

ARTICLE ORIGINAL

**Influence de la mortalité précoce
des femelles sur
l'organisation sociale du sanglier
(*Sus scrofa*)**

par

G. JANEAU*, M. DARDAILLON*, F. SPITZ*

SUMMARY : Influence of Early Mortality of Adult Females on the Social Organisation of Wildboar (*Sus scrofa*) in the Camargue.

This paper describes the influence of early mortality of adult females on the social organization of wild boars living in the Camargue. Among 12 groups of first year animals monitored by trapping and direct observation, 10 do not include any adult female. Taking into account the age of young in each group, the maximum duration of the mother-young relation does not exceed 6 months for 10 groups and 3 months for the 2 other groups. Two of these groups are intensively checked. We observe stability of association between females (up to their death or definitive disappearance), whereas males left their groups after 8 to 12 months. In conclusion, we suggest various effects which could be the consequence of the shortening of the mother-young relation : slowed down body growth, delayed sexual maturity, reduced life expectancy, and low production of youngs (1.7 young per female). Home range areas are estimated to 15 and 20 square kilometers respectively, half in the natural reserve, half in hunted area, that certainly explains the high mortality rate.

KEY WORDS : Wild boar (*Sus scrofa*), Mortality, Social Organization.

* Institut National de la Recherche Agronomique. Institut de Recherche sur les Grands Mammifères; B.P. 27, F-31326 Castanet Tolosan Cedex (France).
Manuscrit reçu le 15.09.1988; accepté le 11.12.1988.

RESUME :

Cet article examine l'impact de la mortalité précoce des femelles adultes sur l'organisation sociale du sanglier en Camargue. Sur 12 associations d'animaux âgés de moins d'un an, suivis par piégeage et observation directe, 10 ne comprennent aucune femelle adulte. D'après l'âge des jeunes dans chaque association, la durée maximum de la relation mère-jeune n'a pas excédé 6 mois dans 10 associations et a certainement été inférieure à 3 mois pour les 2 autres. Deux de ces associations ont été plus intensivement suivies : nous avons observé la stabilité de l'association entre femelles (jusqu'à leur mort ou leur disparition définitive), tandis que les mâles ont quitté leur groupe au bout de 8 à 12 mois. Dans la conclusion, nous mettons l'accent sur divers faits qui peuvent être considérés comme des conséquences du raccourcissement de la relation mère-jeune : croissance

ralentie, maturité sexuelle retardée, espérance de vie réduite, faible production de jeunes (1.7 par femelle). Les surfaces des domaines vitaux de ces deux groupes étaient respectivement de 15 et 20 km², moitié dans une réserve naturelle, moitié en zone chassée, ce qui explique vraisemblablement le taux élevé de mortalité des animaux suivis.

MOTS CLES : Sanglier (*Sus scrofa*), Mortalité, Organisation Sociale.

INTRODUCTION

Chez les sangliers, l'organisation sociale de type matriarcal est bien connue (FRÄDRICH, 1965 ; GUNDLACH, 1968 ; MAUGET, 1980, 1984 ; DOUAUD, 1983 ; JANEAU et SPITZ, 1984 ; DARDAILLON, 1984, 1988). Selon ces auteurs un groupe serait constitué d'une à six unités familiales (mère(s)+jeunes). La durée de cette association varierait en fonction du sexe des jeunes. Les jeunes mâles (alors âgés de 6 à 9 mois) quitteraient l'association au moment où les mâles adultes reproducteurs se rapprochent du groupe, généralement à la fin de l'automne. Les jeunes femelles quitteraient leur mère un peu plus tard (alors âgées d'un an environ), au moment où cette dernière s'isole pour la mise bas. Ce schéma désormais classique a été étudié soit en captivité, soit en des lieux exempts de perturbations extérieures - chasse, captures - susceptibles d'entraîner une rupture totale de ces relations, soit encore, mais seulement pendant de courtes périodes, sur des animaux en libre circulation et exposés à la chasse. Dans la présente étude, notre objectif a été de suivre le devenir des associations mère(s)-jeunes en milieu soumis à l'intensité de chasse qui prévaut le plus généralement en France pour cette espèce. Nous avons d'une part évalué la durée de l'association en tenant compte de la mortalité par chasse des femelles, et d'autre part suivi le devenir des jeunes dans le cas d'une disparition précoce de la mère ainsi que leur occupation de l'espace.

MILIEU ET METHODES D'ETUDE

La zone de capture (15 pièges, dont 11 par groupes de deux ou trois, répartis sur 500 ha) est située en plein coeur du delta du Rhône, dans la partie la plus orientale de la Réserve Nationale de Camargue. Cette zone est couverte par des formations halophiles plus ou moins denses, presque entièrement inondables, avec quelques peuplements ligneux dispersés (MOLINIER et TALLON, 1970 ; ROGERS, 1981 ; DARDAILLON, 1984). A l'Ouest et à l'Est de cette zone s'étendent des systèmes similaires appartenant à la Réserve Nationale et à la Réserve de la Tour du Valat, tandis qu'au Nord et au Sud se trouvent de grandes propriétés exploitées tant sur le plan pastoral et agricole que cynégétique .

De septembre 1984 à janvier 1987, nous avons pu capturer et marquer (marques d'oreille numérotées) 72 sangliers pour un total de 208 captures et recaptures. Les pièges utilisés permettent la capture de plusieurs sangliers dans le même piège (jusqu'à 6). Grâce à ces captures et recaptures, nous avons pu identifier 12 associations de sangliers qui constituent le matériel de la présente étude. Le premier critère d'association est la capture de deux ou plusieurs individus ensemble, puis l'observation de deux ou plusieurs de ces animaux à proximité les uns des autres, ou la recapture de ces individus le même jour dans le même piège ou dans deux pièges contigus. A chaque recapture ou observation, la composition de l'association est corrigée et affinée en fonction des nouveaux individus notés. L'absence d'un individu n'est considérée comme "abandon de l'association" que si elle est répétée sur plusieurs recaptures groupées ou observations de groupe consécutives. L'individu n'est indiqué comme "mort" que si son décès par chasse ou accident à été constaté et sa marque récupérée. Plusieurs des individus capturés en association (essentiellement les femelles adultes d'un poids suffisant) ont été équipés d'émetteurs qui, outre la possibilité de suivi journalier par radiotracking, offraient la facilité de repérage à distance de l'association en vue d'une observation.

Deux de ces associations ont été plus intensivement suivies par des observations directes (29 pour la première et 12 pour la seconde). Ces observations directes ont été réalisées soit au crépuscule (départ du gîte) soit à l'aube (arrivée au gîte), pendant des durées variant de 5 à 90 minutes. Elles ont été facilitées par le repérage préalable d'une balise radio placée sur l'un des individus de chaque association. Ainsi 32 gîtes ont été repérés sur la femelle équipée de la première association et 15 sur la femelle équipée de la seconde association. Initialement l'association 1 était composée de quatre jeunes de l'année : trois femelles et un mâle (poids à la première capture : 13 kg, 19kg, 18.5 kg, et 18 kg), la seconde composée de six jeunes de l'année : quatre femelles et deux mâles (poids à la première capture : 28.5 kg, 30.5 kg, 30.5 kg, 28kg et 27kg). Le nombre moyen de recaptures des animaux de l'association 1 est de 17 (minimum 9, maximum 35) et pour l'association 2 de 2.6 (minimum 1, maximum 5). Le choix que nous avons fait de suivre plus intensivement ces deux associations a été dicté par l'époque de leur capture, leur taille et leur composition.

RESULTATS

1. Environnement social des jeunes sangliers.

Le premier constat est l'absence de femelle adulte dans dix associations de jeunes sur les douze que nous avons identifiées. Compte tenu de la date de leur première capture, de l'âge apparent des jeunes (dents, taille et poids), nous avons pu inférer la durée de la liaison mère -jeunes: moins de 3 mois dans 2 cas sur 12, entre 3 et 6 mois dans 9 cas sur 12 et comprise entre 6 et 9 mois dans 1 cas sur 12 seulement.

La taille moyenne des associations est de 3.3 animaux (minimum 2, maximum 8). Trois d'entre elles sont composées uniquement de mâles, trois uniquement de femelles et les six autres associations sont mixtes.

2. Survie des jeunes.

Sur les dix associations de jeunes non accompagnés par une femelle adulte, six ont été anéanties dès la première année. Des trente individus (11 mâles et 19 femelles) constituant ces dix associations 63% (9 mâles et 10 femelles) n'ont pas atteint leur deuxième année, 93% (11 mâles et 17 femelles) n'ont pas atteint leur troisième et aucun n'a atteint sa quatrième. Ainsi seulement 9 femelles sur 19 ont pu théoriquement se reproduire (en se basant sur leur âge et surtout leur poids corporel) mais de toute façon 2 seulement ont pu avoir le temps d'élever leurs jeunes.

3. Suivi de deux associations.

Aucune femelle adulte n'accompagnait les individus composant les deux associations de jeunes dont nous analysons ici le devenir. Compte tenu de l'âge de ces jeunes à leur première capture, nous pouvons inférer que la durée de la relation avec la mère a été dans les deux cas inférieure à 6 mois.

Il est possible de délimiter six transitions dans l'histoire de l'association 1 (cf. figure 1): - (1) en avril 1985, départ du jeune mâle (il sera resté 10 mois au sein de l'association). - (2) en juillet 1985 deux jeunes femelles pesant respectivement 4kg et 4.5kg accompagnent les trois femelles de l'association initiale. Ces deux jeunes femelles ne peuvent en aucun cas être les filles de l'une de ces trois femelles puisque aucune n'est lactante et leurs poids respectifs sont 28kg, 29kg et 29kg. Par ailleurs aucune femelle adulte ne gravite autour du groupe. On peut donc parler d'adoption par les femelles de l'association. - (3) en septembre 1985 deux des femelles composant l'association initiale ainsi que le mâle sont tués à la chasse. Ces femelles n'auront donc pas participé à la reproduction et leur durée de vie n'aura pas excédé 16 mois. - (4) jusqu'en juillet 1986 deux femelles adultes vivent en périphérie de l'association (dont l'une équipée d'un émetteur de radiotracking). Elles ne seront jamais vues avec des jeunes. - (5) fin juillet 1986 la femelle rescapée de l'association initiale met bas 5 jeunes dont un mâle. C'est donc la seule à s'être reproduite. - (6) de novembre à janvier on assiste à l'extermination de l'association. Seules deux jeunes femelles âgées alors de 5 mois à la disparition de leur mère auront survécu.

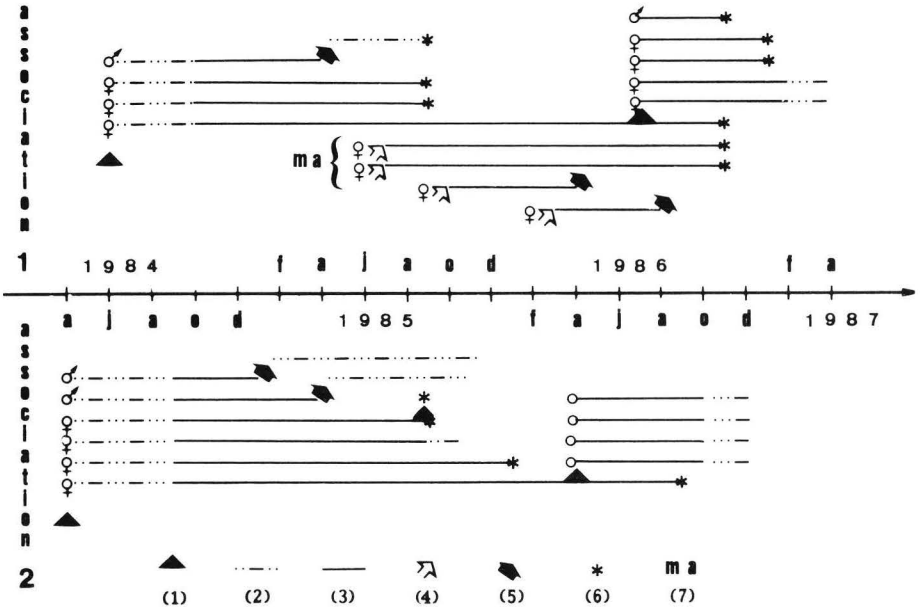


Fig.1. Historique de deux associations de jeunes.

- (1) mise bas, (2) non suivi, (3) période de suivi, (4) entrée dans l'association, (5) sortie de l'association, (6) mort d'un individu, (7) marccassin.

Dans la seconde association le schéma que nous venons de décrire se reproduit dans les grands traits: - départ des mâles au bout de 9 et 12 mois. - les femelles restent ensemble jusqu'à leur mort ou disparition. - une femelle met bas trois jeunes et est tuée avant d'avoir fini de les allaiter. - une seule autre femelle mettra bas 4 jeunes qu'elle n'éleva que pendant 5 mois.

4. Bilan de la reproduction des femelles des deux associations

Nous avons à l'origine 7 femelles qui auraient pu participer à la reproduction. Aucune d'entre elles n'a pu être fécondée au début de l'hiver 1984-1985, période correspondant à celle du rut en Camargue (DARDAILLON, 1984, 1988), puisque toutes pesaient alors moins de 30 kg (AUMAÏTRE et al., 1982, DARDAILLON, 1986). Au printemps 1985, une seule femelle de l'association 2 était fécondable semble-t-il ; elle a donné naissance à au moins 3 jeunes qu'elle n'a vraisemblablement pas pu élever (tuée lactante). Au début de l'hiver 1985-1986, dans chaque association seules vivaient encore une femelle initialement présente à l'automne 1984 - et peut-être une autre dans l'association 2, qui n'a jamais été recapturée et qui, à notre connaissance, n'a pas été tuée à la chasse. En fait, nous n'avons constaté qu'une seule mise bas au printemps, celle d'une femelle de l'association 2 (4 jeunes) et une seule de l'association 1 en été (5 jeunes). Les marçassins n'ont pu être accompagnés de leur mère que 5 et 4 mois respectivement. Le bilan brut, en termes de production de jeunes, est de 12 individus pour 7 femelles, soit 1,7 jeunes par femelle. Même si l'on ajoute par défaut une présomption à maxima de 4 jeunes (d'après la moyenne calculée en Camargue, DARDAILLON, 1984) pour la femelle de l'association 2 (non revue), on aboutit à une production corrigée de 2,2 jeunes par femelle.

5. Occupation de l'espace par les deux associations.

L'occupation de l'espace a été étudiée à l'aide des diverses données provenant du piégeage (captures, recaptures), des reprises par chasse, du radiopistage (gîtes et suivis continus) et des observations directes. Les surfaces de ces domaines, établis à minima, sont arrondies à la centaine d'hectares supérieure.

Il est intéressant de noter que les deux individus suivis par radiopistage, et par conséquent le groupe auquel ils appartiennent, occupent dans les mêmes proportions les espaces "hors réserve" et "réserve" (50 % et 53 % de l'ensemble) de leur domaine vital qui couvre au total des étendues de 2000 ha pour l'association 1 et 1500 ha pour la 2. De même leurs gîtes étaient également distribués dans un espace "hors réserve" représentant respectivement 60 % et 66 % de l'espace total (1000 ha pour l'association 1 et 900 ha pour la 2) où ils sont localisés. Les gîtes situés hors réserve représentent en nombre respectivement 50 % et 72 % de ceux qui ont été repérés par radiotracking. Pour l'animal du groupe 1 qui a été suivi cinq fois 24 heures en radiopistage 50 % de l'étendue totale (1200 ha) est situé hors réserve.

DISCUSSION - CONCLUSIONS

La majorité des associations étudiées sont formées seulement de jeunes de l'année non accompagnés. Ceci voudrait dire que l'association mère-jeunes telle que nous la connaissons, en système peu ou non perturbé (MAUGET et al., 1984), n'est pas la règle dans notre zone d'étude. Les résultats ont montré que la rupture de cette association n'était pas due à la présence de mâles adultes qui auraient chassé les jeunes mâles au moment du rut, ni à l'isolement *pre-partum* des mères qui auraient laissé les jeunes femelles seules, mais uniquement à la mort ou à la disparition de la (ou des) mère(s). La dépendance nutritionnelle directe du jeune est certes dépassée au moment de la disparition de leur mère dans le cas de notre étude (excepté dans un cas), mais comme nous l'avons écrit (MAUGET et al., 1984), la dépendance liée à l'apprentissage de l'utilisation du milieu

et de ses ressources se prolonge bien au-delà de cette dépendance nutritionnelle directe. Nous pouvons inférer d'après nos résultats que la non-réalisation de cet apprentissage peut avoir des conséquences telles qu'un ralentissement de la croissance des jeunes, accompagné d'un retard de l'âge de leur maturité sexuelle et d'une diminution de leur espérance de vie. Ceci est corroboré par le fait que le niveau de production des jeunes femelles suivies s'avère extrêmement bas (1.7 à 2.2 jeunes par femelle). Il ne nous est pas possible de comparer ces chiffres, car nous n'avons pas connaissance dans la littérature de données sur la production de jeunes par femelles en liberté pour l'ensemble de leur vie. Le seul élément que nous pouvons comparer c'est la taille de la portée, et là malgré notre faible échantillon nous pouvons dire que cette taille ne diffère pas de ce qui est indiqué dans la littérature: 4,6 (MAUGET, 1972), 5,3 (STUBBE et STUBBE, 1977), 4,5 (AUMAITRE et al., 1982), 4,0 (DARDAILLON, 1984).

Par ailleurs, nous n'avons pas constaté l'existence d'associations de jeunes mâles dans une proportion supérieure aux autres types d'association. Les mâles entrant dans la composition des associations 1 et 2 n'y sont pas restés plus de 9 mois, 10 mois et 12 mois pour les autres. Ils ont quitté leurs associations pour une raison autre que celle donnée traditionnellement lorsqu'ils sont accompagnés de leur mère à savoir l'arrivée des mâles adultes au moment du rut.

Les animaux que nous avons suivis utilisent dans des proportions importantes les zones hors réserve, ce qui explique en grande partie leur disparition rapide (mortalité par chasse, par accident routier...), alors que sur un autre site d'étude, également localisé en Camargue, DARDAILLON (1984) a observé des domaines vitaux trois fois plus restreints (500 à 600 ha) pour deux femelles qui n'utilisaient pratiquement que la partie "réserve"; leur survie puis leur succès reproducteur, se sont avérés nettement plus importants pour au moins l'une d'entre elles que nous avons recapturé à la fin de sa huitième année et qui a donc participé à au moins six reproductions (DARDAILLON résultats non publiés). Toutefois, l'étude citée n'a pas permis de savoir si ces deux femelles avaient bénéficié dans leur enfance d'un long accompagnement maternel et ainsi "appris" à se "protéger".

L'impact sur la démographie de la mortalité précoce des femelles est considérable mais, dans une population de sanglier telle que celle étudiée la perte potentielle de production pourrait être pondérée par le taux net de reproduction très important des quelques femelles longévives. En outre, comme nous l'avons constaté (association 1), il peut exister des cas d'adoption de jeunes qui pallient le manque de la mère génétique. Encore faut-il que ces jeunes adoptés héritent d'une mère adoptive ayant accompli dans de bonnes conditions son propre apprentissage spatial avec sa propre mère génétique ou adoptive (bien sûr dans le cas où notre hypothèse est juste).

Nos résultats sont-ils extrapolables à d'autres populations de sanglier vivant en milieu chassé ? Nous le pensons car, dans le cas contraire, il faudrait imaginer que la population qui vit en Camargue est une population marginale alors que l'ensemble des résultats publiés par DARDAILLON (1984, 1986, 1988) tant en écologie qu'en écoéthologie, bien que montrant des particularismes, respecte bien les modèles établis dans d'autres lieux (MAUGET 1972, 1980, 1984, DOUAUD 1983, JANEAU et al. 1983, SPITZ et al. 1984). D'autre part la mise en évidence de ce problème en Camargue provient sans doute des bonnes possibilités (surtout d'observation) que ce milieu nous offre.

REMERCIEMENTS

Il nous est agréable de remercier tout particulièrement M. J.-C. GLEIZE, de la Station de Recherche de la Tour du Valat, M. H. KOWALSKI, de la Réserve Nationale de Camargue, ainsi que MM. C. KOWALSKI, F. BELLOT et F. GONNET, stagiaires à l'I.R.G.M., pour leur contribution aux observations réalisées sur le terrain.

BIBLIOGRAPHIE

- AUMAITRE, A., MORVAN, C., QUERE, J.P., PEINIAU, J., VALET, G., 1982.
Productivité potentielle et reproduction hivernale chez la laie (*Sus scrofa scrofa*) en milieu sauvage. *Journées Rech. porcine en France, 14* : 109-124.
- DARDAILLON, M., 1984.
Le sanglier et le milieu camarguais : dynamique coadaptative. Thèse de 3ème cycle. UPS Toulouse (France).
- DARDAILLON, M., 1986.
Seasonal variations in habitat selection and spatial distribution of wild boar (*Sus scrofa*) in the Camargue, Southern France. *Behavioural Processes, 13* : 251-268.
- DARDAILLON, M., 1988.
Wild boar social groupings and their seasonal changes in the Camargue, Southern France. *Z.Säugetierkunde, 53* : 22-30.
- 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 de 3ème cycle. Université de Strasbourg (France).
- FRÄDRICH, H., 1965.
Zur Biologie und Ethologie des Warzenschweines (*Phacochoerus aethiopicus* Pallas) unter Berücksichtigung des Verhaltens anderer Suiden. *Z. Tierpsychol. 22* : 328-393.
- GUNDLACH, H., 1968.
Brutfürsorge, Brutpflege, Verhaltens-Ontogenese und Tagesperiodik beim Europäischen Wildschwein (*Sus scrofa* L.). *Z. Tierpsychol. 25* : 955-995.
- JANEAU, G., SPITZ, F., 1984.
L'espace chez le sanglier : occupation et mode d'utilisation journalier. *Gibier faune sauvage, 1* : 73-89.
- MAUGET, R., 1972.
Observations sur la reproduction du sanglier (*Sus scrofa*) à l'état sauvage. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 122* : 145-202.
- MAUGET, R., 1980.
Régulations écologiques, comportementales et physiologiques (fonction de reproduction), de l'adaptation du sanglier, *Sus scrofa* L. au milieu. Thèse d'Etat. Université de Tours (France).
- MAUGET, R., CAMPAN, R., SPITZ, F., DARDAILLON, M., JANEAU, G., PEPIN, D., 1984.
Synthèse des connaissances actuelles sur la biologie du sanglier, perspectives de recherche. In : *Symposium International sur le Sanglier*, pp. 15-50.
- MOLINIER, R., TALLON, G., 1970.
Prodrome des unités phytosociologiques observées en Camargue. *Bull. Muséum Histoire Naturelle de Marseille, 30* : 5-110.

ROGERS, P.M., 1981.

Ecology of the European wild rabbit *Oryctolagus cuniculus* (L.) in mediterranean habitats. II - Distribution in the landscape of the Camargue, S. France. *J. of Applied Ecology*, 18 : 355-371.

SPITZ, F., JANEAU, G., VALET, G., 1984.

Eléments de démographie du Sanglier dans la région de Grésigne. *Acta. oecol., Oecol applic.*, (5) : 43-59.

STUBBE, W., STUBBE, M., 1977.

Vergleichende Beiträge zur Reproduktions - und Geburtsbiologie von Wild - und Hausschwein - *Sus scrofa* L.,1758 . *Jagd. und Wildforschung*, 10 : 153-179.