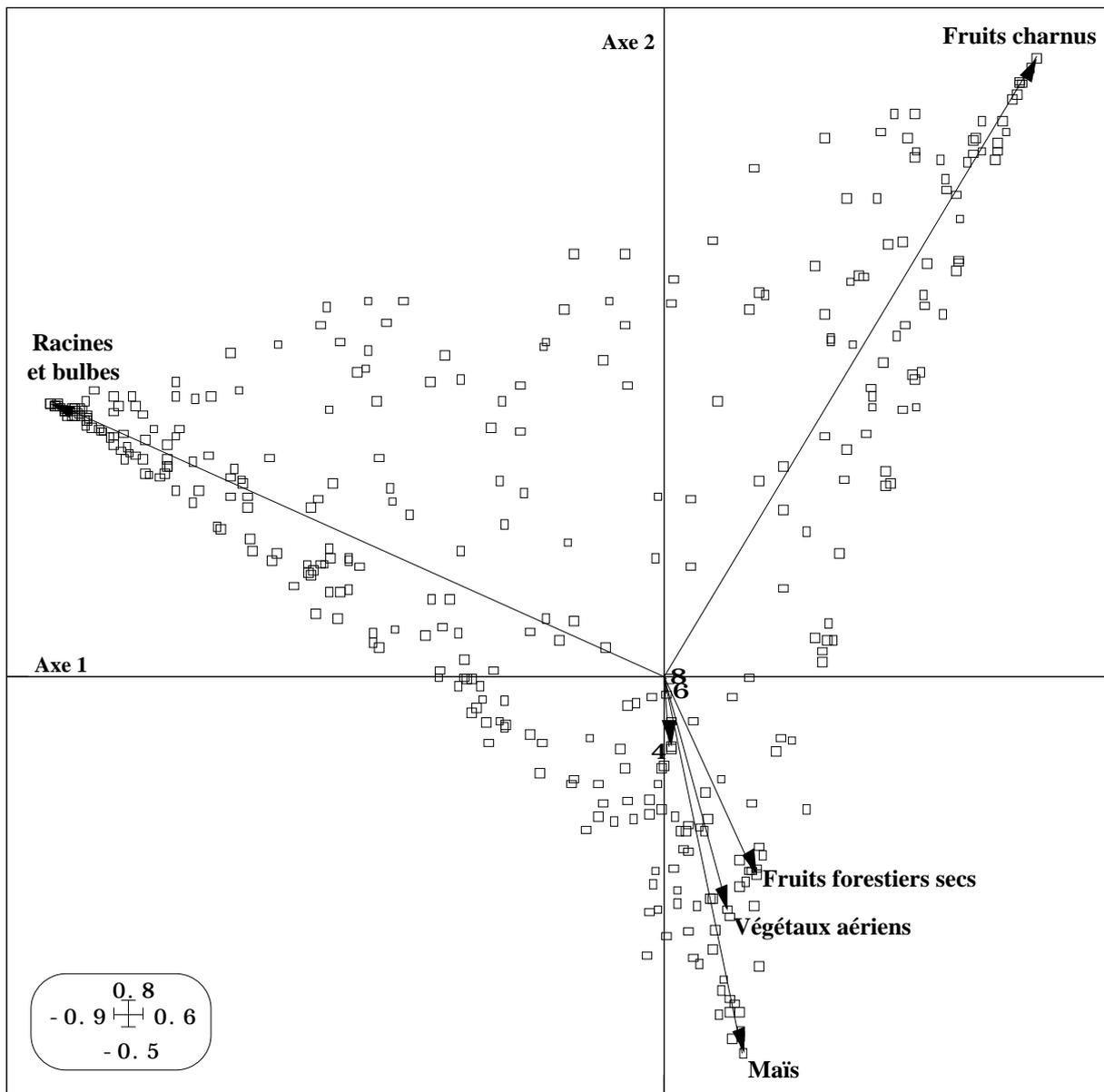


Figure 57 : Plan factoriel 1-2 de l'ACP en pourcentage sur les données cumulées pour les trois tailles de tamis. La disposition triangulaire de ce plan dissocie un premier pôle fruits charnus, un second pôle racine et un troisième pôle composé du maïs, des végétaux aériens et des fruits forestiers secs.

Il est à noter une certaine absence de points dans la zone centrale du triangle, la répartition étant plus marginale. Cette répartition indique que fréquemment les estomacs ou les fèces n'étaient composés que de deux items principaux, ou presque monospécifiques lorsque les concentrations de points sont proches d'un sommet. La troisième pointe du triangle regroupe le maïs, la végétation aérienne et les fruits forestiers secs.

La dissociation de ces trois items est exprimée dans le plan factoriel 3-4, qui explique pour sa part encore près de 26% de variabilité (**figure 58**). La remarque faite sur la dispersion des points dans le triangle granulométrique pour le plan factoriel 1-2, n'est plus valable puisqu'elle montre une répartition sur les axes des variables. Nous pouvons donc en déduire qu'il y aura une dominante marquée d'un des items avec toujours une certaine proportion des deux autres items.

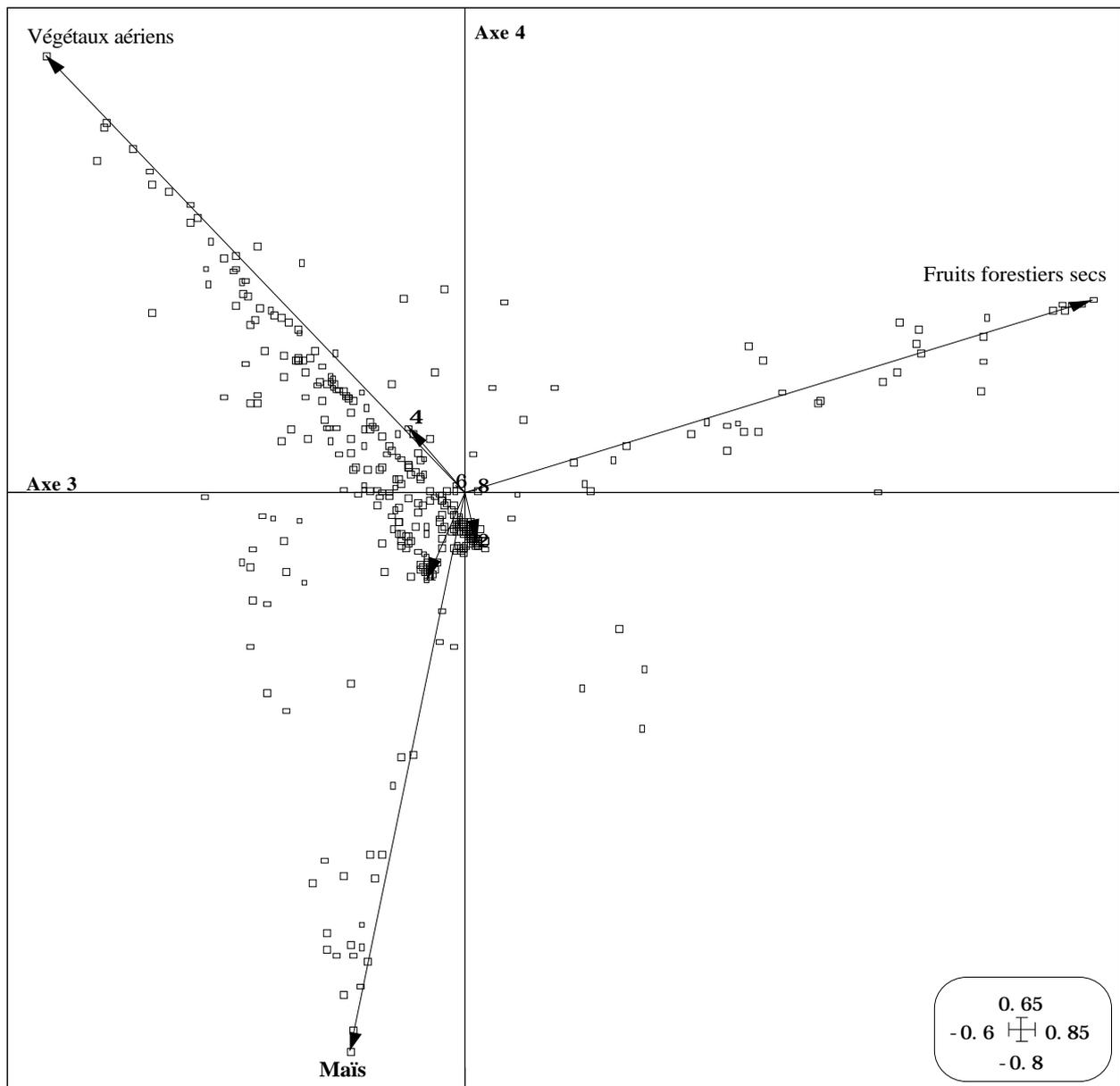


Figure 58 : Plan factoriel 3-4 de l'ACP en pourcentage qui permet de dissocier les composantes végétaux aériens, maïs et fruits forestiers secs, c'est-à-dire la troisième pointe du triangle dans le plan factoriel 1-2.

IV.2.3.2.2. Régime alimentaire saisonnier

Pour cette approche, l'année a été découpée en quatre saisons sur une base trimestrielle à partir de janvier, le premier trimestre représentant l'hiver. La représentation graphique de cette variable sur le plan factoriel 1-2 de l'ACP modifiée semble bien indiquer un effet saisonnier (**figure 59**), bien que la variabilité intra-classe masque cet effet.

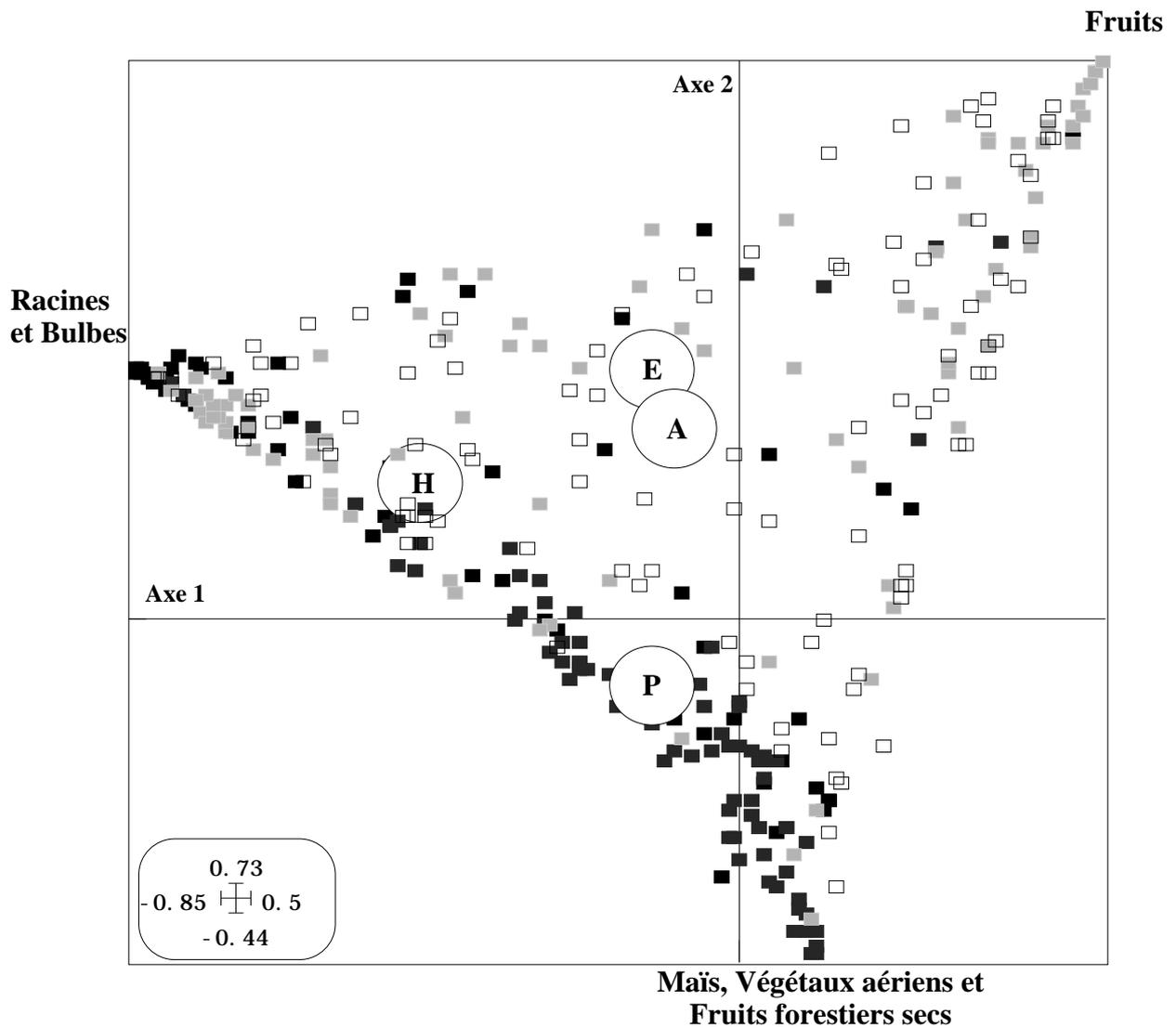


Figure 59 : Plan factoriel 1-2 de l'ACP en pourcentage sur lequel est projeté le centre de gravité de la variable saison. Chaque centre de gravité représentant une saison est individualisé par l'initiale de la saison (H = hiver, P = printemps etc.) avec le nuage de points correspondant à la variabilité entre chaque échantillon. Les nuages de points sont figurés par des couleurs différentes avec les carrés noirs pour l'hiver, les gris sombres pour le printemps, les gris clairs pour l'été et les blancs pour l'automne.

L'analyse discriminante réalisée indique bien qu'il existe une structuration forte du régime alimentaire due à l'effet saison (**figure 60**). Nous justifions, d'un effet saison en raison de la forte signification du test de permutation associé à l'analyse discriminante (**figure 61**). La représentation des régimes alimentaires moyens exprimés en pourcentage de poids sec, montre bien ces différences (**figure 62**). Les grandes tendances saisonnières trouvées indiquent une forte consommation de parties souterraines en hiver. Elles représentent 61% du régime alimentaire pour cette saison. Le reste de l'alimentation est composé pour 22% par des fruits et principalement des fruits forestiers secs (15%) qui se conservent plus longtemps une fois tombés au sol, que les fruits charnus. Tous les autres items alimentaires ne représentent qu'une très faible part de la nourriture du sanglier en cette

saison. La présence de matière animale (environ 1.5%) est intéressante à noter pour cette période de l'année qui, en montagne (neige et froid), peut sembler limitante pour la consommation de bon nombre d'invertébrés qui composent habituellement la part animale du régime alimentaire.

Au printemps, on constate une très nette augmentation des végétaux aériens qui deviennent la principale source de nourriture de cette période avec 33% de poids sec du régime alimentaire. Parallèlement on note une augmentation de la consommation de maïs qui atteint son maximum (21%) durant cette période de l'année. Ceci s'explique assez aisément puisque la période de printemps est celle où se concentre la phase de piégeage la plus intense. Or, sur notre zone d'étude, tout le maïs consommé par les sangliers provient d'agrainage humain, soit de notre part pour le piégeage; soit en période de chasse grâce au fonctionnement des agrainoirs automatiques des chasseurs. Nous remarquons aussi que pendant le printemps, la consommation des parties racinaires est relativement faible (25%) ainsi que celle des fruits (8%). Enfin, il faut noter une augmentation sensible de la part de litière (11%) qui pourrait être associée au maximum de la consommation animale (près de 2%).

En été, nous notons une diminution des végétaux aériens, du maïs, de la litière et de la matière animale de façon plus ou moins marquée par rapport au trimestre précédent. En revanche, une très nette augmentation de la part de fruits charnus (37%) est enregistrée ainsi qu'une reprise de la consommation des parties souterraines (38%), bien qu'elle n'atteigne pas le niveau de la consommation hivernale.

Pour le trimestre automnal, nous observons une progression globale de la consommation de fruits (41%) et notamment une participation assez importante des fruits forestiers secs (10%) contre seulement (2%) au trimestre précédent. Cela s'accompagne d'une légère baisse de la consommation de parties souterraines. À noter pour ce trimestre que la consommation de champignons, bien que très faible (2%), est maximale.

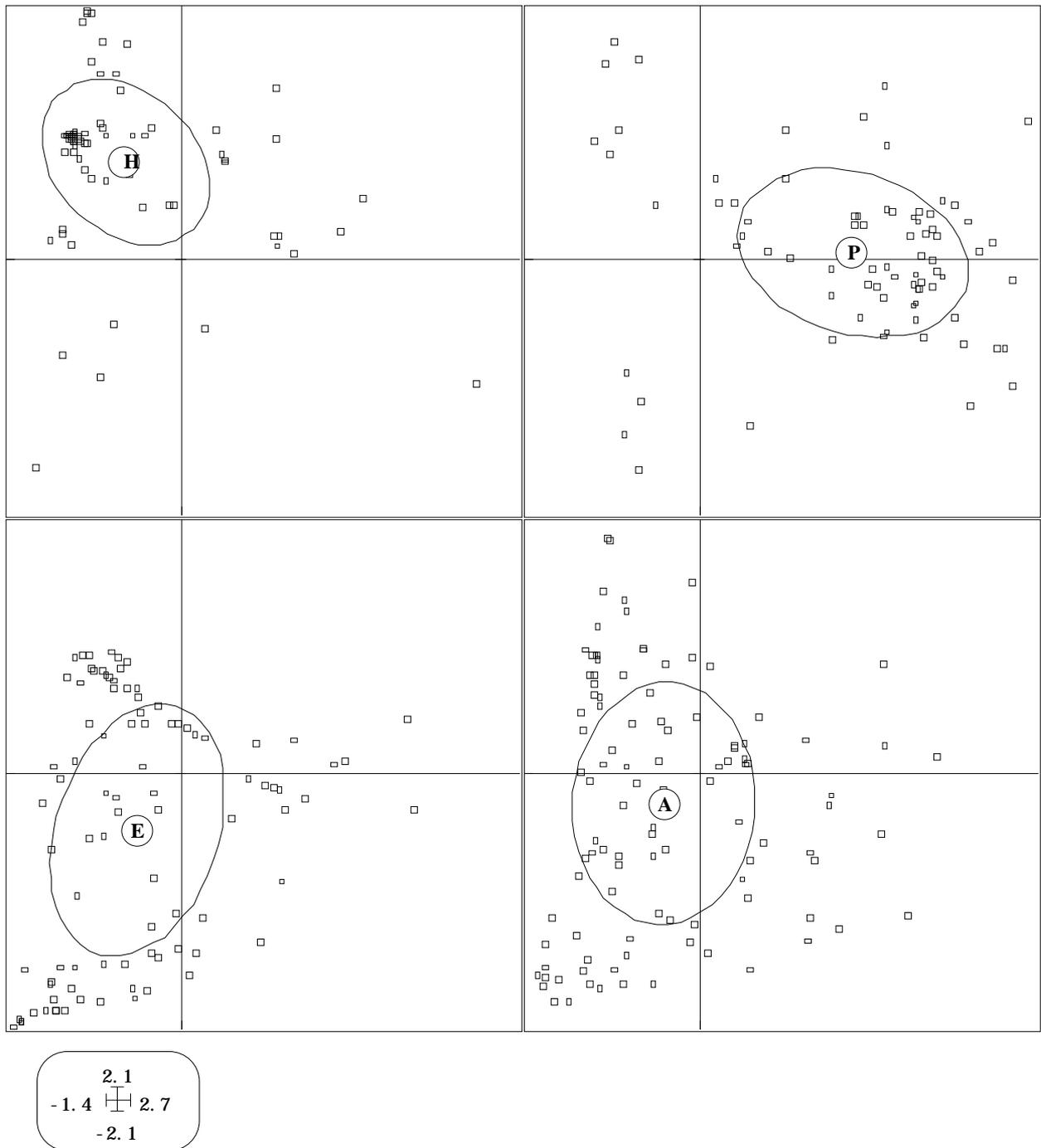


Figure 60 : Plan factoriel 1-2 de l'analyse discriminante. Chaque figure représente la distribution d'une saison avec le centre de gravité et une ellipse de confiance de 50% autour de ce centre de gravité. Le système d'axe étant le même dans les quatre figures, il apparaît une dissociation assez nette entre hiver, printemps et les saisons été et automne qui sont très recouvrantes entre elles car composées essentiellement de fruits.

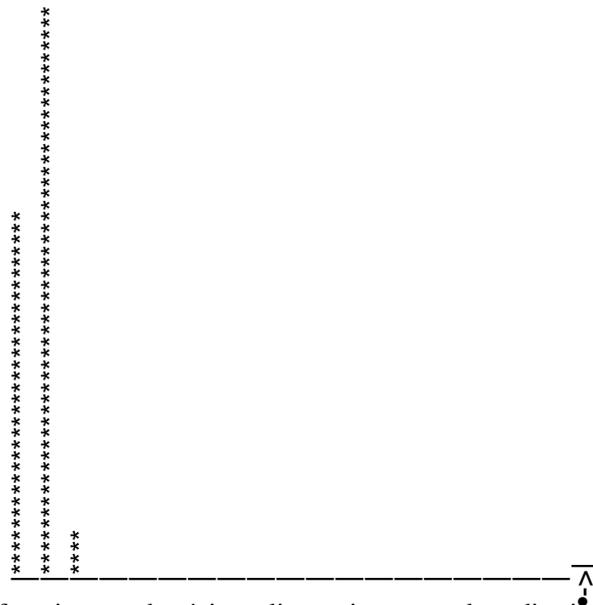


Figure 61 : Test de l'effet saison sur le régime alimentaire par analyse discriminante. Les histogrammes représentent les distributions possibles de régimes alimentaires obtenus par permutation. Le point noir associé à la flèche indique la structure que nous avons observée. Ainsi, malgré 1000 permutations de notre jeu de données nous n'avons jamais réussi à retrouver une structuration telle que celle que nous observons. Notre structure saisonnière a donc une fréquence de moins d'1/1000 d'être observée aléatoirement.

Evolution de la diversité saisonnière du régime alimentaire

En travaillant sur le régime alimentaire moyen par saison on s'aperçoit que la diversité maximale est obtenue pour les trimestres de printemps et d'automne avec une valeur sensiblement identique, respectivement 2.344 et 2.347, puis celle-ci diminue en été, 2.013, et est minimum en hiver, 1.884 (**figure 63**).

Avec le calcul moyen sur les indices de diversité obtenus pour chaque échantillon, nous constatons un profil d'évolution légèrement différent de celui de l'approche précédente. L'analyse globale sur la variation de diversité se révèle très significative ($F_{3,351} = 18.605$, $p = 0.0001$). Ainsi, la diversité maximale est obtenue au printemps (**figure 63**) et diminue d'un trimestre à l'autre dans l'ordre suivant : printemps (1.385), automne (1.305), été (1.100) et enfin hiver (0.840). De plus, on peut constater que la variabilité intra-classe est la plus marquée pour le trimestre hivernal alors qu'inversement sa diversité est la plus faible. Cela laisse supposer l'existence d'un régime alimentaire très pauvre à cette saison qui tend en plus à être monospécifique (soit tout racines, soit tout fruits que ce soit charnus (égantiers) ou forestiers secs (glands ou faines), voire tout maïs à proximité d'un piège). L'évolution trouvée pour l'indice d'équitabilité suit celle trouvée avec l'indice de diversité, confirmant ainsi l'évolution caractéristique de la diversité alimentaire montrée chez le sanglier au fil des saisons.

Après cette approche saisonnière, nous allons tenter de confirmer ces premiers résultats par une approche plus détaillée à l'échelle mensuelle. Nous espérons ainsi pouvoir obtenir un patron chronologique plus fin de consommation des différents items alimentaires.

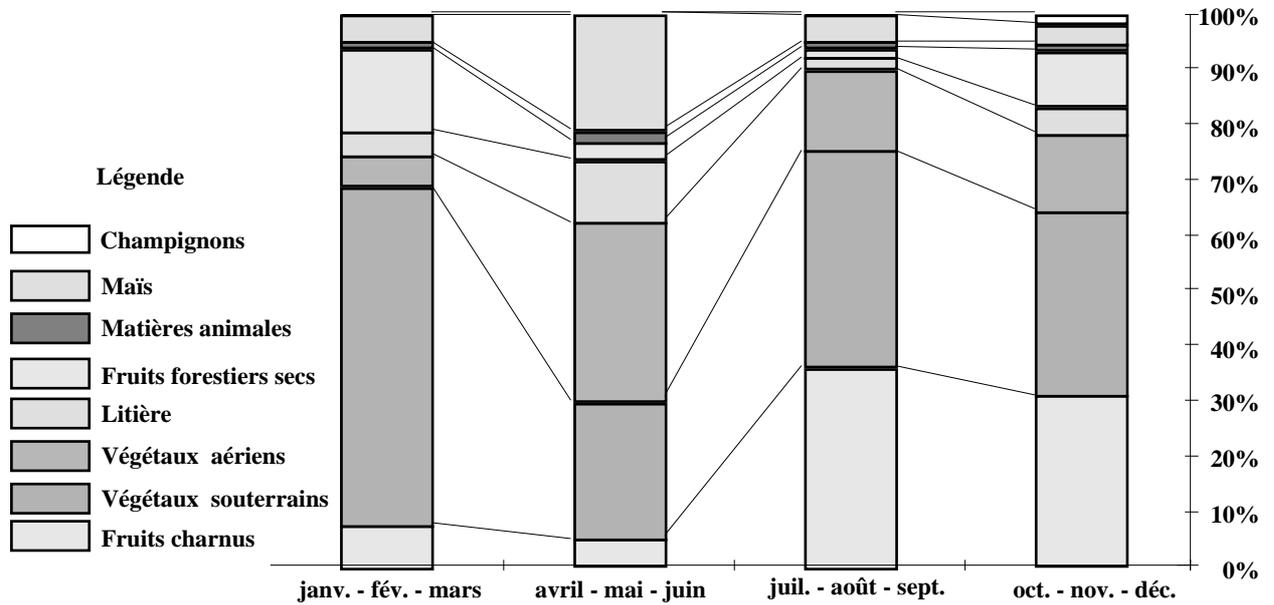


Figure 62 : Evolution saisonnière du régime alimentaire du sanglier en montagne. Chaque item alimentaire est représenté en pourcentage de poids sec, et représente la moyenne saisonnière sur l'ensemble de l'étude. La moyenne présentée ici a été établie à partir des estomacs et des fèces soit un effectif de 352 prélèvements

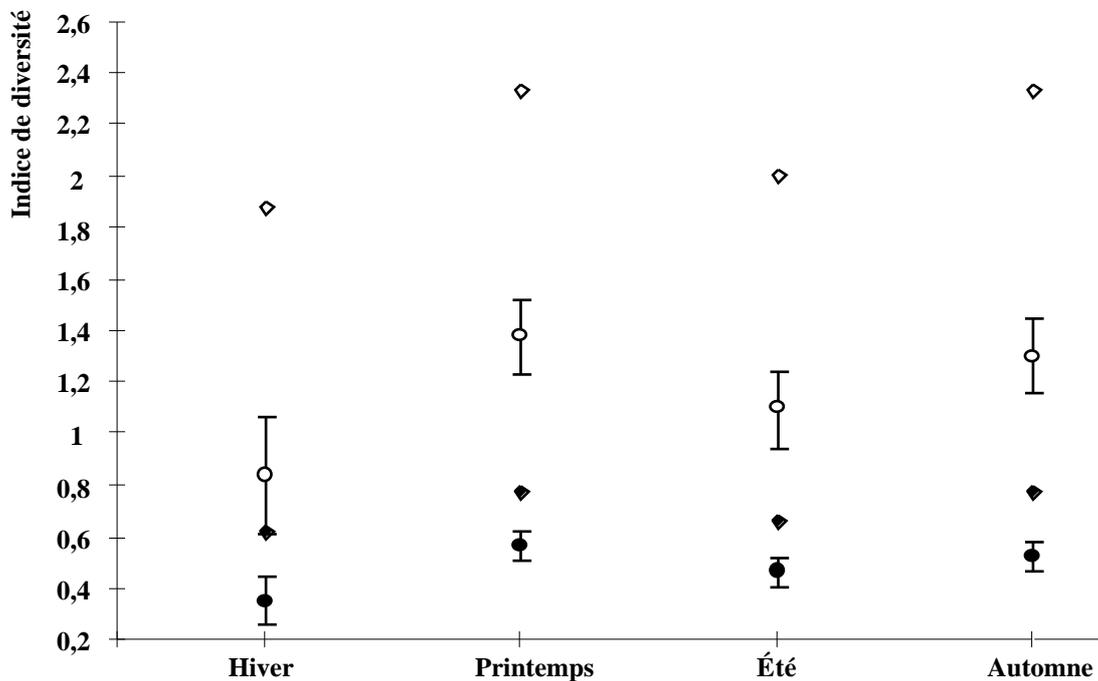


Figure 63 : a) Evolution de la diversité moyenne saisonnière (figure 61). Le losange blanc représente l'indice de Shannon et le losange noir représente l'équitabilité. b) Evolution de la diversité au sein de chaque saison calculée à partir de la moyenne des indices de diversité obtenus pour chaque échantillon individuel. Le cercle blanc représente l'indice de Shannon et le cercle noir représente l'équitabilité.

IV.2.3.2.3. régime alimentaire mensuel

La projection de la variable mois sur les plans factoriels de l'ACP en pourcentage indique encore un effet marqué de cette variable sur le régime alimentaire (**figure 64**). L'analyse discriminante apparaît, à nouveau, très significative en regard du test de permutation et permet de dissocier les mois entre eux (**annexe 20**).

La représentation moyenne mensuelle par histogrammes cumulés des différents items alimentaires permet de bien visualiser l'évolution des différences inter-mensuelles (**figure 65**)

L'item de base en occurrence et en proportion de poids sec pour le régime alimentaire du sanglier en montagne est constitué par les parties souterraines des végétaux (**tableau 42**). Cet item est présent toute l'année (**figure 65**). Sa contribution en pourcentage de poids sec est de 69% et 67% respectivement pour les mois de février et mars. Il constitue alors plus des deux-tiers du régime alimentaire. Cette proportion de parties souterraines, n'est plus que de 15% et 21% pour les mois de juin et juillet, où sa représentation est minimum.

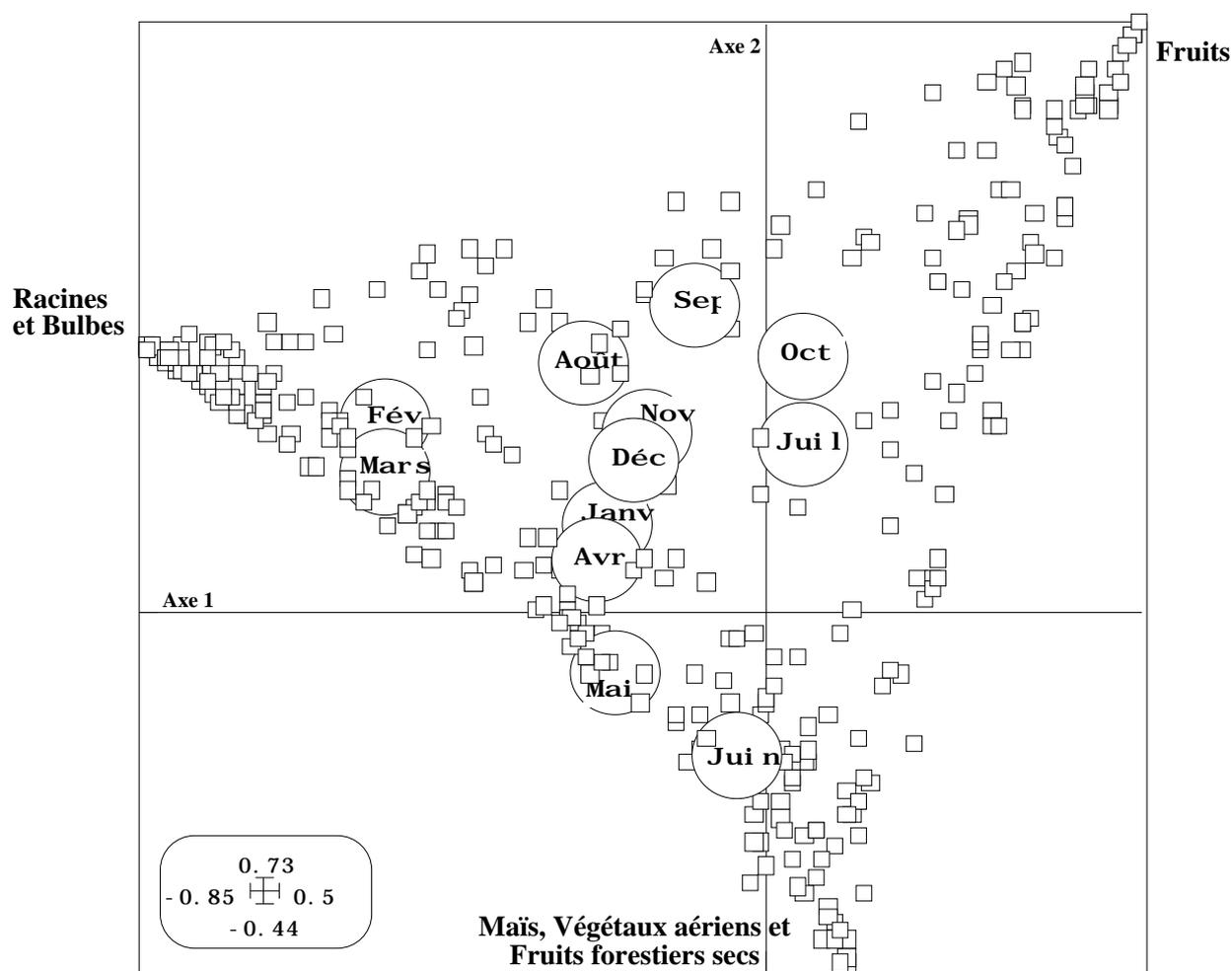


Figure 64 : Plan factoriel 1-2 de l'ACP en pourcentage sur lequel est projeté le centre de gravité de la variable mois. Chaque centre de gravité représentant un mois est individualisé par les premières lettres ou le nom du mois complet (Jan. = janvier, Fév. = février etc.).

Nous observons une brusque augmentation de la consommation de racines en août, suivie par une légère baisse pour les mois de septembre et octobre, puis à l'approche de la saison hivernale nous voyons, à nouveau, une augmentation de la consommation de cet item. Divers éléments explicatifs peuvent être avancés pour justifier l'augmentation ponctuelle de la consommation des racines et bulbes en août. Ainsi, nous avons constaté un manque de fruits pour ce mois, entre la période de production de merise, et cerise (fin juin et juillet) et celle, plus classique, de nombreux arbres fruitiers (pommier, poirier, prunier etc.), qui débute vers mi-septembre. Cette augmentation de la part des végétaux souterrains peut aussi être révélée par un aspect plus qualitatif de cette consommation. Nous supposons que la majorité des plantes qui font des réserves énergétiques dans leurs racines (racines charnues) ou leurs tiges souterraines (tubercules, rhizomes) auront réalisé ces réserves et seront sûrement plus attrayantes au niveau nutritionnel, pour cette période.

Parallèlement à la végétation souterraine, la végétation aérienne, montre un minimum de consommation en janvier avec 2%, puis une forte augmentation de cette dernière pendant la période printanière pour atteindre un maximum en mai et juin avec respectivement 42% et 35% du poids sec de nourriture ingérée. Par la suite, cette consommation devient plus faible de l'ordre de 13 à 19%, mais de façon régulière pour les mois de juillet à novembre, suivie d'un déclin en décembre. Après le minimum de janvier, on note une lente reprise de la consommation de végétaux aériens avant la brusque augmentation printanière. Le maintien d'une proportion de végétation aérienne tout au long de l'année, peut être expliqué par une consommation involontaire associée à d'autres items. En dehors de la période printanière, la végétation aérienne était toujours trouvée sous la forme de feuilles de graminée plus ou moins jaunies, et donc d'un intérêt alimentaire faible de notre point de vue. Toutefois, le rejet de cette alimentation apparaîtrait plus coûteux à l'animal par rapport à son ingestion en terme de gain énergétique, en accord avec la théorie de l'approvisionnement optimal. Néanmoins, nous ne pouvons pas exclure l'existence d'un besoin d'éléments fibreux qui faciliterait le transit intestinal. Ainsi, la consommation de végétaux aériens, toujours très verts au printemps, reflète un choix de cet item expliqué par sa qualité et son abondance (apports protéiques importants; Barrett, 1978) pour cette période.

La consommation de fruits a lieu quasiment toute l'année. Cependant, elle est très faible en mai (1%) puis elle augmente régulièrement en juin et juillet sous l'impulsion de la consommation des fruit charnus (consommation de merises). Après un léger déclin en août, elle atteint son maximum en octobre, avec 52% du poids sec de nourriture ingérée, en combinant fruits charnus et fruits forestiers secs. Cette consommation pour le mois d'octobre représente plus du double de celle des racines, avec respectivement 52% contre 24%. L'apparition des fruits forestiers secs se fait en septembre alors qu'ils sont absents de l'alimentation dans les mois précédents. Le patron global de la consommation de fruits, est une lente décroissance jusqu'au mois d'avril. Cette décroissance lente s'explique par une combinaison de deux effets antagonistes. Nous observons une rapide décroissance

de la proportion de fruits charnus ingérés (pommes, poires, alises, sorbes, prunes, etc.) qui est compensée par l'ingestion de fruits forestiers secs (faines, châtaignes, glands, noix, etc.). En hiver, ces derniers correspondent presque à la totalité de l'item fruits à eux seuls. Toutefois, cette consommation de fruits a été fortement influencée par les productions annuelles, et notamment pour les fruits secs forestiers (phénomène 'des glandées ou des fainées) déjà souligné par de nombreux auteurs (Matschke, 1964; Sjarmidi, 1992; Maillard, 1996; et Vassant *et al.*, 1994).

La consommation de maïs a lieu presque toute l'année, en faible quantité. Pour neuf mois sur les douze de l'année, elle n'excède pas 6% du poids sec de matière ingérée. Le maximum de la consommation de maïs se situe en juin (32% du poids sec ingéré) alors que son minimum survient en septembre. Cette consommation est relativement marquée pour les mois de mars à août. Cependant elle s'explique par la période de piégeage, c'est-à-dire le laps de temps pendant lequel la distribution de maïs a été importante et régulière. De fin août à mi janvier, la consommation s'explique par la fréquentation des points d'agraine gérés par les sociétés de chasse. Nous tenons donc à relativiser le fort pourcentage de maïs observé au mois de juin puisqu'il reflète sûrement un biais d'échantillonnage. Ainsi la majorité de fèces analysées à cette période provient d'une collecte intensive pendant 15 jours à proximité de pièges pour le mois de juin 1994 (**tableau 42**). Nous remarquons aussi que malgré la présence de maïs les autres mois de l'année, cet item reste assez peu consommé. Toutefois la forte consommation observée pour les mois de mai et juin, peut aussi refléter des forts besoins énergétiques chez certains animaux à cette période (période de mise-bas, et besoins énergétiques chez les jeunes individus pour la croissance). En effet, il est connu que le maïs montre une bonne digestibilité et un bon apport énergétique (Barrett, 1978). Nous faisons également remarquer qu'à cette consommation maximale de maïs correspond une consommation minimale de racines et bulbes.

En ce qui concerne les items minoritaires pour la composition du régime alimentaire (litière, matière animale et champignon), au niveau quantitatif, leur présence régulière est trouvée sur toute l'année, sauf pour les champignons. Ainsi, la part de litière ingérée varie de 12%, au maximum pour le mois de juin, et son minimum (2%) se situe au mois d'août. Nous observons un pic de consommation pour cet item, pour les mois d'avril à juin, c'est-à-dire une période qui peut être limitante pour les ressources alimentaires (fin d'hiver début de printemps). Cette période correspond à la reprise de saison végétative et à la sortie de bon nombre d'arthropodes et autres invertébrés de leur diapause hivernale. L'augmentation de la part de litière pourrait être associée à une consommation involontaire, liée à un comportement de recherche plus intense de ces invertébrés dans des zones riches en litière. En effet, nous ne pensons pas que la consommation de litière soit plus intéressante que l'ingestion de racine, bien que ce soit un moyen de se remplir l'estomac. Pour sa part la matière animale fluctue d'un peu plus de 3% à son maximum en février à 0.27% au minimum en mars. Son évolution n'apparaît pas strictement corrélée à celle de la litière mais cela ne permet pas de réfuter l'hypothèse énoncée précédemment. En effet, la matière animale dans notre cas représente le cumul de

la part due aux invertébrés, sans les lombriciens, et celle due aux vertébrés. Pour évaluer une bonne adéquation entre les items litière et matière animale, il faudrait comparer l'évolution de la proportion des invertébrés, *sensu lato*, avec celle de la litière. Pour terminer, la consommation de champignons que nous avons trouvée est très faible, souvent nulle, atteignant un maximum de 5% du poids sec ingéré en décembre. Nous expliquons cette faible présence par la nature de cet item qui doit disparaître très vite dans le processus de digestion et n'est pratiquement pas retrouvé dans les fèces, à moins d'une recherche spécifique par les spores. En effet, nous avons remarqué sa présence en proportion plus importante dans les analyses stomacales (mois de novembre à janvier). Le cas du mois de décembre reflète bien cette impression, puisque la quantité de fèces trouvée est faible par rapport à celle des estomacs (**tableau 42**). Or, nous obtenons le plus fort pourcentage de consommation de l'item champignons pour ce mois. En effet, la consommation de champignons semble régulière bien qu'il puisse exister des variations de leur disponibilité, selon les types de champignons (hypogés ou épigés, e.g. Génard *et al.*, 1988).

Figure 65

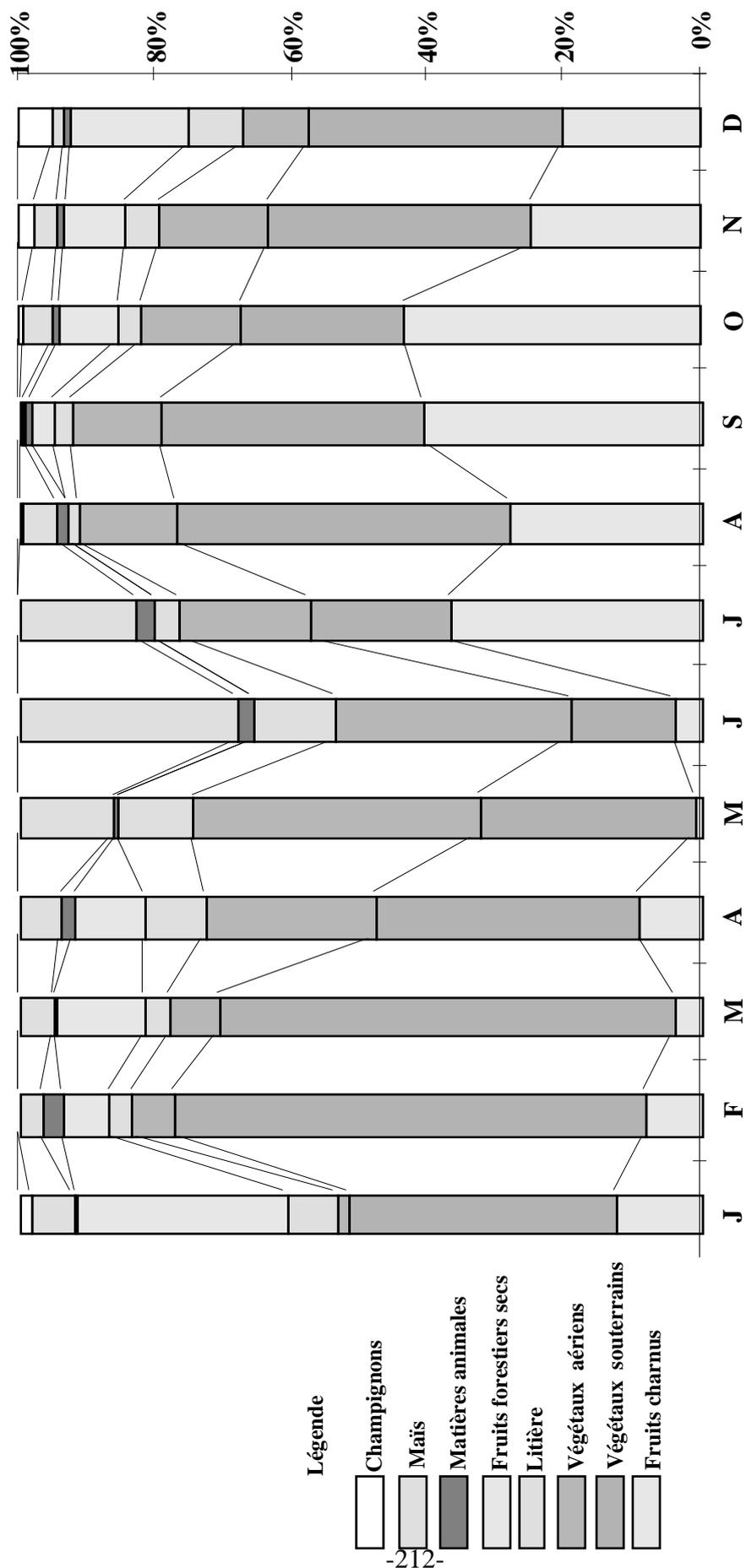


Figure 65 : Evolution mensuelle moyenne du régime alimentaire annuel du sanglier en montagne. Chaque item alimentaire est représenté en pourcentage de poids sec, et représente la moyenne mensuelle sur l'ensemble de l'étude pour les fèces et les estomacs (N = 352).

Evolution de la diversité mensuelle du régime alimentaire

Pour le régime alimentaire moyen, nous constatons des fluctuations de la diversité avec un maximum en avril, indice de Shannon de 2.36, alors que le minimum est obtenu en mars avec un indice de Shannon de 1.64 (**Figure 66**). Nous remarquons que les mois pour lesquels la consommation de racine est assez forte, sont ceux qui présentent un indice de diversité minimum (février, mars et août).

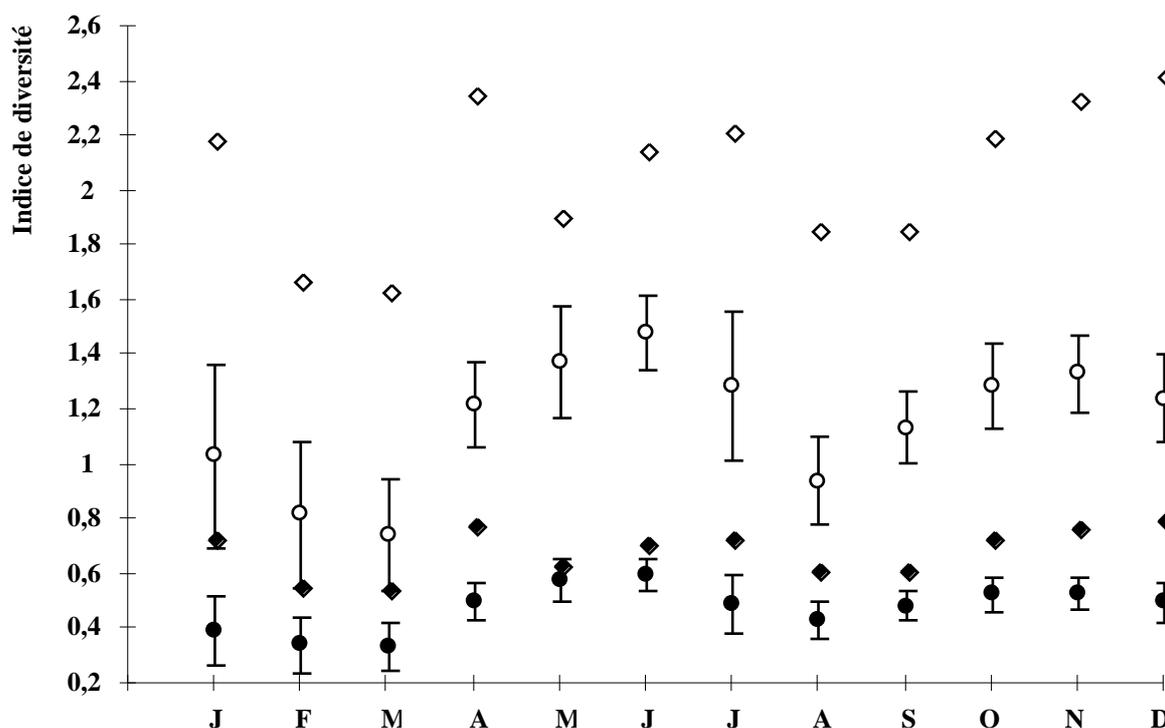


Figure 66 : a) Evolution de la diversité moyenne mensuelle. Le losange blanc représente l'indice de Shannon et le losange noir représente l'équitabilité. b) Evolution de la diversité au sein de chaque mois calculée à partir de la moyenne des indices de diversité obtenus pour chaque échantillon individuel. Le cercle blanc représente l'indice de Shannon et le cercle noir représente l'équitabilité.

Le calcul de la moyenne sur les indices de diversité, montre un patron sinusoïdal. Les diversités les plus fortes sont observées pour le printemps et le début d'été, et dans une moindre mesure en automne. Inversement, les diversités les plus faibles correspondent à la période hivernale et au mois d'août (**figure 65**). Les variations de diversité du régime alimentaire sont significatives ($F_{11,351} = 6.417$, $p = 0.0001$) avec les mois de février, de mars et d'août qui se différencient nettement de tous les autres mois, excepté janvier. Pour ces mois, la diversité du régime alimentaire est la plus faible et repose surtout sur une consommation de racines.

Evolution mensuelle entre années

D'une année sur l'autre, nous observons l'existence de variations fortes dans la composition alimentaire pour des mois identiques (**figure 67 et annexe 21**). Ce phénomène est particulièrement visible pour l'aspect particulier des productions de fruits forestiers secs (glands et fânes) et est déjà largement documenté dans la littérature (Fournier-Chambrillon, 1996 pour une étude récente). Nous montrons qu'en montagne aussi, les variations de production de fruits forestiers influencent fortement le régime alimentaire, et doit par conséquent influencé la dynamique de population des sangliers comme cela est largement décrit dans la littérature (Matchke, 1964; Maillard, 1996).

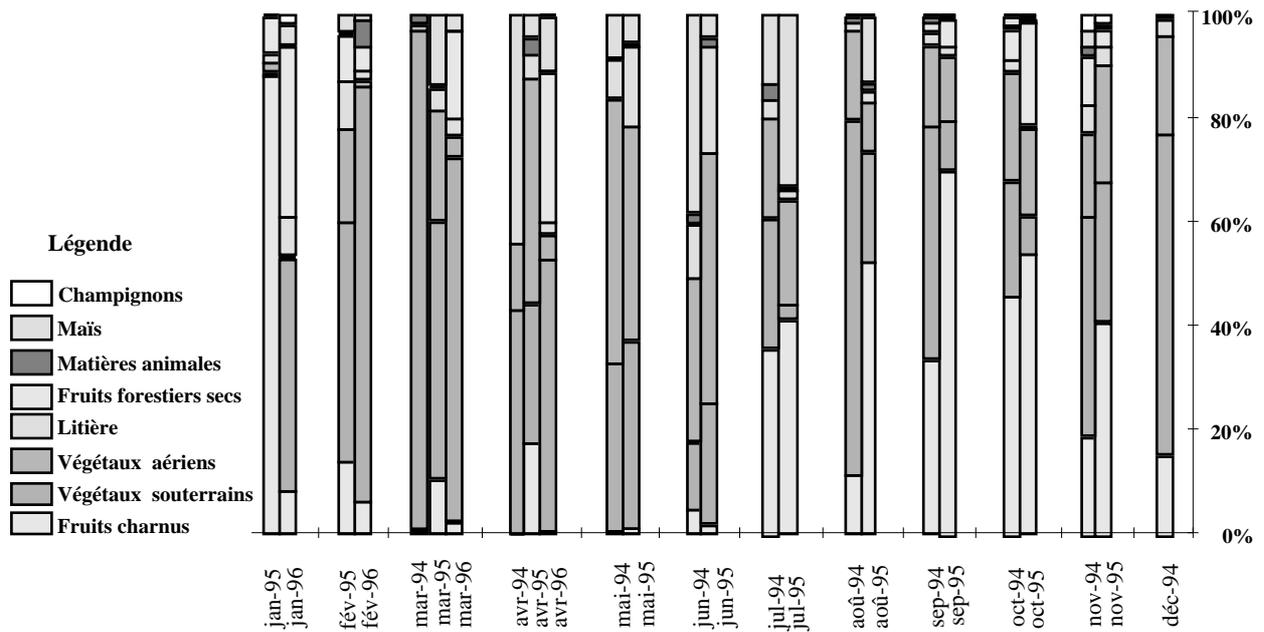


Figure 67 : Variabilité de la composition du régime alimentaire mensuel entre années. Cas des fèces (N = 304)

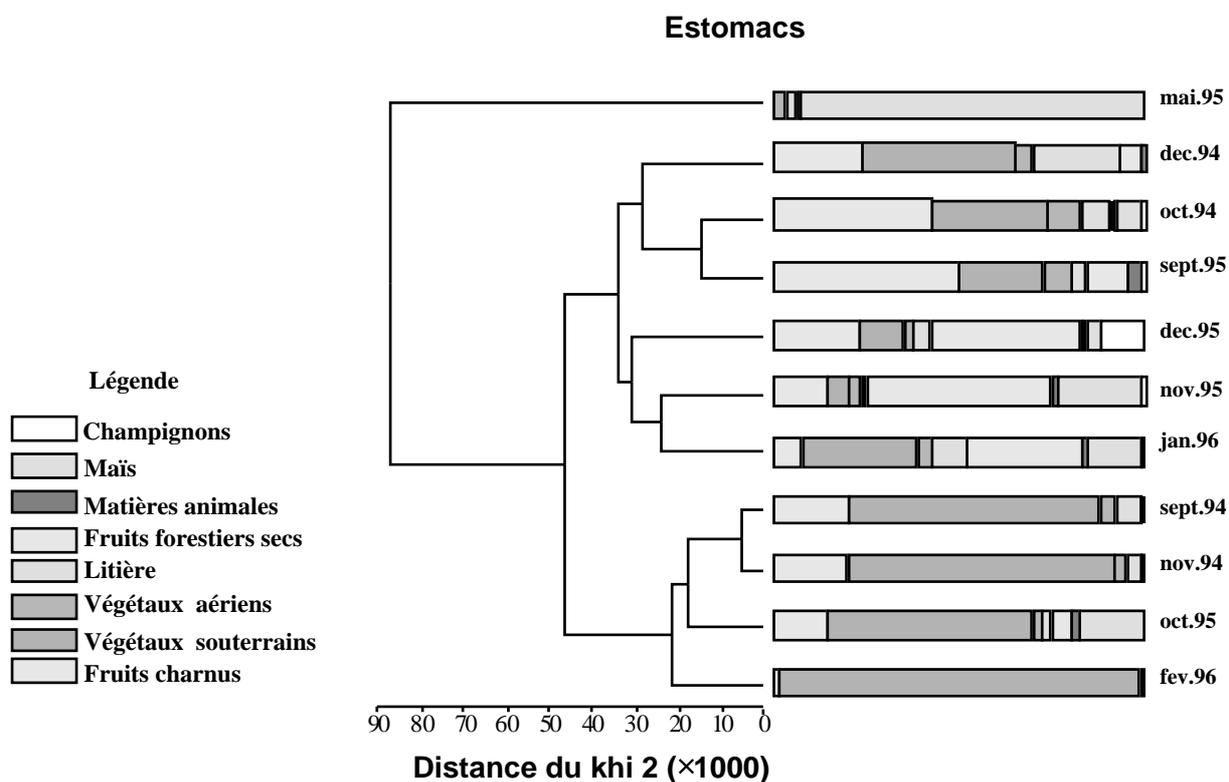


Figure 68 : Regroupement des régimes alimentaires mensuels moyens à partir de la métrique du khi deux. Analyse pour les estomacs (N = 48).

Nous observons que pour une production abondante de fruits forestiers secs, la consommation de cet item peut durer jusqu'au mois d'avril, c'est à dire pendant toute la saison hivernale. Ces variations entre années sont illustrées par la classification basée sur la métrique du khi-deux, regroupant les mois les plus semblables (**figure 68 et annexe 22**). Dans le cas plus simple des estomacs, il apparaît nettement une dissociation entre un ensemble montrant une consommation de fruits forestiers secs (novembre 1995 à janvier 1996), un ensemble riche en racines (septembre et novembre 1994, avec les mois d'octobre 1995 et février 1996). Un dernier groupe basé sur la consommation de fruits charnus peut enfin être dégagé (octobre et décembre 1994 et septembre 1995). Enfin, un estomac avec beaucoup de maïs, obtenu suite à un incident de capture, est complètement dissocié de tous les autres cas (**figure 68**).

En plus de l'étude de ces différences saisonnières et mensuelles sur le cycle annuel, déjà connues dans d'autres milieux, l'analyse de l'influence du facteur 'altitude' est apparue souhaitable en montagne.

IV.2.3.2.4. Effet de l'altitude

La projection de la variable altitude sur les plans factoriels de l'ACP en pourcentage, comme dans les cas précédents, indique un effet probable de cette variable sur le régime alimentaire

(**annexe 23**). Il est mis en évidence par l'analyse discriminante toujours très significative d'après le test de permutation (**annexe 24**).

Nous observons une augmentation de la part des racines et des bulbes qui apparaît marquée à partir du seuil de 1500 mètres d'altitude (**figure 69**). Ainsi de 500 mètres à 1500 mètres, la part des végétaux souterrains fluctue et représente environ le tiers du régime alimentaire. A partir de la tranche d'altitude 1500-1700 mètres, cette proportion dépasse la moitié (53%) de la composition du régime alimentaire. Elle atteint ensuite les deux-tiers (71%) du régime alimentaire pour la classe d'altitude supérieure à 1900 mètres. Le regroupement par ressemblance à l'aide de la métrique du khi-deux indique nettement cet effet altitude à partir de la tranche 1500-1700 mètres et plus (**annexe 25**). Les deux sous-ensembles déterminés s'accordent assez bien avec la zonation altitudinale de la végétation, et donc avec les ressources alimentaires disponibles. Nous trouvons, en effet, une grande proportion de prairies à partir de la tranche 1500-1700 mètres. Ces alpages représentent presque l'intégralité des formations végétales au-delà de 2000 mètres d'altitude dans la zone d'étude.

A partir de l'analyse stomacale, nous montrons que le seuil d'altitude est lui aussi influencé par la période de l'année. Pendant l'automne, nous observons une diminution du seuil d'altitude à partir duquel la composition du régime alimentaire devient principalement composé par des racines, en fonction des mois (**figure 70**). Ainsi pour le mois de septembre, une alimentation composée principalement des parties souterraines (78%) n'est trouvée qu'au-dessus de 1600 mètres d'altitude alors qu'en dessous de ce seuil, elle repose plutôt sur les fruits charnus (68%). Ce seuil de 1600 mètres correspond bien à la limite supérieure de la localisation spatiale des arbres fruitiers produisant les fruits charnus (pommés, prunes, poires, etc.). Pour les mois de novembre et de décembre, nous pouvons décrire un même patron avec une part importante de racines consommées à des altitudes supérieures à 1250 mètres (respectivement 83% et 73%). En dessous de cette limite, nous trouvons une consommation majoritaire de fruits forestiers secs (faines, châtaignes et glands) avec 28% et 36%. Pour leur part, les racines et les bulbes ne représentent que 28% et 7% du poids sec consommé au dessous de 1250 mètres d'altitude. Là encore, il y a une bonne concordance entre la répartition géographique des arbres producteurs de fruits forestiers secs, souvent inférieure à 1200-1300 mètres pour les chênes et les châtaigniers, et le profil alimentaire en fonction de l'altitude. Nous avons également remarqué que la saison hivernale induit une réduction de la disponibilité des fruits charnus, bien que ceux-ci aient été encore présents chez certaines espèces d'arbres (sorbier des oiseleurs) ou d'arbustes (églantier). Cependant, ces fruits charnus, sorbes ou les cynorhodons de rosacées, semblent peu consommés par rapport à leur abondance apparente sur le terrain, à quelques exceptions près.

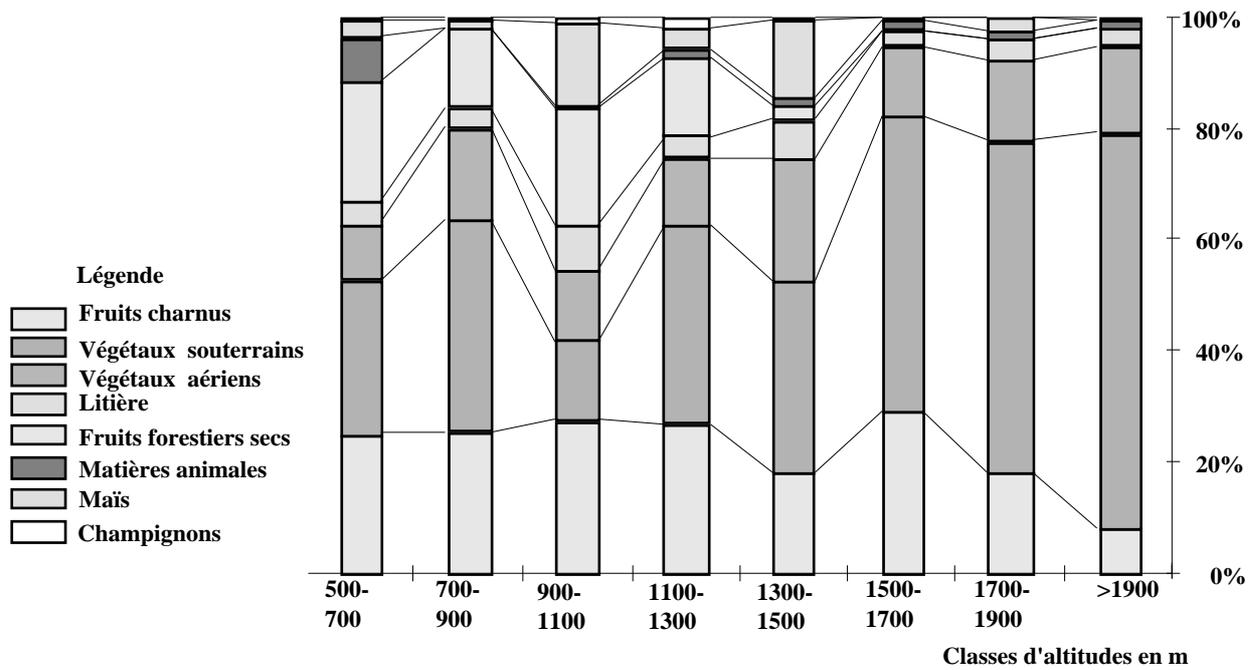


Figure 69 : Evolution altitudinale du régime alimentaire du sanglier en montagne. Chaque item alimentaire est représenté en pourcentage de poids sec, et représente la moyenne de la classe d'altitude. La moyenne présentée ici a été établie à partir des estomacs et des fèces, soit un effectif de 352 prélèvements

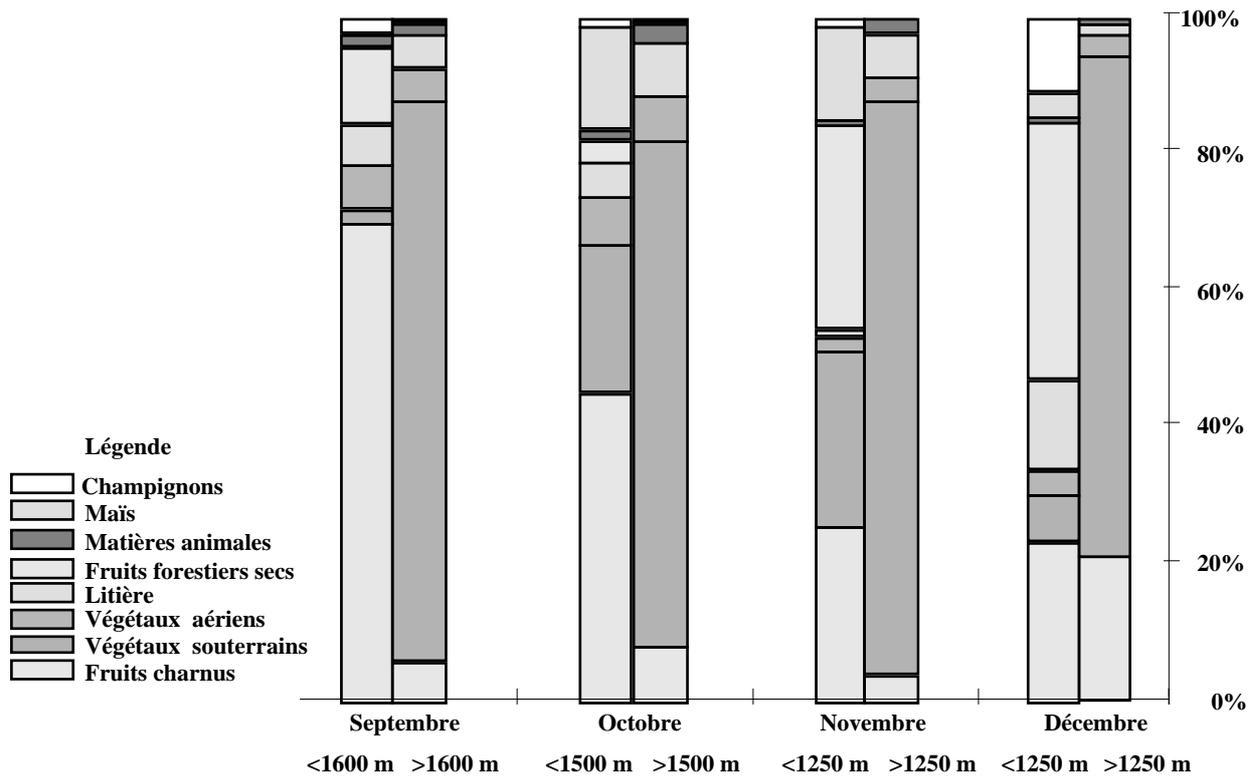


Figure 70 : Différentiation de la composition en items du régime alimentaire en fonction de l'altitude et évolution chronologique mensuelle de cette différence à partir de l'analyse stomacale (N = 48).

Evolution de la diversité du régime alimentaire avec l'altitude

Nous observons une diminution de la diversité moyenne avec l'augmentation de l'altitude (**figure 71**). Un tel phénomène pouvait être attendu en regard de la simplification des formations végétales rencontrées, donc d'une diminution des types d'items rencontrés.

En revanche, avec la comparaison des moyennes d'indices de diversité, nous ne trouvons pas de différence significative de diversité ($F_{7,351} = 1.464$, $p = 0.179$), due à un effet de l'altitude (**figure 71**).

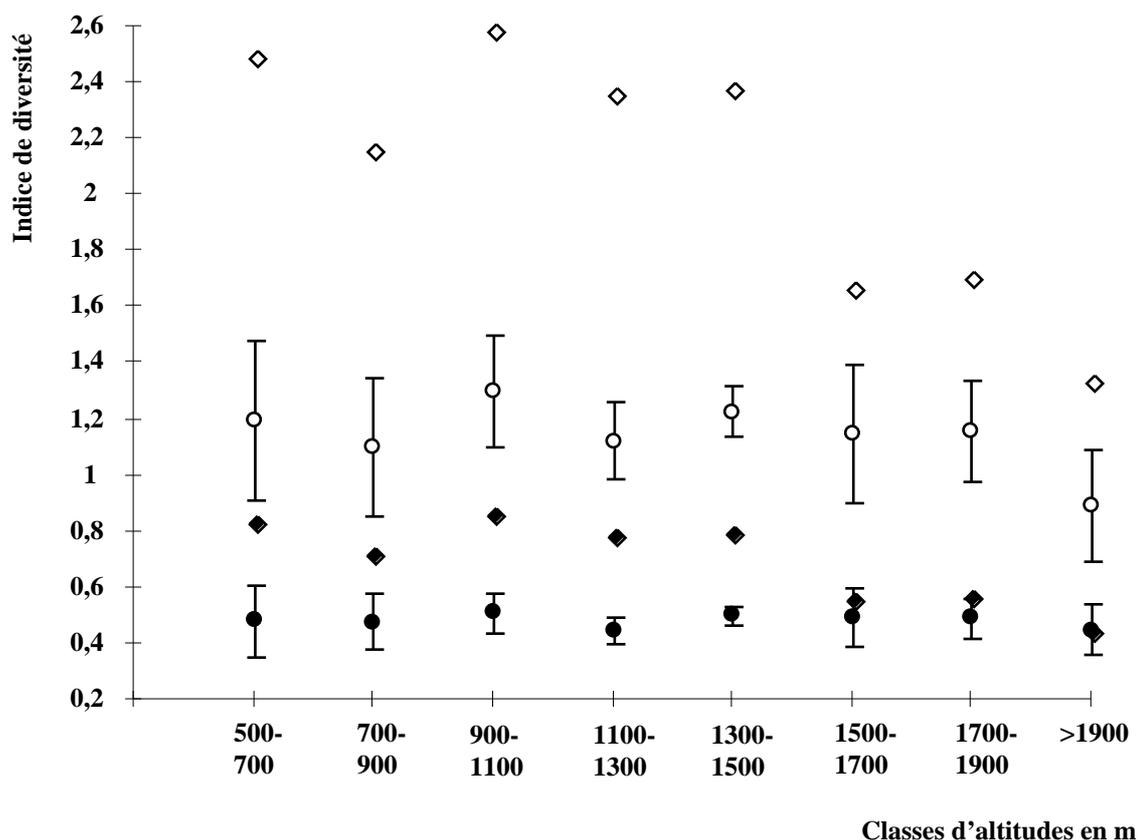


Figure 71 : a) Evolution de la diversité moyenne fonction de l'altitude. Le losange blanc représente l'indice de Shannon et le losange noir représente l'équitabilité. b) Evolution de la diversité au sein de chaque classe d'altitude calculée à partir de la moyenne des indices de diversité obtenus pour chaque échantillon individuel. Le cercle blanc représente l'indice de Shannon et le cercle noir représente l'équitabilité.

IV.2.3.2.5. Régime alimentaire en fonction du sexe

La composition du régime alimentaire pour les deux sexes montre une composition similaire (**figure 72**). Nous observons que les fruits sont bien représentés. Cela s'explique car les prélèvements sont presque tous réalisés pendant la période automnale, c'est-à-dire la période de plus grande disponibilité des fruits charnus. Cet item représente 42% de la consommation chez les mâles contre 32% chez les femelles. En revanche, la consommation de racines est de 41% chez les femelles contre 33% chez les mâles. Pour tester une différence entre les deux sexes, à partir de tables de

contingences, nous ne pouvons pas conserver les huit catégories définies en raison d'effectifs trop faibles. Cependant, en regroupant les items en catégories moins détaillées (regroupement de fruits par exemple), nous pouvons définir quatre grands ensembles qui autorisent la réalisation d'un test statistique. Nous montrons qu'il n'existe pas de différence significative entre les mâles et les femelles ($\chi^2 = 0.86$, ddl = 3, $p = 0.83$) pour la composition du régime alimentaire.

Les légères variations entre composition du régime moyen des mâles et des femelles peuvent s'expliquer par les dates de prélèvements des estomacs des animaux. Ainsi, les individus mâles ont souvent été tués beaucoup plus tôt que les femelles dans la saison de chasse. Pour les autres items alimentaires, les valeurs des pourcentages de consommation sont sensiblement égales entre elles. Nous pensons en accord avec Sjarmidi (1992) qu'il existe une variabilité intra-sexuelle supérieure à la variabilité inter-sexuelle, au moins pendant la période considérée. De plus, cette absence de différence significative entre régime alimentaire des mâles et des femelles est en accord avec l'ensemble des études examinant cet aspect de l'alimentation chez l'espèce *Sus scrofa* (Scott et Pelton, 1975; Barrett, 1978; Dardaillon 1984a, 1989; Sjarmidi, 1992).

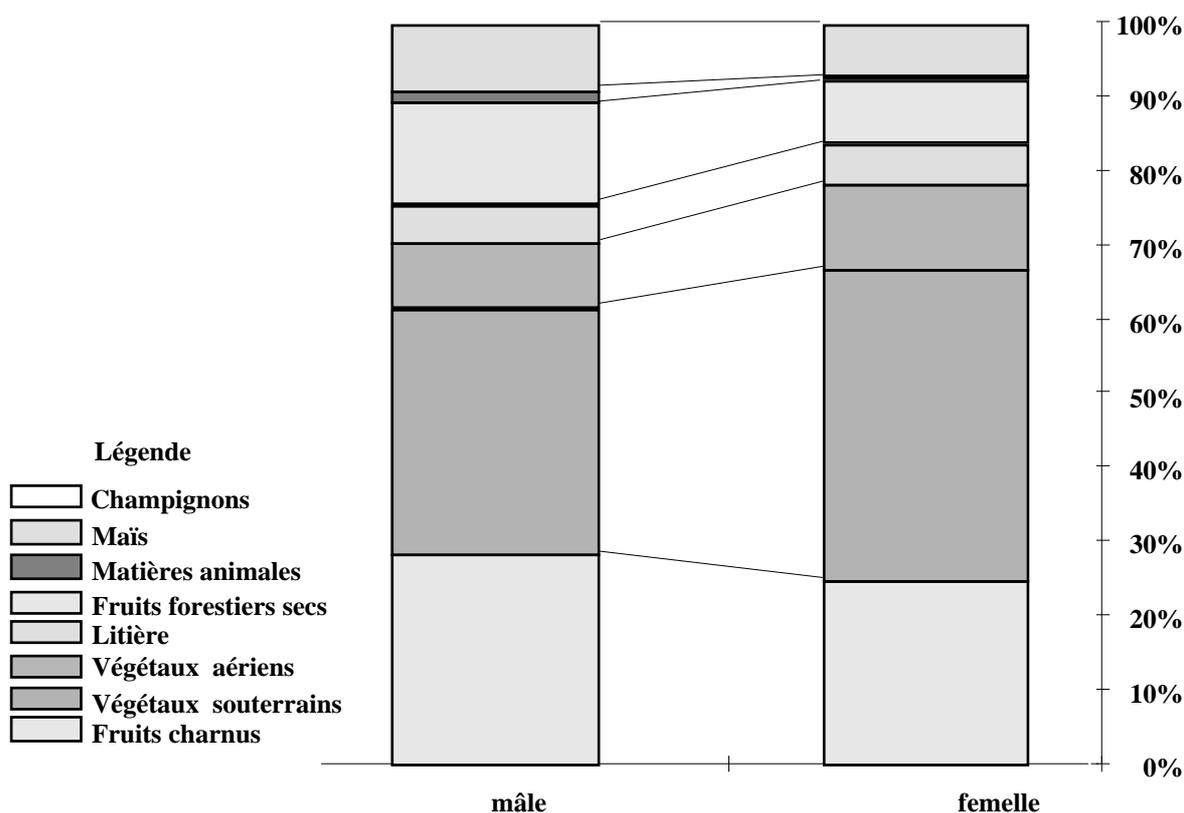


Figure 72 : Evolution du régime alimentaire du sanglier en montagne en fonction du sexe de l'animal. Chaque item alimentaire est représenté en pourcentage de poids sec, et représente la moyenne pour chaque sexe sur l'ensemble de l'étude.

Diversité

Nous ne trouvons pas de différence significative dans la diversité du régime alimentaire entre mâles et femelles (test $t = 0.415$, $p = 0.679$). De façon similaire, les indices de diversité ou d'équitabilité calculés sur les régimes moyens des mâles et des femelles sont proches. L'indice de Shannon est de 2.42 chez les mâles et 2.35 chez les femelles, alors que l'indice d'équitabilité est respectivement de 0.49 chez les mâles et 0.47 chez les femelles).

IV.2.3.2.6. Régime alimentaire en fonction de l'âge

L'effet de l'âge ne permet pas d'observer de variations très marquées sur la composition du régime alimentaire (**figure 73**). L'item fruits est le plus consommé chez les jeunes et les adultes avec respectivement 38% et 40%, tandis que chez les subadultes, ce sont les racines qui sont les plus consommées avec 43% du poids sec ingéré. Nous pouvons remarquer une proportion un peu plus forte de maïs dans le régime alimentaire des adultes, comparée à celle observées chez les jeunes et surtout chez les subadultes. Cependant, comme dans le cas du sexe, l'analyse statistique ne montre pas de différence significative entre ces trois classes d'âge pour la composition du régime alimentaire ($\chi^2 = 0.74$, $ddl = 4$, $p = 0.95$).

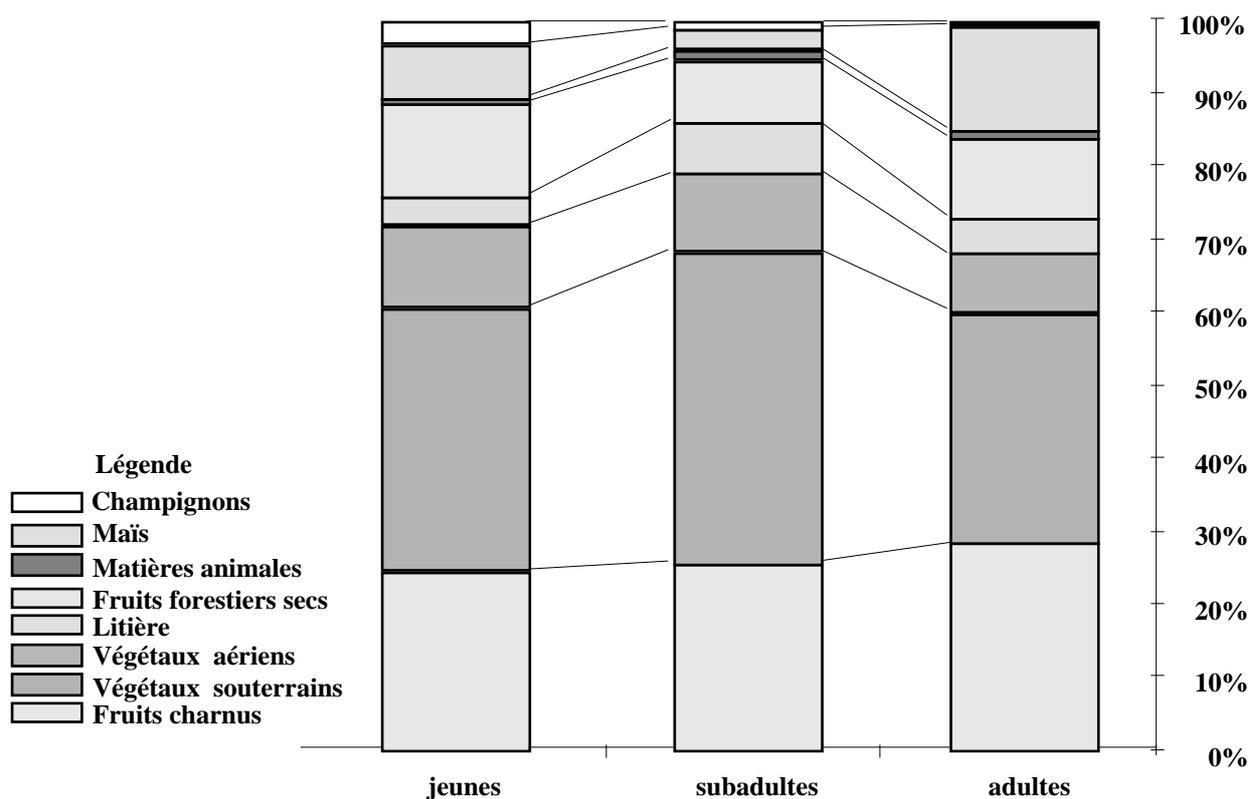


Figure 73 : Evolution du régime alimentaire du sanglier en montagne en fonction de la classe d'âge. Chaque item alimentaire est représenté en pourcentage de poids sec, et représente la moyenne de chaque classe d'âge sur l'ensemble de l'étude.

Diversité

Aucun effet de l'âge ne peut être mis en évidence sur la composition du régime alimentaire au point de vue diversité ($H = 2.39$, $p = 0.3031$). Cependant, nous observons une tendance vers une diminution de la diversité au fur et à mesure du vieillissement. Ainsi, à partir de l'indice calculé sur les régimes alimentaires moyens des trois classes d'âge, ou à partir de la moyenne des indices de diversité par classe d'âge, nous remarquons que les jeunes animaux montrent une diversité de composition en items de leur régime alimentaire plus grande que les animaux subadultes. Les subadultes montrent à leur tour une valeur de l'indice de diversité plus élevée que celle des animaux adultes (**figure 74**). Cette remarque a déjà été faite par d'autres auteurs dans d'autres types de milieux chez cette espèce (Dardaillon, 1989; Sjarmidi, 1992). Cette évolution peut traduire le comportement d'apprentissage alimentaire chez les jeunes animaux qui goûteraient à plus d'items alimentaires que ne le font les autres classes d'âge (e.g Tixier, 1996, pour une démonstration chez le chevreuil), et qui auraient donc un régime alimentaire plus monospécifique. De fait, on peut considérer, comme le suggère Dardaillon (1989), que ce comportement semble avantageux, en tant que stratégie adaptative alimentaire, pour des espèces pionnières. Cela leur permettrait de s'adapter à des situations ou des milieux nouveaux. Une autre possibilité, évoquée par ce même auteur pour expliquer cette variation de diversité, est liée à l'effet taille. Les gros animaux tendraient à se nourrir sur peu de sources alimentaires, abondantes mais de faible qualité nutritive, pour se remplir l'estomac, alors que les jeunes animaux seraient plus sélectifs, sur la qualité des items ingérés. On rappellera que les marcassins peuvent commencer à s'alimenter en aliments solides à partir de quelques semaines (Holden, 1989) pour un poids moyen que l'on peut estimer inférieur à 5kg (Spitz *et al.*, 1990) alors que les mâles adultes peuvent atteindre des tailles respectables de plus de 120kg, en France (cf. revue *Le Chasseur de Sanglier*, n°19 de juin 1998, pour des exemples). Ces deux hypothèses nous semblent toutes deux acceptables et non exclusives.

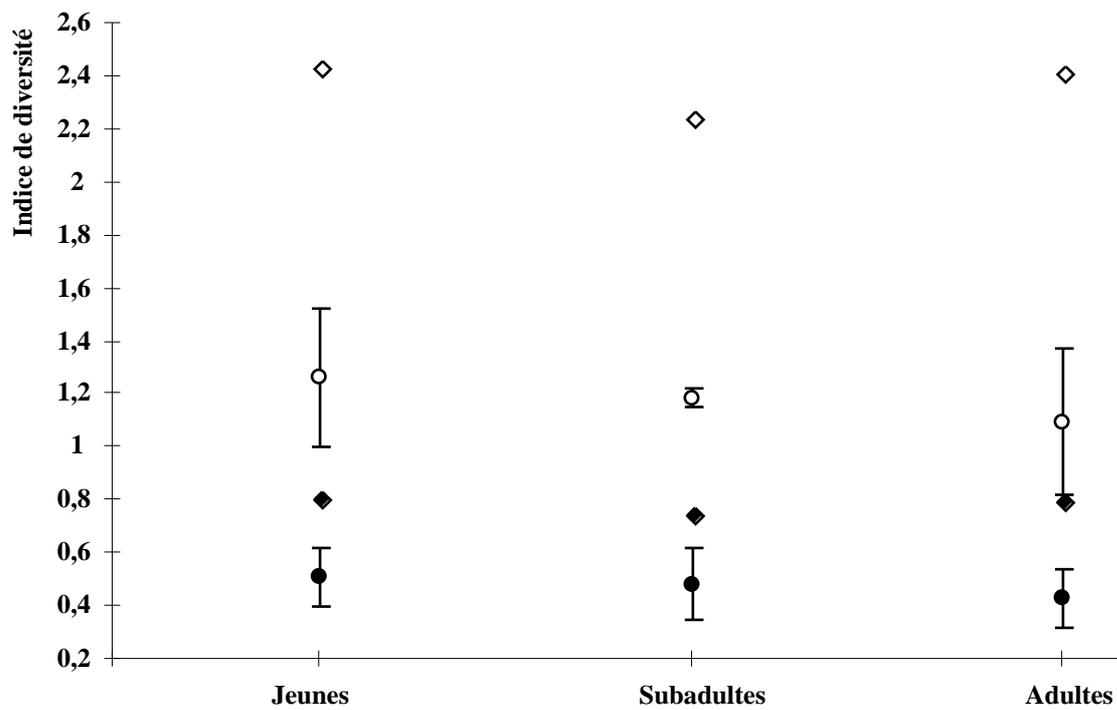


Figure 74 : a) Evolution de la diversité moyenne fonction de l'âge. Le losange blanc représente l'indice de Shannon et le losange noir représente l'équitabilité. b) Evolution de la diversité au sein de chaque classe d'âge calculée à partir de la moyenne des indices de diversité obtenus pour chaque échantillon individuel. Le cercle blanc représente l'indice de Shannon et le cercle noir représente l'équitabilité.

Chapitre 3

Régime alimentaire et consommation de lombriciens

IV.3.1. Introduction

Comme nous l'avons déjà souligné, toutes les études sur le régime alimentaire de l'espèce *Sus scrofa*, s'accordent sur son côté omnivore (**annexe 15**). Cela sous-entend une part plus ou moins importante de matière animale sous les formes les plus diverses (lombriciens, mollusques, insectes ou au sens large arthropodes, reptiles, batraciens, poissons, oiseaux (de l'oeuf à l'adulte) et mammifères de différentes tailles (les plus gros étant consommés sous forme de charogne)). Parmi toutes ces sources animales possibles nous avons particulièrement axé notre effort sur les lombriciens (par commodité nous utiliserons également le terme de 'vers de terre').

L'intérêt particulier porté à la consommation de vers de terre provient d'un ensemble de faits qui nous ont semblé nécessiter une mise au point.

1- Tout d'abord, la présence de lombriciens est soulignée dans quasiment tous les travaux sur le régime alimentaire de l'espèce *Sus scrofa*, avec parfois des quantités ou des proportions ingérées très importantes (Challies, 1975; Genov, 1981b).

*Parallèlement à cette remarque, des études sur les prédateurs de vers de terre considèrent bien le sanglier comme un prédateur potentiel mais soulignent un manque évident d'informations et d'études à ce sujet (Granval et Aliaga, 1988; Granval et Muys, 1995). Un tel manque de quantification sur la consommation de vers de terre est même souligné dans les études de régime alimentaire menées chez *Sus scrofa* (Scott et Pelton, 1975; Valet et al., 1994).*

2- Il semblerait que la consommation de vers de terre puisse avoir un fort impact au niveau économique. En effet une relation de cause à effet entre cette consommation et les activités de 'retournements' des sangliers est souvent suggérée dans la littérature (Scott et Pelton, 1975; Bratton, 1977; Barrett, 1978; Shaffer 1979; Heptner *et al.*, 1989). Certains auteurs indiquent même une diminution des populations de lombriciens dans les zones de 'dégâts' et estiment l'importance des surfaces qui doivent être 'labourées' pour arriver à cette consommation de vers de terre (Pavlov et Edwards, 1995). Par ailleurs, il existe de nombreuses études qui indiquent un fort impact des sangliers sur le milieu naturel, et particulièrement sur les prairies (Henry et Conley, 1972; Macchi *et al.*, 1991; Kotanen, 1994, 1995; Gallo Orsi *et al.*, 1995; Massei et Genov, 1995; Welander, 1995). Certains auteurs les considèrent même comme une véritable 'peste' pour l'environnement (Bratton, 1974, 1975, 1977).

Cette relation entre consommation de vers de terre et dégâts en prairies apparaît d'autant plus plausible que ce milieu est celui qui présente, de façon générale, les quantités les plus importantes en biomasse de vers de terre (Bouché, 1972; Granval et al., 1993, Granval, 1994, Baubet et al., 1997).

3- La consommation de vers de terre peut apparaître capitale dans la biologie de l'espèce *Sus scrofa*. En effet, l'ingestion de vers de terre par le sanglier peut être intéressante d'un point de vue qualitatif. Ainsi, les lombriciens montrent une composition protéique, et particulièrement en lysine, assez riche (Sabine, 1983 in Pavlov et Edwards 1995; Granval et Aliaga, 1988; Bouché com. pers.). Ainsi, Granval et Aliaga (1988) rapportent un travail de Rose (1981) qui indique de fortes différences de croissance entre deux lots de porcs, ceux bénéficiant d'un accès aux vers de terre montrent une forte consommation de lombriciens (de 414 à 1224 vers ingérés) et un bon taux de croissance (+140 g/j en moyenne). En revanche, le lot privé de vers indique une perte de poids. Cette constatation est supportée par des connaissances issues de la zootechnie porcine, qui démontrent la forte influence de la lysine pour cette espèce. En effet, cet acide aminé est étudié depuis longtemps à des fins d'optimisation de sa teneur et de sa 'présentation' chimique (pour améliorer son assimilation par les porcs) dans les rations alimentaires des porcs en vue de la production de viande (Noblet *et al.*, 1987a, b, 1990; Henry *et al.*, 1992). L'influence de cet acide aminé a également été étudiée chez les femelles gestantes pour évaluer son impact potentiel vis-à-vis de la qualité du lait maternel (croissance des jeunes), ainsi que sur l'évolution de la condition corporelle de la femelle pendant la lactation (Dourmad *et al.*, 1996).

Enfin, il a également été montré que les porcs peuvent exprimer un comportement sélectif envers les rations alimentaires les plus riches en lysine, à partir d'un protocole à choix multiple (Henry, 1987). On en déduira donc que :

La consommation de vers de terre peut avoir un intérêt qualitatif fort pour le sanglier. Que les sangliers pourront les rechercher de manière sélective, puisque les vers de terre émettent une odeur (Bouché, 1972; Bouché comm. Pers.). Enfin l'ingestion de cet aliment pourra avoir de fortes conséquences sur la croissance corporelle et donc dans l'histoire de vie de cette espèce via les interactions entre les différents traits d'histoire de vie (Stearns et Koella, 1986; Roff, 1992; Stearns, 1992; Gotthard et Nylin, 1995).

Comme pour le cas du régime alimentaire dans son ensemble, nous apprécierons la consommation de vers de terre dans le cadre de la théorie de l'affouragement optimal (OFT). Deux aspects distincts des modalités de la consommation de lombrics ont été étudiés.

Un premier aspect s'intéresse à l'influence de l'ingestion de vers de terre en rapport avec la croissance des animaux. En effet, une des voies possibles pour maximiser les gains énergétiques lors de la phase d'alimentation consiste en une optimisation de l'aspect qualitatif des aliments ingérés (Pulliam, 1974, 1975). Dans cette optique, des différences pour la quantité de vers ingérés entre sexes et/ou entre classes d'âge peuvent être attendues (Engen et Stenseth, 1989).

En référence au patron de croissance mis en évidence chez cette espèce, nous faisons les hypothèses suivantes :

Nous supposons une identité du patron de consommation de vers de terre entre les deux sexes pendant la croissance postnatale linéaire établie durant la phase juvénile. Les deux sexes doivent pour maximiser leur croissance acquérir de façon optimale de la lysine, facteur limitant de la croissance.

Nous supposons aussi qu'il existe une différence entre la consommation des jeunes animaux et celle des animaux adultes qui ont fini leur croissance.

Chez les animaux subadultes nous attendons une consommation de vers de terre plus importante chez les mâles que chez les femelles. En effet, c'est à cette période de la vie des animaux qu'apparaît le dimorphisme sexuel. On peut donc supposer que les besoins alimentaires des mâles devront refléter un besoin nutritionnel protéique riche lié à une croissance musculaire (d'où besoin en lysine) moins nécessaire, au premier abord chez les femelles. En effet ces dernières sont supposées constituer les réserves énergétiques nécessaires pour le bon déroulement de la reproduction.

Chez les animaux adultes, on pourrait attendre une consommation un peu supérieure chez les mâles du fait du dimorphisme sexuel. En effet, leur besoin pour la maintenance de leur corpulence (masse musculaire) devrait être supérieur à celui des femelles.

Une consommation importante de vers de terre chez les femelles peut être attendue au moment de la reproduction (fin de gestation et allaitement). En effet, l'apport important de protéines et notamment de lysine minimise la perte de masse des femelles à l'issue de la reproduction (Touchette *et al.*, 1998). De fait, on peut admettre que l'ingestion de vers de terre à cette période permettrait le maintien de bonnes conditions corporelles qui faciliteraient les reproductions ultérieures, dans le cadre des stratégies d'histoire de vie (Roff, 1992; Stearns, 1992).

Le second aspect de la consommation de vers de terre étudie les modalités de cette consommation en fonction de la disponibilité en lombriciens. En effet, le choix optimum pour l'animal sera celui qui lui apportera une profitabilité maximale entre les coûts dus au comportement adopté et les gains issus de ce comportement. Cette différence est quantifiée en valeur nette de gain énergétique (Krebs, 1979; Pyke, 1984a; Krebs et Kacelnik, 1991). Ainsi, à valeur nutritionnelle égale, l'acquisition d'une proie ne nécessitant que sa préhension et son ingestion nous semble avantageuse par rapport à une proie nécessitant un effort pour son acquisition (comme le retournement du sol par exemple). Des études montrent que les conditions météorologiques peuvent fortement affecter la disponibilité des vers de terre (Bouché, 1972) et notamment leur accessibilité. Ainsi ces études indiquent que le comportement des animaux prédateurs de vers de terre est modifié, ceux-ci devenant plus enclins à la recherche et à la consommation de vers de terre (MacDonald, 1980; Kruuk et Parish, 1981). De fait, nous avons testé l'évolution de la consommation de vers de terre en fonction de leur disponibilité estimée à partir des conditions météorologiques.

Notre hypothèse, dans le cadre de la théorie de l'affouragement optimal, est :

Plus la disponibilité et surtout l'accessibilité en lombrics sera importante et aisée, plus ils seront consommés par les sangliers.

IV.3.2. Méthodes

Pour l'estimation du nombre de vers de terre ingérés, nous renvoyons le lecteur à divers travaux détaillant cet aspect précis (Bouché *et al.*, 1984; Fournier-Chambrillon, 1996; Baubet *et al.*, 1997). La consommation de lombriciens a été appréciée à partir de trois mesures des conditions météorologiques.

1- Dans une première approche, nous avons étudié la consommation de lombriciens en fonction de conditions climatiques moyennes. Nous avons choisi les deux variables synthétiques s'exprimant dans le plan factoriel 1-2 de l'ACP (**figure 12**) qui décrivent et résument au mieux les conditions météorologiques pour les différents mois de l'étude.

2- Une autre approche a été inspirée des travaux sur le blaireau *Meles meles* (Kruuk et Parish, 1981) et sur le renard *Vulpes vulpes* (MacDonald, 1980). C'est au moyen de cette seconde approche que va être testé le caractère optimal de la prédation du sanglier sur les vers de terre. En effet, Kruuk et Parish (1981) ont défini des conditions météorologiques spéciales, dites 'de nuits à lombrics', plus restrictives que ce qui est utilisé dans notre première approche (**tableau 43**). Ainsi, pendant les nuits à lombrics, les conditions météorologiques sont optimales pour que les vers de terre remontent et se 'nourrissent' à la surface du sol. Cela suppose donc pour les prédateurs de lombriciens des conditions où ils devront fournir un effort minimum (coût minimum) pour les manger. En d'autres termes, il ne sera pas nécessaire de retourner le sol pour accéder aux vers de terre.

Selon l'intensité de la relation qui associera la consommation de lombrics et la proportion de situations favorables nous pourrions estimer dans quelle mesure le comportement alimentaire adopté est optimal (**figure 75**). Si une relation linéaire parfaite positive ($r = 1$) existe entre consommation de vers de terre et pourcentage de nuits à lombrics, nous pourrions considérer que cette consommation est optimale. En effet, elle ne nécessitera aucun effort pour se procurer des vers de terre, la consommation étant juste de type opportuniste. Une relation parfaite et négative ($r = -1$) implique une consommation de lombriciens seulement lorsque ceux-ci sont le moins accessibles. Un tel cas de figure suppose d'importants retournements pour accéder aux vers et donc est loin d'être optimum. Enfin nous pourrions avoir toutes les situations intermédiaires entre ces deux extrêmes qui impliqueront une part plus ou moins grande de recherche active de vers de terre.

3- Pour terminer, dans le cas des fèces et des estomacs pour lesquels nous connaissons la date probable du repas, nous avons recherché l'existence de relations entre les conditions météorologiques en vigueur le jour du repas et la consommation en vers de terre dans ce repas. Nous avons supposé arbitrairement qu'un estomac reflète le repas de la nuit ou du jour même, alors que les fèces représentent le repas de la veille.

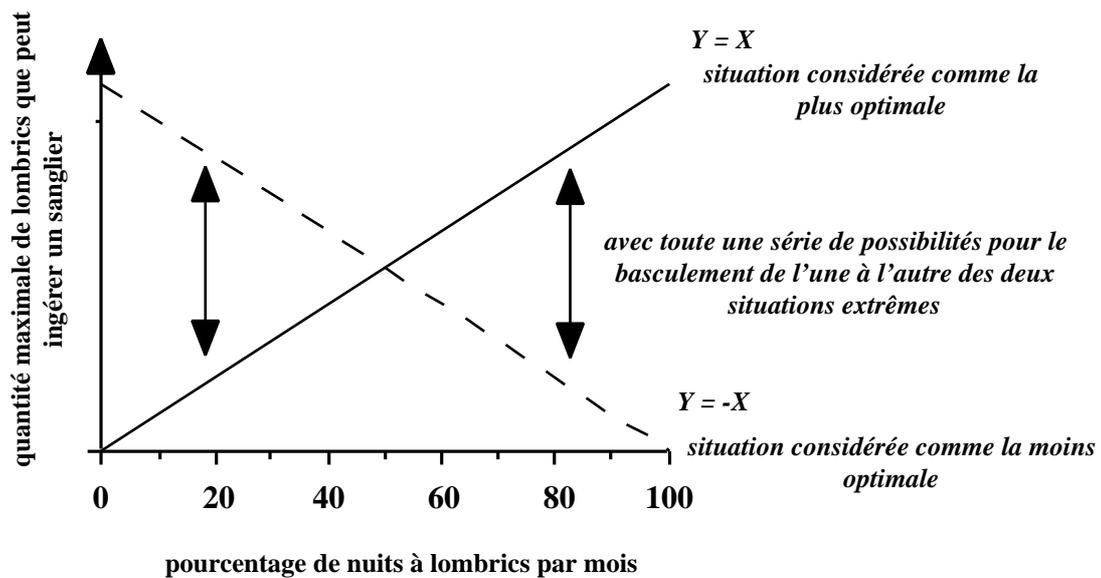


Figure 75 : Schématisation théorique des cas extrêmes possibles pour la consommation de vers de terre qui peut être réalisée par les sangliers. Le modèle considéré comme optimal est celui qui indique une relation parfaite entre quantité de vers disponible (ici supposée représentée par la proportion de nuits à lombric) et quantité de vers ingérée.

Aspects statistiques

Pour nos trois approches, la recherche et l'étude des relations entre conditions météorologiques et consommation de lombrics vont être réalisées par modélisation linéaire. Dans les deux premiers cas (approches 1 et 2), comme la consommation de vers de terre est une moyenne, une pondération par l'inverse de la variance ($1/s^2$) a été effectuée (Burhnam et al, 1987) afin de tenir compte de la variation des échantillonnages mensuels. Le choix entre plusieurs modèles linéaires reposera sur la méthode de l'AIC (Akaike Information Criterion) conseillée par Atkinson (1980). Ce critère est calculé comme la déviance plus deux fois le nombre de paramètres du modèle et permet d'obtenir le meilleur compromis entre justesse et précision. En fait, nous avons utilisé une version corrigée de l'AIC, l'AICc plus adaptée à la sélection entre modèles de régression linéaire réalisés sur de petits jeux de données (Hurvich et Tsai, 1989 pour une justification). Comme pour l'AIC, la sélection du modèle se fait en retenant celui qui indique la plus petite valeur du critère d'information (Atkinson, 1980). Les analyses linéaires ont été réalisées avec le logiciel GLIM (Francis et al., 1993). Les comparaisons de moyennes ont été réalisées soit par des tests de Mann-Whitney (U), soit par des tests de Kruskal-Wallis (H).

Définitions des conditions de 'nuits à lombrics'

La caractérisation des 'nuits à lombrics' s'inspire fortement des conditions préconisées dans le travail original de Kruuk et Parish (1981). Cependant ces auteurs indiquent que l'intervalle retenu pour les conditions de température peut être plus ou moins variable. Nous avons donc choisi de définir pour cette étude, deux cas de figures qui devront être réalisés pour que l'on puisse parler de nuits à lombric (**tableau 43**).

Tableau 43 : Synthèse des éléments devant être réunis pour pouvoir définir les conditions de 'nuits à lombric' pour deux modalités possibles.

Premier cas (NL 1)	Deuxième cas (NL 2)
<p>Température maximale comprise entre 8 et 12 °C</p> <p>10° C est considéré comme la température optimum pour l'activité des vers de terre (Kruuk et Parish, 1981; MacDonald, 1980)</p>	<p>Température maximale comprise entre 8.5 et 14.5 °C</p> <p>14° C est considéré comme la température optimum pour l'activité des vers de terre, <i>Lumbricus terrestris</i>, expérimentalement (Abdul Rida, 1995)</p> <p>Kruuk et Parish (1981) conseillent d'utiliser une gamme de températures un peu plus chaudes.</p>
+	+
<p>Température minimale ne doit pas tomber en dessous de 0 °C</p> <p>(Kruuk et Parish, 1981)</p>	<p>Température minimale ne doit pas tomber en dessous de 0 °C</p> <p>(Kruuk et Parish, 1981)</p>
+	+
<p>Précipitations supérieures à 2 mm d'eau durant les dernières 72h</p> <p>(Kruuk et Parish, 1981)</p>	<p>Précipitations supérieures à 2 mm d'eau durant les dernières 72h</p> <p>(Kruuk et Parish, 1981)</p>
<u>ou</u>	<u>ou</u>
<p>Précipitations supérieures à 1 mm d'eau durant les dernières 24h</p> <p>(Kruuk et Parish, 1981)</p>	<p>Précipitations supérieures à 1 mm d'eau durant les dernières 24h</p> <p>(Kruuk et Parish, 1981)</p>
<u>ou</u>	<u>ou</u>
notre ajout :	notre ajout :
<p>Précipitations supérieures à 10 mm d'eau durant la nuit du repas</p> <p>(en accord avec la relation mise en évidence par MacDonald (1980) montrant la relation entre disponibilité de vers et pluie récente)</p>	<p>Précipitations supérieures à 10 mm d'eau durant la nuit du repas</p> <p>(en accord avec la relation mise en évidence par MacDonald (1980) montrant la relation entre disponibilité de vers et pluie récente)</p>

IV.3.3. Résultats

IV.3.3.1. Analyse du patron de consommation de lombriciens

Consommation de lombrics par analyse de fèces

La fréquence de détection des lombriciens dans le régime alimentaire indique que cette source animale est prépondérante avec 93.75% (285/304) d'occurrences dans le régime alimentaire. Cette fréquence permet de confirmer le caractère omnivore du sanglier et l'intérêt particulier que représente cet item pour l'espèce *Sus scrofa*. En effet la fréquence avec laquelle les vers de terre sont retrouvés consommés est supérieure au pourcentage (75%) obtenu pour l'ensemble des autres sources animales ingérées. On peut donc en conclure que certaines fois, la seule source de matière animale ingérée sera sous la forme de vers de terre. Un tel phénomène a déjà été mentionné pour l'espèce *Sus scrofa* en milieu de montagne (Challies, 1975).

L'évolution de la consommation de vers de terre d'une année sur l'autre, pour des périodes comparables, montre des fortes variations. Ainsi la comparaison entre les années 1994 et 1995 (en ne tenant compte que des mois communs pour les deux années) n'indique aucune différence significative pour la consommation de vers de terre (de mars à novembre avec $t = 0.36$, $p = 0.72$, $ddl = 223$). On obtient 38.18 vers de terre ingérés en moyenne pour l'année 1994 contre 36.15 pour l'année 1995. En revanche la comparaison entre les années 1995 et 1996, montre une forte disparité entre les deux années ($t = 4.31$, $p = 0.0001$, $ddl 89$) avec en moyenne 21.31 vers de terre ingérés pour l'année 1995 contre seulement 6.41 pour l'année 1996. Nous supposons que cette variation est imputable aux rigueurs de l'hiver qui vont probablement influencer sur la disponibilité en lombriciens.

Le profil d'évolution annuel de la consommation en vers de terre se caractérise par une augmentation printanière de l'ingestion de vers, suivi d'un niveau élevé de consommation pendant les périodes estivales et automnales, puis une diminution hivernale (**figure 76a**). Néanmoins, on montre de fortes variations inter-mensuelles au sein des différentes années étudiées, avec respectivement ($H = 23.71$, $p = 0.0048$ en 1994, $H = 26.65$, $p = 0.003$ en 1995 et $H = 27.13$, $p = 0.0001$ en 1996). Il apparaît également que d'une année à l'autre, les mois montrant les plus fortes consommations de vers de terre ne sont pas les mêmes. Ainsi, pour l'année 1994 se sont les mois de mai, de septembre et de novembre où nous constatons la plus forte ingestion de lombrics, alors que pour l'année 1995, se sont les mois de juin et de juillet (**figure 76b**).

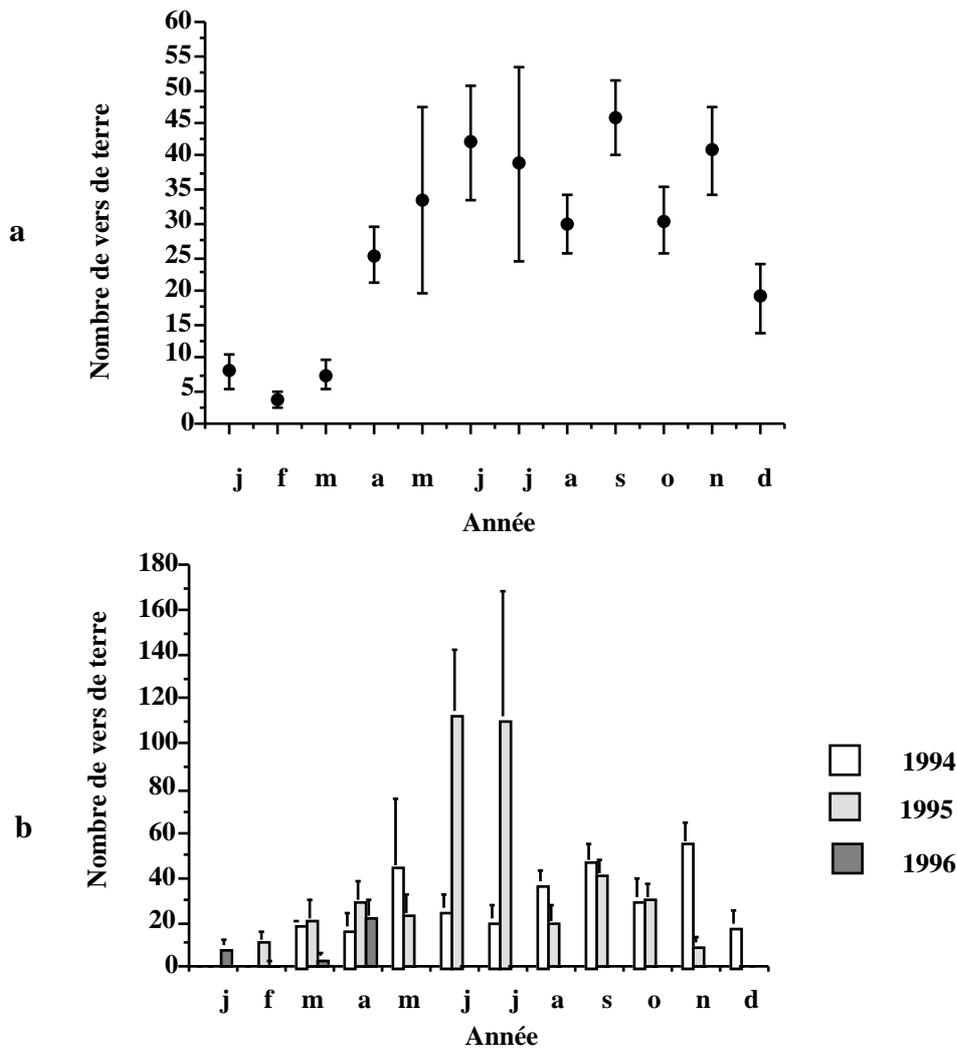


Figure 76 : Evolution de la consommation mensuelle moyenne de lombrics sur une année à partir de l'analyse de fèces. a) Profil général de l'évolution annuelle. b) Variabilité inter-annuelle pour les différents mois communs de l'étude.

Cependant il faut relativiser ces variations qui peuvent être influencées par des problèmes d'échantillonnages (nombre de fèces analysées par mois). En effet, si l'on s'intéresse aux estimations individuelles les plus fortes relevées (plus de 160 vers de terre ingérés), nous observons que trois cas sur cinq se situent en juin (les 7 juin 1994, 11 et 21 juin 1995 avec respectivement 173, 221 et 235 lombrics ingérés), un cas en juillet (205 lombrics ingérés le 7 juillet 1995) et un cas en septembre (185 lombrics ingérés le 22 septembre 1994).

Analyse des estomacs

Une analyse comparative entre méthodes de détection des vers de terre a été menée dans le cas de l'analyse stomacale (Baubet *et al.*, 1997). Elle démontre que la recherche et le dénombrement des soies de lombrics est préférable à l'estimation basée sur l'identification des macro-restes de lombriciens. La fréquence de détection, par la méthode du dénombrement des soies de lombrics, est

presque le double de celle permise par les macro-restes avec respectivement 87.5% contre 47.9% ($t = -6.049$, $p = 0.0001$). Cet avantage suggéré par Fournier-Chambrillon (1996), s'accorde avec les conclusions d'autres auteurs sur cet aspect méthodologique (Bouché *et al.*, 1984; Wroot, 1985).

Les résultats de l'analyse stomacale confirment ceux obtenus par l'analyse fécale, avec une forte occurrence de la consommation de vers de terre avec 87.5% d'ingestion (42/48). Néanmoins aucune différence statistique n'est mise en évidence pour les estomacs entre les différents mois sur l'ensemble de l'étude ($H = 7.06$, $p = 0.07$). De la même façon, une comparaison entre mois pour une même année ne permet pas de mettre en évidence de différence significative pour cette consommation de lombrics avec, respectivement, $H = 7.09$, $p = 0.069$ pour 1994 et $H = 1.77$, $p = 0.62$ pour 1995. Néanmoins nous signalons que nous sommes en limite de signification des tests, et que ceux-ci ont été réalisés par une méthode statistique peu puissante (test de Kruskal-Wallis). Cependant, nous observons une tendance assez nette qui montre une diminution progressive de la quantité de vers ingérés quand on se rapproche de la période hivernale (**figure 77 a et b**), en accord avec les résultats de l'analyse fécale.

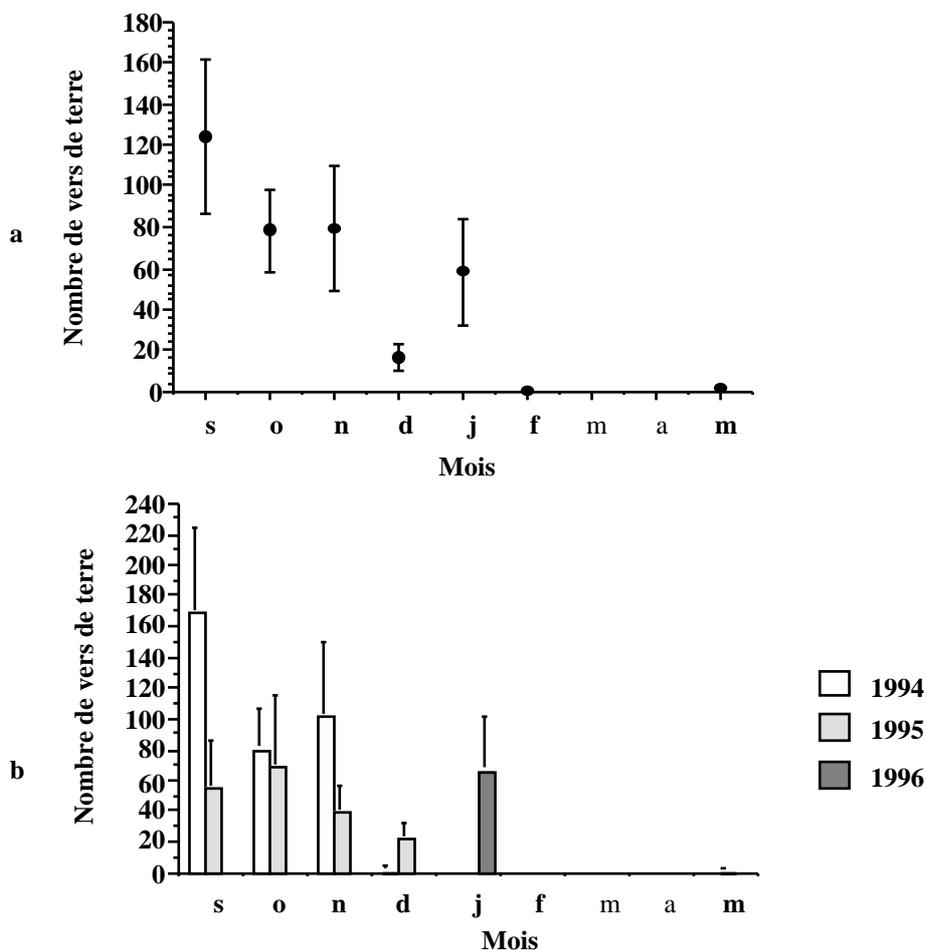


Figure 77 : Evolution de la consommation mensuelle moyenne de lombrics à partir de l'analyse d'estomacs. a) Profil général de l'évolution pour l'ensemble de l'étude. b) Variabilité inter-annuelle pour les différents mois communs de la période d'étude.

IV.3.3.2. Consommation de vers de terre en fonction du sexe et de l'âge

Analyse stomacale

Aucune différence significative entre les sexes n'apparaît pour la consommation quantitative de vers de terre ($t = -0.463$, $p = 0.646$). Cependant les mâles montrent une tendance à consommer plus de lombriciens que les femelles. En faisant le rapport de la masse de vers de terre consommée à celle de sanglier, l'absence d'effet du sexe sur l'ingestion des lombriciens se maintient ($t = -1.28$, $p = 0.206$).

Aucun effet significatif de l'âge n'est trouvé pour son influence sur l'ingestion quantitative de lombrics ($H = 1.28$, $p = 0.526$). Cependant, il apparaît un effet âge lorsque l'on considère le rapport masse de vers ingérés sur masse de sanglier le consommant ($H = 7.11$, $p = 0.027$). On peut concevoir cette mesure de la consommation de vers de terre comme plus qualitative en terme d'apport protéique par rapport au poids vif de l'animal. L'évolution du rapport moyen montre une décroissance avec l'âge avec respectivement 0.0057 ± 0.0015 chez les jeunes, 0.0016 ± 0.0006 chez le subadultes et 0.0012 ± 0.0006 chez les adultes. Il apparaît donc que 'qualitativement' la consommation de vers de terre est plus importante chez les jeunes animaux, en croissance, qui sont supposés avoir les plus grands besoins en apport protéique. Cette constatation supporte donc bien notre prédiction d'un effet de l'âge

La recherche d'un effet du sexe au sein de chaque classe d'âge ne montre jamais d'influence significative. Ainsi, chez les jeunes aucun effet quantitatif ($U = 48.5$, $p = 0.775$) ou qualitatif ($U = 50.5$, $p = 0.653$) n'est trouvé. Chez les subadultes, nous n'observons pas d'effet du sexe sur le nombre de vers ingérés ($U = 25$, $p = 0.903$). Cette absence de différence entre mâle et femelle pour l'ingestion de vers terre se retrouve aussi au niveau qualitatif ($U = 20$, $p = 0.773$). Enfin, chez les adultes, aucun effet du sexe n'est trouvé sur la consommation de lombrics que ce soit quantitativement ($U = 26.5$, $p = 0.189$) ou qualitativement ($U = 26.5$, $p = 0.189$). Donc, chez les adultes et les subadultes, nos prévisions ne sont pas soutenues par nos analyses.

Analyse fécale

Nous observons que les mâles consomment plus de lombrics que les femelles avec respectivement 25.01 vers de terre, en moyenne, contre 14.06 chez les femelles ($U = 151$, $p = 0.039$). Cet effet est maintenu toujours en faveur des mâles du point de vue qualitatif ($U = 142$, $p = 0.040$). Nous trouvons bien, comme attendu, une influence du sexe sur la consommation de lombriciens.

Aucune influence de l'âge sur la consommation de vers de terre n'est trouvée quantitativement ($H = 1.037$, $p = 0.595$) ni qualitativement ($H = 3.41$, $p = 0.182$). Néanmoins, il apparaît que la tendance trouvée pour les estomacs, est retrouvée au niveau des rangs moyens calculés pour les fèces.

Là encore, elle montre une décroissance de la consommation de vers depuis les jeunes animaux jusqu'aux adultes avec respectivement, 18.35 (J), 12.44 (S) et enfin 12.3 (A).

La recherche d'un effet sexe sur la consommation de lombrics au sein des trois classes d'âge montre une absence de différence quantitative ($U = 15, p = 0.602$) et qualitative ($U = 15, p = 0.602$) chez les jeunes. Ce résultat confirme nos prédictions. Chez les subadultes, nous observons une différence entre sexes en faveur des mâles, aussi bien quantitative ($U = 16, p = 0.021$ avec 35.15 vers pour les mâles contre 1.79 pour les femelles) que qualitative ($U = 20, p = 0.014$). Cette différence mâle-femelle est en accord avec l'hypothèse d'un besoin protéique différent entre les deux sexes au moment de l'apparition du dimorphisme sexuel. Ce dimorphisme apparaît dans cette étude pour la classe d'âge 14-19 mois, qui correspond aux animaux subadultes. En revanche, chez les adultes aucune différence entre sexe, ni quantitative ($U = 14, p = 0.67$), ni qualitative ($U = 12, p = 1$), sur la consommation de lombriciens n'est trouvée. Encore une fois, nos prédictions ne sont pas confirmées chez les adultes.

Toutefois, nos observations s'accordent assez bien avec ce qui est attendu, d'après les exigences protéiques pour la croissance corporelle des sangliers, si nous tenons compte des observations entre les deux types d'analyses stomacales et fécales.

Cependant dans le cas de l'analyse fécale, compte tenu d'un échantillonnage plus faible et plus étalé dans le temps, nos résultats sur l'évolution de la consommation annuelle incitent à une certaine réserve. En effet, nous pouvons soupçonner l'existence d'une interaction possible entre sexes et mois mais nous n'avons pas pu la tester, compte tenu de notre échantillonnage (**annexe 26**).

IV.3.3.3. Effet de la météorologie

influence des conditions météorologiques sur la consommation de lombriciens
(approche 1 et 3)

Une comparaison entre les cinq grands types de conditions météorologiques définies par l'ACP (**figure 12**) indique des différences significatives de consommation de vers de terre ($F = 12.88, ddl = 4, 303, p = 0.0001, \text{figure 78}$). Nous observons une forte consommation de lombrics pour les mois froids et humides, mais également pour les mois chauds et secs. Cette consommation de vers de terre va décroître d'abord faiblement pour les mois chauds et humides, puis de façon plus marquée pour les mois définis comme moyens et devenir très faible pour les mois froids et secs. De fait, nous supposons qu'il existe un fort effet des deux facteurs, températures et précipitations, sur la consommation de lombriciens.

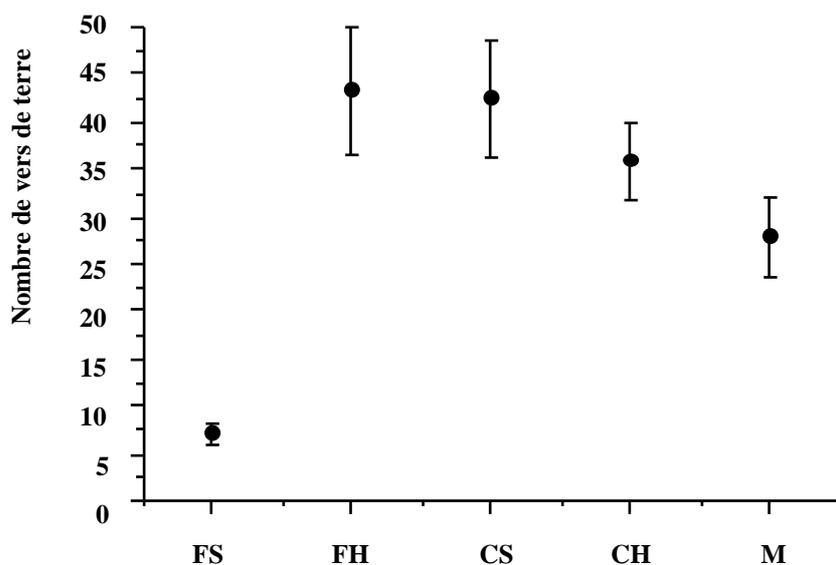


Figure 78 : Différences de consommation moyenne de lombriciens entre les cinq groupes de mois déterminés par ACP (figure 11). FS = froid et sec, FH = froid et humide, CS = chaud et sec, CH = chaud et humide, M = moyen.

Ces effets de coaction apparaissent également dans la relation impliquant la consommation de vers de terre et les composantes météorologiques mensuelles. En effet, à partir des variables synthétiques issues de l'analyse en composante principale, divers ajustements linéaires ont été obtenus. A partir du critère d'AICc, c'est le modèle linéaire multiple qui a été retenu (AICc = - 19.37) par rapport aux modèles linéaires simples avec des critères AICc de -10.83 et 2.12. Ce modèle multiple explique près de 80% de la variation observée ($F_{2,20} = 38.63$, $p < 0.0001$ avec $Y = 3.55 T - 4.60 P + 19.06$ (T = variable résumant les conditions de température et P = variable résumant les conditions de précipitation), $R^2 = 0.794$).

Cette première approche démontre l'existence d'une relation forte entre consommation de vers de terre et conditions climatiques. Dans les cas précis où nous avons confronté les informations journalières de précipitations et de températures et la consommation de vers de terre, aucun des différents modèles linéaires ajustés n'a indiqué de relation significative et explicative forte (**tableau 44**). Il apparaît donc que les conditions climatiques moyennes influencent la consommation de lombriciens mais cette action des facteurs climatiques ne s'exprime pas de façon instantanée. Toutefois, si les conditions météorologiques influencent la disponibilité potentielle en vers de terre, elles ne renseignent pas sur l'accessibilité des lombriciens pour les sangliers.

'nuits à lombrics' (approche 2)

Sur l'ensemble de l'étude, nous montrons l'existence d'une relation linéaire positive entre la consommation moyenne de vers de terre et le pourcentage de nuits à lombrics, avec respectivement, $F = 36.73$, ddl 1, 21, $p < 0.0001$ pour NL1 et $F = 27.75$, ddl 1, 21, $p < 0.0001$ pour NL2. Cependant, si l'on regarde les mêmes relations au niveau annuel, on observe des disparités. Pour certaines combinaisons (NL-année) on obtient toujours une relation linéaire positive et significative.

Néanmoins, pour un certain nombre de cas, aucune relation n'est trouvée (**tableau 45**). Nous remarquerons aussi l'importance de l'effet température qui s'exprime à travers les analyses globales. Ainsi, les ajustements linéaires permettent de rendre compte de 64% de la consommation de vers de terre observée dans le cas NL1 (**figure 79**) mais seulement 57% dans le cas NL2. Or, l'unique différence entre ces deux cas est l'intervalle de température retenu (**tableau 43**).

Tableau 44

Tableau 45

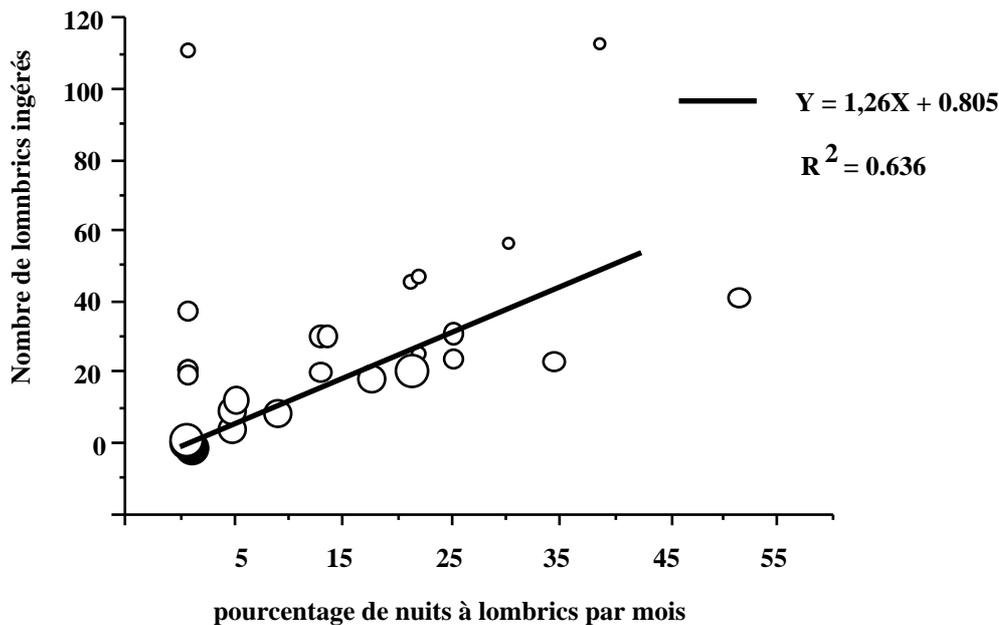


Figure 79 : Relation entre la consommation moyenne de lombrics et le pourcentage mensuel de nuits à lombrics pour l'ensemble de la durée de l'étude. Les points rendent compte de la pondération effectuée lors de l'ajustement linéaire avec une influence proportionnelle à la taille du point (plus le point est gros, plus il a d'influence).

Nos résultats montrent que l'accessibilité aux vers de terre permet d'expliquer une bonne partie de cette consommation de lombriciens, bien qu'elle ne l'explique pas en totalité. Il faut donc en déduire qu'une part plus faible (de l'ordre de 24% à 33%) est due à une recherche active des vers de terre par les sangliers. Cette recherche active peut donc être synonyme de retournements. Or, dans ce cas, le risque le plus important s'applique aux zones de prairies pâturées puisque c'est le type de milieu considéré comme le plus riche en lombriciens (**annexe 27**). Par ailleurs, nous signalons que certaines prairies possèdent des zones riches en excréments de bovins qui permettent de collecter, en moyenne, des vers plus gros que dans les autres zones (masse moyenne plus importante, **annexe 27**). Elles pourraient donc être considérées comme le milieu le plus attrayant et favorable pour la recherche de cet item. Toutefois, l'ingestion des vers de terre peut n'être réalisée que de façon très ponctuelle. En effet, après des observations d'animaux en phase d'alimentation, un relevé de leurs traces d'activités a été effectué. Il est apparu que les bouses de vaches avaient été très systématiquement fouillées. Cette apparente attraction exercée par les bouses de vaches ou les zones riches en matières organiques (zones de repos du bétail) avait déjà été notée lors de la recherche de fèces. Outre les lombriciens qui participent à la dégradation des excréments (Hischberger et Bauer, 1994a), nous pouvons ajouter comme autre source d'intérêt possible pour les sangliers, les insectes coprophages et leurs larves 'vers blancs' (Desiere, 1973; Hischberger et Bauer, 1994b; obs. pers.). Enfin, il n'est pas exclu que la végétation (blanche ou jaunâtre), en pousse sous les excréments, et riche en protéines (Barrett, 1978) ne soit pas intéressante pour les sangliers.

Donc, même si une recherche active des lombriciens existe, elle ne sera pas obligatoirement synonyme de larges et très profonds retournements. Elle serait même plutôt perçue par des retournements superficiels de mottes d'herbes.

En résumé, il semble que la consommation de lombrics soit assez opportuniste ou très ponctuelle pour la recherche active. Nous écarterons donc cette cause comme élément moteur des retournements en alpage. Si certains auteurs (Pavlov et Edwards, 1995) indiquent une baisse des populations de lombriciens dans les zones de retournements, nous pensons que beaucoup d'autres éléments sont susceptibles de l'expliquer. En effet, il nous semble que les zones retournées, c'est-à-dire sans aucune végétation, peuvent être visitées par beaucoup d'autres prédateurs de vers de terre (oiseaux, renards, blaireaux, etc.) qui bénéficieront de meilleures conditions de visibilité pour leur prédation. Par ailleurs, les bouleversements subis par le sol peuvent modifier ses conditions de texture, son hygrométrie et/ou d'autres paramètres physico-chimiques. Il n'est pas impossible que de telles modifications puissent ensuite entraîner un évitement et un déplacement, au moins temporaire, des lombriciens hors de ces zones puisque certaines espèces de lombriciens sont très sensibles à leurs conditions de milieu (Bouché, 1972).

Cette analyse sur la consommation de vers de terre indique des caractéristiques qui semblent typiques d'un affouragement optimal. Ainsi nous observons une consommation importante de l'item vers de terre (optimum pour le gain en protéine et lysine) lorsque celui-ci est disponible et au moindre coût (n'impliquant pas d'efforts intenses de retournements) qui répond au principe de profitabilité (Emlen, 1966). Pour étayer un peu ce sentiment nous avons relié analyse fécale et analyse stomacale chez les animaux tués à la chasse. La recherche d'une adéquation entre les consommations de vers de terre pour ces deux étapes de la digestion, considérées comme représentatives de deux repas consécutifs, montre effectivement une relation significative (Approximation normale du coefficient de corrélation de Spearman : $Z = 2.281$, $p = 0.022$). Cependant, nous émettons une réserve, puisqu'à notre connaissance, aucune information sur les vitesses de transit intestinal n'est publiée chez le sanglier en conditions naturelles pour la digestion de lombriciens. Deux possibilités sur l'interprétation de notre résultat peuvent exister. Soit l'effet n'est que mécanique, lié à une vitesse de transit rapide des soies, comme cela est suggéré par Bouché *et al.* (1984). Soit, nous avons une tendance comportementale du sanglier à rechercher cette ressource spécifique, sur des périodes climatiques favorables entraînant une forte abondance passagère de lombriciens. A priori, c'est cette deuxième hypothèse que nous avons privilégiée puisque nous avons considéré que les fèces et les estomacs correspondaient à deux repas différents et distincts. Cependant nous ne pouvons pas réfuter la première possibilité.

Un autre argument en faveur d'un processus d'optimisation dans l'ingestion de lombrics est fourni par le travail de Fournier-Chambrillon (1996). Ce travail indique qu'en milieu de garrigue méditerranéenne, aucune consommation de vers n'a lieu pendant l'été. Or, pour cette période et dans ce milieu, les vers de terre ne sont pas disponibles (diapause estivale de certaines espèces), et leur

consommation impliquerait de creuser un sol durci par la sécheresse pour accéder à des vers enfouis profondément. Or, certains auteurs constatent des fortes variations dans la quantité de retournements, qu'ils expliquent par la dureté du sol suite à un manque d'humidité durant des périodes de sécheresse (Bowman et McDonough, 1991).

Relation entre consommation de vers de terre et matière animale ou racines

L'analyse de la corrélation entre consommation de vers de terre et les autres matières animales montre une corrélation positive ($r = 0.225$) associant ces deux composantes alimentaires (Approximation normale du coefficient de corrélation de Spearman : $Z = 3.92$, $p = 0.001$). Cette observation est à l'opposé de celle faite par Challies (1975) suggérant une relation négative entre les consommations de différentes sources de nourriture animale (moins de consommation de vers de terre quand il y a abondance d'autres ressources animales). En revanche, nous observons une corrélation négative ($r = -0.308$) entre la consommation de racines et la consommation de vers de terre. Donc, nous pouvons considérer que lorsque les sangliers se nourrissent de racines et/ou de bulbes, ils n'en 'profitent pas' pour augmenter leur consommation de vers de terre ($Z = -5.36$, $p = 0.0001$). Cet argument s'accorde bien avec une consommation de vers de terre de type opportuniste, qui n'implique pas de forts retournements.

Chapitre 4

Discussion sur le régime alimentaire

De façon générale nous retrouvons un régime alimentaire omnivore chez le sanglier en montagne. Sa composition quantitative, l'occurrence des items alimentaires en poids ou en volume restent en accord avec ce qui est classiquement trouvé dans la littérature (**annexe 15**). Nous trouvons comme base de ce régime alimentaire en milieu de montagne, l'item 'parties végétales souterraines', en accord avec ce qui a déjà été souligné par certains auteurs (Challies, 1975; Scott et Pelton, 1975). En revanche dans beaucoup d'autres études l'importance de cet item est moindre pour le régime alimentaire (Henry and Conley, 1972; Dardaillon, 1984, 1987; Kadubi *et al.*, 1987; Kanzaki et Ohtsuka, 1991; Klaa, 1992; Sjarmidi, 1992; Valet *et al.*, 1994; Fournier-Chambrillon, 1996; Fournier-Chambrillon *et al.*, 1995, 1996). La plupart du temps, cette consommation de racines est perçue en terme de consommation par défaut, c'est-à-dire quand des aliments habituellement préférés sont absents (Wood et Roak, 1980; Corbett, 1995; Vassant, 1997). Cela permet d'expliquer, en accord avec ce que montrent nos données, que la consommation de racines soit maximale en période végétative défavorable, c'est-à-dire l'hiver dans les régions tempérées ou pendant la saison sèche dans les régions plus équatoriales. Ainsi, Baber et Coblenz (1987) observent une alternance dans la composition du régime alimentaire de porcs sauvages en fonction de la saison. Ils montrent une part importante de racines ingérées durant la saison sèche alors qu'au retour de la saison humide ils trouvent une part importante de végétations aériennes (d'herbages) ingérées. Ce changement d'alimentation entre racines et herbages aériens est aussi obtenue dans notre étude au printemps. Certains auteurs insistent sur cet aspect de l'apport protéique lié à la phénologie des plantes. Chez les sangliers, ce changement important dans le comportement alimentaire en début de saison végétative, indique qu'ils profitent d'un apport protéique grâce à ce flush de croissance printanière (Barrett, 1978; Saunders et Giles, 1995). Une telle remarque a également été signalée pour d'autres espèces (Festa-Bianchet 1988 chez le bighorn, Bousses 1991 chez le lapin *Oryctolagus cuniculus*). De plus, la composition qualitative des plantes peut être aussi retenu pour expliquer le pic de consommation automnale de racines. En effet, il est probable, au moins pour les plantes vivaces, que le mois d'août soit la période de l'année où les stocks de réserves énergétiques dans les racines ou tiges souterraines sont réalisés. Il nous semble donc qu'elles seront plus attrayantes pour les sangliers à cette période de l'année. Eux-mêmes doivent tenter de constituer des réserves énergétiques avant la période hivernale, plus particulièrement dans le cas de mâles, avant la période de rut où l'activité alimentaire diminue (Claus et Weiler, 1994). Nous expliquerions ainsi l'existence du pic de consommation de racines à cette période de l'année. En effet, le maïs toujours disponible à proximité des pièges, et sensé être plus attrayant que les racines, n'est pas plus consommé. De fait, nous suggérons que l'item alimentaire 'racines', même encore un peu moins riche qualitativement que le maïs, devient

suffisamment intéressant et abondant, à cette période de l'année, pour que les sangliers ne recherchent pas plus un item plus riche. Ce comportement reste parfaitement en accord avec les règles rappelées pour le mécanisme des choix alimentaires dans l'approche optimale. Ce phénomène de consommation de racines doit aussi être renforcé par l'absence des fruits charnus, alors que les fruits forestiers secs ne sont pas encore matures à cette saison.

L'aspect frugivore du régime alimentaire de l'espèce *Sus scrofa* se retrouve lui aussi bien marqué en montagne. Il s'avère que la gamme de fruits que peut exploiter le sanglier est relativement étendue. Elle montre la consommation de fruits typiques du milieu de montagne comme les sorbes (*Sorbus aucuparia*) ou les ronces de rocher (*Rubus saxatilis*). Cette faculté d'adaptation à divers types de fruits en fonction des milieux est notée également dans la littérature (Diong, 1973; Massei *et al.*, 1996). Néanmoins, certaines espèces sont nettement préférées à d'autres comme les glands, les châtaignes et les faînes (Sjarmidi, 1992; Valet *et al.*, 1994; Fournier Chambrillon, 1996; Maillard, 1996; Vassant, 1997, Vassant *et al.*, sous presse).

En adoptant l'analyse utilisée par Tixier et Duncan (1996) chez le chevreuil, nous avons cherché à résumer et caractériser le patron général, déterminant le régime alimentaire du sanglier. Nous trouvons que la principale caractéristique qui structure les différences entre milieux, pour la composition du régime alimentaire est le rapport entre les pourcentages de fruits et de racines composant le régime alimentaire annuel (**figure 80**). Cette approche permet de séparer les milieux où le régime alimentaire sera essentiellement frugivore, comme en milieu méditerranéen, de ceux où la part de racines est plus importante (milieu de montagne), avec bien entendu toute une gamme de situations possibles entre ces deux extrêmes.

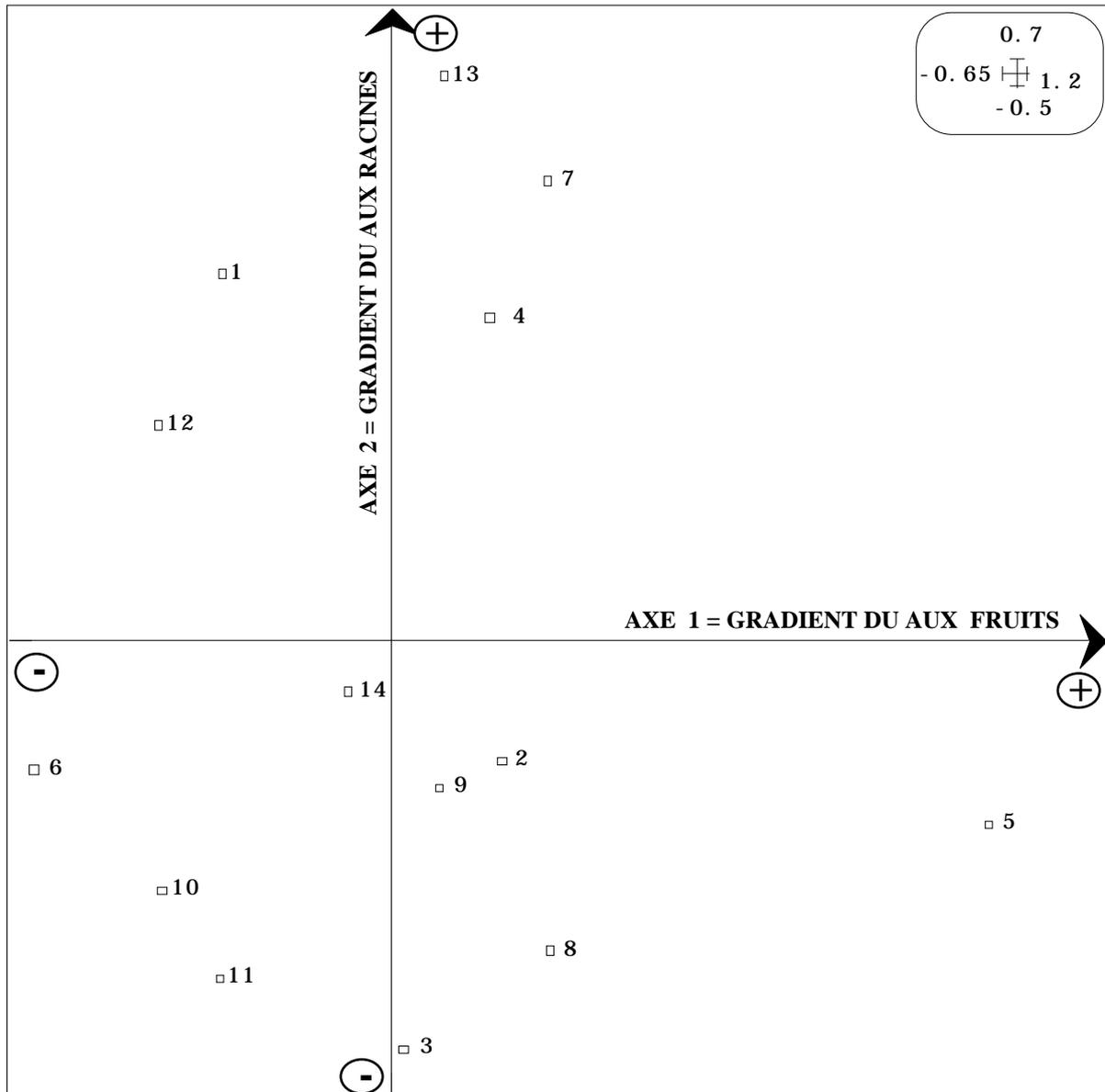


Figure 80 : Répartition dans le plan factoriel 1-2 de l'AFC, des régimes alimentaires annuels de populations de sangliers issues de différents types de milieu. L'essentiel de la différence réside sur les parts respectives de fruits et de racines entrant dans la composition du régime annuel moyen. 1 : Scott et Pelton (1975); 2 : Wood et Roak (1980); 3 : Baber et Coblentz (1987); 4 : Kadubi et al. (1987); 5 : Fournier-Chambrillon et al. (1996); 6 : Schauss et al. (1990); 7 : cette étude; 8 : Groot Bruinderink et al. (1994); 9 : Pine et Gerdes (1973); 10, 11, et 12 : Barrett (1978); 13 : Genov (1981); 14 : Eriksson (1995).

Chronologie des retournements

Bien que nous n'ayons pas quantifié la chronologie et l'intensité des retournements liés à l'activité des sangliers, nous pouvons estimer, par le biais de la composition végétale du régime alimentaire, des périodes à risques pour les retournements. En effet, nous admettons en accord avec un certain nombre d'auteurs, que les retournements sont essentiellement l'expression d'une

consommation de parties souterraines, que ce soit des racines (Henry et Conley, 1972; Diong, 1973; Bratton, 1975; Scott et Pelton, 1975; Katahira *et al.*, 1993) ou des bulbes (Howe *et al.*, 1981; Kotanen, 1995). Les mois de février, mars et août montrent les plus grandes consommations de parties végétales souterraines et sont donc perçus comme les mois les plus sensibles vis-à-vis des retournements. Il s'avère que le pic estival en août ne serait pas exceptionnel, puisqu'il a déjà été signalé par certains auteurs (Scott et Pelton, 1975; Singer *et al.*, 1984) en zone de montagne, ainsi que par Wood et Roak (1980) en Caroline du Sud. La tendance hivernale ou de tout début de printemps que suggèrent nos résultats saisonniers est, là encore, parfaitement en accord avec la littérature, qui indique clairement l'hiver comme la période la plus propice aux retournements (Bratton, 1974; Scott et Pelton, 1975; Jezierski et Myrcha, 1977; Genov, 1981a; Baron, 1982; Abaigar, 1992; Klaa, 1992; Kotanen, 1994, 1995; Groot Bruinderink et Hazebroek, 1996). Toutefois, nous pouvons trouver quelques variantes avec des décalages pour les pics de consommation de racines en fin d'automne et/ou au printemps (Kadubi *et al.*, 1987, Macchi *et al.*, 1992). Abaigar (1992b) trouve que 88% de l'alimentation ingérée en été est composée de racines, ce qui est très nettement supérieur à ce que nous trouvons ici. De plus, sur sa zone d'étude, l'été constitue la période avec le minimum d'activité de retournements. Il attribue donc ce phénomène à des migrations altitudinales des populations de sangliers. Dans notre cas, nous montrons qu'effectivement l'effet de l'altitude est fort sur la composition du régime alimentaire mais nous n'obtenons jamais les proportions de racines indiquées par cet auteur.

Le patron saisonnier de composition du régime alimentaire de cette étude est parfaitement en accord avec celui de l'évolution des retournements classiquement et largement signalés dans la littérature, chez *Sus scrofa* (Howe et Bratton, 1976; Bratton, 1977; Jezierski et Myrcha, 1975; Baron, 1982; Dardaillon, 1986, 1987; Macchi *et al.*, 1992; Bowman et McDonough, 1991; Saunders, 1993; Kotanen, 1994, 1995). En plus des variations saisonnières, il existe des variations dans les types de formations végétales qui subiront ces retournements (Bratton, 1975, 1977; Dardaillon, 1987; Groot Bruinderink et Hazebroek, 1996; Bowman et McDonough, 1991; Kotanen, 1994, 1995). Or, nous avons remarqué en accord avec les observations rapportées par les agriculteurs, que les retournements affectaient fréquemment les mêmes zones d'une année à l'autre. Pour expliquer une telle situation, nous envisageons plutôt une recherche de racines ou de bulbes. Il est possible que certaines zones de prairies soient ponctuellement riches en espèces, dont les racines seraient particulièrement recherchées par les sangliers. Une telle explication, hors prairie, semblerait envisageable dans le cas des épilobes (*Epilobium angustifolium*), formation dans laquelle des fouilles importantes en profondeur et en étendue ont été notées. Il semblerait, *a priori*, que cette espèce végétale puisse profiter des retournements pour envahir l'espace grâce à la repousse des fragments de racines restés au sol. Cependant, aucun suivi expérimental n'a été réalisé pour tester un tel effet. D'après la littérature, les modifications engendrées par les retournements sur les formations végétales sont une réduction des effectifs des espèces affectées par ces perturbations (e.g. Bratton, 1974, 1975, 1977) et parallèlement

une augmentation de la diversité spécifique les années suivant ces changements (Kotanen, 1995; Singer *et al.*, 1984).

Résumé

Régime alimentaire global

Comme attendu, nous retrouvons un régime alimentaire omnivore à forte composition végétale. La composition du régime alimentaire est conditionnée par le type d'habitat dans lequel vit cette espèce.

Pour les différentes échelles de temps retenues comme facteurs explicatifs dans l'analyse de la composition du régime alimentaire (saisonnière ou mensuelle), nous montrons des différences concordantes avec la théorie de l'approvisionnement optimal. En effet, la composition des régimes sera influencée par la disponibilité des différents items alimentaires en fonction de leur degré de préférence par le sanglier. Nous montrons également de fortes variations inter-annuelles liées aux disponibilités alimentaires.

De la même manière nous montrons une variation de la composition du régime alimentaire en fonction de l'altitude.

Aucune influence du sexe, ou de l'âge, ne peut être démontrée pour la composition du régime alimentaire.

Régime alimentaire spécifique - Consommation de lombriciens.

Nous montrons une consommation de vers de terre sur toute l'année.

Nous trouvons une influence du sexe et/ou de l'âge pour la consommation de lombriciens. Cette influence peut être expliquée en partie par les besoins nutritionnels différents associés au développement corporel des animaux en relation avec le cycle biologique.

La consommation de vers de terre est fortement influencée par les conditions météorologiques, et montre encore un comportement alimentaire optimal du sanglier pour cet aspect de son alimentation. Ainsi, la recherche de cet item n'apparaît pas être la raison principale des retournements en alpages.

V. Cinquième partie :
Conclusion générale et perspectives.

Conclusion :

Le but de notre travail visait à acquérir une certaine quantité d'informations pour pouvoir caractériser un peu mieux différents aspects de la biologie du sanglier en milieu montagnard et subalpin (Richard et Pautou, 1982; Grey-Wilson et Blamey, 1990). Cette étude visait donc, *a posteriori*, à comprendre et expliquer pourquoi et comment le sanglier a pu s'installer et se développer aussi rapidement en milieu de montagne à des altitudes élevées. Les divers résultats obtenus ont été commentés au cours de chaque chapitre, nous allons les résumer et établir quelques liens entre ces chapitres abordés séparément par commodité.

Nous avons constaté que le régime alimentaire déterminé en milieu de montagne, est relativement différent de ceux étudiés en France pour d'autres milieux (Dardaillon, 1984; Sjarmidi, 1992; Fournier-Chambrillon, 1996). Sa composition forte en racines permet néanmoins d'obtenir des taux de croissance comparables à ceux des milieux de plaine, où l'alimentation est souvent considérée comme plus riche. Un élément qui pourrait peut-être expliquer ce constat est la forte consommation de vers de terre. Cet item particulier pourrait ainsi avoir un rôle important dans la biologie du sanglier. De plus, nous montrons que la consommation de cet item 'lombriciens' n'entraîne pas forcément un recours aux retournements des zones de prairies. Nous sommes plutôt partisan d'une explication basée sur la recherche de racines et de bulbes pour expliquer les dégâts en alpages. Cette consommation se fait au moment où aucune autre source de nourriture préférée par les sangliers n'est disponible, ou quand les racines peuvent avoir un intérêt alimentaire supposé plus important pour les sangliers (août en fin de saison végétative). On montre aussi qu'il semble bien exister des liens entre altitude et constitution du régime alimentaire. Toutefois nous tenons à signaler qu'en deux ou trois occasions, lors de l'analyse d'estomacs prélevés sur des animaux tués à altitudes élevées (2000 mètres), une composition riche en fruits divers tels que des pommes ou des prunes témoignait clairement d'une alimentation réalisée à une altitude inférieure (les pommiers et pruniers n'étant pas présents à 2000 mètres). Nous montrons aussi une tendance vers l'augmentation de la taille du domaine de bauges mensuel en fonction de l'altitude. Là encore, une explication d'ordre alimentaire peut être avancée comme mécanisme induisant ce changement (Harestadt et Bunnell, 1979). Les animaux ont besoin d'exploiter des domaines vitaux plus grands quand la richesse spécifique et qualitative du milieu est moindre. Un tel cas de figure s'accorde avec le patron mis en évidence chez d'autres espèces (Lucherini et Lovari, 1996).

Pour ce qui est de l'occupation de l'espace, il apparaît que le patron global d'occupation de l'espace est le même qu'en plaine, c'est-à-dire que le sanglier est un animal sédentaire (Vassant *et al.*, 1992). Cela n'exclut pas l'existence de migrations probable altitudinales (Singer *et al.*, 1981; Heptner *et al.*, 1989), bien que nous n'ayons pas pu le montrer de façon nette. Il est possible que, dans notre contexte, le pas de temps saisonnier ou mensuel n'ait pas forcément correspondu aux changements les plus nets de l'occupation de l'espace. Ainsi, des animaux localisés aux faibles altitudes, pour la

plupart des localisations journalières, pouvaient néanmoins aller se nourrir dans les alpages, et vice versa. D'ailleurs, pour tous ces individus, la capture et le marquage ont été réalisés à une altitude supérieure à celle où nous les localisons ensuite. Nous montrons que l'influence de l'activité cynégétique peut modifier considérablement la stratégie d'occupation de l'espace entre les individus. Cependant, nous notons une tendance qui conduit à l'occupation des zones de plus grande quiétude (zones refuges au moment de la chasse). Comme attendu, nous avons pu apprécier la forte influence de la neige sur l'occupation de l'espace. Ce phénomène agit, très probablement, en synergie avec l'effet altitude bien que nous n'ayons pas pu le démontrer plus largement dans notre analyse. Enfin, nous avons montré la forte liaison sociale qui existait entre femelles apparentées, conformément à ce qui a été décrit dans d'autres milieux. Pour l'interaction plus large entre différents animaux, nous montrons que les mâles qui possèdent, en moyenne des domaines vitaux supérieurs à ceux des femelles, établissent plus de relation avec d'autres individus, comme nous pouvions nous y attendre.

D'un point de vue morphologique, les sangliers n'apparaissent pas radicalement différents de ceux trouvés dans d'autres milieux. Ainsi, l'analyse comparée de la masse des coeurs ne révèle aucune différence entre plaine et montagne. Le patron de croissance est sensiblement le même que celui observé en plaine, avec peut-être une phase de croissance linéaire chez les jeunes plus longue que dans d'autres milieux. Enfin, les taux de croissance journaliers moyens ne sont pas différents de ceux trouvés en plaine. Pour la reproduction, la taille de portée observée est comparable à celle trouvée dans d'autres populations françaises.

D'après l'ensemble de nos résultats, nous pensons que la population de sangliers suivie dans cette étude fonctionne de manière identique à ce qui est connu dans d'autres milieux. Il semble simplement que le sanglier s'adapte aux contraintes imposées par le milieu de montagne. De fait nous ne parlerons pas des sangliers '*de montagne*' mais plutôt des sangliers '*en milieu de montagne*'.

D'après nos résultats, il nous semble que la colonisation du milieu de montagne par le sanglier soit due à de multiples causes (e.g Spitz, 1998). Ainsi, assez schématiquement, nous pensons que cette espèce a pu se développer grâce à un arrêt de l'éradication dont elle était victime, suite aux dégâts qu'elle commettait. Ce changement a été possible par l'indemnisation des dégâts du gibier, au début des années 1970. Cette date correspond au début de l'expansion de cette espèce en France et plus généralement en Europe (Saez-Royuela et Telleria, 1986). Donc, à partir de noyaux de populations, et suite à l'influence de la chasse, quelques individus ont pu gagner de proche en proche des zones refuges où ils se sont installés. Ensuite, les populations se sont développées et ont été tolérées. En effet, nous signalons que pour le secteur d'étude, la baisse des effectifs semble concomitante à deux changements importants. D'une part, une meilleure connaissance empirique sur les habitudes de ce gibier (coulées habituelles et zones de passages obligées dues au relief) acquises à partir d'une pratique régulière de chasse sur cette espèce, et consécutive à l'augmentation des effectifs. D'autre part, cette connaissance s'est accompagnée d'un démantèlement de toutes les grandes zones refuges

(réserves de chasse inter-communales), qui existaient en milieux forestiers, et qui devaient servir de ‘sanctuaire’ aux populations de sangliers. En effet, même si le sanglier a pu profiter des changements dans les pratiques agricoles et notamment de l’augmentation de la culture du maïs, notre étude en accord avec celles de nombreux autres auteurs (Challies, 1975; Bratton, 1975, 1977; Barrett, 1978, Heptner *et al.*, 1989) prouve que le maïs n’est pas la condition *sine qua non* à la survie et au développement des populations de sangliers, argument avancé peut-être un peu hâtivement par certains auteurs (Baetig, 1980). En revanche, comme nous avons essayé de le démontrer dans ce travail, compte tenu du comportement optimal dans la stratégie alimentaire du sanglier, l’utilisation du maïs comme source alimentaire pour diminuer les dégâts sur les alpages, devrait permettre d’obtenir de bons résultats, et une baisse significative de ceux-ci, lorsqu’elle est utilisée à bon escient (Vassant et Boisaubert, 1984; Vassant, 1993a, 1993b; Vassant, 1994; Maillard, 1996). Ainsi, nous rappelons qu’au moment où la consommation de maïs a été la plus forte à l’échelle mensuelle, elle correspondait aussi à la consommation la plus faible de racines, source de dégâts présumée. De fait, l’utilisation d’un agrainage **dissuasif**, pendant les périodes sensibles (fin d’hiver ou début de printemps ainsi que le mois d’août), semble être dans l’état actuel de nos connaissances, une solution adéquate pour réduire les dégâts sur les prairies, en milieu de montagne.

Perspectives :

Nous percevons ce travail comme une étude ‘préliminaire’, et il semble évident, au risque d’écrire une banalité, que les différents aspects de biologie présentés ici, doivent être confirmés ou infirmés. Néanmoins deux grands axes de recherche nous apparaissent importants à développer.

Le premier concerne l’aspect alimentaire. En effet, nous avons travaillé ici de manière très empirique. Nous avons supposé que le comportement de choix alimentaire était optimal mais nous ne l’avons pas testé. De fait, une analyse plus fine, associant choix des principaux items déterminés, couplée à une étude de l’évolution de leur disponibilité et de leur qualité nutritive, au fil du temps, devrait permettre de répondre plus judicieusement au caractère optimal du choix établi. Toutefois une autre critique à notre approche et qui semble d’ores et déjà plus difficile à résoudre relève de la méthodologie employée. En effet, pour l’ensemble des facteurs analysés dans cette étude, nous avons établi des régimes alimentaires moyens, à partir d’estomacs et des fèces d’individus différents. Or, le concept d’optimisation suppose comme but ultime une sélection naturelle sur des individus perçus en tant qu’entité, c’est-à-dire que les sélectionnés ont montré la meilleure valeur adaptative pour la problématique mesurée. Donc, un test à partir d’une approche moyenne ne semble pas être le plus approprié. Pour valider le principe de l’affouragement optimal, nous devrions nous appuyer sur des suivis individuels, qui devraient permettre de définir des différences de stratégies alimentaires entre des individus, dans un même milieu. On pourrait aussi comparer cette évolution entre compagnies pour comprendre l’importance de la structure sociale pour l’apprentissage des stratégies alimentaires.

Dès lors, se pose le problème technique du suivi d'un sanglier particulier en nature pour sa stratégie alimentaire. Toutefois, une solution qui pourrait être envisageable, afin d'obtenir des informations sur le sexe des animaux, est une identification spécifique d'un animal à partir de fèces. Le grand développement des techniques de biologie moléculaire basées sur les microsatellites semble pouvoir permettre une approche de ce type (Taberlet *et al.*, 1997). Des analyses visant à caractériser des différences entre populations par cette méthodologie ont déjà fait l'objet d'une étude qui prenait en compte notre population (Boudry, 1997). Par ailleurs, cette technique permettrait d'obtenir une autre source d'informations, complémentaire de la radiotélémétrie, pour appréhender l'occupation de l'espace (Taberlet *et al.*, 1997).

D'autre part, les suivis en radiotélémétrie devraient être réalisés de façon à obtenir des rythmes d'activité alimentaire. En effet, le choix des items alimentaires est important pour cerner la problématique dégât. Cependant, une analyse de l'utilisation de l'espace, c'est-à-dire des différents types d'habitats à des fins alimentaires, semble aussi indispensable pour cerner au mieux l'évolution et la chronologie des dégâts. C'est d'ailleurs l'objet de tout un pan des analyses réalisées dans le cadre de la théorie de l'affouragement optimal (choix du lieu d'alimentation, Krebs, 1979; Pyke, 1984a; 1984b). Pour ce second objectif, l'utilisation de la radiotélémétrie peut encore servir d'outil pour une approche d'optimisation (e.g Belowsky, 1981 ; Exo *et al.*, 1996; Whittingham, 1996). L'utilisation de colliers émetteurs possédant des options spécifiques peut renseigner sur les types de comportements effectués et notamment sur ceux de types alimentaires. Cette approche apparaît d'autant plus prometteuse qu'émergent de nouvelles techniques de suivi (système de balise avec GPS (e.g Fielitz *et al.*, 1996; Moen *et al.*, 1996, 1997; Rempel et Rodgers, 1997) qui semblent autoriser une qualité de précision des localisations, au niveau spatial, plus performante que les outils utilisés jusqu'à maintenant (Rutter *et al.*, 1997). L'intérêt, en milieu de montagne, de cette technique serait une mesure précise des altitudes des localisations, qui devrait permettre une approche beaucoup plus performante des problèmes de migrations et de l'occupation de l'espace que celle que nous avons pu réaliser dans cette étude. Cependant, à notre connaissance, cette technique n'a pas encore été testée sur des animaux en condition naturelle, pour le milieu de montagne. Or, il semble exister des contraintes techniques dues aux reliefs qui pourraient limiter le champ d'utilisation de cette méthodologie dans un cadre montagnard (Klein, com. pers.).

Le deuxième domaine d'investigation concerne la connaissance des stratégies d'histoire de vie en milieu de montagne. Comme nous l'avons souligné, d'importantes lacunes existent encore en milieu de montagne pour de nombreux traits et particulièrement pour ceux ayant rapport à la survie. Il conviendra donc de préciser ces caractéristiques pour pouvoir dégager les grandes lignes du fonctionnement dynamique des populations de sangliers en milieu de montagne. En effet il nous semble que cette espèce peut être un excellent modèle pour étudier bon nombre de relations entre traits d'histoire de vie, par exemple pour des problématiques d'effort de reproduction et d'investissement dans la reproduction (Stearns, 1976, 1992; Roff, 1992).

De plus, l'espèce *Sus scrofa* occupe une vaste aire de répartition ce qui permettra d'étudier des situations très contrastées qui peuvent conduire à des stratégies biodémographiques différentes. Ainsi au niveau de la reproduction, elle présente, par rapport à de nombreuses espèces d'ongulés, une taille de portée importante, souvent supérieure à 2 ou 3 petits, qui peuvent être à l'origine de différences entre sexes dans le patron de croissance des jeunes par rapport à ce qui est classiquement observé chez les ongulés dimorphiques (Gaillard *et al.*, 1992). Par ailleurs, cette espèce subit des conditions de vie très différentes liées aux pratiques de chasse (règles de tir ou non) qui peuvent avoir des répercussions fortes sur la structure et la dynamique des populations (Baubet, 1993b). Ainsi, elle arrive à subsister malgré des fortes pressions de chasse (Gaillard *et al.*, 1987), ou dans certains cas particuliers malgré des campagnes d'éradication (Hone, 1990b), qui seraient sans doute fatales à bon nombre d'autres espèces d'ongulés. Or, la relation entre patron de survie et patron de reproduction est la relation la plus étudiée en biologie évolutive (Stearns, 1976; 1992; Roff, 1992).

Pour conclure, nous pensons qu'une meilleure quantification des traits d'histoire de vie permettrait, sans doute, de prendre en compte cette espèce de manière plus fréquente dans les analyses évolutives interspécifiques. Nous notons, à titre indicatif, que dans l'analyse des tactiques démographiques chez les oiseaux et mammifères, réalisée par Gaillard *et al.* (1989), le seul suidé répertorié est le phacochère. Par ailleurs, il s'avère que les représentants des suidés sont toujours très peu nombreux dans ce type d'analyse (Stearns, 1992, pour une revue récente).

Références bibliographiques

A

- ABAIGAR T. 1992a. Paramètres de la reproduction chez le sanglier (*Sus scrofa*) dans le sud-est de la péninsule ibérique. *Mammalia*. 56 : 245-250.
- ABAIGAR T. 1992b. Spatial distribution of a wild boar population (*Sus scrofa*) in a mediterranean environment. Proceeding of the International Symposium " Ongulés / Ungulates 91 ", Toulouse. pp 409-412.
- ABAIGAR T., DEL BARRIO G. et VERICAD J.R. 1994. Habitat preference of wild boar (*Sus scrofa* L., 1758) in a mediterranean environment. Indirect evaluation by signs. *Mammalia*. 58 : 201-210.
- ABDUL RIDA A.M.M. 1995. L'effet de la contamination des sols sur le rôle lombricien dans la disponibilité du potassium. *Revue d'Ecologie - La Terre et la Vie*. 50 : 141-152.
- ADAMCZEWSKI J.Z., GATES C.C., SOUTAR B.M. et HUDSON R.J. 1988. Limiting effects of snow on seasonal habitat use and diets of caribou (*Rangifer tarandus groenlandicus*) on Coats Island, Northwest Territories, Canada. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne de Zoologie*. 66 : 1986-1996.
- ALBON S.D., STAINES H.J., GUINNESS F.E. et CLUTTON-BROCK T.H. 1992. Density-dependent changes in the spacing behaviour of female kin in red deer. *Journal of Animal Ecology*. 61 : 131-137.
- ALPE D. 1995. Distribution and density of Wild boar (*Sus scrofa*) through tracks survey in the Orsiera Rocciavrè Natural Park, Piedmont (Italy). *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 209-210.
- ANDREASSEN H.P., IMS R.A., STENSETH N.C. et YOCCOZ N.G. 1993. Investigating space use by means of radiotelemetry and other methods : a methodological guide. *The biology of lemmings*. STENSETH NC and IMS R.A. Academic Press. pp 589-618.
- ANTHONY R.M. 1997. Home ranges and movements of arctic fox (*Alopex lagopus*) in Western Alaska. *Arctic*. 50 : 147-157.
- ASAHI M. 1995. Stomach contents of japanese wild boar in winter. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 184-185.
- ATKINSON A.C. 1980. A note on the generalized information criterion for choice of a model. *Biometrika*. 67 : 413-418.
- AUMAITRE A., MORVAN C., QUERE J.P., PEINIAU J. et VALLET G. 1982. Productivité potentielle et reproduction hivernale chez la laie (*Sus scrofa scrofa*) en milieu sauvage. *Journée de la Recherche Porcine en France*. 109-124.
- AUMAITRE A., QUERE J.P. et PEINIAU J. 1984. Influence du milieu sur la reproduction hivernale et la prolificité de la laie. Symposium international sur le sanglier, les colloques de l'INRA N°22. Toulouse. pp 69-78.

B

- BABAD G. 1997. Étude des relations entre un peuplement animal et la végétation : impacts du chamois, du chevreuil et du mouflon sur les peuplements forestiers dans la Réserve Nationale de Faune Sauvage et de Chasse des Bauges (Savoie). Thèse - Université de Savoie.
- BABER D.W. et COBLENTZ B.E. 1986. Density, home range, habitat use, and reproduction in feral pigs in Santa Catalina island. *Journal of Mammalogy*. 67 : 512-525.
- BABER D.W. et COBLENTZ B.E. 1987. Diet, nutrition, and conception in feral pigs on Santa Catalina island. *Journal of wildlife management*. 51 : 306-317.
- BADIA J., SPITZ F. et VALET G. 1991. Estimate of the size of a hunted population. *Ecological Modelling*. 55 : 113-122.
- BAETIG M. 1980. Contribution à la biologie et écologie du sanglier (*Sus scrofa* L.) dans le canton de Vaud. Thèse - Bâle.
- BARON J. 1982. Effects of feral hogs (*Sus scrofa*) on the vegetation of Horn island, Mississippi. *American Midland Naturalist*. 107 : 202-204.
- BARRETT R.H. 1978. The feral hog at Dye Creek ranch, California. *Hilgardia*. 46 : 283-355.
- BAUBET E. 1993a. Approche de l'organisation sociale : son influence dans la dynamique des populations d'ongulés. DEA - Lyon I.
- BAUBET E. 1993b. Analyse de quelques composantes de la dynamique des populations de sangliers. DEA - Lyon I.
- BAUBET E., BRANDT S., JULLIEN J.M. et VASSANT J. 1994. Valeur de l'examen de la denture pour la détermination de l'âge chez le sanglier (*Sus scrofa*). *Gibier Faune Sauvage*. 11 : 119-132.
- BAUBET E., TOUZEAU C. et BRANDT S. 1997. Les lombriciens dans le régime alimentaire du sanglier (*Sus scrofa* L.) en montagne. *Mammalia*. 61 : 371-383.
- BAUBET E., VAN LAERE G. et GAILLARD J.M. 1995. Growth and survival in piglets. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 71.
- BELOVSKY G.E. 1981. Optimal activity times and habitat choice of moose. *Oecologia*. 48 : 22-30.
- BENHAMOU S. 1993. L'optimisation du comportement dans un environnement stochastique. *Revue d'Ecologie - La Terre et la Vie*. 48 : 175-198.
- BERGER J. 1992. Facilitation of reproductive synchrony by gestation adjustment in gregarious mammals : a new hypothesis. *Ecology*. 73 : 323-329.
- BERTRAM B.C.R. 1978. Living in groups : predators and prey. *Behavioural Ecology an evolutionary approach*. KREBS J.R. DAVIES N.B. Blackwell Scientific Publications. pp 64-96
- BEUERLE W. 1975. Field observations aggressive sexual behaviour European wild hog (*Sus scrofa* L.). *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 39 : 211-258.

- BLANC L. 1996. Analyse des données de radiopistage : objectifs et méthodes. DEA - Lyon I.
- BLASETTI A., BOITANI L., RIVIELLO M.C. et VISALBERGHI E. 1988. Activity budgets and use of enclosed space by wild boars (*Sus scrofa*) in captivity. *Zoo Biology*. 7 : 69-79.
- BOISAUBERT B. et KLEIN F. 1984. Contribution à l'étude de l'occupation de l'espace chez le sanglier (*Sus scrofa*) par capture et recapture. Symposium international sur le sanglier, les colloques de l'INRA N°22. pp 135-150.
- BOITANI L. et MATTEI L. 1992. Aging wild boar (*Sus scrofa*) by tooth eruption. Proceeding of the International Symposium " Ongulés / Ungulates 91 ", Toulouse. pp 419-421.
- BOITANI L., MATTEI L., MORINI P. et ZAGARESE B. 1992. Experimental release of captivity reared wild boars (*Sus scrofa*). Proceeding of the International Symposium " Ongulés / Ungulates 91 ", Toulouse. pp 413-417.
- BOITANI L., MATTEI L., NONIS D. et CORSI F. 1994. Spatial and activity patterns of wild boars in tuscany, Italy. *Journal of Mammalogy*. 75 : 600-612.
- BOITANI L., TRAPANESE P. et MATTEI L. 1995a. Demographic patterns of a wild boar (*Sus scrofa* L.) population in Tuscany, Italy. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. : 197-201.
- BOITANI L., TRAPANESE P., MATTEI L. et NONIS D. 1995b. Demography of a wild boar (*Sus scrofa*, L.) population in Tuscany, Italy. *Gibier Faune Sauvage*. 12 : 109-132.
- BOITANI L., TRAPANESE P. et MATTEI L. 1995c. Methods of population estimates of a hunted wild boar (*Sus scrofa* L.) population in Tuscany, Italy. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 204-208.
- BOITANI L., MATTEI L., MORINI P. et ZAGARESE B. 1995d. Space use by pen-raised wild boars (*Sus scrofa*) released in Tuscany (Central Italy) - I : Daily movement patterns. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 108-112.
- BON R., CAMPAN R., DARDAILLON M., DEMEAUTIS G., GONZALEZ G. et TEILLAUD P. 1986. Comparative study of the seasonal variations of the social structures in three french wild ungulates. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt - Universitat zu Berlin Mathemat.* (3) : 254-258.
- BOWMAN D.M.J.S. et McDONOUGH L. 1991. Feral pig (*Sus scrofa*) rooting in a monsoon forest-wetland transition, northern Australia. *Wildlife Research*. 18 : 761-765.
- BOUCHE M. 1972. Lombriciens de France. I.N.R.A. Publication.
- BOUCHE M.B., FAYOLLE L. et RICHARD P. 1984. Mesure de l'importance des lombriciens dans le régime alimentaire de leurs prédateurs et en particulier de la bécasse (*Scolopax rusticola* L.). *Gibier Faune Sauvage*. 1 : 57-71.
- BOUCHE M.B. et ALIAGA R. 1986. L'échantillonnage des lombriciens : une urgente nécessité. *La défense des végétaux*. 242 : 30-36.

- BOUDRY O. 1997. Étude de la structure de quelques populations de sangliers (*Sus scrofa scrofa*) de Suisse et de France à l'aide de marqueurs microsatellites. Travail de Diplôme. - Lausanne.
- BOULDOIRE J.L. et VASSANT J. 1989. Le sanglier. Hatier - Faune Sauvage.
- BOUSSES P. 1991. Biologie de population d'un vertébré phytophage introduit, le lapin (*Oryctolagus cuniculus*) dans les îles subantarctiques de Kerguelen. Thèse - Rennes I.
- BOZON P. 1986. Maurienne et Tarentaise. Les destinées des hautes vallées de Savoie. Cahiers de l'Alpe de la société des écrivains dauphinois, Grenoble.
- BRANDT S., JULLIEN J.M. et VASSANT J. 1988. Peut-on estimer l'effectif d'une population de sangliers par relevé d'empreintes sur la neige ? *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*. 122 : 21-27.
- BRANDT S., VOYARD N. et VASSANT J. 1997. Le "chaudron chez la laie : choix du site et des matériaux. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*. 223 : 4-11.
- BRANDT S., VASSANT J. et JULLIEN J.M. 1998. Domaine vital diurne des sangliers en forêt de Chateaufvillain - Arc-en-Barrois. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*. 234 : 4-11.
- BRATTON S.P. 1974. The effect of the european wild boar (*Sus scrofa*) on the high-elevation vernal flora in the Great Smoky Mountains National Park. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 101 : 198-206.
- BRATTON S.P. 1975. The effect of the european wild boar, *Sus scrofa*, on gray beech forest in the Great Smoky Mountains. *Ecology*. 56 : 1356-1366.
- BRATTON S.P. 1977. The effect of the European wild boar on the flora of the Great Smoky Mountains National Park. *Proc Research and Management of wild hog populations*. WOOD W. Belle W Barush Forest Science Institute of Clemson University Geo, . .
- BRAUN J., EPPERLY S.P. et COLLAZO J.A. 1997. Evaluation of a sonic telemetry system in three habitats of an estuarine environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 212 : 111-121.
- BRISBIN I.L., GEIGER R.A., GRAVES H.B., PINDER J.E., SWEENEY J.M. et SWEENEY J.R. 1977. Morphological characterizations of two populations of feral swine. *Acta Theriologica*. 22 : 75-85.
- BRONSON M.T. 1979. Altitudinal variation in the life history of the golden-mantled ground squirrel (*Spermophilus lateralis*). *Ecology*. 60 : 272-279.
- BURHNAM K.P., ANDERSSON D.R., WHITE G.C., BROWNIE C. et POLLOCK K.H. 1987. Design and analysis method for fish survival experiments based on released-recapture. *American Fisheries Society Monographs*. Maryland.
- BURT W.H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*. 24 : 346-352.

BUTET A. 1985. Méthode d'étude du régime alimentaire d'un rongeur polyphage (*Apodemus sylvaticus* L., 1758) par l'analyse microscopique des fèces. *Mammalia*. 49 : 455-483.

BUTET A. 1987. L'analyse microscopique des fèces : une technique non perturbante d'étude des régimes alimentaires des mammifères phytophages. *Arvicola*. 4 : 32-37.

C

CALEY P. 1993. Population dynamics of feral pigs (*Sus scrofa*) in a tropical riverine habitat complex. *Wildlife Research*. 20 : 625-636.

CALEY P. 1997. Movements, activity patterns and habitat use of feral pigs (*Sus scrofa*) in a tropical habitat. *Wildlife Research*. 24 : 77-87.

CARGNELUTTI B., GERARD J.F., SPITZ F., VALET G. et SARDIN T. 1990. Occupation par le sanglier (*Sus scrofa*) des habitats d'un agro-système modifié lors de la mécanisation de l'agriculture. *Gibier Faune Sauvage*. 7 : 53-66.

CARGNELUTTI B., SPITZ F. et VALET G. 1992. Analysis of the dispersion of wild boar (*Sus scrofa*) in southern France. Proceeding of the International Symposium " Ongulés / Ungulates 91 ", Toulouse. pp 423-425.

CEDERLUND G. et SAND H. 1994. Home-range size in relation to age and sex in moose. *Journal of Mammalogy*. 75 : 1005-1012.

CEDERLUND G.N. et SAND H.K.G. 1992. Dispersal of subadult moose (*Alces alces*) in a nonmigratory population. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne de Zoologie*. 70 : 1309-1314.

CEZILLY F. et BENHAMOU S. 1996. Optimal foraging strategies: A review. *Revue d'Ecologie - La Terre et la Vie*. 51 : 43-86.

CHADUC F., CHADUC Y. et JEANDIN A. 1993. Téléanesthésie des ongulés sauvages en parc zoologique - utilisation d'un anesthésique général : le Zoolétal ND. Actes du Symposium : Techniques de capture et de marquage des ongulés sauvages, Mèze - Hérault. pp 51-57.

CHALLIES C.N. 1975. Feral pigs (*Sus scrofa*) on Auckland island : status, and effects on vegetation and nesting sea birds. *New Zealand Journal of Zoology*. 2 : 479-490.

CHAMBRILLON C. 1991. Contribution à l'étude du régime alimentaire du sanglier en milieu méditerranéen : mise au point méthodologique. Rapport ONC.

CHAPUIS J.L. 1980. Méthodes d'étude du régime alimentaire du lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* (L.) par l'analyse microphagique des fèces. *Revue d'Ecologie - La Terre et la Vie*. 34 : 159-198.

CHARLEZ A. 1993. Protection de la faune sauvage par les chasseurs : les réserves de chasse. Protection et Gestion de la Faune Sauvage en Milieu Rural et Forestier, Bordeaux. pp 61-68.

CHARNOV E.L. 1976. Optimal foraging : the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*. 9 : 129-136.

CHOQUENOT D. et SAUNDERS G. 1993. A comparison of three ageing techniques for feral pigs subalpine and semi-arid habitats. *Wildlife Research*. 20 : 163-171.

CHOQUENOT D., KILGOUR R.J. et LUKINS B.S. 1993. An evaluation of feral pig trapping. *Wildlife Research*. 20 : 15-22.

CIUCCI P., BOITANI L., PELLICIONI E.R., ROCCO M. et GUY I. 1996. A comparison of scat-analysis method to assess the diet of the wolf *Canis lupus*. *Wildlife Biology*. 2 : 37-48.

CLARKE C.M.H. et DZIECIOLOWSKI R.M. 1991. Feral pigs in the northern south island, New Zealand : II Breed composition of present populations. *Journal of the Royal Society of New Zealand*. 21 : 249-260.

CLARKE C.M.H., DZIECIOLOWSKI R.M., BATCHELER D. et FRAMPTON C.M. 1992. A comparison of tooth eruption and wear and dental cementum techniques in age determination of New Zealand feral pigs. *Wildlife Research*. 19 : 769-777.

CLAUS R. et WEILER U. 1994. Endocrine regulation of growth and metabolism in the pig : a review. *Livestock Production Science*. 37 : 245-260.

CLUTTON-BROCK T.H., GUINNESS F.E. et ALBON S.D. 1982. RED DEER Behavior and Ecology of Two Sexes. The University of Chicago Press.

CLUTTON-BROCK T.H., PRICE O.F., ALBON S.D. et JEWELL P.A. 1992. Early development and population fluctuations in soay sheep. *Journal of Animal Ecology*. 61 : 381-396.

COBLENTZ B.E. et BABER D.W. 1987. Biology and control of feral pigs on isla Santiago, Galapagos, Ecuador. *Journal of Applied Ecology*. 24 : 403-418.

CORBETT L. 1995. Does dingo predation of buffalo competition regulate feral pig populations in the australian wet-dry tropics ? An experimental study. *Wildlife Research*. 22 : 65-74.

COUSSE S. et JANEAU G. 1991. Conséquences de la capture et du marquage sur comportement individuel et social des ongulés sauvages. *Gibier Faune Sauvage*. 8 : 127-139.

COUSSE S. et JANEAU G. 1992. Time budget and polyphasic activity in wild boar, *Sus scrofa* L. Proceeding of the International Symposium " Ongulés / Ungulates 91 ", Toulouse. pp 391-394.

COUSSE S. 1994. La construction de l'espace-temps individuel et de l'organisation socio-spatiale chez le sanglier (*Sus scrofa* L.). Une analyse systématique. Thèse - Toulouse.

COUSSE S., SPITZ F., HEWISON M. et JANEAU G. 1994. Use of space by juveniles in relation to their postnatal range, mother, and siblings : an example in the wild boar, *Sus scrofa* L. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne de Zoologie*. 72 : 1691-1694.

COUSSE S., QUENETTE P.-Y., JANEAU G., LAUGA J., CARGNELUTTI B. et MANN C.S. 1995a. Ontogeny of the rest-activity rhythm in the wild boar. *Zeitschrift für Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology*. **60** : 143-149.

COUSSE S., JANEAU G., SPITZ F. et CARGNELUTTI B. 1995b. Temporal ontogeny in the wild boar (*Sus scrofa* L.) : a systemic point of view. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. **3** : 122-125.

CUGNASSE J.M., TEILLAUD P. et BON R. 1987. Résultats préliminaires sur l'activité diurne et sur la structure des groupes de sangliers (*Sus scrofa* L.) dans les monts de l'Espinouse. *Gibier Faune Sauvage*. **4** : 267-277.

D

D'ANDREA L., DURIO P., PERRONE A. et PIRONE S. 1995. Preliminary data of the wild boar (*Sus scrofa*) space use in mountain environment. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. **3** : 117-121.

DAGET J. 1976. Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris.

DARDAILLON M. 1984a. Le sanglier et le milieu camarguais : dynamique coadaptative. Thèse -Toulouse.

DARDAILLON M. 1984b. Organisation sociale et reproduction chez le sanglier en Camargue. Symposium international sur le sanglier, les colloques de l'INRA N°22. pp 159-165.

DARDAILLON M. 1985. Seasonal variations in habitat use behaviour exhibited by wild boar (*Sus scrofa*) in the camargue, southern France. 19th International Ethological Conference, Toulouse. pp .

DARDAILLON M. 1986a. Le sanglier en camargue. *Bulletin du Parc Naturel Régional de Camargue*. **28** : 8-20.

DARDAILLON M. 1986b. Some aspects of the orientation in space of *Sus scrofa* as revealed by data home range, habitat use and movements. *Orientation in space*. BEUGNON G. Privat I.E.C., Toulouse France. pp 63-70.

DARDAILLON M. 1987. Seasonal feeding habits of the wild boar in a mediterranean westland, the Camargue (Southern France). *Acta Theriologica*. **32** : 389-401.

DARDAILLON M. 1989. Age-class influences on feeding choices of free-ranging wild boars (*Sus scrofa*). *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne de Zoologie*. **67** : 2792-2796.

DARDAILLON M. et BEUGNON G. 1987. The influence of some environmental characteristics on the movements of wild boar *Sus scrofa*. *Biology of Behaviour*. **12** : 87-92.

DAVIES N.B. et KREBS J.R. 1978. Introduction : Ecology, Natural Selection and Social Behaviour. *Behavioural Ecology an evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 1-18.

DELCROIX I., SIGNORET J.P. et MAUGET R. 1985. L'élevage en commun des jeunes au sein du groupe social chez le sanglier. *Journée de la Recherche Porcine en France*. **17** : 167-174.

- DELCROIX I. 1989. Étude du groupe social chez le sanglier (*Sus scrofa* L.) en conditions de semi-liberté : sa fonction adaptative dans la reproduction et l'élevage des jeunes. Thèse - Paris XIII.
- DELCROIX I., MAUGET R. et SIGNORET J.P. 1990. Existence of synchronization of reproduction at the level of the social group of the european wild boar (*Sus scrofa*). *Journal of Reproduction and Fertility*. **89** : 613-617.
- DESIERE M. 1973. Ecologie des coléoptères coprophages. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*. **103** : 135-145.
- DIDAY E., LEMAIRE J., POUGET J. et TESTU F. 1982. *Eléments d'analyse de données*. Dunod, Paris. pp 464.
- DIONG C.H. 1973. Studies of the Malayan wild pig in Perak and Johore. *Malayan Nature Journal*. **26** : 120-173.
- DODEY C. 1994. Approche du régime alimentaire du sanglier en été en montagne. Rapport BTA GFS.
- DOLEDEC S. 1986. Les peuplements de macroinvertébrés benthiques du cours inférieur de l'Ardèche. Dynamique spatio-temporelle. Thèse - LyonI.
- DOMPNIER M. et DOMPNIER P. 1988. *Le guide de la Maurienne*. La Manufacture, Lyon.
- DOUAUD J.F. 1983. Utilisation de l'espace et du temps et ses facteurs de modulation chez le sanglier, *Sus scrofa* L., en milieu forestier ouvert (Massif des Dhuits, Haute-Marne). Thèse - Strasbourg.
- DOURMAD J.Y., GUILLOU D., SEVE B. et HENRY Y. 1996. Response to dietary lysine supply during the finishing period in pigs. *Livestock Production Science*. **45** : 179-186.
- DU TOIT J.T. 1990. Home range-body mass relations : a field study on African browsing ruminants. *Oecologia*. **85** : 301-303.
- DURIO P., GALLO ORSI U., MACCHI E. et PERRONE A. 1992. Monthly birth distribution and structure of an alpine population of wild boar (*Sus scrofa*) in North-West Italy. *Proceeding of the International Symposium " Ongulés / Ungulates 91 "*, Toulouse. pp 395-397.
- DURIO P., GALLO ORSI U., MACCHI E. et PERRONE A. 1995a. A structure and monthly birth distribution of a wild boar population living in a mountainous environment. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. **3** : 202-203.
- DURIO, FOGLIATO D., PERRONE A. et TESSARIN N. 1995b. The autumn diet of the wild boar (*Sus scrofa*) in an alpine valley. Preliminary results. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. **3** : 180-183.
- DZIECIOLOWSKI R.M., CLARKE C.M.H. et FREDRIC B.J. 1990. Growth of feral pigs in New Zealand. *Acta Theriologica*. **35** (1-2) : 77-88.
- DZIECIOLOWSKI R.M., CLARKE C.M.H. et FRAMPTON C.M. 1992. Reproductive characteristics of feral pigs in New Zealand. *Acta Theriologica*. **37** : 259-270.

E

EMLEN J.E. 1966. The role of the time and energy in food preference. *The American Naturalist*. 100 : 611-617.

ENGEN S. et STENSETH N.C. 1989. Age-specific optimal diets and optimal foraging tactics : a life-historic approach. *Theoretical Population Biology*. 36 : 281-295.

ERIKSSON O. et PETROV M. 1995. Wild boar (*Sus scrofa scrofa* L.) around Tchernobyl, Ukraine. Seasonal feed choice in an environment under transition : a baseline study. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 171-173.

ERKINARO E., HEIKURA K., LINDGREN E., PULLIAINEN E. et SULKAVA S. 1982. Occurrence and spread of the wild boar (*Sus scrofa*) in eastern Fennoscandia. *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica*. 58 : 39-47.

EXO K.M., SCHEIFFARTH G. et HAESIHUS U. 1996. The application of motion-sensitive transmitters to record activity and foraging patterns of oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ardea*. 84 : 29-38.

F

FESTA-BIANCHET M. 1988. Seasonal range selection in bighorn sheep : conflicts between forage quality, forage quantity, and predator avoidance. *Oecologia*. 75 : 580-586.

FIELITZ U., RENNER U., SCHULTE R. et WOLFEL H. 1996. Satellite telemetry on red deer in the Harz - A pilot study. *Zeitschrift Fur Jagdwissenschaft*. 42 : 1-11.

FOCARDI S., TOSO S. et PECCHIOLI E. 1996. The population modelling of fallow deer and wild boar in a mediterranean ecosystem. *Forest Ecology and Management*. 88 : 7-14.

FORYS E.A. et HUMPHREY S.R. 1996. Home range and movements of the lower keys marsh rabbit in a highly fragmented habitat. *Journal of Mammalogy*. 77 : 1042-1048.

FOURNIER J. et PELTIER J.P. 1987. Les secteurs biogéographiques de la Maurienne (Savoie) : leur délimitation par l'étude des précipitations et des groupements végétaux forestiers. *Documents de Cartographie Ecologique*. OZENDA P., Grenoble. pp 3-24.

FOURNIER P., FOURNIER-CHAMBRILLON C.H., MAILLARD D. et KLEIN F. 1995. Zoetel immobilization of Wild boar (*Sus scrofa* L.). *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 134-136.

FOURNIER-CHAMBRILLON C., MAILLARD D. et FOURNIER P. 1995. Diet of wild boar (*Sus scrofa* L.) inhabiting the Montpellier garrigue. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 17-179.

FOURNIER-CHAMBRILLON C. 1996. Etude du régime alimentaire d'une population de sangliers (*Sus scrofa* L.) en garrigue à chêne vert. Thèse - ENV Nantes.

FOURNIER-CHAMBRILLON C., MAILLARD D. et FOURNIER P. 1996. Variabilité du régime alimentaire du sanglier (*Sus scrofa* L.) dans les garrigues de Montpellier (Hérault). *Gibier Faune Sauvage*. 13 : 1457-1476.

FOWLER. C.W. 1987. A review of density dependence in population of large mammals. *Current Mammalogy volume 1*. GENOWAYS H.H. Plenum Press. New-York. pp 401-441.

FRANCIS B., GREEN M. et PAYNE C. 1993. The GLIM system, release 4 manual. Clarendon Press, Oxford.

FRUZINSKI B. 1983. Seasonal change in body weight of wild boar (*Sus scrofa*). *Strbsice Pleso*. pp 357-361.

G

GABOR T.M., HELLGREN E.C. et SILVY N.J. 1997. Immobilization of collared peccaries (*Tayassu tajacu*) and feral hogs (*Sus scrofa*) with Telazol(R) and xylazine. *Journal of Wildlife Diseases*. 33 : 161-164.

GAILLARD JM., VASSANT J. et KLEIN F. 1987. Quelques caractéristiques de la dynamique des populations de sangliers (*Sus scrofa*) en milieu chasse. *Gibier Faune Sauvage*. 4 : 31-47.

GAILLARD JM. 1988. Contribution à la dynamique des populations de grands mammifères : l'exemple du chevreuil (*Capreolus capreolus*). Thèse - Lyon I.

GAILLARD JM., PONTIER D., ALLAINE D., LEBRETON J.D., TROUVILLIEZ J. et CLOBERT J. 1989. An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos*. 56 : 59-76.

GAILLARD JM., PONTIER D., BRANDT S., JULLIEN JM. et ALLAINE D. 1992. Sex differentiation in postnatal growth rate : a test in a wild boar population. *Oecologia*. 90 : 167-171.

GAILLARD JM., BRANDT S. et JULLIEN JM. 1993a. Body weight effect on reproduction of young wild boar (*Sus scrofa*) females : a comparative analysis. *Folia Zoologica*. 42 : 204-212.

GAILLARD JM., DELORME D., JULLIEN JM. et TATIN D. 1993b. Timing and synchrony of births in roe deer. *Journal of Mammalogy*. 74 : 738-744.

GAILLARD JM. 1994. Réflexion sur la variabilité biodémographique des mammifères. Thèse d'habilitation Lyon I.

GALLERANI LAWSON E.J. et RODGERS A.R. 1997. Differences in home-range size computed in commonly used software programs. *Wildlife Society Bulletin*. 25 : 721-729.

GALLO ORSI U., MACCHI E., PERRONE A. et DURIO P. 1992. Biometric data and growth rates of an Alpine population of wild boar (*Sus scrofa*). "Ongulés / Ungulates 91", Toulouse. pp 427-429.

GALLO ORSI U., SICURO B., DURIO P., CANALIS L., MAZZONI G., SERZOTTI E. et CHIARIGLIONE D. 1995a. Where and when: the ecological parameters affecting wild boars choice while rooting in grasslands in an alpine valley. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 160-164.

- GALLO ORSI U., MACCHI E., PERRONE A. et DURIO P. 1995b. Biometric data and growth rates of a wild boar population living in the Italian Alps. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 60-63.
- GARROTT R.A., WHITE G.C., BARTMAN R.M. et WEYBRIGHT D.L. 1986. Reflected signal bias in biotelemetry triangulation systems. *Journal of wildlife management*. 50 : 747-752.
- GENARD M., LESCOURET F. et DURRIEU G. 1988. Mycophagie chez le sanglier et hypothèse sur son rôle dans la dissémination des spores de champignons hypogés. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne de Zoologie*. 66 : 2324-2327.
- GENOV P. 1981a. Significance of natural biocenoses and agrocenoses as the source of food for wild boar (*Sus scrofa* L.). *Ekologia Polska*. 29 : 117-136.
- GENOV P. 1981b. Food composition of wild boar in north-eastern and western Poland. *Acta Theriologica*. 26 : 185-205.
- GENOV P. 1984. Préférences alimentaires du sanglier vis-à-vis de diverses variétés de pomme-de-terre. Symposium international sur le sanglier, les colloques de l'INRA N°22. pp 201-204.
- GENOV P.V., MASSEI G., BARBALOVA Z. et KOSTOVA V. 1992. Aging wild boar (*Sus scrofa* L.) by teeth. Proceeding of the International Symposium " Ongulés / Ungulates 91 ", Toulouse. pp 399-402.
- GENOV P., MASSEI G. et NIKOLOV H. 1995. Morphometrical analysis of two Mediterranean wild boar populations. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 69-70.
- GERARD J.F. et CAMPAN R. 1988. Variabilité éco-éthologique chez le sanglier européen : comparaison des travaux français. *Cahiers d'Ethologie Appliquée*. 8 : 63-130.
- GERARD J.F., CARGNELUTTI B. et SPITZ F. 1992. Relation entre anisotropie de l'occupation de l'espace et dispersion : un exemple chez le sanglier du sud-ouest de la France. *Mammalia*. 56 : 177-187.
- GIBAUT C. 1994. Plasticité du comportement et régime alimentaire de la marmotte alpine (*Marmota marmota*) sous différentes pressions anthropiques. DEA - Toulouse III.
- GLUCKSMANN A. 1974. Sexual dimorphism in mammals. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 49 : 423-475.
- GONYOU H.W. 1993. The social environment and swine growth. *Growth of the Pig*. HOLLIS G.R. CAB International, Oxon. pp 107-118.
- GOTTHARD K. et NYLIN S. 1995. Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation : a selective review of plasticity in animal morphology and life history. *Oikos*. 74 : 3-17.
- GRANVAL P. et ALIAGA R. 1988. Analyse critique des connaissances sur les prédateurs de lombriciens. *Gibier Faune Sauvage*. 5 : 71-94.
- GRANVAL P. et MUYS B. 1992. Management of forest soils and earthworms to improve woodcock (*Scolopax* sp.) habitats : a literature survey. *Gibier Faune Sauvage*. 9 : 243-255.

GRANVAL P., ALIAGA R. et SOTO P. 1993. Effet des pratiques agricoles sur les lombriciens (Lumbricidae), les bécassines des marais (*Gallinago gallinago*) et la valeur pastorale du milieu dans les marais de la dives (Calvados). *Gibier Faune Sauvage*. 10 : 59-73.

GRANVAL P. 1994. Gestion des habitats nocturnes utilisés par la bécasse des bois. Fourth European Woodcock and Snipe Workshop. pp 46-54.

GRANVAL P. et MUYS B. 1995. Predation on earthworms by terrestrial vertebrates. XXII Congress "The game and the Man", Sofia. pp 480-491.

GREENWOOD P.J. 1980. Mating Systems, Philopatry and Dispersal in Birds and Mammals. *Animal Behaviour*. 28 : 1140-1162.

GREY-WILSON C. et BLAMEY M. 1990. Guide complet des Fleurs de Montagne. Suisse.

GROOT BRUINDERINK G.W.T.A., HAZEBROEK E. et VAN DER VOET H. 1994. Diet and condition of wild boar, *Sus scrofa scrofa*, without supplementary feeding. *Journal of Zoology*. 233 : 631-648.

GROOT BRUINDERINK G.W.T.A. et HAZEBROEK E. 1995. Modelling carrying capacity for wild boar *Sus scrofa scrofa* in a forest/heathland ecosystem. *Wildlife Biology*. 1 : 81-87.

GROOT BRUINDERINK G.W.T.A. et HAZEBROEK E. 1996. Wild boar (*Sus scrofa scrofa* L) rooting and forest regeneration on podzolic soils in the Netherlands. *Forest Ecology and Management*. 88 : 71-80.

GROVES C.P. 1991. Suid and dicotylid systematics today. *Biology of suidae - biologie des suidés*. BARRETT RH et SPITZ F. IRGM, Imprimerie Escartons Briançon France. pp 20-29.

H

HAGEN D.R. et KEPHART K.B. 1980. Reproduction in domestic and feral swine. I- Comparison of ovulatory rate and litter size. *Biology of Reproduction*. 22 : 550-552.

HAINARD R. 1949. Les Mammifères sauvages d'Europe II. Pinnipèdes - Rongeurs - Ongulés - Cétacés. Les beautés de la nature - Delachaux et Niestlè S.A. Neuchatel - Suisse.

HARESTAD A.S. et BUNNEL F.L. 1979. Home range and body weight - A reevaluation. *Ecology*. 60 : 389-402.

HARRIS S., CRESSWELL W.J., FORDE P.G., TREWHELLA W.J., WOOLARD T. et WRAY S. 1990. Home-range analysis using radio-tracking data - A review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review*. 20 : 97-123.

HAYASHI Y., NISHIDA T., MOCHIZUKI K. et SETA S. 1977. Sex and age determination of the japanese wild boar (*Sus scrofa leucomystax*) by the lower teeth. *Japanese Journal of veterinary Science*. 39 : 165-174.

HAYSEN V., VAN TIENHOVEN A. et VAN TIENHOVEN A. 1993. Asdell's patterns of mammalian reproduction. Cornell University Press, Ithaca.

- HEDD A., GALES R. et RENOUF D. 1995. Use of temperature telemetry to monitor ingestion by a harbour seal mother and her pup throughout lactation. *Polar Biology*. 15 : 155-160.
- HEDD A., GALES R. et RENOUF D. 1996. Can stomach temperature telemetry be used to quantify prey consumption by seals? A re-examination. *Polar Biology*. 16 : 261-270.
- HENRY V.G. 1968. Length of oestrous cycle and gestation in european wild hogs. *Journal of wildlife management*. 32 : 406-408.
- HENRY V.G. 1969. Estimating wole weights from dressed weights for european wild hogs. *Journal of wildlife management*. 33 : 222-225.
- HENRY F.V.G. et CONLEY R.H. 1972. Fall foods of european wild hogs in the southern appalachians. *Journal of Wildlife Management*. 36 : 854-860.
- HENRY Y. 1987. Self-selection by growing pigs of diets differing in lysine content. *Journal of Animal Science*. 65 : 1257-1265.
- HENRY Y., COLLEAUX Y. et SEVE B. 1992. Effects of dietary level of lysine and of level and source of protein on feed intake, growth performance, and plasma amino acid pattern in the finishing pig. *Journal of Animal Science*. 70 : 188-195.
- HEPTNER V.G., NASIMOVICH A.A. et BANNIKOV A.G. 1989. Mammals of the Soviet Union.
- HIRSCHBERGER P. et BAUER T. 1994a. Influence of earthworms on the disappearance of sheep dung. *Pedobiologia*. 38 : 475-480.
- HIRSCHBERGER P. et BAUER T. 1994b. The coprophagous insect fauna in sheep dung and its influence on dung disappearance. *Pedobiologia*. 38 : 375-384.
- HODDER K.H., KENWARD R.E., WALLS S.S. et CLARKE R.T. 1998. Estimating core ranges : a comparison of techniques using the common buzzard (*Buteo buteo*). *Journal of Raptor Research*. 32 : 82-89.
- HOLDEN P. 1989. Nutrition of weaned pigs. *swine nutrition*. 10 : 40-42.
- HONE J. 1990a. Note on seasonal changes in population density of feral pigs in three tropical habitats. *Australian Wildlife Research*. 17 : 131-134.
- HONE J. 1990b. Predator-prey theory and feral pig control, with emphasis on evaluation of shooting from a helicopter. *Australian Wildlife Research*. 17 : 123-130.
- HOWE T.D. et BRATTON S.P. 1976. Winter rooting activity of the european wild boar in the Great Smoky Mountains National Park. *Castanea*. 41 : 256-264.
- HOWE T.D., SINGER F.J. et ACKERMAN B.B. 1981. Forage relationships of european wild boar invading northern hardwood forest. *Journal of wildlife management*. 45 : 748-754.
- HOWERY L.D., PFISTER J.A. et DEMARAIS S. 1989. Seasonal reproductive activity of 4 exotic ungulates in Texas. *Journal of Wildlife Management*. 53 : 613-617.

HURVICH C.M. et TSAI C.-L. 1989. Regression and times series model selection in small samples. *Biometrika*. 76 : 297-307.

I - J

I.F.N. 1985-1986. Département de la Savoie - Résultats du deuxième inventaire forestier. *Tome. I*.

IFF U. 1978. Détermination de l'âge chez le sanglier. *Diana*. 10 : 377-381.

ILLIUS A.W. et GORDON I.J. 1987. The allometry of food intake in grazing ruminants. *Journal of Animal Ecology*. 56 : 989-999.

JACOBS J. 1974. Quantitative measurements of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia*. 14 : 413-417.

JANEAU G. et SPITZ F. 1984a. Budget espace-temps des sangliers (*Sus scrofa* L.) en forêt de Grésigne. Symposium international sur le sanglier, les colloques de l'INRA N°22. pp 123-134.

JANEAU G. et SPITZ F. 1984b. L'espace chez le sanglier (*Sus scrofa scrofa* L.) occupation et mode d'utilisation. *Gibier Faune Sauvage*. 1 : 73-89.

JANEAU G., SPITZ F., LECRIVAIN E., DARDAILLON M. et KOWALSKI C. 1987. Système automatique d'acquisition en temps réel et à distance de paramètres biologiques sur animaux en liberté. *Acta Oecologica Oecol. Applic.* 8 : 333-341.

JANEAU G. et HACHET T.H. 1988. Utilisation de la biotélémetrie pour l'étude de l'activité des animaux sauvages. Acte du colloque international : "suivi des vertébrés terrestres par radiotélémetrie", . 133-145.

JANEAU G., DARDAILLON M. et SPITZ F. 1988. Influence de la mortalité précoce des femelles sur l'organisation sociale du sanglier (*Sus scrofa*). *Cahiers d'Ethologie Appliquée*. 8 : 429-436.

JANEAU G. et SPITZ F. 1990. Dispersal in relation to density in wild boar. Trans. 19th IUGB Congress, Trondheim. pp 59-62.

JANEAU G., GLEIZE J.C. et DUNCAN P. 1993. Immobilisation du Sanglier (*Sus scrofa* L.) par voie chimique. Actes du Symposium : Techniques de capture et de marquage des ongulés sauvages, Mèze - Hérault. pp 33-36.

JANEAU G. 1994. Variabilité comportementale de l'occupation de l'espace et de l'utilisation du temps chez le sanglier (*Sus scrofa* L.) : mise en œuvre de la radiolocalisation et de la biotélémetrie. Thèse d'habilitation - Toulouse.

JANEAU G., COUSSE S., CARGNELUTTI B. et SPITZ F. 1995a. Le rôle des déplacements journaliers dans l'organisation socio-spatiale des populations de sangliers (*Sus scrofa* L.). *Revue d'Ecologie - La Terre et la Vie*. 50 : 35-48.

- JANEAU G., CARGNELUTTI B., COUSSE S., HEWISON M. et SPITZ F. 1995b. Daily movement pattern variations in wild boar (*Sus scrofa* L.). *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 98-101.
- JEZIERSKI W. et MYRCHA A. 1975. Food requirements of a wild boar population. *Polish Ecological Studies*. 1 : 61-83.
- JEZIERSKI W. 1977. Longevity and mortality rate in a population of wild boar. *Acta Theriologica*. 22 : 337-348.
- JEZIERSKI W. et DUBAS J.W. 1984. Préférences alimentaires du sanglier en relation avec les plantes cultivées : variations phénologiques et spécifiques. Symposium international sur le sanglier, les colloques de l'INRA N°22. pp 213.
- JOHNSON M.L. et GAINES M.S. 1990. Evolution of dispersal : theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 21 : 449-480.
- JULLIEN JM., VASSANT J., DELORME D. et BRANDT S. 1987. Une technique de capture de groupe de sangliers particulièrement efficace : le filet tombant. *Gibier Faune Sauvage*. 4 : 203-208.
- JULLIEN JM., VASSANT J., DELORME D. et BRANDT S. 1988. Techniques de capture de sangliers. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*. 122 : 28-35.
- JULLIEN JM., VIVIEN Y., BRANDT S. et VASSANT J. 1990a. Activité alimentaire et domaines vitaux de cinq sangliers mâles suivis par radiopistage dans le massif de Châteauvillain/Arc-en-Barrois. 1ère partie. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*. 149 : 35-40.
- JULLIEN JM., VIVIEN Y., BRANDT S. et VASSANT J. 1990b. Activité alimentaire et domaines vitaux de cinq sangliers mâles suivis par radiopistage dans le massif de Châteauvillain/Arc-en-Barrois. 2ème et dernière partie : les domaines vitaux. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*. 150 : 27-32.
- JULLIEN JM., VASSANT J. et BRANDT S. 1990c. Mise au point d'un collier émetteur extensible pour sanglier (*Sus scrofa scrofa*) après étude du développement de l'encolure chez l'espèce. *Gibier Faune Sauvage*. 7 : 377-387.
- JULLIEN JM., BRANDT S., VASSANT J. et CHANTECAILLE S. 1991. Des sangliers chassés en battue en forêt domaniale de Châteauvillain/Arc-en-Barrois : leurs " stratégies " pour échapper aux chasseurs et aux chiens. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*. 162 : 29-36.
- JULLIEN J.M., BRANDT S. et VASSANT 1993. Sélectivité de cinq modes de piégeage pour le sanglier. Actes du Symposium : Techniques de capture et de marquage des ongulés sauvages, Mèze - Hérault. pp 95-101.

K

- KADUBI P., FETTER S., LIBOIS R.M., SCHUMACKER R. et RUWET J.C.L. 1987. Etude du régime alimentaire du sanglier (*Sus scrofa* L.) dans les Ardennes belges. *Cahiers d'Ethologie Appliquée*. 7 : 223-246.
- KANZAKI N. 1990. Sexual dimorphism of Japanese wild boars in Chugoku mountains. *Journal of Mammalogy Soc. Japan*. 14 : 97-103.
- KANZAKI N. 1991. Timing of puberty of Japanese wild boar in western Honshu. XXth Congress of the International Union of Game Biologists, Gödöllő. pp 576-581.
- KANZAKI N. et OHTSUKA E. 1991. Winter diet and reproduction of Japanese wild boars. *Wildlife Conservation. Present Trends and Perspectives for the 21st Century. Wildlife Conservation INTERCOL 90*. pp 217-219.
- KANZAKI N. et PERZANOWSKI K. 1997. The potential role of wolf predation in regulating wild boar population in Bieszczady, Poland. *Wildlife Conservation Japan*. 2 : 205-212.
- KATAHIRA L.K., FINNEGAN P. et STONE C.P. 1993. Eradicating feral pigs in montane mesic habitat at Hawaii Volcanoes National Park. *Wildlife Society Bulletin*. 21 : 269-274.
- KENWARD R. 1987. *Wildlife radio tracking. Equipment, field techniques and data analysis*. Academic Press.
- KENWARD R.E. et HODDER K.H. 1996. RANGES V - An analysis system for biological location data.
- KIE J.G., BALDWIN J.A. et EVANS C.J. 1996. CALHOME: A program for estimating animal home ranges. *Wildlife Society Bulletin*. 24 : 342-344.
- KLAA K. 1992. The diet of wild boar (*Sus scrofa* L.) in the National Park of Chrea (Algeria). *Proceeding of the International Symposium " Ongulés / Ungulates 91 "*, Toulouse. pp 403-407.
- KLEIN F. 1984. Contribution à l'étude de la croissance du sanglier (*Sus scrofa*) par capture et recapture. *Symposium international sur le sanglier, les colloques de l'INRA N°22*. pp 57-67.
- KLEIN F., BRETON D., BRANDT S. et GAILLARD J.M. 1990. Appréciation de l'âge du sanglier (*Sus scrofa*) à partir de la masse du cristallin et de la masse de l'animal. *Gibier Faune Sauvage*. 7 : 39-51.
- KLEIN F., MAGAR A., JULLIEN J.M., COURTHIAL J.J., DELORME D. et HAMANN J.L. 1993. L'utilisation de l'anesthésie pour manipuler le cerf, le sanglier et le chevreuil préalablement capturés par moyens mécaniques. *Actes du Symposium : Techniques de capture et de marquage des ongulés sauvages, Mèze - Hérault*. pp 27-32.
- KOTANEN P.M. 1994. Effects of feral pigs on grasslands. *Fremontia*. 22 : 14-17.
- KOTANEN P. 1995. Responses of vegetation to changing regime of disturbance : effects of feral pigs in a Californian coastal prairie. *Ecography*. 18 : 190-199.

KOUBEK P. et HRABE V. 1996. Home range dynamics in the red deer (*Cervus elaphus*) in a mountain forest in central Europe. *Folia Zoologica*. 45 : 219-222.

KREBS J.R. 1979. Foraging strategies and their social significance. *Handbook of behavioral neurobiology*. MARLER P et VANDENBERGH J. G. Plenum Press, New York - London. pp 225-270.

KREBS J.R. 1978. Optimal foraging : decision rules for predators. *Behavioural Ecology and Evolutionary Approach*. J.R. KREBS and N.B. DAVIES. Blackwell Scientific Publication. pp 23-63.

KREBS J.R. et KACELNIK A. 1991. Decision-making. *Behavioural Ecology an evolutionary approach*. KREBS J.R. DAVIES N.B. Blackwell Scientific Publication. pp .

KRUUK H. et PARISH T. 1981. Feeding specialization of the european badger *Meles meles* in scotland. *Journal of Animal Ecology*. 50 : 773-788.

L

LACKI M.J. et LANCIA R.A. 1986. Effects of wild pigs on beech growth in Great Smoky Mountains National Park. *Journal of wildlife management*. 50 : 655-659.

LANDA A., STRAND O., LINNELL J.D.C. et SKOGLAND T. 1998. Home-range sizes and altitude selection for arctic foxes and wolverines in an alpine environment. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne de Zoologie*. 76 : 448-457.

LANGVATN R. 1977. Criteria of physical condition, growth and development in Cervidae, - suitable for routine studies. *Nordic Council for Wildlife Research*. 3-27.

LAUNDRE J.W., REYNOLDS T.D., KNICK S.T. et BALL I.J. 1987. Accuracy of daily point relocation in assessing real movement of radio-marked animals. *Journal of wildlife management*. 51(4) : 937-940.

LEGENDRE L. et LEGENDRE P. 1979a. Ecologie numérique. Tome 1. Le traitement multiple des données écologiques. Masson et Les Presses de l'Université du Quebec, Paris.

LEGENDRE L. et LEGENDRE P. 1979b. Ecologie numérique. Tome 2. La structure des données écologiques. Masson et Les Presses de l'Université du Quebec, Paris.

LESCOURRET F. et GENARD M. 1985. Recherche d'indices d'alimentation et connaissance des milieux exploités par le sanglier (*Sus scrofa scrofa* L.) en été dans l'Hérault. *Gibier Faune Sauvage*. 1 : 63-73.

LOCKOW K.W. et STUBBE C. 1992. Neue methoden der altersbestimmung am erlegten schwarzwild. *Zeitschrift Fur Jagdwissenschaft*. 38 : 73-80.

LOISON A. 1995. Approches intra- et inter-spécifiques de la dynamique des populations : l'exemple du chamois. Thèse - Lyon I.

LOUNGOUEDI C. 1989. Effets comparés du son de blé et des pulpes de betterave sur le transit intestinal, l'excrétion fécale et la digestibilité chez le porc. Thèse - ENV Nantes.

LOVALLO M.J. et ANDERSON E.M. 1996a. Bobcat (*Lynx rufus*) home range size and habitat use in northwest wisconsin. *American Midland Naturalist*. 135 : 241-252.

LOVALLO M.J. et ANDERSON E.M. 1996b. Bobcat movements and home ranges relative to roads in Wisconsin. *Wildlife Society Bulletin*. 24 : 71-76.

LOVARI S. et SANJOSE C. 1997. Wood dispersion affects home range size of female roe deer. *Behavioural Processes*. 40 : 239-241.

LUCHERINI M. et LOVARI S. 1996. Habitat richness affects home range size in the red fox *Vulpes vulpes*. *Behavioural Processes*. 36 : 103-105.

M

MACARTHUR R.H. et PIANKA E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*. 100 : 603-609.

MACCHI E., GALLO ORSI U., PERRONE A. et DURIO P. 1992. Wild boar (*Sus scrofa*) damages in Cuneo province (Piedmont, Italy NW). Proceeding of the International Symposium " Ongulés / Ungulates 91 ", Toulouse. pp 431-433.

MACCHI E., SICURO B., PERRONE A., GALLO ORSI U. et DURIO P. 1995. The wild boar's impact on agriculture : in Piedmont (Italy) : a study on administrative reports. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 237-240.

MACDONALD 1980. The red fox, *Vulpes vulpes*, as a predator upon earthworms, *Lumbricus terrestris*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 52 : 171-200.

MACDONALD A.A. et FRADRICH H. 1991. Pigs and peccaries : what are they? *Biology of suidae - biologie des suidés*. BARRETT RH et SPITZ F. IRGM, Imprimerie Escartons Briançon France. pp 7-19.

MACE G.M., HARVEY P.H. et CLUTTON-BROCK T.H. 1984. Vertebrate home-range size and energetic requirements. *The Ecology of Animal Movement*. SWINGLAND I.R. GREENWOOD P.J. Clarendon Press, Oxford. pp 32-53.

MAILLARD D. et FOURNIER P. 1995. Effects of shooting with hounds on size of resting range of wild boar (*Sus scrofa*) groups in mediterranean habitat. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 102-107.

MAILLARD D. 1996. Occupation et utilisation de la garrigue et du vignoble méditerranéens par le sanglier (*Sus scrofa* L.). Thèse - Aix-Marseille III.

MARBOUTIN E. et AEBISCHER N.J. 1996. Does harvesting arable crops influence the behaviour of the european hare *Lepus europaeus*? *Wildlife Biology*. 2 : 83-91.

- MARKOV N.I. 1997. Population dynamics of wild boar, *Sus scrofa*, in Sverdlovsk oblast and its relation to climatic factors. *Russian Journal of Ecology*. 28 : 269-274.
- MARTIN R.D., WILLNER L.A. et DETTLING A. 1994. The evolution of sexual size dimorphism in primates. *The differences between the sexes*. SHORT RV and BALABAN E. Cambridge University Press, Cambridge. pp 159-200.
- MASSEI G. et TONINI L. 1992. The management of wild boar in the Maremma Natural Park. Proceeding of the International Symposium " Ongulés / Ungulates 91 ", Toulouse. pp 443-445.
- MASSEI G. et GENOV P. 1995. Preliminary analysis of food availability and habitat use by the wild boar in a mediterranean area. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 168-170.
- MASSEI G., GENOV P.V. et STAINES B.W. 1996. Diet, food availability and reproduction of wild boar in a Mediterranean coastal area. *Acta Theriologica*. 41 : 307-320.
- MASSEI G., GENOV P.V., STAINES B.W. et GORMAN M.L. 1997a. Factors influencing home range and activity of wild boar (*Sus scrofa*) in a mediterranean coastal area. *Journal of Zoology, London*. 242 : 411-423.
- MASSEI G., GENOV P.V., STAINES B.W. et GORMAN M.L. 1997b. Mortality of wild boar, *Sus scrofa*, in a mediterranean area in relation to sex and age. *Journal of Zoology*. 242 : 394-400.
- MASSEI G., BACON P. et GENOV P.V. 1998. Fallow deer and wild boar pellet group disappearance in a mediterranean area. *Journal of Wildlife Management*. 62 : 1086-1094.
- MASSEMIN S. 1992. L'alimentation de la marmotte alpine (*Marmota marmota*) : échantillonnage botanique, étude coprologique et approche du comportement de vigilance. DEA - Lyon I et Aix-Marseille II.
- MATSCHKE G.H. 1964. The influence of oak mast on european wild hog reproduction. *Proc. Ann. Conf. of Southeastern Assoc. Game and Fish Commission*. 18 : 35-39.
- MATSCHKE G.H. 1967. Aging european wild hogs by dentition. *Journal of Wildlife Management*. 31 : 109-113.
- MATTIOLI S. et PEDONE P. 1995a. Body growth in a confined wild boar population. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 64-65.
- MATTIOLI S. et PEDONE P. 1995b. Dressed versus indressed weight relationship in wild boars (*Sus scrofa*) from Italy. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 72-73.
- MAUGET R. 1972. Observations sur la reproduction du sanglier (*Sus scrofa* L.) a l'état sauvage. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys*. 12 : 195-202.
- MAUGET R. 1980. Régulation écologiques, comportementales et physiologiques (fonction de reproduction) de l'adaptation du sanglier, *Sus scrofa* L., au milieu. Thèse - Tours.

- MAUGET R., BOISSIN-AGASSE L. et BOISSIN J. 1981. Ecorégulation du cycle annuel de la fonction de reproduction chez les mammifères sauvages. *Bulletin de la Société Zoologique de France*. 106 : 431-443.
- MAUGET R. 1981. Du sanglier au porc domestique : modifications comportementales et physiologiques liées à la domestication. *Bulletin de la Société d'Ecophysiologie*. 6 : 37-53.
- MAUGET R. 1984. Rythme d'activité et budget-temps chez le sanglier européen (*Sus scrofa* L.). Symposium international sur le sanglier, les colloques de l'INRA N°22. pp 79-92.
- MAUGET R., CAMPAN R., SPITZ F., DARDAILLON M., JANEAU G. et PEPIN D. 1984. Synthèse des connaissances actuelles sur la biologie du sanglier, perspectives de recherche. Symposium international sur le sanglier, les colloques de l'INRA N°22. pp 15-50.
- MAUGET R. et PEPIN D. 1985. La puberté chez le sanglier : étude préliminaire du rôle de l'alimentation. XVIIth Congress of The International Union of Game Biologists, Brussels. pp 191-197.
- MC ILROY J.C. et SAILLARD R.J. 1989. The effect of hunting with dogs on the numbers and movements of feral pigs, *Sus scrofa*, and subsequent success of poisoning exercises in Namadgi National Park, A.C.T. *Australian Wildlife Research*. 16 : 353-363.
- MC ILROY J.C., BRAYSHER M. et SAUNDERS G.R. 1989. Effectiveness of a warfarin-poisoning campaign against feral pigs, *Sus scrofa*, in Namadgi National Park, A.C.T. *Australian Wildlife Research*. 16 : 195-202.
- MC ILROY J.C. et GIFFORD E.J. 1997. The 'Judas' pig technique : a method that could enhance control programmes against feral pigs, *Sus scrofa*. *Wildlife Research*. 24 : 483-491.
- MCNAB B.K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *The American Naturalist*. 67 : 133-139.
- MENU F. et DEBOUZIE D. 1993. Coin-flipping plasticity and prolonged diapause in insects : example of the chestnut weevil *Curculio elephas* (Coleoptera : Curculionidae). *Oecologia*. 93 : 367-373.
- MERIGGI A. et SACCHI O. 1992. Factors affecting damage by wild boars to cereal fields in northern Italy. Proceeding of the International Symposium " Ongulés / Ungulates 91 ", Toulouse. pp 439-441.
- MEYERS J.M. 1996. Evaluation of 3 radio transmitters and collar designs for Amazona. *Wildlife Society Bulletin*. 24 : 15-20.
- MEYNHARDT H. 1991. Ma vie chez les sangliers. Hatier, Les éditions du Chasseur Français.
- MILKOWSKI L. et WOJCIK J.M. 1984. Structure of wild boar harvest in the bialowieza primate forest. *Acta Theriologica*. 29 : 337-347.
- MIQUELLE D.G., PEEK J.M. et VAN BALLEMBERGHE V. 1992. Sexual segregation in Alaskan moose. *Wildlife Monographs*. 122 : 1-57.

MOEN R., PASTOR J. et COHEN Y. 1997. Accuracy of GPS telemetry collar locations with differential correction. *Journal of wildlife management*. 61 : 530-539.

MOEN R., PASTOR J., COHEN Y. et SCHWARTZ C.C. 1996. Effects of moose movement and habitat use on GPS collar performance. *Journal of Wildlife Management*. 60 : 659-668.

MONFORT A. 1974. Quelques aspects de la biologie des phacochères (*Phacochoerus aethiopicus*) au Parc National de l'Akagera, Rwanda. *Mammalia*. 38 : 177-200.

MORETTI M. 1995a. Biometric data and growth rates of a mountain population of wild boar (*Sus scrofa* L.), Ticino, Switzerland. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 56-59.

MORETTI M. 1995b. Birth distribution, structure and dynamics of a hunted mountain population of wild boars (*Sus scrofa* L.), Ticino, Switzerland. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 192-196.

MORINI P., BOITANI L., MATTEI L. et ZAGARESE B. 1995. Space use by pen-raised wild boars (*Sus scrofa*) released in Tuscany (Central Italy) - II : Home range. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 112-117.

MORRIS P. 1972. A review of mammalian age determination methods. *Mammal Review*. 2 : 69-104.

MOURON D. 1997. Le réseau de correspondants "cervidés-sanglier". *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*. : 10-13.

MOURON D. et BOISAUBERT B. 1997. Le sanglier en France. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*. 218 : 26-29.

N - O

NEET C.R. 1995. Population dynamics and management of *Sus scrofa* in western Switzerland: a statistical modelling approach. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 188-191.

NELSON M.E. et MECH L.D. 1984. Home-range formation and dispersal of deer in northeastern Minnesota. *Journal of Mammalogy*. 65 : 567-575.

NOBLET J., HENRY Y. et DUBOIS S. 1987a. Effect of protein and lysine levels in the diet on body gain composition and energy utilization in growing pigs. *Journal of Animal Science*. 65 : 717-726.

NOBLET J., HENRY Y. et DUBOIS S. 1987b. Influence des teneurs respectives en protéines et en lysine du régime sur les performances et l'utilisation de l'énergie par le porc en croissance. *Journées de la Recherche Porcine en France*. : 259-264.

NOBLET J., DUPIRE C. et FORTUNE H. 1990. Valeur nutritionnelle de treize matières premières pour le porc en croissance. 2. Teneurs en protéines et en acides aminés digestibles. *Journées de la Recherche Porcine en France*. 22 : 229-236.

NORES C., GONZALEZ F. et GARCIA P. 1995. Wild boar distribution trends in the last two centuries : an example in northern Spain. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 137-140.

NOWAK R.M. 1991. Mammals of the world. Fifth Edition Volume II. Johns Hopkins University Press, London.

OLIVER W.L.R. 1995. Taxonomy and conservation status of the Suiformes - an overview. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 3-5.

ONIDA P., GARAU F. et COSSU S. 1995. Damages caused to crops by wild boars (*S. scrofa meridionalis*) in Sardinia (Italy). *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 230-235.

ORLANDINI V. 1991. Étude de quelques grands paramètres intervenant dans la gestion de l'espace par les ongulés de montagne. DAA. ENSA - Montpellier.

P - Q

PACKER C., LEWIS S. et PUSEY A. 1992. A comparative analysis of non-offspring nursing. *Animal Behaviour*. 43 : 265-281.

PAVLOV P.M. et EDWARDS E.C. 1995. Feral pig ecology in Cape Tribulation National Park, North Queensland, Australia. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 148-151.

PEDONE P., MATTIOLI S. et MATTIOLI L. 1995. Body size and growth patterns in wild boars of Tuscany, Central Italy. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 66-68.

PELABON C. 1994. La sélection sexuelle chez le daim : une étude de l'investissement maternel et des stratégies de reproduction. Thèse - Lyon I.

PEPIN D., SPITZ F., JANEAU G. et VALET G. 1987. Dynamics of reproduction and development of weight in the wild boar (*Sus scrofa*) in south-west France. *Zeitschrift für Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology*. 52 : 21-30.

PEPIN D. et MAUGET R. 1989. The effect of planes of nutrition on growth and attainment of puberty in female wild boars raised in captivity. *Animal Reproduction Science*. 20 : 71-77.

PEPIN D. 1991. Alimentation croissance et reproduction chez la laie : études en conditions naturelles et en captivité. *INRA Productions Animales*. 4 : 183-189.

PERACINO V. et BASSANO B. 1995. The wild boar (*Sus scrofa*) in the Gran Paradiso National Park (Italy): presence and distribution. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. : 145-146.

PINE D.S. et GERDES G.L. 1973. Wilds pigs in Monterey County, California. *California Fish and Game*. 59 : 126-137.

PULLIAM H.R. 1974. On the theory of optimal diets. *The American Naturalist*. 108 : 59-74.

PULLIAM H.R. 1975. Diet optimization with nutrient constraints. *The American Naturalist*. 109 : 765-768.

PYKE G.H., PULLIAM H.R. et CHARNOV E.L. 1977. Optimal foraging : a selective review of theory and test. *Quarterly Review of Biology*. 52 : 137-154.

PYKE G.H. 1984a. Optimal foraging theory : a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 15 : 523-575.

PYKE G.H. 1984b. Animal movements : an optimal foraging approach. *The Ecology of Animal Movement*. SWINGLAND I.R. GREENWOOD P.J. Clarendon Press, Oxford. pp 7-31.

QUERE J.P. et PASCAL M. 1984. Données préliminaires sur l'utilisation de la squelette-chronologie dans la détermination de l'âge individuel chez le sanglier (*Sus scrofa scrofa*). Symposium international sur le sanglier, les colloques de l'INRA N°22. pp 105-111.

R

RALLS K., KRANZ K. et LUNDRIGAN B. 1986. Mother-young relationships in captive ungulates : variability and clustering. *Animal Behaviour*. 34 : 134-145.

RALLS K., LUNDRIGAN B. et KRANZ K. 1987. Mother-young relationships in captive ungulates : behavioral change over times. *Ethology*. 75 : 1-14.

RANDI E. 1995. Conservation genetics of the genus *Sus*. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 6-12.

RANDI E., LUCCHINI V. et DIONG C.H. 1996. Evolutionary genetics of the suiformes as reconstructed using mtDNA sequencing. *Journal of Mammalian Evolution*. 3 : 163-194.

RASSAT S. 1996. Utilisation de l'espace par le sanglier dans les écosystèmes subalpins et alpins : au printemps et début de l'été dans le val susa piemont (Italie). DESS - Paoli de Corte.

REMPEL R.S. et RODGERS A.R. 1997. Effects of differential correction on accuracy of a GPS animal location system. *Journal of Wildlife Management*. 61 : 525-530.

REYNOLDS J.C. et AEBISCHER N.J. 1991. Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis : a critique, with recommendations, based on a study of the fox *Vulpes vulpes*. *Mammal Review*. 21 : 97-122.

RICHARD L. et PAUTOU G. 1982. Carte de la végétation de la France au 200 000e. Alpes du Nord et Jura Méridional. Notice détaillée des feuilles 48 Annecy - 54 Grenoble. CNRS, Paris.

RIECKEN U. et RATHS U. 1996. Use of radio telemetry for studying dispersal and habitat use of *Carabus coriaceus* L. *Annales Zoologici Fennici*. 33 : 109-116.

ROBERT J.-Y. 1991. Les techniques d'études des structures des peuplements d'invertébrés terrestres épigés. DEA - Lyon I.

ROBINETTE W.L. 1966. Mule deer home range and dispersal in Utah. *Journal of wildlife management*. 30 : 335-349.

RODGERS A.R., REMPEL R.S. et ABRAHAM K.F. 1996. A GPS-based telemetry system. *Wildlife Society Bulletin*. 24 : 559-566.

ROFF A. 1992. The evolution of life histories. Theory and analysis. Chapman et Hall, New York.

ROGERS L.L. 1987. Seasonal changes in defecation rates of free-ranging white-tailed deer. *Journal of wildlife management*. 51 : 330-333.

RONGSTAD O.J. et TESTER J.R. 1969. Movements and habitat use of white-tailed deer in Minnesota. *Journal of wildlife management*. 33(2) : 366-379.

RUSSO L., GENOV P. et MASSEI G. 1995. Preliminary data of activity patterns of wild boar (*Sus scrofa*) in the Maremma Natural Park (Italy). *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 126-127.

RUSSO L., MASSEI G. et GENOV P.V. 1997. Daily home range and activity of wild boar in a Mediterranean area free from hunting. *Ethology Ecology & Evolution*. 9 : 287-294.

RUTBERG A.T. 1987. Adaptative hypotheses of birth synchrony in ruminants : an interspecific test. *The American Naturalist*. 130 : 692-710.

RUTTER S.M., BERESFORD N.A. et ROBERTS G. 1997. Use of GPS to identify the grazing areas of hill sheep. *Computers and Electronics in Agriculture*. 17 : 177-188.

S

SAEZ-ROYUELA C. et TELLERIA J.L. 1986. The increased population of the wild boar (*Sus scrofa* L.) in Europe. *Mammal Review*. 16 : 97-101.

SAEZ-ROYUELA C. et TELLERIA J.L. 1987. Reproductive trends of the wild boar (*Sus scrofa*) in Spain. *Folia Zoologica*. 36 : 21-25.

SANS P., DARRE R. et GRIESS D. 1994. Performances zootechniques et caractéristiques des carcasses de porcs gascons élevées en système plein air. *Revue de Médecine Vétérinaire*. 145 : 867-871.

SANTIAPILLAI C. et CHAMBERS M.R. 1980. Aspects of the population dynamics of the wild pig (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758) in the Ruhuna National Park, Sri Lanka. *Spixiana*. 3 : 239-250.

SAUNDERS G. 1993. The demography of feral pigs (*Sus scrofa*) in Kosciusko National Park, New South Wales. *Wildlife Research*. 20 : 559-569.

SAUNDERS G. et GILES J. 1995. Ecological comparison of two wild pig populations in semi-arid and sub-alpine Australia. *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 152-155.

SAUNDERS G. et KAY B. 1996. Movements and home ranges of feral pigs (*Sus scrofa*) in Kosciusko National Park, New South Wales. *Wildlife Research*. 23 : 711-719.

SAVOUREY M. 1990. Inventaire et répartition des Rhopalocères du département de la Savoie. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*. 59 : 33-48.

- SCHAUSS M.E., COLETTI H.J. et KULITEK M.J. 1990. Population characteristics of wild pigs, *Sus scrofa*, in eastern Santa Clara County, California. *California Fish and Game*. 76 : 68-77.
- SCHEIRER C.J., RAY W.S. et HARE N. 1976. The analysis of ranked data derived from completely randomized factorial designs. *Biometrics*. 32 : 429-434.
- SCHMIDT K. 1993. Winter ecology of nonmigratory alpine red deer. *Oecologia*. 95 : 226-233.
- SCHNEBEL E.M. et GRISWOLD J.G. 1983. Agonistic interactions during competition for different resources in captive european wild pigs (*Sus scrofa*). *Applied Animal Ethology*. 10 : 291-300.
- SCHOENER T.W. 1969. Models of optimal size for solitary predators. *The American Naturalist*. 103 : 277-313.
- SCHOENER T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2 : 369-404.
- SCHWEINSBURG. R.E. 1971. Home range, movements, and herd integrity of the collared peccary. *Journal of Wildlife Management*. 35 (3) : 455-460.
- SCOTT C.D. et PELTON M.R. 1975. Seasonal food habits of the european wild hog in the Great Smoky Mountains National Park. 29th Annual Conference of the Southeastern Association of Game and Fish Commissioners. pp 585-593.
- SEARLE S.R. 1971. Linear models. New York.
- SEBER G.A.F. 1973. The estimation of animal abundance and related parameters. Griffin, London.
- SEBER G.A.F. 1986. A review of estimating animal abundance. *Biometrics*. 42 : 267-292.
- SHAFFER M. 1979. Behavior of the european wild boar in the Great Smoky Mountains National Parks. *Proc First Conf Sci Res Nat Parks U.S.* 5-1 : 357-363.
- SHIVIK J.A., JAEGER M.M. et BARRETT R.H. 1996. Coyote movements in relation to the spatial distribution of sheep. *Journal of Wildlife Management*. 60 : 422-430.
- SINCLAIR A.R.E. 1984. The function of distance movements in vertebrates. *The Ecology of Animal Movement*. SWINGLAND I.R. GREENWOOD P.J. Clarendon Press, Oxford. pp 240-258.
- SINGER F.J., OTTO D.K., TIPTON A.R. et HABLE C.P. 1981. Home ranges, movements, and habitat use of european wild boar in Tennessee. *Journal of wildlife management*. 45 : 343-353.
- SINGER F.J., SWANK W.T. et CLEBSCH E.E.C. 1984. Effects of wild pig rooting in a deciduous forest. *Journal of wildlife management*. 48 : 464-473.
- SJARMIDI A. et GERARD J.F. 1988. Autour de la systématique et la distribution des suidés. *Monitore Zoologico Italiano*. 22 : 415-448.
- SJARMIDI A. 1992. Etude de l'utilisation automnale des ressources alimentaires par le sanglier (*Sus scrofa*) dans le sud du Massif Central. Thèse - Toulouse.

- SJARMIDI A., SPITZ F. et VALET G. 1992. Food resource used by wild boar in southern France. Proceeding of the International Symposium " Ongulés / Ungulates 91 ", Toulouse. pp 171-173.
- SMITH G.R. 1995. Home range size, overlap, and individual growth in the lizard, *Sceloporus virginatus*. *Acta Oecol.* 16 : 413-421.
- SOKAL R.R. et ROHLF F.J. 1981. Biometry the principles and practices of statistics in biological research. Second edition. WH Freeman and compagny, New York.
- SOMERS M.J. PENZHORN B.L. et RASA O.AE. 1994. Home range size, range use and dispersal of warthogs in the eastern Cape, South Africa. *Journal of African Zoology*. 108(4) : 361-373.
- SPATZ G. et MUELLER-DOMBOIS D. 1975. Succession patterns after pig digging in grassland communities on Mauna Loa, Hawaii. *Phytocoenologia*. 3 : 346-373.
- SPITZ F. 1984. Démographie du sanglier en Grésigne (sud-ouest de la France Symposium international sur le sanglier, les colloques de l'INRA N°22. pp 151-157.
- SPITZ F., JANEAU G. et VALET G. 1984. Eléments de démographie du sanglier (*Sus scrofa*) dans la région de Grésigne. *Acta Oecologica - Oecologia Applicata*. 5 : 43-59.
- SPITZ F. 1988. Exploitation des données de radiotracking de 24 heures. Actes du colloques international : "suivi des vertébrés terrestres par radiotélémetrie", Monaco. pp 147-152.
- SPITZ F. 1989. Mortalité et dispersion chez le sanglier (*Sus scrofa*) de camargue. *Gibier Faune Sauvage*. 6 : 27-42.
- SPITZ F. et JANEAU G. 1990. Spatial strategies : an attempt to classify daily movements of wild boar. *Acta Theriologica*. 35 : 129-149.
- SPITZ F., GLEIZE J.C. et DUNCAN P. 1990. Particularités de la croissance pondérale du sanglier : cas des populations de Camargue (sud de la France). *Mammalia*. 54 : 405-414.
- SPITZ F. et VALET G. 1991. Etude démographique des sangliers du Languedoc. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*. 159 : 28-39.
- SPITZ F. 1992. General model of the spatial and social organization of the wild boars (*Sus scrofa* L.). Proceeding of the International Symposium " Ongulés / Ungulates 91 ", Toulouse. pp 385-389.
- SPITZ F et JANEAU G. 1995. Daily selection of habitat in wild boar (*Sus scrofa*). *Journal of Zoology, London*. 237 : 423-434.
- SPITZ F. 1998. Le jeu de rôle des dégâts de gibier. *Le courrier de l'environnement de l'INRA*. 33 : 83-88.
- SPITZ F., VALET G. et BRISBIN I.L. 1998. Variation in body mass of wild boars from southern France. *Journal of Mammalogy*. 79 : 251-259.
- STEARNS S.C. 1976. Life-history tactics : a review of the ideas. *Quarterly Review of Biology* 51 : 3-47.

- STEARNS S.C. 1977. The evolution of life history traits : a critique of the theory and a review of the data. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 8 : 145-171.
- STEARNS S.C. et KOELLA J.C. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits : predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution*. 40 : 893-913.
- STEARNS S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford.
- STEPHENSON T.R., VAUGHAN M.R. et ANDERSEN D.E. 1996. Mule deer movements in response to military activity in southeast Colorado. *Journal of Wildlife Management*. 60 : 777-787.
- SWEENEY J.M., SWEENEY J.R. et PROVOST E.E. 1979. Reproductive biology of a feral hog population. *Journal of wildlife management*. 43 : 555-559.
- SWEITZER R.A., GONZALES B.J., GARDNER I.A., VANVUREN D., WAITHMAN J.D. et BOYCE W.M. 1997. A modified panel trap and immobilization technique for capturing multiple wild pig. *Wildlife Society Bulletin*. 25 : 699-705.
- SWENSON J.E., SANDEGREN F., SODERBERG A. et FRANZEN R. 1995. Estimating the total weight of Scandinavian brown bears *Ursus arctos* from field-dressed and slaughter weights. *Wildlife Biology*. 1 : 177-179.
- SWIHART R.K. et SLADE N.A. 1985. Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology*. 66 : 1176-1184.
- SWIHART R.K., SLADE N.A. et BERGSTROM B.J. 1988. Relating body size to the rate of home range use in mammals. *Ecology*. 69 : 393-399.

T - U

- TABER A.B., DONCASTER C.P., NERIS N.N. et COLMAN F. 1994. Ranging behaviour and activity patterns of two sympatric peccaries, *Catagonus wagneri* and *Tayassu tajacu*, in the Paraguayan Chaco. *Mammalia*. 58 : 61-71.
- TABERLET P., CAMARRA J.-J., GRIFFIN S., UHRES E., HANOTTE O., WAITS L.P., DUBOIS-PAGANON C., BURKE T. et BOUVET J. 1997. Noninvasive genetic tracking of the endangered Pyrenean brown bear population. *Molecular Ecology*. 6 : 869-876.
- TCHAMBA M.N., BAUER H. et DEIONGH H.H. 1995. Application of VHF-radio and satellite telemetry techniques on elephants in northern Cameroon. *African Journal of Ecology*. 33 : 335-346.
- TEILLAUD P. 1986. Stratégies alimentaires et statut social chez le sanglier en captivité. *Behavioural Processes*. 12 : 327-347.

TELFER E.S. et KELSALL J.P. 1979. Studies of morphological parameters affecting ungulate locomotion in snow. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne de Zoologie*. 57 : 2153-2159.

TELFER E.S. et KELSALL J.P. 1984. Adaptation of some large north american mammals for survival in snow. *Ecology*. 65 : 1828-1834.

TELLERIA J.L. et SAEZ-ROYUELA C. 1985. L'évolution démographique du sanglier (*Sus scrofa*) en Espagne. *Mammalia*. 49 : 195-202.

TIXIER H. 1996. Déterminants et ontogénèse du comportement alimentaire du chevreuil (*Capreolus capreolus*). Thèse - Paris Nord.

TIXIER H. et DUNCAN P. 1996. Are european roe deer browsers? a review of variations in the composition of their diets. *Revue d'Ecologie - La Terre et la Vie*. 51 : 3-17.

TOUCHETTE K.J., ALLEE G.L., NEWCOMB M.D. et BOYD R.D. 1998. The lysine requirement of lactating primiparous sows. *Journal of Animal Science*. 76 : 1091-1097.

TRANQUILLI W.J. et GRIMM K.A. 1996. Pharmacology of drugs used for anesthesia and sedation. *Veterinary Clinics of North America - Food Animal Practice*. 12 : 501.

V

VALET G., ROSELL C., CHAYRON L., FOSTY P. et SPITZ F. 1994. Régime alimentaire automnal du sanglier (*Sus scrofa*) en Ariège, France, et en Catalogne, Espagne. *Gibier Faune Sauvage*. 11 : 313-326.

VARIN E. 1977. Sangliers : l'âge d'après les dents. *La revue nationale de la chasse*. 357 : 55-60.

VASSANT J. et BOISAUBERT B. 1984. Bilan des expérimentations entreprises en Haute-Marne pour réduire les dégâts de sangliers (*Sus scrofa*) à l'encontre des cultures agricoles Symposium international sur le sanglier, les colloques de l'INRA N°22. pp 187-199.

VASSANT J., GAILLARD JM. et KLEIN F. 1988. Impact de la chasse sur la dynamique des populations de sangliers : premiers résultats. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*. 122 : 17-20.

VASSANT J., BRANDT S. et JULLIEN JM. 1990. Essai de dénombrement d'une population de sangliers par observations sur places d'affouragements. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*. 147 : 21-26.

VASSANT J., BRANDT S. et JULLIEN JM. 1992. Des sangliers encore plus sédentaires qu'il était imaginable de le croire. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*. 165 : 31-39.

VASSANT J. 1993. L'agrainage dissuasif : résultats d'expériences. *Gestion du sanglier, Bergerac*. pp 101-105.

VASSANT J., JULLIEN JM. et BRANDT S. 1993a. Bilan des expériences françaises en matière de captures de sangliers sauvages. Actes du Symposium : Techniques de capture et de marquage des ongulés sauvages, Mèze - Hérault. pp 83-88.

VASSANT J., BRANDT S. et JULLIEN JM. 1993b. Influence du passage de l'autoroute A 5 sur les populations cerf-sanglier du massif d'Arc-en-Barrois. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*. 184 : 24-33.

VASSANT J., BRANDT S. et COURTHIAL J.J. 1994. Influence de la production de faines et de glands sur les dates de mises bas des laies adultes. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*. 187 : 11-17.

VASSANT J. et BRANDT S. 1995. Adaptation du piégeage par enclos-piège de type corral pour la capture de compagnie de sangliers (*Sus scrofa*). *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife*. 12 : 51-61.

VASSANT J., BRANDT S. et COURTHIAL J.J. 1995. Etude de la reproduction de jeunes femelles sangliers de moins d'un an. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*. 197 : 20-25.

VASSANT J. 1997a. Agrainage et gestion des populations de sangliers. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse (fiche technique 92)*. 227 : 1-4.

VASSANT J. 1997b. Le sanglier en France des quinze dernières années. Evolution des effectifs par l'étude des prélèvements. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse*. 225 : 32-35.

VASSANT J., BRANDT S., MAILLARD D. et BAUBET E. xxxx. Wild boar ethology and behaviour. Meeting to control CSF in european wild boar, Perugia. XXX-XXX.

W - X - Y - Z

WELANDER J. 1995. Are wild boars a future threat to the swedish flora? *IBEX Journal of Mountain Ecology*. 3 : 165-167.

WESTOBY M. 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *The American Naturalist*. 108 : 290-302.

WESTOBY M. 1977. What are the biological bases of varied diets. *The American Naturalist*. xxx : 627-631.

WESTRELIN S. 1993. La méthode du noyau comme outil d'investigation de l'utilisation de l'espace dans une population de campagnols roussâtres. DEA - Lyon I

WHITE G.C. et GARROTT R.A. 1986. Effects of biotelemetry triangulation error on detecting habitat selection. *Journal of wildlife management*. 50 : 509-513.

WHITE G.C. et GARROTT R.A. 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press, Inc.

WHITTINGHAM M.J. 1996. The use of radio telemetry to measure the feeding behavior of breeding european golden-plovers. *Journal of Field Ornithology*. 67 : 463-470.

WITTENBERGER J.F. 1981. Animal social behaviour. Duxbury Press, Boston.

WOOD G.W. et BRENNEMAN R.E. 1980. Feral hog movements and habitat use in coastal south carolina. *Journal of Wildlife Management*. 44 : 420-427.

WOOD G.W. et ROARK D.N. 1980. Food habits of feral hogs in coastal South Carolina. *Journal of wildlife management*. 44 : 506-511.

WROOT A.J. 1985. A quantitative method for estimating the amount of earthworm (*Lumbricus terrestris*) in animal diets. *Oikos*. 44 : 239-242.

YANG T.S. et LIN J.H. 1997. Variation of heart size and its correlation with growth performance and vascular space in domestic pigs. *Animal Science*. 64 : 523-528.

ZAMMUTO R.M. et MILLAR J. 1985. Environmental predictability, variability, and *Spermophilus columbianus* life history over an elevational gradient. *Ecology*. 66 : 1784-1794.

ZAMMUTO R. 1987. Life histories of mammals : analyses among and within *Spermophilus columbianus* life tables. *Ecology*. 68 : 1351-1363.

ZERVANOS S.M. et DAY G.I. 1977. Water and energy requirements of captive and free-living collared peccaries. *Journal of Wildlife Management*. 41 : 527-532.

Annexes

Liste de figures

Figure 1 : Position systématique de l'espèce <i>Sus scrofa</i> (figure réalisée d'après la synthèse d'Oliver 1995).....	9
Figure 2 : Aire de répartition de l'espèce <i>Sus scrofa</i> au niveau du continent Eurasiatique.....	10
Figure 3 : Evolution du cycle annuel de l'organisation sociale du sanglier (d'après Bouldoire et Vassant, 1989, modifié par Vassant com. pers.).....	12
Figure 4 : Evolution des prélèvements de sangliers pour les trois départements montagneux de la région Rhône-Alpes.....	14
Figure 5 : Evolution du montant des indemnités pour les dégâts à l'agriculture et du tableau des prélèvements moyens de sangliers pour les 15 principaux départements de montagnes depuis 1973, en France.....	14
Figure 6 : Evolution du montant des indemnités pour les dégâts à l'agriculture et du tableau des prélèvements de sangliers pour les départements de Savoie et de Haute-Savoie depuis 1978.....	15
Figure 7 : Délimitation et description de la vallée de la Maurienne par ses principaux reliefs (modifiée d'après Bozon, 1986).....	19
Figure 8 : Principales formations géologiques constitutives de la vallée de la Maurienne (modifié d'après Bozon, 1986).....	20
Figure 9 : Distribution des principaux groupements forestiers en Maurienne en fonction de l'altitude (d'après Fournier et Peltier, 1987).....	23
Figure 10 : Localisation de la zone d'étude en Maurienne.....	24
Figure 11 : Représentation des précipitations et des températures mensuelles moyennes, par année, pour les trois années de l'étude.....	27
Figure 12 : Représentation du plan factoriel 1-2 de l'ACP utilisée pour regrouper les différents mois couvrant la période d'étude sur des critères météorologiques.....	28
Figure 13 : Evolution de la hauteur de neige cumulée et de sa persistance sur le terrain durant sept mois pour quatre hivers liés à l'étude du régime alimentaire ou du suivi de radiotéléométrie.....	29
Figure 14 : Distribution des différentes formations végétales sur une partie de la zone d'étude.....	31
Figure 15 : Evolution des profils de capture de sangliers pour les trois années de piégeage.....	39
Figure 16 : Evolution de la proportion de sangliers piégés en fonction du nombre d'unités d'effort pour les trois années de piégeage.....	41
Figure 17 : Evolution du tableau de chasse pour les communes d'Albiez (Albiez le Jeune et Albiez-Montrond) et pour l'ensemble du canton de Saint Jean de Maurienne au cours des neuf dernières saisons de chasse.....	51
Figure 18 : Mise en relation des piégeages et des prélèvements à la chasse pour les trois années de suivi.....	52
Figure 19 : Evolution de la masse corporelle totale des mâles et femelles en fonction des classes d'âges.....	76
Figure 20 : Relations allométriques entre diverses longueurs corporelles et la masse corporelle.....	77
Figure 21 : Relations linéaires associant la taille corporelle et la masse corporelle pour les populations de sangliers de Camargue (d'après Dardaillon 1984a) et de montagne (cette étude).....	78
Figure 22 : Relation associant la masse corporelle et la masse du cœur pour les deux sexes et en fonction du type d'habitat.....	80

Figure 23 : Relation entre poids pleins et poids vides, en milieu de montagne, pour les deux sexes.....	81
Figure 24 : Evolution linéaire de la croissance moyenne des marcassins sur près de trois mois pendant la phase de croissance postnatale.....	83
Figure 25 : Evolution de la croissance pondérale sur plus de 100 jours pour 4 animaux d'une fratrie capturée en 1995.	85
Figure 26 : Relation associant taux de croissance journalier et temps écoulé pour de longues périodes dans les deux sexes.....	86
Figure 27 : Relation entre la précision de la localisation et la distance à laquelle le collier émetteur est localisé..	98
Figure 28 : Exemple de distances inter-bauges schématisées pour deux individus suivis durant cette étude.....	100
Figure 29 : Calcul des surfaces de domaines par la méthode des polygones convexes minimum avec le logiciel RangesV (Kenward et Hodder, 1996).....	102
Figure 30 : Calcul des surfaces de domaines par la méthode des noyaux avec le logiciel Ranges V (Kenward et Hodder, 1996).....	103
Figure 31 : Calcul des surfaces de domaines par la méthode de Kernel avec le logiciel RangesV (Kenward et Hodder, 1996).....	104
Figure 32 : Schématisation des relations impliquant les différents pièges qui ont permis des captures.....	109
Figure 33 : Détail de la figure 32, montrant la principale zone d'échange entre les pièges et l'intensité des relations	110
Figure 34 : Illustration de deux cas pour lesquels un nombre de recapture important a été effectué indiquant les relations possibles entre les différents pièges.....	111
Figure 35 : Evolution de la distance de bauges par rapport au point de capture en fonction du temps.....	115
Figure 36 : Relation entre le temps écoulé et la distance de reprise des sangliers marqués pour les deux sexes..	116
Figure 37 : Distribution de la distance de reprise en fonction du sexe et de l'âge à la capture.....	117
Figure 38 : Représentation des domaines de bauges et de leur différence de recouvrement en fonction de la méthode utilisée pour le calcul.....	126
Figure 39 : Relation entre surface des domaines de bauges et le nombre de points de localisations utilisés pour calculer la surface de ce domaine.....	130
Figure 40 : Schématisation de l'évolution individuelle de l'indice de Jacobs pour 17 sangliers.....	138
Figure 41 : Représentation de l'utilisation préférentielle des zones de réserve illustrée par le cas d'une femelle en 1996.....	139
Figure 42 : Evolution mensuelle moyenne des surfaces de domaine de bauges chez les femelles.....	140
Figure 43 : Evolution mensuelle moyenne des surfaces de domaine de bauges chez les mâles.....	141
Figure 44 : Evolution du taux de recouvrement mensuel moyen pour chaque sexe sur l'ensemble de l'étude.....	144
Figure 45 : Evolution de l'indice de Jacobs représentatif du patron d'utilisation de l'espace entre deux domaines de bauges mensuels pour chaque sexe.....	144
Figure 46 : Relation associant l'indice de Jacobs (utilisation de l'espace) et le taux de recouvrement entre deux domaines de bauges consécutifs pour les deux sexes.....	145
Figure 47 : Evolution des domaines de bauges mensuels pour des suivis continus d'au moins cinq mois.....	146

Figure 48 : Représentation de la relation entre nombre de voisins et taille du domaine de bauges.....	148
Figure 49 : Représentation des relations entre couples d'individus apparentés pour les interactions mensuelles moyennes.....	154
Figure 50 : Représentation individuelle de tous les animaux pour lesquels l'évolution de l'altitude moyenne du domaine de bauges a été calculée.....	157
Figure 51 : Relation entre l'altitude et la surface du domaine de bauges chez les individus des deux sexes.....	159
Figure 52 : Relation entre surface du domaine de bauges complet et masse corporelle.....	161
Figure 53 : Schéma du protocole général suivi pour la réalisation des différentes étapes de l'analyse du régime alimentaire.....	192
Figure 54 : Graphique triangulaire adapté à partir de celui de Dolédec (1986).....	196
Figure 55 : Plan factoriel 1-2 de l'ACP en pourcentage en conservant l'information sur la taille de tamis.....	199
Figure 56 : Plan factoriel 1-5 de l'ACP en pourcentage. Mise en évidence de l'effet taille sur l'axe 5 dissociant les racines selon la taille de tamis.....	200
Figure 57 : Plan factoriel 1-2 de l'ACP en pourcentage sur les données cumulées pour les trois tailles de tamis	203
Figure 58 : Plan factoriel 3-4 de l'ACP en pourcentage qui permet de dissocier les composantes végétaux aériens, maïs et fruits forestiers secs, c'est-à-dire la troisième pointe du triangle dans le plan factoriel 1-2.....	204
Figure 59 : Plan factoriel 1-2 de l'ACP en pourcentage sur lequel est projeté le centre de gravité de la variable saison.....	205
Figure 60 : Plan factoriel 1-2 de l'analyse discriminante pour l'analyse de l'effet saisonnier.....	207
Figure 61 : Test de l'effet saison sur le régime alimentaire par analyse discriminante.....	208
Figure 62 : Evolution saisonnière du régime alimentaire du sanglier en montagne.....	209
Figure 63 : Evolution de la diversité moyenne saisonnière.....	209
Figure 64 : Plan factoriel 1-2 de l'ACP en pourcentage sur lequel est projeté le centre de gravité de la variable mois.....	211
Figure 65 : Evolution mensuelle moyenne du régime alimentaire annuel du sanglier en montagne.....	213
Figure 66 : Evolution de la diversité moyenne mensuelle.....	215
Figure 67 : Variabilité de la composition du régime alimentaire mensuel entre années.....	216
Figure 68 : Regroupement des régimes alimentaires mensuels moyens à partir de la métrique du khi deux.....	217
Figure 69 : Evolution altitudinale du régime alimentaire du sanglier en montagne.....	219
Figure 70 : Différentiation de la composition en items du régime alimentaire en fonction de l'altitude et évolution chronologique mensuelle de cette différence.....	219
Figure 71 : Evolution de la diversité moyenne fonction de l'altitude.....	220
Figure 72 : Evolution du régime alimentaire du sanglier en montagne en fonction du sexe de l'animal.....	221
Figure 73 : Evolution du régime alimentaire du sanglier en montagne en fonction de la classe d'âge.....	223
Figure 74 : Evolution de la diversité moyenne fonction de l'âge.....	224
Figure 75 : Schématisation théorique des cas extrêmes possibles pour la consommation de vers de terre qui peut être réalisée par les sangliers.....	230

Figure 76 : Evolution de la consommation mensuelle moyenne de lombrics sur une année à partir de l'analyse de fèces.....	234
Figure 77 : Evolution de la consommation mensuelle moyenne de lombrics à partir de l'analyse d'estomacs...	235
Figure 78 : Différences de consommation moyenne de lombriciens entre les cinq groupes de mois déterminés par ACP (figure 11).....	238
Figure 79 : Relation entre la consommation moyenne de lombrics et le pourcentage mensuel de nuits à lombrics pour l'ensemble de la durée de l'étude.....	241
Figure 80 : Répartition dans le plan factoriel 1-2 de l'AFC, des régimes alimentaires annuels de populations de sangliers issues de différents types de milieu.....	247

Liste des tableaux

Tableau 1 : Répartition des captures de sangliers en nombre d'individus, fonction de l'âge et du sexe sur toute l'étude.....	37
Tableau 2 : Récapitulatif du retour de marques pour les trois années d'étude.....	42
Tableau 3 : Synthèse sur le retour des marques auriculaires observé dans diverses études en France.....	43
Tableau 4 : Evolution des prélèvements de sangliers en fonction de l'âge au cours des trois années d'étude.....	44
Tableau 5 : Synthèse de différentes méthodes utilisées pour estimer l'effectif et/ou la densité des populations de sangliers.....	50
Tableau 6 : Récapitulatif des analyses de tractus génitaux réalisées durant les trois années de suivi.....	60
Tableau 7 : Détermination des périodes de mise-bas et rut possibles, estimées à partir de l'âge à la capture des marcassins et de la durée de gestation.....	61
Tableau 8 : Estimation de la date de mise bas et la date de la période de rut à partir du taux de croissance journalier pour les trois années de suivi.....	61
Tableau 9 : Eléments de capture et recapture visuelle ou physique permettant de confirmer la date de mise bas estimées pour l'année 1996.....	62
Tableau 10 : Synthèse des résultats obtenus par différentes méthodes d'estimation et détermination de la période de mise bas la plus probable pour les différentes années de l'étude.....	63
Tableau 11 : Informations relatives aux périodes de mise bas de l'espèce <i>Sus scrofa</i>	65
Tableau 12 : Informations relatives aux tailles de portée dans l'espèce <i>Sus scrofa</i>	68
Tableau 13 : Comparaison de la longueur totale du corps (LC) entre sexes (M = mâles et F = femelles) pour les six classes d'âge définies.....	75
Tableau 14 : Comparaison de la masse corporelle entre sexes pour les six classes d'âge définies.....	76
Tableau 15 : Synthèse bibliographique indiquant la mise en évidence ou non du dimorphisme sexuel (DS) chez l'espèce <i>Sus scrofa</i> dans différentes conditions d'études (naturelle et semi-captivité).....	79
Tableau 16 : Synthèse des résultats établissant une relation linéaire entre poids plein et poids vide chez le sanglier ou porc sauvage (<i>Sus scrofa</i>).....	82
Tableau 17 : Tableau récapitulatif des croissances pondérales journalières obtenues pour les individus recapturés plusieurs fois.....	84
Tableau 18 : Synthèse bibliographique relative au taux de croissance pondéral chez l'espèce <i>Sus scrofa</i>	87
Tableau 19 : Ordre de variation des estimations de surfaces de domaines vitaux obtenues à partir du même jeu de données en fonction du logiciel utilisé pour l'analyse de ces données.....	99
Tableau 20 : Comparaison des distances moyennes de déplacement par rapport au point de marquage calculé soit en fonction de données de recapture, soit en fonction de données de reprise pour les deux sexes.....	117
Tableau 21 : Synthèse des tests mesurant l'interaction entre effet de l'âge et effet du sexe sur la taille de domaine de bauges.....	129
Tableau 22 : Estimations des tailles moyennes de domaines vitaux en fonction de l'âge.....	130

Tableau 23 : Estimation des tailles moyennes de domaines vitaux en fonction du sexe.....	131
Tableau 24 : Quantification de domaines de bauges annuels.....	131
Tableau 25 : Indice de fragmentation obtenu pour les domaines de bauges complets chez les deux sexes.....	132
Tableau 26 : Indice de fragmentation obtenu pour les domaines de bauges complets chez les deux classes d'âge.	133
Tableau 27 : Synthèse par année et par sexe des surfaces de domaines de bauges saisonniers obtenus au cours de l'étude.....	134
Tableau 28 : Récapitulatif des tests recherchant un effet saison entre sexes pour les années avec un suivi sur plus d'une saison.....	135
Tableau 29 : Récapitulatif des tests recherchant un effet année pour chaque sexe et pour chaque saison.....	135
Tableau 30 : Estimation des tailles moyennes de domaine de bauges hors chasse pour les deux sexes.....	136
Tableau 31 : Evolution des surfaces de domaines de bauges mensuelles pour les deux sexes sur toute l'année...	142
Tableau 32 : Récapitulatif des relations associant recouvrement des domaines de bauges et type d'interaction (domaines complets).....	149
Tableau 33 : Récapitulatif des relations associant recouvrement des domaines de bauges et type d'interaction (période hors chasse).....	150
Tableau 34 : Récapitulatif des relations associant recouvrement des domaines de bauges et type d'interaction (période chasse).....	151
Tableau 35 : Description des relations entre individus pour l'occupation de l'espace sur une année.....	149 - 153
Tableau 36 : Descriptif des différentes associations entre animaux considérés comme apparentés suivis par radiotéléométrie.....	154
Tableau 37 : Evolution de l'altitude moyenne mensuelle des domaines de bauges.....	156
Tableau 38 : Comparaison entre individus pour les altitudes moyennes de leurs domaines de bauges mensuels.	156
Tableau 39 : Evolution par quinzaine ou par mois des surfaces de domaine de bauges pour les sangliers suivis pendant l'hiver 1996.....	161
Tableau 40 : Synthèse des avantages et inconvénients respectifs rencontrés selon la nature de l'analyse choisie (fécale ou stomacale) pour l'étude du régime alimentaire.....	179
Tableau 41 : Répartition annuelle des prélèvements analysés pour la détermination du régime alimentaire du sanglier en milieu de montagne.....	194
Tableau 42 : Pourcentage en poids sec et en occurrence des huit items alimentaires déterminés sur l'ensemble de l'étude.....	201
Tableau 43 : Synthèse des éléments devant être réunis pour pouvoir définir les conditions de 'nuits à lombric' pour deux modalités possibles.....	232
Tableau 44 : Relation entre les conditions météorologiques et la consommation de vers de terre.....	240
Tableau 45 : Synthèse des modèles de régression testés dans les deux conditions de nuits à lombrics et pour les différentes années.....	240

Sommaire

INTRODUCTION.....	1
<i>Objectifs</i>	3
I. PREMIÈRE PARTIE : CONTEXTE BIOLOGIQUE ET ÉCOLOGIQUE.....	7
CHAPITRE 1 LE SANGLIER ET SON ARRIVÉE EN MONTAGNE.....	9
<i>I.1.1 Présentation synthétique de l'espèce Sus scrofa</i>	9
I.1.1.1. Systématique et répartition spatiale.....	9
I.1.1.2. Cycle annuel.....	10
I.1.1.3. Remarque sur la morphométrie.....	12
<i>I.1.2. Evolution de la situation en montagne</i>	12
Résumé.....	16
CHAPITRE 2 PRÉSENTATION DE LA VALLÉE DE LA MAURIENNE ET DU SITE D'ÉTUDE.....	18
<i>I.2.1. Généralités sur la vallée de la Maurienne</i>	18
I.2.1.1. Situation géographique.....	18
I.2.1.2. Géologie de la Maurienne.....	19
I.2.1.3. Météorologie.....	20
I.2.1.3.1. Les vents.....	20
I.2.1.3.2. Précipitations.....	21
I.2.1.3.3. Expositions et températures.....	22
I.2.1.3.4. Couverture végétale.....	22
<i>I.2.2. Situation de la zone d'étude en Maurienne</i>	23
I.2.2.1. Composantes humaines.....	25
I.2.2.1.1. L'agriculture.....	25
I.2.2.1.2. Le tourisme.....	25
I.2.2.1.3. La chasse.....	25
I.2.2.2. Météorologie.....	26
I.2.2.3 Couverture végétale.....	29
Résumé.....	32
CHAPITRE 3 CAPTURES, MARQUAGE ET SUIVI DES SANGLIERS.....	33
<i>I.3.1 Matériels et méthodes</i>	33
I.3.1.1. Zone de piégeage.....	33
I.3.1.2. Captures.....	34
I.3.1.2.1. Effort de piégeage.....	34
I.3.1.2.2. Manipulations.....	35
I.3.1.3. Retour des marques.....	36

<i>I.3.2. Résultats</i>	37
I.3.2.1. Piégeage.....	37
I.3.2.2. Effort de piégeage.....	39
I.3.2.3. Retour des marques.....	41
Résumé.....	45
II. DEUXIÈME PARTIE : DYNAMIQUE DE POPULATION.	47
CHAPITRE 1 ESTIMATION DES EFFECTIFS DE LA POPULATION ÉTUDIÉE.....	49
<i>II.1.1. Problématique</i>	49
<i>II.1.2. Résultats</i>	51
Résumé.....	54
CHAPITRE 2. REPRODUCTION ET CROISSANCE CORPORELLE	56
<i>II.2.1. Reproduction</i>	57
II.2.1.1. Méthodes.....	57
II.2.1.1.1. Périodes de rut et de mise bas.....	57
II.2.1.1.2. Taille de portée.....	58
II.2.1.2. Résultats.....	59
II.2.1.2.1. Périodes de rut et de mise bas.....	59
II.2.1.2.2. Taille de portée.....	66
<i>II.2.2. Morphométrie et croissance pondérale</i>	70
II.2.2.1. Matériel et méthodes.....	73
II.2.2.2. Résultats.....	74
<i>II.2.3. Discussion</i>	89
Résumé.....	90
III. TROISIÈME PARTIE : OCCUPATION DE L'ESPACE.....	92
INTRODUCTION.....	94
CHAPITRE 1 ASPECTS MÉTHODOLOGIQUES.....	96
<i>III.1.1. Matériels</i>	96
<i>III.1.2. Notion de précision de mesure</i>	97
<i>III.1.3. Animaux suivis en radiotéléométrie</i>	98
<i>III.1.4. Logiciel utilisé pour l'analyse de données</i>	99
<i>III.1.5. Méthodes d'estimation des distances linéaires</i>	100
<i>III.1.6. Méthodes d'estimation des surfaces de domaines de bauges</i>	101
Résumé.....	105
CHAPITRE 2 OCCUPATION DE L'ESPACE : ASPECT LINÉAIRE.....	106
<i>III.2.1. Méthodologie</i>	107
<i>III.2.2. Résultats</i>	108

III.2.3. Discussion.....	118
Résumé.....	120
CHAPITRE 3 OCCUPATION DE L'ESPACE : APPROCHE SPATIALE	122
III.3.1. Méthodologie.....	124
III.3.2. Résultats.....	129
III.3.2.1. Domaines complets.....	129
III.3.2.2. Domaines saisonniers.....	133
III.3.2.2.1. Evolution selon le rythme saisonnier annuel.....	133
III.3.2.2.2. Saison chasse et hors chasse.....	135
III.3.2.2.3. Fragmentation dans l'occupation de l'espace.....	136
III.3.2.2.4. Occupation des zones de réserve.....	137
III.3.2.3. Evolution du domaine mensuel.....	139
III.3.2.3.1. Evolution en fonction du sexe.....	139
III.3.2.3.2. Evolution de modalité de l'occupation de l'espace.....	143
III.3.2.4. Analyse des interactions entre individus - Notion sur la socialité.....	146
III.3.2.5. Effet de l'altitude.....	155
III.3.2.6. Notion sur la relation taille de domaine vital et masse corporelle.....	159
III.3.2.7. Influence de la neige.....	161
III.3.3. Discussion sur l'occupation de l'habitat.....	163
Résumé.....	171
IV. QUATRIÈME PARTIE : RÉGIME ALIMENTAIRE.....	173
INTRODUCTION.....	175
CHAPITRE 1 CHOIX DE LA MÉTHODE D'ANALYSE DU RÉGIME ALIMENTAIRE.....	177
Résumé.....	181
CHAPITRE 2 RÉGIME ALIMENTAIRE EN MONTAGNE	183
IV.2.1. Introduction.....	183
IV.2.2. Matériels et méthodes.....	188
IV.2.2.1. Collecte et stockage des matériels.....	188
IV.2.2.2. Méthodologie.....	189
IV.2.2.2.1. Protocole.....	189
IV.2.2.2.2. Notions de disponibilité alimentaire.....	191
IV.2.2.2.3. Répartition de l'échantillonnage et représentativité.....	193
IV.2.2.2.4. Mode d'expression des résultats et notion de disponibilité alimentaire.....	194
IV.2.2.3. Approche statistique.....	195
IV.2.3. Résultats.....	197
IV.2.3.1. Choix des tamis.....	197
IV.2.3.2. Caractéristiques du régime alimentaire.....	200

IV.2.3.2.1. Composition générale.....	200
IV.2.3.2.2. Régime alimentaire saisonnier.....	204
IV.2.3.2.3. Régime alimentaire mensuel.....	210
IV.2.3.2.4. Effet de l'altitude.....	217
IV.2.3.2.5. Régime alimentaire en fonction du sexe.....	220
IV.2.3.2.6. Régime alimentaire en fonction de l'âge.....	222
CHAPITRE 3 RÉGIME ALIMENTAIRE ET CONSOMMATION DE LOMBRICIENS.....	226
<i>IV.3.1. Introduction.....</i>	<i>226</i>
<i>IV.3.2. Méthodes.....</i>	<i>229</i>
<i>IV.3.3. Résultats.....</i>	<i>233</i>
IV.3.3.1. Analyse du patron de consommation de lombriciens.....	233
IV.3.3.2. Consommation de vers de terre en fonction du sexe et de l'âge.....	236
IV.3.3.3. Effet de la météorologie.....	237
CHAPITRE 4 DISCUSSION SUR LE RÉGIME ALIMENTAIRE.....	245
Résumé.....	250
V. CINQUIÈME PARTIE : CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES.....	251
CONCLUSION	253
PERSPECTIVES	255
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	259
ANNEXES.....	290

