

ARTICLE ORIGINAL

Structure d'âge et sexe ratio d'une population de renards roux (*Vulpes vulpes*) en Belgique¹

par

Patrice X. CHALON², Bernard BROCHIER³, Bernard BAUDUIN²,
François MOSSELMANS³, Paul-Pierre PASTORET²

SUMMARY : Age structure and sex ratio of a Red Fox (*Vulpes vulpes*) population in Belgium

Regarding the increasing fox population observed today in Belgium as in other European countries, and its repercussions on the efficacy of the fox vaccination against rabies, a study of the red fox (*Vulpes vulpes*) population has been set up in Southern Belgium. We present the study of the sex ratio, age structure of a fox population of the Belgian Ardenne and evaluate its live expectation.

For the period 1996/1997, the age ratio was 100 (juveniles per 100 adults) (n=140) and the sex ratio 0.95 (male per female) (n=41). For the period 1997/1998, the age ratio was 104.7 (n=174) and the sex ratio 1.63 (n=155). Results are discussed regarding previous works carried out in the South of Belgium and the North of France. The studied population shows a more equilibrated structure than 9 years ago, when oral vaccination programs were started. Consequences concerning the strategy of the fox vaccination are discussed.

¹ Travail subventionné par le Ministère des Ressources Naturelles et de l'Environnement pour la Région Wallonne (Ministre Guy LUTGEN) et la Société Vétérinaire de Protection Animale.

² Service d'Immunologie-Vaccinologie, Faculté de Médecine vétérinaire, Université de Liège Bât. 43b, Bld de Colonster, 30, B-4000 Liège, Belgique.

³ Service de la Rage, Institut Pasteur de Bruxelles, Ministère de la Santé Publique 642, rue Engeland, B-1180 Bruxelles, Belgique.

Remerciements : LSD J. TIXHON pour l'aide apportée à la réalisation des radiographies, Dr M. ARTOIS, Dr R. LIBOIS et Dr M. LAMBOT ainsi que M. M. CHAUTAN et M. F. VERHEYLEWEGEN pour leur aide et conseils.

RESUME

Compte tenu de l'augmentation de la population vulpine observée à l'heure actuelle en Belgique comme dans d'autres pays d'Europe, et de ses répercussions sur l'efficacité de la vaccination du renard contre la rage, une étude de la population du renard roux (*Vulpes vulpes*) a été mise sur pied dans le Sud de la Belgique. Nous présentons l'étude du sexe ratio, de la structure d'âge d'une population vulpine d'Ardenne belge et en évaluons l'espérance de vie. Pour la période 1996/1997, l'âge ratio s'établit à 100 (juvéniles par adultes) (n=140) et le sexe ratio à 0,95 (mâles par femelle) (n=41). Pour la période 1997/1998, l'âge ratio est de 104,7 (n=174) et le sexe ratio de 1,63 (n=155). Les résultats sont discutés en regard de travaux précédemment réalisés dans le sud de la Belgique et le nord de la France. Il apparaît que la population étudiée présente une structure plus équilibrée qu'il y a 9 ans, au début de la vaccination orale du renard. Les conséquences concernant la stratégie de vaccination orale du renard contre la rage sont discutées.

Introduction

La Belgique connaît une augmentation de la population vulpine depuis une dizaine d'années, à l'instar d'autres pays d'Europe (BREITENMOSER *et al.*, 1995 ; CHAUTAN, 1996 ; DE CROMBRUGGHE, 1994 ; RÉGION WALLONNE, 1998 ; Vos, 1995).

Cette augmentation de la population vulpine trouverait son origine dans la formidable capacité d'adaptation du renard aux modifications apportées au paysage dans lequel il évolue.

Classiquement, le renard fréquente aussi bien les milieux ouverts, semi-ouverts que forestiers (lisières, taillis, haies, bosquets, prairies, petits bois enclavés dans les terrains agricoles) (ARTOIS et BOUCHARDY, 1986). Il s'y nourrit essentiellement de lapins et/ou de micromammifères, complétés de lombrics, oiseaux et fruits (CROFT et HONE, 1978 ; HARRIS, 1986 ; IOKEM, 1985 ; MACDONALD, 1980).

Depuis quelques décennies, le renard fréquente également la périphérie des grandes villes européennes, notamment Bruxelles. Leurs grandes étendues de pelouses (jardins, golfs, parcs,...) constituent un biotope particulièrement riche en ressources alimentaires. A ces ressources alimentaires classiques s'ajoutent les victimes de la circulation routière (chats, hérissons,...) dont le renard volontiers charognard profite largement, et les poubelles, sources régulières et abondantes de nourriture. (ARNHEM, 1996 ; BROCHIER, 1989 ; DONCASTER et MACDONALD, 1996 ; HARRIS et RAYNER, 1986 ; Vos, 1995).

Cette abondance de ressources alimentaires a deux conséquences principales sur la densité de renards : d'une part, les territoires riches ont une superficie moindre, d'autre part, ces territoires supportent un plus grand nombre de renards (MACDONALD, 1983).

En effet, la disponibilité des ressources alimentaires étant suffisante, et ce tout au long de l'année, le groupe social constitué d'un mâle et d'une femelle dominante reproductrice (HARRIS, 1986), est alors susceptible de s'aggrandir d'une ou plusieurs femelles dominées à la sexualité inhibée (MACDONALD, 1979 ; DONCASTER et MACDONALD, 1996 ; LINDSTRÖM, 1989). Les femelles dominées participent à l'apport de nourriture et à l'élevage des petits (MACDONALD, 1979 ; ARTOIS et BOUCHARDY, 1986), l'une d'entre elles pourra prendre la place de la dominante si cette dernière venait à disparaître (VON SCHANTZ, 1981). De même, la présence d'individus en périphérie du territoire est mieux tolérée (MACDONALD, 1983).

Dans de telles conditions, un même territoire pourrait voir sa population vulpine doubler en moins de 5 ans (ARTOIS et BRADLEY, 1995).

Or, l'augmentation de la population vulpine a diverses conséquences, notamment en ce qui concerne l'efficacité de la vaccination du renard contre la rage.

Suite aux campagnes de vaccination orale du renard débutées en 1989, 1993 fut la première année où aucun cas de rage n'était à signaler chez le renard en Belgique (ce qui n'était plus arrivé depuis 1973) (BROCHIER *et al.*, 1994). Mais, 1994 et 1995 devaient connaître une recrudescence de rage vulpine. Cette recrudescence de cas de rage s'expliquait notamment par l'augmentation du nombre de renards (BROCHIER *et al.*, 1995).

La stratégie de vaccination subit alors deux adaptations majeures :

- des campagnes de distribution d'appâts vaccinaux au terrier de mise-bas sont organisées depuis le printemps 1996, afin de conférer une protection antirabique aux jeunes de l'année (BROCHIER *et al.*, 1997 ; PASTORET, 1998).
- la distribution d'appâts vaccinaux par voie aérienne à l'aide d'hélicoptères légers a été améliorée. La densité d'appâts a été augmentée, et le largage a été effectué sous le contrôle d'appareils de localisation par satellite (G.P.S. : *global positioning system*). L'uniformité de répartition des appâts est ainsi grandement améliorée, et la modulation de densité d'appâts est également plus précise. (BROCHIER *et al.*, 1997).

Cette modification de stratégie vaccinale a permis dans un premier temps de stopper l'augmentation de l'incidence de la rage, pour ensuite en permettre une réduction significative (BROCHIER *et al.*, 1998).

Ainsi que l'énonce MACDONALD (1988), la connaissance des caractéristiques de la population vulpine est indispensable au contrôle de la rage. Elle permet de mieux cibler et de mieux adapter l'effort vaccinal. Elle pourrait également permettre une évaluation de la période minimale séparant le dernier cas de rage recensé et la réduction substantielle, voire la suppression, des campagnes de vaccination du renard.

Un projet de recherche a donc été mis sur pied afin de caractériser la population vulpine dans une zone d'étude de 589 km² située en Ardenne belge. Ce projet comporte 3 volets : densité, déplacement et structure de la population vulpine.

C'est ce dernier aspect, la structure de population, que nous abordons dans le présent article : nous présentons l'étude du sexe ratio, de la structure d'âge d'une population vulpine d'Ardenne et en évaluons l'espérance de vie.

Il existe différentes méthodes pour déterminer l'âge des mammifères (MORRIS, 1972), beaucoup ont été appliquées au renard. Certaines ne permettent que la distinction entre adultes et juvéniles : mesure du poids et de la dimension du baculum, mesure du poids du cristallin, état de la suture des os crâniens, le degré d'ossification des épiphyses du tibia, mesure de la largeur de cavité pulpaire des dents. D'autres permettent la détermination de l'âge de l'individu : mesure du degré d'usure des incisives, dénombrement des lignes d'accroissement du cément dans les canines ou les prémolaires. (ARTOIS et SALMON, 1981 ; GRUE et JENSEN, 1976 ; HARRIS, 1978 ; JENSEN et NIELSEN, 1968 ; JOHNSTON *et al.*, 1987 ; KOLB, 1978 ; KVAAL *et al.*, 1996 ; LINDSTRÖM, 1983 ; STORM *et al.*, 1976 ; VAN BREE *et al.*, 1973).

Pour notre part, nous utiliserons la méthode fondée sur l'analyse des canines. D'une part, les canines sont radiographiées afin de distinguer juvéniles et adultes. D'autre part, des colorations histologiques sont réalisées sur les canines d'adultes pour en déterminer l'âge.

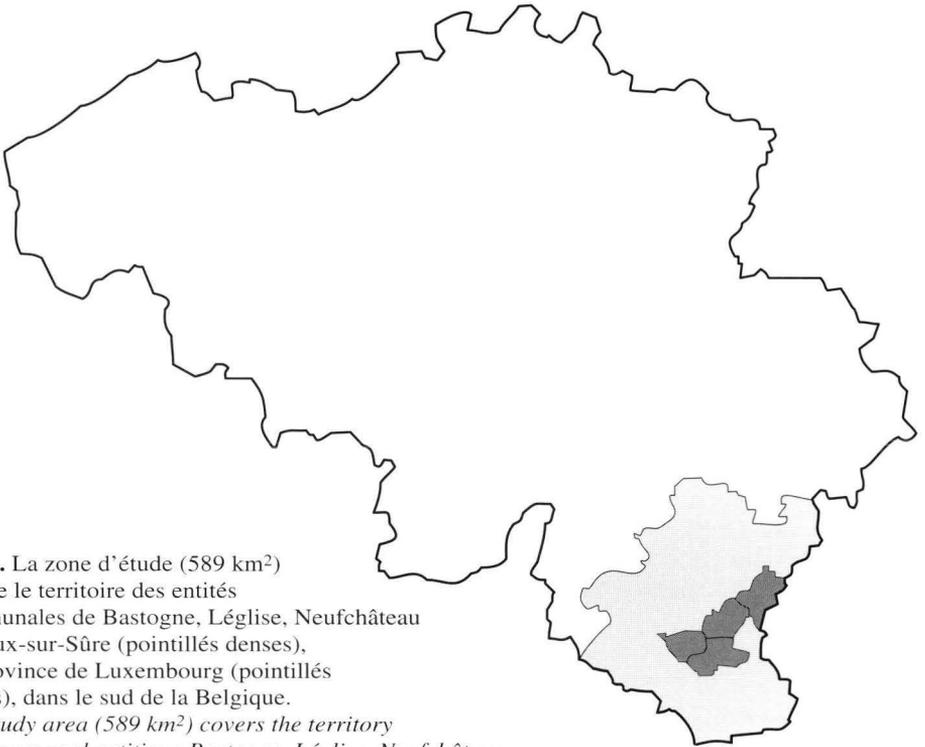


Fig. 1. La zone d'étude (589 km²) couvre le territoire des entités communales de Bastogne, Léglise, Neufchâteau et Vaux-sur-Sûre (pointillés denses), en Province de Luxembourg (pointillés lâches), dans le sud de la Belgique.

The study area (589 km²) covers the territory of 4 communal entities : Bastogne, Léglise, Neufchâteau et Vaux-sur-Sûre (dense points), in the Luxembourg province (low points), in the south part of Belgium.

Matériel et Méthodes

Site d'étude

Situation géographique

L'échantillonnage a été effectué dans une zone située sur le plateau Ardennais (altitude moyenne : 450-500 m), en province de Luxembourg, dans la partie sud de la Belgique.

La zone d'étude couvre le territoire de quatre entités communales : Bastogne, Léglise, Neufchâteau et Vaux-sur-Sûre (**fig. 1**). Sa superficie est de 589 km². La densité moyenne d'habitants s'élève à 45/km².

Aspect cynégétique

La chasse est pratiquée sur l'ensemble du territoire (environ 60 sociétés de chasse). Les espèces gibiers chassées sont le cerf rouge (*Cervus elaphus*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le sanglier (*Sus scrofa*), le renard roux (*Vulpes vulpes*) et le lièvre (*Lepus europaeus*). Le lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*), le faisan (*Phasianus colchicus*) et la perdrix (*Perdix perdix*) ne sont pas représentés dans la région.

La chasse au renard peut être pratiquée toute l'année, en plaine comme en bois, depuis une heure avant le lever du soleil jusqu'à une heure après son coucher (article 19 de l'arrêté du Gouvernement wallon du 11 mai 1995, Moniteur belge du 24/05/1995). Dans cette région, le renard est surtout chassé à l'affût ou en battue (traquette ou battue à gros gibier). L'analyse des tableaux de chasse a permis d'estimer le niveau de prélèvement durant la saison de chasse 1997/1998 à 10 renards tués/10 km² (BROCHIER *et al.*, manuscrit en préparation).

La destruction du renard est possible dans certaines conditions (article 7 à 9 de l'arrêté du Gouvernement wallon du 13 juillet 1995, Moniteur belge du 16/09/1995). Elle est réalisée par les personnes autorisées au moyen d'armes à feu ; mais aussi de bricoles (collets) et de pièges (boîtes à fauves de 150 dm³ maximum), ces deux moyens sont toutefois interdits à plus de 50 m à l'intérieur des bois.

Aspect écologique :

Pédateurs et compétiteurs

Aucun superprédateur (loup, lynx, ours, aigle royal...) n'est présent dans la zone. Les espèces compétitrices du renard comprennent les mustélidés (belette, blaireau, fouine, hermine, martre et putois), les félidés (chat sauvage et haret), le sanglier (*Sus scrofa*), les corvidés et les oiseaux rapaces.

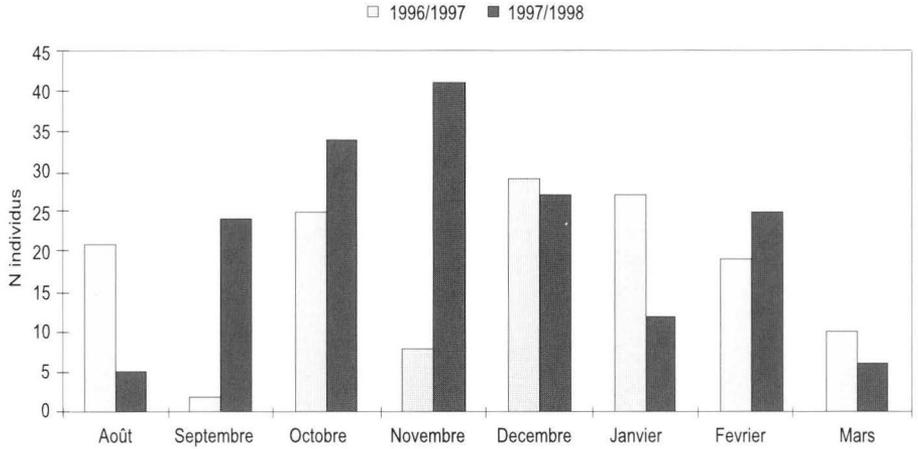


Fig. 2. Répartition mensuelle des prélèvements de renards. La première période de récolte s'étend du 2 août 1996 au 13 mars 1997 avec un niveau de prélèvement de 2,4 renards/10 km², la seconde du 8 août 1997 au 30 mars 1998 avec un niveau de prélèvement de 2,9 renards/10 km².

Monthly distribution of the fox sampling. The 1st sampling period run from 2^d Augustus of 1996 to 13th March of 1997 with a sampling rate of 2,4 foxes/10 km², and the 2nd from 8th Augustus of 1997 to 30th March of 1998 with a sampling rate of 2,9 foxes/10 km².

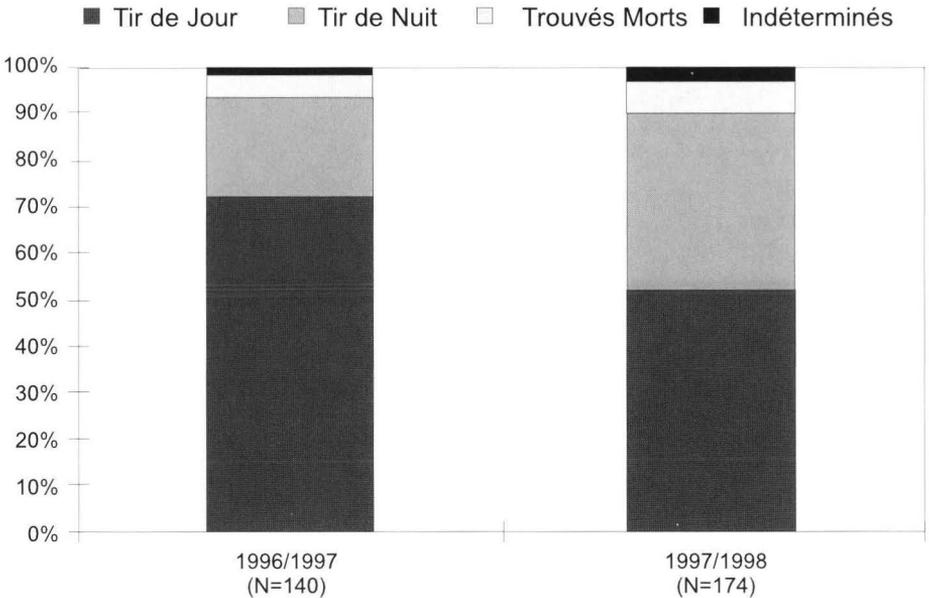


Fig. 3. Répartition des renards en fonction du mode de prélèvement.
Fox distribution according to the sampling method.

Paysage

Le paysage rural de l'Ardenne centrale appartient au modèle d'*openfield* à prairies dominantes (entre 60 et 89 % de la surface agricole utilisable) (RÉGION WALLONNE, 1996 ; 1997a).

La province de Luxembourg comporte 210.000 ha de forêt productive (soit environ la moitié de sa surface), dont 61 % de résineux (essentiellement de peuplements d'épicéas purs ou presque purs) (RÉGION WALLONNE, 1997b).

Aspect épidémiologique

Rage

Le territoire est vacciné deux fois par an depuis l'automne 1989 (voie aérienne). Une campagne complémentaire de vaccination au terrier (manuelle) est effectuée au printemps depuis 1996.

En 1996, 3/309 renards récoltés se sont révélés positifs pour la rage. Des examens sérologiques ont été menés afin d'établir la proportion d'individus séropositifs. Après la campagne de vaccination de printemps, les adultes présentaient 75 % de vaccinés (n=92), et les juvéniles 48 % (n=23). Après la campagne de vaccination d'automne, 75 % des 47 individus analysés étaient vaccinés. (BROCHIER *et al.*, 1997).

En 1997 aucun cas de rage vulpine n'était recensé, en revanche 2 bovins enrégés étaient détectés au quatrième trimestre à Longvilly (Bastogne). Après la campagne de vaccination de printemps, la sérologie révélait 81 % d'adultes vaccinés (n=32), et 47 % de juvéniles (n=15). Après la campagne de vaccination d'automne, 75 % des 28 individus analysés étaient vaccinés. (BROCHIER *et al.*, 1998).

Pour les trois premiers trimestres 1998, un seul renard enrégé a été recensé à Bastogne au début du mois d'avril.

Echinococcose

En 1994-1995, une enquête portant sur 76 renards a montré que 64 % d'entre eux étaient porteurs d'*Echinococcus multilocularis* (LOSSEON *et al.*, 1997).

Description de l'échantillon

La première période de récolte s'étend du 2 août 1996 au 13 mars 1997, la seconde du 8 août 1997 au 30 mars 1998 (**fig. 2**). L'échantillon étudié est composé des animaux expédiés à l'Institut Pasteur de Bruxelles pour diagnostic de rage (trouvés morts, abattus ou chassés), ou obtenus par tirs de nuit dans le cadre de la surveillance de l'efficacité des campagnes de vaccination orale (BROCHIER *et al.*, 1996) (**fig. 3**).

Le niveau de prélèvement des échantillons s'élève à 2,4 renards/10 km² pour 1996/1997, et 2,9 renards/10 km² pour 1997/1998.

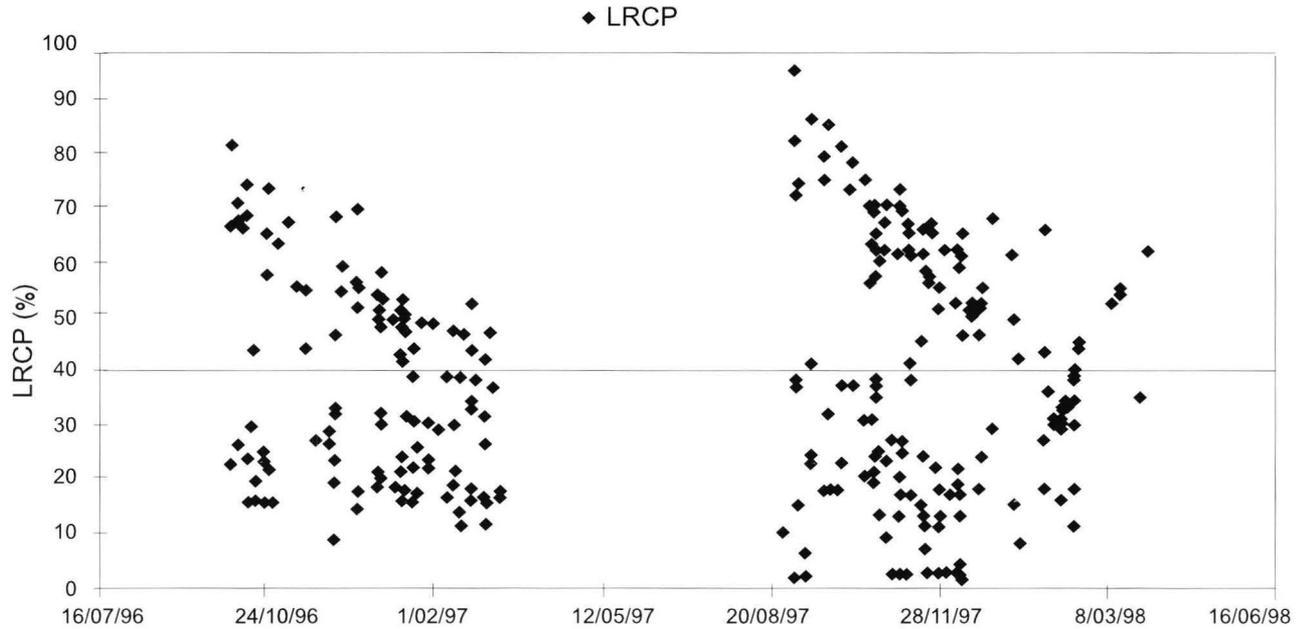


Fig. 4. Valeurs de Largeur Relative de Cavité Pulpaire (LRCP) en fonction de la date de prélèvement de l'animal. L'effectif des juvéniles (LRCP > 40 %) est aisément distinguable.

LRCP (pulp cavity relative width) related to the sampling datum. The juvenile group (LRCP > 40 %) is easily distinguishable.

Méthode

Sexe ratio

La détermination du sexe a été réalisée par examen direct et palpation de l'os pénien.

Structure d'âge

La détermination de l'âge est effectuée à partir des canines inférieures et comprend deux étapes. La première permet de distinguer les individus de moins d'1 an des adultes. La seconde permet de situer l'individu adulte dans une tranche d'âge déterminée.

Arrachage de dents

Le maxillaire inférieur (conservé à $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$) est placé dans l'eau bouillante durant 5 à 10 minutes. La canine est alors extraite à l'aide d'une pince.

Distinction des juvéniles et adultes par radiographie

La dentine se trouve sous la couche d'émail et de ciment et forme la paroi de la cavité pulpaire. La nouvelle dentine est déposée tout au long de la vie de l'individu, même après l'éruption de la dent. La croissance se fait par apposition continue le long des parois de la cavité pulpaire, si bien que la dentine remplit presque entièrement la cavité pulpaire chez les animaux plus âgés. (JOHNSTON *et al.*, 1987).

Chez le renardeau, la largeur relative de la cavité pulpaire passe ainsi de 95 % en juillet à moins de 40 % en mars (GRUE et JENSEN, 1976).

Les radiographies des canines inférieures sont examinées sur table lumineuse. La largeur relative de la cavité pulpaire (LRCP) est alors calculée selon la formule :

$$\text{LRCP} = \frac{\text{diamètre de la cavité pulpaire} \times 100}{\text{diamètre de la dent mesuré au même endroit}}$$

Les mesures sont effectuées à l'aide d'un pied à coulisse (à 0,1 mm près).

Un graphique en nuage de points avec en abscisse la date de prélèvement de l'individu et en ordonnée la valeur de LRCP permet de séparer aisément les groupes adultes et juvéniles (**fig. 4**).

Détermination de l'âge des adultes

Le ciment est déposé à la surface externe de la racine par les cémentocytes par poussées saisonnières, avec pour résultat la production de zones de croissance annuelle (JOHNSTON *et al.*, 1987).

L'estimation de l'âge des individus adultes se fait par comptage de ces lignes de cément après coloration histologique. Cette méthode s'avère fort efficace pour peu que les précautions requises soient prises (JENSEN et NIELSEN, 1968 ; ARTOIS et SALMON, 1981 ; KVAAL *et al.*, 1996).

Etant donné l'incertitude quant à la date exacte de naissance, les individus sont regroupés en classes d'un an ; les individus de la classe [2,3] ans par exemple, présentent 2 lignes (AFIADEMANYO *et al.*, 1993).

Les canines sont décalcifiées dans une solution à 5 % d' HNO_3 pendant 24 heures (JENSEN et NIELSEN, 1968). La décalcification est appréciée en piquant le tiers supérieur de la dent à l'aide d'une aiguille. Si nécessaire, le traitement peut être renouvelé.

Les canines sont ensuite lavées une nuit (au minimum) à l'eau courante afin d'éliminer l'acide, puis finalement conservées dans de l'alcool 70° ou traitées immédiatement.

Après un éventuel rinçage à l'eau distillée, la racine de la canine est coupée à l'aide d'un microtome à congélation (à $-10\text{ }^\circ\text{C}$). Les sections longitudinales d'une épaisseur de $16\text{ }\mu\text{m}$ sont récoltées à l'aide d'une pipette en verre et étalées sur lame. Après séchage (12 h), les sections sont colorées à l'hématoxyline (hémalun de MAYER, modifié d'après JENSEN et NIELSEN, 1968).

Limite de la technique

L'interprétation du dénombrement des lignes de cément doit être prudente, certaines lignes peuvent effectivement se dédoubler, ou fusionner, selon l'endroit observé. Il est donc impératif d'observer plusieurs coupes d'une même dent afin d'estimer l'âge de l'individu.

De plus, ARTOIS et SALMON (1981) ont montré en effectuant des coupes sur des renards d'élevage d'âge connu, qu'au delà de la troisième ligne une imprécision existe quant à l'âge exact déterminé par la méthode. Ils préconisent donc de regrouper les individus présentant 3 lignes ou plus.

Les classes d'âge utilisées pour le calcul de l'espérance de vie seront donc les suivantes : [0,1] ; [1,2] ; [2,3] ; [3,+] années.

Espérance de vie

L'espérance de vie est calculée d'après KREBS (1989).

Résultats

Structure d'âge

L'âge ratio (nombre de juvéniles pour 100 adultes) s'établit à 100 pour l'échantillon 1996/1997 (70 juvéniles, 70 adultes), et 104,7 pour l'échantillon 1997/1998 (89 juvéniles, 85 adultes).

En 1996/1997, l'âge le plus élevé rencontré est 4 ans (4 individus dont 2 femelles). En 1997/1998, 17 individus ont 4 ans et plus (dont 9 mâles et 5 femelles), l'individu le plus âgé est un mâle de 8 ans (**fig. 5**).

L'évolution mensuelle de l'âge ratio est semblable entre les deux années étudiées (**fig. 6**). Il atteint son maximum aux mois d'octobre-novembre, durant lesquels la dispersion des juvéniles est la plus importante. Il décroît ensuite régulièrement avec l'avancement de l'année, les juvéniles devenant minoritaires à partir de janvier.

L'âge ratio est proche de l'unité pour le tir de jour comme de nuit (**fig. 7**). Les individus trouvés morts comprennent plus de juvéniles que d'adultes, l'effectif est toutefois faible pour cette catégorie.

Sexe ratio

En 1996/1997, seuls 41 individus ont été sexés (20 mâles, 21 femelles). Le sexe ratio y est inférieur à 1 (mâle par femelle) dans toutes les classes d'âges, exceptés pour les individus de la classe [0,1] ans.

En 1997/1998, 155 individus ont été sexés (96 mâles, 59 femelles). Le sexe ratio y est supérieur à 1 (mâle par femelle) dans toutes les classes d'âges, exceptés pour les individus de la classe [2,3] ans (**tabl. 1**).

Espérance de vie

Pour le calcul de l'espérance de vie, les classes d'âge supérieures à 3 ans ont été regroupées en une seule (ARTOIS et SALMON, 1981).

L'échantillon 1996/1997 ne présente pas d'animal de plus de 4 ans (**fig. 5**), l'espérance de vie décroît rapidement pour passer à moins d'un an dès la classe [2-3] ans (**fig. 8**).

L'échantillon 1997/1998 présente des animaux plus âgés (6 renards de plus de 4 ans, soit 3,5 %) (**fig. 5**). L'espérance de vie décroît moins rapidement que pour 1996/1997, elle passe sous la barre des 1 an pour la classe des [3,+] seulement (**fig. 8**).

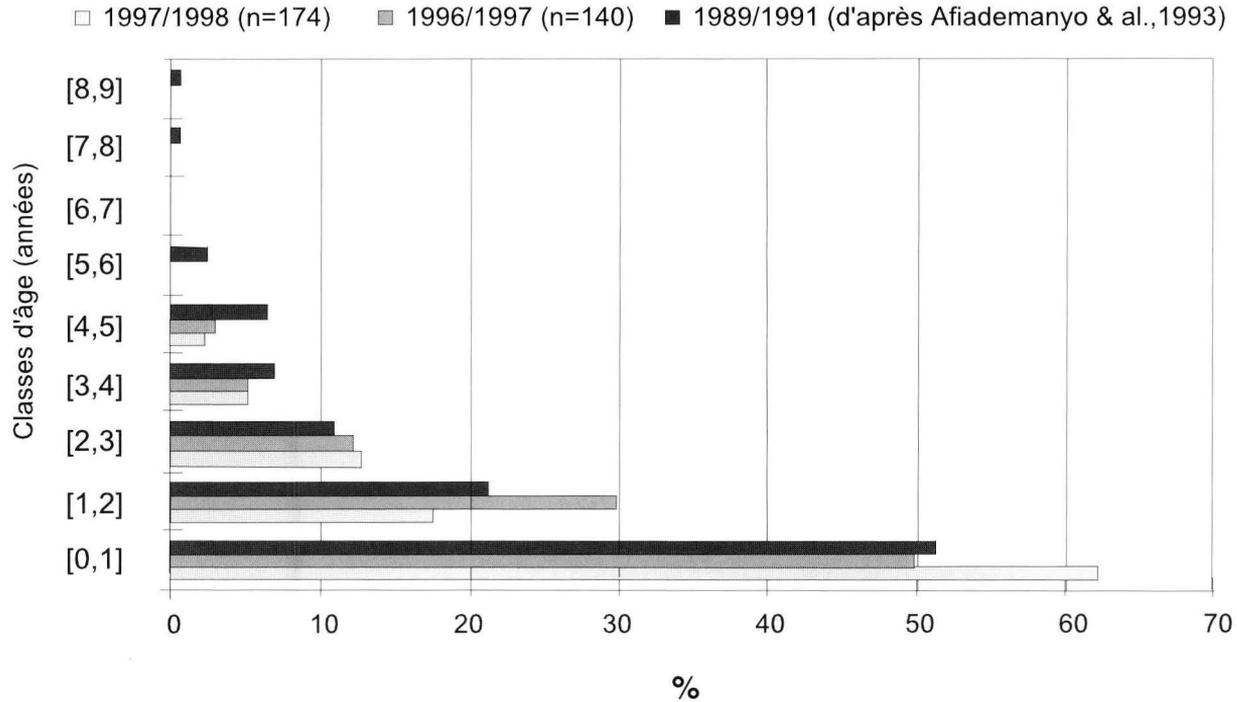


Fig. 5. Pyramide d'âge de la population de renard étudiée avec, à titre de comparaison, la population de renards étudiée par AFIADEMANYO *et al.* (1993).
Age structure of the studied fox population with, as a comparison, the age structure of the fox population studied by AFIADEMANYO et al. (1993).

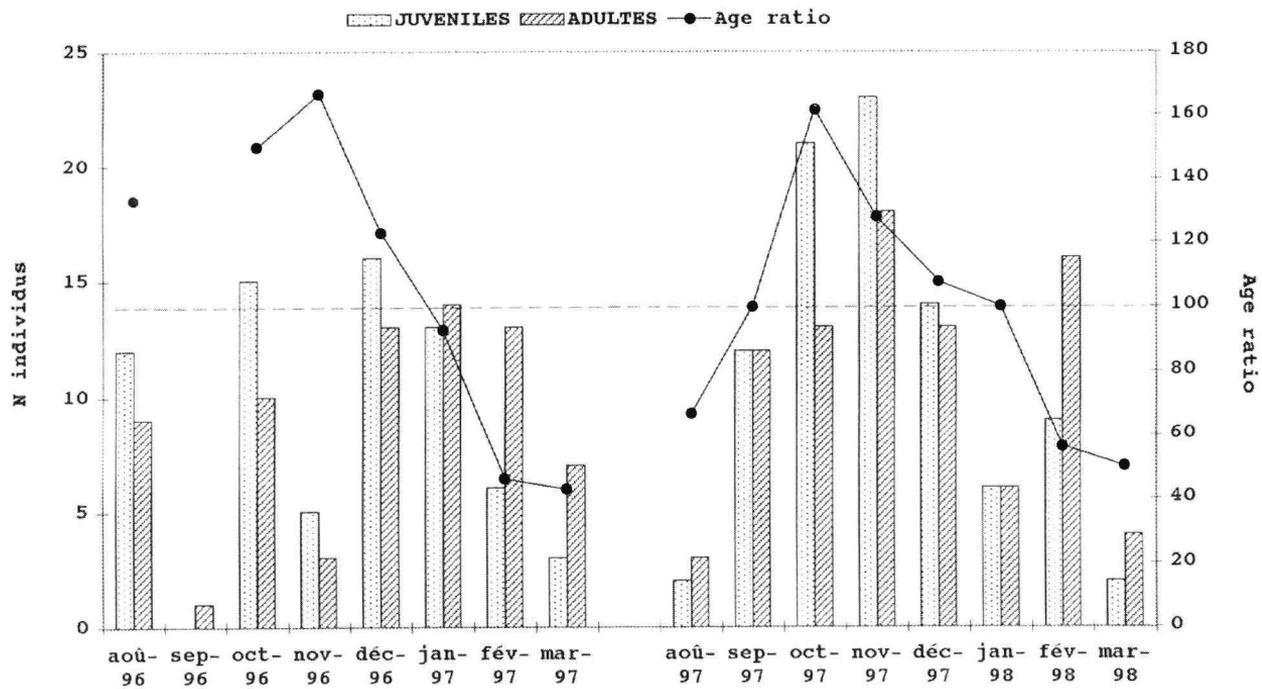


Fig. 6. Evolution mensuelle de l'âge ratio.
Monthly evolution of the age ratio.

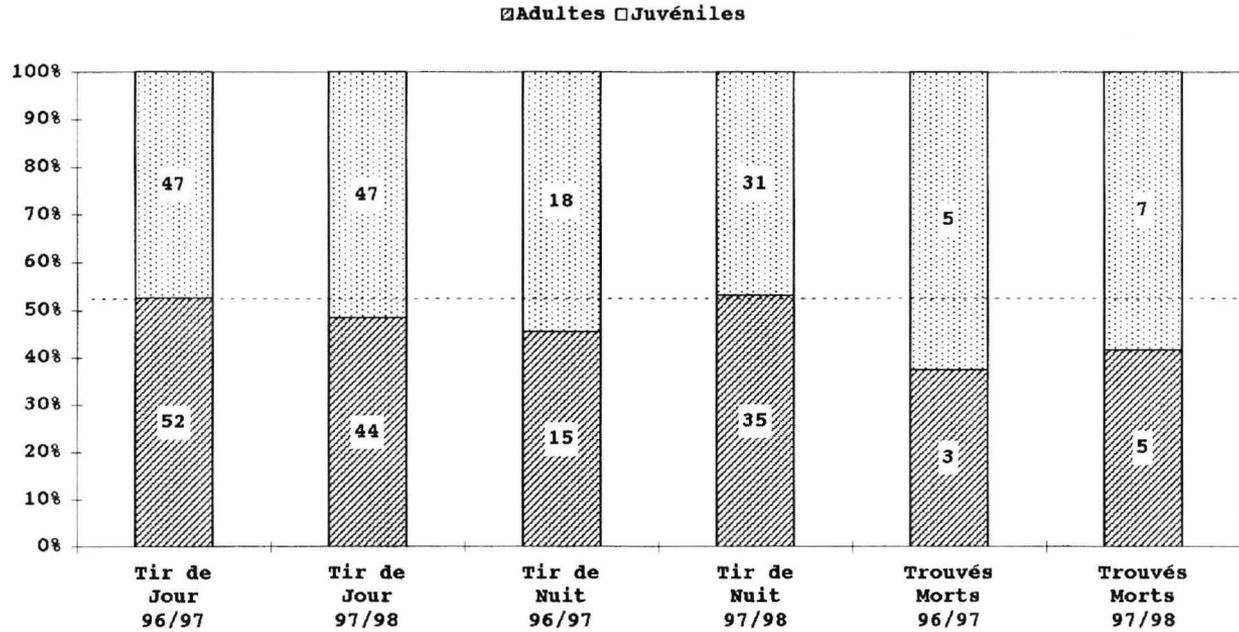


Fig. 7. Répartition adultes/juvéniles selon le mode de prélèvement (le nombre d'individus est inscrit dans la colonne correspondante).

Adulte/juvenile distribution related to the sampling method (the number of individuals is written in each column).

Tableau I. Structure d'âge et sexe ratio de la population vulpine étudiée.
Age structure and sex ratio of the studied fox population.

	1996/1997				1997/1998			
	N individus	Mâles	Femelles	sexe ratio	N individus	Mâles	Femelles	Sexe ratio
[0,1]	70	11	9	1,22	89	48	30	1,60
[1,2]	42	6	7	0,86	37	24	11	2,18
[2,3]	17	2	3	0,67	19	7	10	0,70
[3,4]	7	1	2	0,50	12	8	3	2,67
[4,5]	4	0	0	0	11	6	4	1,50
[5,6]	0	0	0	0	4	2	1	2,00
[6,7]	0	0	0	0	0	0	0	0
[7,8]	0	0	0	0	1	0	0	0
[8,9]	0	0	0	0	1	1	0	0
total	140	20	21	0,95	174	96	59	1,63

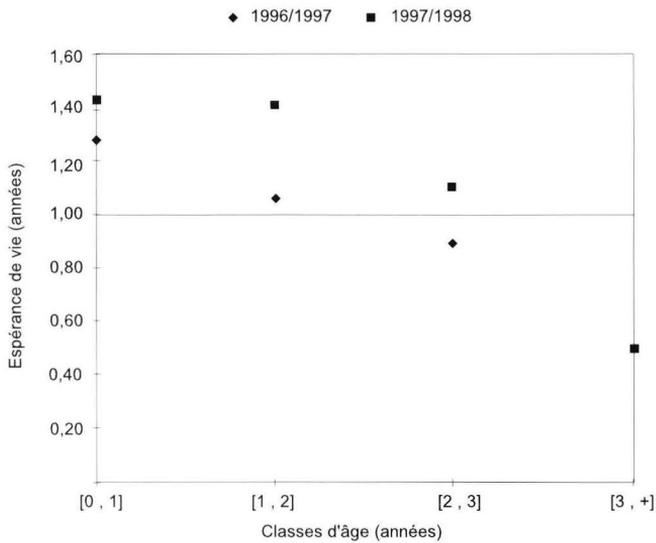


Fig. 8. Espérance de vie calculée de la population vulpine étudiée.
Calculated survival rate of the studied fox population.

Discussion

Limite de l'échantillonnage

Dans le cadre d'études sur les populations, le problème le plus critique est d'obtenir un échantillon représentatif de la population étudiée. Dans notre cas, l'échantillonnage n'est pas aléatoire. Ainsi que le souligne LINDSTRÖM (1979), les résultats correspondent effectivement à un échantillon d'individus morts qui n'est pas forcément le reflet de la population vivante. En effet, certaines catégories de renards sont plus vulnérables que d'autres selon le mode de prélèvement (ARTOIS, 1989 ; GOSZCZYNSKI, 1989).

Les renards trouvés morts (essentiellement les victimes de la circulation routière) sont faiblement représentés dans les échantillons étudiés ici (**fig. 3**). On y observe une légère prédominance des juvéniles (environ 60 %) (**fig. 7**).

Les renards tirés (tir de jour et tir de nuit) constituent environ 90 % des échantillons étudiés (**fig. 3**). On y observe une proportion semblable d'adultes et de juvéniles (**fig. 7**), avec une légère prédominance de mâles (environ 60 % pour l'échantillon 1997/1998).

La mobilité plus élevée et l'inexpérience sont les raisons généralement invoquées pour expliquer la fréquence plus élevées des jeunes mâles dans les échantillons obtenus par le tir (ARTOIS, 1989 ; LINDSTRÖM, 1979). Toutefois, d'après ARTOIS (1989), ce mode de prélèvement semble le moins mauvais pour évaluer la structure d'âge d'une population.

Cette limitation quant à la représentativité de l'échantillon doit être retenue pour les discussions qui suivent.

Structure d'âge

Situé selon les études dans une fourchette allant de 75 à 300 (exemples dans ARTOIS, 1989), l'âge ratio (nombre de juvéniles pour 100 adultes) de la présente étude s'établit à 100 pour l'échantillon 1996/1997, et 104,7 pour l'échantillon 1997/1998.

AFIADEMANYO (1993), lors d'une étude portant sur 379 individus récoltés dans le Sud de la Belgique entre 1989 et 1991, obtenait un âge ratio global de 165 (62 % de juvéniles). En France, ARTOIS et AUBERT (1982), après l'étude d'une population de renards sains prélevée en zone d'enzootie de rage dans le Nord du pays entre janvier 1976 et janvier 1981, obtenaient également une valeur d'âge ratio élevée.

Ces valeurs élevées se rencontrent dans des conditions de prélèvement intense, dans le cas de destruction avec primes, de piégeage intensif ou de contrôle de rage (ARTOIS, 1989 ; BRADLEY, 1981 ; COMAN, 1988 ; FAIRLEY, 1969 ; GRUE et JENSEN, 1976 ; JENSEN et NIELSEN, 1968 ; YONEDA, 1982).

Les valeurs d'âge ratio obtenues dans la présente étude sont proches de celle obtenue par ARTOIS et AUBERT (1982) sur une population vulpine prélevée en zone libre de rage.

L'échantillon 1997/1998 présente des individus de plus de 4 ans, contrairement à celui de 1996/1997. La classe d'âge [0,2] ans représente 72,4 % de cet échantillon. AFIADEMANYO *et al.* (1993) obtenaient également des animaux de plus de 4 ans, et dans leur cas, la classe [0,2] ans représentait 80 % de l'échantillon. Bien qu'issues d'échantillons obtenus différemment, la comparaison de ces 2 valeurs laisse apparaître une stabilisation de la structure d'âge de la population vulpine. La structure d'âge de la population vulpine étudiée se rapproche de celles classiquement observées, où chaque classe comporte un effectif qui est la moitié de celui de la classe précédente (FAIRLEY, 1969).

Le contexte actuel est évidemment différent de celui de la fin des années '80 (AFIADEMANYO *et al.*, 1993), la rage vulpine était alors endémique. Des mesures drastiques de réduction de population avaient été menées afin de tenter d'éradiquer la maladie, sans succès (AUBERT *et al.*, 1993). La nouvelle stratégie de lutte contre la rage, basée sur les campagnes de vaccination orale du renard (ANDERSON *et al.*, 1981 ; WANDELER *et al.*, 1974) a débuté à l'automne 1989 (BROCHIER *et al.*, 1991). Les principales causes de mortalité du renard sont actuellement la chasse (niveau de prélèvement : 1 renard/km² - BROCHIER *et al.*, manuscrit en préparation) et la circulation routière (difficilement quantifiable). Cette stabilisation de la structure d'âge des renards est positive, elle réduit le risque de propagation de la rage comme le suggèrent AUBERT et ARTOIS (1988) : en effet, les juvéniles, portion de la population la plus difficile à protéger, ne sont plus largement majoritaires comme c'était le cas au début des années '90 (AFIADEMANYO *et al.*, 1993).

En cas de réinfection du territoire, les adultes feraient office de barrière immune à la propagation de l'infection. En effet, l'examen sérologique (recherche d'anticorps antirabiques) réalisé sur 90 renards (47 juvéniles, 43 adultes) de l'échantillon 1996-1998 a montré que la proportion d'adultes séropositifs est plus élevée que celle des juvéniles (BROCHIER *et al.*, 1997 et 1998). Après avoir connu au moins deux campagnes de vaccination au terrier et deux aériennes, 81,4 % d'entre eux présentaient un taux protecteur d'anticorps. Les juvéniles par contre, n'ont connu qu'une campagne de vaccination au terrier et éventuellement une aérienne (uniquement les individus prélevés après le 1^{er} octobre). Seulement 51,1 % d'entre eux présentaient une séroconversion.

Dans le cas d'une réinfection du territoire, la période la plus critique se situerait entre les mois de juin et septembre. Durant cette période, les jeunes de l'année, n'ayant connu que la campagne de vaccination au terrier, viennent augmenter l'effectif de la population vulpine. Compte tenu de la structure d'âge déterminée dans le présent travail, les individus vaccinés ne représenteraient plus alors qu'environ 66 % de la population, 62 % étant des adultes. En l'absence de campagne de vaccination au terrier, la proportion de renards vaccinés au cours de cette même période ne serait plus que de l'ordre de 40 %, ce qui est très inférieur à la valeur recommandée de 75-80 % (BROCHIER *et al.*, 1995).

Sexe ratio

Classiquement, le sexe ratio évolue de 1 mâle par femelle à la naissance, vers une majorité de mâles à l'âge adulte (ARTOIS, 1989 ; revue dans LLOYD *et al.*, 1976).

L'échantillon de renards sexés en 1996/1997 étant faible (41 individus seulement), il n'est pas pris en compte.

En 1997/1998, le sexe ratio est supérieur à 1 dans toutes les classes d'âges, excepté pour les individus de la classe [2,3] ans (**tabl. I**).

Cette valeur, favorable au mâle pourrait s'expliquer du fait de la période d'échantillonnage. La période de prélèvement recouvre la période de dispersion des renards. Cette dispersion s'effectue classiquement sur des distances plus importantes pour les mâles que pour les femelles, augmentant le risque d'être tué, notamment par le tir (environ 90 % de l'échantillon) (ARTOIS, 1989 ; STORM *et al.*, 1976).

Pour leur part, AFIADEMANYO *et al.* (1993) obtenaient un sexe ratio global de 1,23. Le mode, la période et la zone de prélèvement, différents entre les deux études, pourraient expliquer cette différence.

Espérance de vie

L'espérance de vie est une fonction de l'âge, mais aussi des années. Elle est de l'ordre de 1 à 1,4 années pour les juvéniles, et 1,5 à 2,5 années pour les adultes. Un renard de plus de 5 ans est rare dans la nature (ARTOIS, 1989).

L'espérance de vie est plus importante pour l'échantillon 1997/1998 que pour l'échantillon 1996/1997 (**fig. 8**). Cette différence reflète peut-être une amélioration de l'espérance de vie de la population vulpine, mais elle peut également être due aux échantillons eux-mêmes : l'échantillon 1997/1998 présente 6 individus de plus de 4 ans (soit 3,5 %), alors que l'échantillon 1996/1997 n'en comporte aucun (**fig. 5**).

Comparé à la population vulpine étudiée par AFIADEMANYO *et al.* (1993), l'échantillon 1997/1998 présente une amélioration sensible de l'espérance de vie, celle-ci passe sous la barre des 1 an pour la classe des [3,+], plutôt que pour la classe des [2,3] ; on y dénombre 3,5 % d'individus de plus de 4 ans contre 0,29 % (1/379 individus) chez AFIADEMANYO *et al.* (1993).

Conclusion

La vaccination orale du renard, débutée en 1989 sur notre territoire, a permis une élimination presque complète de la rage vulpine en Belgique (BROCHIER *et al.*, 1998). Dans le même temps, la structure d'âge de la population vulpine s'est apparemment stabilisée.

Le risque de propagation de la rage en cas de réinfection du territoire est donc actuellement réduit. En effet, comme les juvéniles n'apparaissent plus largement majoritaires contrairement au début des années '90 (AFIADEMANYO *et al.*, 1993), et qu'une partie non négligeable d'entre eux a été vaccinée au terrier de mise bas (BROCHIER *et al.*, 1997 et 1998), nous pouvons estimer que plus de 60 % de la population dans la zone de vaccination est protégée contre la rage, y compris durant la période critique.

L'espérance de vie de la population vulpine apparaît certes meilleure qu'au début des années '90, toutefois plus de 95 % de la population sera remplacée dans les 4 années. Une grande prudence est donc de mise concernant d'éventuelles modifications à apporter à la stratégie de vaccination, tant en ce qui concerne le nombre d'appâts qui doit permettre la protection d'une proportion suffisante de renards (BROCHIER *et al.*, 1996), que la surface traitée qui doit tenir compte des distances migratoires des renards (5 à 10 km en moyenne, plus dans certains cas - ARTOIS, 1989 ; KALPERS, 1984 ; ZIMEN, 1984).

En ce qui concerne le sexe ratio, un excès de mâle est constaté dans la population étudiée. Il est difficile de fournir une explication définitive à ce phénomène, le type d'échantillonnage en étant peut-être la cause.

BIBLIOGRAPHIE

- AFIADEMANYO K.M., R. LIBOIS, B. BROCHIER, P. COPPENS, P.-P. PASTORET (1993). — Structure des populations de renard roux, *Vulpes vulpes*, dans le sud de la Belgique en relation avec l'enzootie rabique et les campagnes de vaccination orale. *Cah. Ethol.*, **13** (3) : 281-294.
- ANDERSON R.M., H.C. JACKSON, R.M. MAY, A.M. SMITH (1981). — Population dynamics of fox rabies in Europe. *Nature*, **289** : 765-771.
- ARNHEM R. (1996). — Le renard roux en ville. *L'homme et l'oiseau*, **4** : 248-257.
- ARTOIS M. et D. SALMON (1981). — Détermination expérimentale du sexe et de l'âge chez le renard roux (*Vulpes vulpes*) : validité et reproductibilité des techniques choisies. *Mammalia*, **45** (3) : 373-378.
- ARTOIS M. et M.F. AUBERT (1982). — Structure des populations (âge et sexe) de renards en zones indemnes ou atteintes de rage. *Comp. Immun. Microbiol. Infect. Dis.*, **5** (1-3) : 237-245.

- ARTOIS M. et C. BOUCHARDY (1986). — Le renard (*Vulpes vulpes*). *Bull Mens (Off. Nat. de la Chasse)*, **104** : fiche n° 31.
- 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, 90 pp.
- ARTOIS M. et M. BRADLEY (1995). — Un vaccin contre les renards. *La Recherche*, **281** : 40-41.
- AUBERT M. et M. ARTOIS (1988). — Etudes prospectives de l'influence de la vaccination sur l'épidémiologie de la rage et les populations vulpines. 39-54 in : Pastoret, Brochier, Thomas, Blancou (Ed.) : *Vaccination to control rabies in foxes*. DOC EUR **11439**, Office for Publications of the European Communities, Luxembourg.
- AUBERT M., E. MASSON, Ph. VUILLAUME, M. ARTOIS, J. BARRAT (1993). — Les acquis de la prophylaxie contre la rage vulpine en France. *Méd. Mal. Infect.*, **23** (spécial) : 537-545.
- BRADLEY J.A., D. SECORD, L. PRINS (1981). — Age determination in the arctic fox (*Alopex lagopus*). *Can. J. Zool.*, **59** : 1976-1979.
- BREITENMOSER U., T. KAPHEGYI, A. KAPPELER, R. ZANONI (1995). — Significance of young foxes for the persistence of rabies in northwestern Switzerland. *Proc. 3rd Congress Europ. Soc. Vet. Virol.*
- BROCHIER B. (1989). — Emplacements et densité des terriers de mise-bas du renard roux (*Vulpes vulpes* L.) en périphérie bruxelloise. *Cah. Ethol. Appl.*, **9** (4) : 495-508.
- BROCHIER B., F. COSTY, L. HALLET, R. DUHAUT, D. PÉHARPRÉ, K. AFIADEMANYO, B. BAUDUIN, P.-P. PASTORET (1991). — Contrôle de la rage en Belgique. Résultats obtenus après trois campagnes de vaccination du renard roux. *Ann. Méd. Vét.*, **135** : 191-201.
- BROCHIER B., F. COSTY, A. MARCHAL, D. PÉHARPRÉ, F. MOSSELMANS, R. BEIER, B. BAUDUIN, P.-P. PASTORET (1994). — Epidémiologie-surveillance de la rage en Belgique : bilan 1993. *Ann. Méd. Vét.*, **138** : 199-204.
- BROCHIER B., F. COSTY, V. DE CONINCK, L. HALLET, H. BOURHY, D. PÉHARPRÉ, F. MOSSELMANS, R. BEIER, L. LECOMTE, P. MULLIER, B. BAUDUIN, P.-P. PASTORET (1995). — Epidémiologie-surveillance de la rage en Belgique : recrudescence en 1994. *Ann. Méd. Vét.*, **139** : 263-273.
- BROCHIER B., F. COSTY, P. DECHAMPS, L. HALLET, D. PÉHARPRÉ, F. MOSSELMANS, R. BEIER, L. LECOMTE, P. MULLIER, B. BAUDUIN, M. DESMECHT, P.-P. PASTORET (1996). — Epidémiologie-surveillance de la rage en Belgique : bilan 1995. *Ann. Méd. Vét.*, **140** : 347-354.
- BROCHIER B., F. COSTY, P. DECHAMPS, A. LEROY, L. HALLET, D. PÉHARPRÉ, F. MOSSELMANS, R. BEIER, L. LECOMTE, P. MULLIER, H. ROLAND, B. BAUDUIN, P. CHALON, P.-P. PASTORET (1997). — Epidémiologie-surveillance de la rage en Belgique : bilan 1996. *Ann. Méd. Vét.*, **141** : 399-406.
- BROCHIER B., P. DECHAMPS, F. COSTY, P. CHALON, L. HALLET, D. PÉHARPRÉ, F. MOSSELMANS, R. BEIER, L. LECOMTE, P. MULLIER, H. ROLAND, B. BAUDUIN, C. RENDERS, P.-P. PASTORET (1998). — Epidémiologie-surveillance de la rage en Belgique : bilan 1997. *Ann. Méd. Vét.*, **142** : 261-270.
- CHAUTAN M. (1996). — Analyse de l'effet de la vaccination antirabique orale sur la dynamique d'une population de renards roux (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758) en Lorraine. *Rapport technique UMR CNRS*, **5558**. 33 pp.

- COMAN B.J. (1988). — The age structure of a sample of red foxes (*Vulpes vulpes* L.) taken by hunters in Victoria. *Aust. Wildl. Res.*, **15** : 223-229.
- CROFT J.D., L.J. HONE (1978). — The stomach contents of Foxes, *Vulpes vulpes*, collected in New South Wales. *Aust. Wildl. Res.*, **5** : 85-92.
- DE CROMBRUGGHE S. (1994). — Statut des mammifères sauvages en Wallonie. *Ann. de Méd. Vét.*, **138** (4) : 229-235.
- DONCASTER C.P. et D.W. MACDONALD (1996). — Activity patterns and interactions of red foxes (*Vulpes vulpes*) in Oxford city. *Journal of Zoology*, **241** : 73-87.
- FAIRLEY J.S. (1969). — Survival of fox (*Vulpes vulpes*) cubs in Northern Ireland. *Notes from the Mammal Soc.*, **19** : 532-534.
- GOSZCZYNSKI J. (1989). — Population dynamics of the red fox in central Poland. *Acta. Theriol.*, **34** : 141-154.
- GRUE H. et B. JENSEN (1976). — Annual cementum structures in canine teeth in arctic foxes (*Alopex lagopus* (L.)) from Greenland and Denmark. *Danish Rev. of Game Biol.*, **10** (3) : 3-12.
- 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.
- HARRIS S. (1986). — Urban Foxes. *Whillet Books*, 128 pp.
- HARRIS S. et J.M.V. RAYNER (1986). — Urban foxes (*Vulpes vulpes*) population estimates and habitat requirements in several British cities. *J. Anim. Ecol.*, **55** : 575-591.
- IOKEM A. (1985). — Eco-éthologie du renard roux (*Vulpes vulpes* L.) en Lorraine belge. *Ann. Méd. Vét.*, **129** : 309-318.
- JENSEN B. et L.B. NIELSEN (1968). — Age determination in the red fox (*Vulpes vulpes* L.) from canine tooth sections. *Danish Rev. Game Biol.*, **5** (6) : 3-15.
- JOHNSTON D.H., D.G. JOACHIM, P. BACHMANN, K.V. KARDONG, R.E. STEWART, L.M. DIX, M.A. STRICKLAND, I.D. WATT (1987). — Aging furbearers using tooth structure and biomarkers. 228-243 in Novak, Baker, Obbard, Malloch (Ed). *Wild Furbearer Management and Conservation in North America*. Ministry of Natural Resources Ontario.
- KALPERS J. (1984). — Note sur le déplacement d'un renard juvénile enragé. *Cah. Ethol. Appl.*, **4** : 353-355.
- KOLB H. (1978). — The formation of lines in the cementum of premolar teeth in foxes. *J. Zool.*, **185** : 259-263.
- KREBS C.J. (1989). — *Ecological methodology*. Harper et Collins N.Y., 654 p.
- KVAAL S.I., T. SOLHEIM, D. BJERKETVEDT (1996). — Evaluation of preparation, staining and microscopic techniques for counting incremental lines in cementum of human teeth. *Biotech. et Histochem.*, **71** (4) : 165-172.
- LINDSTRÖM E. (1979). — Age structure and sex ratio of a red fox population according to different methods of sampling. *Trans XIV Wildlife congress*, Dublin.
- LINDSTRÖM E. (1983). — Condition and growth of red foxes (*Vulpes vulpes*) in relation to food supply. *J. Zool.*, **199** : 117-122.
- LINDSTRÖM E. (1989). — Food limitation and social regulation in a red fox population. *Holarctic Ecol.*, **12** : 70-79.
- LLOYD H.G., B. JENSEN, J.L. VAN HAAFTEN, F.J.J. NIEWOLD, A. WANDELER, K. BÖGEL, A.A. ARATA (1976). — Annual turnover of fox populations in Europe. *Zbl. Vet. Med. B.*, **23** : 580-589.

- LOSSON B., B. MIGNON, B. BROCHIER, B. BAUDUIN, P.-P. PASTORET (1997). — Infestation du renard roux (*Vulpes vulpes*) par *Echinococcus multilocularis* dans la Province de Luxembourg (Belgique) : résultats de l'enquête effectuée entre 1993 et 1995. *Ann. Méd. Vét.*, **141** : 149-153.
- MACDONALD D.W. (1979). — « Helpers » in fox society. *Nature*, **282** : 69-71.
- MACDONALD D.W. (1980). — The Red Fox, *Vulpes vulpes*, as a Predator upon Earthworms, *Lumbricus terrestris*. *Z. Tierpsychol.*, **52** : 171-200.
- MACDONALD D.W. (1983). — The ecology of carnivore social behaviour. *Nature*, **301** : 379-384.
- MACDONALD D.W. (1988). — Rabies and Foxes : The Social Live of a Solitary Carnivore. 5-13 in : Pastoret, Brochier, Thomas, Blancou. (Eds.) : *Vaccination to Control Rabies in Foxes*. Office for Official Publications of the European Community, DOC EUR **11439**.
- MORRIS P. (1972). — A review of mammalian age determination methods. *Mammal rev.*, **2** (3) : 69-104.
- PASTORET P.-P. (1998). — Evolution de la rage vulpine en Belgique et dans l'Union Européenne. *Bull. et Mémoires de l'Acad. Royale de Méd. de Belgique*, **153** (1) : 93-99.
- RÉGION WALLONNE (1996). — Etat de l'Environnement Wallon 1995 : 2. Agriculture. Ministère de la Région Wallonne, Direction Générale des Ressources Naturelles et de l'Environnement (**D/1996/5322/12**), 98 pp.
- RÉGION WALLONNE (1997a). — Etat de l'Environnement Wallon 1996 : Paysage. Ministère de la Région Wallonne, Direction Générale des Ressources Naturelles et de l'Environnement (**D/1997/5322/42**), 129 pp.
- RÉGION WALLONNE (1997b). — Inventaire des massifs forestiers de la Wallonie. Ministère de la Région Wallonne, Direction Générale des Ressources Naturelles et de l'Environnement, Division de la Nature et des Forêts, Direction de l'Aménagement et du Génie Forestier, Fiche technique n° 9, 43 pp.
- RÉGION WALLONNE (1998). — Statistiques sur le grand gibier en Wallonie. Ministère de la Région Wallonne, Division de la Nature et des Forêts.
- STORM G.L., R.D. ANDREWS, R.L. PHILLIPS, R.A. BISCHOP, D.B. SINIFF, J.R. TESTER (1976). — Morphology, reproduction, dispersal and mortality of midwestern red fox populations. *Wildlife Monogr.*, **49** : 4-82.
- VAN BREE P.J.H., F. CHANUDET, M.C. SAINT GIRONS, L. STROMAN (1973). — A propos de la longueur et du poids du baculum du renard, *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758), en liaison avec l'âge de l'animal. *Mammalia*, **37** (4) : 684-685.
- VON SCHANTZ T. (1981). — Female cooperation, male competition, and dispersal in the red fox *Vulpes vulpes*. *Oikos*, **37** : 63-68.
- VOS A. (1995). — Population dynamics of the red fox (*Vulpes vulpes*) after the disappearance of rabies in county Garmisch-Partenkirchen, Germany, 1987-1992. *Ann. Zool. Fennici.*, **32** : 93-97.
- WANDELER A., J. MÜLLER, G. WACHENDÖRFER, W. SCHALE, U. FÖRSTER, F. STECK (1974). — Rabies in wild carnivores in Central Europe. 3. Ecology and biology of the fox in relation to control operations. *Zbl. Vet. Med. B*, **21** : 765-773.
- YONEDA M. (1982). — Effects of hunting on age structure and survival rates of red fox in eastern Hokkaido. *J. Wildl. Manage.*, **46** (3) : 781-786.
- ZIMEN E. (1984). — Long range movements of the red fox, *Vulpes vulpes* L.. *Acta Zool. Fennica*, **171** : 267-270.