



Mortalité naturelle et mortalité liée à la chasse : le cas du sanglier



© P. Massit/ ONCFS

La stratégie démographique des ongulés est fondée sur la survie adulte...

Le fonctionnement démographique des ongulés commence maintenant à être suffisamment compris pour permettre le développement d'outils de gestion de leurs populations. En effet, les études à long terme fondées sur le suivi individuel d'animaux de leur naissance à leur mort se sont accumulées sur ce groupe. En France, les suivis réalisés sur le bouquetin, le cerf, le chamois, le chevreuil, l'isard et le mouflon ont permis de comprendre les grandes lignes des stratégies bio-démographiques des ongulés. Chez toutes ces espèces, la survie adulte est le paramètre démographique qui a le plus fort impact potentiel sur le taux de multiplication des populations. Cette caractéristique bio-démographique des ongulés a des implications fortes, au niveau évolutif, mais aussi en termes de gestion. En effet, toutes ces espèces ont développé la stratégie de maximiser la survie adulte, au détriment des paramètres de reproduction (survie des jeunes et fécondité des femelles) – (voir Gaillard *et al.* (2000) pour une revue). Dans le cadre de la gestion des populations, cette stratégie implique qu'il faut préserver les femelles adultes si l'on veut faire augmenter les effectifs, et en revanche les prélever préférentiellement si on cherche à faire diminuer les effectifs.

**CAROLE TOÏGO¹, SABRINA SERVANTY²,
JEAN-MICHEL GAILLARD³, SERGE BRANDT⁴,
ÉRIC BAUBET²**

¹ ONCFS, CNERA Faune de Montagne, Gières.

² ONCFS, CNERA Cervidés-Sanglier, Birieux.

³ CNRS, Laboratoire de Biométrie et de Biologie évolutives, Lyon.

⁴ ONCFS, CNERA Cervidés-Sanglier, Châteauvillain.

Le fonctionnement démographique du sanglier reste insuffisamment connu pour permettre de développer des outils de gestion de ses populations. Or la prolifération de cette espèce en maints endroits est devenue problématique. Il est donc crucial d'approfondir nos connaissances pour améliorer nos capacités à contrôler son développement. Toutes les populations françaises étant chassées, il a longtemps été inenvisageable d'estimer leur taux de survie naturelle ; mais c'est maintenant possible grâce aux nouveaux développements des logiciels d'analyse. Les résultats que nous avons ainsi pu obtenir à châteauvillain – Arc-en-Barrois révèlent un fonctionnement du sanglier différent de celui des autres ongulés. Les moyens de le réguler devront donc être différents, eux aussi.

... mais le sanglier paraît atypique

Toutefois, ces connaissances en dynamique des populations acquises sur les ongulés ne sont absolument pas transposables au sanglier, du fait de ses caractéristiques démographiques atypiques. En effet, cette espèce est très particulière en regard des autres ongulés de milieu tempéré. D'une part, c'est le seul représentant de la famille des suidés en France, et il est omnivore. D'autre part, le sanglier montre une prolificité exceptionnelle, avec un âge de première reproduction très précoce (les laies peuvent mettre bas dès l'âge de 1 an dans des conditions environnementales favorables, alors que ce n'est jamais avant l'âge de 2 ans chez les autres espèces) et des portées de grande taille (5 marcassins en moyenne, alors que les autres espèces produisent majoritairement un seul jeune) – (voir par exemple Servanty *et al.*, 2007). Avec une telle reproduction, il est fortement suspecté que la stratégie

bio-démographique développée par le sanglier peut être différente de celle des autres ongulés.

Or les populations de sangliers ne cessent d'augmenter, en France comme en Europe, et deviennent problématiques du fait des nombreux dégâts qu'elles causent aux sols et aux cultures (Klein *et al.*, 2004). Il devient crucial de pouvoir quantifier les paramètres démographiques de l'espèce (survie, reproduction) et de déterminer leurs facteurs de variation, afin de pouvoir étudier la dynamique des populations et, à terme, développer des outils de gestion adaptés.

Évaluer la survie naturelle des populations chassées : pas si simple

Les problèmes techniques sont surmontés...

Toutes les populations françaises de sangliers sont chassées. Les techniques

d'analyse de données classiques de Capture-Marquage-Recapture (CMR) ne permettaient dans ces conditions que d'estimer un taux de survie global, sans possibilité de distinguer la mortalité naturelle de la mortalité liée à la chasse. C'est maintenant possible, grâce aux nouveaux développements des logiciels d'analyse de survie, qui peuvent prendre en compte ces deux types de mortalité (voir Choquet *et al.*, 2007).

... mais la survie naturelle peut être influencée par la mortalité liée à la chasse

L'estimation du taux de survie naturelle et de ses facteurs de variation, éléments essentiels pour la compréhension de la stratégie bio-démographique d'une espèce, peut donc maintenant être techniquement déterminée. Toutefois, il est possible que la survie naturelle dans une population chassée ne soit pas la même que si elle était non chassée. Cela peut arriver par ce que l'on appelle des phénomènes compensatoires entre mortalité naturelle et mortalité liée à la chasse. Deux mécanismes non exclusifs peuvent expliquer cette interdépendance entre les deux types de mortalité : la densité-dépendance et l'hétérogénéité individuelle de survie. Dans le premier cas, la chasse, en diminuant la densité de la population, pourrait entraîner une augmentation de la survie naturelle. Le deuxième cas implique une chasse sélective. Si les chasseurs tirent préférentiellement les beaux animaux, qui sont certainement en meilleure condition physique et qui survivent et se reproduisent mieux que les autres, la survie naturelle diminuera car la majorité des individus restant dans la population seront en mauvaise condition physique et auront une plus faible probabilité de survivre (Lebreton, 2005).

C'est dans ce cadre que nous nous proposons ici d'estimer les différents types de mortalité et leur éventuelle corrélation.

Une étude basée sur l'analyse des reprises de bagues

Notre étude est réalisée à partir des données de la population du Territoire d'études et d'expérimentations (TEE) de Châteauvillain – Arc-en-Barrois, où des animaux sont capturés et marqués depuis 1982 mais aussi chassés. Le territoire se partage entre les 8 500 hectares de forêt domaniale de la partie centrale, et la périphérie constituée de 2 500 hectares de forêts privées ou communales.

Le sanglier montre une prolificité exceptionnelle qui le classe à part des autres ongulés en termes de dynamique des populations.

© P. Massit/ONCFS



Encadré 1

Le principe de l'analyse

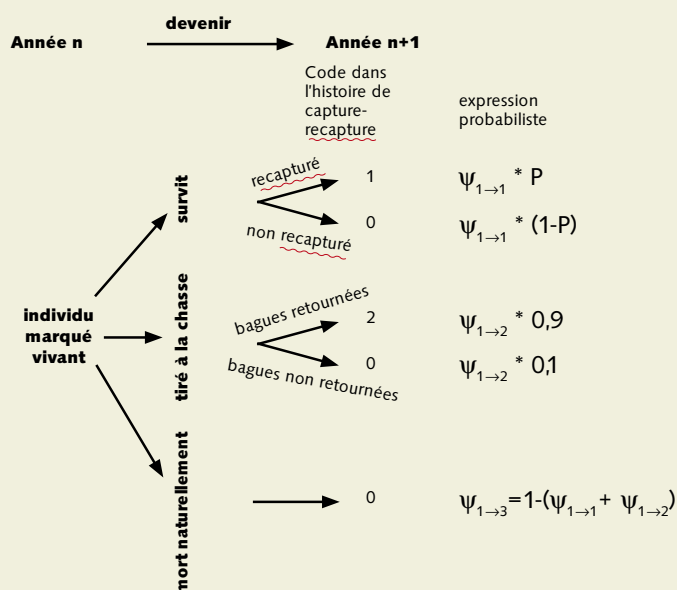
Une année donnée, un animal marqué et qui était vivant l'année précédente peut être : (1) vivant, (2) tué à la chasse, (3) mort naturellement (*i.e.* hors chasse). Ces trois événements sont exclusifs et complémentaires : tous les animaux marqués se trouvent obligatoirement dans un et un seul de ces cas de figure.

Les animaux morts naturellement ne sont quasiment jamais retrouvés ; il s'agit donc d'un état non observable.

Après sa première capture et son marquage, un animal a une histoire de capture-recapture/reprise faite d'une succession d'années où il est recapturé (il est donc vivant), non recapturé (il peut donc être vivant ou mort naturellement), ou tué à la chasse (et donc définitivement mort) – (*figure 1*).

Comme en CMR classique, les modèles estiment la probabilité de survie globale, la probabilité de recapture, mais aussi la probabilité d'être tué à la chasse (notée $\Psi_{1 \rightarrow 2}$). La probabilité de retour de bagues est fixée à 0,9 dans notre cas. La probabilité de mourir naturellement est le complémentaire des deux autres, et la survie naturelle est le complémentaire de la mortalité naturelle (voir Toigo *et al.* (2008) pour plus de détails sur la méthode utilisée).

Figure 1 Histoires possibles au cours d'une année pour un individu marqué et vivant, code de l'histoire de capture-recapture et probabilités associées.



Les animaux marqués peuvent être recapturés dans les pièges, observés sur place d'affouragement ou tués à la chasse. Un agent de l'ONCFS contrôle chaque animal chassé dans la forêt domaniale, si bien que tous les animaux marqués qui sont tués dans cette zone sont connus. Un gros travail d'information a été réalisé pour porter l'étude à la connaissance des chasseurs de la périphérie, afin qu'ils se sentent concernés par notre programme. Il n'est cependant pas exclu que quelques prélèvements d'animaux marqués en périphérie ne nous aient pas été rapportés. Après des analyses préliminaires, nous avons considéré que le taux de retour des bagues (c'est-à-dire la probabilité que nous sachions qu'un animal bague a été tué à la chasse) était de 90 %.

L'analyse présentée ici a été réalisée avec les données récoltées entre 1982 et 2004. Elle est basée sur un échantillon de 1 175 mâles et 1 076 femelles, et a été structurée en prenant en compte trois classes d'âge : les marcassins (âgés de 1 à 12 mois à la capture), les sub-adultes (âgés de 13 à 18 mois à la capture) et les adultes (plus de 18 mois à la capture). Son principe est expliqué dans l'**encadré 1**.

Résultats

Un taux de survie annuelle très faible

Les taux de survie annuelle globale sont très faibles dans cette population : quelle que soit la classe de sexe et d'âge, un sanglier a plus d'une chance sur deux de mourir d'une année à l'autre, les mâles adultes ayant même seulement 20 % de chances de survivre ! (**tableau 1** pour les estimations par classe d'âge).

Une mortalité liée à une pression de chasse élevée...

Un marcassin, qu'il soit mâle ou femelle, a 40 % de risque d'être tué à la chasse au cours d'une année. Ce risque est le même pour une femelle, qu'elle soit sub-adulte

Vue d'un piège à marcassin appâté au maïs et d'un individu recapturé (observer la marque auriculaire) manipulé par S. Brandt.

© E. Baubet/ONCFS



ou adulte, et encore plus élevé pour les mâles : il atteint 60 % pour les sub-adultes et 70 % pour les adultes !

Il est intéressant de noter que la probabilité de mourir du fait de la chasse est la même pour toutes les femelles quel que soit leur âge, alors que les gestionnaires

tendent à limiter le tir des femelles adultes dans cette population. En effet, même si le nombre de femelles adultes tirées est bien inférieur à celui des autres classes d'âge, leur prélèvement relatif par la chasse est finalement le même que pour les femelles plus jeunes.

Tableau 1 Estimations par Capture-Marquage-Recapture/Reprise de la moyenne (x) et des bornes (min, max) de la survie globale, de la mortalité liée à la chasse et de la mortalité naturelle par classe d'âge pour les mâles (M) et les femelles (F) de sangliers de la population de Châteauvillain – Arc-en-Barrois (intervalle de confiance à 95 %).

	Classe d'âge	Survie globale			Mortalité chasse			Mortalité naturelle		
		x	min	max	x	min	max	x	min	max
M	juvénile (1-12 mois)	0,439	0,393	0,484	0,410	0,378	0,484	0,144	0,122	0,169
	sub-adulte (13-24 mois)	0,351	0,244	0,475	0,590	0,542	0,475			
	adulte (≥ 2 ans)	0,228	0,169	0,299	0,696	0,608	0,299			
F	juvénile (1-12 mois)	0,426	0,381	0,472	0,392	0,358	0,472	0,182	0,143	0,230
	adulte (≥ 13 mois)	0,475	0,437	0,512	0,401	0,361	0,512	0,124	0,093	0,164

... mais également à une survie naturelle relativement faible

Pour les mâles, la mortalité naturelle est similaire dans les trois classes d'âge et proche de 0,15, ce qui correspond à un taux de survie naturelle de 0,85.

Chez les femelles, la mortalité naturelle des marcassins est légèrement supérieure à celle des femelles plus âgées, conduisant à une survie naturelle un peu plus faible (respectivement 0,82 et 0,88).

Chez les ongulés, la survie naturelle des adultes est généralement supérieure à 0,90, et même à 0,95 pour les femelles.

Cette forte mortalité naturelle pourrait ne pas refléter la stratégie bio-démographique du sanglier, mais être baissée par des phénomènes compensatoires qui seraient liés à la forte pression de chasse exercée sur cette population.

Pas de compensation entre mortalité naturelle et mortalité liée à la chasse

La mortalité naturelle une année donnée est indépendante de la pression de chasse exercée la même année ou l'année précédente et ce, quels que soit le sexe et l'âge des sangliers. Il semblerait donc qu'aucune compensation n'ait lieu.

Bien qu'elle soit forte, la pression de chasse ne semble pas influencer la survie naturelle du sanglier dans cette population. Une relation négative entre pression de chasse et survie naturelle serait attendue si le tir était sélectif (chasse au trophée par exemple). Mais ce n'est pas le cas ici puisque les animaux sont tirés sans sélection liée à la qualité des individus. Une relation positive serait attendue si la diminution de la densité de la population engendrée par la chasse était suffisante pour que des phénomènes de densité-dépendance sur la survie entrent en action. Nos résultats signalent que, dans cette population fortement chassée depuis longtemps, la densité n'est pas assez élevée pour pouvoir engendrer des réponses densité-dépendantes. D'ailleurs, la population montre encore une croissance non négligeable (près de 10 % par an). Telle que la chasse est menée actuellement, il faudrait continuer à augmenter les tableaux pour stabiliser la population !

Un sanglier a plus d'une chance sur deux de mourir d'une année à l'autre, les mâles adultes ayant même seulement 20 % de chances de survivre. Des chiffres qui s'expliquent par une pression de chasse élevée et une survie naturelle relativement faible...

© P. Massit/ONCFS



Un ongulé à part...

Le taux de survie naturelle du sanglier dans cette population est faible par rapport à ce qui est observé chez les autres ongulés (environ 0,85 contre plus de 0,95 en moyenne pour les jeunes adultes des deux sexes – Gaillard *et al.*, 2000). En outre, ce paramètre montre une forte variabilité inter-annuelle pour les femelles adultes, avec un coefficient de variation de 25 % (contre 5 % chez les autres ongulés).

Cette survie naturelle relativement faible et variable correspond à ce que les théories sur les stratégies bio-démographiques prédisent pour une espèce aussi prolifique (Gaillard & Yoccoz, 2003) : contrairement aux autres ongulés qui maximisent la survie adulte, le sanglier semble investir plus dans la reproduction. Les moyens de contrôler les effectifs des populations devront donc être différents. Un travail actuellement en cours utilise les présentes estimations pour modéliser le fonctionnement de la population, prédire l'impact des différents paramètres démographiques sur le taux de multiplication et conseiller une répartition des prélèvements dans les différentes catégories d'individus (sexe, classe de poids) qui optimise la limitation des populations de sangliers (Servanty *et al.*, 2008). ■

