



Ecologie de la rage et comportements de transmission de virus : contribution à l'étude des rapports entre le renard (*vulpes vulpes linnaeus*, 1788) et le virus rabique en Lorraine

Marc Artois

► To cite this version:

Marc Artois. Ecologie de la rage et comportements de transmission de virus : contribution à l'étude des rapports entre le renard (*vulpes vulpes linnaeus*, 1788) et le virus rabique en Lorraine. Biologie animale. Université Henri Poincaré - Nancy 1, 1990. Français. NNT : 1990NAN10002 . tel-01748586

HAL Id: tel-01748586

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01748586>

Submitted on 29 Mar 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

UNIVERSITE DE NANCY I

THESE

PRESENTEE DEVANT L'UNIVERSITE DE NANCY I POUR

OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE NANCY I

SPECIALITE BIOLOGIE DU COMPORTEMENT

**ECOLOGIE DE LA RAGE ET
COMPOTEMENTS DE TRANSMISSION DU VIRUS :**

**CONTRIBUTION A L'ETUDE DES RAPPORTS ENTRE
LE RENARD (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1788) ET LE VIRUS RABIQUE
EN LORRAINE.**

par

Marc ARTOIS

Soutenue le: 8 Janvier 1990 devant le jury composé de:

Président: B. CONDE

Rapporteurs: F. BOURLIERE

J. BLANCOU

Examineurs: B. KRAFFT

P.P. PASTORET

M. AUBERT

I. DEDICACE

A mes parents qui ont orienté ma vocation et m'ont permis d'accomplir ce rêve d'enfance "soigner les animaux sauvages..."

A Rosine, ma patiente épouse, et nos quatre enfants : Jean, Clémentine, Marie-Charlotte et Sylvain pour avoir partagé tant de moments difficiles ou heureux, en particulier la préparation de ce mémoire.

A mes maîtres : Amand GEORGE, Michel HACHET et le regretté professeur SAURAT pour m'avoir appris à être fier et heureux d'accomplir ce métier.

A tous mes fidèles amis de la région Lorraine, de l'école vétérinaire de Toulouse, du Groupe d'Etudes des Mammifères de Lorraine ou de la Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères qui m'ont accompagné, aidé et conseillé dans ma découverte de la Lorraine et des Mammifères.

A mes collègues présents ou anciens du Laboratoire d'Etudes sur la Rage et la Pathologie des Animaux Sauvages (L.E.R.P.A.S.), pour leur précieuse collaboration depuis de si nombreuses années, notamment à tous ceux et celles qui ont directement participé à la réalisation de ce mémoire en m'assistant dans les études de terrain, les expériences de laboratoire ou en station, et enfin la préparation du manuscrit.

II. SOMMAIRE

I. DEDICACE	III
II. SOMMAIRE	V
III. REMERCIEMENTS	VII
Avant-Propos	1
PREMIERE PARTIE : ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE	3
A. Le virus de la rage	5
1. Classification	5
2. Caractères morphologiques et structuraux	5
3. Caractères physico-chimiques	5
4. Caractères biologiques	6
a) Multiplication du virus :	6
b) Caractères antigéniques :	6
(1) Sérotype 1 :	7
(2) Sérotype 2 :	7
(3) Sérotype 3 :	7
(4) Sérotype 4 :	7
c) Pouvoir pathogène pour les différentes espèces animales	8
(1) Les espèces vectrices :	8
(2) Les espèces "victimes" :	8
5. l'infection virale : pathogénie et expression clinique de la rage chez le renard roux	9
a) La sensibilité du renard au virus vulpin	9
b) La durée d'incubation de la rage	9
c) La durée d'évolution de la maladie	9
d) Les symptômes de la rage chez le renard	10
e) Excrétion du virus rabique par le renard enragé	10
f) Lésions de la rage chez le renard	10
g) Pathogénie de l'infection rabique	11
6. Conclusion	11
B. Le renard : écologie et comportement	13
1. Position systématique et généralités.	13
2. Organisation spatiale du renard.	14
a) Résidents	14
b) Itinérants	18
3. Vie sociale	20
a) Un canidé solitaire	20
b) Le couple et la famille	20
c) Le groupe spatial	21
(1) R.D.H.	22
(2) C.T.S.H.	23
(3) T.I.H.	23
(4) Synthèse	24
4. Dynamique des populations	25
a) Densité	25
b) Structure par âge	25
c) Sex-ratio	26
d) Espérance de vie	26
e) Fécondité	26
5. Nourriture, structure sociale et régulation des renards	27
C. Epidemiologie de la rage.	29
1. Pathologie et faune sauvage.	29
2. Histoire de la rage	29
3. Précellence vectorielle	30
4. Evolution de la situation d'un vecteur.	31
a) La rage disparaît	31
(1) La petite Mangouste indienne (<i>Herpestes auropunctatus</i>) aux Antilles.	31
(2) Ongulés	31

b) Le virus diversifie ses vecteurs	32
(1) En Amérique du Nord	32
(2) En Afrique	32
(3) En Europe	33
(4) Chiroptères	33
5. Biogéographie de la rage	34
a) Influence de l'habitat	34
b) Epidémiologie descriptive de la rage en Lorraine et sur le terrain d'étude	35
DEUXIEME PARTIE : ETUDE EXPERIMENTALE	39
A. INTRODUCTION - PROBLEMATIQUE	41
1. Hypothèses sur les rapports existant entre le virus et son hôte	41
2. Voies d'approche	43
a) Epidémiologie descriptive	43
b) Epidémiologie analytique	43
3. Problématique	44
4. Plan de l'exposé	44
B. MATERIEL ET METHODES	47
1. Résumé des matériels et méthodes	47
a) Lieux d'étude	47
(1) Etudes en station	47
(2) Etudes de terrain	47
b) Animaux d'expérience	48
(1) Carnivores	48
(2) Souris	48
c) Protocoles	48
(1) Expériences en station	48
(2) Observations de terrain	51
(3) Analyses de prélèvements nécropsiques	54
2. Tirés-à-part	57
C. RESULTATS	121
1. Eco-éthologie du renard en zone d'enzootie rabique	123
a) Introduction. Résumé des résultats	123
(1) Stratégies comportementales	123
(a) Reproduction (réf. I)	123
(b) Régime alimentaire (réf. II)	123
(c) Occupation de l'espace et emploi du temps : (réf. III)	124
(d) Le rythme d'activité des renards	125
(2) Stratégies démographiques (réf. IV)	125
(a) Cinétique démographique des renards	125
(b) Structure des populations	127
b) Tirés-à-part	129
2. Rage expérimentale	185
a) Introduction. Résumé des résultats	185
b) Tirés-à-part	189
3. Comportement du renard enragé	225
a) Introduction. Résumé des résultats	225
D. DISCUSSION GENERALE	245
1. Au niveau de l'individu	245
a) Comportement du renard enragé et dispersion de la rage	245
b) Comportement du renard sain ou enragé et incidence saisonnière de la rage	246
c) influence de la rage sur la vie sociale du renard	247
2. Au niveau de la population	248
a) Rétablissement démographique après passage de la rage	248
b) Rage et régulation démographique	250
annexe : Tirés-à-part	253
Foxes and rabies in Lorraine: a behavioural-ecology approach.	255
E. CONCLUSION	267
F. BIBLIOGRAPHIE	269
SUMMARY	281
INDEX	283
RESUME	284

III. REMERCIEMENTS

J'adresse ma très profonde gratitude et ma vive reconnaissance

à Monsieur le Professeur Bruno CONDE pour m'avoir fait l'honneur de présider ce jury et m'avoir toujours encouragé dans cette passion que nous partageons pour les Mammifères de Lorraine,

à Monsieur le Professeur François BOURLIERE pour avoir si largement contribué à ma vocation de mammalogiste et d'épidémiologiste par son cours d'Ecologie des Mammifères au DEA d'Ecologie Animale de Paris VI, pour avoir suivi et accompagné de ses conseils ma carrière depuis cette époque et pour avoir accepté de juger mon travail,

au Docteur Jean BLANCOU, directeur du L.E.R.P.A.S, pour avoir encadré ce travail, m'avoir conseillé et dirigé avec patience et ténacité, m'avoir fait bénéficier de ses connaissances et pour avoir bien voulu examiner ce mémoire,

à Monsieur le Professeur Bertrand KRAFFT pour avoir accepté de diriger ce travail et m'avoir appris bien des aspects essentiels du métier de chercheur,

à Monsieur le Professeur Paul Pierre PASTORET pour les satisfactions innombrables de notre récente collaboration scientifique, pour avoir bien voulu me faire bénéficier de ses connaissances virologiques et pour avoir relu et critiqué ce mémoire,

au Docteur Michel AUBERT, chef de l'Unité Rage et Pathologie des Animaux Sauvages du L.E.R.P.A.S., en remerciements pour plus de treize années de collaboration scientifique amicale, pour ses nombreux et précieux conseils, pour sa participation constante à la réalisation et à l'interprétation de mes travaux et pour avoir bien voulu me faire part de ses remarques sur ce mémoire,

à tous je réitère mes remerciements les plus cordiaux.

NOTES

AVANT-PROPOS

Nous proposons, dans ce travail, d'étudier les rapports existant entre le virus rabique et son hôte de prédilection en Europe : le Renard¹ roux (*Vulpes vulpes*). Nous avons choisi de diviser ce mémoire en deux parties :

La première partie constitue une synthèse bibliographique traitant respectivement du virus, du Renard et de l'Epidémiologie de la rage.

La seconde partie est expérimentale. Elle présente les travaux de l'auteur sur le sujet :

Un premier chapitre est consacré à l'Ecologie et au Comportement du Renard,

un second, à la rage expérimentale,

enfin *un troisième* au comportement du renard enragé.

Cette partie comporte :

- une introduction

qui présente les raisons de cette étude

- un chapitre de matériel et méthode

qui résume les techniques employées.

- les résultats,

regroupés en trois parties, comportant chacune un résumé et les articles scientifiques de l'auteur, intégralement reproduits.

- une discussion de l'ensemble

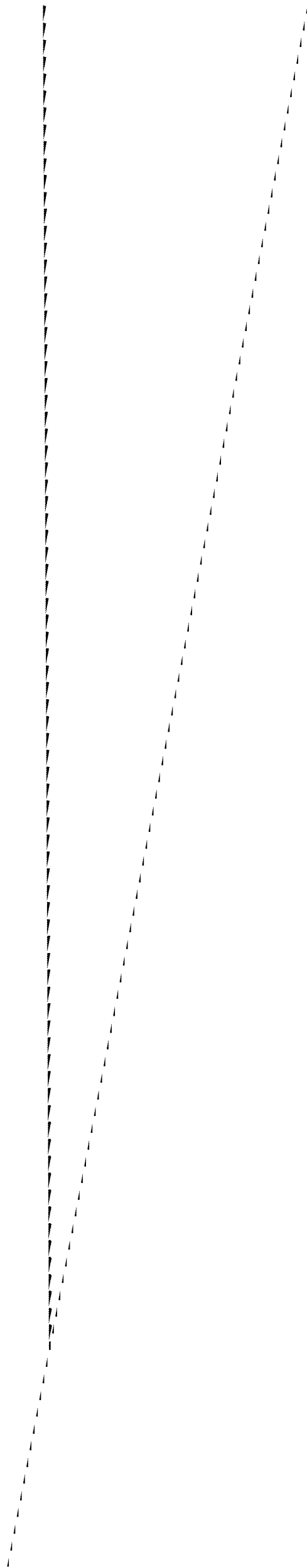
- une conclusion

- une bibliographie

commune aux résumés des résultats et à l'étude bibliographique.

- un index.

¹ Le mot Renard, a été écrit avec une majuscule lorsqu'il décrit l'espèce vulpine, et sans celle-ci lorsqu'on évoque un individu ou qu'on emploie le mot dans son sens trivial.



PREMIERE PARTIE : ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

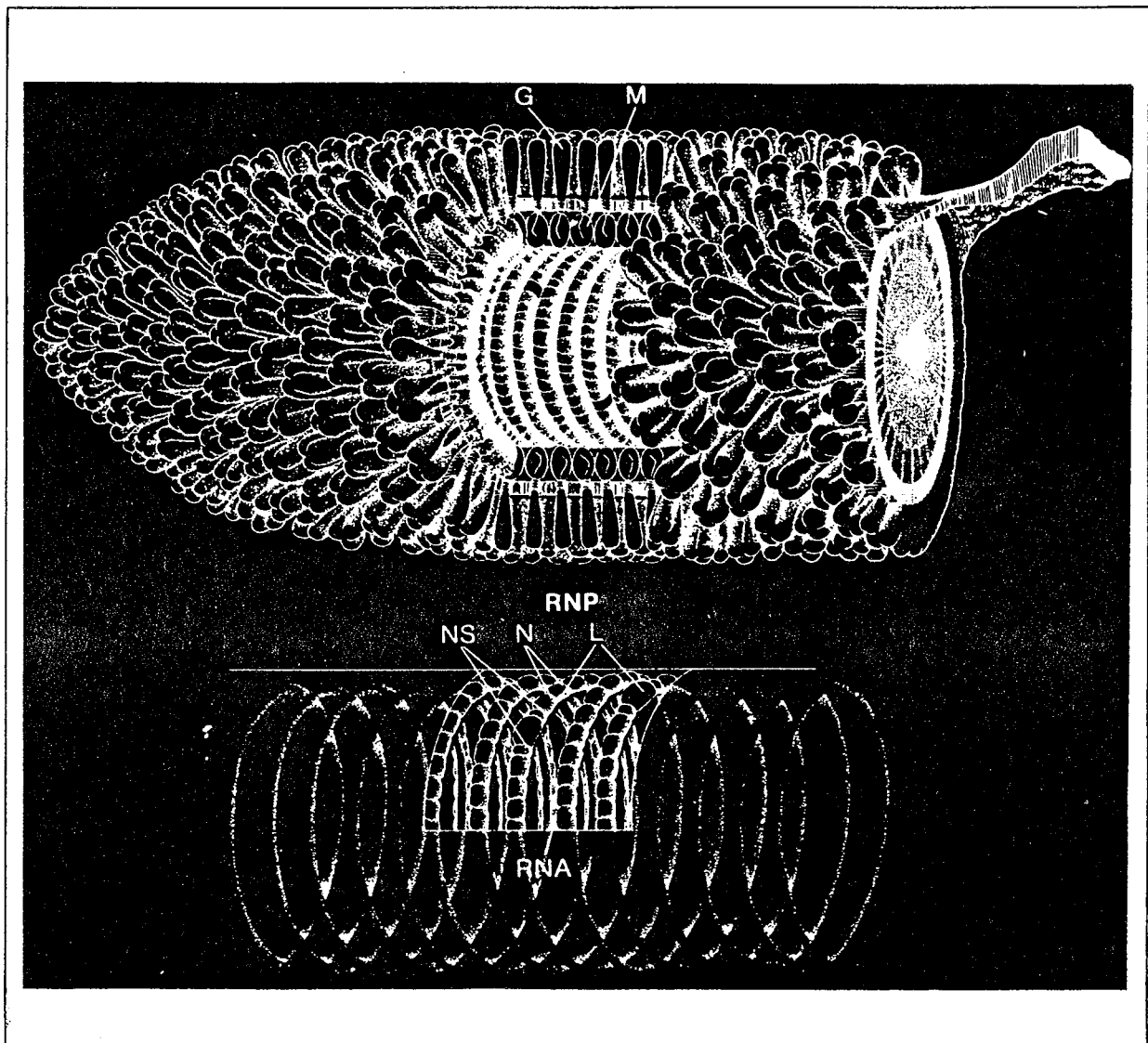


FIGURE 1 : SCHEMA DU VIRUS DE LA RAGE

Dessin original, aimablement communiqué par A.WUNNER

(The Wistar Institute of Anatomy - Philadelphie, U.S.A.)

G : Glycoprotéine

M (= M2) : Protéine de matrice

RNA : Acide RiboNucléique

RNP : Nucléoprotéine rabique

NS (= M1) : Phosphoprotéine

N : Nucléoprotéine

L : ARN polymérase

A. LE VIRUS DE LA RAGE

1. CLASSIFICATION

(2)

Phylum : *Vira* et Sub-phylum : *Ribovira*

Classe : *Ribohelica* (du fait de la symétrie hélicoïdale de la nucléocapside)

Ordre : *Sagovirales* (du fait de la présence d'une enveloppe sur le virion)

Famille des *Rhabdoviridae* et Genre *Lyssavirus*

selon le 3^e Rapport du Comité International de Taxinomie des virus, La Haye 1978 (MATTHEWS 1980).

2. CARACTERES MORPHOLOGIQUES ET STRUCTURAUX

La forme générale du virus (figure 1) est celle d'un bâtonnet ou d'un obus, d'où son nom de *Rhabdo* (Ραβδο = baguette) virus.

Certaines particules, en particulier celles dites "défectives", tronquées, présentent toutefois une altération de cette morphologie. Ses dimensions moyennes sont de 150 à 180 nm, sur 70 à 80 nm. Il est entouré d'une enveloppe à double paroi, transversalement striée et hérissée de spicules de 80 à 100 Å. Cette enveloppe recouvre la nucléocapside, formée d'un filament spiralé dont la tore centrale mesure 150 Å de diamètre extérieur, pour une périodicité de 75 Å, et supporte elle-même des sous-unités de structure de 25 à 40 Å.

3. CARACTERES PHYSICO-CHIMIQUES

Filtrable ou ultrafiltrable, le virus rabique a un coefficient de sédimentation de 600 S et une densité voisine de 1,2 g/cm³.

Globalement le virion est composé de protéines (74 %), de lipides (22 %), d'hydrates de carbone (3 %) et d'acide nucléique (1 %).

Le virus rabique est sensible à de nombreux agents physiques, il résiste mal à la dessiccation lente, à la lumière solaire (les rayons ultra-violets l'inactivent en quelques secondes) et à la chaleur. Il persiste (en solution à 0,1 % d'albumine bovine à pH 7) plusieurs jours à + 4° C, quelques heures à 40° C, 15 minutes à 50° C, 35 secondes à 60° C. Stable entre les pH 5 et 10, il est rapidement détruit à pH 3 ou 11.

² selon LEPINE et GAMET 1969.

4. CARACTERES BIOLOGIQUES

A) MULTIPLICATION DU VIRUS :

Répliqué d'abord, comme tous les virus, *in vivo* par inoculation expérimentale de diverses espèces animales sensibles (Chien, Lapin, Cobaye puis Souris) le virus rabique s'est avéré capable de se multiplier abondamment dans les centres nerveux, où il doit être inoculé de préférence. L'espèce actuellement la plus utilisée est la Souris albinos "swiss".

La multiplication *in vitro* du virus a été réussie dès 1913 sur cellules nerveuses par NOGUCHI et LEVADITI. Il s'est révélé ensuite adaptable à la plupart des systèmes cellulaires de première explantation, aux cellules diploïdes ou aux cellules de lignée continue, en particulier celles issues de reins de Hamster, ou, plus récemment, les neuroblastomes murins (N2A). Ce sont ces derniers que l'on utilise en France pour le diagnostic de la rage vulpine, en remplacement de la Souris (BARRAT *et al.* 1988). Pour mesurer le nombre de particules virales infectieuses on utilise en général l'inoculation intracérébrale à la souris : la quantité de virus est alors exprimée en dose létale pour 50 % des souris par voie intracérébrale par unité de volume (DL₅₀/IC/Souris/ml). Mais dans les cas de virus non pathogènes, on doit parfois recourir à l'inoculation en cultures cellulaires : la quantité de virus est alors exprimée en Doses Infectieuses Cultures Cellulaires (= DI/CT/ml) ou en Unité Formant Plages (= UFP/ml).

B) CARACTERES ANTIGENIQUES :

L'infection de l'organisme par le virus de la rage entraîne la formation de plusieurs types d'anticorps, protecteurs (neutralisants) ou simples témoins de cette infection (révélés par inhibition de l'hémagglutination, précipitation en gélose, tests immuno-enzymatiques, etc... : voir Chapitre II).

Le virus rabique est en effet constitué d'une mosaïque de très nombreux sites antigéniques dont la complexité n'a été révélée que récemment grâce à la technique des anticorps monoclonaux (WIKTOR et KOPROWSKI 1978). Mais ces multiples sites antigéniques peuvent être considérés comme partie de deux grands groupes jouant un rôle distinct en matière de réaction immunitaire :

le **groupe des antigènes de surface** représentés essentiellement par la glycoprotéine (G) de l'enveloppe et les spicules du virus. Ces antigènes ont des propriétés hémagglutinantes et leur injection provoque la formation d'anticorps neutralisants protecteurs.

le **groupe des antigènes internes** constitués essentiellement par la nucléocapside (NC) dont l'injection entraîne la formation d'anticorps fixant le complément, précipitants, et généralement couplés à l'isothiocyanate de fluorescéine dans un but diagnostic.

La notion d'unicité antigénique du virus rabique reste encore admise actuellement, sur le plan du concept de la prophylaxie médicale de la rage : "*une maladie, un vaccin*". Cependant, dès 1975 la pluralité antigénique réelle du virus a été rappelée par SHOPE qui, à l'aide des différentes réactions sérologiques alors disponibles (1970) et de tests de protection croisée, avait démontré qu'à côté du virus classique existaient plusieurs virus apparentés d'origine africaine. Les résultats de ses études sérologiques ont conduit à la classification suivante du groupe des virus rabiques, au sein des *rhabdoviridae* et du genre *lyssavirus*.

(1) Sérotype 1 :

Le prototype est la souche de virus d'épreuve ou "Challenge Virus Standard" (CVS). Il comprend la majorité des souches sauvages isolées de Mammifères terrestres et de Chiroptères américains. Les souches récemment isolées chez des rongeurs en Europe Centrale font également partie de ce groupe, mais non celles isolées de chauves-souris européennes : voir infra (revue in AUBERT 1984).

(2) Sérotype 2 :

Le prototype est la souche d'une chauve-souris de Lagos, isolée d'un mélange de cerveaux de chauves-souris du Nigéria, puis d'une chauve-souris de République Centrafricaine.

(3) Sérotype 3 :

Le prototype est la souche Mokola, isolée de musaraignes au Nigéria, puis de l'Homme et des animaux sauvages et domestiques de plusieurs pays africains.

(4) Sérotype 4 :

Le prototype est la souche Duvenhage, isolée d'abord de l'Homme en Afrique du Sud puis d'une chauve-souris (Minioptère de Schreiber) en Afrique du Sud et en Europe Centrale.

Les sérotypes 2, 3 et 4 sont souvent appelés "virus apparentés à la rage", ils ont un pouvoir infectieux parfois très différent du sérotype 1 (WIKTOR et KOPROWSKI 1978).

La technique des anticorps monoclonaux décrite par MILSTEIN et KOHLER, et appliquée à la rage (WIKTOR et KOPROWSKI 1978) a déjà permis de reconnaître, aussi bien dans le groupe des antigène G que des antigènes NC, de très nombreux sous types.

On a pu constater à cette occasion l'extrême plasticité du virus rabique puisque le changement d'un seul acide aminé de la protéine G peut modifier totalement son pouvoir pathogène (FLAMAND *et al.* 1984).

Les conséquences de cette variabilité permettent actuellement, outre la distinction rapide possible de différentes souches de virus sauvages (études épidémiologiques), celle de variants "antigéniques" artificiellement créés en laboratoire.

Mais ni la classification sérologique, ni l'emploi des anticorps monoclonaux ne peuvent prédire des différences de comportement du virus chez telle ou telle espèce animale. Ce n'est que l'étude du pouvoir pathogène de ces virus sur les différentes espèces qui a permis cette distinction et conduit à la notion de "biotypes" (voir chapitre infra).

C) POUVOIR PATHOGENE POUR LES DIFFERENTES ESPECES ANIMALES

Il faut bien distinguer les espèces victimes de la rage de celles qui entretiennent activement la maladie (vecteurs).

(1) Les espèces vectrices :

Ce sont les espèces pour lesquelles le virus de la rage qui prévaut dans la région considérée, est le mieux adapté. Ceci peut être quantifié par l'étude de la dose létale pour 50 % de ces animaux inoculés par voie musculaire (DL_{50}/IM). L'absence, la raréfaction, la disparition de l'espèce dite vectrice ou l'immunisation d'une forte proportion d'individus appartenant à cette espèce entraînent la disparition totale de la rage dans la région, constituant "ipso facto" la preuve de son rôle vecteur (BLANCOU et BARRAT 1988).

Il existe rarement plus d'une espèce vectrice en un temps et en un lieu donné, car ces espèces ont tendance à s'exclure mutuellement du fait du caractère peu pathogène, mais fortement immunogène, des virus hétérologues (BLANCOU 1986). A moins que le mode de vie de ces espèces ne les isolent les unes des autres : exemple des Chiroptères insectivores et des Carnivores en Amérique ou, peut-être, en Europe. Les espèces vectrices se comportent généralement aussi comme des réservoirs du virus car elle peuvent héberger ce dernier pendant des périodes très longues (voir b 5 D).

(2) Les espèces "victimes" :

Ce sont les espèces qui présentent les caractéristiques opposées aux précédentes. Elles ont une bien moindre réceptivité à l'infection par le virus rabique indigène. Aussi, leur absence ou leur immunisation n'entraînent-elles pas l'interruption du cycle de la rage.

Cette variation extrêmement importante du pouvoir pathogène du virus sauvage a conduit les chercheurs à proposer une classification complémentaire dans la classification sérologique et basée sur la notion des "biotypes" (cf les espèces vectrices - BLANCOU 1986). La distinction entre les principaux biotypes d'espèces vectrices existant dans le monde se fonde dans ce cas sur la fréquence et le niveau de réexcrétion du virus dans les glandes salivaires sub-mandibulaires, ainsi que sur le niveau de production d'anticorps postinfectieux.

5. L'INFECTION VIRALE : PATHOGENIE ET EXPRESSION CLINIQUE DE LA RAGE CHEZ LE RENARD ROUX

Une grande partie des expériences décrites dans la seconde partie de notre travail n'aurait pu être menée à bien ni interprétée sans une connaissance préalable approfondie des caractères de l'infection rabique du Renard : mode d'infection, durée d'incubation, durée de la maladie, symptômes, etc...

Nos connaissances dans ce domaine sont actuellement les suivantes :

A) LA SENSIBILITE DU RENARD AU VIRUS VULPIN

Le Renard est incontestablement l'espèce animale la plus sensible au virus vulpin. Par voie intramusculaire il suffit du tiers d'une DL₅₀/IC/Souris pour tuer un renard sur deux (BLANCOU *et al.* 1979) et les animaux peuvent aussi succomber à l'ingestion du virus (à condition d'absorber une dose de virus assez élevée : plus de 10⁴ DL₅₀/IC/Souris).

Cette sensibilité obéit à une loi dose-effet remarquable qui permet de prévoir avec précision à la fois la durée d'incubation de la maladie et le nombre d'animaux qui y succomberont.

B) LA DUREE D'INCUBATION DE LA RAGE

Elle peut varier de onze jours à plusieurs mois, voire années, et elle est proportionnelle à la quantité de virus contaminant.

C) LA DUREE D'EVOLUTION DE LA MALADIE

Elle est variable selon les sujets mais s'établit en moyenne de trois à cinq jours.

C'est la connaissance précise de la relation entre la dose de virus contaminante et le délai d'apparition des symptômes qui nous a permis, dans la seconde partie de notre étude, de savoir quand les renards inoculés allaient être enrégés. Cette connaissance permet "*a contrario*" de savoir quelle a été la quantité de virus inoculée par morsure à un renard lorsqu'on connaît la date de cette morsure et la date de la mort...

La conséquence la plus importante de l'hypersensibilité du Renard au virus vulpin est que *tout renard contaminé est condamné à une mort pratiquement certaine* : le nombre de sujets survivants à cette contamination (reconnus par des traces d'anticorps sériques) est très réduit; de 0 à 8 % selon les auteurs. Contrairement à d'autres maladies infectieuses, les chances de voir se constituer, parmi les populations antérieurement affectées, un noyau de sujets résistants sont donc nulles ou très faibles. Mais il est extrêmement important de noter que des sujets infectés avec des doses faibles de virus peuvent incuber la rage pendant des

mois, voire des années : ce sont eux qui sont actuellement considérés comme les seuls réservoirs du virus en Europe (revue in CHANTAL et BLANCOU 1985)..

D) LES SYMPTOMES DE LA RAGE CHEZ LE RENARD

Les symptômes de la rage du Renard ont été décrits dans de nombreux ouvrages.

Chez 57 *renards adultes* étudiés en station expérimentale GEORGE *et al.* (1980) ont répertorié tous ces symptômes (et leurs prodromes) en précisant le pourcentage de cas dans lequel ils étaient observés : le nombre de cas de forme furieuse (attaque spontanée d'autres animaux ou objets) était seulement de 11 %, celui des formes d'excitation (au cours desquelles on peut provoquer l'attaque) de 48 % : tous les autres animaux se sont montrés plutôt apathiques, souvent immobiles et paralysés confirmant les observations de STECK et WANDELER (1980).

Toujours en station expérimentale ATANASIU *et al.* (1970), THIRIART *et al.* (1985) ont donné une excellente description de la *maladie chez les renardeaux*. Cette description est très proche de celle de la rage des adultes et confirme un fait important en éco-épidémiologie : les sujets enragés mordent le plus souvent à la tête, ce qui favorise considérablement la contamination puisqu'il faut inoculer cinq fois moins de virus dans le muscle temporal qu'il n'en faut dans le muscle crural pour tuer un animal (BLACK et LAWSON 1980).

Sur le terrain Maude SYKES-ANDRAL (1982) étudiant les commémoratifs accompagnant les cadavres adressés pour diagnostic, insiste sur la rareté des formes furieuses, l'extrême rareté des attaques caractérisées de l'homme et la plus grande fréquence des formes apathiques (voir la dernière partie de ce mémoire).

E) EXCRETION DU VIRUS RABIQUE PAR LE RENARD ENRAGE

Sur 100 renards enragés 93 à 100 (selon les auteurs) hébergent du virus rabique dans leurs glandes salivaires, à des titres variables, mais en moyenne proches de 10^7 DL₅₀/IC/Souris par gramme de glandes.

Ce virus se retrouve dans la salive à des titres élevés : une morsure de renard équivaut à l'inoculation d'environ 3000 DL₅₀/IC/Souris, et cette salive peut être contaminante cinq jours avant l'apparition des premiers symptômes de la maladie (BLANCOU *et al.* 1979).

Cette même souche *vulpine* n'est réexcrétée en proportion aussi élevée que par le Blaireau (83 %) et les bovins (80 %). Les autres espèces réexcrètent moins facilement le virus vulpin 50 %, par exemple dans le cas de la Fouine.

F) LÉSIONS DE LA RAGE CHEZ LE RENARD

Comme la plupart des autres espèces, les lésions *macroscopiques* de la rage ne sont pas caractéristiques sur le cadavre du renard mort de cette maladie. Seules les traces d'un

comportement anormal (ex. : estomac rempli de matières inaltérables) ou d'une perte de "l'instinct de conservation" (ex. : automutilation, fractures des mâchoires, etc...) peuvent faire suspecter une atteinte rabique.

Les lésions anatomopathologiques, en revanche, lorsqu'elles existent, caractérisent l'infection virale des centres nerveux et les inclusions spécifiques ("Corps de Négri") signent la pénétration du virus rabique dans les neurones du système nerveux central ou même dans d'autres organes (ex. : la rétine).

G) PATHOGENIE DE L'INFECTION RABIQUE

La pathogénie de l'infection rabique chez le renard ne semble pas, *a priori*, différente de celle admise chez les autres espèces. Le virus rabique contaminant se multiplie en général dans les cellules du muscle au niveau duquel il a été déposé puis migre vers les neurones du système nerveux central où se situe son lieu de réplication le plus actif.

Ce trajet s'effectue par pénétration au niveau des neurones du système nerveux périphérique (dissémination "centripète", sans virémie) le long desquels il progresse en s'aidant du flux axonal, jusqu'à atteindre le système nerveux central. Le virus migre alors de façon centrifuge, et infecte le système nerveux périphérique, puis d'autres organes tels que les glandes salivaires.

C'est cette dernière multiplication qui permet au cycle de se boucler dans la nature, à l'occasion des contaminations par morsure.

6. CONCLUSION

En conclusion, on peut observer que le virus rabique, loin d'être l'agent pathogène "programmé" depuis des millénaires pour tuer tout être vivant auquel il est inoculé est doué de multiples facultés d'adaptation. Il reconnaît les espèces animales (qu'il tue à des fréquences totalement différentes), il n'est bien réexcrété que par certaines d'entre elles, il peut varier, au cours du temps en fonction du nombre de passages effectués chez ses hôtes, etc... Cette plasticité en fait un redoutable parasite des animaux sauvages, et notamment de tous les Carnivores (mordeurs), dont le Renard.

B. LE RENARD : ECOLOGIE ET COMPORTEMENT

1. POSITION SYSTEMATIQUE ET GENERALITES.

Le Renard est un Mammifère, appartenant à l'ordre des CARNIVORA, sous-ordre des Fissipèdes ("qui a le pied fendu en plusieurs doigts", par opposition aux autres Carnivores, les Pinnipèdes, qui regroupent les Phoques et Otaries). Celui-ci comporte 93 genres et 231 espèces réparties en sept familles, dont celle des Canidae, à laquelle appartient le genre *Vulpes*.

Le terme de Renard désigne un grand nombre de Canidés, qui n'ont en commun qu'une analogie de forme : grandes oreilles pointues, museau allongé, etc... Les Renards sont réunis en quatre genres (*Alopex*, *Dusicyon*, *Otocyon* et *Vulpes*¹) qui appartiennent à la sous-famille des *Caninae*, qui comprend également les genres *Canis* et *Nyctereutes*.

Une révision récente de la phylogénie des Carnivores (WOZENCRAFT 1989a) ne retient pas ces subdivisions et place les Canidae dans le sous-ordre des Caniformia et super famille des Canoidea où l'on trouve également les Procyonidae, Mustelidae et Phocidae.

Le genre *Vulpes* rassemble onze espèces, répandues sur tous les continents, à l'exception de l'Amérique du Sud et, originellement, de l'Australie. Notre Renard roux : *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1788) en est le représentant de plus grande taille (environ 90 cm) pour un poids compris entre six et sept kg.

De tous les Canidés et même, si l'on excepte les espèces domestiques, de tous les Carnivores, le Renard est l'espèce la plus ubiquiste. On le trouve sur tous les continents de l'hémisphère Nord. Son aire de répartition a été augmentée par des introductions au centre de l'Amérique du Nord et en Australie.

Il existe plusieurs revues scientifiques de la littérature consacrée au Renard, notamment : LLOYD (1980) ou MACDONALD (1981, 1988).

Nous ne nous attarderons pas dans ce chapitre sur les aspects zoologiques ou biologiques qui ne concernent pas directement notre propos. Dans une revue récente de la littérature consacrée à cette espèce (ARTOIS 1989), nous caractérisions le Renard comme une espèce d'écotone ayant acquis des caractéristiques "intermédiaires" entre l'éventail des extrêmes écologiques, lui conférant un exceptionnel pouvoir d'adaptation aux conditions changeantes de son milieu de vie. Cette caractéristique lui a notamment permis de faire face avec succès à l'emprise humaine sur les milieux naturels. Le Renard est devenu, à mesure que se développait la civilisation, le parasite parfait des modes de vie ruraux, puis, plus récemment urbains.

¹ en admettant que les noms des genres *et Fennecus* et *Urocyon* sont tombés en désuétude (CLUTTON-BROCK *et al.* 1976) ce qui n'est pas admis par tous les auteurs. WOZENCRAFT (1989) retient *Urocyon*.

2. ORGANISATION SPATIALE DU RENARD.

Dans les chapitres qui suivent nous porterons surtout notre attention sur les paramètres éco-éthologiques qui ont une influence potentielle sur la rage ou bien qui pourraient être influencés par celle-ci. Nous aborderons en particulier les traits caractéristiques de l'occupation spatiale, de la vie sociale et de la dynamique des populations.

De façon générale, on peut distinguer par commodité, parmi les renards, les adultes résidents lorsqu'ils occupent un domaine vital relativement stable, et les itinérants, lorsque cela n'est pas le cas.

A) RESIDENTS

Différentes observations confèrent au domaine vital du Renard certaines des caractéristiques du territoire²; les études de radio-pistage montrent que les domaines de renards voisins se recouvrent moins à leur bordure que s'ils étaient disposés au hasard. Cela se traduit notamment par l'existence fréquente de frontières (limites précises) qui suivent parfois le tracé d'une ligne de paysage. Le domaine est utilisé par un nombre limité d'individus qui sont longtemps les mêmes. Lorsqu'il y a chevauchement, celui-ci ne concerne pas les zones de repos diurnes.

Les renards "défendent" ce domaine par la patrouille quasi quotidienne (entre un et cinq jours) de toute la surface et des zones frontalières (SARGEANT 1972 ; VOIGT et MACDONALD 1984 et MULDER 1985). Pour le dernier auteur cette activité est surtout effectuée par les mâles, pour le premier elle revient également aux femelles. Un marquage sonore et olfactif permet de signaler à tout renard résident ou étranger le statut de la zone où il se trouve mais la défense des limites est moins intense en été qu'en automne.

Les interactions rapprochées (communications visuelles et corporelles) ne semblent pas jouer un rôle déterminant dans le maintien des "frontières" ; mais elles créent une situation de harcèlement qui finit par conduire tout étranger à abandonner le terrain aux résidents (PRESTON 1975). Il est toutefois vraisemblable que les renards sont capables de reconnaître leurs congénères voisins, comme le suggère une expérience de présentation d'individus capturés en nature : dans l'éventualité d'une rencontre entre individus voisins, le statut de

² L'examen des déplacements du renard adulte montre que ceux-ci sont structurés et se cantonnent à l'intérieur d'un cadre dont l'étendue est rapidement déterminée par des moyens appropriés. En outre la capacité de déplacement du renard dépasse largement le rayon d'action auquel il semble se limiter (ARNOLD et SCHOFIELD 1956) : cet espace organisé et limité, contenant les ressources nécessaires à l'existence d'au moins un individu, est appelé le plus souvent domaine vital ("*home-range*" RICHARD 1970). Cette définition correspond également à celle du mot "*territory*" dans le sens que lui confère DAVIES (1978). Pour cet auteur le "territoire" se définit simplement par un espacement des individus plus grand que ne le laisse prévoir une distribution résultant du hasard. En réalité la confusion des termes de territoire et de domaine vital ne nous semble pas opportune, dans la mesure où pour la plupart des auteurs (POOLE 1985 *inter alies*) la notion de territoire implique la défense contre des individus de la même espèce. C'est la mise en évidence directe ou indirecte de comportements de repoussement qui, seule, permet de caractériser un territoire.

dominance de l'un ou l'autre s'établit plus rapidement qu'à l'occasion d'une rencontre entre deux renards éloignés (BARASH 1974).

Ce modèle d'espacement territorial des renards est caractéristique des populations rurales de renards en Europe (Hollande : NIEWOLD 1980, MULDER 1985 ; Suède : VON SCHANTZ 1984 ; Angleterre : MACDONALD 1981). Au Royaume-Uni il est également rencontré dans certaines populations urbaines (MACDONALD et NEWDICK 1982) et pas dans d'autres (HARRIS 1980).

Les anciens auteurs ont beaucoup appris sur les déplacements des renards principalement par le pistage dans la neige (SETON 1929, MURIE 1936, SCOTT 1943, SHELDON 1950, ARNOLD et SCHOFIELD, 1956), ils caractérisaient l'étendue du domaine vital du Renard par un rayon d'action de l'ordre de un à trois miles (1,6 à 5 km). Toutefois depuis la première expérience de STORM (1965), le radio-pistage a permis un développement remarquable de la connaissance de l'occupation de l'espace. La méthode d'évaluation des surfaces occupées consiste le plus souvent à englober tous les points dans un polygone convexe (MOHR 1947). Cette méthode est la plupart du temps employée dans le Tableau I; toutefois d'autres méthodes sont possibles, deux en particulier : la méthode des grilles - MAUREL 1981, AUBERT *et al.* 1985 - ou la méthode semi-empirique - ABLES 1969 - qui consiste à tracer les limites vraisemblables en fonction des caractéristiques du terrain et des habitudes locales des individus). L'éventail des surfaces nécessaires à la vie d'un renard est compris entre 50 et 1600 ha dans l'état actuel des connaissances (soit une variation de l'ordre de un à 30).

Tableau n° 1

Dimension du domaine vital de renards adultes étudiés par radio-pistage (adapté de LINDSTRÖM *et al.* 1982)

Dimension		Nombre d'individus étudiés	Lieu	Habitat	Références
Moyenne (km²)	Limites (ha)				
2,0	160-734	17	Alpes Bavaroises (R.F.A.)	Moyennes montagnes forêts et pâturages	BERBERICH (1985)
2,5		4	Deelen (Pays-Bas)	(1980)	NIEWOLD (1973)
2,34		3	Oxfordshire (Angleterre) (1984)	Zone rurale	VOIGT et MACDONALD (1984)
1,95	107-465	5	Parc Nat. du Grand Paradis (Italie)	Vallées et flancs de montagne entre 1200 et 2100 m	BOITANI <i>et al.</i> (1984)
1,3	57,5-162	7	Wisconsin (USA)	Arboretum de l'université zone suburbaine	ABLES (1969) ABLES (1969)
—	105-200 par famille	56 Dune de	Réserve de la littorale Hollande Nord (Pays-Bas)	Dune	MULDER (1985 b)
0,9 (86 ha)	—	11	Oxford (Angleterre)	Zone urbaine	VOIGT et MACDONALD (1984)
0,6	34 : ♂ 81 : ♀	2	Préfecture de Kumamoto (Japon)	Collines, pâturages, bois et cultures	EGUCHI <i>et al.</i> (1977)
0,5	300 à 80	7	Bristol (Angleterre)	Zone urbaine	HARRIS (1980)
0,45	—	7	Oxford (Angleterre)	Zone sub-urbaine	VOIGT et MACDONALD (1984)

Dimension		Nombre d'individus étudiés	Lieu	Habitat	Références
Moyenne (km²)	Limites (ha)				
16,1	277-3420	7	Colombie Britannique (Canada)	Vallée et montagnes non boisées, Tundra	JONES et THEBERGE (1982)
11,5		4	Cumbrian Fells (Angleterre)	Collines non boisées	MACDONALD (1981)
9,6 (4 X 2,4 km)		2 familles	Cedar Creek Minnesota (U.S.A.)	Forêts, zones agricoles et marécages	STORM <i>et al.</i> (1976)
9,3		5	Dwingeloo (Pays-Bas)	Landes et forêts	NIEWOLD (1980)
9,3		1 mâle	Wisconsin (U.S.A.)	Zone agricole peu diversifiée	ABLES (1969)
9	500-2000	34	Nord de Toronto Ontario (Canada)	Zone agricole	VOIGT et MACDONALD (1984)
8,5	190-1880	34	Réserve nationale de la forêt de Chizé et alentours (France)	Forêts mixtes et cultures	MAUREL (1981)
6,9	596-855	3 femelles	Cedar Creek Minnesota (U.S.A.)	Forêts, zones agricoles et marécages	SARGEANT (1972)
5,6	515-581	3 femelles	Comtés de Dodge et Jefferson Wisconsin (U.S.A.)	Zones cultivées marais et pâtures	PILS et MARTIN (1978)
4,1 : ♂ 2,8 : ♀		22 aires saisonnières d'activité	Lorraine (France)	Forêts, pâtures, cultures	ARTOIS <i>et al.</i> (1985)
3,9	360-420	2 mâles	Comté de Carroll Wisconsin (U.S.A.)	Forêts et cultures	STORM (1965)

Tableau n°II
Modalité de dispersion des renards dans différents habitats

Auteurs		RÉSUMÉ DES RÉSULTATS			
ZIMEN (1984)	Lieu	Fréquence et distance			
	Land de Sarre (RFA)				
	Zone de forêt périurbaine	M 3/4 : 0 ou inf. à 5 km	1/4 : 31-100 km		
	Forte densité	F 3/4 : 0 ou inf. à 5 km	1/4 : 31-100 km		
	Zone rurale	M 5/16 : 0 ou 5 km	8/16 : 5-30 km		
	Faible densité	F 1/4 : 0 ou 5 km	3/16 : 31-100 km	2/4 : 5-30 km	1/4 : 31-100 km
TOTAL : 28 individus					
PAGE (1981)	Lieu	Distances maxi			
	Londres	7 M 7,9 km en moy.	13,7 km		
		5 F 3,1 km en moy.	5,2 km		
TOTAL : 12 individus					
LLOYD (1980)	Lieu	Fréquence		Distance	
	Grande Bretagne				
	«Mid-Wales»	39 % des M		sup. à 10 km	
	Faible densité	31 % des F		sup. à 1,6 km	
	Cardiganshire et/ou Pembrokeshire	11 % des M		sup. à 10 km	
	Forte densité	44 % des F		sup. à 1,6 km	
TULLAR et BERCHIELLI (1980)	Lieu	Fréquence		Distance	
	Centre de l'Etat de New York (U.S.A.)				
	Faible densité :	59 % des M et 24 % des F		sup. à 2,415 km	
	Forte densité :	60 % des M et 53 % des F		sup. à 2,415 km	
	Mois de recapture	Sexe	Distance moyenne		Maxi
	Oct. Nov.	M	6,60 km		37,03 km
		F	2,25 km		9,66 km
TOTAL : 76 individus					
PILS et MARTIN (1978)	Lieu	Fréquence		Distance	
	Wisconsin (USA)	88 % des M		sup. à 8 km	
		58 % des F			
	Mois de recapture	Sexe	Distance moyenne		Maxi
	Oct./Mars	M	33,6 km		58,8 km
		F	27,6 km		85,7 km
TOTAL : 59 individus					

STORM <i>et al.</i> (1976)	Lieu	Fréquence	Distance	
	Iowa, Illinois	80 % des M	sup. à 8 km	
	Minnesota, Wisconsin	37 % des F		
	(USA)			
	Mois de recapture	Sexe	Distance moyenne	Maxi
	Oct./mars	M	31 km	211 km
		F	11 km	108 km
TOTAL : 540 individus				
JENSEN (1973)	Lieu	Fréquence	Distance	
	Danemark	80 % des M	sup. à 5 km	
		31 % de F		
	Mois de recapture	Sexe		
	Oct./février	M	110 km	
	F	140 km		

M = mâles
F = femelles

Les populations utilisant les plus petits domaines (en moyenne environ 50 ha) ont été trouvées en Grande-Bretagne : à la limite entre les banlieues et les zones agricoles ou bien dans un habitat urbain caractérisé par des constructions pavillonnaires (MACDONALD 1981, MACDONALD et NEWDICK 1985, HARRIS 1977). Les plus grands domaines (près de 3000 ha) sont rencontrés dans des zones nordiques ou montagneuses (MACDONALD 1981, JONES et THEBERGE 1982). Dans la plupart des paysages agricoles d'Europe, les domaines semblent compris entre 200 et 500 ha (cf. tableau I).

B) ITINERANTS

Chaque automne la plupart des jeunes mâles de l'année, beaucoup de jeunes femelles et quelques adultes se dispersent et cherchent un domaine où se fixer.

Les plus grandes distances parcourues par un renard en migration sont de 394 km pour un juvénile, dans le Wisconsin (ABLES 1965) et 500 km en Suède (ENGLUND 1980). Mais dans l'ensemble les résultats connus sont d'une moins grande amplitude. Dans le centre de l'Etat de New York les distances moyennes parcourues par des juvéniles en dispersion sont de 6,60 km pour les mâles et 2,25 km pour les femelles (TULLAR et BERCHIELLI 1980). Au Danemark 19 mâles sur 33 et huit femelles sur 13 ayant effectué plus de cinq km dans l'année qui a suivi leur première capture ont parcouru entre cinq et 25 km ; les résultats obtenus ailleurs en Europe sont du même ordre. En revanche les données publiées récemment dans le centre de l'Amérique font état de déplacements un peu plus importants de l'ordre de 30 km pour les mâles et certaines femelles. Rares sont les individus qui dépassent cette distance bien que des parcours de 60 à 200 km puissent être observés.

Le radio-pistage a apporté des informations sur la façon dont s'effectuent ces voyages (STORM *et al.* 1976, PILS et MARTIN 1978, LLOYD 1980, ZIMEN 1984, MULDER 1985). Le départ est souvent brutal et sans prémices. Le renardeau part alors droit devant lui, sans marquer d'hésitations sur la direction à prendre. STORM *et al.* (1976) notent assez fréquemment un infléchissement du trajet au début du parcours mais dans cette étude, il n'y a jamais de retour en arrière ou de "zig-zag". L'itinéraire entre le début et la fin de la dispersion est relativement linéaire et semble s'effectuer en suivant les grandes lignes topographiques. Les villes, les lacs, les fleuves et les autoroutes détournent le "flot" des renards en cours de dispersion. Au contraire, en Hollande MULDER (1985) décrit cinq modalités d'installations dans un domaine précédées généralement d'hésitations et d'allées et venues. La fixation définitive pouvant se produire aussi brutalement que le déplacement avait commencé ou bien nécessiter des poses.

La vitesse de déplacement est très élevée, ZIMEN (1984) note des distances de 10 à 100 km parcourues en une ou plusieurs nuits. Dans le Mid-West (STORM *et al.* 1976) cinq mâles ont, par exemple, parcourus en moyenne au cours de 33 nuits d'observations,

14,5 km chaque nuit (neuf km pour trois femelles). Pendant la journée le renard reste immobile sous un couvert et reprend le soir son parcours.

Les importantes différences observées entre mâles et femelles suggèrent une influence de facteurs endocriniens. MAUREL (1981) a montré en forêt de Chizé l'importance de la testostéronémie dans la régulation des déplacements. Dans le cas particulier de la dispersion, cette hypothèse a été également testée par STORM *et al.* (op. cit.) en castrant des renardeaux et en comparant leur comportement avec celui de leurs frères restés entiers. Ses résultats confirment l'influence d'un contrôle testiculaire de la dispersion (la proportion des castrats qui se dispersent est inférieure à celle des entiers) mais indiquent également que celui-ci n'agit pas de façon exclusive (ceux des castrats qui se dispersent effectuent de grands déplacements).

A côté de ces facteurs internes, la capacité d'accueil du milieu peut également expliquer les différences importantes de déplacement qui ont été remarquées (TULLAR et BERCHIELLI 1980, ZIMEN 1984). Par exemple, LLOYD (1980) au pays de Galles a noté 13,7 km et 2,3 km respectivement pour les mâles et les femelles juvéniles dans un secteur montagneux peu favorable au Renard. Au contraire, il observe 4,7 et 1,9 km dans une zone d'élevage dans le Cardiganshire et le Pembrokeshire, où les densités sont plus élevées et les domaines vitaux, plus petits. Dans cette étude les adultes fixés restent dans un rayon de 2 km pour les mâles et 2,5 km pour les femelles. LLOYD (op. cit.) suggère que l'espace disponible pour un renardeau est constitué d'une mosaïque de territoire dont certaines parcelles sont occupées ou d'autres laissées vacantes par la mort (ou la migration) de l'adulte qui l'occupait auparavant. MACDONALD et BACON (1982) ont montré une étroite corrélation entre les distances parcourues au cours de la dispersion et le rayon moyen du domaine vital : en général dans les zones de faible densité (grands domaines) la dispersion affecte de façon plus importante et avec une plus grande amplitude le comportement migratoire.

Dans certaines circonstances des adultes peuvent effectuer des excursions hors de leur domaine. NIEWOLD (1973) décrit ce genre de situation sur son terrain. Des études ultérieures ont confirmé ce phénomène (ZIMEN 1984, MULDER 1985a). Dans certains cas le domaine d'activité est partagé en deux secteurs éloignés, l'un pour le nourrissage, l'autre pour le repos. Dans d'autres circonstances des déplacements très irréguliers et rapides (un à cinq par mois) se font jusqu'à 1,5 km de distance et sont le plus souvent orientés vers la recherche d'une source de nourriture spécifique comme une carcasse. Ce comportement est surtout celui de femelles allaitantes. On peut aussi remarquer des déplacements moins irréguliers, à des distances plus grandes (deux à cinq km) vers des endroits où le renard peut vagabonder pendant des heures sans raison apparente. Enfin, de façon tout à fait occasionnelle, des mâles qui recherchent des femelles en chaleur peuvent effectuer des déplacements dans différentes directions, jusqu'à une distance de six km, à la période du rut (janvier-février).

2. VIE SOCIALE

A) UN CANIDE SOLITAIRE

Historiquement, le Renard était habituellement considéré comme un Canidé solitaire (FOX 1971, KLEIMAN et EISENBERG 1973). Plusieurs études de terrain conduites aussi bien en Amérique du Nord (MURIE 1936, SCOTT 1943) qu'en Europe (BEHRENDT 1955, LUND 1959) confirment ce point de vue qui est mentionné dans plusieurs synthèses récentes (SAMUEL et NELSON 1982, DEEMS et PURSLEY 1983). Pourtant SHELDON, dès 1950 évoquait l'existence de "familles élargies", ce qui était ultérieurement confirmé par ABLES (1969) puis SARGEANT (1972) qui disposaient de la technique du radio-pistage. Cette méthode d'étude a permis de mettre en évidence une organisation sociale beaucoup plus complexe dans certaines régions. Cette découverte, coïncidant avec l'émergence des thèses socio-biologistes suscitait alors une série d'hypothèses qui sont résumées dans les lignes qui suivent.

B) LE COUPLE ET LA FAMILLE

Une série d'études entreprises dans le centre des Etats-Unis (Iowa, Illinois, Minnesota, Missouri et Wisconsin) par diverses équipes décrit une vie sociale des renards fondée sur la famille : les ressources exploitées sont diversifiées (mammifères, oiseaux) et généralement peu abondantes, sauf de façon locale et saisonnière. Les portées comptent entre cinq et sept jeunes à la naissance, mais seulement un peu plus d'une moyenne de quatre après un mois. Les domaines d'accueil sont vastes, compris entre 300 et 600 ha et ne retiennent que de façon exceptionnelle une femelle ou un mâle supplémentaire. La dispersion automnale se fait à relativement longue distance (30 km), concerne une majorité de jeunes (90 à 96 % des mâles - 58 % des femelles) et quelques adultes de deux ans ou plus, même s'ils se sont déjà reproduits. L'âge-ratio est de 1,7 à 4,1 jeunes pour un adulte, avec une très faible proportion d'individus âgés de plus de cinq ans (2 %) dans la population. Les relations du couple sont instables, sauf entre le rut et le début de l'été. Le mâle coopère à l'élevage de la portée. Enfin, le partage du domaine familial est intégral entre le mâle et la femelle.

Une situation très comparable est décrite dans l'Ontario (VOIGT et MACDONALD 1984, VOIGT et BACHMAN 1985). Mais les conditions climatiques sont ici plus rigoureuses et ne permettent pas, au cours de l'hiver, la survie d'individus supplémentaires au côté du couple reproducteur (domaine de 800 ha en moyenne). En revanche la productivité est très forte, atteignant en moyenne huit renardeaux par femelle à la naissance. On ne compte pourtant que 1 % d'individus âgés de plus de trois ans, car la mortalité annuelle atteint 60 à 80 % de l'effectif total.

C) LE GROUPE SPATIAL

En Hollande (NIEWOLD 1976, 1980, MULDER 1985b, 1986), en Grande Bretagne (MACDONALD 1980b), et de façon moins détaillée en Suède (VON SCHANTZ 1980, 1981, 1984b; LINDSTRÖM *et al.* 1982, LINDSTRÖM 1985) plusieurs auteurs ont décrit, depuis une dizaine d'années, une situation qui peut être résumée par l'existence permanente, ou temporaire, d'un "groupe spatial" (MACDONALD 1983). Bien que continuant de se nourrir et de se déplacer de façon solitaire, les renards partagent un domaine dont les limites sont communes. Ce groupe est composé d'un couple dominant (individus α) et de une à quatre femelles subordonnées (les "extra" ou individus β). La cohérence du groupe est entretenue par des interactions amicales et une hostilité vis-à-vis des groupes voisins (MACDONALD 1980b). Toutefois des relations de voisinage ont été notées par MULDER (1986) entre les femelles apparentées (mère-fille). La parentèle constitue, semble-t-il, la base de recrutement des femelles.

Dans les différentes situations décrites en Hollande et en Grande-Bretagne, le niveau des ressources alimentaires est élevé et la fourniture en est assez régulière. Les domaines peuvent être très réduits, (comme près d'Oxford : 45.2 +/- 16.5 ha), ou, le plus souvent compris entre un peu moins de 100 à 200 ha. La reproduction est limitée presque exclusivement aux femelles α (40 à 60 % de femelles fécondes), les portées comptent quatre ou cinq petits à la naissance. La dispersion se fait rarement à aussi longue distance qu'en Amérique, la quasi totalité des mâles émigrent ; mais, par exemple, seulement 27 % (la première année) et, au total, 40 % (la deuxième année), des femelles se déplacent sur la dune côtière de la Mer du Nord en Hollande (MULDER 1985, 1986).

Cette situation paraît stable dans les secteurs étudiés alors que dans le centre de la Suède, LINDSTRÖM *et al.* (1982) mentionnent l'existence de couples qui acceptent une femelle supplémentaire, uniquement au cours des années favorables, lorsque l'abondance des proies le permet. Ainsi en Suède, il existe un gradient Nord-Sud de la structure sociale (LINDSTRÖM 1985) ; au nord : la population est divisée en couples, au sud : en groupe spatiaux et au centre : ces groupes ne s'établissent qu'à l'occasion des maxima démographiques du campagnol agreste.

La tendance très affirmée des renards à constituer des groupes spatiaux dans des conditions de biotope diverses (secteurs suburbains, dunes à lapins, zone boréale, etc...) a suscité plusieurs hypothèses synthétiques. En effet la formation de ces groupes ne peut s'expliquer par les avantages fonctionnels "habituels" : chasse de grandes proies ou défense contre les prédateurs, car aucune coopération de ce type n'a été notée. Dans l'état actuel des connaissances trois hypothèses ont été avancées : la "R.D.H.", la "C.T.S.H." et la "T.I.H." que nous allons passer successivement en revue.

(1) R.D.H.

"*Resources Dispersion Hypothesis*" (MACDONALD 1980, 1983, CARR et MACDONALD 1986) :

MACDONALD a émis cette hypothèse après avoir étudié les renards de Boars Hill dans la périphérie d'Oxford. Cherchant à expliquer la dimension (réduite) des territoires des groupes spatiaux, il a pu démontrer que le facteur clef était le nombre d'habitations (donc, en l'occurrence, de "réfectoires") contenues dans chacun d'eux (MACDONALD 1980). Il en déduit que l'espacement entre chacune de ces parcelles de nourrissage rend compte de la dimension du territoire, mais qu'en revanche l'effectif dans chacun d'eux était déterminé par la richesse de ces sources de nourriture. (Comme l'avaient notamment suggéré KRUIK et PARISH en 1982 pour le Blaireau).

L'hypothèse de la R.D.H. peut se résumer de la façon suivante (MACDONALD 1983) : lorsque les ressources sont dispersées en parcelles, variant dans le temps et dans l'espace, un couple défend un territoire contenant un nombre suffisant de parcelles pour assurer sa survie et l'élevage de la portée. L'étendue du territoire est déterminée par la dispersion des parcelles. Il peut se produire que la richesse (momentanée ou locale) des parcelles, autorise la survie d'individus supplémentaires. En effet un tracé sinueux et très ajusté du territoire autour des parcelles, tout juste suffisant pour le couple peut aboutir à une surface plus difficile à défendre que celle issue d'une limite plus convexe, incluant alors des parcelles superflues. Ces individus sont alors tolérés dans le territoire, ce qui bénéficie à l'ensemble du groupe en facilitant la défense du territoire contre les congénères voisins ou en facilitant l'élevage de la portée grâce aux femelles de rang inférieur : les aides ("helpers" = femelle β , MACDONALD 1979). L'effectif du groupe est déterminé (indépendamment de l'étendue du territoire) par la richesse des parcelles en ressources ; la constitution d'un groupe résulte donc simplement de la distribution spatio-temporelle des ressources et non d'avantages fonctionnels (d'où le choix du terme "groupe spatial").

Cette hypothèse a été formalisée et étendue à l'explication de la formation de groupes spatiaux chez toutes les espèces utilisant des ressources réparties en parcelles (Chats et détritrus dans les docks portuaires ; Hyènes brunes et carcasses d'ongulés ; Blaireaux et vers de terre ; etc... CARR et MACDONALD 1986). Le fondement du modèle repose sur le fait que si les parcelles tendent à devenir de plus en plus petites et nombreuses, la fréquence de leur distribution (qui était en "escalier") tend vers une fonction continue qui suit une loi *Binomiale* ou une loi de *Poisson*. Le modèle démontre que plus l'hétérogénéité augmente, plus la productivité moyenne du territoire doit augmenter pour assurer la couverture des besoins d'un couple, avec un coefficient de sécurité (chances de trouver à se nourrir en une nuit) donné et acceptable. Il s'en suit automatiquement que plus l'hétérogénéité augmente, plus les chances de satisfaire les besoins d'individus supplémentaires augmentent. Toutefois le coefficient de sécurité alimentaire de ceux-ci diminue avec leur rang respectif, ce qui

conduit à limiter l'effectif du groupe, lorsque la probabilité de trouver la nourriture en une nuit devient trop faible.

(2) C.T.S.H.

"Constant Territory Size Hypothesis" (VON SCHANTZ 1981, LINDSTRÖM *et al.* 1982, VON SCHANTZ 1984b).

Cette théorie est fondée sur l'analyse du choix stratégique qui s'offre aux espèces territoriales devant faire face à des variations inter-annuelles de disponibilité de leurs ressources ; par exemple le Renard dans les régions où la proie essentielle (= Campagnol agreste) fluctue sur un cycle de trois ans ; deux solutions existent :

a) modifier la surface du territoire selon les disponibilités du moment ou

b) au contraire maintenir un territoire suffisamment grand pour garantir la fourniture de la nourriture pendant le goulet d'étranglement ("*bottle neck*") des plus mauvaises années. Ce qui suppose que la durée de vie des renards soit supérieure à un cycle complet pour qu'ils aient expérimenté chacune de ses phases.

La première solution (a) présente l'inconvénient d'entraîner des combats symétriques (c'est-à-dire d'individus de rang social équivalent), entre voisins, au moment de l'agrandissement du périmètre défendu. Les conséquences de ce genre de conflit pour chacun des adversaires "sont très risquées". La seconde solution (b) impose une dépense énergétique inutile pour défendre le territoire au cours des bonnes années.

Cette théorie résulte des observations faites à Grimsö qui montrent effectivement que les territoires de renards restent de même dimension malgré les variations importantes et cycliques du campagnol agreste. Au cours des mauvaises années certains couples ne se reproduisent pas. Ils "économisent" de cette façon la dépense correspondant à la gestation et à l'élevage de la portée (sensiblement équivalente aux besoins d'un adulte). Toutefois la densité des renards suit, avec un décalage d'un an le cycle de ce Campagnol (réponse numérique). Ce qui corrobore le fait que certaines femelles subalternes ne se dispersent pas, et se joignent au couple pour former des groupes spatiaux, au cours des bonnes années. Un ajustement comparable de la reproduction se produit à Revinge, plus au Sud, où les groupes sont permanents, mais où le succès reproducteur varie en fonction de la disponibilité du Lapin. Le milieu étant plus riche (deux types de proies : Lapin et Campagnol), les groupes sont durables, mais au cours des mauvaises années pour le Lapin, le régime est surtout composé de campagnols (réponse fonctionnelle).

(3) T.I.H.

"Territory Inheritance Hypothesis" (LINDSTRÖM 1986).

Cette hypothèse constitue une adaptation littérale des thèmes sociobiologistes de "valeur sélective globale" par sélection de la parentèle. Le modèle postule que l'aptitude globale des détenteurs du territoire est augmentée si celui-ci est hérité par un descendant

porteur de leurs propres gènes. Corrélativement le succès évolutif ("*fitness*") d'un subadulte qui reste au foyer et survit (dans un environnement stable et saturé) est favorisé. Le modèle prédit que si les probabilités de survie d'un adulte sont élevées, alors que la croissance de la population est proche de zéro (stabilité), la stratégie individuelle qui consiste à rester dans le territoire de naissance est favorisée par rapport à celle qui serait de se disperser (ce qui entraîne la formation d'un groupe).

De même le modèle prédit une limitation des effectifs à quatre ou cinq adultes par groupe spatial. En effet la période la plus critique pour l'approvisionnement est le printemps. C'est justement à cette saison que le groupe doit faire face aux besoins de reproduction, or si (une portée = un adulte) une même zone peut alimenter soit deux couples et deux portées (= six "individus", en terme de besoin), soit cinq adultes et une portée (= six), il s'avère préférable pour le couple reproducteur de repousser deux subadultes, de façon à ce que ceux-ci puissent mettre bas une portée qui (étant constituée de ses petits enfants) porterait également ses gènes.

Dans cette hypothèse, les ressources n'interviennent que comme facteur limitant le nombre de territoires disponibles ; cette hypothèse n'examine que les possibilités de créer un groupe au sein d'un territoire déjà assez vaste pour accueillir plus d'un couple, en fonction des chances respectives des juvéniles qui choisissent de rester (et "d'hériter") ou de se disperser. L'éventail des possibilités, selon cette hypothèse passe donc, étape par étape, par les stades suivants à mesure qu'augmente la richesse du territoire :

1 : renard non territorial (nourriture trop rare),

2 : renard en couple,

3 : renard élevant de plus en plus de jeunes, puis diminuant l'étendue de son territoire jusqu'à un optimum pour le couple,

4 : renard augmentant l'effectif du groupe puis enfin, si la nourriture augmente encore,

5 : diminution de l'étendue du territoire du groupe spatial.

(4) Synthèse

Malgré leurs différences, ces trois théories s'accordent sur le fait que le Renard est un opportuniste alimentaire dont la nourriture varie en disponibilité de façon souvent imprévisible. Dans la mesure où la nourriture varie non seulement en abondance mais également dans ses modes de distribution dans l'habitat, cette variabilité rend compte des différences de densité mais aussi des possibilités de former des groupes.

3. DYNAMIQUE DES POPULATIONS

A) DENSITE

LLOYD (1980) indique que dans les zones "riches" (élevage en milieu semi-ouvert) la densité peut atteindre un individu pour 30 ha, à l'opposé dans les collines presque désertiques d'Ecosse l'espèce se maintient à raison d'un couple pour 4 000 ha (LOCKIE 1964). Les densités rencontrées dans les zones urbaines ou périurbaines sont parmi les plus élevées : à Bristol, HARRIS (1981) observe par endroits quatre ou cinq groupes familiaux par km² (c'est-à-dire 12 à 15 adultes pour 100 ha - HARRIS et SMITH 1987), à Londres PAGE (1981) note "seulement" 2,6 individus par km². En Europe la densité moyenne est de l'ordre de un adulte pour 100 ha (LLOYD *et al.* 1976).

B) STRUCTURE PAR AGE

Le mode d'échantillonnage (chasse, etc...) introduit généralement des biais, il en résulte que la structure par âge est le reflet des individus morts, plutôt que celui des vivants (LINDSTRÖM 1979). Il semble que la chasse au fusil, par différentes méthodes, soit le moins mauvais moyen d'évaluer la structure par âge d'une population. ENGLUND (1970) estime que la classe des individus de l'année est généralement surévaluée de 20 %. La méthode employée par cet auteur appliquée aux renards de la zone située en avant du front de rage (ARTOIS 1979), ne révèle une surévaluation des effectifs que de 10 %.

Tableau n°III

Age-ratio des renards (juvéniles/100 adultes)

Le Tableau III résume quelques unes des études faites sur la structure par âge des populations de renards à divers endroits du globe. L'éventail de l'âge-ratio (nombre de juvéniles pour 100 adultes) s'étend de 75 à plus de 300. A une exception près (Pembrokeshire), la classe la plus jeune représente de façon générale la majorité de la population. Une forte mortalité, notamment due à la chasse favorise une augmentation de l'importance relative des jeunes.

Auteur	Année	Lieu	Age-Ratio
SCHOFIELD	1958	Michigan (USA)	311
JENSEN et NIELSEN	1968	Danemark	292
FAIRLEY	1969	Irlande	100
VAN HAAFTEN	1969	Hollande	233
CROWE et STRICKLAND	1975	S.E. Wyoming (USA)	285
WANDELER	1976	Canton de Berne (Suisse)	233
LLOYD	1980	Pembrokeshire - Pays de Galles (Grande-Bretagne)	075
PILS <i>et al.</i>	1981	Wisconsin (USA)	285
ARTOIS et AUBERT	1982	Est de la France (zones indemnes de rage)	117

C) SEX-RATIO

A la naissance, le nombre des renardeaux mâles est généralement équivalent à celui des femelles (LLOYD *et al.* 1976). Plusieurs revues de la littérature, notamment celle de ABLES (1975) suggèrent que la sex-ratio évolue avec l'âge, en faveur des mâles. Au cours de l'année, les femelles apparaissent dans le tableau de chasse en plus grand nombre au printemps, mais les mâles, en hiver (LUND 1959).

D) ESPERANCE DE VIE

L'espérance de vie est une fonction de l'âge, également des années et des destructions directes ou indirectes faites par l'Homme. Les juvéniles ont en général une moins bonne espérance de vie que les adultes (STORM *et al.* 1976, ARTOIS 1979). Lorsque la pression humaine est très forte, peu de renards survivent jusqu'à trois ans (PHILLIPS 1970) au contraire dans une zone complètement tranquille, on trouve communément des renards de cinq ans et plus (MACDONALD 1981). Au delà il devient extrêmement rare de trouver des renards plus âgés en nature, quoique divers auteurs signalent des spécimens âgés de huit à douze ans (TULLAR 1983, HARRIS et SMITH 1987).

E) FECONDITE

La productivité des femelles varie localement en fonction de deux paramètres : le taux d'infécondité (ou de "stérilité apparente") et l'effectif des portées.

Le taux d'infécondité est parfois presque nul, comme dans le nord-est de la France ; dans d'autres endroits une majorité de femelles ne se reproduisent pas (région d'Oxford ou nord de la Suède l'écart entre les limites est de 2 % à 80 %).

L'effectif des portées est compris entre trois et sept petits par portée ; en Europe il est le plus souvent de l'ordre de quatre ou cinq, mais atteint régulièrement huit petits dans certains secteurs de l'Ontario (VOIGT et MACDONALD 1984). En Europe, la productivité moyenne des renardes est voisine de quatre renardeaux par an pour 2,2 individus adultes (LLOYD *et al.* 1976). En France, le calcul (ARTOIS 1979) conduit à une productivité moyenne de 4,4 renardeaux pour 2,4 adultes.

L'âge et le statut social des femelles influencent fortement la productivité : les jeunes sont plus nombreuses à ne pouvoir accéder à la reproduction (HARRIS 1979), il pourrait s'agir de femelles de rang inférieur dans un groupe social (MACDONALD 1979). Si il en est ainsi on peut prévoir que l'incidence de la stérilité va décliner lorsqu'une forte mortalité déstabilise les groupes de renards.

4. NOURRITURE, STRUCTURE SOCIALE ET REGULATION DES RENARDS

Face à un changement d'abondance des proies les prédateurs présentent deux types de réponse : une réponse fonctionnelle, se traduisant par une modification du régime alimentaire voire du mode d'occupation de l'espace et /ou une réponse numérique, se manifestant par une augmentation ou une diminution des effectifs.

Les zones septentrionales de l'aire de répartition du Renard roux offrent, en raison d'une relative "simplification" du milieu naturel, un terrain d'étude propice à la compréhension de ce dernier phénomène. Ainsi à la limite des territoires du nord de la Suède, au niveau de la séparation bio-géographique appelée "*limes norrlandicus*", LINDSTRÖM (1982) a étudié la démographie du Renard en relation avec la disponibilité de la nourriture. Celle-ci est principalement constituée de campagnols, spécialement de *Microtus agrestis*. Cette espèce subit un cycle d'abondance périodique présentant un maximum environ tous les quatre ans. Les renards consomment ces campagnols en proportion de leur abondance, sauf en phase de déclin où la prédation est plus importante. Au printemps la densité des renards (estimée par le relevé des indices de présence) suit également le cycle du Campagnol agreste avec toutefois un décalage d'un an. L'étendue des territoires pas plus que le nombre de terriers de mise bas ne varient. Mais le taux d'ovulation et l'effectif moyen des portées sont corrélés avec l'abondance des campagnols (en particulier : le taux annuel d'ovulation est mieux corrélé à la présence des campagnols au moment de la naissance des renardeaux, trois mois plus tard, qu'à la disponibilité de ces rongeurs en hiver. Le moyen qui permet une telle anticipation des renards reste inconnu -LINDSTRÖM 1988). Ainsi les renards se montrent capables, dans ce secteur, de profiter d'un surcroît d'abondance de nourriture en acceptant, au sein de chaque territoire des individus surnuméraires, probablement des filles de la portée résidente. En effet leur chance de survie apparaissent meilleure à l'époque des maxima d'abondance du Campagnol agreste, alors que les jeunes mâles se dispersent et quittent le domaine parental.

Ces résultats suggèrent donc que, dans les conditions écologiques difficiles et instables du centre de la Suède, la nourriture limite les effectifs de renards, mais la population serait régulée par un mécanisme social densité-dépendant. Celui-ci permettant d'accepter des individus en surnombre pendant les périodes d'abondance, et de les repousser en période de disette.

Toujours en Suède, mais plus au sud, dans la zone de Revinge VON SCHANTZ (1981) aboutit à des conclusions comparables. Pourtant sur ce terrain le Lapin constitue la proie principale du Renard et le Campagnol agreste est une ressource fortement exploitée lors des périodes de faible disponibilité du Lapin. La réponse des renards à l'augmentation des lapins est d'en augmenter la consommation ainsi que leur propre taux de reproduction (réponse fonctionnelle). Et finalement, à Revinge, les "bonnes années" pour le Lapin permettent

également aux renards de vivre en groupe et d'accepter sur leur domaine des individus en surplus.

D'autres études réalisées en climat froid ou nordique signalent également une réponse fonctionnelle, couplée à une augmentation du succès reproducteur suivie, d'une élévation d'effectifs lors de l'abondance de la proie principale, en l'occurrence un Campagnol : en Finlande (KAIKUSALO 1979), en Ecosse (KOLB et HEWSON 1980) ou en Pologne (RYSZKOWSKI 1982).

C.EPIDEMIOLOGIE DE LA RAGE.

Relation entre l'écologie et le comportement des vecteurs et l' épidemiologie de la rage dans le monde.

1.PATHOLOGIE ET FAUNE SAUVAGE.

L'histoire des maladies de l'Homme ou des animaux nous apprend qu'il existe, du moins en apparence, des maladies du passé, du présent ou du futur. On peut en citer de nombreux exemples chez l'Homme et ses espèces domestiques ; il suffit, pour mémoire, de mentionner la Peste ou le Syndrome d'Immuno Déficience Acquis (SIDA); les bons exemples sont plus rares, en revanche, en ce qui concerne la faune sauvage, dans la mesure où, la plupart du temps la mortalité animale dans la nature n'attire guère notre attention. Parmi les théories de la dynamique des populations ou celles de la génétique des populations (revue *in* SMITH et SIBLY 1985) aucune n'accorde une importance réelle à ce facteur. Cela résulte du fait qui semble désormais bien argumenté que dans tout écosystème en "équilibre", les populations animales ne seraient jamais régulées par les seuls agents pathogènes. L'action de ceux-ci se limiterait à faire disparaître les individus incapables de trouver ou de conserver leur place dans leur milieu de vie. Mais cette loi s'applique mal dès lors qu'on s'intéresse à des systèmes anthropisés : altérés ou "gérés" par l'espèce humaine et l'exemple de la rage prouve que les choses ne sont pas si simples...

En effet, les pathologistes de la faune doivent, aujourd'hui, souvent faire face à des problèmes insolubles d'apparition d'une mortalité ou d'une morbidité sur des effectifs d'espèces sauvages (revue *in* MOUTOU et ARTOIS 1987 a). Un grand nombre de ces problèmes semble avoir surgi de façon récente, et résulter de manipulations intempestives de la faune sauvage ou domestique (introductions) ou de changement des habitats naturels, modifiant les équilibres entre espèces animales.

La rage illustre bien ce problème et nous voudrions montrer dans les lignes qui suivent comment le virus rabique a réussi à coloniser presque toute la planète. Nous aborderons ensuite le cas particulier de l'Europe et de la rage vulpine, pour examiner comment l'écologie du Renard contribue à en expliquer l'épidémiologie et à en affecter le contrôle.

2.HISTOIRE DE LA RAGE

Il paraît vraisemblable que la rage véhiculée par les chiens, existe depuis que l'Homme a bâti des villes. On conserve ainsi des traces de rage canine à l'époque Sumérienne 4.000 ans avant notre époque (BERAN 1981).

Les différentes formes de rage des animaux sauvages ne sont en revanche bien décrites que depuis relativement peu de temps, à l'exception cependant de la rage du Loup dont WINKLER (1975) signale l'existence au 13^e siècle en Asie. Le 19^e siècle a été celui de l'apparition de la rage sur de nouvelles espèces. En Europe aussi bien qu'en Amérique du Nord, des épisodes de rage du Renard sont apparus dès le début du 19^e siècle, bien que l'actuelle épizootie européenne ait pris son origine en Pologne en 1939 où la rage canine a cependant prédominé jusqu'en 1950. La rage de la Mouffette est signalée pour la première fois en Californie en 1826 (JONHSON 1960), elle y devient épizootique en 1940 (PARKER 1975). Celle du Raton laveur apparaît en Californie en 1936, en Floride, en 1947 et devient épizootique en Floride puis plus tard en Géorgie, à partir de 1953 (Mc LEAN 1975).

L'association de la rage bovine en Amérique du sud avec le Vampire a été découverte en 1900, bien que la première chauve-souris incriminée dans la dissémination du virus ait été une espèce mangeuse de fruit. Le premier décès humain suivant une morsure de chauve-souris dans l'île de la Trinité, remonte à 1929 et, au Mexique, à 1951. Malgré une forte suspicion du rôle des chauves-souris insectivores dans l'épidémiologie de la rage aux U.S.A., le premier diagnostic date seulement de 1953, (SULKIN et ALLEN 1974).

Ces exemples montrent que la rage des animaux sauvages, sous sa forme épizootique, est d'apparition très récente. En l'absence d'une documentation suffisante, il est bien difficile de savoir exactement où et comment ces différentes formes de rage ont pris naissance. Pourtant, on connaît cinq virus apparentés au virus rabique, tous originaires d'Afrique (BERAN 1981). Cette origine commune a conduit SHOPE et TIGNOR (1971) à avancer l'hypothèse d'un virus ancestral commun ayant évolué sur ce continent. Le succès du virus rabique par rapport aux autres virus apparentés dériverait de sa capacité à être transmis par morsures. "L'explosion" récente de rage des animaux sauvages peut être mise en rapport avec le développement simultané de la civilisation et serait alors une conséquence de l'interférence grandissante de celle-ci avec les écosystèmes naturels.

3.PRECELLENCE VECTORIELLE

On rencontre dans différentes régions du monde des formes de rage généralement caractérisées par leur vecteur primordial : le Renard en Europe et au Canada ou le Chien en Afrique, Asie ou Amérique du Sud par exemple. Le terme de précellence vectorielle est employé ici en référence aux travaux de RIOUX et coll. (1968) sur la Leishmaniose. Il caractérise la prééminence du rôle d'une ou de quelques espèces, dans la transmission et l'entretien de la rage. Celle-ci se traduit par une évidence épidémiologique : à un moment donné un grand nombre d'individus d'une espèce sont trouvés enrégés dans un espace limité.

4.EVOLUTION DE LA SITUATION D'UN VECTEUR.

L'évolution de ces formes épidémiologiques est variable, selon les conditions écologiques. Ainsi la rage canine se maintient malgré diverses mesures de lutte dans de vastes régions inter-tropicales. Nous présentons ci-dessous deux autres scénarii : 1° dans des espaces "clos" (milieux insulaires, réserves de faune), il arrive que la rage s'éteigne et disparaisse (Antilles, rage des Ongulés), 2° dans de vastes régions continentales le virus diversifie ses vecteurs et peut abandonner l'espèce qu'il "parasite" en premier (Amérique, Europe ?).

A) LA RAGE DISPARAIT

(1) *La petite Mangouste indienne (Herpestes auropunctatus) aux Antilles.*

Cette espèce a été introduite dans plusieurs îles au 18^e siècle pour détruire les rats et les agoutis qui s'attaquaient aux cannes à sucre. L'espèce s'est considérablement développée, particulièrement à la Grenade où la rage a fait son apparition en 1953. Quelques autres îles antillaises ont subi le même phénomène alors que certaines, où existent aussi des mangoustes et où sévit une rage des Chiroptères (comme la Trinité) sont restées indemnes.

EVERARD et ses collaborateurs (1984) ont étudié l'évolution de la rage de la Mangouste à Grenade. Au cours des quatre premières années de leur étude, l'incidence de la rage était en moyenne de 2,1 %. Puis la proportion d'individus enrégés n'a cessé de décroître. Au cours de la dernière année d'étude, en 1977, sur 1 464 mangoustes examinées, deux seulement étaient enrégées (0,1%). Entre 1971 et 1974, la proportion de mangoustes présentant des anticorps neutralisants passait de 20,8 à 43,2 % ce qui semble bien indiquer que le virus avait des difficultés à s'adapter à cet hôte, ou était en voie de désadaptation. La cinétique de ces titres d'anticorps naturels, suivie sur quelques individus gardés en cage, se caractérise par des titres élevés pendant plus de trois années. On peut établir un parallèle entre la situation des Antilles et celle de la Corse. Sur cette île la rage a été transmise aux renards par des chiens-mascottes des troupes débarquées d'Afrique du Nord en 1945. Après avoir rapidement envahi toute l'île, la rage a disparu (sans doute en raison du fait qu'une souche canine de virus rabique a des difficultés à s'adapter à une population de renards).

(2) *Ongulés*

Les épisodes de rage des Ongulés ne sont pas vraiment rares, contrairement à ce qu'on a tendance à croire. De nombreuses données épidémiologiques en provenance d'Europe ou d'Amérique confirment que les Ongulés sont assez sensibles aux différentes souches de virus rabique. Le plus célèbre exemple est la véritable épizootie qui a sévi sur des daims (*Dama dama*) dans le parc de Richmond (Angleterre) en 1886 et 1887 (COPE et HORSLEY

1887). La rage a probablement été introduite dans ce parc clôturé de 931 ha par un chien et s'est répandue, par la suite, de daim à daim.

La raison qui semblait expliquer jusqu'à présent l'extension limitée de la rage au sein des populations d'herbivores est la rareté des morsures infectantes. Celles-ci n'ayant de chances de survenir que dans les conditions exceptionnelles d'un enclos où les animaux sont confinés, ce qui était le cas à Richmond. Mais la rage du Koudou (*Tragelaphus strepsiceros*) en Namibie nous a appris qu'à la faveur de circonstances particulières, le virus peut être transmis par léchage ou par contact indirect avec la salive virulente, dans l'eau de boisson ou plus vraisemblablement sur les végétaux consommés. Au cours de cette épizootie, le rapprochement des animaux a été favorisé par la sécheresse qui a réduit la végétation consommable et le nombre des points d'eau. Auparavant les koudous s'étaient énormément multipliés (un pour 40 ha) à la faveur d'un élevage extensif de cette antilope, destinée à la chasse. Il semble que la rage du Koudou ait été précédée par une recrudescence de la rage du Chacal dans la même région. La conjonction de tous ces facteurs a provoqué une épizootie de rage qui a fait près de 50 000 victimes parmi ces antilopes (BARNARD et HASSEL 1981, BARNARD *et al.* 1982, HASSEL 1982). Ensuite la rage a disparu sous sa forme enzootique, n'apparaissant plus que de façon sporadique.

B) LE VIRUS DIVERSIFIE SES VECTEURS

(1) En Amérique du Nord

La Mouffette rayée (*Mephitis mephitis*) a pris récemment la précellence vectorielle sur le Renard roux, (*Vulpes vulpes*), sur le continent nord-américain. Il existe plusieurs foyers distincts aux Etats-Unis d'Amérique à l'Ouest du Canada où la Mouffette est devenue depuis 20 ans le principal vecteur. Au contraire, à l'Est du Canada, principalement en Ontario, la Mouffette rayée occupe le second rang d'importance des vecteurs juste après le Renard roux. Les souches de virus qui circulent dans ces différents foyers sont désormais reconnues comme différentes par la technique des anticorps monoclonaux. Un troisième vecteur, le Raton laveur occupe aujourd'hui une très importante place épidémiologique (BAER 1985). Enfin dans le centre et le sud des Etats-Unis, le Renard gris (*Urocyon¹ cinereoargenteus*) est un vecteur non moins important.

(2) En Afrique

Dans une région africaine située au sud du désert de Kalahari, au sud-ouest de la Namibie et au nord de la province du Cap, des félins et des genettes constituent une "gilde" de Carnivores partageant la même niche écologique. Ce complexe comprend trois espèces

¹ ou *Vulpes*, selon les nomenclatures.

du genre *Genetta* et quatre du genre *Felis*, et représente 76 % des cas de rage (BARNARD 1979).

Ces exemples montrent la possibilité de diversification des vecteurs dans la zone de "préséance" d'une souche rabique, il semble se dessiner une situation semblable en Europe.

(3) En Europe

Une espèce de Carnivore semble prendre aujourd'hui de l'importance. Il s'agit du Chien viverrin (*Nyctereutes procyonoides*) (DUCHENE 1987). Ce Canidé a été introduit dans les républiques européennes de l'U.R.S.S. dans les années 1930. Son aire d'origine est l'Extrême-Orient où il occupe la niche écologique d'un opportuniste alimentaire consommant beaucoup de végétaux et de petites proies invertébrées (IKEDA 1985). Le succès de son introduction est tel que son aire de répartition en Europe est plus vaste que la zone d'origine en Asie. En U.R.S.S. le Chien viverrin représente dans certaines républiques jusqu'au tiers des animaux sauvages enragés (CHERKASSKIY 1988). En Pologne le nombre des cas augmente lentement.

(4) Chiroptères

La situation complexe de la rage des Chiroptères mérite, elle aussi d'être mentionnée (revue in BAER 1975 a et b).

En Amérique, trois situations épidémiologiques peuvent être distinguées :

- * l'association de la chauve-souris hématophage *Desmodus rotundus* (le Vampire) avec la rage paralytique bovine en Amérique du Sud et au Mexique;

- * la rage de chauves-souris non hématophages à mode de vie "social", principalement le Molosse mexicain (*Tadarida brasiliensis*), en Amérique Centrale et au Sud de l'Amérique du Nord.

- * enfin la rage de petites chauves-souris peu ou pas grégaires et insectivores, notamment *Eptesicus fuscus*, la Sérotine brune américaine, surtout décrite en Amérique du Nord, y compris au Canada.

Chez le Vampire l'antigène rabique est trouvé chez moins de 3 % des animaux analysés, mais cette proportion peut atteindre 14,3 % dans les zones de forte enzootie selon BAER (1975 b). Cet auteur cite une étude de DELPIETRO (1972) selon laquelle 20 parmi 56 vampires capturés dans une zone d'épizootie présentaient des anticorps à un titre supérieur au 1/30^e mais sans virus identifiable dans l'organisme. Selon un autre article (BAER 1975 a), jusqu'au quart des chauves-souris solitaires soumises à un examen de laboratoire sont enragées, la plupart présentant un comportement étrange favorisant leur capture. Moins de 1 % en revanche des espèces à comportement social (grégaire) sont enragées, bien que certaines colonies de ces animaux comptent plusieurs millions d'individus. Mais en raison des différences dans la collecte des données selon que les espèces sont sociales ou solitaires, les comparaisons des résultats sont hasardeuses.

En Europe une situation comparable à celle de l'Amérique du nord semble apparaître depuis 1985. A cette époque, en effet ont été rapporté les dix premiers cas au Danemark. Ils ont été suivis par d'autres dans divers pays européens, notamment les Pays-Bas. De plus, deux cas isolés ont été signalés à la fin de l'été 1987 en Espagne. Cette épizootie semble s'étendre lentement vers le Sud et a atteint la France à la fin de 1989, mais on n'a pas encore déterminé son origine. Le virus isolé se distingue par plusieurs caractéristiques du virus rabique d'origine vulpine (revue in MOUTOU et ARTOIS 1987b).

5.BIOGEOGRAPHIE DE LA RAGE

A)INFLUENCE DE L'HABITAT

Nous disposons dans ce domaine des résultats de H. JACKSON (1979) et JACKSON et SCHNEIDER (1984) en **Allemagne**. Au lieu d'étudier la rage sur de vastes zones comme on le faisait habituellement, ces auteurs ont eu l'idée d'en étudier l'incidence annuelle (toutes espèces confondues) depuis l'apparition de la maladie à nos jours, dans chacun des "Länder" de la R.F.A. Il se dégage de cette étude quatre modèles épidémiologiques distincts : prévalence insignifiante, faibles ondulations, pics intermittents et fortes oscillations.

Les régions où la prévalence de la rage est insignifiante sont à moins de 100 m d'altitude et sont couvertes par moins de 10 % de forêts. A l'opposé les régions de fortes oscillations sont à plus de 200 m d'altitude et couvertes par une moyenne de 35 % de forêts. Ces résultats révèlent qu'il n'existe pas un modèle unique de la rage vulpine, mais plusieurs qui sont adaptés à des conditions différentes d'habitat. La relation entre l'environnement, la densité des populations vulpines et la fréquence des contacts entre individus reste à étudier dans ces zones.

POOL et HACKER (1982) ont abordé différemment la même problématique au **Texas**. Dans cet état sévissent trois formes apparemment distinctes de rage : une forme vulpine, le Renard gris (*Urocyon cinereoargenteus*) étant l'espèce principale, une rage des Mouffettes, particulièrement l'espèce rayée (*Mephitis mephitis*) et une rage des Chiroptères (*T. brasiliensis*). Ayant recours au calcul informatique, les auteurs étudient la distribution saisonnière et géographique de la maladie de 1962 à 1979. L'état est subdivisé en six provinces biogéographiques différentes, l'évolution de chaque forme y est étudiée séparément. Les formes adaptées à la mouffette et au Renard sont nettement distinctes, et celle des chiroptères est principalement inféodée aux agglomérations urbaines. Si dans ce dernier cas l'influence de la vigilance humaine peut être mise en cause, les deux formes de rage "terrestre" correspondent aux biotopes préférentiels de chaque espèce : la distribution géographique de la rage du Skunk est associée à des zones à déficit pluviométrique, transformées par l'agriculture et l'activité humaine. Celle du Renard correspond aux zones où prédominent les pâturages.

B)ÉPIDEMIOLOGIE DESCRIPTIVE DE LA RAGE EN LORRAINE ET SUR LE TERRAIN D'ETUDE

En Lorraine, la rage vulpine a fait son apparition en mars 1968. Cette région fut la première à être atteinte (fig. 2).

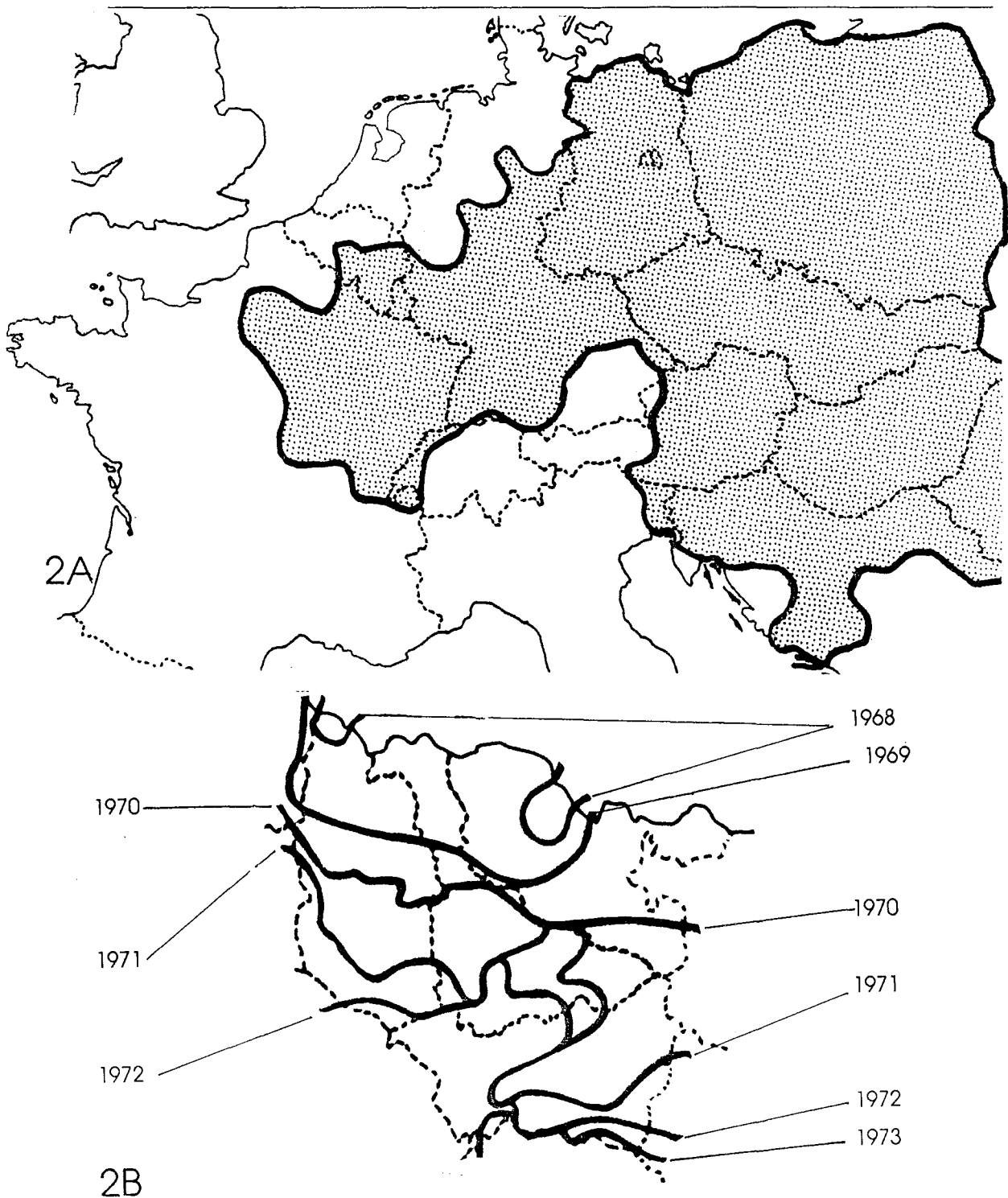


FIGURE 2 :

2A : Zones d'extension de la rage du Renard en Europe Occidentale au début de 1989

2B : Progression de la rage en Lorraine de 1968 à 1973.

En France, les statistiques révèlent que 78 % des cas reconnus au laboratoire appartiennent à l'espèce vulpine (Tab. IV). A titre de comparaison, **en Europe**, le Renard représente 96 % des animaux sauvages enrégés dans les zones à la limite de l'aire d'extension et près de 80 % dans la zone centrale (d'après le Bulletin Trimestriel de la Rage en Europe publié par le Centre Collaborateur O.M.S. de Tübingen).

Cette différence peut s'expliquer par une diversité plus importante des vecteurs animaux mais aussi par une attitude différente du public : on peut penser en effet que celui-ci, une fois accoutumé à la présence de renards enrégés dans le voisinage, soumet moins régulièrement cette espèce que d'autres au diagnostic de rage. Parmi les renards soumis à ce diagnostic à Nancy, 62,09 % sont enrégés, ce qui représente la proportion la plus forte parmi tous les animaux sauvages. Toutefois, les fréquences d'infection sont fortement biaisées par la modification du comportement du renard enrégé qui en facilite la capture. Un moyen d'approcher le taux d'incidence à un moment donné est l'examen de renards tués à la chasse (comportement normal) : 2,3 % d'entre eux sont enrégés selon WANDELER *et al.* (1974 a et b). SIKES (1962) a trouvé des anticorps neutralisants chez 3 % des renards capturés dans des zones où existait la rage en Amérique. Mais, 21,9 % des renards polaires (*Alopex lagopus*) pris au piège dans un des territoires du Nord-Ouest canadien et aucun parmi plusieurs centaines provenant d'autres de ces territoires n'étaient enrégés. Le taux d'incidence varie donc en fonction de la phase épidémiologique à un endroit donné. On observe enfin deux maxima annuels d'incidence chez le Renard : l'un, constant et manifeste, se produit en mars ; l'autre, moins régulier et peu net, se situe en automne (TOMA 1979).

La répartition des cas pour les autres espèces animales peut être reflétée par les statistiques nationales. Le tableau IV indique la répartition des cas. En dehors du Renard, le rôle des autres Carnivores peut être ainsi résumé : les Mustélidés sont les seuls Carnivores qui dépassent 1 % des cas de rage d'animaux sauvages (blaireaux : 2,1 %, huit autres espèces de Mustélidés : 2,7 %). A l'exception des Cervidés, toutes les autres espèces sauvages confondues représentent 1,3 % des cas de rage d'animaux sauvages. Il faut noter que parmi celles-ci on trouve le loup en Turquie et en Pologne : 30 cas en six ans, et, pour l'ensemble de l'Europe : le Raton laveur (16 cas) et le Chat sauvage (16 cas).

Aucune de ces espèces ne joue un rôle épidémiologique indépendamment du Renard, bien qu'en Europe Centrale de brefs cycles de rage des martres et fouines semblent évoluer momentanément en dehors de l'influence de la rage vulpine (BÖGEL *et al.* 1977).

Tableau n°IV
Cas de rage reconnus en France depuis le 26 mars 1968 jusqu'au 31 août 1989

	R	B	C	AS	CN	CH	BO	O	E	P	AD	TOT
Ain	612	25	4	8	16	15	14	16	4	0	0	714
Aisne	1696	11	7	24	41	80	43	48	14	0	1	1965
Ardenne	726	4	6	22	79	84	488	187	28	1	1	1626
Aube	1683	15	5	23	14	31	23	14	8	2	1	1819
Côte d'Or	2322	15	2	53	47	96	177	242	20	8	0	2982
Doubs	2679	43	24	73	37	138	78	119	18	0	0	3210
Isère	49	6	2	1	1	1	1	2	0	0	0	63
Jura	2005	40	8	24	13	57	36	32	10	0	1	2226
Loiret	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Marne	733	5	7	13	13	47	28	22	9	0	0	877
Hte-Marne	1921	24	6	48	49	103	109	141	22	2	0	2425
Meurthe & Mos.	2370	25	20	59	86	141	530	128	34	0	0	3393
Meuse	1829	5	22	55	89	147	925	228	43	3	1	3347
Moselle	1158	5	17	29	56	77	463	134	18	0	0	1957
Nièvre	564	4	1	10	3	3	19	78	5	1	0	688
Oise	980	3	8	14	43	41	18	11	6	0	0	1128
Bas Rhin	1141	16	43	19	63	55	82	45	12	0	1	1477
Haut Rhin	1118	42	38	38	36	47	24	11	9	1	0	1364
Rhône	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Hte-Saône	1939	23	5	40	33	66	64	122	31	1	0	2324
Saône et Loire	171	2	0	3	0	7	14	22	0	0	0	219
Savoie	295	11	2	4	11	16	6	3	2	0	0	350
Hte-Savoie	803	50	19	15	20	65	11	24	12	0	0	1019
Seine Marit.	13	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	14
Seine & Marne	645	2	2	6	10	17	4	7	7	0	0	700
Yvelines	26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	26
Somme	139	0	0	2	1	1	1	0	0	0	0	144
Vosges	2815	74	9	93	111	124	68	227	25	0	2	3548
Yonne	862	6	0	20	8	31	9	50	8	1	0	995
T. de Belfort	197	2	0	5	6	3	2	6	3	0	0	224
Essonne	101	0	0	2	3	4	0	1	0	0	0	111
Hts de Seine	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Seine St Denis	76	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	79
Val de Marne	81	0	0	1	4	4	0	0	0	0	0	90
Val d'Oise	340	0	0	2	9	13	5	2	2	0	0	373
Totaux	32096	459	257	707	902	1517	3243	1922	351	20	8	41482
Cas												
erratiques	3	0	9	2	29	9	10	0	1	0	0	54

R = Renard; B = Blaireau; C = Chevreuil; AS = Autres Espèces sauvages; CN = Chien; CH = Chat; BO = Bovin; O = Ovin; E = Equin; P = Porcin; AD = Autres Domestiques; TOT = Total

La distinction entre espèces domestiques et sauvages, quoique dépourvue de fondement zoologique, est rendue nécessaire par le fait que l'échantillonnage, fondé sur la bonne volonté du public, n'est pas le même dans les deux cas : beaucoup d'animaux sauvages enrégés ne sont jamais retrouvés ou leurs cadavres sont simplement détruits, sans être envoyés à un laboratoire d'analyse.

La comparaison des fréquences d'infection par espèce (voir texte) complète l'information donnée par ce tableau.

DEUXIEME PARTIE : ETUDE EXPERIMENTALE

A. INTRODUCTION- PROBLEMATIQUE

Nous disposons de peu de données sur les relations existants entre la rage, le taux de contact et la densité des renards. BÖGEL et MOEGLE (1980) ont utilisé un indice d'abondance des renards constitué par le nombre de renards tués par km² et par an (*Hunting Indicator of Population Density-HIPD*); ces auteurs ont trouvé une corrélation positive entre cet indice et l'incidence de la rage dans des zones de 2 000 km² (voir également BÖGEL *et al.* 1974). Mais l'unité épidémiologique ne s'étend peut être pas sur 2000 km²; par exemple en Ontario, les foyers entiers ne dépassent généralement pas 1 000 km². D'un autre côté, le tableau de chasse est également influencé par le comportement des chasseurs (WANDELER 1980 ; GESSLER et SPITTLER 1982) enfin la densité et la mortalité affectent surement le taux de contact entre renards (MACDONALD et BACON 1982 ; VOIGT et TINLINE 1982).

De la sorte les échecs de la lutte contre la rage par la destruction des renards (ARTOIS 1983), peuvent s'expliquer par le fait que ces mesures ne diminuent pas efficacement et durablement les effectifs et surtout le taux de contact des renards parmi les survivants. En retournant l'argument, on peut même prévoir que la vaccination des renards aura un effet plus durable (BACON et MACDONALD 1980, BACON 1985, AUBERT et ARTOIS 1988). En Suisse par exemple la rage a persisté dans des zones soumises au gazage, à l'empoisonnement etc... mais a disparu après la mise en place des campagnes de vaccination orale (STECK *et al.* 1982).

Ces situations contradictoires soulignent notre manque de connaissance sur la façon dont circule la rage au sein des populations de renards, sur la façon dont ces animaux font face à ce problème et notamment les relations interindividuelles dans une zone atteinte par la rage. Lors de la phase épizootique (envahissement), la rage en progressant était supposée détruire 80 % des effectifs vulpins en un ou deux ans (BÖGEL *et al.* 1974). Qu'advient-il lorsque la rage passe au stade enzootique et persiste dans un secteur depuis de nombreuses années ?

Enfin à la suite de la mise en place des mesures de vaccination orale, ne doit-on pas craindre une "explosion démographique" des renards privés de la mortalité rabique ?

Les études expérimentales qui sont rapportées dans la seconde partie de notre travail apporteront des éléments de réponse à ces différentes questions.

1. HYPOTHESES SUR LES RAPPORTS EXISTANT ENTRE LE VIRUS ET SON HOTE

Bien qu'elle soit connue depuis la plus haute antiquité, la rage n'en a pas moins récemment changé de caractéristique. En effet, comme nous venons de le voir la rage dite "vulpine" a succédé à la rage canine et n'a fait son apparition en Europe ou en Amérique que de façon récente. Le virus rabique se transmet par morsure et se maintient en France en passant de renard à renard. Des études faites 20 à 25 ans après le commencement de

l'épizootie en Europe révèlent qu'une population de renards indemnes peut perdre jusqu'à 80 % de ses effectifs en une courte période lorsque la rage l'atteint (BÖGEL *et al.* 1974). Ceci nous amène à faire les remarques suivantes :

Quelle que fût la situation des populations des renards avant l'émergence de la rage vulpine en Europe, ceux-ci ont dû faire face à **un phénomène à la fois nouveau et massif**. Il faut souligner que nous sommes fort mal renseignés sur l'écologie du Renard dans ces conditions anciennes et que nous ignorons à peu près tout des bouleversements qui se produisirent lorsque survint le premier choc entre les renards et le virus rabique.

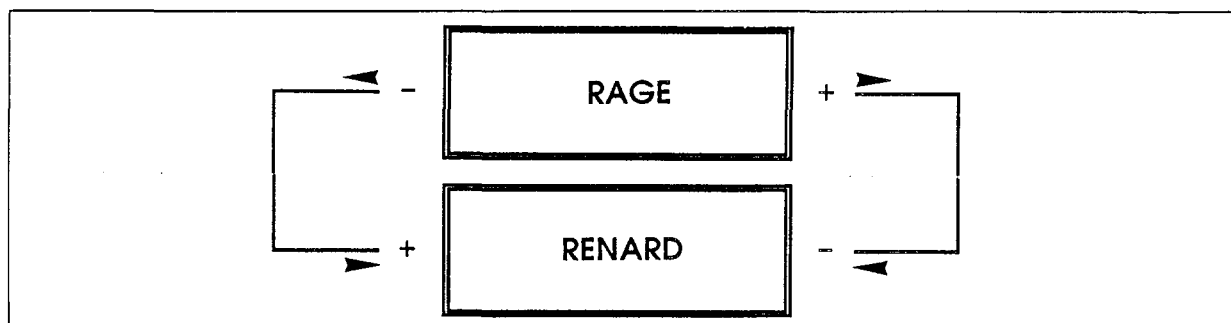


FIGURE 3 : Boucle de rétroaction entre le virus de la rage et les populations de renards.

Néanmoins, il apparaît clair qu'un rapport "dialectique" s'établit entre le virus et son hôte. Celui-ci peut être illustré par une boucle de rétro-action, schématisée sur la figure 3. Ce modèle d'hypothèse qualitatif et descriptif des relations entre le Renard et le virus rabique implique que lorsque l'incidence de la rage augmente, la mortalité des renards qui en résulte fait diminuer le nombre de ceux-ci. Ceci entraîne une raréfaction des individus sensibles au virus et par conséquent diminue la fréquence des cas. Les renards subissent alors une pression de mortalité moins forte qui assure une remontée de leurs effectifs et relance le cycle en permettant un accroissement de l'incidence de la rage. Ce modèle est le premier qui vienne à l'esprit lorsqu'on s'interroge sur les relations qu'entretiennent le Renard et le virus. Il est implicitement à la base des recommandations faites pour lutter contre la rage en détruisant des renards (moins nombreux les renards, plus faible l'incidence). Enfin, il suppose des variations amples et cycliques de l'incidence de la maladie qu'on a pu effectivement noter dans les premières années qui suivent l'intrusion du virus dans une région nouvelle (TOMA et ANDRAL 1977).

Un tel modèle illustre le problème de la stabilité de l'équilibre entre l'hôte et son virus. Nous avons voulu poser ce problème de stabilité d'équilibre entre le virus et son hôte sur le plan du succès évolutif de chaque espèce.¹ Nous avons cherché à explorer les stratégies déployées par le Renard ou par le virus pour maintenir, dans le cas du Renard, voire

¹ Se pose alors toutefois la question de l'appartenance d'un virus au monde vivant et donc de l'opportunité de lui appliquer les mêmes critères qu'au Renard par exemple ? MAURIN (1985) révisant la place taxinomique des virus conclut : "Les virus sont des éléments originaux qui ne sont ni des bactéries, ni de simples molécules chimiques. Ils constituent un monde à part. Les virus sont les virus."

augmenter, dans le cas du virus, leurs effectifs en présence l'un de l'autre (en terme de particules virales ou d'individus). Le virus est alors supposé exercer une pression sélective sur le Renard qui, lui-même, devrait réagir à cette pression et s'adapter pour éviter de disparaître. Ainsi il exercerait à son tour une pression sélective sur le virus. Les deux espèces mises en présence évolueraient donc simultanément, constituant un modèle intéressant de processus coadaptatif déjà abordé par CAREY et MAC LEAN en 1983 et dont nous avons voulu reprendre l'examen en étudiant, non pas les effets de la coadaptation, mais plutôt les modalités de sa réalisation.

2. VOIES D'APPROCHE

Deux approches (épidémiologie descriptive ou analytique) sont possibles pour aborder ce type de sujet ; nous avons essayé d'employer l'une et l'autre de façon complémentaire.

A) EPIDEMIOLOGIE DESCRIPTIVE

La **première** consiste à décrire les phénomènes en termes de **taux d'incidence et de variations de ces taux (épidémiologie descriptive - GAGNIERE 1978)**. Cette démarche s'intéresse à des groupes de renards considérés comme les compartiments d'un système à l'intérieur duquel circulent les flux de virus (RIOUX *et al.* 1977). Chaque compartiment peut être caractérisé notamment par l'effectif, la structure par âge et par sexe, l'état reproducteur des individus, et le nombre d'individus hébergeant le virus, etc... L'inconvénient de cette démarche est qu'elle pose des problèmes d'échantillonnage comportant des risques de biais important (cf. 1ère partie paragraphe A.5.B). En outre *a priori* il est délicat de prédire la période ou l'amplitude des cycles d'incidence, donc, la durée de l'échantillonnage nécessaire à l'étude ou l'importance des moyens d'analyse à mettre en oeuvre...

Malgré ces inconvénients, cette démarche descriptive pose précisément les données du problème, elle est donc indispensable à sa compréhension ; elle peut néanmoins être complétée par une deuxième approche.

B) EPIDEMIOLOGIE ANALYTIQUE

La **seconde** approche se focalise sur les **changements d'états des individus** (sain-enragé) et sur les conséquences de ces modifications, donc sur les relations permettant le transfert du virus. On s'intéresse ici aux deux organismes, l'hôte et le virus, et l'on décrit la multiplication, l'excrétion et le passage du virus au travers de la description de comportements qui favorisent ou inhibent la transmission (COMBES 1980). Les difficultés matérielles et techniques d'une telle étude sur le terrain imposent le recours complémentaire à l'expérimentation en station mais, avec des mammifères, on doit généralement se limiter à un nombre réduit d'observations . Cette démarche se heurte donc à la variabilité et à la complexité des

phénomènes observés et les généralisations tirées des faits d'observations ne peuvent être avancées qu'avec prudence.

Nous pourrions ranger cette démarche sous la dénomination **d'épidémiologie analytique** dans la mesure où elle permet de **comprendre** le mode de circulation du virus entre ses hôtes tel qu'il est **décrit** dans la démarche précédente.

Dans une large mesure les avantages d'une méthode compensent au moins en partie, les inconvénients de l'autre et, menées de front, elles se complètent l'une l'autre. C'est pourquoi nous avons choisi de les adopter.

3. PROBLEMATIQUE

Dans une première partie nous avons étudié comment réagit le Renard (en tant qu'espèce) à l'attaque du virus, **comment il tente de maintenir ses effectifs malgré la mortalité provoquée par la rage**. Nous nous sommes posé cette question à **l'échelle de l'individu** (comment se déplace, se nourrit, se reproduit un renard "sain" et en zone d'endémie ? -stratégies comportementales-) et à **l'échelle d'une population** (comment évoluent les effectifs et les structures de population en présence ou en l'absence de rage ? -stratégies démographiques).

Dans une seconde partie, nous avons étudié en station expérimentale la rage de plusieurs espèces de Carnivores, dont le Renard. Nous avons choisi deux espèces sauvages vectrices majeures de rage : le Renard (*Vulpes vulpes*) et le Raton laveur (*Procyon lotor*). Cette dernière espèce, introduite en Europe, est également présente en France où elle constitue un réservoir potentiel de rage (DUCHENE et ARTOIS 1988). Nous avons également étudié deux espèces domestiques taxinomiquement proches d'espèces sauvages qui ne sont pas connues pour être des vecteurs importants de rage dans le monde et qui représentent les familles de Carnivores encore abondantes en France: les Félidés (modèle : le Chat domestique *Felis catus*) et les Mustélidés (modèle : le Furet *Mustela putorius furo*). Toutefois nous n'avons confronté ces espèces qu'à la souche vulpine européenne du virus rabique, celle qui est rencontrée en Lorraine.

Nous nous sommes posé la question de savoir comment chacune de ces espèces allait réagir à **l'administration expérimentale intra-musculaire de doses croissantes de virus** et nous avons comparé les résultats pour comprendre l'importance épidémiologique du Renard en Europe.

Dans une troisième et dernière partie, nous avons décrit les effets comportementaux de la rencontre du virus avec son hôte, en étudiant le **comportement de renards enrégés** en liberté.

4. PLAN DE L'EXPOSE

Pour finir cette introduction nous voudrions encore mentionner le fait que l'ampleur du sujet que nous nous sommes donné dépassait les ambitions que nous pouvions avoir en

fonction des moyens dont nous disposions. Nous avons donc choisi d'explorer certains points particuliers de notre problématique, espérant pouvoir approfondir cette voie de recherche au cours de notre carrière ultérieure.

Dans la première partie ("le Renard face à la rage") nous avons étudié tout d'abord les stratégies comportementales (échelle de l'individu) : occupation de l'espace et emploi du temps de onze renards en Lorraine, régime alimentaire et réponse fonctionnelle aux changements d'abondance des proies, période de reproduction et fécondité des renardes en zone d'enzootie. Ensuite, nous avons étudié les stratégies démographiques (échelle de la population) : cinétique d'une population de renards en Lorraine en fonction des fluctuations d'incidence de la rage, enfin nous avons tenté d'interpréter les résultats par l'examen des structures par âge et sexe des populations en zone d'enzootie et en zone indemne de rage.

Dans la seconde partie ("le virus face au Renard"), nous avons étudié, en fonction des doses de virus, la mortalité l'incubation, la fréquence (chez le Renard uniquement) de certains symptômes observés en captivité et la fréquence de l'excrétion salivaire ainsi que les titres de virus dans les glandes salivaires.

Enfin, **dans une troisième et dernière partie** nous avons étudié le comportement de renards enragés en liberté grâce à l'observation de six individus suivis par radiopistage.

B. MATERIEL ET METHODES

1. RESUME DES MATERIELS ET METHODES

Dans ce chapitre nous présentons les lieux d'études, les animaux d'expérience, le matériel et les méthodes utilisés au cours de notre travail. Cette présentation est ici résumée, on en trouvera dans chacun des chapitres qui suivent une description plus détaillée.

L'exposé des matériels et méthodes ne suivra pas totalement le plan de la thèse de façon à éviter des répétitions ; c'est ainsi qu'on lira successivement les paragraphes consacrés aux **expériences en station** (écologie du virus), aux **études de terrain** (stratégies comportementales alimentaires et d'occupation de l'espace), enfin **aux analyses de prélèvements nécropsiques** (incidence de rage, structures démographiques et reproduction).

En outre six articles annexés à ce chapitre détaillent certains aspects techniques originaux mis au point ou adaptés pour les besoins de notre travail (les références dans les paragraphes qui suivent renvoient aux tirés-à-part).

A) LIEUX D'ETUDE

Notre travail s'est focalisé sur l'étude de la rage en zone d'endémie dans l'Est de la France. A l'échelle régionale, nous avons essentiellement porté notre effort de prélèvement sur les quatre départements lorrains et à l'échelle locale, sur un terrain d'étude de 2 500 à 5 000 ha situé au coeur de cette région et bordant la forêt domaniale de Meine, principalement dans sa partie méridionale.

(1) Etudes en station

Toutes les expérimentations animales faites en captivité se sont déroulées à la station expérimentale du LERPAS sise à Atton (Meurthe et Moselle - voir ref. I). Les équipements de cette station, créée en 1974, permettaient d'accueillir des Carnivores de taille moyenne, dans des cages grillagées installées sur des planchers extérieurs.

(2) Etudes de terrain

Ce terrain était constitué de massifs boisés traversés de vallées dévolues à l'élevage et à l'agriculture. Le terrain d'étude sur lequel nous avons concentré nos efforts se trouve près de Barisey-la-Côte (54), non loin des limites des départements de la Meuse et des Vosges. Il a été atteint par la rage pour la première fois en 1972, juste avant le maximum "historique" d'incidence observé en 1973, année au cours de laquelle toute la région lorraine était envahie. On note pour l'ensemble de la région des variations d'incidence irrégulières, se

manifestant par des maxima en 1976 et 1981-82, suivies par un niveau moyen soutenu à partir de 1984. Sur le terrain d'étude on retrouve une évolution assez comparable, caractérisée notamment par les maxima de la fin de 1981 et du début de 1982 avec une présence quasi-constante de cas de rage (enzootie) sauf pendant l'année 1980, la fin de 1985, et enfin la fin de 1987 et le début de 1988 -fig. 4.

B) ANIMAUX D'EXPERIENCE

(2)

(1) Carnivores

Notre étude a porté sur des animaux sauvages ou errants, aussi proches que possible de leur congénères sauvages exposés à l'agression du virus rabique. En effet une étude récente (HADDAD 1987) a montré par exemple que des chiens "errants" tunisiens s'immunisaient moins bien contre la rage, lorsqu'ils étaient vaccinés que des animaux d'expériences élevés dans des centres spécialisés. C'est ainsi que les renards, chats et rats-laveurs placés en expérimentation à la station d'Atton, étaient nés de parents sauvages, en nature. Les renards et certains rats-laveurs ont été capturés très jeunes puis entretenus en station avant d'être soumis à l'expérience. Seuls les furets étaient originaires d'élevage.

Suivant les mêmes principes, les renards radio-marqués (y compris les six individus contaminés de rage) ont été capturés (ref. II) sur le terrain d'étude, équipés puis relâchés aussi rapidement que possible, à l'endroit de leur capture.

(2) Souris

Les sujets utilisés pour les différents titrages de virus ou de sérums sont des souris "Swiss" indemnes d'organismes pathogènes spécifiques (Souche OF1, IFFA-CREDO, 69210 Saint Germain sur l'Arbresle, France).

C) PROTOCOLES

(1) Expériences en station

(a) Souche de virus rabique

La souche de virus rabique utilisée est une souche "sauvage", employée sous forme d'un broyat de glandes salivaires, réalisé après mélange à 20 % en eau distillée additionnée de 2 % de sérum de veau centrifugés homogénéisés ; différents stocks ont été utilisés, les premiers étant conservés à -40°C, ensuite à -196°C.

² Nous employons ce terme en opposition à celui de "matériel biologique", couramment utilisé mais discutable sur le plan de l'éthique de l'expérimentation animale.

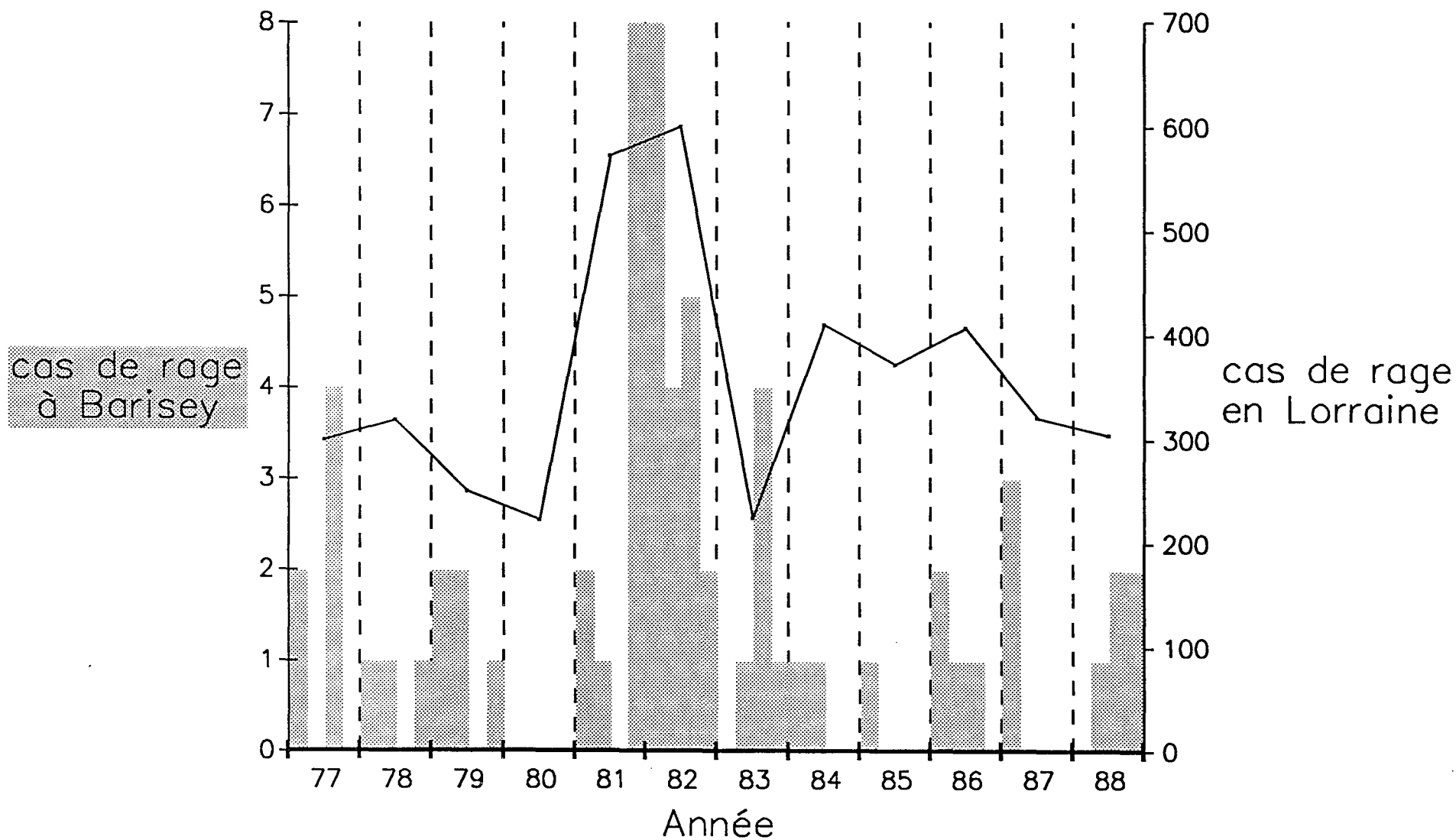


FIGURE 4 : Evolution de l'incidence de la rage en Lorraine et sur le terrain d'étude.

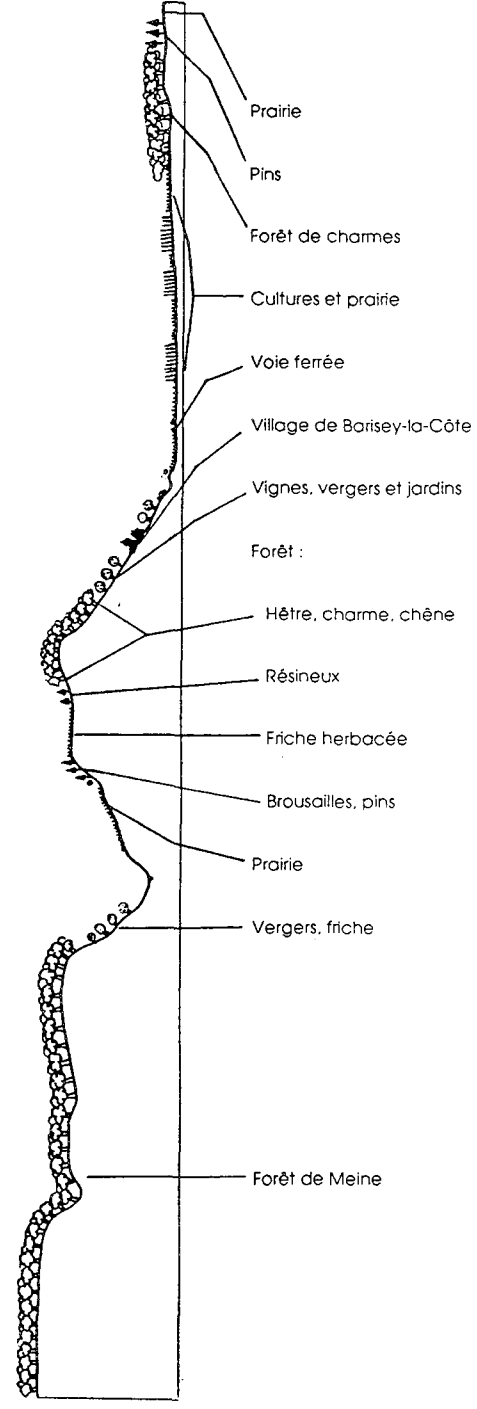
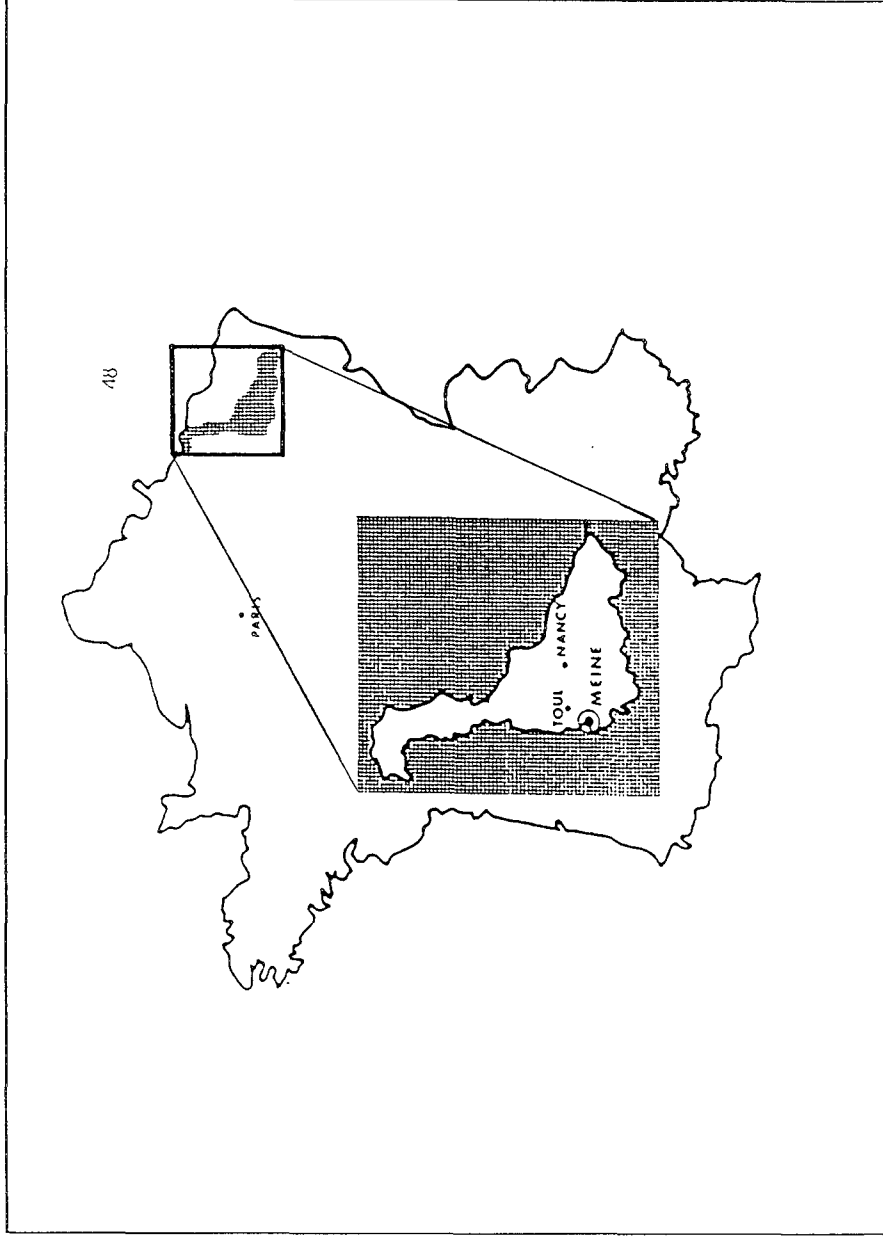


FIGURE 5 : Localisation et composition du terrain d'étude de Barisey-la-Côte.

(b) Infection expérimentale

Les animaux manipulés avec ou sans anesthésie ont été infectés par la voie qu'emprunte le plus généralement le virus lors de l'infection naturelle : la voie intramusculaire : un ml des différentes dilutions du virus a été administré dans la masse du muscle temporal.

(c) Titrage des inoculums utilisés

Une partie aliquote des inoculums utilisés, qu'ils soient purs ou dilués, a toujours été systématiquement conservée à 4°C et titrée par voie intra-cérébrale sur souris dans un délai maximum d'une heure après l'inoculation. La méthode de titrage utilisée est celle recommandée par l'Organisation Mondiale de la Santé (KAPLAN et KOPROWSKI 1974).

(d) Observations cliniques et nécropsiques

Les animaux ont été observés quotidiennement après l'inoculation pendant 50 jours au moins ou jusqu'à leur mort.

Selon la disposition des cages, nous nous sommes efforcés d'observer le détail du comportement. Une attention particulière était portée aux animaux ayant cessé de prendre la nourriture, ce qui était le cas de la quasi totalité des malades. Les animaux morts ou euthanasiés en fin d'expérience ont été autopsiés. Les prélèvements d'encéphale (corne d'Ammon) et dans certains cas, de glande salivaire ont été analysés par la technique de l'immunofluorescence et, parfois, d'inoculation à la souris (d'abord) ou à la cellule (ensuite) pour la mise en évidence de la rage (voir ci-dessous).

(e) Titrage des anticorps

Les anticorps neutralisant le virus rabique sont recherchés dans le sang des animaux survivants ou morts : dans ce dernier cas, c'est le sang du coeur qui est prélevé. Le titrage est effectué par la méthode de séro-neutralisation sur souris (KAPLAN et KOPROWSKI 1974).

(f) Techniques d'analyse statistique

Le titre des suspension virulentes a été évalué et comparé selon la technique des Probits de Bliss, précédemment rapportée (DUBREUIL *et al.* 1979).

(2) Observations de terrain

(a) Le radio-pistage

Il était effectué de trois façons adaptées à des objectifs différents : séries de relevés à l'aide d'une seule antenne durant quatre à six heures (utilisation de l'espace), séries de 24 heures avec deux antennes doubles ou une seule antenne simple mobile (rythme d'activité),

enfin observation simultanée de plusieurs animaux pendant trois ou quatre jours à l'aide de relevés effectués toutes les six heures (partage de l'espace). Dans la mesure du possible l'intervalle séparant chaque localisation dans les deux premiers cas, était d'un quart d'heure mais dans la réalité le rythme des localisations était parfois plus variable en raison de différentes contraintes (notamment la difficulté de retrouver un animal). La méthode de traitement des données a tenu compte de cette particularité (ref III).

Les relevés étaient effectués le plus souvent par un seul opérateur en voiture. On utilisait alors une antenne yagi simple de quatre à cinq éléments. Le gisement était relevé par rapport au nord magnétique. Après une première prise d'azimut, une seconde était effectuée aussi rapidement que possible de telle sorte que le second gisement coupait le premier à quatre vingt dix degrés (ou un angle aussi voisin que possible de celui-ci). Le déplacement de l'animal entre deux gisements était dans ces conditions négligé. Cette méthode résultait de différents essais et s'est révélée être la mieux adaptée à nos besoins, dans les conditions difficiles de notre terrain d'étude, très accidenté.

Au début de l'étude et à plusieurs reprises les relevés ont été faits par deux équipes travaillant en coordination par radio-téléphone. Une équipe occupait un poste fixe, l'autre se déplaçait en voiture pour garder en permanence le meilleur couple de gisements. Dans ce cas nous utilisons une antenne yagi-double de deux fois cinq éléments. Les azimuts étaient alors pris en référence à des balises fixes déposées au préalable sur des points de repères. Bien plus précise en principe, cette méthode nécessite de monopoliser plus de personnel. En outre le temps nécessaire au repérage des balises est assez long pour l'équipe mobile et gêne le bon déroulement des opérations. Le rapport coût/bénéfice d'une telle technique nous a conduit à l'abandonner au profit de la première.

(b) La cartographie

Les localisations successives d'un animal étaient ensuite portées sur une carte au 1/10 000^e, les coordonnées de chaque point étant mesurées dans un système d'axes utilisant la maille kilométrique de Lambert. La date de la localisation, l'heure et les coordonnées étaient portées sur un bordereau, lui-même recopié sur disquette pour permettre le traitement informatisé des résultats. Différents programmes originaux permettaient de réaliser des cartes de présence sur écran ou à l'aide d'une table traçante et de traiter ces données.

Après avoir mesuré les surfaces occupées et les distances parcourues, nous avons superposé ces données à la carte des formations végétales et nous avons pu mesurer l'intensité de fréquentation des différentes catégories de végétation par un animal durant une période donnée. Après avoir étudié les problèmes posés par le traitement des données de radio-pistage (ARTOIS et AUBERT 1983), nous avons jugé impossible de trouver un modèle de l'occupation de l'espace par le Renard roux permettant un "lissage" satisfaisant des données. Le nombre de localisations enregistrées est, en effet, considérablement plus faible que lorsque le pistage s'effectue de façon automatique et continue (COCHRAN *et al.* 1965,

DEAT *et al.* 1980). Faute de moyens plus satisfaisants pour compenser le petit nombre d'informations, l'aire d'activité a été calculée par la méthode du plus petit polygone convexe (DALKE 1942, MOHR 1947) ou mesurée en s'inspirant de la "méthode des grilles" (SINIFF et TESTER 1965, ADAMS et DAVIS 1967).

(c) L'étude du régime alimentaire

Elle a été fondée sur l'examen des fèces récoltées sur le terrain. Après avoir été stérilisées, les fèces ont été séchées à l'étuve (60° C) et conservées. Elles ont été ensuite lavées individuellement à l'aide d'un tamis de maille de 0,3 mm. Les restes identifiables macroscopiquement ont été répartis en quatre catégories et pesés : végétaux, insectes, oiseaux et mammifères.

La distinction entre les différentes proies mammaliennes a été faite par section transversale des poils et examens microscopiques. La proportion de chaque genre de proie dans une laissée a été obtenue par tirage au hasard d'une dizaine d'échantillons. Cette proportion a ensuite été multipliée par le poids sec de la laissée puis par un coefficient de correction (ref. IV) pour aboutir au "poids vif ingéré".

(d) L'évaluation des populations de Rongeurs-proies

Le peuplement de ces Rongeurs est dominé par quatre genres : *Apodemus*, *Arvicola*, *Clethrionomys* et *Microtus*, soit au total six espèces (Mulot sylvestre - *A. sylvaticus* et *M.* à collier - *A. flavicollis* ; Campagnol terrestre - *A. terrestris* ; *C.* roussâtre - *C. glareolus* ; *C.* des champs - *M. arvalis* et *C.* agreste - *M. agrestis*). Les autres Rongeurs (Muridés et Gliridés) ne jouent pratiquement aucun rôle dans l'alimentation des renards.

Le Campagnol terrestre est très localisé sur le terrain et n'a jamais été abondant. Au début de l'étude il était présent sur environ dix pour cent de la surface occupée par les prairies. La distribution de cette espèce a ensuite évolué dans le sens d'une régression constante : à l'automne 1983, des indices de présence étaient observés sur 5 % de la superficie des pâtures et sur moins de 1 % au printemps 1984. Les densités, mesurées par captures avec des pièges Sherman (PASCAL 1984), ont toujours été inférieures à 120 individus à l'hectare. La plupart des résultats de piégeages se trouvant en dessous ou à la limite du seuil de précision de la méthode, qui est d'environ 100 individus/ha.

Les autres rongeurs ont été étudiés à l'aide de ligne de 51 (puis 34) pièges INRA tendus pendant trois jours sur une ligne de 150 m (puis 100 m) et relevés après 24, 48 et 72 h 00 (SPITZ 1969). Les milieux où ces lignes étaient posées, étaient les prairies, les cultures, les bois et les "milieux" : talus, bordures, etc. Nous avons différencié les espèces surtout abondantes dans le milieu forestier : *C. glareolus* et *Apodemus* sp. et les espèces de prairies et pâtures (*Microtus arvalis*). Nous avons regroupé l'évolution du peuplement de rongeurs en quatre phases : une première au cours de laquelle, les trois espèces principales sont rares (décembre 81 à juin 82), une seconde de octobre 82 à mai 83 où seules les deux espèces forestières (*Apodemus* et

Clethrionomys) sont abondantes, une troisième, enfin, de juillet 83 à décembre 83, où les *Microtus* deviennent également abondants. A la fin de l'étude toutes les espèces déclinent à nouveau.

(e) L'évaluation des populations de renards

Elle s'est faite par comptage nocturne au phare sur un parcours circulaire, entourant le terrain d'étude depuis 1979 (ref. V).

(3) Analyses de prélèvements nécropsiques

(a) Les prélèvements, le diagnostic de rage

Ils ont été effectués sur des **têtes ou cadavres entiers** de renards, parvenus à la section des diagnostics du LERPAS. Le diagnostic de rage a été réalisé par **immunofluorescence et inoculation à la souris Swiss** (DEAN et ABELSETH 1974, KOPROWSKI 1974).

(b) La détermination de l'âge

Elle a été faite par comptage des **cernes d'accroissement du ciment** sur coupe histologique d'une canine inférieure décalcifiée (ref. VI).

(c) La détermination du sexe

Enfin, lorsqu'elle n'était pas pratiquée sur le cadavre entier, la diagnose du sexe était effectuée sur calque de Corne d'Ammon **par recherche de la chromatine de Barr**, qui n'existe que chez les femelles (ref. VI).

La date de la mort, ou au moins celle de l'expédition au laboratoire, ainsi que la commune d'origine du renard figuraient sur les commémoratifs.

(d) La reproduction

Les deux **ovaires et les cornes utérines** ont été séparés du corps au niveau col utérin et conservés jusqu'à l'examen dans une solution de formol à 10 %. Ces examens ont été regroupés à la fin de l'été pour l'ensemble des utérus d'une année, soit huit mois au plus tard après les premiers prélèvements (sauf en 1976 où un délai supérieur a été nécessaire). Très peu de prélèvements ont été faits entre les mois de juillet et novembre.

(e) Le regroupement et l'analyse des données sur l'incidence de rage

Ainsi, les résultats ont pu être regroupés selon **l'origine géographique des renards**. Nous avons rassemblé les renards provenant de nombreuses régions de France où la rage ne sévissait pas encore entre 1976 et 1980, dans une zone dite "**en avant de front**", ou zone indemne servant de zone témoin. Nous avons groupé dans une zone dite "**en arrière du front**"

ou zone enzootique, les individus prélevés dans des départements où la rage sévissait depuis plusieurs années, c'est-à-dire, pour l'essentiel, les départements lorrains.

L'année a été partagée en trois périodes : la *première*, de janvier à avril, correspondant au rut, à la gestation et aux naissances. Au cours de la *seconde*, de mai à août, les cernes d'accroissement annuel du cément sont en cours de formation et rendent aléatoire l'estimation de l'âge. Aussi les prélèvements effectués à cette époque ont été rejetés. Enfin, la *dernière période* va de septembre à décembre, époque de la dispersion des jeunes individus avant la reproduction.

(f) L'interprétation statistique des résultats

Elle revêt dans cette étude une importance particulière et nécessite un commentaire détaillé figurant au chapitre correspondant. Il envisage notamment les questions relatives à la représentativité de l'échantillonnage.

2. TIRES-A-PART

I. **ARTOIS M., ANDRAL L., DUBREUIL M. et GEORGE J.**- Contribution à l'étude de la biologie du renard roux (*Vulpes vulpes*). Elevage expérimental en captivité restreinte. Rev. Méd. Vét., 1982, **133**, n°4, pp 249-262.

II. **LEGER F., ARTOIS M. et STAHL P.**- La capture expérimentale de carnivores de taille moyenne. Acta Oecol. Oecol. Applic., 1985, **6**, n°4, pp 287-302.

III. **AUBERT M., ARTOIS M. et STAHL P.**- Méthode d'interprétation statistique du rythme d'activité de carnivores suivis par radio-pistage. Rev. Ecol. (Terre et Vie), 1985, **40**, pp 177-183.

IV. **ARTOIS M.**- Les fèces du renard (*Vulpes vulpes*) comme indice de consommation ou de préférence alimentaire et d'activité. Cah. Ethol. Appl., 1987, **7**, n°3, pp 275-286.

V. **ARTOIS M.**- Méthodes de dénombrement des populations de renards roux. Bull. Mens. O.N.C., 1981, **47**, pp 23-32.

VI. **ARTOIS M. et SALMON D.**- Détermination expérimentale du sexe et de l'âge chez le renard roux (*Vulpes vulpes*) : validité et reproductibilité des techniques choisies. Mammalia, 1981, **45**, n°3, pp 373-378.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE DU RENARD ROUX (*VULPES VULPES*)

Note 1 : ELEVAGE EXPERIMENTAL EN CAPTIVITE RESTREINTE

° M. ARTOIS, ° L. ANDRAL, ° Michèle DUBREUIL et °° Jacqueline GEORGE

° Ministère de l'Agriculture, Direction de la Qualité, Services Vétérinaires, Centre National d'Etudes sur la Rage, B. P. n° 9, F-54220 Malzéville.

°° Station expérimentale d'Atton.

En 1973, le Centre National d'Etudes sur la Rage (C.N.E.R.) a créé un élevage destiné à réaliser des recherches appliquées à la lutte contre la rage, en utilisant essentiellement le modèle expérimental « renard ».

Les principaux thèmes de recherches, justifiant la création de cet élevage, ont été et restent, par ordre d'importance, les suivants :

- *Prophylaxie* : vaccination antirabique, par voie orale, du renard dans la nature ;
- *Pathogénie* : caractérisation des souches de virus rabique, sauvages ou modifiées (mutants *in vitro* en particulier) ;
- *Immunologie* : étude de l'immunité humorale ou cellulaire, influence de la voie d'injection des vaccins, des traitements intercurrents, etc. ;
- *Clinique* : étude symptomatologique et sensibilité spécifique comparée.

D'un point de vue historique, l'élevage du renard roux (*Vulpes vulpes*) a été pratiqué dans deux conditions : soit en parcs zoologiques, soit en fermes d'élevage destinées à la production de fourrure. En Amérique du Nord, l'élevage du renard argenté, variété du renard roux qui se rencontre aussi à l'état sauvage, a commencé à la fin du XIX^e siècle. Mais, avant cette époque, les trappeurs tiraient profit des animaux piégés en été, en conservant ceux-ci en captivité jusqu'à l'hiver suivant.

Ce type d'élevage se rapproche assez de l'élevage expérimental du C.N.E.R. En effet, pour être valables, la plupart des expérimentations qui viennent d'être

citées doivent être réalisées sur des animaux biologiquement aussi proches que possible des individus sauvages. Comme il se révèle pratiquement impossible de capturer sans dommage un nombre suffisant de renards adultes dans la nature et, ensuite, de les garder le temps nécessaire en captivité, la solution adoptée a été de prélever de très jeunes individus sauvages et de les élever ensuite jusqu'à l'âge d'environ un an.

A notre connaissance, il n'existe en France que deux élevages expérimentaux de grande dimension, celui du C.N.E.R. et celui que réalise le Centre National de la Recherche Scientifique dans son Centre d'Etudes Biologiques des Animaux Sauvages à Chizé (Deux-Sèvres).

Cet article expose les conditions dans lesquelles sont élevés des renards à la Station Expérimentale du C.N.E.R., située à Atton (25 kilomètres au nord du C.N.E.R.) dans une région où la rage sévit depuis près de 13 ans.

I. — LES LOCAUX ET LEURS AMENAGEMENTS

1) LA STATION EXPERIMENTALE

Elle se compose d'un bâtiment (divisé en logement de fonction et locaux techniques) et d'un parc de 39 m × 62 m.

Ce parc est entouré d'une clôture en grillage de 2 m de hauteur, surmontée par un double redent de 1 m.

Au sol, la clôture est repliée vers l'intérieur sur une longueur de 40 cm.

Une clôture du même type délimite, à l'intérieur du parc, un secteur expérimental qui permet de maintenir, à l'écart des autres, les renards qui subissent des expérimentations.

Enfin, on a aménagé, dans la partie la plus paisible du parc, une simple clôture, qui supporte une rangée de « canis » isolant les animaux mis en reproduction. Quatre planchers de bois à claire-voie sont installés sur des chevrons (6×8) posés directement sur la prairie. Des passages en bois relient les planchers pour permettre une circulation aisée des personnes et du matériel. Le bois est traité régulièrement au carbonyl. Les planchers sont lessivés, brossés et désinfectés au crésyl environ une fois par mois.

2) LES CAGES

Les renards sont maintenus en permanence à l'extérieur, quelles que soient les conditions climatiques et ceci, dès leur arrivée à la station, à l'exception des renardeaux trop jeunes ou des animaux malades qui peuvent être gardés dans une infirmerie, à l'intérieur du bâtiment.

Les cages sont construites par assemblage sur place de panneaux grillagés de $2 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ et de $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$. Les trois montages utilisés sont : la cage d'élevage des renardeaux ($2 \text{ m} \times 1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$) - la cage de reproduction ($2 \text{ m} \times 2 \text{ m} \times 1 \text{ m}$) (ces deux cages ont chacune des mailles de 30 mm, au moins pour les quatre parois latérales, afin d'éviter le passage de très jeunes renardeaux au travers du grillage) - la cage standard ($2 \text{ m} \times 1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$) en mailles de 50 mm, pour les adultes seuls ou en couple.

Ces cages sont déplacées chaque mois pour permettre le nettoyage des planchers. Chaque fois qu'une cage n'est plus utilisée, les panneaux sont séparés, nettoyés et désinfectés.

3) L'EQUIPEMENT DES CAGES

Chaque cage est couverte par une plaque de tôle destinée à protéger les occupants de la pluie ou du soleil.

On place, à l'intérieur, une caisse-abri construite en aggloméré (Mussy-Castor de 19 ou 16 mm) résistant aux intempéries. La boîte standard ($0,60 \text{ m} \times 0,38 \text{ m} \times 0,35 \text{ m}$) peut aussi servir de caisse de transport et, dans ce cas, être fermée par un panneau coulissant percé d'une ouverture grillagée. D'autres modèles ont été construits en fonction de besoins expérimentaux particuliers.

Chaque cage est équipée d'un abreuvoir en ciment

moulé, rectangulaire ($40 \text{ cm} \times 15,5 \text{ cm} \times 8 \text{ cm}$), que les renards ne peuvent renverser.

II. — LES RENARDS

Ils sont obtenus par capture au terrier à l'âge de 2 à 8 semaines. Le déterrage est réalisé par des membres de l'Association des Déterreurs, à titre sportif. Ces derniers conservent ensuite les animaux quelques jours, jusqu'à ce que le C.N.E.R. les prenne en charge. La collecte annuelle des renardeaux se déroule entre le 15 mars et le 1^{er} juin, en dérogation du règlement permanent de police de la chasse ; une autorisation spéciale est en effet accordée au C.N.E.R. pour permettre le déterrage après la date de fermeture officielle de la chasse (le déterrage étant assimilé à la vénerie).

L'effectif total se compose d'environ 120 individus répartis en deux groupes : environ 60 renards, nés l'année précédente, destinés à subir les expérimentations et 60 individus, âgés de moins d'un an ; quelques adultes sont conservés pour les essais de reproduction.

III. — ALIMENTATION

Le renard est un prédateur éclectique, connu pour son régime alimentaire opportuniste, dans lequel interviennent des éléments variés tels que : petits mammifères, insectes, cadavres d'animaux, fruits et baies, etc.

L'alimentation des individus captifs vise à satisfaire au mieux ces besoins. Nous avons mis au point un système d'alimentation avant tout pragmatique, de distribution simple, de coût modéré et susceptible de s'ajuster aux importantes variations saisonnières des besoins.

Comme chez tous les mammifères, la maturité progressive de l'appareil digestif nécessite le passage par trois stades qui se succèdent chronologiquement : l'alimentation lactée, le sevrage, l'alimentation solide de l'adulte.

1) L'ALIMENTATION LACTÉE

Seuls, les renardeaux nés à la Station bénéficient d'un allaitement maternel, car nous n'avons jamais tenté de faire adopter des renardeaux ni par une renarde, ni par une chienne ou une chatte. La plupart des renardeaux déterrés sont déjà suffisamment

âgés et ils ont commencé à prendre un peu de nourriture solide, apportée au terrier par les adultes.

Ce n'est que très occasionnellement que des individus sont nourris avec un lait artificiel pour chien. L'allaitement artificiel nécessite des manipulations toutes les quatre à six heures et aboutit à une imprégnation sur l'homme qui n'est pas sans poser quelques problèmes par la suite. Aussi, avons-nous toujours évité de recueillir des animaux trop jeunes.

2) LE SEVRAGE

Dans la nature, le sevrage s'achève entre 6 à 10 semaines, pour un poids de 1 500 à 1 600 g.

Tous les renardeaux arrivant à la station sont soumis à une alimentation de transition et de sevrage, qui sera modulée par l'animalier, selon le poids, l'état physique et les réactions des individus. Dans la plupart des cas, ce « maternage » dure une huitaine de jours ; il consiste en la distribution :

- de lait reconstitué (WELPI-LAC N.D.),
- d'un complément vitaminé, riche en oligo-élément (VITAPULIA N.D.),
- de souris blanches hachées grossièrement,
- de quelques têtes de poules.

Le lait avec lequel est mélangé le complément vitaminé est distribué quotidiennement dans les abreu-

voirs placés dans chaque cage. Une cage abrite, à l'arrivée à la station, une portée ou une fraction de portée, de 2 à 5 renardeaux.

Bien que la composition du lait de renarde diffère légèrement de la composition du lait de chienne, les renardeaux s'adaptent bien au lait reconstitué qui leur est distribué. Ensuite, le lait est progressivement dilué de moitié et on augmente le nombre de têtes de poules mises dans la cage, à mesure que celles-ci sont mieux acceptées et consommées.

Pendant une période de transition d'un mois, avant l'alimentation définitive, des souris blanches de réforme, fraîchement tuées, sont distribuées, selon les disponibilités, à raison de 3 souris par animal, environ deux fois par semaine.

3) L'ALIMENTATION DE BASE (Tableau n° 1)

Cette alimentation est distribuée quotidiennement (sauf le dimanche) directement au sol, au travers des mailles du grillage. Elle se compose de têtes et/ou de cous de poules ou de poulets, de pommes (ou poires).

Le nombre de ces têtes est modifié selon leur taille et en fonction des réactions individuelles. Il peut varier entre 6 et 15 têtes de poules par renard et par jour, soit en moyenne 0,5 kg de têtes de poules par

Aliment composant	POMME (1)		SOURIS BLANCHE (2)		TÊTE DE POULE (2) (sans bec)	
	100g/brut	100g/M.S.	100g/brut	100g/M.S.	100g/brut	100g/M.S.
Valeur énergétique	58 Kcal	-	162,69	0	120,60	-
H ₂ O	84	0	65,17	0	71,10	0
Matière sèche (M.S.)	16	100	34,33	100	28,90	100
Matières Azotées Totales M.A.T. (N x 6,25)	0,3	-	20,03	57,50	17,42	60,28
Cellulose	1,0	-	1,91	5,49	0,78	2,69
Matières Grasses	0,4	-	9,17	26,32	5,32	18,40
Extractif non azoté	14,9	-	0,01	0,04	0,76	2,63
Matières minérales	0,3	-	3,71	10,65	4,62	16,00
Calcium	0,60	-	0,96	2,75	1,37	4,75
Phosphore	0,10	-	0,47	1,37	0,65	2,25

(1) D'après G. CHAUVIER, 1971.

(2) Laboratoire d'Alimentation de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse.

TABEAU 1 : Analyse alimentaire des principaux éléments composant la ration d'un renard à Atton.

jour et par renard. Lorsque les refus sont trop nombreux, la ration est diminuée, et inversement.

La ration de pommes est modulée selon la demande et ajustée aux besoins. La quantité de pommes distribuée en hiver est presque nulle, elle devient plus importante au printemps et atteint un maximum pendant les périodes les plus chaudes de l'été. En moyenne, cette ration est d'une pomme par renard deux fois par semaine.

D'autres aliments sont utilisés moins régulièrement : des souris blanches de réforme, dont les renards sont friands, sont données aux adultes lorsque les disponibilités sont suffisantes. Elles enrichissent systématiquement la ration des renardes gestantes ou des individus malades ou convalescents. Des poussins d'un jour, frais ou congelés, constituent un bon aliment de complément et ils sont bien acceptés. L'approvisionnement, malheureusement, est irrégulier.

Certains aliments ont été abandonnés après des essais décevants : les œufs clairs sont gaspillés systématiquement, les têtes d'autres volailles et les carcasses sont très difficiles à distribuer et ont une valeur biologique inférieure à la ration de base choisie.

La plupart des fruits différents de ceux qui sont utilisés sont difficiles à conserver et peu pratiques à distribuer.

IV. — MANIPULATION DES RENARDS

Les protocoles expérimentaux et la gestion d'un effectif de plus de 120 renards nécessitent des manipulations assez fréquentes des animaux. Or, ces manipulations ne sont pas sans retentissement sur la qualité des résultats des protocoles qui se déroulent à la station. C'est ainsi que le stress ou une tranquillisation chimique peuvent modifier les réactions biologiques des animaux en expérimentation. L'objectif a donc toujours été de réaliser des manipulations « douces » sans recours à aucune drogue.

Dans la plupart des cas, il est facile d'enfermer les renards. Tôt le matin, en effet, ceux-ci ont l'habitude de se tenir à l'abri de leur caisse. Il suffit simplement d'obstruer l'ouverture en repoussant la caisse contre une paroi, à l'aide d'un long manche, puis de placer le couvercle.

Les renards sont ensuite saisis dans la caisse, en s'aidant d'un sac en toile de jute, jeté sur la tête de l'animal. Ils sont contenus par deux personnes, la première tenant la tête, la seconde les pattes. Rares sont les animaux qui cherchent à mordre et, géné-

ralement, un renard fermement maintenu n'essaie pas de se débattre.

V. — REPRODUCTION

L'activité sexuelle du renard est saisonnière, la spermatogenèse est interrompue du printemps à l'automne [6] ; chez la femelle, on note un œstrus unique qui se produit au début de l'hiver. Le déclenchement du cycle sexuel semble soumis à des stimuli dus aux variations de la photopériode [12], mais d'autres facteurs interviennent, de façon plus ou moins déterminante et, en particulier, la captivité.

Bien que des chiffres précis restent encore à obtenir, la reproduction à Atton semble en retard d'un mois par rapport à ce que l'on observe dans la même région, sur des animaux en liberté (Figure n° 1).

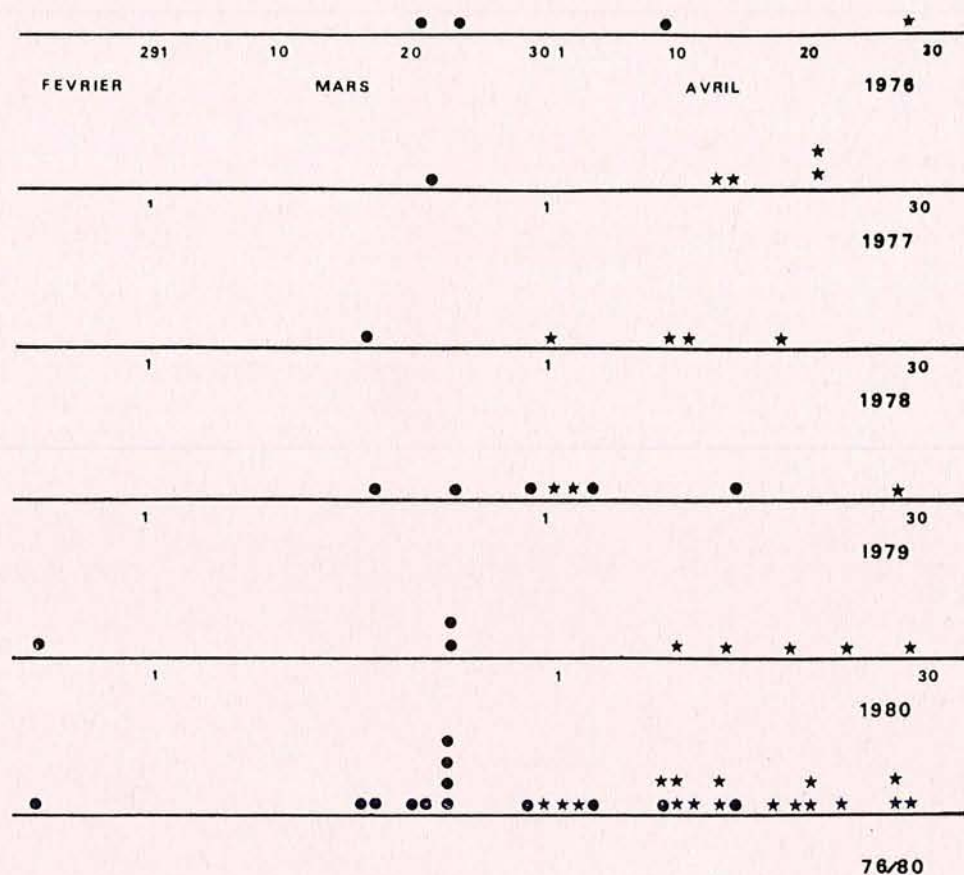
JOFFRE [9] estime que la captivité n'a pas de répercussion sur le déroulement du cycle génital du mâle, mais que, de ce point de vue, il se distingue de la femelle, car chez cette dernière « la captivité entraîne un retard de 2 mois environ dans l'apparition de l'œstrus (SETTON, 1910, in : ROWLANDS et PARKES, 1935) ; (Mondain Nonval, DUTOURNE et SCHOLLER, 1975) ». Ces deux observations sont donc concordantes.

La reproduction en captivité n'a jamais été un but prioritaire de la Station, mais des succès de reproduction ont été obtenus quasi-involontairement et nous ont incités à explorer les possibilités de reproduction en captivité restreinte.

Les conditions matérielles ont évolué, à mesure que l'expérience pratique s'enrichissait. C'est ainsi que des naissances ont été obtenues, tout d'abord, dans des cages standard. Mais, même si le mâle était aussitôt retiré, les petits n'étaient pas élevés. Une seule exception a été observée : une femelle, non apprivoisée mais paisible et peu craintive, a réussi, dans ces conditions, l'élevage d'une portée.

D'autres naissances, avec des mères non apprivoisées, se sont ensuite produites dans de grandes cages équipées d'une boîte particulière, appelée « terrier artificiel », très bien isolée de l'extérieur (double paroi isolante, petite ouverture, couloir en chicane conduisant à un espace central).

Des efforts particuliers ont été faits, en 1979 et 1980, pour favoriser la reproduction ; ils portaient sur le choix de reproducteurs au caractère tranquille, peu craintifs, l'utilisation de grandes cages et de boîtes abris plus spacieuses, avec une petite ouverture, enfin l'isolement par une clôture opaque du groupe mis en reproduction.



● = Individus sauvages.
* = Renards d'Atton.

FIGURE 1: Dates de mise-bas des renardes en Lorraine.

Pour le moment, les résultats ne mettent pas en évidence une amélioration notable des succès de reproduction (Tableau n° 2). Si l'on se réfère aux résultats obtenus dans des parcs zoologiques [5] (Zoo de New York) ou dans les élevages de renards argentés [1], plusieurs conditions n'ont pu être respectées à la station. C'est ainsi que la surface au sol des cages

reste comparativement trop petite, l'isolement des couples reproducteurs les uns par rapport aux autres est insuffisant et la détermination précise de la période des chaleurs et la surveillance du déroulement de la gestation (51 à 53 jours), puis de la mise bas, n'ont pu être réalisées.

Il demeure que la reproduction du renard roux en captivité restreinte reste possible, mais le succès dépend du caractère individuel des mères. A cet égard, l'imprégnation sur l'homme semble exercer une influence favorable.

VI. — CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT

Les modifications morphologiques et physiologiques pendant la première année d'existence, l'apparition de la première dentition et son remplacement, la croissance pondérale, étudiées sur des individus sauvages ou captifs, ont fait l'objet de descriptions rela-

Années	Nombre de couples reproducteurs	Nombre de portées	Nombre de jeunes nés (")	Nombre de jeunes sevrés
1975	1	1	4	3
1976	2	1	3	3
1977	4	4	14	10
1978	4	4	12	5
1979	4	3	7	6
1980	10	4	15	11

(*) Les individus mort-nés ou dévorés par la mère peu de temps après la naissance n'ont pas été comptés.

TABLEAU 2: Reproductions obtenues à la station expérimentale d'Atton.

tivement détaillées par différents auteurs [3] [7] [8] [10] [11] [13].

Aucun protocole particulier n'a été repris à Atton sur ce sujet et les données originales disponibles sont fragmentaires et peu différentes de ce qui a été décrit par ailleurs.

On peut résumer ainsi les principales observations : le poids à la naissance est d'environ 100 à 120 g, les yeux sont clos, il n'y a pas de dents.

La morphologie évolue ensuite graduellement : la fourrure est laineuse et de couleur chocolat foncé à la naissance, avec seulement une tache blanche à l'extrémité de la queue. Les extrémités des membres deviennent noires à deux semaines, une bourre apparaît vers trois semaines et le pelage roux commence à s'apercevoir sur la tête à un mois, puis sur les

membres vers 40 jours, enfin sur le corps vers 45 jours.

Les yeux s'ouvrent entre 2 et 3 semaines, ils ont alors une couleur bleue qui va virer au roux progressivement.

Les oreilles occupent, à la naissance, une position latérale, avec leur base implantée au niveau des yeux ; elles se redressent ensuite, pour devenir droites à deux mois.

Les premières incisives lactéales apparaissent à deux semaines, la première dentition est complète à un mois ; enfin le remplacement des dents de lait commence à 3-4 mois et s'achève à 6 mois.

La croissance pondérale a été étudiée de façon détaillée pour deux portées élevées à Atton.

La première est née à la station, elle comportait

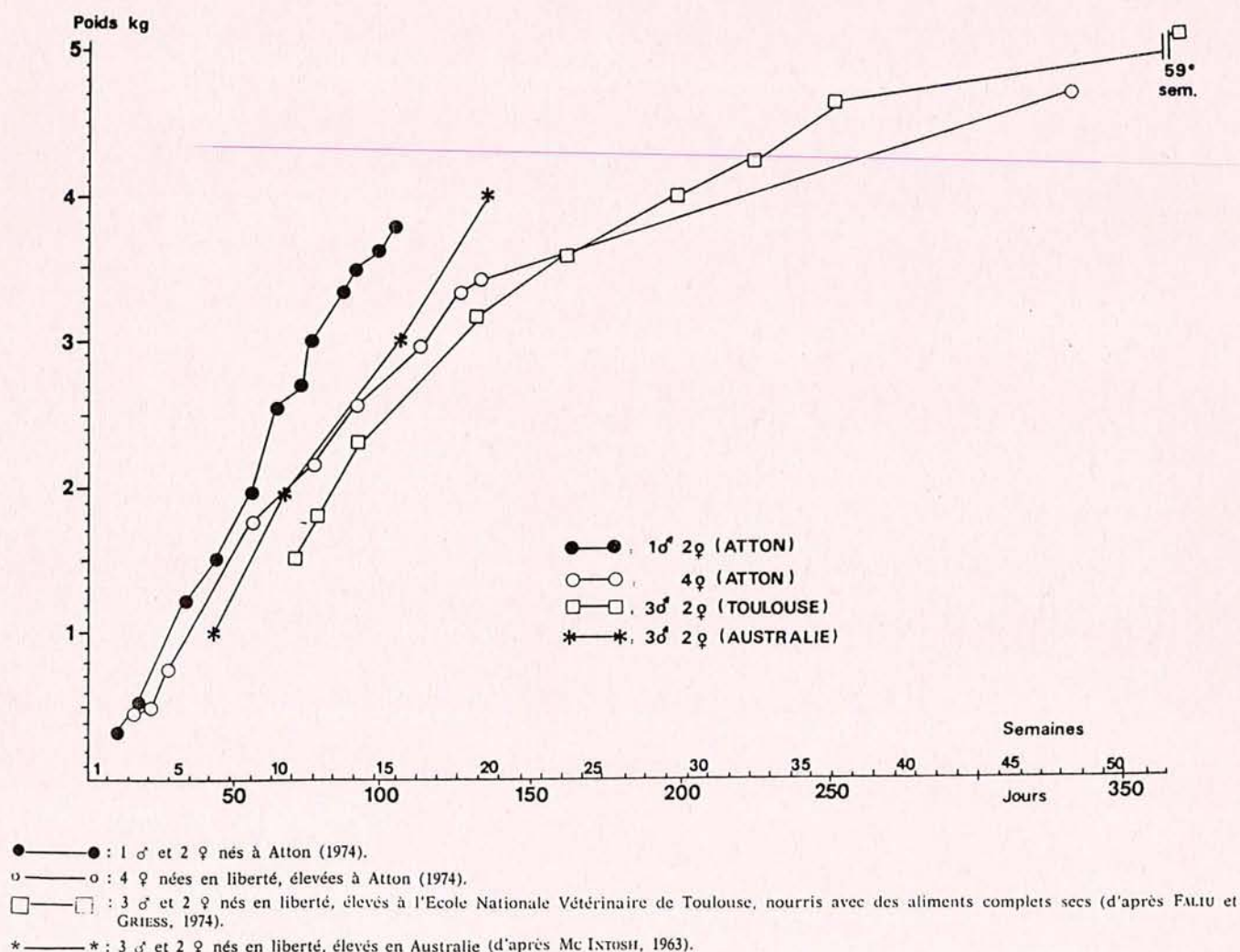


FIGURE 2: Croissance pondérale de 4 portées de renardeaux élevés en captivité.

3 renardeaux (1 ♂, 2 ♀) dont la date de mise-bas était connue de façon précise ; la seconde a été déterrée précocement et l'âge, à cette date, a été estimé, elle comportait quatre renardeaux femelles.

Les courbes de croissance figurent sur un graphique (Figure n° 2) comparativement aux courbes obtenues dans des conditions analogues par d'autres auteurs. Comme on le voit, l'allure des quatre courbes de croissance est tout à fait comparable. Le poids adulte est atteint vers 7 à 8 mois ; à Atton il est, en moyenne, de 6 kg pour les mâles et 5 kg pour les femelles.

VII. — PROPHYLAXIE

A) MESURES GENERALES D'HYGIENE

Le parc est isolé, autant que possible, des porteurs de germes extérieurs. Des mesures particulières ont été prises vis-à-vis des rongeurs : des appâts, à base d'anticoagulants, sont placés et renouvelés régulièrement par une entreprise spécialisée. Cette mesure a été suivie d'une réduction sensible de la disparition des têtes de poules dévorées par ces rongeurs.

Une protection a été mise en place pour éviter la transmission des maladies contagieuses, en particulier de l'entérite à virus à l'occasion des visites extérieures. La station est divisée en un secteur « souillé » et un secteur « sain », cette division est matérialisée par un clôturage. Celle-ci ne peut être franchie, pour entrer dans le parc, que par des personnes, munies de bottes et de blouses, qui sont passées dans un pédiluve contenant un désinfectant.

B) MESURES MEDICALES

1) LUTTE CONTRE LES MALADIES PARASITAIRES

A leur arrivée à la station, les renardeaux ne sont pas toujours dans un excellent état sanitaire. Les stress successifs provoqués par la capture, le gardiennage chez les déterreurs et le transport favorisent la résurgence d'affections d'origine parasitaire.

— Coccidies

A la station d'Atton, la prophylaxie de la coccidiose est réalisée systématiquement à l'arrivée des renardeaux.

Elle consiste en une administration d'Acocci N.D. (Sulfadiméthoxine 5 p. 100 - Iyriméthamine 5 p. 100) à la dose d'environ 1 ml par litre de lait reconstitué ou d'eau de boisson ou bien par injection dans les souris blanches. Le produit est distribué 3 jours, suivis de 2 jours d'arrêt, puis distribution à nouveau 3 jours. Depuis que ces mesures ont été mises en place, aucune

nouvelle enzootie (*) n'a été signalée mais les examens coproscopiques continuent de révéler la présence de ces protozoaires en faible nombre chez les jeunes individus.

— Cestodes

Les ténias intestinaux des canidés sauvages ont un pouvoir pathogène modéré chez l'hôte définitif.

L'un d'entre eux, cependant, présente un intérêt particulier : l'embryophore du *Taenia échinocoque* (*Echinococcus multilocularis*), ténia hébergé par le renard, peut en effet être ingéré par l'homme au cours d'une manipulation et provoquer une grave affection. Ce cestode est celui qui résiste le mieux aux différents traitements ténicides modernes, c'est pourquoi nous sommes restés fidèles à un produit traditionnel (le bromhydrate d'arécoline TENIFUGOL N.D., 0,6 g/100 ml à raison de VI gouttes par kg de P.V.).

Quelques accidents (caractérisés par une chute quasi immédiate suivie d'un décubitus latéral, de dyspnée et de mouvements de pédalage) se sont produits, mais sont toujours restés sans conséquence.

Deux traitements sont pratiqués à un mois d'intervalle sur des renardeaux de 5 à 6 mois. Les adultes sont éventuellement traités si les examens coproscopiques en indiquent la nécessité.

Ces mesures se sont révélées efficaces.

— Nématodes

Le dichlorvos a longtemps été utilisé, mais l'administration *per os* pose évidemment des problèmes pratiques. C'est pourquoi nous avons été amenés à lui préférer le lévamisole sous forme injectable (NEMISOL N.D., en solution à 0,7 p. 100).

Le spectre d'activité de ce produit et son efficacité laissent cependant persister des pauci-infestations sans graves conséquences. Pour limiter le nombre des manipulations, le produit est injecté en même temps qu'est administré le TENIFUGOL N.D.

— Ectoparasites

Beaucoup de renardeaux sont porteurs de nombreux ectoparasites, de sarcoptes en particulier.

Pour éviter l'éclatement brutal d'épizooties meurtrières, les renardeaux subissent 1 bain de lindane (EMULPAN N.D.) avant les manipulations décrites ci-dessus et ci-dessous. Le produit est additionné d'un agent mouillant qui facilite sa pénétration dans la fourrure. Les animaux sont plongés dans une bassine contenant la solution tiédie au 1/400^e de lindane et brossés soigneusement, en particulier sur la tête, car celle-ci n'est pas immergée pour éviter le contact du produit avec les muqueuses. Quelques gouttes de cette solu-

(*) Cf. Note 2.

tion sont introduites dans le conduit auditif à l'aide d'une seringue pour détruire les otodectes.

Les adultes sont traités lorsque cela se révèle nécessaire, mais cette éventualité est heureusement rare, car leur manipulation dans la bassine remplie de produit se révèle difficile.

Quelques intoxications se sont produites : elles sont favorisées par un temps lourd et chaud, lors de la manipulation. On prend soin d'éviter que les renardeaux ne pénètrent dans leur caisse-abri, car ils respirent les vapeurs du produit. Les caisses sont donc retirées, désinfectées elles aussi au lindane et elles ne sont remises dans la cage que lorsque les renards sont secs. On évite aussi les conséquences d'un refroidissement des animaux dont la fourrure est humide.

2) VACCINATION

Les renards subissent un protocole de vaccination qui est le suivant :

- 1^{re} année, après traitements parasitocides, à l'âge d'environ 4 mois : 2 injections à 15 jours d'intervalle, d'un vaccin quadrivalent(*) : maladie de Carré, maladie de Rubarth (prenant chez le renard la forme d'une encéphalite), leptospiroses (*L. ictero-hemorrhagiae* et *L. canicola*).

(*) CANIFFA N.D.

- *Rappel annuel* pour les individus reproducteurs (bien que la protection conférée contre les leptospiroses ne soit que de 6 mois).

VIII. — RESULTATS : ETAT D'ENTRETIEN DES RENARDS ET SURVIE

Peu de critères permettent d'évaluer objectivement l'état d'entretien des renards à Atton. Dans l'ensemble, les animaux ont un bel aspect, la fourrure est abondante, luisante, la mue se fait régulièrement. La couverture grasseuse sous-cutanée indique que les animaux profitent bien de leur alimentation, et aucun cas d'obésité n'a été rencontré à Atton. On n'observe pas ou peu de troubles du comportement : pica, automutilation, mouvements forcenés.

La mortalité par accident ou maladie n'a d'importance significative que chez les renardeaux pendant leur période d'adaptation à la captivité, principalement au cours des mois d'avril, mai et juin (Tableau n° 3). Il faut préciser, à ce sujet que la survie des groupes de renardeaux dépend de façon importante de leur état sanitaire à l'arrivée à la station. A l'exception de quelques épisodes contagieux, auxquels il est fait allusion dans la note 2, la mortalité des renards adultes résulte le plus souvent de complications septiques de plaies, en particulier au niveau des coussinets plantaires

SAISON	HIVER Janv. Fev. Mars	PRINTEMPS Avril Mai Juin	ETE Juil. Août Sept.	AUTOMNE Oct. Nov. Dec.	Nombre total de renards morts (adultes et juvéniles) effectifs mini. à maxi.
1977	Adultes et juvéniles 0 p.100	Renardeaux 16 p. 100 Adultes 2,3 p. 100	Adultes et juvéniles 5,1 p. 100	Adultes et juvéniles 1,8 p. 100	11 59 à 130
1978	Adultes et juvéniles 0 p.100	Renardeaux 19 p. 100 Adultes 0 p. 100	Adultes et juvéniles 4 p. 100	Adultes et juvéniles 0,8 p. 100	6 65 à 130
1979	Adultes et juvéniles 1,4 p.100	Renardeaux 14 p. 100 Adultes 0 p. 100	Adultes et juvéniles 1,7 p. 100	Adultes et juvéniles 0 p. 100	3 47 à 121
1980	Adultes et juvéniles 0 p.100	Renardeaux 17 p. 100 Adultes 6 p. 100	Adultes et juvéniles 3,2 p. 100	Adultes et juvéniles 0 p. 100	9 65 à 125
Mortalité moyenne par saison	0,27 p. 100	Renardeaux 16,5 p. 100 Adultes 2,9 p. 100	3,5 p. 100	0,7 p. 100	

Pour chaque trimestre est établi le pourcentage de mortalité en fonction de la moyenne du nombre des renards présents chaque mois à Atton. On distingue les renardeaux (avril, mai et juin), des adultes et juvéniles. On considère comme juvéniles les renards ayant subi l'ensemble des traitements prophylactiques, âgés de moins d'un an.

TABLEAU 3 : Evolution en été, hiver, printemps et automne de la mortalité des renards, due aux maladies ou accidents dans la station d'Atton.

IX. — CONCLUSION

L'expérimentation animale ne se justifie que lorsque les résultats attendus revêtent une réelle importance, à la condition que ces résultats ne puissent être obtenus par d'autres moyens. Le cycle épidémiologique de la rage se déroule dans la nature, hors de l'influence directe de l'homme, à la différence des affections atteignant les espèces domestiques. En conséquence les manipulations expérimentales sont difficilement réalisables en vraie grandeur et nécessitent le recours obligatoire, au moins pour certains aspects, à l'expérimentation sur animaux captifs. Les résultats déjà obtenus et les données recueillies sur la biologie du renard, qui constituent la note 2, permettent de mesurer l'intérêt de la création de la station expérimentale du Centre National d'Etudes sur la Rage.

X. — RESUME

Les auteurs décrivent les conditions d'élevage expérimental du renard roux en captivité restreinte : locaux d'élevage - alimentation - techniques de manipulation - reproduction - hygiène.

MOTS-CLÉS : renard - élevage.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient le docteur-vétérinaire G. BLOCH pour son aide dans le dépouillement et l'interprétation des résultats.

Contribution to the study on brown fox (*Vulpes vulpes*). Note 1. Experimental breeding in limited captivity, by M. ARTOIS, L. ANDRAL, M. DUBREUIL and J. GEORGE.

The authors describe the experimental breeding conditions of brown fox in limited captivity: breeding premises - nutrition - manipulation techniques - reproduction.

KEY-WORDS : fox - breeding.

Beitrag zum Studium der Biologie des Fuchses (*Vulpes vulpes*). 1. Bemerkung, Experimentelle Zucht in beschränkter Gefangenschaft, von M. ARTOIS, L. ANDRAL, M. DUBREUIL und J. GEORGE.

Die Autoren beschreiben die Zuchtverhältnisse des Fuchses in beschränkter Gefangenschaft: Zuchtlokale - Ernährung - Fortpflanzung - Behandlungstechniken.

STICHWÖRTER : Fuchs - Zucht.

Contribución al estudio de la biología de la zorra pelirroja (*Vulpes vulpes*). Apunte I. Crianza experimental en captividad parcial, por M. ARTOIS, L. ANDRAL, M. DUBREUIL y J. GEORGE.

Los autores describen las condiciones de crianza experimental de la zorra pelirroja en captividad parcial: lugares de crianza, alimentación, técnicas de manipulación, reproducción.

PALABRAS-CLAVES : zorra, crianza.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] BARJAUD (P.) : Documents canadiens sur l'élevage du renard argenté. Moulins-sur-Allier, F. Brosset Ed., 1926, 1-67. — [2] BLOCH (G.) : Le renard roux (*Vulpes vulpes*) en captivité. Entretien - Manipulations - Eléments de biologie. Thèse Doct. vét., Toulouse 1980, 125 p. — [3] BURROWS (R.) : Wild fox. David & Charles : Newton Abbot, 1968, 203 p. — [4] CHIAUVIER (G.) : Précis d'alimentation des animaux sauvages en captivité. Paris, Bornemann Ed., 1971. — [5] CRANDALL (L. S.) : The management of wild mammals in captivity. Chicago, University Press Ed., 1964, 769 p. — [6] CREED (R. F. S.) : Observations on reproduction in the wild red fox (*Vulpes vulpes*). An account with special reference to the occurrence of fox-dog crosses. *Br. vet. J.*, 1960 a, **116**, 419-426. — [7] FAIRLEY (J. S.) : The food, reproduction, form, growth and development of the fox *Vulpes vulpes* (L.) in North-east Ireland. *Proc. R. Ir. Acad.*, 1970, **69 B**, 103-137. — [8] FALIU (L.) et GRIESS (D.) : Essai d'alimentation des renards roux (*Vulpes vulpes*) à l'aide d'un aliment composé sec pour chien. *Revue Méd. vét.*, 1974, **125**, 10, 1215-1223. — [9] JOFFRE (M.) : Puberté et cycle génital saisonnier du renard mâle (*Vulpes vulpes*). *Annls Biol. anim. Biochim. Biophys.*, 1976, **13**, 4, 503-520. — [10] LINHART (S.) : Dentition and pelage in the juvenile red fox (*Vulpes vulpes*). *J. Mamm.*, 1968, **19**, 3, 526-528. — [11] LLOYD (H. G.) : The red fox. London, B. T. Batsford LTD, 1980, 320 p. — [12] LLOYD (H. G.) et ENGLUND (J.) : Reproductive cycle of the red fox in Europe. *J. Reprod. Fert.*, 1973, **19**, 119-130. — [13] MAC INTOSH (D. L.) : Reproduction and growth of the fox in the Canberra district. *CSIRO Wildl. Res.*, 1963, **8**, 132-141.

Acta Oecologica
Oecol. Applic., 1985, Vol. 6, n° 4, p. 287-302.

La capture expérimentale de carnivores de taille moyenne

*Le cas du renard (Vulpes vulpes Linné)
et du chat forestier (Felis silvestris Schreiber) en Lorraine*

F. Leger (**), M. Artois (*) et P. Stahl (***)

(*) Ministère de l'Agriculture, Direction de la Qualité, Services Vétérinaires,
Centre National d'Études sur la Rage (C. N. E. R.), B. P. 9, F 54220 Malzéville.

(**) Convention de recherche C. N. E. R.-Office National de la Chasse,
Académie et Société Lorraines des Sciences et

(***) Laboratoire de Biologie du Comportement, Faculté des Sciences, F 54000 Nancy.

RÉSUMÉ

Dans le cadre d'une étude éco-éthologique du renard et du chat forestier, les auteurs ont réalisé 96 captures de carnivores sauvages ou errants. Ils analysent ce résultat sous l'angle de l'efficacité, de la sélectivité et de l'innocuité des différents modes de piégeage. S'appuyant en particulier sur les observations faites à l'occasion de 1 873 nuits-pièges, ils aboutissent aux conclusions suivantes :

Le piège à palette et à mâchoires rondes (16 cm), se révèle être le piège le plus efficace pour les deux espèces visées. Les risques d'accident sont réduits à moins du tiers des captures en laissant un espace de 7 mm entre les mâchoires fermées et en ajoutant quelques autres modifications au modèle commercialisé. Le collet, moins efficace, se révèle aussi moins traumatisant si l'on place l'arrêtoir à 20-22 cm de l'extrémité. Ce mode de capture convient surtout pour le renard. Enfin, l'usage des trappes, peu efficaces, engendre un risque relativement faible d'accidents.

Le mode de capture le plus sélectif est l'emploi d'appâts vivants pour la capture de chats forestiers et le collet pour le renard. Selon le mode de capture, différentes espèces d'oiseaux ou de mammifères peuvent être involontairement capturées dans les pièges à mâchoires ou les trappes.

MOTS-CLÉS : Piégeage - Renard - Chat sauvage - Méthode - Piège à mâchoires - Collet - Chatière.

ABSTRACT

Capturing of foxes (*Vulpes vulpes*) and wild-cats (*Felis silvestris*) to feed them with transmitters, for a study of behavioural ecology of the former, the authors caught 96 wild or stray carnivores. Efficiency, selectivity and safety were examined. In particular, 1,873 night-traps showed the conclusions as follows:

Foot leg gripping trap is the more effective device for the two target species. Failure risks are minimized to the third by catching with the help of a 7 mm distance between the filed jaws, and other modifications. Snare, though less effective, are less dangerous (with the stop at 20-22 cm from the end). This capturing method is particularly convenient for foxes. Finally box traps, though little effective, carry also a failure risk.

The more selective catching method is the use of living bait for wild-cat capturing and snaring for fox. According to the method, different non target species of birds and mammals should be captured accidentally in leg-hold or box traps.

KEY-WORDS: Trapping - Red fox - Wild cat - Method - Steel jaw trap - Snare - Box trap.

I. — INTRODUCTION

Pour étudier le comportement d'occupation de l'espace du renard roux et du chat forestier, il a été nécessaire de mettre au point une technique de piégeage non traumatisante de ces carnivores. L'expérience de piégeurs professionnels nous a permis, à l'origine, de nous initier aux techniques utilisables. Mais, habituellement, les piégeurs se soucient peu d'éviter des blessures aux animaux capturés. Il a donc fallu choisir parmi ces techniques et les adapter à notre objectif et au terrain sur lequel nous devions travailler. D'emblée, certaines méthodes originales décrites antérieurement pour la capture non traumatisante du renard se sont révélées inapplicables dans nos conditions d'étude. Le terrier artificiel décrit par SPITTLER (1979) est bien trop coûteux et compliqué à mettre en œuvre, le furet mécanique de STORM & DAUPHIN (1965) inemployable dans les profonds terriers rencontrés sur notre terrain.

Le choix des modèles de pièges a été réduit au départ à ceux qui ne tuent pas les animaux, ce qui a permis d'éliminer un grand nombre d'engins. Trois possibilités semblaient convenir : les *pièges à palette* capturant par la patte, les *collets* et les *boîtes*. Dans cet article nous faisons le bilan des méthodes et des résultats obtenus entre 1978 et 1983. Les résultats font état de captures de carnivores variés, mais l'objectif était uniquement de capturer un renard ou un chat forestier.

Cet article ne fait pas état d'une étude expérimentale des modes de piégeage, mais constitue une présentation critique des techniques employées à des fins éco-éthologiques.

II. — MÉTHODES DE PIÉGEAGE

1. PRÉPARATION DU PIÉGEAGE

Comme cela est le cas pour d'autres espèces, toute la difficulté d'une capture consiste à obtenir d'un carnivore qui vit sur plusieurs centaines d'hectares, qu'il pose la patte, glisse le cou ou franchisse un passage ne mesurant que quelques cm² ou dm².

La présence des carnivores est repérée et identifiée à l'aide d'indices indirects, de la pose de « revoirs » installés sur les coulées ou d'observations nocturnes au phare. Une fois les meilleurs emplacements détectés, il faut s'efforcer d'attirer les animaux dans le piège. Les anciens auteurs (SEAGERS, 1944; CHAIGNEAU, 1948) distinguent deux étapes successives : la première cherche à détourner le prédateur de son chemin au moyen d'une stimulation olfactive, visuelle ou auditive, selon le rang d'efficacité; la seconde, au moyen d'un appât, doit orienter ses derniers pas vers le dispositif qui refermera sur lui le piège.

La complexité de la signification des messages olfactifs chez les carnivores conduit à redouter que des préparations à base d'urine ou de fèces (ROWE-ROWE & GREEN, 1981) ne provoquent des comportements paradoxaux, comme ceux que souligne CORNILLE (1978). Par exemple, le dépôt d'urine à proximité d'une cache de nourriture signifierait pour le renard que celle-ci a été exploitée et qu'elle ne présente plus d'intérêt (HENRY, 1977).

Nous nous sommes donc limités à une attraction directement liée à l'appât employé. Il s'agissait, pour les renards, de petits tas de fumier frais, régulièrement appâtés avec des têtes de poules. Pour les chats, l'appât le plus attractif était constitué par des pigeons vivants.

2. TYPES DE PIÈGES UTILISÉS

a) *Pièges à palette*

Le modèle principalement utilisé était un *piège à mâchoires rondes* de 16 cm, avec ressort en lame (Saint-Hubert, Paris, fabriqué par les Établissements M. Gallier, 61800 Tinchebray) (fig. 1 : 4). Il s'agit du demeurent du piège le plus utilisé en France.

Pour réduire les risques de blessure, les modifications suivantes ont été réalisées :

- Ressort assoupli par pressage dans un étau et laissé tendu pendant quelques mois avant la pose.
- Dents limées pour en diminuer la hauteur et laisser un espace de 4 à 7 mm entre les mâchoires fermées.
- Recul de la butée, à la base des mâchoires, pour limiter le risque de cisaillement en cas de prise à cet endroit.
- Emballage de chaque mâchoire dans une bande de caoutchouc découpée dans une chambre à air de voiture, fixée à l'aide de colle cyanolite.
- Fixation à l'extérieur des mâchoires de tampons de Valium (BALSER, 1965), à raison de un ou deux tampons par piège, à des doses variant de 200 à 500 mg de Valium N. D. pur (Diazépam) selon l'espèce à capturer. L'animal mord le tampon et absorbe le tranquillisant qui produit son effet en une vingtaine de minutes.

Trois autres modèles (fig. 1) ont été essayés de façon moins fréquente :

Un modèle *Victor* (Canada) aux mâchoires « carrées » (fig. 1 : 6).

Un « *Foot-snare* » canadien (NOVAK, 1979) ou suédois (ENGLUND, 1982). Dans les deux cas, la palette actionne un ressort qui tend un lacet enserrant l'extrémité de la patte de l'animal (fig. 1 : 5, 3).

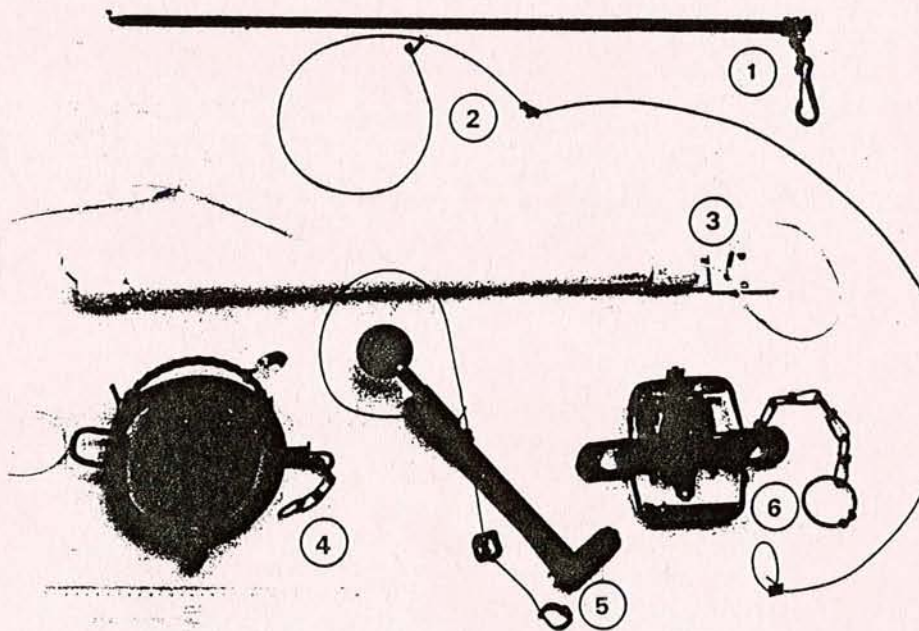


FIG. 1. — Différents dispositifs utilisés pour le piégeage.

1. Piquet de fixation des pièges.
2. « Piège-boucle à arrêtoir ».
3. « *Foot-snare* » de fabrication suédoise.
4. Piège à mâchoires modifié avec tampon de Valium.
5. « *Foot-snare* » de fabrication canadienne.
6. Petit « *Victor* » avec pattes métalliques ajoutées au bord des mâchoires.

b) *Collets*

Il s'agit du collet « *Fox-snare-Self Lock* » (fig. 1 : 2) réalisé à l'aide d'un câble d'acier, muni d'un dispositif anti-recul et d'un arrêtoir (A. FENN, Redditch, Grande-Bretagne). Ce dernier limite l'ouverture à un périmètre de 18 cm, ce qui évite de retenir des espèces plus petites et empêche l'étouffement des renards capturés. Nous l'avons dénommé « piège-boucle à arrêtoir ».

c) *Chatières*

Ce sont des couloirs grillagés de $1 \times 0,25 \times 0,25$ m. Au centre, une palette actionne la fermeture des deux portes coulissantes (Saint-Hubert, Paris). Ces portes ont été alourdies à l'aide de barres métalliques pour améliorer leur efficacité. Sur le même modèle, nous avons fait construire deux boîtes de $3 \times 1 \times 1$ m par un serrurier.

Enfin, des portes coulissantes ont été installées sur des cages grillagées de $2 \times 1 \times 1$ m, leur déclenchement étant produit par l'enlèvement de l'appât (RAPAPORT, 1979).

3. POSE DES PIÈGES (*)

a) *Piège à palette*

La technique de pose est comparable à celle de SEAGERS (1944) ou CHAIGNEAU (1984). Une pellicule de terre tamisée (3 à 5 mm) recouvre le piège et son environnement immédiat qui sont ensuite masqués par quelques feuilles ou herbes sèches de sorte que l'aspect du sol à l'emplacement du piège soit comparable à celui des alentours.

b) *Pièges-boucle à arrêtoir*

Ces pièges sont couramment employés en Grande-Bretagne (LLOYD, 1980). Leur construction est plus simple et leur pose plus aisée que celles du modèle décrit par NELLIS (1968). Les collets sont posés sur les passages naturels ou sur les coulées empruntées par les renards pour approcher les dépôts de fumier utilisés comme attractif. L'ouverture de la boucle est aussi grande que le permet l'arrêtoir : sa base est à environ 18 cm du sol (fig. 2) à la différence des collets à blaireau qui doivent être beau-

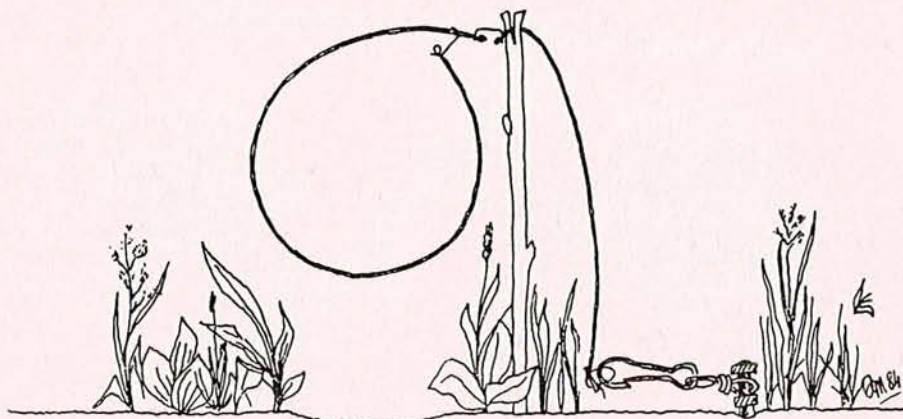


FIG. 2. — Schéma de pose du « piège-boucle à arrêtoir ».

(*) Certains des procédés de capture décrits (pose de piège à palette en coulée, recours à des appâts vivants, emploi de collets) ne sont pas conformes à la réglementation en vigueur en France. Une autorisation exceptionnelle de capture a été obtenue auprès de la Direction de la Protection de la Nature (Ministère de l'Environnement) à titre expérimental.

coup plus bas (CHEESEMAN & MALLINSON, 1980). Les coulées de cette dernière espèce sont systématiquement évitées pour limiter le risque de capture accidentelle. Il faut veiller à ce que, une fois pris, l'animal ne puisse se pendre ou s'étrangler dans une clôture ou des branches du voisinage.

c) *Chatières*

Les *petites chatières* (manufacturées) peuvent être tendues à côté d'une volière ou dans un passage naturel ou forcé (STUBBE, 1977).

Les *grandes boîtes-trappes* sont installées longtemps à l'avance, dans des sites paraissant favorables : lisière de forêt, bordure de haie, dépôt d'ordures. Elles sont appâtées régulièrement puis tendues lorsqu'apparaissent des signes de fréquentation.

d) *Fixation des pièges*

Après divers accidents liés à l'emploi de pièges attachés à des rondins de bois (double fracture, noyade), ainsi qu'à l'utilisation de chaînes longues, les pièges ont finalement été fixés à l'aide d'une chaîne courte (inférieure à 10 cm) attachée à un piquet solidement planté dans le sol (fig. 1 : I).

Un risque important d'accident demeure si le piège ne peut accompagner les mouvements de l'animal capturé. C'est pourquoi les pièges et lacets sont fixés au sol à l'aide de piquets métalliques de longueurs différentes selon la texture du sol. En outre, le piège a la double liberté de pouvoir tourner autour du piquet et sur lui-même, grâce à deux émerillons.

4. CONTRÔLE DES PIÈGES

La libération rapide des animaux capturés constitue un élément essentiel de garantie de captures non traumatisantes. Le comportement des prédateurs dans le piège est hautement variable (BERCHIELLI & TULLAR, 1980; ENGLUND, 1982). En règle générale, un séjour prolongé dans un piège complique ou aggrave les conséquences de la capture : érosion cutanée, fracture osseuse, cassure des dents, état de choc, refroidissement.

Certaines méthodes de piégeage (emploi d'un pigeon comme appât) permettent une surveillance presque permanente du piège. Sans avoir nécessairement recours au système téléométrique complexe décrit par BOILLOT & DUVAL (1983), on peut être immédiatement prévenu d'une capture : une partie mobile du piège est reliée à un aimant posé sur l'interrupteur magnétique d'un émetteur de radio-pistage (avec mise en marche ou arrêt de l'émetteur selon les cas).

En l'absence du système d'avertissement ci-dessus, les pièges sont relevés au moins chaque matin, avant le lever du jour; ils doivent parfois être contrôlés à distance au cours de la nuit, à l'aide d'un phare. Les pièges en terrain découvert sont neutralisés pendant la journée.

Les animaux piégés sont immobilisés sous une épaisseur de pêcheur à mailles métalliques, libérés du piège à palette ou du collet (après injection intra-musculaire d'une faible dose de Kétamine (Imalgène N. D.) de 10 mg/kg, si cela est nécessaire) et placés dans une caisse en bois à fond mobile. Les animaux sont alors examinés afin de rechercher les éventuels traumatismes résultant de la capture, effectuer des mesures biométriques et faire une ponction veineuse et un écouvillonnage buccal à des fins d'analyses bactériologiques.

Ils sont relâchés sur les lieux mêmes de la capture après un délai de quelques heures, nécessaire à la récupération totale de leurs facultés. Des soins sont pratiqués en cas de blessure légère. Un antibiotique à large spectre et à effet-retard est systématiquement injecté par voie I. M. (Terramycine 125 N. D.) pour prévenir les complications septiques de l'état de choc.

III. — RÉSULTATS

Les résultats exposés concernent l'efficacité et la sécurité du piégeage. Résumés sous forme de tableaux (I à VII), leur analyse fait ressortir les points suivants :

1) *Efficacité*

Au total, durant les six années d'étude, 96 carnivores sauvages ou errants ont été capturés, à l'aide de 5 modèles différents de pièges (tableau I). A deux reprises, en 1982 et 1983, l'effort de capture a fait l'objet d'un relevé précis permettant de juger de l'efficacité relative des différentes techniques (tableau II). Sur l'ensemble de ces cinq années, on peut porter le jugement suivant sur les différents modes de capture testés :

— En ayant recours au pré-appâtage, qui permet de tendre un piège uniquement au moment opportun, les pièges à palette posés dans un dépôt de fumier ou devant un oiseau-appât sont remarquablement efficaces et permettent une capture en quelques jours. Le recours à l'oiseau-appât confère une sélectivité presque totale à cette méthode puisque le piège n'est tendu qu'après avoir constaté la fréquentation du site par un chat forestier. En revanche, ce sont surtout des renards qui sont pris devant des tas de fumier, mais tous les autres carnivores courent le risque d'y être capturés.

TABLEAU I. — Résultats globaux des captures par espèce et par type de piège pour 6 années de piégeage consécutives (1978-1983).

Types de pièges \ Espèces	Renard	Chat forestier	Fouine	Martre	Putois	Blaireau	Chat domestique errant	Chien domestique	Totaux par types de pièges
Pièges à palette (sans distinctions de modifications)	20	17	7	5	1	1	1		52
Pièges " Victor "				1			1		2
Pièges boucles à arrêtoir	6					8		2	16
Chatières		9	1	9	1		1		21
Boîtes trappes		3					1	1	5
Totaux par espèces	26	29	8	15	2	9	4	3	96

— Le piégeage en coulée est connu pour manquer de sélectivité. Ainsi, même en contrôlant la fréquentation des voies à l'aide de revoirs, il n'est pas rare de prendre une espèce non visée, surtout avec des pièges à palette.

— Les collets se révèlent être beaucoup plus sélectifs pour le renard que les pièges à palette. Seules sont à craindre des captures de chiens errants ou de blaireaux lorsque sont respectées les indications données ci-dessus. La différence d'efficacité, en nombre de captures par nuits-pièges, est compensée par une grande facilité d'emploi, lorsque les coulées sont suffisamment nombreuses.

— L'usage des trappes est caractérisé par une faible rentabilité. Ainsi CORBETT (1979) évalue à 280 nuits-pièges l'effort nécessaire à la capture d'un chat forestier dans une chatière. SPITTLER (1976) confirme leur inefficacité pour la capture de renards. Celle-ci n'est possible qu'exceptionnellement dans une grande boîte-piège (BALLIF, 1980). L'avantage de ce mode de piégeage réside dans un contrôle relativement aisé,

TABLEAU II. — Captures de carnivores effectuées de janvier à avril 1982
et de février à octobre 1983 avec différents types de pièges.

Efficacité Types de pièges	Nombre de nuits-pièges	Nombre de captures								Total captures tous carnivores	Nombre de nuits-pièges pour capturer un carnivore
		Renard	Chien errant	Chat forestier	Chat domestique errant	Blaireau	Martre	Fouine	Putois		
Piège à mâchoires modifié	169	3		6			3	2	1	15	Piège à palette 11,5
" Victor " canadien	6				1					1	
" Foot-snare " canadien	9									0	
Piège-boucle à arrêttoir	730	5	2			2				9	81,1
Chatières	855			3	2		2		1	8	106,5
Boîtes-trappes	104				1					1	

TABLEAU III. — Blessures causées par les pièges à palette de 16 cm de diamètre pour 20 captures de renards (*Vulpes vulpes*) réalisées durant différentes périodes de piégeage étalées sur 6 années consécutives : état de la patte captive en fonction des modifications apportées au piège et de son mode d'installation et de contrôle.

N° de la capture	Sexe	Date	Blessure	Modifications du piège	Fixation du piège	Chaine de fixation	Contrôle du piège.	
1	Femelle	08.03.1978	+++	Mâchoires avec dents mais emballage de caoutchouc	Piquet fixé	1 m de long et plus	Relevé au lever du jour	
2	Femelle	24.03.1978	0		Attaché à une branche			
3	Femelle	31.01.1979	+++					
4	Mâle	21.02.1979	+++					
5	Mâle	06.03.1979	+++					
6	Mâle	01.02.1980	+++	Aucune modification	Piquet fixé			
7	Mâle	06.02.1980	0					
8	Femelle	26.02.1980	0	Mâchoires limées espace de 0,7 cm et emballage de caoutchouc fixé avec du fil de fer	Piquet " tournant " avec double émerillon	10 cm au maximum		
9	Mâle	15.05.1980	0					
10	Mâle	03.11.1980	0					
11	Femelle	03.11.1980	0					
12	Femelle	03.11.1980	++					
13	Femelle	18.02.1981	+					
14	Femelle	25.02.1981	+++					
15	Femelle	11.03.1981	0					
16	Femelle	25.03.1981	+					
17	Mâle	08.04.1981	0					
18	Mâle	24.01.1982	0 (x)	Idem mais caoutchouc collé				(1)
19	Femelle	31.01.1982	+++ (x)					(2)
20	Femelle	31.03.1983	+++ (xx)					

0 aucune blessure

+ blessure superficielle

++ blessure profonde (tendons ou os apparents)

+++ fracture

(1) Surveillance le soir et blocage à partir de minuit

(2) un relevé vers 23 h et un autre au lever du jour

(x) sans tampon de Valium

(xx) piège posé sans couverture de terre.

TABEAU IV. — Blessures causées par les pièges à palette de 16 cm de diamètre pour 17 captures de chats forestiers (*Felis silvestris*) réalisées durant différentes périodes de piégeage étalées sur 4 années consécutives : état de la patte captive en fonction des modifications apportées au piège et de son mode d'installation et de contrôle.

N° de la capture	Sexe	Date	Blessure	Modifications du piège	Fixation du piège	Chaîne de fixation	Contrôle du piège
1	Mâle	16.01.1980	0	Mâchoires non modifiées	Piquet fixé	1 m de long et plus	Au lever du jour
2	Mâle	25.01.1980	0		Branche		
3	Mâle	25.01.1980	0				
4	Mâle	26.02.1980	(1) + + +	Mâchoires limées avec caoutchouc fixé par du fil de fer	Piquet " tournant " avec double émerillon	10 cm au maximum	Le soir + blocage à minuit
5	Femelle	17.12.1980	0				
6	Mâle	06.03.1981	0				
7	Mâle	17.03.1981	0				
8	Mâle	20.03.1981	0				
9	Mâle	20.04.1982	0 (x)				
10	Mâle	29.08.1982	0 (x)				
11	Femelle	07.09.1982	0 (x)				
12	Mâle	10.09.1982	0 (x)				
13	Mâle	14.03.1983	0				
14	Mâle	17.03.1983	0				
15	Mâle	26.03.1983	0				
16	Femelle	03.04.1983	(2) + + +			(4)	
17	Femelle	30.04.1983	(3) + + + (xx)				

(1) Fracture postérieure à la mort. Noyé dans un ruisseau à 300 m du piège.

(2) Relâchée avec attelles. Automutilation du membre observé un mois plus tard. Survie constatée le 29 Novembre 1983 et en Mars 1984.

(3) Relâchée avec attelles. Récupération fonctionnelle probable du membre. Survie constatée le 08 Août 1983 et au printemps 1984.

(4) Surveillance permanente grâce à un émetteur de radio-pistage (voir texte).

0 Aucune blessure + Blessure superficielle ++ Blessure profonde +++ Fracture

(x) Sans tampon de valium (xx) Sans couverture du piège par une pellicule de terre.

TABLEAU V. — Blessures causées par les pièges à palette de 16 cm (sauf mention spéciale) pour 17 captures de carnivores autres que renards (*Vulpes vulpes*) et chats forestiers (*Felis silvestris*) durant différentes périodes de piégeage étalées sur 5 années : état de la patte captive en fonction des modifications apportées au piège et de son mode d'installation et de contrôle.

N° de la capture	Espèces	Sexe	Date	Blessure	Modifications du piège	Fixation du piège	Chaine de fixation	Contrôle du piège	
1	Martre	?	23.02.1979	+++	Mâchoires non modifiées + caoutchouc	Libre + branche	1 m de long et plus		
2	Martre	Mâle	23.02.1979	+		Piquet fixé			
3	Fouine	Mâle	26.01.1980	0					
4	Martre (1)	Mâle	02.02.1980	0					
5	Fouine	Femelle	04.11.1980	0	Mâchoires limées + caoutchouc	Piquet " tournant " avec double émerillon	10 cm au maximum	Au lever du jour	
6	Fouine	Mâle	18.12.1980	+++					
7	Blaireau	Femelle	25.02.1981	0					
8	Martre	Mâle	12.03.1981	0					
9	Fouine	Mâle	25.03.1981	+++					
10	Martre	?	06.04.1981						
11	Chat domest. errant	Mâle	07.1981	0					
12	Fouine	Mâle	20.03.1981	0					
13	Martre	Femelle	26.01.1982	0	caoutchouc collé				Le soir et blocage à minuit
14	Chat dom. errant (1)	?	19.02.1982	0	sans modification				(2)
15	Fouine	?	14.03.1983	0	caoutchouc collé				(3)
16	Fouine	Femelle	03.09.1983	0					(2)
17	Putois	Mâle	25.03.1983	0					

(1) Individu pris dans un petit piège à palette carré (Victor). (2) : Relevé vers 23 h et au lever du jour (3) : Relevé au lever du jour

0 : Pas de blessure + : Blessure superficielle ++ : Blessure profonde +++ : Fracture

combiné à une possibilité d'installation prolongée. Dans ces conditions, son emploi reste une bonne technique pour la capture de félidés ou de mustélidés ou encore de chiens errants.

2) Sécurité

Les résultats sont présentés sous forme de trois tableaux (III, IV, V) concernant les pièges à palette de type Saint-Hubert modifié, et de deux autres pour les collets et chatières (tableaux VI et VII).

TABLEAU VI. — *Bilan des accidents et de la mortalité liés à l'utilisation des pièges-boucle à arrêtoir pour des périodes de piégeage étalées entre le 15 mars 1982 et le 15 septembre 1983.*

N° de la capture	Espèces	Sexe	Date	Poids des captures (en kg)	Remarques
1	Renard	Mâle	21.03.1982	?	
2	Renard	Mâle	22.03.1982	7.1	
3	Blaireau	Mâle	27.03.1982	11.0	Trouvé mort étranglé
4	Chien domestique	?	01.04.1982	?	
5	Chien domestique	Mâle	04.04.1982	?	
6	Blaireau	Femelle	05.04.1982	11.3	
7	Renard	Femelle	11.04.1982	5.2	Animal pris par le ventre - Pas de blessure
8	Renard	Femelle	06.08.1982	5.9	
9	Blaireau	Femelle	13.03.1982	11.0	
10	Blaireau	Mâle	20.08.1982	8.5	Animal pris par le ventre - Pas de blessure
11	Blaireau	Mâle	27.08.1982	14.0	Trouvé mort étranglé
12	Blaireau	Mâle	02.09.1982	9.3	
13	Blaireau	Mâle	05.09.1982	9.3	
14	Renardeau	Femelle	29.06.1983	?	
15	Renardeau	?	08.07.1983	?	Petites plaies liées à la proximité d'une clôture en barbelés - Relâché après soins
16	Blaireau	?	09.08.1983	?	Trouvé mort étranglé

Pour le renard, sur 20 captures à l'aide de pièges à palette, 11 ont été faites sans blessures ou avec des blessures bénignes. Six autres captures ont eu lieu à l'aide de pièges-boucle à arrêtoir, pour lesquelles une seule blessure, sans gravité, a été constatée.

Toutes les tentatives (5) de relâchers de renard avec une patte fracturée, après des soins de complexité variable (simple attelle ou amputation), se sont soldées par des échecs. Lorsque le devenir de l'animal a pu être observé, la survie a varié de quelques heures (pas de récupération du choc) à une dizaine de jours.

Pour le chat forestier, trois accidents graves sont survenus sur 17 captures (dont une seule mort, par noyade) dans le cas d'emploi de pièges à palette. Avec les différents modèles de trappes, deux accidents mortels sont à déplorer pour 13 captures : dans un cas l'animal est mort au moment de la tranquillisation, dans l'autre cas il a été pris sous la lourde porte de la boîte en tentant de s'enfuir (fermeture trop lente).

TABLEAU VII. — Bilan des accidents et de la mortalité liés à l'utilisation des trappes (3 modèles) pour différentes périodes de piégeage étalées sur 5 années (1979-1983).

N° de la capture	Espèces	Sexe	Date	Remarques
<i>a) Chatières manufacturées</i>				
1	Chat forestier	Femelle	27.02.1979	
2	Chat forestier	Femelle	02.03.1979	Accident anesthésique
3	Chat forestier	Femelle	06.03.1979	
4	Martre	?	12.04.1979	
5	Martre	?	23.04.1979	
6	Chat forestier	Mâle	16.07.1981	
7	Martre	Mâle	18.07.1981	
8	Martre	Mâle	20.07.1981	Mort d'épuisement (état de choc)
9	Chat forestier	Mâle	26.08.1981	
10	Martre	Mâle	14.03.1982	
11	Fouine	Femelle	22.03.1982	
12	Chat forestier	Femelle	29.03.1982	
13	Martre	Mâle	10.02.1983	
14	Chat forestier	Mâle	15.02.1983	
15	Martre	Mâle	07.03.1983	
16	Martre	Mâle	22.06.1983	
17	Martre	?	07.07.1983	
18	Chat forestier	Femelle	10.07.1983	
19	Chat forestier (chaton)	Mâle	01.10.1983	
20	Putois	Mâle	14.10.1983	
21	Chat forestier (chaton)	Femelle	31.10.1983	
<i>b) Grandes chatières (boîtes à fouve) 3 x 1 x 1 m</i>				
1	Chat forestier	Mâle	20.05.1980	
2	Chien domestique	?	05.1980	
3	Chat forestier	Femelle	12.03.1982	Tuée par la porte qui est tombée sur le dos de l'animal à la fermeture
4	Chat domestique errant	?	09.04.1982	
<i>c) Cages - pièges grillagées 2 x 1 x 1 m</i>				
1	Chat forestier	Mâle	18.04.1979	

Les deux femelles ayant subi une fracture ont repris une existence normale, comme en témoigne leur survie constatée pendant plusieurs mois, notamment en période hivernale.

En ce qui concerne les espèces piégées accidentellement, sur 17 captures de mustélidés ou de chats errants, 3 martres ou fouines ont été blessées gravement lors de la capture par pièges à palettes et 3 blaireaux s'étranglèrent dans des collets. Dans ce dernier cas, la circonférence du collet fermé (18 cm) était trop petite pour le cou de l'animal (mâle adulte).

L'examen global des tableaux permet d'évaluer approximativement le danger présenté par l'emploi des différents modèles de pièges. Quinze blessures graves se sont produites pour 54 captures de carnivores à l'aide de pièges à mâchoires (28 %), 3 accidents mortels pour 16 captures au moyen de pièges-boucle à arrêtoir (19 %) et 3 autres pour 26 captures dans des trappes (12 %). Ceci confirme donc le danger lié à l'emploi de pièges à mâchoires, mais souligne qu'aucun mode de piégeage n'est totalement bénin.

L'emploi des collets (= pièges-boucle à arrêtoir) implique de veiller à placer l'arrêtoir à 20-22 cm de l'extrémité; celui des chatières impose d'effectuer le transfert de l'animal captif dans une caisse avec douceur, manœuvre aisée quand il s'agit de chats forestiers ou errants, et de garantir la possibilité de fermer les portes très rapidement, par exemple en laissant celles-ci ouvertes seulement à mi-hauteur.

Formuler des conseils pratiques afin de limiter les traumatismes lors de l'emploi de pièges à palette est beaucoup plus délicat. Notons tout d'abord que nos résultats sont insuffisants pour porter un jugement définitif sur l'efficacité et l'innocuité des différents types de « Foot-snares ». Les données de la littérature sont contradictoires : BERCHIELLI & TULLAR (1980) sont pour le moins sceptiques quant à l'intérêt de ces pièges comparés au piège à mâchoires de type « Victor », mais NOVAK (1979) et ENGLUND (1982) formulent un avis contraire. Un modèle (« lacet de patte ») adapté aux conditions de la pratique du piégeage (expérimental ou non) en France reste à mettre au point.

L'inconvénient du petit modèle de piège à mâchoires carrées « Victor » réside dans la faible dimension de sa palette ($\varnothing = 5$ cm). Son innocuité semble comparable à celle du « Foot-snare » lorsqu'il est modifié par adjonction d'une bande métallique augmentant la surface pressant la patte (BERCHIELLI & TULLAR, 1980).

Au total, les accidents qui se sont produits avec des pièges à mâchoires Saint-Hubert 16 cm modifiés sont plus fréquents pour le renard que ceux signalés, pour cette espèce ou pour d'autres canidés, lorsque les pièges employés sont de type « Victor » de différentes tailles (les pourcentages suivants sont calculés par rapport au nombre total des captures) :

Cette étude (1978-1983)	Renard	45 % de blessures graves
NOVAK (1979)	Renard	32 % de blessures graves
BERCHIELLI & TULLAR (1980)	Renard	37 % de blessures graves
ENGLUND (1982)	Renard	30 % de fractures
KOLENOSKY & JOHNSTON (1967)	Loup	2 blessures légères sur 28 captures
NELLIS (1968)	Coyotte	39 % de blessures graves
ROWE-ROWE & GREEN (1981)	Chacal	20 % de blessures graves

Le caractère vulnérant de ce modèle de piège semble donc devoir être incriminé.

Les résultats de la présente étude deviennent comparables à ceux de la littérature si l'on ne tient compte que des 13 captures réalisées avec des pièges dont les dents étaient limées (4 blessures graves, soit 31 %).

L'emploi d'un tampon de Valium semble diminuer le risque d'accident par fracture, mais il comporte un risque d'intoxication grave (BALSER, 1965; NELLIS, 1968), essentiellement pour les félins, ou de mort par refroidissement ou « coup de chaleur » par défaillance de la régulation thermique (le réveil peut prendre 48 h et plus).

Les fractures semblent se produire au moment de la fermeture du piège, et le risque est en rapport avec l'état physiologique de l'individu capturé : fragilité osseuse chez les jeunes ou les femelles en gestation ou lactation. Mais elles peuvent aussi survenir ou être aggravées lors d'un séjour trop long dans le piège, surtout si la mobilité de celui-ci est réduite (blocage des émerillons, chaîne trop longue et emmêlée, accumulation de terre glaise sur le piège).

L'emballage de caoutchouc doit être collé aux mâchoires pour ne pas être arraché rapidement par l'animal. Les mâchoires en acier non protégées, même limées, provoquent en effet une érosion cutanée, qui va en s'aggravant à mesure que le temps passe.

Le risque de capture accidentelle est faible si les pièges sont détendus pendant la journée (oiseaux) et si on ne piège ni aux abords de charniers (sanglier) ni en coulée (chevreuil), mais les captures d'écureuils ou de hérissons ne sont pas rares avec ces pièges à mâchoires. Il en va de même pour les passereaux, hérissons et rongeurs dans les chatières. Un autre danger imparable résulte du vol et de la repose de ces pièges ou de la tendue d'un piège neutralisé, par un tiers inconnu.

IV. — CONCLUSIONS

Toute manipulation d'un animal sauvage comporte un risque de traumatisme. Lorsque l'objectif de l'étude le justifie, le recours au piégeage d'un carnivore nécessite dans l'état actuel de nos connaissances techniques un choix « cornélien » entre sécurité et efficacité. En effet, il ressort de nos observations que le piège à mâchoires demeure incontestablement la technique la plus efficace; le risque d'accident grave peut être réduit au tiers des captures si les mâchoires fermées laissent subsister entre elles un espace de 4 à 7 mm.

Les autres facteurs signalés ci-dessous doivent à notre avis être pris en considération pour réduire l'effet traumatique du piégeage :

Facteurs tenant à l'animal

- 1) Espèce : le renard est une espèce très fragile.
- 2) Sexe : les femelles en lactation sont très fragiles.
- 3) Age : les jeunes en croissance sont très fragiles.

Facteurs climatiques

4) Température : les températures extrêmes augmentent le risque de gelures ou de coups de chaleur.

5) Pluie : la pluie entraîne un refroidissement de l'animal capturé (risque augmenté à la saison de reproduction et pendant l'allaitement des jeunes, cf. 2 et 3).

Facteurs liés à la fixation du piège

- 6) Une chaîne très courte limite les risques de traumatismes.
- 7) Le double émerillon et le « piquet tournant » permettent la mobilité de l'animal autour du point de piégeage.

Facteur lié à la couverture du piège

- 8) Une pellicule de terre tamisée amortit le choc des mâchoires.

Facteurs liés au piège lui-même

- 9) Un écart minimum entre les mâchoires de 7 mm limite le cisaillement.
- 10) La souplesse de la détente évite les chocs violents.
- 11) L'emballage par du caoutchouc collé évite l'érosion cutanée du membre.
- 12) La butée basse réduit le risque de pincement.
- 13) Le tampon de Valium bien dosé (à proscrire pour les félins) limite le stress de capture et les risques de fractures de l'animal qui se débat.

Facteurs liés au contrôle des pièges

- 14) Les relevés fréquents et rapides, la surveillance permanente (si possible) limitent le stress de la capture.
- 15) Les relevés avant le lever du jour et la détente des pièges pendant la journée évitent de capturer des sujets appartenant à d'autres espèces.

Les trois premières rubriques échappent en grande partie au contrôle du piégeur et constituent un risque difficile à réduire. La maîtrise des 12 autres paramètres n'est pas chose aisée et la défaillance au niveau d'un seul d'entre eux peut entraîner un accident. On comprend mieux dans ces conditions que des traumatismes, en théorie évitables, se produisent trop souvent.

Pour le renard, la méthode de capture la plus satisfaisante parmi celles actuellement disponibles réside incontestablement, dans l'emploi du piège-boucle à arrêtoir. Pour le chat forestier, le recours au piège à mâchoires avec appât vivant, en dehors de la saison de reproduction, et l'emploi de chatière à fermeture rapide semblent les mieux adaptés.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été rendue possible par une convention de recherche avec l'Office National de la Chasse et un contrat avec la Mission des Études et de la Recherche en Environnement, ainsi que grâce à l'appui technique de l'Entente Interdépartementale de Lutte contre la Rage. Nous tenons en outre à remercier pour leur aide sur le terrain ou au laboratoire : MM. BARBILLON, BARRAT, DEMERSON, GÉRARD et RITLÉNG. Enfin, nous remercions les lecteurs pour leurs critiques d'une première version de ce texte.

BIBLIOGRAPHIE

- BALLIF C., 1980. — *Problèmes posés par l'étude de l'activité alimentaire des petits carnivores. Application à l'étude de l'activité locomotrice et de l'alimentation de deux carnivores : le renard et la genette servaline*. D. E. A. d'Écologie, Université Pierre-et-Marie-Curie, Paris VI, 44 p.
- BALSER D. S., 1965. — Tranquillizer tabs for capturing wild carnivores. *J. Wildl. Manage.*, **29**, 3, 438-442.

- BIRCHILLI L. T. & TULLAR B. F., 1980. — Comparison of a leg-snare with a standard leg-gripping trap. *N. Y. Fish & Game J.*, **27**, 1, 63-71.
- BOILLOT F. & DUVAL D., 1983. — Surveillance à distance des pièges destinés à la capture des animaux sauvages. *Rev. Écol. (Terre et Vie)*, **37**, 2, 259-265.
- CHAIGNEAU A., 1948. — *Capture des animaux à fourrure et des rapaces*. La Maison Rustique, Paris, 214 p.
- CHEESEMAN C. L. & MALLINSON P. J., 1980. — Radiotracking in the study of bovine tuberculosis in badgers. In: C. J. AMLANER & D. MACDONALD, Eds., *A handbook on biotelemetry and radio-tracking*. Pergamon Press, Oxford, p. 649-656.
- CORBETT L. K., 1979. — *Feeding ecology and social organization of wildcats (Felis silvestris) and domestic cats (Felis catus) in Scotland*. Ph. D. Thesis, Aberdeen, 296 p.
- CORNILLE Y., 1978. — *Les phéromones du renard. Support d'une prophylaxie antirabique rationnelle*. Thèse Méd. Vét., Créteil, 51 p.
- ENGLUND J., 1982. — A comparison of injuries to leg-hold trapped and foot snared red foxes. *J. Wildl. Manage.*, **46**, 4, 1113-1117.
- HENRY J. D., 1977. — The use of urine marking in the scavenging behavior of the red fox. *Behaviour*, **61**, 82-106.
- KOLENOSKY G. B. & JOHNSTON D. H., 1967. — Radiotracking timber wolves in Ontario. *Am. Zool.*, **7**, 289-303.
- LLOYD H. G., 1980. — The control of foxes. Snares-traps. In: *The red fox*. Batsford Ltd., London, p. 205-211.
- NELLIS C. H., 1968. — Some methods for capturing coyotes alive. *J. Wildl. Manage.*, **32**, 2, 402-405.
- NOVAK M., 1979. — The new foot-snare live-trap and the leg-hold trap. A comparison. *Ontario Fish & Wild. Rev.*, **18**, 3, 12-22.
- RAPAPORT P., 1979. — *Contribution à l'étude du chat sauvage et des mammifères carnivores en Lorraine*. Mémoire de fin de 3^e année, Office National de la Chasse-École Nationale Supérieure d'Agronomie et des Industries Alimentaires, Nancy, 192 p.
- ROWE-ROWE D. T. & GREEN B., 1981. — Steel-jawed traps for live capture of black-backed jackals. *S. Afr. J. Wildl. Res.*, **11**, 2, 63-65.
- SEAGERS C. B., 1944. — The fox in New York. XI. Fox trapping. *N. Y. State Cons. Dept. Ed. Bull.*, 58-73.
- SPITTLER H., 1976. — Untersuchungen über Möglichkeiten des Lebendfangs von Füchsen zur Immunisierung gegen Tollwut. *Z. Jagdwiss.*, **22**, 161-169.
- SPITTLER H., 1979. — Entwicklung einer Falle zum Lebendfang von Füchsen. *Z. Jagdwiss.*, **25**, 230-237.
- STORM G. L. & DAUPHIN K. P., 1965. — A wire ferret for use in studies of foxes and skunks. *J. Wildl. Manage.*, **29**, 3, 625-626.
- STUBBE M., 1977. — *Raubwild, Raubzeug Krähenvögel. Grundlagen der Bewirtschaftung*. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin, 184 p.

METHODE D'INTERPRETATION STATISTIQUE DU RYTHME D'ACTIVITE DE CARNIVORES SUIVIS PAR RADIO-PISTAGE

M. AUBERT *, M. ARTOIS * et P. STAHL **

Ce travail (1) s'inscrit dans un programme visant une meilleure définition des exigences écologiques du Renard roux (*Vulpes vulpes*) et du Chat forestier (*Felis silvestris*), avec pour finalité la mise au point de règles de gestion de leurs populations dans le cadre de la prophylaxie sanitaire de la rage et de l'aménagement cynégétique.

Nous exposons une méthode d'analyse du rythme d'activité des renards et des chats forestiers suivis par radio-pistage. Cette analyse est assurée au Centre National d'Etudes sur la Rage par un ensemble de programmes informatiques de saisie et traitement des données. Ce progiciel qui fera l'objet d'une publication ultérieure ne sera pas ici décrit dans son ensemble.

MATERIEL ET METHODES

Prise d'information sur le terrain. Celle-ci ayant été décrite par ailleurs (Artois et Aubert, 1983), nous rappelons seulement qu'après leur capture les animaux sont équipés de colliers émetteurs et relâchés. Leur localisation est effectuée à l'aide de différentes antennes, environ tous les quarts d'heure au cours de périodes de vingt-quatre heures, ou approximativement toutes les 4 heures sur des périodes de quatre jours. Ces périodes ne sont pas nécessairement en continuité. De plus, les intervalles de temps séparant chaque localisation sont autant que possible réglés sur l'amplitude des déplacements observés de l'animal, des déplacements rapides nécessitant des localisations plus réquentes.

Gestion de l'information au laboratoire. Le stockage et le traitement des données ont été organisés sur micro-ordinateur Apple II et sur Victor S1. Le langage utilisé est un Basic (Applesoft ou Microsoft selon le cas).

L'enregistrement et la mise à jour des fichiers de données ont été conçus sur un mode conversationnel, de manière à dégager au mieux l'opérateur non informaticien des contraintes de cette discipline.

* Ministère de l'Agriculture, Direction de la Qualité, Services Vétérinaires, Centre National d'Etudes sur la Rage, B.P. 9, F 54220 Malzéville.

** Convention C.N.E.R.-O.N.C.-Académie et Société Lorraines des Sciences-Laboratoire de Biologie du Comportement de l'Université de Nancy.

(1) Travail effectué dans le cadre d'une convention de recherche avec l'Office National de la Chasse.

Les données entrées étaient pour un animal donné : le numéro du relevé, ses coordonnées géographiques et chronologiques (date, heure), la régularité du signal, la précision du relevé et le type de végétation fréquenté par l'animal (lorsqu'un contact visuel pouvait être établi).

En plus de la constitution des fichiers de données, leur contrôle et leur correction éventuelle, le progiciel assure leur interprétation :

— utilisation de l'espace par l'animal pisté : cartes de présences, trajets, étude des surfaces fréquentées en fonction de leurs caractéristiques phytosociologiques ;

— utilisation du temps : ce dernier point sera le seul exposé.

EVALUATION DE L'ACTIVITE CIRCADIENNE MOYENNE : LES PROBLEMES POSES ET LES SOLUTIONS ADOPTEES

1") *La distance séparant deux localisations consécutives est une sous-estimation biaisée de l'activité locomotrice.*

Comme Bideau *et coll.* (1983), il importe d'abord de préciser que la méthode de pistage employée ne peut nous renseigner précisément sur l'activité locomotrice à proprement parler. Nous ne pouvons que mesurer les changements de position de l'animal sur le terrain d'étude, sans préjuger du cheminement suivi. Nous parlerons donc de la mesure d'un déplacement ou d'un indice d'activité locomotrice, étant bien entendu que cet indice sera toujours une sous-estimation de l'activité locomotrice réelle, sous-estimation d'autant moins biaisée que l'intervalle entre deux relevés sera bref et que la trajectoire de l'animal suivi sera rectiligne. Malheureusement le biais de cette estimation n'est pas systématique, puisqu'il dépendra lui-même de deux facteurs :

— Le comportement de l'animal pisté : par exemple des déplacements continus et assez rectilignes d'un point de repos à une zone de chasse seront mieux appréciés que des déplacements louvoyants sur cette zone.

— Le rythme des relevés, qui est guidé par la disponibilité des hommes de terrain plus souvent qu'il n'est théoriquement souhaitable.

Pour répondre respectivement à ces contraintes le statisticien doit adopter la démarche suivante :

— Examiner les interprétations chiffrées des déplacements à la lumière d'observations supplémentaires sur le comportement de l'animal pisté.

— Définir le délai-seuil entre deux relevés au-delà duquel un changement de localisation de l'animal ne permet pas la déduction d'un trajet linéaire quelque peu vraisemblable.

Un tel délai ne pouvant être fixé *a priori*, c'est l'opérateur qui sera amené à le préciser à l'écran. L'expérimentateur garde ainsi la possibilité d'étudier de manière pragmatique la stabilité du tracé des spectogrammes d'activité, en fonction des contraintes qu'il peut imposer au tri d'une même série de données.

2") *Comment à partir de sondages effectués à rythme irrégulier pendant quelques jours, établir un diagramme qui rende compte de l'activité moyenne circadienne pour cette période ?*

La manipulation de données discontinues prises à intervalles variables exige une grande prudence. La figure 1 b schématise les deux types d'écueils

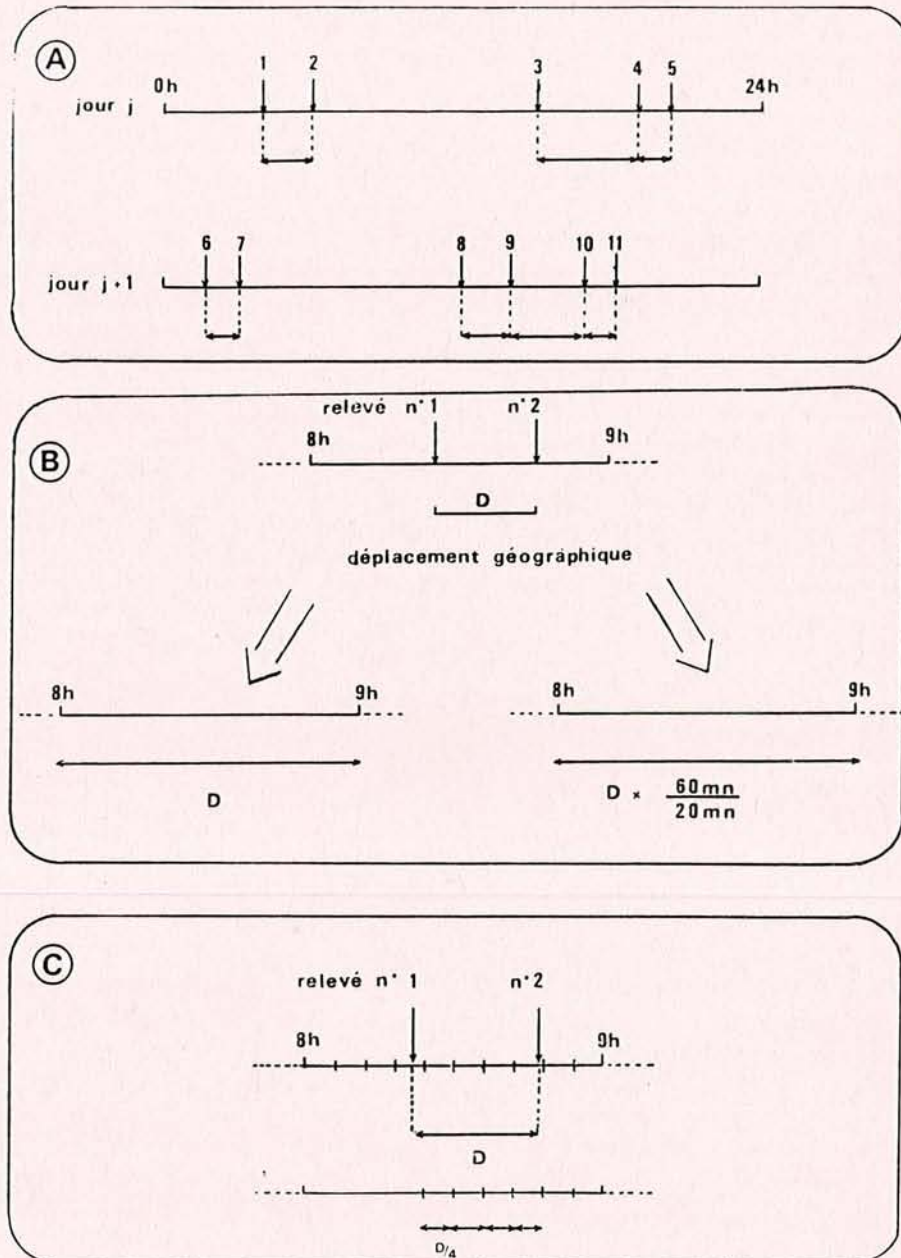


Figure 1. — a) Mesure discontinue et arythmique des changements de localisation de l'animal radio-pisté. Des intervalles de temps trop longs entre les localisations 2 et 3, 5 et 6, 7 et 8 n'autorisent pas la prise en compte de déplacements apparents de l'animal. L'arythmicité des temps de localisation pose le problème d'une méthode permettant de déduire le profil des déplacements moyens journaliers. b) Deux méthodes non admissibles pour l'estimation de l'activité locomotrice. c) Solution adoptée : le découpage des intervalles entre observations selon une échelle prédéfinie. Les heures sont arrondies au plus près de ces graduations : celles-ci étant en dixième d'heure, l'imprécision de la mesure du temps introduite par cette méthode est toujours inférieure à 3 minutes. Les calculs de sommes et de moyennes, peuvent alors être effectués sur chacune des 240 périodes de 6 minutes qui composent la journée.

qui doivent être évités. Supposons que l'on mesure un déplacement (d) entre deux relevés consécutifs séparés de 20 minutes : ne disposant que de ces deux relevés pour l'heure entière, on peut être tenté d'extrapoler à celle-ci le déplacement observé $= d \times 60/20$. Ceci signifierait que l'animal se serait déplacé pendant 40 minutes où aucune observation n'a été faite, à la même vitesse que pendant les 20 minutes d'observation. Il serait tout aussi arbitraire de réduire le déplacement horaire au déplacement mesuré pendant ces 20 minutes, sous le seul prétexte que celles-ci sont incluses dans l'heure. Ceci signifierait que l'animal ne se serait déplacé qu'au moment où on a cherché à le localiser.

La solution proposée ici consiste à admettre les conventions simplificatrices suivantes :

a) Entre deux localisations chronologiquement très proches (6 minutes) le déplacement est considéré constant et uniforme.

b) Le nyctémère étant divisé en périodes de 6 minutes les déplacements observés pendant ces périodes sont sommés.

Les déplacements observés ayant été effectués à des moments qui ne coïncident pas nécessairement avec ce découpage, il est nécessaire de recadrer ceux-ci : lorsque la période de déplacement recouvre partiellement une période de 6 minutes, l'extrapolation au reste de cette période n'est effectuée que dans le cas où la fraction de la période non couverte n'excède pas 3 minutes. Dans le cas contraire, cette mesure n'est pas prise en compte. Ce procédé équivaut pratiquement à centrer les données sur une échelle de 6 minutes, sans que cela entraîne ni perte d'information appréciable, ni surévaluation ou sous-évaluation systématiques des déplacements effectués (Figure 1 c).

RESULTATS

Le logiciel assure trois sorties graphiques : en fonction de chacune des 240 périodes de 6 minutes qui composent un jour, sont représentés : la moyenne des déplacements (effectués pendant 6 minutes), le nombre de déplacements mesurés, l'écart-type de ceux-ci (Fig. 2).

Plusieurs données résument encore l'analyse : le déplacement moyen circadien, divisé lui-même en déplacement nocturne et déplacement diurne.

La qualité de l'échantillonnage est mesurée :

— Par le pourcentage du nombre de périodes de 6 minutes pour lesquelles une mesure au moins a été effectuée, rapportée au nombre de périodes de 6 minutes nocturnes ou diurnes ; ces pourcentages sont appelés, selon le cas, couverture diurne ou couverture nocturne.

— Par la moyenne et la variance du nombre d'observations par période de 6 minutes.

Il est ainsi possible de comparer l'activité du même individu à différentes périodes de l'année, ou en fonction de son état physiologique ou sanitaire (Figure 3).

Enfin, le programme rend possible l'étude des déplacements cumulés de plusieurs individus afin de rechercher les modèles d'utilisation du temps propres à un sexe ou à une espèce donnée.

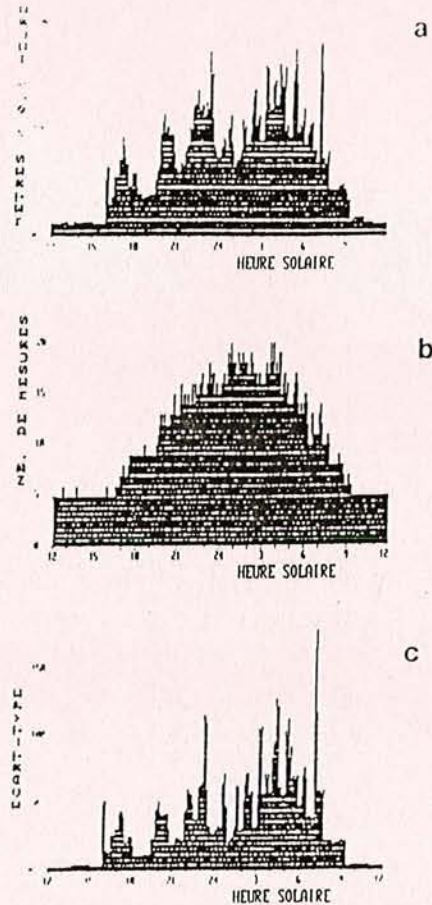


Figure 2. — Indice d'activité locomotrice : a) Rythme circadien. b) Nombre de mesures effectuées par période de 6 mn. c) Ecart-type de ces mesures. Ces données sont le cumul des observations effectuées sur trois renards non enragés, confirmant les résultats individuels non présentés ici. Les déplacements sont d'amplitude plus grande pendant la nuit, avec un minimum relatif de 24 heures à 2 heures. Il apparaît que c'est surtout la nuit que l'effort de pistage a été porté, alors que le jour, un petit nombre de suivis a été tout à fait suffisant, comme l'indiquent les écarts-types très faibles calculés. Enfin le caractère exceptionnel de certains grands déplacements est signalé par l'importance des écarts-types correspondants.

DISCUSSION

La méthodologie adoptée pose plusieurs questions. La taille de cet exposé nous limitera à n'en discuter que deux.

En ce qui concerne l'évaluation du déplacement entre deux localisations, il est évident que le choix de la ligne droite est le plus simple. Reddingius *et coll.* (1983) proposent un modèle séduisant déduit de l'observation du déplacement d'un Diptère sur une surface plane à quadrillage virtuel. Ils démon-

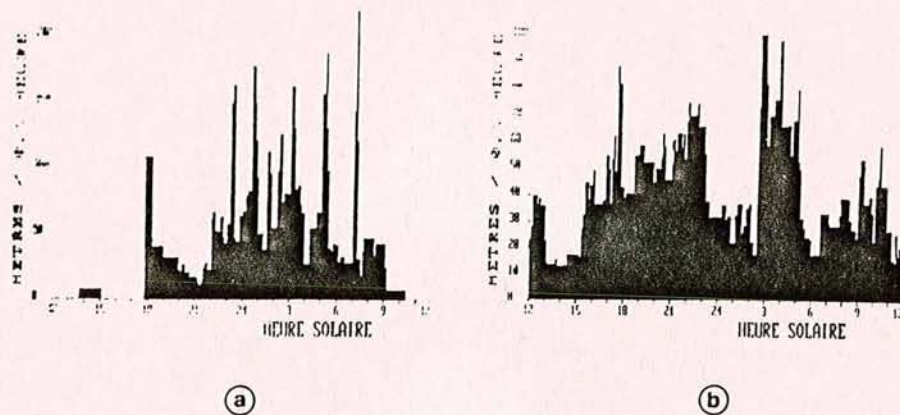


Figure 3. — Spectrogramme d'activité du même Renard en période saine (a), et après entrée en phase clinique de rage (b). Pour interpréter ces graphiques il convient de prendre garde à la différence d'échelle des vitesses (mètres/0,1 heure). Avant la maladie, le déplacement moyen circadien était de 9 790 mètres, soit un déplacement moyen horaire de 592 mètres « la nuit » (de 17 h à 9 h), et de 39 mètres « le jour » (de 9 à 17 h). Caractérisant l'installation de la phase clinique on mesure respectivement : 10 119 mètres/24 heures, 180 mètres/h la nuit, et 303 mètres/h le jour. Les déplacements sont donc peu augmentés. L'activité qui était quasi exclusivement crépusculaire et nocturne, est répartie de manière imprévisible pendant la totalité du cycle circadien, avec une légère dominante diurne.

trent que le choix de cette grille ne peut être laissé au hasard et devait être guidé par la fréquence des changements de direction de l'animal. On mesure donc les recherches éthologiques qui restent à entreprendre avant de pouvoir appliquer de tels modèles aux déplacements des Carnivores.

Le deuxième point à discuter concerne la méthodologie de la prise d'information. Celle-ci nous interdisait l'utilisation des méthodes mises au point par Deat *et coll.* (1980), pour l'interprétation de données continues obtenues avec un matériel lourd. En l'absence de ces moyens, la démarche générale était d'opter pour une prise d'information discontinue à intervalles réguliers. Cet intervalle était réglé à la fois sur l'appréciation globale des déplacements de l'animal suivi, et sur des impératifs matériels. Hall et Newsom (1978) ont ainsi localisé des lynx toutes les deux heures, Andelt et Gibson (1979), des coyotes toutes les heures, Bideau *et coll.* (1983), des chevreuils toutes les 20 minutes. Cette manière de procéder permettait un calcul simple des indices d'activité. Nous proposons une méthode de détermination des spectrogrammes d'activité à partir de données discontinues sans rythme déterminé *a priori* qui permet de mieux suivre l'activité réelle de l'animal : rapprochant les relevés lorsque l'animal est très mobile, les espaçant dans le cas contraire. D'où pour un moindre investissement, une meilleure appréciation des variations chronologiques et spatiales des déplacements réels.

RESUME

Les auteurs exposent une méthode d'estimation de l'activité locomotrice circadienne moyenne à partir d'un ensemble de relevés de radio-pistage effectués de manière discontinue, et à des intervalles de temps irréguliers pendant

plusieurs jours. Cette méthode permet de concentrer l'effort du suivi aux moments où l'animal pisté est le plus mobile.

Des diagrammes d'activité obtenus par ordinateur à partir du suivi de renards enragés et non enragés sont donnés.

SUMMARY

The authors describe a method for estimating the circadian activity of radio-tagged animals when fixes are taken during several days at irregular time intervals. This allows a more intensive tracking during periods of intense activity of the tracked animals. Examples of activity diagrams are given. They were obtained by computing data from non rabid and rabid foxes.

REFERENCES

- ANDELT, W.F. & GIPSON, P.S. (1979). — Home range activity and daily movements of coyotes. *J. Wildl. Manage.*, 43 : 944-951.
- ARTOIS, M. & AUBERT, M.F.A. (1983). — Problèmes posés par le traitement des données du radio-pistage du Renard et du Chat forestier. *Soc. Fr. Etude Comp. Anim., Bull. Int.*, 1983, (1) : 63-68.
- BIDEAU, E., VINCENT, J.P., QUERE, J.P. et ANGIBAULT, J.M. (1983). — Occupation de l'espace chez le Chevreuil. I. Cas des mâles. *Acta Oecol., Oecol. Appl.*, 4 : 163-184.
- DEAT, A., MAUGET, C., MAUGET, R., MAUREL, D. & SEMPÈRE, A. (1980). — The automatic, continuous and fixed radiotracking system of the Chizé forest : theoretical and practical analysis, pp. 439-451. In *A handbook on biotelemetry and radio-tracking*, C.J. Amlaner and D.W. Macdonald (Eds), Pergamon Press, Oxford, 804 pp.
- HALL, H.T. and NEWSOM, J.D. (1978). — Summer home ranges and movements of bobcats in bottomland hardwoods of southern Louisiana. *Proc. Ann. Conf. Southeast Assoc. Fish Wildl. Agencies*, 30, 21 pp.
- REDDINGIUS, J., SCHILSTRA, A.J. & THOMAS, G. (1983). — The grid method in estimating the path length of a moving animal. *J. Anim. Ecol.*, 52 : 199-208.

Cahiers d'Ethologie appliquée, 1987, 7 (3) : 275-286.

Les fèces du Renard (*Vulpes vulpes*) comme indice de consommation ou de préférence alimentaire et d'activité

par
M. ARTOIS*
et

M. LEMAIRE, J. GEORGE, J.M. DEMERSON et J. JACQUEMET
Collaborateurs techniques

SUMMARY : Fox faeces as an index of feeding ecology and behaviour.

24 tests have been performed in order to determine digestibility of rodent-prey by the red fox. The coefficient of digestibility (relation between weight of consumed food and weight of undigested remnants) was of 41 for rodents in this trial, almost twice the figure given by other authors. Scats have been expelled at all times of day but principally between 6 P.M. and 6 A.M. More than one faeces was produced following a single meal. Consequently scats cannot be considered as an index of predatory activity but simply as index of occurrence. Finally, the study has confirmed that mice of the genus *Apodemus* are less preferred than voles of the genus *Microtus*. Correction factors for pigeon and cherry were also calculated and all these data compared with the literature.

ZUSAMMENFASSUNG : Fuchs Koten als Verzehrungs - oder Nahrungsvorzugs - und Aktivitätsindex.

24 Prüfungen sind ausgeführt worden um die Verdaulichkeit der Nagetiere-Beute des Rotfuchses zu bestimmen. Der "Verdaulichkeit-Koeffizient" (Verhältnis zwischen verzehrter Nahrung und Gewicht der unverdauten Abfällen) war 41 für Nagetiere in diese Prüfung, fast zweimal was andere Autoren angegeben haben. Kote sind den ganzen Tag eingesammelt worden aber meistens zwischen sechs Uhr morgens und sechs Uhr nachmittags. Mehr als ein Kot korrespondiert mit einem einzigen Mahl. Folglich können die Kote nicht als Zeiger der "Beutefang-Aktivität" angesehen werden, sondern einfach als Vorfalleszeiger. Schliesslich hat diesen Versuch bestätigt dass Mäuse der Gattung *Apodemus* weniger bevorzugt sind als Feldmäuse der Gattung *Microtus*. Berichtigungs Faktor ist auch gerechnet worden für Taube und Kirsche und alle diese Angaben vergleicht worden mit Literatur.

* Ministère de l'Agriculture, Direction Générale de l'Alimentation, Centre National d'Etudes sur la Rage et la Pathologie des Animaux Sauvages, B.P. 9 54220 Malzéville, France.
Manuscrit reçu le 06.X.1986.
Remanié et accepté le 30.XII.1987.

INTRODUCTION

L'estimation, aussi précise que possible, de la biomasse de proies ingérées par un prédateur, constitue une forme d'expression des résultats d'analyses du régime alimentaire préférable à celle de leurs fréquences d'apparition. On sait en effet que cette dernière méthode exagère l'importance des proies de petite taille par rapport aux grandes. Dans le cas d'un opportuniste alimentaire comme le renard cette approche revêt un intérêt particulier en raison de l'étendue du spectre alimentaire.

Nous avons été amenés à contrôler la validité, pour notre propos, des "coefficients de digestibilité" (relation entre le poids de nourriture consommée et le poids des restes indigérés - GOSZCZYNSKI, 1974) utilisés par d'autres auteurs. Les coefficients employés sont rassemblés dans le **tableau 1**. LOCKIE (1959) et GOSZCZYNSKI (1974) en particulier, ont proposé à la suite de tests réalisés en captivité, un facteur correctif permettant de calculer le poids vif ingéré d'une catégorie alimentaire, à partir du poids des restes identifiables présents dans les fèces. Ce "coefficient de digestibilité" est réputé applicable en toutes circonstances (géographiques, climatiques, trophiques ...). En réalité le terme de "coefficient de

Tableau 1. Coefficients de digestibilité* chez le renard utilisés par différents auteurs.

	Adultes		Renardeaux			
	Yoneda (1982)	Franck (1979)	Goszczyński (1974)	Lockie (1959)	Franck (1979)	Lockie (1959)
petits rongeurs	23	23	23	23	22	22
rats	-			44	-	-
insectivores	23					
lapin		43	-	43	120	-
lièvre	50		50	-	-	-
oiseaux	35	eider 600	35	-	mouette 107 eider 600	
grands oiseaux	-	61	-	61	107	
petits oiseaux	-	45	-	45	37	37
insectes (coléoptères)	5	-	-	-	-	-
baies	14		-	-	-	-
grands mammifères	118	agneau 61 porcelet 100	118	-	-	-
poissons et crustacés	20		-	-	-	-
indéterminé	30	renardeau 43	-	-	renardeau 120	

* poids de nourriture consommée divisée par le poids des restes non digérés.

digestibilité" est impropre car il fait référence à une notion de physiologie expérimentale qui, en toute rigueur, ne peut s'appliquer ici. Nous lui préférons le terme de "coefficient correcteur". Notre étude, effectuée en Lorraine, portait sur la prédation des rongeurs et son influence sur l'épidémiologie de la rage et de l'échinococcose. Nous avons cherché à savoir si les coefficients disponibles s'appliquaient à nos conditions expérimentales.

A cette fin des tests ont été réalisés sur des renards captifs de façon à vérifier les valeurs connues des "coefficients correcteurs" pour les espèces présentant un intérêt pour notre problématique, essentiellement les rongeurs. A l'occasion de ces tests nous avons également pu nous intéresser au rythme d'émission des fèces et incidemment, réaliser quelques observations sur les préférences alimentaires du renard afin de discuter l'intérêt des fèces comme indice d'activité prédatrice. Ce sont ces résultats qui sont présentés dans la note qui suit.

ANIMAUX, MATERIEL et METHODES

Un à cinq renards, mâles et femelles, âgés de plus d'un an ont été placés dans des cages grillagées de 1 x 1 x 2 m sur sol plastique et en plein air (ARTOIS et coll., 1982), à la station expérimentale du Centre National d'Etudes sur la Rage et la Pathologie des Animaux Sauvages à Atton, entre les mois d'avril et de juillet 1986.

Deux types de tests ont été réalisés : dans le premier les renards recevaient après 48 h de jeûne un repas unique. Dans le second, les renards recevaient, après un jeûne de 48 h, un repas d'aliment pour chien en pâtée, puis trois repas, à 24 h d'intervalle, puis à nouveau des repas ne laissant aucun reste identifiable dans les fèces. Les fèces et les restes non consommés étaient ensuite recueillis dans les deux cas.

Pour étudier la chronologie des émissions fécales, les fèces étaient collectées à intervalle régulier, après le dépôt de nourriture dans la cage (12 h, 18 h, 24 h etc. après).

Les menus les plus nombreux étaient composés de poussins d'un jour ou de souris blanches adultes. Nous avons également utilisé des rongeurs sauvages, (*Apodemus* sp., *Clethrionomys glareolus*, *Microtus* sp. et *Arvicola terrestris*) récemment capturés, des rats blancs, des pigeons et enfin des cerises (voir tableau 2). Des menus composites (souris blanches, mulots et divers campagnols) ont permis d'observer les préférences dans la consommation des proies proposées. Le lapin de garenne étant absent de notre zone d'étude, aucun essai n'a été réalisé avec cette espèce. Les souris blanches ont été utilisées comme succédané de rongeurs sauvages dont la capture en quantité suffisante nécessite un travail considérable qui, s'ajoutant aux captures nécessaires à d'autres objectifs expérimentaux, s'est révélé impossible à réaliser.

Les restes alimentaires non consommés étaient pesés et identifiés (rongeurs sauvages), les fèces étaient stérilisées au four Pasteur puis séchées à l'étuve (60°, plusieurs jours, selon besoin) et pesées. Elles étaient ensuite lavées à l'eau courante dans un tamis de maille de 0,3 mm. Les constituants étaient ensuite répartis en catégories macroscopiquement identifiables : poils, plumes, "tubes" des plumes (rachis), os et dents, noyaux et autres débris divers. Les constituants étaient à nouveau séchés, puis enfin pesés à l'aide d'une balance électronique précise au 0,01 g.

RESULTATS

L'émission des fèces est fractionnée et répartie sur toute la période nycthémerale (fig. 1) : à la suite d'un repas les fèces contenant les restes de ce dernier sont émises dans un intervalle de 8 à 48 h. Le poids sec, avant lavage, des fèces émises après un repas est en moyenne de 22 g (21,85). FALIU et GRIESS (1974) obtiennent une valeur comprise entre 25 et 30 g par jour, pour des renards nourris avec un aliment commercial (30 à 50 % de la masse fécale est perdue à l'occasion du lavage).

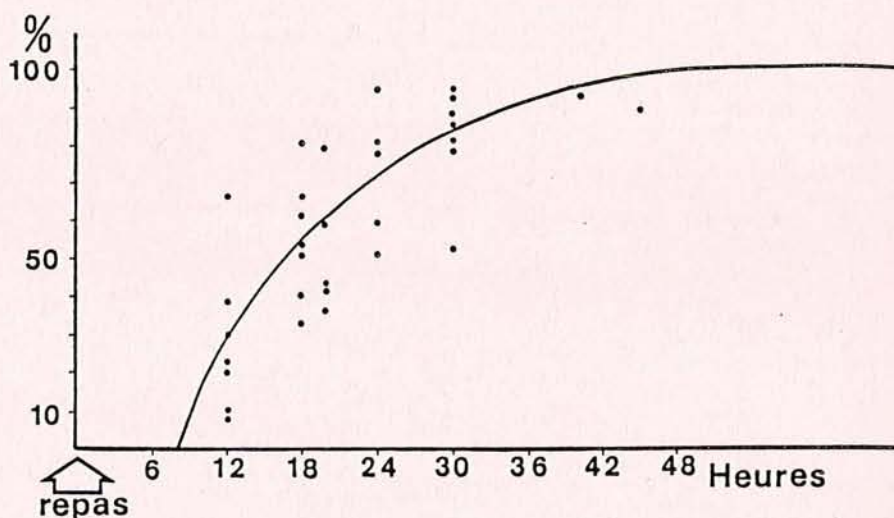


Fig. 1. Pourcentages cumulés du total des fèces émises, contenant des restes identifiables en fonction du délai suivant le repas. Résultats exprimés en pourcentage de g de fèces sèches avant lavage. Les sujets ont reçu un seul repas en début d'expérience puis sont mis à jeun. Le tracé de la courbe est intuitif.

Ceci revêt un intérêt pour l'utilisation sur le terrain des fèces comme indice de présence du renard : les trois quarts des restes identifiables sont rejetés en 24 heures. Les fèces sont principalement émises entre 18 h le soir et 6 h le lendemain matin, mais des défécations surviennent également pendant la journée. L'essentiel de l'activité locomotrice des renards dans la nature se produit pendant la nuit et celle-ci est essentiellement orientée vers la recherche de nourriture. Si le rythme de défécation est identique en liberté et en captivité alors, en tant que signe de présence, les fèces ne constituent pas un indice d'une activité particulière du renard et, pour autant qu'elle n'ait pas de fonction de marquage, sont déposées au hasard de la présence de l'animal, dans les zones de repos ou d'activité, avec cependant une prépondérance pour ce dernier cas.

Consommation journalière : dans le cas de nos 36 repas, la masse quotidienne d'aliments ingérée s'élève, en moyenne, à 469 g, ce qui corrobore les données de la littérature : 300 à 550 g selon LLOYD (1980) ou 300 à 600 g selon YONEDA (1982).

Préférence : enfin ce travail confirme l'aversion, relative, du renard pour le mulot. En effet 72 de ceux-ci ont été proposés aux renards d'expérience et seulement 37 ont été consommés (51,4 %). Le taux de consommation des campagnols est de 10/15 (66,6 %) et celui des souris blanches, friandise à laquelle les renards d'Atton sont accoutumés, de 280/294 (95,2 %), les 6 rats blancs ont été intégralement consommés. Ce rang de préférence inférieur pour les mulots a déjà été rapporté par YONEDA (1983), MACDONALD (1977) et LUND (1962). Il est intéressant de noter que les souris et les mulots sont phylogénétiquement plus proches entre eux que ces derniers, des divers campagnols. L'appétence des souris blanches peut résulter d'un apprentissage et le dégoût pour les mulots d'une néophobie. Il subsiste néanmoins une part innée dans cette hiérarchie puisque mulots et campagnols constituaient également un aliment nouveau pour les renards d'Atton. Bien qu'on ait omis d'identifier exactement l'espèce des campagnols proposés au menu, nous avons cependant constaté que ceux qui n'ont pas été consommés étaient des campagnols roussâtres et terrestres, mais aucun campagnol des champs, dont le rang de préférence est le plus élevé. La seule souris grise (*Mus domesticus*) sauvage proposée n'a pas été acceptée. Il est probable que, dans la nature, des influences du même type s'exercent sur le renard pour orienter ses préférences alimentaires.

Coefficient correcteur : l'essentiel des résultats est rassemblé sur le tableau 2 où l'on a calculé le coefficient correcteur selon la méthode "classique" (rapport du poids vif ingéré / poids des restes identifiés dans les fèces). Il n'est pas possible d'étudier à partir de cette présentation classique des résultats la "significativité" statistique des différences observées entre les différents coefficients calculés. On a donc cherché à mesurer la liaison entre poids ingéré et poids des restes identifiables dans les fèces. Cette relation étudiée pour les 10 résultats obtenus sur souris blanches avec un test d'un seul repas est décrite par la figure 2 : on observe une corrélation significative.

La première question qui nous importe, pour des raisons méthodologiques évidentes, est de savoir si les résultats obtenus sur souris blanches peuvent être transposés aux autres espèces de rongeurs (tests avec 3 repas) : on observe que les tests sur rats blancs et les tests sur souris blanches et mulots ont donné une valeur moyenne située à l'intérieur de l'intervalle donné par les chiffres obtenus sur souris blanches (il en va de même du test composé de 3 repas de souris blanches).

L'extrapolation de la droite à la zone des essais sur rongeurs sauvages suggère également que ces résultats ne sont pas différents. Le résultat sur pigeons est en revanche bien différent. L'essai "cerise" se place en limite du domaine.

Des essais plus nombreux seraient évidemment nécessaires pour conclure de façon définitive. Mais cette première approche a cependant révélé un problème méthodologique réel : peut-on se contenter d'utiliser un coefficient de correction moyen, ou ne doit-on pas avoir recours au modèle plus complexe de la régression tel qu'il apparaît dans cette analyse ?

Tableau 2. Bilan des tests de digestibilité;

Coefficient de correction :

a) les restes identifiables sont constitués par les poils dans le cas des rongeurs, les noyaux dans le cas des cerises, et les rachies des plumes dans le cas des pigeons et poussins;

b) le coefficient de correction est défini comme rapport du poids de nourriture effectivement ingérée sur le poids des restes identifiables après lavage et séchage des fèces.

Menu	Poids consommé (g)	Poids (g) des restes identifiables*	Coeffic. de correction	nb. total de repas**	nb. de tests	nb. de renards employés
souris blanches	4180	101,69 g	41,10	10	10	5
idem	1385,56	24,81	55,85	3	1	1
souris blanches + mulots sp.	1102,08	22,5	48,98	3	1	1
rongeurs sauvages (23 g) (20 mulots et 10 campagnols)	680,04	21,69	31,35	3	1	1
rats blancs (218 g) (+ 1425 g de têtes de poules)	1306	40,8	32	3	1	1
<u>total</u>	8653	211,49	40,9	41		
cerises (+ 1425 g de têtes de poules - menu composé)	600	33,73	17,79	18	3	1
pigeons (250 g)	1501,18	18,61	80,66	81	3	1
poussins d'un jour (38 g)	5190	aucun reste identifiable		8	8	5
<u>total</u>				36	24	

* dans les fèces (a)

** nombre de repas par test : 1 ou 3

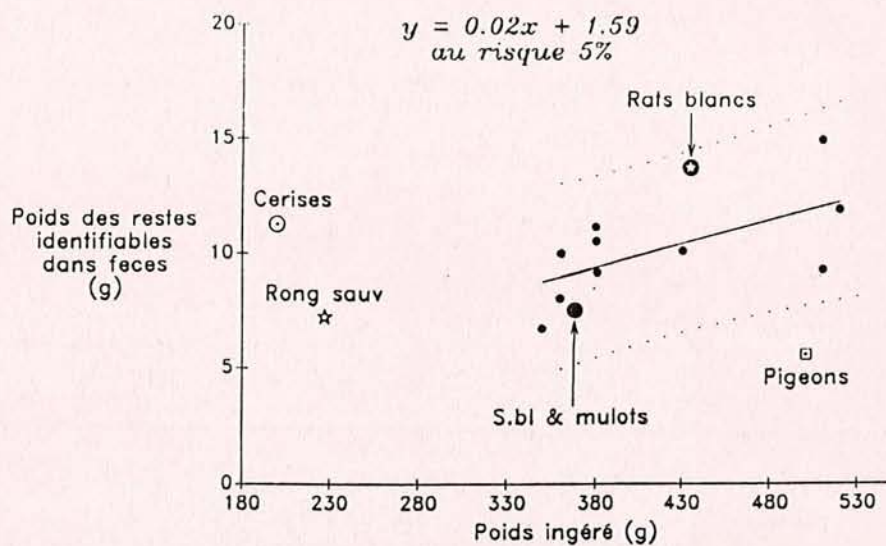


Fig. 2. Corrélation entre poids des restes identifiables dans les fèces et le poids ingéré. Cette corrélation est évaluée à partir de 10 essais à un repas de souris blanches. Les hyperboles tracées en pointillés définissent l'intervalle de confiance de la distribution au risque 5 %. On remarquera que la faible pente de la droite indique une augmentation du poids des restes identifiables dans les fèces : le renard en situation de satiété et d'abondance doit se comporter en gourmet et ne consomme que les parties les plus digestes de ses proies.

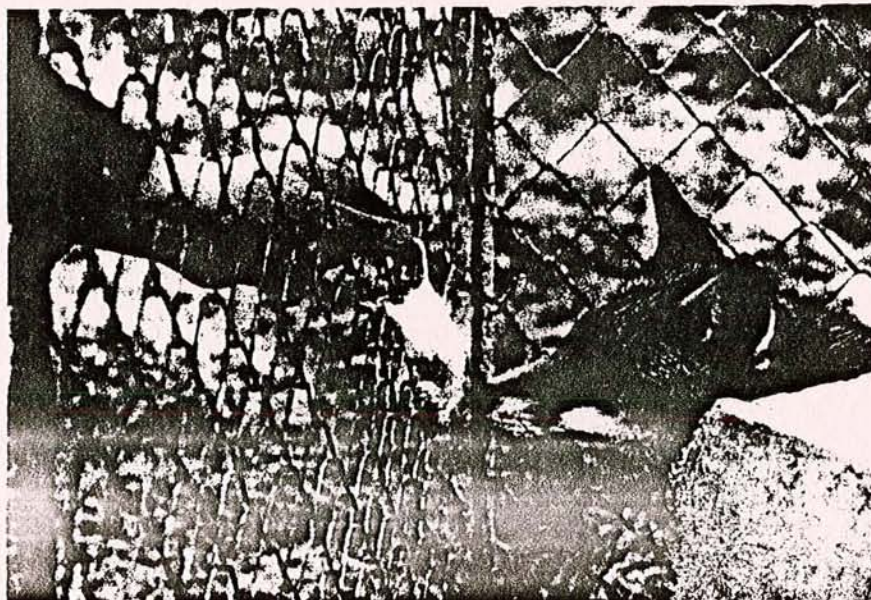


Photo 1. La souris blanche : friandise des renards en station expérimentale.

La comparaison de ces deux approches (coefficient moyen ou modèle de régression) est résumée par le **tableau 3**. L'analyse de ce tableau montre que l'utilisation du coefficient correcteur moyen donne une approximation assez bonne du poids puisque la moyenne des écarts avec les données réelles et sa dispersion reste du même ordre de grandeur que ce que l'on obtient en utilisant le modèle de régression. Les résultats obtenus lors de tests de 3 repas sont moins démonstratifs, puisqu'ils ne portent chacun que sur des essais isolés.

Tableau 3. Analyse de l'écart entre les valeurs fournies par deux méthodes d'évaluation du poids ingéré par les renards et les données expérimentales réelles. Le modèle de régression et le coefficient correcteur évalués sur la souris blanche, sont appliqués à titre d'essai aux autres catégories de rongeurs.

poids des restes identifiables dans les fèces (g)		écart (g) entre la masse ingérée (déterminée par pesée) et l'évaluation de celle-ci par : le modèle de régression* le coefficient correcteur	
souris blanches	14,92	- 2	- 103
	11,90	+ 68	+ 31
	11,13	- 56	- 77
	10,52	- 45	- 52
	10,07	+ 14	+ 17
	9,98	- 54	- 50
	9,25	+ 111	+ 130
	9,16	- 18	+ 4
	8,04	- 16	+ 30
	6,72	0	+ 74
moyenne + i.c. (95 %)		+ 0,2 + 107	+ 0,4 + 144
souris blanches + mulots sp.	7,5	21	59
rongeurs sauvages	7,23	- 133	- 70
rats blancs	13,6	- 50	- 124

* Le modèle de régression est inverse de celui calculé figure 2. Il s'agit en effet ici de prévoir le poids ingéré quand on connaît le poids des fèces. Dans ce cas, l'équation est : poids ingéré (g) = poids des restes dans les fèces (g) x 19,70 + 210,71; significative au seuil 5 %.

DISCUSSION

Pour les rongeurs, réunis en un seul lot, le coefficient de digestibilité est de 41, c'est-à-dire un peu moins du double des valeurs utilisées antérieurement (22 ou 23).

Une partie de cette différence pourrait être expliquée par l'emploi d'une maille de tamis différente de celle employée par les auteurs du tableau 1 : 2 mm. Mais cela ne serait pas logique : un tamis plus fin, comme celui que nous avons utilisé retient une plus grande quantité de restes et donc diminue la valeur du coefficient correcteur (par exemple avec un tamis de 1 mm de maille, le coefficient calculé pour le lot de rongeurs sauvages est de 38 au lieu de 31). D'autres éléments indéterminés ont pu jouer.

L'un d'entre eux pourrait résulter du fait que seuls sont pris en considération les éléments identifiables; ceci rend le test plus sévère et pourrait effectivement élever la valeur du coefficient. Toutefois, en ce qui concerne les rongeurs, dans notre expérience, la quasi totalité des restes étaient identifiables et constitués de poils. Dans ce cas, ce phénomène ne peut expliquer cette différence.

Celle-ci peut également être interprétée en considérant l'écart important (mais non significatif) entre la valeur trouvée dans le test unique réalisé avec un ensemble plurispécifique de rongeurs sauvages et les dix tests réalisés avec un unique repas de souris blanche (respectivement 31,35 et 42,03). Dans cette dernière série, les coefficients calculés pour chaque repas varient de 34,15 à 55,13 (ces extrêmes rejoignent donc les valeurs obtenues lors du test avec des souris blanches en trois repas et le test avec des rongeurs sauvages). Les plus fortes valeurs obtenues sur souris blanches correspondent vraisemblablement à une meilleure digestibilité de ces dernières. Celle-ci résultant probablement d'une bonne condition physique (importants dépôts graisseux, bon développement musculaire etc. résultant de leurs conditions de captivité). On peut donc penser qu'il n'en est peut-être pas de même pour les rongeurs sauvages qui, à poids égal, sont sans doute, à cette époque de l'année, en moins bonne condition physique, notamment du fait d'une prédominance d'individus immatures n'ayant pas accumulé de réserves.

L'écart avec les valeurs calculées par d'autres auteurs souligne la variabilité du "coefficient de correction" et l'imprécision de cette technique qui ne tient sans doute pas suffisamment compte de facteurs modifiant la digestibilité des rongeurs comme l'espèce, l'âge ou l'état biologique ou même la quantité consommée.

Dans le cas des poussins aucun reste identifiable macroscopiquement n'a pu être retrouvé, ce qui laisse supposer que l'analyse des fèces conduit à une nette sous-évaluation de la consommation des jeunes oiseaux par le renard, compte tenu de leur fréquence plus élevée, toutes choses égales par ailleurs, dans les contenus stomacaux analysés en Lorraine (non publié).

Pour les cerises, le coefficient correcteur (18) trouvé ici, est voisin de celui obtenu par WAECHTER (1975) pour la fouine (12,8). Mais il semble, dans notre cas, que la totalité des noyaux aient été avalés par le renard en expérience et soient présents dans les fèces, alors que pour les fouines captives de WAECHTER, seulement 8 à 16 % des noyaux des cerises qui étaient offertes a été avalé.

Un seul repas donne lieu à un nombre élevé de fèces, même lorsqu'il est de composition monospécifique. En outre l'examen des fèces de renards sauvages sur notre terrain d'étude a montré que le tiers d'entre elles contient plus d'une espèce proie (MORVAN, comm. pers.). Comme un repas correspond à plusieurs laissées et que chacune d'elle peut contenir les restes de plusieurs espèces de rongeurs il est particulièrement difficile d'évaluer correctement la masse de nourriture ingérée à l'aide d'un coefficient correcteur.

CONCLUSION

Dans un souci de rationalisation de cette méthode d'évaluation quantitative, il reste souhaitable de réaliser un grand nombre de ces tests alimentaires dans des conditions expérimentales variées, pour étudier l'influence de modifications climatiques ou l'interaction de divers composants d'un menu sur la digestibilité des proies du renard.

Grâce à la confrontation de nos quelques données originales à celles qui sont dispersées dans la littérature, cette mise au point permet de mieux apprécier l'intérêt et les limites des fèces pour étudier la biologie du renard. Comme on pouvait s'y attendre, avec un matériel expérimental de cette nature, un tel indice est à manipuler avec prudence... Une lecture trop rapide pourrait conduire à une interprétation erronée du comportement ayant abouti au dépôt de cet indice, dont l'origine est généralement plus prosaïque que ne l'espère le naturaliste qui souhaite l'étudier. Si les laissées confirment la présence d'un renard, elles n'attestent pas nécessairement d'une activité prédatrice; leur dispersion et les restes identifiables qu'elles contiennent apportent incontestablement une information utile, mais d'autres non moins précieuses, restent dissimulées aux investigations scientifiques. Cette brève étude contribue à illustrer la complexité des comportements dont l'influence modifie l'écologie, plus que les simples éléments de disponibilité ne pourraient le laisser croire. Ainsi en est-il en particulier des préférences alimentaires qui pèsent sur le spectre de prédation, autant, sinon plus, que la simple abondance des proies.

REMERCIEMENTS

Je dois remercier Philippe STAHL et Jean François ASTIER pour les stimulantes discussions que nous avons eues sur ce sujet. Michel AUBERT a réalisé l'interprétation statistique de cette matière délicate et m'a évité de déraiper sur ce terrain glissant. Enfin je remercie Roland LIBOIS pour ses remarques critiques sur le manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

ARTOIS, R., L. ANDRAL, M. DUBREUIL et J. GEORGES, 1982.
Contribution à l'étude de la biologie du renard roux (*Vulpes vulpes*).
Note 1 : élevage expérimental en captivité restreinte.
Rev. Méd. vét., 54 : 59-64.

- FALIU, L. et D. GRIESS, 1974.
Essai d'alimentation de renards roux à l'aide d'un aliment composé complet sec pour le chien.
Rev. Med. vét., 125, 10 : 1215-1224.
- FRANK, L.G., 1979.
Selective predation and seasonal variation in the diet of the fox (*Vulpes vulpes*) in N.E. Scotland.
J. Zool., Lond., 189 : 526-532.
- GOSZCZYNSKI, J., 1974.
Studies on the Food of foxes.
Acta Theriologica, 19 : 1-18.
- LLOYD, H.G., 1980.
The red fox.
Batsford, London, 320 p.
- LOCKIE, J.D., 1959.
The estimation of the food of foxes.
J. Wildlife Management, 23, 2 : 224-227.
- LUND, H.M., 1962.
The red fox in Norway. II. The feeding habits of the red fox in Norway.
Papers of the Norwegian State Game Research Institute, 2, 12 : 79 pp.
- MACDONALD, D.W., 1977.
On food preference in the red fox.
Mammal Rev., 7, 1 : 7-23.
- WAECHTER, A., 1975.
Ecologie de la fouine en Alsace.
La Terre et la Vie, 29 : 399-457.
- YONEDA, M., 1982.
Influence of red fox predation upon a local population of small rodents.
II. Food habits of the red fox.
Appl. Ent. Zool., 17, 3 : 308-318.
- YONEDA, M., 1983.
Influence of red fox predation upon a local population of small rodents.
III. Seasonal changes in predation pressure, prey preference and predation effect.
Appl. Ent. Zool., 18, 1 : 1-10.

MÉTHODES DE DÉNOMBREMENT DES POPULATIONS DE RENARDS ROUX

Connaître l'effectif d'une population d'animaux sauvages est une des plus anciennes préoccupations des écologistes. Toutefois, comme l'écrit François Bourlière, « C'est s'exposer à de sérieux déboires que de se lancer dans une étude d'écologie des populations chez des Ongulés, des Carnivores ou des Primates sans avoir passé au préalable un temps suffisant à observer les conditions de vie de l'animal et son comportement » (F. Bourlière - 1969 (7)).

C'est pourquoi peu de méthodes sont reconnues valables chez nos petits et moyens carnivores français qui restent si méconnus et si peu étudiés.

Le renard roux se distingue, à cet égard, des autres carnivores, car pour des raisons cynégétiques, ainsi que pour son rôle dans la transmission de la rage, il a fait l'objet d'un nombre élevé d'études scientifiques (cf. liste de références bibliographiques : M. J. Duchene et M. Artois - Avril 1980 (8)).

De fait, le dénombrement des populations de renards a fréquemment suscité des recherches, et des techniques variées ont été utilisées. Comme cela est le cas pour la plupart des vertébrés, le choix d'une technique de dénombrement dépend d'une série de facteurs dont l'habitat et le comportement social de l'espèce sont les plus importants, l'objectif fixé à l'étude détermine le choix final de la meilleure possibilité.

Cet article, après avoir présenté les facteurs conditionnant le choix des techniques habitat et comportement social, structure de la population, objectif du dénombrement, résume, en une rapide revue bibliographique,

les différentes possibilités déjà proposées pour cette espèce, puis il décrit, dans une deuxième partie, deux méthodes mises au point au Centre National d'Études sur la Rage et la Pathologie des Animaux Sauvages.

I. FACTEURS DU CHOIX D'UNE TECHNIQUE

1° Habitat et comportement social du renard

A la suite des travaux de Hans Kruuk en Afrique, qui a observé que la Hyène tachetée présente des structures sociales différentes selon le type de proies utilisées (H. Kruuk - 1975 (10)), David Macdonald, un biologiste de l'Université d'Oxford, a étudié les rapports existant entre l'habitat, les sources de nourriture et la structure sociale des renards. Il a ainsi montré que la densité et la taille de l'unité sociale de base des renards (individu solitaire, famille ou groupe hiérarchisé) étaient étroitement reliées à la disponibilité et au type de nourriture. La plupart des spécialistes du renard en Europe ont adopté son point de vue. Ainsi, de façon très résumée (P. J. Bacon et D. Macdonald - 1980 (2)), on peut considérer trois situations différentes des populations de renards :

a) Les renards qui occupent les régions de haute montagne et les grands massifs forestiers, où la nourriture est peu abondante. Dans ce cas, les domaines vitaux sont grands, les individus sont solitaires ou réunis en couples, la densité est faible (1/500 ha).

b) Les renards vivant dans les zones agro-pastorales, avec massifs forestiers fractionnés où les sources de nourriture sont nombreuses et variées. Cette situation est la plus fréquemment rencontrée en France. Le domaine vital annuel est d'environ 300 à 400 ha, les individus se rassemblent en couples, mais entretiennent des relations avec les occupants des domaines voisins (D. P. Barash - 1974 (3)). La densité est inférieure ou égale à 1/100 ha.

c) Les renards vivant dans les zones où l'agriculture a été récemment abandonnée, ainsi que dans les zones péri-urbaines, ou même dans les jardins, parcs et terrains vagues urbains en Grande-Bretagne. La nourriture est extrêmement abondante, souvent d'origine humaine, le domaine vital peut être très petit et utilisé par un groupe hiérarchisé de renards, la densité atteint ou dépasse 5 adultes pour 100 ha !

2° Structure de la population et fluctuations saisonnières

En hiver, les individus subadultes représentent 50 à 60 p. cent de l'effectif total, puis la naissance des renardeaux survient, à la fin du mois de mars, et, jusqu'au mois de juin, les petits restent fortement liés à un ou plusieurs terriers. Après la mise-bas, la mère se tient auprès de ses petits pour les allaiter, 3 semaines plus tard, au contraire, elle devient très active pour s'alimenter abondamment et, par la suite, apporter de la nourriture aux jeunes. Ceux-ci commencent à s'émanciper en juin et partent à la découverte du monde, tout en restant

l'intérieur du domaine parental. Enfin, en octobre, débute la « dispersion post-juvénile », au moment où les jeunes commencent leur maturation sexuelle. Ces déplacements ne se termineront que lorsque chacun aura trouvé un domaine où se fixer. Il est possible que certains individus ne se fixent pas et deviennent des individus transitoires, mais ceci n'est pas démontré. Ainsi, la composition et le niveau de la population d'un secteur donné, varient considérablement au cours de l'année.

3° Objectifs des dénombrements

Les préoccupations cynégétiques : efficacité et nécessité du contrôle des prédateurs, études des relations prédateurs - gibiers etc... sont très précisément superposables aux objectifs à atteindre dans le cadre des travaux actuellement en cours sur l'épidémiologie de la rage, c'est-à-dire :

1° Estimer la baisse de l'effectif des populations de renards et le temps nécessaire au retour à l'effectif initial après le passage de l'épizootie.

2° Mesurer l'impact du contrôle des populations et orienter les opérations vers des zones sensibles.

3° Établir des corrélations entre l'habitat ou la classification des sols, le niveau des effectifs de renards et l'incidence apparente de la rage vulpine.

4° Fournir des paramètres nécessaires à la réalisation de simulations prévisionnelles sur ordinateurs.

II. REVUE DES MÉTHODES DE DÉNOMBREMENT

1° Méthode empirique

Le comportement farouche de l'individu, son rythme d'activité essentiellement nocturne, et la quasi impossibilité de distinguer rapidement un renard d'un autre, rendent illusoire toute tentative de comptage direct sur des surfaces importantes.

La méthode de dénombrement la plus fréquemment employée, en pratique, est empirique : à partir d'un recensement peu exhaustif, et souvent partial, des différentes rencontres visuelles, signalements de dégâts, observations de signes de présence, on peut établir une estimation intuitive du nombre de couples ou d'individus résidant dans un secteur donné. Mais, comme le

démontrent les recoupements effectués lors d'enquêtes sur ce sujet, les estimations ainsi faites varient (considérablement parfois) d'un observateur à l'autre, pour un même secteur.

Le renard est un hôte mal-aimé des campagnes, c'est le moins qu'on puisse en dire et son comptage, même lorsqu'il est effectué par des professionnels, se trouve fortement influencé par des considérations subjectives. Les résultats de ce genre d'estimation s'en ressentent nécessairement.

2° Méthodes directes

a) Lincoln-index (capture - marquage - recapture)

Cette technique, très couramment pratiquée pour les petits mammifères, consiste à marquer des animaux piégés, à les relâcher puis à les reprendre. La proportion d'animaux marqués et repris permet une bonne estimation de la densité. Si, chez les petits mammifères, le Lincoln-index donne des résultats intéressants, quoique parfois difficiles à interpréter, la méthode est peu applicable au renard. Elle nécessite, en effet, de faire appel à des piègeurs très expérimentés ; d'autre part, peu de pièges sont à la fois efficaces et peu dangereux pour les renards capturés. Ainsi, la méthode se révèle très lourde à mettre en place et quasiment inadaptée à des études longues ou à des comparaisons valables entre régions.

Cette méthode n'a été utilisée que comme moyen de contrôle de la valeur d'autres techniques (R.D. Lord - 1961 (14) - V.S. Smirnov - 1964 (22)).

On peut remplacer la recapture de l'animal par un contact visuel ou une photographie. Cette dernière technique a été utilisée pour les chiens errants (A. M. Beck - 1980 (5)) qui peuvent être identifiés par des détails morphologiques. Ce qui n'est malheureusement pas le cas des renards. Un marquage automatique au colorant reste imaginable.

b) Lignes de pièges (Nombre de captures par unité de temps et par piège)

Le renard ne se laissant pas toujours prendre plusieurs fois au même piège, une autre méthode consiste à utiliser comme indice d'abondance, le nombre de renards pris par piège et par nuit de piégeage. Les pièges sont posés sur des lignes et séparés par des intervalles réguliers (500 m). Ici encore, il s'est

avéré que ce qui était pratiqué pour les rongeurs ne pouvait pas facilement être appliqué au renard.

Il est cependant possible d'utiliser les tableaux de captures réalisés par certains piègeurs travaillant dans le même secteur depuis plusieurs années, comme indice local d'évolution des populations.

La méthode des lignes de pièges a permis des études sur l'évolution des densités annuelles ou régionales aux U.S.A. (R. L. Parker et al. - 1957. (17) - J. E. Wood - 1959 (25)), elle est inapplicable en France où le milieu n'est pas aussi uniforme sur d'aussi grandes étendues et où les risques d'accidents sont trop nombreux.

c) Indices et tableau de chasse

Il est souvent possible de comptabiliser le nombre d'animaux abattus en une saison de chasse (fourrures, primes), les tableaux ainsi réalisés fournissent des données chiffrées sur des surfaces souvent très étendues (une province, un état).

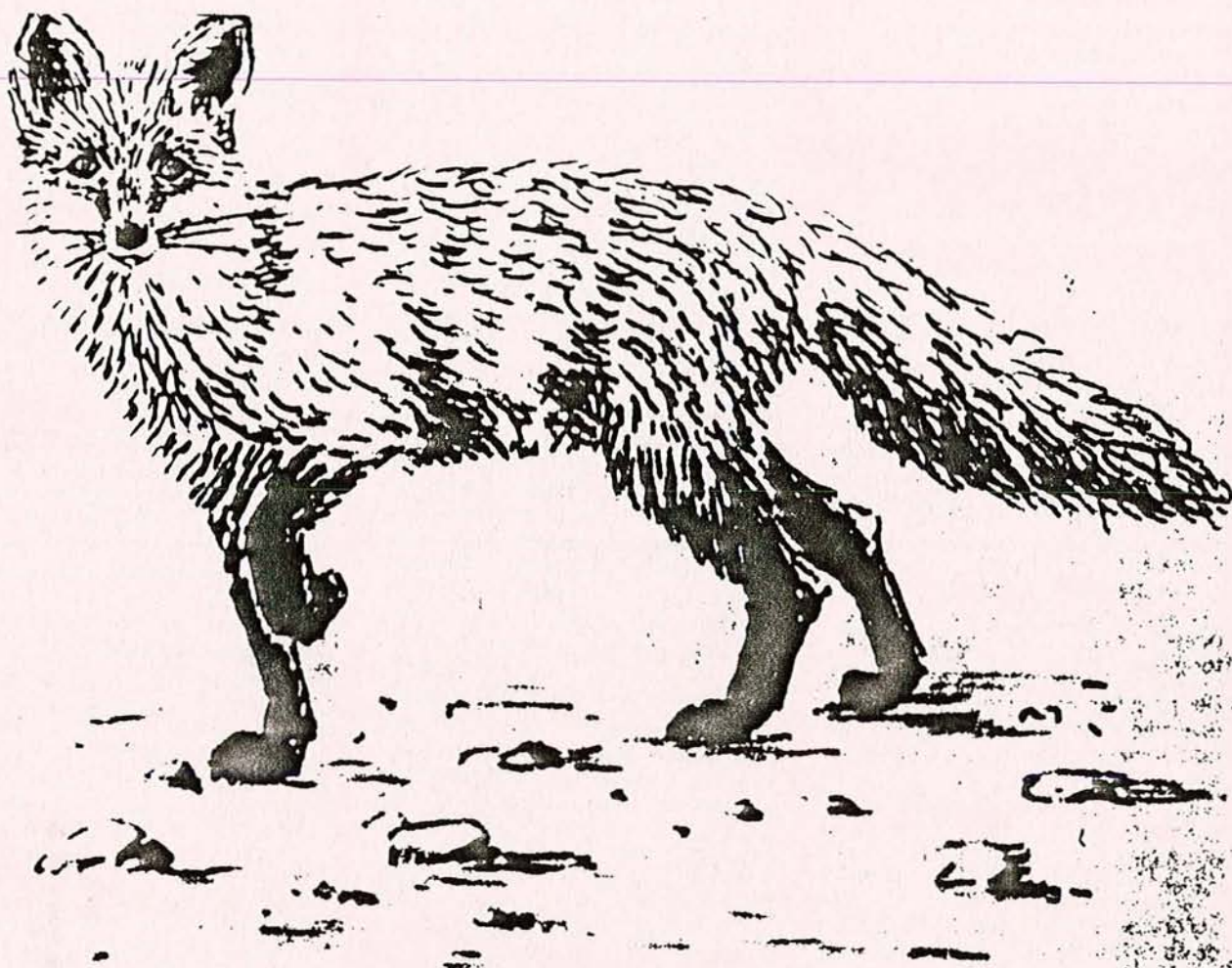
En France, malheureusement, l'attrait des primes peut inciter à la fraude et drainer vers les départements où elles sont versées des queues de renards qui n'en proviennent pas. D'autre part ces tableaux ne permettent pas, en général de distinguer les sexes, ni de différencier les adultes des jeunes âgés de moins d'un an. Le nombre total d'individus peut varier de façon considérable, alors que le nombre d'adultes reproducteurs reste sensiblement constant.

Le tableau de chasse a toutefois permis des estimations intéressantes : en Allemagne (Hunting Indicator of Population Density - HIPD - H. Moegle et al. - 1974 (15)), en Suisse (A. Wandeler et al. - 1974 (24)), au Danemark (B. Jensen 1977 (9)), en Pologne (V. S. Smirnov - 1964 (22)) ou en Yougoslavie (D. A. Palic - 1971 (16)). L'utilisation du tableau de primes ne peut donner aucune indication valable.

3° Méthodes indirectes

a) Enquête

Il s'agit de rationaliser la prise d'information intuitive faite sur le terrain par de nombreuses personnes et d'en corriger les excès ou les « défauts » par recoupements. L'enquêteur adresse un questionnaire à différents professionnels (gardes-chasses, gardes forestiers, agriculteurs et aussi postiers ruraux, gendarmes etc.). Le



territoire est fragmenté en zones naturelles et, selon les réponses, on établit, avec plus ou moins de bonheur, des classes d'abondance correspondant à chaque zone : espèce inexistante, rare, fréquente, très fréquente. Quelquefois on se contente d'une échelle plus simple : présence, absence. Ce genre d'enquête se révèle particulièrement utile pour des espèces rares, ce qui n'est pas le cas du renard ; elles constituent un point de départ permettant des approfondissements ultérieurs, mais elles sont trop approximatives et incontrôlables.

Des questionnaires ont permis des estimations à grande échelle dans l'état du Wisconsin aux U.S.A. (C. W. Lemke and O.R. Thompson - 1960 (11)) et en Alsace (G. Baumgart - 1977 (4)) ; S. H. Allen and A. B. Sargeant - 1975 (1), aux U.S.A., utilisent des relevés faits par des facteurs pendant leur tournée de distribution du courrier.

b) Comptage des indices de présence

Ces indices sont recherchés sur des quadrats (T. G. Scott - 1941 (21)) ou des « transects » qui sont examinés ou

parcourus périodiquement. Les variations des fréquences de rencontre des signes de présence, permettent le calcul des indices d'abondance.

Sur de grands espaces découverts et enneigés, aux U.S.A. ou au Canada, le comptage direct ou le comptage des traces depuis un avion a aussi été utilisé (A. B. Sargeant et al. - 1975 (20)) avec succès.

Une autre méthode consiste à compter chaque année, le nombre de terriers occupés par des renards. Cette dernière méthode présente surtout de l'intérêt pour l'étude de secteurs d'étendue limitée (5 000 ha), elle nécessite une grande habitude du terrain étudié et une bonne connaissance du comportement du renard. Avec prudence, on peut risquer une estimation du nombre des reproducteurs, en comptant les terriers ; estimation forcément approximative, car il n'y a pas de correspondance systématique entre un terrier et un couple d'adultes.

Ce comptage de terrier a été utilisé par H. G. Lloyd et al. - 1976 (13), D. A. Palic - 1971 (16), J. Pelikan and J. Vackar - 1978 (18), A. Wandeler et al. - 1974 (24).

La plupart des précédentes méthodes demandent à être pratiquée de façon rigoureusement identiques et, en particulier, par la même personne. Dans ces conditions, elles permettent de suivre des populations dans un même endroit, à différentes époques, mais elles sont incapables de fournir des éléments de comparaison interrégionales véritablement valables.

c) Réponse sélective à une stimulation artificielle

Toutes ces techniques consistent à provoquer chez les renards des réactions à certaines stimulations qui soient perceptibles par l'homme. Le nombre des réponses par unité de temps ou de distance constituera l'indice d'abondance.

Ces stimulations peuvent être des enregistrements d'appels territoriaux ou sexuels, mais on a surtout utilisé en Amérique du Nord les « scent-posts » : un appât est placé tous les 500 m sur un « transect » qui est contrôlé périodiquement (S. B. Linhart et F. F. Knowlton - 1975 (12)). Cette technique donne un bon indice d'abondance dans des régions où les

aysages sont suffisamment uniformes, certaines « ruses » plus ou moins efficaces, permettent d'en assurer la sélectivité spécifique. Dans nos régions, elle ne donne pas de bons résultats.

III. QUELLE MÉTHODE CHOISIR ?

Le renard est une espèce difficile à dénombrier, et dans bien peu de circonstances un recensement exhaustif est possible.

Depuis la fin du printemps jusqu'au début de l'hiver, les dénombrements donnent des informations fortement biaisées par l'apparition des renardeaux, dont les chances de survie sont faibles, ainsi que par la dispersion post-juvénile qui se produit en automne.

De plus, compte tenu de l'habitat diversifié qu'affectionne l'espèce, et de l'étendue du domaine vital il est illusoire de vouloir échantillonner une population de renards en France sur une surface dont les caractéristiques bio-géographiques seraient homogènes.

Si l'on se réfère aux recommandations de F. Spitz-1969 (23) pour les petits mammifères, aucun échantillonnage valable ne pourra être fait sur une surface inférieure à 10 fois la surface moyenne du domaine vital, soit 3 000 ha.

Les méthodes de dénombrement les plus valables se pratiquent donc pendant la saison de reproduction, mais pendant une période de surveillance suffisamment longue, puisqu'il semble que la mobilité des mâles et des femelles augmente respectivement et successivement au début et à la fin de cette saison.

Les recensements utilisant le piégeage sont mal adaptés à l'espèce et aux conditions géographiques et cynégétiques rencontrées en France ; les indices de chasse sont simples et utiles, mais peu précis. La recherche des indices de présence se fait avec plus de chances de réussite aux abords des lisières, en saison froide et le comptage des terriers se pratique plus facilement après les mises-bas, car les signes d'occupations sont caractéristiques à cette époque. Enfin, tout indice relatif nécessitant un contact direct, visuel ou sonore, doit avoir lieu en hiver, la nuit et en milieu ouvert ou semi-ouvert.

Ces critères permettent de fixer le choix de la méthode à utiliser, en fonction des objectifs assignés à

l'étude. Dans le cas des études épidémiologiques du Centre National d'Études sur la Rage et la Pathologie des Animaux Sauvages le dénombrement des renards peut se faire à l'aide d'un simple indice relatif d'abondance. Celui-ci permet des comparaisons entre différentes saisons ou années, et entre différentes régions, il permet aussi des études d'adaptation à l'habitat, enfin, dans certaines conditions l'indice relatif d'abondance permet, grâce à l'estimation d'un judicieux coefficient de correction, de calculer la densité (J. Blondel-1969 (6)).

Nous avons donc cherché à établir des techniques applicables au niveau d'un département, et utilisables par les responsables administratifs des services concernés. Elles permettent de réaliser des comparaisons entre différentes régions ou entre différentes années, et de suivre les variations des effectifs de renards. La principale difficulté d'une telle entreprise réside dans le fait que nous ne sommes absolument pas maîtres des paramètres expérimentaux, comme on peut l'être au laboratoire. Les seuls facteurs dont nous avons la maîtrise sont ceux du mode de collecte des informations, aussi avons nous cherché à améliorer des techniques déjà connues, en réduisant au maximum les paramètres aléatoires par une standardisation aussi poussée que possible.

IV. DESCRIPTION DES DEUX TECHNIQUES DE DÉNOMBREMENT DU RENARD

Deux indices d'abondance sont décrits dans cet exposé, un indice de chasse et un indice kilométrique (comptage de nuit). Après avoir présenté les résultats qu'ils permettent d'obtenir, nous discuterons ensuite de leur valeur.

A. Indice de chasse sur quadrat

Nous définissons comme « indice de chasse sur quadrat » le nombre de renards adultes abattus dans un quadrat de 100 à 400 km², chaque année entre le 1^{er} janvier et le 1^{er} juin.

Pour obtenir cet indice, la collaboration d'un garde de l'Office National de la Chasse est indispensable. Avec celui-ci nous établissons les limites du quadrat à l'intérieur de son triage. Ce quadrat est un périmètre de forme géométrique simple (carré, rectangle, trapèze) ayant par exemple 10 km × 20 km de côté. (Mais ces dimensions ne sont qu'indicatives).

A l'intérieur de ce quadrat le garde tient une comptabilité précise des renards qui sont abattus, tués au fusil, tués au cours de gazage ou piégés, quelques informations supplémentaires sont, de plus, recherchées à partir des animaux abattus :

- âge-ratio (nombre de renardeaux / nombre d'adultes) ;
- sexe-ratio des adultes,

enfin l'utilisation de sols est notée, avec l'aide des statistiques des services du cadastre : les surfaces sont réparties en 4 catégories : culture, prairies, bois et divers (cf. tableau n° 1)

Conditions d'application

L'originalité de cet indice de chasse repose sur le comptage des reproducteurs abattus en hiver et au printemps. Pour éviter toute confusion, il n'est pas tenu compte des animaux abattus au début de la saison de chasse. En effet, les chasseurs ne font habituellement pas de différence entre subadultes (7 mois et plus) et adultes (19 mois et plus) à cette époque. Donc, on ne retient pas, pour le calcul de l'indice, la totalité des renards abattus en un an mais seulement les « reproducteurs » ou les individus capables de s'accoupler en janvier et février de l'année étudiée.

Cette condition restrictive n'a pas cependant de conséquences excessives puisque, compte tenu de la pratique du contrôle des renards en France, le plus grand nombre de ces animaux est abattu pendant la période choisie, après la date de fermeture générale de la chasse.

Afin que le tableau de chasse représente au mieux la population au moment de l'étude, et se rapproche ainsi d'un échantillonnage au hasard, il est souhaitable que les techniques de captures employées soient aussi diversifiées que possible. En tout état de cause, on ne pourra valablement comparer des résultats que s'ils proviennent de quadrats où sont utilisées les mêmes méthodes de captures ; de plus, la pression de chasse ne doit pas changer d'une année à une autre, pour un même quadrat.

TABEAU N° 1

Modèle de présentation (complet) des informations recueillies

I. Information sur le quadrat
(à indiquer une fois pour toutes, la première année d'étude).

Département :

Nom du garde enquêteur et/ou nom ou numéro du quadrat :

Surfaces : répartition en % des surfaces cadastrées :

Bois : B =
Cultures : C =
Prairies : P =
Divers : D =

100 p. cent

II. Résultats : relevés des renards adultes et indices d'abondance

(à indiquer pour chaque relevé annuel)

Nom ou numéro du quadrat :

Période d'étude et année :

a) Résultats

Nombre de renards tués au fusil à l'affût, en battue etc. :

Nombre de renards abattus au fusil, au baton etc., à proximité d'une maison :

Nombre de renards abattus au cours d'un gavage :

Nombre de renards piégés :

Dans chaque cas, préciser, adulte ou renardeau, mâle ou femelle, si possible.

1) nombre total (renardeaux compris) de renards abattus :

2) nombre d'adultes et sex-ratio :

3) nombre d'adultes abattus, enragés ou suspects de l'être, si nécessaire :

b) Indice d'abondance :

Nombre d'adultes abattus (non suspects de rage)/100 km² :

B. Comptage de nuit au phare

Cette forme d'itinéraire échantillon a été mise au point par adaptation de la technique du tir sélectif de nuit des renards, effectué dans certains départements dans le cadre de la lutte contre la rage vulpine (O. Roboly - 1979 (19)).

L'indice de fréquence spécifique est donné par le nombre de renards observés au cours d'un itinéraire (ou d'une série d'itinéraires) de 40 km environ parcouru à une vitesse de 10 km/heure.

1° Itinéraire, horaire, répétition

Le parcours est linéaire ou circulaire, dans ce cas il doit avoir un diamètre suffisant pour éviter de revoir le même animal en deux endroits différents (10 km de diamètre). Il évite, autant que possible, de traverser des secteurs boisés sur des distances significativement importantes.

Une bonne observation, et la possibilité d'arrêts immédiats, nécessitent

une vitesse moyenne de 10 km/heure, compte-tenu des arrêts. (Ce qui paraît vraiment très lent). Ceci limite à 40 km la longueur totale du parcours. En effet, au bout de 4 heures d'observation, l'attention des opérateurs devient moins bonne.

L'horaire le plus favorable se situe entre 21 h et 3 h du matin. Il n'a pas été trouvé de variations importantes de la détection des renards pendant cet intervalle.

Un seul comptage peut suffire, mais il est préférable, lorsque cela est possible, de réaliser une série de comptage en deux ou trois nuits successives. Et plusieurs comptages ou séries, répartis sur quatre mois, durant la saison de reproduction, permettront de vérifier qu'aucune modification significative ne se produit pendant cette période.

2° Matériel et personnel

N'importe quel véhicule peut être utilisé, s'il peut alimenter le phare. L'éclairage se fait par balayage, alternativement à gauche et à droite de la route, à partir de la fenêtre ouverte du passager.

Le phare est un phare de marine, porté à la main, alimenté par une batterie de 12 V (en général celle du véhicule) et muni d'une ampoule de 100 W. En pratique le phare porte jusqu'à 300 m, le plus souvent les renards sont vus à 100-150 mètres. Pour l'observation on utilise des jumelles normales, mais très lumineuses.

3° Équipe

Une équipe se compose de 2 ou 3 personnes :

- 1 chef de bord, à côté du conducteur, qui manipule le phare ;
- 1 conducteur qui peut, à l'arrêt, sortir du véhicule pour reconnaître les animaux à l'aide des jumelles ;
- éventuellement un accompagnateur - observateur, qui note les observations et aide à l'identification des animaux.

Une personne seule disposant d'un véhicule équipé d'un phare orientable sur le toit pourrait sans doute obtenir de bons résultats.

4° Identification

L'identification repose sur des critères morphologiques et comportementaux. La plupart du temps le renard ne peut être confondu qu'avec 5 ou 6 autres espèces animales et après 2 ou 3 sorties, un opérateur est capable

d'identifier rapidement, et avec peu de risques d'erreur, les animaux rencontrés.

La hauteur par rapport au sol et l'écartement des yeux, qui permettent d'éliminer rapidement les herbivores domestiques, les lapins et lièvres et les animaux arboricoles, sont les critères morphologiques les plus utiles.

Les distances s'apprécient difficilement la nuit, c'est pourquoi la dimension du corps est de peu d'utilité. Toutefois, les oreilles hautes et pointues du renard et l'extrémité assombrie de la queue sont utiles (le pinceau blanc, qui se trouve à la pointe de la queue, est peu visible).

Ce sont surtout les critères comportementaux qui permettent de distinguer entre elles, les différentes espèces nocturnes. Dans de bonnes conditions météorologiques, décrites ci-dessous, lorsque les renards « tiennent le phare », ils sont sans doute les animaux les plus faciles à reconnaître.

Souvent après s'être éloigné de la route, à la suite d'un premier regard qui a permis de le repérer, le renard fait face à l'observateur, s'assoit et l'observe à son tour, puis reprend son activité en tournant par instant les yeux en direction de la voiture, où le plus grand silence doit être respecté à ce moment, particulièrement si le renard est sous le vent.

Le chat (sauvage ou domestique) recherche un creux dans le sol, s'y tapit, regarde longuement dans la direction du phare, puis semble baisser les yeux. Il reste ainsi immobile plusieurs minutes, puis finit par détalier sans se retourner. Les chats domestiques sont souvent très proches de la voiture.

Surpris par le phare, un petit mustélidé (fouine, martre, putois), s'il est au sol, jette un regard très rapide, se dresse quelques dixièmes de seconde en appui sur les postérieurs, puis s'enfuit avec une allure caractéristique et ne se retourne qu'à bonne distance, pour disparaître définitivement, l'observation durant souvent moins de 10 secondes.

Le blaireau, très méfiant, s'observe très rarement et ne peut être confondu qu'à grande distance, de même que le chevreuil, lorsqu'il est immobile ; par contre, le mouvement du balancier céphalique, est très caractéristique pour cette dernière espèce.

5° Saison et conditions météorologiques

Le comptage peut être fait théoriquement en toutes saisons, sauf quand

herbe et les cultures sont hautes, cependant les meilleures périodes sont celles où l'on peut compter les reproducteurs : à partir du début du rut (janvier) et avant l'émancipation des renardeaux (mai).

On a remarqué que les renards restent plus longtemps immobiles dans le faisceau du phare, au cours des nuits sans lune, avec un temps couvert ou pluvieux, sans vent ou avec vent faible.

6° Conditions d'application

En plus d'une expérience pratique suffisante, déjà mentionnée, il est important de respecter la vitesse horaire indiquée, même si le kilométrage est différent, pour éviter les sous-estimations. Il est facile de corriger un indice si le kilométrage est supérieur ou inférieur, il est plus délicat d'effectuer un calcul de correction si la vitesse a été supérieure à celle indiquée. Enfin pour des comparaisons entre différentes régions, les comptages ou les séries de comptages doivent être faits à la même époque.

7° Résultats par unité de temps ou de distance ?

L'unité de temps, nombre de renards observés par heure, sera choisie pour des comparaisons faites avec des rayons de détection du renard différents. Ainsi, selon les saisons, dans un même endroit, les cultures et la végétation en général, vont fournir des abris variables au renard. Certains secteurs, trop couverts, ne seront pas examinés, ils seront donc traversés plus rapidement. De même, lorsque deux régions offrent des paysages trop différents, l'unité de temps est préférable pour des comparaisons.

Mais chaque fois que le rayon de détection pourra être considéré comme comparable, et, dans la plupart des cas, ce rayon est égal à la portée pratique du phare, l'unité de distance : nombre de renards pour 10 km, sera utilisée à condition de respecter scrupuleusement la vitesse horaire de 10 km/h.

V. RÉSULTATS

A. Indice de chasse sur quadrat

Depuis 1975 nous avons pu établir 14 quadrats qui ont permis d'obtenir 34 résultats, la plupart proviennent des zones indemnes de rage et ont été obtenues au cours d'une seule année.

Les valeurs de cet indice se répartissent entre 0 et 0,7 renards abattus pour 100 km², pour les valeurs minima, et 32 renards/100 km² pour la valeur maxima, soit un échelonnement de 1 à 50 (fig. n° 2). la valeur trouvée la plus élevée, correspond cependant à 1 effectif de renards considéré comme relativement faible par le garde chasse national de ce secteur.

B. Comptage de nuit au phare

Les résultats proviennent de 14 comptages successifs effectués sur le terrain d'étude du Centre national d'Études sur la Rage et la Pathologie des Animaux Sauvages (constitué d'un massif forestier de 3 500 ha et de ses environs) et de deux comptages réalisés sur deux quadrats, étudiés conjointement avec l'indice de chasse.

Ces comptages ont été réalisés dans le but de tester les possibilités d'application pratique de la seconde technique et de commencer à étudier les relations possibles entre les deux techniques.

Les figures suivantes présentent successivement :

a) *La répartition topographique des observations de renards, chats forestiers et mustélidés faites sur notre terrain d'étude* (fig. n° 3).

b) *La variation entre août 1979 et avril 1980 du nombre de renards observés par heure sur un itinéraire* (fig. n° 4).

(En août-septembre 1979 on a vu peu de renards, en raison de la présence de champs de maïs qui offrent un bon abri aux animaux et aussi, sans doute, par manque d'entraînement des équipes lors des premières sorties).

c) *Les indices kilométriques obtenus en avril 1980 sur trois secteurs différents* (tableau n° II)

La comparaison entre les résultats des comptages au phare et les indices de chasse relevés sur les quadrats ne fait pas apparaître de discordance, mais cette constatation devra être confirmée par de nouvelles comparaisons.

VI. DISCUSSION

Pour établir de bons indices d'abondance, le problème est de limiter l'influence des paramètres dont l'opérateur n'est pas maître : plus la standardisation peut être grande et plus les conditions de la saisie de l'information seront voisines, meilleurs seront les résultats.

En fait, pour l'indice de chasse sur quadrat, deux paramètres apportent encore une variabilité non négligeable. Cette dernière est certes réduite par rapport à l'indice de chasse traditionnel, mais cependant suffisante pour gêner certaines comparaisons.

● Le premier de ces paramètres est l'activité de chasse. Cette activité peut ne pas être aussi diversifiée qu'il serait souhaitable ou elle peut être renforcée ou diminuée très rapidement (attribution d'une prime, changement de personnel, nouvelle politique de gestion : par exemple priorité donnée au contre-braconnage par rapport à la lutte contre les prédateurs).

● Le deuxième paramètre est la rage qui modifie le comportement des renards, dont certains perdent leur crainte de l'homme et sont abattus très facilement, ce qui entraîne une surmortalité.

En ce qui concerne le comptage de nuit au phare, les conditions de visibilité nocturne de part et d'autre de la route constituent le seul facteur de variabilité de la méthode, si les normes de standardisation recommandées ont été respectées. En France dans la plupart des cas, cette méthode se révélera donc utilisable de façon satisfaisante, car, compte tenu de la portée pratique du phare (300 m), la plupart des régions offrent un rayon de détection du renard assez comparable.

VII. CONCLUSION

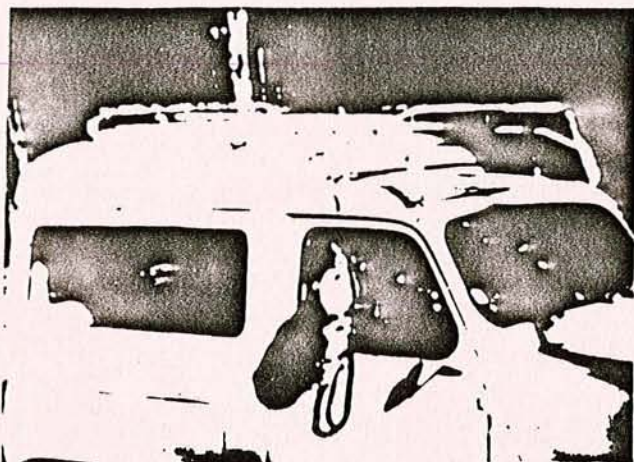
Nous avons proposé deux méthodes qui apportent une amélioration au difficile problème de l'estimation des effectifs des renards.

IL n'est malheureusement pas possible, en l'état actuel de nos connaissances, de déduire de façon certaine, à partir des résultats obtenus : indice de chasse et indice kilométrique, la densité réelle des animaux à un endroit déterminé.

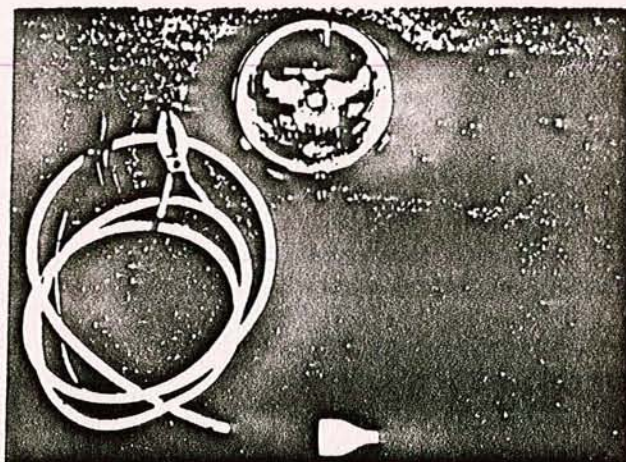
Toutefois, l'indice de chasse sur quadrat fournit une information rapide et d'utilisation commode. Ces avantages l'emportent sur son manque de précision, surtout important pendant les années et dans les régions où sévit la rage.

Le comptage de nuit au phare est d'un emploi plus délicat mais permet de meilleures comparaisons entre différentes régions.

(La liste des références bibliographiques est disponible au Centre National d'Études sur la Rage).



Méthode d'éclairage avec un phare tenu par la fenêtre du passager. Il existe aussi des phares à installer sur le toit de la voiture

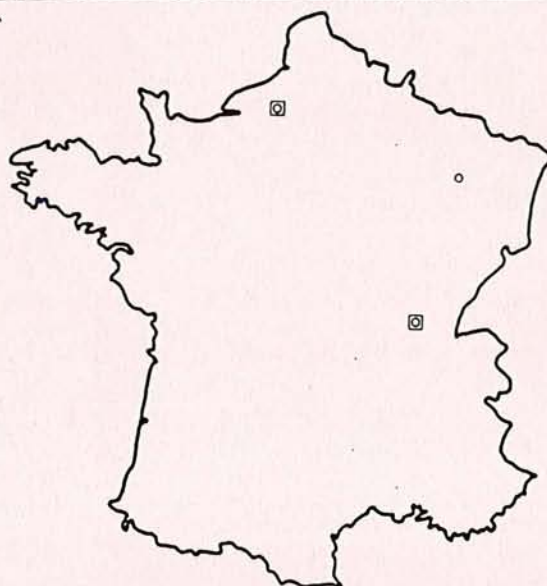


Le phare et ses accessoires



QUADRATS

Emplacement des quadrats expérimentaux utilisés pour la mise au point de l'indice de chasse



COMPTAGES

Lieux où ont été effectués les comptages au phare, au printemps 1980



HIVER



PRINTEMPS



ETE



AUTOMNE

L'hiver est la meilleure saison pour compter les renards reproducteurs ; au printemps apparaissent les renardeaux ; ensuite les cultures et la végétation gênent la visibilité

REMERCIEMENTS

Un grand nombre de personnes ont permis la mise en place de cette étude et assurent sa continuation, il n'est pas possible de les citer toutes, qu'elles trouvent cependant ici le témoignage de notre gratitude.

Ont collaboré de façon importante à ce travail :

- l'Entente Interdépartementale de Lutte contre la Rage, qui, utilisant le tir sélectif de nuit des renards, nous a fourni l'idée de recensement au phare et a contribué matériellement au succès de ce travail ;

- MM. les Directeurs des Services Vétérinaires de l'Ain, Aube, Meurthe-et-Moselle, Nièvre, Saône-et-Loire, Savoie, Seine-Maritime, Seine-et-Marne et Val-d'Oise pour leur aide ainsi que MM. les Présidents de Fédérations Départementales des chasseurs de chacun de ces départements qui ont autorisé les gardes-chasses nationaux à nous fournir des informations ;

- le Service de Santé du Ministère de la Défense, Services Vétérinaires, qui met à la disposition du Ministère de l'Agriculture des vétérinaires biologistes aspirants pendant leur service national, dont un grand nombre a joué un rôle d'intermédiaire précieux entre le Centre et les gardes-chasses.

Enfin, nous tenons à citer MM. Morland, garde national à Bourg-en-Bresse et Paimblanc à Lizy-sur-Ourcq et le Docteur Vardon à la Direction des Services Vétérinaires de Rouen pour leur fidèle attachement à ce travail, qu'ils en soient chaleureusement remerciés.

M. ARTOIS

Collaborateurs techniques :

E. BARBILLON et J. BARRAT, docteur vétérinaire détaché par le Ministère de la Défense au Centre National d'Études sur la Rage pour la durée de son service national.

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

Direction de la Qualité

Services Vétérinaires

Centre national d'Études sur la Rage et la Pathologie des Animaux Sauvages
B.P. n° 9 54220 Malzeville

TABLEAU N° II

Résultats des comptages de renards effectués entre le 14 et le 23 avril 1980, dans les régions de Bourg-en-Bresse (Ain), Rouen, environ de forêt de Lyons (Seine-Maritime) et environ de la forêt de Meine (Meurthe-et-Moselle)

Lieu	Date	Nombre d'observations	Km	Temps	Nombre de renards par 10 km (arrondi)	Nombre de renards par heure (arrondi)
Ain	14/15-04	2	39	2 h 50	0,5	1
	15/16-04	0	39	2 h 55	0	0
	16/17-04	0	39	3 h 00	0	0
Seine-Maritime	14/15-04	10	67	4 h 00	1,5	2,5
	15/16-04	7	47	3 h 10	1,5	2
	16/17-04	7	49	4 h 00	1,5	2
Meine	22/23-04	5	38	4 h 00	1,3	1,2

BIBLIOGRAPHIE

1. S. H. ALLEN and A. B. SARGEANT (1975) : A rural mail-carrier index of north Dakota red foxes. Wildl. Soc. Bull., 3, N° 2, pp. 74-77.
2. P. J. BACON and D. MACDONALD (1980) : To control rabies : vaccinate foxes New Scientist 87, N° 126, pp. 640-645.
3. D. P. BARASH (1974) : Neighbor recognition in two « solitary » carnivores : the raccoon and the red fox. Science, 185, n° 4153, pp. 794-796.
4. G. BAUMGART (1977) : Densité et distribution de quelques carnivores d'Alsace en zone forestière. Université Louis Pasteur, Laboratoire d'Écologie, Strasbourg.
5. A. M. BECK (1980) : Estimating the abundance of free ranging dogs. Document de travail O.M.S. 28/07/1980, 8 p.
6. J. BLONDEL (1969) : Dénombrement des populations d'oiseaux, in M. LAMOTTE et F. BOURLIERE : Échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres. Masson et Cie, Paris, 303 p., pp. 97-151.
7. F. BOURLIERE (1969) : L'échantillonnage des populations de grands mammifères, in M. LAMOTTE et F. BOURLIERE : Échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres. Masson et Cie Paris, 303 p., pp. 189-206.
8. M. J. DUCHENE et M. ARTOIS (1980) : Biométrie, Biologie, Écologie, Ethologie, Systématique, Répartition, Pathologie et Caryotypie des renards. Bibliographie mise à jour en avril 1980. C.N.E.R. P.A.S., B.P. n° 9, 54220 Malzeville.
9. B. JENSEN (1977) : [The red fox (*Vulpes vulpes*) in Denmark]. Dans Unders. 27, 24 p. (en danois - résumé anglais).
10. H. KRUIK (1975) : Hyuena. Oxford Unity Press. Oxford, 80 p.
11. C. W. LEMKE and O. R. THOMPSON (1960) : Evaluation of Fox population index. J. Wildlife Manag. 24, n° 4, pp. 406-412.
12. S. B. LINHART and F. F. KNOWLTON (1975) : Determining the relative abundance of coyotes by scent station lines. Wildl. Soc. Bull. 3, n° 3, pp. 119-124.
13. H. G. LLOYD, B. JENSEN, J. L. VAN HAAFTEN, F. J. J. NIEWOLD, A. WANDELER, K. BOGEL, and A. A. ARATA (1976) : Annual turnover of fox populations in Europe. Zbl. Veter. Med., 23, pp. 580-589.
14. R. D. LORD (1961) : A population study of the gray fox. Amer. Midl. Naturalist, 66, n° 1, pp. 87-109.
15. H. MOEGLE, F. KNORPP, K. BOGEL, A. ARATA, K. DIETZ und P. DIETHELH (1974) : Zur Epidemiologie der Wildtiertollwut. Zbl. Veter. Med. B, 21, pp. 647-659.
16. D. A. PALIC (1971) : A study of the epizootologic situation of rabies in foxes in the deliblate sands region and methods for reducing the fox population. Acta Veter. 21, n° 3, pp. 157-165.
17. R. L. PARKER, J. W. KELLY, E. L. CHEATUM and D. J. DEAN (1957) : Fox population densities in relation to rabies New York Fish and Game J., 4, n° 2, pp. 220-229.
18. J. PELIKAN and J. VACKAR (1978) : Densities and fluctuation in number of red fox, badger and pine-marten in the « BUCIN » forest. Folia Zool., 27, n° 4, pp. 289-303.
19. O. ROBOLY (1979) : Contrôle sélectif des populations de renards par la méthode du tir de nuit. Rec. Méd. Veter., 155, n° 9, pp. 749-752.
20. A. B. SARGEANT, W. R. PFEIFER and S. H. ALLEN (1975) : A spring areal census of red foxes in north Dakota. J. Wildlife Manag., 39, pp. 30-39.
21. T. G. SCOTT (1941) : A method for estimating the red fox. Iowa State Coll. J. Sci., 15, n° 2, pp. 155-159.
22. V. S. SMIRNOV (1964) : Determination of the abundance of the arctic fox (*Alopex lagopus*) by estimating the age structure of the captured animals. Ekol. Polska, 12A, n° 5, pp. 62-78.
23. F. SPITZ (1969) : L'échantillonnage des populations de petits mammifères, in M. LAMOTTE et F. BOURLIERE : Échantillonnage des peuplements animaux en milieux terrestres. Masson et Cie, Paris, 303 p., pp. 154-188.
24. A. WANDELER, J. MULLER, G. WACHENDORFER, W. SCHALE, U. FORSTER und F. STECK (1974) : Rabies in wild carnivores in central Europe. III Ecology and biology of the fox in relation to control operations. Zbl. Veter. Med. 21 B, pp. 765-773.
25. J. E. WOOD (1959) : Relative estimates of fox population levels. J. Wildlife Manag., 23, n° 1, pp. 53-63.

FIGURE N° 1

Répartition géographique des secteurs de dénombrement de renard.

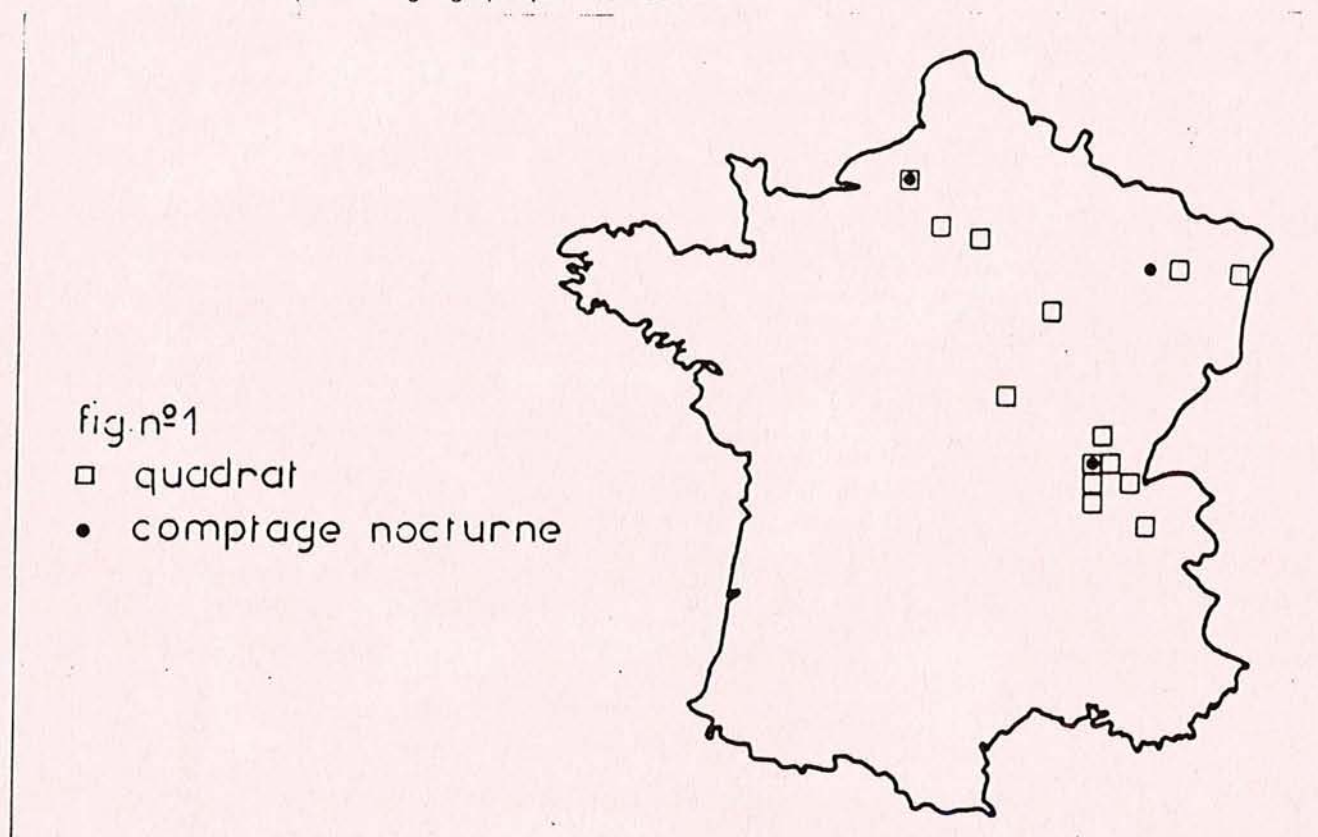


FIGURE N° 2

Indices de chasse sur quadrat obtenus depuis 1975 dans différentes régions de France.

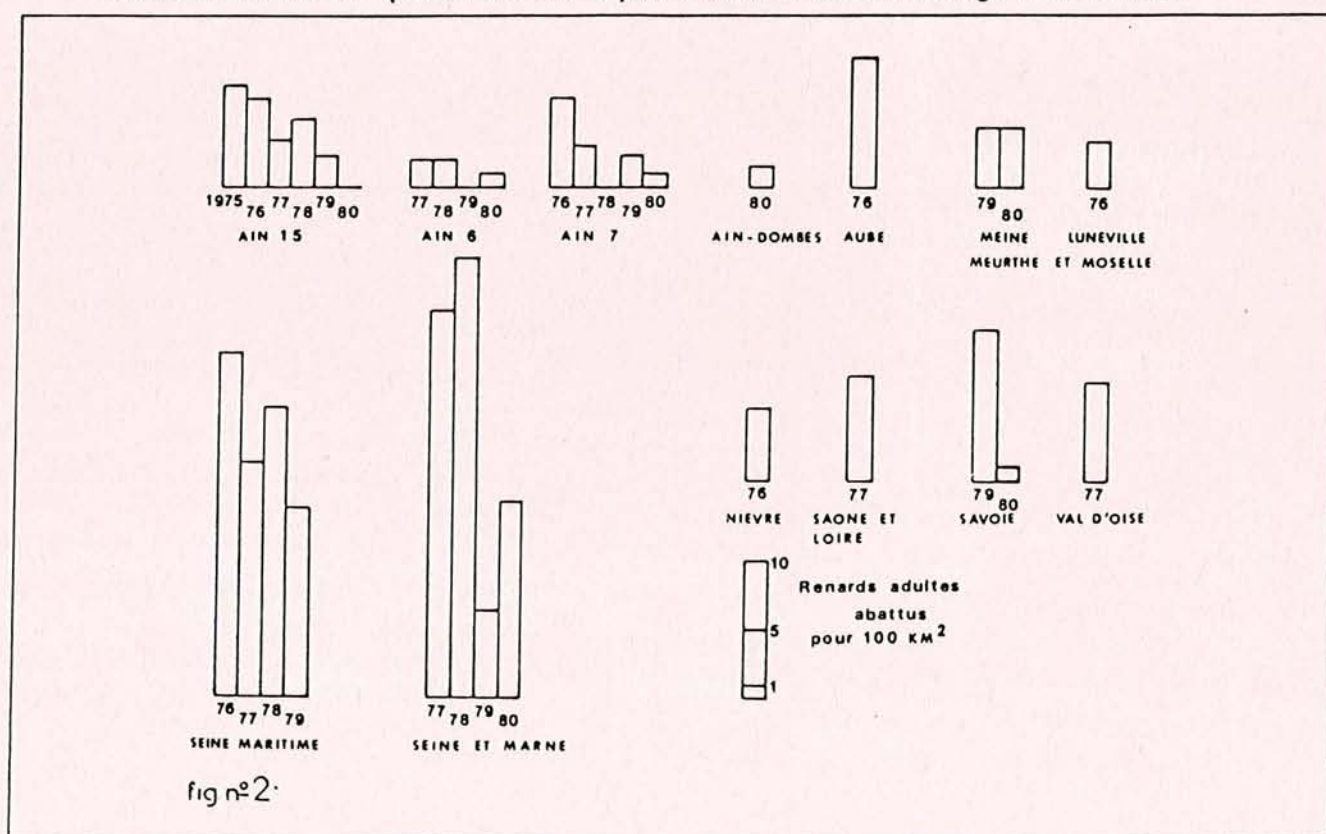


FIGURE N° 3

Répartition topographique de toutes les observations de Renards, Chats Sauvages, Fouines et Martres autour de la forêt de Maine en 1979/1980

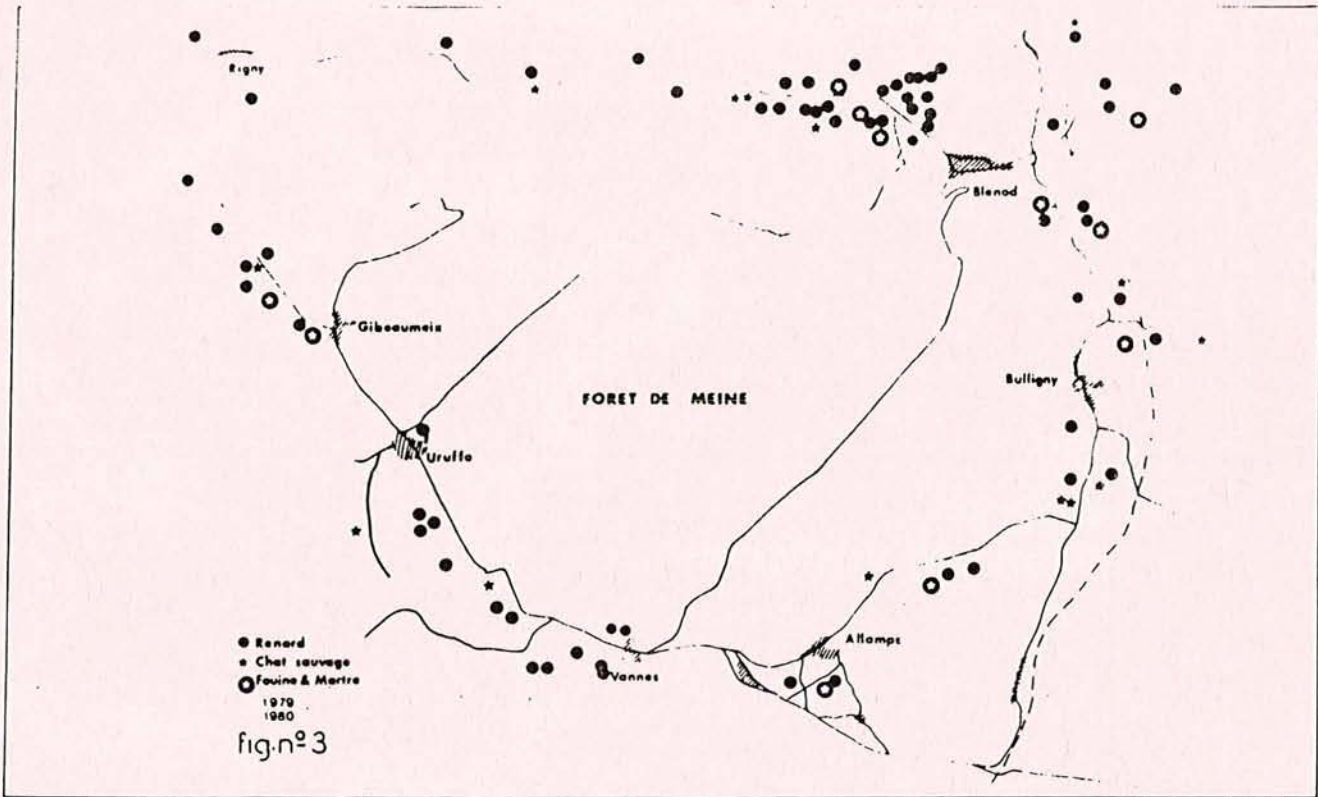
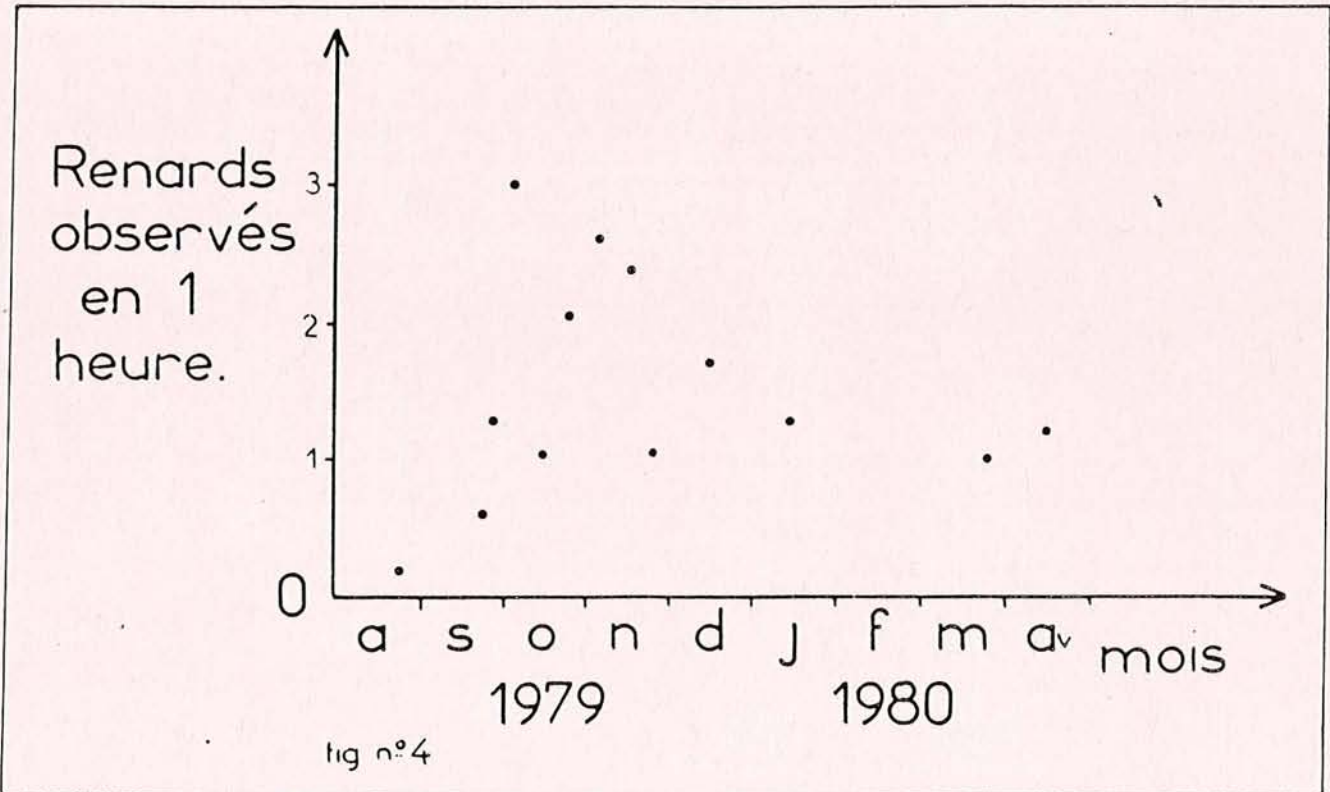


FIGURE N° 4

Variations saisonnières du nombre d'observations horaires de renard entre le mois d'août 1979 et le mois d'avril 1980.



Détermination expérimentale du sexe et de l'âge chez le renard roux (*Vulpes vulpes*) : Validité et reproductibilité des techniques choisies

par M. ARTOIS¹ et D. SALMON² (*)

¹ Ministère de l'Agriculture, Direction de la Qualité, Services Vétérinaires,
Centre National d'Etudes sur la Rage, B.P. n° 7, 54220 Malzeville, France.

² Vétérinaire biologiste aspirant affecté au C.N.E.R. ;
adresse actuelle : Dr. Vét., 57000 Longeville-les-Metz, France.

La validité et la reproductibilité de deux méthodes expérimentales d'estimation du sexe et de l'âge chez le renard roux sont analysées. La diagnose du sexe se fait par recherche de la chromatine sexuelle (corpuscule de Barr) sur calque de corne d'Ammon coloré à l'hématoxyline de Harris. La détermination de l'âge se fait par comptage des stries d'accroissement du ciment sur coupe de canines inférieures décalcifiées et colorées à l'hémalun de Meyer. Chacune des méthodes proposées offre une précision satisfaisante pour autoriser leur utilisation lors d'études démographiques chez le renard roux.

La rage vulpine apparaît comme un facteur majeur de la régulation des populations de renards. Il est donc intéressant d'en étudier les répercussions sur les structures de populations en particulier l'âge et le sex-ratio. Le matériel anatomique essentiel dont dispose un laboratoire de diagnostic pour aborder une telle étude se compose principalement des têtes mais exceptionnellement du corps entier. Le problème posé consiste donc à déterminer avec une précision suffisante l'âge et le sexe à partir du matériel disponible.

Nous avons choisi deux méthodes adaptées à nos besoins et à nos possibilités. Cette note les décrit brièvement et propose une estimation de la fidélité de la détermination du sexe par la recherche de la chromatine sexuelle et une estimation de la reproductibilité de la détermination de l'âge par comptage des stries d'accroissement du ciment.

DÉTERMINATION DU SEXE PAR RECHERCHE DE LA CHROMATINE SEXUELLE

Barr et Bertram (1949) ont mis en évidence la présence d'un corps nucléaire au sein du nucléoplasme des neurones de la chatte. Ce corpuscule, caractéristique de certains noyaux femelles, en particulier dans les tissus nerveux ou l'épithélium buccal, a été interprété comme un amas de chromatine correspondant à un seul chromosome X hétérotypique en interphase.

(*) Avec la collaboration technique de M. J. Duchêne, J.-P. George, Y. Gérard et A. Magnin.

Dans le noyau, le corpuscule de Barr se présente comme un amas dense, d'environ 1 micron, bien délimité, intensément coloré et plus ou moins distinct du nucléole au sein du nucléoplasme. Il peut occuper trois positions différentes :

a) périnucléaire : le corpuscule est accolé à la membrane nucléaire, il apparaît comme une éminence en cloche dessinant un épaissement de la membrane nucléaire;

b) libre au sein du nucléoplasme : le corpuscule se trouve en un point quelconque du nucléoplasme, il a une apparence sphérique, on peut le confondre avec une image de pycnose ;

c) périnucléolaire : le corpuscule apparaît comme une boursofflure sphérique ou demi-lunaire du nucléole ; Johnston et Beauregard (1969) signalent cette position comme la plus fréquente dans les cellules du cortex cérébral chez le renard.

La fréquence des corpuscules au sein des noyaux varie selon les tissus. Pour cette étude, nous avons choisi l'encéphale et en particulier les cellules pyramidales de la corne d'Ammon (Hippocampe). Chez les femelles, on trouve le corpuscule dans environ 9/10 des noyaux, mais le plus souvent sous une forme peu caractéristique. Le corpuscule de Barr typique n'apparaît jamais chez les mâles.

Matériel et méthode.

La recherche de la chromatine de Barr se fait sur calques fixés et colorés. La diagnose a pu être portée sur des individus morts depuis 8 et 9 jours, mais la putréfaction rend l'examen hasardeux et le plus souvent impossible.

La lame est appliquée sur une section de la corne d'Ammon, les cellules les plus superficielles adhèrent sur la lame (Tierkel, 1974), elles sont fixées par un bain d'au moins 30 minutes dans l'alcool éthylique absolu, puis colorées selon la technique ci-dessous :

Alcool à 70° : tremper 10 fois
Eau distillée : tremper 10 fois
Hématoxyline de Harris, du commerce : 2 mn
Rinçage à l'eau courante : 1 mn
Alcool ammoniacal à 10 % (V gouttes p/50 ml alcool à 90°) : 20 s
Eau distillée : 1 mn
Alcool à 70° : tremper 10 fois
Alcool à 95° : tremper 10 fois
Alcool absolu : tremper 10 fois

Deux bains de toluène, puis montage entre lame et lamelle au baume du Canada ou avec une résine synthétique.

La lecture s'effectue à l'objectif à immersion (orthoplan 8 × 100) après avoir repéré les cellules pyramidales au faible grossissement (8 × 10). Le corpuscule apparaît en bleu très foncé, le plus souvent d'une teinte plus sombre que le nucléole. Plusieurs cellules doivent être examinées, la diagnose « Femelle » est portée lorsque des corpuscules typiques apparaissent fréquemment, la diagnose « Mâle » est portée lorsqu'aucun corpuscule n'apparaît après examen de plusieurs dizaines de noyaux. Pour éviter toute erreur de lecture, il est impératif de colorer deux calques et de faire lire chacun d'eux à un opérateur différent. En cas de discordance, une nouvelle lecture est nécessaire. Il est indispensable de s'habituer à l'interprétation des lames avec des animaux de sexe connu.

Fidélité

Pour vérifier la fidélité de cette technique, deux séries de calques ont été pratiquées, la première à partir de têtes de renards dont le sexe était précisé par les labo-

ratoires expéditeurs, sur les commémoratifs. Cette série de lames, réalisée et lue par un seul opérateur a donné les résultats suivants :

nombre de lames : 53 ♂ et 47 ♀ ; 5 erreurs : 4 diagnoses ♂ pour 4 ♀ et 1 diagnose ♀ pour 1 ♂.

Mais, dans deux cas, une enquête ultérieure a pu apporter la preuve d'une erreur dans la détermination du sexe sur le cadavre ; après relecture des autres lames défail-lantes, il s'est avéré que l'erreur de diagnose provenait d'une interprétation trop rapide des lames (Salmon, 1977).

Puisque certaines erreurs étaient apparues dans les renseignements figurant sur les commémoratifs accompagnant les têtes utilisées, nous avons réalisé une seconde série de calques. Cette fois, la détermination du sexe était faite sur des cadavres entiers disponibles au laboratoire de diagnostic du Centre National d'Etudes sur la Rage.

Les résultats sont les suivants (double lecture pour chaque) : nombre de lames : 50 ♂ et 50 ♀ ; nombre d'erreurs dans la diagnose : aucune, ni dans un sexe, ni dans l'autre.

Dans ces conditions, la proportion d'erreurs susceptibles d'être obtenues en utilisant cette méthode ne peut excéder 5,8% pour chacun des sexes (au risque $\alpha = 0,05$). L'intervalle de confiance des résultats non discordants est donc compris, pour chacun des sexes, entre 100% et 94%.

DÉTERMINATION DE L'ÂGE PAR COMPTAGE DES STRIES D'ACCROISSEMENT DU CÉMENT

Principe, matériel et méthode.

Cette technique est maintenant familière aux mammalogistes (Pascal et Castanet, 1978). Deux variantes sont possibles : lecture au microscope à contraste de phase sur coupe fine de dents non décalcifiées ou lecture de lames colorées sur coupes fines de dents décalcifiées : nous avons suivi la technique de Jensen et Nielsen (1968) qui utilisent la canine inférieure. La dent est décalcifiée par l'acide nitrique en solution à 5% et les coupes sont réalisées au microtome à congélation, la coloration utilise l'hémalum de Meyer.

Validité : importance de l'apparition des nouvelles stries.

Grue et Jensen (1973) démontrent, sur un échantillon de 135 renards roux d'âge connu, que la détermination d'âge est satisfaisante pour les spécimens de moins d'un an et moins précise pour les adultes. Geiger *et al.* (1977), Harris (1978) et Wandeler (1976), comparant différentes techniques d'estimation d'âge, concluent que cette méthode reste la plus précise, bien qu'elle soit imparfaite. Nous appuyant sur ces études, nous avons donc admis la validité de cette technique chez le renard roux. Cependant, le déterminisme d'apparition des stries d'accroissement chez le renard a été discuté par Kolb (1978) ; selon cet auteur les facteurs décisifs sont d'ordre hormonal plutôt que trophique. Pourtant, sur des renards élevés en captivité nous avons observé des lignes de ciment moins nettes que chez des individus vivant à l'état sauvage. Il n'est donc pas possible d'éliminer complètement une influence de l'alimentation. Ce point mériterait d'être approfondi.

Grue et Jensen (1973) démontrent que l'apparition des stries d'accroissement se situe entre mars et août. Cette apparition se caractérise par une ligne de coloration

plus intense tout à fait à la périphérie de la racine de la dent. Il ne faut pas confondre cette ligne avec un artefact de coloration. La lecture de plusieurs lames montées à partir de la même dent élimine tout risque de confusion. Nous avons pu confirmer que l'apparition des nouvelles lignes chez les renards roux de France se situait à la même époque. Mais notre observation personnelle, à la fois sur animaux captifs et sur animaux sauvages, nous conduit à penser que ce phénomène d'apparition des stries nouvelles au printemps peut amener des erreurs d'estimation de l'âge. Nous avons constaté en effet, que l'apparition des stries n'est pas simultanée ; ainsi pendant cette période de dépôt de « lignes sombres » du ciment, certains individus précoces peuvent présenter une ligne nouvelle alors que des individus nés la même année ne présentent pas encore cette ligne.

A partir du mois d'août, cette confusion ne nous paraît plus possible ; les individus présentant une ligne en cours de formation deviennent très rares et dans tous les cas cette ligne est déjà bien visible à la périphérie de la racine. Ce phénomène peut être illustré par l'exemple suivant : sur 13 renards captifs, euthanasiés le 31 août 1977, nous trouvons :

Effectif	Age lu	Age réel
7	3/4 ans	3/4 ans
1	2/3 ans	3/4 ans
1	4/5 ans	3/4 ans
4	2/3 ans	2/3 ans

Les deux confusions enregistrées sont probablement dues au fait que ces renards étaient maintenus en captivité. Dans le cadre de l'étude sur les structures d'âge en rapport avec l'épizootie de rage vulpine nous n'avons donc pas tenu compte des renards prélevés entre les mois de mai et d'août.

Reproductibilité.

On a réalisé une série double de diagnostics pour tester la reproductibilité de cette technique. 118 renards roux provenant de différentes régions de France ont fait l'objet chacun de deux diagnostics, séparés l'une de l'autre par un intervalle de plusieurs mois. 4 lots d'effectifs sensiblement identiques ont été réalisés, 1 lot par classe d'âge : 0/1 an, 1/2 ans, 2/3 ans et plus de 3 ans. Une des deux séries a été prise comme témoin et les discordances avec l'autre série ont été notées (l'âge réel n'était pas connu). (Tableau 1).

Au total, l'inconstance de la méthode touche dans le cas le plus défavorable 19% des résultats de chaque classe. Sur les 16 discordances observées, l'écart était de 1 ou 2 ans (moyenne : 1,44). Toutefois, le test employé étant très sévère, il est intéressant de l'appliquer également à l'ensemble de l'échantillon des 118 renards étudiés. Dans ce cas, nous obtenons au total 5 discordances. Si l'on admet que cette inconstance ne dépend pas de l'âge réel du renard à l'intérieur des 4 classes d'âge définies précédemment, le regroupement des effectifs permet alors de proposer pour l'inconstance de la méthode un intervalle de confiance de 0,6 à 7,9% autour de la valeur moyenne 3,6% : soit (au seuil $\alpha = 0,05$) un intervalle de confiance de résultats non discordants de 99,4 à 92,1%.

LE SEXE ET L'ÂGE DU RENARD

377

TABLEAU 1. — Discordances observées dans la détermination de l'âge sur deux séries de dents réalisées à partir des mêmes renards.

Lot	classe d'âge	effectif	discordance	intervalle de confiance (à 95 %) de la proportion de résultats non discordants	pourcentage de discordance observé
1	0/1 an	30	1	84 - 100 %	3 %
2	1/2 ans	30	2	81 - 100 %	7 %
3	2/3	23	1	82 - 100 %	4 %
4	3/4 4/5 5/6 } 3,08 6-7 7-8	13 9 5 } 35 4 4	4 1 1 2 4 } 1*	87 - 100 %	3 %
Total		118	16		

* Au-delà de 3 ans, les discordances sont nombreuses, si l'on rassemble en un seul lot l'effectif des classes d'âge de 3 à 8 ans, il n'y a plus alors qu'une seule discordance.

CONCLUSION

La recherche de chromatine sexuelle dans les noyaux des neurones d'une part et le comptage des lignes de ciment sur coupes colorées de dents décalcifiées d'autre part, fournissent deux méthodes satisfaisantes tant sur le plan de la validité que sur celui de la reproductibilité, dans le cadre d'étude « d'âge et de sex-ratio » chez le renard roux. Dans l'un et l'autre cas, toutes les précautions doivent être prises pour diminuer les risques d'erreur « dues à l'opérateur ».

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier le service diagnostic du Centre National d'Etudes sur la Rage pour la réalisation des calques et l'aide apportée dans les prélèvements, M. le Maître Assistant Agrégé Darret (Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse) pour nous avoir « mis sur la piste » de la chromatine de Barr. Nous adressons des remerciements particuliers au Dr Simone Gilgenkrantz (Laboratoire de Cytogénétique — Centre Régional de Transfusion Sanguine, C.H.U. Nancy-Brabois), pour son aide précieuse dans la mise au point de la technique de détermination du sexe et à M.F.A. Aubert pour son aide dans la discussion statistique des résultats.

SUMMARY

The validity and reproducibility of two experimental methods of sex and age determination of the red fox are analysed. The sex determination is made by studying of the sexual chromatin (Barr body) on an impression slide of Ammon's horn stained with Harris' hematoxylin.

The age determination is made by counting the cementum lines on lower canine teeth sections decalcified and stained with Meyer's hemalun.

Each of the proposed methods offers a satisfactory accuracy for use in demographic studies of the red fox.

BIBLIOGRAPHIE

- BARR, M. L., et E. G. BERTRAM, 1949. — A morphological distinction between neurones of the male and female and the behaviour of the nucleolar satellite during accelerated nucleoprotein synthesis. *Nature*, 163 (4148) : 676-677.
- GEIGER, G., J. BROMEL et K. H. HABERMEHL, 1977. — Konkordanz verschiedener Methoden der Altersbestimmung beim Rotfuchs. *Z. Jagdwissensch.*, 23 (2) : 57-64.
- GRUE, H., et B. JENSEN, 1973. — Annular structures in canine tooth cementum in red foxes of known age. *Dan. Rev. Game Biol.*, 8 (7) : 1-13.
- HARRIS, S., 1978. — Age determination in the red fox (*Vulpes vulpes*) — an evaluation of technique efficiency as applied to a sample of suburban foxes. *J. Zool.*, 184 : 91-117.
- JENSEN, B., et L. BRUNBERG NIELSEN, 1968. — Age determination in the red fox from canine tooth sections. *Dan. Rev. Game Biol.*, 5 (6) : 1-16.
- JOHNSTON, D. H., et M. BEAUREGARD, 1969. — Rabies epidemiology in Ontario. *Bull. Wildlife Dis. Assoc.*, 5 : 357-370.
- KOLB, M., 1978. — The formation of lines in the cementum of premolar teeth in foxes. *J. Zool.*, 185 : 259-263.
- PASCAL, M., et J. CASTANET, 1978. — Méthodes de détermination de l'âge chez le chat haret des îles Kerguelen. *Terre et Vie*, 32 (4) : 529-555.
- SALMON, D., 1977. — *Diagnose expérimentale du sexe chez le renard*. Thèse Méd. Vétér., Paris-Créteil.
- TIERKEL, E. S., 1974. — Recherche microscopique rapide des corps de Négri et préparation des spécimens pour les épreuves biologiques. In : M. M. KAPLAN et H. KOPROWSKI. *La rage. Techniques de laboratoire*. Organisation Mondiale de la Santé, Genève, 3^e éd., 380 p.
- WANDELER, A. I., 1976. — Altersbestimmung bei Füchsen. *Rev. Suisse Zool.*, 83 (4) : 956-963.

C. RESULTATS

Les résultats sont présentés sous trois têtes de chapitre concernant :

1.L'ECO-ETHOLOGIE DU RENARD EN ZONE D'ENZOOTIE RABIQUE (p 123)

2.LA RAGE EXPERIMENTALE (p 185)

3.LE COMPORTEMENT DU RENARD ENRAGE (p 225)

Chaque chapitre se décompose en deux parties :

A) INTRODUCTION - RESUME DES RESULTATS

Ce paragraphe présente de façon synthétique les résultats acquis au cours de nos études qui sont détaillés dans la deuxième partie.

B) TIRES-A-PART

Les références présentant divers aspects du sujet du chapitre sont présentées l'une après l'autre, dans un ordre logique (et non chronologique). Les références présentées ont été publiées dans des revues scientifiques ou actes de colloque, ayant un comité de lecture. Certaines références sont encore sous presse, mais ont été acceptées pour publication.

1. ECO-ETHOLOGIE DU RENARD EN ZONE D'ENZOOTIE RABIQUE

A) INTRODUCTION. RESUME DES RESULTATS

Nous abordons dans ce chapitre l'étude des stratégies comportementales et démographiques du Renard confronté au problème de la rage. Nous avons essayé de montrer qu'il existait une cohérence entre les diverses étapes de notre recherche depuis son commencement en 1975 et nos travaux actuels. Il était bien évidemment impossible d'obtenir toutes ces données en même temps, faute de moyens techniques suffisants, et surtout d'une équipe assez nombreuse. Nous avons donc dû admettre que, pour l'essentiel ce que nous observions il y a presque quinze ans correspond encore à la réalité d'aujourd'hui... Ce postulat peut être accepté dans la mesure où nous prenons en compte des données provenant toutes de zones atteintes par la rage depuis longtemps, donc en situation d'enzootie. Nous admettons l'idée que la situation que nous étudions était déjà en équilibre au début de notre travail. Nos principaux résultats peuvent être résumés de la façon suivante :

(1) *Stratégies comportementales*

(a) Reproduction (réf. I)

La saison de reproduction commence à la mi-mars et s'achève au début d'avril. La quasi totalité des renardes mettent bas (3 % seulement de stérilité apparente), les pertes intra-utérines sont faibles (3,8 %), et la moyenne de l'effectif des portées à la naissance est de 4,3/femelle ayant mis bas. Cette population semble donc exprimer une forte capacité multiplicatrice.

(b) Régime alimentaire (réf. II)

Les résultats révèlent l'importance particulière de quatre genres de rongeurs : *Microtus*, *Apodemus*, *Clethrionomys* et *Arvicola*. Leur part globale dans le régime (80% de la biomasse ingérée) est sans commune mesure avec les autres catégories alimentaires. On a ensuite comparé l'abondance estimée de chaque rongeur sur le terrain à sa consommation par le Renard :

A. La raréfaction sur le terrain du Campagnol terrestre s'est traduite par une diminution parallèle de sa part dans le régime.

B. Pour ce qui concerne les trois autres Rongeurs (*Microtus*, *Apodemus*, *Clethrionomys*) il n'existe aucune corrélation statistiquement significative, entre les pourcentages de biomasse ingérée et les indices d'abondance absolue (= nombre

moyen de captures par espèce et par lignes de pièges), ou relatif (= effectifs d'une espèce par rapport au nombre total des rongeurs sur le terrain ; calcul prenant en compte la densité dans chaque type d'habitat x la surface occupée par cet habitat dans le domaine d'étude).

C. *Clethrionomys glareolus* et les deux *Apodemus* restent constamment faibles dans le régime, quel que soit leur niveau d'abondance, notamment pendant les saisons où ils ont atteint les effectifs les plus élevés.

D. *Microtus* représente de 71 à 100 % des rongeurs ingérés alors que son abondance relative varie de 39 à 76 %, toutefois sa part dans le régime augmente avec le nombre d'individus présents sur le terrain ; il constitue le rongeur le plus souvent capturé quand les rongeurs de toutes espèces sont rares.

Tout se passe donc comme si le Renard exprimait une "préférence" pour les *Microtus*; celle-ci résultant d'une part d'un éventail réduit des proies de remplacement (du moins en terrain ouvert) et d'autre part d'un intérêt plus marqué pour ce type de rongeur (cf. LUND 1962, MACDONALD 1977, YONEDA 1982).

(c) Occupation de l'espace et emploi du temps : (réf. III)

Sans entrer dans le détail des méthodes de calcul des surfaces occupées, les Aires Saisonnières d'Activités sont comprises dans un polygone de 200 à 400 ha, exception faite d'un domaine ayant atteint momentanément 728 ha; ces surfaces sont légèrement plus grandes pour les mâles, en proportion de leur poids plus élevé, mais sans augmentation notable d'une saison à l'autre. Entre le tiers et près de la moitié de cette aire est visité chaque jour à l'occasion de parcours qui, sans tenir compte des allées-et-venues effectuées à l'intérieur d'une parcelle donnée (moins de un ha), sont compris en moyenne entre 7,5 et 18 km.

L'habitat disponible n'est pas utilisé au hasard mais selon des choix individuels souvent bien marqués. Cette grande variabilité individuelle s'accorde néanmoins avec une tendance générale à préférer les couverts pendant les périodes d'inactivité diurne et les milieux ouverts, notamment les prairies, pendant l'activité nocturne, surtout en été.

Les renards étudiés semblent se partager l'espace selon un mode individuel exclusif, caractérisé par la présence occasionnelle, peut être uniquement temporaire, de simplement un couple sur une même zone : l'étude de quatre cas de voisinage ne montre pas ou peu de chevauchements entre aires d'individus voisins. Ce mode de vie plutôt "solitaire" s'accompagne chez la majorité des individus étudiés d'une instabilité de l'aire d'activité qui présente une tendance permanente à se mouvoir; dans un cas ce déplacement s'est effectué au profit d'espaces libérés par des congénères voisins morts de rage. Cette instabilité spatiale constitue à nos yeux une caractéristique majeure de la population étudiée.

(d) Le rythme d'activité des renards

Il a été étudié à l'aide de la même méthode mais n'a pas fait l'objet d'une publication séparée. Il se caractérise par une activité principalement nocturne (fig. 6 non publiée) ; des différences semblent se dessiner entre les saisons : on remarque notamment une activité de déplacement plus importante le matin et le soir en hiver par rapport à l'été. (La significativité de cette différence, assez évidente sur la fig. 6, n'a toutefois pas été étudiée statistiquement).

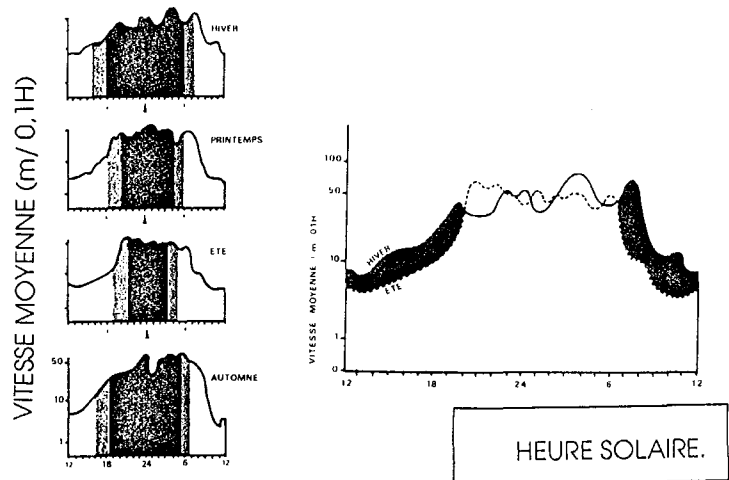


FIGURE 6 : Rythme d'activité des renards ; exprimé en distance parcourue par heure.

(2) Stratégies démographiques (réf. IV)

(a) Cinétique démographique des renards

Les données recueillies depuis 1979 sont représentées sur la figure 7 (page suivante). Celle-ci révèle des différences importantes au cours d'une même année (l'abondance ne peut toutefois être mesurée d'avril à septembre) : de l'automne au printemps, le niveau de population montre une décroissance moyenne de 50 à 70 %.

En revanche les différences d'une année à l'autre sont peu marquées, on relève une augmentation possible en 1981-82 immédiatement suivie d'un déclin assez net l'année suivante, qui est compensé dès 1983-84. Un nouveau creux apparaît en 1984-85, puis les indices restent à peu près stables au cours des années suivantes, jusqu'aux maxima enregistrés en 1988-89. On peut donc admettre que le niveau de population est globalement stable malgré la rage.

En tous cas le maximum de rage de 1982, s'il a un impact sur les indices de 82-83 est très rapidement compensé et on ne distingue pas de corrélation nette entre la rage et la cinétique des populations.

NOMBRE MOYEN DE RENARDS VUS PAR KM.

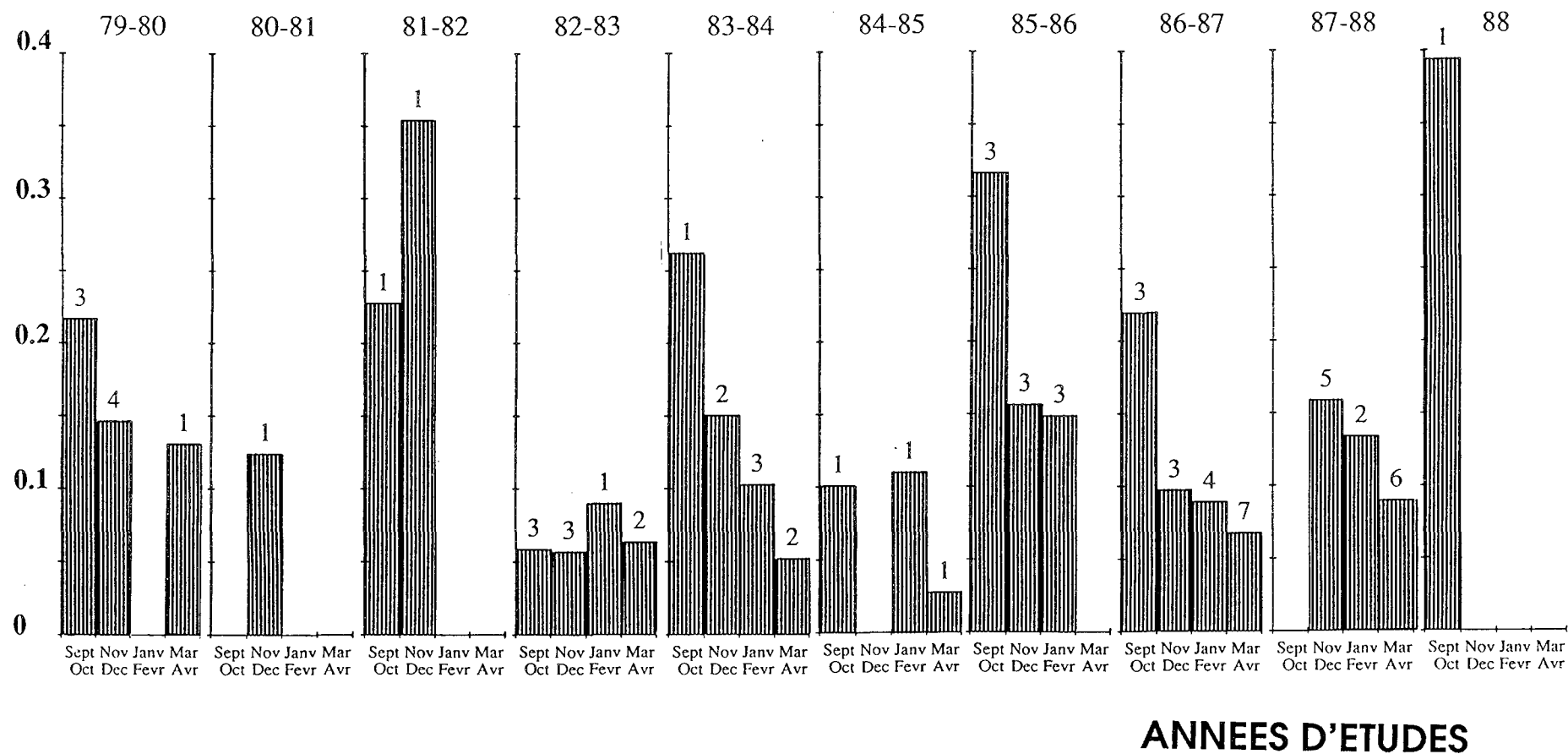


FIGURE 7 : Evolution chronologique des indices d'abondance de renards dans le secteur d'étude.

Résultats exprimés en moyenne du nombre de renards vus par km lors de comptages nocturnes au phare. L'itinéraire de 40 km était toujours sensiblement identique.

Les chiffres au sommet de chaque colonne indique le nombre de comptages effectués au cours de la période de 2 mois.

(b) Structure des populations

En admettant la représentativité de notre échantillon prélevé dans la zone atteinte par la rage depuis une douzaine d'années (enzootique), on note en premier lieu un excédent de mâles (1,2 à 1,4 %), généralement non significatif... La structure par âge est par ailleurs largement dominée par la classe des individus nés dans l'année ($80/116 = 69\%$).

Pour savoir dans quelle mesure la structure de la population lorraine a été modifiée par l'existence de la rage, nous l'avons comparée à celle existant dans des régions proches mais situées au delà du "front" épizootique (= zone indemne).

Si la sex-ratio ne semble pas être affectée, la structure par âge est en revanche modifiée : la proportion de juvéniles est effectivement plus réduite dans les régions non atteintes ($148/274 = 54\%$). Ceci peut s'expliquer par le fait que, dans la zone d'enzootie, les renardeaux sont moins nombreux dans le groupe des "enragés" ($150/309 = 48,5\%$) que dans celui des individus sains (69 %), à la même époque. On en déduit que les renards de moins d'un an courent moins fréquemment le risque d'être contaminés que les adultes, ce qui probablement augmente leur proportion par rapport aux adultes dans les régions d'endémie et conduit aux différences observées.

B) TIRES-A-PART

A. Stratégies comportementales

Reproduction

I. **ARTOIS M., AUBERT M.F.A. et GERARD Y.**- Reproduction du renard roux (*Vulpes vulpes*) en France. Rythme saisonnier et fécondité des femelles. Acta Oecol. Oecol. Applic., 1982, **3**, n°2, pp 205-216.

Régime alimentaire

II. **ARTOIS M. et STAHL P.**- Prédation des rongeurs par le renard roux (*Vulpes vulpes*) en Lorraine. Gibier Faune Sauvage, 1989, **6**, pp 279-294.

Occupation de l'espace

III. **ARTOIS M., AUBERT M. et STAHL P.**- Organisation spatiale du renard roux (*Vulpes vulpes* L., 1758) en zone d'enzootie de rage en Lorraine. Rev. Ecol. (Terre et Vie), 1990, **45** (sous presse).

B. Stratégies démographiques

IV. **ARTOIS M. et AUBERT M.F.A.**- Structure des populations (âge et sexe) de renards en zones indemnes ou atteintes de rage. Comp. Immun. Microbiol. Infect. Dis., 1982, **5**, n°1-3, pp 237-245.

Acta Œcologica
Œcol. Applic., 1982, Vol. 3, n° 2, p. 205-216.

Reproduction du renard roux (*Vulpes vulpes*) en France. Rythme saisonnier et fécondité des femelles

M. Artois, M. F. A. Aubert, Y. Gérard ⁽¹⁾

Ministère de l'Agriculture, Direction de la Qualité, Services Vétérinaires,
Centre National d'Études sur la Rage et la Pathologie des Animaux Sauvages,
B. P. 9, 54220 Malzéville

RÉSUMÉ

453 renardes ont été examinées pour étudier leur reproduction entre 1976 et 1980.

La plupart des naissances se produisent dans la dernière quinzaine de mars. On a observé en moyenne 4,3 cicatrices placentaires foncées par femelle, correspondant à un nombre égal de renardeaux viables. Le pourcentage de femelles apparemment stériles est faible (3,8 %) au cours des 5 années étudiées. L'âge ne semble pas exercer d'influence sur l'activité reproductrice des renardes.

MOTS-CLÉS : Renard - Période de reproduction - Fécondité - France.

SUMMARY

453 vixens have been examined for reproduction study in France between 1976 and 1980.

Most vixens give birth during the last fortnight of March, the mean number of dark placental scars representing live births is 4.3. The proportion of barren vixens is low, at 3.8 % for the five years studied. Age does not appear to influence reproductive activity of the females.

KEY-WORDS: Fox - Breeding season - Fertility - France.

INTRODUCTION

Le rôle du renard dans l'épidémiologie de la rage n'est plus à démontrer; en conséquence, toute étude de l'écologie de cette espèce revêt une grande importance. La reproduction influe évidemment sur la dynamique des populations, ce qui explique l'intérêt particulier porté à cet aspect de la biologie de l'espèce par les épidémiologistes (ARTOIS, 1979). Dans ce domaine, il est établi que, chez *Vulpes vulpes*, la reproduction est saisonnière; elle se déroule, par exemple, de décembre à avril aux États-Unis, sauf en Alaska (ABLES, 1975) ou à partir de la fin du mois de juin (début de l'hiver) en Australie (MACINTOSH, 1963). En Europe, les informations les plus précises sur le cycle saisonnier proviennent des études de ROWLANDS & PARKES (1935) en Angleterre et en Écosse, de FAIRLEY (1970) en Irlande et de LLOYD & ENGLUND (1973) en Grande-Bretagne et en Suède. Ces derniers auteurs ont mis en évidence une corrélation entre l'activité sexuelle et certains stimuli photo-périodiques. Cependant d'autres facteurs peuvent exercer une influence dans le déclenchement du cycle œstral, qu'il s'agisse de facteurs de type trophique ou climatique, ou encore de facteurs

⁽¹⁾ Agent technique de laboratoire au Centre National d'Études sur la Rage.

éthologiques. C'est pourquoi, comme l'observent en particulier STORM *et al.* (1976) dans le Mid West américain, les différences entre les dates de reproduction d'une année à l'autre peuvent être plus importantes que les différences entre régions.

Les femelles n'ont qu'un seul cycle œstral annuel puis, après la fécondation et 51 à 53 jours de gestation, naissent 4 à 5 renardeaux. L'effectif des portées est sans doute l'aspect le mieux décrit de la reproduction chez les renards. En Europe, cependant, il ne semble pas exister de différences très importantes entre les différents lieux d'étude (STUBBE, 1967; WANDELER, 1968; FAIRLEY, 1970; LLOYD, 1975, 1980).

Un autre paramètre, au contraire, apparaît extrêmement variable : le taux de stérilité apparente, c'est-à-dire la proportion de femelles qui, fécondées ou non, sont trouvées non gestantes ou n'ayant pas eu de gestation, après la fin de la saison de reproduction. Ce taux varie de zéro, en Australie (MACINTOSH, 1963) et aux Pays-Bas (LLOYD *et al.*, 1976), à 5 % en Illinois-U. S. A. (STORM *et al.*, 1976), puis 10 % en Irlande (FAIRLEY, 1970) ou en Suisse avant l'arrivée de la rage (WANDELER, 1968). Souvent ce taux varie selon les régions ou les années, il est compris entre 10 et 22,5 % au Pays de Galles (LLOYD, 1977) et peut atteindre 34 % chez les juvéniles, au sein des populations vulpines suburbaines de Londres (HARRIS, 1979). Les taux les plus élevés sont ceux que ENGLUND a obtenus entre 1966 et 1970, en Suède. Dans les régions nordiques, au cours des années où les rongeurs sont rares, ENGLUND trouve 88 % de renardes juvéniles et 67 % de renardes plus âgées, qui sont stériles. Mais dans les régions agricoles de Suède, où la disponibilité en nourriture est bonne, ces taux descendent respectivement à 64 et 36 % (ENGLUND, 1980).

Enfin, l'influence de l'âge sur le déroulement du cycle saisonnier ou sur la fécondité est incontestable, comme cela a été mis en évidence sur des renards argentés (*Vulpes vulpes fulva*) en élevage (JOHANSSON, 1938; PEARSON & BASSETT, 1946; VENGE, 1959).

L'objet du travail réalisé entre 1976 et 1980 au Centre National d'Études sur la Rage était de faire le bilan de la situation de la reproduction des renardes en France, essentiellement dans les régions où s'exerce un contrôle des effectifs de cette espèce, dans le cadre de la lutte contre la rage. Ce sont les résultats de cette étude qui sont présentés dans les pages qui suivent.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les renardes proviennent surtout de la partie septentrionale de la France (tableau I). La plupart de ces animaux ont été abattus au cours des campagnes de contrôle des populations vulpines. Ceux qui sont originaires de Meurthe-et-Moselle et de Moselle ont été disséqués dans le laboratoire du Centre National d'Études sur la Rage et la Pathologie des Animaux Sauvages (C. N. E. R.). Dans les autres cas, les prélèvements nécessaires ont été faits dans les laboratoires des Directions Départementales des Services Vétérinaires.

Dans la plupart des cas, on a prélevé : l'utérus et une canine supérieure (ou, à défaut, la première ou la seconde prémolaire).

De plus, on a noté la provenance de la renarde et la date de sa mort (ou, à défaut, celle de l'arrivée au laboratoire). Les deux ovaires et les cornes utérines ont été séparés du corps au niveau du col utérin et conservés jusqu'à l'examen dans une solution de formol à 10 %.

Ces examens ont été regroupés à la fin de l'été pour l'ensemble des utérus d'une année, soit huit mois au plus tard après les premiers prélèvements (sauf en 1976 où un délai supérieur a été nécessaire). Très peu de prélèvements ont été faits entre les mois de juillet et novembre.

REPRODUCTION DU RENARD ROUX

207

TABLEAU I

Répartition des utérus prélevés saison par saison de janvier 1976 à juillet 1980.

Saison de reproduction	1	2	3	4	5	Total
01 - Ain.....	—	3	9	8	—	20
02 - Aisne.....	6	—	—	—	—	6
10 - Aube.....	3	—	—	—	—	3
21 - Côte-d'Or.....	—	5	—	—	—	5
25 - Doubs (90 - Territoire de Belfort)...	3	—	—	—	—	3
45 - Loiret.....	34	—	—	—	—	34
48 - Lozère.....	—	—	7	—	—	7
54 - Meurthe-et-Moselle.....	58	21	25	12	19	135
57 - Moselle.....	1	—	2	8	16	27
58 - Nièvre.....	20	1	—	—	—	21
70 - Haute-Saône.....	8	—	—	—	—	8
74 - Haute-Savoie (73 - Savoie).....	—	—	16	16	—	32
76 - Seine-Maritime.....	7	12	13	20	—	52
77 - Seine-et-Marne.....	—	30	31	24	—	85
88 - Vosges.....	1	—	—	1	2	4
95 - Val-d'Oise.....	—	8	3	—	—	11
Total.....	141	80	106	89	37	453

I. DÉTERMINATION DE LA SAISON DE REPRODUCTION

Les critères de FAIRLEY (1970) ont été principalement utilisés pour préciser cette saison :

1° *évolution du poids des deux ovaires* : les deux ovaires sont pesés simultanément après avoir été débarrassés de la masse de graisse qui les entoure. La pesée est faite avec une précision $\pm 0,01$ g. On trouvera dans l'article de MACINTOSH (1963) une description de l'évolution annuelle du poids des deux ovaires dont l'auteur donne l'interprétation en fonction du stade du cycle reproducteur;

2° *évolution des critères d'activité reproductrice* : il s'agit, en l'occurrence, de l'épaississement des parois de l'utérus (MACINTOSH, 1963), des signes de gestation (boursofflures de l'utérus signant des implantations, fœtus visibles à l'œil nu) et des signes de rétraction utérine *post partum*;

3° *calcul du stade de développement des fœtus et déduction de la date de mise-bas* : l'estimation de la date de mise-bas se fait grâce à la courbe de croissance du fœtus de *Vulpes vulpes* établie par SMITH (1938) et détaillée ensuite par LAYNE & MACKEON (1956). Ces données ont permis d'établir un abaque indiquant le stade de développement du fœtus en fonction de son poids. Cette méthode n'est utilisable que pour des fœtus arrivés à un stade de développement postérieur au dernier tiers de la gestation.

II. ESTIMATION DE LA FÉCONDITÉ

La fécondité est définie comme le nombre moyen annuel de nouveau-nés par femelle. Ce paramètre intègre donc la proportion de femelles stériles et, pour les femelles fécondes, les pertes successives d'embryons et de fœtus *in utero* qui précèdent la mise-bas.

On calcule tout d'abord le taux de stérilité apparente, en comptant les femelles en âge de se reproduire (dès 10 mois) et qui ne présentent aucune trace de gestation après la fin de la saison de la reproduction. La limite la plus tardive de cette saison a été fixée au 1^{er} avril de chaque année. Cette

stérilité est dite « apparente » car elle peut avoir plusieurs origines : absence de ponte ovulaire (infertilité vraie); non-fécondation (occlusion des voies génitales, absence de coït, mâle stérile, etc.); résorption embryonnaire totale avant la nidation.

L'examen des corps jaunes a été fait à partir de l'année 1978. Les corps jaunes sont comptés macroscopiquement après quelques coupes de l'ovaire. Cette méthode ne permet pas de distinguer un corps jaune progestatif, d'un corps jaune de gestation. L'examen simultané du nombre de fœtus dans l'utérus nous a donné la possibilité d'étudier le phénomène de la poly-ovulation et celui de la mortalité fœtale après la nidation.

Enfin, l'étude de la fécondité fait appel à l'examen des fœtus trouvés dans le tractus génital et au décompte des cicatrices placentaires. Celles-ci constituent la trace visible de l'implantation zonaire du placenta dans les cornes utérines. ENGLUND (1970) propose une échelle de 6 degrés d'intensité de la pigmentation de ces cicatrices. Nous avons réduit cette échelle à trois : cicatrices foncées (classes 5 et 6 de ENGLUND), intermédiaires (classes 3 et 4) et claires (classes 1 et 2).

En l'absence de preuves expérimentales, l'interprétation de ENGLUND est la suivante :

- les cicatrices claires auraient pour origine une gestation antérieure ou une résorption embryonnaire précoce;
- les cicatrices foncées proviendraient vraisemblablement de fœtus viables après 28 jours de gestation; compte tenu de la difficulté d'interpréter les cicatrices intermédiaires, nous avons toujours indiqué successivement le nombre de cicatrices foncées et le nombre de cicatrices foncées et intermédiaires (classes 3 à 6). Nous avons admis que l'effectif des portées à la naissance était compris entre ces deux valeurs.

III. ESTIMATION DE L'ÂGE

L'âge est estimé par la technique du comptage des stries d'accroissement du cément dentaire. La technique est celle qui est décrite par GRUE & JENSEN (1973) : les dents sont décalcifiées, puis coupées au microtome à congélation; trois lames, comportant chacune trois coupes, sont colorées dans l'hémalun de MAYER, puis examinées sous le microscope pour permettre de compter les stries.

IV. ANALYSE STATISTIQUE

Selon la structure des données, nous avons établi plusieurs tableaux de contingence par le décompte du nombre d'individus présentant un ensemble de caractéristiques données : âge des femelles et nombre de cicatrices placentaires, etc.; leur analyse a été effectuée par le test du χ^2 (GREMY & SALMON, 1969).

RÉSULTATS

I. SAISON DE LA REPRODUCTION

Les principaux résultats concernant le cycle saisonnier ou annuel de la reproduction chez la renarde sont décrits dans les 4 paragraphes qui suivent.

1° Évolution du poids des ovaires

En moyenne, le poids des deux ovaires d'une femelle adulte au repos sexuel est de $0,38 \pm 0,24$ g et, pour une femelle en gestation, ce poids est de $1,46 \pm 0,8$ g (minimum : 0,67 g, maximum : 2,22 g). Cette différence est significative (test de COCHRAN : comparaison des moyennes de deux séries de valeurs de variances inégales).

La moyenne du poids des deux ovaires de toutes les renardes a été calculée quinzaine par quinzaine pour réaliser le graphique de la figure 1. Les résultats indiquent que la saison de reproduction est comprise entre la fin du mois de février et le début du mois d'avril. On n'observe aucune différence notable d'une année à l'autre.

REPRODUCTION DU RENARD ROUX

209

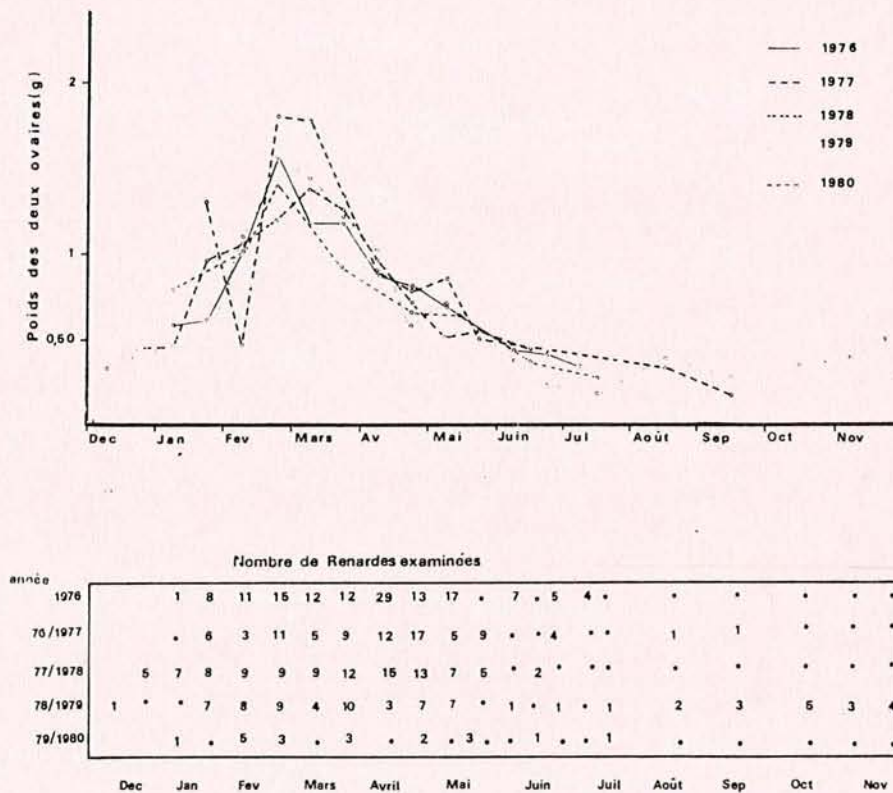


FIG. 1. — Évolution quinzaine par quinzaine (ou par mois) de la moyenne des poids des 2 ovaires des renardes analysées entre 1976 et 1980.

2° Critères de l'activité reproductrice

Au cours des cinq saisons étudiées, les trois critères définis précédemment se sont succédés de façon comparable. La plupart des femelles sont trouvées gestantes en février et mars. Cependant, on peut remarquer quelques cas de gestations particulièrement précoces ou, au contraire, tardives (fig. 2).

LLOYD & ENGLUND (1973) observent que, lorsque la latitude diminue, la saison de reproduction devient plus précoce (fig. 3). Nous avons joint aux résultats de ces auteurs le graphique de l'évolution quinzaine par quinzaine du pourcentage de femelles en gestation capturées entre 48° et 50° N (Ile-de-France, Aisne, Lorraine). Il ressort nettement de cette comparaison que la durée de la saison de reproduction se réduit du nord au sud. Mais, s'il demeure que la reproduction est plus tardive dans les régions septentrionales, les données françaises n'indiquent toutefois pas une précocité plus marquée qu'au Pays de Galles ou au sud de la Suède (Skåne). En toute rigueur, il faut préciser que la collecte de l'ensemble de ces informations se répartit sur une durée de près de 20 ans.

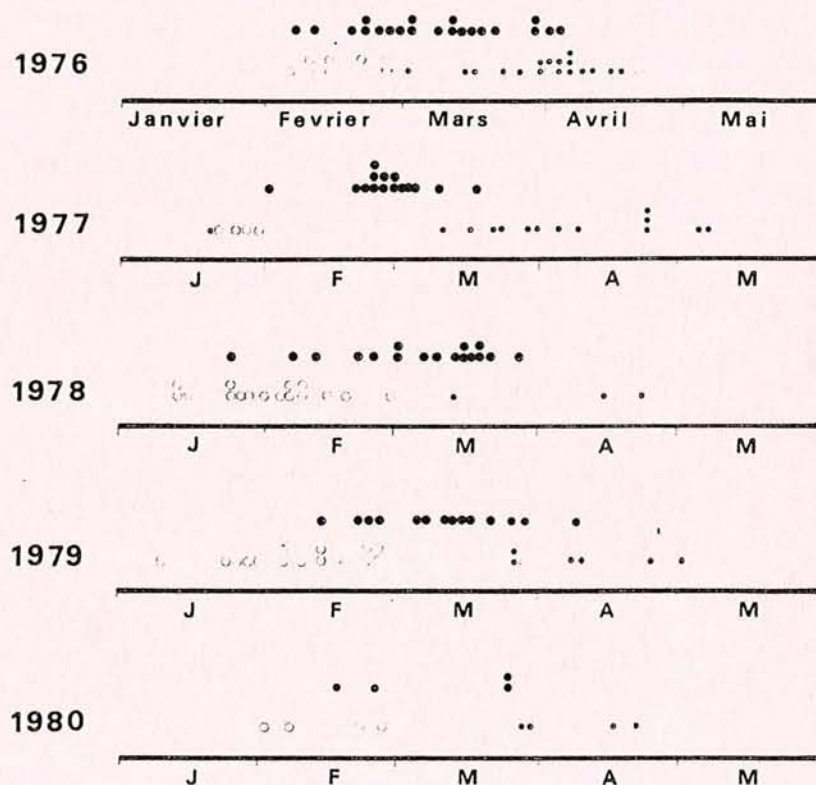


FIG. 2. — Répartition chronologique des signes d'activité utérine : ○ Renardes montrant un utérus dont les parois sont épaissies; ● Renardes en gestation; * Renardes montrant des signes de rétraction utérine *post partum*.

3° Estimation de la date des mises-bas

Cette méthode est celle qui permet la plus grande précision puisque la date de la mise-bas est déterminée à trois jours près. Le schéma de la figure 4 montre nettement que le plus grand nombre des naissances (20/32) se produit entre le 12 et le 26 mars. On observe, de plus, que la période des mises-bas s'étale depuis la mi-février jusqu'à la mi-avril.

FIG. 4. — Répartition chronologique des dates de mises-bas calculées par estimation du stade de gestation au moment de la mort. La dernière ligne figure le bilan obtenu sur les 5 années étudiées, celles-ci comptant deux années bissextiles; les dates de mises-bas sont exprimées à partir du 1^{er} jour de l'année.

REPRODUCTION DU RENARD ROUX

211

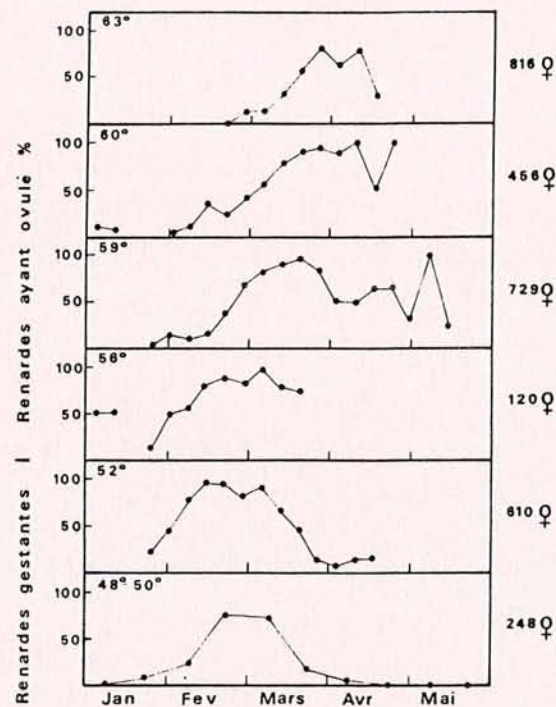


FIG. 3. — Déroutement saisonnier de la reproduction en fonction de la latitude. 63° N : Jamtland; 60° N : Varmland; 59° N : Uppland et 56° N : Skåne. Régions de Suède. Évolution hebdomadaire du pourcentage de femelles ayant ovulé. 52° N : Pays de Galles et 48-50° N : France. Évolution hebdomadaire (Pays de Galles) ou par quinzaine (France) du pourcentage de femelles en gestation.

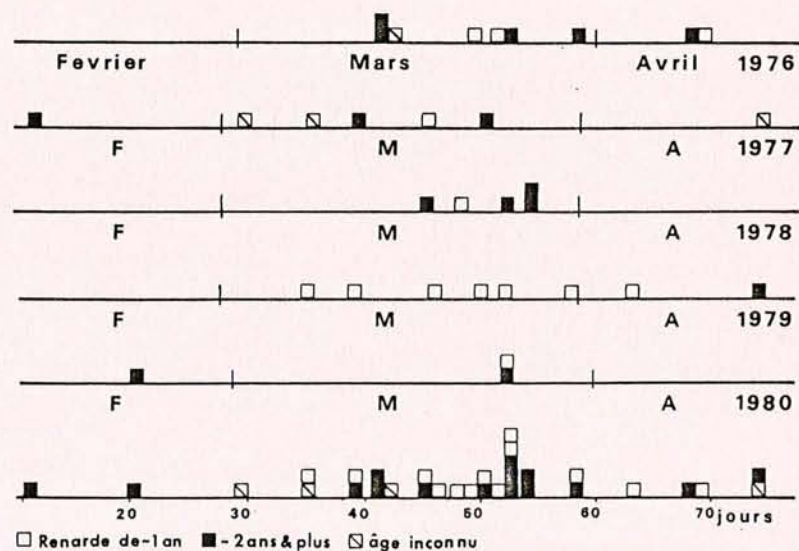


FIG. 4.

4° Influence de l'âge sur le déroulement du cycle annuel

Cette recherche ne pouvait aboutir à un succès avec des critères peu concentré dans le temps comme l'évolution du poids des ovaires ou des signes d'activité de l'utérus. En utilisant la technique de détermination de la date de mise-bas (fig. 4), il n'a toutefois pas été possible de mettre en évidence un décalage de l'activité reproductrice des femelles selon leur âge.

II. FÉCONDITÉ

Les lieux de prélèvements des renardes ont varié au cours des 5 années d'études. Toutefois, aucune hétérogénéité statistiquement significative n'apparaît entre les différentes régions ou entre les différentes années. Ce qui nous permet d'effectuer les regroupements nécessaires à l'approfondissement des résultats, en négligeant l'influence annuelle ou régionale.

1° Stérilité apparente

Sur 185 femelles mortes après le 1^{er} avril, sept ne présentaient aucune cicatrice placentaire, soit 3,8 %. Cette proportion est peu élevée, elle peut être encore plus faible si l'on considère que trois seulement parmi ces sept femelles paraissent indiscutablement infécondes. Les quatre autres présentent des indices difficiles à interpréter d'une pseudogestation ou d'un déroulement tardif de l'activité reproductrice (poids des ovaires élevé et épaissement des parois utérines). Cette activité n'a pas nécessairement abouti à une mise-bas.

2° Nombre de nidations par femelle (embryons et fœtus)

Sur 80 femelles étudiées à différents stades de gestation entre 1976 et 1980, l'utérus montrait, en moyenne, 4,9 signes d'implantation embryonnaire par femelle et 4,6 fœtus viables, après plus de 36 jours de gestation (67 renardes).

3° Nombre de cicatrices placentaires

Le nombre des utérus examinés dans ce but est de 183 pour les cinq années concernées. On observe une moyenne de 4,3 cicatrices placentaires foncées (classes 5 et 6 de ENGLUND) par femelle et de 5 cicatrices intermédiaires et foncées (classes 3 à 6) par renarde (cinq renardes étant apparemment stériles et deux autres femelles étant exclues, car considérées comme en gestation particulièrement tardive). C'est dans cet intervalle de 4,3 à 5 que se situe la fécondité des renardes dans les régions étudiées.

4° Mortalité avant la nidation, poly-ovulation, migration blastocytaire

Cette mortalité est évaluée sur chaque femelle par la différence entre le nombre moyen de corps jaunes et le nombre de signes de nidations, ces signes étant les renflements de l'utérus à un stade précoce de gestation, les embryons et fœtus visibles à l'œil nu et enfin les restes placentaires trouvés dans des utérus quelques jours après la mise-bas. On peut estimer, en moyenne, la mortalité à 0,75 ovocyte non fécondé ou blastocyte non implanté par femelle pour l'échantillon 1978/1980 composé de 40 femelles.

Aucune poly-ovulation n'a été remarquée; par contre, la migration du blastocyste avant sa nidation est très fréquente. En effet, le nombre des embryons s'équilibre entre chaque corne utérine, indépendamment du nombre de corps jaunes comptés

REPRODUCTION DU RENARD ROUX

213

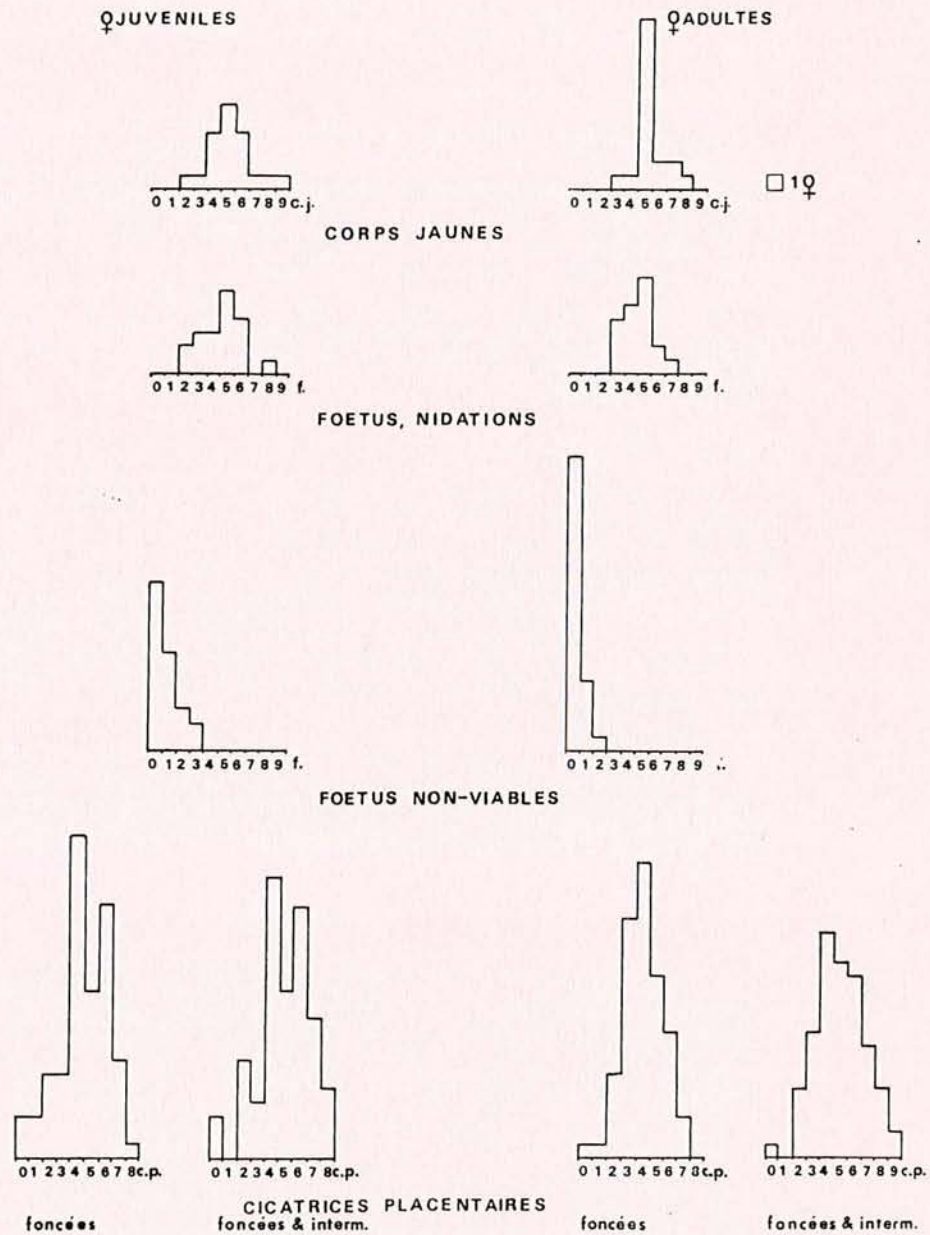


FIG. 5. — Distribution des renardes en fonction du nombre de corps jaunes, du nombre de fœtus ou de signes d'implantation utérine (nidations), du nombre de fœtus non viables (pertes après implantation) et du nombre des cicatrices placentaires par femelle.

Colonne de gauche : femelles juvéniles (10 à 12 mois au moment de la reproduction) et colonne de droite : femelles adultes (femelles de 22 mois et plus).

respectivement sur chaque ovaire. On a noté une fois la présence d'une cicatrice placentaire au niveau de la partie distale de l'utérus, juste avant le col.

5° Mortalité après implantation

Cette mortalité est évaluée par le nombre d'embryons ou de fœtus apparemment non viables découverts dans l'utérus des femelles gravides. Ceux-ci se présentent à un stade précoce sous la forme de renflements de l'utérus nettement plus petits ou vides et, plus tard, sous forme de fœtus eux-mêmes nettement plus petits, d'enveloppes placentaires vides, de restes de fœtus résorbés totalement ou partiellement et enfin sous forme de fœtus visiblement tératologiques.

Sur un échantillon de 59 femelles, entre 1976 et 1980, cette mortalité est, en moyenne, de 0,44 embryon ou fœtus par femelle (cet échantillon correspond aux renardes pour lesquelles la différenciation entre embryons et fœtus viables et non viables était possible).

6° Influence de l'âge sur la fécondité

Pour l'ensemble des paramètres de la fécondité, on a recherché s'il existait une différence significative des résultats entre les renardes primipares et les renardes âgées de 22 mois et plus. On ne constate pas de différences significatives dans le nombre moyen de corps jaunes par femelle ($\chi^2 = 5,47 < \chi^2_{0,05} = 11,07$ pour 5 degrés de liberté), ni dans celui des nidations par femelle ($\chi^2 = 3,39 < \chi^2_{0,05} = 11,07$ pour 5 d. d. l.), selon que les femelles sont des juvéniles ou des adultes âgées de 2 ans et plus (fig. 5 a et b). Les pertes d'embryons ou fœtus par femelle juvénile et adulte, après l'implantation, sont respectivement de 0,87 et 0,25. Cette différence est significative (fig. 5 c) ($\chi^2 = 4,29 > \chi^2_{0,05} = 3,84$ pour 1 d. d. l.).

Enfin, pour 79 femelles juvéniles et 73 femelles de 2 ans et plus, échantillon prélevé entre 1976 et 1980 dans toutes les régions, le nombre moyen de cicatrices placentaires foncées par femelle est de 4,4 pour les plus jeunes renardes et de 4 pour les renardes de 2 ans et plus. Cette différence n'est pas significative (fig. 5 d).

CONCLUSION

Cette étude apporte des précisions sur la reproduction du renard dans la partie occidentale de l'Europe. La saison de reproduction est relativement brève et le plus grand nombre de mises-bas se produit dans la dernière quinzaine du mois de mars. Ces résultats ne permettent pas de corroborer tout à fait la thèse de LLOYD & ENGLUND (1973) selon laquelle la reproduction est de plus en plus précoce lorsque la latitude diminue. Il serait intéressant, à cet égard, d'obtenir des renseignements concernant le cycle œstral des renardes du sud de la France.

L'effectif des portées n'est pas différent de celui qui a été trouvé dans d'autres régions d'Europe, il est compris entre 4 et 5 renardeaux par femelle. Le taux de stérilité apparente est très faible, comparable à ceux qui ont été trouvés en Hollande, en Australie ou en Illinois. Depuis les travaux de MACDONALD (1980 a et b), ce paramètre a trouvé une signification en termes de stratégie de la reproduction; en effet, à la suite de ces travaux, les auteurs s'accordent pour admettre que les taux faibles de stérilité apparente correspondent à des secteurs où la densité des renards est peu élevée. Dans ces régions, la structure sociale chez *Vulpes vulpes* est fondée sur une

vie solitaire ou en couple. Dans d'autres régions, beaucoup moins nombreuses, une densité forte s'accompagne d'une structure sociale plus élaborée, impliquant en particulier l'existence de clans hiérarchiquement organisés. On constate alors que certaines femelles, qu'on peut qualifier de dominantes, peuvent seules s'accoupler et mettre des renardeaux au monde. Dans cette situation, la fréquence des femelles apparemment stériles augmente de façon importante.

On peut donc conclure *a posteriori* que dans les régions étudiées en France le faible taux de stérilité apparente correspond à une structure sociale ne comprenant pas de clans organisés. Toutefois, il ne faut pas négliger que la densité n'est pas en soi un facteur déterminant le type de structure sociale chez un carnivore. C'est, semble-t-il, les possibilités d'accès à la nourriture qui sont déterminantes.

L'influence de l'âge sur le déroulement du cycle œstral ou sur la fécondité n'agit pas de façon suffisamment nette pour pouvoir être mise en évidence, sauf pour la mortalité après implantation, qui est sensiblement plus élevée chez les juvéniles que chez les adultes.

Il convient enfin de souligner le fait que les distributions d'effectifs des portées par mère ne suivent pas nécessairement une loi de Gauss. C'est pourquoi nous avons utilisé des tests non paramétriques; ceux-ci n'ont mis en évidence aucune hétérogénéité dans les distributions. Le calcul d'un intervalle de confiance centré autour d'une moyenne d'effectif par mère est injustifié s'il n'est pas démontré que les distributions sont symétriques.

REMERCIEMENTS

Il est impossible de citer de façon exhaustive les personnes qui, grâce à leur collaboration, ont facilité la réalisation de ce travail : Directeurs des Services Vétérinaires, Présidents de Fédérations des Chasseurs, Gardes de l'Office National de la Chasse, Vétérinaires Biologistes Aspirants en service national dans les Laboratoires Départementaux des Services Vétérinaires. Que chacun trouve ici l'expression de notre gratitude. Nous remercions M. le Professeur F. PETTER, Muséum National d'Histoire Naturelle, et M. le Professeur D. TAINURIER, École Nationale Vétérinaire de Toulouse, pour avoir relu le manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- ABLES E. D., 1975. — Ecology of the red fox in North-America. In: Fox M. W., Ed., *The wild canids. Their systematics, behavioral ecology and evolution*. Van Nostrand Reinhold Company, New York, p. 216-236.
- ARTOIS M., 1979. — *Densité, structure des populations, reproduction du Renard roux en France dans les zones libres ou atteintes par la rage*. Thèse Doctorat 3^e cycle, Université Pierre-et-Marie Curie, Paris, 118 p.
- ENGLUND J., 1980. — Population dynamics of the red fox in Sweden. In: ZIMEN E., Ed., *The red fox. Symposium on behaviour and ecology*. Dr. W. Junk bv Publishers, The Hague, p. 107-121. *Biogeographica*, 18.
- ENGLUND J., 1970. — Some aspects of reproduction and mortality rates in Swedish foxes. *Viltrevy*, 8, 1, 1-82.
- FAIRLEY J. S., 1970. — The food, reproduction, form, growth and development of the fox *Vulpes vulpes* L. in north-east Ireland. *Proc. R. Ir. Acad.*, 69 B, 103-137.
- GREMY F. & SALMON D., 1969. — *Bases statistiques pour la recherche médicale et biologique*. Dunod, Éd., Paris, 412 p.
- GRUE H. & JENSEN B., 1973. — Annular structures in canine tooth cementum in red foxes of known age. *Danish Rev. Game Biol.*, 8, 7, 1-12.

- HARRIS S., 1979. — Age related fertility and productivity in red foxes in suburban London. *J. Zool.*, **187**, 195-199.
- JOHANSSON I., 1938. — Reproduction in the silver fox. *LantbrHögsk. Ann.*, **5**, 179-200 (cité par VENGE, 1959).
- LAYNE J. N. & McKEON W. H., 1956. — Notes on the development of the red fox foetus. *New York Fish and Game J.*, **3**, 1, 120-128.
- LLOYD H. G., 1977. — Fox. In: CORBET G. B. & SOUTHERN H. N., Eds., *The Handbook of British Mammals*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. p. 311-320.
- LLOYD H. G., 1975. — The red fox in Britain. In: FOX M. W., Ed., *The wild canids. Their systematics, behavioral ecology and evolution*. Van Nostrand Reinhold Company, New York, p. 207-215.
- LLOYD H. G., 1980. — *The red fox*. B. T. Batsford Ltd., London, 320 p.
- LLOYD H. G. & ENGLUND J., 1973. — The reproductive cycle of the red fox in Europe. *J. Reproduct. Fertil. Suppl.*, **19**, 119-130.
- LLOYD H. G., JENSEN B., VAN HAAFTEN J. L., NIEWOLD F. J. J., WANDELER A., BOGEL K. & ARATA A. A., 1976. — Annual turnover of fox population in Europe. *Zbl. Vet. Med.*, **B 23**, 580-589.
- MACDONALD D. W., 1980 a. — Social factors affecting reproduction among red foxes. In: ZIMEN E., Ed., *The red fox. Symposium on behaviour and ecology*. Dr W. Junk bv Publishers, The Hague, p. 123-175. *Biogeographica*, **18**.
- MACDONALD D. W., 1980 b. — *Rabies and wildlife. A biologist's perspective*. Oxford University Press, Oxford; Earth Resources Research Ltd., London, 151 p.
- MACINTOSH D. L., 1963. — Reproduction and growth of the fox in Canberra district. *C. S. I. R. O. Wildl. Res.*, **8**, 132-141.
- PEARSON O. P. & BASSETT C. F., 1946. — Certain aspects of reproduction in a herd of silver foxes. *Am. Nat.*, **80**, 45-67 (cité par VENGE, 1959).
- ROWLANDS I. W. & PARKES A. S., 1935. — Reproduction in foxes (*Vulpes* spp.). In: The reproductive processes of certain mammals. *Proc. Zool. Soc. London*, **105**, 823-841.
- SMITH G. E., 1938. — Growth of fox foetus and length of gestation period. *Canad. Silver Fox and Fur*, **5**, 3, 30.
- STORM G. L., ANDREWS R. D., PHILLIPS R. L., BISHOP R. A., SINIFF D. B. & TESTER J. R., 1976. — Morphology, reproduction, dispersal and mortality of Midwestern red fox populations. *Wildl. Monogr.*, **49**, 1-82.
- STUBBE M., 1967. — Zur Populationsbiologie des Rotfuchses. *Hercynia*, **4**, 1-10.
- VENGE O., 1959. — Reproduction in the fox and mink. *Anim. Breed. Abstr.*, **27**, 129-145.
- WANDELER A., 1968. — Einige Daten über den bernischen Fuchsbestand. *Rev. Suisse Zool.*, **75**, 1071-1075.

Gibier Faune Sauvage Volume 6 Septembre 1989 p. 279-294
ISSN 0761 9243

PRÉDATION DES RONGEURS PAR LE RENARD ROUX (*VULPES VULPES*) EN LORRAINE

M. ARTOIS (1) et P. STAHL (2)

Coll. technique: F. LÉGER, P. MORVAN et E. BARBILLON

(1) Centre National d'Etudes Vétérinaires et Alimentaires,
Laboratoire d'Etudes sur la Rage et la Pathologie des Animaux Sauvages,
BP 9, F 54220 MALZÉVILLE

(2) Office National de la Chasse, Services techniques,
St-Benoist, F 78610 AUFFARGIS

MOTS CLÉS: Renard roux (*Vulpes vulpes*), prédation, *Arvicola sp.*,
Clethrionomys sp., *Microtus sp.*, *Apodemus sp.*

RÉSUMÉ

Entre 1982 et 1984, ont été collectées 203 fèces de renards roux (*Vulpes vulpes*) sur un terrain d'étude situé en Lorraine, dont le Lapin (*O. cuniculus*) est absent. Dans la même période les densités de rongeurs étaient estimées par piégeage en ligne. L'analyse des fèces a permis la détermination saisonnière du régime alimentaire mise en rapport avec l'abondance des rongeurs-proies.

Au total, 343 apparitions différentes ont été observées, représentant une biomasse estimée d'aliments ingérés de 37 454 g. Les rongeurs constituent la ressource la plus régulièrement consommée. Parmi ceux-ci le Campagnol des champs (*Microtus arvalis*) représente la proie principale du début à la fin de l'étude. Le Renard montre en période de rareté des rongeurs sur le terrain une nette préférence pour le Campagnol des champs et ne prélève pas les rongeurs du milieu forestier (*Apodemus sp.* et *C. glareolus*) en proportion de leur abondance, lorsque ceux-ci atteignent le point culminant de leur courbe démographique.

I. INTRODUCTION

Prédateur ubiquiste de l'espace rural, le Renard (*Vulpes vulpes*) pose divers problèmes résultant de son voisinage étroit avec l'homme. Des problèmes sanitaires (rage, ARTOIS et AUBERT, 1989; échinococcose multiloculaire, AUBERT et al., 1986) s'ajoutent aux difficultés créées par son prélèvement d'espèces d'intérêt cynégétique. Quelques-unes des clefs permettant de résoudre ces problèmes (ou du moins d'en réduire les conséquences) se trouvent dans une meilleure connaissance de son écologie et de son comportement en Europe continentale de l'Ouest où peu d'études lui ont été consacrées.

Les études de régime alimentaire du Renard (revue in JENSEN et SEQUEIRA, 1978; ARTOIS, 1989) mettent en évidence la part très variable prise par les rongeurs et par les microtinés plus particulièrement dans leur alimentation. Ceux-ci représentent une ressource principale pour

280 Prédation des rongeurs par le Renard roux en Lorraine

les renards dans les régions où les lapins (*Oryctolagus cuniculus*) sont rares ou absents (KOLB et HEWSON, 1979) et semblent être, dans ce cas, consommés en quantités d'autant plus importantes que leur abondance est élevée (GOSZCZYŃSKI, 1974 ; YONEDA, 1982-1983 ; LINSTROM, 1989).

S'il a été montré expérimentalement que les renards exprimaient des préférences pour certains rongeurs (LUND, 1962 ; MACDONALD, 1977), très peu d'études ont envisagé simultanément les proportions prises par différentes espèces de rongeurs dans le régime et leur abondance dans l'habitat (YONEDA, 1983). En particulier, aucune étude n'a été menée dans des milieux où les proies alternatives sont rares et où les renards dépendent entièrement des rongeurs pour leur alimentation.

L'objet de cet article est de présenter les résultats obtenus dans un tel milieu, en Lorraine. La première partie de ce travail présente la répartition et la fluctuation d'abondance des rongeurs. L'analyse de la prédation par les renards et leur réponse alimentaire aux variations d'abondance de proies sont présentées dans la deuxième partie.

II. MATÉRIELS ET MÉTHODES

II.1. SITE D'ÉTUDE

L'étude a été menée sur les bordures du massif forestier de Meine (48° 54' N, 3° 64' E) à environ 30 km au sud-ouest de Nancy. Ce massif forestier, composé d'une chênaie-charmaie secondaire occupe un vaste plateau (5 000 ha), d'altitude comprise entre 350 et 400 m, bordé lui-même par des côtes calcaires qui dominent la plaine. La plaine, ainsi que les vallons et le bas des côtes sont occupés par une zone agricole de polyculture-élevage et par quatre villages abritant 150 à 800 habitants. Cette zone agricole est bordée au sud-ouest par un massif forestier de plaine composé d'une chênaie-charmaie. La superficie du terrain d'étude est de 2 500 ha environ. Les superficies occupées par les différentes catégories d'occupation du sol sont présentées dans le tableau I.

TABLEAU I
Superficie couverte par les différentes catégories d'occupation du sol
sur le terrain d'étude

TABLE I
Land use within the study area

	Surface (ha)	Pourcentages
Forêts de feuillus - Hardwood	1 124	43,8
Plantation de résineux - Pines	157	6,1
Friches - Bush	103	3,9
Pâtures et prairies - Grass pastures, moor	594	23,1
Cultures - Arable	342	13,8
Vergers - Orchards	182	7,1
Maisons et jardins - Buildings and gardens	63	2,4
Eau - Water	3	0,1
Total	2 568	100

II.2. RÉPARTITION ET CINÉTIQUE DES POPULATIONS DE RONGEURS

Cinq espèces de petits rongeurs sont communes dans la région d'étude (*Microtus arvalis*, *Microtus agrestis*, *Arvicola terrestris*, *Clethrionomys glareolus*, *Apodemus sylvaticus* et *Apodemus flavicollis*).

Lors de l'étude de ces rongeurs (à l'exception d'*Arvicola terrestris*) cinq grands types de milieu ont fait l'objet d'un échantillonnage par piégeage en lignes standardisées (SPITZ, 1969). Ce sont les pâtures et prairies, les cultures annuelles, les forêts de feuillus, les lisières forestières et enfin les milieux annexes (talus, fossés, bordures enherbées de chemins et de parcelles cultivées). Les vergers labourés ont été regroupés avec les milieux temporaires et les vergers pâturés avec les milieux permanents. Les forêts de feuillus du site d'étude sont toutes traitées en taillis sous futaie. Les lisières forestières et les milieux annexes (milieux linéaires couvrant une faible surface) ont fait l'objet d'un échantillonnage en raison de leur importance en tant que zones de refuge et d'hivernage pour certaines espèces de rongeurs.

Pour chaque type de milieu, un certain nombre d'emplacements ont été choisis, *a priori*, en raison des possibilités d'accès sur le site. Les lignes de pièges n'y ont été installées qu'à un intervalle de temps supérieur ou égal à trois mois afin d'éviter l'épuisement local des populations de rongeurs en période de faibles densités.

Chaque ligne de 150 m est constituée de 51 boîtes-pièges INRA (AUBRY, 1959) placées tous les trois mètres sur la surface du sol. Un relevé des pièges est effectué toutes les 24 heures pendant trois jours consécutifs. Les résultats regroupés par période de deux mois sont exprimés en nombre de captures par lignes (153 nuits/pièges). A titre indicatif ces indices sont transformés en densité d'individus présents à l'hectare à l'aide de coefficients de correction calculés par différents auteurs (PRADEILLES, 1982; SPITZ, 1977 b) pour chaque espèce (2,1; 2,5; 8 et 10 pour *Apodemus sp.*, *Clethrionomys glareolus*, *Microtus agrestis*, *Microtus arvalis* respectivement).

Pour le Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*), une carte de présence et d'absence a été dressée sur le terrain d'étude et actualisée en trois occasions au cours de la période d'étude (Automne 82, Automne 83, Printemps 84). Les zones dans lesquelles la présence du Campagnol terrestre a été décelée ont été piégées ultérieurement afin d'y estimer les densités selon les méthodes d'échantillonnage en bande (PASCAL, 1981, 1984). Les pièges utilisés sont des pièges «Shermann». Une ligne de pièges est constituée par la délimitation de 20 carrés sur une bande de 100 m $\times$ 5 m. A l'intérieur de chaque carré, deux pièges au maximum sont installés après que les galeries correspondantes aient été repérées avec une sonde puis dégagées. Huit relevés sont effectués en 48 heures. Il est estimé que tous les individus présents sur cette bande sont capturés. Un coefficient de ligne de 10, tenant compte de l'effet de bordure, permet à partir du nombre de captures d'évaluer la densité à l'ha d'*A. terrestris* sur la parcelle étudiée.

II.3. RÉGIME ALIMENTAIRE

L'étude du régime alimentaire est fondée sur l'examen des fèces récoltées sur le terrain à l'occasion de parcours mensuels sur des itinéraires fixes empruntant les allées forestières, les lisières et les bordures de parcelles (31 km).

Toutes les laissées qui n'ont pas pu être rapportées avec certitude à l'espèce *Vulpes vulpes* ont été éliminées. 203 fèces ont été récoltées et analysées durant la période d'étude.

Le nombre de fèces récoltées entre l'automne 1982 et le printemps de 1983 est très faible ($n = 10$). Ceci correspond à une raréfaction progressive des renards sur le terrain d'étude (qui s'est également manifestée par une diminution des observations nocturnes au phare), concomitante d'un épisode de rage observé à la même époque sur le terrain d'étude et dans ses environs.

Après avoir été stérilisées au four Pasteur ($100^{\circ} - 1$ h), les fèces sont lavées individuellement sous un jet d'eau, à l'aide d'un tamis de maille de 0,3 mm. Les restes identifiables macroscopiquement sont répartis en quatre catégories :

- végétaux (herbes sans valeur alimentaire, fruits - noyaux ou pépins de prunes, cerises et raisin);
- insectes (fragments d'elytre ou de membres);
- oiseaux (plumes et ossements);
- mammifères (poils, ossements et dents).

Après séchage à l'étuve, chaque catégorie de reste est alors pesée.

(Une attention n'a été portée aux vers de terre qu'au début de l'étude (STAHL, 1982). Compte tenu de leur quantité très faible dans l'alimentation des renards, ils ont été ensuite négligés).

La distinction entre les différentes proies mammaliennes se fait par section transversale des poils et examens microscopiques selon les techniques de BRUNNER et COMAN (1974). La précision des déterminations est limitée au genre. La proportion de chaque genre dans une laissée est calculée selon la méthode de LIBERG (1982), après tirage et examen au microscope d'une dizaine d'échantillons. Cette proportion est ensuite multipliée par le poids sec des restes de mammifères trouvés dans chaque laissée pour obtenir le poids sec. Finalement, les résultats sont exprimés en fréquence d'apparitions dans les fèces ainsi qu'en pourcentage de biomasse ingérée. Celle-ci est calculée en multipliant le poids des restes secs (attribués à telle ou telle catégorie alimentaire) par un coefficient correcteur ou « coefficient de digestibilité » (LOCKIE, 1959) calculé à l'occasion d'un travail préliminaire (ARTOIS, 1987). Ce coefficient était de 41 pour les petits mammifères, 80 pour les oiseaux et 18 pour les cerises et prunes. Pour les lagomorphes et autres mammifères de même taille, on a utilisé le coefficient calculé, par GOSZCZYNSKI (1974) qui est de 50.

On a en outre convenu d'une masse arbitraire pour certaines apparitions dont les restes identifiés étaient en quantité trop réduite pour être pesés, à savoir: 15 g respectivement pour trois apparitions d'oiseaux,

100 g pour trois apparitions de raisin et 1 g pour 15 apparitions d'insectes. Ceci représente au total moins de 1 % de la biomasse totale calculée des aliments ingérés.

Sur le terrain d'étude, le Lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*) est totalement absent. On a par conséquent, considéré que les apparitions de poils de Lagomorphes dans cette étude appartenaient à l'espèce *Lepus capensis*, le Lièvre d'Europe, présente sur le terrain d'étude.

III. RÉSULTATS

A. RONGEURS

III.1. Evolution saisonnière de la répartition des micromammifères

Elle est présentée dans le tableau II (page suivante), pour les trois « espèces » les plus abondantes.

Le Campagnol des champs (*Microtus arvalis*) est présent essentiellement dans les milieux ouverts permanents et temporaires ainsi que dans les écotones. Au printemps, les plus fortes densités locales sont observées dans les milieux annexes (talus, fossés, bordures enherbées des chemins et des parcelles agricoles). Ces densités sont significativement plus élevées que celles des milieux pâturés adjacents ($P < 0,05$). En été, l'accroissement annuel de la population de rongeurs ainsi que le développement de la végétation entraîne un étalement des rongeurs dans l'ensemble des milieux ouverts (cultures, pâtures, prairies). A l'automne, après les récoltes et les labours, on observe l'abandon des parcelles cultivées (de 6,4 en été l'Indice de capture - Ic passe à 0,5 en automne). En hiver, le développement des céréales d'hiver entraîne une recolonisation partielle des zones cultivées (Ic = 6,5). Durant cette saison, des mouvements migratoires et des taux de mortalité hivernale différents pourraient expliquer un déclin moins rapide dans les milieux annexes que dans les milieux ouverts permanents et temporaires (- 57 %, - 80 % et - 91 % respectivement).

Le Campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) nettement inféodé aux milieux fermés, a été capturé principalement dans les forêts de feuillus ainsi qu'en lisière de ces mêmes forêts. Les rares individus capturés en milieux ouverts (2 % des individus capturés) étaient présents dans des zones de friches. Au printemps et en automne, les densités de population à l'intérieur du massif forestier étaient significativement supérieures à celles des lisières ($P < 0,05$). La situation inverse a été observée en été.

Le genre *Apodemus* (les mulots: *sylvaticus* et *flavicollis*) a été rencontré dans tous les milieux échantillonnés. Il est probable que cette ubiquité apparente est due en partie au regroupement des deux espèces. Les mulots sont présents régulièrement dans les maïs à l'automne ainsi que dans les céréales durant l'été (Ic = 10,8) et à la fin du printemps. La majorité des captures ont cependant été effectuées en milieu forestier et en lisière. Il n'existe pas de différence significative d'abondance entre ces deux milieux.

TABLEAU II

Répartition des quatre espèces de rongeurs dans cinq catégories d'occupation du sol au cours des quatre saisons donnée à l'aide du nombre moyen de captures pour 153 (51 pièges/3 jours) nuits/pièges

FF = forêt de feuillus — L = lisières — MP = milieux permanents — MT = milieux temporaires — MA = milieux annexes

Les catégories non significativement différentes (au seuil de 5% test G et test de contraste) sont réunies par un trait

TABLE II

Distribution of trapped rodents according to the land use (mean number of catches for 51 traps set during three days)

FF = hardwood — L = edgerows — MP = permanent environment — MT = changing environment — MA = green slopes and road fringe

Underlined data are non significantly different results

(Nb total de nuits/ pièges réalisées)	<i>Microtus arvalis</i>					<i>Clethrionomys glareolus</i>					<i>Apodemus sp.</i>				
Printemps (10 251)	<u>FF</u>	<u>L</u>	<u>MT</u>	<u>MP</u>	<u>MA</u>	MP	<u>MA</u>	<u>MT</u>	<u>L</u>	<u>FF</u>	MP	<u>MT</u>	<u>MA</u>	<u>FF</u>	<u>L</u>
	0,04	0,3	0,6	1,4	5,4	0	0,1	0,4	11,6	14,8	0,9	3	3,4	13,5	16,7
Eté (11 628)	<u>FF</u>	<u>L</u>	<u>MA</u>	<u>MT</u>	<u>MP</u>	MP	<u>MA</u>	<u>MT</u>	<u>FF</u>	<u>L</u>	MP	<u>MA</u>	<u>L</u>	<u>FF</u>	<u>MT</u>
	0,05	0,6	5,0	6,4	7,3	0	0,5	0,8	10,6	19,6	2	5,3	7,4	8,5	10,8
Automne (7 344)	<u>FF</u>	<u>MT</u>	<u>L</u>	<u>MP</u>	<u>MA</u>	MP	MA	<u>MT</u>	<u>L</u>	<u>FF</u>	MP	<u>MA</u>	<u>L</u>	FF	MT
	0,07	0,5	4,3	14,4	26	0	0	1	10,6	12,6	1	6,6	15,6	18,3	21
Hiver (8 721)	<u>FF</u>	<u>L</u>	<u>MT</u>	<u>MP</u>	<u>MA</u>	MP	MT	<u>MA</u>	<u>FF</u>	<u>L</u>	MP	<u>MA</u>	<u>MT</u>	<u>FF</u>	<u>L</u>
	0,06	4,5	6,5	6,9	11,5	0	0	0,2	10,2	11,7	0,8	1,3	4	15,1	17,5

Enfin, la présence du Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*) sur le site d'étude se limite à certaines parcelles en herbe relativement peu pâturées, généralement situées en rupture de pente ou près des lisières (vallons, dépressions). A l'automne 1982, le Campagnol terrestre était présent sur environ 10 % de la surface occupée par les milieux permanents sur le site d'étude. A l'automne 1983, des indices de présence étaient observés sur 5 % de la superficie des pâtures, et sur moins de 1 % au printemps 1984.

III.2. Fluctuations numériques

Au cours des 28 mois d'étude sur le terrain, d'importantes fluctuations d'abondance des quatre principaux genres de rongeurs présents (*Microtus*, *Clethrionomys*, *Arvicola*, *Apodemus*) ont été observées. Les fluctuations sont décrites espèce par espèce pour les milieux qui, de par leur superficie, hébergent l'essentiel des populations: milieux cultivés permanents et temporaires pour *Microtus arvalis*, forêts pour *Clethrionomys* et forêts et milieu temporaire pour *Apodemus*. Les milieux linéaires (talus, lisières), importants pour leur rôle de refuge à certaines saisons (cf. ci-dessus) mais de faible superficie ne jouent pratiquement aucun rôle dans l'expression numérique de l'abondance des rongeurs.

Dans les pâturages deux cycles annuels d'allure semblable ont été observés pour le Campagnol des champs (figure 1, page suivante). Le nombre d'animaux capturés varie entre un minimum en mars-avril et un maximum en automne. L'existence d'un tel cycle annuel est bien connu pour cette espèce (SPITZ, 1977 a). D'une année à l'autre cependant, les deux cycles saisonniers sont d'amplitude inégale.

En 1982, les densités de populations sont restées très faibles atteignant au maximum 30 à 40 individus à l'ha au mois de septembre ($I_c = 3$). En revanche, les densités atteintes en septembre-octobre 1983 sont de l'ordre de 200 individus à l'ha.

Le palier, observé dans la diminution des effectifs entre novembre et janvier de chaque année pourrait être dû en partie à une recolonisation des pâtures à partir des bordures de parcelles, après le retrait des bovins.

Dans les zones de cultures, le nombre de captures par ligne est très variable, mais les niveaux les plus élevés n'ont été atteints qu'en juillet et en août. Le seul indice fort observé ($I_c = 10$) en dehors de la période estivale concerne une parcelle d'orge d'hiver, située en lisière forestière entre deux prairies, au mois de février 1984.

L'abondance des Campagnols roussâtres capturés par ligne dans les forêts de feuillus a considérablement varié entre le printemps 1982 et le printemps 1984 (figure 1).

De mars à octobre 1982, l'indice d'abondance est resté très faible. Au cours de cette période, les variations d'abondance ne sont pas interprétables en raison de la faiblesse du nombre de captures.

A partir du mois de novembre 1982, il se produit un accroissement démographique, traduit par un accroissement considérable de la taille de la population qui atteint un maximum en mars-avril ($I_c = 26,7$). Les densités correspondantes sont de l'ordre de 40 à 50 individus à l'ha, mais des «pics» de plus de 60 individus à l'ha sont atteints localement. Ces

densités élevées se maintiennent pendant près de six mois (mars à août) avant de s'effondrer au courant de l'automne et de l'hiver 1983-1984. Un minimum est atteint en mars-avril 1984, sensiblement égal à celui de 1982.

L'évolution des effectifs de mulots (*Apodemus sp.*) dans les taillis sous futaie est semblable à celle du Campagnol roussâtre: un pic démographique en 1983 est encadré par deux périodes de faibles densités (figure 1). Il existe une bonne corrélation entre les indices d'abondance des mulots et des campagnols roussâtres dans les forêts de feuillus ($r = 0,84$; 12 d.d.l., $p < 0,001$).

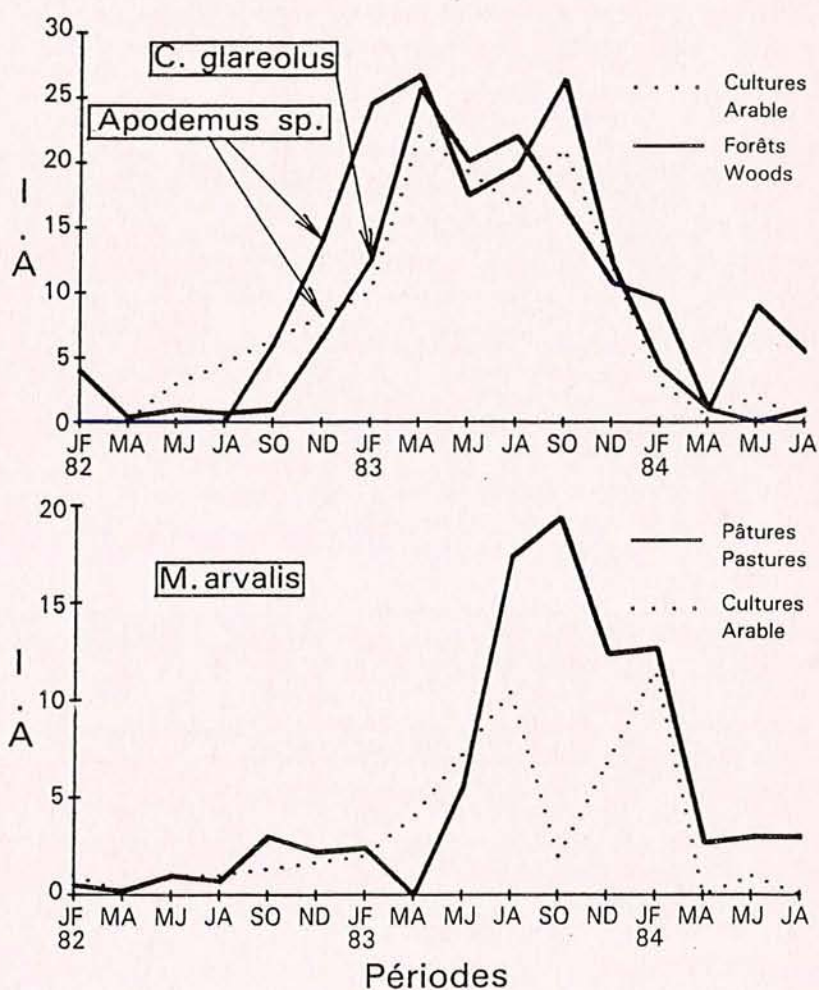


Figure 1 : Evolution des indices de capture (nombre de captures par ligne de piège de 150 m au cours de trois journées consécutives) de *Clethrionomys glareolus* et *Apodemus sp.* (en haut) et de *Microtus arvalis* (en bas) de janvier 1982 à août 1984.

Figure 1 : Top line index of *Apodemus*, *Clethrionomys* (top) and (*Microtus*) (bottom).

M. Artois et P. Stahl 287

Les variations d'abondance enregistrées au cours de cette période sont également très fortes, passant de 0 à près de 40 individus à l'ha. Une des différences notables entre les mulots et les campagnols roussâtres est cependant la chute de l'indice d'abondance des mulots entre mai et août, qui pourrait avoir été causée par une diminution de la probabilité de capture du mulot au cours de cette période (TANTON, 1965; WATTS, 1969; CRAWLEY, 1970; SMAL et FAIRLEY, 1982). L'évolution de l'abondance dans le milieu temporaire cultivé est parallèle à celle observée dans les forêts.

Les densités du Campagnol terrestre ont toujours été inférieures à 120 individus par ha. En raison de la diminution des surfaces sur lesquelles cette espèce était présente, la biomasse totale de campagnols terrestres a diminué au cours de l'étude.

B. RÉGIME ALIMENTAIRE DES RENARDS

Le spectre alimentaire (figure 2) du Renard est dominé par les petites proies mammaliennes. Les oiseaux, insectes et fruits (prunes, cerises ou raisins) jouent un rôle mineur dans le régime annuel (fruits 5,6 %, oiseau 5,1 %, insectes 0,04 % de la biomasse ingérée).

Parmi les mammifères: les campagnols du genre *Microtus* constituent les proies identifiées le plus souvent. Ce genre représente près de 61,8 % de la biomasse ingérée dans l'échantillon analysé. Aucune autre ressource alimentaire ne lui dispute la priorité dans la composition du régime. Le Campagnol terrestre, le Campagnol roussâtre et les mulots constituent des proies secondaires, représentant respectivement 12,1; 5,5 et 3,4 % de la biomasse ingérée (13 % pour chacune de ces 3 espèces).

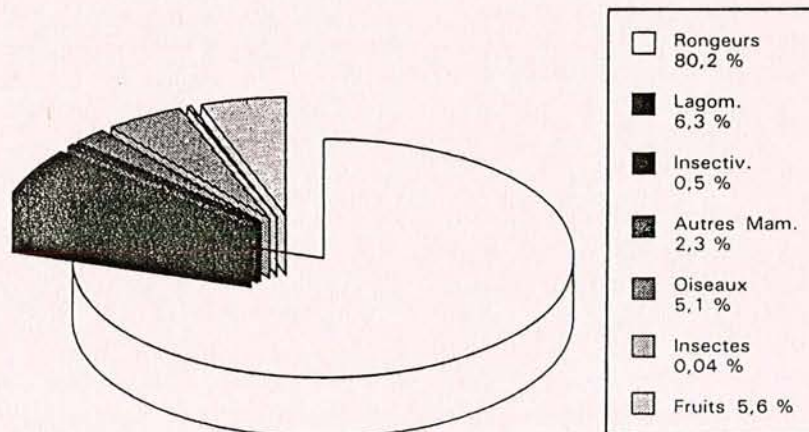


Figure 2 : Spectre alimentaire du Renard sur le territoire d'étude.

Figure 2 : Diet of the Fox within the study area.

ces en fréquence d'apparition). Le Lièvre se situe, par son importance, juste après les proies secondaires.

Les seules catégories dont les apparitions sont nettement saisonnières sont les végétaux et les insectes qui sont retrouvés en été et en automne. Aucune autre ressource n'apparaît liée à une saison, du moins de façon significative. L'importance de ces autres ressources reste cependant globalement faible et atteint au maximum 7,6 % de la biomasse ingérée pour le fruit (sept.-oct. 83) et 0,6 % de la biomasse ingérée pour les insectes (juill.-août 83).

Le régime alimentaire du Renard à Barisey révèle donc l'importance particulière de quatre genres de Rongeurs: *Microtus*, *Apodemus*, *Clethrionomys* et *Arvicola*. Leur part globale dans le régime (80 % de la biomasse ingérée) est sans commune mesure avec les autres catégories alimentaires.

C. RÉPONSE ALIMENTAIRE DES RENARDS AUX VARIATIONS D'ABONDANCE DES RONGEURS

On a différencié les rongeurs surtout abondants dans les milieux forestiers: *C. glareolus* et *Apodemus* sp. et les espèces de prairie et pâtures (*Microtus arvalis* et *A. terrestris*). Pour une plus grande clarté de cette analyse, nous avons regroupé l'évolution du peuplement de rongeurs en quatre périodes: une première au cours de laquelle, les trois espèces principales (*Microtus*, *Apodemus*, *Clethrionomys*) sont rares (janvier 82 à juin 82), une seconde d'octobre 1982 à mars 1983 où seules les deux espèces forestières (*Apodemus*, *Clethrionomys*) sont abondantes, une troisième, de juillet 83 à décembre 83, où *Microtus arvalis* devient également abondant, et une quatrième, enfin de janvier 84 à mars 84, où les trois espèces sont à des niveaux d'abondance moyens à faibles (figure 3, tableau III).

Le Campagnol terrestre, bien que peu abondant, représentait près de 32 % de la biomasse consommée par les renards au cours de la 1^{re} période d'étude. Sa part dans le régime a diminué au cours des périodes suivantes pour ne plus représenter que 2,8 % de la biomasse ingérée à la fin de l'étude. Ceci est à mettre en relation avec la diminution des surfaces colonisées par ce rongeur sur le site d'étude qui sont passées de 10 % de la surface des prairies au cours de la 1^{re} période à moins de 1 % des surfaces en herbe au cours de la 2^e période.

Pour ce qui concerne les trois autres rongeurs, il n'existe aucune corrélation significative entre les indices de densité absolue (figure 3 A, page suivante) dans l'habitat et le pourcentage de biomasse ingérée par les renards.

— La biomasse ingérée de *Clethrionomys glareolus* et d'*Apodemus* sp. reste constamment faible quel que soit leur niveau d'abondance dans l'habitat.

— La biomasse ingérée de *Microtus* reste élevée quand cette espèce est rare dans l'habitat: cette proie représente de 71 à 100 % de la biomasse des rongeurs ingérée alors que ses densités dans les pâtures varient de 0 à 200 individus à l'ha.

Si l'on se réfère aux quatre situations successives d'abondance des rongeurs, définies précédemment, on constate que l'abondance relative

TABLEAU III

Evolution du spectre alimentaire du renard déterminée à l'aide de 203 fèces récoltées sur le terrain d'étude
 Chaque catégorie alimentaire est exprimée en g. ingérés ainsi qu'en % du total de la biomasse ingérée
 1^{re} période: rongeurs rares (sauf localement *Arvicola*) — 2^e période: rongeurs de forêts abondants — 3^e période: tous les rongeurs sont abondants (sauf *Arvicola*) — 4^e période: tous les rongeurs sont moyennement à faiblement abondants

TABLE III

Fox diet during four successive periods

First : all rodents are scarce, except locally *Arvicola* — Second : rodent species are abundant in wooded habitats
 Third : all species are common except *Arvicola* — Fourth : rodents are declining

	<i>Microtus</i>	<i>Apodemus</i>	<i>Clethrionomys</i>	<i>Arvicola</i>	Lago- morphes	Insecti- vores	Divers Mam.	Oiseaux	Insectes	Fruits
Première période										
Janv. 82 (g)	4 724,43	113,98	428,86	3 141,01	939,5	37,31	90,2	405,6	5	0
Juin 82 (%)	47,8	1,1	4,3	31,8	9,5	0,4	0,9	4,1	0,05	
Deuxième période										
Oct. 82 (g)	567,44	104,96	263,22	0	163,50	0	0	151,2	0	81,54
Mars 83 (%)	42,6	7,9	19,8		12,3			11,3		6,1
Troisième période										
Juil. 83 (g)	16 800	1 074,2	1 614,99	1 395,23	1 263,5	152,52	760,37	1 368,6	10	1 995,42
Déc. 83 (%)	63,6	4,1	6,1	5,3	4,8	0,6	2,9	5,2	0,04	7,6
Quatrième période										
Janv. 84 (g)	5 865,46	617,87	224,68	207,46	576,5	41				
Mars 84 (%)	77,9	8,2	3,0	2,7	7,6	0,5	0,1	0,1	0,1	0,1

M. Artois et P. Stahl 289

290 Prédation des rongeurs par le Renard roux en Lorraine

(figure 3 B) de l'une ou l'autre de ces espèces dans l'habitat ne joue qu'un rôle mineur.

— La proportion de *Microtus* dans le régime est élevée et sensiblement identique entre la 1^{re} et la 2^e période (47,8 % et 42,6 % de la biomasse ingérée). Ces deux périodes se caractérisent cependant par une abondance toujours faible de *Microtus* dans l'habitat mais par des différences importantes de l'abondance de *Clethrionomys* et d'*Apodemus* ($I_c = 0$ et 1 pour la 1^{re} période, $I_c = 6$ et 27 pour la 2^e période).

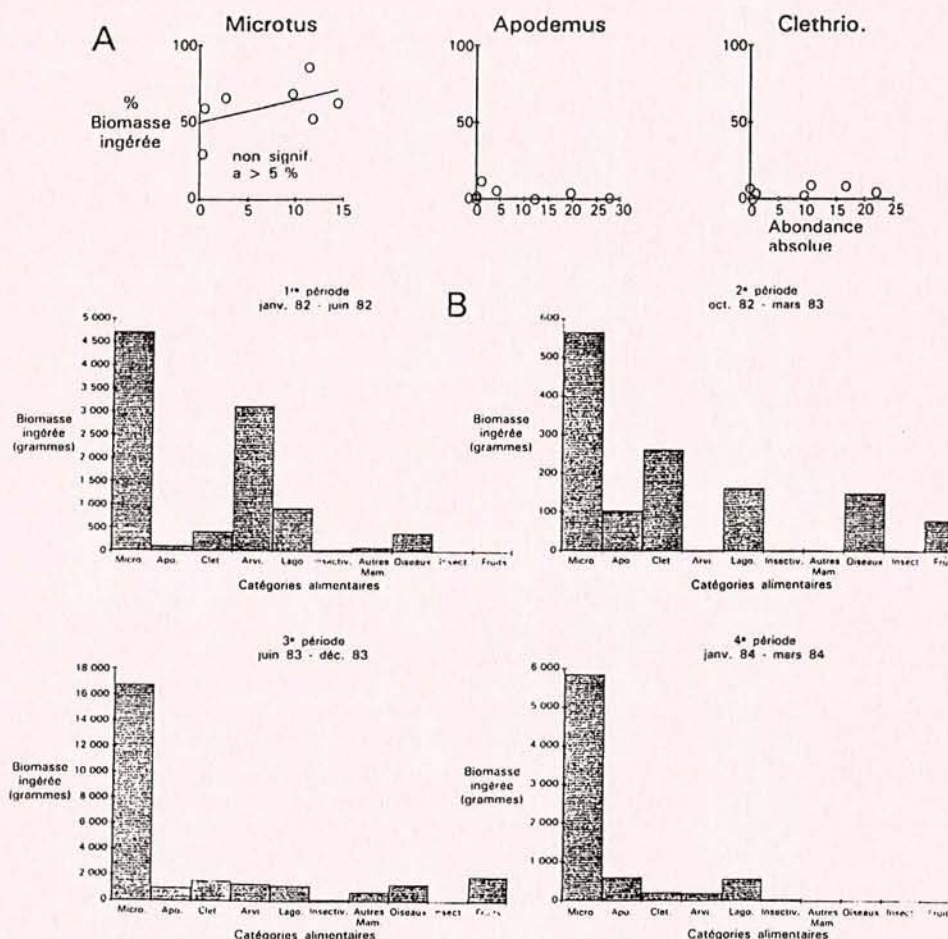


Figure 3 : Réponse fonctionnelle du Renard aux changements d'abondance des rongeurs, en fonction de l'abondance absolue (au-dessus, c'est-à-dire nombre moyen de captures par ligne) et en fonction de l'abondance relative (pourcentage de biomasse de proies disponibles sur le terrain).

Figure 3 : Dietary response in the Fox to the variations in the relative (top) and absolute (bottom) abundance of rodent preys.

- La proportion de *Microtus* dans le régime s'accroît au cours de la 3^e et de la 4^e période (64 et 78 % du régime). Ces 2 périodes se caractérisent par une abondance plus élevée de *Microtus* dans l'habitat.

Signalons enfin, que, s'il est délicat de tirer une conclusion certaine pour les lièvres, on observe toutefois une diminution de leur part dans le régime au profit de *Microtus*.

IV. DISCUSSION

Au cours de cette étude, la cinétique annuelle des populations de *Microtus arvalis*, caractérisée par un maximum automnal et un minimum printanier typique de l'espèce (SPITZ, 1977 a) s'est doublée d'une évolution exceptionnelle des populations de rongeurs présents en forêts (*Apodemus sp.* et *Clethrionomys glareolus*).

Pour ceux-ci, la reproduction s'est en effet poursuivie sans interruption pendant 14 mois jusqu'en février 1984, période à laquelle les populations s'effondrent dans tous les milieux. L'explosion démographique qui a été observée, bien différente du cycle annuel classique de ces espèces (SMAL et FAIRLEY, 1982; PETRUSEWICZ, 1983...) pourrait s'expliquer par une abondante production de semences forestières au cours de l'automne 1982, dont la conséquence sur la cinétique des populations de ces rongeurs est connue (LE LOUARN et SCHMITT, 1972; VINCENT, 1977; JENSEN, 1982).

Face à ces variations, le régime alimentaire des renards reste basé principalement sur les rongeurs de milieu ouvert (*Microtus arvalis* et *Arvicola terrestris*). Même un accroissement considérable des rongeurs vivant en forêt (*Apodemus sp.* et *Clethrionomys glareolus*) n'entraîne pas un changement de régime ou un élargissement du spectre alimentaire.

Cette préférence pour certaines espèces de microtinés a déjà été montrée expérimentalement (LUND, 1962; MACDONALD, 1977) et observée dans la nature (YONEDA, 1983). Il apparaît en outre dans cette étude que, même face à un éventail très réduit de proies de remplacement autre que les rongeurs, les renards ne se tournent pas, pour compléter leur régime vers les rongeurs forestiers alors que les densités de *Microtus arvalis* et d'*Arvicola terrestris* sont très faibles.

En ce qui concerne les proies mammaliennes, le Renard présente donc sur ce terrain, des caractéristiques intermédiaires entre un généraliste et un spécialiste (ANDERSSON et ERLINGE, 1977) au sens strict. Ces observations posent la question de l'influence de l'abondance des campagnols sur la taille de la population de renards déjà évoquée dans d'autres milieux relativement simples (HEWSON et KOLB, 1980; LINDSTRÖM, 1989). Il est possible, qu'en Lorraine également, le nombre de renards résidant par territoire fluctue avec les variations interannuelles d'abondance des proies principales dans la mesure où des facteurs de mortalité importants (épisode de rage, pression humaine) ne viennent pas masquer ces relations.

Enfin, le rôle du Campagnol des champs dans l'entretien du cycle de l'échinococcose multiloculaire est posé par ce travail. Compte tenu de sa première place dans l'alimentation du renard sur ce terrain d'étude, il est hautement probable que ce rongeur y occupe également une place essentielle dans le cycle parasitaire. Il convient de la préciser.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient les habitants de Barisey-la-Côte et des environs pour leur patience au cours de ce travail. L'Entente Interdépartementale de Lutte contre la Rage et la Mission des Etudes et de la Recherche en Environnement ont accordé leur appui à cette étude; P. DELATTRE et V. HERRENSCHMIDT nous ont fait bénéficier de leur expérience appréciable dans ce domaine. Jean-Louis BONNIN a contribué au travail de terrain et à la discussion des résultats.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSSON M. and ERLINGE S. (1977). — Influence of predation on rodent populations. *Oikos*, 29: 591-597.
- ARTOIS M. (1987). — Les fèces du renard (*Vulpes vulpes*) comme indice de consommation ou de préférence alimentaire et d'activité. *Cah. Ethol. Appl.*, 7 (3): 275-286.
- ARTOIS M. (1989). — Le renard roux. *Encyclopédie des carnivores de France*, S.F.E.P.M. 90 p.
- ARTOIS M. et AUBERT M. (1989). — Foxes and rabies in Lorraine: A behavioural ecology approach in C. Prigioni ed. *Primo simposio italiano sui carnivori*. Pavia (sous presse).
- AUBERT M., JACQUIER P., ARTOIS M., BARRAT M.J. et BASILE A.M. (1986). — Le portage animal d'*Echinococcus multilocularis* en Lorraine et ses conséquences sur la contamination humaine. I. Approche biogéographique. *Bull. Soc. Fr. Parasitol.*, 4 (1): 59-64.
- AUBRY J. (1959). — Deux pièges pour la capture des petits rongeurs vivants. *Mammalia*, 14: 174-177.
- BRUNNER H. and COMAN B.J. (1974). — The identification of mammalian hair. Inkata Press, Melbourne, 176 p.
- GOSZCZYNSKI J. (1974). — Studies on the food of foxes. *Acta Theriol.*, 10: 1-18.
- JENSEN T.S. (1982). — Seed production and outbreaks of non-cyclic rodent populations in deciduous forests. *Oecologia*, 54: 184-192.
- JENSEN B. and SEQUEIRA D.M. (1978). — The diet of the red fox (*Vulpes vulpes* L.) in Denmark. Dans. *Rev. Game. Biol.*, 10: 1-16.
- KOLB H.H. and HEWSON R. (1979). — Variation in the diet of foxes in Scotland. *Acta Theriol.*, 24: 69-83.
- KOLB H.H. and HEWSON R. (1980). — A study of fox populations in Scotland from 1971 to 1976. *J. Appl. Ecol.*, 17: 7-19.
- LE LOUARN H. et SCHMITT A. (1972). — Relations observées entre la production de faînes et la dynamique des populations du mulot, *Apodemus sylvaticus* L. en forêt de Fontainebleau. *Ann. Aci. Forest.*, 30: 205-214.
- LIBERG O. (1982). — Correction factors for important prey categories in the diet of domestic cats. *Acta Theriol.*, 27 (9): 115-122.
- LINDSTROM E. (1989). — Food limitation and social regulation in a red fox population. *Holarct. Ecol.*, 12: 70-79.
- LOCKIE J.D. (1959). — The estimation of the food of foxes. *J. Wildl. Manag.*, 23 (2): 224-227.
- LUND M.K. (1962). — The red fox in Norway II. The feeding habits of the red fox in Norway. *Med. Statens Viltunders.*, 12: 1-79.
- MACDONALD, D.W. (1977). — On food preference in the red fox. *Mammal. Rev.*, 7 (1): 7-23.
- PASCAL M. (1981). — Résultats préliminaires de l'étude de la biologie du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*) dans le Doubs. *Défense des Végétaux*, 208: 121-134.
- PASCAL M. (1984). — Méthode d'échantillonnage d'un rongeur souterrain, la forme fouisseuse du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris* Scherman). *Acta Oecol., Oecol. Applic.*, 5: 303-317.
- PETRUSEWICZ K. (1983). — Ecology of the bank voles. *Acta Theriol.*, 28 (1): 1-3.
- PRADEILLES C. (1982). — Contribution à la connaissance des forêts de l'Île-de-France. Cas particulier: forêt domaniale de Dourdan. DEUG, Université de Paris-Sud.
- SMAL C.M. and FAIRLEY J.S. (1982). — The dynamics and regulation of small rodent populations in the woodland ecosystems of Killarney, Ireland. *J. Zool. Lond.*, 196: 1-30.

M. Artois et P. Stahl 293

- SPITZ F. (1969). — L'échantillonnage des populations de petits mammifères. In Lamotte M. et Bourlière F. Problème d'écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres, 153-188. Masson et Cie Ed., Paris.
- SPITZ F. (1977 a). — Le campagnol des champs (*Microtus arvalis* Pallas) en Europe. Bull. OEPP, 7 (2): 165-175.
- SPITZ F. (1977 b). — Développement d'un modèle de prévision des pullulations du campagnol des champs. Bull. OEPP, 7 (2): 341-347.
- STAHL P. (1982). — Contribution à l'étude écoéthologique du renard roux (*Vulpes vulpes* L.) et du chat forestier (*Felis silvestris* Schr.) en Lorraine DEA Neurosciences, Université de Nancy I, 26 p.
- TANTON M.T. (1965). — Problems of live-trapping and populations estimation of the wood mouse, *Apodemus sylvaticus* L. J. Anim. Ecol., 34: 1-22.
- VINCENT J.P. (1977). — Interaction entre les micromammifères et la production de semences forestières. Ann. Sci. Forest., 34: 77-87.
- WATTS C.H.S. (1969). — The regulation of wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) numbers in Wytham Woods, Berkshire. J. Anim. Ecol., 38: 285-304.
- YONEDA M. (1982). — Influence of red fox predation on a local population of small rodents. II. Food habits in the red fox. Appl. Ent. Zool., 17 (3): 308-318.
- YONEDA M. (1983). — Influence of red fox predation on a local population of small rodents. III. Seasonal changes in predation pressure, prey preference and predation effect. Appl. Ent. Zool., 18: 1-10.

RED FOX PREDATION ON RODENTS (*VULPES VULPES*) IN LORRAINE

M. ARTOIS, P. STAHL
F. LÉGER, P. MORVAN and E. BARBILLON

KEY WORDS: Red fox (*Vulpes vulpes*), predation, *Arvicola* sp., *Clethrionomys* sp., *Microtus* sp., *Apodemus* sp.

SUMMARY

Between 1982 and 1984, 230 fox scats were collected in a study area situated in Lorraine where no rabbits are found. During this period, rodent densities were estimated by line traps, as described in section I.

The analysis of the scats shows that the fox diet is seasonally related to the abundance of rodents as preys. A total of 343 different occurrences of miscellaneous preys or vegetal food was recorded, representing a total estimated biomass of ingested food of 37 454 g.

Rodents represent the most regular food resource with the common vole (*Microtus arvalis*) representing the major prey throughout the study. In those periods when rodents are scarce, the fox preferentially selects the common vole. The consumption of rodents from forests (field mice *Apodemus* sp. and bank voles *Clethrionomys glareolus*) does not correlate with the abundance of these rodents when their demographic curve is at its peak.

Trans. by M. Artois

RÄUBERDRUCK AN NAGERTIERE BEIM ROTFUCHS IN LOTHRINGEN

M. ARTOIS, P. STAHL
F. LÉGER, P. MORVAN und E. BARBILLON

SCHLÜSSELWÖRTER: Rotfuchs (*Vulpes vulpes*), Räuberdruck, *Arvicola* sp., *Clethrionomys* sp., *Microtus* sp., *Apodemus* sp.

ZUSAMMENFASSUNG

Wir haben 203 Fuchskoten gesammelt in Lothringen zwischen 1982 und 1984 auf einer Versuchsfläche wo keine Wildkaninchen leben. Die Dichte der Nagetiere (Beutetiere) wurden durch «Liniefangen» in der selbe Zeit geschätzt.

Durch Kotanalyse konnten wir die jahreszeitliche Ernährung des Fuchses in Verhältnis zur Häufigkeit der Nager stellen. 343 verschiedene Nahrungselemente kamen zum Vorschein, diese wiesen eine geschätzte Biomasse von 37 454 g auf.

Kleinnager sind regelmässig vertreten. Die Feldmaus (*Microtus arvalis*) war die Hauptbeute. Wenn die Nager spärlich sind, hat der Fuchs einen deutlichen Vorzug für die Feldmaus. Er beutet nicht die Waldnager (*Apodemus* sp. und *C. glareolus*) im Verhältnis ihren Überfluss.

Übers. M.J. Duchêne

ORGANISATION SPATIALE DU RENARD ROUX (*VULPES VULPES* L., 1758) EN ZONE D'ENZOOTIE DE RAGE EN LORRAINE

M. ARTOIS¹, M. AUBERT¹ et P. STAHL²

1. INTRODUCTION

Depuis près d'un demi-siècle le renard subit en Europe une mortalité massive due à la rage (revue in Blancou et al. 1988). Pourtant aucune étude récente n'a porté sur la façon dont cette espèce se comporte face à cette contrainte. Dans une précédente publication nous avons décrit comment la maladie altère le comportement individuel d'utilisation de l'espace et l'emploi du temps (Artois et Aubert, 1985). Nous décrivons cette fois, comment les renards utilisent et partagent l'habitat disponible dans une région où la rage sévit depuis 1973 et y persiste depuis lors.

En l'absence de rage, d'autres auteurs ont étudié l'utilisation de l'habitat par les renards sous des climats plus froids (Keenan, 1980 ; Jones et Theberge, 1982), dans des zones plus montagneuses (Boitani et al., 1984 ; Berberich, 1986) ou plus urbanisées (Kolb, 1985) que notre terrain d'étude. Ces travaux antérieurs soulignent l'importante variabilité du comportement d'utilisation de l'espace et montrent que cette exploitation ne dépend pas de la simple disponibilité des parcelles mais résulte de compromis entre les exigences de confort, la disponibilité des ressources et la sécurité.

Sur un autre plan, d'autres études ont montré l'éventail de complexité de l'organisation sociale des renards : beaucoup d'auteurs anciens tenaient pour acquis le mode de vie solitaire du renard, aussi bien en Amérique du Nord (Murie, 1936 ; Scott, 1943, 1947) qu'en Europe (Behrendt, 1955 ; Lund, 1959). Jusqu'à une époque relativement récente, le renard était donc considéré comme un Canidé solitaire (Fox, 1971 ; Kleiman et Eisenberg 1973). Conformément à cette optique, des études détaillées décrivent dans le centre des Etats-Unis une vie sociale fondée sur la famille (couple et renardeaux), occupant un domaine de 300 à 600 ha (Sargeant, 1972; Storm et al., 1976; Pils et Martin, 1978); mâles et femelles se partageaient intégralement leur domaine, mais les auteurs donnaient leurs relations comme instables, du moins de l'été (fin de la saison d'élevage des jeunes) au début du rut (automne). Une situation assez comparable a été décrite en Ontario (Voigt et Macdonald, 1984 ; Voigt et Bachman, 1985) où les conditions ne permettaient pas, selon les auteurs, d'assurer en hiver la survie d'autres individus que le couple résidant à l'intérieur du domaine vital.

¹ Ministère de l'Agriculture, Centre National d'Etudes Vétérinaires et Alimentaires, Laboratoire d'Etudes sur la Rage et la Pathologie des Animaux Sauvages, B.P. 9 54220 Malzéville

² Office National de la Chasse, Service Technique, St Benoist, 78610 Le Perray en Yvelines

Collaboration Technique : F. LEGER, E. BARBILLON, J.M. DEMERSON, travail réalisé en convention avec l'Office National de la Chasse et le Ministère de l'Environnement (S.R.E.T.I.E.).

A la suite de travaux déjà anciens réalisés aux Etats-Unis (Sheldon, 1950; Ables, 1969) montrant l'existence de familles acceptant des subadultes supplémentaires, des travaux européens, plus récents¹ ont décrit une situation qui peut être résumée par l'existence permanente ou temporaire d'un "groupe spatial" (Macdonald, 1983) : Bien que continuant de se nourrir et de se déplacer de façon solitaire, les renards de ce groupe partagent un domaine dont les limites sont communes. Cette situation paraît stable dans la plupart des situations étudiées, alors que dans le centre de la Suède Lindström (1982) mentionne l'existence de couples qui acceptent la présence de femelles supplémentaires seulement lorsque les proies sont abondantes.

Par rapport à ces différentes études, l'originalité la plus marquée de notre terrain est la persistance d'une pression de rage. En effet, compte tenu de sa situation "moyenne" au cœur de l'Europe, à la confluence d'influences climatiques continentales et océaniques, et même dans une moindre mesure méditerranéennes, dans un habitat rural très polyvalent, il est difficile de mettre en évidence d'autres caractéristiques du milieu, de type morphologique par exemple, qui pourraient exercer une influence déterminante sur le comportement spatial du renard par rapport à d'autres études déjà publiées. L'hypothèse que nous formulons donc est que les différences que nous observons par rapport aux résultats des autres auteurs pourraient être le résultat d'une réponse comportementale des renards à la pression de la rage. Les lignes qui suivent vont présenter les arguments en faveur de ce point de vue.

2. CONDITIONS DE L'ETUDE

A) TERRAIN

L'étude s'est déroulée en Lorraine à une quarantaine de km au sud-ouest de la ville de Nancy. Ce secteur comprend un vaste massif forestier (forêt domaniale de Meine) de près de 5000 ha traité en taillis et taillis sous futaie dominé par le hêtre, le charme et le chêne. Cette forêt se situe sur un plateau calcaire culminant à 400 m. Le suivi des animaux a pris place essentiellement en bordure sud de cette forêt dans des vallées (250 m d'altitude) dévolues à la polyculture et à l'élevage. Deux collines boisées (buttes témoins) et une forêt de plaine complètent cet ensemble qui constitue un bon exemple des paysages du Plateau-Lorrain. L'utilisation humaine des surfaces - que nous appellerons milieu par souci de commodité - est décrite dans le document précédent.

Ce terrain d'étude était soumis à la pression de la rage depuis une quinzaine d'années, au moment de l'étude. De 1977 à 1984 elle a sévi de façon quasi permanente sauf en 1980 (aucun cas découvert), en revanche une recrudescence s'est manifestée avec vigueur en 1982. Les habitants du terrain d'étude ont appliqué de façon peu intense, ni systématique les mesures

"habituelles" de lutte contre le renard : gazage des terriers au printemps et tir.

B) ANIMAUX SUIVIS

Il s'agissait de renards adultes capturés avec divers modèles de pièges non traumatisants (Léger et al., 1985). Après tranquillisation ceux-ci étaient équipés de colliers radio-émetteurs d'une fréquence de 149 MHz. Après avoir été pesés et examinés, ils étaient ensuite relâchés sur le lieu de capture dès qu'ils avaient récupéré leur totale vigilance. La masse pondérale moyenne de renards adultes provenant de la région d'étude était de 6,23 kg pour les mâles (n = 23) et de 5,63 kg pour les femelles (n = 18). Ces valeurs se situent dans l'ordre de grandeur moyen pour des renards européens (Llyod, 1980).

C) MATERIEL ET METHODES

La technique de repérage des animaux était celle du radiopistage désormais bien connue. Les radiorepérages se faisaient à l'aide d'une seule voiture équipée d'un récepteur et d'une antenne ; les essais préliminaires de prise simultanée d'azimut par deux équipes n'ont pas apporté une amélioration de précision suffisante en regard de la dépense d'énergie mobilisée et n'ont plus été poursuivis. A la suite d'études préliminaires ayant révélé un rythme d'activité principalement nocturne, la saisie des points de localisation individuelle se faisait principalement la nuit², les gîtes diurnes étant repérés en mi-journée, puis contrôlés jusqu'au soir et au commencement de l'activité.

Le rythme des relevés de radiopistage a été ajusté par un compromis entre les possibilités matérielles et le type de données recherché, de la façon suivante (voir Stahl et al., 1988) :

- répartition journalière de l'activité : séries ininterrompues de relevés pendant 24h, à raison d'une localisation par heure au moins, à une par dix minutes au mieux,
- utilisation saisonnière de l'habitat : répartition aléatoire de relevés ininterrompus pendant des périodes de quatre à six heures ou plus, même rythme des localisations,
- partage de l'espace entre plusieurs individus marqués au même moment : relevés effectués pendant trois jours à raison d'une localisation de chaque individu toutes les quatre à six heures.

Les coordonnées en longitude et latitude et l'heure du relevé ont été enregistrées. Ces coordonnées reportées sur carte ont servi à l'évaluation de l'aire d'activité selon la méthode

¹ Grande-Bretagne: Macdonald, 1980 ; Hollande: Niewold, 1980; Mulder, 1985, 1986 ; Suède: Von Schantz, 1981, 1984; Lindström et al., 1985

² Le rythme quotidien d'activité a été évalué selon une méthode précédemment décrite par Aubert et al., 1985)

du polygone. Les aires d'activité ont aussi été évaluées à l'aide d'un logiciel original selon la méthode des grilles (Voigt et Tinline, 1980). La maille du quadrillage était de un hectare. Chaque relevé a été affecté par l'opérateur d'un coefficient de confiance dans sa précision noté A, B ou C. Un premier procédé de lissage ("lissage par tache") a consisté à répartir le "poids" de l'information sur la totalité d'un hectare seulement dans le meilleur des cas (A), sur le carré central et ceux qui l'entourent (soit 9 ha - B) ou encore les carrés qui entourent cette première couronne dans les plus mauvais cas (soit 25 ha - C). Cette éventualité était rare et ne se produisait qu'à l'intérieur du massif forestier souvent difficile d'accès. On a porté une grande attention à exercer une surveillance constante pendant toute la période d'activité nocturne des renards de façon à éviter une prise d'information irrégulière le soir, en milieu de nuit ou le matin par exemple. Des biais résultant de l'inaccessibilité des zones forestières utilisées pendant le jour sont possibles et peuvent affecter le bilan de l'utilisation de l'habitat. Mais ils ne concernent qu'un pourcentage négligeable des observations. En effet, les gîtes diurnes peuvent être repérés avec précision puisque l'animal reste immobile pendant plusieurs heures, permettant à l'opérateur de saisir un nombre d'azimuts suffisant, au besoin en opérant à pied. En milieu ouvert, aucun problème de ce type ne peut survenir du fait du réseau dense de chemins praticables la plupart du temps.

Un second procédé de lissage prenait en compte les mailles traversées par un trajet direct reliant deux localisations successives ("lissage par trajet" - voir Stahl *et al.*, 1988). Nous avons ainsi calculé le nombre de visites, le temps passé et la vitesse moyenne dans chaque carré d'un ha de la grille divisant la zone d'étude.

Les surfaces occupées ont été exprimées en Aires Saisonnières d'Activité, groupant l'ensemble des localisations pour chacune des quatre saisons : par exemple hiver = Décembre à Février. Nous avons calculé par la même méthode les surfaces quotidiennes d'activité (le plus souvent par des radiopistages se déroulant de midi à midi). A titre d'indice de "patrouillage" de l'aire d'activité, nous avons également calculé la ratio de cette aire quotidienne sur l'aire saisonnière correspondante.

Pour étudier la variation de ces aires en fonction de l'individu, du sexe ou de la saison, il était indispensable de s'affranchir de l'influence du nombre de relevés sur la taille de l'aire. Ce problème relève de la méthode d'analyse de la covariance (Dagnélie, 1978) où l'on traite le nombre de relevés en tant que variable auxiliaire. Cette méthode permet en outre l'évaluation de surfaces corrigées en fonction du nombre de relevés. En d'autres termes, il est ainsi possible de calculer les valeurs des surfaces qui auraient été obtenues si un même nombre de relevés avait été effectué pour tous les renards à chaque saison. Pour le calcul des surfaces corrigées, on a choisi suivant l'usage, la moyenne du nombre de relevés par individu.

La carte de répartition des milieux a également été mise en mémoire sur la base du même quadrillage pour permettre l'analyse de l'utilisation de l'habitat par le renard. Pour chaque animal, l'utilisation des différentes catégories de milieu a été appréciée par rapport à la surface théoriquement à sa portée. Cette surface appelée *surface de référence* a été

définie par le cercle ayant pour centre, le centre de gravité de toutes les localisations de l'animal et pour rayon, la distance séparant ce centre de gravité de la localisation de l'animal la plus éloignée du centre de gravité.

La comparaison de la fréquence des visites dans les différentes catégories de milieux a été analysée à l'aide du test du χ^2 et illustrée par l'analyse factorielle des correspondances (Benzecri *et al.*, 1976) ⁵

3. RESULTATS

A) CARACTERISTIQUES DES AIRES D'ACTIVITE

Le bilan global de l'étude comporte le suivi de 11 renards (cinq mâles et six femelles), réalisé entre le 6 février 1980 et le 10 janvier 1983 (tableau II). L'étendue des aires d'activité est donnée dans le même tableau.

Il apparaît que les évaluations données par les différentes méthodes (polygone convexe, lissages par tache et par trajet) sont corrélées deux à deux. Le seuil de significativité de ces trois corrélations est en deçà de un pour mille. Les coefficients de corrélation (qui sont significativement différents selon la méthode de Lawley - 1963 - décrite par Dagnélie - 1977 -). Le χ^2 observé = 19,8 pour 2 ddl, sign. au seuil 1%) sont les suivants:

lissage en tache/polygone : $r = 0,859$

lissage par trajet/polygone : $r = 0,801$

lissage par trajet/lissage en tache : $r = 0,953$

Les évaluations du lissage en tache et du lissage en trajet semblent les plus fortement corrélées. Les évaluations données par la méthode du polygone semblent affectées d'une plus grande irrégularité qui, selon nous, tient au fait que cette méthode amène à inclure des espaces qui ne sont pas nécessairement visités par les renards.

Quelle que soit la méthode d'évaluation de l'aire d'activité, celle-ci est significativement corrélée au nombre de relevés effectués. En effet, après un petit nombre de relevés, au delà des 20 premiers jours de pistage (voir à titre d'exemple les cas de R1 et de François Fig. 4), l'aire évaluée croît de manière à peu près linéaire. Ce phénomène apparaît malgré le grand nombre de relevés (900, par exemple dans le cas du renard mâle "François"), il n'est donc pas imputable à un déficit d'échantillonnage, mais possède une signification biologique importante : le glissement permanent des aires d'activité, sur lequel nous reviendrons.

Tableau II : Suivi de 11 renards par radiopistage en Lorraine : calendrier du suivi et évaluations des aires saisonnières d'activité (ha).

Trois méthodes différentes d'évaluation des aires ont été employées : polygone convexe, lissage en tache et lissage par trajet (voir texte).

L'analyse de la covariance permet le calcul de valeurs ajustées pour un nombre moyen de 114 relevés.

* = une seule série de radiopistage

** = fonctionnement intermittent de l'émetteur

sexe	individu	saison	nb jours de suivi	nb de relevés	AIRE D'ACTIVITE (ha)					
					METH. DU POLYGONE		LISSAGE EN TACHE		LISSAGE PAR TRAJET	
					données brutes	données	données ajustées	données brutes	données ajustées	données brutes
justées										a
MALES	R1	hiver	33	117	390	387	330	326	185	182
		printemps	87	144	290	260	310	267	162	127
		été	57	141	260	233	307	269	177	145
	R3	printemps	11	90	304	329	285	320	200	229
	HUBERT	automne	27	125	168	157	197	182	90	77
		hiver	47	72	579	623	290	352	113	164
	FRANCOIS	hiver	24	180	322	254	327	232	179	100
		printemps	90	207	532	437	447	313	316	205
		été	86	264	581	427	578	361	355	175
		automne	92	177	792	728	586	495	395	320
		hiver*	1+1	63	380	433	324	399	179	241
	CLEMENT	printemps*	58	97	360	378	310	335	134	155
moyenne (écart type)					388 (163)		321 (81)		177 (66)	
FEMELLES	R2	hiver	20	77	424	462	286	340	180	225
	BERNADETTE	hiver	38	66	340	390	225	295	127	185
		printemps	73	72	300	344	267	329	101	152
		été	56	137	306	283	321	288	192	165
	ROSINE	printemps**	48	51	150	215	151	243	52	128
	ANNONCIADE	printemps	12	90	167	192	203	238	118	147
	NATHALIE	été	18	51	256	321	226	318	76	152
	PASCALINE	printemps	37	68	266	314	207	274	136	192
moyenne (écart type)					313 (88)		289 (38)		168 (31)	

Tableau III : Proportion de l'aire saisonnière utilisée en un jour par des renards radiopistés pendant 24 heures en continu. L'analyse de la covariance permet le calcul de valeurs ajustées pour un nombre moyen de 28 relevés par 24 heures.

MOYENNES INDIVIDUELLES CORRIGÉES					
sexe	individu	nb. de séries de 24 heures	POLYGONE	LISSAGE EN TACHE	LISSAGE PAR TRAJET
MALES	R1	2	0,32	0,32	0,45
	R3	1	0,28	0,34	0,29
	FRANCOIS	14	0,47	0,37	0,47
FEMELLES	BERNADETTE	4	0,46	0,38	0,47 *
	ANNONCIADE	3	0,36	0,37	0,38
	NATHALIE	2	0,43	0,37	0,31
	PASCALINE	1	0,41	0,37	0,55
Moyenne pondérée			0,43	0,37	0,44
Ecart type			0,18	0,09	0,16

Les droites de régression et les coefficients de corrélations calculés sont :

- par la méthode du polygone $S=1,37n + 200,74$ (seuil=0,05); $r=0,49$

- par la méthode du lissage en tache $S=1,59n + 126,32$ (seuil=0,001); $r=0,80$

- par la méthode du lissage par trajet $S=1,24n + 31,28$ (seuil=0,001); $r=0,80$

S représente la surface évaluée et n le nombre de relevés.

a) *Comparaison des résultats obtenus sur les mêmes individus au cours de saisons consécutives.*

Seuls une femelle et trois mâles ont été suivis pendant plus d'une saison, le test est donc peu puissant. A l'examen de ces données, cependant, il n'apparaît pas de différence significative entre ces individus : R1, Hubert, François (mâles) et Bernadette (femelle), concernant l'étendue des aires utilisées¹.

b) *Influence de la saison sur l'étendue moyenne des aires*

Cette analyse a été effectuée séparément pour les mâles et pour les femelles (pour lesquelles on ne dispose d'aucune mesure en automne). Nous ne pouvons conclure par l'analyse de la covariance à aucune hétérogénéité due à la saison², et ceci pour les deux sexes.

Nous avons aussi comparé, en les regroupant, les résultats de l'hiver et du printemps d'une part (correspondant en principe à la période de reproduction et de pénurie alimentaire relative) et, d'autre part les résultats de l'été et de l'automne correspondant en principe à une période d'abondance alimentaire. Aucune variation des aires n'a pu être démontrée en fonction de ce facteur pour aucun des deux sexes³.

c) *Influence du sexe*

L'absence apparente d'influence du facteur saisonnier nous a autorisé à regrouper les données obtenues chez les mâles d'une part, et chez les femelles d'autre part. La moyenne corrigée des aires apparaît légèrement plus grande pour les mâles que pour les femelles (Tableau II). Mais cette différence n'est pas statistiquement significative⁴. On constatera cependant que le rapport des aires d'activité des mâles par rapport aux femelles est de 1,2 à 1,1 (selon la méthode d'évaluation). Ce chiffre est tout à fait comparable au rapport des poids des individus adultes capturés sur notre terrain d'étude qui est égal à 1,1.

L'évaluation des surfaces parcourues quotidiennement est rapportée par le tableau III. Bien que l'on obtienne des chiffres légèrement plus élevés pour les mâles que pour les femelles, aucune

différence significative de la portion d'aire visitée quotidiennement ne peut être imputée ni à l'individu, ni au sexe, ni à la saison. La portion d'aire visitée quotidiennement varie faiblement selon les individus et selon la méthode de calcul, l'écart le plus important est obtenu par la méthode du lissage par trajet (entre 0,3 et 0,6). On peut en déduire que les renards occupent ou visitent quotidiennement entre le tiers et un peu plus de la moitié de l'aire qu'ils fréquentent en une saison.

La vitesse de déplacement (tableau IV) apparent est faible ou non significative le jour (entre 8 H et 17 H), alors que la nuit on a pu évaluer celle-ci de 400 à 1150 mètres/heure, soit un déplacement apparent global de 7,5 à 18 km par jour. Lorsque nous avons pu disposer de suffisamment de données pour évaluer l'activité nocturne, nous avons mis en évidence des différences individuelles (François se déplaçait plus que R1, lui-même plus que Hubert et Bernadette⁵). Cette hétérogénéité individuelle l'emporte sur d'éventuelles variations sexuelles ou saisonnières.

B) UTILISATION DE L'HABITAT DISPONIBLE

a) *Opposition nuit/jour*

On a étudié la répartition du nombre de visites dans chacune des catégories de milieu suivantes : taillis et friches boisées, pins et autres résineux, herbes et friches herbacées, cultures, vergers, secteurs construits. Pour chaque saison on a comparé, cette répartition le jour et la nuit, c'est-à-dire en période de "repos" et d'"activité" respectivement.

Quelques caractéristiques individuelles se manifestent comme la fréquentation nocturne des vergers ou des environs des habitations (François 3% en toutes saisons) ou la fréquentation des abords d'un étang, pour les individus incluant celui-ci à l'intérieur de leur aire d'activité. Ces catégories généralement peu fréquentées n'ont plus été prises en compte dans la suite de l'analyse.

La comparaison de la fréquence des visites dans ces différentes catégories de milieu selon le test du Chi² est reportée au tableau V. Pour six renards, totalisant 12 saisons de radiopistage interprétables, on a noté la nuit par rapport au jour:

Pour cinq renards sur six (dans 9 situations/12) : une plus grande fréquentation des surfaces toujours en herbe et des friches herbacées réunies.

Pour quatre renards sur six (dans 8 situations/12) : une plus grande fréquentation des surfaces cultivées.

Dans ces situations, on note inversement une plus grande fréquentation des friches boisées et des taillis le jour (9 situations/12). Dans un cas (François au printemps), les vergers ont aussi été visités préférentiellement la nuit.

Dans seulement 3 situations/12, les différences observées ne sont pas significatives.

Ces résultats sont illustrés sur la figure 1.

Toutes ces constatations incitent à s'intéresser également à la disponibilité de chacun des milieux de façon à vérifier si le renard exploite ceux-ci au prorata de leur présence sur le terrain.

1 L'analyse de la covariance donne respectivement F de Snedecor pour 3 et 8 ddl = 0,869 (polygone) et F = 1,290 (tache)

2 L'analyse de la covariance pour les mâles donne F de Snedecor pour 3 et 7 ddl = 0,829 (polygone) et F = 1,429 (tache) ; pour les femelles donne F de Snedecor 2 et 4 ddl = 3,589 (polygone) et F = 1,105 (tache)

3 L'analyse de la covariance, pour les mâles, donne F de Snedecor pour 1 et 9 ddl = 0,000 (polygone) et F = 0,052 (tache) et donne, pour les femelles, F de Snedecor pour 1 et 5 ddl = 0,012 (polygone) et F = 0,314 (tache)

4 L'analyse de la covariance donne respectivement F de Snedecor pour 1 et 17 degrés de liberté = 0,851 (polygone), F = 0,627 (tache) et F = 0,073 (trajet)

5 L'analyse de la covariance donne pour ces individus : F de Snedecor pour 3 et 8 ddl = 8,295 significatif au seuil de 1%

Tableau IV : Activité de déplacement en portions linéaires des renards suivis par radio-pistage. Les valeurs ajustées correspondent aux valeurs qui auraient été obtenues avec un nombre moyen de 67 relevés. Il apparaît que ces moyennes sont significativement différentes selon la série : François > R1 > (Hubert & Bernadette).

sexe	individu	saison	JOUR		nb de relevés	NUIT		moyennes ajustées	TOTAL
			nb de relevés	mètres par heure		mètres par heure	kilomètres par 24 h.		
MALES	R1	hiver	16	114	37	671			11,1
		printemps	ins.	ins.	60	781			12,4
		été	23	131	88	586	666		10,0
	R3	printemps	ins.	ins.	50	667	-		11,2
	HUBERT	automne	ins.	ins.	93	446			7,6
		hiver	21	158	22	362	381		6,9
	FRANCOIS	hiver	36	213	107	677			12,1
		printemps	51	138	85	777			12,9
		été	64	139	148	737			12,3
		automne	35	143	87	1130			18,2
		hiver	ins.	ins.	58	1142	960		17,1
CLEMENT	printemps**	35	101	17	262	-		4,8	
FEMELLES	R2	hiver	ins.	ins.	46	819	-		12,6
	BERNADETTE	hiver	ins.	ins.	44	308			5,4
		printemps	ins.	ins.	23	327			5,7
		été	40	179	81	391	258		7,5
	ROSINE	printemps**	15	283	18	59	-		3,4
	ANNONCIADE	printemps	ins.	ins.	60	706	-		11,7
	NATHALIE	été	14	225	33	373	-		7,6
	PASCALINE	printemps	15	112	42	546	-		9,2
Moyenne (mâles et femelles)									10,0

* un suivi de 24 heures et un seul autre point

** fonctionnement intermittent de l'émetteur

Tableau V : Etude de la répartition des renards dans les différents milieux : surfaces herbeuses (prés ou friches), cultures, friches boisées et taillis, vergers, résineux. Opposition nuit/jour et comparaison avec la surface disponible (= surface de référence). Lorsque le χ^2 est significatif, la fréquentation préférentielle est indiquée.

SEXE	INDIVIDU	saison	NUIT/JOUR	NUIT/Surface de réf.	JOUR/Surface de réf.
MALES	R1	hiver	Imp.	Non Sign. ($\chi^2 = 5,05$ pour 3 ddl)	Imp.
		printemps	$\chi^2 = 12,66$ pour 3 ddl la nuit: herbes & cultures le jour: friches bois., taillis	Non Sign. ($\chi^2 = 6,41$ p. 3 ddl)	$\chi^2 = 16,92$ p. 3 ddl f. bois. & tail.
		été	$\chi^2 = 17,04$ p.3 ddl la nuit: herbes & cultures le jour: friches bois., taillis	$\chi^2 = 24,28$ p. 3 ddl friches herb. & herbes	$\chi^2 = 10,26$ p.3 ddl friches boisées & taillis
	HUBERT	automne	Imp.	$\chi^2 = 19,42$ pour 3 ddl moins friches bois., taillis	Imp.
		hiver	$\chi^2 = 10,81$ pour 3 ddl la nuit: herbes & cultures le jour: friches bois., taillis	Imp.	Imp.
	CLEMENT	printemps	Non Sign. ($\chi^2 = 3,68$ pour 3 ddl)	$\chi^2 = 9,08$ pour 3 ddl davantage les résineux moins friches bois., taillis	$\chi^2 = 8,47$ pour 3 ddl davantage les résineux et moins les herbes & cultures
	FRANCOIS	hiver	$\chi^2 = 19,57$ pour 3 ddl la nuit: herbes & cultures le jour: friches bois., taillis	$\chi^2 = 11,47$ p. 3 ddl davantage les herbes moins les cultures	$\chi^2 = 26,79$ pour 3 ddl friches boisées & taillis
		printemps	$\chi^2 = 21,36$ pour 5 ddl la nuit: herbes & cultures le jour: friches bois., taillis & vergers	$\chi^2 = 18,14$ pour 3 ddl friches herbacées & herb.	Non Sign. $\chi^2 = 7,26$ pour 3 ddl)
		été	$\chi^2 = 16,48$ pour 4 ddl la nuit: herbes le jour: friches bois., taillis	$\chi^2 = 25,01$ pour 3 ddl friches herbacées & herbes	Non Sign. ($\chi^2 = 1,40$ pour 3 ddl)
		automne	$\chi^2 = 11,77$ pour 5 ddl la nuit: herbes & cultures le jour: friches bois., taillis	Non Sign. ($\chi^2 = 7,19$ pour 3 ddl)	Imp.
		hiver	Imp.	Non Sign. ($\chi^2 = 2,51$ pour 3 ddl)	Imp.
FEMELLES	R2	hiver	$\chi^2 = 12,97$ pour 3 ddl la nuit: herbes & cultures le jour: friches bois., taillis	$\chi^2 = 11,46$ pour 3 ddl cultures	Imp.
		hiver	Non Sign. ($\chi^2 = 7,13$ pour 3 ddl)	Non Sign. ($\chi^2 = 1,19$ pour 3 ddl)	Imp.
	BERNADETTE	printemps	Non Sign. ($\chi^2 = 6,69$ pour 3 ddl)	Non Sign. ($\chi^2 = 0,38$ pour 3 ddl)	Imp.
		été	$\chi^2 = 19,94$ pour 3 ddl la nuit: herbes le jour: friches bois., taillis	$\chi^2 = 27,68$ pour 3 ddl friches herbacées & herbes	Non Sign. ($\chi^2 = 2,89$ pour 3 ddl)

Imp = utilisation du test du χ^2 impossible compte tenu de la faiblesse des effectifs

b) Comparaison avec la surface disponible
- la nuit (Fig.2)

On a comparé la fréquence du nombre de visites dans les cinq milieux les plus visités et la fréquence absolue (nombre d'hectares) de l'aire potentiellement accessible pour chaque renard (surface de référence) à la même période.

Parmi les 14 situations qui se prêtent à l'utilisation du test du χ^2 , (tableau IV) nous pouvons conclure dans huit cas à une fréquentation préférentielle de certains milieux par les renards :

- surfaces toujours en herbe (6 cas),
- friches herbacées (5 cas),
- cultures (2 cas),
- plantations de résineux (1 cas).

- le jour (Fig.3):

Parmi les sept situations qui se prêtent à l'utilisation du test du χ^2 (tableau IV), nous constatons dans quatre cas une fréquentation préférentielle des milieux fermés : friches boisées, taillis ou plantations de résineux.

Les renards étudiés se reposaient pendant la journée de façon fréquente sous le couvert d'arbres, plus rarement de fourrés ou de haies. Ceux-ci se situent de façon régulière en lisière des forêts. Ces périodes d'immobilité peuvent être entrecoupées de déplacements pour rejoindre un autre couvert. D'après nos observations la place de repos n'est jamais exactement la même. Cependant, certains individus affectionnent des secteurs particuliers de quelques hectares seulement et viennent assez régulièrement y passer la journée.

En conclusion de cette analyse on note :

- une opposition jour - nuit systématique et de même tendance pour tous les renards dans l'utilisation des milieux disponibles.
- à aucune de ces deux périodes la présence des renards ne se répartit suivant la simple disponibilité offerte par le terrain, au contraire les renards sélectionnent certaines parcelles au dépens d'autres.

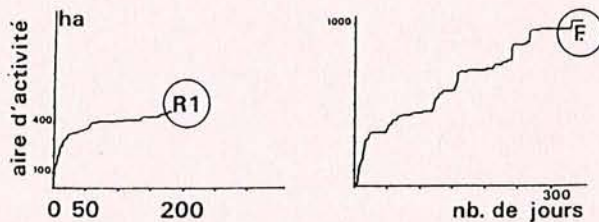


FIGURE 5 : Surface cumulée (ha) du domaine en fonction de la durée du suivi individuel. Deux exemples de l'effet de glissement spatial du domaine dans le temps chez deux renards mâles adultes. Dans le cas de R1, le domaine s'accroît peu et reste dans ses anciennes limites (402 observations), au contraire pour François (F.), il ne cesse de glisser et de s'étendre (891 observations). L'échelle des temps (abscisse) étant identique pour les 2 graphiques, ceci permet de les comparer. La différence de glissement au bout du même laps de temps n'en est que plus apparente.

C) PARTAGE INTER-INDIVIDUEL DE L'ESPACE

Les données dont nous disposons permettent

d'aborder certains aspects des relations entre renards. Le premier porte sur le *recouvrement des aires d'activité*. Il est illustré par la figure 4 qui présente toutes les situations rencontrées lors du suivi simultané de plusieurs individus. Il semble se dégager une absence de recouvrement ou un faible recouvrement entre individus voisins de même sexe ou non.

Le mode individuel de partage de l'espace dessiné par ces résultats est à notre avis à mettre en rapport avec une caractéristique évoquée précédemment : la relation entre la surface d'une aire d'activité et le nombre de repérages effectués. Certains individus présentent en effet un glissement progressif de l'aire d'activité qui se manifeste par l'ajout permanent de surfaces nouvelles en bordure de l'aire d'activité ¹¹

Ce phénomène est peu manifeste chez certains individus : dans le cas de R1 (Fig. 5), on note une activité cantonnée sensiblement dans la même zone pendant trois saisons successives (les centres d'activités sont proches). En revanche, pour d'autres individus : on observe soit un élargissement continu de la surface occupée (qui s'accompagne de l'abandon simultané d'autres secteurs) : cas de François (Fig. 5), soit des augmentations brutales par adjonction instantanée d'une grande surface nouvelle : cas de Hubert et Bernadette. Le phénomène s'est traduit par une dérive relativement orientée dans le cas de François et Hubert, couplée à une augmentation globale de la surface occupée. Dans le cas de la femelle Bernadette, il s'agit plutôt d'une rotation sans accroissement sensible de l'aire saisonnière d'activité.

Pour le cas de Hubert, la seconde zone d'activité recouvrait vraisemblablement les aires de plusieurs femelles qui n'ont pu être suivies que plus tard. L'"explosion" de l'aire d'activité de Hubert s'est produite à la période du rut et s'est terminée par la mort du renard, écrasé sur la route.

Pour l'individu François, la colonisation de certains nouveaux espaces a succédé très rapidement (de l'ordre d'une semaine) à la disparition des congénères voisins (Clément -mâle-, Pascaline et Nathalie -femelles) due à la rage (Stahl, 1982). Il nous paraît donc clair que l'instabilité des aires est une caractéristique de cette population (et non un artefact résultant d'une méthode de suivi qui aurait été inappropriée).

¹¹ On ne peut néanmoins rejeter l'hypothèse d'occupation de très grands domaines sur un cycle dépassant un an. Compte tenu de la faible espérance de vie des adultes en Lorraine (Artois et Aubert, 1982), le découpage en aires saisonnières d'activité apparaît donc le moyen d'analyse le plus logique.

4. DISCUSSION - CONCLUSION

Les données recueillies au cours de cette étude brossent le tableau d'une population de renards caractérisée par les éléments suivants :

- aire saisonnière d'activité comprise entre 300 à 400 ha, légèrement plus grande pour les mâles en proportion de leur poids mais sans augmentation notable à une saison particulière. Le tiers ou un peu plus du tiers de celle-ci est visité chaque jour à l'occasion de parcours qui atteignent au total 7,5 à 18 km.

- l'habitat disponible n'est pas utilisé au hasard mais selon des choix parfois bien différenciés d'un individu à l'autre. Cette grande variabilité de la stratégie d'occupation de l'espace s'accorde néanmoins avec une préférence générale pour les couverts et les lisières pendant le repos diurne et l'utilisation des milieux ouverts pendant la nuit, surtout en été.
- les renards étudiés semblent se partager l'espace selon un mode individuel exclusif avec la présence occasionnelle, peut-être simplement temporaire, d'un couple sur une même zone. Ce mode de vie solitaire est caractérisé par une intolérance intra-sexuelle et quelques possibilités de partage des secteurs d'activité frontaliers entre voisins de sexe différent. Il s'accompagne chez la majorité des individus d'une tendance permanente à un déplacement de l'aire d'activité, notamment au profit d'espaces libérés par les congénères voisins morts de rage.

L'instabilité spatiale constitue à nos yeux une caractéristique majeure de cette population vulpine. On serait tenté d'y voir une conséquence de la désorganisation sociale provoquée par la disparition fréquente de congénères à toutes les époques de l'année. Une étude comparative de la situation "sociale" des renards à Oxford, réalisée entre la zone urbaine et la zone résidentielle péri-urbaine suggère que la mortalité entraînée par la présence humaine, notamment la circulation automobile, exerce une influence désorganisatrice sur les renards, tout à fait comparable à celle que pourrait provoquer la rage (Macdonald, 1988).

En Lorraine une contrainte du même type pourrait en plus conduire à une existence plutôt solitaire. Nous suggérons que le mode solitaire de répartition spatiale décrit ici laisse de nombreuses places (sub-optimales ?) vacantes. Celles-ci permettraient d'assurer la survie d'individus non fixés socialement, temporairement tenus à l'écart de la reproduction. Ces renards constitueraient une "réserve" qui occuperait les places libérées par la disparition des résidants, comme l'a suggéré Doncaster (1985) en zone urbaine. Dans ces conditions les déplacements de renards seraient nombreux, facilitant d'un côté la transmission du virus rabique, mais assurant par compensation le maintien d'effectifs de renards élevés de proche en proche, à partir de réservoir de population momentanément protégés des méfaits de la rage (Zimen, 1980).

Cette étude n'apporte d'informations que pour des situations comparables à celles étudiées, c'est à dire des populations rurales de renards exploitant principalement les portions ouvertes de l'habitat. Dans d'autres circonstances ou conditions de milieu, les réponses comportementales du renard à la rage, évoquées à titre d'hypothèse par cette conclusion, pourraient être différentes. Néanmoins sur ce site d'étude l'application de la vaccination orale à grande échelle en France (Blancou et Artois, 1987) devrait permettre de tester ultérieurement la validité de ce schéma en réduisant l'influence de la pression exercée par la rage. Si l'on évoque une hypothèse que nous avons déjà formulée (Aubert et Artois, 1988), la vaccination orale des renards contre la rage devrait préserver les structures sociales des populations et freiner activement la progression des renards malades contrairement à l'effet désorganisateur de mesures de destruction.

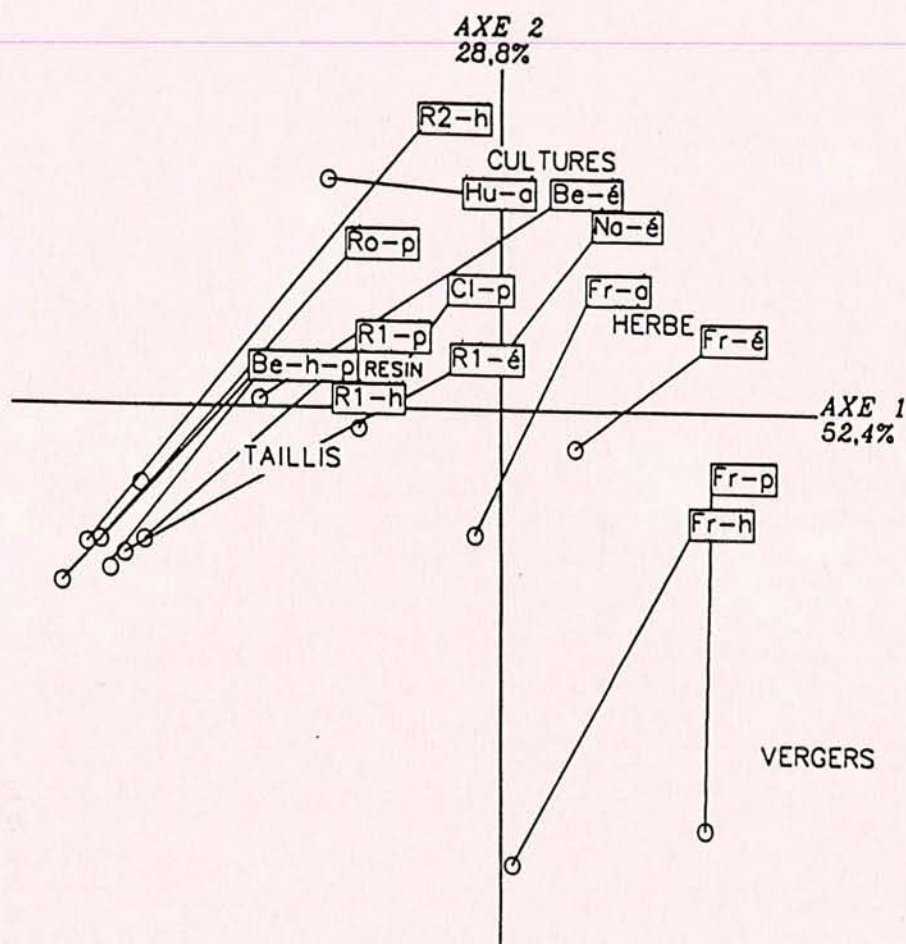
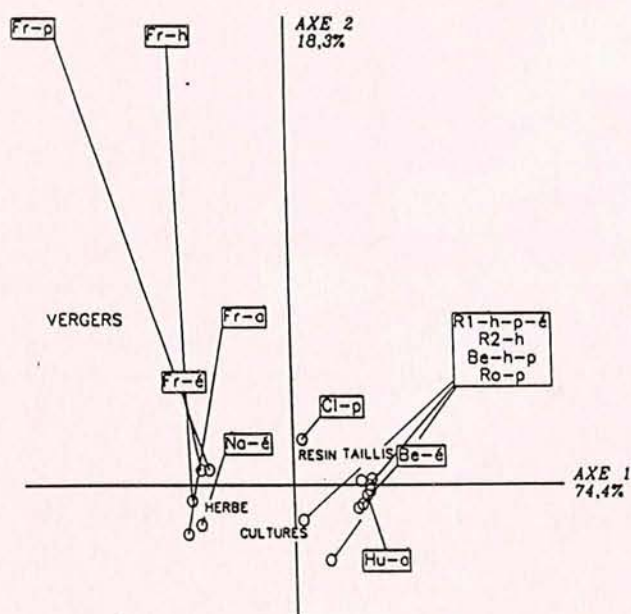


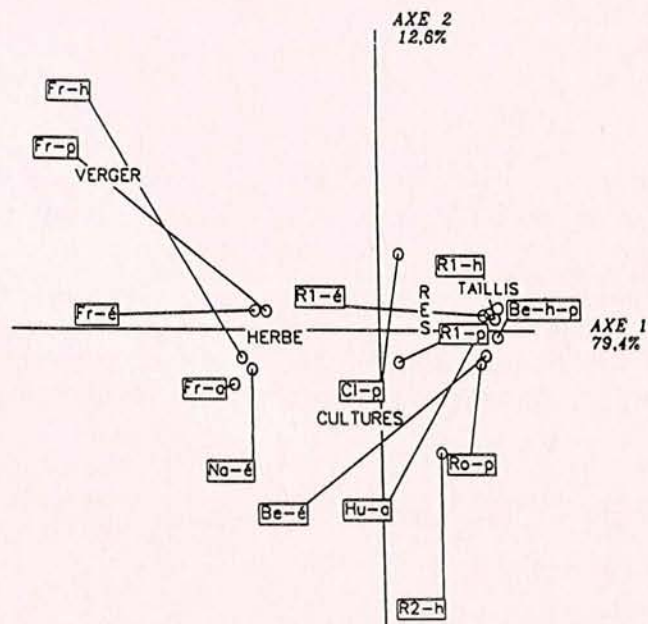
FIGURE 1 : Analyse factorielle de correspondances des fréquences des milieux où ont été localisés les renards le jour (8h00 - 18h00 = cercles) ou la nuit (18h00 - 8h00 = lettres encadrées) aux différentes saisons.

Signification des symboles : les 2 premières lettres renvoient au nom du renard (Be pour Bernadette, Cl pour Clément, etc...). La dernière lettre renvoie à la saison : p = printemps, é = été, a = automne, h = hiver. Les points "jour" et "nuit" des mêmes individus-saisons sont reliés deux à deux.

Les axes 1 et 2 rassemblent 81,2% de l'inertie du tableau, l'axe 1 oppose taillis à surfaces en herbe, l'axe 2 oppose cultures et vergers. On constate que le faciès des aires nocturnes et diurnes présente des différences individuelles importantes. Mais dans les 15 situations étudiées (individus, saisons), les aires nocturnes sont toujours situées à droite des aires diurnes correspondantes. Ces glissements systématiques et d'intensité comparable, indiquent une tendance générale au cantonnement pendant le jour (période de repos) dans les milieux couverts : taillis, et (dans une moindre mesure) résineux, et à l'opposé, une utilisation plus intense des milieux ouverts (herbe et cultures) la nuit (période d'activité). Les vergers sont cependant fréquentés de nuit comme de jour (peut-être parce qu'ils fournissent à la fois nourriture et abri ?).



2



3

FIGURE 2 : Analyse factorielle des correspondances des fréquences d'utilisation des différents milieux où ont été localisés les renards pendant le jour (lettres encadrées) et des surfaces qui leur étaient disponibles aux mêmes périodes (cercles). Les binomes correspondants sont reliés par un trait (mêmes symboles que pour la figure 1).

Les axes 1 et 2 rassemblent 92,7% de l'inertie des données. L'axe 1 oppose les surfaces en herbe et les taillis, l'axe 2 oppose cultures et vergers. Les vergers sont mal départagés par cette analyse, mais dans le cas présent ils contribuent davantage à la définition de l'axe 1 que de l'axe 2. Il apparaît pour 10 relevés/15 et chez 6 individus/8 que le faciès de l'aire diurne est très éloigné de celui de la surface de référence. Parmi les disponibilités locales, les renards sélectionnent donc des zones particulières pour chasser la journée : les taillis généralement, ou les vergers (cas de François).

FIGURE 3 : Analyse factorielle de correspondance des fréquences des différents milieux où ont été localisés les renards pendant la nuit (lettres encadrées) et les surfaces qui leur étaient disponibles aux mêmes périodes (cercles). Les binomes correspondants sont reliés par un trait.

Les axes 1 et 2 regroupent 82% de l'inertie des données. L'axe 1 oppose taillis à herbe et verger, l'axe 2 oppose culture à verger. Pour 12 relevés sur 15 et chez les 8 individus le faciès des localisations nocturnes est très éloigné du faciès des surfaces disponibles, ce faciès nocturne est aussi très variable d'un individu à l'autre.

Cette représentation fait aussi apparaître les variations saisonnières de l'utilisation de l'espace :

- R1 et Bernadette se déplacent des taillis vers l'herbe suivant la séquence hiver, printemps ----> été.
- François agit en sens opposé sur cette représentation, mais à l'analyse cela revient à un déplacement à partir des vergers vers l'herbe et les cultures selon la séquence : hiver, printemps ----> été ----> automne.

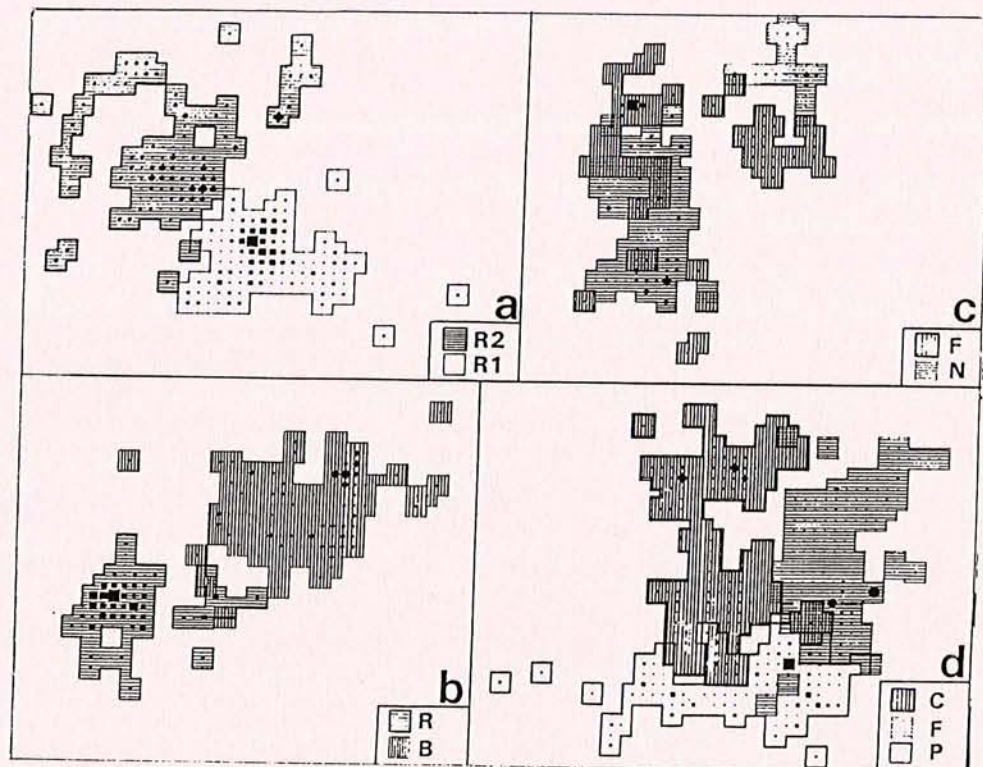


FIGURE 4 : Quatre situations de voisinage entre domaines de renards. On a tenu compte uniquement des localisations obtenues au même moment sur deux ou trois renards :

R1 (mâle) du 22.02 et R2 (femelle) du 26.02 au 16.03

R = Rosine (femelle) du 12.03 au 28.04 et B = Bernadette (femelle) du 03.03 au 14.05.

F = François (mâle) et N = Nathalie (femelle) du 10.08 au 27.08

C = Clément (mâle), F = François (mâle) du 22.03 et P = Pascaline (femelles) du 12.04 au 18.05.

Le tracé du domaine utilise la méthode des grilles avec lissage (voir texte) et ne prend en compte que les zones de présence réellement observées. Les figures géométriques noires (carrés, losanges, cercles) visualisent l'intensité de présence dans chaque secteur proportionnellement à leur dimension.

REFERENCES

- ABLES, E.D. (1969). - Home range studies of red fox (*Vulpes vulpes*). J. Mamm., 50 : 108-120.
- ARTOIS, M. & AUBERT, M. (1982). - Structure des populations (âge et sexe) de renards en zones indemnes ou atteintes de rage. Comp. Immun. Microbiol. Infect. Dis., 5 : 237-245.
- ARTOIS, M. & AUBERT, M.F.A. (1985). - Behaviour of rabid foxes. Rev. Ecol. (Terre et Vie), 40 : 171-176.
- AUBERT, M.F.A., ARTOIS, M. & STAHL, P. (1985). - Méthode d'interprétation statistique du rythme d'activité de carnivores suivis par radiopistage. Rev. Ecol. (Terre et Vie), 40 : 177-183.
- AUBERT, M.F.A. & ARTOIS, M. (1988). - Etudes prospectives de l'influence de la vaccination sur l'épidémiologie de la rage et les populations vulpines, pp 39-54. In: P.P. PASTORET, B. BROCHIER, I. THOMAS & J. BLANCOU (eds.), Vaccination to control rabies in foxes, Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg, 140 p.
- BEHRENDT, G. (1955). - Beiträge zur Ökologie des Rotfuchses (*Vulpes vulpes*). Z. Jagdwiss., 1 : 161-183.
- BENZECRI, J.P., BENZECRI, F., BIROU, A. & BLUMENTHAL S. (1976). - L'analyse des données. II. L'analyse des correspondances, 2è ed. Dunod, Paris, 616 p.
- BERBERICH, W. (1986). - Untersuchungen am Rotfuchs (*Vulpes vulpes*) im Nationalpark Berchtesgaden. Aktivitätsrhythmik. Baustrukturanalyse. Raumnutzung. In Das Bärenseminar, 17-18 Oktober 1985. Nationalpark Berchtesgaden Forschungsbericht (11) : 35-45.
- BLANCOU, J. & ARTOIS, M. (1987). - La vaccination des renards contre la rage. Bull. Mens. O.N.C., (118) : 43-44.
- BLANCOU, J., AUBERT, M.F.A. & ARTOIS, M. (1988). - La rage animale en Europe : son évolution de 1978 à 1988. Méd. Mal. Infect. (n° spécial : 590-597).
- BOITANI, L., BARASSO, P. & GRIMOD, I. (1984). - Ranging behaviour of the red fox in the Gran Paradiso National Park (Italy). Boll. Zool., 51 : 275-284.
- DAGNELIE, P. (1977). - Quelques autres problèmes de corrélation, pp 149-164. In Analyse Statistique à plusieurs variables. Les Presses Agronomiques de Gembloux, Gembloux.
- DAGNELIE, P. (1978). - L'analyse de la covariance, pp 340-358. In Théorie et méthodes statistiques. Les Presses Agronomiques de Gembloux, Gembloux, 2.
- DONCASTER, C.P. (1985). - The spatial organisation of urban foxes (*Vulpes vulpes*) in Oxford. Ph. D. Thesis, Univ. Oxford, Wadham College, 2 vol., 495 p.
- FOX, M.W. (1971). - Behaviour of wolves, dogs and related canids. Jonathan Cape, London, 214 p.
- JONES, D.M. & THEBERGE, J.B. (1982). - Summer home range and habitat utilization of the red fox (*Vulpes vulpes*) in a tundra habitat. Can. J. Zool., 60 : 807-812.
- KEENAN, R.J. (1980). - Spatial use of home range among red foxes (*Vulpes vulpes*) in south-central Ontario. In: J.A. CHAPMAN & D. PURSLEY (eds), Worldwide furbearer conference proceedings, Frostburg, August 3-11, 18 p.
- KLEIMAN, D.G. & EISENBERG, J.F. (1973). - Comparisons of canid and felid social systems from an evolutionary perspective. Anim. Behav., 21 : 637-659.
- KOLB, H.H. (1985). - Habitat use by foxes in Edinburgh. Rev. Ecol. (Terre et Vie), 40 : 139-143.
- LEGER, F., ARTOIS, M. & STAHL, P. (1985). - La capture expérimentale de carnivores de taille moyenne. Le cas du renard (*Vulpes vulpes* Linné) et du chat forestier (*Felis silvestris* Schreber) en Lorraine. Acta Oecol., Oecol. Applic., 6 : 287-302.

- LINDSTROM, E. (1982). - Population ecology of the red fox (*Vulpes vulpes* L.) in relation to food supply. Nat. Sci. D. Thesis, University of Stockholm, 6-24.
- LINDSTROM, E. & MORNER, T. (1985). - The spreading of sarcoptic mange among Swedish red foxes (*Vulpes vulpes*) in relation to fox population dynamics. Rev. Ecol. (Terre et Vie), 40 (2) : 211-216.
- LLOYD, H.G. (1980). - The red fox. B.T.Batsford Ltd., London, 320 p.
- LUND, H.M.K. (1959). - The red fox in Norway. I. Survey of 551 red foxes collected, their size and sex-ratio. Medd. Statens Viltund., 2 (5) : 57 p.
- MACDONALD, D.W. (1980). - Resource dispersion and the social organization of the red fox (*Vulpes vulpes*). in: J.A. CHAPMAN & D. PURSLEY (eds). Worldwide furbearer conference proceedings, Frostburg, August 3-11, 918-949.
- MACDONALD, D.W. (1983). - The ecology of carnivore social behaviour. Nature, 301 : 379-384.
- MACDONALD, D.W. (1988). - Rabies and foxes : the social life of a solitary carnivore, pp 5-13. in: P.P. PASTORET, B. BROCHIER, I. THOMAS & J. BLANCOU (eds). Vaccination to control rabies in foxes, Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg, 140 p.
- MULDER, J.L. (1985). - Spatial organization, movements and dispersal in a Dutch red fox (*Vulpes vulpes*) population : some preliminary results. Rev. Ecol. (Terre et Vie), 40 (2) : 133-138.
- MULDER, J.L. (1986). - The social structure of a Dutch red fox population, in the light of current theory. Communication personnelle, 19 p.
- MURIE, A. (1936). - Following fox trails. Misc. Publ. (32) : 7-45.
- NIEWOLD, F.J.J. (1980). - Aspects of the social structure of red fox populations : a summary. in: E. ZIMEN (ed). The red fox. Symposium on behaviour and ecology. Dr. W. Junk. Publ., The Hague. Biogeographica, 18 : 185-193.
- PILS, C.M. & MARTIN, M.A. (1978). - Population dynamics, predator-prey relationships and management of the red fox in Wisconsin. Techn. Bull. Dept. Nat. Res. Madison (105) : 56 p.
- SARGEANT, A.B. (1972). - Red fox spatial characteristics in relation to waterfowl predation. J. Wildl. Manag., 36 (2) : 225-236.
- SCHANTZ, T. (von) (1981). - Female cooperation, male competition, and dispersal in the red fox, *Vulpes vulpes*. Oikos, 37 (1) : 63-68.
- SCHANTZ, T. (von) (1984). - Carnivore social behaviour does it need patches ? Nature, 307 : 389-390.
- SCOTT, T.G. (1943). - Some food coactions of the northern plains red fox. Ecol. Monogr., 13 (4) : 427-479.
- SCOTT, T.G. (1947). - Comparative analysis of red fox. Feeding trends on two central Iowa areas. Iowa Agric. Exp. Stn. Res. Bull., 353 : 429-487.
- SHELDON, W.G. (1950). - Denning habits and home range of red foxes in New York state. J. Wildl. Manag., 14 (1) : 33-42.
- STAHL, P. (1982). - Contribution à l'étude écoéthologique du renard roux (*Vulpes vulpes* L.) et du chat forestier (*Felis silvestris*, Schr.) en Lorraine. D.E.A. Neurosciences, Univ. Nancy I, 26 p.
- STAHL, P., ARTOIS, M. & AUBERT, M.F.A. (1988). - Organisation spatiale et déplacements des chats forestiers adultes (*Felis silvestris*, Schreber 1777) en Lorraine. Rev. Ecol. (Terre et vie), 43 : 113-132.
- STORM, G.L., ANDREWS, R.D., PHILLIPS, R.L., BISHOP, R.A., SINIFF, D.B. & TESTER, J.R. (1976). - Morphology, reproduction, dispersal and mortality of midwestern red fox populations. Wildl. Monogr., (49), 82 p.
- VOIGT, D.R. & TINLINE, R.R. (1980). - Strategies for analysing radio-tracking data. in: C.J. AMLANER & D.W. MACDONALD (eds). A handbook on biotelemetry and radio-tracking, Pergamon Press, Oxford, 387-404.
- VOIGT, D.R. & MACDONALD, D.W. (1984). - Variation in the spatial and social behaviour of the red fox. Acta Zool. Fenn. (171) : 261-265.

VOIGT, D.R. & BACHMANN, P. (1985). - Differences among red fox families in Ontario, Canada. IVth Int. Theriol. Congr., Edmonton, 14 August, 2 p.

ZIMEN, E. (1980). - Fox social ecology and rabies control. In. E. ZIMEN (ed). The red fox. Symposium on behaviour and ecology. Dr. W. Junk Publ., The Hague. Biogeographica, 18 : 277-285.

STRUCTURE DES POPULATIONS (AGE ET SEXE) DE RENARDS EN ZONES INDEMNES OU ATTEINTES DE RAGE

M. ARTOIS et M. F. A. AUBERT

Ministère de l'Agriculture, Direction de la Qualité, Services Vétérinaires, Centre National d'Etudes sur la Rage,
B.P. n° 9, 54220 Malzéville, France

Résumé L'analyse de 1259 cadavres de renards, originaires de toute la France, entre 1976 et 1980 a permis la comparaison des structures d'âge des populations provenant des zones contaminées depuis une longue période (situation enzootique) et des zones indemnes de rage. L'âge des renards dont les têtes sont reçues pour diagnostic de rage, a été déterminé par la technique du comptage des stries d'accroissement du cément, le sexe de 650 de ces renards était connu ou a été déterminé par recherche de la chromatine sexuelle (trouvée uniquement sur les femelles) dans les neurones du cerveau. Les résultats permettent de conclure que les jeunes renards (5-13 mois) contractent la rage moins fréquemment que les individus plus âgés. C'est probablement pourquoi dans la zone enzootique, les populations de renards sont rajeunies. On constate une sex-ratio de 1,2 à 1,4 selon les régions et cela pourrait être mis en rapport avec le gazage des terriers à la chloropicrine qui détruit, parmi les adultes, 4 femelles pour 1 mâle. Il ne semble pas, par ailleurs que la rage exerce d'influence sur la sex-ratio. La conséquence de ces résultats sur la prophylaxie est discutée.

Mots-clés: Renard, structure population, rage, épidémiologie

POPULATION (AGE AND SEX) STRUCTURE OF FOXES IN RABIES-FREE AND INVADDED AREAS

Abstract—Post mortem analysis of 1259 foxes from all over France, between 1976 and 1980, allowed comparison of age-structure of fox populations from long-time invaded areas (enzootic situation) or rabies-free areas. Heads received for rabies diagnosis have been aged by the cementum annulation technique, the sex of 650 of these foxes was known or fixed by examination of cells of the brain tissue for sex chromatin (found only in females). Results led to the generalization that young foxes (5-13 months) contracted rabies less frequently than did older ones. Consequently in rabies enzootic areas the age-structure of the fox population was lowered. The effect of 'gazage des terriers' (i.e. shooting foxes bolted from their holes with tear gas), which killed four females for each male, probably reduced the proportion of vixen in the population. No other obvious differences existed between sex-ratios. Consequently rabies does not seem to exercise any influence on this second parameter. The consequence of these results on the fox-culling is discussed.

Key-words: Fox, population structure, rabies, epidemiology

INTRODUCTION

Bien peu de travaux ont permis d'étudier les effets de la rage, et de la prophylaxie sanitaire de cette maladie sur les populations de renards. Profitant de l'abondance du matériel constitué par les cadavres ou les têtes de renards qui nous sont envoyés pour la surveillance épidémiologique de l'enzootie rabique, mais conscient cependant des inconvénients présentés par ce type d'échantillonnage, le Centre National d'Etudes sur la Rage a réalisé dans le cadre de sa mission de recherche, une étude sur les structures des populations vulpines dans des zones atteintes par l'enzootie de rage ainsi que dans d'autres zones demeurées encore indemnes. Le travail dont les résultats sont présentés dans les pages qui suivent constitue un élément d'appréciation de l'impact de la rage et de l'effet de la prophylaxie sanitaire de la rage telle qu'elle est conduite en France.

MATERIEL ET METHODES

Les prélèvements ont été effectués sur des têtes ou cadavres entiers de renards, parvenus à la section des diagnostics du Centre National d'Etudes sur la Rage. Le diagnostic de rage a été réalisé par immunofluorescence et inoculation à la souris Swiss [1, 2]. La détermination de l'âge a été faite par comptage des cernes d'accroissement du cément sur coupe histologique d'une canine inférieure décalcifiée [3]. Enfin, lorsque le sexe n'était pas connu avec précision, la diagnose en était effectuée sur calque de Corne d'Ammon par recherche de la chromatine de Barr, qui n'existe que chez les femelles [4, 5]. La date de la mort, ou au moins celle de l'expédition au laboratoire, ainsi que la commune d'origine du renard figuraient sur les commémoratifs.

Ainsi, les résultats ont pu être regroupés selon l'origine géographique des renards. On a rassemblé les renards provenant de nombreuses régions de France où la rage ne sévissait pas encore entre 1976 et 1980, dans une zone dite 'en avant du front', ou zone indemne. Ensuite, on a délimité une zone dite 'sur le front': le front étant défini comme la ligne joignant les cas nouveaux de rage en zone précédemment indemne. Pour finir, on a groupé dans une zone dite 'en arrière du front' ou zone enzootique, les individus prélevés dans des départements où la rage sévissait depuis plusieurs années, c'est-à-dire, pour l'essentiel, les départements lorrains: Meurthe-et-Moselle, Meuse, Moselle et Vosges. Un autre regroupement a cependant été nécessaire pour étudier l'évolution chronologique des structures. A cette fin, l'année a été partagée en trois périodes: la première, de janvier à avril, correspond au rut, à la gestation et aux naissances. Au cours de la seconde, de mai à août, les cernes d'accroissement annuel du cément sont en cours de formation et rendent aléatoire l'estimation de l'âge. Aussi les prélèvements effectués à cette époque ont été rejetés. Enfin, la dernière période va de septembre à décembre, époque de la dispersion des jeunes individus avant la reproduction.

L'analyse statistique* des résultats revêt dans cette étude une importance particulière et nécessite un commentaire détaillé. L'ensemble des résultats portant sur les structures de population revêt la forme d'un tableau de contingence multidimensionnel dont les indices sont les suivants.

Trois indices facteurs qui sont. (1) L'origine géographique du prélèvement (3 zones); (2) l'époque du prélèvement, selon les zones géographiques, 5 à 7 périodes de 4 mois consécutifs: septembre à décembre et janvier à avril; enfin (3) la réponse donnée pour le prélèvement au diagnostic de rage (positif ou négatif).

Un indice réponse. L'âge des sujets (moins de 1 an, de 1 à 2 ans, de 2 à 3 ans, au delà de 3 ans). Compte tenu de l'époque choisie pour les prélèvements, les mise-bas se produisant pendant une brève période en avril, aucun problème théorique ne se pose au niveau de la précision des limites de classe d'âge.

Ce n'est pas la variation des effectifs totaux obtenus à chaque période, qui a été étudiée. Elle correspond à des contingences expérimentales, elle n'est pas le reflet d'une variation réelle de la population vulpine sur le terrain d'étude. Au contraire, nous avons étudié la répartition en classes d'âge de l'effectif des renards obtenus pendant chaque période et

* Les calculs ont été effectués en utilisant un programme élaboré sur calculatrice Texas instrument TI 59. Tous les résultats intermédiaires de la décomposition des Chi 2 ne sont pas reproduits dans ce texte, mais le lecteur dispose des données initiales et des résultats les plus importants.

recherche les variations éventuelles de cette répartition, en fonction des indices facteurs précités.

L'analyse de ce tableau en 4 dimensions a été effectuée par décomposition du χ^2 afin de tester successivement les hypothèses suivantes.

(a) Dans chaque zone géographique prospectée la répartition des classes d'âge des renards non-enragés d'une part, enragés d'autre part, a-t-elle varié de façon significative au cours des 5 ou 7 périodes prospectées?

(b) Dans le cas du rejet de l'hypothèse nulle (au seuil 5%) nous avons recherché, par décomposition plus poussée du tableau de contingence, à quel niveau se situait l'hétérogénéité. La variation observée est-elle le fait de toutes les classes d'âge ou seulement des jeunes (5-13 mois) et existe-t-il une variation entre les périodes janvier-avril et septembre-décembre?

(c) Dans le cas du non rejet de l'hypothèse nulle, il était légitime de sommer les effectifs sur la totalité des périodes, cette somme nous restituant une meilleure image de la population vulpine échantillonnée. Nous avons alors comparé ces répartitions entre zones géographiques et selon l'état des renards vis-à-vis de la rage.

L'analyse statistique des échantillons suppose que l'on précise les limites et les hypothèses que nous sommes contraints d'admettre au sujet de l'échantillonnage.

Limites de l'échantillonnage

Parmi les renards sains: même en procédant à un tirage parmi une population stable, la probabilité théorique de capture d'un renard appartenant à une classe d'âge ou de sexe donnée, n'est peut-être pas strictement égale au rapport de l'effectif de cette classe à l'effectif total de la population échantillonnée. En effet, l'inexpérience des renardeaux, leur déplacements plus lointains que ceux des adultes au moment de la dispersion puis ensuite les déplacements des mâles lors du rut pourraient favoriser leur tir à la chasse. Ces faits pourraient introduire un biais qui aboutirait à quelque peu surévaluer les classes d'âge les plus jeunes ou les mâles, au dépens des femelles.

La probabilité théorique de capture d'un renard enragé, appartenant à une classe d'âge donnée, est supérieure au rapport de l'effectif des renards enragés de la classe à l'effectif total de la même classe. En effet, certains renards cliniquement atteints se rapprochent des habitations et sont plus facilement abattus puis soumis à l'analyse, que leurs congénères en bonne santé. Ce biais aboutit à surévaluer de manière importante la fréquence réelle de la rage dans la population vulpine.

Hypothèses préalables

(1) Dans une population non contaminée, la probabilité de capturer un individu d'une classe d'âge donnée est égale au rapport de l'effectif de cette classe d'âge à l'effectif total de la population, avec un facteur de correction (biais dû à l'inexpérience des renardeaux), qui est identique dans toutes les zones géographiques prospectées.

(2) La même hypothèse est applicable à l'ensemble des renards enragés des zones 'du front' et enzootique.

Tableau 1. Effectifs des renards étudiés: localisation, date de récolte, âge, contamination rabique ou non

Effectifs des renards non enragés	Age	Zone indemne				Front				Zone contaminée								Σ					
		1976		1977		1978		1979		1980		1976		1977		1978							
		Janv.	Sept.	Janv.	Sept.	Janv.	Sept.	Janv.	Sept.	Janv.	Sept.	Janv.	Sept.	Janv.	Sept.	Janv.	Sept.			Janv.	Sept.		
		Avril	Déc.	Avril	Déc.	Avril	Déc.	Avril	Déc.	Avril	Déc.	Avril	Déc.	Avril	Déc.	Avril	Déc.	Avril	Déc.				
	0 1	41	18	19	22	31	12	5	148	23	26	41	44	17	151	15	20	5	11	7	15	7	80
	1 2	16	6	9	8	14	4	4	58	15	7	16	8	6	152	3	4	1	0	0	2	1	11
	2 3	8	1	4	2	6	2	3	26	5	3	15	6	4	33	1	5	1	0	2	1	2	12
	+ 3 ans	6	3	7	9	6	5	6	42	13	5	17	3	5	43	6	2	3	0	0	2	0	13
	Σ	68	28	39	41	57	23	18	274	56	41	89	61	32	279	25	31	10	11	9	20	10	116
Effectifs des renards enragés	0 1									46	27	3	13	7	96	60	20	21	14	16	10	9	150
	1 2									36	22	3	10	3	74	25	15	12	4	6	8	4	74
	2 3									16	13	8	5	0	42	14	12	4	2	7	3	6	48
	+ 3 ans									31	23	5	5	5	69	9	12	2	1	5	3	5	37
	Σ								0	129	85	19	33	15	281	108	59	39	21	34	24	24	309
	$\Sigma \Sigma$								274						560								425
																							1259

(3) La probabilité de capture d'un renard enrégé appartenant à une classe d'âge donnée est égale à la probabilité de capture d'un renard sain d'une classe d'âge donnée (la population étant supposée saine) multipliée par le rapport du nombre de renards enrégés dans la classe d'âge à l'effectif total de celle-ci, avec un facteur de correction (biais dû au comportement de l'animal enrégé) qui est identique pour toutes les classes d'âge.

RESULTATS

Les résultats se présentent sous forme d'un ensemble de tableaux et de graphiques. Au total 1259 renards ont été examinés, dont 650 individus de sexe connu. L'analyse statistique, zone par zone, conduit aux remarques qui suivent.

Zone indemne

Au cours des 7 périodes de 4 mois réparties sur cinq années d'études, les fréquences d'âge n'ont pas varié de façon significative (χ^2 calculé = 16,59 < χ^2 théorique = 28,87 pour 18 d.d.l. au seuil 0,05). Il est donc possible de calculer à partir de la totalité des 274 renards de cette zone la distribution des fréquences d'âge (Fig. 1 et Tableau 1).

Zone 'du front'

Au cours des 5 périodes de 4 mois, réparties sur trois années d'études, la distribution selon l'âge des renards non enrégés est instable (χ^2 calculé = 21,07 > χ^2

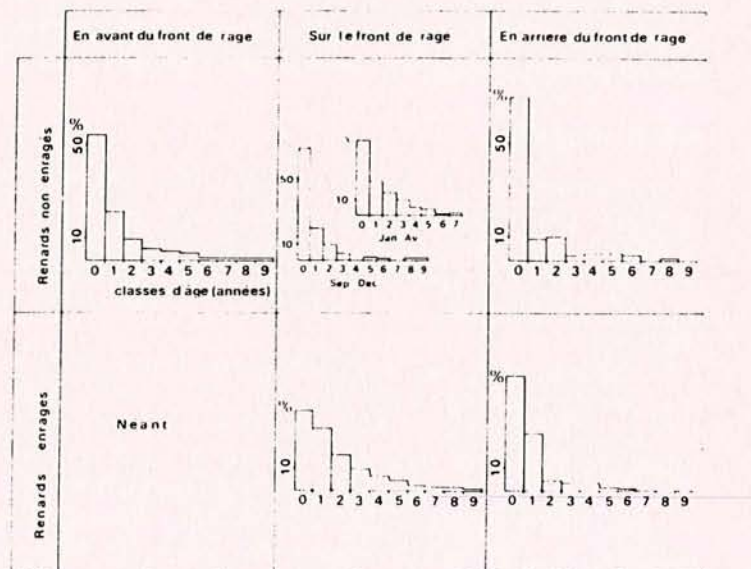


Fig. 1. Structure d'âge de populations de renards non enrégés et enrégés dans trois zones atteintes ou non par la rage. En abscisse: classe d'âge en année, 0=zéro à 1 an, 1=1 à 2 ans etc. Les comparaisons statistiques ont été établies en regroupant les effectifs des renards d'âge égal ou supérieur à trois ans.

théorique = 21,03 pour 12 d.d.l. au seuil 0,05). L'étude plus poussée de ce tableau indique que cette variation est uniquement due à une diminution significative de la proportion des plus jeunes renards pour les échantillons prélevés pendant les mois de janvier à avril, comparés aux échantillons prélevés pendant les mois précédents, de septembre à décembre (Chi 2 calculé: 14,79 > Chi 2 théorique: 11,35 pour 3 d.d.l. au seuil 0,01), (Fig. 1 et Tableau 1).

La distribution selon l'âge des renards enrégés ne varie pas de façon significative avec l'époque du prélèvement (Chi 2 calculé = 18,51 < Chi 2 théorique = 21,03 pour 12 d.d.l. au seuil 0,05).

Il convient de se poser la question d'une éventuelle différence de l'incidence rabique avec l'âge des renards. Aucune différence n'est notée pendant les mois de janvier à avril, les variations observées du pourcentage d'individus enrégés dans l'échantillon peuvent donc correspondre pour ces périodes aux hasards de l'échantillonnage (Chi 2 calculé = 6,34 < Chi 2 théorique = 7,82 pour 3 d.d.l. au seuil 0,05). Au contraire pendant les deux périodes couvrant les mois de septembre à décembre, la rage n'affecte pas avec la même intensité toutes les classes d'âge: si l'incidence de la maladie est identique pour les trois classes de renards de plus de un an (Chi 2 calculé = 1,81 < Chi 2 théorique = 5,99 pour 2 d.d.l. au seuil 0,05), cette incidence est significativement plus forte chez ce groupe que chez les jeunes renards (Chi 2 calculé = 13,62 > Chi 2 théorique = 10,83 pour 1 d.d.l. au seuil 0,001).

Ces résultats sont paradoxaux puisque l'on assiste à une diminution de la proportion de renardeaux dans l'échantillon des individus non enrégés qui succède à une période où l'incidence de la rage est la plus faible dans cette classe d'âge. Ils témoignent d'une grande instabilité due à l'apparition récente au niveau du front des contraintes imposées par la rage aux populations vulpines: cette instabilité n'est pas propice à un bon échantillonnage.

Zone enzootique

Au cours des 7 périodes de 4 mois réparties sur cinq années d'études, les fréquences d'âge des renards non enrégés n'ont pas varié de façon significative (Chi 2 calculé = 21,72 < Chi 2 théorique = 28,87 pour 18 d.d.l. au seuil 0,05), (Fig. 1 et Tableau 1).

La distribution des âges chez les renards enrégés ne varie pas de façon significative avec l'époque de prélèvement (Chi 2 calculé = 22,71 < Chi 2 théorique = 28,87 pour 18 d.d.l. au seuil 0,05).

La fréquence de la rage est différente selon l'âge des renards: si l'incidence de la rage n'est pas significativement différente pour les trois classes de renards de plus de un an (Chi 2 calculé = 3,70 < Chi 2 théorique = 5,99 pour 2 d.d.l. au seuil 0,05), cette incidence est significativement plus forte chez ce groupe, que chez les jeunes (Chi 2 calculé = 14,16 > Chi 2 théorique = 10,83 pour 1 d.d.l. au seuil 0,001).

Après avoir étudié l'évolution chronologique des structures d'âge, il est maintenant nécessaire de comparer entre elles les trois zones épidémiologiques définies.

Comparaison zone indemne zone enzootique

Si on limite la comparaison aux individus non enrégés, on assiste à un rajeunissement de la population (Fig. 1). Ce rajeunissement semble bien dû à l'action de la rage (et non pas

Structure des populations vulpines et rage

243

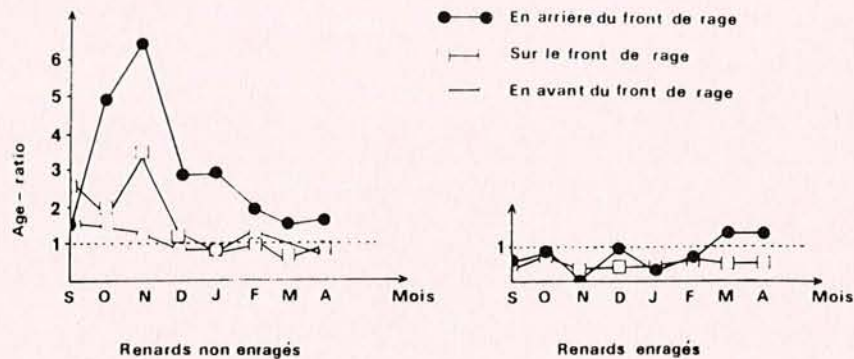


Fig. 2. Evolution mensuelle de l'âge-ratio (nombre de renards de moins d'un an pour un adulte) des renards non enrégés et enrégés dans 3 zones atteintes ou non par la rage.

uniquement de la chasse, qui existe avec une intensité comparable en zone indemne) puisque la fréquence de rage est plus forte chez les renards de plus de un an. Il est remarquable de constater que la fréquence globale de la rage est très variable selon les dates des prélèvements (χ^2 calculé = 17,40 > χ^2 théorique = 16,81 pour 6 d.d.l. au seuil 0,01), or cette variation d'incidence n'entraîne pas une instabilité de la structure d'âge.

La zone du front présente des résultats variables et intermédiaires. La population présente une structure d'âge qui la rapproche soit de la zone indemne, soit de la zone enzootique. La fréquence globale de la rage est encore plus variable que dans la zone enzootique.

La comparaison de l'évolution mensuelle de l'âge-ratio (nombre de jeunes individus de 5 à 13 mois pour un adulte) entre les trois zones, résume l'essentiel des observations qui peuvent être faites à l'aide de cette étude (Fig. 2). Il apparaît clairement, dans les deux zones où sévit la rage, que l'âge-ratio est le plus souvent inférieure à 1 dans le groupe des renards enrégés, cette ratio est toujours inférieure à celle qui est obtenue dans le groupe des renards non enrégés, dans les mêmes zones et aux mêmes époques (fréquence de la rage plus faible chez les individus dont l'âge est compris entre 5 et 13 mois, que chez les plus âgés).

On constate ensuite, que ce rapport diminue entre le début et la fin de l'hiver, c'est-à-dire à l'époque où la chasse est ouverte et celle de la dispersion des subadultes à la recherche d'un territoire [6, 7].

La sex-ratio a fait l'objet d'une analyse séparée (Fig. 3). Il n'apparaît aucune hétérogénéité significative dans les trois zones et aux différentes époques, parmi les groupes d'individus enrégés ou non, sauf dans un cas. Celui des individus non enrégés entre janvier et avril sur le front. En fait ce résultat s'explique par le très grand nombre de femelles obtenues à la fin de cette période, à la suite des gazages de terrier à la Chloropicrine. Une analyse complémentaire a été effectuée sur un sous-échantillon de 299 renards pour lesquels des commémoratifs précisaient le mode de capture. Ces données indiquent (Fig. 4), en particulier, que plus de 80 femelles sont abattues par gazage pour 100 adultes, soit 4 femelles pour un mâle. En dehors de ce cas particulier, les sex-ratio ne s'écartent pas significativement de 1 dans les zones étudiées, bien que dans l'ensemble le nombre de mâles soit toujours supérieur à celui des femelles. La comparaison des sex-ratio obtenues dans les

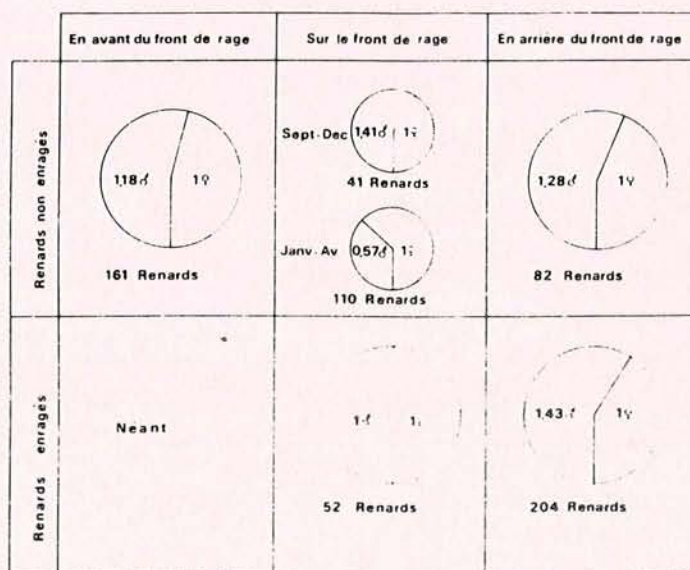


Fig. 3. Sex-ratios des populations de renards non enrégés ou enrégés dans trois zones atteintes ou non par la rage. L'effectif qui a permis l'évaluation des sex-ratios est indiqué dans chaque case.

groupes de renards enrégés ou non, indique que la fréquence de la rage n'est pas plus importante pour l'un des deux sexes.

DISCUSSION

Cette étude, malgré les incertitudes liées aux difficultés pratiques d'échantillonnage, met en évidence deux phénomènes épidémiologiques principaux: tout d'abord une fréquence

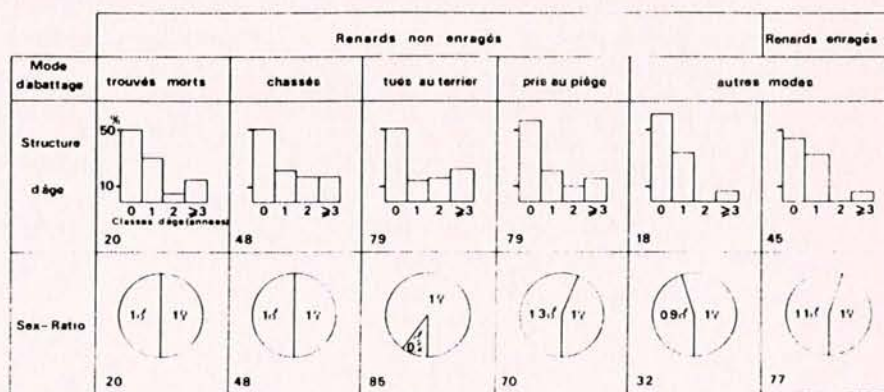


Fig. 4. Structure d'âge et sex-ratio de groupes de renards obtenus dans différentes conditions. Les renardeaux non sevrés ne sont pas pris en compte. Les classes d'âge sont données en années, 0 = zéro à 1 an, 1 = 1 à 2 ans, 2 = 2 à 3 ans, 3 = 3 ans ou plus. L'effectif qui a permis l'évaluation des structures d'âge et des sex-ratios est indiqué dans le coin inférieur gauche de chaque case.

plus faible de la rage au sein de la classe des individus les plus jeunes, ensuite une augmentation de l'effectif de cette classe d'âge dans les régions d'enzootie rabique. En outre, on observe une proportion de mâles plus grande que celle des femelles.

Ces observations permettent de mieux évaluer les mesures de contrôle des populations de renards prises dans le cadre de la prophylaxie sanitaire de la rage. La mesure la plus généralement utilisée, et celle qui semble jouer le plus grand rôle quantitatif, est le gazage des terriers au printemps ou au début de l'été. Sa pression sélective sur les renardeaux s'oppose à l'action de rajeunissement des populations mise en évidence dans ce travail. Mais une proportion non négligeable des individus ainsi éliminés précocement aurait été victime de causes naturelles ou accidentelles de mortalité, avant d'atteindre l'âge de se reproduire; en outre, leur disparition augmente les chances de survies de ceux qui échappent au gazage. Ce dernier a par ailleurs un effet, difficilement mesurable, sur la sex-ratio en exerçant une pression sélectivement plus forte sur les femelles adultes or les mâles peuvent devenir des vecteurs de virus d'autant plus efficaces que la recherche des femelles au moment du rut est devenue plus difficile.

Cet ensemble de constatations inclinent à considérer que le gazage ne saurait constituer, lorsqu'il doit être mis en œuvre, la seule méthode de contrôle des populations de renards. D'autres mesures doivent être mises en place pour compléter son action et corriger ses effets négatifs. La meilleure période pour cette action complémentaire semble être l'hiver, époque à laquelle les individus sont aptes à se reproduire et où s'effectue la transmission de la rage des adultes vers la nouvelle génération. A cet égard, le tir de nuit présente par sa sélectivité et son efficacité plus marquée sur les mâles [8] un intérêt particulier. Enfin, cette étude montre l'intérêt d'un contrôle de l'impact de la prophylaxie sur les populations de renards, bien que celui-ci soit difficile à réaliser dans la pratique.

Remerciements Les auteurs remercient de leur collaboration technique Madame M. J. Duchene, Mademoiselle A. Magnin, Monsieur Y. Gerard et la section des diagnostics du Centre National d'Etudes sur la Rage.

BIBLIOGRAPHIE

1. Dean, D. J. et Abelseth, M. R., Epreuve des anticorps fluorescents, in *La Rage. Technique de Laboratoire* (Eds. Kaplan, M. M. et Koprowski, H.), pp. 75-87. Organisation Mondiale de la Santé, Genève (1974).
2. Koprowski, H., Epreuve d'inoculation à la souris, in *La Rage. Technique de Laboratoire* (Eds. Kaplan, M. M. et Koprowski, H.), pp. 88-96. Organisation Mondiale de la Santé, Genève (1974).
3. Jensen, B. and Brunberg-Nielsen, L., Age determination in the red fox (*Vulpes vulpes*) from canine tooth sections, *Dan. Rev. Game Biol.* **5**, 3-15 (1968).
4. Artois, M. et Salmon, D., Determination expérimentale du sexe et de l'âge chez le renard roux (*Vulpes vulpes*), *Mammalia*, **45**, 373-378 (1981).
5. Salmon, D. V., Diagnose expérimentale du sexe chez le renard (*Vulpes vulpes*), *Thèse Med. Vet., Alfort Créteil*, 77 p (1977).
6. Jensen, B., Movements of the red fox in Denmark investigated by marking and recovery, *Dan. Rev. Game Biol.* **8**, 1-20 (1973).
7. Phillips, R. L., Andrew, R. D., Storm, G. L. and Bishop, R. A., Dispersal and mortality of red foxes, *J. Wildl. Mgmt* **36**, 237-248 (1972).
8. Roboly, O., Application du tir de nuit des renards à la prophylaxie de la rage, *Comp. Immun. Microbiol. infect. Dis.* **5**, 389-395 (1982).

2. RAGE EXPERIMENTALE

A) INTRODUCTION. RESUME DES RESULTATS

Les quatre articles constituant ce chapitre portent sur l'effet du virus rabique vulpin d'Europe inoculé par voie intra-musculaire à quatre espèces différentes de Carnivores : le Chat domestique (*Felis catus*) (réf. I), le Furet de laboratoire (*Mustela putorius furo*) (réf. II), le Raton laveur (*Procyon lotor*) (réf. III) et le Renard roux (*Vulpes vulpes*) (réf. IV).

Notre intérêt pour cette étude se portait sur la recherche de critères d'agressivité, ou de spécialisation du virus pour ses hôtes. Depuis "l'épopée pastorienne" on sait en effet que les passages en série du virus exacerbent la virulence. Or les éléments statistiques résultant de l'étude descriptive de l'épidémiologie de la rage en Lorraine (présentés auparavant) révèlent la primauté du Renard dans l'entretien de l'enzootie et indiquent par conséquent une fréquence très élevée de ces passages.

Notre propre travail s'inscrit dans la logique et la continuité des études du LERPAS sur ce thème, initiées par BLANCOU et col. à partir de 1979 sur le Renard, le Furet et la Buse variable (*Buteo buteo*) et poursuivies sur d'autres espèces, non citées ici, telles que le Lièvre (*Lepus capensis*) ou diverses espèces domestiques (bovins et ovins- SORIA BALTAZAR 1989). Cette approche des problèmes d'écologie virale présente de nombreux intérêts fondamentaux ou appliqués : évaluation de l'immunité naturelle (BLANCOU 1982 - notamment importance de l'immunité cellulaire), résistance à l'infection après vaccination (en particulier par voie orale) ou connaissance pratique des délais d'incubation, en particulier après une morsure infectante (études sur l'efficacité éventuelle du traitement).

Dans le cadre qui nous préoccupe ici (rapports virus - Renard) nous avons focalisé notre intérêt sur la sensibilité au virus et sur les capacités de transmission. Le premier aspect peut être mesuré par la quantité de virus (exprimée en dose infectante par voie intracérébrale chez la souris de laboratoire (DL₅₀/IC/Souris)) qui tue 50% des individus auxquels elle est inoculée par voie musculaire. Le second aspect peut être illustré par le phénomène d'excrétion salivaire qui permet la transmission du virus par morsure (voie de contamination la plus fréquente).

Les résultats présentés peuvent être résumés par le tableau V et la figure 8. Ils montrent de façon nette à quel point le Renard se distingue des trois autres Carnivores étudiés par sa sensibilité (plusieurs centaines de milliers de fois plus forte) ou la fréquence et le niveau de son excrétion salivaire. De plus les faibles titres d'anticorps neutralisants relevés au cours de ces essais sur les animaux survivant à l'épreuve virulente, révèlent que le virus inoculé se réplique à un faible titre dans l'organisme.

Ces résultats montrent, en outre, que l'adaptation du virus rabique vulpin d'Europe à son hôte, le Renard, se traduit par un grand pouvoir pathogène (très peu de virus suffit à contaminer un renard) et par une forte excrétion de virus dans la salive : la conjonction de ces deux phénomènes rend l'infection pratiquement certaine lors de contact par morsure (ou même par léchage), entre un renard sain et un congénère enragé. En revanche, ce risque est considérablement plus faible lors du contact de ce dernier avec un Carnivore d'une autre espèce.

Tableau V : Comparaison de la sensibilité au virus rabique de quatre Carnivores : excrétion salivaire et séroconversion après une épreuve virulente.

ESPECES	Nb d'animaux inoculés	Titre du virus tuant un animal sur deux	fréquence de la présence du virus dans les glandes salivaires sub-mandibulaires ²	Titre moyen par gramme de virus dans les glandes salivaires sub-mandibulaires	fréquence des anticorps neutralisants ¹ Animaux enragés survivants	
Chat	15	5	2/4	2,45	5/5	0/7
Furet	40	4,7	0/10	-	3/11	3/29
Raton laveur	14	4	5/5	3,14	2/7	0/6
Renard	41	- 0,5	23/42 ³	4,4 4		

Les titres sont exprimés en $\log_{10}$ DL₅₀/IC/s

Les titres de l'inoculum sont compris entre 10^{6,6} et 10¹ DL₅₀/IC/souris (se reporter au protocole expérimental)

¹ nombre d'animaux ayant un titre d'anticorps supérieur à 0.1 UI/nombre d'animaux examinés.

² nombre d'individus avec présence de virus dans les glandes salivaires/nombre d'individus morts de rage compte tenu des examens impossibles.

³ d'après BLANCOU *et al* 1979

⁴ d'après BLANCOU et BARRAT 1988

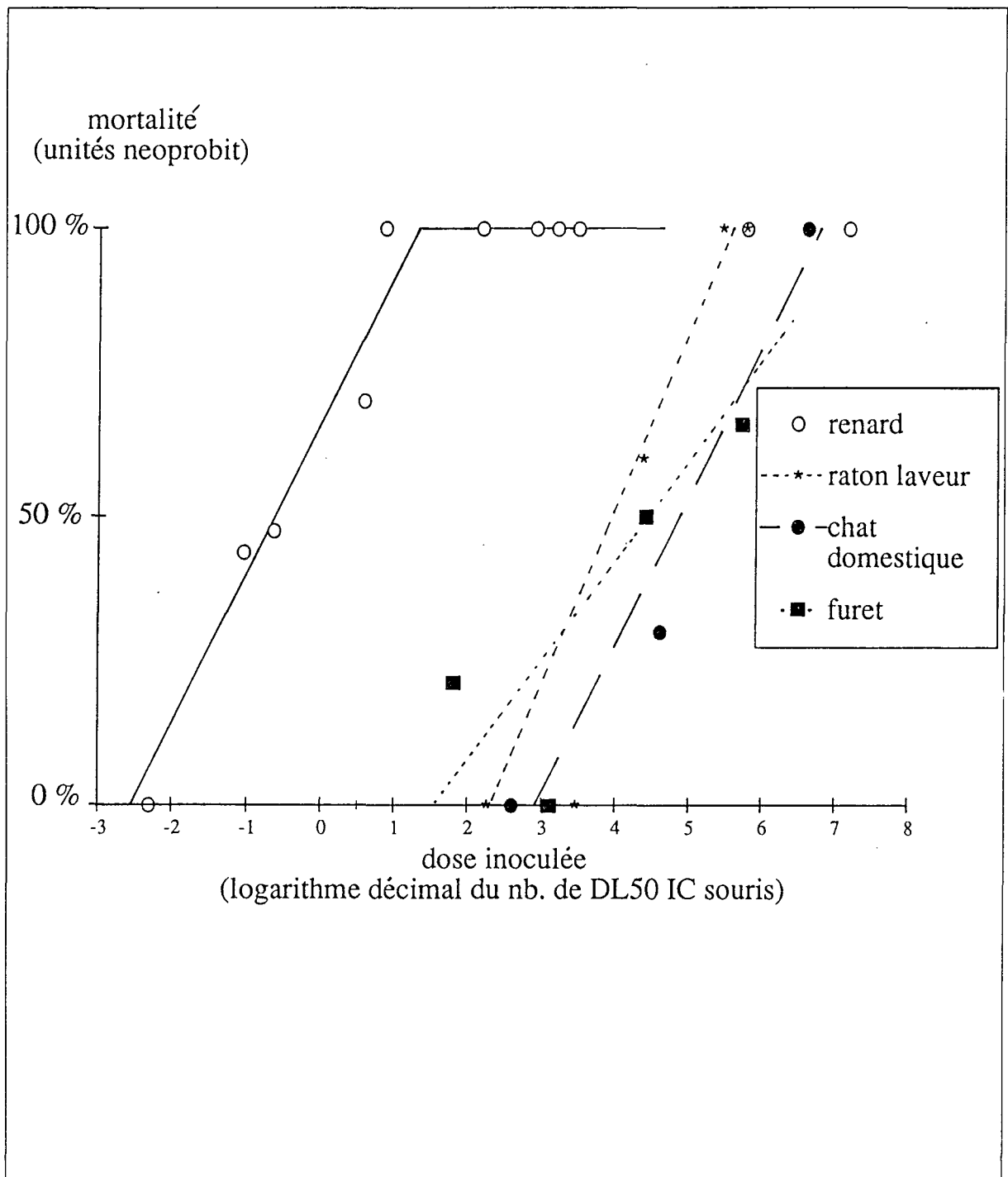


FIGURE 8 : Mortalité en fonction de la dose de virus rabique inoculée.

B) TIRES-A-PART

I. **ARTOIS M., AUBERT M.F.A., BLANCOU J. et PERICARD M.**- Rage expérimentale du Chat. Sensibilité - Symptômes - Excrétion du virus. Rev. Méd. Vét., 1984, **135**, n°5, pp 281-287.

II. **BLANCOU J., AUBERT M.F.A. et ARTOIS M.**- Rage expérimentale du Furet (*Mustela putorius furo*). Rev. Méd. Vét., 1982, **133**, n°8-9, pp 553-557.

III. **ARTOIS M., DUCHENE M.J., AUBERT M.F.A. et BLANCOU J.**- Infestation expérimentale par un virus rabique d'origine vulpine du Raton laveur (*Procyon lotor*) introduit en Europe. Rec. Méd. Vét., 1989, **165**, n°4, pp 379-382.

IV. **BLANCOU J., AUBERT M.F.A., ANDRAL L. et ARTOIS M.**- Rage expérimentale du Renard roux (*Vulpes vulpes*). I. Sensibilité selon la voie d'infection et la dose infectante. Rev. Méd. Vét., 1979, **130**, n°7, pp 1001-1015.

RAGE EXPÉRIMENTALE DU CHAT SENSIBILITÉ - SYMPTÔMES - EXCRÉTION DU VIRUS (*)

° M. ARTOIS, ° M.F.A. AUBERT, ° J. BLANCOU, °° M. PERICARD

° Ministère de l'Agriculture, Direction de la Qualité, Services Vétérinaires, Centre National d'Etudes sur la Rage,
B.P. N° 9, F-54220 Malzéville

°° Stagiaire au Centre National d'Etudes sur la Rage.

L'étude de la *résistance du chat à la rage*, naturelle ou acquise à la suite d'une vaccination spécifique, n'a fait l'objet que d'un nombre restreint de travaux expérimentaux, probablement du fait des difficultés et des dangers de manipulations des sujets de cette espèce (14).

Pour réaliser une étude du niveau et de la *durée de l'immunité post-vaccinale* du chat, nécessaire à une redéfinition réglementaire, il s'est avéré indispensable de déterminer au préalable la sensibilité au virus rabique des chats non vaccinés.

C'est à l'occasion de cette étude qu'ont été réalisées les observations complémentaires sur les symptômes, les réactions immunitaires et l'excrétion de virus que rapporte la présente note.

Ces observations constituent la suite de celles antérieurement publiées dans la série animale sur :

- la buse variable (5),
- le renard roux (3),
- le furet domestique (7),
- le lièvre européen (6), et
- les bovins.

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

A) LE MATÉRIEL ET LES ANIMAUX

1) Animaux d'expérience

• *Chats* : pour plusieurs raisons le choix des animaux utilisés s'est porté sur des sujets « tout venant » capturés errants et promis à l'euthanasie.

Ces animaux ont été gardés et manipulés dans les conditions des règlements sanitaires départementaux.

Quinze animaux des deux sexes, subadultes ou adultes ont été répartis en cages individuelles.

Ils ont subi, avant l'expérience :

- un titrage sérologique (excluant tout individu possédant des anticorps rabiques),
- une vaccination préventive contre la panleucopénie et les affections respiratoires virales et,
- un traitement anthelminthique et antiparasitaire externe.

• *Souris* : les animaux utilisés pour les différents titrages (virus, sérum) étaient des souris SWISS (*) indemnes d'organismes pathogènes spécifiques, âgées de 3 à 4 semaines.

2) Souche de virus rabique

La souche utilisée est « sauvage », c'est-à-dire constituée par une suspension à 20 p. 100 de glandes salivaires de renards, morts de rage naturelle, préparée selon les méthodes précédemment décrites (3).

L'*inoculum* administré aux chats est titré, aussitôt après l'emploi, par inoculation intracérébrale à la souris.

B) LES MÉTHODES

1) Infection expérimentale des chats

Trois groupes de cinq chats ont été infectés, par inoculation dans les muscles cervicaux postérieurs, de 1 ml de chacune des dilutions suivantes :

- *groupe 1* : dilution $10^{-0.7}$ (suspension mère), correspondant à $10^{6.6}$ doses létales pour 50 p. 100 des souris par voie intracérébrale (DL 50/IC/S)
- *groupe 2* : dilution $10^{-2.7}$ correspondant à $10^{4.6}$ DL 50/IC/S
- *groupe 3* : dilution $10^{-4.7}$ correspondant à $10^{2.6}$ DL 50/IC/S.

La voie intramusculaire a été choisie pour se rapprocher le plus possible des conditions de la contamination naturelle, et les muscles cervicaux retenus compte tenu de l'expérience d'autres auteurs (10), (12), (13).

(*) Avec la collaboration technique de Mesdames Jacqueline GEORGE et Marie José BARRAT.

(*) Origine : IFFA-CREDO, F-69210 St Germain sur l'Arbresle.

2) Observations cliniques et nécropsiques

Les animaux ont été observés quotidiennement après l'inoculation pendant 50 jours, ou jusqu'à leur mort.

La disposition des cages (une loge fermée de repos, une courette d'exercice) n'a pas toujours permis d'observer le détail du comportement. Une attention particulière était portée aux animaux ayant cessé de prendre la nourriture, ce qui était le cas de la quasi totalité des malades.

Les animaux pouvaient être surveillés par une ouverture circulaire de 5 cm de diamètre pratiquée dans la paroi extérieure de la loge ou par l'ouverture de la chatière.

Les animaux morts ou euthanasiés en fin d'expérience ont été autopsiés. Les prélèvements d'encéphale (corne d'Ammon) ont été analysés par la technique de l'immunofluorescence.

3) Evaluation de la réaction immunitaire humorale

Un prélèvement de sang a été effectué sur les animaux morts de rage (par ponction cardiaque « *post-mortem* » et sur les animaux ayant résisté à l'épreuve, avant leur euthanasie.

Les anticorps ont été recherchés et/ou titrés dans le sérum correspondant par la méthode de séroneutralisation sur souris (7).

4) Recherche du virus dans le cerveau et les glandes salivaires

Le virus rabique a été recherché et/ou titré dans la corne d'Ammon, le bulbe rachidien et les glandes salivaires mandibulaires de tous les sujets morts de rage ou survivant au 50^e jour d'observation par les techniques d'immunofluorescence ou d'inoculation cérébrale à la souris (9).

II. — RÉSULTATS

1) Détermination de la sensibilité du chat à la rage

Comme dans toutes nos précédentes expériences, et afin de pouvoir comparer nos résultats à ceux d'autres auteurs ou à ceux obtenus sur d'autres espèces, nous avons retenu, comme unité de mesure de l'*inoculum* viral, le nombre de doses létales 50 p. 100 pour la souris (inoculée par voie cérébrale sous le volume de 0,03 ml, ou DL 50/IC/souris) qu'elle contenait (Figure n° 1).

La sensibilité du chat a pu alors être évaluée selon deux critères :

— la dose létale 50 p. 100 (intramusculaire) chat, déterminée graphiquement (Figure n° 1) qui est d'environ 10^6 DL 50/IC/Souris.

— les délais de mortalité observés (Tableau n° 1) : ils sont compris en 12 et 16 jours pour les cinq chats ayant succombé à l'inoculation de $10^{7,6}$ DL 50/IC/Souris, et atteignent 34 jours pour le (seul) chat mort après l'inoculation d'une dose de virus 100 fois plus faible ($10^{4,6}$ DL 50/IC/Souris).

S'il semble donc bien exister une relation inverse entre quantité de virus inoculée et délai de mortalité, il n'est pas

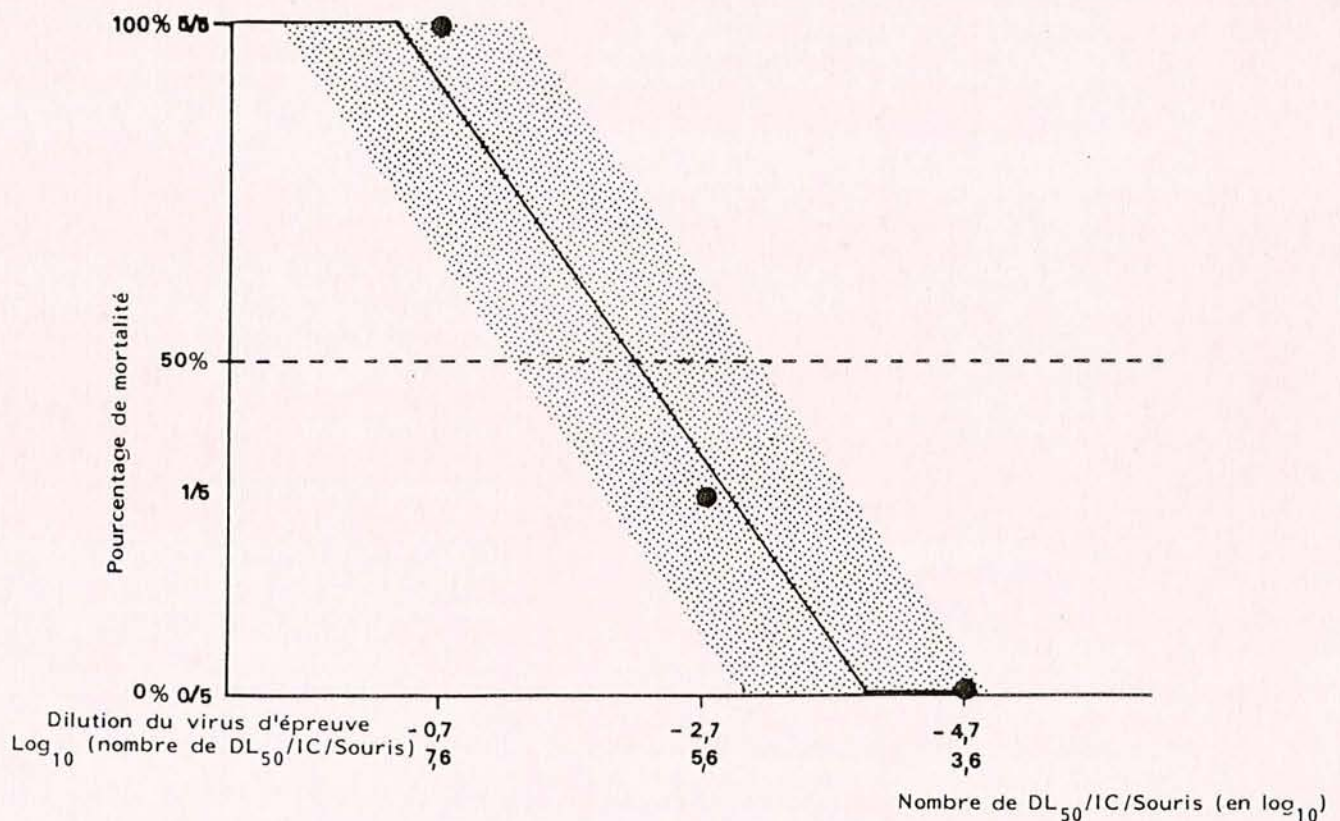


FIGURE 1 : Régression du pourcentage de mortalité sur la quantité de virus sauvage inoculée par voie musculaire au chat et exprimée en DL₅₀/IC/Souris.

RAGE EXPÉRIMENTALE DU CHAT

possible, compte tenu du peu de données disponibles, de décrire, comme chez le renard (3) une relation linéaire entre ces deux variables.

Numéro des chats (* : morts)	Dilution du virus (log)	Titre de l'inoculum (DL 50/IC/S)	Mortalité morts/inoculés	Délais (jours)
-2*-5*-16*-18*	-0,7	$10^{6,6}$	5/5	12-15-15-16-16
8-9-10*-11	-2,7	$10^{4,6}$	1/5	34
12-14-17-19	-4,7	$10^{2,6}$	0/5	

TABLEAU 1 : Résultats de l'épreuve des 15 chats inoculés avec des quantités variables de virus rabique (sauvage d'origine vulpine) : mortalité et délais de mortalité.

2) Observations cliniques et nécropsiques

— Observations cliniques

Les chats morts de rage n'ont présenté, dans les 2 ou 3 jours précédant leur mort, que des symptômes très discrets : comportement anormal, anorexie, difficulté ou répugnance à se déplacer dans la cage, irritabilité lorsqu'on les dérangeait, prostration et plaintes étant les signes les plus fréquents.

Le déroulement complet de la maladie est ainsi détaillé pour un chat inoculé à J0 avec $10^{6,6}$ DL 50 Souris :

- J12 : premiers signes, très frustes, d'un comportement anormal (précédemment craintif devenant plus familier, miaulant plaintivement).
- J13 : confirmation de ce comportement anormal, mais encore aucune agressivité, même lorsqu'on dérange le chat.
- J14 : le chat ne mange et ne boit que très peu. Attitude « anxieuse », voir agressive lorsqu'on le dérange. Anisocorie (Figure n° 2).
- J15 : Anorexie complète. L'animal devient très agressif dès qu'on approche de sa cage. Libéré de cette dernière il perd son agressivité envers l'homme et cherche à se cacher dans tous les recoins de pièce disponibles. Si on tente de l'en déloger avec un bâton il le mord furieusement (Figure n° 3) et si on le met en présence d'une souris il la tue instantanément mais s'affale sur le cadavre qui ne l'intéresse plus (Figure n° 4).
- J16 : Début de parésie du train postérieur, démarche « chaloupée » et difficulté de mobilisation des membres antérieurs (Figure n° 5). Agressivité réduite, fatigabilité extrême, mort dans les heures suivantes.

— Observations nécropsiques

Aucune lésion nécropsique, à l'exception de congestions organiques localisées, n'a été notée sur les cadavres de

chats, tous en bon état d'entretien (courte durée de la maladie).

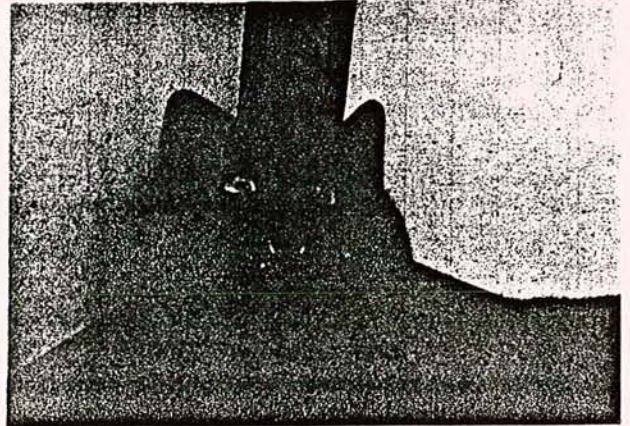


FIGURE 2 : Attitude « anxieuse » du chat. Anisocorie (Cliché O. ROBOLY, J. BLANCOU - EID/CNER)

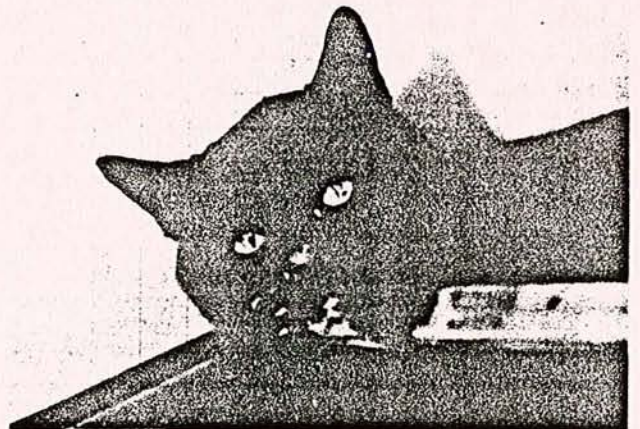


FIGURE 3 : Agressivité orientée vers tout objet qui tente de le déloger de sa retraite (Cliché O. ROBOLY, J. BLANCOU - EID/CNER)

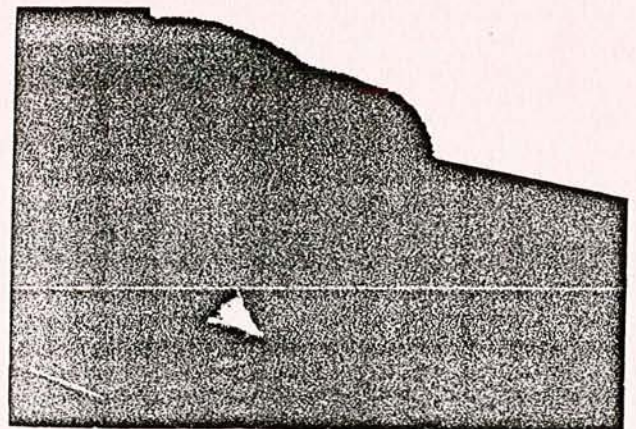


FIGURE 4 : Le chat tue la souris qui l'a dérangé, mais reste indifférent à son cadavre (cliché O. ROBOLY, J. BLANCOU EID/CNER)

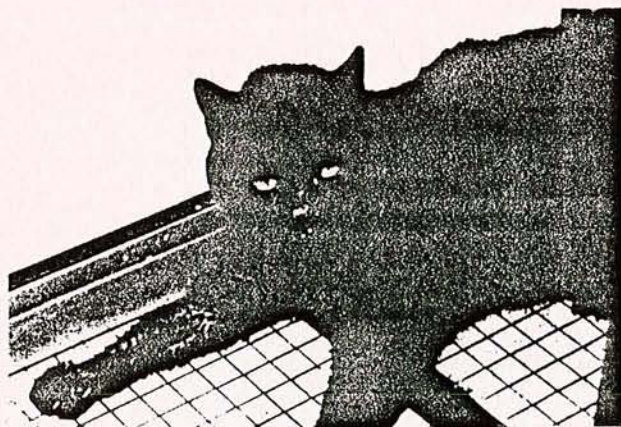


FIGURE 5 : Stade final : parésie des membres, entraînant une démarche titubante ou la chute (cliché O. ROBOLY, J. BLANCOU EID/CNER)

3) Réactions Immunitaires humorales

Les titres d'anticorps neutralisants déterminés chez les chats morts ou survivants sont rapportés au Tableau n° 2.

4) Recherche et titrage du virus rabique dans les organes

Le titre du virus, lorsqu'il était présent, a été déterminé dans la corne d'Ammon, le bulbe rachidien et la glande salivaire mandibulaire.

Ces titres respectifs sont rapportés au Tableau n° 2.

Numéro des chats (* : morts)	Titre du virus dans La Corne d'Ammon	Le bulbe rachidien	La glande salivaire	Titre d'anticorps
1	4,9	3	néant	0,33
2	3,5	5,1	0,8	0,33
5	5,9	6,5	néant	0,33
16	5	5,6	néant	0,33
18	4,9	3,5	4,1	0,17
10	5	4,6	non titré	non titré
8	Absence de virus dans la corne d'Ammon, le bulbe rachidien et les glandes salivaires (chats euthanasiés 50 jours après leur contamination)			0,02
9				0,07
11				0,03
12				0,02
14				0,02
17				0,02
6-7-19				néant

TABLEAU 2 : Titre en virus (exprimé en logarithme décimal de la DL 50/IC/Souris) d'un gramme de Corne d'Ammon, bulbe rachidien et glande salivaire mandibulaire des chats morts de rage. Titre (exprimé en unités internationales) des sérums des chats morts de rage, ou suivant euthanasie.

III. — CONCLUSION-DISCUSSION

A) CONCERNANT LA SENSIBILITE DU CHAT

De toute la série d'essais que nous avons réalisés jusqu'ici, avec la souche vulpine sauvage chez les mammifères, c'est le chat qui s'est montré le plus résistant. En effet les doses létales par la voie musculaire, déterminées chez ces différentes espèces, exprimées en DL 50/IC/Souris sont les suivantes :

- Renard (inoculé dans le muscle temporal) : $10^{0.5}$
- Lièvre (inoculé dans le muscle masséter) : $10^{1.6}$
- Souris Swiss (inoculée dans le muscle masséter : $10^{2.4}$

- Vache (inoculée dans le muscle masséter) : $10^{3.5}$
- Furet (inoculé dans le muscle crural) : $10^{4.7}$
- Chat (inoculé dans les muscles de la nuque) : 10^5

Le chat serait donc, par exemple, 30 fois plus résistant que la vache 400 fois plus que la souris, et 300 000 fois plus que le renard.

Il faut bien remarquer :

1) Que ce résultat ne s'applique qu'à un virus sauvage isolé de renard.

En effet si BLACK et LAWSON (2) avaient déterminé une DL 50 de $10^{6.4}$ DL 50/IC/Souris, avec d'autres souches les résultats peuvent être différents :

- SOULEBOT et coll. (12), (13) puis
- KIHM et coll. (10) avaient tué 100 p. 100 des chats, et

— JAEGER et BARTH (8) 60 p. 100 en leur inoculant moins de 10^5 DL 50/IC/Souris d'une suspension de glandes salivaires de chien (souche NY.GA).

2) *Qu'un chat est difficilement contaminable par un renard.*

En effet la morsure de ce dernier ne correspond qu'à environ 3000 DL 50/IC/Souris (3) soit bien moins que ce qui serait nécessaire pour contaminer un chat. Ceci laisse à penser que les morsures infligées par les renards enragés aux chats sont probablement plus graves (lieu, nombre) que celles que nous avons ainsi mesurées.

Par ailleurs les observations comportementales réalisées sur le renard et le chat domestique, dans le cadre de cette étude, et qui feront l'objet d'une publication séparée, montrent que les rencontres entre ces deux espèces sont facilitées par le large recouvrement des aires respectives d'activité.

Compte tenu de l'abondance des chats domestiques plus ou moins errants dans les zones où sévit la rage, on peut considérer que le nombre des individus reconnus enragés est peu élevé, bien qu'en valeur absolue supérieur à celui des chiens. (976 cas recensés le 30 Novembre 1983 pour un total de 26737 cas dont 20405 renards et 617 chiens).

Le rôle vecteur relativement modeste du chat domestique, à l'heure actuelle, se trouve donc en grande partie expliqué par cette faible sensibilité.

B) CONCERNANT LES SYMPTOMES ET LES LÉSIONS

1) *Les symptômes* que nous avons observés confirment ceux classiquement décrits dans la littérature (13). Il faut souligner leur aspect très discret surtout lorsque, comme dans le cas de nos essais, les chats étudiés étaient des animaux capturés errants, donc déjà méfiants vis à vis de l'homme.

Il semble que, comme pour la plupart des espèces animales, les auteurs aient toujours insisté sur l'aspect spectaculaire exceptionnel, de l'animal enragé « aux yeux fulgurants... d'une férocité excessive... s'élançant contre les animaux ou les personnes, en visant de préférence le visage » etc...(cours du Professeur NOCARD, Alfort 1891-1892).

L'agressivité du chat, comme celle du renard, ne s'est en fait manifestée, dans nos essais, que lorsqu'on dérange et excite volontairement les animaux. Cependant parmi 26 chats morts après inoculation de souches d'origines variées (chien, renard, mouffette et chat) VAUGHN avait observé 70 p. 100 de cas de rage furieuse.

L'incubation moyenne dans ces 26 cas était de 18 jours et la durée de la phase clinique de 5 jours (14), toutes ces données étant confirmées par SOULEBOT et coll. (12).

2) *Les lésions* macroscopiques sont discrètes, comme chez toutes les espèces.

C) CONCERNANT LES RÉACTIONS IMMUNITAIRES

1) Comme dans le cas de la plupart des autres espèces, le sérum des cinq chats *morts* de rage, après inoculation d'une dose de virus sûrement mortelle, contenait relativement peu d'anticorps (0,3 unité internationale/ml) sans doute du fait de la brièveté de la maladie.

2) Chez les sujets *survivants* ce titre est également très faible ($< 0,07$ unité internationale/ml) ce qui tendrait à prouver que, contrairement à d'autres espèces (ex : lièvre, furet) le virus s'est peu ou pas répliqué au point d'inoculation, et confirme les résultats de SOULEBOT et coll. (12),(13).

D) CONCERNANT LE TITRE DU VIRUS RABIQUE DANS LES ORGANES

1) *Dans les centres nerveux* le titre viral variait de 10^3 à $10^{6,5}$ DL 50/IC/Souris dans le bulbe rachidien et de $10^{3,5}$ à $10^{4,9}$ dans la corne d'Ammon. Ces titres ne sont pas très différents de ceux rapportés chez les autres espèces de mammifères inoculées avec la même souche.

2) *Dans les glandes salivaires mandibulaires*, le fait remarquable est l'absence de virus sur trois des cinq chats inoculés avec une dose de virus sûrement mortelle.

Cette proportion est encore inférieure à celle rapportée par VAUGHN (88 p. 100), mais proche de celle rapportée par LOBRY (56 p. 100) cité par cet auteur (14) sur des chats contaminés par des souches d'origines variées.

Elle réduit, évidemment, les risques de contamination possibles lors des morsures de chat, alors que ce risque doit être de 100 p. 100 en cas de contamination par un renard (3).

Le titre de virus, chez les 2 chats qui en recélaient, était de $10^{0,8}$ et $10^{4,1}$ DL 50/IC/Souris/gramme de glande, inférieur à celui du titre moyen de virus/ml de salive déterminé par VAUGHN (14) sur 23 chats contaminés par diverses souches. Ce dernier auteur ainsi qu'ANDRAL et SERIE (1) avaient par ailleurs indiqué que l'excrétion du virus pouvait survenir 6 à 17 jours avant la mort du chat enragé.

IV. — RÉSUMÉ

Dans le but d'évaluer, ultérieurement, le niveau et la durée d'immunité du chat vacciné contre la rage, 3 groupes de 5 animaux ont été inoculés avec des doses variées de virus rabique sauvage d'origine vulpine.

La mortalité consécutive est apparue proportionnelle à la quantité de virus reçue, la dose nécessaire pour tuer 50 p. 100 des chats correspondant à 10^5 DL 50/IC/Souris.

Les délais de mortalité (12/13 jours) paraissent inversement proportionnels à la quantité de virus inoculé mais sans qu'une relation linéaire puisse être déterminée compte tenu de la grande résistance des chats.

Les symptômes observés sont très frustes, évoluant en 1 à 5 jours, caractérisés par une plus grande familiarité, une anorexie et une irritabilité provoquée.

Les lésions macroscopiques observées n'étaient pas pathognomoniques.

Le titre du virus dans les centres nerveux variait de 10^3 à $10^{6.5}$ DL 50/IC/Souris au niveau du bulbe rachidien et de $10^{3.5}$ à $10^{4.9}$ dans la corne d'Ammon.

Le titre dans les glandes salivaires mandibulaires était de $10^{0.8}$ à $10^{4.1}$ DL 50/IC/Souris dans 2 cas mais, nul dans les 3 autres cas ce qui réduit les risques de contamination par morsure, dans les conditions de notre essai.

MOTS-CLES : rage expérimentale - virus rabique - chat.

Cat experimental rabies : sensitiveness-symptoms-virus excretion, by M. ARTOIS, M.F.A. AUBERT, J. BLANCOU and M. PERICARD.

In order to appreciate, later, the rate and duration of antirabies immunity of cat vaccinated against this disease, 3 groups of 5 animals were inoculated with various doses of wild rabies virus from fox origin.

The resulting mortality seemed proportional to the amount of virus given ; the necessary dose to kill 50 p. 100 cats corresponds to 10^5 DL/ic/mouse.

The mortality delays (12 to 34 days) seem to be inversely proportional to the quantity of virus inoculated, but no linear relation could be determined, taking account of the cats' great resistance.

The symptoms observed are very blurred ; they develop in 1 to 3 days, characterized by a great familiarity, anorexia and irritability after provocative test.

The microscopic lesions observed were not pathognomonic.

The virus titer in nervous centers varied from 10^3 to $10^{6.5}$ DL 50/ic/mouse in bulb and $10^{3.5}$ to $10^{4.9}$ in hippocampus.

The titer in mandibular salivary glands was $10^{-0.8}$ to $10^{-4.1}$ DL 50/ic/mouse in 2 cases, but was nul in the other 3 cases which lessens the contamination risks by bite, under the conditions of our test.

KEY WORDS : rabies - antirabies immunity - cat.

Experimentelle Tollwut bei der Katze : Empfindlichkeit, Symptome, Virusausscheidung, von M. ARTOIS, M.F.A. AUBERT, J. BLANCOU und M. PERICARD.

Um später, das Niveau und die Dauer der Tollwutimmunität der geimpften Katze gegen diese Krankheit schätzen zu können, wurden 3 Gruppen von 5 Tieren mit verschiedenen wilden Fuchstollwurvirusdosen eingespritzt.

Die folgende Mortalität war im Verhältnis zu der eingespritzten Dosis. Die Dosis um 50 p. 100 der Katzen zu töten entspricht 10^5 DL50/IC/Maus.

Die Mortalitätsfrist (12 bis 34 Tage) scheint umgekehrt im Verhältnis zur Menge des eingespritzten Virus aber ohne lineare Beziehung, wegen der grossen Widerstandsfähigkeit der Katze.

Die Symptome waren sehr unentwickelt, sie entwickeln sich innerhalb von 1 bis 5 Tagen ; es handelte sich um eine grössere Vertraulichkeit, eine Anorexie und eine provozierte Erregbarkeit.

Die makroskopischen Läsionen waren nicht pathognomonisch.

Der Virustiter in den Nervenzentren schwankte von 10^3 bis $10^{6.5}$ DL50/IC/Maus im Nachhirn und von $10^{3.5}$ bis $10^{4.9}$ im Ammonshorn.

Der Virustiter in den mandibularen Speicheldrüsen war $10^{-0.8}$ bis $10^{-4.1}$ DL50/IC/Maus in 2 Fällen, aber 0 in den 3 anderen, sodass die Verseuchung durch Biss in unseren Versuchsverhältnissen gering war.

SCHLUSSELWORTER : Tollwut - Tollwutimmunität - Katze.

La rabia experimental del gato : sensibilidad, síntomas y excreción del virus, Por M. ARTOIS, M.F.A. AUBERT, J. BLANCO y M. PERICARD.

Con vistas a evaluar ulteriormente el nivel y la duración de la inmunidad antirabica del gato vacunado contra esta enfermedad, fueron inoculados 3 grupos de 5 animales con varias dosis de virus rabico de origen vulpino.

La mortalidad consecutiva aparece proporcional a la cantidad de virus recibida, la dosis necesaria para matar a 50 p. ciento de los gatos correspondiendo a 10^5 veces la DL 50/IC/ratón.

Los plazos de mortalidad (12 a 34 días) parecen inversamente proporcionales a la cantidad de virus inoculada, pero sin que una relación lineal pueda ser determinada, teniendo en cuenta la gran resistencia de los gatos.

Los síntomas observados son muy zafios, evolucionando en 1 a 5 días y se caracterizan por una mayor familiaridad, anorexia y irritabilidad provocada.

Los lesiones macroscopicas observadas no eran patogénicas.

La dosificación del virus en los centros nerviosos variaba de 10^3 a $10^{6.5}$ veces la DL50/IC/ ratón en el bulbo raquídeo, y de $10^{3.5}$ a $10^{4.9}$ en el Cuerno de Ammon.

La dosificación del virus en las glándulas salivares mandibulares era de $10^{-0.8}$ a $10^{-4.1}$ veces la DL50/IC/ratón en 2 casos, y nula en los otros 3 casos, lo que reduce el riesgo de contaminación por mordedura en las condiciones de nuestro ensayo.

PALABRAS CLAVES : Rabia - Inmunidad antirabica - gato.

REMERCIEMENTS

Nous remercions très vivement les Drs ANDRAL, BONNIN, COUTURIER, MARCON, POULET, TISSERANT, SOULEBOT et WOLTER pour l'aide et les conseils qu'ils nous ont apportés dans la réalisation de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

1. — ANDRAL (L.) et SERIE (C.) : Etude expérimentale sur la rage en Ethiopie. *Ann. Inst. Pasteur*. 1965, **108**, 442-450.
2. — BLACK (J.G.) et LAWSON (K.F.) : The safety and efficacy of immunizing foxes (*Vulpes vulpes*) using bait containing attenuated rabies virus vaccine. *Can. J. Comp. Med.*, 1980, **44**, 2, 169-176.
3. — BLANCOU (J.), AUBERT (M.F.A.), ANDRAL (L.) et ARTOIS (M.) : Rage expérimentale du renard roux (*Vulpes vulpes*). I. Sensibilité-Symptômes-Excrétion du virus. *Rev. Méd. Vét.*, 1979, **130**, 7, 1001-1015.
4. — BLANCOU (J.), ANDRAL (L.), SAMUDIO (A.) et SILVA CRISPIM (L.) : Rage expérimentale du renard roux (*Vulpes vulpes*). II. Excrétion du virus rabique après infection. *Rev. Méd. Vét.*, 1979, **130**, 11, 1473-1482.
5. — BLANCOU (J.) et SAMUDIO (A.) : Echec de l'infection rabique expérimentale de la buse variable (*Buteo buteo*). Conséquences épidémiologiques. *Rev. Méd. Vét.*, 1979, **130**, 3, 427-435.
6. — BLANCOU (J.), AUBERT (M.F.A.) et LOUZIS (C.) : Rage expérimentale du lièvre européen (*Lepus capensis*). Sensibilité-Symptômes-Excrétion du virus. *Rev. Méd. Vét.*, 1981, **132**, 1, 33-39.
7. — BLANCOU (J.), AUBERT (M.F.A.) et ARTOIS (M.) : Rage expérimentale du furet (*Mustela putorius furo*). Sensibilité-Symptômes-Excrétion du virus. *Rev. Méd. Vét.*, 1982, **133**, 8-9, 553-557.
8. — JAEGER (O.) et BARTH (R.) : Zur experimentellen Infektion der Katze mit dem Tollwut-Strassenvirus-Stamm NYC. *Berl. Münch. Tierärztl. Wschr.*, 1979, **92**, 27-29.
9. — KAPLAN (M.M.) et KOPROWSKI (H.) : La rage. Techniques de laboratoire, 3^e ed. Organisation Mondiale de la Santé, Genève, 1974, 379 p.
10. — KIHM (I.J.), LAZAROWICZ (M.), BOMMELI (W.) et ZUTTER (R.) : Potency of two rabies vaccines in cats as determined by antibody assay and virulent virus challenge. *Comp. Immun. Microb. Infect. Dis.*, 1982, **5**, 1-3, 227-232.

RAGE EXPÉRIMENTALE DU CHAT

287

11. — PEPIN (M.), BLANCOU (J.) et AUBERT (M.F.A.) : Rage expérimentale des bovins. Sensibilité-Symptômes-Réactions immunitaires-Lésions-Excrétion du virus. A paraître in « *Ann. Rech. Vét.* », 1984.
12. — SOULEBOT (J.P.), BRUN (A.), CHAPPUIS (G.), GUILLEMIN (F.), PETERMANN (H.G.), PRECAUSTA (P.) et TERRE (J.) : Experimental rabies in cats : immune response and persistence of immunity. *Cornell Vet.*, 1981, 71, 3, 311-325.
13. — SOULEBOT (J.P.), BRUN (A.), CHAPPUIS (G.), GUILLEMIN (F.) et TIXIER (G.) : Rabies virus pathogenicity and challenge. *Comp. Immun. Microb. Infect. Dis.*, 1982, 5, 1-3, 71-78.
14. — VAUGHN (J.B.) : Cat rabies. in « The natural history of rabies » G.M. Baer Ed. Academic Press, New York, San Francisco, London, 1975, 1, 454 p.

RAGE EXPÉRIMENTALE DU FURET (*MUSTELA (PUTORIUS) FURO*).

SENSIBILITE - SYMPTOMES - EXCRETION DU VIRUS (*)

J. BLANCOU, M. F. A. AUBERT et M. ARTOIS

Ministère de l'Agriculture, Direction de la Qualité, Services Vétérinaires,
Centre National d'Etudes sur la Rage, B. P. n° 9, F-54220 Malzéville.

L'inoculation expérimentale du virus rabique au furet (*Mustela (Putorius) furo*), telle que nous l'avions précédemment réalisée chez le renard [4], la buse variable [2] ou le lièvre [3], présente un grand intérêt du fait que cette espèce est une forme proche du putois sauvage (*M. putorius*).

Une telle inoculation peut en effet permettre :

- d'évaluer quelles pourraient être les conséquences, pour le putois, d'une contamination naturelle par un renard enragé, et d'en prévoir les conséquences épidémiologiques (possibilité de la création d'un autre cycle sauvage ?) ;
- de vérifier si, comme cela se réalise dans la plupart des cas [1], la sensibilité d'un carnivore à un virus rabique isolé d'un carnivore d'une autre espèce peut être différente, à dose de virus égale, de celle de l'espèce d'origine ;
- d'apprécier la validité d'un « modèle furet » (utilisé en tant qu'animal de laboratoire) pour des expériences utilisant un virus rabique sauvage.

C'est pourquoi, les essais de telles inoculations étant très rares [1] [5] [11] et l'adoption du furet comme animal de compagnie de plus en plus fréquente dans certains pays [12], il nous a semblé utile de réaliser les expériences dont nous rapportons ici les résultats.

I. — MATERIEL ET METHODES

A) MATERIEL

1) ANIMAUX D'EXPERIENCE

— Furets

Quarante furets, nés et élevés à la Station Expérimentale du Centre National d'Etudes sur la Rage à Atton précédemment décrite [2] [4], sont mis en cage de béton, sur lit de paille.

Tous les sujets utilisés étaient âgés de six mois (FIGURE n° 1), un nombre égal de femelles et de mâles étant réparti dans chacun des cinq lots expérimentaux.

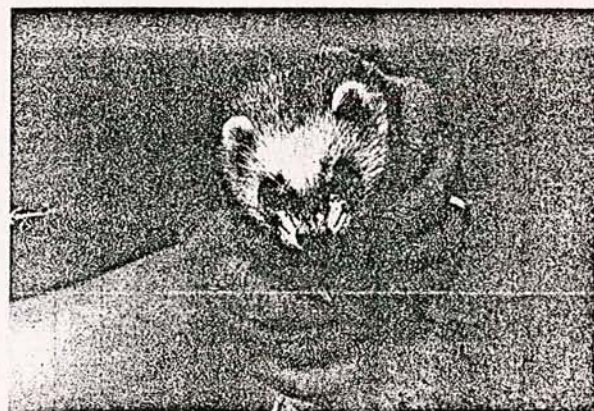


FIGURE 1 : *Mustela (putorius) furo*. Forme à « robe putoisée », femelle, un an. (Cliché J. BARRAT.)

(*) Avec la collaboration technique de Marie-José BARRAT et Jacqueline GEORGE.

— *Souris*

Les animaux utilisés pour les différents titrages (virus, sérum) étaient des souris Swiss (*), indemnes d'organismes pathogènes spécifiques, âgées de 3 à 4 semaines.

2) SOUCHE DE VIRUS RABIQUE

La souche utilisée est « sauvage », c'est-à-dire constituée par un broyat de glandes salivaires de renard naturellement enrégé, préparée selon les méthodes précédemment décrites [4].

L'inoculum administré aux furets est titré aussitôt après l'emploi par inoculation intracérébrale à la souris.

R) METHODES**1) INFECTION EXPERIMENTALE DES FURETS**

Cinq groupes de huit furets ont été infectés, par inoculation dans le muscle crural postérieur, de 0,5 ml de chacune des dilutions suivantes :

$$10^{-1} \quad 10^{-2,3} \quad 10^{-3,6} \quad 10^{-4,9} \quad 10^{-6,2}$$

La voie musculaire a été choisie de façon à reproduire au mieux les conditions de contamination naturelle, le muscle crural étant retenu de préférence au muscle temporal du fait de son volume plus important et d'une meilleure contention possible de l'animal dans ces conditions.

2) OBSERVATIONS CLINIQUE ET NECROPSIQUE

Les quarante sujets inoculés ont été observés quotidiennement durant 120 jours, délai après lequel les survivants ont été euthanasiés. Tous les animaux morts ont subi une autopsie au cours de laquelle ont été effectués les prélèvements indiqués aux paragraphes suivants.

Une coupe histologique a été réalisée sur les cornes d'Ammon de tous les furets morts et les réactions cellulaires, particulièrement la formation des corps de Négri, recherchées après coloration à l'hémalum-éosine [6].

3) EVALUATION DE LA REACTION IMMUNITAIRE HUMORALE

Une prise de sang a été effectuée sur tous les animaux sur-

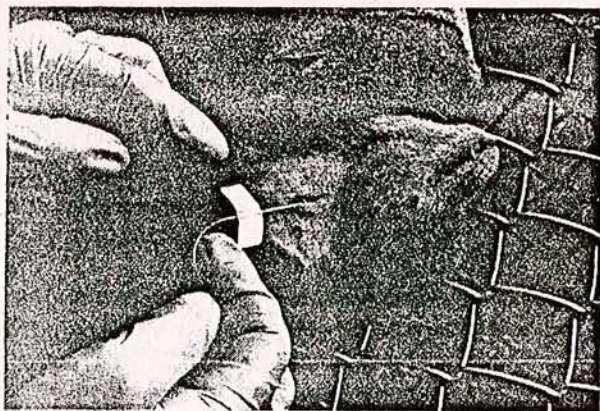


FIGURE 2 : Prise de sang à la veine jugulaire dénudée. (Cliché J. BARRAT.)

vivant à l'épreuve avant leur euthanasie (ponction à la veine jugulaire dénudée) (Figure n° 2).

Le sérum, obtenu par décantation et centrifugation du sang ainsi recueilli, a subi un titrage d'anticorps antirabiques par la méthode de neutralisation sur souris recommandée par l'Organisation Mondiale de la Santé [6].

4) RECHERCHE DU VIRUS DANS LE CERVEAU ET LES GLANDES SALIVAIRES

Le virus rabique a été recherché ou titré dans la corne d'Ammon et dans les glandes salivaires sous-maxillaires de tous les sujets morts de rage, en utilisant les méthodes d'immunofluorescence et d'inoculation intra-cérébrale à la souris [6].

II. — RESULTATS**1) DETERMINATION DE LA SENSIBILITE DU FURET A LA RAGE**

Comme dans toutes nos précédentes expériences, et afin de pouvoir comparer nos résultats à ceux d'autres auteurs ou à ceux obtenus sur d'autres espèces, nous avons retenu, pour unité de mesure de l'inoculum viral, la « dose létale qu'elle représentait pour 50 p. 100 des souris inoculées par voie cérébrale sous le volume de 0,03 ml » (= DL_{50} /i.c./souris) (Figure n° 3).

La sensibilité du furet a pu alors être évaluée selon deux critères :

- *La dose létale 50 p. 100 (intramusculaire) furet*, déterminée graphiquement (Figure n° 3) qui est d'environ $10^{1,7} DL_{50}$ /i.c./souris.

Du fait des fluctuations statistiques, cette valeur a 95 p. 100 de probabilité de se trouver comprise entre $10^{3,9}$ et $10^{1,3} DL_{50}$ /i.c./souris.

- *Les délais de mortalité observés*. Ils sont compris entre 16 et 87 jours. La figure n° 4 indique que le délai de mortalité est lié à la quantité de virus inoculé.

Cette relation est de la forme :

$$y = 106,3 - 15,2 x$$

où y est le délai de mortalité en jours et x le logarithme décimal du nombre de DL_{50} /i.c./souris. Cette régression est significative au seuil 1 p. 100, les longues durées d'incubations correspondant aux doses faibles et inversement.

(*) Origine : IFFA-CREDO, F-69210 Saint-Germain-sur-l'Arbresle.

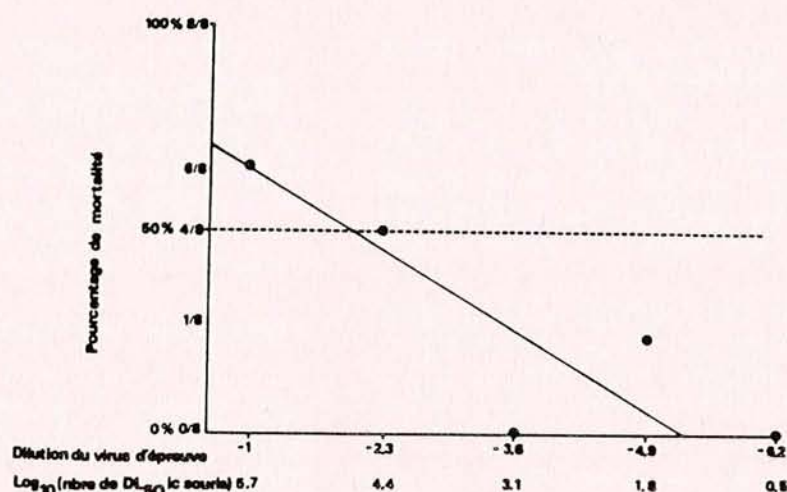


FIGURE 3 : Régression du pourcentage de mortalités sur la quantité du virus sauvage inoculée par voie musculaire au furet et exprimée en $DL_{50}/i.c./souris$.

2) OBSERVATIONS CLINIQUES, NECROPSIQUES ET HISTOLOGIQUES

-- Observations cliniques

Les furets morts de rage n'ont présenté, dans les jours précédant leur mort, que des symptômes très discrets.

Sur les onze sujets morts, quatre le furent après 2 jours de maladie, deux après 4 jours, trois après 5 jours, et deux après 6 et 7 jours.

Durant ces périodes les animaux ne présentaient pas de symptômes caractéristiques, mais de simples

signes d'inquiétude (mouvements inhabituels) ou d'apathie, suivis, dans certains cas, de parésie du train postérieur.

Contrairement au renard, aucun des malades ne tentait d'attaquer lorsqu'on le menaçait.

— Observations nécropsiques

Aucune lésion nécropsique, à l'exception de congestions organiques localisées, n'a été notée sur les cadavres de furets morts de rage.

— Observations histologiques

La formation des inclusions intracellulaires spécifiques de la rage (corps de Négri) n'a été observée que chez deux sujets du groupe ayant reçu la dilution 10^{-1} de virus rabique.

3) REACTIONS IMMUNITAIRES HUMORALES

Le titre d'anticorps neutralisants déterminé chez les sujets survivants est rapporté dans le tableau n° 1.

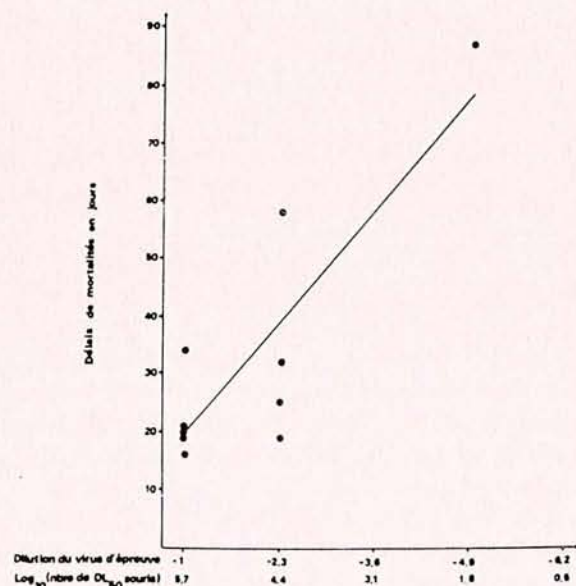


FIGURE 4 : Régression des délais de mortalités sur la quantité de virus sauvage inoculée par voie musculaire.

DILUTION DE VIRUS INOCULEE				
10^{-1}	$10^{-2,3}$	$10^{-3,6}$	$10^{-4,9}$	$10^{-6,2}$
0,03 1,3	0,03 0,03 1,03 néant	0,03 0,04 0,26 néant chez les cinq autres furets	néant chez sept furets	néant chez les huit furets
(les six autres furets sont morts)	(les quatre autres furets sont morts)		(le dernier furet est mort)	

TABEAU 1 : Titre d'anticorps neutralisants des sérums de furets survivants, euthanasiés 120 jours après l'épreuve. Titre exprimé en Unités Internationales. (Sérums prélevés avant euthanasie).

4) RECHERCHE OU TITRAGE DU VIRUS DANS LA CORNE D'AMMON OU LA GLANDE SALIVAIRE

Le virus rabique a été recherché, par inoculation intracérébrale à la souris, dans la corne d'Ammon et les glandes salivaires des onze sujets morts de rage.

- Dans les *glandes salivaires sous-maxillaires* des onze cadavres, le virus rabique n'a jamais pu être mis en évidence.

- Dans la *corne d'Ammon* de chacun de ces sujets, ce virus a toujours été reconnu par immunofluorescence et titré par inoculation intracérébrale à la souris. Les titres en virus sont rapportés dans le tableau n° 2.

DILUTION DE VIRUS INOCULÉE				
10^{-1}	$10^{-2,3}$	$10^{-3,6}$	$10^{-4,9}$	$10^{-6,2}$
1 : $10^{5,9}$	1 : $10^{5,1}$		1 : $10^{4,7}$	
2 : $10^{4,5}$	2 : $10^{5,2}$			
3 : $10^{5,4}$	3 : $10^{4,9}$			
4 : $10^{4,9}$	4 : ? (côte dévorée par les autres furets)	(Les huit furets ont survécu)		(Les huit furets ont survécu)
5 : $10^{4,9}$				
6 : 10^5				
(Les deux autres furets ont survécu)	(Les quatre autres furets ont survécu)		(Les sept autres furets ont survécu)	

TABEAU 2 : Titre en virus d'un gramme de corne d'Ammon (en $DL_{50}/i.c./souris$) chez les onze sujets morts de rage, après inoculation de différentes dilutions de virus rabique.

III. — CONCLUSION — DISCUSSION

Plusieurs conclusions peuvent être tirées des résultats précédemment rapportés.

1) CONCERNANT LA SENSIBILITE DU FURET

Cette sensibilité à un virus rabique isolé du renard apparaît donc comme environ 50 000 fois moindre que celle de cette dernière espèce telle que précédemment déterminée [4] et plus de 300 fois inférieure à celle du lièvre [2]. Cela confirme les essais faits par un autre auteur [5] avec une souche isolée de rongeur qui avaient montré que le furet était plus résistant que l'espèce-hôte du virus contaminant. Ces essais illustrent donc bien le caractère imprévisible de la sensibilité d'une espèce animale à une souche de virus rabique isolée d'une autre espèce puisqu'il semblait *a priori* logique qu'un carnivore — le furet — soit plus réceptif qu'un lagomorphe — le lièvre — à l'inoculation d'un virus vulpin.

Cette relative résistance du furet au virus vulpin, associée à l'absence de réexcrétion de virus (voir § 4), pourrait expliquer le nombre réduit de diagnostics de rage portés sur le putois dans l'actuelle épidémie de rage en Europe : aucun diagnostic positif sur 16 putois examinés en Allemagne de 1962 à 1967 [11], 6 cas sur 120 en Suisse de 1967 à 1978 [9], et 11 cas sur 128 en France de 1971 à 1981 [10].

2) CONCERNANT LES SYMPTOMES ET LES LÉSIONS

Si l'absence de *lésions* macroscopiques est une notion classique en matière de rage, les *symptômes* de la maladie, pour chaque espèce, sont moins prévisibles.

Les furets enrégés ont, dans nos essais, montré moins de signes cliniques caractéristiques d'une atteinte du système nerveux central qu'il n'en est généralement rapporté chez d'autres carnivores, domestiques ou sauvages.

Les putois enrégés présentent, par ailleurs, des symptômes extrêmement frustes, contrairement à ceux observés chez d'autres mustélidés volontiers agressifs, tels que les martres et les fouines [10].

3) CONCERNANT LES REACTIONS IMMUNITAIRES HUMORALES

Les réactions humores (production d'anticorps neutralisants) sont restées très discrètes, voire nulles, chez la plupart des sujets survivants, n'atteignant un seuil significatif (plus de 0,1 Unité internationale) que chez 3 sujets. Chez ces derniers, comme nous l'avons précédemment observé chez le lièvre, il est logique de penser que l'infection rabique a pu être maîtrisée par une réaction immunitaire efficace, et que ces trois animaux auraient pu résister à une contamination ultérieure par une forte quantité de virus.

4) CONCERNANT LA PRESENCE ET LE TITRE DU VIRUS RABIQUE DANS LES CENTRES NERVEUX ET LA GLANDE SALIVAIRE

Le titre de virus dans la *corne d'Ammon* est paradoxalement plus proche de celui déterminé chez le renard ($10^{4,57} DL_{50}/i.c./souris$) que de celui reconnu chez le lièvre, dont les titres étaient très variables. Cette régularité du titre est sans doute à mettre au compte de la régularité des durées de la phase clinique chez les deux carnivores, ce qui n'a pas été observé chez le lièvre.

Le fait le plus significatif, sur le plan épidémiologique, est certainement l'absence totale de réexcrétion du virus rabique « vulpin » dans les *glandes salivaires* sous-maxillaires du furet. Si l'on admet que le

putois a la même réaction que le furet, ce fait expérimental permet de penser que cette espèce se comporte en « cul-de-sac » dans l'épizootie selvatique actuelle.

IV. — RESUME

Dans le but de vérifier la sensibilité du furet - *Mustela (putorius) furo* - à la rage, et le rôle éventuel d'une espèce sauvage proche, le putois (*M. putorius*), dans l'actuelle enzootie, des inoculations intramusculaires de virus rabique d'origine vulpine ont été réalisées sur cinq groupes de huit animaux.

Chez les sujets ayant reçu différentes quantités d'une suspension de glandes salivaires de renard enragé, titrant de $10^{0,5}$ à $10^{3,7}$ doses létales 50 p. 100 souris par voie cérébrale (DL_{50} /i.c./s.), la mortalité est apparue proportionnelle à la quantité de virus reçue, la dose nécessaire pour tuer 50 p. 100 des furets correspondant à $10^{4,7}$ DL_{50} /i.c./s.

Les délais de mortalité étaient également proportionnels à la dose de virus reçue et variaient de 16 à 87 jours. Les symptômes de la maladie étaient très discrets (inquiétude, apathie, parésie), la maladie évoluant en 2 à 7 jours. Les lésions macroscopiques observées n'étaient pas pathognomoniques. Les lésions histologiques de la maladie (corps de Negri) n'étaient observées que chez 2 sujets sur 11 reconnus enragés à l'épreuve de l'immunofluorescence ou de l'inoculation aux souris. Les réactions immunitaires humores des animaux survivants étaient rares ou faibles.

Les onze sujets morts de rage n'ont pas excrété de virus dans leurs glandes salivaires sous-maxillaires.

MOTS-CLÉS : rage - renard - furet - putois - épidémiologie.

Ferret (*Mustela (Putorius) furo*) experimental rabies. Sensibility. Symptoms. Virus excretion, by J. BLANCOU, M. F. A. AUBERT and M. ARTOIS.

Researched on 40 animals, mortality seemed to be proportional to the amount of virus given: ferret DL_{50} being equal to $10^{4,7}$ DL_{50} i.c. mouse.

Symptoms are not numerous, there are no lesions. Negri's bodies were to be seen only on 2 animals out of 11 that were sick with rabies.

The sick animals did not excrete virus by their salivary glands. The survivors had only few and low neutralizing antibodies rates.

KEY-WORDS : rabies - fox - ferret - fitchet - epidemiology.

Experimentelle Tollwut beim Frettchen (*Mustela putorius*). Empfindlichkeit. Symptome. Virus Exkretion, von J. BLANCOU, M. F. A. AUBERT und M. ARTOIS.

Nach einem Versuch bei 40 Tieren wurde festgestellt, dass die Mortalität im Verhältnis zur Virusmengeaufnahme steht, die Frettchen DL_{50} ist $10^{4,7}$ I.C./Mause DL_{50} .

Die Symptome sind unentwickelt und es erscheinen keine Läsionen. Nur bei 2 von den 11 tollwütigen Tieren konnte man die Negri Körperchen sehen.

Die tollwütigen Tiere scheiden keine Viren durch die Speicheldrüsen aus. Die Überlebenden zeigten nur geringe und seltene neutralisierende Antikörper.

STICHWÖRTER : Tollwut - Fuchs - Frettchen - Illis - Epidemiologie.

Rabia experimental del hurón (*Mustela (Putorius) furo*). Sensibilidad. Síntomas. Excreción del virus, por J. BLANCOU, M. F. A. AUBERT y M. ARTOIS.

Buscada en 40 animales, la mortalidad apareció proporcional a la cantidad de virus recibida, siendo el DL_{50} hurón igual a $10^{4,7}$ DL_{50} /i.c./ratón.

Las síntomas de la enfermedad son toscos, la lesiones nulas. Cuerpos de Negri se veían sólo en 2 animales entre 11 reconocidos como rabiosos.

Los animales rabiosos no excretaron virus por las glándulas salivares. Los animales sobrevivientes no tenían más que tazas escasas y bajas de anticuerpos neutralizantes.

PALABRAS-CLAVES : rabia - zorra - hurón - turón - epidemia.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] BAER (G. M.): The natural history of rabies. Academic Press, New York, San Francisco, London, 1975, 1, 454 p. — [2] BLANCOU (J.), AUBERT (M. F. A.) et LOUZIS (L.): Rage expérimentale du lièvre européen (*Lepus capensis*). Sensibilité - Symptômes - Excrétion du virus. *Revue Méd. vét.*, 1981, 132, 1, 33-39. — [3] BLANCOU (J.) et SAMUDIO (A.): Echec de l'infection rabique expérimentale de la buse variable (*Buteo buteo*). Conséquences épidémiologiques. *Revue Méd. vét.*, 1979, 130, 3, 427-435. — [4] BLANCOU (J.), AUBERT (M. F. A.), ANDRAL (L.) et ARTOIS (M.): Rage expérimentale du renard roux (*Vulpes vulpes*). Sensibilité selon la voie d'infection et la dose infectante. *Revue Méd. vét.*, 1979, 130, 7, 1001-1015. — [5] FORSTER (U.): Zur Frage der Adaptationsfähigkeit von zwei in Mitteleuropa isolierten Tollwutvirusstämmen an eine domestizierte und zwei wildlebende Spezies. Ein Beitrag zur Epidemiologie der Tollwut. 4. Mitteilung: Übertragungsversuche an Frettchen mit einem Nagerisolat. *Zentbl. Vet. Med.*, 1979, 26 B, 29-38. — [6] KAPLAN (M. M.) et KOPROWSKI (H.): La rage. Techniques de laboratoire, 3^e éd. Organisation Mondiale de la Santé, Genève, 1974, 379 p. — [7] PARKER (R. L.) et WILSNACK (R. E.): Pathogenesis of skunk rabies virus: quantitation in skunks and foxes. *Am. J. vet. Res.*, 1966, 27, 116, 33-38. — [8] SIKES (R. K.): Pathogenesis of rabies in wildlife. 1. Comparative effect of varying doses of rabies virus inoculated into foxes and skunks. *Am. J. vet. Res.*, 1962, 23, 1042-1047. — [9] STECK (F.) et WANDELER (A.): The epidemiology of fox rabies in Europe. *Epid. Rev.*, 1980, 2, 71-96. — [10] SYKES-ANDRAL (M.): Comportement des animaux sauvages enragés étudiés au Centre National d'Etudes sur la Rage. *Comp. Immunol. Microbiol. Infect. Dis.*, 1982 (à paraître). — [11] ULBRICH (F.): Tollwut bei Mustellidae (Marderartige). *Mh. Vet. Med.*, 1969, 20, 780-782. — [12] Viral Diseases Division, Bureau of Epidemiology, « Pet ferrets and rabies », in C.D.C. Veterinary Public Health Notes, Atlanta, Georgia, October 1980, 1-2.

RECHERCHE

379

INFESTATION EXPÉRIMENTALE PAR UN VIRUS RABIQUE D'ORIGINE VULPINE DU RATON LAVEUR (*Procyon lotor*) INTRODUIT EN EUROPE (1)

par M. Artois, Marie-José Duchêne, M.F.A. Aubert
et J. Blancou*
avec la collaboration technique de Jacqueline Bailly,
Marie-José Barrat, Eveline Cain et Myriam Selve

RÉSUMÉ - En vue de déterminer la sensibilité du Raton laveur européen (*Procyon lotor*) à la rage et ses conséquences épidémiologiques possibles, 14 animaux ont été infectés par voie musculaire. Huit d'entre eux sont morts après inoculation de doses variables de virus vulpin. La dose mortelle pour le Raton laveur a été évaluée à environ 10^4 DL50/ic/souris (Dose Létale 50 p. cent souris par voie cérébrale). L'observation des symptômes a confirmé les descriptions des auteurs américains : anorexie, incoordination motrice et parfois agressivité.

La présence de virus dans les glandes salivaires sub-mandibulaires de cinq sujets morts de rage a été démontrée : le titre de ce virus variait de $10^{2.3}$ à $10^{4.5}$ DL50/ic/souris.

Dans les centres nerveux (cervelet, bulbe rachidien, corne d'Ammon) ce titre variait de $10^{1.4}$ à $10^{4.3}$ DL50/ic/souris et n'était pas significativement différent de celui rapporté chez les renards.

Les titres d'anticorps étaient également variables (0 à 0,42 Unités Internationales) selon les individus et non liés à leur survie ou délais de mortalité.

Les auteurs concluent à la résistance bien supérieure (10^4 à 10^5 fois) du Raton laveur par rapport au Renard donc à l'improbabilité de contamination de la colonie européenne par le virus vulpin.

Mots clés : Rage - Raton laveur - Infestation expérimentale.

Rec. Méd. Vét., 1989, 165, (4), 379-382

INTRODUCTION

Le risque de voir apparaître des foyers de rage du Raton laveur en Europe ne doit pas être complètement ignoré, pour plusieurs raisons : tout d'abord cette forme épidémiologique revêt une grande importance dans les états américains de la côte Sud-Est (Floride, Georgie, Alabama et Caroline du Sud) (13) d'où elle a essaimé, probablement à la suite d'introductions malencontreuses (12) vers des états plus « septentrionaux » : Virginie, Pennsylvanie ; ensuite parce que la présence du Raton laveur est attestée de façon certaine dans plusieurs pays d'Europe et notamment en France, dans les environs de Laon (7). Toutefois, cette éventualité dépend du risque de contagion créé par la rencontre du virus européen d'origine vulpine avec cette « nouvelle » espèce-hôte.

La sensibilité du Raton laveur à un virus d'origine vulpine avait déjà été testée en Amérique à une époque où la rage vulpine l'emportait largement sur les rages de la Moufette rayée (*Mephitis mephitis*) et du Raton laveur (11 in 10, 3). Mais compte tenu des incertitudes qui peuvent subsister tant sur la

similarité des variétés de ratons laveurs européens et américains que sur l'analogie des deux souches de virus rabique vulpin (américaine et européenne), il était nécessaire d'explorer la sensibilité de ce *Procyonid* introduit, au virus qu'il est susceptible de rencontrer en Europe. La présente note a pour but de donner les résultats de cet essai.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Animaux

Ratons laveurs : Quatorze ratons laveurs (*Procyon lotor* Linné, 1758) ont été capturés** dans le département de l'Aisne. L'âge exact des animaux était inconnu sauf pour 2 sujets nés en captivité. Tous ces animaux étaient logés en cages individuelles grillagées de 2 x 2 x 1 mètres dans les conditions décrites pour les renards (1).

Souris IOPS de souche OF1, femelles âgées de 3 à 4 semaines pour le titrage des virus ou des sérums, provenant de l'IFFA CREDO, 69210 l'Arbresle (France).

* Centre National d'Etudes Vétérinaires et Alimentaires, Laboratoire d'Etudes sur la Rage et la Pathologie des Animaux Sauvages, B.P. 9, 54220 Malzeville, France.

(1) Manuscrit reçu le 4 février 1989, accepté le 15 mars 1989.

** Piégeage réalisé sous la direction de M. Liénart, agent technique de la Fédération des Chasseurs de l'Aisne, à Laon que nous remercions très vivement.

Virus

La souche sauvage d'épreuve était constituée de glandes salivaires de renards morts de rage naturelle (GS7) et préparées dans les conditions décrites par Blancou et coll. (4).

La souche Challenge Virus Standard (CVS) a été utilisée pour le titrage des anticorps neutralisants dans les sérums prélevés (titres exprimés en DL50 i.c. souris) selon les méthodes recommandées par l'OMS (9).

MÉTHODES

Protocole général de l'expérience

Les animaux ont d'abord subi une période de quarantaine et d'adaptation en captivité qui permet de garantir que les individus étaient tous âgés de plus de 6 mois. Au cours de cette période, ils ont été observés (comportement, poids, mensurations etc...) et ont fait l'objet d'une prise de sang pour rechercher la présence éventuelle d'anticorps rabiques, qui auraient signé un contact antérieur avec le virus. Cette recherche a été négative chez les quatorze animaux.

Les animaux ont ensuite été répartis en groupes de deux sujets, identifiés par numérotation individuelle puis ont été inoculés avec différentes doses de virus rabique sauvage vulpin « GS7 ». La répartition et la dose de virus reçue sont rapportées au tableau I. Ils ont été inoculés (après anesthésie à l'« Imlalgène 500 ») dans la profondeur du muscle de la nuque. L'inoculum était constitué par 1 ml de la suspension du virus GS7 dont le titre a été déterminé aussitôt après utilisation par inoculation intra-cérébrale à la souris.

Suivi des réactions des animaux inoculés par le virus vulpin

Il a été effectué à trois niveaux :

- clinique : observation quotidienne des animaux permettant de noter les délais d'incubation et de mortalité ainsi que les symptômes de la rage.
- sérologique : titrage des anticorps rabiques spécifiques 14 puis 21 jours après l'inoculation. Les titres ont été déterminés par les techniques de séro-neutralisation sur souris recommandées par l'OMS (9) et exprimés en UI/ml de sérum.
- virologique : le virus rabique vulpin a été recherché et titré dans les centres nerveux et les glandes salivaires des sujets trouvés morts. Ces titrages sont effectués par inoculation intracérébrale à la souris de 3-4 semaines selon les techniques recommandées par l'OMS (9) et les titres sont exprimés en logarithme du nombre de Doses Létales 50 par voie intracérébrale pour la souris (log DL50/ic/souris).

RÉSULTATS

Les résultats rassemblent les observations effectuées au cours de deux expériences successives et présentées au tableau I et la figure 1.

Observations cliniques

L'observation quotidienne des animaux inoculés n'a pas permis de remarquer de symptomatologie

spectaculaire, ni particulière aux ratons laveurs. Les signes cliniques de la rage chez cette espèce nous ont paru, en fait, assez proches de ceux rapportés chez le Renard (8). Nous avons observé des prodromes (anorexie) chez tous les sujets, puis des signes de nervosité (et d'agressivité si on provoque l'animal malade, (photos 1 et 2) puis des signes de prostration avec paralysie dans certains cas.

On remarquera que les délais d'incubation sont d'autant plus courts que la dose de virus inoculée était plus élevée et que le taux de mortalité dépend également de cette dose (voir figure 1). La dose létale pour 50 p. 100 des ratons laveurs inoculés par voie musculaire est approximativement de 10^4 doses létales 50 p. cent par voie intracérébrale pour la souris (DL50/ic/souris).

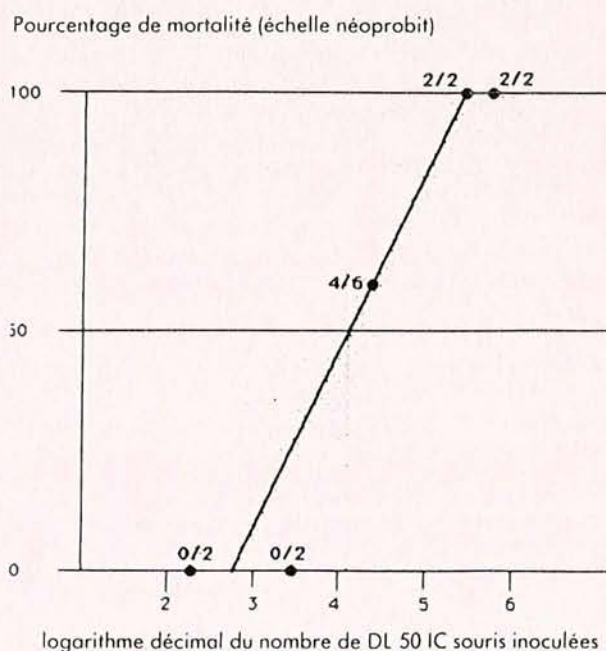
Les titres d'anticorps

Ils furent déterminés chez les animaux malades, morts ou survivants euthanasiés : ces titres sont rapportés au tableau I. Ils indiquent que la réponse des ratons laveurs a été de type « tout ou rien » : soit que l'animal ait été infecté et ait succombé à la maladie, malgré les anticorps post-infectieux, soit que le virus n'ait pas réussi à « marquer » l'organisme ni par l'infection, ni par une réaction immunitaire...

Les titres du virus rabique vulpin

Retrouvés (*post-mortem*) dans les centres nerveux des ratons laveurs morts de rage (tableau I), les titres du virus rabique vulpin n'étaient pas significativement différents de ceux observés chez les renards inoculés avec le même virus. Dans les glandes salivaires du Raton laveur n° 072 et 171, les titres en virus étaient de $10^{2.9}$ et $10^{3.66}$ DL50/ic/souris. Ces titres ne sont pas non plus significativement différents de ceux des renards inoculés avec la même dose de virus.

FIG. 1 - Régression du pourcentage de ratons laveurs morts de rage sur la quantité de virus rabique sauvage inoculé par voie musculaire.





Photos 1 et 2 — Raton laveur enragé - Posture de menace en réponse à une stimulation par l'homme et lésions cutanées suite à des crises d'agressivité.



DISCUSSION

La sensibilité des ratons laveurs à l'inoculation musculaire du virus apparaît beaucoup plus faible que celle des renards, puisque les seuls animaux morts de rage ont été ceux inoculés avec les doses de virus vulpin les plus élevées. Cette sensibilité se situe donc à un des niveaux les plus bas dans l'échelle des sensibilités établies à ce jour (5).

Cette faible sensibilité confirme les résultats publiés au Canada par Black et Lawson (3) inoculant plusieurs Carnivores sauvages canadiens avec une souche de virus rabique isolée du Renard roux, ils ont rapporté les doses virales infectieuses 50 p. cent respectives suivantes :

— pour le Renard roux américain (*Vulpes vulpes fulva*) = 12,5 DL50/ic/souris

— pour le Raton laveur (*Procyon lotor*) = 794 000 DL50/ic/souris

Les anticorps rabiques des deux sujets morts de rage sont présents à un titre relativement élevé (0,2 et 0,42 Unités Internationales au moins) ce qui confirme les difficultés du virus rabique à vaincre la résistance naturelle des deux animaux. L'absence totale d'anticorps chez les autres ratons laveurs confirme, elle, que le virus rabique vulpin n'a pas réussi à se multiplier dans les myocytes (au point d'inoculation du virus) faute de récepteurs spécifiques de ce virus (6).

Cette moindre sensibilité du Raton laveur peut s'expliquer par la nature du virus rabique vulpin. Adapté par de multiples passages successifs sur le Renard en Europe (de 1938 à nos jours) ou en Amérique du Nord (de 1947 à nos jours), il présente un pouvoir pathogène exarçerbé pour cette espèce. Cette adaptation, par sélection naturelle, des mutants les plus pathogènes pour le Renard, a pour corollaire, une perte de pouvoir infectieux pour les

TABEAU I - Mortalité, morbidité, titres en anticorps sériques et titres de virus rabique dans différents organes de 14 ratons laveurs inoculés avec un virus rabique d'origine vulpine (souche GS7).

Numéro	Sexe	Dose de virus inoculés*	Délais (en jours)		Titre en anticorps (UI/ml)**	Titres du virus				
			incubation	mortalité		1	2	3	4***	
071	M	5,76	23	24	0,42	à J21	1,44	1,44	n.d.	
072	F		18	19	0,19	à J21	3,01	3,68	2,96	2,9
171	M	5,43	17	18	0	à J21	2,61	2,52	2,65	3,66
172	F		23	25	0	à J21	4,30	3,88	3,82	2,28
C1	M	4,36	17	19	0	à J14	3,01	2,81	1,88	2,34
C2	M		20	21	0	à J14	2,78	1,43	0,80	n.d.
C3	M		21	22	n.d.		1,88	1,79	n.d.	n.d.
C4	F		21	survivant****	0	à J21	—	—	—	—
C5	F				0	à J14	1,45	1,75	2,05	4,53
C6	M				0	à J24	—	—	—	—
031	M	3,46	survivant		0	le jour du sacrifice	—	—	—	—
032										
0421	M	2,26	survivant		0	le jour du sacrifice	—	—	—	—
0422	F									

n.d. : non déterminé (impossibilité matérielle)

* Exprimée en logarithme décimal du nombre de doses létales 50 p. cent pour les souris inoculées par voie intracérébrale (DL50/ic/souris)

** Exprimés en Unités Internationales (UI) déterminées par séroneutralisation sur souris en comparaison du sérum étalon fourni par l'Organisation Mondiale de la Santé (O.M.S.)

*** 1 : Corne d'Ammon ; 2 : Cervelet ; 3 : Bulbe rachidien ; 4 : Glande salivaire sub-mandibulaire

**** Les animaux survivant 150 jours après l'inoculation ont été euthanasiés.

autres espèces (2, 5). Dans le cas particulier de la France, cette résistance naturelle du Raton laveur pourrait expliquer pourquoi la population de l'Aisne n'a pas encore été touchée par l'actuelle épidémie de rage vulpine. Toutefois, il n'est pas exclu qu'un Raton laveur puisse être un jour atteint de rage à la suite de morsures particulièrement graves par un Renard. Dans ce cas, l'adaptation de ce virus à ce *Procyonid*, quoique difficile (puisqu'elle nécessite plusieurs passages successifs à d'autres sujets de l'espèce) n'est pas exclue. Ceci semble avoir été le cas aux États-Unis.

Les symptômes de la rage expérimentale du Raton laveur ne nous sont pas apparus très diffé-

rents de ceux observés chez d'autres animaux sauvages inoculés avec la même souche de virus rabique d'origine vulpine. Par ailleurs, les ratons laveurs enrégés, soit naturellement, soit expérimentalement, en Amérique du Nord avaient un comportement analogue.

Le virus : Ce travail permettant une comparaison entre deux situations épidémiologiques voisines, l'Europe et l'Amérique du Nord, souligne enfin l'homologie des couples vecteurs/virus vulpin, sans toutefois répondre à la question de savoir s'il s'agit d'une simple convergence résultant de pressions sélectives semblables ou si les virus vulpins d'Amérique et d'Europe ont une origine commune ?

Bibliographie

- (1) ARTOIS (M.) et coll. - Contribution à l'étude de la biologie du renard roux (*Vulpes vulpes*). Note 1: Elevage expérimental en captivité restreinte. *Rev. Méd. Vét.*, 1982, 133, (4), 249-262.
- (2) ARTOIS (M.) - Les animaux sauvages vecteurs de rage : le point des connaissances actuelles. in « Pasteur et la rage ». *Inf. Tech. Serv. Vét.*, 1985, (92-95), 73-95.
- (3) BLACK (J.G.) and LAWSON (K.F.) - Sylvatic studies in the silver fox (*Vulpes vulpes*). Susceptibility and immune response. *Can. J. Comp. Med.*, 1970, 34, 309-311.
- (4) BLANCOU (J.) et coll. - Rage expérimentale du renard roux (*Vulpes vulpes*). I. Sensibilité selon la voie d'infection et la dose infectante. *Rev. Méd. Vét.*, 1979, 130, 1001-1015.
- (5) CHANTAL (J.) et BLANCOU (J.) - Le virus rabique. in « Pasteur et la rage ». *Inf. Tech. Serv. Vét.*, 1985, (92-95), 281-292.
- (6) CHARLTON (K.M.) - The pathogenesis of rabies. In Campbell (J.B.) and Charlton (K.M.), Rabies, 101-150. Kluwer Academic Publishers, Boston, 1988.
- (7) DUCHENE (M.J.) et ARTOIS (M.) - Les carnivores introduits : chien viverrin (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834) et raton laveur (*Procyon lotor*

- Linnæus, 1758). *Encyclopédie des Carnivores de France, Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères*, Bohallard, 1988, (4-6), 49 p.
- (8) GEORGE (J.P.) et coll. - Description clinique de la rage du renard. Étude expérimentale. *Rev. Méd. Vét.*, 1980, 131, (2), 153-160.
- (9) KAPLAN (M.M.) et KOPROWSKI (H.) - La rage. Techniques de laboratoire, 3e éd. *Organisation Mondiale de la Santé*, Genève, 1974.
- (10) MACLEAN (R.G.) - Raccoon rabies. In Baer (G.M.), The natural history of rabies, 53-77. Academic Press, New York, 1975, 2.
- (11) SIKES (R.K.) and TIERKEI (E.S.) - *Proc. 65th Ann. Meet. U.S. Livestock Scien. Assoc.*, 1962, 1-5.
- (12) SMITH (J.S.) et coll. - Antigenic characteristics of isolates associated with a new epizootic of raccoon rabies in the United States. *J. Infect. Dis.*, 1984, 149, (5), 769-774.
- (13) SMITH (J.S.) and BAER (G.M.) - Epizootiology of rabies : the Americas. In Campbell (J.B.) and Charlton (K.M.), Rabies, 267-299. Kluwer Academic Publishers, Boston, 1988.
- (14) WINKLER (W.G.), SHADDOCK (J.S.) and BOWMAN (C.) Rabies virus in salivary glands of raccoons (*Procyon lotor*). *J. Wildl. Dis.*, 1985, 21, (3), 297-298.

Experimental infection of raccoons (*Procyon lotor*) introduced into Europe by rabies virus of fox origin

by M. ARTOIS, Marie-José DUCHENE, M.F.A. AUBERT and J. BLANCOU

Infestacion experimental por un virus rabico de origen vulpino del Raton lavador (*Procyon lotor*) introducido en Europa

por M. ARTOIS, Marie-José DUCHENE, M.F.A. AUBERT y J. BLANCOU

SUMMARY

In order to determine the reaction of the European raccoon (*Procyon lotor*) to rabies, and also the possible epidemiological consequences 14 animals were subjected to intra-muscular infection. Eight of them died after inoculation with various amounts of the fox virus. The fatal dose for raccoons was estimated at approximately 10^4 D.L.50/ic mouse (lethal dose 50 % mouse per intra-cerebral administration). The observation of the symptoms confirmed the finding of American authors : anorexia, lack of motor co-ordination and occasional aggressivity. The presence of the virus in the sub-mandibular salivary glands of 5 subjects that died of rabies was proven : the presence of the virus varied from $10^{-2.5}$ to $10^{-4.5}$ D.L.50/ic mouse. In the nerve centres (cerebellum, the medulla, the hippocampus, Ammon's horn), the presence varied from $10^{-1.4}$ to $10^{-4.5}$ D.L.50/ic mouse and was in no significantly different from that found in foxes. The presence of antibodies also varied (0 to 0.42 I.U.) from one animal to the next, and was not linked to their survival or mortality. The authors conclude that the significantly higher survival rate (10^{-4} TO 10^{-5}) of the Raccoon means it is unlikely that the European colony will become infected by the fox virus.

Key words : Rabies - Raccoon - Experimental infection.

RESUMEN

En vistas de determinar la sensibilidad del Raton lavador europeo (*Procyon lotor*) a la rabia y las consecuencias epidemiológicas posibles, se infestaron 14 animales por vía intramuscular. Ocho de ellos murieron luego de la inoculación de dosis variables de virus vulpino. La dosis mortal para el Raton lavador fue evaluada a aproximadamente 10^4 D.L.50/ic lauchas (Dosis Letal 50 % lauchas vía cerebral). La observación de los síntomas confirmó las descripciones de los autores americanos : anorexia, incoordinación motriz y a veces, agresividad. La presencia del virus en las glándulas salivales sub-mandibulares de cinco sujetos muertos de rabia pudo ser demostrada. El título de virus variaba entre $10^{-2.5}$ y $10^{-4.5}$ D.L.50/ic lauchas. En los centros nerviosos (cerebelo, bulbo raquídeo, cuerno de Ammon) el título variaba de $10^{-1.4}$ a $10^{-4.5}$ D.L.50/ic lauchas y no era significativamente diferente al observado en los zorros. Los títulos de anticuerpos se presentaron variables (0 a 0.42 U.I.) según los individuos, sin asociación con la supervivencia o plazo de mortalidad. Los autores concluyen que existe una resistencia superior (10^{-4} A 10^{-5} veces) del Raton lavador en relación al zorro y por lo tanto, una baja probabilidad de contaminación de la colonia europea por el virus vulpino.

Palabras claves : Rabia - Raton lavador - Infestacion experimental.

Revue Méd. vét., 1979, 130, 7, 1001-1015.

J. Blancou°
M. F. A. Aubert°
L. Andral°
M. Artois°

RAGE EXPERIMENTALE
DU
RENARD ROUX
(*VULPES VULPES*)

I. SENSIBILITE SELON LA VOIE D'INFECTION
ET LA DOSE INFECTANTE (*)

Le renard roux (*Vulpes vulpes*) est considéré comme un des animaux les plus sensibles à l'infection par le virus rabique [2] [3] [5] [14] [17]. Très rares ont cependant été les études consacrées à la détermination exacte de cette sensibilité selon les voies d'inoculation et les doses utilisées [3]. Or, de ces voies et de ces doses, dépendent la mesure précise d'un état de résistance éventuelle à la rage (en particulier après vaccination) et la connaissance pratique des délais d'incubation de la rage (en particulier après morsure infectante).

C'est dans le but d'éclairer ces deux points, aussi importants en matière de *prophylaxie* que d'*épidémiologie*, qu'a été entreprise l'étude dont les résultats sont rapportés dans cette note.

(°) Centre National d'Etudes sur la Rage, 54220 Malzeville.

(*) Avec la collaboration technique de M^{mes} J. GEORGE et M. J. P. GEORGE.

1002

BLANCOU (J.) ET COLLABORATEURS



FIGURE 1: Inoculation expérimentale de virus rabique par voie orale.
(Cliché O. ROBOLY - E.I.D. - C.N.E.R.).

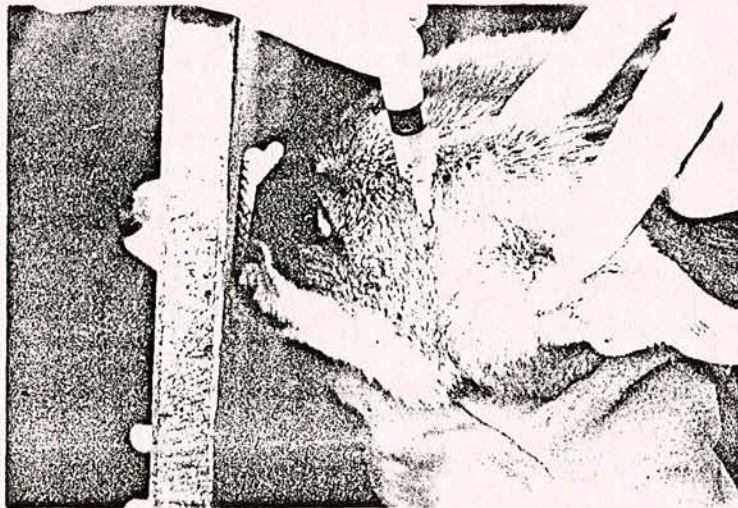


FIGURE 2: Inoculation expérimentale de virus rabique par voie intramusculaire.
(Cliché O. ROBOLY - E.I.D. - C.N.E.R.).

I. — MATERIEL ET METHODES

A) MATERIEL

Outre le matériel de base nécessaire à ce type d'expérience, nous avons utilisé :

— *Animaux d'expérience*

- *Renards* : 60 renards roux, obtenus par déterrage et élevés jusqu'à l'âge de 18 mois en cages individuelles. Nombre de ces animaux étaient les sujets témoins d'expériences précédemment réalisées pour la vaccination du renard par voie orale [8].
- *Souris* : Les sujets utilisés pour les différents titrages de virus ou de sérums sont des souris indemnes d'organismes pathogènes spécifiques (Souche OF1, IFFA-CREDO, 69210 Saint-Germain-sur-l'Arbresle, France).

— *Souche de virus rabique*

La souche de virus rabique utilisée est une souche « sauvage », employée sous forme d'un broyat (*) de glandes salivaires enragées, broyat réalisé après mélange à 20 p. 100 en eau distillée additionnée de 2 p. 100 de sérum de veau, centrifugé, homogénéisé et réparti en ampoules scellées.

Trois stocks distincts ont été utilisés, les deux premiers (stocks n° 1 et 2) étant conservés à -40°C , le dernier à -196°C (stock n° 3).

B) METHODES

— *Infection expérimentale du renard*

Les animaux, toujours manipulés sans anesthésie ou pré-anesthésie, ont été infectés par les deux voies qu'emprunte le plus généralement le virus lors de l'infection naturelle : la voie intramusculaire et éventuellement la voie orale.

- *Infection par voie orale*

Neuf renards ont reçu, par cette voie, 1 ml de l'inoculum rabique. Ce dernier est administré à l'aide d'une seringue de 2 ml prolongée par une canule plastique souple de 50 mm : l'extrémité de cette dernière est introduite entre les mâchoires du renard de façon à déposer l'inoculum sur la surface de la langue (Figure n° 1).

- *Infection par voie intramusculaire*

1 ml des différentes dilutions du virus est administré par voie intramusculaire dans la masse du muscle temporal avec des aiguilles de 25 mm, diamètre 5/8 (Figure n° 2).

— *Titrage des inoculums utilisés*

Une partie aliquote des inoculums utilisés, qu'ils soient purs ou dilués, a toujours été systématiquement conservée à 4°C et titrée par voie intra-cérébrale sur souris dans un délai maximum d'une heure après l'inoculation au renard. La méthode de titrage utilisée est celle de l'Organisation Mondiale de la Santé [9].

Dans le but d'uniformiser nos résultats avec ceux de la plupart des auteurs, les

(*) Sur broyeur VIRTIS 45, tournant à 45 000 tours/minutes, sous glace fondante.

1004

BLANCOU (J.) ET COLLABORATEURS

dilutions sont exprimées ici à partir de la glande salivaire elle-même, et non à partir de sa suspension à 20 p. 100 en ampoules telle que précédemment choisie [8].

Cet inoculum titrait, en moyenne, $10^{5,5}$ doses létales pour 50 p. 100 des souris lorsqu'il leur était inoculé par voie intra-cérébrale sous le volume de 0,03 ml (« DL₅₀ i.c. » souris).

— *Observation des animaux inoculés*

Tous les sujets inoculés sont observés individuellement et quotidiennement durant 80 jours au moins après inoculation.

— *Recherche du virus rabique post-mortem*

Afin d'authentifier l'étiologie rabique de la mort, le virus a été systématiquement recherché et mis en évidence, sur le cadavre, au niveau de la corne d'Ammon, par immunofluorescence, inoculation à la souris et, dans certains cas, au niveau des glandes salivaires par inoculation à la souris ou coupe à congélation selon les méthodes précédemment décrites [15].

— *Titrage des anticorps*

Les anticorps neutralisant le virus rabique sont recherchés dans le sang des animaux survivants ou morts : dans ce dernier cas, c'est le sang du cœur qui est prélevé. Le titrage est effectué par la méthode de séro-neutralisation sur souris [9].

— *Technique d'analyse statistique*

Le titre des suspensions virulentes a été évalué selon la technique des Probits de BLISS, précédemment rapportée [8].

II. — RESULTATS

A) EVOLUTION CLINIQUE DE LA RAGE EXPERIMENTALE

Quelle que soit la voie d'inoculation du virus, la rage évolue toujours selon le même processus général.

— *Prodromes*

Ils sont généralement constitués par un changement de comportement de l'animal, une perte d'appétit et parfois des plaintes, surtout nocturnes. (La température rectale n'a pas été relevée).

— *Phase d'état*

Le changement de comportement s'accroît. Les renards sauvages enragés (qui, en temps normal, craignent l'homme) perdent la notion de distance de fuite et cherchent à mordre l'objet qui leur est présenté. Cette tendance à mordre ne se mue en agressivité caractérisée que dans des cas assez rares. Mais, dans ce dernier cas, la forme « furieuse » est spectaculaire, les animaux pouvant déchirer les tôles de fer de leur cage et se briser les dents ou la mâchoire sur les abreuvoirs de béton.

Dilution du virus d'épreuve	Nombre de DL ₅₀ i.c. souris inoculées (intervalle de confiance 0,05)	Date des premiers symptômes	Date de la mort	Délai moyen de mortalité
10 ⁻⁴	330 < 525 < 840	J 15	J 16	19 jours
		J 15	J 17	
		J 15	J 22	
		J 16	J 19	
		J 19	J 21	

TABLEAU 1: Inoculum virulent du stock n° 1 administré par voie intramusculaire (1 ml) à cinq renards au jour J 0.

Dilution du virus d'épreuve	Nombre de DL ₅₀ i.c. souris inoculées (intervalle de confiance 0,05)	Date des premiers symptômes	Date de la mort	Délai moyen de mortalité
10 ^{-3,7}	1700 < 3300 < 5900	J 13	J 15	18,8 jours
		J 14	J 21	
		J 15	J 19	
		J 16	J 19	
		J 18	J 20	

TABLEAU 2: Inoculum virulent du stock n° 2 administré par voie intramusculaire (1 ml) à cinq renards au jour J 0.

□ 1 RENARD

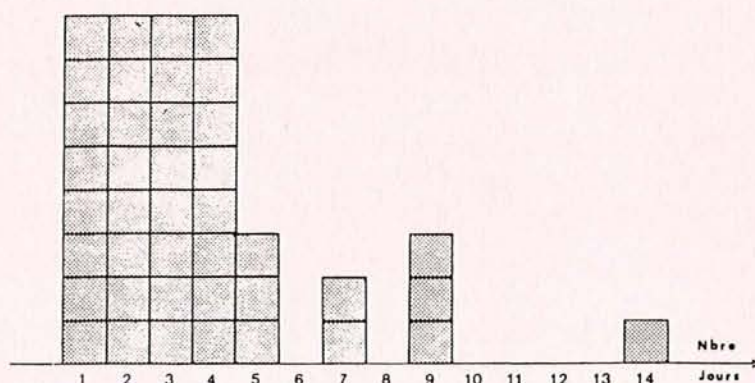


FIGURE 3: Durées de la phase clinique de la maladie (en jours), chez 43 renards inoculés par voie intramusculaire avec des doses variées de virus rabique sauvage.

En fait les troubles nerveux sont surtout locomoteurs : c'est le train arrière qui est le premier atteint, gênant l'animal lorsqu'il veut se dresser sur ses postérieurs pour atteindre les objets tendus. L'animal ne bave pas, mais il semble parfois avoir des troubles visuels. Par ailleurs, certains sujets mangent leurs excréments ou boivent leur urine, manifestent des épreintes violentes ou des efforts de régurgitation.

La procidence du corps clignotant est un signe très caractéristique de rage : elle survient souvent, tôt ou tard, chez le renard enragé. Elle est généralement unilatérale, du côté où a été inoculé le virus rabique, et souvent accompagnée de mydriase du même œil.

— *Phase finale*

La phase finale de la maladie peut survenir assez brutalement : l'évolution moyenne est de 3 à 4 jours, mais parfois le renard meurt dans la nuit sans aucun prodrome net.

Parfois, au contraire, l'agonie est longue et peut durer plusieurs jours. C'est la paralysie totale qui, accompagnée de conjonctivite, en est le signe le plus caractéristique : l'animal meurt en décubitus latéral, mâchoires souvent crispées sur un objet.

B) EVOLUTION DE LA RAGE CHEZ LES RENARDS INFECTES PAR VOIE INTRA-MUSCULAIRE

Les résultats sont rapportés dans les tableaux n^{os} 1, 2 et 3 et représentés par les figures n^{os} 3, 4 et 5.

— *Tableaux n^{os} 1, 2 et 3*

Ces tableaux indiquent, en fonction de l'inoculum d'épreuve, les délais d'apparition des premiers symptômes, et ceux de la mort, chez les animaux éprouvés avec les virus des stocks n^{os} 1, 2 et 3.

On constate que :

- les délais d'apparition des premiers symptômes varient de 13 à 50 jours, étant d'autant plus longs que l'inoculum est plus faible ;
- la durée de la phase clinique ne semble pas varier avec la dose : elle est de 1 à 14 jours (soit 89 heures, en moyenne).

— *Figure n^o 3*

L'histogramme de cette figure représente les durées totales de la phase clinique de la rage, chez 43 renards : on constatera que les durées les plus faibles sont les plus fréquentes, la distribution de l'histogramme étant nettement asymétrique.

RAGE EXPERIMENTALE DU RENARD ROUX

1007

Expé- rience	Dilution du virus d'épreuve	Nombre de DL ₅₀ i.c. souris (intervalle de confiance 0,05)	Nombre de renards	date des premiers symptômes	date de la mort	délai moyen de mortalité
I	10 ^{-3,65}	437 < 700 < 1148	5	J14	J16	18,6 jours
				J14	J18	
				J14	J18	
				J16	J21	
				J19	J20	
II	10 ^{-3,7}	1220 < 2870 < 6740	5	J14	J19	19,2 jours
				J15	J18	
				J17	J18	
				J17	J20	
				J20	J21	
	10 ⁻⁵	61 < 144 < 337	6	J15	J29	29,5 jours
				J24	J25	
				J24	J30	
				J26	J30	
				J26	J35	
				J27	J28	
				J26	J35	
				J36	J37	
	10 ^{-6,3}	3 < 7 < 17	5	J36	J38	39,6 jours
				J37	J41	
J41				J47		
J13				J17	17,4 jours	
J14				J17		
J14	J18					
J15	J17					
J15	J18					
III	10 ^{-6,3}	2 < 3,75 < 7	5	J24	J29	36 jours
				J28	J30	
				J31	J40	
				J41	J45	
				un renard a survécu		
	10 ^{-7,6}	0,01 < 0,09 < 0,33	5	J30	J31	41,3 jours
				J37	J40	
				J50	J53	
				deux renards ont survécu (80 jours d'observation)		
	10 ^{-8,9}	0,0005 < 0,005 < 0,016	5	les cinq renards ont survécu (80 jours d'observation)		

TABLEAU 3. Inoculum virulent du stock n° 3 administré par voie intramusculaire (1 ml) à 41 renards, au jour J0 au cours de trois expériences successives.

— Figure n° 4

L'analyse du tableau n° 3 démontrait que, pour une dilution donnée, le nombre de DL_{50} d'un inoculum n'a pas varié entre les expérimentations I, II et III : leurs intervalles de confiance se recouvrent largement. Cela autorise à regrouper les résultats des trois tableaux en une analyse statistique de régression (Figures n°s 4 et 5) où le titre des inoculums sera exprimé par la dilution (*) et la durée de l'évolution de la maladie estimée par le délai de mortalité, plus précis que le délai d'incubation.

Ce regroupement de données permet d'étudier, dans ce graphique, la régression du délai de mortalité sur la dilution de l'inoculum, c'est-à-dire le temps mis par le renard pour mourir selon la quantité de virus qui lui a été inoculée.

La relation est de la forme :

$$y = -6,6752 \quad x - 5,4162 \quad (a)$$

où y est le délai de mortalité en jours et x la dilution de l'inoculum en logarithme décimal.

On constatera que :

- Cette régression est hautement significative : le risque calculé est de l'ordre de 10^{-10} .
- La dispersion des délais de mortalité augmente avec la dilution de l'inoculum : ces délais varient d'autant plus que l'inoculum est faible.
- L'équation (a), étant limitée à notre cadre expérimental, ne peut rendre compte de mortalités éventuellement observables au-delà de 80 jours, mortalités observées par d'autres auteurs, à des dilutions inférieures ou supérieures (voir *infra*).

— Figure n° 5

Ce graphique figure la régression du pourcentage des mortalités sur la dilution de l'inoculum, c'est-à-dire la proportion de renards morts en fonction de la quantité de virus qui leur a été inoculée.

La relation est de la forme :

$$y = 1,2035 \quad x + 14,0681 \quad (b)$$

où y est le pourcentage de mortalité en unités probit et x la dilution de l'inoculum en logarithme décimal.

On constatera que :

(*) Il est préférable d'exprimer les titres d'inoculum en termes de dilution plutôt que de DL_{50} i.e. souris, étant donné que l'erreur commise en établissant cette dilution à partir d'un même stock homogène est plus faible que celle commise sur l'évaluation du nombre de DL_{50} contenues dans cet inoculum.

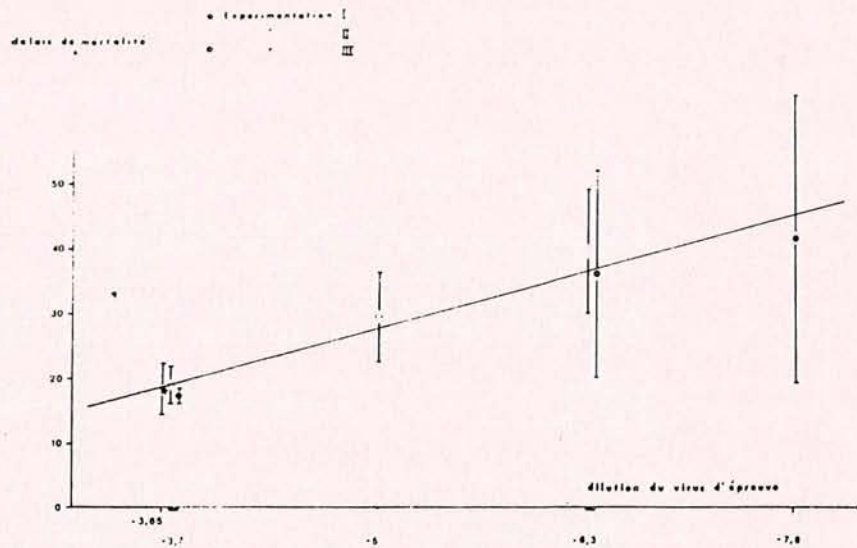


FIGURE 4 : Régression du délai de mortalité de rage sur la dilution de l'inoculum (virus rabique sauvage) administré par voie intramusculaire.

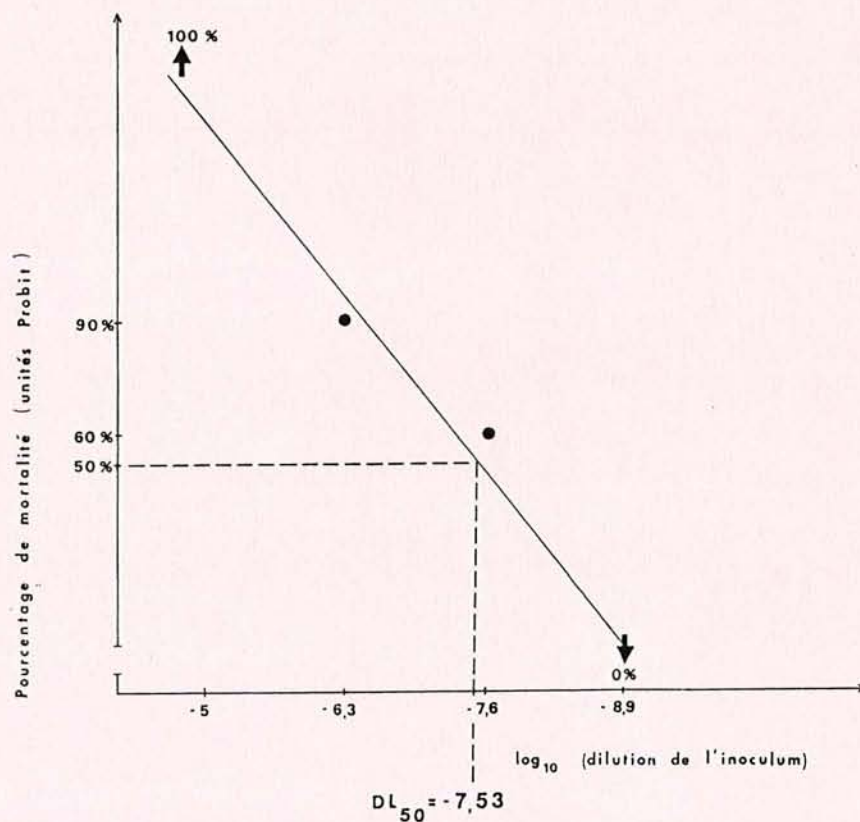


FIGURE 5 : Régression du pourcentage des mortalités de rage sur la dilution de l'inoculum (virus rabique sauvage) administré par voie intramusculaire.

1010

dilution

BLANCOU (J.) ET COLLABORATEURS

 $10^{-7,53 \pm 0,62}$

- La dose létale pour 50 p. 100 des renards par voie intramusculaire (DL_{50} i.m.) est de $10^{7,53 \pm 0,62}$ (au risque $\alpha = 0,05$).
- Cette « DL_{50} i.m » renard équivaut à environ 1/3 de DL_{50} i.c. souris, compte tenu du titre moyen de l'inoculum (*).
- En reportant la valeur de la « DL_{50} i.m » renard tirée de l'équation (b) et de l'équation (a), on peut estimer à environ 45 jours le délai dans lequel meurt un renard ayant reçu une « DL_{50} i.m ».

C) EVOLUTION DE LA RAGE CHEZ LES RENARDS INFECTES PAR VOIE ORALE

Les résultats sont rapportés dans le tableau n° 4 ; ayant été obtenus avec l'inoculum du stock n° 3, ils peuvent légitimement être comparés à ceux du tableau n° 3, obtenus avec ce même inoculum.

Dilution du virus d'épreuve	Nombre de DL ₅₀ i.c. souris inoculées (intervalle de confiance : 0,05)	Date des premiers symptômes	Date de la mort	Délai moyen de mortalité
10 ^{-0,7}	58000(141000)(340000)	J 16	J 20	40 jours
		J 18	J 31	
		J 21	J 25	
		J 26	J 28	
		J 30	J 32	
		J 52	J 55	
		J 69	J 89	
		deux renards ont survécu (400 jours d'observation)		

TABLEAU 4 : Inoculum virulent du stock n° 3 administré par voie orale (1 ml) à neuf renards au jour J 0.

On constatera, à l'occasion de cette comparaison, que :

- la moyenne des délais de mortalité par voie orale (40 jours) correspondrait à l'inoculation intra-musculaire de la dilution $10^{-0,8}$ selon l'équation (a) ;

(*) ou $\frac{1}{40\ 000}$ de « DL_{50} i.m » souris, l'inoculum utilisé titrant en moyenne $10^{1,6}$ DL_{50} i.m. chez cette espèce.

- la mortalité observée (7 renards sur 9) correspondait à l'inoculation de la dilution 10^{-9} selon l'équation (b) ;
- la durée de la phase clinique (2 à 20 jours) ne diffère pas significativement selon que l'épreuve est effectuée par voie orale ou intramusculaire.
- les délais de mortalité (20 à 89 jours) sont très variables, comme dans le cas d'infection par voie intramusculaire avec un inoculum faible, mais sans que cela préjuge d'un mécanisme pathogénique identique.

III. — CONCLUSION - DISCUSSION

L'étude des résultats, exposés dans les tableaux n^{os} 1, 2 et 3 ou par les figures n^{os} 2, 3 et 4, suggère les conclusions suivantes :

1) VOIE D'INOCULATION

— Les essais d'infection du renard par *voie orale* avaient rarement été tentés [3] [6] [11]. Les résultats du tableau n^o 4 confirment que cette voie est infectante, à partir d'un matériel riche en virus, 7 fois sur 9.

A la suite de cette infection, l'incubation est d'une durée très variable, imprévisible (16 à 69 jours dans nos essais). Cela tient probablement au fait que la quantité de virus capable de franchir la muqueuse est très variable selon les individus, contrairement à la quantité introduite par voie intramusculaire.

Par ailleurs, d'après les résultats du tableau n^o 4, on peut penser qu'il faut 1 260 000 à 1 585 000 fois plus de virus pour infecter un renard par voie orale que par voie intramusculaire ; cela en admettant que les mécanismes pathogéniques soient identiques, donc les droites « mortalités/doses » parallèles mais simplement décalées, ce qui n'est pas démontré.

La conséquence de cette conclusion est que, outre la contamination par morsure ou par aérosols (dans les terriers...), le renard peut fort bien s'infecter par ingestion de matières suffisamment virulentes telles que des cadavres d'animaux enrégés.

— Les essais d'infection par *voie intramusculaire* confirment que cette voie est extrêmement dangereuse, et toujours mortelle dès la dilution 10^{-5} .

2) DOSE INFECTANTE

La quantité de virus suffisante pour tuer un renard est extrême-

ment faible, cette espèce étant de ce fait considérée comme la plus sensible actuellement connue [3] [13].

Ainsi, dans nos essais, la DL_{50} déterminée par voie intramusculaire chez le renard ($10^{-5.5}$) ne peut plus être estimée directement par inoculation intracérébrale à la souris, confirmant ou dépassant les estimations antérieures de J. G. BLACK et coll. [5] [6]. Ces derniers avaient inoculé le virus dans le muscle crural, ce qui constitue une épreuve légèrement moins sévère que l'inoculation dans le muscle temporal [3]. Mais la contamination par morsure se faisant au niveau de la tête, d'après les observations de renards enrégés que nous avons pu faire, l'épreuve expérimentale doit logiquement être faite dans ces muscles craniens (*).

La comparaison entre la sensibilité du renard et celle d'autres espèces a été précédemment établie [3]. Nous rapporterons, pour l'illustrer, celle effectuée sur des buses et des furets, éprouvés avec le même stock virulent (n° 3) que les renards.

- Buse variable (*Buteo buteo*)

3 sujets sur 3 ont résisté à l'inoculation, dans le muscle pectoral, de 0,3 ml de la dilution $10^{-1.5}$ [7].

- Furet (*Mustela putorius domesticus*)

2 sujets sur 3 sont morts, en 30 à 35 jours, après l'inoculation dans le muscle crural de 1 ml de la dilution $10^{-3.5}$; aucune mort n'a été enregistrée aux dilutions supérieures...

3) DUREE D'INCUBATION

— *Expérimentalement*, la durée d'incubation est étroitement liée à la quantité de virus inoculé par voie intramusculaire (Cf. figure n° 4). A la limite, une quantité très faible de virus pourrait entraîner des durées d'incubation expérimentale extrêmement longues, telle que celle de 153 jours rapportée par R. K. SYKES [17], ou même probablement au-delà. L'observation fortuite de renards contractant la rage durant la période de quarantaine (et très probablement après vaccination par un vaccin mal inactivé) porte la durée d'incubation maximale actuellement rapportée à douze mois [16]. On imagine aisément que, lors de ces pauci-infections, le virus puisse « se mettre en sommeil », en attendant une défaillance de l'organisme-hôte [1].

Inversement, une quantité très élevée de virus peut raccourcir le délai de mortalité, mais avec un seuil minimum (logiquement dû aux « délais de route » de l'infection) qui s'établit actuellement à 10 jours

(*) Les autres voies parentérales restent dangereuses, ainsi qu'en témoigne l'accident survenu récemment lors de la vaccination de 1 522 renards à fourrure par un vaccin mal inactivé, mortel pour 9,6 p. 100 de l'effectif [10].

chez le renard [12], mais pourrait sans doute être encore abaissé, puisque celui du chien est de 6 jours [4].

— *L'infection naturelle* est suivie d'une incubation de durée très difficile à déterminer. Nous avons pu observer, à la suite d'une contamination naturelle fortuite, la mort du sujet contaminé 18 jours après le contact (dont 4 jours de la maladie). Cette observation confirme exactement celle faite par G. M. BAER [3], dans les mêmes conditions et les mêmes délais. La morsure d'un renard enragé équivaldrait donc, dans les cas rapportés, à environ 3 000 DL_{50} i.c. souris selon l'équation (a).

IV. — RESUME

Le virus rabique « sauvage », sous forme d'une suspension des glandes salivaires de renard enragé, a été inoculé à 60 renards roux par des voies et à des dilutions différentes :

- *Les symptômes* sont les mêmes quelles que soient la voie d'inoculation ou la dose.

- *Lors de l'infection intramusculaire :*

- La mortalité est proportionnelle à la quantité de virus inoculé : la « Dose

létale 50 p. 100 renards » est constituée par 1 ml d'une suspension à $\frac{1}{34\,000\,000}$

de glandes salivaires virulentes.

La quantité de virus nécessaire pour tuer le renard est proportionnellement très faible, contrairement à des espèces telle que la buse, le furet ou la souris : un tiers de la quantité de virus nécessaire pour tuer cette dernière par voie intra-cérébrale tue le renard par voie intra-musculaire.

- Le délai de mortalité est inversement proportionnel à la quantité de virus inoculé, selon une régression hautement significative : l'inoculation de la « dose létale 50 p. 100 renard » entraîne la mort des sujets éprouvés en 44 à 45 jours, après 3 à 4 jours de maladie.

- *Lors de l'infection par voie orale.*

- 7 renards sur 9 ont été contaminés, avec une dose de virus importante (141 000 DL_{50} i.c. souris) ;

- le délai de mortalité est très variable, de 40 jours en moyenne ;

- la dose nécessaire pour tuer le renard par voie orale reste très supérieure à celle nécessaire pour le tuer par voie intramusculaire.

MOTS-CLÉS : rage - renard - sensibilité.

Ministère de l'Agriculture
Direction de la Qualité - Services Vétérinaires
Centre National d'Etudes sur la Rage
B. P. n° 9
54220 MALZEVILLE - FRANCE
(Directeur : Contrôleur Général L. ANDRAL.)

Experimental rabies of red foxes (*Vulpes vulpes*). I. Sensitiveness according to the method of infection and the infectious dose, by J. BLANCOU, M. F. A. AUBERT, L. ANDRAL and M. ARTOIS.

The authors test a wild rabic virus on 60 red foxes.

- The intra-muscular method is the most efficient ($DL_{50} = 1 \text{ ml of a } \frac{1}{34.000.000}$ virulent salivary glands suspension). Foxes appear to be entirely sensitive (much more than ferrets or mice).

The death delay is about 44-45 days. Death happens after a 3 or 4 days sickness. The death delay is in inverse ratio to the dose.

- The oral method is less efficient $DL_{50} = 141.000 \text{ } DL_{50} \text{ IC (mice)}$. Death happens in 40 days time.

KEY-WORDS : rabies - fox - sensitiveness.

Experimentelle Tollwut beim Fuchs (*Vulpes vulpes*). I. Empfindlichkeit nach dem Infektionsweg und die Infektiendosis, von J. BLANCOU, M. F. A. AUBERT, L. ANDRAL und M. ARTOIS.

Die Autoren haben eine Probe mit dem « wilden » Tollwutvirus bei 60 Füchsen durchgeführt.

- Der intramuskuläre Weg ist der wirksamste (DL_{50} : 1 ml einer Aufschwemmung von $1/34\,000\,000$ der virulenten Speicheldrüsen). Der Fuchs zeigt so eine gesamte Empfindlichkeit (eine viel grössere als das Frettchen oder die Maus) die Todesfrist (mit einer DL_{50} Fuchs) ist c.a. 44-45 Tage; der Tod erscheint nach 3-4 Krankheitstagen; die Todesfrist ist umgekehrt im Verhältnis zur Dosis.

- Der perorale Weg ist nicht so wirksam; DL_{50} : 141 000 DL_{50} IC (Maus); die Todesfrist ist 40 Tage.

STICHWÖRTER : Tollwut - Fuchs - Empfindlichkeit.

Rabia experimental de la zorra (*Vulpes vulpes*). I. Sensibilidad según la vía de infección y la dosis infectante, por J. BLANCOU, M. F. A. AUBERT, L. ANDRAL y M. ARTOIS.

Los autores experimentan los efectos del virus rabico « silvestre » en 60 zorras.

- La vía intra-muscular es la más eficaz (DL_{50} : 1 ml de una suspensión en $\frac{1}{34\,000\,000}$ de glándulas salivales virulentas). La zorra resulta muy sensible, mucho más que el hurón o el ratón.

El plazo de mortalidad (con 1 DL_{50} zorra) es de unos 44-45 días, la muerte ocurre después de 3 o 4 días de enfermedad. El plazo de mortalidad resulta inversamente proporcional a la dosis utilizada.

La vía oral es menos eficaz. DL_{50} : 141 000 DL_{50} IC (ratón). El plazo de mortalidad es de unos 40 días.

PALABRAS-CLAVES : rabia - zorra - sensibilidad.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] ANDRAL (L.) et SERIE (C.): Etudes expérimentales sur la rage en Ethiopie. *Annls. Inst. Pasteur Paris*, 1957, **93**, 475-488. — [2] ATANASIU (P.), GUILLON (J. C.) et VALLEE (A.): Contribution à l'étude de la rage expérimentale du renard. *Annls. Inst. Pasteur Paris*, 1970, **119**, 260-269. — [3] BAER (G. M.): The natural history of rabies. Academic Press Ed., 1975, 1-2. — [4] BINDRICH (H.) et SCHMIDT (U.): Beitrag zur Virusausscheidung bei gesunden und immunen Hunden nach experimenteller Infektion mit dem Tollwutvirus. *Arch. exp. Vet. Med.*, 1958, **12**, 202-215. — [5] BLACK (J. G.) et LAWSON (K. F.): Sylvatic rabies studies in the silver fox (*Vulpes vulpes*). Susceptibility and immune response. *Can. J. comp. Med.*, 1970, **34**, 309-311. — [6] BLACK (J. G.) et LAWSON (K. F.): Further studies of sylvatic rabies in the fox (*Vulpes vulpes*). Vaccination by the oral route. *Can. vet. J.*, 1973, **14**, 206-211. — [7] BLANCOU (J.) et SAMUDIO (A.): Echec de l'infection rabique expérimentale de la buse variable (*Buteo buteo*). Conséquences épidémiologiques. *Revue Méd. vét.*, 1979, **130**, 3, 427-439. — [8] DUBREUIL (M.), ANDRAL (L.), AUBERT (M. F.) et BLANCOU (J.): The oral vaccination of foxes against rabies. An experimental study. *Annls. Rech. vét.*, 1979, **10** (à paraître). — [9] KAPLAN (M. M.) et KOPROWSKI (H.): La rage. Techniques de laboratoire. Genève, Organisation Mondiale de la Santé, 1974. — [10] KOT (J.) et WOJCIECHOWSKI (K. J.): Powiklania po szczepieniach przeciw wściekliznie u piescow. *Med. Wet.*, 1977, **33**, 736-737. — [11] KOVALEV (N. A.) et SEDOV (V. A.): Epizootiologie de la rage dans la partie européenne de l'U.R.S.S. O.I.E., Prague, 21-24 septembre 1971, rapport n° 205, 7 pp. — [12] NEUKIRCH (M.), JAEGER (O. J.), LIESS (B.) et BATH (R.): Parenterale Tollwutschutzimpfung von Füchsen mit Madivak. *Dtsch. tierärztl. Wschr.*, 1978, **85**, 82-84. — [13] ORGANISATION MONDIALE DE LA SANTÉ: Comité O.M.S. d'experts de la rage, sixième rapport. Rapport Techn., 1973, n° 523 et 153. — [14] PARKER (L.) et WILSNACK (R. E.): Pathogenesis of skunk rabies virus: quantitation in skunks and foxes. *Am. J. vet. Res.*, 1966, **27**, 33-38. — [15] RUEFF (C.), BLANCOU (J.) et ANDRAL (L.): La salive des bovins enrégés est-elle virulente? Etude bibliographique et expérimentale. *Revue méd. vét.*, 1978, **129**, 855-909. — [16] SCHMIDT (R. C.) et SIKES (R. K.): Immunization of foxes with inactivated virus rabies vaccine. *Am. J. vet. Res.*, 1968, **29**, 1843-1847. — [17] SYKES (R. K.): Pathogenesis of rabies in wildlife. I. Comparative effect of varying doses of rabies virus inoculated into toxes and skunks. *Am. J. vet. Res.*, 1962, **23**, 1042-1047.

3. COMPORTEMENT DU RENARD ENRAGÉ

A) INTRODUCTION. RESUME DES RESULTATS

Un problème peu étudié expérimentalement et uniquement décrit par des observations anecdotiques (voir chapitre A 5 d) est celui du comportement du renard enragé. Ce troisième chapitre présente les résultats que nous avons pu obtenir dans l'étude expérimentale de terrain du comportement de renards en phase clinique de rage (réf. I et II). Notre but dans ce travail était essentiellement de savoir si un renard enragé quittait les limites de son domaine vital et partait loin devant lui comme est réputé le faire un chien enragé (O.M.S. 1984). En conduisant cette étude nous avons également l'ambition de savoir si le virus rabique, en modifiant le comportement du renard, pouvait favoriser sa propre transmission en induisant la réalisation d'actes qui amélioreraient son passage d'un individu à un autre.

Les difficultés techniques et éthiques d'une telle étude étaient telles que nous avons dû nous limiter au suivi par radiopistage de six individus enragés. Les lignes qui suivent rassemblent et résument les observations originales que nous avons pu réaliser sur ce sujet. Elles sont présentées en suivant le plan utilisé pour étudier le comportement des renards sains (1er chapitre).

Le comportement alimentaire est perturbé par l'anorexie (GEORGE *et al.* 1980), il n'est donc pas étonnant que les estomacs de renards enragés soient généralement vides ou contiennent des débris non alimentaires (obs. pers. non publiée).

Influence de et sur la reproduction :

Le maximum d'incidence de la rage vulpine se produit au moment des mises bas, soit environ deux à trois mois après le rut, époque d'augmentation des contacts entre individus (voir introduction et discussion finale). La plupart des paramètres de la reproduction ne paraissent pas altérés par la rage, l'effectif moyen des portées ne semble pas significativement différent dans les régions atteintes et celles qui sont restées indemnes comme le montre l'étude de la reproduction dans l'est de la France (article inséré dans le premier chapitre).

Occupation de l'espace et emploi du temps :

La rage altère profondément, en revanche la façon dont les renards atteints se déplacent : six individus ont pu être suivis par radio-pistage au moment où la maladie les perturbait, trois à la suite d'une infestation expérimentale et les autres de façon naturelle (réf. II).

Le renard enragé perd certaines des caractéristiques de l'organisation de l'espace et du temps mais ne s'éloigne pas beaucoup de son aire habituelle d'activité, aucun des renards suivis à Barisey n'a été retrouvé au delà d'une distance de deux fois le rayon moyen

habituel d'activité des renards que nous avons suivis sur ce terrain ; le niveau global de ses déplacements augmente, principalement en raison de déplacements diurnes qui ne peuvent être liés à aucun but précis. En particulier l'utilisation de l'habitat se fait de façon plus aléatoire que celle des renards sains. Des incursions hors des limites connues du domaine vital sont observées mais on peut concevoir que le renard enragé continue de se déplacer en restant la plupart du temps à l'intérieur des limites de son domaine¹. Mais perdant l'organisation de ses déplacements, le renard circule au hasard, à la manière d'une particule "brownienne" rebondissant sur les bords d'un périmètre immatériel. Les "tracogrammes" des trois renards enragés (R2, R3 et Annonciade) illustrent bien cette conception (réf. 1)² Certains points particuliers de l'emploi du temps permettent de différencier le comportement d'un renard sain de celui d'un renard enragé. Nous avons noté une différence nette du rythme d'activité : l'activité diurne intense et prolongée a toujours constitué, pour nous, l'indice de l'entrée d'un individu radio-marqué dans la phase clinique de rage. Cette perte de l'organisation de l'emploi du temps se manifeste également par un arrêt des différences de fréquentation des catégories de l'habitat entre le jour et la nuit (voir notamment l'exemple de la femelle Annonciade).

L'observation en captivité de renards enragés (GEORGE *et al.* 1980 a montré que les symptômes s'achèvent souvent par une période de paralysie motrice s'installant progressivement. De même chacun des renards suivis par radio-pistage a cessé de se déplacer à la fin de la phase clinique. Alors que le renard sain évite une présence fréquente aux abords des limites de son domaine, notamment au cours du repos diurne, l'arrêt de l'errance du renard enragé se produit au hasard. Ainsi il y a plus de chances qu'un renard enragé s'arrête à proximité d'une frontière qu'un renard sain, comme dans l'exemple de R2. Il est facile d'imaginer qu'une telle situation peut constituer une stimulation puissante à un contact entre cet individu enragé et l'un de ses voisins.

Nous manquons de données sur ce qui peut se produire précisément dans une telle éventualité. (Cette situation serait justifiable d'une étude en semi-captivité). Nous disposons néanmoins de séquences filmées obtenues en plaçant deux renards, dont un était enragé, dans un enclos (ROBOLY et BLANCOU, com. pers.). Ce film révèle la violence des morsures qui peuvent se produire dans une telle situation qui n'est pas très éloignée de la réalité, dans la mesure où, (en nature), le manque d'effet sur le renard paralysé des postures de

¹ Ces limites ne nous sont toutefois pas parfaitement connues puisque notre connaissance de celles-ci ne s'étend généralement pas au delà des quelques semaines qui précèdent l'apparition des symptômes; or, puisque la plupart des renards montrent une instabilité territoriale, rien ne permet d'exclure qu'au cours de son errance le renard enragé retrouve des chemins qu'il fréquentait auparavant et qu'il a ensuite abandonnés.

² Cette dichotomie entre le repérage dans un univers familier par le renard devenu enragé et la perte de l'organisation des déplacements au sein de cet univers devrait intéresser les chercheurs travaillant sur l'hypothèse des cartes cognitives - (FABRIGOULE et MAUREL 1982). Elle suggère que les deux fonctions sont coordonnées par des centres nerveux différents.

repoussement³ exprimées par l'individu sain peut inciter le renard encore mobile à se rapprocher et à rester au contact de son congénère paralysé. L'un est attiré par l'autre qui ne peut fuir et tous deux se trouvent donc piégés, comme dans cet enclos de cinéma. Cette idée se trouve confortée par la présence, à deux reprises, de blessures trouvées sur le cadavre de renards enragés radio-marqués ; (nous n'avons toutefois pas eu la possibilité de pratiquer ultérieurement des autopsies systématiques des cadavres de renards enragés pour confirmer cette hypothèse).

³ Voir les études en captivité de BARASH 1974 sur l'établissement d'une hiérarchie entre voisins ou PRESTON 1975 sur la défense territoriale.

B) TIRES-A-PART

I. **ANDRAL L., ARTOIS M., AUBERT M.F.A. et BLANCOU J.-** Radio-pistage de renards enrégés. *Comp. Immun. Microbiol. Infect. Dis.*, 1982, **5**, n°1-3, pp 285-291.

II. **ARTOIS M. and AUBERT M.F.A.-** Behaviour of rabid foxes. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 1985, **40**, pp 171-176.

N.B. : Le premier article présente une partie des données (trois renards) qui figurent dans le second, qui est plus complet (six renards), mais certains résultats y sont présentés de façon différente.

RADIO-PISTAGE DE RENARDS ENRAGES

L. ANDRAL, M. ARTOIS, M. F. A. AUBERT et J. BLANCOU

Ministère de l'Agriculture, Direction de la Qualité, Services Vétérinaires, Centre National d'Etudes sur la Rage,
Domaine de Pixérécourt, B.P. 9, 54220 Malzéville, France

Résumé Trois renards ont été capturés dans la nature, puis inoculés avec du virus de la rage extrait de glandes salivaires de renard. Ils ont été ensuite radio-pistés pendant environ trois semaines, jusqu'à leur mort. La comparaison des déplacements effectués durant l'incubation de la maladie et la période symptomatique montre principalement qu'il n'y a pas de modification évidente de l'aire d'activité, qu'on assiste à une augmentation importante des déplacements particulièrement le jour et qu'enfin il existe des modifications du rythme d'activité, variables selon les individus. Une caractéristique commune a été une longue période d'immobilité avant la mort à proximité des limites de l'aire d'activité habituelle. En outre, à l'autopsie, on a remarqué de nombreuses lésions sous-cutanées de morsures sur le corps de l'un de ces trois renards. Les conséquences épidémiologiques de ces résultats préliminaires sont discutées, spécialement en ce qui concerne la transmission de la rage de renard à renard.

Mots-clés: Renards, rage, radio-pistage, symptômes, épidémiologie

RADIO-TRACKING OF RABID FOXES

Abstract Three wild foxes were trapped, inoculated with rabid fox salivary glands virus and radio-tracked straightaway for about three weeks until the death of the animal. Comparison of movements between incubation and clinical period indicate principally no obvious alteration of the activity area; an important increase in movement, especially during the day-time and lastly some variable changes in the activity pattern according to the individual. A common characteristic was a long period of immobility, before death, near the border of the usual activity area. In connection with these remarks, many sub-cutaneous lesions were observed from bites on the body of one of these three foxes, after necropsy. Epidemiological consequences of these first results were argued, especially as far as transmission of rabies from one fox to another is concerned.

Key words: Fox, rabies, radio-tracking, symptoms, epidemiology

INTRODUCTION

Les études faites sur l'épidémiologie de la rage vulpine pendant ces dernières années ont permis d'enrichir considérablement nos connaissances sur la biologie et le comportement du renard ainsi que sur la réceptivité de cet animal au virus de la rage et son rôle en tant que vecteur de la maladie.

Un point capital pour la connaissance exacte du processus épidémiologique restait cependant à élucider: quel était le comportement du renard dans son milieu naturel durant la phase d'expression clinique de sa maladie rabique?

En effet, les observations effectuées sur les animaux en captivité ne rendaient pas compte des modifications apportées dans son comportement habituel par la réplication du virus de la rage dans son système nerveux central. En particulier les modifications intéressant ses déplacements et leur rythme ainsi que son attitude vis-à-vis de ses congénères en bonne santé étaient complètement ignorées.

L'étude de ces points particuliers était indispensable afin de mieux orienter par la suite les mesures de prophylaxie mises en oeuvre sur le terrain et d'apporter les informations

complémentaires nécessaires aux modèles de simulation informatique de l'épizootie de rage ou de sa prophylaxie.

Aussi, tirant profit à la fois de sa situation géographique privilégiée au coeur d'une région envahie depuis plus de 10 ans par l'enzootie rabique, des connaissances qu'il avait accumulées les années précédentes sur le virus de la rage et son pouvoir pathogène pour le renard, de l'expérience acquise en matière de radio-pistage, le Centre National d'Etudes sur la Rage entreprit en 1980 une étude comportementale du renard enragé dans son milieu naturel.

A ce jour, trois renards ont été suivis et étudiés individuellement. Les lignes qui suivent présentent donc de façon succincte les observations intéressantes concernant ces trois individus. Le dépouillement des informations accumulées à leur sujet devra être poursuivi dans les mois à venir et d'autres animaux seront encore pistés afin de préciser les observations d'ores et déjà recueillies.

MATERIEL ET METHODES

Les renards sont capturés sur le terrain d'étude situé près de Nancy, en zone d'enzootie rabique, à l'aide de pièges à mâchoires, modifiés pour ne pas blesser l'animal [1] (Fig. 1). Les pièges sont relevés chaque jour, au petit matin. Si un animal est capturé, il est tranquilisé, libéré du piège et placé dans une boîte de transport. L'inoculation du virus rabique est faite dans la profondeur du muscle temporal. On utilise 1 ml d'un broyat de glandes salivaires de renard mort de rage naturelle, titrant $10^{-1.55} - 10^{-3.3}$ DL₅₀ souris, soit environ 5000 DL₅₀ pour le renard. Le titre exact est déterminé au laboratoire à partir de l'inoculum réellement administré au renard. Le virus utilisé et la voie d'inoculation ont été précisés au cours de travaux antérieurs [2] (Fig. 2) dont les résultats permettent de déterminer à l'avance la date de la mort. On choisit donc une dose donnant une incubation de durée proche de celle qui est observée après morsure infectante (18 jours) et qui est prévisible à ± 4 jours près.

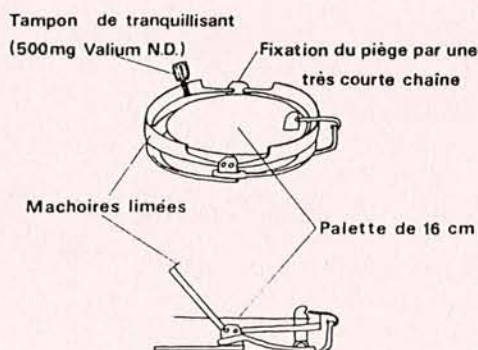


Fig. 1. Piège modifié. Ce piège est d'un modèle courant en France (Saint-Hubert Paris). Les dentelures des mâchoires ont été limées laissant un espace de 0,5 à 1 cm entre les mâchoires refermées. Le tranquillisant (Diazepam pur) est absorbé par le renard qui pour se libérer mord le tampon fixé aux mâchoires.

* Si le valium n'a pas eu d'effet suffisant.

Radio-pistage de renards enragés

287

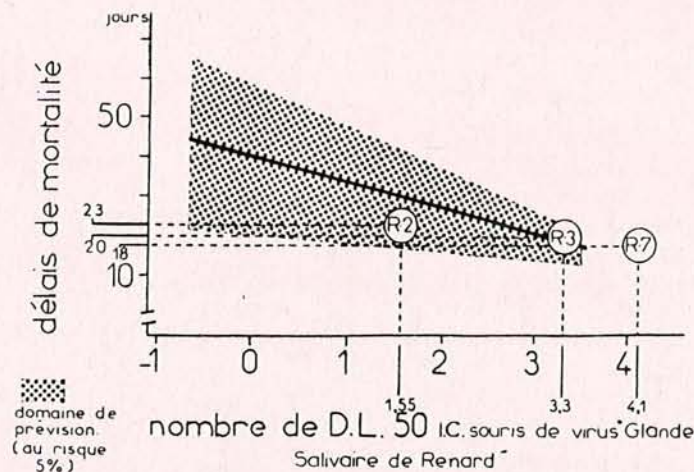


Fig. 2. Prédiction de la date de la mort. Une droite de régression établie d'après les résultats expérimentaux obtenus sur des renards en captivité, permet d'estimer le nombre de jours précédant la mort en fonction de la dose de virus ($\log_{10} \text{D.L.}_{50}$) inoculée. La précision est d'autant plus grande que la dose est forte et donc, que l'incubation est brève.

Puis on équipe le renard d'un collier émetteur (modèle D, AVM Instrument Company—149 MHz) et on le relâche sur le lieu de sa capture, dès que les effets de la tranquillisation sont dissipés. Le radio-pistage [3,4] commence aussitôt (Fig. 3). Ce radio-pistage se divise en deux périodes successives, la première correspond à la durée d'incubation de la maladie et la seconde aux quelques jours de l'évolution clinique. Pendant l'incubation le comportement est considéré comme normal et sert de références pour les éventuelles modifications observées pendant la deuxième période.

La période clinique observée en captivité durant en moyenne 5 jours [5], le radio-pistage devient plus intense une semaine avant la date prévue, pour détecter les premières

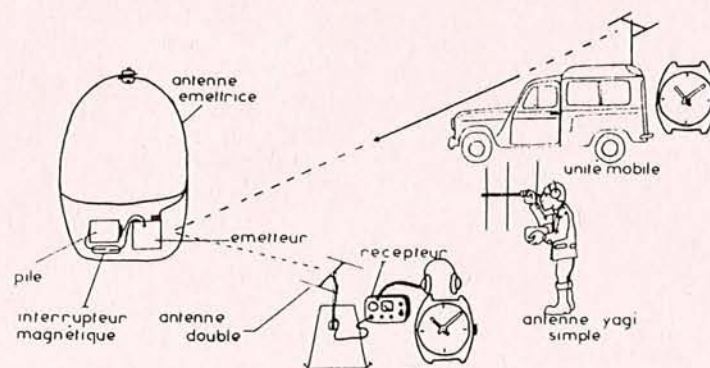


Fig. 3. Principe du radio-pistage. L'émetteur alimenté par une pile au mercure ayant une durée de vie théorique de 6 mois à 2 ans, envoie un signal électro-magnétique pulsé (BIP) sur une longueur d'onde voisine de 2 m (149 MHz) avec une portée pratique de 500 m à 2 km. La position de l'émetteur est déterminée par triangulation grâce à l'azimut donné par des antennes directionnelles placées dans des lieux préalablement repérés sur la carte.

modifications anormales de comportement. Dès que celles-ci sont mises en évidence, un effort particulier est fait pour ne pas perdre contact avec l'animal et pour suivre ses déplacements 24 hr sur 24, jusqu'à sa mort.

RESULTATS ET DISCUSSION

L'incubation (asymptomatique) a duré respectivement 19, 16 et 12 jours. La période clinique qui a suivi a été de 4 jours pour les deux premiers renards et 6 jours pour le troisième.

Parmi les critères possibles pour juger d'une altération du comportement du renard lorsqu'il est atteint de rage clinique, nous avons, pour le moment, choisi les modifications de l'aire et du rythme d'activité et de l'amplitude des déplacements. Pour aucun des trois renards étudiés, il n'a été noté d'importantes modifications de l'aire d'activité dont la surface s'étend en moyenne sur 300 ha, dans ce secteur. Par contre, la répartition topographique de l'activité semble modifiée: ainsi par exemple, dans le dernier cas, l'activité, en phase clinique se déroule plus souvent dans les zones boisées, que lors de la période précédente (Figs. 4 et 5).

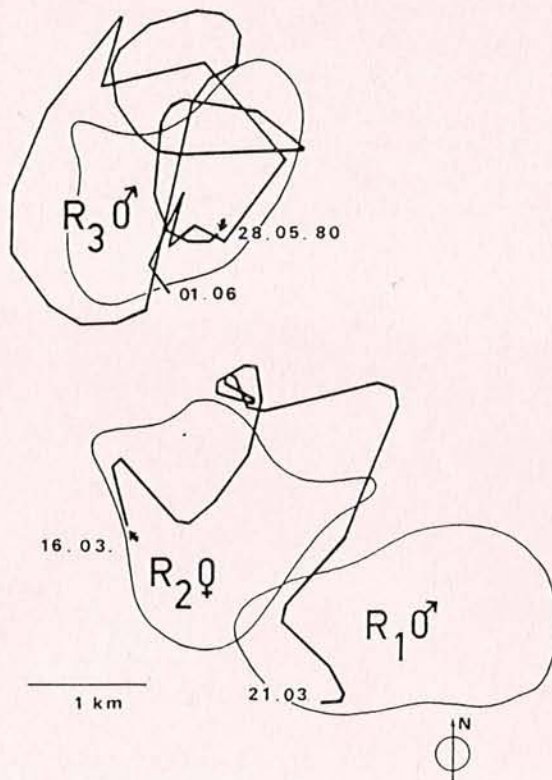


Fig. 4. Limites de l'aire d'activité des deux premiers renards enrages (R₂ ♀ et R₃ ♂) et d'un troisième renard sain, avec la reconstitution des principaux déplacements pendant la phase clinique.

Radio-pistage de renards enragés

289

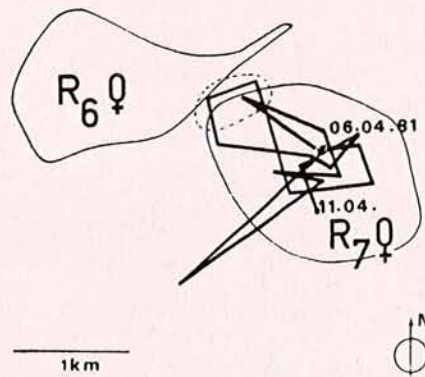


Fig. 5. Limites de l'aire d'activité de la renarde R_7 , inoculée en Mars 1981. Reconstitution de ses principaux déplacements (une position toutes les 6 hr). La zone en pointillés correspond au secteur où s'est tenue la renarde pendant 18 hr pratiquement sans bouger. Limites de l'aire de la renarde R_6 , non inoculée, radio-pistée à la même époque.

Le rythme d'activité est indubitablement modifié (Figs. 6, 7 et 8) en particulier l'activité diurne, qui n'est pas observée de façon importante en période asymptotique, est un signe constant, quasi pathognomonique au début de la phase symptomatique. Le niveau global d'activité est sensiblement augmenté pour les trois renards suivis, avec d'importantes différences individuelles. Aucun déplacement en ligne droite sur de grandes distances n'a cependant été observé, les individus augmentant leurs déplacements à l'intérieur des limites précédemment définies de leur aire d'activité ou tout au moins au voisinage de ces limites.

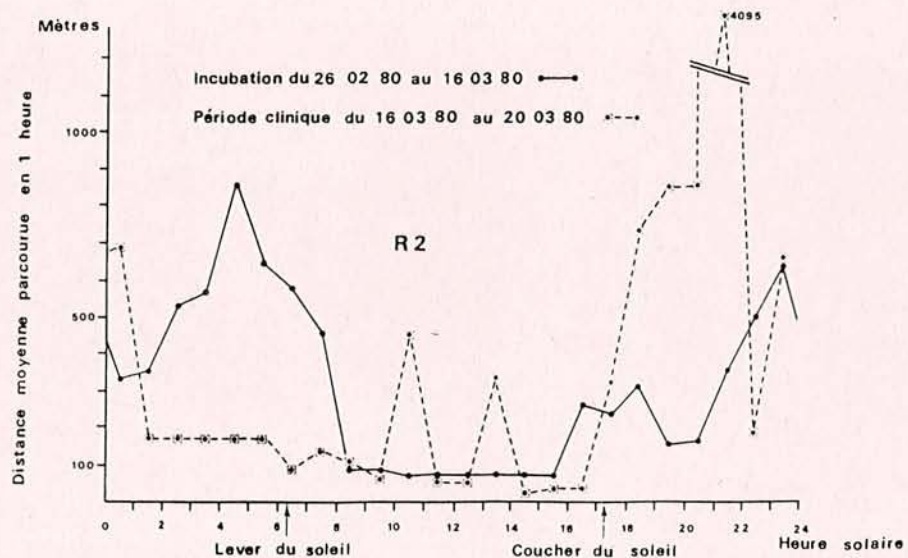
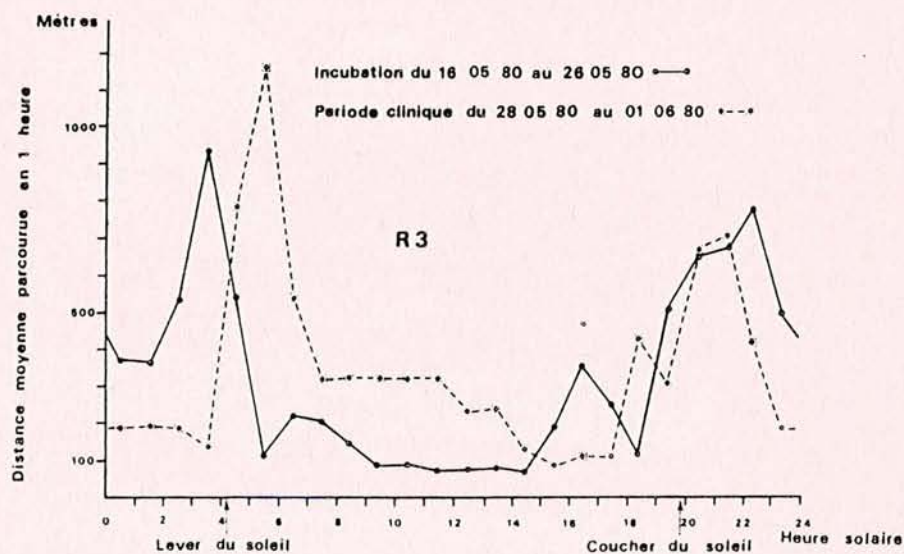
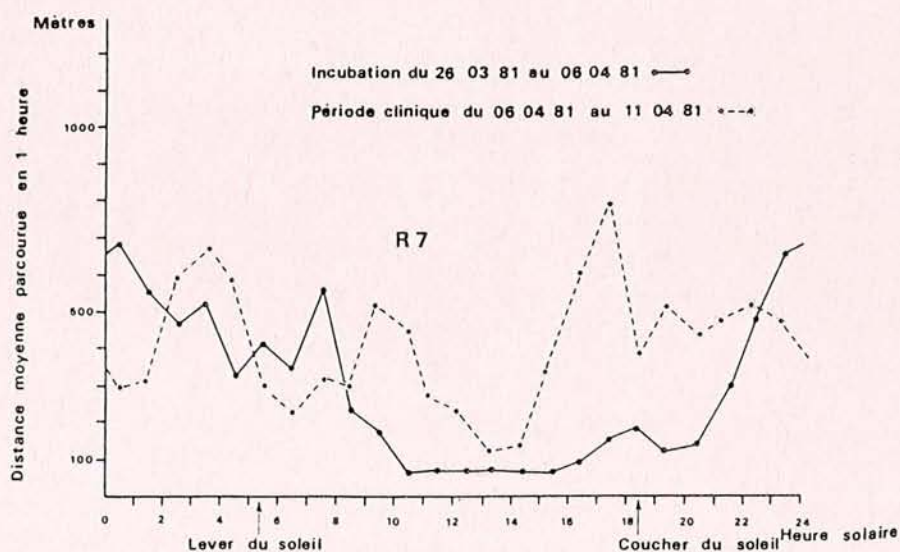


Fig. 6. Déplacement horaire moyen de la renarde R_2 pendant l'incubation et pendant la phase clinique.

Fig. 7. Déplacement horaire moyen du renard R₃ pendant l'incubation et pendant la phase clinique.

Un autre point commun qui apparaît au stade actuel de l'étude, est une période d'immobilité, finale ou sub-finale, parfois entrecoupée de déplacements brefs d'une centaine de mètres. Cette séquence se situe le plus souvent en bordure de l'aire d'activité, voir même à l'intérieur de l'aire d'un autre individu. Elle correspond à la parésie qui gagne progressivement le renard malade pour s'achever en paralysie totale précédant la mort. Or

Fig. 8. Déplacement horaire moyen de la renarde R₇ pendant l'incubation et pendant la phase clinique.

l'autopsie du premier individu a révélé de nombreuses traces de morsures par un animal non identifié, pouvant être un chien ou un autre renard qui a probablement attaqué l'individu enragé incapable de se défendre ou de fuir, dans les dernières heures de son existence. Enfin, aucun des trois renards n'a manifesté de signes d'agressivité vis-à-vis de l'homme ou des animaux domestiques.

En conclusion, ces trois observations suggèrent un modèle comportemental caractérisé dans un premier temps par une hypermobilité accompagnée d'une perturbation du rythme des activités diurnes ou nocturnes. Dans un second temps apparaît une période importante d'immobilité partielle ou totale.

Ce type de comportement, dans sa deuxième phase tout au moins, semble favorable à un contact avec des congénères voisins facilité par le fait qu'il se déroule à la périphérie de l'aire d'activité habituelle, zone dans laquelle ont lieu les rencontres qui permettent d'établir la ligne de démarcation entre deux domaines individuels.

Dans ce cas, on obtient un modèle de transmission de la rage entre renards dans lequel l'individu sain vient se contaminer en repoussant un renard malade qui n'aurait plus respecté les limites de son domaine.

Il importe à l'avenir de rechercher la part respective de ce mode de contamination et de celui, plus classiquement admis, de l'animal enragé agressif attaquant congénères et animaux domestiques.

Remerciements : Ce travail a été grandement facilité par l'aide qui nous a été fournie par l'Entente Interdépartementale de Lutte contre la Rage et l'Office National de la Chasse. Nous remercions en outre de leur collaboration sur le terrain, Messieurs E. Barbillon, J. Barrat et F. Leger ainsi que le personnel et les stagiaires du Centre National d'Etudes sur la Rage et de l'Office National de la Chasse qui y ont participé.

BIBLIOGRAPHIE

1. Balser, D. S., Tranquilizer tabs for capturing wild carnivores, *J. Wildl. Mgmt* **29**, 438-442 (1965).
2. Blancou, J., Aubert, M. F. A., Andral, L., et Artois, M., Rage expérimentale du renard roux (*Vulpes vulpes*) L. Sensibilité selon la voie d'infection et la dose infectante, *Rev. Med. Vet.* **130**, 1001-1015, (1979).
3. Amlaner, J. and Macdonald, D. (Eds.), *Handbook on biotelemetry and radio-tracking*, Pergamon Press, Oxford, 804 pp. (1980).
4. Zimmerman, F., Gerard, H. et Charles-Dominique, P., Le radio-tracking des vertébrés: conseils et techniques d'utilisation, *Terre Vie* **3**, 309-344 (1976).
5. George, J. P., George, J., Blancou, J. et Aubert, M. F. A., Description clinique de la rage du renard. Etude expérimentale, *Rev. Med. Vet.* **131**, 153-160 (1980).

BEHAVIOUR OF RABID FOXES

M. ARTOIS and M.F.A. AUBERT *

Although much is known of the ecology and behaviour of foxes, many aspects of the spread and prevalence of rabies in Fox populations are poorly understood. There is a lack of information on the contact rates between rabid and healthy foxes and little detail on the rate of spread within local populations. Though there is ample documentation of the overt behaviour of rabid foxes there is no information on changes in behaviour of foxes in the field as and when they become rabid. The only way to observe such changes in behaviour with any assurance of success is to inoculate wild free-living foxes with rabies virus and to monitor their subsequent behaviour adequately by appropriate means. This paper reports observations on 3 foxes so treated, together with observations on other radio-tagged foxes which became infected with rabies naturally during a field study of foxes in Lorraine. The main goal of this work was to confirm that rabid foxes do not stray very far from their range, as rabid dogs are reputed to do (W.H.O., 1984).

MATERIAL AND METHODS

Three foxes which were inoculated with rabies virus were fitted with radio transmitters on the day of inoculation : the virus used for inoculation was extracted from the salivary glands of naturally infected foxes, and the dose was calculated to induce an incubation period of about eighteen days (Andral *et al.*, 1982).

The inoculated foxes were released at their point of capture. Their movements were subsequently observed frequently, but intermittently, to establish their range of movements and rhythms of activity, but when there was evidence of abnormal behaviour in these foxes they were tracked intensively ; for example, one a female, Annonciade, was tracked continuously for six days, except for a gap of only few hours.

Three other foxes fitted with radio transmitters were radio tracked up to two months but were not inoculated. These became infected naturally and also developed rabies a few days (Nathalie), one month (Clement), and two months (Pascaline) later. These were not being tracked intensively as were the inoculated foxes, and less information about their behaviour while rabid is available.

* Ministère de l'Agriculture, Direction de la Qualité, Services Vétérinaires, Centre National d'Etudes sur la Rage, B.P. 9, 54220 Malzéville.

RESULTS

The three foxes R2 (female), R3 (male) and Annonciade (female) displayed « normal » movement for about two weeks before unusual behaviour was detected. During these short periods it was possible to establish their home ranges and their patterns of spatial and temporal activity. Although it was predicted that onset of clinical symptoms of the disease would occur at 18 days, it seems from changes in behaviour that onset was variable at 19, 16 and 12 days. R2 died 23 days after inoculation, R3 20 days and Annonciade 18 days. In two cases only, the place of death was known for naturally infected foxes. One, a male, Clément, was shot near a village outside its range; Nathalie was also found dead outside her range. The third, Pascaline, exhibited abnormal movements while it was being radio tracked, but radio contact with it was lost after two days and her body was found about a week after death, again outside its normal range. At one time this animal was located in the cellar of an empty house. No confirmatory laboratory diagnosis of rabies was possible with Pascaline because of its state of decomposition.

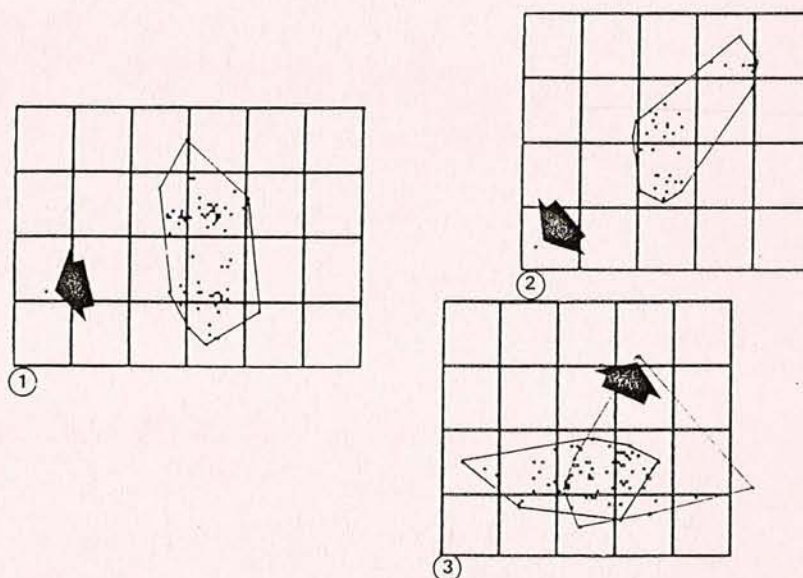


Figure 1. — Home ranges of the three radio-tracked foxes (the dog Fox Clément (1), and the vixens Nathalie (2) and Pascaline (3)) and the places, shown by dark arrows, where they were found dead. The grid square is 1×1 km.

Home range limits and dispersal. — In the case of all three inoculated foxes it was possible to compare the range of movements of the foxes before and after the onset of rabies symptoms. During the abnormal behaviour phase all three strayed beyond their previous range at many different points for several hundred metres, but all three died on the edges of their ranges.

The naturally infected Fox, Pascaline, also behaved in this way but later

... moved away and was found dead outside her range at 2 km. Nathalie was found at 1.5 km and Clément at 2.2 km of their core activity area.

Curiously, there was thus some apparent differences in the behaviour of the three inoculated foxes compared with the three which were naturally infected in their adherence to their ranges. This was unlikely to be due to any difference in the strain of virus and most likely was a chance occurrence.

Use of space. — Radio tracking observations on healthy foxes revealed individual differences in their exploitation of the habitat. In general however, they preferred wooded country in day time and open country at night (Artois *et al.*, in prep.).

Erratic and unpredictable movements of the rabid foxes made it difficult to maintain continuous observations on these foxes as revealed by the low number of radio fixes obtained. Such erratic movement behaviour was characteristic of rabid foxes.

Annonciade, which was observed more closely than the other foxes revealed movements which were purposeful and not random during the « healthy » period, but later the pattern of movements became random and disorientated. Unlike formerly, when there were distinct differences between the use of space in day time and at night, no differences were observed in this respect between day and night after the onset of rabies (Table I).

TABLE I

The use of space by Annonciade before and after the onset of clinical signs of rabies (fixes number per each land-use class).

	Healthy Fox		Rabid Fox	
	Day	Night	Day	Night
Woodland	15	16	28	38
Arable land	10	43	19	37
Grassland	0	9	1	1

Activity rhythms. — A disturbance in the daily rhythm of activity of all foxes was observed when they became rabid. It was characterised by irregular activity and was relatively more intense during the day by comparison with activity during the « healthy » period. This is depicted in figure 2, which presents an aggregation of the Locomotor Activity Index (Bideau *et al.*, 1983 ; Aubert *et al.*, in this issue), for the four foxes R2, R3, Annonciade and Pascaline. This is a characteristic sign of onset of the disease.

DISCUSSION

Post-mortem examination of two of the naturally infected foxes found dead, Pascaline and Nathalie, revealed wounds. Pascaline's skull had traces of bites in the frontal sinus region, which were not observed when the Fox was fitted with the radio collar two months previously. The wound to Nathalie was a deep tear in the right forelimb. It is possible that these were the sites of infection in the two foxes.

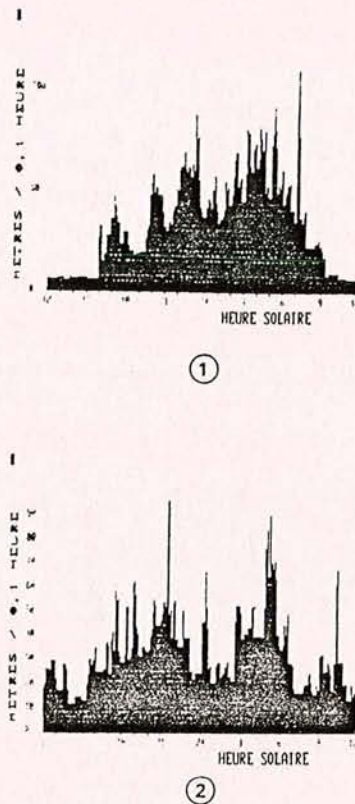


Figure 2. — Cumulative Locomotor Activity Index of the four Foxes (R², R³, Annonciade and Pascaline) radio-tracked before (1) and after (2) the onset of clinical signs of rabies.

In a previous article (Andral *et al.*, 1982) the discovery of many subcutaneous traces of bites on vixen R2 were reported. She had remained motionless for 12 hours at the boundary of her territory before dying and it was suggested that possibly she could have been bitten by a neighbouring Fox. If this were so, healthy foxes would run a high risk of being bitten by a rabid Fox in these circumstances though much would depend upon the state of immobilisation of the rabid Fox towards the terminal stages of the disease when it was no longer able to move freely.

It is only conjecture that these superficial wounds to R2 were inflicted during the terminal 12 hours of its life. Thus it is not possible to indicate whether or not the disease is more often transmitted by a healthy Fox deliberately making aggressive contacts with a rabid Fox, or vice versa. Also there is the observation (George *et al.*, 1980) that only 11 % of captive foxes exhibit furious rabies symptoms, but whether or not foxes exhibiting the dumb rabies form in the wild can transmit the disease effectively is not known, nor if effective, how frequently.

The presence of recently acquired wounds on three of the foxes found dead

suggests that transmission is effected by highly aggressive contacts between rabid and healthy foxes, rather than by a more passive transmission. It would be interesting to investigate this aspect in a large sample of foxes submitted for rabies diagnosis (Lloyd, *pers. comm.*). The observations reported here reveal changes in activity of foxes when they become rabid, but the number of foxes observed is inadequate to enable generalisations. Also, the peak incidence of rabies in foxes in the early spring (Toma and Andral, 1977) is probably associated with greater normal agonistic contacts between foxes at the time when the Fox population is in greatest agitation — namely, when young animals are seeking places to settle during or after dispersal and when competition for space and reproductive partners occurs. This investigation did not cover these aspects which could be of paramount importance to the rate of spread of the disease to rabies-free areas. Radio-tracking is an invaluable tool for studying the movements of animals, but as this study reveals, it has limitations and inadequacies. The ideal combination would be radio tracking and visual observation when intimate animal behaviour patterns need to be unravelled.

SUMMARY

Six foxes fitted with radio transmitters were radio tracked in the field while rabid. The rabid Fox loses its sense of time and space, but it does not travel far from its home range. Its overall level of activity is increased, mostly because of the numerous aimless day-time movements. The presence of recently acquired wounds on some foxes suggests that rabies transmission might be effected by highly aggressive contacts. Radio tracking is an invaluable tool for studying movements of rabid animals, but in this case, it has also its limitations, and an ideal strategy would be a combination of radio tracking and visual observation.

RESUME

On a suivi par radio-pistage six renards en liberté alors qu'ils étaient enrégés. Le Renard enrégé perd son sens de l'espace et du temps, mais ne s'éloigne guère de son domaine d'activité. Le niveau total d'activité augmente, principalement en raison de déplacements diurnes qui semblent n'avoir aucun but. L'existence de blessures récentes sur certains de ces renards pourrait indiquer que le mode de transmission de la rage se produit au cours d'un contact très violent. Si le radio-pistage est un apport essentiel dans l'étude sur le terrain d'individus enrégés, son intérêt est limité ; l'idéal serait de pouvoir combiner l'observation directe à cette technique.

ACKNOWLEDGMENTS

We should like to thank M.M. Stahl, Léger and Barbillon for their contribution to our field work, and M.M. Andral and Blancou for their decisive support. This work was made possible due to the collaboration of Office National de la Chasse and the Entente Interdépartementale de Lutte contre la Rage. We are especially grateful to Gwynn Lloyd for his constructive criticisms of an early draft of this paper and the rewriting of the english version.

REFERENCES

- ANDRAL, L., ARTOIS, M., AUBERT, M.F.A. et BLANCOU, J. (1982). — Radio-pistage de renards enragés. *Comp. Immun. Microbiol. Infect. Dis.*, 5 : 185-291.
- BIDEAU, E., VINCENT, J.P., et ANGIBAULT, J.M. (1983). — Occupation de l'espace chez le Chevreuil. I. Cas des mâles. *Acta Oecol., Oecol. Applic.*, 4 : 163-184.
- GEORGE, J.P., GEORGE, J., BLANCOU, J. et AUBERT, M.F.A. (1980). — Description clinique de la rage du Renard. Etude expérimentale. *Rev. Méd. Vét.*, 131 : 153-160.
- TOMA, B. and ANDRAL, L. (1977). — Epidemiology of Fox rabies. *Adv. Virus Res.*, 21 : 1-36.
- WORLD HEALTH ORGANIZATION (1984). — *Guidelines for dog rabies control*. Doc. VPH/83.43, Geneva.

D. DISCUSSION GENERALE

Dans les lignes qui suivent nous focaliserons notre réflexion à **deux niveaux** : celui des **individus**, ou des relations entre individus, de façon à examiner comment se transmet le virus et quelle influence cette circulation peut avoir sur le mode de vie des renards et celui de la **population**, dans le but d'examiner l'importance démographique de la rage.

Le chapitre de discussion est complété par un article de synthèse, qui sera publié dans les actes du colloque "Primo simposio italiano sui carnivori" qui s'est tenu à Pavie (Italie) du 16 au 17 mars 1989.

1. AU NIVEAU DE L'INDIVIDU

L'ensemble des faits évoqués sur les comportements de transmission de la rage amènent à formuler deux réflexions : la première est que ces éléments sont dispersés et en nombre généralement insuffisant pour constituer une preuve scientifique, nous en prenons acte, faute de pouvoir y remédier ; la seconde, en revanche, est que ces faits s'organisent de façon logique et cohérente. Ils suggèrent que la stratégie du virus est de suivre les comportements "normaux" des renards, notamment le comportement territorial, mais en renforçant l'efficacité par des mécanismes dits "de favorisation" (pour reprendre le terme employé par COMBES 1980) comme l'errance ou l'agressivité. Il reste à savoir dans quelle mesure ces caractéristiques influencent réellement l'efficacité de la transmission du virus (cf. BACON et MACDONALD 1980 et MACDONALD et BACON 1982) et surtout si la souche de virus peut modifier l'intensité de ces paramètres (une paralysie plus tardive, ou conduisant plus rapidement à la mort, pourrait alors diminuer les risques de transmission du virus).

A) COMPORTEMENT DU RENARD ENRAGE ET DISPERSION DE LA RAGE

Si nous nous reportons à la description des comportements du renard "sain" par opposition à l'individu enragé, nous constatons que certains actes qui se produisent pendant la période symptomatique de la rage peuvent se rencontrer sur des individus sains. C'est ainsi que l'errance s'observe chez les uns comme chez les autres.

Nous voudrions rapporter à cette occasion deux observations anecdotiques faites, l'une dans le parc de Haye près de Nancy il y a une vingtaine d'années (MARQUART com. pers.) et l'autre bien plus récente (hiver 88/89), faite en Ontario (MAC INNES com. pers.) : dans ces deux exemples, il nous a été rapporté que des traces, dans la neige fraîche, de renards enragés (abattu et reconnu comme tel au laboratoire dans le premier cas, simplement suspect d'après son comportement dans le second) suivaient fidèlement le tracé des allées forestières, de façon tout-à-fait identique à la voie coutumière de renards sains, familiers de cet environnement.

Quitter les limites du domaine peut toutefois s'observer dans les deux cas (comportement d'un renard sain ou d'un renard enragé). Nous n'avons, en Lorraine, suivi que des adultes, mais il est intéressant de noter que KALPERS (1984), en Belgique, a fait une observation qui conforte cette idée, mais portait cette fois sur un individu enragé de moins d'un an. Alors que "nos" renards enragés adultes déambulaient dans un rayon n'excédant pas le double de celui d'un domaine vital moyen (observation en accord avec celles faites par VOIGT en Ontario - com. pers.), le jeune renard enragé "belge" a parcouru une distance de 10 km au-delà des limites de son domaine vital. Dès lors nous pensons, pour finir, que le renard enragé adulte conserve la capacité de se repérer dans l'espace qui lui est familier, alors que le jeune renard pourrait s'éloigner au delà des frontières de son domaine de naissance, à la façon de ses jeunes congénères à la recherche d'un domaine vital disponible (voir également ZIMEN 1984).

B) COMPORTEMENT DU RENARD SAIN OU ENRAGE ET INCIDENCE SAISONNIERE DE LA RAGE

L'incidence de la rage augmente au printemps (cf. introduction), succédant à une saison de contacts sociaux plus intenses et conduisant, par emballement de la réaction en chaîne, à un maximum d'incidence annuelle en mars. Cette logique s'accorde avec l'observation d'une progression régulière du front épizootique (lorsque la rage sévissait sous cette forme), avançant de territoire en territoire de renard à raison de 30 km par an en moyenne, soit une distance compatible avec un rayon d'activité moyen de deux km par renard, franchi toutes les trois semaines, période d'incubation moyenne admise pour le Renard (introduction).

Ce modèle suggère une autre hypothèse sur le mode de transmission : la rage progresserait de territoire en territoire de renards, indépendamment du nombre des occupants de ceux-ci, donc sans rapport avec la densité (TOMA et ANDRAL 1977). Car compte-tenu de l'importance des comportements de "favorisation" décrits précédemment (errance, paralysie et agressivité), on imagine d'une part que le **virus puisse plus mal se transmettre entre occupants du même territoire et mieux entre voisins par des contacts violents et des morsures** durant la phase clinique de la maladie. D'autre part, nous savons également que l'excrétion salivaire précède l'apparition des symptômes ; compte-tenu de l'"exquise" sensibilité du Renard au virus rabique vulpin, on peut admettre que le virus pourra **être au contraire mieux transmis entre occupants du même domaine à la faveur de contacts corporels** non agressif. L'efficacité de ce second mode de transmission dépendra donc de la fréquence de ces contacts, donc de la saison d'une part, du mode de vie et du rang social, d'autre part.

Nous confortons ici la logique de notre schéma explicatif : le retard du "pic" épidémiologique de mars par rapport à la saison du rut, résulterait du fait que la transmission ne doit s'effectuer qu'environ 15 jours après la contamination du premier renard du groupe

(ou du couple) et se produit à une période de contacts plus nombreux entre membres du groupe (reproduction). Ce mode de transmission assure la pérennité de la rage à l'intérieur d'une zone déjà contaminée tant que le nombre des renards reste suffisant.

En modifiant les rapports hiérarchiques par la disparition préférentielle des individus plus aptes à défendre les frontières, il assure la continuité de sa transmission au sein des groupes (enzootie), mais dans le même temps, **il exerce sans doute une pression sélective en faveur de génotypes moins agressifs et plus tolérants vis-à-vis des congénères**. Le virus de la rage, en outre, évitera d'autant plus de contaminer de tels individus qu'ils occupent seuls ce territoire ; s'ils peuvent transmettre cette particularité à leur descendance, **on devrait assister en zone d'enzootie rabique à un mode de vie plus solitaire des renards**. Ceci pourrait contrebalancer l'influence du mode de répartition en mosaïque des parcelles de nourriture sur la vie sociale et diminuer ou anéantir les chances de voir apparaître des groupes spatiaux de renards...

C) INFLUENCE DE LA RAGE SUR LA VIE SOCIALE DU RENARD

Il est ici encore particulièrement difficile d'être catégorique, mais les quelques faits d'observation dont nous disposons ne sont pas en contradiction avec cette hypothèse. Nous n'avons aucune évidence d'existence de groupes spatiaux malgré une distribution très parcellaire des ressources alimentaires dans l'habitat. (Encore que cette remarque soit purement descriptive puisque nous n'avons pas étudié le nombre, ni l'étendue de ces parcelles par unité de surface). Nous disposons d'un seul indice de formation de couple (superposition des aires de François (M) et Nathalie (F), bien que le mâle n'ait pas été trouvé en compagnie (même endroit, même instant) de cette femelle, alors que cet événement a été noté avec une autre femelle (Pascaline) qui partageait une portion plus réduite d'espace avec lui. Le partage d'une partie du domaine de cette seconde femelle avec deux individus mâles (dont François) s'excluant mutuellement, est en revanche une observation en faveur d'une organisation plutôt solitaire du mode de vie.

On pourrait objecter que cette organisation solitaire est celle d'individus de rang social inférieur. Il faudrait alors admettre que, par malchance, nous n'avons pas réussi à capturer des individus de rang α , dominants, englobant les précédents dans une enveloppe territoriale qui serait, par la force des choses, beaucoup plus vaste que celle décrite (STAHL *et al.* 1988 décrivent sur ce même terrain d'étude une répartition dans l'espace des chats forestiers mâles conforme à ce modèle).

Ceci nous paraît très improbable, compte-tenu de la très forte pression de piégeage que nous avons exercé pour capturer les individus marqués. Ce serait en outre en complète contradiction avec le mode connu d'organisation spatiale des renards (revue en introduction). Enfin les observations directes de renards, faites à l'occasion du radio-pistage ou de comptages nocturnes au phare, n'ont jamais permis d'accréditer l'idée d'un mode de

vie des renards autre que solitaire sur ce terrain d'étude, à cette période. Nous n'avons notamment pas d'exemple d'observation régulière de renards non radio-marqués aux côtés ou à proximité des renards que nous avons suivis.

Cette possibilité de conduite d'une existence solitaire s'accompagne d'un phénomène d'instabilité territoriale, rencontré chez la plupart des renards suivis par radio-pistage et notamment illustré par l'exemple de François. On retrouve des caractéristiques analogues dans les populations de renards urbains d'Oxford, décrites par DONCASTER (1985) et résumées par MACDONALD (1988) : bordures instables, changement de configuration, possibilité de superposition de certaines portions des aires selon les périodes prises en considération. Cette caractéristique est propre aux populations de la zone urbaine, alors qu'en banlieue de la même ville les territoires sont stables et les renards les occupent en groupes spatiaux. La différence majeure entre les deux zones est l'importance de la mortalité des renards due aux accidents de circulation. En accord avec les idées émises par MACDONALD (*op. cit.*) **nous pensons que ce type de mortalité, analogue à celle provoquée par la rage** (et nous y ajoutons la chasse ou le gazage des terriers), **désorganise la structure sociale des renards et conduit directement à cette instabilité territoriale**. Elle ajoute un facteur de complexité supplémentaire aux modalités de transmission de la rage, puisque le statut spatial et social des individus n'est pas durable ; on peut comprendre qu'elle contraigne les renards à occuper seuls un espace vital en cherchant en permanence à en améliorer la profitabilité aux dépens des parcelles libérées de leurs occupants dans le voisinage.

2. AU NIVEAU DE LA POPULATION

A) RETABLISSEMENT DEMOGRAPHIQUE APRES PASSAGE DE LA RAGE

Pour finir cette discussion, il est temps d'en venir au niveau des conséquences de la rage sur la population. L'examen des données disponibles sur les structures par âge des populations de renards (revues in MACDONALD 1988 et ARTOIS 1989) montre que la proportion d'individus de l'année augmente lorsque la mortalité est élevée. La rage semble donc ajouter une sur-mortalité puisque nous notons que, toutes choses étant supposées égales par ailleurs, les renards de la classe d'âge 0-1 an sont plus représentés dans les populations atteintes que dans celles qui sont indemnes. Cette augmentation peut contribuer à rendre plus fréquente l'instabilité territoriale qui vient d'être évoquée. Des études conduites tant en Europe (JENSEN 1973; LLOYD 1980, ZIMEN 1984) qu'en Amérique du Nord (STORM *et al.* 1976, PILS et MARTIN 1978, TULLAR et BERCHIELLI 1980) ont montré que les individus de l'année, et dans une moindre mesure ceux qui sont dans leur deuxième année, constituaient la quasi-totalité des renards qui se dispersent. L'importance démographique de ce phénomène ne doit pas être sous-estimée puisqu'il concerne 80 à 90 % (selon les études)

des mâles et près de la moitié des femelles. Cet essaimage automnal comble les vides créés par la mortalité des adultes, selon un modèle (un damier dont certaines cases sont à pourvoir) décrit par LLOYD 1980. Le devenir des individus qui ne réussissent pas à se fixer est plus problématique, bien que MULDER (1985) ait montré que certains de ceux-ci peuvent survivre en marge du domaine parental, dans l'attente de la libération d'une place dans la hiérarchie spatiale.

L'existence de renards "errants" est également postulée par MACDONALD (1988, entre autres) et découle de la composition des groupes spatiaux composés d'un mâle et de plusieurs femelles. La sex-ratio étant proche de 100 à la naissance, il faut bien que les jeunes mâles errent à un moment ou à un autre, à moins qu'ils ne meurent très précocement, ce qui n'a jamais été noté. DONCASTER (1985) a observé de tels individus à Oxford.

En conséquence une population déprimée par la rage (comme celle de Barisey-la-Côte) pourrait se reconstituer plutôt par colonisation de proche en proche d'espaces libérés par leurs occupants morts de rage, que par le jeu de la seule reproduction. Il est difficile d'admettre que ces colonisateurs survivent en échappant à la rage. Néanmoins ceci n'est pas impossible pour des individus de rang social inférieur ayant peu ou pas de contacts avec leurs congénères et n'ayant, par ailleurs, pas de territoire à défendre. Il faudrait pourtant que ces renards échappent également au comptage nocturne au phare, ce qui est plus difficile à admettre.

Une alternative serait que ces renards proviennent de réservoirs de population plus éloignés. ZIMEN (1980) avait évoqué l'existence de ceux-ci en comparant les populations vulpines entourant Sarrebrück. Selon lui les renards occupant les forêts urbaines de cette région menaient une existence difficile du fait de la faible productivité du milieu boisé. Ce faisant, leur population était plus dispersée et moins sensible à la rage. Celle-ci, en détruisant les renards des milieux ouverts avoisinants, libérait des espaces plus profitables, rapidement colonisés par les occupants des forêts.

Les modèles établis pour prédire la récupération des populations de renards après la rage se fondaient sur un déclin de l'ordre de 80 % par rapport au niveau initial et un rétablissement de l'effectif à ce niveau en quatre ans (BÖGEL *et al.* 1974). Ce que nous avons constaté à Barisey est bien différent à la fois dans son amplitude et sa durée. **Notre interprétation est que la migration peut seule expliquer ce phénomène.** Cette hypothèse est en outre confortée par la forte proportion de mâles dans les populations de renards soumises à la rage.

Les taux de reproduction notés peu après l'établissement de la forme épidémiologique enzootique de la rage dans l'Est de la France sont très élevés. Ils se situent au niveau maximum connu pour l'espèce en Europe, mais en deçà de ce qui a été décrit en Ontario (VOIGT et MACDONALD 1985). En l'absence de données plus récentes, nous ne pouvons exclure que la productivité des renardes ait pu encore augmenter. Un faible gain dans ce domaine pourrait suffire à améliorer les performances démographiques. Il faudrait toutefois

attendre au moins un cycle annuel pour que la reconquête démographique se manifeste. Il ne semble pas que cela fut le cas à Barisey.

B) RAGE ET REGULATION DEMOGRAPHIQUE

En conclusion la circulation de la rage pourrait se conformer à un modèle compartimenté, résultant des hypothèses qui viennent d'être formulées précédemment. L'aire de répartition du Renard est tellement vaste en Europe qu'à l'exception des populations insulaires, il est difficile d'en percevoir les discontinuités. Elle englobe donc une seule "métapopulation" eurocontinentale. Cette "métapopulation" affronte des épisodes de rage qui ne se produisent pas au même endroit ni au même moment (JACKSON 1979). **La métapopulation peut donc être conçue comme un réseau de "sous-populations", dont les limites ne nous apparaissent pas toujours de façon claire, mais qui échangent entre elles deux types de flux : ceux du virus et ceux des renards colonisateurs.** Quand un compartiment est touché par la rage, il se reconstitue à partir des compartiments voisins et leur transmet la rage.

Dans le premier schéma que nous avons choisi d'adopter (ci-dessus) nous supposons **qu'une partie au moins de la mortalité due à la rage est additive aux autres causes de mortalité.** Cette hypothèse est en accord avec notre remarque sur l'impact de la mortalité due à la rage sur la structure par âge (puisque'il y a une surmortalité dans les zones enzootiques).

Mais de façon plus générale, on peut aussi avancer un second schéma : **la mortalité provoquée par la rage atteint une quantité d'individus qui, dans le même intervalle de temps, seraient morts d'une façon ou d'une autre** (la mortalité due à la rage ne serait pas additive). Ceci n'est pas en contradiction avec ce que nous observons à Barisey-la-Côte. L'indice de population (comptage au phare) ne descend pas en dessous du niveau moyen atteint au printemps. Dans ces conditions le "stock" reproducteur ne serait pas entamé par ce type de mortalité.

Les observations sur la cinétique des populations de renards à Barisey s'accordent très mal avec les études faites en Europe Centrale (BÖGEL *et al.* 1974) lors de la phase épizootique de rage. Ces études prévoyaient une mortalité due à la rage de près de 80 % avec une reconstitution de la population prenant quatre années. Les données issues de l'exploitation des primes attribuées pour une queue de renard (Annexe) vont dans le même sens que les résultats recueillis à Barisey-la-Côte : il n'y a pas de corrélation entre le nombre annuel de primes par km² (que nous admettons être représentatif du niveau local des populations de renards) et le nombre de cas de rage.

Dans ces conditions, la rage imposerait une grande instabilité au statut de reproducteur. Devraient être considérés comme tel (reproducteur), les individus capables de se reproduire au printemps suivant. C'est à dire ceux dont le rang social leur permettrait de

tenir cette place, quelque soit leur âge, leur statut reproducteur l'année précédente ou leur "ancienneté dans ce grade". Ceci nous conduit à supposer une grande mobilité sociale des individus occupant ce statut lorsque sévit la rage. Mais cette caractéristique est compatible avec la mobilité spatiale des renards telle que nous l'avons observée. Dans cette hypothèse la rage, à son stade épizootique, ne régulerait pas les populations de renards, laissant d'autres mécanismes (nourriture ou organisation sociale) assurer le maintien de l'équilibre comme cela a déjà été suggéré par LINDSTRÖM (1987) pour la gale du Renard qui a fait irruption en Suède à la fin des années 1970. Si cette hypothèse était exacte, il ne faudrait alors pas craindre une explosion démographique des renards qui succéderait à la vaccination orale qui se met actuellement en place. Ce procédé prophylactique nous offre ainsi la possibilité de tester une hypothèse scientifique particulièrement intéressante : la mortalité due à la rage n'est pas additive aux autres causes de mortalité et ne régule pas les effectifs de renards.

ANNEXE : TIRES A PART

I. **ARTOIS M. and AUBERT M.**-Foxes and rabies in Lorraine : a behavioural ecology approach.
Primo Simposio Italiano sui Carnivori, Pavia, 16-17 Marzo 1989 (sous presse).

FOXES AND RABIES IN LORRAINE: A BEHAVIOURAL- ECOLOGY APPROACH.

M.Artois & M.Aubert*

INTRODUCTION

This communication is a synthesis of some results obtained during several years of studying fox-rabies relationships in Lorraine (north east of France).

A more detailed account of the observations may be found in already published articles. Our aim was to study fox behaviour as a key factor in the understanding of rabies epidemiology in Lorraine. The data we obtained provide the basis of a new hypothesis about rabies transmission with implication for improving its control.

MATERIAL & METHODS

Detailed accounts of the materials and methods used can be found in our papers already mentioned in the bibliography. Briefly the behavioural ecology of healthy and rabid foxes was studied with radiotracking techniques (149 MHz frequency). Eleven foxes were trapped over an area of 2500 ha, then fitted with a radio collar and released; three foxes were inoculated with rabies virus (pooled salivary glands of naturally infected foxes) before being released.

Population structures were assessed by studying the heads of dead fox collected throughout eastern France. Age, sex and rabies were diagnosed. The individual age was determined according to the cementum line technique on a decalcified canine tooth (Artois & Salmon 1981). When the sex was unknown or dubious, it was assessed by looking for sexual chromatin on brain impression slides (Salmon & Blancou 1980).

Data on the fox population index of density in the study area were obtained from 1979 onwards by spotlight counting at night in winter (Artois 1981). Bounties statistics from rabies enzootic areas were compared to the occurrence of rabies.

* Centre National d'Etudes Vétérinaires et Alimentaires, Laboratoire d'Etudes sur la Rage et la Pathologie des Animaux Sauvages, B.P. 9 - 54220 Malzéville - FRANCE

RESULTS

1. USE OF SPACE BY INDIVIDUALS AND INTER INDIVIDUAL SHARING OF THE SPACE

Eleven foxes were radiotracked in Lorraine (Artois *et al.* in prep.). Individual and seasonal areas of activity ranged from 150 ha to 792 ha (grid method). However, these areas correlated with the number of radio locations ($s = 1.59n + 126.32$ where s : surface ha and n : number of locations with $r = 0.80$ and $P = 0.001$).

This phenomenon is not due to a inappropriate techniques (see below) but requires a correction of evaluated areas in order to permit comparisons. After such a correction, the individual activity-areas ranged from about 200 ha to 400 ha, except one occurrence of 728 ha.

No significant differences appeared between male and female areas on the basis of covariance analysis (Dagnelie 1978). Similarly, no significant seasonal periodicity in the size of activity-areas was observed, although large variations occurred between individuals and between seasons.

All the situations encountered during the study of interactions between foxes (four different situations involving two or three individuals each) showed a lack of, or minimal sharing of contiguous parts of activity-areas when foxes were of the same sex. On the other hand, sharing of a small but significant part of the activity-area could occur between males and females, at least in some seasons (fig. 1). A brief stay was recorded once for two neighbouring dog-foxes (one location well

inside the neighbour's activity-area); when space was shared by several individuals they were seldom seen in close proximity.

These results tend to suggest a relatively solitary behaviour. This might be related to the tendency for foxes to increase the size of, or to move, their activity-areas within time, since area increases with duration of tracking (fig. 2). This phenomenon is poorly defined or non-existent for some individuals (e.g. fox R1) but is particularly obvious for others (e.g. François). For individuals conforming to the first case, the home-range remained rather constant after 30 to 100 fixes. Ables (1969) considers this constancy usual for foxes. For those conforming to the second case, which we believe to be frequent, the activity-area is constantly shifting into neighbouring areas and is almost never fixed to a definite "boundary".

2. INFLUENCE OF RABIES ON FOX MOVEMENTS

Three foxes were inoculated with rabies virus and three others became rabid following unknown natural contacts with a rabid animal as they were being monitored by radiotracking (Artois & Aubert 1985). For of all three inoculated foxes it was possible to compare their activity pattern before and after the onset of rabies symptoms. During the phase of abnormal behaviour all three were occasionally found several hundred metres beyond their previous range, but all three died on the edges of their ranges (fig. 3).

A naturally infected female, Pascaline, behaved in this way also but subsequently moved away and was recovered dead 2 km. outside her range. Nathalie (female) was found at 1.5 km and Clement (male) at 2.2 km from their core activity-area. Erratic movements were not characteristic of a rabid fox, but when it did occur, no differences in habitat use were observed, between day and night (for instance in Annonciade, an inoculated female). Of the six rabid foxes, none passed beyond the farthest borders of their immediate neighbours, when known, or not farther than two average range away from the activity center of the moving rabid fox.

It is not known whether rabies is more often transmitted by a healthy fox deliberately making aggressive contacts with a rabid fox, (perhaps because the latter is laying paralysed in the vicinity of the common boundary), or whether an aggressive rabid fox (madness) is more likely to attack an healthy fox. The observation by George *and al.* (1980) that only 11% of captive foxes exhibit furious symptoms would favour the first hypothesis. Our observations of recently acquired wounds on three of the foxes found dead suggests that transmission is effected by aggressive contacts between rabid and healthy foxes, rather than by a more passive transmission (e.g. grooming).

3. POPULATION STRUCTURE IN RABIES INVADED AREAS

Post-mortem examinations of 1259 foxes from eastern France between 1976

and 1980 allowed comparison of the age-structure of fox populations from rabies-enzootic areas and rabies-free areas (Artois & Aubert 1982). These results suggested that rabies reaches yearling foxes (i.e. five to 13 months old and considered non-settled) less frequently than adults (considered to have a home-range). Indeed the former age class is significantly less numerous in the sample of rabid foxes (48.5% of 309 foxes) than in the sample of non rabid foxes (69% of 116) within the enzootic area (see also Wandeler *and al.* 1974). This characteristic should induce a higher survival rate of young foxes in rabies invaded areas where the yearling age class is present in higher proportions (69% of 116 non rabid foxes) than in rabies free areas (54% of 274 foxes).

These results and the above mentioned data on rabies transmission corroborate the hypothesis that rabies is transmitted largely between foxes living in close proximity to each other, either owners of neighbouring home-ranges or individuals sharing part of the home range.

4. LONG TERM IMPACT OF RABIES ON FOX POPULATION KINETICS

The population kinetics of foxes (as revealed by night-time counts) can be depicted as successive annual waves. From the very beginning of autumn (September-October) until the vegetation begins to grow again in spring (March-April) the fox population seems to decrease slowly but steadily (these results are similar with those of Storm *et al.* 1976

concerning a central North American population of foxes).

The population level in spring represents an index of the breeding population. The level is roughly the same each spring (fig.4) ; a decrease from one year to the next, if it occurs, is usually less marked than intra-annual decreases. On the other hand, levels reached in autumn can vary considerably between years as was the case in 1984-85 and in the year following the intense rabies outbreak of 1981/82. In this last case the population had fully recovered the space of one year. From this result we suggest that enzootic rabies does not decrease a local fox population (or sub-population) either markedly or over a long period of time.

These observations are in accordance with the results of large scale population survey in French enzootic areas. Indeed, the annual number of bounties per Km² delivered in France (considered as a fox population index) does not significantly change from year to year (fig 5).

DISCUSSION, CONCLUSION : RESPONSES BY FOXES TO RABIES PRESSURE

Although the number of observations carried out is inadequate to substantiate generalizations it is worth conjecturing that foxes may react to the presence of rabies in several ways:

- At the individual level we argue that a high proportion of foxes that are not definitively settled is able to move or emigrate toward an improved or simply different life space as it becomes empty

(e.g. after the death by rabies of a neighbour). The predominantly solitary behaviour of foxes is likely not only to limit contact with rabid foxes, it should also induce emigration as an avoidance of close proximity. This could appear as an effective response against rabies. These hypotheses are in accordance with the findings of Doncaster (1985) on foxes living in Oxford city, in which human induced mortality (comparable to rabies induced mortality) favours the existence of continually drifting territories. They also accord with the study by Mulder (1985), showing how yearlings occupy the little used parts of a family territory before settling in an empty space.

- At a population level, a relatively high proportion of yearlings might make such movements more frequent. Studies in Europe (Jensen 1973, Lloyd 1980, Zimen 1984) and in North America (Storm *et al.* 1976, Pils & Martin 1978, Tullar & Berchielli 1980) have shown that juveniles and yearlings are more frequently involved in long range dispersal than are adults. However emigration distances seem to be related to average home-range size (Macdonald & Bacon 1982). A fox population thus might react to rabies induced mortality more by drawing in "new" members from a neighbouring non-rabid reservoir, (as conjectured by Zimen 1980), than by increasing the rate of reproduction (which is already very high, and perhaps at the upper limit for the species : Artois *et al.* 1982). This speculative explanation of behavioural adaptation to

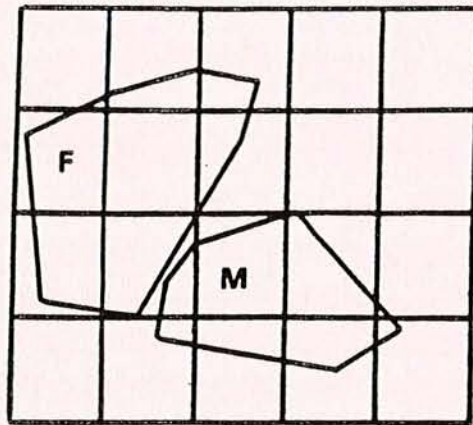
rabies appears efficient enough to allow a fast recovery of the initial population level after an outbreak of rabies.

Our last hypothesis to explain the high speed of recovery is that fox "metapopulations" could behave like a network of "micropopulation" compartments while one compartment is suffering from rabies another is recovering, sending emigrants into the depopulated neighbouring patch. This patch progressively becomes more populated and more susceptible to invasion by rabies.

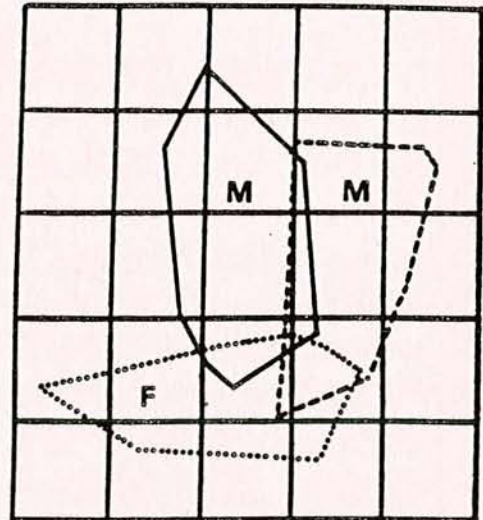
Because of the absence of a long term effect on the fox population index, we conclude that rabies depresses but does not control fox population dynamics. Consequently efficient rabies control must take into account the natural balance with rabies achieved by the fox population. Culling of foxes in France, for exemple, cannot reduce the fox population for a long period and is probably not successfull enough to stop the spread of the disease (Artois 1983, Aubert 1988). Oral vaccination however is likely to reduce the mobility of foxes by decreasing the mortality due to rabies and then decreasing the probability of transmission between foxes in close proximity by an increase in the number of immune individuals.

We are currently involved in a long term study in order to test this hypothesis, especially the availability of food versus rabies as control on population dynamics and the question of the foxes' fidelity to their home-range when rabies is eliminated by vaccination.

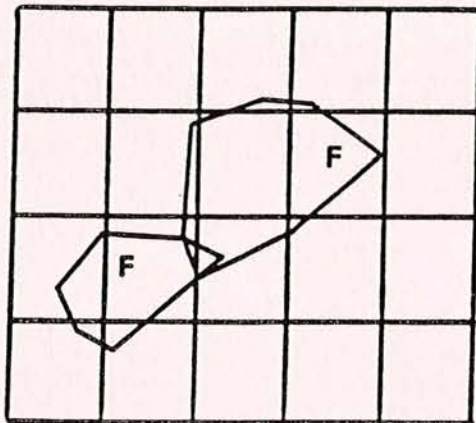
FIGURES



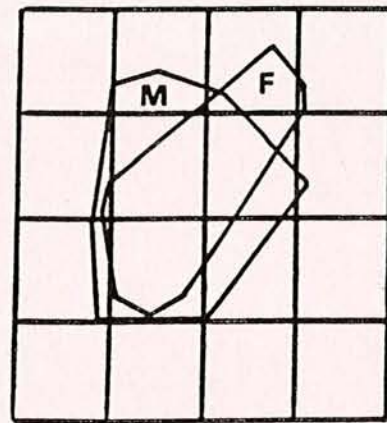
(A)



(B)



(C)



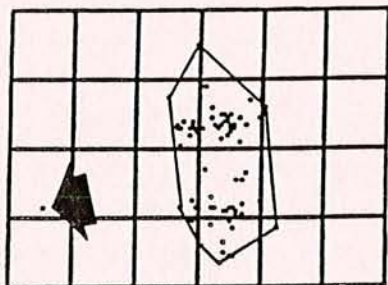
(D)

FIGURE 1 : Study of the sharing of space by neighbouring foxes.

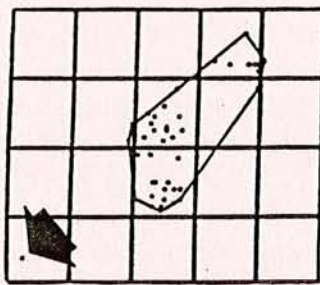
- a) no contact between one male and one female
- b) partial overlapping of the same female's area by two neighbouring males
- c) sharing of a small part of the same area by one male and one female
- d) sharing of a large part of the same area by one male and one female

FIGURE 2 : Relation between visited area and the number of radiolocation of two foxes. The visited area is the cumulative number of squares of the grid (side = 100 meters) visited at least once .

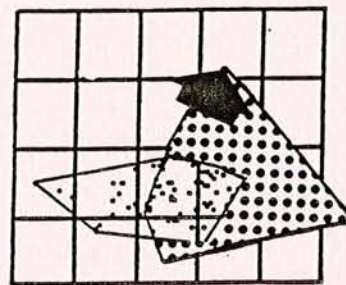
Cette figure est représentée sur la Fig.5 page 163



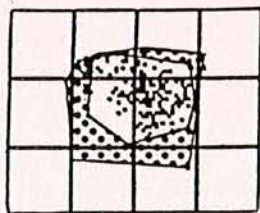
CLEMENT



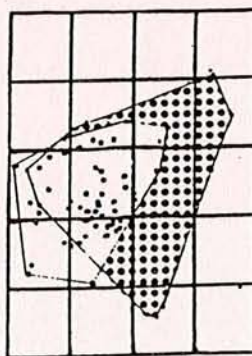
NATHALIE



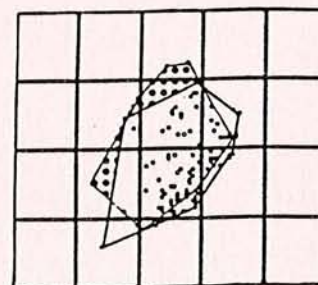
PASCALINE



ANNONCIADE



R2



R3

FIGURE 3 : Radio-tracking of six rabid foxes. Clement and Nathalie were not followed during the last days of their life. The four other foxes, covered a new area (dotted) outside the previous one in the last four to six days before death.

FIGURE 4 : Night-time spotlight counts of foxes in the study area over ten years. Only the counts for the September to April period are reported. The numbers of counts are reported above each bar. This small population recovers fast after the outbreak of rabies.

Cette figure est représentée sur la Fig.7 page 124

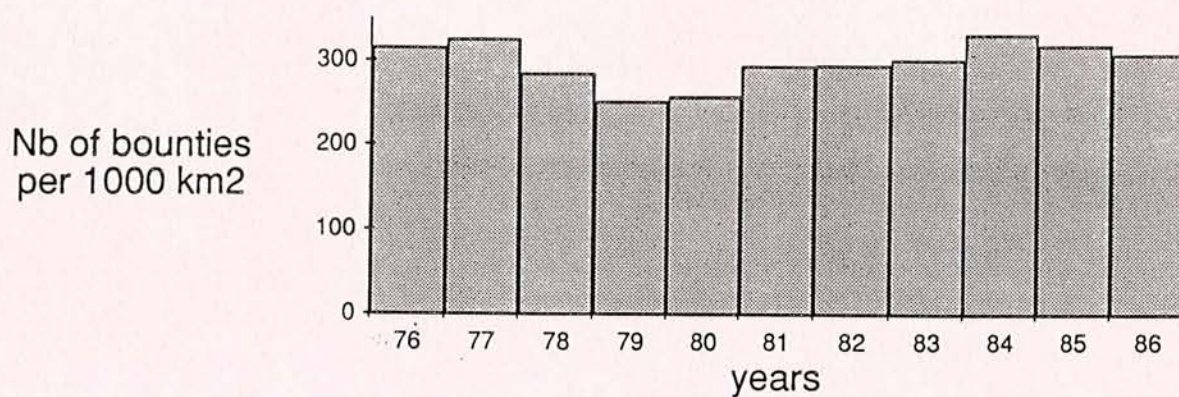


FIGURE 5 : Record of bounties given for dead foxes in rabid endemic area of France. The ratio of the number of bounties given to the surface of the endemic area is considered as an index of mean fox density. This index is rather even despite fluctuations in rabies outbreaks.

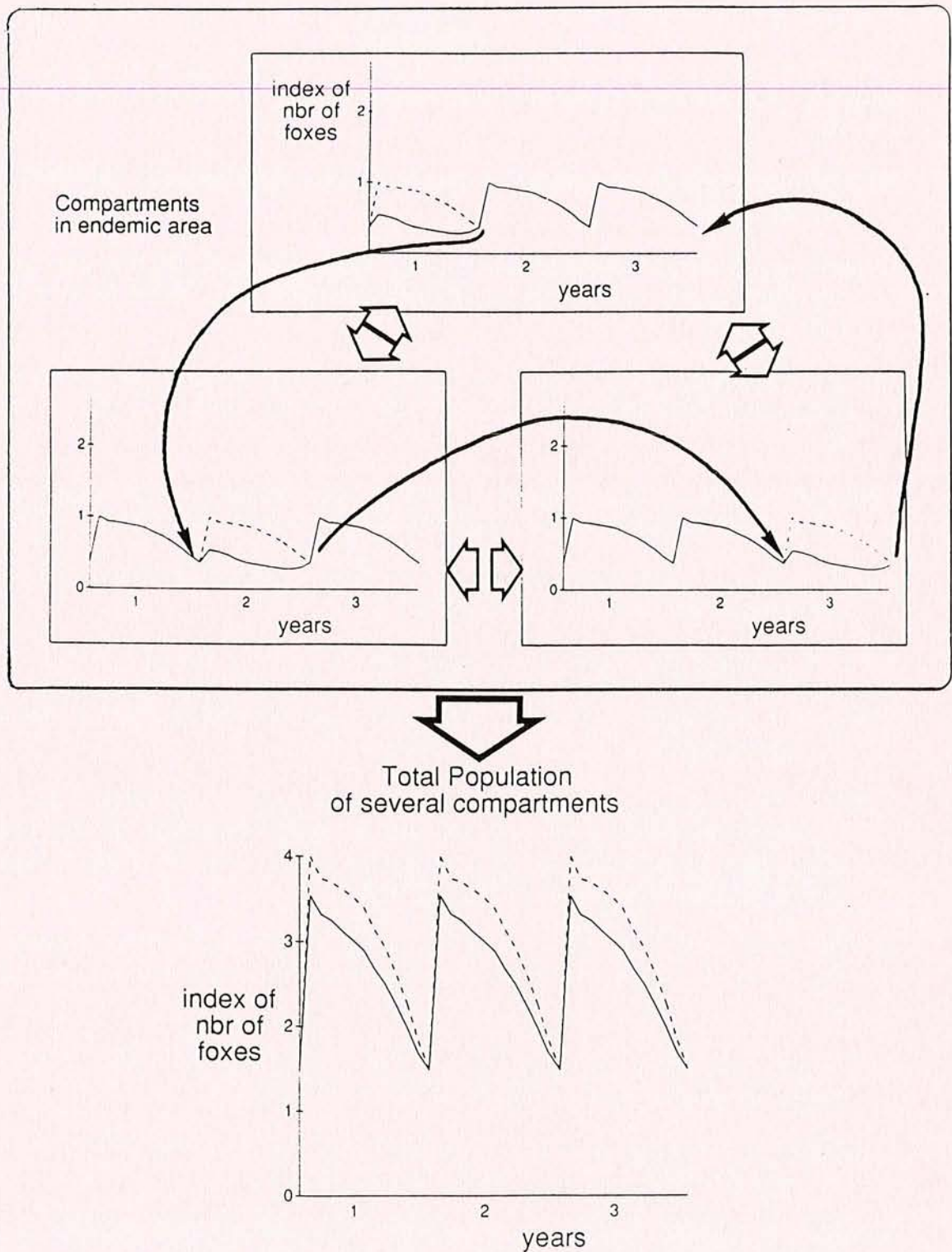


FIGURE 6 : Interpretation of the evolution of fox population levels according to the scale of the prospected area. The large scale population is made up of local populations (three are pictured here) more or less separated by geographical or sociological barriers. Rabies (curved arrows) travels from one compartment to another. As a result of a "vacuum effect", foxes move from neighbouring compartments (double arrows) The dashed lines are theoretical levels of fox populations without rabies.

REFERENCES

- ABLES E.D.- Home-range studies of red foxes (*Vulpes vulpes*). J. Mammal., 1969, **50** (1) : 108-120.
- ARTOIS M.- Méthodes de dénombrement des populations de renards roux. Bull. Mens. O.N.C., 1981 (47) : 23-32.
- ARTOIS M. et SALMON D.- Détermination expérimentale du sexe et de l'âge chez le renard roux (*Vulpes vulpes*) : validité et reproductibilité des techniques choisies. Mammalia, 1981, **45** (3) : 373-378.
- ARTOIS M. et AUBERT M.F.A.- Structure des populations (âge et sexe) de renards en zone indemnes ou atteintes de rage. Comp. Immun. Microbiol. Infect. Dis., 1982, **5** (1-3) : 237-245.
- ARTOIS M., AUBERT M.F.A. et GERARD Y.- Reproduction du renard roux (*Vulpes vulpes*) en France. Rythme saisonnier et fécondité des femelles. Acta Oecol., 1982, **3** (2) : 205-216.
- ARTOIS M.- Evolution de la rage dans les Alpes françaises. Actes du VII^e Colloque National de Mammalogie, Grenoble, 15-16 octobre 1983, 37-45.
- ARTOIS M. et AUBERT M.F.A.- Behaviour of rabid foxes. Terre et Vie, 1985, **40** : 171-176.
- ARTOIS M., AUBERT M.F.A., et STAHL P.- Organisation spatiale et déplacements des renards roux adultes. Soumis pour publication à "Terre et Vie".
- AUBERT M.F.A. - Mesures de contrôle de la rage par réduction des populations de vecteurs. Conséquences sur les populations animales et l'épidémiologie de la rage. Comptes-rendus de la seconde réunion de concertation O.M.S - O.I.E. sur la prophylaxie de la rage en Europe. Annecy 8-10 juin 1988 : 277-288.
- AUBERT M.F.A., ROBOLY O. et MIGOT P.- Le tir de nuit du renard dans le cadre de la prophylaxie de la rage. Premier bilan et perspectives. Bull. Mens. O.N.C., 1988, (128) : 38-46.
- DAGNELIE P.- L'analyse de la covariance, 340-358. in "Théorie et méthodes statistiques" Les Presses Agronomiques de Gembloux, Gembloux, 1975, **2**, 463 p.
- DONCASTER C.P.- The spatial organisation of urban foxes (*Vulpes vulpes*) in Oxford. Ph. D. Thesis, University of Oxford, Waldham College, Oxford, 1985, 2 vol.
- GEORGE J.P., GEORGE J., BLANCOU J. et AUBERT M.F.A.- Description clinique de la rage du renard. Etude expérimentale. Rev. Méd. Vét., 1980, **131** (2) : 153-160.
- JENSEN B.- Movements of the red fox (*Vulpes vulpes* L.) in Denmark investigated by marking and recovery. Dan. Rev. Game Biol., 1973, **8** (3) : 3-20.
- LLOYD H.G.- The red fox. B.T. Batsford Ltd., London, 1980, 320 p.
- MULDER J.L.- Spatial organization, movements and dispersal in a Dutch red fox (*Vulpes vulpes*) population : some preliminary results. Terre et Vie, 1985, **40** : 133-138.

- PILS C.M. and MARTIN M.A.- Population dynamics, predator-prey relationships and management of the red fox in Wisconsin. Techn. Bull. Dept. Nat. Res., Madison, 1978 (105) : 56 p.
- SALMON D. et BLANCOU J.- Diagnose expérimentale du sexe du renard (*Vulpes vulpes*). Essais comparés de trois méthodes en vue de l'étude épidémiologique de la rage. Rec. Méd. Vét., 1980, **156** (2) : 121-128.
- STORM G.L., ANDREWS R.D., PHILLIPS R.L., BISHOP R.A., SINIFF D.B. and TESTER J.R.- Morphology, reproduction, dispersal and mortality of midwestern red fox populations. Wildl. Monogr., 1976 (49) : 82 p.
- TULLAR B.F. and BERCHIELLI L.T.- Movement of the red fox in central New York. N.Y. Fish & Game J., 1980, **27** (2) : 179-204.
- WANDELER A., MÜLLER J., WACHENDÖRFER G., SCHALE W., FÖRSTER U. and STECK F.- Rabies in wild carnivores in central Europe. III. Ecology and biology of the fox in relation to control operations. Zbl. Vet. Med., 1974, **21B** : 765-773.
- ZIMEN E.- A short history of human attitudes towards the fox, 1-5. in "The red fox. Symposium on behavior and ecology" E. Zimen Ed. Biogeographica, DR. W. Junk B.V. Publishers, The Hague, 1980, **18**, 285 p.
- ZIMEN E.-Long-range movements of the red fox, *Vulpes vulpes* L. Acta Zool. Fennica, 1984 (171) : 207-270.

E. CONCLUSION

Pour achever ce travail nous voudrions en résumer très brièvement les données essentielles et revenir aux questions posées au début sur les rapports coadaptatifs mutuels entretenus par le virus rabique et le Renard.

Les études conduites à la station d'Atton sur la rage expérimentale ont bien montré la très grande susceptibilité du Renard à son virus en comparaison notamment à d'autres Carnivores. Les études éco-éthologiques ont abouti, pour leur part, à suggérer que le Renard déploie une stratégie efficace pour compenser les effets de cette mortalité. Sa démographie n'en est finalement que faiblement affectée, pas plus qu'elle ne l'est durablement par l'action de l'Homme. Comme le suggèrent les conclusions des études réalisées par l'équipe d'Oxford, le Renard est une espèce d'écotone, adaptée à l'instabilité de son milieu de vie. On conçoit dès lors qu'il ait su si bien tirer profit de la présence et de la maîtrise de l'Homme sur les espaces naturels. Dans ces conditions, la rage devait inéluctablement rencontrer cet hôte taillé à sa mesure.

Peut-on néanmoins essayer de prédire ce que l'avenir nous réserve ? Exercice périlleux, il s'est souvent, dans le passé, soldé par des déconvenues : ne prévoyait-on pas, il y a peu de temps encore que Lyon et Paris seraient dépassés par la vague épizootique bien avant la fin des années 80 ? Au lieu de cela nous avons assisté depuis 1978 à une stabilisation du front de la rage. Auparavant, en Amérique du Nord, la rage vulpine, largement prédominante jusque dans les années soixante, s'éteignait progressivement et ne subsistait que dans l'Ontario et guère au-delà de ses frontières avec le Sud du Québec et les Etats-Unis.

En France, ce phénomène a fait l'objet d'une hypothèse émise par notre équipe (BLANCOU *et al.* 1988). Celle-ci postule que les caractéristiques du virus de la zone frontalière ont évolué (soit dans le sens d'une atténuation, soit plutôt dans celui d'une augmentation de virulence). De la sorte la probabilité de contamination en zone frontalière est plus faible, expliquant en partie pourquoi la maladie a cessé de progresser à partir de 1978 et justifiant un optimisme mesuré dans le succès de la vaccination orale mise en oeuvre pour lutter contre la rage du Renard.

Cette précédente hypothèse se révèle difficile à vérifier expérimentalement et des travaux sont actuellement en cours pour y parvenir. Ces travaux réalisés en station ont pour objectif de mettre en évidence l'existence d'un biotype différents du virus rabique en observant les effets (incubation, symptômes, mortalité) de souches rabiques provenant de zones différentes (front, arrière du front) ou d'années différentes (nombre de passages différents) sur le Renard.

A la suite des travaux dont nous venons de présenter les résultats dans ce mémoire, il pourrait être envisagé une autre approche de ce problème : il s'agirait non plus d'essais en station mais d'une étude analytique et comparative de terrain. Elle consisterait à identifier les caractéristiques "populationnelles" des renards selon des transects centrifuges, orientés

perpendiculairement à la ligne du front enzootique. En effet nos raisonnements précédents postulent l'organisation de la métapopulation vulpine en sous-populations. Caractériser ces populations sur le plan morphométrique, enzymologique ou même génétique, mettre ces paramètres en rapport avec la situation épidémiologique de la zone correspondante, permettrait de vérifier si les mécanismes co-adaptatifs que nous avons décrits ont effectivement modifiés le phénotype, voire le génotype des renards et si, en conséquence, l'équilibre Renard-virus de la rage évolue, comme nous l'envisagions en introduction, vers une atténuation de l'épizootie en enzootie.

Si un tel scénario peut survenir en Europe, la rage vulpine évoluera vers un équilibre dynamique entre le virus et son vecteur comparable à celui de la rage canine, connu dans de nombreuses régions du globe ; mais le "virus" tient sans doute en réserve quelques stratégies démoniaques pour ressurgir sous une autre forme où on ne l'attend pas : il semble par exemple se développer en Europe sur le Chien viverrin. Un virus apparenté (E.B.L. pour European Bat Lyssavirus) semble également s'étendre au dépens de la Sérotine commune (*Eptesicus serotinus*) et peut-être d'autres Chiroptères, risquant d'envahir le continent à la manière de ce qui s'est également produit en Amérique du Nord. Cette pesante fatalité rabique, si elle assure aux épidémiologistes de ne jamais risquer l'ennui, incite à la plus grande réserve lorsqu'on planifie un programme de lutte antivirale, qu'il s'agisse de vacciner les renards contre la rage ou de combattre d'autres virus récents apparus sur une espèce quelconque de Mammifère...

F. BIBLIOGRAPHIE

N.B. : Cette liste de références bibliographiques comprend tous les auteurs mentionnés dans l'étude bibliographique (texte, tableaux et figures), dans les chapitres introduisant la partie expérimentale, la discussion et la conclusion générale, mais pas ceux qui sont signalés dans chaque tiré-à-part.

- ABLES E.D. (1965).- An exceptional fox movement. J. Mammal., **46**, n°1, 132 p.
- ABLES E.D. (1969).- Home range studies of red fox (*Vulpes vulpes*). J. Mammal., **50**, n°1, pp 108-120.
- ABLES E.D. (1975).- Ecology of the red fox in North America. in "The wild canids. Their systematics, behavioural ecology and evolution" M. W. Fox ed. Van Nostrand Reinhold Co., New York, 508 p.
- ADAMS L. and DAVIS S.D. (1967).- The internal anatomy of home range. J. Mammal., **48**, pp 529-536.
- ARNOLD D.A. and SCHOFIELD R.D. (1956).- Home range and dispersal of Michigan red foxes. Pap. Mich. Acad. Sci., **41**, pp 91-97.
- ARTOIS M. (1979).- Densité, structure des populations, reproduction du renard roux (*Vulpes vulpes*) en France dans les zones libres ou atteintes par la rage. Thèse Doct. 3è cycle, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris, 110 p.
- ARTOIS M. et AUBERT M.F.A. (1982).- Structure des populations (âge et sexe) de renards en zones indemnes ou atteintes de rage. Comp. Immun. Microbiol. Infect. Dis., **5**, n°1-3, pp 237-245.
- ARTOIS M. (1983).- Evolution de la rage vulpine dans les Alpes françaises. Actes du VIIè Colloque National de Mammalogie, Grenoble, 15-16 octobre, pp 37-45.
- ARTOIS M. et AUBERT M.F.A. (1983).- Problèmes posés par le traitement des données de radio-pistage du renard et du chat forestier. Soc. Fr. Etude Comp. Anim., Bull. Int., n°1, pp 63-68.
- ARTOIS M. (1985).- Les animaux sauvages vecteurs de rage : le point des connaissances actuelles. in "Pasteur et la rage" Inf. Tech. Serv. Vét., n°92-95, pp 73 S - 88 S.
- ARTOIS M. (1989).- Le renard roux (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758). Encyclopédie des Carnivores de France. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Bohallard, Puceul, 90 p.
- ATANASIU P., GUILLON J.C. et VALLEE A. (1970).- Contribution à l'étude de la rage expérimentale du renard. Ann. Inst. Pasteur, **119**, pp 260-269.
- AUBERT M.F.A. (1984).- Le rôle des rongeurs dans l'épidémiologie de la rage. Arvicola, **1**, n°1, pp 13-16.
- AUBERT M.F.A., ARTOIS M. et STAHL P. (1985).- Méthode d'interprétation statistique du rythme d'activité de carnivore suivis par radio-pistage. Rev. Ecol. (Terre et Vie), **5**, n°2, pp 177-183.
- AUBERT M.F.A. et ARTOIS M. (1988).- Etudes prospectives de l'influence de la vaccination sur l'épidémiologie de la rage et les populations vulpines. in "Vaccination to control rabies in foxes" P.P. Pastoret, B. Brochier, I. Thomas et J. Blancou Eds. Office des Publications Officielles des Communautés Européennes, Luxembourg, 1988, pp 39-54.
- BACON P.J. and MACDONALD D.W. (1980).- To control rabies : vaccinate foxes. New Scientist, **87**, pp 640-645.
- BACON P.J. (1985).- Population dynamics of rabies in wildlife. Academic Press, London, 358 p.
- BAER G.M. (1975) a.- Rabies in nonhematophagous bats. in "The natural history of rabies" G.M. Baer Ed. Academic Press, New York, **2**, pp 79-93.
- BAER G.M. (1975) b.- Bovine paralytic rabies in the vampire bat. in "The natural history of rabies" G.M. Baer Ed. Academic Press, New York, **2**, pp 155-175.
- BAER G.M. (1985).- La rage aux Etats-Unis d'Amérique. in "Pasteur et la rage" Inf. Tech. Serv. Vét., n°92-95, pp 37-S - 45-S.

- BARASH D.P. (1974).- Neighbour recognition in two "solitary" carnivores : the raccoon (*Procyon lotor*) and the red fox. *Science*, **185**, n°4153, pp 794-796.
- BARNARD B.J.H. (1979).- The role played by wildlife in the epizootiology of rabies in South Africa and South West Africa. *Onderst. J. Vet. Res.*, **46**, pp 155-163.
- BARNARD B.J.H. et HASSEL R.H. (1981).- Rabies in kudu (*Tragelaphus strepsiceros*) in South West Africa/Namibia. *J. South Afr. Vet. Ass.*, **52**, n°4, pp 309-314.
- BARNARD B.J.H., HASSEL R.H., GEYER H.J. et DE KOKER W.C. (1982).- Non bite transmission of rabies in kudu (*Tragelaphus strepsiceros*). *Onderst. J. Vet. Res.*, **49**, pp 191-192.
- BARRAT J., BARRAT M.J., PICARD M. et AUBERT M.F.A. (1988).- Diagnostic de la rage sur culture cellulaire. Comparaison des résultats de l'inoculation au neuroblastome murin et l'inoculation à la souris. *Comp. Immun. Microbiol. Infect. Dis.*, 1988, **11**, n°3-4, pp 207-214.
- BEHRENDT G. (1955).- Beiträge zur Ökologie des Rotfuchses (*Vulpes vulpes* L.) dargestellt an Untersuchungen im Raum zwischen Deister, Osterwald und Ith. *Zeitsch. Jagdwissensch.*, pp 113-145.
- BERAN G.W. (1981).- Rabies and infections by rabies-related viruses. in "CRC handbook series in zoonoses. Section B : Viral zoonoses" G.W. Beran Ed. CRC Press, Boca Raton, pp 57-135.
- BERBERICH W. (1985).- Home range, habitat use, activity patterns and earth habitat analyses of red foxes in alpine area in the National Park Berchtesgaden, West Germany. in "IVth International Theriological Congress", Edmonton, Canada.
- BLANCOU J., ANDRAL L., SAMUDIO A. et SILVA CRISPIM L. (1979).- Rage expérimentale du renard roux (*Vulpes vulpes*). II. Excrétion du virus rabique après infection. *Rev. Méd. Vét.*, **130**, n°11, pp 1473-1484.
- BLANCOU J., AUBERT M.F.A., ANDRAL L. et ARTOIS M. (1979).- Rage expérimentale du renard roux (*Vulpes vulpes*). I. Sensibilité selon la voie d'infection et la dose infectante. *Rev. Méd. Vét.*, 1979, **130**, n°7, pp 1001-1015.
- BLANCOU J. (1982).- Contribution à l'étude de l'immunité contre la rage. Thèse Doct. Sci. Nat., Université de Nancy I, Nancy, 320 p.
- BLANCOU J. (1986).- Rabies virus : epidemiological aspects of virus adaptation to different animal species. in "Viral infections" W. Marget, W. Lang, E. Gabler-Sandberger Eds. MMV Medizin Verlag, München, pp 134-137.
- BLANCOU J., AUBERT M.F.A., ARTOIS M. et BARRAT J. (1988).- Why has rabies stopped progressing in Europe for ten years ? *Rabies Inf. Exch.*, n°17, pp 9-13.
- BLANCOU J. et BARRAT J. (1988).- Rôle épidémiologique des diverses espèces animales dans la contamination rabique de l'homme en Europe. *Bull. Acad. Vét. Fr.*, **61**, pp 497-512.
- BLACK J.G. and LAWSON K.F. (1980).- The safety and efficacy of immunizing foxes (*Vulpes vulpes*) using baits containing attenuated rabies virus vaccine. *Can. J. Comp. Med.*, **44**, n°2, pp 169-176.
- BÖGEL K., ARATA A.A., MOEGLE H. and KNORPP F. (1974).- Recovery of reduced fox populations in rabies control. *Zbl. Vet. Med.*, **21B**, pp 401-412.
- BÖGEL K., SCHAAL E. and MOEGLE H. (1977).- The significance of martens as transmitters of wildlife rabies in Europe. *Zbl. Bakteriol. Parasitk. Infekt.*, **238**, pp 184-190.
- BÖGEL K. and MOEGLE H. (1980).- Characteristics of the spread of a wildlife rabies epidemic in Europe. in "The red fox, behavior and ecology" E. Zimen Ed. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. *Biogeographica*, **18**, pp 123-175.
- BOITANI L., BARASSO P. and GRIMOD I. (1984).- Ranging behaviour of the red fox in the Gran Paradiso National Park (Italy). *Boll. Zool.*, **51**, pp 275-284.

- CAREY A.B. and MACLEAN R.G. (1983).- The ecology of rabies : evidence of co-adaptation. *J. Appl. Ecol.*, **20**, pp 777-800.
- CARR G.M. and MACDONALD D.W. (1986).- The sociality of solitary foragers : a model based on resource dispersion. *Anim. Behav.*, **34**, pp 1540-1549.
- CHANTAL J. et BLANCOU J. (1985).- Le virus rabique. *In "Pasteur et la rage" Inf. Tech. Serv. Vét.*, n°92-95, pp 281-292.
- CHERKASSKIY (1988).- Roles of the wolf and the raccoon dog in the ecology and epidemiology of rabies in the USSR. *Rev. Infect. Dis.*, 1988, **10**, suppl.4, pp S634-636.
- CLUTTON-BROCK J., CORBET G.B. and HILLS M. (1976).- A review of the family Canidae, with a classification by numerical methods. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool.*, **29**, n°33, pp 301-401.
- COCHRAN W.W., WARNER D.W., TESTER J.R. and KUECHLE W.B. (1965).- Automatic radio-tracking system for monitoring animal movements. *Bioscience*, **15**, n°2, pp 98-100.
- COMBES C. (1980).- Les mécanismes de recrutement chez les métazoaires parasites et leur interprétation en termes de stratégies démographiques. *Vie-Milieu*, **30**, n°1, pp 55-63.
- COPE A.C. and HORSLEY (1887).- History of outbreak of rabies among deer in Richmond park. Appendix to the report of the agricultural department, pp 42-45.
- CROWE D.M. and STRICKLAND M.D. (1975).- Populations structures of some mammalian predators in southeastern Wyoming. *J. Wildl. Manag.*, **39**, n°2, pp 449-450.
- CURIO E. (1976).- The ethology of predation. Springer Verlag, Berlin, 250 p.
- DALKE P.D. (1942).- The cottontail rabbit in Connecticut. *State Geol. Nat. Hist. Survey Bull.*, **65**, pp 1-97.
- DAVIES N.B. (1978).- Ecological questions about territorial behaviour. *in "Behavioural ecology"* J.R. Krebs and N.B. Davies Ed. Blackwell, Oxford, pp 317-350.
- DEAN D.J. et ABELSETH M.K. (1974).- Epreuve des anticorps fluorescents. *in "La rage. Techniques de laboratoire"*, 3è ed. M.M. Kaplan et H. Koprowski Eds. Organisation Mondiale de la Santé, Genève, pp 75-87.
- DEAT A., MAUGET C., MAUGET R., MAUREL D. and SEMPÈRE A. (1980).- The automatic, continuous and fixed radio tracking system of the Chizé forest : theoretical and practical analysis. *in "A handbook on biotelemetry and radio tracking"* C.J. Amlaner and D.W. Macdonald Eds. Pergamon Press, Oxford, pp 439-451.
- DEEMS E.F. and PURSLEY D. (1983).- Red fox (*Vulpes vulpes*); *in "North American Furbearers. A contemporary reference"* International Association of Fish and Wildlife Agencies, Maryland Department of Natural Resources, Wildlife Administration, pp 79-83.
- DONCASTER P. (1985).- The spatial organisation of urban foxes (*Vulpes vulpes*) in Oxford. Ph. D. Thesis, University of Oxford, Wadham College Oxford, 2 vol.
- DUBREUIL M., ANDRAL L., AUBERT M. and BLANCOU J. (1979).- The oral vaccination of foxes against rabies. An experimental study. *Ann. Rech. Vét.*, **10**, n°1, pp 9-21.
- DUCHENE M.J. (1987).- Contribution à l'étude deux carnivores introduits en France : le chien viverrin (*Nyctereutes procyonoides*, Gray 1834), le raton laveur (*Procyon lotor*, Linnaeus 1758) et de leur rôle dans l'épidémiologie de la rage. *D.E.S. Sci. Nat.*, Université de Nancy I, 1987, 107 p.
- DUCHENE M.J. et ARTOIS M. (1988).- Les carnivores introduits : chien viverrin (*Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834) et raton laveur (*Procyon lotor* Linnaeus, 1758). *Encyclopédie des Carnivores de France. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères*, Bohallard, Puceul, 49 p.

- EGUCHI K., NAKAZONO T., HIGASHI K., DOI T. and ONO Y. (1977).- Tracking of the Hondo fox (*Vulpes vulpes japonica*, Gray) by radiotelemetry. in "Studies on methods of estimating population density, biomass and productivity in terrestrial animals" M. Morisita Ed. J.I.P.B. Synthesis, Tokyo University Press, Tokyo, **17**, pp 216-225.
- ENGLUND J. (1970).- Some aspects of reproduction and mortality rates in Swedish foxes (*Vulpes vulpes*), 1961-63 and 1966-69. *Viltrevy*, **8**, n°1, 82 p.
- ENGLUND J. (1980).- Yearly variations of recovery and dispersal rates of fox cubs tagged in Swedish coniferous forests. in "The red fox" E. Zimen Ed. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. *Biogeographica*, **18**, pp 195-207.
- EVERARD C.O.R., BAER G.M., ALLS M.E. and MOORE S.A. (1984).- Rabies serum neutralizing antibody in mongoose from Grenada. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.*, **75**, n°5, pp 654-666.
- FABRIGOULE C. et MAUREL D. (1982).- Radio tracking study of foxes' movements related to their home range. A cognitive map hypothesis. *Quart. J. Exp. Psychol.*, **34B**, pp 195-208.
- FAIRLEY J.S. (1969).- Survival of fox cubs in northern Ireland. *J. Zool.*, **159**, n°4, pp 532-534.
- FLAMAND A., COULON P., PEPIN M., BLANCOU J., ROLLIN P. and PORTNOI D. (1984).- Immunogenic and protective power of avirulent mutants of rabies virus selected with neutralizing monoclonal antibodies. in "Modern approaches to vaccines" R.M. Chanock and R.A. Lerner Eds. Cold Spring Harbor Laboratory, pp 289-294.
- FOX M.W. (1971).- Behaviour of wolves, dogs and related canids. Jonathan Cape, London, 214 p.
- GANIÈRE J.P. (1978).- Notions générales sur la recherche épidémiologique. *Rec. Méd. Vét.*, **129**, n°4, pp 545-563.
- GEORGE J.P., GEORGE J., BLANCOU J. et AUBERT M.F.A. (1980).- Description clinique de la rage du renard. Etude expérimentale. *Rev. Méd. Vét.*, **131**, n°2, pp 153-160.
- GESSLER M. und SPITTLER H. (1982).- Relations entre populations de renards et limitation de la propagation de la rage en Rhénanie-Westphalie. *Comp. Immun. Microbiol. Infect. Dis.*, **5**, n°1-3, pp 293-302.
- HADDAD N. 1987.- Evaluation par la sérologie de l'efficacité d'un vaccin antirabique chez des chiens du terrain en Tunisie. *Ann. Rech. Vét.*, **18**, pp 63-67.
- HARRIS S. (1977).- Distribution, habitat utilization and age structure of a suburban fox (*Vulpes vulpes*) population. *Mammal. Rev.*, **7**, pp 25-39.
- HARRIS S. (1979).- Age-related fertility and productivity in red foxes (*Vulpes vulpes*) in suburban London. *J. Zool.* **187**, pp 195-199.
- HARRIS S. (1980).- Home range and patterns of distribution of foxes (*Vulpes vulpes*) in an urban area, as revealed by radio tracking. in "A handbook on biotelemetry and radio tracking" C.J. Amlaner and D.W. Macdonald Eds. Pergamon Press, Oxford, pp 685-690.
- HARRIS S. (1981).- The food of suburban foxes, *Vulpes vulpes* with special reference to London. *Mammal. Rev.*, **11**, n°4, pp 151-168.
- HARRIS S. and SMITH G.C. (1987).- Demography of two urban fox (*Vulpes vulpes*) populations. *J. Appl. Ecol.*, **24**, pp 75-86.
- HASSEL R.H. (1982).- Incidence of rabies in kudu in South West Africa/Namibia. *South Afr. J. Sci.*, **78**, pp 418-421.
- IKEDA (1985).- Régime alimentaire et domaine vital du chien viverrin au Japon. *Terre et Vie*, **40**, n°2, pp 165-169.
- JACKSON H.C. (1979).- A contribution to the study of fox rabies in relation to habitat in Europe. M. Sc. Thesis, Imperial College, University of London.

- JACKSON H. and SCHNEIDER L.G. (1984).- Rabies in the Federal Republic of Germany 1950-81 : the influence of landscape. Bull. W.H.O., **62**, n°1, pp 99-106.
- JENSEN B. and NIELSEN L.B. (1968).- Age determination in the red fox (*Vulpes vulpes* L.) from canine tooth section. Dan. Rev. Game Biol., **5**, n°6, pp 3-15.
- JENSEN B. (1973).- Movements of the red fox (*Vulpes vulpes* L.) in Denmark investigated by marking and recovery. Dan. Rev. Game Biol., **8**, n°3, pp 3-20.
- JOHNSON H.M. (1960).- Proceedings 63rd Ann. Meet. U.S. Livestock Sanit. Ass., pp 267-274.
- JONES D.M. and THEBERGE J.B. (1982).- Summer home range and habitat utilization of the red fox (*Vulpes vulpes*) in a tundra habitat. Can. J. Zool., **60**, n°5, pp 807-812.
- KAIKUSALO A. (1979).- (Predatory mammals and vole populations in the fell regions of north-west Finland). Suomen Riista, **29**, pp 89-92.
- KALPERS J. (1984).- Note sur le déplacement d'un renard juvénile enragé. Cah. Ethol. Appl., **4**, n°4, pp 353-355.
- KAPLAN M.M. et KOPROWSKI H. (1974).- La rage. Techniques de laboratoire, 3è ed. Organisation Mondiale de la Santé, Genève, 379 p.
- KLEIMAN D. and EISENBERG (1973).- Comparisons of canid and felid social systems from an evolutionary perspective. Anim. Behav., **21**, pp 637-659.
- KOLB H.H. and HEWSON R. (1980).- A study of fox populations in Scotland from 1971 to 1976. J. Appl. Ecol., **17**, n°1, pp 7-19.
- KOPROWSKI H.(1974).- Epreuve d'inoculation à la souris. in "La rage. Techniques de laboratoire", 3è ed. M.M. Kaplan et H. Koprowski Eds. Organisation Mondiale de la Santé, Genève, pp 88-96.
- KRUUK H. and PARISH T. (1982).- Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger, *Meles meles*. J. Zool. Lond., **196**, pp 31-39.
- LEPINE P. et GAMET A. (1969).- La rage. L'Expansion Editeur, 140 p.
- LINDSTRÖM E. (1979).- Age structure and sex ratio of a red fox population according to different methods of sampling. Trans. Intern. Congr. Game Biol., **14**, pp 299-309.
- LINDSTRÖM E. (1982).- Population ecology of the red fox (*Vulpes vulpes*) in relation to food supply. Ph. D. Thesis, Stockholm, pp 6-24.
- LINDSTRÖM E. (1985).- Social organization of red foxes in Sweden. Int. Theriol. Congr., Edmonton.
- LINDSTRÖM E. (1986).- Territory inheritance and the evolution of group-living in carnivores. Anim. Behav., **34**, pp 1825-1835.
- LINDSTRÖM E. (1987).- An epizootic of sarcoptic mange in Swedish red fox populations. Patterns of spread and effects on the fox populations. XVIIIth Congr. I.U.G.B., Krakow, 11 p.
- LINDSTRÖM E. (1988).- Reproductive effort in the red fox, *Vulpes vulpes*, and future supply of a fluctuating prey. Oikos, **52**, pp 115-119.
- LINDSTRÖM E., POULSEN O. et SCHANTZ T. (von) (1982).- Spacing of the red fox *Vulpes vulpes* in relation to food supply. in "Population ecology of the red fox (*Vulpes vulpes*) in relation to food supply" E. Lindström Ed. Ph. D. Thesis, Stockholm.
- LLOYD H.G. (1980).- The red fox. B.T. Batsford, London, 320 p.

- LLOYD H.G., JENSEN B., VAN HAAFTEN J.L., NIEWOLD F.J.J., WANDELER A., BÖGEL K. and ARATA A.A. (1976).- Annual turnover of fox populations in Europe. *Zbl. Vet. Med.*, **23**, pp 580-589.
- LOCKIE J.D. (1964).- The breeding density of the golden eagle and fox in relation to dog supply in western Ross. *Scott. Nat.*, **71**, pp 67-77.
- LUND M.K. (1959).- The red fox in Norway. I. Survey of 551 red foxes collected, their size and sex ratio. *Medd. Statens Viltunders.*, **2**, n°5, 57 p.
- LUND M.K. (1962).- The red fox in Norway. II. The feeding habits of the red fox in Norway. *Medd. Statens Viltunders.*, **2**, n°12, 79 p.
- MACDONALD D.W. (1977).- On food preference in the red fox. *Mammal. Rev.*, **7**, n°1, pp 7-23.
- MACDONALD D.W. (1979).- "Helpers" in fox society. *Nature*, **282**, n°5734, pp 69-71.
- MACDONALD D.W. (1980 a).- The red fox, *Vulpes vulpes*, as predator upon earthworm *Lumbricus terrestris*. *Z. Tierpsychol.*, **52**, n°2, pp 171-200.
- MACDONALD D.W. (1980 b).- Social factors affecting reproduction amongst red foxes, *Vulpes vulpes*. in "The red fox. Symposium on behaviour and ecology" Dr. W. Junk Publishers, The Hague. *Biogeographica*, **18**, pp 123-175.
- MACDONALD D.W. (1981).- Resource dispersion and the social organisation of the red fox, *Vulpes vulpes*. in "Worldwide furbearer conference proceedings" J. Chapman and D. Pursley Eds. R. H. Donnelly & Sons, Falls Church, pp 918-949.
- MACDONALD D.W. (1983).- The ecology of carnivore social behaviour. *Nature*, **301**, n°5899, pp 379-384.
- MACDONALD D.W. (1988).- Rabies and foxes : the social life of a solitary carnivore. in "Vaccination to control rabies in foxes" P.P. Pastoret, B. Brochier, I. Thomas and J. Blancou Eds. Office for Official Publications of the European Community, Luxembourg, pp 5-13.
- MACDONALD D.W. and BACON P.J. (1982).- Fox society, contact rate and rabies epizootiology. *Comp. Immun. Microbiol. Infect. Dis.*, **5**, n°1-3, pp 247-256.
- MACDONALD D.W. and NEWDICK (1982).- The distribution and ecology of foxes, *Vulpes vulpes* L. in urban areas. in "Urban ecology" R. Bornkamm, J.A. Lee and M.R. Seeward Eds. Blackwell, Oxford, pp 123-135.
- MAC LEAN R.G. (1975).- Raccoon rabies. in "The natural history of rabies" G.M. Baer Ed. Academic Press, New York, **2**, pp 53-77.
- MATTHEWS R.E.F. (1980).- Classification et nomenclature des virus (3è rapport du C.I.T.V.). Masson - Les Presses de l'Université Laval, Paris - Québec, 223 p.
- MAUREL D. (1981).- Variations saisonnières des fonctions testiculaire et thyroïdienne en relation avec l'utilisation de l'espace et du temps chez le blaireau européen (*Meles meles*) et le renard roux (*Vulpes vulpes*). Thèse Doct. Etat, Mention "Sciences", Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 302 p.
- MAURIN J. (1985).- Virologie médicale. Flammarion Médecine-Sciences, Paris, 864 p.
- MOHR C.O. (1947).- Table of equivalent populations of North American small mammals. *Am. Midl. Nat.*, **37**, pp 223-249.
- MOUTOU F. et ARTOIS M. (1987 a).- Le rôle des agents pathogènes dans les écosystèmes. in "Faune Sauvage d'Europe", Inf. Tech. Serv. Vét., pp 15-22.
- MOUTOU F. et ARTOIS M. (1987 b).- La rage des chiroptères en Europe. *C.R. Soc. Biogéogr.*, **64**, n°3, pp 99-106.

- MULDER J.L. (1986).- The social structure of a dutch red fox population in the light of current theory. Grimsö, 26 november (non publié).
- MULDER J.L. (1985).- Spatial organisation, movements and dispersal in a Dutch fox population. *Rev. Ecol.*, **40**, pp 135-138.
- MURIE A. (1936).- Following fox trails. Univ. Mich. Mus. Zool. Misc. Publ., 45 p.
- NIEWOLD F.J.J. (1973).- Irregular movements of the red fox (*Vulpes vulpes*) determined by radio-tracking. 11th Int. Congr. Game Biol., Stockholm, 3-7 septembre 1973, pp 331-337.
- NIEWOLD F.J.J. (1980).- Aspects of the social structure of red fox populations : a summary. in "The red fox. Behaviour and ecology" E. Zimen Ed. Dr Junk Publ., The Hague, pp 185-194.
- ORGANISATION MONDIALE DE LA SANTE (1987).- Guide de lutte contre la rage canine. Doc. VPH/83.43 Rev.1.
- PAGE R.J.C. (1981).- Dispersal and population density of the fox (*Vulpes vulpes*) in an area of London. *J. Zool.*, **194**, n°4, pp 485-491.
- PARKER R.L. (1975).- Rabies in skunks. in "The natural history of rabies" G.M. Baer Ed. Academic Press, New York, **2**, pp 41-51.
- PASCAL M. (1984).- Méthode d'échantillonnage d'un rongeur souterrain, la forme fouisseuse du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman*). *Acta Oecol. Oecol. Applic.*, **5**, n°4, pp 303-317.
- PHILLIPS R.L. (1970).- Age ratios of Iowa foxes. *J. Wildl. Manag.*, **34**, n°1, pp 52-56.
- PILS C.M. and MARTIN M.A. (1978).- Population dynamics, predator-prey relationships and management of the red fox in Wisconsin. *Wiscons. Dept. Nat. Res. Techn. Bull.*, n°105, 56 p.
- PILS C.M., MARTIN M.A. et LANGE E.L. (1981).- Harvest, age structure, survivorship and productivity of red foxes in Wisconsin, 1975-78. *Wiscons. Dept. Nat. Res. Techn. Bull.*, 1981, n°125, 21 p.
- POOL G.E. and HACKER C.S. (1982).- Geographic and seasonal distribution of rabies in skunks, foxes and bats. *J. Wildl. Dis.*, **18**, n°4, pp 405-418.
- POOLE E.M.(1985).- Social behaviour in mammals. Blackie, Glasgow and London, 248 p.
- PRESTON E.M.(1975).- Home range defense in the red fox *Vulpes vulpes* L. *J. Mammal.*, **56**, n°3, pp 645-652.
- RICHARD G. Ed.(1970).- Territoire et domaine vital. Masson Ed., Paris, 124 p.
- RIOUX J.A., AIBARET J.L., HOUIN R., DEDET J.P. et LANOTTE G. (1968).- Ecologie des leishmanioses dans le Sud de la France. 2. Les réservoirs selvatiques. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, **43**, pp 421-428.
- RIOUX J.A., CROSET H. et LANOTTE G. (1977).- Ecologie d'un foyer méditerranéen de leishmaniose viscérale. Essai de modélisation. in "Ecologie des leishmanioses" Colloques Internationaux du C.N.R.S. n°239, pp 295-305.
- RYSZKOWSKI L. (1982).- Structure and function of the mammal community in an agricultural landscape. *Acta Zool. Fenn.*, **169**, pp 45-59.
- SAMUEL D.E. and NELSON B.B. (1982).- Foxes (*Vulpes vulpes*). in "Wild mammals of North America" J.A. Chapman and G.A Feldhamer Eds. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp 475-490.
- SARGEANT A.B. (1972).- Red fox spatial characteristics in relation to waterfowl predation. *J. Wildl. Manag.*, **36**, pp 225-236.

- SCHANTZ T. (von) (1980).- Prey consumption of a red fox population in southern Sweden. in "The red fox. Symposium on behaviour and ecology" Dr. W. Junk Publishers, The Hague. Biogeographica, **18**, pp 53-64.
- SCHANTZ T. (von) (1981).- Evolution of group living and the importance of food and social organization in population regulation : a study on the red fox (*Vulpes vulpes*). Doct. Dissert., Lund, 112 p.
- SCHANTZ T. (von) (1984 a).- "Non-breeders" in the red fox *Vulpes vulpes* : a case of resource surplus. *Oikos*, **42**, pp 59-65.
- SCHANTZ T. (von) (1984 b).- Carnivore social behaviour. Does it need patches ? *Nature*, n°307, pp 389-390.
- SCHOFIELD R.D. (1958).- Litter size and age-ratios of Michigan red foxes. *J. Wildl. Manag.*, **22**, n°3, pp 313-315.
- SCOTT T.G. (1943).- Some food coactions of the northern plains red fox. *Ecol. Monogr.*, **13**, n°4, pp 427-479.
- SETON E.T. (1929).- Lives of game animals. Cats, wolves and foxes. Doubleday, Doran and Co. Inc., New York, 1.
- SHELDON W.G. (1950).- Denning habits and home range of red foxes in New York state. *J. Wildl. Manag.*, **14**, n°1, pp 33-42.
- SHOPE R.E. and TIGNOR G.H. 1971.- Rabies and serologically-related viruses from Africa. in "Rabies" Y. Nagano and F.M. Davenport Eds. University Park Press, Baltimore, pp 53-56.
- SIKES R.K. (1962).- Pathogenesis of rabies in wildlife. I. Comparative effect of varying doses of rabies virus inoculated into foxes and skunks. *Am. J. Vet. Res.*, **23**, n°96, pp 1041-1047.
- SINIFF D.B. and TESTER J.R. (1965).- Computer analysis of animal movement data obtained by telemetry. *Bioscience*, **15**, pp 104-108.
- SMITH R.H. and SIBLY R. (1985).- Behavioural ecology and population dynamics : towards a synthesis. in "Behavioural ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour" R.M. Sibly and R.H. Smith Eds. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 577-591.
- SORIA BALTAZAR R. (1989).- Etude de l'immunité antirabique des ruminants domestiques. Thèse Doct. Univ. Nancy I, 208 p.
- SPITZ F. (1969).- L'échantillonnage des populations de petits mammifères. in "Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres" M. Lamotte et F. Bourlière Eds. Masson Ed., Paris, pp 153-188.
- STAHL P., ARTOIS M. et AUBERT M.F.A. (1988).- Organisation spatiale et déplacements des chats forestiers adultes (*Felis silvestris*, Schreber, 1777) en Lorraine. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, **43**, pp 113-132.
- STECK F. et WANDELER A. (1980).- The epidemiology of fox rabies in Europe. *Epidemiol. Rev.*, **2**, pp 71-96.
- STECK F., WANDELER A., BICHSEL P., CAPT S., HAFLIGER U. and SCHNEIDER L.G. (1982).- Oral immunization of foxes against rabies : laboratory and field studies. *Comp. Immun. Microbiol. Infect. Dis.*, **5**, pp 165-171.
- STEELE J.H. (1975).- History of rabies. in "The natural history of rabies" G.M. Baer Ed. Academic Press, New York, 1, pp 1-29.
- STORM G.L. (1965).- Movements and activities of foxes as determined by radio-tracking. *J. Wildl. Manag.*, **29**, n°1, pp 1-13.
- STORM G.L., ANDREWS R.D., PHILLIPS R.L., BISHOP R.A., SINIFF D.B. and TESTER J.R. (1976).- Morphology, reproduction, dispersal and mortality of midwestern red fox populations. *Wildl. Monogr.*, **49**, pp 6-82.
- SULKIN S.E. and ALLEN R. (1974).- Virus infections in bats. S. Karger Ed., Basel, 103 p.

- SYKES-ANDRAL M. (1982).- Comportement des animaux sauvages enrégés étudiés au Centre National d'Etudes sur la Rage. *Comp. Immun. Microbiol. Infect. Dis.*, **5**, n°1-3, pp 337-342.
- THIRIART C., IOKEM A., COSTY F., SCHWERS A., BROCHIER B., DE MEURICHY A., PEHARPE P. and PASTORET P.P. (1985).- Immunization of young foxes against rabies : interaction between vaccination and natural infection. *Ann. Rech. Vét.*, **16**, n°3, pp 289-292.
- TOMA B.(1979).- Evolution de la rage en France. in "La rage" Inf. Tech. Serv. Vét., n°64-67, pp 21-26.
- TOMA B. and ANDRAL L.(1977).- Epidemiology of fox rabies. *Adv. Virus Res.*, **21**, pp 1-36.
- TULLAR B.F. and BERCHIELLI L.T. (1980).- Movement of the red fox in central New York. *N. Y. Fish and Game J.*, **27**, n°2, pp 179-204.
- TULLAR B.F. (1983).- An unusually long-lived red fox. *N. Y. Fish and Game J.*, **30**, n°2, p 227.
- VAN HAAFTEN J.L. (1969).- Fox ecology studies in the Netherlands. Texte non publié, 7 p.
- VOIGT D.R. and TINLINE R.L. (1982).- Fox rabies and trapping : a study of disease and fur harvest interaction. in "Midwestern furbearer management" G.C. Anderson Ed., pp 141-156.
- VOIGT D.R. and MACDONALD D.W. (1984).- Variation in the spatial and social behaviour of the red fox, *Vulpes vulpes*. *Acta Zool. Fenn.*, n°171, pp 261-265.
- VOIGT D.R. and BACHMAN P. (1985).- Differences among red fox families in Ontario. IVth Int. Theriol. Congr., Edmonton.
- WANDELER A., WACHENDORFER G., FORSTER U., KREKEL H., SCHALE W., MÜLLER J. and STECK F. (1974) a.- Rabies in wild carnivores in central Europe. I. Epidemiological studies. *Zbl. Vet. Med.*, **B 21**, pp 735-756.
- WANDELER A., WACHENDORFER G., FORSTER U., KREKEL H., MÜLLER J. and STECK F. (1974) b.- Rabies in wild carnivores in central Europe. II. Virological and serological examinations. *Zbl. Vet. Med.*, **B 21**, pp 757-764.
- WANDELER A. (1976).- Altersbestimmung bei Füchsen. *Rev. Suisse Zool.*, **83**, n°4, pp 956-963.
- WANDELER A.I. (1980).- Epidemiology of fox rabies. in "The red fox, behaviour and ecology" E. Zimen Ed. Dr W. Junk Publishers, The Hague. *Biogeographica*, **18**, pp 237-250.
- WIKTOR T.J. and KOPROWSKI H. (1978).- Monoclonal antibodies against rabies virus produced by somatic cell hybridization : detection of antigenic variants. *Proc. Nation. Acad. Sci.*, **75**, n°8, pp 3938-3942.
- WINKLER W.G. (1975).- Fox rabies. in "The natural history of rabies" G.M. Baer Ed. Academic Press, New York, **2**, pp 3-22.
- WOZENCRAFT W.C. (1989 a).- The phylogeny of recent Carnivora. in "Carnivore behaviour, ecology and evolution" J.L. Gittleman Ed. Chapman and Hall, London, pp 495-535.
- WOZENCRAFT W.C. (1989 b).- Classification of the recent Carnivora. in "Carnivore behaviour, ecology and evolution" J.L. Gittleman Ed. Chapman and Hall, London, pp 569-594.
- YONEDA M. (1982).- Influence of red fox predation on a local population of small rodents. II. Food habits of the red fox. *Appl. Ent. Zool.*, **17**, n°3, pp 308-318.
- ZIMEN E. (1980).- Fox social ecology and rabies control. in "The red fox. Symposium on behaviour and ecology" E. Zimen Ed. Dr. W. Junk Publisher, The Hague, pp 277-285.
- ZIMEN E. (1984).- Long range movements of the red fox *Vulpes vulpes* L. *Acta Zool. Fenn.*, n°171, pp 267-270.

SUMMARY

This memoir is a synthesis of several results obtained during 13 years of studying fox rabies relationships in Lorraine (north east of France).

In a first part are presented three reviews of the literature concerning the rabies virus, the behavioural ecology of the Fox and the rabies epidemiology.

Then are presented the personal results of the author in three successive chapters :

The first one concerns the study of ecology and behaviour of foxes in Lorraine, the second one, experimental rabies infection of the domestic Cat and Ferret, the Raccoon introduced in France and the Red fox. The third and last one concerns the observation of rabid foxes behaviour.

Fox behavioural ecology :

Eleven foxes were radiotracked in Lorraine. Individual and seasonal areas of activity ranged from 150 ha to 792 ha (grid method). No significant seasonal periodicity in the size of activity areas was observed, although large variations occurred between individuals and between seasons.

All the situations encountered during the study of interactions between foxes (four different situations involving two or three individuals each) showed a lack of, or minimal sharing of contiguous parts of activity areas.

The results tend to suggest a relatively solitary behaviour. This might be related to the tendency for foxes to increase the size of, or to move their activity areas within time, since area increases with duration of tracking. This phenomenon is poorly defined or non-existent for some individuals but is particularly obvious for others. For individuals conforming to the first case, the home range remained rather constant after 30 to 100 fixes. This constancy is usual for foxes. For those conforming to the second case, which we believe to be frequent, the activity area is constantly shifting into neighbouring areas and is almost never fixed to a definite "boundary".

Post mortem examinations of 1259 foxes from eastern France between 1976 and 1980 allowed comparison of the age structure of fox populations from rabies enzootic areas and rabies-free areas. These results suggested that rabies reaches yearling foxes (i.e. five to 13 months old and considered non-settled) less frequently than adults (considered to have a home range). Indeed the former age class is significantly less numerous in the sample of rabid foxes (48.5% of 309 foxes) than in the sample of non rabid foxes (69% of 116) within the enzootic area. This characteristic should induce a higher survival rate of young foxes in rabies invaded areas where the yearling age class is present in higher proportions (69% of 116 non rabid foxes) than in rabies-free areas (54% of 274 foxes).

These results and the above mentioned data on rabies transmission corroborate the hypothesis that rabies is transmitted largely between foxes living in close proximity to each

other, either owners of neighbouring home ranges or individuals sharing part of the home range.

Experimental rabies :

Cats, ferrets, raccoons and foxes were subjected to intra-muscular infection with wild fox-rabies-virus. We conclude that the significantly higher survival rate in Carnivore species different from the Red fox means it is unlikely that their natural population will become infected by the fox virus.

Influence of rabies on fox movements :

Three foxes were inoculated with rabies virus and three others became rabid following unknown natural contacts with a rabid animal as they were being monitored by radiotracking. For all three inoculated foxes it was possible to compare the activity pattern before and after the onset of rabies symptoms. During the phase of abnormal behaviour all three were occasionally found several hundred metres beyond their previous range, but a three died on the edges of their ranges.

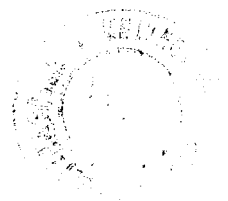
Erratic movements were not characteristic of a rabid fox, but when it did occur, no differences in habitat use were observed between day and night. Of the six rabid foxes, none passed beyond the farthest borders of their immediate neighbours, when known, or not farther than two average range away from the activity center of the moving rabid fox.

It is not known whether rabies is more often transmitted by a healthy fox deliberately making aggressive contacts with a rabid fox (perhaps because the latter is laying paralysed in the vicinity of the common boundary), or whether an aggressive rabid fox (madness) is more likely to attack an healthy fox. Our observations of recently acquired wounds on three of the foxes found dead suggests that transmission is effected by aggressive contacts between rabid and healthy foxes, rather than by a more passive transmission (eg. grooming).

These results are discussed with regard of a rabies virus versus red fox coadaptation hypothesis. The impact of rabies mortality on fox populations dynamic is also considered.

INDEX

- Ä (ANGSTRÖM) 5
 ACTIVITE (AIRE, RAYON, RYTHME) 14, 19, 34, 124, 125, 128, 225, 226, 24
 AIRES SAISONNIERES D'ACTIVITE 124
 AGE 20, 25, 26, 28, 54, 55, 248, 250, 251
 AGE-RATIO 25
 ANTICORPS 6, 8, 9, 31, 32, 33, 36, 51, 185, 186
 ANTICORPS MONOCLONAUX 7
 BIOTYPES 8
 BUSE VARIABLE 185
 CHACAL 32
 CHALLENGE VIRUS STANDARD* (CVS) 7
 CHAT DOMESTIQUE 44, 48, 185
 CHIEN 6, 29, 30, 31, 32, 33, 37, 48, 225
 VOIR VIVERRIN
 CINETIQUE 31, 45, 125, 128, 250
 CINETIQUE DEMOGRAPHIQUE 125
 CONTAMINATION 9, 10, 11, 185, 246
 DAIM 31
 DEMOGRAPHIE 27
 DEMOGRAPHIQUE 21, 41, 44, 125, 128, 245, 248, 249, 250, 251, 252
 DENSITE 25
 DISPERSION 17, 18, 19, 20, 21, 22, 55, 245, 252
 DL50/IC/SOURIS/ML 6
 DL50/IM 8
 DOMAINE 9, 14, 15, 16, 18, 19, 20, 21, 27, 34, 124, 225, 226, 246, 247, 249
 DOMAINE VITAL 14, 226, 246
 DOSES INFECTIEUSES CULTURES CELLULAIRES (= DI/CT/ML) 6
 DYNAMIQUE DES POPULATIONS 14, 25, 28, 29
 E.B.L. (EUROPEAN BAT LYSSAVIRUS) 268
 ECOLOGIE VIRALE 185
 ECOTONE 13
 EPOPEE PASTORIEUNE 185
 FAVORISATION 246
 FOUINE 36
 FURET 44, 48, 185, 186
 GENETIQUE DES POPULATIONS 29
 GLYCOPROTEINE (G) 6
 GROUPE 6, 7, 13, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 28, 43, 54, 127, 246, 247, 248, 249
 GROUPE SPATIAL 21
 HABITAT 17, 18, 22, 24, 29, 34, 39, 124, 226, 247
 HUNTING INDICATOR OF POPULATION DENSITY-HIPD 41
 INDICE D'ABONDANCE 41
 KOUDOU 32
 LIEVRE 185
 LORRAINE 35, 39, 44, 45, 47, 49, 127, 185, 246
 MARTRES 36
 MIGRATION 18, 19
 METAPOPOPULATION 250
 MIGRATION 249
 MOLOSSE MEXICAIN 33
 MORSURES 226, 246
 MORTALITE 20, 25, 26, 29, 41, 42, 44, 45, 187, 248, 249, 250, 251
 MOUFFETTE RAYEE 32
 NM (NANOMETRE) 5
 NUCLEOCAPSIDE 6
 PHYLOGENIE DES CARNIVORES 13
 PISTAGE (VOIR RADIO-PISTAGE)
 POPULATION
 (VOIR CINETIQUE, DYNAMIQUE, METAPOPOPULATION, REGULATION)
 PRECELLENCE 30, 32, 39
 RADIO-PISTAGE 14, 15, 16, 18, 20, 51, 52, 45, 225, 226, 227, 247, 248
 RATON LAVEUR 30, 32, 36, 44, 48, 185, 186
 REACTION IMMUNITAIRE 6
 REGULATION DES POPULATIONS 29
 RENARD GRIS 32
 RENARD POLAIRE 36
 RESERVOIRS 10
 RONGEURS-PROIES 53, 123
 RYTHME 125, 128, 226
 SALIVAIRE (GLANDE, EXCRETION) 8, 10, 11, 45, 48, 51, 185, 186, 246
 SALIVE 10, 32, 186
 SEROTINE 33
 SEROTYPE (1,2,3,4) 7
 SEX 54
 SEX-RATIO 26, 28, 43, 45, 127, 249
 SITES ANTIGENIQUES 6
 SOLITAIRE 20, 21, 28, 33, 124, 247, 248
 SOUCHE DUVENHAGE 7
 STRATEGIE 24, 42, 44, 47, 123, 125, 128, 245
 STRATEGIES COMPORTEMENTALES 45, 123
 STRATEGIES DEMOGRAPHIQUE 45, 123
 STRUCTURE (NOTAMMENT SOCIALE) 5, 21, 25, 27, 28, 44, 127, 128, 248, 250
 STRUCTURE DE LA POPULATION 127
 STRUCTURE PAR AGE 43, 45, 127, 248
 STRUCTURE DEMOGRAPHIQUE 47
 SUR-MORTALITE 248
 SYMPTOMES 9
 TERRITOIRE 14, 19, 22, 23, 24, 27, 36, 246, 247, 248, 249
 TRANSMISSION 30, 45, 185, 225, 245, 246, 247, 248
 UNITE FORMANT PLAGES (= UFP/ML) 6
 VACCINATION ORALE 41
 VAMPIRE 33
 VARIANTS "ANTIGENIQUES" 8
 VECTEUR 8, 29, 30, 31, 32, 33, 36, 39, 44
 VIE SOCIALE DES RENARDS 20
 VIVERRIN (CHIEN) 33



Cette Thèse a été réalisée par : _____

MARC et FILS s.a.

21, Rue des Carmes

54000 NANCY

☎ 83.35.29.36



NOM DE L'ETUDIANT : ARTOIS Marc

NATURE DE LA THESE : Doctorat de l'Université de NANCY I en Biologie du comportement

VU, APPROUVE ET PERMIS D'IMPRIMER

NANCY, le 28 DEC. 1989 / 2705

LE PRESIDENT DE L'UNIVERSITE DE NANCY I


M. BOULANGE





RESUME

"ECOLOGIE DE LA RAGE ET COMPORTEMENTS DE TRANSMISSION DU VIRUS :
CONTRIBUTION A L'ETUDE DES RAPPORTS ENTRE LE RENARD ET LE VIRUS RABIQUE EN LORRAINE."

THESE PRESENTEE POUR OBTENIR LE GRADE DE
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE NANCY I - SPECIALITE : BIOLOGIE DU COMPORTEMENT

PAR MARC ARTOIS

SOUTENUE LE 8 JANVIER 1990.
(280 PAGES)

La rage est une virose apparue récemment sur plusieurs espèces de Mammifères sauvages et notamment sur le Renard roux en Europe. Ce mémoire examine les rapports mutuels et les influences potentielles qui s'exercent entre le virus et son hôte. Les études montrent une adaptation du virus au Renard allant dans le sens d'une forte pathogénicité, qui ne se rencontre pas lorsque ce virus est inoculé à d'autres espèces telles que le Chat, le Furet ou le Raton laveur. Il est difficile, sinon impossible de démontrer que le Renard s'est adapté à son virus, toutefois les études de terrain suggèrent que les populations de renards peuvent faire face à la contrainte exercée par la rage. Cette réponse est à la fois comportementale et démographique et se traduit en particulier par le fait qu'une population de renards ne peut être affectée durablement par la mortalité due à la rage. On étudie également comment les modifications comportementales provoquées par la "maladie rabique" pourraient favoriser la transmission du virus.

Au total ce mémoire précise les conditions dans lesquelles des pressions sélectives s'exercent entre un parasite (au sens fonctionnel) et son hôte.

Adresse de l'auteur :

CNEVA - LERPAS

BP n°9 / 54220 MALZEVILLE (France)