

**ARTICLE ORIGINAL**

# **La vie sociale chez le sanglier :**

## **Co-émergence collectivité – Individualité**

par  
Pierre TEILLAUD

**ABSTRACT : Social life in the wild boar : Coemergence Collectivity - Individuality.**

The aim of that work is to point out the social life of the wild boar which is a rather unknown species. We examine a few peculiar points :

- comparative analysis of the social structure of two populations of the wild boar in France (the Chizé forest and the Caroux-Espinouse mountains);
- social organisation of a group of wild boars before and after farrowing;
- young socialization.

The discussion deals with the principles of systemic theory : the social structure of a wild animal population constitutes a self-organized system the autonomy of which reveals the diversity and evolution.

**RESUME :**

Le but de ce travail est de donner des informations générales sur la vie sociale du sanglier, espèce méconnue sous cet angle. Nous précisons certains points particuliers à partir de nos travaux de recherche, à savoir :

- analyse comparative de la structure de deux populations (Forêt de Chizé et Massif du Caroux-Espinouse);
- organisation sociale avant et après la mise bas;
- socialisation des jeunes.

Nous proposons une discussion de ces résultats à la lumière des acquis récents de la systémique : la structure sociale d'une population d'animaux sauvages constitue un système auto-organisé dont les deux caractéristiques - auto-entretien et auto-transformation - reflètent la diversité et l'évolution.

---

\* Laboratoire de Neuro-Ethologie, Université Paul Sabatier,  
118, Route de Narbonne, F31062 Toulouse Cedex, France.

## INTRODUCTION

Etymologiquement, le nom sanglier vient de *Singularis porcus*, ce qui se traduit par porc qui vit seul. Pourtant, dans les écrits d'ARISTOTE sur "L'histoire des animaux", on trouve que les sangliers sont rencontrés en bande. Ma tâche sera donc, à l'instar des travaux publiés récemment en France sur cette espèce (MAUGET, 1980; DOUAUD, 1983; DARDAILLON, 1984; TEILLAUD, 1984), d'apporter quelques éléments de réponse et surtout de nombreuses hypothèses sur la vie sociale des sangliers. En effet, la caractéristique du sanglier ainsi que des autres représentants de la famille des suidés est la vie en groupes matriarcaux basés sur le rassemblement de plusieurs unités familiales. C'est au sein de ces groupes que se tisse un réseau de relations interindividuelles favorisant l'ensemble des stratégies individuelles et sociales ainsi que le développement du comportement des jeunes. Le mâle, à l'exception de la période du rut, reste solitaire. A cette période, les jeunes, sur la base des compétences qu'ils auront développées, vont former de nouveaux groupes avec d'autres individus ayant adopté des choix écoéthologiques comparables, groupes d'abord périphériques puis indépendants de l'unité centrale.

### 1. SYSTEMATIQUE ET REPARTITION

Le genre *Sus* appartient à la famille des suidés, ordre des artiodactyles, c'est-à-dire des mammifères ongulés ayant un nombre pair de doigts. La famille des suidés comprend cinq genres :

- *Hylochoerus*, *Potamachoerus* et *Phacochoerus*, répartis en Afrique;
- *Babyroussa* en Indonésie;
- *Sus* dont l'aire de répartition est très vaste (Asie, Europe et Amérique du Nord).

Il existe une famille proche des suidés : les tayassuidés comprenant deux genres et trois espèces, toutes réparties en Amérique du Sud.

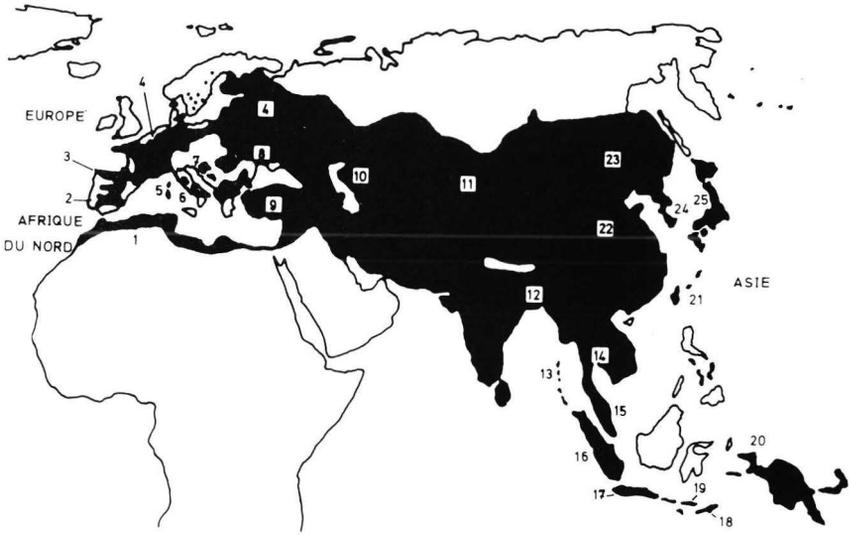
Le genre *Sus* comprend cinq espèces (GROVES, 1981) :

Trois espèces en Asie du Sud-est :

- *Sus barbatus*. Son aire de répartition est restreinte aux îles Philippines, à Borneo, Sumatra et à la Malaisie. Il a été introduit en Australie et dans les deux Amériques (OLIVIER, 1981).
- *Sus verrucosus*. Le sanglier à verrues se trouve essentiellement dans les îles de Java et de Bawean (OLIVER, 1981; rapport WWF, 1983).
- *Sus celebensis*. Il est cantonné dans une partie seulement des îles Célèbes (OLIVER, 1981).

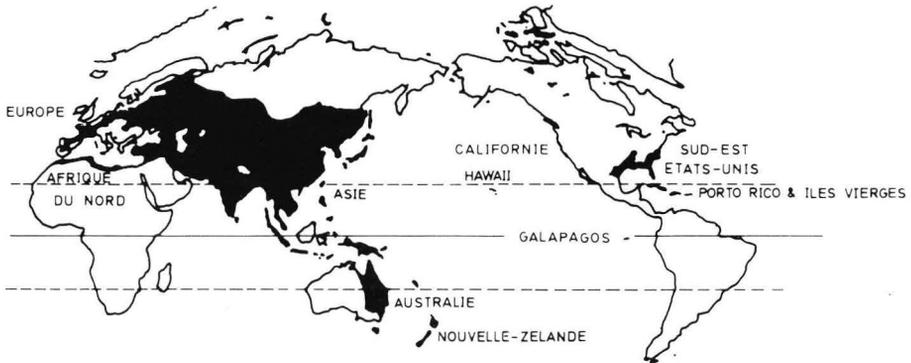
Deux espèces eurasiatiques :

- *Sus salvanus*. Le sanglier pygmée, d'un poids inférieur à 10 kg à l'état adulte, se trouve dans les forêts de l'Assam, Etat du Nord de l'Inde. A l'heure actuelle, sa population compterait 100 à 150 animaux (IUCN red data book, 1970; OLIVER, 1979; 1981).
- *Sus scrofa*. Son aire de répartition est très vaste (**figure 1**) puisqu'elle s'étend en Europe, Indonésie, Japon, Afrique du Nord et Amérique où il a été introduit au début de ce siècle; on y dénombre 25 sous-espèces différentes (MARION, 1982). Partout, l'homme a effectué de nombreuses introductions qui ont souvent donné lieu à des croisements avec les porcs domestiques présents.



- |                             |                               |                                |                               |                                |
|-----------------------------|-------------------------------|--------------------------------|-------------------------------|--------------------------------|
| 1 : <i>S. s. barbarus</i>   | 2 : <i>S. s. bacticus</i>     | 3 : <i>S. s. castilianus</i>   | 4 : <i>S. s. scrofa</i>       | 5 : <i>S. s. meridionalis</i>  |
| 6 : <i>S. s. majori</i>     | 7 : <i>S. s. reiseri</i>      | 8 : <i>S. s. attila</i>        | 9 : <i>S. s. libycus</i>      | 10 : <i>S. s. nigripes</i>     |
| 11 : <i>S. s. sibiricus</i> | 12 : <i>S. s. cristatus</i>   | 13 : <i>S. s. andamanensis</i> | 14 : <i>S. s. jubatus</i>     | 15 : <i>S. s. peninsularis</i> |
| 16 : <i>S. s. vittatus</i>  | 17 : <i>S. s. milleri</i>     | 18 : <i>S. s. timorensis</i>   | 19 : <i>S. s. floresianus</i> | 20 : <i>S. s. papuensis</i>    |
| 21 : <i>S. s. tsivanus</i>  | 22 : <i>S. s. moupinensis</i> | 23 : <i>S. s. ussuricus</i>    | 24 : <i>S. s. coreanus</i>    | 25 : <i>S. s. leucomystax</i>  |

**Figure 1a.** Aire de distribution de quelques sous-espèces du sanglier (d'après les données de MARION, 1982).



**Figure 1b.** Aire de distribution de *Sus scrofa* (d'après les données de MARION, 1982; TISDELL, 1982; SWEENEY et SWEENEY, 1982; ERKINARO et al., 1982; VAN DER WEREE, 1982).

(in DARDAILLON, 1984)

Nous sommes donc en présence :

- soit de populations de porcs revenus à l'état sauvage (feral pig). C'est le cas des îles Hawaï où ils ont été amenés par les Polynésiens, de certaines îles du Sud-est asiatique ou de l'Australie où ils auraient été amenés par les aborigènes (PFEFFER, 1959; BAKER, 1976). Aux Etats-Unis, les "feral pigs" proviennent de porcs introduits par les colons espagnols au seizième et dix-septième siècles (WOOD et BRENNEMAN, 1977). Au début du siècle (1912), ces animaux se sont croisés avec des sangliers échappés d'élevage (BARRETT, 1977; CONLEY, 1977; JONES, 1979).
- soit de populations hybrides dont nous venons de parler.
- soit de populations de sanglier commun, menacées par la multiplication des élevages dans lesquels la provenance des animaux n'est pas toujours sûre.

Le sanglier européen a été domestiqué il y a 10000 ans (PROTSCH et BERGER, 1973); la domestication du sanglier chinois est plus récente : 4700 ans (FALVEY 1981). Nous dénombrons actuellement plus de 200 races issues de l'une ou de l'autre de ces deux sous-espèces ou de leur croisement (SIGNORET et al., 1975).

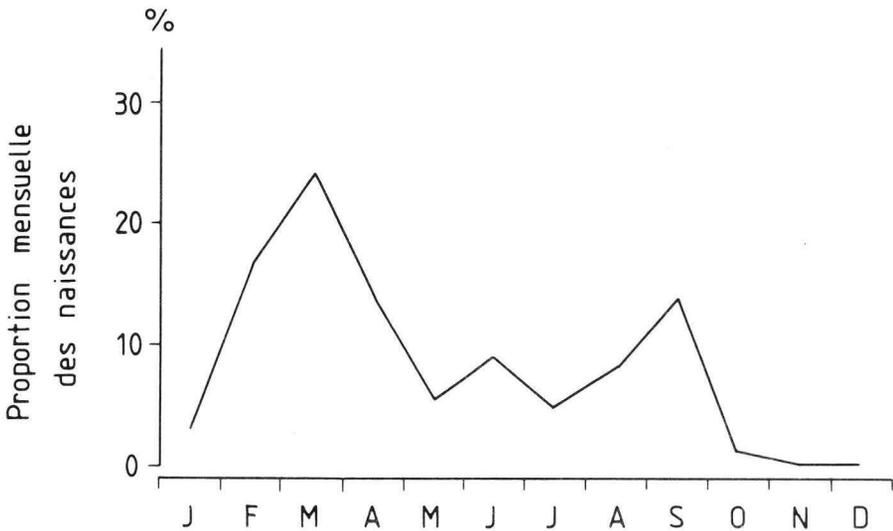
## **2. PARTICULARITES GENETIQUES DU GENRE *Sus*.**

De manière générale, le sanglier possède un caryotype à  $2n = 36$  alors que le porc domestique a 38 chromosomes; leurs hybrides sont à  $2n = 37$  (HENRY, 1969a). Une détermination du caryotype est souvent nécessaire pour connaître la pureté des animaux, surtout dans le cas des hybrides dont les caractères morphologiques ne permettent pas toujours de les reconnaître. Jusqu'à ces dernières années, les auteurs pensaient qu'à l'origine le sanglier avait un caryotype à 36 chromosomes et que la domestication avait entraîné une fission centrique sur une paire de chromosomes métacentriques donnant deux paires de chromosomes acrocentriques. Mais la découverte récente de sangliers à 38 chromosomes en Asie ainsi qu'en Europe occidentale et en Afrique du Nord repose le problème de l'origine du sanglier (ZIVKOVIC, 1971; TIKHONOV, 1974; BOSMA, 1976; POPESCU et al., 1980). Ces derniers émettent l'hypothèse que le porc serait issu de la domestication de souches de sangliers à  $2n = 38$  et que le caryotype du sanglier commun actuel serait passé de 38 à 36 chromosomes par fusion centrique d'un chromosome télocentrique ou submétacentrique (chromosome 15 ou 17) (TIKHONOV et TROSHINA, 1975; POPESCU et al., 1980; BOSMA et al., 1984; POPESCU et al., 1984).

Le porc corse pourrait être un cas typique de marronnage faisant suite à l'introduction par l'homme d'animaux domestiques au début du néolithique (sixième ou septième millénaire avant notre ère) (POPLIN, 1979). Il serait bon toutefois de vérifier l'hypothèse selon laquelle il existerait en Corse une souche-relique de sangliers à 38 chromosomes d'origine eurasiatique parvenus sur l'île lorsqu'elle touchait au continent (FRANCESCHI, 1978). Dans ce cas, les porcs corses seraient, pour une part au moins, des hybrides de sanglier à  $2n = 38$  et de porc.

### 3. REPRODUCTION

Suivant les milieux et les degrés d'hybridation, les femelles de sangliers peuvent mettre bas une ou deux fois par an et à n'importe quelle période de l'année. Chez le sanglier européen, la reproduction est marquée par une forte saisonnalité avec un pic de naissance au printemps et un anoestrus estival; la reprise des cycles en automne est d'autant plus précoce que la nourriture disponible est abondante. Il peut y avoir, dans les années exceptionnelles, deux périodes de naissance, la première en février ou mars et la seconde en septembre. La **figure 2** montre que c'était le cas, en 1985, en forêt de Chizé. La taille moyenne de la portée est de  $4,00 \pm 0,53$  (résultats personnels). Le sevrage a lieu aux alentours du troisième mois. Une autre caractéristique de la reproduction est la bonne synchronisation des oestrus des femelles d'un même groupe social entraînant des naissances très rapprochées dans le temps (MAUGET, 1980). En plus des rythmes cosmologiques, les relations interindividuelles semblent être un facteur déterminant sur la physiologie sexuelle des femelles de cette espèce. Il apparaît donc intéressant de développer des recherches sur la reproduction du sanglier dans une voie socio-physiologique. Le développement comportemental du jeune va donc se faire dans un univers complexe en interaction avec ses congénères, et aussi avec les autres femelles du groupe, sa mère génétique ou adoptive, puisque nous avons observé des échanges de marcassins entre les femelles d'un même groupe (DELCROIX et al., 1985; TEILLAUD, 1986).



**Figure 2.** Répartition des naissances pour l'année 1985 en forêt de CHIZE (*Sus scrofa* L.).

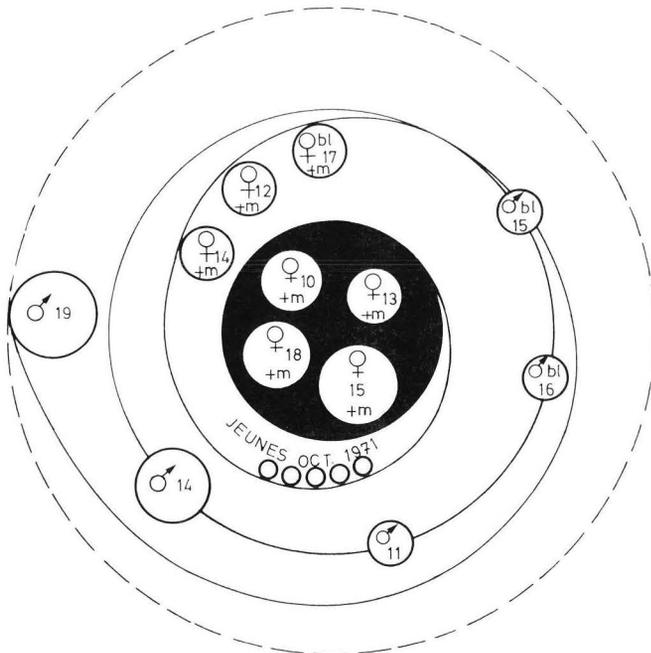
## 4. ORGANISATION SOCIALE

### 4.1. Généralités

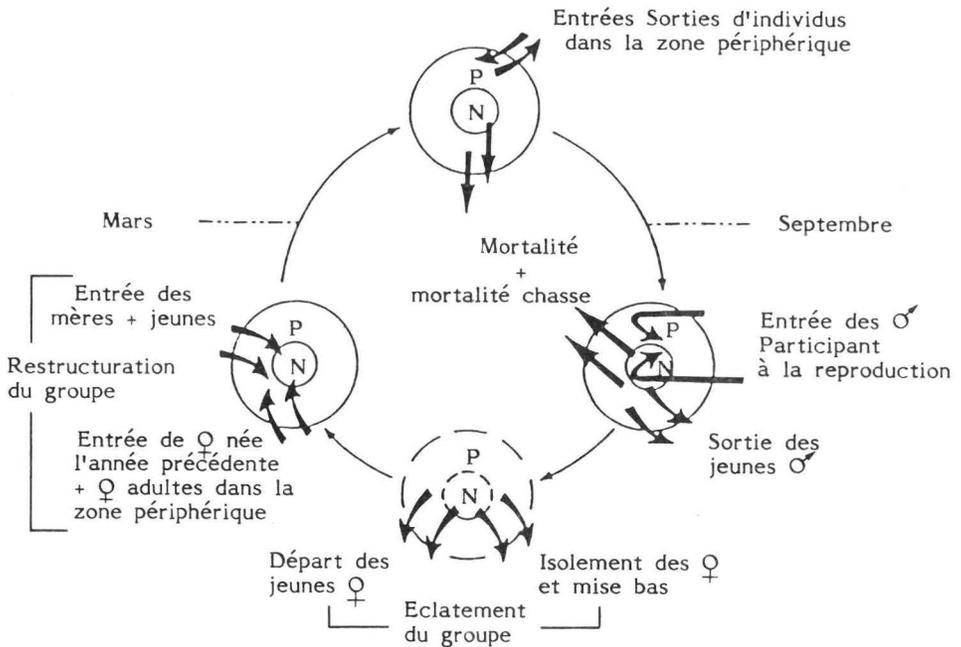
L'ensemble des études réalisées récemment en France (DOUAUD, 1983; JANEAU et SPITZ, 1984; DARDAILLON, 1984; MAUGET et al., 1984) et à l'étranger (FRADRICH, 1974; BARRETT, 1978; MARTYS, 1985) montre qu'il existe deux types fondamentaux d'association chez le sanglier :

- la plus fréquente et la plus stable est le groupe matriarcal comprenant une à six unités familiales (femelle avec ses jeunes jusqu'à 9 ou 12 mois selon le sexe).
- la moins fréquente, peu stable et temporaire, concerne les jeunes mâles (9 à 24 mois) exclus par les mâles adultes au moment du rut.

Les mâles adultes sont habituellement solitaires, sauf en période de rut; toutefois, dans des conditions très rudes comme dans les régions au Nord de l'URSS, ZAREV (1980) a observé des groupes comprenant des femelles avec un mâle adulte. Un exemple de l'organisation sociale de base est représenté sur la **figure 3**. Dans ce schéma, chaque individu est représenté par un cercle dont le diamètre est proportionnel au rang hiérarchique. Le rond central représente le noyau du groupe. Il est formé, dans le cas étudié, de la réunion de quatre unités sociales de base (= femelles + marcassins). Les animaux périphériques sont représentés sur une spirale schématisant la possibilité d'association avec les animaux du noyau. Leur éloignement par rapport au centre est proportionnel à leur fréquence d'association avec le noyau. Le cycle annuel des variations de l'organisation sociale, représenté sur la **figure 4**, est marqué par deux événements biologiques importants : le rut et la mise-bas.



**Figure 3.** Structure et organisation du groupe "Secteur I, 1972". (MAUGET, 1980)



**Figure 4.** Evolution schématique des groupes (N noyau - P individus périphériques) (in MAUGET et al., 1984).

Au moment de la mise bas, les femelles adultes s'isolent et les jeunes femelles s'éloignent. Puis, deux semaines après la mise bas, les différentes unités familiales se reconstituent; les jeunes femelles regagneront le groupe et constitueront les animaux périphériques. C'est à l'intérieur de ce groupe que se mettront en place, au cours de l'ontogénèse, les mécanismes de la socialisation des jeunes. Au moment du rut, les mâles participant à la reproduction vont s'associer aux groupes matriarcaux; les jeunes mâles s'éloignent volontairement du groupe ou en sont chassés par un mâle adulte. Ces derniers peuvent ou non réintégrer le groupe après le rut (SNETHLAGE, 1957; NASIMOVIC, 1966). A cette époque, DARDAILLON (1984) en Camargue observe des groupes mixtes comprenant 18 sangliers. Ces variations annuelles sont affectées par la mortalité naturelle et par la mortalité due à la chasse; le taux de mortalité annuelle est de 60 %.

Il paraît intéressant de replacer l'organisation sociale du sanglier dans un contexte plus général qui est celui des ongulés. Toutefois, la grande variété des organisations sociales au sein de ce groupe zoologique comprenant plus de 200 espèces réparties dans les milieux les plus divers donne à une classification un aspect un peu dérisoire. Le **tableau 1** présente une évolution des systèmes sociaux basée sur la taille et la cohésion des groupes (classification adaptée de WILSON, 1975).

**Tableau 1.** Exemples de types d'organisation sociale chez les ongulés. Classification adaptée de WILSON (1975), basée sur la taille et la cohésion des groupements (♀ + jeunes) (in MAUGET, 1980).



: ♀ dominante



: ♂ dominant

♂	♀	EXEMPLES		REFERENCES	
●	○	Rhinocéros noir	<i>Diceros bicornis</i>	MUKINYA, 1973	Classe S : solitaire
●	○	Rhinocéros blanc Elan Chevreuil	<i>Cerathotherium simum</i> <i>Alces alces</i> <i>Capreolus capreolus</i>	OWEN-SMITH, 1971 PEEK et al., 1974 PRIOR, 1968	
●	○	Cerf de Virginie Mouflon de Corse Sanglier	<i>Odocoileus virginianus</i> <i>Ovis musimon</i> <i>Sus scrofa</i>	HIRTH, 1977 PFEFFER, 1967	
●	○	Phacochère Hylochère	<i>Phacochoerus aethiopicus</i> <i>Hylochoerus meinertzhageni</i>	CLOUGH, 1969 D'HUART, 1976	Classe N : petits groupements 2-10
●	○	Potamochère	<i>Potamochoerus porcus</i>	SKINNER et al., 1976	
●	○	Pécaris	<i>Dicotyles tajacu</i>	SOWLS, 1974	
●	○	Harems saisonniers : Cerf élaphe Pronghorn Generuk	<i>Cervus elaphus</i> <i>Antilocapra americana</i> <i>Litocranius walleri</i>	LINCOLN, 1970 KITCHEN, 1974 LEUTHOLD, 1978	
●	○	Harems permanents : Chevaux sauvages (Camargue) Zèbres de montagne, Hartmann, de Burchell <i>Equus zebra zebra</i> , <i>E. z. hartmannae</i> , <i>E. burchelli</i>		Von GOLDSCHMIDT-ROTHSCHILD et al., 1978 KLINGEL, 1968, 1969	Classe N : troupeaux 10-100n
●	○	Gnous Gazelles Mouflon (Canada) Éléphants	<i>Connochaetes taurinus</i> <i>Gazella granti</i> , <i>G. thomsonii</i> <i>Ovis canadensis</i> <i>Loxodonta africana</i>	ESTES, 1969 WALTHER, 1972, 1978 BERGER, 1979 DOUGLAS-HAMILTON, 1973	

On part de l'état solitaire S (rhinocéros noir) caractérisé par la vie solitaire des mâles et des femelles, le rapprochement ne se faisant qu'au moment du rut et l'éclatement de l'unité mère-jeunes au sevrage, pour arriver aux exemples de harems permanents (classe N, cas de l'éléphant) constituant des troupeaux mixtes de plus de 100 animaux, à l'intérieur desquels les réseaux d'interrelations sont très complexes. Entre ces deux extrêmes se trouvent de nombreux intermédiaires allant vers une complication des réseaux interactifs par une augmentation du nombre d'individus par groupe, la participation ou non des mâles au groupe et d'autres facteurs non représentés sur ce schéma. Le sanglier fait partie de la classe intermédiaire (n de 2 à 10) caractérisée par de petites unités très unies de femelles. Contrairement au sanglier, les mâles de phacochère peuvent rejoindre les groupes matriarcaux également après les mises bas (FRADRICH, 1965; HENDRICH, 1972); c'est également le cas de l'hylochère (DOHNOFF, 1942) et du potamochère (SKINNER, 1976) mais ces derniers ont un système de reproduction monogame.

Pour simplifier au maximum, à partir du sociotype - 1 femelle + jeunes - commun à toutes les espèces d'ongulés, l'évolution se fait par multiplication du nombre de ces unités de base et par participation du ou des mâles dans les systèmes sociaux.

L'exemple suivant va relativiser, par l'introduction de paramètres non pris en compte dans cette classification, l'évolution ainsi décrite par WILSON.

#### **4.2. Comparaison des structures sociales du sanglier en milieu forestier (Forêt de Chizé) et en milieu de moyenne montagne (Massif du Caroux-Espinouse).**

Avant de présenter les premiers résultats que nous avons obtenus, il convient de rappeler le cadre théorique, celui de la socioécologie, dans lequel nous nous plaçons : les variations saisonnières de la structure sociale des animaux sauvages sont dépendantes des conditions écologiques de l'habitat, de la démographie ainsi que de la nature et de la complexité des interactions qui lient les individus appartenant à un groupe (GAUTHIER, 1982).

##### **4.2.1. Taille des groupes.**

La figure 5a montre que les sangliers sont plus fréquemment rencontrés solitaires à Chizé (55,2 % des observations) que dans le Massif du Caroux-Espinouse (31,9 % des observations) alors que dans ce massif, les groupes de 2 à 9 individus sont davantage représentés qu'à Chizé. La fréquence d'occurrence des diverses classes de taille est significativement différente entre les deux massifs (test du Chi carré = 28,34 pour  $p < 0,001$ ).

##### **4.2.2. Composition des groupes.**

Les sangliers sont classés en trois catégories d'individus, les critères d'âge et de sexe étant difficiles à déterminer pour cette espèce :

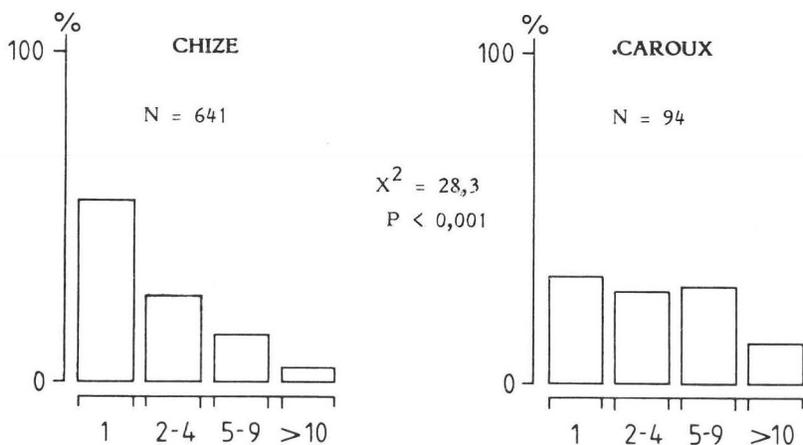
- les marcassins caractérisés par une livrée rayée (0-4 à 5 mois);
- les bêtes rousses (de 5 à 12 mois); leur poids peut aller jusqu'à 40 kg;
- les gros pesant plus de 40 kg.

Nous avons observé les types de groupe suivants :

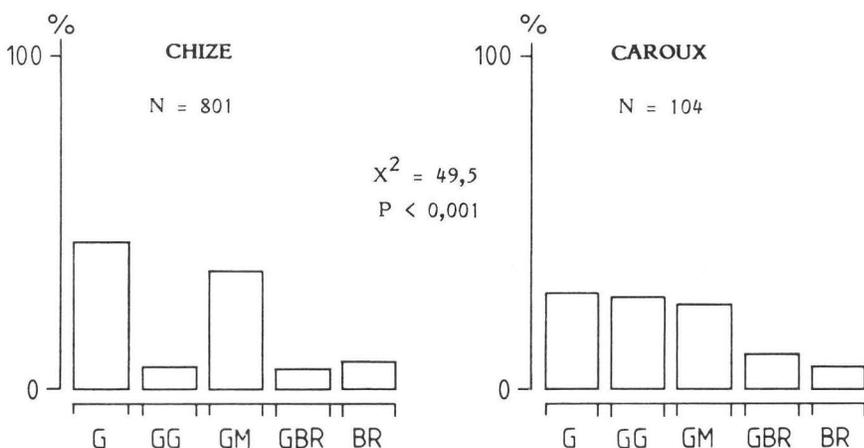
- gros isolé;
  - groupe de gros;
  - groupe matriarcal séparé en gros + marçassins et gros + bêtes rouges.
- Les gros, dans ce cas, sont essentiellement des femelles; nous n'avons reconnu de manière certaine que deux groupes matriarcaux avec un mâle (0,2 % des observations).
- groupe de bêtes rouges.

Nous avons également observé six fois (0,7 %) des groupes composés de gros, de marçassins et de bêtes rouges.

La **figure 5b** montre des différences très significatives des proportions des différents types de groupe entre les deux massifs (test du Chi carré = 49,5 pour  $p < 0,001$ ) portant essentiellement sur la ventilation des gros au sein de groupes.



**Figure 5a.** Fréquence d'occurrence des diverses classes de taille dans les deux massifs.



**Figure 5b.** Fréquence d'occurrence des divers types de groupe dans les deux massifs.

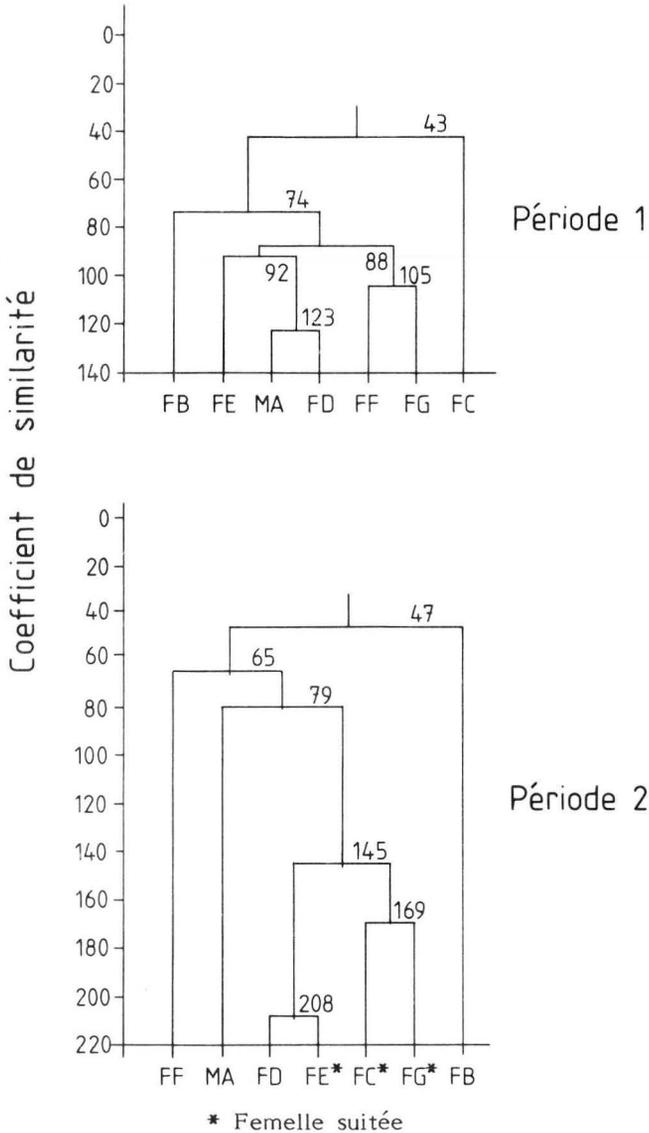
La proportion des groupes matriarcaux (Chizé : 41,5 % et Caroux : 36,6 % n'est pas significativement différente des résultats obtenus par DARDAILLON (1984) en Camargue (43,46 %). Le nombre moyen d'individus par groupe à Chizé est très significativement inférieur à celui du Caroux (2,5 contre 4,4) (test des moyennes,  $p < 0,001$ ). Ce résultat est à relier avec la grande proportion des individus solitaires à Chizé. Si le groupe matriarcal est le type le plus fréquemment rencontré dans les deux massifs, une analyse plus détaillée montre qu'à Chizé 69,2 % de ces groupes sont réduits à une unité familiale.

Un milieu forestier (100 % de recouvrement en forêt de Chizé contre 38,4 % au Caroux) favorise la formation de groupes de petite taille (2,5 individus par groupe en moyenne à Chizé contre 4,4 au Caroux). La réduction des groupes matriarcaux à une unité familiale à Chizé (69,2 %) correspond à ce qu'a observé SNYCKERS (1967) dans des conditions de pénurie alimentaire, conditions existant à Chizé à partir du mois de septembre avec, en plus, une surdensité en sangliers (22 individus aux 100 hectares). Des observations semblables ont été réalisées chez les ongulés (LEUTHOLD, 1970, sur l'impala; WALTHER, 1972, sur la gazelle de Grant; JARMAN, 1974, sur les antilopes africaines; HIRTH, 1977, sur le cerf à queue blanche; SCHAAL, 1982, sur le daim; ALADOS, 1985, sur le bouquetin ibérique) mais également chez les macropodes (SOUTHWELL, 1984a et b) et chez les primates (ROWELL, 1967; CROOK, 1970; BOURLIERE, 1985). CROOK et JARMAN émettent comme hypothèse que la répartition et la faible disponibilité des ressources alimentaires en milieu forestier sont corrélées avec une diminution de la taille des groupes et que la végétation dense (cas à Chizé) altèrent les communications interindividuelles, la coordination des activités du groupe et donc provoque la dispersion des individus (GAUTHIER, 1982). La forte proportion d'individus isolés à Chizé, contrairement au Caroux, et l'éclatement des unités matriarcales pourraient être expliquées par cette hypothèse. D'autre part, les grands froids sévissant dans le Nord de l'Asie centrale entraînent la formation de grands groupes (SLUDSKII, 1956 cité par SINGER et ACKERMANN, 1981). Il sera intéressant, dans cette perspective, de vérifier l'impact de deux hivers froids sur la structure sociale des sangliers du Massif du Caroux où les conditions d'enneigement ont été exceptionnelles. TINBERGEN (1951), EISENBERG (1966), HAMILTON (1971), KILTIE et TERBORG (1983) discutent la valeur adaptative du regroupement en milieu découvert comme une défense contre d'éventuels prédateurs; l'habitat forestier, par contre, favoriserait une stratégie dissimulatrice pour de petites unités. Or, en France, nous ne connaissons pas de prédateurs du sanglier. Pour finir, il nous restera à tester l'effet de la densité, surtout pour Chizé, sur les modalités de groupement des animaux et le comportement des mâles. Les deux exemples montrent l'écodépendance des structures sociales des animaux sauvages (GAUTHIER, 1982; BON et al., 1986).

##### **5. DEFINITION DU STATUT SOCIAL INDIVIDUEL ET DE SES MODIFICATIONS LIEES A LA PARTURITION.**

Dans une précédente publication, nous avons mis en évidence le rôle du statut social individuel défini comme la somme des capacités sociales des différentes interactions, pour chaque individu, dans le choix des stratégies alimentaires (TEILLAUD, 1986). Nous allons nous intéresser dans ce travail aux affinités interindividuelles liées à l'activité alimentaire. Il nous est apparu important d'insister sur ce point car le paramètre choisi pour décrire les affinités (coefficient de similarité défini par MORGAN et al., 1976) est un bon descripteur, dans notre cas, à la fois du comportement alimentaire des sangliers et de leurs relations sociales.

En effet, il existe une corrélation significativement positive ( $p < 0,05$  avant les mises bas et  $p < 0,01$  après) entre les coefficients de similarité et l'item "approcher". Ceci signifie que l'accès aux mangeoires dépend des affinités interindividuelles traduites en particulier de l'approche. La cohésion du groupe des femelles suitées est basée sur ce type de relation : la **figure 6** montre que les parturitions ont entraîné des changements d'affinité. Contrairement à la première période, les trois femelles suitées (FC, FE, FG) ont des relations préférentielles avec la femelle FD (mise bas en juillet). Nous avons également observé que ces trois femelles, au cours de la journée, se couchaient côte à côte dans le même nid. Comme nous le verrons par la suite, la formation de ce sous groupe a permis des adoptions et des échanges de marcaffins ainsi qu'une bonne synchronisation des séquences de tétée.



**Figure 6.** Dendrogrammes des affinités sociales en situation alimentaire.

L'établissement de liens préférentiels reposant sur l'item "**Approcher**" suggère l'importance des actes affiliatifs dans l'organisation sociale d'un groupe de sangliers, alors que jusqu'à présent les auteurs ont surtout étudié la structure hiérarchique des groupes sur la base de relations agonistiques (BEUERLE, 1975; MAUGET, 1980; MARTINEZ-RICA, 1981; BUTTINGER, 1984). Comme le pensent KILEY (1977), KILEY-WORTHINGTON (1978) à la suite des travaux de GARTLAN (1968) sur le rôle des actes affiliatifs dans l'organisation des sociétés de mammifères, nos résultats (cf. TEILLAUD, 1986) suggèrent qu'une hiérarchie de dominance est induite par la captivité et par l'augmentation des manifestations agressives en alimentation restreinte ou au cours d'épreuves de compétition alimentaire.

## **6. SOCIALISATION DES JEUNES.**

Dans une revue bibliographique sur la dynamique des relations mère-jeunes chez les ongulés, DARDAILLON (1980) montre que la socialisation au sein de ce groupe et en particulier chez le sanglier passe par les trois stades décrits par HARLOW et HARLOW (1961) chez le macaque rhésus :

### **1° Phase d'isolement.**

Les femelles restent avec leurs jeunes dans le nid durant les premiers jours après la mise bas (15 jours pour le sanglier).

### **2° Phase de regroupement.**

Les femelles suivies de leurs jeunes vont reformer un groupe matriarcal. Cette période qualifiée de "stade ambivalent" est une étape clef de la socialisation des jeunes par la diversification et l'augmentation de fréquence de leurs interactions interindividuelles ainsi que des jeux les préparant à la vie adulte (AUTENRIETH et FICHTER, 1975; VANDENBERG, 1978).

### **3° Phase de séparation maternelle et de rejet.**

Ce stade est l'aboutissement du processus de sevrage et de la socialisation du jeune : il y a rupture du lien qui l'unissait à sa mère. Ainsi sur la base des compétences écologiques et sociales qu'il aura acquises au cours de l'ontogénèse, il va s'insérer dans son propre univers.

## **6.1. Ontogénèse du comportement "Tétée".**

L'allaitement a été particulièrement bien étudié chez le porc domestique (SIGNORET, 1969; HARTSOCK et al., 1977; SCHEEL et al., 1977; FRASER, 1980, 1984; HEMSWORTH, 1978; BRYANT et al., 1983; JUNGST et KUHLERS, 1983; LEWIS et HURNIK, 1985). Cinq phases sont habituellement décrites :

### **1° Rassemblement des porcelets sur les mamelles.**

La productivité différentielle des mamelles de la truie occasionne des combats entre porcelets pour établir le "teat order", ordre à la mamelle qui reste constant pendant toute la durée de l'allaitement. Les auteurs observent une corrélation positive entre la croissance des porcelets et leur position antérieure sur les mamelles. L'adoption par la femelle d'une posture de tétée en décubitus latéral et des grognements initiateurs déclenchent le début de cette phase mais la femelle peut être occasionnellement sollicitée par les jeunes (FRASER : 1974, 1980, 1984).

## 2° Les prémassages.

Cette phase consiste en une stimulation des mamelles qui entraîne un grognement rythmique de la femelle provoquant le rapprochement des porcelets éloignés.

## 3° La tétée.

Elle commence par des mouvements lents de la tête des porcelets (20 secondes) contemporains d'une augmentation de fréquence des grognements de la femelle. La tétée proprement dite (4°) est caractérisée par des mouvements très rapides des jeunes (15 à 25 secondes). Chez ces animaux, le lait est obtenu par léchage.

## 5° Les postmassages.

A la fin de la prise de lait, la fréquence des grognements diminue. Les porcelets changent de mamelle et continuent à frotter souvent assez longtemps après l'éjection de lait.

La rythmicité stricte des périodes d'allaitement, due à un fonctionnement physiologique particulier (cyclique) des femelles de cette espèce, ainsi que la courte durée d'éjection du lait ont une conséquence très importante sur le comportement des jeunes puisque ils doivent se trouver rassemblés au moment de l'éjection du lait sous peine d'avoir à attendre la séquence suivante. Le répertoire très riche des vocalisations de la femelle aurait comme fonction de rassembler les jeunes et de coordonner leurs mouvements.

Comme nous ne disposons que de peu d'informations sur la tétée chez les sangliers, une étude sur l'enchaînement séquentiel et sur les modifications de ce comportement jusqu'à une période de présevrage (11 semaines) a été entreprise avec des animaux en captivité. Nous avons décrit 13 items comportementaux dont 12 nous ont servi à construire la séquence :

"Frotter les flancs" FF, "Bouter les mamelles" BM, "Changer de position" CP, "Flairer" F, "Bousculer" B, "Prémassages lents" PRL, "Prémassages rapides" PRR, "Marteler" M, "Prise de lait" T, "Retour au groin" RG, "Postmassages lents" POL, "Postmassages rapides" POR. La séquence de tétée est soit initiée par la femelle en adoptant la posture de tétée soit par les jeunes en frottant les flancs de la femelle. Contrairement à ce qui se passe chez le porc, nos observations ainsi que celles de GUNDLACH (1968) montrent que le deuxième cas est le plus fréquent. La femelle déclenche la fin de la séquence en se couchant sur le ventre. L'organisation séquentielle représentée sur la **figure 7** montre :

- un enchaînement assez linéaire. Les items FF-CP-PRL-T-POL se suivent avec une fréquence d'association supérieure à 60 %. A la fin de la séquence, les marcassins changent de position et recommencent à bouter les mamelles (13 %) et à frotter les flancs (11 %). Les retours au groin associés à des contacts naso-nasaux interviennent avant les prémassages, avant la prise de lait, avant et après les postmassages. GUNDLACH (1968) note que la fréquence de ce comportement diminue au cours du temps et disparaît vers la troisième semaine. Il émet l'hypothèse que ce contact olfactif permettrait la reconnaissance individuelle et renforcerait les liens entre la femelle et ses jeunes; la baisse de fréquence que nous avons également observée nous amène à penser que ce type de relation témoignerait, en plus de la reconnaissance individuelle, de l'apprentissage par le marcassin du déroulement de la séquence de tétée. Les résultats concernant l'évolution hebdomadaire de la durée de l'allaitement confirment cette hypothèse.



- une séparation de l'enchaînement en 4 phases principales :
  - phase 1 : "Appropriation des mamelles" FF, CP, BM, B, F;
  - phase 2 : "Prémassages" PRL, PRR;
  - phase 3 : "Téter M, T;
  - phase 4 : "Postmassages" POL, POR.

Malgré un appareil performant de prise de son, nous n'avons pas enregistré de vocalisation chez la femelle de sanglier comparable à celle du porc. Ceci constitue un argument supplémentaire en faveur de l'hypothèse que nous avons émise précédemment : il y aurait donc une homologie fonctionnelle entre les retours au groin associés à des contacts naso-nasaux chez le sanglier et les vocalisations émises par la truie au cours de l'allaitement. Chaque séquence de tétée est séparée de la suivante par 55 +/- 2 minutes (DELCROIX et al., 1985). Durant cet intervalle de temps, la femelle et ses jeunes restent au repos; il arrive parfois qu'un ou plusieurs marcassins continuent à frotter les flancs de leur mère après qu'elle se soit remise sur le ventre.

Nous allons maintenant présenter les modifications hebdomadaires de ce comportement.

On peut tirer tous les faits suivants de la **figure 8** :

- les durées moyennes des différentes phases varient entre 34 +/- 2 sec. (phase 3) et 77 +/- 15 sec. (phase 4);

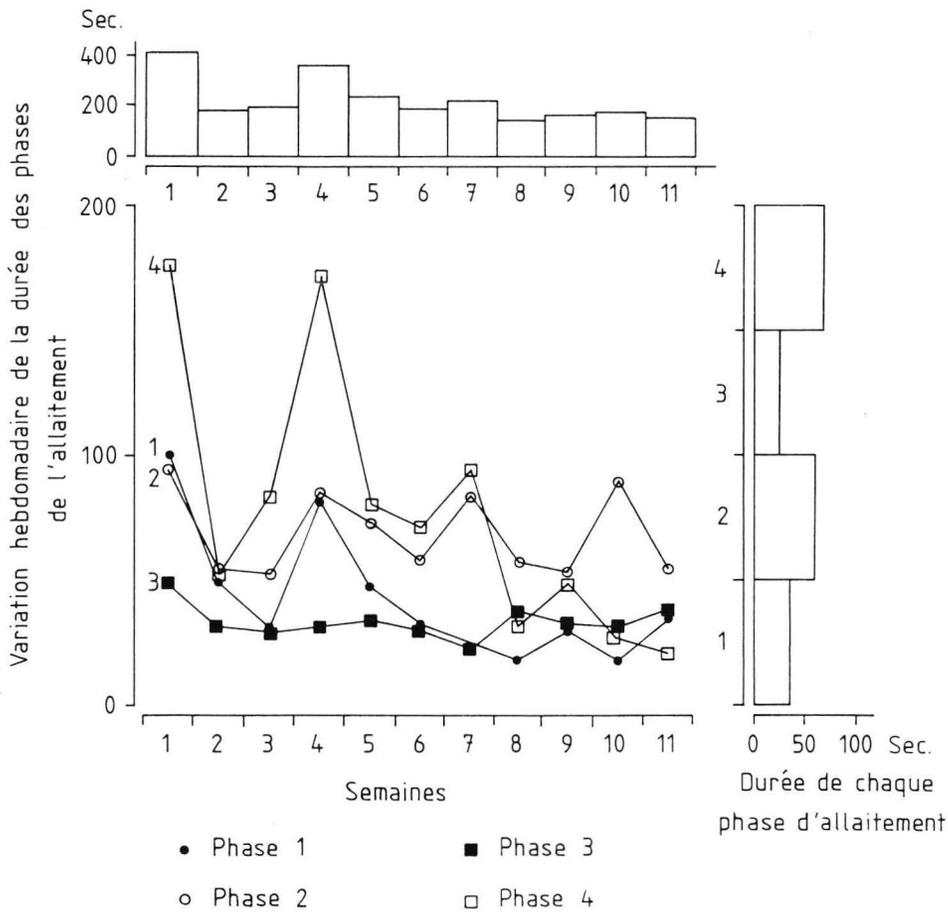
- la durée de l'allaitement diminue de manière significative entre la première et la deuxième semaine puis reste constante excepté une augmentation en quatrième semaine;

- les phases 1, 2, 4 suivent une évolution comparable bien que plus irrégulière pour la phase 2;

- après une diminution en deuxième semaine, la durée de la phase 3 reste remarquablement constante. Les résultats obtenus par GUNDLACH [diminution de la durée des prémassages après le quatrième jour, date à laquelle s'installe "le réflexe de prémassage"; diminution de la durée de la prise de lait à partir du cinquième jour (56 à 45 sec. contre 49 à 32 sec. dans notre cas); grande variation de la durée des postmassages due au comportement des jeunes] se rapprochent de nos observations. La durée totale de l'allaitement est de 223 sec. contre 150 sec. pour GUNDLACH. Cette différence peut s'expliquer par l'augmentation inattendue en quatrième semaine de la durée de l'allaitement.

Dans la dernière partie, une analyse causale est proposée pour comprendre l'augmentation de la durée de l'allaitement en quatrième semaine.

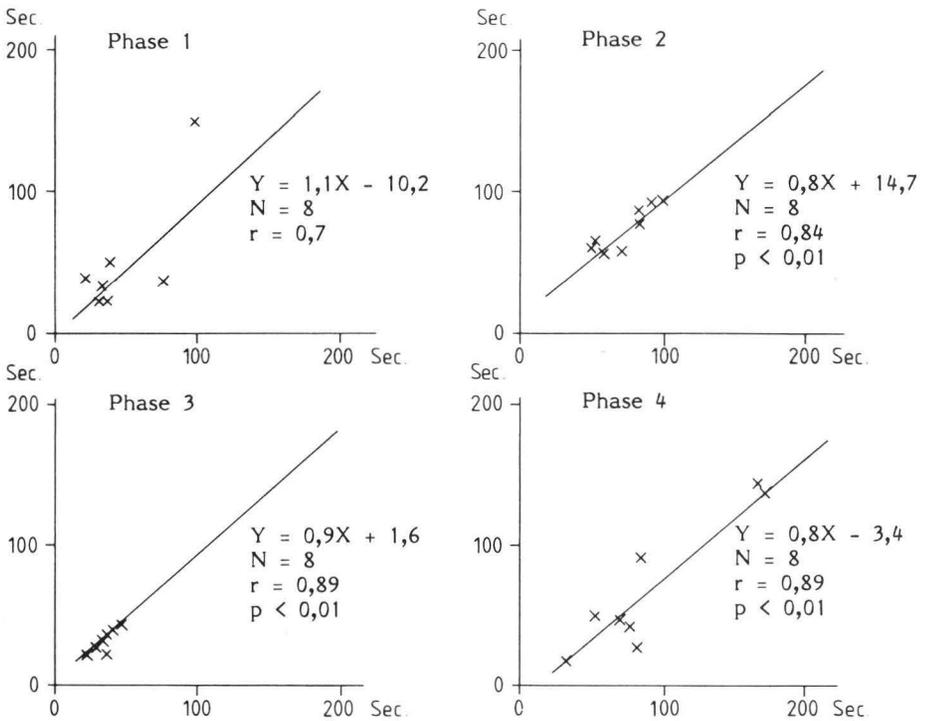
Nous émettons comme hypothèse que l'adoption des jeunes de la femelle FE par la femelle FG a entraîné une désorganisation de la séquence d'allaitement par l'augmentation de la durée de ses différentes phases. Pour tester cette hypothèse, nous avons calculé une régression mathématique entre les évolutions des durées des 4 phases de la tétée avec ou sans adoption des JE. Si la régression n'est pas linéaire (corrélation non significative), l'hypothèse sera vérifiée. Les résultats sont consignés sur le **tableau 3** et représentés sur la **figure 9**.



**Figure 8.** Ontogénèse de l'allaitement chez le sanglier.

**Tableau 3.**

	PHASE 1	PHASE 2	PHASE 3	PHASE 4
EQUATION	$Y = 1,1X - 10,2$	$Y = 0,8X + 14,7$	$Y = 0,9X + 1,6$	$Y = 0,8X - 3,4$
TEST	$r = 0,70$	$r = 0,84$	$r = 0,89$	$r = 0,89$
	*	$p < 0,01$	$p < 0,01$	$p < 0,01$



**Figure 9.** Corrélation durée moyenne de la tétée pour JC, JE, JG - durée de la tétée pour JG.

Il ressort de ces résultats que l'adoption des JE entraîne une augmentation significative de la durée de la phase 1 en quatrième semaine; l'hypothèse est donc vérifiée uniquement en ce qui concerne l'appropriation des mamelles par les marcassins. L'arrivée des marcassins JE a entraîné une désorganisation de l'ordre de tétée ("Teat order") établi par les marcassins JG avant l'adoption; d'autres combats ont eu lieu pour établir le nouvel ordre aux mamelles. Les marcassins ont ensuite conservé la même place pour téter; ces résultats confirment les mécanismes de mise en place du "Teat order" (FRASER, 1974).

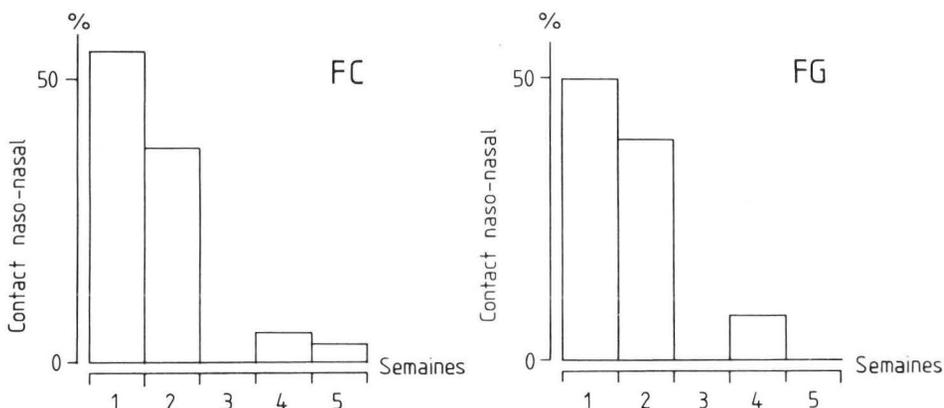
## 6.2. Développement du comportement social des jeunes en relation avec l'acquisition des stratégies alimentaires.

Notre travail a porté uniquement sur une période précoce de la vie du jeune sanglier (5 semaines), correspondant à la première et à une partie de la deuxième phase de l'évolution de HARLOW et HARLOW. La séparation entre les deux phases, intervenant à la fin de la deuxième semaine, est très nette.

### 6.2.1. Phase de dépendance.

Cette période est caractérisée par une dépendance nutritionnelle stricte vis à vis de la mère génétique ou adoptive. Toutefois, dès les premiers jours, nous observons des actes tels que "Fourir", "Explorer", "Tirer sur les herbes", mais il n'y a pas d'absorption de nourriture. De tels comportements vont s'orienter de plus en plus systématiquement vers une recherche et une prise de nourriture qui deviendra effective à la fin de la deuxième semaine. "Tirer sur les herbes" est également interprété comme une ébauche de l'activité de construction de la litière ou du nid (MARTYS, 1982).

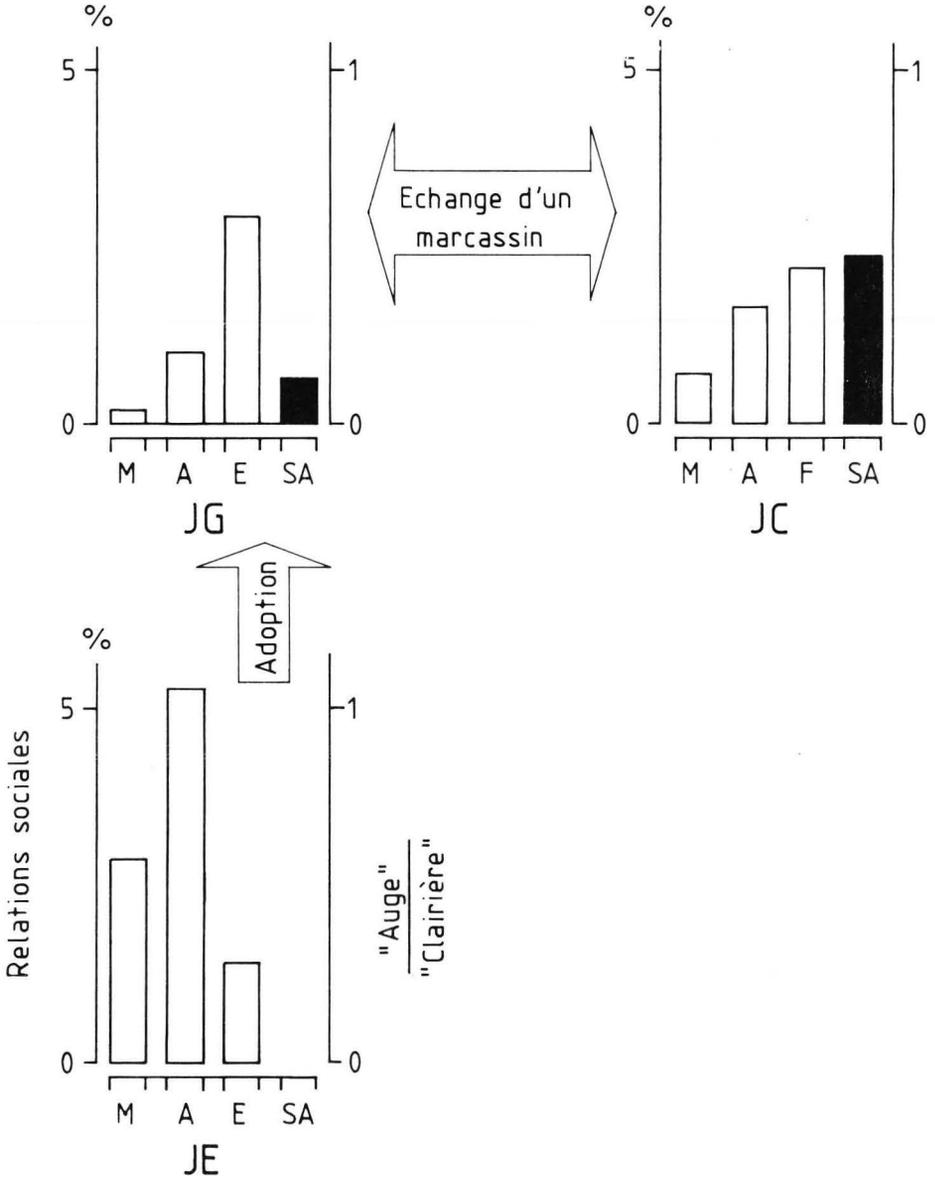
Les relations sociales des marcassins à cette période sont essentiellement orientées vers la mère; des comportements tels que "Comportement de contact", "Regroupement-contact", "Contact naso-nasal et naso-anogénital", "Se dresser sous la mère", souvent observés durant la période diurne, aident à une bonne thermorégulation des jeunes et expriment leur dépendance par rapport à la mère. La **figure 10** montre que la séparation entre les deux phases est très nette : la fréquence des contacts mère-jeunes est réduite en deuxième phase. Les interactions mère-jeunes, au cours de cette période, seront essentiellement à l'initiative des jeunes.



**Figure 10.** Fréquence des contacts naso-nasaux émis par les femelles vers leurs jeunes.

**6.2.2. Phase d'émancipation.**

Cette phase se caractérise par l'établissement des stratégies alimentaires des jeunes. Les marçassins commencent à manger de l'herbe à la fin de la deuxième semaine et à manger dans les mangeoires en quatrième semaine. Il apparaît des différences assez nettes entre les deux portées de marçassins; la **figure 11** en témoigne :



**Figure 11.** Comportement social et alimentaire des jeunes.

Les marçassins JC acquièrent une stratégie de type "Auge" alors que JG développerait une stratégie de type "Clairière" comme leurs mères respectives (TEILLAUD, 1986). Les marçassins de la femelle FE adoptent la stratégie alimentaire de leur mère adoptive. Nous remarquons également que les JE échangent plus fréquemment des actes affiliatifs avec leur mère adoptive que ne le font JC et JG. Ces actes auraient donc un rôle dans la reconnaissance interindividuelle. Les marçassins de la femelle FG ont la fréquence la plus élevée pour l'item "Eviter"; il apparaît une corrélation positive entre les relations sociales adultes-jeunes et le développement des stratégies alimentaires des jeunes : plus la capacité sociale de "Eviter" est élevée, plus la stratégie alimentaire est de type "Clairière" (cas des JG). D'autre part, nous retrouvons chez les jeunes les habitudes alimentaires de leur mère génétique ou adoptive, habitudes elles-mêmes corrélées avec leur statut social puisque nous avons montré dans une publication récente que la femelle FC était de type "Auge" et dominante contrairement à la femelle FG. Ces résultats montrent l'importance du rôle de la mère puis de celle du groupe dans le développement comportemental des jeunes. La grande cohésion du sous groupe des femelles suitées a permis des adoptions et des échanges de marçassins, ce qui semble être une caractéristique propre aux suinés (BYERS, 1983) bien que PRESCOTT (1981) l'observe occasionnellement chez le lama. L'adoption des marçassins de la femelle FE par la femelle FG a une conséquence très importante sur leur développement comportemental puisqu'ils adoptent le même type de stratégie alimentaire que cette dernière. Ce mécanisme d'acquisition du statut social, par le lien durable des jeunes à leur mère, a été décrit chez les cercopithèques (HORROCKS et HUNTE, 1983) alors que chez le bison et les ongulés de type "Hider" l'acquisition du rang social ne dépendrait pas de celui de la mère, les jeunes restant souvent à l'écart de celle-ci (REINHARDT, 1981). Nos résultats ne suffisent pas, bien sûr, pour énoncer des généralisations sur la socialisation des jeunes au sein d'un groupe de sangliers mais ils permettent néanmoins d'émettre des hypothèses notamment sur le rôle de la mère génétique ou adoptive. Des recherches plus longues jusqu'à la période d'éloignement des jeunes du groupe matriarcal en milieu naturel sont nécessaires pour apprécier la composante de l'habitat dans la socialisation des marçassins. Ce lien systémique habitat-structuration sociale constitue le cadre théorique de notre future démarche (déductive) de recherche : les deux sous-systèmes, Individu et Univers couplés (VARELA emploie le terme de couplage par clôture) déterminent, par leur coadaptation, la cohérence interne et l'autonomie d'un système dans lequel l'observateur-descripteur n'est pas étranger à sa dynamique constructiviste mais au contraire intervient en tant que concepteur (CAMPAN et al., 1986).

## CONCLUSION

J'insisterai sur trois points qui me semblent particulièrement importants :

- l'écodépendance des structures sociales;
- l'incroyable complexité du réseau interactif entre les individus d'un groupe social marque le haut degré de développement des stratégies collectives et individuelles;
- l'importance des relations affiliatives dans la cohésion du groupe et dans l'élevage des jeunes : après la mise bas, un sous-groupe, uni par des relations préférentielles de femelles suitées, s'est formé au sein duquel des échanges et des adoptions ont eu lieu. Comment interpréter de tels systèmes sociaux où le collectif aide au développement des stratégies individuelles ?

L'approche de GAUTHIER (1985), à partir des idées de CAPRA, offre une voie nouvelle et fructueuse pour la compréhension des organisations sociales et de leur évolution en tant que systèmes auto-organisés dont l'Opposition-Complémentarité des deux tendances sociales (une tendance affirmative traduisant la dominance d'un individu sur les autres animaux du groupe et une tendance intégrante permettant à l'animal de fonctionner comme la partie d'un tout) représente les deux extrêmes du système. Un tel système est caractérisé par :

- l'auto-entretien avec la production des jeunes qui par les processus de socialisation vont progressivement s'intégrer au groupe;
- l'auto-transformation; il y a possibilité d'évolution des systèmes par création de nouveauté (cf. la protoculture chez les macaques).

Si l'on se place dans une perspective ontogénétique (exemple : socialisation des sangliers) qui est une situation propre de l'auto-organisation (1), les deux tendances opposées et complémentaires vont en fait se fondre dans une globalité relationnelle et cohérente (émergence phénoménale du système) qui sera le garant de la diversité du système. Nous revenons ainsi à la définition de VARELA (1983) : "Tout comportement auto-organisé est engendré par la diversité de la cohérence interne d'un système opérationnellement clos". La globalité se retrouve dans ce que j'ai résumé par "Le collectif aide à l'individuel". On le retrouve également dans le discours du sociologue LIVET qui explique la genèse de l'émergence des comportements collectifs à partir d'émancipations individuelles (autoconstitution du social).

Nous voyons, par ces exemples, que l'explication de la fonction des systèmes vivants doit être cherchée en intégrant les acquis de la physique (systèmes auto-organisés), de la sociologie et non plus seulement de la biologie qui par ses modes d'explication finaliste a longtemps contribué à retarder notre compréhension des phénomènes observés. A l'instar de la physique quantique, la biologie se doit d'aller vers une épistémologie contemporaine cherchant à construire le monde par la spécification réciproque d'une unité et de son univers.

## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier le personnel technique et scientifique des deux réserves nationales de chasse (Chizé et Caroux) ainsi que Raymond CAMPAN pour l'élaboration et la discussion des résultats.

- 
- (1) Autre exemple de situation propre de l'auto-organisation : l'évolution phylétique. Cela consiste à considérer que les divers modes de cohérence interne d'une population animale sont le fil conducteur qui permet de comprendre les transformations phylogénétiques. Il s'ensuit l'engendrement de la diversité, tout le contraire de l'optimisation de l'adaptation avec son corrélat de la sélection naturelle.

## BIBLIOGRAPHIE

- AUTENRIETH, R.E. & E. FICHTER, 1975.  
On the behaviour and socialization of pronghorn fawns.  
Wildlife monographs, 42 : 1-111.
- BAKER, J.K., 1976.  
The feral pig on Hawai'i Volcanoes National Parc.  
Proc. Cont. Sci. Natl. Parks, 1 : 365-367.
- BARRETT, R.H., 1977.  
Wild pigs in California. In : Research and management of wild hog populations.  
Proc. Symp. (G.W. WOOD Ed.), Belle W. Baruch Forest Institute of Clemson University. Georgetown, South Carolina : 111-113.
- BARRETT, R.H., 1978.  
The feral hog of Dye Creek Ranch, California.  
Hilgardia, 46 (9) : 283-355.
- BEUERLE, W., 1975.  
Freilanduntersuchungen zum Kampf und sexual Verhalten des Europäischen Wildschweines (*Sus scrofa* L.).  
Z. Tierpsychol., 39 (2) : 211-258.
- BON, R.; R. CAMPAN, M. DARDAILLON, G. DEMEAUTIS, G. GONZALES & P. TEILLAUD, 1986.  
Seasonal variations in some french wild ungulates.  
Wiss. zeitsch. Humb. Univ. (sous presse).
- BOSMA, A.A., 1976.  
Chromosomal polymorphism and G-banding patterns in the wild boar (*Sus scrofa*) from the Netherlands.  
Genetica, 46 : 391-399.
- BOSMA, A.A.; N.A. DE HAAN & A.A. MACDONALD, 1984.  
Karyotype variability in the wild boar (*Sus scrofa*).  
Symposium International Sanglier. Toulouse (Ed. INRA 1984) : 5356.
- BRYANT, M.J.; P. ROWLINSON & A.M. Van der STEEN, 1983.  
A comparison of the nursing and suckling behaviour of group of individually housed sows and their litters.  
Anim. Prod., 36 : 445-451.
- BUTTINGER, G., 1984.  
Studie über aggressives Verhalten beim Europäischen Wildschwein (*Sus scrofa*).  
Diss. Nat. Fak. Univ. Salzburg, Österreich.
- BYERS, J.A., 1983.  
Social interactions of juvenile collared peccaries (Mammalia, Artiodactyla).  
J. Zool. Lond., 201 (1) : 83-96.
- CAMPAN, R.; G. BEUGNON & M. LAMBIN, 1986.  
Ontogenetic construction of behaviour : the cricquet visual world.  
Adv. Study Behav. (Sous presse).

- CAPRA, 1981, in GAUTHIER, J.Y., 1985.  
Le temps du changement. Science - Société - Nouvelle culture. L'esprit de la matière.  
Editions du rocher, 406 p.
- CONLEY, R.H., 1977.  
Management and research on the European wild hog in Tennessee. In : Research and management of wild hog populations.  
Proc. Symp. (G.W. WOOD Ed.). Belle W. Baruch Forest Institute of Clemson University, Georgetown, South Carolina : 67-70.
- DARDAILLON, M., 1980.  
Dynamique de la relation mère-jeune chez les ongulés. Rapport bibliographique, DEA Biologie du comportement, Université Toulouse, 128 p.
- DARDAILLON, M., 1984.  
Le sanglier et le milieu camarguais : dynamique coadaptative. Thèse de doctorat de troisième cycle, Université Toulouse, 345 p.
- DELCROIX, I.; J.P. SIGNORET & R. MAUGET, 1985.  
L'élevage en commun des jeunes au sein du groupe social chez le sanglier.  
Journées Rech. porcine en France, 17 : 167-174.
- DOUAUD, J.F., 1983.  
Utilisation de l'espace et du temps et ses facteurs de modulation chez le sanglier, *Sus scrofa*, en milieu ouvert (Massif des Dhuits, Haute Marne). Thèse de doctorat de troisième cycle, Université de Strasbourg, 161 p.
- DOHNOFF, G., 1942.  
Zur Kenntnis des Afrikanischen Waldschweines.  
Thomas. Zool. Gart., 14 : 192-200.
- FALVEY, F., 1981.  
Research on native pigs in Thailand.  
World Anim. Review, 38 : 16-22.
- FRADRICH, H., 1965.  
Zur Biologie und Ethologie des Warzenschweines (*Phacochoerus aethiopicus*, PALLAS) unter Berücksichtigung des Verhaltens anderer Suiden.  
Z. Tierpsychol., 22 : 328-393.
- FRADRICH, H., 1974.  
A comparison of behaviour in Suidae.  
In : I.U.C.N. Pub. New series (V. GEIST and F. WALTHER, Eds), 24 (1) : 133-143.
- FRANCESCHI, P., 1978.  
Etude cytogénétique du porc corse (*Sus scrofa domesticus* L.).  
DEA Université PARIS 6.
- FRASER, D., 1974.  
The behaviour of growing pigs during experimental social encounters.  
J. Agric. Sci. Cambridge, 82 : 147-163.
- FRASER, D., 1980.  
A review of behavioural mechanism of milk ejection of the domestic pig.  
Appl. Anim. Ethol., 6 : 247-255.

- FRASER, D., 1984.  
Appl. Anim. Ethol., 11 : 317-339.
- GARTLAN, J.S., 1968.  
 Structure and function in primate society.  
Folia Primatol., 8 : 89-120.
- GAUTHIER, J.Y., 1985.  
 Socioécologie, l'animal social et son univers.  
 Collection Bios (Privat Ed.). Toulouse.
- GAUTHIER, J.Y., 1985.  
 L'organisation sociale : interactions-Relations ou Tendances et  
 Systèmes.  
 Réunion de groupe S.F.E.C.A. Toulouse.
- GROVES, C., 1981.  
 Ancestors for the pigs : taxonomy and phylogeny of the genus *Sus*.  
 Australian National University, Canberra.  
Dept. Prehist. Techn. Bull., 3 : 96 p.
- GUNDLACH, V.H., 1968.  
 Brutfürsorge, Brutpflege, Verhaltensontogenese und Tagesperiodik beim  
 Europäischen Wildschwein (*Sus scrofa*).  
Z. Tierpsychol., 25 : 955-995.
- HARLOW, H.F. & M.K. HARLOW, 1961.  
 A study of animal affection.  
Natural history, 70 : 48-55.
- HARTSOCK, T.G.; H.B. GRAVES & B.R. BAUMGARDT, 1977.  
 Agonistic behaviour and the nursing order in sucking piglets : relation-  
 ships with survival, growth and body composition.  
J. Anim. Sci., 44 (2) : 320-330.
- HEMSWORTH, P.H., 1978.  
 Social environment and reproduction. 585-601 in Cole D.J.A. et  
 Foxcroft G.R. (Eds); Control of pig reproduction.  
 Butterworth scientific, 664 p.
- HENDRICHS, H., 1972.  
 Beobachtungen und Untersuchungen sur Ökologie und Ethologie,  
 Insbesondere zur sozialorganisation ostafrikanischer Säugetiére.  
Z. Tierpsychol., 30 : 146-189.
- HENRY, V.G., 1969.  
 Detecting the presence of european wild hogs.  
J. of Tennessee Academy of Science, 44 (4) : 103-104.
- HORROCKS, J. & W. HUNTE, 1983.  
 Maternal rank and offspring rank in vervet monkeys; an appraisal on  
 the mecanisms of rank acquisition.  
Anim. Behav., 31 (3) : 772-782.
- I.U.C.N. Red data book, 1970.  
 Pigmy hog. Volume 1, 2 p.

- JANEAU, G. & F. SPITZ, 1984.  
L'espace chez le sanglier (*Sus scrofa*) : occupation et mode d'utilisation journalier.  
Gibier Faune Sauvage, 1 : 73-91.
- JONES, P., 1959.  
The european wild boar in North Carolina. N.C. Wildlife Ressources Comission, Game division : 29 p.
- JUNGST, S.B. & D.L. KUHLLERS, 1983.  
Effect of teat number, teat abnormalities and underlign length on litter sizes and weight at 21 and 42 days in swine.  
J. anim. Sci., 57 (4) : 802-807.
- KILEY, M., 1977.  
The behavioural problems of agricultural animals.  
Oriel Press. KILEY-WORTHINGTON, M., 1978.  
The social organisation of a small captive group of Eland, Oryx and Roan antelope with an analysis of personality profiles.  
Behaviour, 66 (1-2) : 32-55.
- LEWIS, N.J. & J.F. HURNIK, 1985.  
The development of nursing behaviour in swine.  
Appl. Anim. Ethol., 14 : 225-232.
- MARION, F., 1982.  
Le sanglier. Collection "Grand gibier",  
Gerfaut Club princesse : 177 p.
- MARTINEZ-RICA, J.P., 1980.  
Nuevos datos conducta social del jabali, en confitiones de semilibertad.  
Publ. Cent. Pyr. Biol. Ext., 12 : 19-54.
- MARTYS, E., 1982.  
Gehegebeobachtungen zur Geburts und Reproduktionsbiologie des Europäischen Wildschwein (*Sus scrofa*).  
Z. f. Säugetierkunde, 47 (2) : 100-113.
- MARTYS, E., 1985.  
Social organization and behaviour in the Suidae and Tayassuidae.  
Conférence de thériologie. Suid workshop, Edmonton.
- MAUGET, R., 1980.  
Régulations écologiques, comportementales et physiologiques (fonction de reproduction) de l'adaptation du sanglier (*Sus scrofa* L.) au milieu.  
Thèse de doctorat d'Etat. Université de Tours, 335 p.
- MAUGET, R.; R. CAMPAN, F. SPITZ, M. DARDAILLON, G. JANEAU & D. PEPIN, 1984.  
Synthèse des connaissances actuelles sur la biologie des sangliers, perspectives de recherche.  
Symposium international sur le sanglier, Toulouse. (INRA Ed.) : 15-50.
- MORGAN, B.J.J.; M.J.A. SIMPSON, J.P. HANBY & J. HALL-CRAGGS, 1976.  
Visualising interaction and sequential data in animal data; theory and application of Cluster analysis method.  
Behaviour, 56 (1-2) : 1-44.

- NASIMOVIC, 1966.  
In GUNDLACH, V.H., 1968.
- OLIVER, W.L.R., 1979.  
Observations on the biology of the pigmy hog (with a footnote on the hispid hare). Pigmy hog survey 1977, part 2.  
J. ob Bombay Natural History Society, 76 (1) : 115-142.
- OLIVER, W.L.R., 1981.  
Pigmy hog and hispid hare : further observations on the continuing decline (or, a lament for Barnadi, and a good cause for scepticism).  
Dodo J. Jersey Wildl. Preserv. Trust, 18 : 10-20.
- PFETTER, P., 1959.  
Biologie et migrations du sanglier de Borneo (*Sus barbatus Muller* 1869).  
Mammalia, 23 : 277-303.
- POPESCU, C.P.; J.P. QUERRE & P. FRANCESCHI, 1980.  
Observations chromosomiques chez le sanglier français (*Sus scrofa scrofa*).  
Ann. Genet. Sel. anim., 12 (4) : 395-400.
- POPESCU, C.P.; J.P. QUERE, P. FRANCESCHI & A. EL MASTOUR, 1984.  
Etude chromosomique chez le sanglier d'Europe et d'Afrique du Nord.  
Symposium international sur le sanglier, Toulouse (INRA Ed.).
- PRESCOTT, J., 1981.  
Suckling behaviour of lama (*Lama glama glama*) and Chapman's zebra (*Equus burchelli antiquorum*) in captivity.  
Appl. Anim. Ethol., 7 : 293-299.
- PROTSCH, R. & R. BERGER, 1973.  
Earliest radiocarbon dates for domesticated animals.  
Science, 179 (4070) : 235-239.
- REINHARDT, V. & A. REINHARDT, 1981.  
Cohesive relationship in a cattle herd (*Bos indicus*).  
Behaviour, 77 (3) : 121-151.
- SCHEEL, D.E.; H.B. GRAVES & G.W. SHERRITT, 1977.  
Nursing order, social dominance and growth in swine.  
J. Anim. Sci., 45 : 219-229.
- SIGNORET, J.P., 1969.  
Verhalten bei Schweinen. In : Verhalten Landwirtschaftlicher Nutztiere  
Deutsche Landwirtschaftsverlag 104 Berlin 4. Reinhardstr. 14.
- SIGNORET, J.P.; B.A. BALDWIN, D. FRASER & E.S.E. HAFEY, 1975.  
The behaviour of swine. In : "The behaviour of farm animals".  
(E.S.E. HAFEY Ed.) Baillère Tindall, London : 295-329.
- SKINNER, J.D.; G.J. BREYTENBACH, C.T.A. LATE & MABERLY, 1976.  
Observations on the ecology and biology of the bushpig, *Potamochoerus porcus* L., in the Northern Transvaal.  
S. Afr. J. Wildl. Res., 6 (2) : 123-128.

- SNYCKERS, A., 1967.  
Das Schwarzwild im Strom- und Heuchelberggebiet. Diss. Univ. Hohenheim.
- SNETHLAGE, 1957.  
In GUNDLACH, V.H., 1968.
- TEILLAUD, P., 1984.  
Développement comportemental chez le sanglier (*Sus scrofa L.*) : approche méthodologique.  
DEA Université de Toulouse : 209 p.
- TEILLAUD, P., 1986.  
Stratégies alimentaires et statut social chez le sanglier en captivité.  
Behav. proc., 12 (4) : 327-348.
- TIKHONOV, V.N. & A.I. TROSHINA, 1974.  
The identification of chromosome rearrangement of the wild and domestic pigs by the Giemsa banding method. 3 Symposia, first world congress on genetics applied to livestock production. Madrid, Oct. 1974 : 193-196.
- TIKHONOV, V.N. & A.I. TROSHINA, 1975.  
Chromosome translocations in the karyotypes of wild boars (*Sus scrofa L.*) of the european and the Asian areas of U.S.S.R.  
Theoret. appl. genet., 45 : 304-308.
- VAN DEN BERG, B., 1978.  
Play and development from an ethological perspective.  
American Psychologist, 33 (8) : 724-738.
- VARELA, F., 1983.  
L'autoorganisation : de l'apparence au mécanisme. In : "Colloque de Cerizy. L'autoorganisation de la physique au politique".  
D. DUMOUCHEL et J.P. DUPUY (Eds), Seuil, Paris.
- WILSON, E.O., 1975.  
Sociobiology, the new synthesis. Harvard Univ., Cambridge : 697 p.
- WOOD, G.W. & R.E. BRENNEMAN, 1977.  
Research and management of feral hogs on hobcaw Barcony. In : Research and management of wild hog populations. (G.W. WOOD, Ed.). Belle W. Baruch Forest Science Institute Clemson University, Georgetown, South Carolina.  
Proc. of a symposium : 23-35.
- W.W.F., Monthly report (July 1983).  
Warty pig gets conservation boots. Project 3088, Indonesia-Javan Warty Pig : 563-568.
- ZAREV, S.A., 1980.  
The behaviour of wild boar on the north of the area of its distribution.  
Vest. Leningr. Univ. Ser. Biol., 2 : 15-21.
- ZIVKOVIC, S.; V. JOVANOVIC, I. ISAKOVIC & M. MILOSEVIC, 1971.  
Chromosome complement of the european wild pig (*Sus scrofa L.*).  
Experientia, 27 : 224-226.