
Utilisation des données de tableau et d'effort de chasse pour l'évaluation des populations de sangliers - application au camp militaire de Marche-en-Famenne

Auteur : Lambinet, Maxime

Promoteur(s) : Licoppe, Alain

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : gestion des forêts et des espaces naturels, à finalité spécialisée

Année académique : 2021-2022

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/14916>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

UTILISATION DES DONNÉES DE TABLEAU ET D'EFFORT DE CHASSE POUR L'ÉVALUATION DES POPULATIONS DE SANGLIERS - APPLICATION AU CAMP MILITAIRE DE MARCHE- EN-FAMENNE

MAXIME LAMBINET

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2021-2022

(CO)-PROMOTEUR(S): ALAIN LICOPPE

Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux Agro-Bio Tech.

Le présent document n'engage que son auteur.

UTILISATION DES DONNÉES DE TABLEAU ET D'EFFORT DE CHASSE POUR L'ÉVALUATION DES POPULATIONS DE SANGLIERS - APPLICATION AU CAMP MILITAIRE DE MARCHE- EN-FAMENNE

MAXIME LAMBINET

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2021-2022

(CO)-PROMOTEUR(S): ALAIN LICOPPE

REMERCIEMENTS

Je voudrais dans un premier temps remercier mon promoteur M. Alain Licoppe (SPW - DEMNA) pour sa disponibilité et ses conseils tout au long de ce travail, ainsi que les autres membres du DEMNA qui ont permis la réalisation de ce travail : Frédéric Della Libera, Céline Malengreaux et Valérie De Waele.

Je remercie également M. Yves Brostaux pour ses très précieux et nombreux conseils en matière de statistiques.

Je tiens aussi à adresser mes remerciements aux personnes de contact du camp militaire de Marche-en-Famenne, qui m'ont accueilli et ont pris le temps de répondre à mes questions : Jean-Yves Grenson (DNF), Jean-Louis Boudart (La Défense) et Jean-Marc Folie.

Merci aux professeurs de Gembloux Agro-Bio Tech pour la formation dispensée au cours de mes années d'études. Je tiens à témoigner ma reconnaissance particulière aux différents professeurs du master Gestion des Forêts et des Espaces Naturels qui ont su me transmettre leur passion dans certains domaines. Merci notamment à M. Hugues Claessens pour son approche pédagogique « de terrain ».

Je remercie ma famille et mes amis qui m'ont accompagné et soutenu, tant au cours de la réalisation de ce travail que durant mes années d'études.

Merci à toi, Lorna, pour ton soutien (beaucoup), tes conseils (un peu), pour les moments passés ensemble et ceux à venir (énormément).

Enfin, je remercie toutes les autres personnes non citées ici qui ont, de près ou de loin, participé à la réalisation de ce travail.

RÉSUMÉ

En Belgique, comme ailleurs en Europe, les populations de grands ongulés sauvages, en particulier le sanglier (*Sus scrofa* L.) ont explosé au cours des dernières décennies. Cette surabondance est à l'origine de conflits avec les populations humaines et de dommages sur le plan écologique. Être capable d'estimer l'abondance des populations animales est nécessaire pour mettre en place une gestion raisonnée. Actuellement, c'est principalement l'étude des tableaux de chasse qui permet d'évaluer les populations de sangliers. La prise en compte de l'effort de chasse pourrait permettre d'améliorer la précision des estimations.

L'objectif de ce travail est d'évaluer dans quelle mesure les données de tableau et d'effort de chasse constituent des indicateurs fiables de l'abondance de sangliers. Pour ce faire, les valeurs de différents indices sont comparées à une estimation de référence, obtenue à partir de la méthode de Capture – Marquage – Recapture (CMR) et de l'estimation du taux d'accroissement. Appliquée au territoire du camp militaire de Marche-en-Famenne, cette technique produit, entre 2010 et 2021, des estimations d'abondance élevées (12 à 33 sangliers/km²).

La prise en compte de l'effort de chasse, lorsqu'il est variable, améliore la qualité des estimations en comparaison à l'utilisation des prélèvements bruts. Malgré les nombreuses sources de variation dans la relation entre capture et effort, les Captures Par Unité d'Effort (CPUE) reflètent assez fidèlement les tendances de la population ($r = 0,9$). Les métriques de l'effort nécessaires sont basiques (nombre de journées de chasse, nombre de chasseurs) et la méthode pourrait être généralisée pour l'estimation des populations de sangliers à plus large échelle.

ABSTRACT

In Belgium, as elsewhere in Europe, large wild ungulate populations, especially wild boar (*Sus scrofa* L.) increased during the last decades. Overabundant wildlife causes conflicts with human populations and ecological damage. Being able to assess animal abundance is required to implement a reasoned management. Currently, mainly hunting takes are used to evaluate wild boar populations. Taking hunting effort into account could improve accuracy of estimates.

The purpose of this work is to assess to what extent hunting takes and hunting effort create reliable indicators of wild boar abundance. To do so, different indexes values are compared to a reference estimate, obtained for the Capture – Mark – Recapture (CMR) method and the estimation of population growth rate. Applied to the Marche-en-Famenne military base, this technique produces, from 2010 to 2021, high abundance estimates (12 to 33 wild boars/km²).

Accounting for hunting effort, when variable, improves estimates reliability compared to the use of only hunting takes. Despite the numerous variation sources in the relation between catch and effort, Catch Per Unit Effort (CPUE) reflect population trends quite accurately ($r = 0,9$). Needed effort measures are basic (number of hunting days, number of hunters) and this method could be generalized for estimating wild boar abundance on a larger scale.

TABLE DES MATIÈRES

Résumé.....	1
Table des matières.....	2
1. État de l’art.....	5
1.1. Introduction générale.....	5
1.1.1. Grande faune sauvage : une gestion nécessaire.....	5
1.1.2. Moyens actuels et objectif de la gestion.....	6
1.2. Méthodes d’estimation des populations.....	6
1.2.1. Estimation des populations : généralités.....	6
1.2.2. Estimation des populations de cerf et de sanglier en Wallonie.....	7
1.2.3. Estimation des populations : Capture – Marquage – Recapture.....	8
1.2.4. Estimation des populations : méthodes basées sur l’analyse du tableau de chasse.....	9
1.2.4.1. Prélèvements bruts.....	9
1.2.4.2. Captures Par Unité d’Effort (CPUE).....	9
1.2.4.3. Removal models.....	12
1.3. Objectifs du travail.....	13
2. Matériels & méthodes.....	14
2.1. Cas d’étude.....	14
2.1.1. Le sanglier.....	14
2.1.1.1. Distribution.....	14
2.1.1.2. Organisation sociale.....	14
2.1.1.3. Habitat.....	14
2.1.1.4. Régime alimentaire.....	14
2.1.1.5. Dynamique des populations (Reproduction et mortalité).....	15
Reproduction.....	15
Mortalité.....	16
Conséquences sur les populations.....	16
2.1.1.6. Chasse du sanglier en Wallonie.....	16
2.1.2. Le camp militaire de Marche-en-Famenne.....	16
2.2. Données disponibles.....	18
2.2.1. Capture – Marquage – Recapture.....	18
2.2.2. Taux d’accroissement.....	18

Table des matières

2.2.3. Fructifications forestières.....	19
2.2.4. Tableaux de chasse.....	19
2.2.5. Effort de chasse.....	19
2.2.6. Conditions météorologiques.....	20
2.3. Estimation de l'abondance absolue (méthode de référence).....	21
2.3.1. Estimation de la population de juvéniles (CMR).....	21
2.3.1.1. Relation poids-âge.....	21
2.3.1.2. Perte des boucles.....	22
2.3.2. Estimation de la population totale (CMR et taux d'accroissement).....	23
2.4. Estimation de l'abondance absolue (méthode dérivée).....	23
2.5. Estimation de la population à partir du tableau et de l'effort de chasse.....	24
2.5.1. Utilisation des prélèvements bruts comme indice d'abondance.....	24
2.5.2. Sélection des métriques de l'effort.....	24
2.5.3. Captures Par Unité d'Effort standardisées ($CPUE_s$).....	25
2.5.4. Captures Par Unité d'Effort brutes ($CPUE_b$).....	25
2.5.5. Effet des fructifications forestières.....	25
2.5.6. Catch-effort models.....	25
2.5.7. Évaluation de la qualité des estimateurs.....	25
3. Résultats.....	26
3.1. Relation poids-âge.....	26
3.2. Perte des boucles.....	26
3.3. Estimation de l'abondance absolue.....	27
3.4. Estimation de la population à partir du tableau et de l'effort de chasse.....	28
3.4.1. Sélection des métriques de l'effort.....	28
3.4.2. Résultats des différents estimateurs.....	29
3.4.3. Effet des fructifications forestières.....	29
4. Discussion.....	32
4.1. Relation poids-âge.....	32
4.2. Perte des boucles.....	32
4.3. Estimation de l'abondance de population (méthode de référence).....	33
4.4. Estimation de l'abondance de population en 2019 et 2020.....	36
4.5. Sélection des métriques de l'effort.....	36
4.6. Résultats des différents estimateurs.....	37

Table des matières

4.6.1. Prélèvements bruts.....	37
4.6.2. Captures Par Unité d'Effort.....	37
4.6.3. Modèle bayésien.....	39
4.7. Effet des fructifications forestières.....	40
5. Conclusion.....	41
6. Annexes.....	42
7. Bibliographie.....	49

1. ÉTAT DE L'ART

1.1. Introduction générale

1.1.1. Grande faune sauvage : une gestion nécessaire

En Belgique, les trois principales espèces d'ongulés sauvages - sanglier (*Sus scrofa* L.), cerf élaphe (*Cervus elaphus* L.) et chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) - ont vu leurs populations exploser au cours des dernières décennies, après avoir atteint des niveaux très faibles au milieu du 20^e siècle. Les prélèvements annuels wallons par la chasse des espèces sanglier et de cerf ont triplé au cours des trente dernières années¹. Ce phénomène de croissance est également observé dans de nombreux pays d'Europe^{2,3}.

La surabondance de certaines espèces animales est à l'origine de conflits avec les populations humaines et de dommages sur le plan écologique^{4,5}.

- Le cerf élaphe est responsable de dégâts d'écorcement aux arbres ainsi que d'abrutissement à l'origine de problèmes de régénération forestière⁶. Candaele et al⁷ ont montré que l'importance de l'écorcement de l'épicéa, première essence de production wallonne, est fortement liée à la densité de cerf. Dans une moindre mesure, le sanglier est également responsable de dégâts à la régénération forestière^{8,9}. A des densités élevées de population, l'espèce peut avoir un impact négatif important sur le succès des reboisements¹⁰.
- Les dégâts agricoles causés par le sanglier ont augmenté de manière importante au cours des dernières décennies¹¹. Le montant des dégâts expertisés annuellement en Wallonie s'élève à plusieurs centaines de milliers d'euros (de 237 000 à 720 000 euros en 2014 et 2013, respectivement, sur base des chiffres de 2008 à 2017)¹². Le cerf élaphe est lui aussi responsable de dégâts à l'agriculture ; selon Bleier et al.¹³, l'importance des dégâts est positivement corrélée à la densité de sanglier et de cerf.
- La présence du sanglier en zone péri-urbaine, si elle n'est pas un phénomène nouveau, a augmenté au cours des trente dernières années. Cette situation, généralisée en Europe (Berlin, Barcelone, ...), est à l'origine de conflits, notamment des dégâts agricoles ou horticoles, des dégâts aux parcs et jardins et des collisions avec les véhicules¹⁴. Cette situation est d'autant plus compliquée à gérer dans les zones péri-urbaines où la pratique de la chasse traditionnelle est difficile pour des raisons de sécurité et d'acceptation par la population¹⁵.
- La surabondance des ongulés sauvages est identifiée comme une menace pesant sur les écosystèmes¹⁶. En particulier, en Wallonie, il a été démontré que la prédation exercée par le sanglier sur l'avifaune nichant au sol, notamment sur certaines espèces menacées, constitue un danger pour la biodiversité¹⁷.
- La faune sauvage est porteuse de certains pathogènes potentiellement transmissibles à l'Homme ou aux animaux d'élevage ou de compagnie¹⁸. La récente crise de la peste porcine

1. État de l'art

africaine en Wallonie constitue un exemple marquant. Il a été démontré que la prévalence de certaines maladies était liée à la densité de population^{19,20}.

Une gestion raisonnée des populations animales sauvages, en Belgique comme ailleurs, apparaît donc comme une nécessité.

1.1.2. Moyens actuels et objectif de la gestion

La chasse récréative est la méthode de contrôle des populations la plus largement répandue en Europe²¹. Si son utilité en termes de gestion est incontestable, cette pratique ne montre toutefois pas actuellement une efficacité suffisante pour limiter la croissance des populations d'ongulés sauvages²¹⁻²³. La diminution du nombre de chasseurs observée en Europe peut laisser penser que le potentiel de la chasse récréative en matière de contrôle des populations est en déclin³.

Le but de la gestion des espèces animales indigènes est généralement de maintenir leurs populations à des niveaux acceptables, c'est-à-dire de conserver des populations viables tout en restant sous un certain seuil au-delà duquel les dégâts causés seraient trop importants^{4,24}. Dans le contexte de la gestion forestière, le terme « équilibre forêt-gibier » (ou « équilibre sylvo-cynégétique ») est fréquemment utilisé pour décrire cette balance recherchée⁶.

Par le passé, la gestion des surdensités en Wallonie n'était pas une préoccupation majeure ; la situation est différente actuellement. En 2012, le gouvernement wallon émet un plan de réduction des populations de grand gibier²⁵. Dans le cas particulier du cerf élaphe, si le plan de tir imposé par l'administration le protégeait plutôt d'une sur-chasse lors de sa mise en place, l'instauration de quotas minimums s'est généralisée à de nombreux territoires²⁶. De plus, certaines mesures adoptées par la Wallonie au cours des dernières années (élargissement de la période de chasse de certaines espèces de grand gibier depuis 2018, interdiction des restrictions de tir pour le sanglier en 2018 et 2019, plan de tir simplifié pour le sanglier en 2020) démontrent une volonté de limiter les populations d'ongulés²⁷⁻³³.

1.2. Méthodes d'estimation des populations

La mise en œuvre d'une gestion répondant à l'objectif présenté au point 1.1.2 requiert des connaissances sur l'abondance des populations^{4,34-36}.

1.2.1. Estimation des populations : généralités³⁴

Il est très difficile de connaître le nombre exact d'individus présents à un moment donné dans une population ; on se base donc généralement sur un échantillon de celle-ci pour en estimer l'abondance (nombre d'individus) ou la densité (nombre d'individus par unité de surface). Un certain nombre de techniques existent pour étudier les densités de populations d'animaux sauvages. Certaines méthodes ont pour vocation d'estimer la densité ou l'abondance absolue

1.État de l'art

(marquage-recapture, distance sampling) tandis que d'autres ont plutôt pour but d'en étudier les variations spatiales et/ou temporelles via l'utilisation d'indices (comptages, prélèvements par la chasse, ...). Il en résulte que dans le second cas, une valeur unique est peu pertinente ; l'intérêt repose sur la comparaison de plusieurs valeurs d'un indice donné (densité ou abondance relative).

Une méthode d'estimation des populations doit idéalement :

- être facile à comprendre et à appliquer sur le terrain (praticité). Cela inclut la rentabilité en termes de récolte de données ;
- refléter fidèlement les tendances de la population (sensibilité) : dépend de l'exactitude (*accuracy* ; importance du biais) et de la précision (*precision* ; importance de la variance, *i.e.* le degré de certitude de l'estimation) ;
- être basée sur un minimum d'hypothèses, lesquelles doivent être faciles à respecter (robustesse) ;
- être associée à une méthodologie statistique permettant la comparaison des différentes valeurs obtenues.

L'exactitude est particulièrement importante pour l'estimation de l'abondance absolue (estimateur non biaisé). Le biais est par contre sans conséquence lorsqu'on cherche à estimer une abondance relative ; c'est dans ce cas la précision qui importe.

Deux grands types de méthodes seront utilisés dans ce travail ; celles-ci sont décrites plus loin (voir 1.2.3 et 1.2.4).

1.2.2. Estimation des populations de cerf et de sanglier en Wallonie

Seule l'espèce cerf est sujette à un plan de tir légal et généralisé actuellement en Wallonie. Auparavant, le calcul de ces plans de tir se basait sur des méthodes de comptage, dites « exhaustives » (permettant de déterminer le nombre d'animaux réellement présents)³⁷. Face au constat que ces techniques menaient à une sous-estimation systématique des populations de cerf³⁸, les plans de tirs sont maintenant calculés à partir d'une modélisation des populations tenant compte à la fois de l'analyse des tableaux de chasse, d'un « Indice Nocturne d'Abondance » (INA) calculé à partir de comptages aux phares et d'un taux de reproduction constant³⁹.

En ce qui concerne le sanglier, ce type de méthodologie est difficilement applicable car (1) le taux d'accroissement des populations est beaucoup plus variable que pour le cerf et (2) les recensements aux phares ne sont pas adaptés à cette espèce puisque les yeux des sangliers ne réfléchissent pas la lumière, les rendant plus difficilement repérables³⁹. Les densités de populations de sangliers sont donc principalement étudiées via l'analyse des tableaux de chasse, en considérant que le nombre de sangliers prélevés est proportionnel à l'abondance. Cette hypothèse semble corroborée par les analyses du tableau de chasse sur le camp militaire de Marche-en-Famenne, où des juvéniles sont chaque année capturés et marqués avant d'être relâchés (voir 2.2.1). On constate que le nombre de sangliers marqués annuellement est en étroite relation avec le nombre de sangliers marqués au tableau de chasse, à effort de chasse plus ou moins constant (Figure 1) ; on

1. État de l'art

peut donc considérer qu'une proportion constante de la population est prélevée par les chasseurs^{12,40}.

1.2.3. Estimation des populations : Capture – Marquage – Recapture

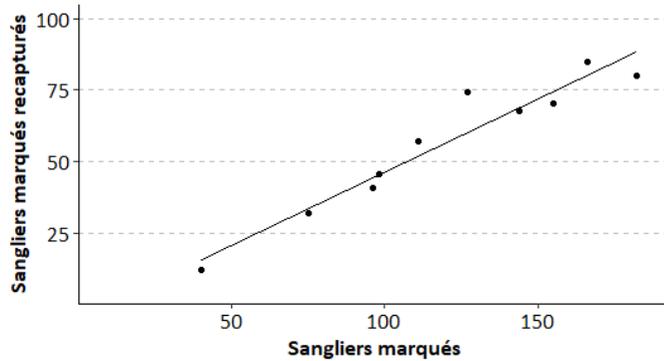


Figure 1. Nombre de sangliers juvéniles marqués au tableau de chasse en fonction du nombre de sangliers juvéniles marqués annuellement.

Les techniques de Capture – Marquage – Recapture (CMR) se basent sur la capture et le marquage d'individus (première « occasion de capture »), permettant leur identification, suivis de recaptures au cours d'une ou plusieurs occasions de captures ultérieures. Un certain nombre de modèles existent ; le choix du modèle dépendra des paramètres que l'on cherche à estimer (abondance, taux de survie, ...) et la mise en œuvre sur le terrain (nombre d'épisodes de capture, méthode de recapture, type de marque, durée de l'étude ...). Ces caractéristiques

correspondent chacune à des hypothèses sur lesquelles reposent la méthode ; la fiabilité des estimations dépendra du respect de ces hypothèses. Typiquement, on distingue les modèles applicables aux populations fermées, dans lesquelles le nombre d'individus ne varie pas au cours de l'étude, de ceux applicables aux populations ouvertes, tenant compte des naissances, mortalités et migrations^{41,42}.

Le modèle le plus simple et le plus intuitif est le modèle de Lincoln-Petersen, applicable à une population fermée de taille N . Considérons un nombre m_1 d'animaux capturés et marqués puis relâchés dans la population, un nombre m_2 d'animaux marqués recapturés et un nombre n d'animaux recapturés, marqués et non marqués confondus. Si on considère que la part de la population recapturée est représentative de la population totale, on a⁴³ :

$$\frac{m_2}{n} = \frac{m_1}{\hat{N}} \quad (1) \quad \text{et} \quad \hat{N} = \frac{n m_1}{m_2} \quad (2)$$

Il s'agit de méthodes d'estimation des populations généralement lourdes et coûteuses à mettre en œuvre et reposant sur un certain nombre d'hypothèses souvent difficiles à respecter³⁴.

1.État de l'art

1.2.4. Estimation des populations : méthodes basées sur l'analyse du tableau de chasse

Les méthodes reposant sur l'analyse des tableaux de chasse sont parmi les plus largement appliquées pour l'estimation des populations de sangliers^{23,34}. Elles ont l'avantage d'être relativement faciles et peu coûteuses à mettre en place puisqu'elles se basent sur des données à priori aisées à obtenir⁴⁴. Cependant, les statistiques de prélèvements sont parfois peu précises et constituent une première source d'incertitude⁴⁵. La validité de ces méthodes repose sur quatre hypothèses de base³⁴ :

- l'existence d'une relation linéaire entre les prélèvements et l'abondance de l'espèce ;
- le signalement et la prise en compte de tous les prélèvements ;
- une probabilité de capture égale pour l'ensemble des individus ;
- la standardisation des méthodes et des données.

Ces hypothèses étant plus ou moins respectées selon les études, la fiabilité des estimations générées est variable dans la littérature.

1.2.4.1. Prélèvements bruts

Une possibilité est d'utiliser le nombre de prélèvements brut comme proxy de la densité de population. Si certains considèrent cette méthode comme fiable⁴⁶, l'utilisation des statistiques de prélèvements bruts, sans prise en compte de l'effort de chasse, peuvent être à l'origine d'erreurs dans l'estimation des populations selon Imperio et al.⁴⁷

1.2.4.2. Captures Par Unité d'Effort (CPUE)

On définit l'effort (de chasse ou de pêche) comme l'ensemble des moyens mis en œuvre par l'exploitant (le chasseur ou le pêcheur) pour capturer un animal. On distingue, d'une part, l'effort nominal, défini comme l'ensemble des moyens de capture mis en œuvre par les exploitants et d'autre part, l'effort effectif, qui est l'effort qui a effectivement exercé une pression sur la population exploitée⁴⁸. Rist et al.⁴⁹ soulignent l'importance d'utiliser des mesures de l'effort reflétant l'impact biologique (impact réel sur la population) de la chasse (effort effectif) ; l'effort nominal peut en effet n'être que faiblement corrélé à l'effort effectif. Par exemple, l'utilisation du nombre de jours de chasse comme métrique de l'effort n'est valide que si le temps réellement passé à chasser (en excluant le temps de voyage et de repos) est constant au fil des jours.

Les méthodes basées sur les Captures Par Unité d'Effort (CPUE) sont largement utilisées en halieutique pour l'évaluation des populations de poissons^{48,50,51}. En effet, les données nécessaires à la réalisation de ces estimations étant difficiles et coûteuses à obtenir, les pêcheries se basent généralement sur des données issues de la pêche⁵⁰. Elles ont également été utilisées pour estimer l'abondance d'espèces terrestres et notamment d'ongulés^{44,47,51-55}. Le principe est de ramener les

1.État de l'art

prélèvements à l'effort investi pour réaliser ceux-ci, la quantité de prélèvements étant typiquement liée à la densité de population et à l'effort :

$$C = qEN \quad (3)$$

et

$$\frac{C}{E} = qN \quad (4)$$

où C est le nombre de prélèvements ;

N est l'abondance de l'espèce ;

E est l'effort (de chasse ou de pêche) ;

q est la proportion de la population prélevée par unité d'effort (coefficient de capturabilité).

La capturabilité (q) est un paramètre clé de la relation liant les prélèvements, l'effort et l'abondance. Vajas⁴⁸ la définit comme « la probabilité qu'a un animal d'être capturé par une unité d'effort pour un individu pris au hasard dans une population ». Généralement, elle est considérée comme constante⁵⁶ ; elle varie cependant temporellement et spatialement selon les conditions rencontrées. Par exemple, des conditions de visibilité médiocres diminueront la probabilité de prélever un animal, pour un même effort investi et pour une densité de population donnée.

La capturabilité dépend de paramètres biologiques (disponibilité ou fraction capturable) et de paramètres liés à l'efficacité de l'exploitant. La disponibilité regroupe l'accessibilité (présence des animaux) et la vulnérabilité (capacité des animaux à échapper à la capture). L'efficacité de l'exploitant dépend de la pénibilité liée aux conditions rencontrées (environnement, météo, topographie, ...), de son expérience (connaissance de l'espèce et du terrain, ...) et de l'allocation de l'effort (capacité à allouer l'effort dans le but de trouver les animaux)⁴⁸ (Figure 2).

Limiter ces variations dans la relation entre les prélèvements, l'effort et l'abondance, (*i.e.* les variations de la capturabilité) est essentiel pour utiliser les taux de prélèvements (CPUE) comme indices d'abondance. On parle de standardisation des données, qui vise à supprimer l'impact sur les taux de prélèvements de variations autres que celle de l'abondance⁵⁰. Si q est constant, on a :

$$\frac{C}{E} \propto N \quad (5)$$

Dans ce cas, l'hypothèse de l'existence d'une relation linéaire entre l'abondance et le taux de prélèvement³⁴ est satisfaite. Cependant, cette situation de proportionnalité n'est pas toujours rencontrée. Harley et al.⁵⁶ décrivent deux relations s'en éloignant : l'hyperstabilité (diminution plus rapide de l'abondance que des CPUE) et l'hyperdéplétion (diminution plus rapide des CPUE que de l'abondance). Dans ces deux cas, la capturabilité est fonction de l'abondance. Selon les auteurs, l'hyperstabilité constitue le cas le plus fréquent et mène à une surestimation de population, puisque le taux de prélèvement montre une diminution moins marquée que l'abondance. Les causes possibles de ces deux situations sont reprises dans le tableau 1.

1. État de l'art

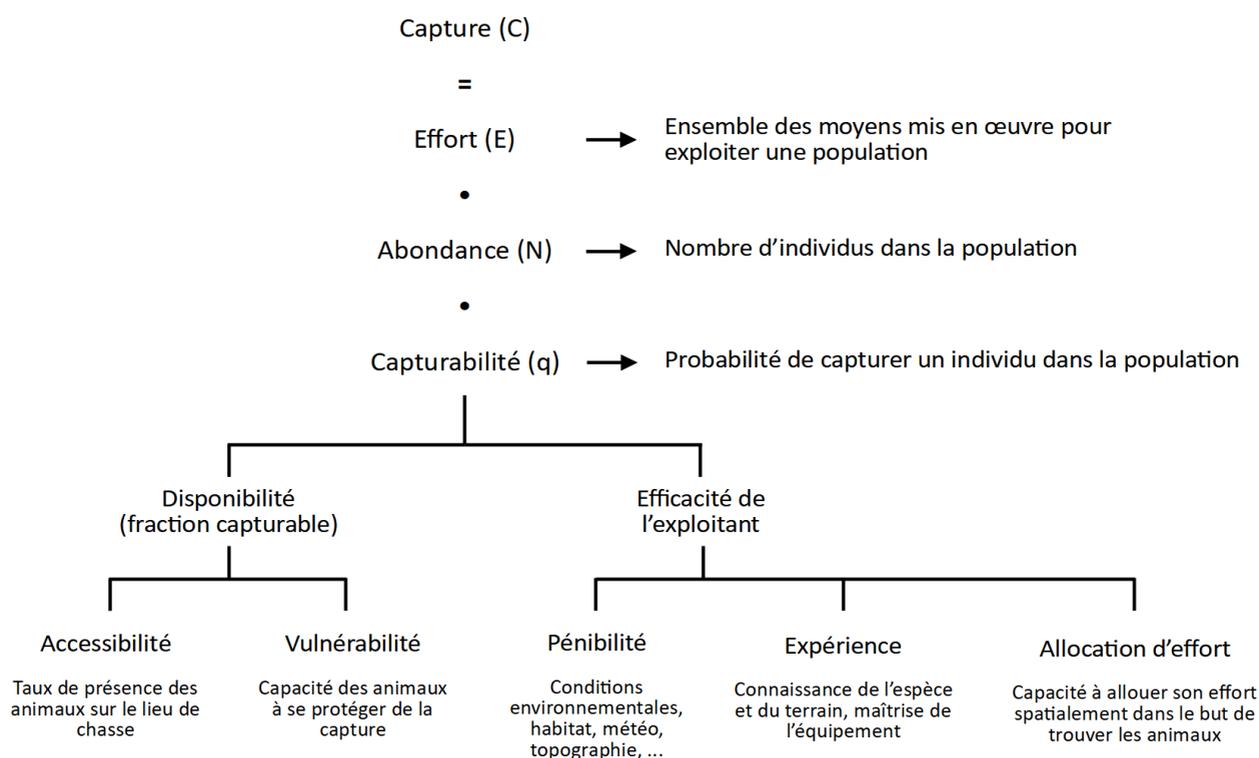


Figure 2. Représentation schématique des composantes de la relation entre capture et effort (adapté de Vajas⁴⁸).

Tableau 1. Causes de non-proportionnalité dans la relation entre CPUE et abondance (tiré de Rist⁵¹).

Situation	Origine	Cause
Hyperstabilité	Animal	Le comportement de la proie est prévisible ou les groupes demeurent faciles à trouver malgré une abondance réduite. Les individus se regroupent au fur et à mesure de la diminution de l'abondance (sélection de l'habitat), attraction des individus.
	Exploitant	Coopération et échange d'informations entre exploitants Amélioration de l'efficacité au cours du temps Augmentation de la surface exploitée
Hyperdéplétion	Animal	Les individus apprennent à éviter d'être capturés. Probabilités de capture hétérogènes ; les individus les plus vulnérables sont capturés en premier, laissant une sous-population moins vulnérable.
	Exploitant	Interférences liées à la concurrence entre les exploitants Sélection de certaines espèces Sélection de certaines zones, d'autres restant inexploitées

1.État de l'art

Les données de captures et d'effort peuvent être utilisées de différentes manières pour la gestion des populations⁵¹ :

- utilisation directe comme un indice d'abondance ; les variations des valeurs de CPUE reflètent les variations de l'abondance de l'espèce.
- Prélèvement maximum soutenable (*Maximum Sustainable Yield*, MSY) : calcul d'une valeur d'effort correspondant à un rendement optimum et à un prélèvement de l'accroissement (MSY). Les prélèvements augmentent avec l'effort jusqu'au MSY, au-delà duquel ils diminuent avec l'augmentation de l'effort, signe d'une diminution de la densité de population et donc d'une surexploitation.
- Modèles dynamiques : ajustement d'un modèle dynamique à la population étudiée, à partir d'une série temporelle de données de prélèvements et d'un indice d'abondance (par exemple les CPUE). L'abondance au temps t_n est calculée sur base de l'abondance au temps t_{n-1} en y ajoutant l'accroissement et en soustrayant les prélèvements, au départ d'une estimation au temps t_0 . Les paramètres sont ensuite ajustés de manière à faire correspondre les densités estimées par le modèle aux valeurs de l'indice d'abondance.
- *Removal models* : ces modèles font l'objet du point 1.2.4.3.

Les évaluations de la fiabilité des méthodes d'estimation des populations basées sur les captures par unité d'effort mènent à des résultats mitigés⁵¹. Un certain nombre d'études ont toutefois montré que les indices générés reflètent de manière relativement fidèle les tendances majeures des populations étudiées^{44,54}.

Les CPUE pourraient donc constituer un indice valide pour l'abondance des populations animales terrestres^{51,53,55,57}.

1.2.4.3. *Removal models*

Le principe de base de ces modèles est qu'un effort constant prélèvera une proportion constante de la population⁵⁸. Tout prélèvement induira une diminution de la population et, en réponse, une diminution de la valeur d'un indice d'abondance (par exemple les CPUE)⁵¹.

Lorsque l'effort est variable, on parle de « *catch-effort models* » ; dans ce cas, la probabilité de capture est liée à l'effort. Cette approche repose donc sur une augmentation de la proportion de la population capturée lorsque l'effort investi augmente et n'est valide que si cette hypothèse (équation 5) est satisfaite^{58,59}. St. Clair et al.⁶⁰ ont montré que ces modèles estimaient efficacement l'abondance et les probabilités de capture lorsque les taux de prélèvements étaient élevés ; de faibles taux de prélèvements, en revanche, mènent à des estimations biaisées.

1. État de l'art

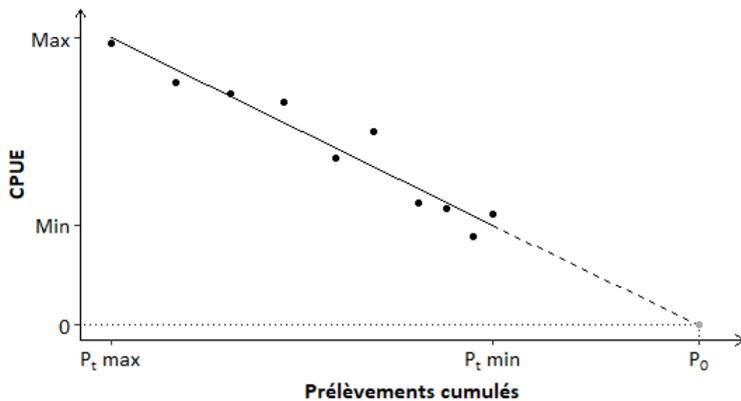


Figure 3. Relation entre les prélèvements et les Captures Par Unité d'Effort (CPUE) et estimation de l'abondance de la population de départ par la méthode de Leslie⁶¹. Les prélèvements cumulés au temps t sont inversement proportionnels à l'abondance de population (P_t). Si les CPUE sont proportionnels à la densité de population, l'extrapolation de la relation permet de calculer l'abondance initiale (P_0).

Une estimation de la population de départ peut être obtenue en exprimant les CPUE en fonction des prélèvements cumulés réalisés précédemment (méthode de Leslie⁶¹ ; Figure 3). La méthode de DeLury⁶² estime la population de départ en exprimant le logarithme des CPUE en fonction de l'effort cumulé investi précédemment.

Vajas⁴⁸ propose une approche bayésienne. Son modèle permet une estimation conjointe de la densité relative et de la capturabilité à partir de l'effort et du tableau de chasse et d'une estimation à priori de la densité maximale atteignable sur le territoire (capacité de charge).

1.3. Objectifs du travail

Les objectifs de ce travail seront, dans le contexte de la gestion des populations de grands ongulés wallonnes présenté au point 1.1 :

- de mettre au point une méthode de référence pour l'évaluation de l'abondance de l'espèce sanglier sur base de la technique de Capture – Marquage – Recapture ;
- de déterminer dans quelle mesure les prélèvements bruts de l'espèce sanglier sont un indicateur fiable de son abondance ;
- de déterminer dans quelle mesure les Captures Par Unité d'Effort (CPUE) pour l'espèce sanglier constituent un indice fiable de son abondance ;
- de comparer les indices d'abondance de l'espèce sanglier produits à partir des données d'effort et de tableau de chasse par différents *catch-effort models* (Leslie, DeLury, Vajas).

2. MATÉRIELS & MÉTHODES

2.1. Cas d'étude

2.1.1. Le sanglier

2.1.1.1. Distribution

Faisant preuve d'importantes capacités d'adaptation, le sanglier fait partie des espèces de grands mammifères ayant la plus large aire de distribution dans le monde. Ses populations sont en augmentation, notamment, dans une grande partie de l'Europe³. Présente sur tous les continents, l'espèce est considérée comme invasive dans certaines parties du monde où elle a été introduite⁶³. En Wallonie, si le sanglier n'était initialement observé qu'au Sud du sillon Sambre-et-Meuse, on le rencontre maintenant aussi au Nord⁶⁴.

2.1.1.2. Organisation sociale

Grégaire, le sanglier se regroupe en compagnies, dirigées par une laie dominante ; les mâles adultes sont toutefois solitaires en dehors de la saison de reproduction³⁵. Les mâles sub-adultes quittent la compagnie pour s'établir sur de nouveaux territoires (dispersion natale). La dispersion observée chez les femelles est moins importante, celles-ci demeurant avec leur mère ou s'établissant non loin^{64,65}. Le domaine vital du sanglier est très variable⁶⁴ ; Licoppe et al.¹² fixent la superficie du domaine vital d'une laie adulte en Wallonie à environ 600 hectares.

2.1.1.3. Habitat

L'espèce occupe une large gamme d'habitats ; de par sa morphologie, le sanglier est adapté à la végétation dense dans laquelle il se repose en journée⁶³. Durant la nuit, il se met en quête de nourriture et a alors tendance à fréquenter davantage les milieux ouverts (milieux boisés ouverts, prairies, cultures)¹².

En région tempérée, il préfère les forêts feuillues composées de chêne et de hêtre, dont les fructifications sont une source de nourriture privilégiée. Il trouve également refuge dans les forêts résineuses denses⁶³ et, en période de végétation, dans les zones de culture⁶⁵.

2.1.1.4. Régime alimentaire

Le régime alimentaire du sanglier est constitué en grande majorité de végétaux (≈ 85 à 95 %) : fruits forestiers, racines, matière végétale verte, plantes cultivées. Il apprécie particulièrement les végétaux riches en énergie (glands, fânes, céréales), dont au minimum un est systématiquement

2. Matériels & méthodes

consommé. Il se nourrit également, dans une moindre mesure, de champignons et d'animaux : insectes, vers, rongeurs, oiseaux, voire quelques mammifères plus gros (lièvres, jeunes chevreuils, charognes). Ce régime alimentaire varie selon la disponibilité des différentes sources de nourriture, faisant du sanglier un omnivore opportuniste⁶⁶.

2.1.1.5. Dynamique des populations (Reproduction et mortalité)

Reproduction

Le sanglier est l'espèce d'ongulé présentant les plus hauts taux de reproduction par rapport à son poids⁶² ; Gamelon et al.⁶⁷ estiment qu'en l'absence de chasse, le taux de croissance annuel d'une population peut atteindre une valeur proche de 2.0, correspondant à un doublement de la population.

Le rut a lieu de novembre à décembre et fait suite à une période de repos estivale (anœstrus)⁶⁸. La fin de cette période de repos est conditionnée par la photopériode⁶⁹ mais également par les conditions climatiques et la disponibilité des ressources alimentaires, principalement des glands^{40,68,70-73}. Les naissances s'étalent en majorité de mars à juin^{68,73-75}, après un période de gestation d'environ 115 jours⁴⁰. Aumaitre et al.⁶⁸ et Canu et al.⁷² décrivent une reproduction décalée en avance de un à deux mois les années suivant une glandée importante. Un second pic de naissances, moins important, peut être observé en été. Certains auteurs l'attribuent à une reproduction retardée des jeunes femelles^{70,73,76,77}, aux conséquences d'un second œstrus suite à la perte d'une première portée^{68,74,76}, voire à la possibilité pour une femelle d'avoir une seconde portée lorsque la disponibilité des ressources alimentaires est importante^{74,76}.

La taille moyenne des portées varie positivement avec le poids et l'âge de la mère^{40,76,78-80}. Selon Licoppe et al.⁴⁰, elle est de trois à six marcassins par femelle en Famenne et en Ardenne et légèrement inférieure dans le second cas. Cependant, toujours selon ces auteurs, l'influence sur les taux d'accroissement de cette variabilité dans la taille des portées est relativement faible comparativement à celle de la mortalité périnatale.

La maturité sexuelle du sanglier femelle est atteinte à partir d'un certain seuil de poids ; celui-ci se situerait autour de 35 kg mais varie entre 20 et 45 kg selon les auteurs^{68,70,75,77}. L'âge de la puberté est donc directement lié à la prise de poids du juvénile et donc à la disponibilité des ressources alimentaires⁷⁹. Cette prise de poids augmente notamment avec la proportion de cultures agricoles et la disponibilité du hêtre¹². Elle est estimée à 95 g/jour en moyenne en Famenne⁴⁰ ; un poids-seuil de 30 kg serait donc atteint aux alentours de 10 mois. Dans ces conditions, un sanglier né tôt (en hiver) suite à des glandées importantes pourrait être en mesure de se reproduire dès la première année, le seuil étant atteint au moment du rut⁶⁸. De plus, l'accès à la reproduction (proportion de femelles gestantes) est positivement influencé par les fructifications forestières⁷⁸, les conditions météorologiques (printemps sec, été chaud et humide)⁷⁰ et le poids des laies^{70,78}.

La disponibilité des ressources alimentaires influence donc positivement le taux de reproduction du sanglier par plusieurs mécanismes : avancement du rut et donc des naissances voire deuxième portée en cas de glandées importantes, diminution de l'âge de la puberté grâce à une prise de poids rapide, augmentation de la taille des portées et de l'accès à la reproduction.

Mortalité

Dans la nature, le sanglier peut atteindre l'âge de 12 ans mais son espérance de vie diminue de manière importante lorsqu'il est chassé⁸¹. La survie des marcassins dépend largement des conditions météorologiques, en particulier de la température⁸². Les causes principales de mort naturelle sont les maladies, la faim et la prédation par le loup là où il est présent ; toutefois, la plus grande part de la mortalité est attribuable à la chasse^{3,35,67,83,84}. Keuling et al.⁸³ et Toïgo et al.⁸⁴ estiment la mortalité annuelle moyenne d'une population chassée à environ 50 %.

Conséquences sur les populations

L'explosion des populations de sangliers observée au cours des dernières décennies peut être expliquée par plusieurs facteurs :

- l'accroissement de la disponibilité des ressources alimentaires via l'augmentation de la fréquence des fructifications forestières, en lien avec le changement climatique^{46,71,78,82,85,86} ;
- l'augmentation des surfaces de cultures riches (maïs, colza, moutarde)^{35,82} ;
- l'atténuation de la rudesse du climat (augmentation des températures hivernales et printanières, diminution de la couverture neigeuse), en lien avec le changement climatique^{46,71,82,87} ;
- l'augmentation de l'aire de répartition de l'espèce^{3,35,88,89} ;
- certaines pratiques cynégétiques, en particulier les restrictions de tir sur les femelles adultes⁶⁷ et le nourrissage^{35,90}.

2.1.1.6. Chasse du sanglier en Wallonie

En Wallonie, le sanglier est chassé principalement en battue⁶⁴, classiquement du 1^{er} août au 31 décembre en plaine et du 1^{er} octobre au 31 décembre partout ailleurs. Depuis 2018, cette période s'est vue exceptionnellement élargie de un à deux mois. La chasse à l'affût et à l'approche du sanglier est quant à elle autorisée toute l'année^{27,28,30,32,33,91,92}.

2.1.2. Le camp militaire de Marche-en-Famenne

Situé en Famenne (50°16'N, 5°23' E) (Figure 4) à une altitude moyenne de 190 m, le camp Roi Albert s'étend sur 2 700 ha, dont 1 800 ha de zones boisées, principalement couvertes de chênaies. La température moyenne annuelle y est de 9,7°C et les précipitations de 940 mm/an (IRM).

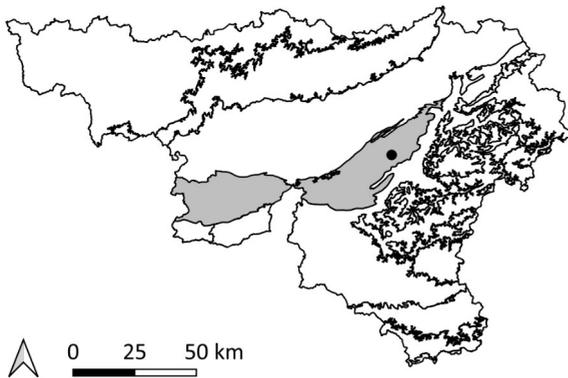


Figure 4. Localisation du camp militaire de Marche-en-Famenne. Le territoire grisé correspond à la région bioclimatique de Fagne, Famenne et Calestienne (Carte bioclimatique de Wallonie, SPW).

C'est l'un des territoires de chasse expérimentaux suivis par le Laboratoire de la Faune Sauvage et de Cynégétique (LFSC ; DEMNA-SPW) et où sont menées des études sur les populations de sangliers. La densité de l'espèce dans le camp est très importante ; le nombre de sangliers prélevés par hectare y est six fois plus élevé que la moyenne wallonne¹. La pression qu'une telle surabondance est susceptible d'exercer sur la biodiversité, notamment sur les espèces d'oiseaux nichant au sol¹⁷ a mené, dans le cadre de la mise en place du projet Life « Natura2MIL » à partir de 2006, à l'instauration d'un plan de tir du sanglier. Celui-ci est basé sur une estimation de la densité de population dans le camp (voir 2.2.1 et 2.2.2) ; défini au départ comme un nombre brut d'animaux à prélever, il inclut également depuis 2016 un quota en points basé sur le potentiel

reproducteur et permettant de viser certaines catégories de sexe et de poids (typiquement les laies adultes, hautement fécondes)⁶⁷. De plus, le nourrissage, interdit par le cahier des charges de location du droit de chasse depuis 2010, n'est plus pratiqué depuis 2009.

La chasse du sanglier dans le camp est majoritairement pratiquée en battue, au cours d'une quinzaine de journées par an rassemblant en général 17 à 34 chasseurs.

Le territoire n'étant pas fermé, on peut craindre, au cours des années caractérisées par des glandées peu abondantes, une émigration des sangliers vers des territoires voisins. Le nourrissage n'étant pas pratiqué et aucune zone de culture n'étant présente dans le camp, les animaux pourraient en effet se diriger vers des zones où la nourriture est plus abondante. Cette variation dans l'utilisation du territoire par le sanglier sous l'effet de la disponibilité des ressources alimentaires est largement décrite dans la littérature^{93,94}. Le résultat serait alors une diminution des prélèvements lors des années « pauvres » et une modification de la relation entre la population estimée avant chasse par la méthode de référence (voir 2.3) et les valeurs des estimateurs basés sur les prélèvements.

2.2. Données disponibles

La période de l'étude s'étale de 2010 (saison cynégétique 2010 – 2011) à fin janvier 2022 (saison cynégétique 2021-2022) ; sauf précision dans le texte, les données utilisées sont celles disponibles annuellement durant cette période.

2.2.1. Capture – Marquage – Recapture

Chaque été, un certain nombre de sangliers juvéniles (< 30 kg) sont capturés au moyen de cages-pièges mobiles et d'appâts (pois et céréales) dans le camp militaire. Les animaux sont pesés, sexés et marqués au moyen d'une boucle auriculaire correspondant à un numéro d'identification unique avant d'être relâchés. Les recaptures ont lieu lors de la mort des animaux (prélèvements par la chasse, animaux retrouvés morts ou collisions avec des véhicules). Sur base des nombres d'individus marqués et recapturés annuellement et du nombre total d'animaux (marqués ou non) prélevés au cours des occasions de recapture, il est possible d'estimer le nombre de juvéniles avant chasse (voir 1.2.3). Les nombres de sangliers bouclés et recapturés annuellement sont repris dans le tableau 2 ; aucun marquage n'a été effectué en 2019 et 2020.

Il est possible qu'entre la capture et la recapture, certains sangliers perdent leur boucle ; la perte des marques mène à une sur-estimation de l'abondance⁴¹. Afin de tenir compte de ce phénomène, un taux de perte peut être calculé mais nécessite un marquage multiple des individus. Un tel dispositif est mis en place sur le domaine de Belval, dans les Ardennes françaises : les sangliers sont triplement marqués, au moyen d'un transpondeur et de deux boucles auriculaires. Les recaptures correspondent ici soit à une capture ultérieure dans une cage-piège, soit à la mort de l'individu par la chasse ; plusieurs recaptures du même animal sont donc possibles. Les dates de capture et de recaptures ainsi que les indications sur la perte éventuelle des boucles permettent d'estimer le taux de perte au cours du temps. Ces données sont disponibles de 2014 à 2021, période durant laquelle 625 sangliers ont été marqués, pour un total de 693 recaptures.

2.2.2. Taux d'accroissement

Afin d'estimer le taux d'accroissement annuel (nombre de jeunes / nombre d'adultes) de la population, des comptages sur postes d'affût (dont une partie à proximité de points d'appâtage) sont organisés en été, après que la majeure partie des naissances ait eu lieu. Une à deux soirées de comptage rassemblant une trentaine d'observateurs sont réalisées chaque été (Annexe 1). Associé à l'estimation du nombre de juvéniles par CMR, le taux d'accroissement ainsi calculé permet une estimation de l'abondance totale (juvéniles et adultes ou subadultes) avant chasse. Cette première estimation constituera la méthode de référence dans le cadre de ce travail.

2. Matériels & méthodes

2.2.3. Fructifications forestières

La prise en compte des fructifications forestières semble revêtir, au vu de leur influence sur la dynamique des populations de sangliers, une importance capitale. La méthode de suivi standardisée mise en place notamment sur le camp de Marche est adaptée de celle utilisée par l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS) en France¹². Un échantillon de 20 chênes matures est désigné ; à la fin de l'été, un observateur compte, à l'aide de jumelles et pendant une durée fixe (15 secondes), le nombre de fruits qu'il observe. L'opération est répétée sur les quatre faces de chaque arbre (axes Nord, Sud, Est et Ouest) ; afin de tenir compte de la visibilité, le nombre de glands est ensuite rapporté au nombre de faces observées. Ces données sont disponibles à partir de 2012.

2.2.4. Tableaux de chasse

Les données relatives aux tableaux de chasse comprennent notamment, pour chaque journée de chasse et pour chaque animal prélevé (sanglier, cerf élaphe et chevreuil), la date de prélèvement, le sexe et le poids éviscéré. Les animaux retrouvés morts (mort naturelle, collision avec des véhicules ou suite à une blessure lors de l'action de chasse) de l'été à la fin de la saison de chasse sont également renseignés. Dans le cas des sangliers, la présence éventuelle d'une boucle est renseignée. Depuis 2018, l'âge des sangliers (en classe d'âge : marcassin, 0-6 mois ; bête rousse, 6-12 mois ; bête de compagnie, 12-24 mois ; adulte, >24 mois) est également estimé sur base de l'éruption des dents. Notons que dans certains cas très minoritaires, l'ensemble des informations n'est pas disponible.

Les sangliers bouclés prélevés ou retrouvés morts par d'autres chasseurs hors du camp sont également renseignés lorsque ceux-ci ont transmis l'information. Le récapitulatif des tableaux de chasse par année est repris dans le tableau 2.

2.2.5. Effort de chasse

Pour chaque journée de chasse, les enceintes traquées et le nombre de chasseurs postés sont renseignés. Le nombre annuel de journées de chasse est repris dans le tableau 2. Le relevé d'effort de chasse n'étant pas disponible pour deux journées en 2012, celles-ci n'ont pas été considérées. La superficie de la zone traquée est calculée à partir de la cartographie des enceintes (Annexe 2). Les chasseurs sont positionnés autour de zones constituées parfois d'une superficie non négligeable de milieux dans lesquels la probabilité de retrouver les sangliers en journée (facteur d'accessibilité ; Figure 2) est faible (typiquement les milieux ouverts). Les surfaces suivantes ont donc été retranchées de la superficie « brute » des enceintes :

- prairies de fauche (ZDO1), prairies semi-intensives à intensives (ZDO2) et zones d'activité humaine (ZX), définies selon l'ancienne classification des habitats Natura2000 (F. Etienne, communication personnelle) ;

2. Matériels & méthodes

- eaux de surface, délimitées selon la carte d'occupation du sol wallon pour l'année 2018 (SPW – UCLouvain/ULB/ISSEP) ;
- prairies délimitées sur base de l'orthophoto pour l'année 2021 (SPW) dans la partie du territoire non concernée par le réseau Natura2000.

2.2.6. Conditions météorologiques

Les données météorologiques considérées afin de tenir compte des conditions au cours des journées de chasse (facteur de pénibilité ; Figure 2) sont la température moyenne de l'air, les précipitations totales et la vitesse moyenne du vent. Pour chaque journée, une période s'étendant de 9 h à 17 h (correspondant globalement à la période au cours de laquelle se déroule l'action de chasse) a été retenue pour l'agrégation des données.

Les relevés des stations du réseau *Pameseb* du Centre wallon de recherches agronomiques (CRA-W) sont disponibles sur le site agromet.be. Les données sont celles enregistrées par une station située à Jemelle (5°14'31"N, 50°9'58"E), à environ 15 km du camp de Marche et à une altitude de 245 m ; la station de Humain (5°15'18"N, 50°11'35"E), légèrement plus proche (12 km), n'a pas été retenue car elle se trouve à une altitude de 295 m, plus éloignée de celle du camp (190 m).

Tableau 2. Nombres annuels de captures, recaptures, prélèvements et jours de chasse sur le camp de Marche-en-Famenne. Les années correspondent aux années de début des saisons cynégétiques concernées.

	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021
Captures	98	111	166	75	144	155	96	182	127	0	0	40
Recaptures ^a	44	55	82	31	66	68	39	77	71	0	0	12
Recaptures hors camp ^b	9	6	7	3	14	7	7	11	9	7	7	4
Sangliers prélevés ^c	279	274	267	166	258	300	304	451	485	241	174	111
Sangliers (total) ^d	279	277	298	169	271	305	310	462	497	254	185	125
Chevreaux prélevés ^e	34	49	34	34	52	61	72	71	32	44	33	28
Cerfs prélevés ^e	68	78	69	66	72	102	106	60	80	69	63	67
Jours de chasse	13	14	14	13	13	15	16	15	20	17	13	13

^a Uniquement les sangliers recapturés dans le camp l'année de leur capture ; ^b sangliers bouclés recapturés, indépendamment de leur année de capture ; ^c uniquement les sangliers prélevés lors des journées de chasse en battue pour lesquelles l'effort de chasse est renseigné ; ^d y compris les animaux retrouvés morts et prélevés à l'affût, ultérieurement à la date de la dernière capture ; ^e y compris les animaux retrouvés morts et prélevés à l'affût au cours de la période d'ouverture de l'espèce concernée.

2.3. Estimation de l'abondance absolue (méthode de référence)

2.3.1. Estimation de la population de juvéniles (CMR)

Les analyses ont été réalisées à l'aide du langage R 4.1.2⁹⁵. L'estimation du nombre de sangliers juvéniles (marcassins et bêtes rousses) présents avant chasse a été réalisée en appliquant le modèle de Chapman, réputé moins biaisé que celui de Lincoln-Petersen⁴³ :

$$\hat{N} = \frac{(n+1)(m_1+1)}{m_2+1} - 1 \quad (6)$$

où m_1 est le nombre total d'animaux marqués dans la population, m_2 le nombre d'animaux marqués recapturés et n le nombre total d'animaux recapturés, marqués et non marqués. Avant 2018, l'âge des animaux prélevés n'étant pas connu, le nombre total d'animaux juvéniles prélevés (n) a été déterminé sur base de leur poids.

Les intervalles de confiance ont été calculés par bootstrap (10 000 itérations) et en tenant compte de l'incertitude liée au taux de perte des boucles (voir 2.3.1.2). La méthode de calcul par bootstrap des intervalles de confiance présentés dans ce travail est détaillée à l'annexe 3.

2.3.1.1. Relation poids-âge

Les animaux juvéniles ont été distingués des adultes et des bêtes de compagnie sur base d'une analyse discriminante linéaire (ADL) tenant compte d'un certain nombre de variables explicatives déterminantes dans la relation ln(poids)-âge et ajustée sur les données des années 2018 à 2021 (967 observations). Les variables ont été sélectionnées suite à l'ajustement d'un modèle linéaire liant le logarithme naturel du poids éviscéré aux variables à tester (âge, période – septembre à novembre ou décembre à février, glandées de la saison de chasse et glandées de la saison précédente) et leurs interactions (équation 7), pour les années 2018 à 2021. Le sexe des individus n'a pas été pris en compte, l'information n'étant pas disponible pour l'ensemble des sangliers prélevés. Notons qu'aucun effet du sexe sur la prise de poids n'est détectable chez les marcassins⁹⁶. La simplification du modèle a été réalisée par sélection descendante en supprimant les variables sur base de leur p -valeur avec un seuil fixé à 0,1 (package `olsrr`, version 0.5.3⁹⁷).

L'étude des fonctions discriminantes de l'ADL permet la détermination du seuil de poids correspondant à la limite entre les classes d'âge et dépendant des autres variables explicatives (Y. Brostaux, communication personnelle) :

$$\ln(\text{seuil}) = \frac{a + b \cdot g + c \cdot g_{-1} + \text{période}}{d} \quad (7)$$

2. Matériels & méthodes

où g correspond aux glandées de la saison de chasse, g_{-1} à celles de la saison précédente, *période* est la période de l'année (septembre – novembre ou décembre – février) et a, b, c et d sont les paramètres estimés.

Pour les années 2010 à 2012, les données de fructifications forestières de l'année et/ou de l'année précédente n'étant pas disponibles, les animaux juvéniles ont été distingués des autres sur base d'un seuil de poids calculé comme la moyenne des seuils des autres années.

2.3.1.2. Perte des boucles

Le taux de perte des boucles en fonction du temps a été modélisé à partir des données du domaine de Belval, en limitant la durée séparant la capture de la recapture à 200 jours (116 observations). Un modèle de la forme suivante a été ajusté :

$$\ln(\text{perte}) = a + b \cdot \text{jours} \quad (8)$$

où *perte* est le nombre total de boucles perdues rapporté au double du nombre total de sangliers recapturés multiplié par 100, *jours* est le nombre de jours séparant la pose des boucles et la recapture et a et b sont les paramètres du modèle. Ce modèle a ensuite été appliqué aux données du camp de Marche-en-Famenne afin d'estimer le nombre de boucles perdues annuellement à l'issue de la saison de chasse, sur base de la durée séparant la date médiane des captures du dernier jour de chasse.

Si

$$P_r = m_1 \cdot \text{perte} \cdot t_r \quad (9) \quad \text{et} \quad t_r = \frac{m_2 + P_r}{m_1} \quad (10)$$

où P_r est le nombre de sangliers marqués recapturés ayant perdu leur boucle et t_r est le taux de recapture au cours de la première année, alors :

$$P_r = \frac{\text{perte} \cdot m_2}{1 - \text{perte}} \quad (11)$$

Ce chiffre a été utilisé pour corriger le nombre de sangliers marqués recapturés (m_2 , équation 6). Les intervalles de prédiction du modèle ont été calculés par bootstrap.

2. Matériels & méthodes

2.3.2. Estimation de la population totale (CMR et taux d'accroissement)

L'abondance de population totale (P_{tot}) a été calculée partir de l'estimation de la population de juvéniles (P_{juv}) et du taux d'accroissement (acc) estimé sur base des comptages estivaux :

$$P_{tot} = \left(1 + \frac{1}{acc}\right) P_{juv} \quad (12) \quad \text{et} \quad acc = M_{obs} / A_{obs} \quad (13)$$

où M_{obs} et A_{obs} sont les nombres de marcssins et d'adultes observés annuellement. Les intervalles de confiance de P_{tot} et acc ont été calculés par bootstrap en intégrant les différentes sources d'incertitude dans le premier cas (taux de perte, estimation de P_{juv} et taux d'accroissement).

2.4. Estimation de l'abondance absolue (méthode dérivée)

L'application de la méthode de référence pour l'estimation de l'abondance de population dans le camp de Marche-en-Famenne n'est pas possible pour l'ensemble des années de l'étude (pas de marquages en 2019 et 2020). Cette abondance a été calculée en mettant en relation les résultats des CMR avec les nombres de marcssins comptés en été. Un modèle linéaire a été ajusté (10 observations), permettant une estimation de l'abondance des juvéniles à partir des observations estivales pour les années où la méthode de référence n'était pas applicable. Deux modèles ont été testés et comparés sur base de leur R^2 :

$$P_{juv}' = a + b \frac{M_{obs}}{n_{soirées}} \quad (14) \quad \text{et} \quad P_{juv}' = a + b \frac{M_{obs}}{n_{obs}} \quad (15)$$

- où M_{obs} est le nombre total de marcssins observés ;
 $n_{soirées}$ est le nombre annuel de soirées de comptage ;
 n_{obs} est le nombre annuel total de postes d'observations ;
 a et b sont les paramètres du modèle.

L'abondance de population totale a été dérivée de l'estimation de la population de juvéniles et du taux d'accroissement, comme dans la méthode de référence. Les intervalles de confiance ont été calculés par bootstrap en intégrant les différentes sources d'incertitude (taux de perte, estimation de P_{juv} et de P_{juv}' , taux d'accroissement).

2.5. Estimation de la population à partir du tableau et de l'effort de chasse

2.5.1. Utilisation des prélèvements bruts comme indice d'abondance

L'indice C_{tot} correspond au nombre total de sangliers prélevés au cours de la saison de chasse.

2.5.2. Sélection des métriques de l'effort

Afin de modéliser la relation entre l'effort et les prélèvements, des modèles linéaires généralisés (structure d'erreurs : quasi-Poisson⁹⁸) ont été ajustés, avec comme variable de réponse le nombre de sangliers prélevés par journée de chasse (176 observations). Les métriques de l'effort ont été utilisées comme variables explicatives ainsi que la saison de chasse (facteur), les variables météorologiques (température, précipitations, vent) et le nombre de jours écoulés depuis la première journée de chasse. Cette dernière variable permet de tenir compte à la fois de la diminution de la population au cours du temps et de l'évolution des conditions en fonction de la période (la végétation, notamment). L'interaction entre la ou les métriques de l'effort et la saison a également été considérée. La simplification du modèle a été réalisée par sélection descendante en supprimant les variables sur base de leur p -valeur avec un seuil fixé à 0,05.

Les métriques candidates de l'effort étaient le nombre de chasseurs, le nombre d'enceintes traquées sur la journée (N_{enc}), la surface totale traquée (S_{tot}) sur la journée et la densité de chasseurs (somme du nombre de chasseurs pour chaque enceinte rapportée à la surface totale traquée ; Ch_d). Le groupe de chasseurs étant parfois divisé pour chasser en parallèle sur deux enceintes séparées, la métrique « nombre de chasseur » apparaît sous deux formes : le nombre total de chasseurs présents (Ch_{tot}) et le nombre moyen pondéré par la surface (Ch_s) :

$$Ch_s = \frac{\sum_i Ch_i * S_i}{\sum_i S_i} \quad (16)$$

où Ch_i est le nombre de chasseurs chassant sur l'enceinte i de surface S_i .

La métrique sélectionnée à l'issue de cette analyse est la métrique significative pour laquelle le R^2 ajusté du modèle est maximal. Cette méthode permet une sélection du modèle expliquant au mieux la variabilité des CPUE à partir d'un minimum de variables explicatives. Les valeurs de R^2 et de R^2 ajusté ont été calculées en utilisant le package rsq (version 2.5)⁹⁹.

2. Matériels & méthodes

2.5.3. Captures Par Unité d'Effort standardisées ($CPUE_s$)

Afin de standardiser les CPUE, un modèle linéaire généralisé a été ajusté (structure d'erreurs : quasi-Poisson), en intégrant l'effort comme un « *offset* »⁵⁰. La saison de chasse (facteur), les variables météorologiques et le nombre de jours écoulés depuis la première journée de chasse ont été utilisés comme variables explicatives. La simplification du modèle a été réalisée par sélection descendante en supprimant les variables sur base de leur p -valeur avec un seuil fixé à 0,05. L'effet de l'année a été extrait du modèle et correspond à l'exponentielle du coefficient de ce facteur. Les intervalles de confiance ont été calculés par bootstrap.

2.5.4. Captures Par Unité d'Effort brutes ($CPUE_b$)

Les CPUE brutes ont été calculées pour une métrique de l'effort supplémentaire, le nombre annuel de journées de chasse (N_{jours}). $CPUE_b$ correspond donc au nombre total de sangliers prélevés au cours de la saison de chasse divisé par le nombre de journées. Les intervalles de confiance ont été calculés par bootstrap.

2.5.5. Effet des fructifications forestières

L'effet des glandées sur les CPUE standardisées a été testé en ajustant un modèle linéaire généralisé semblable à celui du point précédent (149 observations), en remplaçant le facteur *Saison* par les fructifications forestières. L'effet des glandées sur la population avant chasse a été étudié en ajustant un modèle linéaire exprimant P_{tot} en fonction des fructifications (8 observations).

2.5.6. Catch-effort models

Les CPUE journalières (sangliers prélevés / effort, selon la métrique de l'effort sélectionnée précédemment) et leur logarithme ont été exprimées graphiquement en fonction, respectivement, des prélèvements cumulés (Leslie⁶¹) et de l'effort cumulé (DeLury⁶²).

Le modèle bayésien de Vajas⁴⁸ a été appliqué, avec comme métrique de l'effort le nombre de chasseurs (Ch_{tot}) et comme surface la superficie totale du camp, soit 2 700 ha. Différentes valeurs de densité maximale (d_{max}) ont été testées (30, 35, 40, 45 et 50 sangliers/km²).

2.5.7. Évaluation de la qualité des estimateurs

La qualité de l'estimation obtenue via les différentes méthodes a été évaluée en comparant les résultats à l'abondance au début de la première journée de chasse calculée par la méthode de référence ($P_0 = P_{tot} - \Sigma$ animaux retrouvés morts avant chasse). Les résultats du modèle bayésien

2. Matériels & méthodes

(densité absolue avant chasse) ont été comparés à la densité estimée au début de la première journée de chasse (d_0).

Le coefficient de corrélation r de Pearson entre la population de référence (P_0 ou d_0) et la valeur d'indice a été calculé pour chaque estimateur. Pour les estimations de densité absolue obtenues avec les différentes valeurs de d_{max} , l'écart absolu moyen (err_{moy}) à la densité de référence d_0 a été calculé. Les années 2019 et 2020, pour lesquelles la méthode de référence n'est pas applicable, n'ont pas été prises en compte dans le calcul de r et de err_{moy} .

Pour permettre la comparaison graphique, les différentes valeurs ont été divisées par la valeur pour l'année de référence (2010).

3. RÉSULTATS

3.1. Relation poids-âge

Les résultats de l'ajustement et de la simplification du modèle linéaire ($R^2 = 0,78$; $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$; Annexe 4) ont mené à conserver l'ensemble des variables explicatives de l'ADL. Les paramètres pour le calcul du seuil de poids (équation 7) sont présentés dans le tableau 3.

3.2. Perte des boucles

Les paramètres du modèle de taux de perte des boucles (modèle 8 ; $R^2 = 0,94$; $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$) sont : $a = -0,716$ ($p < 2,2 \cdot 10^{-16}$) et $b = 0,012$ ($p < 2,2 \cdot 10^{-16}$). Le taux de perte estimé à l'issue d'une période de cinq mois (temps moyen séparant la date médiane des captures de la dernière date de chasse) est par conséquent de 3,1 % (IC_{95%} : 2,4 – 4,6 %).

Tableau 3. Paramètres pour le calcul du seuil de poids (équation 7).

Paramètre	Coefficient
a	29,021
b	0,199
c	-0,140
d	9,970
Période - début	2,310
Période - fin	4,620

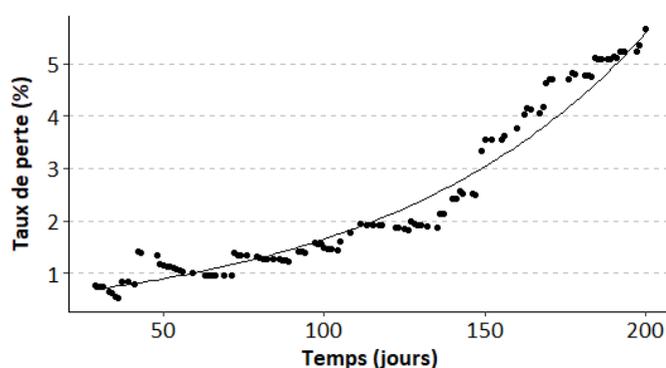


Figure 5. Taux de perte des boucles en fonction du temps et modèle ajusté.

3.3. Estimation de l'abondance absolue

Les résultats de l'ajustement des modèles 14 et 15 sont présentés dans le tableau 4. Le modèle 14 a été retenu pour estimer l'abondance de juvéniles en 2019 et 2020.

Les résultats des estimations d'abondance de population par la méthode de référence ou par la méthode dérivée sont présentés dans le tableau 5 et la figure 6. Les taux d'accroissement annuels et les intervalles de confiance associés sont repris à l'annexe 1.

Tableau 4. Synthèse des modèles 14 et 15.

Modèle	a	b	p	R^2
14	166,65 ($p = 0,069$)	1,25 ($p = 0,014$)	0,014	0,55
15	206,67 ($p = 0,037$)	31,93 ($p = 0,034$)	0,035	0,44

Tableau 5. Estimation du nombre de boucles perdues, de l'abondance de population de juvéniles (P_{juv} / P_{juv}') et de l'abondance totale (P_{tot}) annuels dans le camp de Marche-en-Famenne par la méthode de référence ou par la méthode dérivée (2019 et 2020).

Année	Pertes	IC _{95%}	P_{juv} / P_{juv}'	IC _{95%}	P_{tot}	IC _{95%}
2010	1,4	1,0 – 2,2	387	310 - 514	836	628 - 1202
2011	1,9	1,4 – 2,8	353	292 - 445	645	513 - 849
2012	2,8	2,1 – 4,2	412	353 - 491	691	575 - 869
2013	0,8	0,6 – 1,2	305	232 - 435	511	386 - 734
2014	1,6	1,2 – 2,5	382	319 - 468	715	567 - 936
2015	2,1	1,6 – 2,9	499	417 - 612	852	692 - 1087
2016	1,6	1,2 – 2,4	435	341 - 584	753	583 - 1036
2017	2,9	2,2 – 4,5	630	531 - 773	881	735 - 1085
2018	3,3	2,4 – 4,9	424	355 - 524	823	676 - 1033
2019	/	/	284	114 - 507	450	182 - 822
2020	/	/	223	29 - 512	359	48 - 855
2021	0,3	0,2 – 0,5	202	134 - 337	318	211 - 577

3. Résultats

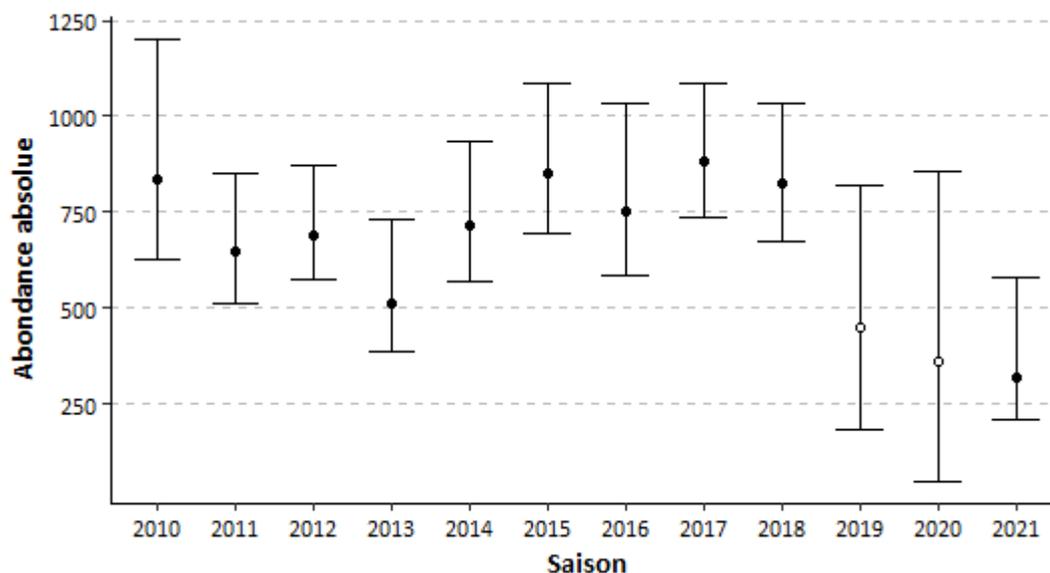


Figure 6. Estimation de l'abondance absolue totale (P_{tot}) et intervalle de confiance associé.

3.4. Estimation de la population à partir du tableau et de l'effort de chasse

3.4.1. Sélection des métriques de l'effort

Le récapitulatif des modèles linéaires généralisés ajustés est repris dans le tableau 6.

Tableau 6. Synthèse des modèles ajustés pour la sélection des métriques de l'effort.

Métrique(s) testée(s)	Paramètre(s) significatif(s)	R^2	R^2 ajusté
$Ch_{tot}, N_{enc}, S_{tot}, Ch_d$	Ch_{tot} ($p = 0,001$) <i>Saison</i>	0,32	0,27
$Ch_s, N_{enc}, S_{tot}, Ch_d$	Ch_s ($p = 0,003$) <i>Température</i> ($p = 0,049$) <i>Saison</i>	0,33	0,27
N_{enc}	N_{enc} ($p = 0,007$) <i>Température</i> ($p = 0,045$) <i>Saison</i>	0,32	0,26
S_{tot}	<i>Saison</i>	0,27	0,22
Ch_d	<i>Saison</i>	0,27	0,22

3. Résultats

Les valeurs de R^2 ajusté des modèles utilisant Ch_{tot} et Ch_s comme métrique de l'effort sont très proches. Toutefois, l'utilisation de Ch_{tot} permet de s'affranchir du calcul de la moyenne pondérée par la surface et de l'utilisation de la covariable *Température*. C'est donc cette métrique qui a été sélectionnée pour la suite des analyses ($CPUE_s$, *catch-effort models*).

3.4.2. Résultats des différents estimateurs

La seule variable explicative retenue après simplification du modèle linéaire généralisé ($R^2 = 0,29$) est *Saison*. Par conséquent, $CPUE_s$ correspond aux CPUE brutes pour la métrique Ch_{tot} divisées par la valeur pour l'année de référence (2010).

Les CPUE et leur logarithme ne présentent pas au cours de la saison la décroissance linéaire nécessaire à l'application des modèles de Leslie et de DeLury (Annexe 5) ; ceux-ci n'ont donc pas pu être utilisés.

La comparaison graphique des valeurs des indices aux valeurs de référence P_0 et d_0 est présentée par les figures 7 et 8. Le tableau 7 compare les valeurs des coefficients de corrélation pour les quatre estimateurs et les écarts absolus moyens pour les différentes valeurs de d_{max} . L'évolution au fil des mois du paramètre de capturabilité, calculé en parallèle de la densité par le modèle bayésien, est présentée par la figure 9.

Tableau 7. Comparaison de l'ajustement des différents estimateurs par rapport à la méthode de référence.

Estimateur	Métrique	d_{max} (sangliers/km ²)	r	err_{moy} (sangliers/km ²)
C_{tot}			0,82	
$CPUE_s$	Ch_{tot}		0,91	
$CPUE_b$	N_{jours}		0,90	
Modèle bayésien	Ch_{tot}	30	0,90	6,95
		35	0,90	4,32
		40	0,90	3,00
		45	0,90	2,65
		50	0,90	3,88

3.4.3. Effet des fructifications forestières

L'ajustement du modèle linéaire généralisé ($R^2 = 0,16$) met en évidence l'effet positif ($p = 4,2.10^{-7}$) des fructifications forestières sur les CPUE. Le prélèvement réalisé en moyenne par chaque chasseur est multiplié par un facteur 1,076 pour chaque unité de fructifications supplémentaire. Aucun effet des fructifications ($p = 0,133$) sur la population estimée avant chasse n'a été mis en évidence.

3. Résultats

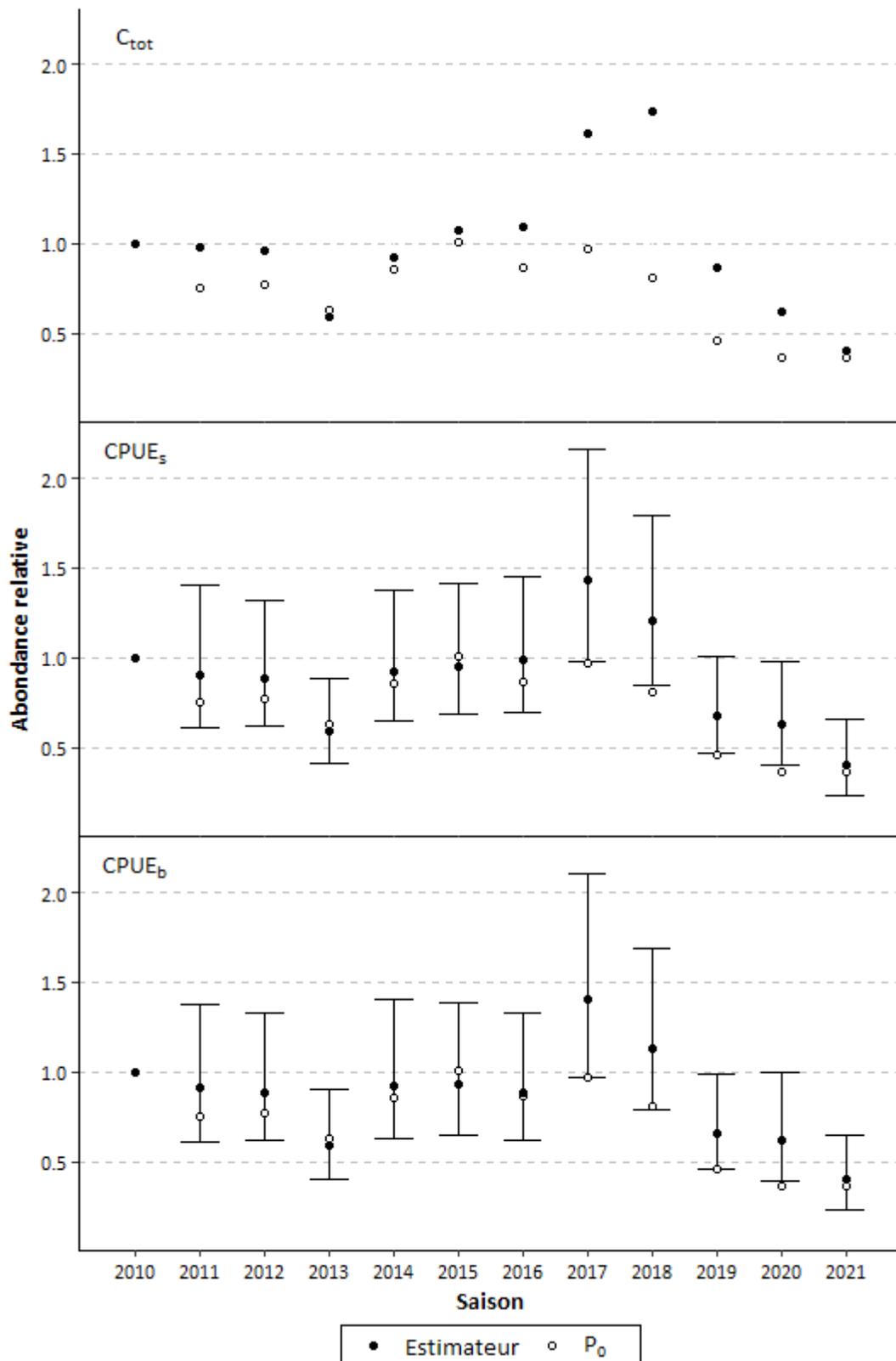


Figure 7. Comparaison des prélèvements bruts (C_{tot}), des Captures Par Unité d'Effort standardisées ($CPUE_s$ et intervalle associé) et des Captures Par Unité d'Effort brutes ($CPUE_b$ et intervalle associé) à l'abondance de référence (P_0). Les différentes valeurs ont été divisées par la valeur pour l'année de référence (2010).

3. Résultats

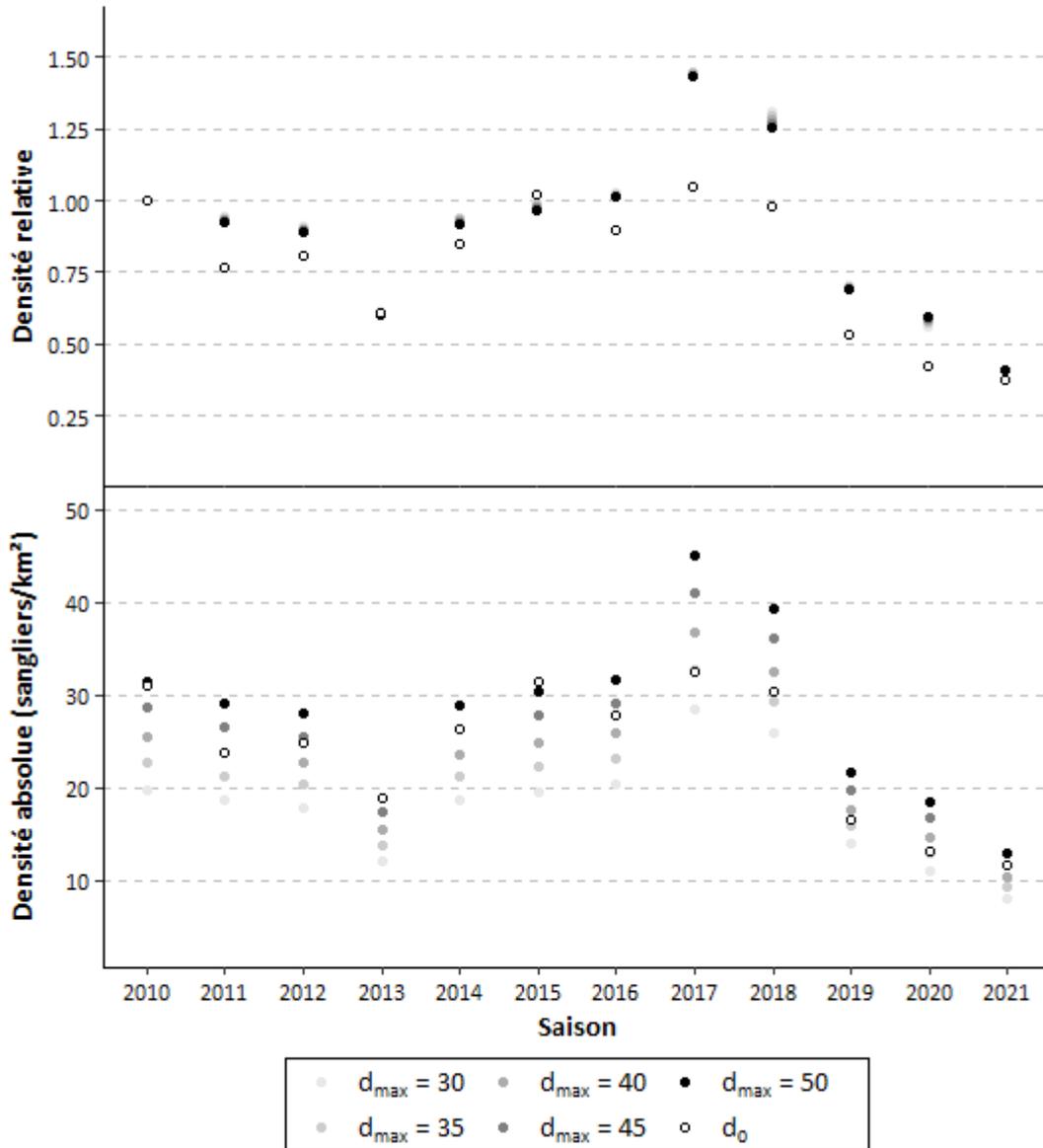


Figure 8. Comparaison des valeurs de densité absolue calculées par le modèle bayésien pour différentes valeurs de d_{max} à la densité avant chasse de référence (d_0) (bas) ; les différentes valeurs ont été divisées par la valeur pour l'année de référence (2010) afin de calculer les densités relatives (haut).

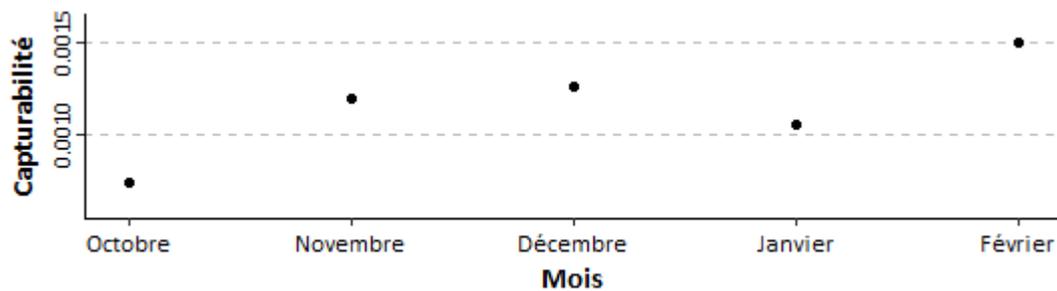


Figure 9. Evolution de la capturabilité calculée par le modèle bayésien ($d_{max} = 45$ sangliers/km²) au cours de l'année, toute années confondues.

4. DISCUSSION

4.1. Relation poids-âge

Les valeurs de seuil de poids obtenues (Annexe 6.1) semblent cohérentes au regard de la distribution des poids des animaux dans les deux classes d'âge (Annexe 6.2). Il faut toutefois noter que le coefficient du terme g_{-1} est négatif, traduisant une diminution du seuil de poids lorsque les fructifications forestières de l'année précédente augmentent. Cela pourrait s'expliquer par le fait que les naissances anticipées en réponse aux fructifications permettraient à certains individus de devenir bêtes de compagnie au cours de la saison de chasse. Ce passage des juvéniles les plus lourds (puisque plus vieux) vers la classe des adultes diminuerait alors le poids moyen des deux classes d'âge.

4.2. Perte des boucles

Une limite de la méthodologie appliquée pour l'estimation du taux de perte des boucles est que celui-ci dépend largement de la répartition des recaptures dans le temps. En effet, la probabilité qu'un sanglier ait perdu sa marque augmente avec le temps écoulé depuis sa capture initiale ; plus les recaptures auront lieu tôt, plus le taux calculé sera faible. Dès lors, l'utilisation d'un taux de perte théorique calculé dans une situation donnée (ici, le domaine de Belval) à une autre situation (le camp militaire de Marche-en-Famenne) n'est valide que si la répartition des recaptures est similaire dans les deux cas. On constate ici que cette hypothèse n'est pas respectée (Figure 10). A titre d'exemple, pour une probabilité journalière de perte de 1/2 200, le taux moyen estimé par simulation (500 animaux, 1 000 itérations) après six mois est de 7,9 % si l'ensemble des animaux

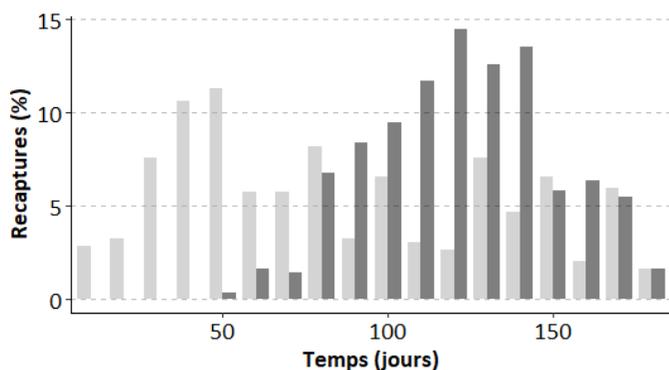


Figure 10. Répartition des recaptures au cours du temps à Belval (clair) et à Marche-en-Famenne (foncé).

marqués sont recapturés à l'issue de la période. Pour une distribution mensuelle des recaptures correspondant à celle de Belval, le taux de perte est de 3,6 % ; pour une distribution mensuelle correspondant à celle de Marche-en-Famenne, toutes années confondues, il est de 5,1 %. Le taux de perte calculé ici serait donc en moyenne sous-estimé d'environ 30 % ; l'effet sur P_{juv} est toutefois minime (sur-estimation moyenne de 1,4 %). La justesse dépend évidemment de la répartition des recaptures au cours de l'année considérée.

Il convient de noter également que l'intervalle de confiance autour du nombre de boucles perdues ne tient compte que de l'incertitude liée à la prédiction du taux de perte par le modèle 8. La part de l'incertitude liée à l'estimation d'un paramètre de la population à partir d'un échantillon n'est pas considérée. Précisons enfin que l'incertitude telle que calculée a une influence négligeable sur l'intervalle de confiance de P_{juv} .

4.3. Estimation de l'abondance de population (méthode de référence)

Les valeurs de P_{tot} calculées rapportées à la surface totale produisent des estimations de densité (12 à 33 sangliers/km²) élevées mais cohérentes au regard des valeurs disponibles dans la littérature^{87,100-103}. Ces densités importantes peuvent s'expliquer par la richesse du territoire, principalement couvert de forêts feuillues⁵⁵. De plus, la densité de prélèvements (4 à 18 sangliers/km²), connue avec certitude, est elle-même l'une des plus élevées d'Europe²³.

La méthode de CMR utilisée est soumise à un certain nombre de conditions d'application pour fournir des estimations fiables¹⁰⁴ :

- la population étudiée doit être fermée démographiquement (pas de naissances ni de morts) et géographiquement (pas d'immigration ni d'émigration) tout au long de la durée de l'étude ;
- tous les animaux ont une probabilité égale d'être capturés dans chaque échantillon (captures et recaptures) ;
- les animaux marqués ne perdent pas leurs marques et peuvent être distingués sans erreur du reste de la population.

Il est évident que ces hypothèses ne sont pas totalement respectées. En ce qui concerne la première condition, on peut toutefois considérer que les mortalités (chasse, accidents et mortalité naturelle), l'immigration et l'émigration sont identiques pour les sangliers marqués et non marqués. Dès lors, la proportion d'individus marqués dans la population recapturée (m_2/n) ne doit pas varier sous l'influence de ces phénomènes. L'estimation de N par le modèle de Lincoln-Petersen (équation 2) reste inchangée et celle réalisée par le modèle de Chapman (équation 6) varie de manière négligeable si l'échantillon est suffisamment grand. A titre d'exemple, l'augmentation moyenne de P_{juv} pour le camp de Marche-en-Famenne, si on considère une émigration de la moitié des animaux après marquage (soit une diminution de 50 % de m_2 et de n), est de seulement 1 % avec un maximum de 4,4 % en 2021. Concernant les naissances, les captures sont réalisées à partir de fin juin, après que la majorité des mises-bas ait eu lieu.

De plus, l'analyse des données de localisation de six laies adultes équipées d'un collier GPS au cours de périodes s'étalant de un mois et demi à deux ans montre une fidélité importante de ces animaux au camp (Figure 11). Cet élément renforce l'idée que, même si le territoire n'est pas fermé, l'influence sur le résultat des CMR est réduite. Notons toutefois que ces données ne sont pas disponibles sur une période suffisamment longue pour évaluer l'effet des fructifications forestières sur le comportement des sangliers à Marche-en-Famenne.

La deuxième hypothèse peut être considérée comme respectée car seuls les juvéniles, moins méfiants que les adultes et non soumis à un tir sélectif, sont concernés par les CMR. De plus, les oreillettes étant discrètes, on peut faire l'hypothèse qu'un sanglier marqué a la même probabilité d'être prélevé qu'un individu non marqué¹².

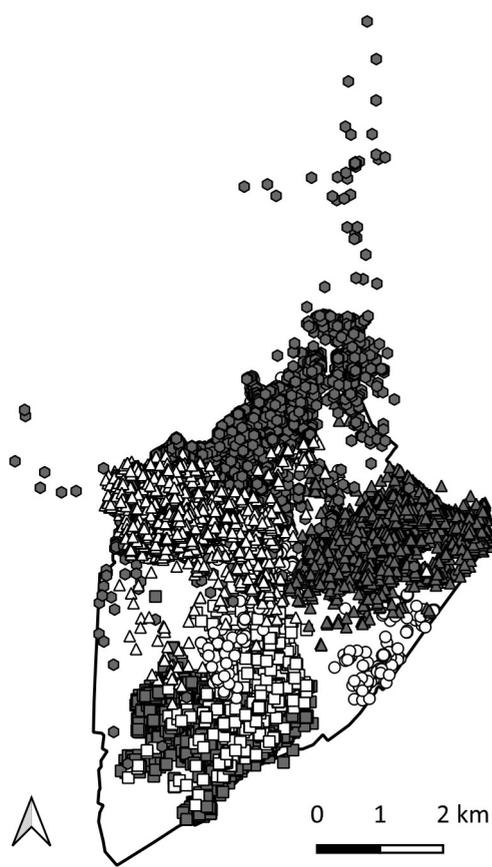


Figure 11. Localisation de six laies adultes équipées d'un collier GPS au cours de périodes s'étalant de un mois et demi à deux ans. Chaque symbole correspond à un animal différent.

Enfin, concernant la troisième condition, le taux de perte est inclus dans l'analyse.

L'influence des différents choix méthodologiques sur l'estimation de la population de juvéniles peut être évaluée par une analyse de sensibilité (Tableau 8) en comparant les valeurs de P_{juv} obtenues à celles calculées en :

- utilisant le modèle de Lincoln-Petersen ;
- faisant la distinction entre les sangliers juvéniles et adultes sur base d'un seuil de poids fixe de 30 kg ;
- négligeant le taux de perte des boucles.

Ces méthodes correspondent à celles appliquées actuellement pour l'estimation de la population de juvéniles dans le camp de Marche-en-Famenne.

Sans surprise, la différence induite par l'utilisation du modèle de Lincoln-Petersen est faible ; la valeur la plus élevée (4,4 %) est atteinte pour l'année 2021, caractérisée par un échantillonnage plus faible (captures et recaptures). Les autres valeurs sont inférieures à 1,5 %.

C'est le seuil de poids qui, individuellement, mène aux différences les plus importantes ; toutefois, celles-ci sont supérieures à 2 % (en valeur absolue) seulement pour deux années (2014 et 2018). Cette faible influence

générale s'explique par le fait que le nombre de sangliers dont le poids se situe entre le seuil de poids estimé et le seuil fixe de 30 kg est faible, d'autant plus que le seuil calculé en fin de saison est en règle générale proche de cette valeur (Annexe 6.1). L'année 2014 est caractérisée par le seuil de poids le plus faible et la différence (Δ) maximale (surestimation de 8,9 % de P_{juv}). Les saisons 2013 et 2018 présentent des valeurs de Δ négatives (-1,5 et -6,0 % respectivement) et les seuils les plus élevés ; la différence négative maximale en 2018 s'explique par la proportion plus importante (environ 50%) de prélèvements en fin de saison (allongement de la période de chasse jusqu'en février), lorsque le seuil calculé est supérieur à 30 kg.

4. Discussion

Tableau 8. Analyse de sensibilité de P_{juv} aux différents choix méthodologiques.

Méthode	$\Delta_{abs,moy}$ (%)	Δ_{min} (%)	Δ_{max} (%)
Lincoln-Petersen	1,1	+ 0,3	+ 4,4
Seuil de poids fixe ¹	2,5	- 6,0	+ 8,9
Pas de perte des boucles	3,3	+ 2,4	+ 4,5
Combinaison des trois ¹	5,3	- 1,3	+ 12,1

¹ L'année 2021 n'est pas prise en compte dans la comparaison, l'âge des sangliers étant connu.

L'erreur relative moyenne de P_{juv} , acc et P_{tot} est de 25 %, 28 % et 29 %, respectivement. Notons que les intervalles de confiance ayant été calculés par bootstrap, cette incertitude n'est pas répartie de manière égale de chaque côté de l'estimation (Figure 6).

Pour une distribution normale des différents paramètres, la dérivée totale de l'équation 12 permet de déterminer l'influence de l'erreur relative de P_{juv} et de acc sur l'erreur relative de P_{tot} :

$$\varepsilon_{P_{tot}} = \varepsilon_{P_{juv}} + \frac{1}{acc+1} \varepsilon_{acc} \quad (17)$$

Pour diminuer l'erreur sur la population totale de n %, il faudrait donc diminuer l'erreur sur le résultat des CMR d'autant et l'erreur sur le taux d'accroissement de n % multipliés par le taux estimé augmenté de un. Cette relation n'est pas totalement valable dans le cas de l'intervalle de confiance calculé par simulation sur des distributions s'éloignant de la normalité ; elle permet néanmoins d'évaluer grossièrement le poids des différents paramètres sur l'incertitude qui entoure l'estimation de la population. Pour un accroissement de 1,5, le résultat des CMR aura un impact 2,5 fois plus important que le taux d'accroissement. Les erreurs relatives moyennes de P_{juv} et de acc sont similaires ; c'est donc l'estimation de la population de juvéniles qui est à l'origine de la majorité de l'incertitude totale.

L'amélioration de la précision de l'estimation du taux d'accroissement peut se faire en augmentant le nombre de soirées de comptage, ce qui limiterait ainsi les effets de la variabilité de la détectabilité (probabilité d'observer les animaux), fonction des conditions (météo, comportement des animaux, ...) ³⁷. Pour les sept années où elles sont au nombre de deux, l'ajout de la seconde soirée diminue en moyenne l'erreur relative de acc de 15 % de sa propre valeur, avec un maximum de 38 % en 2021. Le nombre d'observateurs varie quant à lui trop peu pour qu'un effet puisse être mis en évidence.

La précision des résultats des CMR dépend du nombre de sangliers marqués et de la proportion de la population recapturée. Une amélioration de la précision peut donc être obtenue en augmentant le nombre de captures et les prélèvements. La proportion de la population prélevée (m_2/m_1) est à Marche-en-Famenne relativement constante (entre 42 et 51% pour 8 années sur 10) et la précision de P_{juv} est très hautement corrélée ($r = 0,89$) au nombre de sangliers marqués. A titre d'exemple, pour l'année 2021, au cours de laquelle seulement 40 sangliers ont été bouclés (contre 128 en

4. Discussion

moyenne les autres années) et 31 % de ceux-ci ont été prélevés, l'erreur relative moyenne de P_{juv} est de 50 %, contre 23 % en moyenne les autres années. L'incertitude de P_{tot} s'élève à 58 %, contre 26 % en moyenne les autres années.

4.4. Estimation de l'abondance de population en 2019 et 2020

Le modèle ne tenant pas compte du nombre d'observateurs par soirée (modèle 14) présente un meilleur ajustement que celui qui le prend en considération (modèle 15). Le nombre d'observateurs est en effet trop stable (moyenne : 31,4 ; écart-type : 4,0) pour avoir un effet significatif.

Le modèle choisi explique seulement 55 % de la variabilité de la population de juvéniles ; dès lors, l'incertitude associée aux prédictions de P_{juv}' est importante (erreur relative moyenne : 69 % en 2019 et 108 % en 2020). L'utilisation du modèle pour prédire l'abondance de juvéniles pour les années où les CMR ont eu lieu génère des valeurs de P_{juv}' dont l'écart relatif moyen (en valeur absolue) à P_{juv} est de 17 %, avec un maximum de 36 %.

Le modèle effectivement utilisé en 2019 et 2020 pour estimer la population de juvéniles dans le camp mettait en relation P_{juv} et les CPUE, avec comme métrique de l'effort la surface totale annuelle traquée. Le coefficient de détermination d'un tel modèle ajusté sur les données utilisées dans ce travail est de 0,78 ; il est de 0,77 lorsque la surface des enceintes n'est pas corrigée en soustrayant la superficie des zones peu giboyeuses (voir 2.2.5). Au vu de la qualité générale des indices basés sur l'effort de chasse (Tableau 7), on peut penser que les estimations de P_{juv}' générées par des modèles utilisant ces indices comme variable explicative sont les plus fiables. Cela rappelle l'inadéquation des méthodes de comptage direct, trop dépendantes de la détectabilité, pour l'estimation de l'abondance de population¹².

4.5. Sélection des métriques de l'effort

L'absence d'effet significatif du nombre de journées écoulées, malgré une diminution importante de l'abondance, pourrait être expliquée en partie par une augmentation de la capturabilité au cours de la saison de chasse. Cette hypothèse est corroborée par le caractère significatif ou proche de la significativité de la température (Tableau 6 ; $p = 0,054$ pour le modèle utilisant Ch_{tot} comme métrique de l'effort). Celle-ci est en effet corrélée ($r = -0,57$) au nombre de jours écoulés. Son coefficient négatif (-0,015) traduit une diminution des prélèvements lorsque la température augmente, soit une augmentation de ceux-ci au cours de la saison. De même, les estimations de la capturabilité par le modèle bayésien montrent une augmentation de sa valeur au fil des mois (Figure 9). On peut expliquer cette augmentation, notamment, par une amélioration de la visibilité en raison de la chute des feuilles. La capacité des chiens à suivre la piste d'un gibier est également réduite lorsque la température ambiante est élevée⁴⁸.

La pondération du nombre de chasseurs par la surface (Ch_s) a un impact négligeable sur les résultats du modèle. Ce résultat n'est pas étonnant au vu du faible nombre de journées au cours desquelles le groupe de chasseurs a été divisé et qui sont donc impactées par la correction (7 %). La

4. Discussion

très faible augmentation du R^2 (Tableau 6) peut être simplement due à la conservation dans ce modèle d'une variable explicative supplémentaire, la température ; celle-ci n'a en effet pas été retenue dans le modèle utilisant Ch_{tot} comme métrique. Il est toutefois important de noter que la valeur est très proche de la significativité pour un seuil de 0,05 ($p = 0,054$) et diffère peu lorsque la métrique utilisée est le nombre de chasseurs non corrigé ($p = 0,049$), bien que la conclusion qui en résulte soit différente.

Le nombre d'enceintes traquées n'a pas été retenu pour le calcul d'un indice d'abondance ($CPUE_b$) ; cependant, cette métrique permet d'expliquer une part de la variabilité du tableau de chasse presque aussi importante que le nombre de chasseurs. On pourrait néanmoins s'attendre à une variation importante de l'effet du nombre d'enceintes étant donné la variabilité qui existe dans la nature de celles-ci ; en d'autres termes, une enceinte n'est pas l'autre (surface, habitat, ...). Cette remarque est, bien évidemment, également valable pour le nombre de chasseurs. Ce résultat est tout de même intéressant : il montre - sans grande surprise - que choisir de rajouter une enceinte au programme de la journée de chasse peut aider à atteindre les objectifs de prélèvements.

Concernant la surface totale parcourue, aucun effet n'est mis en évidence, malgré la corrélation importante de cette métrique avec le nombre de chasseurs ($r = 0,59$). Cela peut s'expliquer notamment par le fait que la probabilité de présence du gibier varie en fonction de paramètres non considérés ici : nature de l'habitat, quiétude, exposition, ... Dans cette même logique, notons l'effet faible mais bénéfique de la suppression des zones où les chances de rencontrer le gibier en journée est trop faible (voir 4.4).

4.6. Résultats des différents estimateurs

4.6.1. Prélèvements bruts

Les prélèvements bruts expliquent 67 % de la variabilité de la population avant chasse ($r = 0,82$; Tableau 7). La prise en compte de l'effort de chasse apporte une information non négligeable, avec une part de la variabilité expliquée qui atteint 83 % ($r = 0,91$ pour la métrique Ch_{tot}). La figure 7 montre une diminution conséquente de l'écart entre la population avant chasse (méthode de référence) et l'indice d'abondance (C_{tot} ou CPUE) lorsqu'on introduit une mesure de l'effort, en particulier pour l'année 2018. Celle-ci est en effet caractérisée par un effort de chasse bien supérieur à la moyenne (20 journées contre 14 en moyenne pour les autres années). Les prélèvements bruts peuvent donc être considérés comme un indice fiable de l'abondance de sangliers lorsque l'effort de chasse est constant. En revanche, au regard de l'effet avéré de l'effort sur les prélèvements, la qualité de cet indice diminue lorsque l'effort varie.

4.6.2. Captures Par Unité d'Effort

Le modèle linéaire généralisé dont sont issues les valeurs de $CPUE_s$ explique une part relativement faible du tableau de chasse ($R^2 = 0,29$). Cela s'explique par la multitude de facteurs influençant le succès de la chasse et qu'il est très difficile, voire impossible, de contrôler ou de mesurer. Parmi les

4. Discussion

facteurs non mesurés ici, on peut citer le nombre de traqueurs présents, le nombre de chiens ou encore le nombre de passages (aller ou aller-retour) des traqueurs dans l'enceinte. Peu d'études tiennent compte de ces facteurs mais certaines ont mis en évidence, par exemple, un effet positif du nombre de chiens sur le nombre de sangliers prélevés^{52,105}. On peut toutefois faire l'hypothèse que, pour un territoire donné, certains de ces paramètres (traqueurs et chiens en particulier) seront relativement constants et ne seront donc pas à l'origine de variations majeures du tableau⁴⁸.

Parmi les nombreux éléments susceptibles de faire varier la relation entre effort et capture (les composants de la capturabilité), rappelons que la nature de la zone de chasse est probablement à l'origine d'une variabilité importante du succès (facteurs de disponibilité et de pénibilité).

Les animaux blessés lors de l'action de chasse mais non retrouvés et, par conséquent, non renseignés, peuvent également être à l'origine d'une diminution, pour un même effort, de l'efficacité observée⁴⁹. A titre d'exemple, en 2014, le taux de réussite des recherches d'animaux blessés menées par l'Association Belge pour l'Utilisation des Chiens de Sang avoisinait les 50 % (ABUCS).

Citons enfin un facteur qui revêt une importance capitale, la « sélection de la proie » (*prey selection*). Ce phénomène survient lorsque la rencontre d'un gibier ne mène pas à un prélèvement (ou en tout cas à une tentative de prélèvement), soit parce que c'est une autre espèce qui est visée, soit parce que l'animal ne répond pas à certains critères de sélection. « *Souvent, la chasse n'est pas un processus aléatoire, les chasseurs sélectionnant un échantillon non-aléatoire de la population* »¹⁰⁶. Typiquement, au sein d'une même espèce, la sélection se fait en fonction du sexe, de l'âge et/ou du trophée. Elle peut être lourdement influencée par l'existence de quotas de tirs permettant le prélèvement de certaines catégories (sexe, âge) ou de directives similaires données en début de journée¹⁰⁷. Certaines habitudes dans le monde de la chasse agissent de la même manière. Notamment dans le cas du sanglier, la préservation des laies adultes même lorsque les consignes n'en interdisent pas le tir reste une pratique courante. Le phénomène de sélection de la proie est évidemment variable selon l'espèce considérée. En particulier dans le cas de l'espèce cerf, on peut penser que la relation entre captures et effort y est plus sensible, en raison de l'existence d'un plan de tir officiel. Dans ce cas, les rencontres ne mènent plus à des prélèvements dès lors que le quota est rempli. Il en va de même si le chasseur a des doutes concernant l'identification de l'animal, même si son prélèvement est dans les faits encore autorisé. En résulte une diminution des CPUE, traduisant – à tort – une diminution de la population. Le mode de chasse a également une influence¹⁰⁶ ; en particulier, à Marche-en-Famenne, seuls les cerfs boisés sont visés lors de la chasse à l'affût, tandis que toutes les catégories (cerfs, biches et faons) sont prélevées en battue.

En ce qui concerne les résultats de ce travail, on pourrait imaginer une influence de la présence du cerf élaphe lors des journées de chasse sur les prélèvements de sangliers. Toutefois, il n'est pas certain que les chasseurs montrent une préférence pour le cerf. Au niveau intraspécifique, la mise en place du quota « à points » visant certaines catégories (voir 2.1.2) peut limiter le phénomène de sélection par les chasseurs.

Malgré cette grande variabilité non contrôlée, les CPUE fournissent des indices d'abondance qui semblent refléter remarquablement les tendances de la population, comme le montrent les valeurs de r (Tableau 7) et la comparaison graphique (Figure 7). Cette « amélioration » du pouvoir explicatif des CPUE lorsqu'elles sont considérées à l'échelle de la saison de chasse et non plus journalière est

4. Discussion

due à la relation qui existe entre le niveau de variation expliqué et le niveau d'agrégation des données⁵⁰.

Les résultats très similaires obtenus pour $CPUE_s$ et $CPUE_b$ s'expliquent par le fait que le nombre de chasseurs par journée est relativement constant (moyenne : 30,8 ; écart-type : 6,5) et que, dès lors, Ch_{tot} et N_{jours} sont fortement corrélés ($r = 0,98$). Dans l'optique d'une utilisation de ce type de données à plus large échelle, il s'agit de deux métriques relativement faciles à obtenir. Si elle reste à vérifier, l'hypothèse de stabilité du nombre de chasseurs par journée sur un territoire donné peut être faite. Dans ce cas, le nombre de journées de chasse serait une métrique produisant des estimations fiables et également la plus facile à recueillir. Il serait toutefois nécessaire de combiner les données issues de territoires où plusieurs modes de chasse sont pratiqués de manière non négligeable (affût, approche, traque-affût). Les métriques ainsi que la relation entre captures et effort est susceptible de varier suivant le mode de chasse.

Ces données nous indiquent aussi qu'augmenter l'effort (tant le nombre de chasseurs que de journées de chasse) permet d'augmenter les prélèvements et pourrait être vu comme la solution au problème de surpopulation. Pour autant, les choses ne sont pas forcément aussi simples : cela nécessiterait tout d'abord une réelle volonté de la part du monde de la chasse. De plus, la possibilité d'augmenter l'effort peut se voir limitée, à fortiori dans une société où les conflits impliquant les acteurs du monde rural se multiplient. Les forêts péri-urbaines constituent des exemples-types de territoires où « simplement » augmenter l'effort de chasse pour limiter la croissance des populations de sangliers semble peu pertinent. Dans le cas particulier du camp militaire de Marche-en-Famenne, le nombre annuel de journées de chasse est déjà élevé (plus d'une journée par semaine en moyenne tout au long de la saison de chasse en battue). La présence militaire sur le territoire en semaine, cantonnant les activités cynégétiques au week-end, réduit les possibilités d'augmenter ce nombre. De manière générale, cette problématique est renforcée par la diminution du nombre de chasseurs en Europe³. Enfin, il faut noter une réponse compensatoire du sanglier à la pression de chasse, dont l'augmentation mène à une reproduction plus précoce et à un renouvellement de la population plus rapide¹⁰⁸. Dès lors, une diminution des densités de sangliers peut difficilement être atteinte uniquement en augmentant l'effort mais nécessite de cibler les catégories les plus fécondes, typiquement les laies adultes⁶⁷.

L'évolution des CPUE au cours des saisons ne présente pas la décroissance permettant l'application des modèles de Leslie et de DeLury. Cela peut s'expliquer par deux éléments déjà cités : d'une part, l'augmentation de la capturabilité au cours de la saison de chasse, qui semble compenser (en partie au moins) l'effet de la diminution de l'abondance et, d'autre part, la grande variabilité des CPUE journalières.

4.6.3. Modèle bayésien

Les résultats du modèle bayésien sont similaires en termes d'ajustement à ceux obtenus pour les CPUE. Utilisés en tant qu'indice de densité relative, ils sont peu sensibles à la valeur de d_{max} choisie, comme indiqué par Vajas⁴⁸. Par contre, lorsqu'on désire estimer une densité absolue, cette information revêt une importance particulière. Le modèle génère ici les estimations les plus proches de la densité de référence (err_{moy} minimum) pour une densité maximale atteignable de 45

sangliers/km². Il s'agit d'une valeur très élevée, même si on peut trouver dans la littérature des estimations de densités comparables¹⁰⁰. Il convient toutefois d'être prudent quant à cette conclusion, qui repose largement sur les hypothèses du modèle.

4.7. Effet des fructifications forestières

Au vu des résultats obtenus, l'hypothèse selon laquelle la présence des sangliers dans le camp de Marche-en-Famenne en saison de chasse est déterminée en partie par les glandées semble vérifiée. En effet, on constate une augmentation des prélèvements lorsque les fructifications sont abondantes. La population estimée par la méthode de référence, soit à la fin de la période de captures (globalement, fin août et donc avant la chute des glands), n'est quant à elle pas influencée. Graphiquement, on constate que les années 2017 et 2018, pour lesquelles les CPUE sur-estiment largement la population de référence, correspondent aux deux années où les fructifications forestières sont les plus abondantes (Figure 12). On constate également une diminution à la fois de la population de référence et des CPUE corrélée à une suite d'années « pauvres » (2019 – 2021). Ce phénomène est évidemment à mettre en lien avec l'effet des glandées sur la reproduction du sanglier. Toutefois, on pourrait également suspecter un effet du cumul de ces années pauvres, qui induirait une présence moindre des animaux dans le camp tout au long de l'année, influençant dès lors également l'estimation de la population avant chasse.

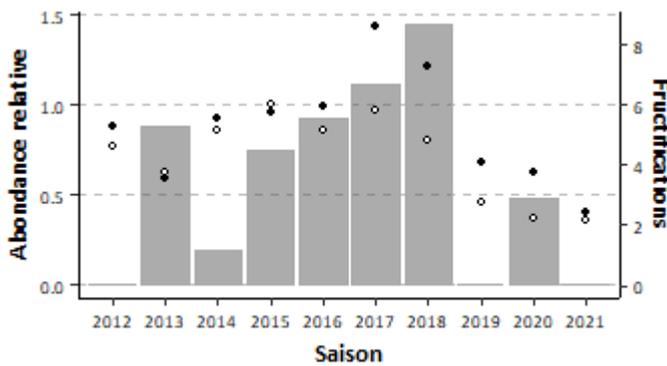


Figure 12. Comparaison de P_{tot} (points noirs), $CPUE_s$ (points blancs) et des fructifications forestières (barres).

De même, la présence importante des animaux en 2017 et 2018 pourrait être influencée non pas uniquement par les fructifications importantes de ces deux années mais également par celles des années précédentes. Il ne s'agit ici évidemment que de suppositions ; les données disponibles sont insuffisantes pour déterminer plus précisément la manière dont les glandées influencent la présence des animaux dans le camp militaire. Une étude basée sur une série temporelle plus importante permettrait sans doute d'étudier le phénomène de manière plus rigoureuse. L'étude des tableaux de chasse des territoires voisins pourrait également aider à mieux cerner les déplacements des animaux.

L'effet des fructifications forestières est à l'origine du choix de l'évaluation de la fiabilité des estimateurs en comparant les résultats à la population avant chasse et non à la population journalière moyenne. Cette deuxième solution paraît pourtant a priori plus pertinente. Lorsque les glandées sont abondantes, les CPUE augmentent ; en parallèle, la population moyenne diminue, car une plus grande proportion est prélevée (58 % en 2018 ; augmentation du facteur d'accessibilité). En résulte une augmentation de l'écart entre les CPUE et la population moyenne, diminuant alors la valeur du coefficient de corrélation. Afin de permettre la comparaison avec les résultats du modèle bayésien, qui vise quant à lui à estimer la population avant chasse, il a été fait le choix d'évaluer la qualité de l'ensemble des indices sur base de P_0 .

5. CONCLUSION

La méthode de Capture – Marquage – Recapture appliquée au sanglier dans le camp militaire de Marche-en-Famenne produit des estimations de population élevées (12 à 33 sangliers/km²) mais cohérentes au regard de la littérature. Les hypothèses nécessaires à l'application de cette méthode ne sont pas entièrement respectées ; on peut néanmoins penser que les résultats restent relativement fiables. Les méthodes développées dans le cadre de ce travail mènent à des estimations d'abondance proches de celles obtenues par la méthode actuellement appliquée au camp ; la différence relative maximale est de 12,1 %. L'incertitude relative autour de l'estimation de la population totale (P_{tot}) est de 29 % en moyenne. L'estimation de la population de juvéniles (P_{juv}) par les CMR est à l'origine de la plus grande part de cette incertitude ; ce résultat pourrait être amélioré en augmentant le nombre d'individus marqués. La précision de l'estimation du taux d'accroissement serait quant à elle améliorée par l'ajout de soirées de comptages.

Le calcul de P_{juv} pour les années où la méthode de CMR n'est pas appliquée est associé à une incertitude très importante (jusqu'à 108 % en valeur relative). Une méthode basée sur les Captures Par Unité d'Effort (CPUE) semble plus adaptée que celle développée ici, basée sur le comptage direct des animaux.

L'utilisation des prélèvements bruts comme indice d'abondance relative produit des résultats fiables lorsque l'effort de chasse est constant ; lorsqu'il est variable, sa prise en compte améliore grandement la fiabilité des estimations. Malgré les nombreux facteurs influençant la relation entre effort et captures, les CPUE reflètent très bien les tendances de la population ($r = 0,9$) et semblent donc constituer un indice d'abondance relative fiable pour l'espèce sanglier. Le modèle bayésien produit des estimations relatives similaires aux CPUE. Lorsqu'il est utilisé pour calculer la densité absolue, le meilleur résultat est obtenu pour une valeur de densité maximale atteignable très élevée de 45 sangliers/km².

Les métriques de l'effort à l'origine des meilleurs résultats sont le nombre de chasseurs total et le nombre de journées de chasse, les deux étant fortement corrélées. Il s'agit d'informations relativement faciles à recueillir dans l'optique d'une utilisation des CPUE comme indice d'abondance relative à plus large échelle. Cette généralisation nécessiterait également de pouvoir combiner les données issues de différents modes de chasses, pour lesquels les métriques et la relation entre captures et effort sont susceptibles de varier. Une généralisation à d'autres espèces de grand gibier semble plus hasardeuse, principalement en raison du phénomène de sélection opéré par les chasseurs, sans doute moins important dans le cas du sanglier.

L'effet des fructifications forestières (glandées) sur la fréquentation du territoire du camp militaire de Marche-en-Famenne par le sanglier semble avéré ; des fructifications abondantes améliorent le succès de la chasse et modifient la relation entre la population avant chasse et les CPUE.

6. ANNEXES

Annexe 1. Taux d'accroissement annuels et intervalles de confiance associés pour le camp de Marche-en-Famenne.

Année	n _{soirées}	n _{observateurs} (somme)	Accroissement	IC _{95%}
2010	1	24	0,86	0,57 – 1,22
2011	1	28	1,21	0,91 – 1,59
2012	2	68	1,47	1,05 – 1,95
2013	1	34	1,48	1,10 – 1,92
2014	1	32	1,14	0,81 – 1,61
2015	1	34	1,42	1,07 – 1,87
2016	2	73	1,37	1,07 – 1,70
2017	2	58	2,51	2,08 – 3,04
2018	2	68	1,06	0,86 – 1,28
2019	2	65	1,72	1,22 – 2,45
2020	2	61	1,64	1,00 – 2,17
2021	2	52	1,74	1,24 – 2,29

Annexe 2. Cartographie des enceintes du camp militaire de Marche-en-Famenne. Les zones grisées correspondent aux superficies non prises en compte pour la mesure de l'effort de chasse.



Annexe 3. Méthode de calcul des intervalles de confiance par bootstrap.

Intervalles de confiance pour l'estimation de l'abondance absolue (méthode de référence)

- Taux de perte des boucles : l'intervalle de confiance a été calculé en ajustant à chaque itération le modèle 8 sur un rééchantillonnage avec remise des données d'ajustement (nombre de jours et logarithme du taux de perte). Ce modèle a été utilisé pour prédire le taux de perte correspondant au nombre de jours souhaité, auquel un résidu du modèle, tiré aléatoirement, a été sommé¹⁰⁹ ; le nombre de boucles perdues (P_r) a ensuite été calculé sur base de ce taux de perte (équation 11).

6. Annexes

- Estimation de P_{juv} : l'intervalle de confiance (Tableau 5) a été calculé en utilisant à chaque itération une valeur de m_2 (équation 6) issue d'une distribution binomiale avec un paramètre de probabilité $(m_2+P_r)/n^{110}$.
- Estimation de acc : l'intervalle de confiance (Annexe 1) autour du taux d'accroissement moyen (équation 13) a été calculé par rééchantillonnage avec remise des nombres de marcassins et d'adultes observés et en calculant à chaque itération le taux d'accroissement correspondant.
- Estimation de P_{tot} : l'intervalle de confiance global (Tableau 5) a été calculé en intégrant les trois sources d'incertitude (perte des boucles, P_{juv} et acc), en calculant à chaque itération une valeur de P_{tot} basée sur un rééchantillonnage simultané de l'ensemble des données.

Les intervalles correspondants ont été calculés sur base des quantiles (0,025 et 0,975) des distributions de valeurs générées.

Intervalles de confiance pour l'estimation de l'abondance absolue (méthode dérivée)

- Taux de perte des boucles et estimation de P_{juv} : *idem*.
- Estimation de P_{juv}' : l'intervalle de prédiction (Tableau 5) a été calculé en ajustant à chaque itération le modèle 14 sur un rééchantillonnage des données d'ajustement (nombre de marcassins observés par soirée et P_{juv} , où P_{juv} est une valeur tirée aléatoirement dans la distribution générée précédemment). Ce modèle a ensuite été utilisé pour prédire une valeur de P_{juv}' , auquel un résidu du modèle, tiré aléatoirement, a été sommé ; la valeur résultante est appelée *pred*.
- Estimation de acc : *idem*.
- Estimation de P_{tot} : l'intervalle de confiance global (Tableau 5) a été calculé en intégrant les quatre sources d'incertitude (perte des boucles, P_{juv} , P_{juv}' et acc), en calculant à chaque itération une valeur de P_{tot} basée sur un rééchantillonnage simultané de l'ensemble des données. La valeur de P_{juv}' utilisée pour le calcul de l'intervalle est une valeur de *pred*.

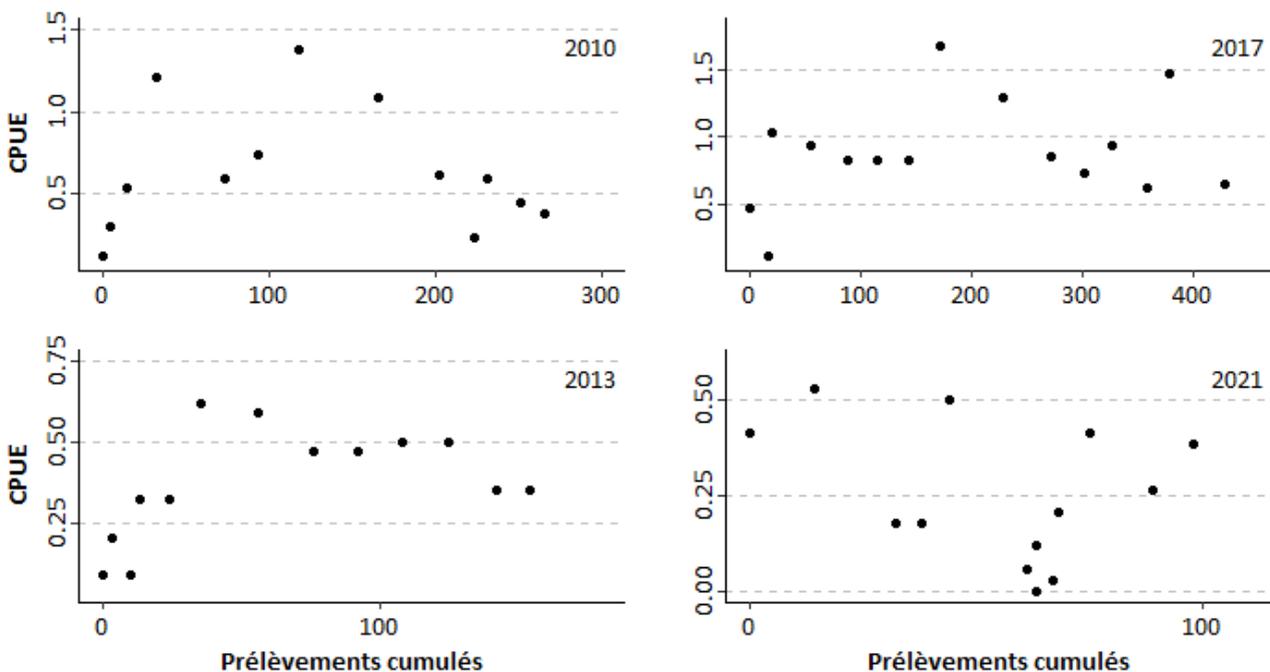
Intervalles de confiance pour CPUE_s et CPUE_b

Les intervalles de confiance pour les CPUE ont été calculés en rééchantillonnant simultanément les données (nombres de sangliers prélevés et de chasseurs) de l'année en question et de l'année de référence (2010) et en calculant les valeurs de CPUE relatives correspondantes. Les intervalles correspondants ont été calculés sur base des quantiles (0,025 et 0,975) des distributions de valeurs générées.

Annexe 4. Synthèse du modèle caractérisant la relation poids-âge (équation 7). *Période – fin* correspond au regroupement des mois de décembre à février, *g* aux glandées de la saison de chasse et *g₋₁* à celles de la saison précédente. *Référence* correspond à l’estimation pour les sangliers juvéniles durant mois de septembre à novembre ; les coefficients des autres niveaux des facteurs *âge* et *période* sont à sommer à la référence.

	Coefficient	p
<i>Référence</i>	2,649	$< 2.10^{-16}$
<i>Période - fin</i>	0,220	$1,24.10^{-8}$
<i>Âge - vieux</i>	1,349	$< 2.10^{-16}$
<i>g</i>	-0,056	0,011
<i>g₋₁</i>	-0,035	$8,06.10^{-7}$
<i>Période – fin x Âge - vieux</i>	-0,215	$3,76.10^{-6}$
<i>Période – fin x g</i>	0,019	0,001
<i>Âge – vieux x g</i>	0,028	0,235
<i>g x g₋₁</i>	0,011	0,001
<i>Âge – vieux x g x g₋₁</i>	-0,05	0,091

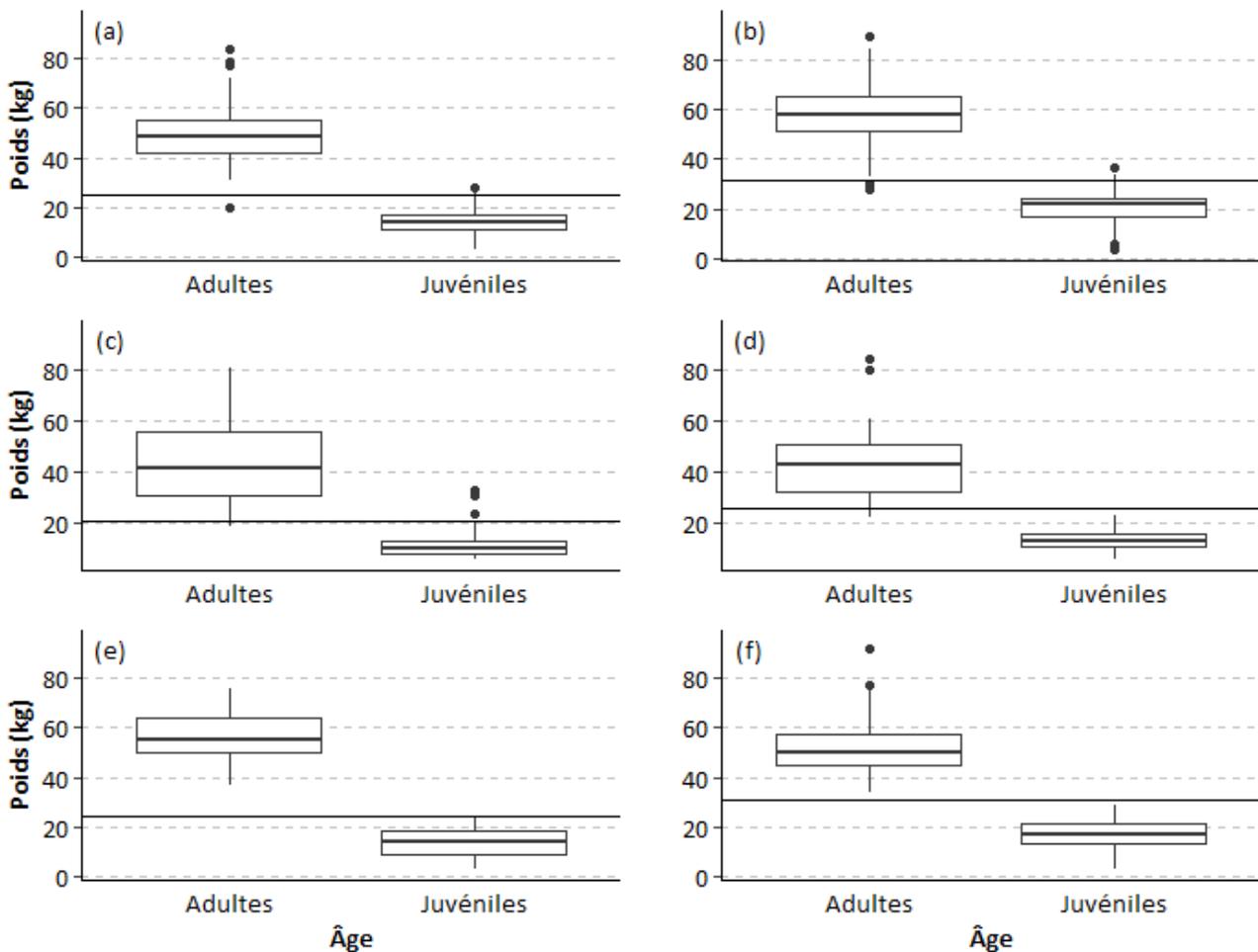
Annexe 5. Captures Par Unité d’Effort (*CPUE_s*) exprimées en fonction des prélèvements cumulés réalisés précédemment (méthode de Leslie) pour les années 2010, 2013, 2017 et 2021.



Annexe 6.1. Seuils de poids éviscéré calculés (équation 7) pour la prise en compte dans l'estimation de l'abondance de population de juvéniles.

Seuil (kg)			Seuil (kg)		
Année	Sept. - nov.	Déc. - févr.	Année	Sept. - nov.	Déc. - févr.
2010	24,1	30,4	2015	24,9	31,4
2011	24,1	30,4	2016	24,3	30,7
2012	24,1	30,4	2017	24,5	30,9
2013	25,7	32,4	2018	25,1	31,6
2014	22,0	27,8	2021	22,2	28,0

Annexe 6.2. Répartition des poids des sangliers dans les deux classes d'âge (juvéniles et adultes) et seuil de poids correspondant (trait horizontal). Les graphiques de gauche correspondent au début de saison pour les années 2018 (a), 2019 (c) et 2020 (e) ; ceux de droite correspondent à la fin de saison pour les années 2018 (b), 2019 (d) et 2020 (f).



Annexe 7. Évaluation de la densité de population de sangliers : fiche explicative à destination des gestionnaires.

Capture – Marquage – Recapture (CMR) et taux d'accroissement

Cette méthode permet d'estimer une densité absolue *i.e.* le nombre d'animaux présents dans la population à un moment donné. Pour plus d'informations, consulter les sections 1.2.3, 2.2.1, 2.2.2 et 4.3.

Les CMR sont appliquées aux juvéniles uniquement et permettent d'estimer P_{juv} ; le taux d'accroissement permet, à partir de P_{juv} , d'estimer P_{tot} .

$$P_{juv} = \frac{(n+1)(m_1+1)}{m_2+1} - 1$$

m_1 : nombre d'animaux juvéniles marqués dans la population
 m_2 : nombre d'animaux juvéniles marqués recapturés
 n : nombre de juvéniles recapturés, marqués et non marqués

Lorsque l'âge de tous les animaux prélevés (recapturés) est connu, la détermination de n est directe et correspond au nombre de marcassins et de bêtes rousses. Dans le cas contraire, un seuil de poids éviscéré au-delà duquel les animaux sont considérés comme adultes et ne doivent donc pas être comptabilisés peut être calculé. Si les données de fructifications forestières (voir section 2.2.3) ne sont pas disponibles, considérer un seuil de poids fixe de 30,4 kg. La prise de poids des animaux étant dépendante des conditions rencontrées (disponibilité des ressources alimentaires), ces valeurs exactes ne sont valables que dans le cas du camp militaire. En particulier, il convient d'être prudent lors d'une utilisation de la méthode hors Famenne.

$$\ln(\text{seuil}) = \frac{a+b \cdot g+c \cdot g_{-1}+période}{d}$$

g : glandées de la saison de chasse
 g_{-1} : glandées de la saison précédente
période : période de l'année (septembre – novembre ou décembre – février)
 a, b, c et d : paramètres (Tableau 3)

Afin de tenir compte de la probabilité qu'un sanglier marqué perde sa boucle, le nombre de boucles perdues (P_r) est additionné à m_2 .

$$\ln(\text{perte}) = -0,716+0,012 \cdot \text{jours}$$

$$P_r = \frac{\text{perte} \cdot m_1}{1-\text{perte}}$$

jours : durée séparant la date médiane des captures du dernier jour de chasse

La densité de population totale (P_{tot}) est calculée à partir de P_{juv} et du taux d'accroissement estimé sur base des comptages :

$$acc = M_{obs} / A_{obs}$$

$$P_{tot} = \left(1 + \frac{1}{acc}\right) P_{juv}$$

M_{obs} et A_{obs} : nombres de marcassins et d'adultes observés annuellement

Si les données de CMR ne sont pas disponibles pour certaines années, il est possible d'estimer P_{juv} à partir du tableau et de l'effort de chasse (nombre annuel total de chasseurs ou nombre annuel de journées de chasse). Dans le cas du camp de Marche-en-Famenne, on a :

$$P_{juv} = 70,5 + 525,2 \cdot CPUE_{ch}$$

$$P_{juv} = 60,8 + 17,6 \cdot CPUE_{njours}$$

où $CPUE_{ch}$ et $CPUE_{njours}$ correspondent aux prélèvements annuels totaux divisés, respectivement, par le nombre annuel total de chasseurs présents et le nombre annuel de journées de chasse. La relation entre les Captures Par Unité d'Effort (CPUE) et les prélèvements est susceptible de varier en fonction des caractéristiques du territoire concerné. Il est donc préférable d'ajuster un nouveau modèle sur les données propres au territoire.

Estimation de l'abondance relative à partir des Captures Par Unité d'Effort

Cette méthode permet d'estimer des abondances relatives, *i.e.* l'évolution au cours du temps de la population. Le nombre absolu d'animaux présents dans la population à un moment donné n'est pas connu et une valeur unique est peu pertinente.

On peut considérer que les CPUE (prélèvements totaux divisés par l'effort de chasse total) sont directement proportionnelles à l'abondance relative. Pour plus d'informations, consulter les sections 1.2.4.2 et 4.6.2.

Les métriques de l'effort à privilégier pour le calcul des CPUE sont le nombre annuel total de chasseurs et le nombre annuel de journées de chasse. La première est à favoriser si le nombre de chasseurs par journée est variable au cours de la saison ou d'une saison à l'autre.

7. BIBLIOGRAPHIE

1. Service Public de Wallonie. Statistiques relatives aux espèces prélevées par les CC 2015-2016 - Grand gibier. <http://biodiversite.wallonie.be/fr/grand-gibier.html?IDC=6215> (2016).
2. Milner, J. *et al.* Temporal and spatial development of red deer harvesting in Europe: biological and cultural factors: Red deer harvesting in Europe. *J. Appl. Ecol.* **43**, 721–734 (2006).
3. Massei, G. *et al.* Wild boar populations up, numbers of hunters down? A review of trends and implications for Europe: wild boar and hunter trends in Europe. *Pest. Manag. Sci.* **71**, 492–500 (2015).
4. Chee, Y. E. & Wintle, B. Linking modelling, monitoring and management: an integrated approach to controlling overabundant wildlife: A wildlife population control algorithm. *J. Appl. Ecol.* **47**, 1169–1178 (2010).
5. Linnell, J. D. *et al.* The challenges and opportunities of coexisting with wild ungulates in the human-dominated landscapes of Europe's Anthropocene. *Biol. Conserv.* **244**, 108500 (2020).
6. Lehaire, F., Morelle, K., Licoppe, A. & Lejeune, P. Les enclos-exclos : une technique éprouvée pour l'évaluation et le monitoring de l'équilibre forêt-grande faune. *Forêt Wallonne* **125**, 3–14 (2013).
7. Candaele, R. *et al.* Comment réduire l'écorcement du cerf sur l'épicéa, première essence de production en Wallonie ? *Forêt.Nature* **157**, 47–57 (2020).
8. Bruinderink, G. & Hazebroek, E. Wild boar (*Sus scrofa scrofa* L.) rooting and forest regeneration on podzolic soils in the Netherlands. *For. Ecol. Manage.* **88**, 71–80 (1996).
9. Gómez, J. M. & Hódar, J. A. Wild boars (*Sus scrofa*) affect the recruitment rate and spatial distribution of holm oak (*Quercus ilex*). *For. Ecol. Manage.* **256**, 1384–1389 (2008).
10. Skoták, V., Drimaj, J. & Kamler, J. Evaluation of damage to forest tree plantations by wild boar in the Czech Republic. *Hum-Wildl Interact* **15**, 66–73 (2021).
11. Amici, A., Serrani, F., Rossi, C. M. & Primi, R. Increase in crop damage caused by wild boar (*Sus scrofa* L.): the "refuge effect". *Agron. Sustain. Dev.* **32**, 683–692 (2012).

7. Bibliographie

12. Licoppe, A. *et al.* Bilan des études relatives au sanglier en Wallonie, avant le foyer de peste porcine africaine. *126* (2018).
13. Bleier, N., Lehoczki, R., Újváry, D., Szemethy, L. & Csányi, S. Relationships between wild ungulates density and crop damage in Hungary. *Acta Theriol* **57**, 351–359 (2012).
14. Lehaire, F., Morelle, K. & Lejeune, P. Collisions entre véhicules et animaux en liberté : état des lieux à partir d’une enquête au sein de la police. *Forêt Wallonne* **122**, 13–21 (2013).
15. Licoppe, A. *et al.* Enquête internationale sur le sanglier en zone péri-urbaine. *Forêt Wallonne* **131**, 3–16 (2014).
16. Nugent, G. *et al.* Policies and management of overabundant deer (native or exotic) in protected areas. *Anim. Prod. Sci.* **51**, 384 (2011).
17. Speybrouck, E. *Etude de l’impact du sanglier (Sus scrofa L.) sur la biodiversité des milieux ouverts dans le périmètre LIFE et sur l’avifaune nichant au sol du camp militaire de Marche-en-Famenne.* (Travail de fin d’études : Gembloux Agro-Bio Tech (Belgique), 2007).
18. Czaplicki, G. & Dufey, J. Les sangliers wallons et leur démographie constituent-ils une menace sanitaire réelle pour l’homme et les animaux ? *Forêt Wallonne* **94**, 35–42 (2008).
19. Boadella, M., Vicente, J., Ruiz-Fons, F., de la Fuente, J. & Gortázar, C. Effects of culling Eurasian wild boar on the prevalence of Mycobacterium bovis and Aujeszky’s disease virus. *Preventive Veterinary Medicine* **107**, 214–221 (2012).
20. Mysterud, A. *et al.* Contrasting emergence of Lyme disease across ecosystems. *Nat Commun* **7**, 11882 (2016).
21. Jori, F. *et al.* 8. Management of wild boar populations in the European Union before and during the ASF crisis. in *Understanding and combatting African Swine Fever* (eds. Iacolina, L. *et al.*) 197–228 (Wageningen Academic Publishers, 2021).
22. Quirós-Fernández, F., Marcos, J., Acevedo, P. & Gortázar, C. Hunters serving the ecosystem: the contribution of recreational hunting to wild boar population control. *Eur J Wildl Res* **63**, 57 (2017).

7. Bibliographie

23. EFSA Panel on Animal Health and Welfare (AHAW) *et al.* African swine fever in wild boar. *EFSA J.* **16**, 78pp (2018).
24. Licoppe, A. & Casaer, J. Ungulates and their management in Belgium. in *European ungulates and their management in the 21st century* (eds. Apollonio, M., Putman, R. & Andersen, R.) 184–200 (Cambridge University Press, 2010).
25. Di Antonio, C. Note au Gouvernement wallon - Stratégie de réduction des populations de gibiers. <http://etat.environnement.wallonie.be/files/indicateurs/FFH/FFH%2011/Strat%C3%A9gie%20de%20r%C3%A9duction%20des%20populations%20de%20grands%20gibiers.pdf> (2012).
26. Licoppe, A. Suivi et recherche scientifiques relatifs au grand gibier en Belgique - Bref aperçu. *Florilège de l'exposition nationale de trophées de grands gibiers, Saint-Hubert 2010* 22–31 (2010).
27. Service Public de Wallonie. 7 décembre 2017. - Arrêté du Gouvernement wallon modifiant l'arrêté du Gouvernement wallon du 24 mars 2016 fixant les dates de l'ouverture, de la clôture et de la suspension de la chasse, du 1er juillet 2016 au 30 juin 2021. *Moniteur belge* du 18/12/2017, 112932 (2017).
28. Service Public de Wallonie. 27 septembre 2018. - Arrêté du Gouvernement wallon modifiant l'arrêté du Gouvernement wallon du 24 mars 2016 fixant les dates de l'ouverture, de la clôture et de la suspension de la chasse, du 1er juillet 2016 au 30 juin 2021 et imposant l'interdiction de toute forme de restriction de tir sur l'espèce sanglier pour l'année cynégétique 2018-2019. *Moniteur belge* du 03/10/2018, 75260-75261 (2018).
29. Service Public de Wallonie. 20 décembre 2018. - Arrêté du Gouvernement wallon modifiant l'arrêté du Gouvernement wallon du 24 mars 2016 fixant les dates de l'ouverture, de la clôture et de la suspension de la chasse, du 1er juillet 2016 au 30 juin 2021 en vue de prolonger la chasse à l'espèce cerf et mouflon. *Moniteur belge* du 24/01/2019, 8360-8361 (2019).
30. Service Public de Wallonie. 20 juin 2019. - Arrêté du Gouvernement wallon modifiant l'arrêté du Gouvernement wallon du 24 mars 2016 fixant les dates de l'ouverture, de la clôture et de la

7. Bibliographie

- suspension de la chasse, du 1er juillet 2016 au 30 juin 2021 et imposant l'interdiction de toute forme de restriction de tir sur l'espèce sanglier pour l'année cynégétique 2019-2020. Moniteur belge du 03/07/2019, 67827-67828 (2019).*
31. Service Public de Wallonie. 18 décembre 2019. - Arrêté du Gouvernement wallon modifiant l'arrêté du Gouvernement wallon du 24 mars 2016 fixant les dates de l'ouverture, de la clôture et de la suspension de la chasse, du 1er juillet 2016 au 30 juin 2021 en vue de prolonger la chasse à l'espèce cerf et mouflon. *Moniteur belge du 31/12/2019, 119375-119376 (2019).*
 32. Service Public de Wallonie. 29 mai 2020. - Arrêté du Gouvernement wallon fixant les dates de l'ouverture, de la clôture et de la suspension de la chasse, du 1er juillet 2020 au 30 juin 2025. *Moniteur belge du 15/06/2020, 43293-43296 (2020).*
 33. Service Public de Wallonie. 16 décembre 2020. - Arrêté du Gouvernement wallon modifiant l'arrêté du Gouvernement wallon du 29 mai 2020 fixant les dates de l'ouverture, de la clôture et de la suspension de la chasse du 1er juillet 2020 au 30 juin 2021 en vue de prolonger la chasse au petit cerf et cerf non-boisé, au daim, au mouflon et au sanglier lors de l'année cynégétique 2020-2021. *Moniteur belge du 18/01/2021, 2339-2340 (2021).*
 34. Engeman, R., Massei, G., Sage, M. & Gentle, M. Monitoring wild pig populations: a review of methods. *Environ Sci Pollut Res* **20**, 8077–8091 (2013).
 35. Tack, J. *Wild Boar (Sus scrofa) populations in Europe: a scientific review of population trends and implications for management*. 56 (2018).
 36. Kamieniarz, R. *et al.* The Relationship between Hunting Methods and the Sex, Age and Body Mass of Wild Boar *Sus scrofa*. *Animals* **10**, 2345 (2020).
 37. Licoppe, A. & Malengreaux, C. Vers une généralisation de l'indice nocturne pour le suivi du cerf. Aspects pratiques, premiers résultats et implications pour l'élaboration des plns de tir. *Forêt Wallonne* **117**, 27–37 (2012).
 38. Bertouille, S. Dynamique des populations de Cerf en Région wallonne. *Forêt Wallonne* **94**, 56–66 (2008).

7. Bibliographie

39. Licoppe, A., Malengreaux, C., Duran, V. & Bertouille, S. Le plan de tir 'cerf' en Wallonie. *Forêt.Nature* **146**, 42–48 (2018).
40. Licoppe, A., Dumont de Chassart, C., Della Libera, F. & Prévot, C. Les paramètres de dynamique de population du sanglier en Wallonie. *Forêt Wallonne* **131**, 17–33 (2014).
41. Capture–recapture sampling designs. in *Encyclopedia of environmetrics* (eds. El-Shaarawi, A. & Piegorisch, W.) 251–262 (Wiley, 2002).
42. Lindberg, M. A review of designs for capture–mark–recapture studies in discrete time. *J Ornithol* **152**, 355–370 (2012).
43. Seber, G. A. F. *The estimation of animal abundance and related parameters*. (Griffin, 1973).
44. Karns, G. *et al.* Improvement of a Catch-per-unit-effort Estimator for White-tailed Deer Populations. *Proc. Annu. Conf. Southeast. Assoc. Fish and Wildl. Agencies* **65**, 15–20 (2011).
45. Martínez-Jaúregui, M., Arenas, C. & Herruzo, A. C. Understanding long-term hunting statistics: the case of Spain (1972-2007). *Forest Syst* **20**, 139 (2011).
46. Vetter, S. G., Ruf, T., Bieber, C. & Arnold, W. What Is a Mild Winter? Regional Differences in Within-Species Responses to Climate Change. *PLoS One* **10**, e0132178 (2015).
47. Imperio, S., Ferrante, M., Grignetti, A., Santini, G. & Focardi, S. Investigating population dynamics in ungulates: Do hunting statistics make up a good index of population abundance? *Wildl. Biol.* **16**, 205–214 (2010).
48. Vajas, P. *Évaluation des facteurs influençant le succès de la chasse pour gérer le sanglier (Sus scrofa) : comprendre les relations entre l'effort de chasse, la capturabilité et les conditions de chasse*. (Thèse de doctorat : Université de Montpellier (France), 2020).
49. Rist, J., Rowcliffe, M., Cowlshaw, G. & Milner-Gulland, E. J. Evaluating measures of hunting effort in a bushmeat system. *Biol. Conserv.* **141**, 2086–2099 (2008).
50. Maunder, M. & Punt, A. Standardizing catch and effort data: a review of recent approaches. *Fish. Res.* **70**, 141–159 (2004).
51. Rist, J. *Bushmeat Catch per Unit Effort in space and time: a monitoring tool for bushmeat hunting*. (Thèse de doctorat : Imperial College London (Royaume-Uni), 2007).

7. Bibliographie

52. Sarasa, M. & Sarasa, J.-A. Intensive monitoring suggests population oscillations and migration in wild boar *Sus scrofa* in the Pyrenees. *Anim. Biodivers. Conserv.* **36**, 79–88 (2013).
53. Gürtler, R., Izquierdo, M., Gil, G., Cavicchia, M. & Maranta, A. Coping with wild boar in a conservation area: impacts of a 10-year management control program in north-eastern Argentina. *Biol Invasions* **19**, 11–24 (2017).
54. Lancia, R., Bishir, J., Conner, M. & Rosenberry, C. Use of Catch-Effort to Estimate Population Size. *Wildl. Soc. Bull.* **24**, 731–737 (1996).
55. Merli, E. & Meriggi, A. Using harvest data to predict habitat-population relationship of the wild boar *Sus scrofa* in Northern Italy. *Acta Theriol* **51**, 383–394 (2006).
56. Harley, S., Myers, R. & Dunn, A. Is catch-per-unit-effort proportional to abundance ? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **58**, 1760–1772 (2001).
57. ENETWILD consortium *et al.* Guidance on estimation of wild boar population abundance and density: methods, challenges, possibilities. *EFSA* **15**, 48pp (2018).
58. Rodriguez de Rivera, O. & McCrea, R. Removal modelling in ecology: A systematic review. *PLoS ONE* **16**, e0229965 (2021).
59. Boitani, L., Trapanese, P. & Mattei, L. Methods of population estimates of a hunted wild boar (*Sus scrofa* L.) population in Tuscany (Italy). *IBEX J.M.E.* **3**, 204–208 (1995).
60. St. Clair, K., Dunton, E. & Giudice, J. A comparison of models using removal effort to estimate animal abundance. *J. Appl. Stat.* **40**, 527–545 (2013).
61. Leslie, P. H. & Davis, D. An attempt to determine the absolute number of rats on a given area. *J. Anim. Ecol.* **8**, 94–113 (1939).
62. DeLury, D. B. On the estimation of biological populations. *Biometrics* **3**, 145–167 (1947).
63. Keuling, O. *et al.* Eurasian Wild Boar *Sus scrofa* (Linnaeus, 1758). in *Ecology, Conservation and Management of Wild Pigs and Peccaries* (eds. Melletti, M. & Meijaard, E.) 202–233 (Cambridge University Press, 2017).
64. Prévot, C. & Licoppe, A. Comparing red deer (*Cervus elaphus* L.) and wild boar (*Sus scrofa* L.) dispersal patterns in southern Belgium. *Eur J Wildl Res* **59**, 795–803 (2013).

7. Bibliographie

65. Keuling, O., Stier, N. & Roth, M. Commuting, shifting or remaining? *Mamm. Biol.* **74**, 145–152 (2009).
66. Schley, L. & Roper, T. Diet of wild boar *Sus scrofa* in Western Europe, with particular reference to consumption of agricultural crops. *Mammal Rev.* **33**, 43–56 (2003).
67. Gamelon, M. *et al.* Making use of harvest information to examine alternative management scenarios: a body weight-structured model for wild boar: Population management based on incomplete data. *J. Appl. Ecol.* **49**, 833–841 (2012).
68. Aumaitre, A., Morvan, C., Quéré, J. P., Peiniau, J. & Vallet, G. Productivite potentielle et reproduction hivernale chez la laie (*Sus scrofa scrofa*) en milieu sauvage. in vol. 14 109–246 (1982).
69. Claus, R. & Weiler, U. Influence of light and photoperiodicity on pig prolificacy. *J. Reprod Fertil Suppl* **33**, 185–197 (1985).
70. Servanty, S., Gaillard, J.-M., Toïgo, C., Brandt, S. & Baubet, E. Pulsed resources and climate-induced variation in the reproductive traits of wild boar under high hunting pressure. *J. Anim. Ecol.* **78**, 1278–1290 (2009).
71. Cutini, A. *et al.* Mast seeding in deciduous forests of the northern Apennines (Italy) and its influence on wild boar population dynamics. *Ann. For. Sci.* **70**, 493–502 (2013).
72. Canu, A. *et al.* Reproductive phenology and conception synchrony in a natural wild boar population. *Hystrix It. J. Mamm* **26**, (2015).
73. Maillard, D. & Fournier, P. Timing and synchrony of births in the wild boar (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758) in a Mediterranean habitat: the effect of food availability. *Galemys* **16**, 67–74 (2004).
74. Moretti, M. Birth distribution, structure and dynamics of a hunted mountain population of Wild boars (*Sus scrofa* L.), Ticino, Switzerland. *IBEX J.M.E.* **3**, 192–196 (1995).
75. Fonseca, C., Sousa, J., Vingada, J., Cancela, J. & Soares, Y. Monthly birth distribution of the wild boar (*Sus scrofa* L.) in Central Portugal. *Galemys* **13**, 199–204 (2021).
76. Mauget, R. Observations sur la reproduction du sanglier (*Sus scrofa* L.) a l'état sauvage. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.* **12**, 195–202 (1972).

7. Bibliographie

77. Gethöffer, F., Sodeikat, G. & Pohlmeier, K. Reproductive parameters of wild boar (*Sus scrofa*) in three different parts of Germany. *Eur J Wildl Res* **53**, 287–297 (2007).
78. Touzot, L. *et al.* How does increasing mast seeding frequency affect population dynamics of seed consumers? Wild boar as a case study. *Ecol Appl* **30**, (2020).
79. Gamelon, M. *et al.* Reproductive allocation in pulsed-resource environments: a comparative study in two populations of wild boar. *Oecologia* **183**, 1065–1076 (2017).
80. Fernández-Llario, P. & Mateos-Quesada, P. Body size and reproductive parameters in the wild boar *Sus scrofa*. *Acta Theriol* **43**, 439–444 (1998).
81. Massei, G., Genov, P. V., Staines, B. W. & Gorman, M. L. Factors influencing home range and activity of wild boar (*Sus scrofa*) in a Mediterranean coastal area. *J. Zool.* **242**, 411–423 (1997).
82. Geisser, H. & Reyer, H. The influence of food and temperature on population density of wild boar *Sus scrofa* in the Thurgau (Switzerland). *J. Zool.* **267**, 89–96 (2005).
83. Keuling, O. *et al.* Mortality rates of wild boar *Sus scrofa* L. in central Europe. *Eur J Wildl Res* **59**, 805–814 (2013).
84. Toïgo, C., Servanty, S., Gaillard, J.-M., Brandt, S. & Baubet, É. Disentangling Natural From Hunting Mortality in an Intensively Hunted Wild Boar Population. *Journal of Wildlife Management* **72**, 1532–1539 (2008).
85. Pearse, I. S., LaMontagne, J. M. & Koenig, W. D. Inter-annual variation in seed production has increased over time (1900–2014). *Proc. R. Soc. B.* **284**, 20171666 (2017).
86. Caignard, T. *et al.* Increasing spring temperatures favor oak seed production in temperate areas. *Sci Rep* **7**, 8555 (2017).
87. Melis, C., Szafranska, P., Jedrzejewska, B. & Barton, K. Biogeographical variation in the population density of wild boar (*Sus scrofa*) in western Eurasia. *J Biogeography* **33**, 803–811 (2006).
88. Beverton, R. & Holt, S. *On the Dynamics of Exploited Fish Populations*. (Springer Netherlands, 1957).

7. Bibliographie

89. Morelle, K. & Prévot, C. Potentiel de dispersion du sanglier et historique de la colonisation de la plaine agricole. *Forêt Wallonne* **121**, 35–42 (2012).
90. Licoppe, A. & Prévot, C. Réflexion quant à la pertinence et aux modalités du nourrissage des ongulés sauvages. *Forêt Wallonne* **94**, 24–34 (2008).
91. Service Public de Wallonie. 24 mars 2016. - Arrêté du Gouvernement wallon fixant les dates de l'ouverture, de la clôture et de la suspension de la chasse, du 1er juillet 2016 au 30 juin 2021. *Moniteur belge du 04/04/2016*, 22375-22377 (2016).
92. Service Public de Wallonie. 12 mai 2011. - Arrêté du Gouvernement wallon fixant les dates de l'ouverture, de la clôture et de la suspension de la chasse, du 1er juillet 2011 au 30 juin 2016. *Moniteur belge du 23/05/2011*, 29172-29173 (2011).
93. Bisi, F. et al. Climate, tree masting and spatial behaviour in wild boar (*Sus scrofa* L.): insight from a long-term study. *Ann. For. Sci.* **75**, 46 (2018).
94. Morelle, K. et al. Towards understanding wild boar *Sus scrofa* movement: a synthetic movement ecology approach. *Mammal Rev.* **45**, 15–29 (2015).
95. R Core Team. *R: A language and environment for statistical computing.* (2021).
96. Gaillard, J.-M., Pontier, D., Brandt, S., Jullien, J.-M. & Allainé, D. Sex differentiation in postnatal growth rate: a test in a wild boar population. *Oecologia* **90**, 167–171 (1992).
97. Hebbali, A. *olsrr: Tools for Building OLS Regression Models.* R package version 0.5.3. (2020).
98. Crawley, M. J. *The R book.* (Wiley, 2013).
99. Dabao, Z. *rsq: R-Squared and Related Measures.* R package version 2.5. (2022).
100. Franzetti, B. et al. Nocturnal line transect sampling of wild boar (*Sus scrofa*) in a Mediterranean forest: long-term comparison with capture–mark–resight population estimates. *Eur J Wildl Res* **58**, 385–402 (2012).
101. Hebeisen, C., Fattebert, J., Baubet, E. & Fischer, C. Estimating wild boar (*Sus scrofa*) abundance and density using capture–resights in Canton of Geneva, Switzerland. *Eur J Wildl Res* **54**, 391–401 (2008).

7. Bibliographie

102. Fonseca, C., Kolecki, M., Merta, D. & Bobek, B. Use of line intercept track index and plot sampling for estimating wild boar, *Sus scrofa* (Suidae), densities in Poland. *Folia Zool* **56**, 389–398 (2007).
103. Acevedo, P. *et al.* Estimation of European wild boar relative abundance and aggregation: a novel method in epidemiological risk assessment. *Epidemiol. Infect.* **135**, 519–527 (2007).
104. Pollock, K. Capture-Recapture Models. *J. Am. Stat. Assoc.* **95**, 293–296 (2000).
105. Fernández-Llario, P., Mateos-Quesada, P., Silvério, A. & Santos, P. Habitat effects and shooting techniques on two wild boar (*Sus scrofa*) populations in Spain and Portugal. *Z Jagdwiss* **49**, 120–129 (2003).
106. Martínez, M., Rodríguez-Vigal, C., Jones, O., Coulson, T. & Miguel, A. Different hunting strategies select for different weights in red deer. *Biol. Lett.* **1**, 353–356 (2005).
107. Rivrud, I., Meisingset, E., Loe, L. & Mysterud, A. Interaction effects between weather and space use on harvesting effort and patterns in red deer. *Ecol Evol* **4**, 4786–4797 (2014).
108. Servanty, S. *et al.* Influence of harvesting pressure on demographic tactics: implications for wildlife management: Harvesting & demographic tactics. *J. Appl. Ecol.* **48**, 835–843 (2011).
109. Davidson, A. C. & Hinkley, D. V. *Bootstrap Methods and Their Application*. (Cambridge University Press, 1997).
110. Tyers, M. *recapr: Two Event Mark-Recapture Experiment*. R package version 0.4.4. (2021).