

ARTICLE ORIGINAL

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 orale¹

par

Komlan M. AFIADEMANYO^{2,3}, Roland M. LIBOIS²,
Bernard BROCHIER⁴, Paul COPPENS⁴ et Paul-Pierre PASTORET⁴

SUMMARY : Red Fox population structure and rabies management in Belgium.

From 1989 to 1991, 549 fox carcasses were examined in order to assess the impact of rabies control measures (oral vaccination with VVTGgRAB recombinant vaccinia-rabies virus). Their age was determined using a lower canine tooth. The distinction between young and adults was made on radiographs, measuring the relative importance of the pulp cavity. Adult animals were aged by counting the annual growth cementum layers in tooth sections. The sex-ratio is in favour of the males and the age-pyramid is a large-base flattened one, with more than 60 % of young (< 1 year) animals. Life expectancy at birth is 1.14 y. in the males and 1.23 y. in the females. The population turnover is quite high, the whole population being renewed in a 3-4 y. time interval. As far as the age structure is concerned, no difference has been found between males and females, rabid and sound animals, immunised or not. However, the spring vaccination campaign is much less efficient for the young foxes. These results suggest that rabies affects indistinctly all age classes of both sexes, just as it is the case with the autumn vaccination campaigns. Moreover, a comparison between the samples of two natural regions differing in their hunting system (big vs. small game) revealed no age structure difference suggesting that the high hunting pressure can explain better than rabies itself the very important juvenile proportion in the population. Nevertheless, some further research is needed to confirm that last point.

¹ Manuscrit reçu le 10 juillet 1993 ; accepté le 10 mars 1994.

² Laboratoire d'éthologie et de psychologie animale, Institut de Zoologie U.Lg., Quai Van Beneden, 22 ; B-4020 LIEGE, Belgique.

³ Adresse actuelle : Université du Bénin, Faculté des Sciences, BP. 1515 LOMÉ (Togo).

⁴ Service de Virologie-Immunologie, Fac. Méd. vétérinaire U.Lg. Bâtiment B43 ; B-4000 SART TILMAN, Belgique.

Introduction

Très longtemps, la lutte contre la rage sylvaque s'est principalement réalisée au travers d'un programme de réduction drastique de la population vulpine. L'objectif était d'amener les densités de renards sous un seuil en deçà duquel la transmission de la maladie était réputée impossible, du moins en théorie. Ce seuil était fixé à un individu pour 250 à 500 ha (STECK & WANDELER, 1980). Divers moyens, tels que le piégeage, le tir, le poison, l'octroi de primes à la destruction ainsi que le gazage systématique des terriers ont été mis en oeuvre pour atteindre cet objectif sans toutefois que les effets sur le développement de l'enzootie rabique aient été à la hauteur des efforts consentis.

Sur les populations de renards, ces mesures ont probablement entraîné un rejuvenissement des populations (KOLB & HEWSON, 1980) ainsi qu'une déstabilisation de leur organisation sociale et spatiale. Diverses études ont montré que des populations de renards soumises à d'importants prélèvements fonctionnaient de manière différente d'autres subissant des pressions moindres. Les individus meurent jeunes, sont nomadisés, les liens sociaux sont relâchés et la natalité est très élevée car toutes les femelles disponibles se reproduisent. La population reste jeune et se renouvelle très vite (DONCASTER, 1985 ; MACDONALD, 1987). A ce schéma correspond le fonctionnement d'une population connaissant la rage. En conditions moins contraignantes, les renards restent attachés à un territoire relativement fixe, vivent plus vieux et développent des liens sociaux assez étroits à l'intérieur de petits groupes où une seule femelle est « autorisée » à se reproduire. Dans une telle structure, la densité de renards dépend à la fois de l'efficacité du contrôle social des naissances et de la taille du territoire défendu par les membres du groupe, elle-même étant fonction de la quantité de nourriture disponible. L'importance des effectifs y est donc ajustée en fonction des ressources alimentaires accessibles.

Depuis quelques années cependant, des opérations de vaccination orale se sont substituées au gazage des terriers dans la plupart des pays d'Europe. Cette prophylaxie médicale qui rend les renards réfractaires à l'infection (BLANCOU, 1985) présente l'avantage de préserver la structure sociale de l'animal. Selon différents modèles de simulation, la vaccination permet à la densité de population de se rétablir à un niveau où c'est la pression du milieu qui entretient une certaine mortalité (ANDERSON, 198 ; BACON, 1985). Les renards adultes qui sont vaccinés contribuent à rétablir une structure populationnelle plus équilibrée (AUBERT & ARTOIS, 1988).

En Belgique, les premiers appâts vaccinaux ont été distribués en septembre 1986 et les derniers bilans épidémiologiques sont plus que satisfaisants : la rage a pratiquement été éliminée du pays (COPPENS & *al.*, 1992 ; BROCHIER & *al.*, 1993).

Le présent article vise à étudier la structure des populations vulpines du sud de la Belgique ainsi que son évolution récente, en relation avec la rage et les campagnes de vaccination. Comment la maladie affecte-t-elle les renards, la vaccination touche-t-elle des segments particuliers de la population, peut-on observer des modifications dans la structure des populations à la suite de l'éradication de la maladie ?

Méthodes

L'étude concerne 549 renards dont les cadavres ont été transmis à l'Institut Pasteur du Brabant dans le cadre du contrôle épidémiologique de la rage. Ils ont été récoltés d'octobre 1989 à juillet 1991 dans toute la zone atteinte par la rage en Belgique, à savoir tout le sud du sillon Sambre-et-Meuse. Chaque cadavre a subi les examens suivants :

- diagnostic de la rage par les techniques classiques de l'immunofluorescence directe, effectué par le personnel de l'Institut Pasteur suivant les recommandations de l'O.M.S. (KOPROWSKI, 1974) ;
- recherche de la tétracycline dans les os de la mâchoire. Cet antibiotique était en effet utilisé comme marqueur biologique et incorporé aux appâts vaccinaux (COPPENS *et al.*, 1992) ;
- détermination du sexe, le cas échéant, par recherche de la chromatine sexuelle ;
- détermination de l'âge.

La détermination de l'âge

Les canines inférieures des renards ont été extraites des mâchoires et radiographiées au laboratoire de radiologie de la Faculté de médecine vétérinaire U.Lg. Les clichés ont été projetés sur l'écran d'un projecteur de profil Nikon 6C2 pour permettre la mesure aisée du diamètre de la cavité pulpaire et du diamètre externe de la dent. Le degré de fermeture de la cavité permet aisément, après calcul du rapport entre les deux diamètres mesurés, de distinguer les juvéniles (I voisin de 0,95) des adultes (I voisin de 0,40) (GRUE & JENSEN, 1976 ; KAPPELER, 1985).

L'âge des adultes a ensuite été estimé par comptage des stries d'accroissement du ciment dentaire. La fiabilité de cette technique relativement ancienne (SCHEFFER, 1950 ; KLEVEZAL & KLEINENBERG, 1967) a été démontrée pour le renard par GRUE & JENSEN (1973) à partir d'animaux d'âge connu. Son principe repose sur le fait que chaque année, d'avril à septembre (GRUE & JENSEN, 1973 et 1979 ; HARRIS, 1978) ou de janvier à juin (KAPPELER, 1985), une nouvelle ligne de coloration plus intense apparaît à la périphérie de la racine de la dent. Au cours des années, s'effectue un dépôt alterné de couches denses fortement colorées et de couches retenant moins la coloration (**fig. 1**). L'apparition de ces stries d'accroissement répond principalement à des changements physiologiques liés au cycle sexuel (KOLB, 1978) mais aussi à des facteurs externes tels que l'alimentation (ARTOIS & AUBERT, 1982). Cette technique n'est pas exempte d'erreurs, notamment lorsque certaines lignes d'accroissement sont dédoublées à certains endroits de la dent ou lorsqu'elles sont très proches l'une de l'autre. Des erreurs de lecture ou d'interprétation se sont probablement glissées dans notre travail. Nous avons tenté de les minimiser en réalisant plusieurs lectures indépendantes et en examinant plusieurs sections de la même dent. En tout état de cause, le comptage des stries demeure une des méthodes les plus fiables et les plus reproductibles pour déterminer l'âge du renard (MORRIS, 1972 ; HARRIS, 1978 ; KAPPELER, 1985).



Fig. 1. Coupe sagittale d'une canine de renard au niveau de la racine. Trois stries d'accroissement sont visibles au niveau de la flèche. Comme l'animal a été récolté en mars, son âge est de 3 ans et 10 à 11 mois.

Les canines sont décalcifiées pendant 24 h dans une solution à 5 % de HNO_3 et à 4 % de formaldéhyde. Au besoin, l'opération est répétée après changement du bain. Elles sont ensuite lavées à l'eau courante pendant une nuit afin d'éliminer toute trace d'acide puis stockées en alcool 70° (LINHART & KNOWLTON, 1967 ; HARRIS, 1978). Les dents peuvent être coupées après avoir été débarrassées de l'alcool, placées dans un tampon sucrose et congelées.

Les coupes, d'une épaisseur de 12 à 15 μm sont effectuées au microtome à congélation et colorées à l'hématoxyline (BURCK, 1981). Chaque dent a fait l'objet d'une vingtaine de sections longitudinales.

Résultats

Le détail des résultats est consigné par campagne de récolte, par sexe et par catégorie de renards dans les **tableaux II** et **III**. Comme nous n'avons pas détecté de différence entre les échantillons (voir plus loin), nous avons regroupé toutes les données pour étudier le sex-ratio et la structure par âge des renards du sud de la Belgique ainsi que leur espérance de vie.

Sex-ratio

Considéré dans son ensemble, le sex-ratio de notre échantillon s'élève à 1,23 mâle pour une femelle. Cet excédent de mâles est significatif pour $p < 0,02$ et s'observe dans pratiquement toutes les classes d'âge et dans tous les groupes, à l'exception des renards de la troisième campagne (printemps). Ces derniers montrent un sex-ratio proche de l'unité (1,07).

Structure par âge

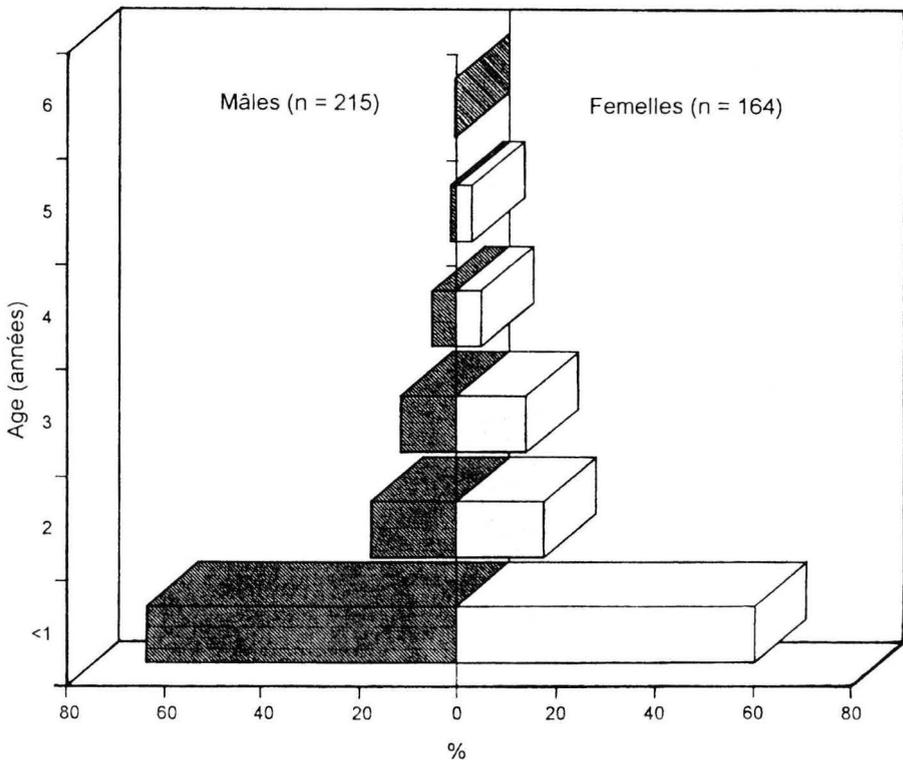


Fig. 2. Structure par classes d'âge de l'échantillon de renards.

Tableau I. Tables de survie-mortalité des renards du sud de la Belgique.**a. Les Mâles**

Age (années)	n (x)	d (x)	q (x)	l (x)	E (x)
0				1000	1,14
0-1	137	637	637,2	363	1,27
1-2	38	177	487,2	186	1,00
2-3	25	116	625,0	70	0,83
3-4	11	51	733,3	19	0,75
4-5	3	14	750,0	5	0,50
5-6	1	5	1000,0	0	0

b. Les Femelles

Age (années)	n (x)	d (x)	q (x)	l (x)	E (x)
0				1000	1,23
0-1	99	604	603,7	396	1,33
1-2	29	177	446,2	220	1,00
2-3	23	140	638,9	79	0,88
3-4	8	49	615,4	30	0,50
4-5	5	30	1000,0	0	0

n (x) : nombre d'individus observés à l'âge x

d (x) : nombre d'individus décédés à l'âge x à partir d'une cohorte initiale théorique de 1000 individus

q (x) : mortalité de la classe d'âge x (en pour mille)

l (x) : nombre de survivants à l'âge x à partir d'une cohorte initiale théorique de 1000 individus

E (x) : espérance de vie à l'âge x.

La **figure 2** illustre la structure par âge et par sexe de l'échantillon total de renards. Elle montre que les juvéniles constituent plus de 60 % des effectifs. Cette proportion atteint 80 % si l'on considère l'ensemble des individus de moins de deux ans. La pyramide des âges a donc une base très large et sa hauteur est faible. Le renard le plus âgé était un mâle de six ans.

Mortalité et espérance de vie

Le **tableau I** renseigne par sexe le taux de mortalité ainsi que l'espérance de vie calculée pour chaque classe d'âge. Les individus de la troisième campagne n'ont pas été repris car seule la distinction juvénile vs. adulte a été opérée sur cette partie de l'échantillon.

Le taux de mortalité s'avère assez élevé, tant pour les mâles que pour les femelles et cela, quelle que soit la classe d'âge considérée de sorte que la population est presque totalement renouvelée au bout de quatre ans. De la première à la deuxième année, la mortalité est plus faible, ce qui se traduit par une augmentation de l'espérance de vie des individus de la classe 2 par rapport à la classe 1. Comme chez de nombreux mammifères, le cap de la première année est donc plus difficile à franchir : la mortalité juvénile est importante. Les légères différences observées entre mâles et femelles ne sont pas significatives, étant donné que leurs distributions de fréquence ne diffèrent pas (**fig. 2** ; $\chi^2_4 = 1,15$; n.s.).

La **figure 3** illustre la pyramide des âges dans deux régions où la pratique de la chasse diffère. En Ardenne, les chasseurs s'intéressent principalement aux ongulés, tandis que dans le Condroz, ils chassent plus le « petit gibier » et sont donc, en théorie du moins, plus enclins à limiter les prédateurs de façon plus sévère. Les deux échantillons ne révèlent toutefois aucune différence significative quant à la structure par âge. A première vue, ces résultats peuvent surprendre car suivant le mode de chasse, le segment de la population touché peut différer : en Westphalie, GESSLER & SPITLER (1982) ont remarqué que dans les chasses au petit gibier, 80 % des renards abattus sont des juvéniles contre moins de 50 % dans les chasses au grand gibier.

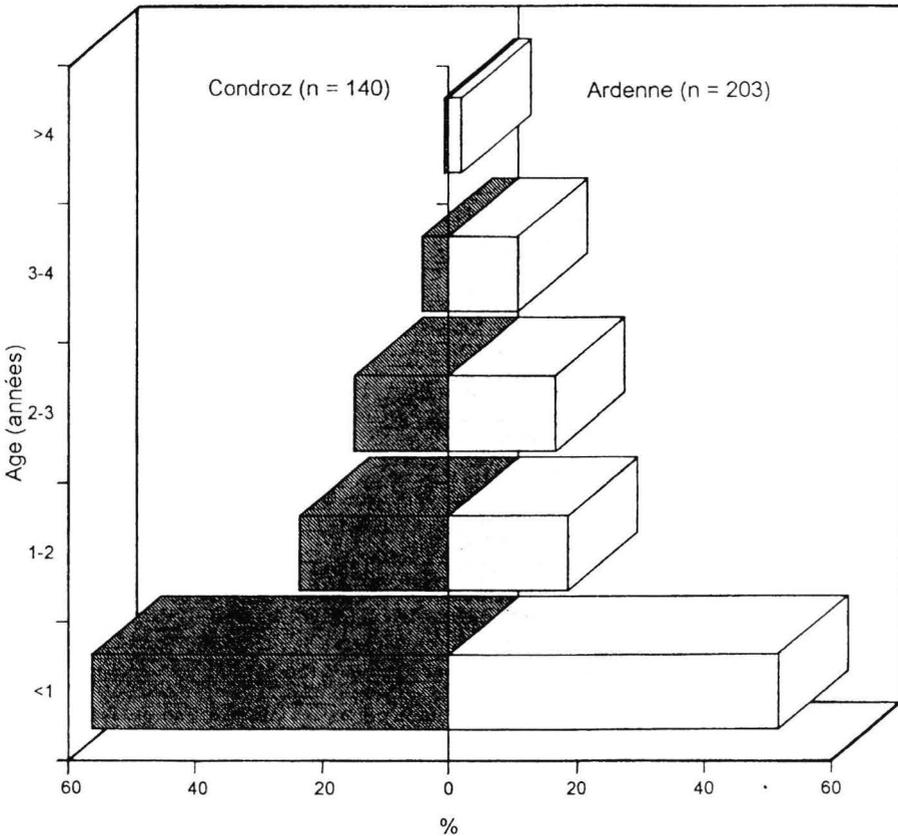


Fig. 3. Structure par âges des renards du Condroz et de l'Ardenne.

La comparaison des échantillons « renards enrégés » vs. « renards non enrégés » (**tabl. II**) effectuée au moyen de tests de Kolmogorov-Smirnov ne révèle aucune différence entre les sexes, entre les époques de récolte ou entre les différentes tranches d'âge. L'incidence de la maladie se fait donc sentir de la même manière sur tous les renards quel que soit leur sexe ou leur âge.

Tableau II. Comparaison de la structure démographique des renards sains et enrégés.**A. Renards non enrégés**

PÉRIODE DE RÉCOLTE :									
Age	Sept. 89 - Avril 90			Sept. 90 - Avril 91			Mai 91- Juillet 91		
	M	F	Tot	M	F	Tot	M	F	Tot
< 1	31	21	52	70	47	117	58	51	109
1-2	15	6	21	11	16	27	} 27	31	58
2-3	10	4	14	8	9	17			
3-4	1	1	2	2	4	6			
> 4	1	1	2	1	3	4			

B. Renards enrégés

PÉRIODE DE RÉCOLTE :									
Age	Sept. 89 - Avril 90			Sept. 90 - Avril 91			Mai 91- Juillet 91		
	M	F	Tot	M	F	Tot	M	F	Tot
< 1	33	27	60	3	4	7	1	-	1
1-2	10	6	16	2	1	3	} 2	-	2
2-3	6	10	16	1	-	1			
3-4	7	3	10	1	-	1			
> 4	2	1	3	-	-	-			

Tableau III. Comparaison de la structure démographique des renards vaccinés et non vaccinés.**A. Renards vaccinés**

PÉRIODE DE RÉCOLTE :									
Age	Sept. 89 - Avril 90			Sept. 90 - Avril 91			Mai 91- Juillet 91		
	M	F	Tot	M	F	Tot	M	F	Tot
< 1	29	24	53	44	31	75	17	16	33
1-2	15	6	21	11	14	25	} 19	22	41
2-3	6	7	13	5	6	11			
3-4	4	2	6	3	2	5			
> 4	2	1	3	1	1	2			

B. Renards non vaccinés

PÉRIODE DE RÉCOLTE :									
Age	Sept. 89 - Avril 90			Sept. 90 - Avril 91			Mai 91- Juillet 91		
	M	F	Tot	M	F	Tot	M	F	Tot
< 1	35	24	59	25	21	46	41	36	77
1-2	10	6	16	3	5	8	} 10	9	19
2-3	9	7	16	2	3	5			
3-4	4	3	7	2	1	3			
> 4	1	-	1	1	-	1			

Dans les différents échantillons étudiés (**tabl. III**), la structure de population des animaux vaccinés n'est pas différente de celle des animaux n'ayant pas pris d'appâts (tests K-S non significatifs) sauf lors de la troisième campagne où les adultes s'avèrent nettement plus nombreux que les jeunes dans l'échantillon des vaccinés ($\chi^2 = 10,45$ pour les mâles et 12,64 pour les femelles ; $p < 0,001$). Contrairement aux deux autres, la troisième campagne de vaccination fut effectuée au printemps, époque à laquelle les renardeaux sont encore au terrier et ont nettement moins d'occasions que les adultes de rencontrer un appât. C'est également après une vaccination de printemps que le taux le plus faible (62 %) de prise d'appât est observé (COPPENS *et al.*, 1992).

Discussion et Conclusions

La structure des populations

Habituellement, le sex-ratio observé chez le renard est légèrement supérieur à l'unité mais ne s'en écarte pas statistiquement (FAIRLEY, 1970 ; LLOYD & *al.*, 1976 ; PILS & MARTIN, 1976 ; ARTOIS & AUBERT, 1982). Nos données diffèrent quelque peu de ces observations, montrant un excès de mâles, ce qui correspond à une situation où le « contrôle » est intense (HARRIS & LLOYD, 1991). Peut-être s'agit-il aussi d'un problème au niveau de la récolte de l'échantillon. Le fait que les femelles soient plus abondantes au printemps confirme les observations d'ARTOIS & AUBERT (1982). A cette saison, les femelles sont plus actives et donc plus vulnérables en raison des soins qu'elles doivent assurer aux jeunes.

L'âge-ratio, exprimé en nombre de juvéniles pour cent adultes, est extrêmement variable d'une population à l'autre et s'étend de 75 à plus de 300 (voir synthèse chez ARTOIS, 1989). Les juvéniles constituent donc habituellement la majorité de la population, ce que nous avons constaté ici. En fait, la structure observée est proche de celle de populations vulpines étudiées en dehors de tout contexte rabique mais néanmoins soumises à d'importants prélèvements, qu'ils soient dus à la chasse ou à la circulation routière (RYAN, 1976 ; HARRIS, 1977 ; ARTOIS & AUBERT, 1982 ; KAPPELER, 1985). La dominance des juvéniles est la conséquence d'une forte mortalité probablement due plus à l'importance de la pression de chasse qu'à l'incidence de la rage. En effet, 73 % des renards transmis à l'Institut Pasteur ont été abattus au fusil, les cadavres des victimes de la route ne représentant que 6 % de l'échantillon. L'incidence des collisions routières ne doit cependant pas être négligée en tant que facteur de rajeunissement de la population renforçant l'effet de la chasse.

Les valeurs calculées de l'espérance de vie correspondent également aux observations réalisées par ailleurs (STORM & *al.*, 1976 ; ARTOIS, 1979 ; STUBBE, 1989 ; HARRIS & LLOYD, 1991).

L'influence de la rage

JOHNSTON & BEAUREGARD (1969) sont parmi les premiers à s'être interrogés sur une éventuelle incidence sélective de la rage sur les différentes classes d'âge. Dans l'Ontario, ils ont trouvé que 66 % des renards enragés étaient des mâles et que parmi ceux-ci, 65 % étaient des juvéniles. Ils en déduisirent que les mâles juvéniles étaient le segment de la population le plus exposé à la maladie. Cela peut s'expliquer par le fait que ce sont principalement eux qui effectuent les déplacements les plus importants lors de l'abandon du domaine parental (ARTOIS, 1989).

ARTOIS & AUBERT (1982) ainsi que KAPPELER (1985) observent le contraire, à savoir que les juvéniles sont moins touchés par la rage que les adultes. Cela permettrait, en partie de comprendre le rajeunissement des populations de renards dans les zones d'enzootie.

Nos résultats sont encore différents puisqu'ils n'indiquent aucune incidence préférentielle.

Qu'en est-il au juste ?

Les distorsions introduites dans l'échantillonnage doivent inciter à beaucoup de prudence avant de conclure. En effet, les caractéristiques (âge et sexe, en l'occurrence) relevées sur les renards morts ne reflètent pas nécessairement de manière fidèle celles de la population en place. En réalité, différents facteurs affectent la représentativité d'un pareil échantillon (ENGLUND, 1970 ; KOLB & HEWSON, 1980 ; ARTOIS & AUBERT, 1982 ; KAPPELER, 1985 ; GOSZCZYNSKI, 1989) :

- l'inexpérience des juvéniles, leurs déplacements plus lointains que ceux des adultes au moment de la dispersion et aussi les déplacements des mâles lors du rut en font des victimes plus fréquentes ;
- la probabilité de découverte d'un renard enragé est, à classe d'âge équivalente, plus importante que celle d'un renard sain. Un renard malade voit son comportement perturbé : les jeunes s'éloignent de leur domaine vital habituel (KALPERS, 1984) et les adultes viennent agoniser à proximité des limites de leur territoire (ARTOIS & AUBERT, 1982).
- les différents facteurs de mortalité, de même que les techniques de chasse, n'affectent pas les populations de manière semblable. En Suède, LINDSTRÖM (1979) a trouvé 82 % de juvéniles dans les renards victimes d'un accident de voiture contre seulement 47 % dans ceux qui étaient abattus à la chasse. GOSZCZYNSKI (1989) a mis en évidence que la chasse en battue exerçait une pression plus forte sur les mâles que sur les femelles.

Il se peut donc que la contradiction entre les conclusions des différents auteurs soit simplement la conséquence de différences importantes dans la collecte des animaux constituant les échantillons étudiés.

L'influence de la vaccination

Pour l'instant, rien n'indique que les structures démographiques du renard aient été affectées par les campagnes de vaccination antirabique menées en Belgique. Ces opérations étaient probablement encore trop récentes (BROCHIER & *al.*, 1990) au moment où le matériel de cette étude a été récolté pour que d'éventuels effets aient pu être mis en évidence. La pression de chasse doit également être considérée pour expliquer le *statu quo*. En Belgique, la structure par âge des renards abattus en Ardenne et dans le Condroz, sous deux systèmes de chasse différents, est pratiquement identique. Suite à l'apparition de la rage, le tir du renard a été considérablement encouragé dans tout le pays : chasse ouverte toute l'année et octroi d'une prime pour tout renard abattu. Cette pression de chasse élevée partout et touchant toutes les classes d'âge, favorise le rajeunissement de la population vulpine et son renouvellement rapide. Elle s'oppose par la même occasion à l'évolution de la structure démographique. Sur le plan de la lutte antirabique, on comprendra aussi les doutes émis par plusieurs auteurs quant à l'utilité des mesures de réduction des populations vulpines (AUBERT & ARTOIS, 1988 ; MACDONALD, 1988). Il n'est pas très opportun, en effet, que soient éliminés les individus vaccinés qui, en fin de compte, constituent le meilleur rempart contre une propagation fulgurante de l'enzootie.

En pratique, il est légitime de se demander s'il est judicieux de continuer à maintenir une pression de prélèvements à un niveau aussi élevé et si, au contraire, il ne conviendrait pas de limiter dans le temps le tir des renards, question de permettre aux populations d'évoluer vers une structure d'âge où les jeunes seraient moins nombreux par rapport aux adultes et où ceux-ci pourraient rétablir une structure sociale permettant à la fois une autorégulation des densités et une meilleure rentabilité de l'effort investi dans la lutte antirabique par vaccination. Permettre à des renards adultes vaccinés de vieillir, c'est également prolonger dans le temps l'efficacité des mesures de prophylaxie médicale et peut-être concourir à retarder de nouvelles interventions coûteuses.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier tout particulièrement Mmes N. Decloux et T. Leveau ainsi que M. B. Bauduin pour l'aide technique inestimable qu'ils nous ont donnée tout au cours de notre travail. Nos remerciements s'adressent également au prof. Ch. Jeuniaux qui a accepté de mettre à notre disposition le microtome à congélation de son laboratoire. Ces recherches ont été menées dans le cadre d'un programme d'épidémiologie-surveillance de la rage subventionné par le Ministère des Ressources naturelles, de l'Environnement et de l'Agriculture de la Région wallonne. Ce programme est mené en étroite collaboration avec le Service de la Rage de l'Institut Pasteur du Brabant (Dr F. Costy) et les services de l'Inspection vétérinaire du Ministère fédéral de l'Agriculture. Enfin, nous tenons à remercier vivement les agents techniques de la Division Nature et Forêts (DGRNE) pour leur participation à la récolte des renards.

RÉSUMÉ

La collecte de 549 crânes de renards, effectuée dans le cadre du contrôle de la rage en Belgique a permis d'étudier la structure des populations de cet animal dans le sud du pays. Jeunes et adultes ont été distingués par l'observation de l'importance de l'ouverture de la cavité pulpaire d'une canine (radiographie). L'âge des animaux adultes a été déterminé par le comptage des cernes d'accroissement annuel du cément dentaire, observées au niveau de coupes longitudinales réalisées dans la racine d'une canine inférieure. Les résultats montrent un sexe-ratio déséquilibré en faveur des mâles et une structure par âge en pyramide à base très élargie : les animaux de moins d'un an représentent plus de 60 % de l'échantillon étudié. L'espérance de vie à la naissance est à peine de plus d'un an de sorte que le renouvellement de la population est très rapide. Nous n'avons détecté aucune différence de structure entre mâles et femelles, entre renards enragés et sains, vaccinés ou non ou entre échantillons ardennais et condruzien (systèmes de chasse différents). Au printemps cependant, la vaccination touche proportionnellement moins de juvéniles. Ceci suggère que tant la rage que la vaccination affectent indistinctement tous les renards et que c'est la pression de chasse, importante partout, qui contribue le plus à empêcher une structuration plus équilibrée de la population.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON R.M. (1982). — Fox rabies. In : « *The population dynamics of infectious diseases : theory and application* ». Ed. Anderson R.M., Chapman & Hall, London, pp. 243-261.
- 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 Doc. 3ème cycle Univ. Paris VI, 110 p.
- ARTOIS M. (1989). — *Encyclopédie des Carnivores de France : le renard roux (Vulpes vulpes Linné, 1758)*. Ed. Soc. franç. Etude & Protection Mammif., Nort-sur-Erdre, 90 p.
- ARTOIS M. & AUBERT M.F.A. (1982). — Structure des populations (âge et sexe) des renards en zones indemnes ou atteintes de rage. *Comp. Immun. Microbiol. Infect. Dis.*, **5** : 237-245.
- 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. In Pastoret P.P., Brochier B., Thomas I. & Blancou J. : *La vaccination antirabique du renard*. Doc. Eur 11439, Office Public. officielles Comm. europ., Luxembourg, 39-54.
- BACON P.J. (1985). — A system analysis of wildlife rabies epizootics. In : « *Population dynamics of rabies in wildlife* ». Academic Press, London, p. 109-131.
- BLANCOU J. (1985). — Prophylaxie médicale de la rage chez le renard. *Ann. Méd. vét.*, **129** : 329-337.
- BROCHIER B., ZANKER S., BAUDUIN B., LANGUET B., CHAPPUIS G., DESMETTRE P., COSTY F., HALLET L. et PASTORET P.P. (1990). — Dissémination volontaire du virus recombinant vaccine-rage (VVTGgRAB, souche 187XP 26D3) sur le terrain dans le cadre d'un projet d'éradication de la rage vulpine en Belgique. *Cahiers Ethol. appl.*, **10** : 169-182.
- BROCHIER B., COPPENS P., COSTY F., PEHARPRE D., MARCHAL A., HALLET L., DUHAUT R., DE KONING V., BAUDUIN B. & PASTORET P.P. (1993). — Programme d'éradication de la rage en Belgique par vaccination du renard : bilan 1992. *Ann. Méd. vét.*, **137** : 285-291.
- BURCK H.C. (1981). — *Histologische Technik*. Ed. Thieme, Stuttgart, New-York, 205 pp.
- COPPENS P., BROCHIER B., COSTY F., PEHARPRE D., MARCHAL A., HALLET L., DUHAUT R., BAUDUIN B., AFIADEMANYO K., LIBOIS R. & PASTORET P. (1992). — Lutte contre la rage en Belgique : bilan épidémiologique 1991 et stratégie future. *Ann. Méd. vét.*, **136** : 129-135.

- DONCASTER C.P. (1985). — *The spatial organisation of urban foxes (Vulpes vulpes)*. Ph. D. Univ. of Oxford.
- ENGLUND J. (1970). — Some aspects of reproduction and mortality rates in Swedish foxes (*Vulpes vulpes*) 1961-63 and 1966-69. *Viltrevy*, **8** : 1-82.
- FAIRLEY J.S. (1970). — The food, reproduction, form, growth and development of the fox (*Vulpes vulpes*) in north-east Ireland. *Proc. r. Irish Acad.*, **69B** : 103-137.
- GESSLER M. & 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** : 293-302.
- GOSZCZYNSKI J. (1989). — Population dynamics of the red fox in central Poland. *Acta theriol.*, **34** (10) : 141-154.
- GRUE H. & JENSEN B. (1973). — Annular structures in canine tooth cementum in red foxes (*Vulpes vulpes* (L.)) of known age. *Dan. Rev. Game Biol.*, **8** (3) : 12 p.
- GRUE H. & JENSEN B. (1976). — Annual cementum in canine teeth in arctic foxes (*Alopex lagopus*). *Dan. Rev. Game Biol.*, **10** (3) : 12 p.
- GRUE H. & JENSEN B. (1979). — Review of the formation of incremental lines in tooth cementum of terrestrial mammals. *Dan. Rev. Game Biol.*, **11** (3) : 48 p.
- HARRIS S. (1977). — Distribution, habitat utilization and age structure of suburban fox (*Vulpes vulpes*) population. *Mammal Rev.*, **7** : 25-39.
- HARRIS S. (1978). — Age determination in the red fox : an evaluation of technique efficiency as applied to a sample of suburban foxes. *J. Zool., Lond.*, **186** : 91-117.
- HARRIS S. & LLOYD H.G. (1991). — Fox, *Vulpes vulpes*. In G.B. Corbet & S. Harris (Eds) : *The handbook of British mammals*. Blackwell sc. Publ., Oxford, p. 351-367.
- JOHNSTON D.H. & BEAUREGARD M. (1969). — Rabies epidemiology in Ontario. *Bull. Wildl. Dis. Assoc.*, **5** : 357-370.
- KALPERS J. (1984). — Note sur le déplacement d'un renard juvénile enragé. *Cahiers Ethol. appl.*, **4** : 353-355.
- KAPPELER V.A. (1985). — *Untersuchungen zur Alterbestimmung und zur Alterstruktur verschiedener Stichproben aus Rotfuchs Populationen (Vulpes vulpes L.) in der Schweiz*. Mém. Lic. Univ. Berne, non publié.
- KLEVEZAL G.A. & KLEINENBERG S.E. (1967). — *Age determination of mammals from annual layers in teeth and bones*. Israël Programme for scientific Translation, Jerusalem, 128 p.
- KOLB H.H. (1978). — The formation of lines in the cementum of premolar teeth in foxes. *J. Zool., Lond.*, **185** : 259-263.
- KOLB H.H. & HEWSON R. (1980). — A study of fox (*Vulpes vulpes*) populations in Scotland, U.K., from 1971-1976. *J. appl. Ecol.*, **17** : 7-20.
- KOPROWSKI H. (1974). — In : *La rage. Techniques de laboratoire*, 3ème éd. ; Ed. M. Kaplan, H. Koprowski, O.M.S., Genève, p. 88.
- LINDSTRÖM E. (1979). — Age structure and sex-ratio of a red fox population according to different methods of sampling. *Trans. intl. Congress Game Biol.*, **14** : 299-309.
- LINHART S.B. & KNOWLTON F.F. (1967). — Determining the age of coyotes by tooth cementum layers. *J. Wildl. Manage.*, **31** : 362-365.
- LLOYD H.G., JENSEN B., van HAAFTEN J.L., NIEWOLD F.J.J., WANDELER A.I., BODEL K. & ARATA A.A. (1976). — Annual turnover of fox populations in Europe. *Zbl. Vet. Med.*, **B 23** : 580-589.
- MACDONALD D.W. (1987). — *Running with the fox*. Unwin Hyman, London.
- MACDONALD D.W. (1988). — Rabies and foxes. The social life of a solitary carnivore. In Pastoret P.P., Brochier B., Thomas I. & Blancou J. : *La vaccination antirabique du renard*. Doc. Eur 11439, Office Public. officielles Comm. europ., Luxembourg, p. 5-13.

- MORRIS P. (1972). — A review of mammalian age determination methods. *Mammal Rev.*, **2** : 69-104.
- PILS C.M. & MARTIN M.A. (1976). — Population dynamics, predator-prey relationships and management of the red fox in Wisconsin. *Techn. Bull.*, n° **105**. Depart. mammal Resources, Madison, Wisconsin.
- RYAN G.E. (1976). — Observations on the reproduction and age structure of the fox (*Vulpes vulpes*) in New South Wales. *Austr. Wildl. Res.*, **3** : 11-20.
- SCHEFFER V.B. (1950). — Growth layers on the teeth of pinnipedia as an indication of age. *Science*, **112** : 309-311.
- STECK F. & WANDELER A. (1980). — The epidemiology of rabies in Europe. *Epidemiol. Rev.*, **2** : 71-96.
- 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 mid-western red fox populations. *Wildl. Monogr.*, **49** : 1-82.
- STUBBE M. (1989). — *Buch der Hege : Haarwild*. Ed. Harri Deutsch, Frankfurt / Main, 705 p.