

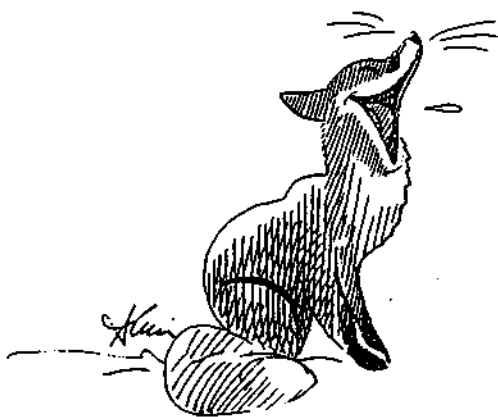
**Organisation sociale d'une population de renards
(*Vulpes vulpes*) en milieu montagnard**

par **Jean-Steve Meia**
licencié ès sciences



**Thèse présentée à la Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel
pour l'obtention du grade de docteur ès sciences**

**Travail réalisé avec l'appui du Fonds national suisse de la recherche scientifique -
Requête N° 31-27766.89**



IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Organisation sociale d'une population de
renards (*Vulpes vulpes*) en milieu
montagnard

de Monsieur Jean-Steve Meia

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

FACULTÉ DES SCIENCES

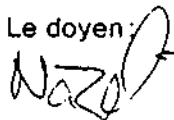
La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel
sur le rapport des membres du jury,

Messieurs Cl. Mermod, J.-M. Weber,
H.J. Blankenhorn (Berne), M. Artois (Nancy)
et L. Boitani (Rome)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 2 juin 1994

Le doyen



H.-H. Négeli

**Organisation sociale d'une population de renards
(*Vulpes vulpes*) en milieu montagnard**

par **Jean-Steve Meia**
licencié ès sciences

**Thèse présentée à la Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel
pour l'obtention du grade de docteur ès sciences**

**Travail réalisé avec l'appui du Fonds national suisse de la recherche scientifique -
Requête N° 31-27766.89**

TABLE DES MATIERES :

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION

1. <u>Etat des connaissances</u>	
1.1. Structure sociale chez le renard	1
1.2. Le renard en Suisse et dans l'arc jurassien	8
2. <u>Buts et durée du travail</u>	14
3. <u>Publications</u>	16

CHAPITRE 2 : ZONE D'ETUDE

1. <u>Situation et description du terrain</u>	
1.1. Situation géographique	17
1.2. Climat	18
1.3. Végétation et sol	19
1.4. Présence humaine	19
2. <u>Caractéristiques faunistiques / autres recherches menées dans le terrain d'étude</u>	20

CHAPITRE 3 : MATERIEL ET METHODES

1. <u>Techniques d'observation</u>	
1.1. Observations indirectes	25
1.2. Observations directes	25
2. <u>Techniques de piégeage</u>	
2.1. Piégeages	28
2.2. Traitement	32
3. <u>Techniques de radio-pistage</u>	
3.1. Matériel	34
3.2. Protocole	37
4. <u>Techniques d'analyse</u>	
4.1. Détermination des parasites	38
4.2. Saisons	38

TABLE DES MATIERES

4.3. Saisie des données	39
4.4. Analyse des domaines vitaux	39
4.5. Traitement statistique	41
CHAPITRE 4 : RESULTATS	
1 <u>Piégeage, radio-pistage, observations</u>	
1.1. Piégeage et marquage	43
1.2. Radio-pistage	47
1.3. Observations et réobservations	48
2. <u>Comportement individuel</u>	
2.1. Domaines vitaux	51
2.2. Déplacements	56
2.3. Sites de repos et terriers	63
2.4. Utilisation de l'espace et de l'habitat	75
2.5. Rythme d'activité	80
2.6. Comportement de chasse	84
2.7. Synthèse	87
3. <u>Comportement social</u>	
3.1. Partage de l'espace	88
3.2. Relations interindividuelles	102
4. <u>Caractéristiques de la population</u>	
4.1. Reproduction	113
4.2. Dispersion	125
4.3. Mortalité	128
4.4. Densité	130
CHAPITRE 5 : DISCUSSION	
1. <u>Piégeage, radio-pistage, observations</u>	
1.1. Piégeage	136
1.2. Radio-pistage et observations	139
2. <u>Comportement individuel</u>	
2.1. Domaines vitaux	141
2.2. Déplacements	144
2.3. Sites de repos et terriers	146
2.4. Utilisation de l'espace et de l'habitat	149
2.5. Rythme d'activité	152
2.6. Comportements de chasse et de marquage	154

TABLE DES MATIERES

3. <u>Comportement social</u>	
3.1. Partage de l'espace	155
3.2. Relations interindividuelles	159
4. <u>Caractéristiques de la population</u>	
4.1. Reproduction	165
4.2. Dispersion	170
4.3. Mortalité	172
4.4. Densité	173
CHAPITRE 6 : SYNTHESE : ORGANISATION SOCIALE DE LA POPULATION	177
CHAPITRE 7 : RESUME / SUMMARY	184
CHAPITRE 8 : REMERCIEMENTS	188
CHAPITRE 9 : BIBLIOGRAPHIE	190
ANNEXES :	
Annexe 1 : Liste des renards capturés, examinés et marqués naturellement	
Annexe 2 : Liste des suivis pris en compte dans le calcul des domaines vitaux et déplacements	
Annexe 3 : Observations d'adultes aux terriers de reproduction	
Annexe 4 : Détail des rencontres interspécifiques observées	

CHAPITRE 1 : INTRODUCTION

1. Etat des connaissances

1.1. Structure sociale chez le renard

A. Evolution des connaissances

"Mainly solitary apart from breeding season, when dog hunts for family"

Généralement solitaire, sauf pendant la saison de reproduction quand le mâle chasse pour la famille.

H.N. Southern, 1964, The Handbook of British Mammals, première édition.

"Males monogamous in captivity, possibly mainly so in wild although there is much evidence of two vixens in a family group"

Les mâles sont monogames en captivité. C'est probablement aussi le cas dans la nature, bien qu'on ait observé dans plusieurs cas l'existence de deux femelles dans un groupe familial.

H.G. Lloyd, 1977, The Handbook of British Mammals, deuxième édition.

"Fox lives in family groups which share a joint territory, and in areas of higher population density (i.e. more favourable habitats) and/or low hunting pressure, female cubs may remain on parental range"

Les renards vivent en groupes familiaux qui partagent un même territoire, et dans les zones de haute densité de population (habitats favorables) et/ou de basse pression de chasse, les jeunes femelles peuvent rester dans le domaine parental.

S.Harris & H.G. Lloyd, 1991, The Handbook of British Mammals, troisième édition.

Comme l'illustrent parfaitement ces trois extraits des éditions successives d'un ouvrage de référence concernant les mammifères, les connaissances concernant l'organisation sociale du renard ont passablement évolué durant les trente dernières années. Les descriptions

anciennes présentaient l'unité sociale de base du renard comme étant le couple et sa portée (revue in Artois 1989) et, comme le souligne Harris (1986), on a longtemps considéré le renard comme un animal typiquement solitaire. Dès la fin des années septante cependant, différentes études utilisant la technique du radio-pistage ont montré l'existence d'une organisation sociale plus complexe en Hollande (Niewold 1976, 1980), en Grande-Bretagne (Macdonald 1979, 1980a, 1981, Harris 1980), et en Suède (von Schantz 1981). Les travaux qui suivirent, dans différentes parties de son aire de répartition extrêmement vaste, ont montré que le renard adopte une structure sociale différente selon les habitats. Ainsi, comme dans d'autres domaines de sa biologie (milieux fréquentés, utilisation des gîtes, régime alimentaire, pelage, voir Harris & Lloyd 1991 par exemple), le renard présente une grande variabilité au niveau de son comportement social.

B. Types de structure sociale chez le renard

Pour présenter les différentes possibilités de manière générale, on peut dire (Artois 1989) que l'unité sociale de base chez le renard peut être le groupe, le couple, voire éventuellement l'individu (Tabl. 1).

TABLE 1 : *Types de structures sociales chez le renard, adapté de Artois (1989)*

Lieu	Disponibilité alimentaire	unité sociale	domaine vital	nombre de jeunes	dispersion
<ul style="list-style-type: none"> • Canada (Ontario) • Centre des Etats-Unis • Nord de la Suède • Centre de la Suède 	faible	COUPLE	grand (3 à 20 km ²)	élevé (5-7)	<ul style="list-style-type: none"> • longues distances • tous les joyénies
<ul style="list-style-type: none"> • Grande-Bretagne • Hollande • Sud de la Suède • Centre de la Suède 	élevée	GROUPE avec hiérarchie sociale	petit (1 à 2 km ²)	faible (4-5)	<ul style="list-style-type: none"> • courtes distances • surtout les mâles
• Europe centrale	Facteurs désorganisant (rage + chasse)	=> existence SOLITAIRE sauf lors de la reproduction ?			

Le groupe. Dans les situations décrites par les auteurs mentionnés précédemment (Niewold, Macdonald, Harris, von Schantz *op. cit.*), plus de deux individus adultes partagent la même zone sans que les avantages propres à une vie en groupe soient observés: il n'y a de coopération ni pour la défense contre les prédateurs ni pour la chasse; Macdonald (1983) a défini de tels regroupements d'individus comme "groupes spatiaux". Cette structure sociale se retrouve chez d'autres carnivores de taille moyenne comme le blaireau eurasiens (*Meles meles*) (Kruuk 1978a, 1978b, Kruuk & Parish 1982) et le renard arctique (*Alopex lagopus*) (Hersteinsson & Macdonald 1982). Dans un tel groupe, les domaines vitaux des renards se superposent grandement, souvent même complètement; seules de rares et brèves rencontres entre les membres du groupe sont observées, sauf à certaines occasions comme lors de l'élevage des jeunes; les relations entre membres du groupe sont amicales et hiérarchisées: les femelles sont généralement subordonnées aux mâles; une à deux femelles se reproduisent dans chaque groupe; lorsqu'une seule femelle se reproduit, une partie au moins des autres femelles viennent fréquemment au terrier et apportent occasionnellement de la nourriture ("helpers"); le domaine vital du groupe peut être assimilé à un territoire car les intrus sont, au moins quelquefois, expulsés (Hersteinsson & Macdonald *op. cit.*). D'autres études ont confirmé l'existence de groupes sociaux chez le renard (Mulder 1985 en Hollande, Lindstrom 1989 en Suède). Cette situation semble s'observer essentiellement dans des habitats favorables où la disponibilité alimentaire est grande; les domaines vitaux des renards y sont généralement de petite dimension (jusqu'à 2 km², Artois 1989).

Le couple. Aux Etats-Unis et au Canada, différentes recherches ont montré une vie sociale des renards basée sur le couple, des individus supplémentaires n'étant pas acceptés (Voigt & Macdonald 1984) ou n'étant accueillis qu'exceptionnellement (Storm *et al.* 1976). Dans ces habitats les ressources alimentaires sont plutôt rares et les domaines vitaux peuvent être de dimension assez importante (en moyenne 8 km², Artois 1989)

L'individu. Artois (1989) et Artois *et al.* (1990) suggèrent que dans des zones où une forte pression est exercée sur les populations de renards (rage, chasse), ceux-ci pourraient mener une existence presque totalement solitaire. Une utilisation de l'espace selon un mode individuel exclusif pourrait, selon ces auteurs, se rencontrer en Europe moyenne où la rage

sévit depuis les années cinquante. Des études récentes dans certains habitats d'Europe centrale ont cependant mis en évidence une vie basée sur le groupe (en France, Poulle 1991) ou au minimum sur le couple (dans les Alpes suisses, Capt & Stalder 1988). On relèvera que, dans ces zones, la rage n'est plus un facteur réduisant fortement les populations en raison de la vaccination orale des renards qui y est pratiquée.

C. Causes de la vie en groupe

Le fait que la socialité apparaisse sans coopération évidente a incité différents auteurs à chercher quelles pourraient être les raisons d'un tel regroupement, ceci d'autant plus qu'une telle structure pourrait être, évolutivement, la prémisse de comportements sociaux plus complexes. Les différentes hypothèses émises dès les premières observations de groupes spatiaux (Macdonald 1981, Kruuk & Parish 1982, par exemple) ont été jusqu'à présent affinées, modifiées, améliorées et discutées à plusieurs reprises. Artois (1989) et plus récemment Woodroffe & Macdonald (1993) ont présenté des synthèses faisant le point des connaissances dans ce domaine. Nous présenterons ici brièvement les différents modèles pour y revenir plus en détail dans la discussion finale. La plupart des modèles sont envisagés par rapport à une stratégie "contractionniste" (Kruuk & Macdonald 1985) dans le sens que l'animal cherche à défendre, pour des raisons d'économie de moyens, le plus petit territoire possible.

Resource dispersion hypothesis (R.D.H.). Cette hypothèse a été initialement émise par Macdonald (1981, 1983) et repose sur le principe que la vie en groupe est facilitée par un environnement dans lequel les ressources alimentaires sont disposées en taches (parcelles ou "patches") et varient dans le temps et/ou l'espace. Comme Woodroffe et Macdonald (1993), nous distinguerons l'aspect temporel de l'aspect spatial. Le modèle développé par Carr & Macdonald (1986), analysé et reformulé par Bacon *et al.* (1991a, 1991b), décrit comment le territoire minimum choisi par un couple (les individus alpha) peut, lorsque les ressources sont réparties en taches et varient temporellement, accueillir des adultes supplémentaires. Les individus alpha choisissent un territoire contenant juste assez de nourriture pour vivre malgré un nombre critique de mauvaises nuits de chasse ("sécurité alimentaire critique"). Comme les

ressources varient temporellement, il y a un certain nombre de nuits où la nourriture est en surplus. Le territoire peut donc accueillir des individus beta dont la sécurité alimentaire critique est plus basse. La dimension du territoire est ainsi fixée par les besoins des individus alpha, et le nombre d'individus beta acceptés dépend de leurs besoins et de la fréquence à laquelle le territoire fournira assez de ressources pour plus de deux individus. La dimension du territoire sera fixée par la répartition des "patches" et l'effectif du groupe par la richesse de ces "patches". Bacon *et al.* (*op. cit.*) ont montré que ces relations se vérifiaient surtout lorsque les parcelles contiennent au même moment suffisamment de nourriture pour plusieurs individus; lorsque la richesse des parcelles est moins grande, il devient important que deux parcelles soient disponibles au même moment; l'effectif du groupe et la dimension du territoire peuvent alors être corrélés. L'aspect spatial est basé initialement sur les observations de Kruuk (1978a, 1978b) et a été repris récemment par Doncaster & Macdonald (1992). Il se base sur le fait que lorsque les "patches" sont rapprochées, leur dispersion est très irrégulière. Dans une telle situation, le tracé ajusté aux parcelles nécessaires pour nourrir le couple alpha est très sinueux. Un territoire légèrement plus grand avec un individu supplémentaire apporte une sécurité alimentaire plus grande et un coût de défense *per capita* plus faible. Lorsque les parcelles sont très espacées, leur dispersion est plus régulière. Une augmentation de la dimension du territoire mènerait alors à défendre un plus grand périmètre sans augmentation de la sécurité alimentaire. Pour cette raison, la formation de groupes est limitée aux zones à parcelles rapprochées (Grande-Bretagne, par exemple) et n'est pas observée ailleurs (Etats-Unis, Canada). La R.D.H. présente l'intérêt d'être basée sur l'observation de plusieurs espèces (voir Macdonald 1983). Artois (1989) a considéré qu'elle était l'hypothèse la plus séduisante, bien que von Schantz (1984a) ait présenté l'objection que des groupes peuvent se former aussi dans des zones où les ressources sont réparties de manière homogène. Poulle (1991) a fait remarquer que le modèle est tellement large qu'il est difficile de ne pas le valider.

Constant Territory Size Hypothesis (C.T.S.H.). Cette hypothèse de Lindstrom (1980) a été développée par von Schantz (1984b). Elle repose sur l'idée que, dans un environnement où les ressources fluctuent, il est plus favorable pour un animal de maintenir un territoire dont la dimension est fixée par le niveau minimum de nourriture (stratégie obstinée) plutôt que de

modifier la dimension de son territoire en fonction de la quantité de nourriture à disposition (stratégie flexible). En effet, dans ce dernier cas, les coûts pour agrandir le territoire lorsque les ressources diminuent sont considérables puisque l'animal doit se battre avec ses voisins. Il est plus profitable de maintenir une certaine dimension de territoire et d'accepter, lorsqu'il y a suffisamment de ressources, des individus supplémentaires ne se reproduisant pas. La stratégie obstinée est adoptée dans les cas où la durée de vie de l'animal est plus longue que la période de fluctuation des ressources. Comme dans la R.D.H., les individus supplémentaires sont recrutés dans la parentèle. Alors que von Schantz (1984a) opposait son modèle à la R.D.H., Woodroffe & Macdonald (1993) ont considéré plus récemment qu'il constitue une variante de la R.D.H. puisqu'il est basé sur le même principe: un animal initial est amené pour défendre ses ressources économiquement à choisir son territoire de telle sorte que celui-ci peut accueillir, au moins une partie du temps, des individus supplémentaires. Ces mêmes auteurs ont fait remarquer, tout comme Artois (1989), que la C.T.S.H. n'explique pas la situation de groupes à effectif stable dans des environnements à ressources fluctuantes, comme on peut l'observer chez le blaireau (Cheeseman *et al.* 1987, par exemple).

Territory Inheritance Hypothesis (T.I.H.). Cette hypothèse a été formulée par Lindstrom (1986). Selon cet auteur, les groupes apparaissent lorsque le succès de la dispersion est faible car les territoires environnants sont tous occupés. Dans cette situation, les subadultes restent dans le domaine parental comme individus beta (non-reproducteurs). Si l'un des reproducteurs vient à disparaître, son statut est acquis par un de ses descendants qui hérite du territoire. Les reproducteurs (propriétaires initiaux du territoire) tout comme les subadultes trouvent un avantage dans une telle situation, dans le sens que la chance de voir leurs gènes se transmettre aux générations futures ("fitness", Begon *et al.* 1990) augmente. Pour Artois (1989) et Woodroffe & Macdonald (1993), ce modèle n'explique pas les raisons qui amènent à la formation d'un groupe spatial mais plutôt pourquoi un tel groupe se maintient. Pour Macdonald & Carr (1989), l'hypothèse de Lindstrom promouvait la socialité dans le contexte de la R.D.H.

Prey Renewal Hypothesis (P.R.H.). Waser (1981) a établi ce modèle en étudiant différentes espèces de petits carnivores africains se nourrissant d'invertébrés, en particulier

des mangoustes à queue blanche (*Ichneumia albicauda*). Il considère que si les proies se renouvellent rapidement, il n'y a pas nécessité pour l'animal d'être territorial et le partage d'une même zone entre plusieurs individus peut être observé. Woodroffe & Macdonald (1993) ont mentionné cette hypothèse en faisant remarquer que, bien qu'elle ne considère pas la territorialité de groupe ni n'explique comment la dimension du territoire est choisie, elle s'applique au cas du blaireau: lorsque celui-ci se nourrit principalement de vers-de-terre (Grande-Bretagne), on observe une vie en groupe; lorsqu'il se nourrit de proies à renouvellement moins rapide comme les lapins (*Oryctolagus cuniculus*) (Espagne), on observe une vie en couple. Les individus initiaux choisiraient le territoire en fonction d'autres critères, comme la répartition des "patches" ou celle des terriers (Doncaster & Woodroffe 1993 ont montré que la situation des terriers influence la dimension et l'allure du territoire chez le blaireau).

D. Stabilité de la structure sociale

En général dans les différentes zones où la structure sociale a été étudiée, la situation paraissait stable (Artois 1989). C'est le cas, par exemple, à Bristol et à Londres où les renards forment des populations stables et vivent en groupes familiaux (Harris & Smith 1987) ou dans le sud de la Suède où ils vivent en groupe formant des populations stables malgré une densité de proies fluctuante (von Schantz 1984c). Dans ce dernier cas, l'auteur a cependant relevé que le nombre de femelles se reproduisant et le nombre d'individus beta par groupe dépend de la quantité de ressources. Zabel & Taggart (1989) ont observé la même chose en Alaska. Lindstrom (1980, 1989), quant à lui, a rapporté une situation, au centre de la Suède, où la structure sociale varie en fonction des fluctuations à court terme de campagnols (*Microtus agrestis*, *Clethrionomys glareolus*): des individus supplémentaires ne sont acceptés que lorsqu'il y a suffisamment de nourriture.

E. Mise en évidence de la structure sociale

La mise en évidence de la structure sociale n'est pas aisée car l'observation de contacts sociaux est difficile. Macdonald (1981) a estimé que les rencontres entre individus

du groupe se limitaient à 4 minutes par nuit et Poulle (1991) a relevé que les contacts s'établissent surtout de jour lors du partage des sites de repos. C'est à la période de reproduction que les chances d'observer des relations sociales seraient les plus grandes, quand les reproducteurs et les "helpers" viennent au terrier (Macdonald 1979), mais von Schantz (1984c) a mis en doute le fait que les individus beta fonctionnent comme aides. De plus, le critère de base permettant d'établir l'existence de groupes spatiaux, à savoir le recouvrement des domaines vitaux, n'est pas applicable facilement: à partir de quel pourcentage de recouvrement peut-on considérer que l'on observe un groupe (Poulle 1991)? Certaines situations restent ainsi particulièrement difficiles à caractériser. Niewold (1980) a décrit une situation paraissant très instable. Harris (1980) a cité le cas d'une vieille femelle dont le domaine est à cheval sur celui de deux femelles se reproduisant. Poulle (1991) a observé des faits semblant contredire les modèles classiques. Capt & Stalder (1988), bien qu'ayant observé régulièrement d'autres individus dans les territoires des renards suivis par radio-pistage, ont considéré une vie basée sur le couple car la majorité des cadavres de femelles examinés montraient des traces de maternité. Cavallini (1992) n'a pas caractérisé la structure sociale, mais il a constaté un grand recouvrement des domaines vitaux, y compris entre mâles.

1.2. Le renard en Suisse et dans l'arc jurassien

Quoique le renard soit très répandu en Suisse (Wandeler 1988), aucune étude d'envergure n'a été consacrée à son écologie jusqu'à présent, à l'exception du récent travail de thèse de Capt & Stalder (1988) en milieu alpin. Il nous a paru important de donner ici un bref aperçu des recherches consacrées au renard dans notre pays et de présenter le statut de l'espèce en Suisse et dans l'arc jurassien en particulier.

A. Travaux consacrés au renard en Suisse

Notre recherche bibliographique a permis de dénombrer 58 publications traitant du renard en Suisse (Tabl. 2). Presque la moitié d'entre-elles sont consacrées au problème de la

rage (moyens de lutte et influence sur les populations). Sept publications concernent des aspects morphologiques: l'évolution avec l'âge du poids corporel et des mesures crâniennes a été traitée par Lüps & Wandeler (1983), celle de certains aspects crâniens par Lüps (1974a); Wandeler (1976) a abordé le problème de la détermination de l'âge; Lüps *et al.* (1972), Lüps (1974b) et Capt *et al.* (1980) se sont intéressés à différentes variations apparaissant au niveau de la dentition; Klingler & Breitenmoser (1983) ont comparé l'allure des morsures de différents prédateurs dont le renard. Quatre articles traitent d'aspects liés à la reproduction: Blaser (1973, 1975) relate ses observations au terrier, Lloyd *et al.* (1976) présentent les caractéristiques de la reproduction dans 4 pays européens dont la Suisse, et Lienhard (1987) s'est intéressé à l'élevage des renardeaux. Trois autres concernent les terriers et leur utilisation, dans le canton de Zürich (Klenk 1969, Eiberle 1975) et dans celui de Berne (Fuchs 1973a). Deux articles abordent le régime alimentaire du renard, dans le canton de Berne (Fuchs 1973b) et dans celui de Zürich (Eiberle 1977). Des aspects parasitologiques ont été traités par Wandeler & Hörning (1972), Shaikenov *et al.* (1977), Grandchamp (1980), Wandeler *et al.* (1985) et dans différents articles consacrés à l'échinococose alvéolaire (Eckert et Ammann 1990a, 1990b, Eckert & Ewald 1991a, 1991b, Gottstein *et al.* 1991, Ewald *et al.* 1992). Les autres publications concernent l'estimation des populations (Wandeler 1968), l'effet de différents facteurs sur les populations (Eiberle & Matter 1985, 1986, Krämer 1990), des observations éthologiques (Labhardt 1980a, 1980b), un modèle d'activité basé sur des observations en semi-liberté (Klenk 1971), et l'occupation de l'espace par le renard dans les Alpes (Capt & Stalder 1991). Cette dernière publication est la seule basée sur le suivi d'animaux munis de colliers-émetteurs.

Diverses autres recherches ont été consacrées au renard, mais elles n'ont pas été publiées. Leur importance est donc moindre car il est généralement difficile de les obtenir. Nous citerons le travail de thèse de von Beust (1983), celui de Hässig (1989), celui de Kappeler (1992) consacré à la vaccination antirabique, et celui de Capt & Stalder (1988), mentionné plus haut et dont seuls quelques aspects déjà signalés ont été publiés (Capt & Stalder 1991). Nous relèverons finalement le travail de licence de Paratte (1989) mené dans notre terrain d'étude et qui a en partie initié nos recherches, ainsi que le récent travail de diplôme de Robert (1993) consacré au renard sur la rive sud du lac de Neuchâtel.

Pour être complet dans cette énumération, nous souhaitons ajouter, même s'ils seront encore mentionnés par la suite, les travaux menés sur le renard dans notre zone d'étude en parallèle au présent travail. Le régime alimentaire a été traité dans la publication de Weber & Aubry (1993). Trois travaux de diplôme ont été réalisés: Ferrari (1992) a étudié la disponibilité des ressources alimentaires, Meyer (1993) s'est intéressée au comportement des renardeaux au terrier et Fragnière (en préparation) à l'utilisation des terriers. Certains aspects de ces travaux devraient être publiés par la suite.

TABLE 2 : Publications consacrées au renard en Suisse (sans les travaux exécutés à Neuchâtel)

<u>Rage</u>	<u>Parasitologie</u>	<u>Reproduction</u>
Steck <i>et al.</i> (1968)	Wandeler & Höming (1972)	Blaser (1973)
Steck <i>et al.</i> (1971)	Shaikenov <i>et al.</i> (1977)	Blaser (1975)
Wandeler <i>et al.</i> (1974a)	Grandchamp (1980)	Lloyd <i>et al.</i> (1976)
Wandeler <i>et al.</i> (1974b)	Wandeler <i>et al.</i> (1985)	Lienhard (1987)
Wandeler <i>et al.</i> (1974c)	Eckert & Ammann (1990a)	
Wandeler <i>et al.</i> (1975)	Eckert & Ammann (1990b)	
Matthey (1976)	Eckert & Ewald (1991a)	<u>Terriers</u>
Siegrist (1978)	Eckert & Ewald (1991b)	
Wandeler (1978)	Gottstein <i>et al.</i> (1991)	Klenk (1969)
Steck & Wandeler (1980)	Ewald <i>et al.</i> (1992)	Fuchs (1973a)
Steck <i>et al.</i> (1980)		Eiberle (1975)
Wandeler (1980)		
Häfliger <i>et al.</i> (1982)	<u>Morphologie</u>	<u>Autres</u>
Hofmann (1982)	Lüps <i>et al.</i> (1972)	
Steck & Wandeler (1982a)	Lüps (1974a)	Wandeler (1968)
Steck & Wandeler (1982b)	Lüps (1974b)	Klenk (1971)
Steck <i>et al.</i> (1982a)	Lüps (1974b)	Labhardt (1980a)
Steck <i>et al.</i> (1982b)	Wandeler (1976)	Labhardt (1980b)
Hässig-Kirchen (1984)	Capt <i>et al.</i> (1980)	Eiberle & Matter (1985)
Wandeler <i>et al.</i> (1988a)	Lüps & Wandeler (1983)	Eiberle & Matter (1986)
Wandeler <i>et al.</i> (1988b)	Klingler & Breitenmoser (1983)	Wandeler (1988)
	<u>Régime alimentaire</u>	Capt (1990)
		Krämer (1990)
	Fuchs (1973b)	Capt & Stalder (1991)
	Eiberle (1977)	

B. Statut du renard en Suisse

Le renard dans les moeurs. Depuis toujours, le renard a mauvaise réputation. Il est considéré comme concurrent par les chasseurs et comme nuisible par les propriétaires de poules (Quartier 1976, Cuche 1985). La situation n'est pas différente en France (Poulle 1991). Le renard est chassé depuis des temps reculés. De nombreux ossements ont été retrouvés sur des sites mésolithiques (Cuche *op. cit.*, Hainard 1987). Cuche (*op. cit.*) relate l'existence de petites ouvertures dans les portes des granges des fermes jurassiennes à travers lesquelles les paysans-chasseurs tiraient les renards appâtés par des déchets. L'espèce est chassée à l'affût, au chien courant, ou au terrier (Hainard *op. cit.*). On attribue encore souvent au renard de grands exploits de chasseur. Il serait capable de courir un lièvre pendant 15 à 18 heures, inlassablement, pour le fatiguer; il pourrait poursuivre des chevreuils sur la neige croûtée, les dévorant vivants alors qu'ils se sont enfoncés et blessés (Hainard *op. cit.*). On le voit chasser solitairement, en couple, ou même en petites bandes (Quartier *op. cit.*). On aime raconter des anecdotes soulignant son caractère rusé. Ainsi, lorsqu'il s'intéresse à un nid de guêpes, il utiliserait le stratagème suivant: il présente d'abord l'extrémité de sa queue devant le nid pour attirer l'essaim, puis profite du moment où les guêpes s'agitent autour de la queue pour piller le nid (E. Rion, comm. pers.).

Les opinions paraissent cependant se modifier quelque peu... On souligne de plus en plus le rôle joué par le renard comme prédateur et charognard (Real *et al.* 1973, Hainard 1987, parmi d'autres). La réduction de l'effectif des renards, considérée d'abord comme seul moyen de lutte contre la rage (Wachendörfer & Frost 1980, Wandeler *et al.* 1974c), a été remplacée par une vaccination par voie orale des renards dès 1978 (Steck *et al.* 1982b, Wandeler *et al.* 1988b). Bien que nous connaissions quelques chasseurs qui pratiquent encore la chasse au renard comme un sport, la pression exercée par la chasse sur cette espèce semble diminuer, au moins dans certaines régions. Depuis 1950 déjà, le renard n'est plus recherché spécialement par les chasseurs neuchâtelois (Quartier 1976); actuellement, dans ce même canton, l'intérêt pour le renard est presque inexistant (A. Fiechter, comm. pers.). Cette baisse d'intérêt peut être attribuée au fait que le renard n'est plus une cible attractive. La valeur des peaux a diminué; on ne demande plus au chasseur d'exercer une action sanitaire pour lutter

contre la rage mais on l'oblige à envoyer les cadavres à Berne pour contrôle de la vaccination; finalement, on a multiplié récemment les informations à propos d'une autre maladie liée au renard: l'échinococcose alvéolaire (Eckert et Ammann 1990a, parmi d'autres). Cette conjoncture, un peu plus favorable au renard que par le passé, est toutefois ternie par la rage et l'échinococcose. Dans l'opinion publique, on craint encore passablement le renard et, de manière générale, on redoute l'augmentation des effectifs d'un membre de notre faune. Un grand travail d'éducation reste à faire (Hainard 1987).

Législation. Au niveau fédéral, le renard est mentionné dans la Loi fédérale sur la chasse et la protection des mammifères et oiseaux sauvages (LChP 86) qui stipule que l'espèce est chassable par les détenteurs d'une autorisation cantonale sauf pendant la période entre le 1er mars et le 15 juin. Cette période de protection peut être prolongée par les cantons, mais sa diminution est soumise à l'assentiment du Département fédéral de l'intérieur. On mentionne d'autre part le renard dans l'Ordonnance sur les épizooties (modification du 7.12.87) où il est fixé que les cantons doivent procéder à des campagnes de vaccination pour l'immunisation orale des renards dans les zones où apparaît la rage, en veillant à diminuer leur effectif "en épuisant les dispositions d'exception prévues dans la législation sur la chasse".

La législation cantonale peut varier considérablement d'une extrémité à l'autre de la Suisse. Nous avons choisi de mentionner ici le cas de deux cantons. Celui de Berne, dont fait partie notre aire d'étude, et celui de Neuchâtel, comme illustration d'un canton appartenant entièrement à l'arc jurassien. Dans chacun des deux cantons, la législation comprend trois niveaux, le dernier étant adapté chaque année en fonction de l'évolution des populations. Nous présentons la situation pour la saison de chasse 1993-94. Dans le canton de Berne, le renard peut être tiré par les détenteurs d'un permis approprié d'une part lors de la chasse d'automne, du 1er septembre au 30 novembre, 3 jours par semaine (6 jours par semaine pour certains permis, entre le 13 et le 28 septembre), et d'autre part lors de la chasse d'hiver, du 1er décembre au 29 février, 6 jours par semaine. Le tir est autorisé de jour, et pendant la chasse d'hiver à l'affût de nuit, les 11 nuits autour de la pleine lune. L'utilisation des chiens au terrier est interdite dès le 15 février. On peut donc tirer le renard à Berne sur 6 mois, environ

120 jours par année. Dans le canton de Neuchâtel, le renard peut être tiré par les détenteurs d'un permis A (chasse générale sur terre). Le tir est autorisé 4 jours par semaine du 2 octobre au 17 novembre, de jour. La période de chasse dure donc 1 mois et demi, et représente environ 24 jours de tir.

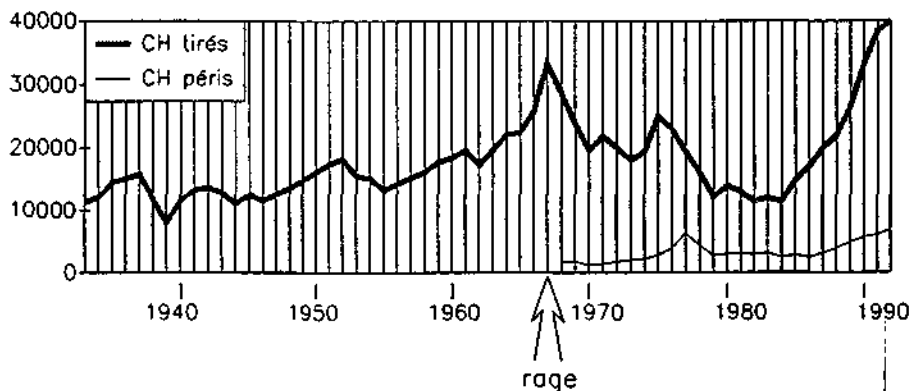
TABLE 3 : Populations, animaux tirés et gibier péri des principaux mammifères chassables en Suisse (1992). *, estimation impossible.
(données extraites de la Statistique fédérale de la chasse 1992)

Espèce	Population (estimation)	Animaux tirés	Animaux trouvés mort (gibier péri)
Cerf élaphe	19'000	5'993	952
Chevreuil	110'000	40'434	14'706
Chamois	87'500	17'840	3'035
Sanglier	4'000	1'287	266
Renard	*	39'993	6'940
Lièvre brun	*	5'126	1'442

Effectifs. On ne possède pas de valeurs du nombre de renards vivant dans notre pays (Blankenhorn & Anderegg 1990). Les seules données existantes sont le nombre d'animaux tirés et le nombre d'animaux périés; elles sont fournies par les cantons chaque année et sont regroupées dans la Statistique fédérale de la chasse établie par l'Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage. Une comparaison avec les valeurs des autres espèces et la représentation de l'évolution des chiffres avec les années permettent de se faire une vague idée de l'abondance du renard en Suisse (Tabl. 3; fig. 1). Il faut toutefois être conscient que ces valeurs dépendent non seulement de la grandeur des populations mais aussi de l'effort de chasse (modification des règlements, nombre de chasseurs, conditions météorologiques, intérêt pour l'espèce, ...). Le nombre d'animaux périés présente une marge d'erreur plus grande que le nombre d'animaux tirés, car encore moins contrôlable

(Blankenhorn & Anderegg *op. cit.*). Il est clair que la rage, qui a touché la Suisse dès 1967 (Wandeler 1980), a provoqué une diminution des effectifs par son effet destructif (Capt 1990) et les mesures prises par l'homme dans les premières années (Cuèche 1985). Avant l'arrivée de la rage dans le canton de Neuchâtel, Quartier (1976) y considérait une population de renards stable et importante. Actuellement, suite au succès de la vaccination antirabique (Wandeler *et al.* 1988b), les populations de renards semblent s'être reconstituées (Blankenhorn & Anderegg *op. cit.*, Capt *op. cit.*); en 1992, on a atteint le nombre record de 40'000 renards tirés en Suisse (Fig. 1). Capt (*op. cit.*) a estimé que la Suisse offrait au renard de bonnes conditions de vie, et a proposé de considérer une densité de 3-4 renards / km² calquée sur celle observée en milieu alpin (Capt & Stalder 1988).

FIG. 1 : Renards tirés et périés en Suisse, 1933-1992
(données extraites de la Statistique fédérale de la chasse)



2. Buts et durée du travail

Comme nous l'avons vu, le renard présente une large gamme comportementale quant à son organisation sociale. L'objectif de notre travail était d'étudier une population en milieu montagnard, dans le nord-ouest de la Suisse. La structure sociale dans ce type de milieu n'est pas connue et la situation en Europe centrale mérite d'être précisée. Cette recherche a été

également motivée par le fait que l'écologie du renard en Suisse n'a été que peu étudiée. Une meilleure connaissance de cette espèce peut apporter des renseignements utiles dans les domaines de la gestion de la faune et de la lutte contre la rage et l'échinococcose. Ce travail s'inscrit dans le cadre des recherches sur l'éco-éthologie des carnivores menées à Neuchâtel par le groupe du Prof. Claude Mermod (Debrot 1982, Weber 1986, Marchesi 1989, Lachat Feller 1993). Plus précisément, il s'intéresse au renard dans le cadre d'un projet global consacré aux prédateurs de la forme fouisseuse du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman*) dans le Jura suisse (voir la partie 2 du chapitre 2). Il a pour but de définir et de décrire la structure sociale de la population dans cette région. Il constitue le point de départ indispensable de futures études axées davantage sur la vérification d'hypothèses.

Les questions posées sont les suivantes :

1. Quelle est la structure de la population? Les individus sont-ils solitaires ou vivent-ils en couple, en groupes familiaux ou en groupes plus complexes?
2. Si l'existence de groupes est mise en évidence, comment sont-ils organisés?
3. La structure de la population dépend-elle des ressources alimentaires, de la pression humaine (chasse) ou d'autres facteurs? Quel est le modèle expliquant la structure sociale qui correspond le mieux à notre situation ?

La collecte des données dans le terrain s'est effectuée durant 4 ans, du 1er septembre 1989 au 31 août 1993. Pour répondre aux questions soulevées, nous avons choisi d'utiliser conjointement les techniques suivantes: surveillance de la période de reproduction (dénombrement des familles et des jeunes, observations des adultes au terrier), parcours nocturnes d'observation au phare (recensement, observations du comportement individuel et social), capture et marquage d'un maximum d'individus, radio-pistage d'individus munis de colliers-émetteurs. Grâce à ces différentes méthodes, nous avons pu déterminer le comportement individuel des renards (domaines vitaux, déplacements, utilisation des sites de repos et terriers, utilisation de l'espace, rythme d'activité, comportement de chasse), leur comportement social (partage de l'espace, relations interindividuelles), et les caractéristiques de la population (reproduction, dispersion, densité). L'ensemble de ces thèmes, associé aux

résultats obtenus dans le cadre d'études parallèles (régime et disponibilité alimentaires), a finalement permis de caractériser et de discuter l'organisation sociale de la population.

3. Publications

Les publications suivantes sont déjà parues et font partie du présent travail de thèse; les résultats présentés dans ces articles seront repris ici, parfois complétés des observations effectuées après leur rédaction.

Meia, J.S. & Weber J.M. 1992. Characteristics and distribution of breeding dens of the red fox (*Vulpes vulpes*) in a mountainous habitat. *Z. Säugetierk.* 57(3): 137-143.

Meia, J.S. & Weber J.M. 1993. Choice of resting sites by female foxes *Vulpes vulpes* in a mountainous habitat. *Acta theriol.* 38 (1): 81-91.

Meia, J.S., Meyer S. & Aubry, S. 1993. Renards et lièvres dans le Jura suisse: ignorance réciproque. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. Nat.* 116: 41-46.

En outre, l'auteur a participé aux publications suivantes, basées en partie sur des observations réalisées dans le cadre de ce travail de thèse; seuls certains aspects de ces articles seront repris ici et éventuellement développés.

Meia, J.S., Aubry S., Ferrari, N., Lachat, N., Mermod, C. & Weber J.M. 1993. Observations nocturnes au phare dans le Jura bernois: Septembre 1988- août 1991. *Mitt. Natf. Ges. Bern* 50: 193-202.

Weber, J.M., Aubry S., Lachat, N., Meia, J.S., Mermod, C. & Paratte, A. 1991. Fluctuations and behaviour of foxes determined by nightlighting. Preliminary results. *Acta theriol.* 36: 285-291.

Weber, J.M. & Meia, J.S. 1992. The use of expandable radio collars for radio-tracking fox cubs. In: *Wildlife Telemetry*, éd. par Friede, I.G. et Swift, S.M. Ellis Horwood, Chichester: 698-700.

Weber, J.M., Meia, J.S. & Aubry, S. 1994. Activity of foxes, *Vulpes vulpes*, in the Swiss Jura Mountains. *Z. Säugetierk.* 59: 9-13.

CHAPITRE 2 : ZONE D'ETUDE

1. Situation et description du terrain d'étude

1.1. Situation géographique

Notre recherche a été réalisée à l'intérieur de l'arc jurassien, dans le nord-ouest de la Suisse, à 20 km au nord de Neuchâtel. Le terrain d'étude est situé dans le canton de Berne, dans la région de la Chaux d'Abel (47°09' N, 6°56' E; Carte nationale de la Suisse: coordonnées 561/223). Il couvre une surface de 30 km², de topographie vallonnée, dont l'altitude est comprise entre 900 et 1290m. Il est limité au sud par le sommet du versant nord du vallon de Saint-Imier, à l'ouest par le village de la Ferrière, finalement au nord et à l'est par la frontière avec le canton du Jura. Ces limites ont quelques fois été franchies pour suivre les renards. (Fig. 2, 3).

FIG. 2 : Situation géographique du terrain d'étude

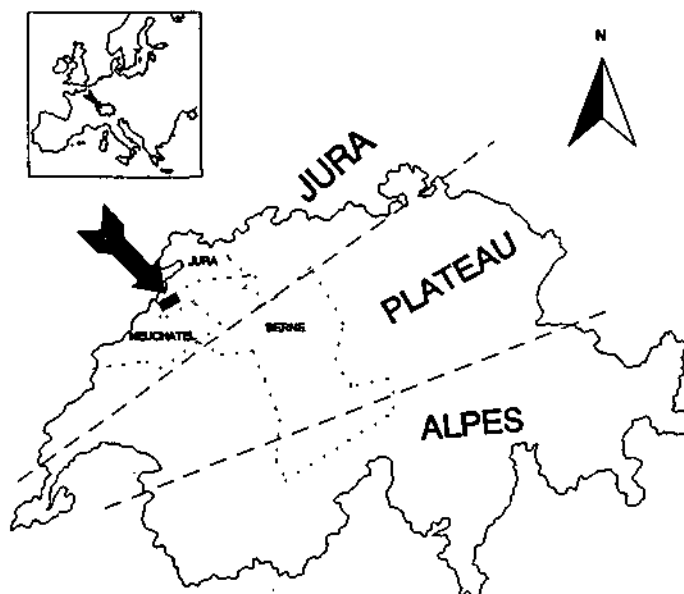
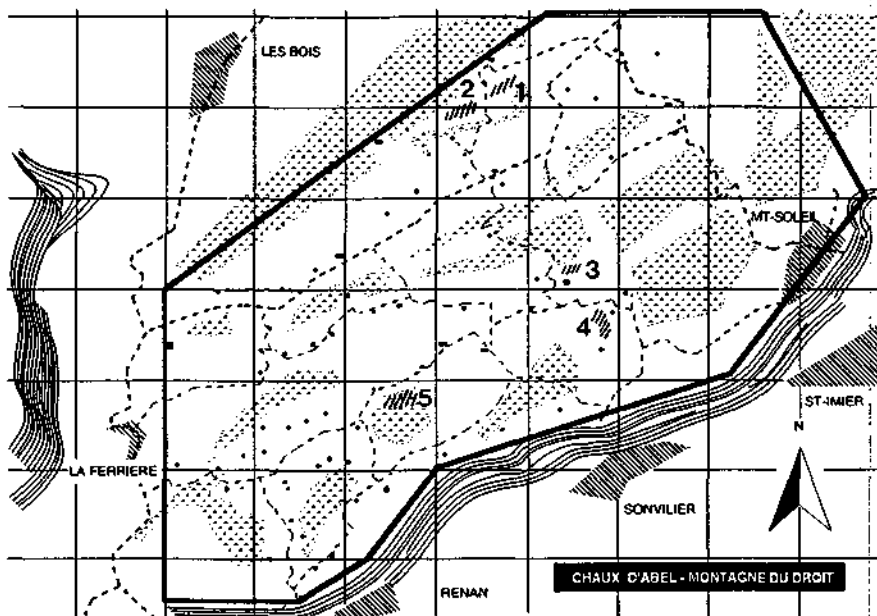


FIG.3 : Terrain d'étude (quadrillage kilométrique)
 — limites du terrain d'étude; ▨ localités; - - - route principale; - - - routes secondaires; ≡ dénivelités importantes; ··· zones boisées; · habitations; ▨▨▨ tourbières (1. Tuilerie est, 2. Tuilerie ouest, 3. Biche, 4. Assesseur, 5. Gros-Verron)



1.2. Climat

Le climat peut être qualifié de pluvieux tempéré-froid (Paratte 1989). De 1989 à 1992 (Jornod 1990-1993), la hauteur annuelle moyenne des précipitations était de 1329 mm et la température annuelle moyenne de 6.8 °C. Les mois les plus froids, la température moyenne descend jusqu'à -2.0 °C; au mois d'août, elle atteint 16.0 °C. Les valeurs mentionnées par Marchesi (1989) concernant la présence de neige au sol (couche de neige pouvant avoisiner 2 mètres et persistant souvent plus de 5 mois) n'ont jamais été atteintes durant notre étude.

Une couverture neigeuse n'a été présente qu'épisodiquement et a exceptionnellement avoisiné 1 mètre. Comme l'a déjà relevé Paratte (*op. cit.*), cette région est caractérisée par un climat présentant de forts contrastes au cours de l'année et d'une année à l'autre.

1.3. Végétation et sol

La zone d'étude se présente comme une mosaïque des différents milieux (Planches 1, 2, 3, 4). Elle est formée en grande partie de zones ouvertes (pâturage et prairies engraisées, 55%) ou semi-ouvertes (pâturages boisés, 25 %). Les forêts à dominance d'épicéa *Picea abies* (*Abieti-* ou *Aceri-Fagetum*, Marchesi 1989) ne représentent que 20 % de la surface (Fig. 3). Dans les pâturages boisés, on relève la présence de nombreux érables (*Acer pseudo-platanus*). On trouve des arbres et arbustes fruitiers surtout en dehors des zones forestières, par petits groupes ou le long des murs de pâturage; les plus fréquents sont (Ferrari 1992): l'églantier (*Rosa canina*), le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*), et l'alisier blanc (*Sorbus aria*). Parmi les zones boisées, on compte un petit nombre de tourbières (Tuilerie est, Tuilerie ouest, Biche, Assesseur, Gros-Verron; fig. 3); leur sous-bois comprend souvent des myrtilles (*Vaccinium myrtillus*). Les cultures céréalières n'apparaissent que très rarement et ponctuellement.

Le sous-sol est essentiellement calcaire. L'érosion par dissolution donne au paysage son allure typique de relief karstique; on y observe de nombreuses dolines. Le sol est généralement mince, donc peu favorable à l'excavation, sauf dans les zones de tourbière.

1.4. Présence humaine

L'impact de l'homme a passablement influencé le paysage, comme le suggérait déjà la description de la végétation. La principale activité humaine est l'élevage des bovins. Les milieux ouverts résultent du déboisement, et le retour de la forêt est fortement freiné par l'abroustissement et le piétinement du bétail. Les prairies de fauche sont souvent mises en pâturage à la fin de l'été, comme le soulignait déjà Paratte (1989). Environ 80 fermes sont

réparties de manière homogène dans la zone d'étude; elles sont reliées par un réseau de petites routes, pour la plupart asphaltées (Fig. 3). La seule concentration d'habitations est située à Mont-Soleil où on compte une soixantaine de bâtiments, essentiellement des villas et des maisons de vacances (Fig. 3). Un seul axe routier important traverse la zone d'ouest en est (Fig. 3). La circulation routière n'est pas dense mais les routes sont régulièrement fréquentées durant la journée. En revanche, il y a très peu de trafic durant la nuit. Lorsqu'il y a de la neige, des pistes de ski de fond sont tracées et utilisées par un nombre variable de skieurs; des promeneurs parcourent la zone durant les autres saisons. Cet impact est limité à certains secteurs et tracés et ne concerne que rarement les zones boisées, la majorité de celles-ci étant situées dans les pentes escarpées (Ferrari 1992). Le renard est chassé dans la zone d'étude depuis très longtemps et, dans le passé, la chasse a souvent été intensive. En 1987 encore, trente renards ont été tirés sur l'ensemble du terrain (Paratte *op. cit.*). Ces dernières années, la pression de chasse a été moins importante (voir les raisons évoquées au chapitre 1), mais elle est toutefois demeurée soutenue dans certaines parties du terrain (zone des tourbières de la Tuilerie, forêt de pente Renan-Sonvilier; fig. 3).

2. Caractéristiques faunistiques / autres recherches menées dans le terrain d'étude

Plusieurs travaux, menés antérieurement ou simultanément à notre travail, ont permis d'acquérir différentes connaissances sur notre zone d'étude et sa faune. Ce terrain est en effet le cadre de recherches consacrées aux prédateurs du campagnol terrestre depuis 1985. Il s'agissait d'établir les relations entre ce rongeur, dont les populations montrent de fortes fluctuations périodiques (Saucy 1988), et les différents prédateurs présents dans le milieu. Depuis l'automne 86, l'évolution de la population de campagnols est estimée à l'aide de piégeages saisonniers dans deux secteurs (Fig. 4). Depuis 1988, le régime alimentaire du renard est suivi parallèlement (Weber & Aubry 1993); ces auteurs ont montré une corrélation parfaite entre la densité de campagnols et leur consommation par le renard. Ferrari (1992) a observé, au moment où les populations de campagnols déclinaient fortement, que la

consommation de campagnols diminuait significativement alors que celle de ressources alternatives comme les déchets augmentait significativement. Notre recherche s'est déroulée durant la phase de déclin des populations de campagnols (Fig. 4). Cette modification importante des caractéristiques du milieu doit bien évidemment être considérée dans le cadre de notre problématique. Ferrari ainsi que Weber & Aubry (*op. cit.*) ont également confirmé le caractère opportuniste du renard dans notre zone d'étude: les micromammifères de surface, par exemple, ne sont pas abondants (Blackwell 1988, Ferrari *op. cit.*) et par conséquent ne sont consommés que rarement (Fig. 5).

FIG. 4 : Densité de campagnols terrestres, 1986-1993, d'après Weber & Aubry (1993) et Weber & Aubry (données non publiées). A., automne; P., printemps; E., été.

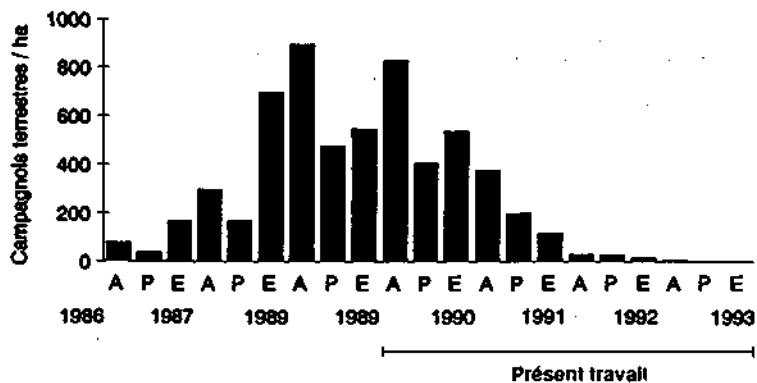
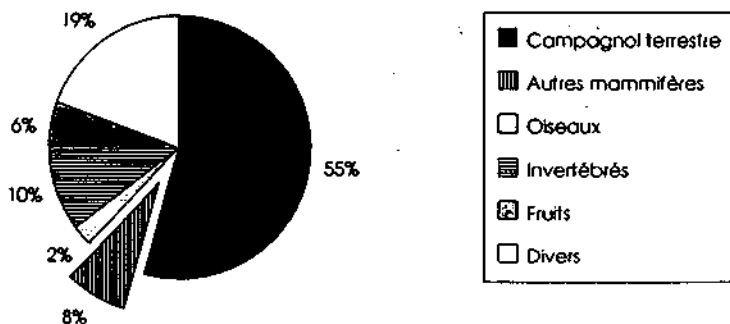


FIG. 5 : Régime alimentaire du renard dans le terrain d'étude, 1988-1990, d'après Weber & Aubry (1993).



Deux autres prédateurs ont fait l'objet d'une étude approfondie dans la région de la Chaux d'Abel: la martre (*Martes martes*, Marchesi 1989) et la fouine (*Martes foina*, Lachat Feller 1993). Quelques aspects de la biologie du chat domestique, *Felis catus*, ont été abordés (Lachat *et al.* 1993, Lachat Feller *op. cit.*, Sen-Gupta 1993). Une première recherche a été consacrée au renard par Paratte (1989), alors que les populations de petits mustélidés (*Mustela putorius*, *Mustela erminea*, *Mustela nivalis*) ont été estimées par piégeages. Depuis 1987, un recensement global de la faune des vertébrés est entrepris à l'occasion de trois parcours mensuels d'observation au phare (Paratte *op. cit.*, Weber *et al.* 1991, Meia *et al.* 1993a). En regroupant les résultats des différents travaux et des différentes méthodes utilisées, Mermod (1991) a donné, à titre indicatif, une estimation de la densité de population des différents prédateurs de la zone d'étude (Tabl. 4); nous aurons l'occasion de discuter la densité de renards proposée. On relèvera finalement que l'étude du régime alimentaire du renard s'est poursuivie en parallèle de notre étude mais que les résultats n'ont pas encore été traités.

TABL. 4 : Estimation de la densité des prédateurs du campagnol terrestre dans le terrain d'étude, d'après Mermod (1991).

Espèce	densité (individus / km ²)
Chat domestique <i>Felis catus</i>	18
Renard <i>Vulpes vulpes</i>	2,5
Fouine <i>Martes foina</i>	2,5
Martre <i>Martes martes</i>	1
Putois <i>Mustela putorius</i>	1
Hermine <i>Mustela erminea</i>	0,5
Hibou moyen-duc <i>Asio otus</i>	non estimée

PLANCHE 1 : *Illustration du terrain d'étude I*



PLANCHE 2 : *Illustration du terrain d'étude II*



PLANCHE 3 : *Illustration du terrain d'étude III*



PLANCHE 4 : *Illustration du terrain d'étude IV*



CHAPITRE 3 : MATERIEL ET METHODES

1. Techniques d'observation

1.1. Observations indirectes

A. Traces sur neige

Les traces sur neige ont été utilisées pour rechercher les terriers et gîtes fréquentés, afin de compléter et tenir à jour la carte établie par Paratte (1989).

B. Contrôle des terriers

Dès le mois de mars, nous avons contrôlé une fois par semaine chaque terrier connu en recherchant des indices d'occupation par une famille (empreintes, crottes de juvéniles, herbe foulée, restes de proies, ...). Il s'agissait de déterminer quels terriers devaient être retenus pour des affûts et des piégeages.

1.2. Observations directes

Toutes les observations directes ont été effectuées à l'aide de jumelles (10x40). La date, l'heure, et le milieu ont été notés. Lors de chaque observation, nous avons cherché à identifier l'individu et à décrire son comportement. Afin de standardiser la description des observations, nous avons établi un catalogue des différents comportements. Au départ, nous avons repris les 5 types d'activité définis par Weber *et al.* (1991) et repris en partie dans Meia *et al.* (1993b). Nous avons ensuite complété notre liste au fur et à mesure des observations. Nous avons dû renoncer à tenter de différencier les individus grâce à leurs caractéristiques morphologiques. La taille et l'allure sont des critères trop subjectifs et la couleur du pelage varie en fonction de la qualité de la lumière, et de la saison: des variations de couleur

importantes interviennent chez un même individu au cours de l'année en raison du changement de pelage qui est progressif (Harris 1986, Maurel *et al.* 1986, obs. pers.). Ainsi, seuls les renards marqués, ou présentant des caractéristiques morphologiques exceptionnelles (individus borgnes, à queue tronquée, ...), ont pu être suivis sur une longue durée. Les caractéristiques morphologiques ont cependant été utiles lors d'observations rapprochées dans le temps, au terrier par exemple, pour distinguer différents individus. Dans ces cas, lorsque le renard a été observé en train de marquer, sa posture a permis de déterminer son sexe (Labhardt 1990); de même, avec l'expérience, l'allure et la taille ont quelquefois permis de déterminer le sexe de l'animal. Nous avons distingué les observations d'adultes et de juvéniles jusqu'au 31 août. A partir du 1er septembre, nous n'avons plus fait de distinction bien que les jeunes de l'année puissent souvent être reconnus à leur queue moins fournie (obs. pers.).

A. Affûts

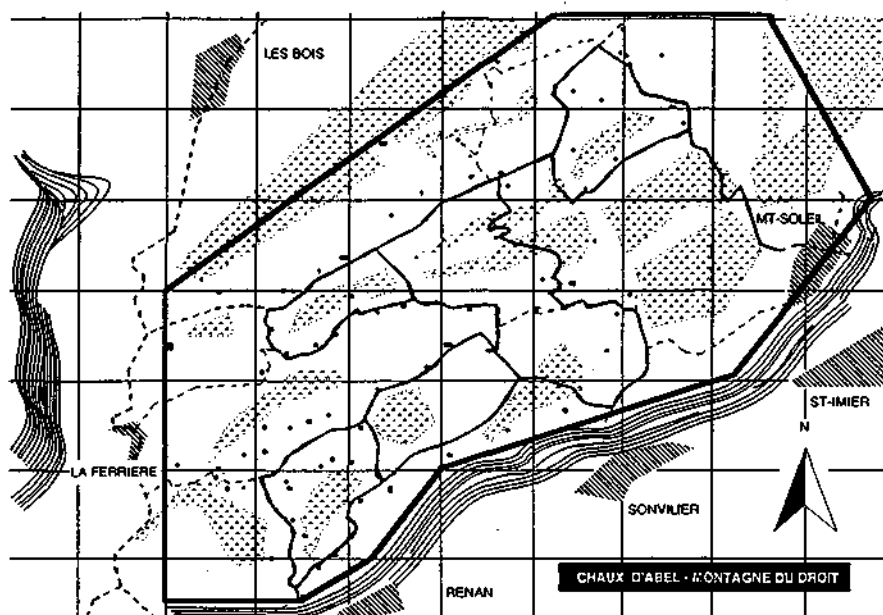
Durant la période de reproduction, des affûts ont été systématiquement effectués aux terriers à proximité desquels des indices d'occupation par une famille avaient été relevés, de manière à compter les juvéniles. Ces affûts ont été répétés jusqu'à que l'ensemble de la portée ait été dénombré avec certitude. De plus, nous les avons poursuivis aux terriers offrant une bonne visibilité afin d'observer le(s) adulte(s) prodiguant des soins aux renardeaux. Aux autres périodes de l'année, nous avons affûté chaque fois que l'occasion se présentait, pour obtenir des renseignements sur l'utilisation des gîtes diurnes. L'ensemble de ces affûts a été effectué de jour, en général en fin de journée avant la tombée de la nuit, période diurne la plus propice à l'observation des jeunes en activité ou des adultes quittant le terrier.

B. Observations au phare

Les tournées d'observation nocturne au phare menées par les membres du laboratoire dès juillet 1987 (Weber *et al.* 1991, Meia *et al.* 1993a) se sont poursuivies. Elles ont eu lieu 3 nuits consécutives par mois à 3 périodes différentes de la nuit (1ère nuit: 21h-24h, 2ème nuit: 00h-03h, 3ème nuit: 03h-06h). Elles consistaient à parcourir, à l'aide d'un véhicule roulant à vitesse réduite (20-30 km/h), un trajet standard de 26 km (Fig. 6) en éclairant les

2 côtés de la route à l'aide d'un phare halogène (KB 3000, Optronics Inc., Fort Gibson OK, USA) d'une portée d'environ 300m. Chaque observation de mammifère ou d'oiseau a été relevée à l'aide d'un dictaphone pour ensuite être reportée sur une carte 1:25'000.

FIG. 6 : Terrain d'étude et parcours d'observation au phare (quadrillage kilométrique).
 — , parcours d'observation au phare; autres légendes, voir fig. 3.



De nombreuses observations au phare ont également été réalisées "ad libitum" et lors des suivis de radio-pistage. Nous avons cherché, par cette méthode, à multiplier les contacts

visuels avec des individus connus et à observer d'éventuelles relations sociales. Les espèces autres que le renard ont également été relevées, mais généralement sans description du comportement.

C. Observations diurnes

Plusieurs observations ont été également réalisées de jour, lorsque nous parcourions le terrain. Chacune d'entre-elles a été notée. Les observations d'autres espèces ont été relevées sans description du comportement.

2. Techniques de piégeage et manipulations

2.1. Piégeages

Plusieurs techniques de piégeage ont été utilisées, selon la période de l'année et le type d'individus à capturer. (Fig. 7). Certaines techniques ont dû être abandonnées en raison de résultats n'apportant pas satisfaction.

A. Collets

Des collets à arêtoir (Capt & Stalder 1988, Poulle 1991) ont été utilisés pour la capture des adultes, notamment au début de l'étude. Les collets présentent l'avantage d'être très sélectifs et faciles d'emploi mais nécessitent des conditions particulières: herbe ou neige hautes permettant de repérer des passages régulièrement fréquentés, sur lesquels ils doivent être placés. Leur utilisation n'a pas été possible durant la période de chasse de septembre à novembre (autorisation excluant cette période). Après plusieurs essais, nous avons appliqué la méthode apparue la plus efficace: sessions de 10-15 jours, avec un contrôle par jour, à l'aube; des contrôles plus fréquents provoquent trop de dérangement dans la zone de piégeage.

B. Pièges à lacets

Les juvéniles ont été capturés à l'aide de pièges à lacets (footsnares, Åbergs Fritidsartiklar, Skellefteå, Suède). La méthode consiste à poser des groupes de 3-5 pièges à proximité des terriers de reproduction. Des appâts (têtes de poulets, déchets carnés) sont parsemés dans la zone des pièges. Cette technique a été utilisée entre fin mai et début juillet. Le début de cette période a été fixé de manière à ce que les juvéniles aient une constitution suffisamment robuste pour être capturés et marqués. Nous avons constaté que l'efficacité du piégeage diminuait de manière importante dès le mois de juillet, les jeunes commençant à être très méfiants. Le rythme de piégeage suivant a apporté les meilleurs résultats en créant le moins de dérangement à la famille: un maximum de pièges (12 à 16) est posé à proximité du terrier en cours de journée, 3 contrôles sont effectués (en fin d'après-midi, après la tombée de la nuit, à l'aube), les renardeaux capturés lors des deux premiers contrôles sont traités puis conservés dans une caisse prévue à cette effet (70 x 40 x 40,5 cm) jusqu'au dernier contrôle lors duquel les pièges sont retirés et tous les renardeaux relâchés; il n'y a plus de piégeage à ce terrier durant une dizaine de jours.

C. Piégeage au terrier

Entre septembre et février (période de chasse), nous avons effectué des piégeages au terrier à l'aide d'un teckel spécialement entraîné pour la chasse sous terre (Artois & Le Gall 1988, Labhardt 1990). Cette technique, déjà utilisée en Grande-Bretagne (Macdonald 1987) et en Allemagne (Zimen, non publié), a été adoptée en raison de sa grande efficacité. Un filet double (20 m de longueur, 1,50 m de hauteur) constitué de mailles de 4 et 20 cm est placé en clôture autour d'un terrier dont l'occupation par un renard a été déterminée d'abord par présence d'indices puis par le comportement du chien. Le chien est lâché dans le terrier et cherche à faire sortir le renard dont la fuite sera interrompue par le filet. Nous avons utilisé cette méthode lorsque des terriers se prêtant au travail du chien (terriers à plusieurs entrées, de taille pas trop importante et creusés dans la terre) étaient occupés, en veillant à espacer les piégeages au même terrier de 15 jours au minimum, afin de limiter le dérangement.

D. Autres techniques testées

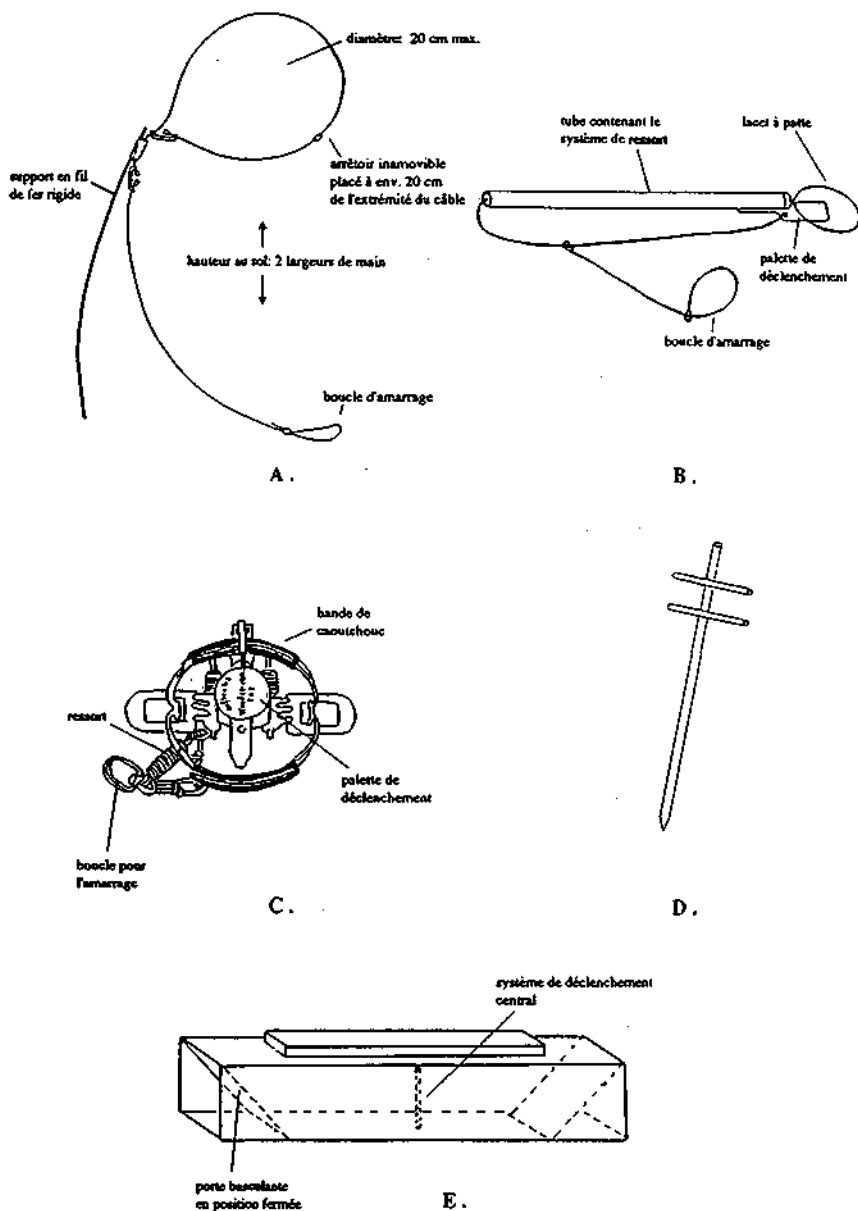
A la fin de notre étude, nous avons acquis des pièges à palettes modifiés (Victor Fox Soft Catch 1½, Woodstream Co., Lititz PA, USA) en raison des bons résultats fournis par ce matériel, notamment dans l'étude de Poulle (1991). Ces pièges ont été utilisés, selon la technique décrite plus haut pour les piégeages de juvéniles, à quelques occasions en 1993. Plus petits que les pièges à lacets et ne nécessitant pas un travail de mise en place aussi important que ces derniers, les "soft catch" sont faciles d'emploi et discrets. Malheureusement, leur utilisation a dû être interrompue en raison de blessures causées à certains des individus capturés (dont deux cas graves: fracture de la patte). Leur système de fermeture semble trop violent et devrait être modifié pour une utilisation sans risque.

Des essais de piégeage à l'aide de pièges de type "boîte" ont été effectués, inspirés des résultats positifs obtenus en Allemagne (Engel 1991). Comme Macdonald (1987), nous avons constaté que les renards renoncent à entrer dans un piège, même en présence d'un appât alléchant. Après plusieurs essais et adaptations, cette technique a été abandonnée.

Des tentatives de piégeage dans la neige avec les pièges à lacets ont également été effectuées, le long de pistes de renards (Englund 1982). Elles ont été sans succès, en raison des écarts de température trop importants dans notre zone d'étude entre jour et nuit en hiver (la neige fond le jour et durcit la nuit bloquant le mécanisme des pièges).

Enfin, nous avons également tenté d'utiliser un fusil à seringues hypodermiques (Dist-Inject, Peter Ott AG, Basel, CH). Cette technique a été utilisée avec succès en Australie où les renards étaient attirés à des places d'appâtage, anesthésiés à distance puis suivis à l'aide de leurs traces dans la neige jusqu'à que le produit ait agi (T.M. Bubela, comm. pers.). Nos essais n'ont pas été concluants et cette technique a été abandonnée. Dans notre cas, la neige n'étant pas utilisable, il s'agissait d'approcher les renards dans des zones ouvertes de manière à pouvoir les retrouver. La distance d'approche n'a jamais été suffisante pour avoir une bonne probabilité de toucher l'animal à la cuisse.

FIG. 7 : Illustration des techniques de piégeage. A., collet à arrêtoir; B., piège à lacet (footsnare); C., piège à palette soft catch; D., piquet pour l'amarrage des pièges A, B et C (longueur: 55 cm); E., piège "boîte" (300 x 43 x 40 cm). Les pièges C. et E. n'ont pas apporté satisfaction (voir texte).



2.2. Traitement

Toutes les manipulations ont eu lieu dans le terrain, à l'emplacement de capture, de manière à limiter le dérangement causé par la capture. Les renards ont été relâchés immédiatement à la fin du traitement, ou après une courte période de récupération dans une caisse prévue à cette effet.

A. Immobilisation et anesthésie

Les renards capturés (pièges ou filet) ont été immobilisés à la main, puis anesthésiés à l'aide d'une injection intra-musculaire à la cuisse d'une solution à 50 mg/ml de chlorhydrate de kétamine (Kétalar, Parke-Davis, Warner-Lambert AG, Baar, CH).

B. Pesée et examen corporel

Une fois endormis, les individus ont été pesés et sexés.

Leur âge a été estimé à l'aide de la dentition (Habermehl 1985, Harris 1978). Trois classes ont été distinguées: juvéniles (jeunes de l'année capturés jusqu'au 31 août), subadultes (jeunes de l'année capturés entre le 1er septembre et le 31 décembre), adultes (individus capturés après le 31 décembre de leur première année). L'âge des adultes a été estimé grossièrement à l'usure des incisives.

Les ectoparasites éventuels ont été récoltés et mis en alcool pour détermination ultérieure. Nous avons cherché à récolter d'éventuels oeufs d'helminthes intestinaux en appliquant un morceau de scotch contre l'anus du renard ("scotch-test" ou méthode de Graham à la cellophane adhésive, Golvan & Ambroise-Thomas 1984). Dans quelques cas, un échantillon de sang a été prélevé, par incision au niveau de l'oreille, pour d'éventuelles études ultérieures.

C. Marquage

Tous les individus capturés ont ensuite été marqué à l'aide d'une ou de deux marques auriculaires en plastique de couleur (Rototag, Dalton Supplies Ltd., Henley-on-Thames, UK). (Planche 5). Une combinaison de couleurs particulière a été attribuée à chaque renard, de manière à pouvoir identifier les individus à distance de jour, ou de nuit au phare. Le numéro de l'animal (femelles: F1, F2, F3, ...; mâles: M1, M2, M3, ...) apparaissait en outre sur l'une des marques. Celles-ci pouvant être perdues ou arrachées (Englund 1980a), nous avons également procédé au tatouage d'un numéro dans l'oreille droite des individus. Ce tatouage devait permettre l'identification d'un renard ayant perdu ses marques, lors d'une recapture ou de l'examen d'un cadavre; cette technique a été abandonnée dans la deuxième partie de l'étude, vu le petit nombre de recaptures et de cadavres examinés.

PLANCHE 5 : *Illustration de la technique de marquage*



D. Pose de collier-émetteur

Un collier-émetteur a été posé sur tous les individus subadultes et adultes capturés, et sur un certain nombre de juvéniles. Nous avons veillé (colliers non extensibles) à ne laisser que l'espace d'un doigt entre le collier et le cou de l'animal, afin d'éviter que celui-ci glisse sa patte sous le collier lors du toilettage et ne puisse plus la retirer. L'antenne du collier a été munie d'un morceau de ruban adhésif fluorescent facilitant le repérage à distance au phare.

E. Cadavres

Les cadavres de renards provenant de notre zone d'étude, trouvés ou fournis par des tiers ont été pesés, sexés, examinés quant à leur état général et à la présence d'éventuels ectoparasites. Un code d'identification leur a été attribué (C1, C2, C3, ...) dans l'ordre chronologique de leur réception. Ils ont ensuite été transmis au Centre suisse de la rage à Berne; leur intestin a été prélevé pour examen parasitologique au Laboratoire d'immunologie et de diagnostic parasitaire de notre institut.

3. Techniques de radio-pistage

3.1. Matériel

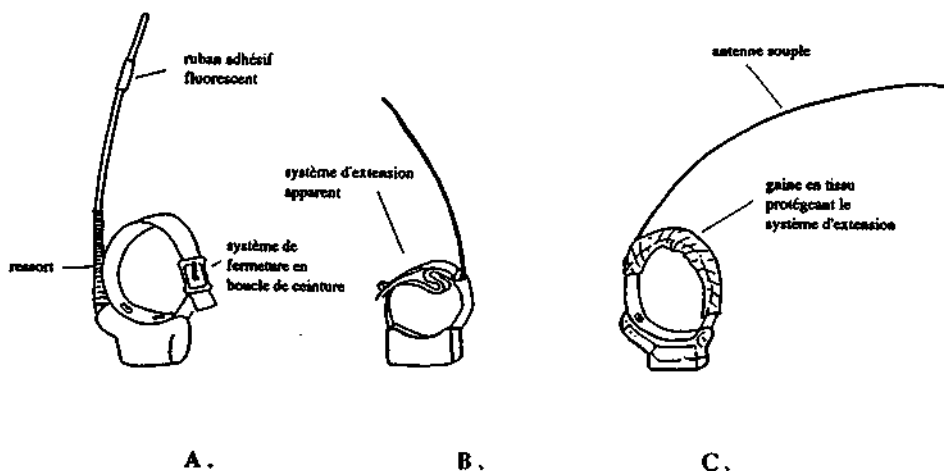
A. Colliers-émetteurs

Trois modèles de colliers-émetteurs ont été utilisés (Fig. 9). Les fréquences utilisées se situent entre 147.800 MHz et 148.800 MHz (normes PTT).

Les renards adultes et subadultes ont été équipés de colliers-émetteurs avec indicateur d'activité (HPLM-2140-LDA, Wildlife Materials Inc., Carbondale IL, USA). Le signal émis par l'émetteur est régulier (lent ou rapide) lorsque le renard est immobile; nous avons alors

considéré le renard comme étant au repos. Le signal varie (lent et rapide, en alternance) lorsque l'individu bouge; nous avons alors considéré le renard comme actif. La durée de vie théorique de ces colliers est de 20 à 22 mois. En pratique, leur durée d'émission a été de 3 semaines à 11 mois. Il est difficile d'expliquer pourquoi certains colliers ont cessé d'émettre prématurément, aucun d'entre-eux n'ayant été récupéré. Nous avons d'abord pensé que les colliers avaient été rongés par des congénères (Broeckhuisen *et al.* 1980), mais lors des observations d'individus à collier en panne, celui-ci a toujours paru être en relativement bon état. Mis à part ce problème, certainement inhérent à tout travail de radio-pistage, ce type de collier a apporté une totale satisfaction.

FIG. 9 : Types de colliers utilisés. A., Collier Wildlife Materials; B., Collier extensible Televilt; C., Collier extensible AVM. Le modèle B. n'a pas apporté satisfaction (voir texte).



En 1991, 4 colliers-émetteurs extensibles (TXT-2s with expandable system, Televilt AB, Storå, Suède) ont été posés sur des renards juvéniles. Ces colliers n'ont pas apporté

satisfaction. Le système d'extension étant trop fragile, il a cédé dans tous les cas, créant un collier trop large que les renardeaux ont perdu (1 cas), ou fait passer en bandoulière ou en ceinture (3 cas). Dans ces derniers cas, des lésions cutanées ont été constatées. Deux des 3 renardeaux ont pu être recapturés pour retrait du collier, le troisième n'a pas pu être recapturé à temps (Weber & Meia 1992). Ce type de collier n'a bien entendu plus été utilisé.

En 1992, un renard subadulte a été équipé d'un collier extensible expérimental à système d'extension non apparent (AVM Instrument Co., Livermore CA, USA). Ce modèle de collier s'est avéré tout à fait adapté. Le cou de l'animal étant devenu trop large pour le diamètre du collier, celui-ci a cédé conformément aux prévisions et a été perdu par le renard après 10 semaines. Le renard ayant été recapturé, nous avons pu nous assurer qu'aucune lésion n'avait été créée par le collier, si ce n'est quelques croûtes dues au frottement. Suite à cette expérience réussie, 5 colliers de ce type ont été commandés et utilisés en 1993.

B. Récepteurs

Deux récepteurs "Falcon Five" (Wildlife Materials Inc.) ont été utilisés durant cette étude. Les localisations ont été effectuées à l'aide d'une antenne portative directionnelle Yagi à 3 éléments (Wildlife Materials Inc.). Pour rechercher un animal dont la position est totalement inconnue, nous avons utilisé une antenne-fouet (non directionnelle) fixée sur le toit d'un véhicule. La puissance du signal, estimée auditivement ou visuellement sur l'ampèremètre du récepteur, a été utilisée pour apprécier l'éloignement de l'animal; lorsque celui-ci était très proche, le signal pouvait être perçu sans antenne. Ces récepteurs se sont avérés performants et assez solides. Cependant, ils sont sensibles à l'humidité et ont dû être protégés de la pluie; il leur manque également un moyen d'éclairage pour le travail de nuit. Un support avec lanière a été conçu de manière à avoir le récepteur suspendu devant soi lors du travail de localisations, les mains restant libres pour porter l'antenne et effectuer d'éventuels réglages fins. Lors des suivis de 24 heures, deux récepteurs (ou un deuxième jeu de batteries) ont été nécessaires, la durée de fonctionnement des accumulateurs n'étant pas suffisante.

3.2. Protocole

Les individus munis de colliers-émetteurs ont été suivis de plusieurs manières selon l'âge de l'animal et la période de l'étude. Dans tous les cas, les localisations ont été effectuées en véhicule ou à pied "au plus près" en estimant l'éloignement de l'animal à l'aide de l'intensité du signal, ou par triangulation à courte distance. De nuit, nous avons cherché à voir l'individu suivi chaque fois qu'il était en zone ouverte ("predictive radio-tracking", Harris *et al.* 1990). Lorsque l'individu était sous terre, nous nous sommes approchés jusqu'à découvrir le terrier qu'il occupait. Ainsi, nous étions dans la majorité des cas à moins de 200 m de l'animal. Cette proximité nous a permis d'attribuer chaque localisation à un carré de 50 m de côté sur la carte 1:25'000. Nous avons également relevé pour chaque localisation les conditions météorologiques (beau, couvert, nuageux, pluie, neige, brouillard), l'éventuelle présence de neige au sol (>10 cm), le type de milieu (pâturage, pâturage boisé, forêt, lisière de forêt (± 25 m de part et d'autre de la limite forêt-zone ouverte), tourbière, lisière de tourbière, habitation (à moins de 50 m d'une construction humaine habitée), terrier, construction (dans une construction d'origine humaine)), ainsi que l'éventuelle présence d'un autre individu à proximité.

A. Pointages quotidiens

Tous les individus portant un collier en état de marche ont été localisés quotidiennement, de jour. Ce pointage avait pour but de déterminer le site utilisé pour le repos diurne et a permis de garder un contact régulier avec chaque individu.

B. Pointages des juvéniles

Les renardeaux équipés de colliers extensibles ont été suivis, en plus des pointages quotidiens, de la manière suivante. Quatre pointages sur 24 heures (12:00, 18:00, 00:00, 06:00) ont été effectués, au minimum une fois par semaine. Il s'agissait d'évaluer dans quelle mesure les renardeaux se déplacent.

C. Suivis des subadultes et adultes

Les renards subadultes et adultes ont été suivis, outre les pointages quotidiens, lors de sessions de radio-pistage en continu ("continuous radio-tracking", Harris *et al.* 1990). Cette technique a été adoptée car, bien que coûteuse en temps, elle apporte de nombreux renseignements sur le comportement de l'animal: trajets effectués, utilisation du domaine vital, type d'activité, relations entre individus, etc. Nous avons choisi d'espacer les localisations de 15 minutes. Dans une première partie de l'étude, nous avons effectué des sessions de 24 heures (12:00-12:00, 97 localisations). Ces sessions ont été entreprises une fois par semaine durant les 5 premières semaines suivant la capture, puis chaque 15 jours. Dès 1992, ayant constaté que l'activité est essentiellement nocturne et souhaitant être disponibles pour pouvoir suivre un plus grand nombre d'individus, nous avons diminué la longueur des sessions. Nous avons alors effectué des sessions de 6 heures concentrées sur la période d'activité principale: en alternance 18:00-00:00 et 00:00-06:00, une fois par semaine (25 localisations).

4. Techniques d'analyse

4.1. Détermination des parasites

Les tiques trouvées sur les renards capturés, ou sur les cadavres ont été déterminées à l'aide des clefs de Cotty (1985) et Cordas *et al.* (1993). Les oeufs d'helminthes récoltés par la technique du "scotch-test" ont été, après stockage à -80°C, observés au microscope et déterminés à l'aide de l'ouvrage de Thienpont *et al.* (1979).

4.2. Saisons

La plupart des données ont été traitées de manière saisonnière. Le découpage de l'année a été fait selon un calendrier "biologique" déjà utilisé dans d'autres études (Marchesi 1989, Poulle 1991, par exemple) et correspondant aux différentes phases de reproduction du

renard (Artois *et al.* 1982), à savoir :

- printemps : mars, avril, mai (mise bas, allaitement, sevrage)
- été : juin, juillet, août (émancipation des renardeaux)
- automne : septembre, octobre, novembre (dispersion des juvéniles)
- hiver : décembre, janvier, février (formation des couples, rut, gestation).

4.3. Saisie des données

Les observations et localisations de renards ont été relevées dans le terrain sur une carte 1:25'000. Ensuite, les coordonnées (système de la carte nationale de la Suisse) de ces points ont été calculées à l'aide d'une tablette graphique (Genitizer GT-1812D) et d'un programme de lecture spécialement mis au point (P. Ryf, Neuchâtel, CH). La liste de coordonnées ainsi obtenue a été ensuite combinée au reste des informations dans un tableur (Microsoft Excel). Les fichiers ainsi obtenus ont servi de base à l'analyse.

4.4. Analyse des domaines vitaux

Par "domaine vital", nous désignons la zone habituellement fréquentée par l'animal (Burt 1943). Ainsi les excursions, déplacements rectilignes vers un point à l'extérieur du domaine habituel avec retour par le même cheminement (Zimen 1984), n'ont pas été prises en compte pour le calcul et la représentation des domaines vitaux. Ceux-ci ont été analysés à partir des données du radio-pistage qui fournissent une bonne estimation du domaine vital réel (Funk 1989a). Nous avons utilisé les localisations où l'animal était actif comme celles où il était au repos; dans ce dernier cas, si plusieurs localisations successives ont été faites au même endroit, seule la première a été conservée. L'analyse a été exécutée sur compatible-IBM à l'aide des logiciels McPaal ver. 1.21 (M. Stuwe & C. Blohowiack, Front Royal VA, USA) et Ranges IV (R. Kenward, Wareham, UK). Trois techniques ont été retenues:

A. Méthode du polygone convexe minimum (Mohr 1947)

La méthode du polygone convexe minimum ("Minimum convex polygon" ou MCP) est la plus couramment utilisée pour le calcul des domaines vitaux. Elle consiste à dessiner le plus petit polygone à angles convexes englobant l'ensemble des localisations. Elle présente l'avantage d'être simple, non statistique (l'aire obtenue n'est pas influencée par une éventuelle autocorrélation des localisations), et permet des comparaisons fiables entre travaux; cependant, elle présente l'inconvénient d'inclure dans le domaine vital des zones qui ne sont pas forcément utilisées par l'animal (Harris *et al.* 1990). Les MCP ont été calculés dans McPaal.

B. "Harmonic means transformation" (HMT, Dixon & Chapman 1980)

Cette technique est, elle, statistique et permet de tracer des isolignes englobant un certain pourcentage de localisations. Comme dans d'autres études qui utilisent cette méthode (Harris *et al.* 1990), nous avons calculé les HMT contenant 95 % et 60 % des localisations. Le choix de 95 % permet d'obtenir une image du domaine vital excluant des points très marginaux qui correspondent à des localisations exceptionnelles. Avec 60 %, on ceme les zones d'activité intense appelées aires nodales ("core areas", Dixon & Chapman 1980). Cette technique, comme les MCP, présente comme inconvénient le fait que les isolignes peuvent aussi encercler des surfaces non fréquentées par l'animal. En outre, il convient de veiller à ce que les localisations ne soient pas autocorrélées. L'intervalle de temps nécessaire entre deux localisations pour que celles-ci soient indépendantes ne paraît pas facile à estimer. Pour certains auteurs, un bonne méthode consiste à considérer qu'il y a indépendance si l'animal a le temps d'aller d'un bout à l'autre de son domaine vital entre deux pointages (White & Garott 1990). D'autres suggèrent un intervalle plus long: Harris *et al.* (*op. cit.*) ont estimé que 120 minutes étaient nécessaires chez le renard. Pour notre part, lors des tests que nous avons effectués, nous n'avons pas observé de différences notables en réduisant le nombre de localisations. Il semble que l'HMT soit moins sensible que les autres méthodes statistiques aux effets de l'autocorrélation (Harris *et al.* *op. cit.*). Pour ces raisons, nous avons décidé de conserver pour cette technique toutes les localisations, étant toutefois conscients que les

domaines pouvaient être légèrement sous-estimés. Les HMT ont été calculées dans McPaal avec une grille 10 x 10.

C. Estimateur de Kernel (Worton 1989)

Il nous a paru intéressant d'utiliser cette méthode quoiqu'elle soit, pour l'instant, moins courante. Il s'agit d'une technique de contour qui présenterait comme avantage d'être plus robuste mathématiquement et moins liée à une grille de calcul que l'HMT. Pour Powell (1993), c'est la meilleure technique pour représenter l'allure de la distribution des localisations et pour éviter de surestimer la surface du domaine vital en incluant des zones non fréquentées. Encore récent, ce modèle n'a pas été beaucoup critiqué. Il faut cependant garder à l'esprit qu'il n'existe aucune méthode parfaite, chacune ayant un certain nombre de désavantages (Marchesi 1989, Harris *et al.* 1990). Nous avons, comme pour l'HMT, conservé toutes les localisations. Le calcul des domaines vitaux à l'aide d'un estimateur de Kernel a été exécuté dans Ranges IV.

4.5. Traitement statistique

Pour le traitement statistique des résultats, nous avons utilisé des tests non-paramétriques standards (Siegel 1956). Ceux-ci ont été effectués en général sur les ordinateurs VAX-VMS de l'université, en utilisant les logiciels P-STAT (P-STAT Inc., Princeton NJ, USA) et SAS (SAS Institute Inc., Cary NC, USA). Les risques choisis ont été 0.05 (significatif), 0.01 (hautement significatif) et 0.001 (très hautement significatif).

Les comparaisons d'échantillons ont été effectuées à l'aide du test U de Mann-Whitney ou, dans le cas d'échantillons appariés, du test de Wilcoxon ("Wilcoxon matched-pairs signed test"). Lorsque nous avons plusieurs échantillons indépendants, nous avons exécuté une analyse de variance à un critère de classification de Kruskal-Wallis ("Kruskal-Wallis one-way ANOVA"). L'association entre deux échantillons a été estimée grâce au coefficient de corrélation de rang de Spearman r_s .

Pour comparer des proportions, nous avons utilisé le test de Fisher ("Fisher exact probability test") dans le cas de tables 2x2, et le test du chi carré (χ^2) dans le cas de tables plus grandes. Pour estimer l'ajustement d'une distribution observée à une distribution théorique, nous avons effectué un test binomial ou un χ^2 d'ajustement ("chi-square goodness-of-fit").

CHAPITRE 4 : RESULTATS

1. Piégeage, radio-pistage, observations

1.1. Piégeage et marquage

A. Nombre de captures, répartition selon la classe d'âge et le sexe

De 1989 à 1993, 64 renards (F1 à F35, M1 à M29) ont été capturés et marqués. Il s'agissait de 11 subadultes/adultes piégés au collet ou à l'aide du chien, et de 53 juvéniles piégés aux abords d'un terrier de reproduction. Parmi ces derniers, 9 ont fait l'objet d'une (exceptionnellement deux) recapture(s) dans les semaines suivantes et 4 ont été repris alors qu'ils étaient subadultes ou adultes. Par contre, aucun renard capturé comme subadulte/adulte n'a été repris par la suite. Au total, 79 captures et recaptures ont été effectuées. (Tabl. 6).

TABL. 6 : Nombre de captures et recaptures par année, classe d'âge, et sexe.

		CAPTURES			RECAPTURES		
		Mâles	Femelles	Total	Mâles	Femelles	Total
1989	Juveniles	1	1	2	0	0	0
	Subadultes/Adultes	0	2	2	0	0	0
1990	Juveniles	6	6	12	1	3	4
	Subadultes/Adultes	0	1	1	0	0	0
1991	Juveniles	0	6	6	0	3	3
	Subadultes/Adultes	0	3	3	0	1	1
1992	Juveniles	11	7	18	1	3	4
	Subadultes/Adultes	2	1	3	1	0	1
1993	Juveniles	8	7	15	0	0	0
	Subadultes/Adultes	1	1	2	0	2	2
TOTAL		29	35	64	3	12	15

Globalement, nous avons piégé plus de femelles que de mâles mais la différence n'est pas significative (Test de Fisher, $p > 0.05$). On relève de grandes variations selon les années. Ainsi, en 1991 nous n'avons capturé aucun mâle alors qu'en 1990 nous avons piégé plus de mâles que de femelles. Les recaptures ont essentiellement concerné des femelles (Test de Fisher, $p < 0.01$). (Tabl. 6).

Les collets, placés à deux hauteurs de main du sol, se sont avérés extrêmement sélectifs, puisqu'ils n'ont pris que des renards. Par contre, avec les autres types de pièges, nous avons capturé d'autres espèces: de très nombreux chats domestiques (piège à lacet, piège à palette, "boîte"), deux chiens (*Canis familiaris*, piège à palette, "boîte"), trois geais des chênes (*Garrulus glandarius*, piège à lacet, piège à palette), deux buses variables (*Buteo buteo*, piège à lacet, "boîte"), et une corneille noire (*Corvus corone*, piège à lacet).

B. Poids et résultats de l'examen corporel

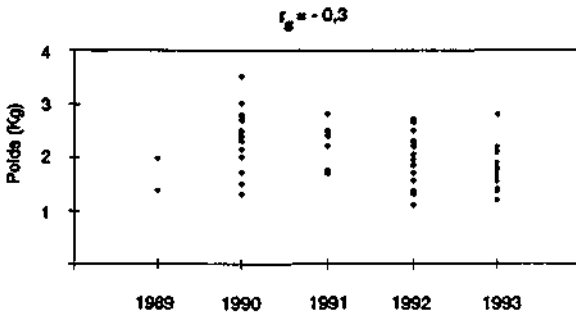
Le poids des subadultes/adultes capturés était en moyenne de 5.60 kg pour les femelles ($sd=0.81$, $min=4.60$, $max=7.05$, $N=11$) et de 5.93 kg pour les mâles ($sd=0.98$, $min=4.50$, $max=6.60$, $N=4$); cette légère différence en faveur des mâles n'est pas significative (Test U de Mann-Whitney, $p > 0.05$). Les juvéniles, piégés entre début mai et début juillet, pesaient en moyenne 2.03 kg ($sd=0.53$, $min=1.11$, $max=3.50$, $N=52$). Si l'on considère l'ensemble des juvéniles capturés chaque année, il n'y a pas de différence de poids entre mâles et femelles (Test U de Mann-Whitney, $p > 0.05$).

Aucun des renards capturés ne présentait de signe de maladie. Aucune lésion ou blessure n'a été constatée, si l'on excepte les 4 cas suivants. Une femelle adulte prise au collet (F12) présentait une fracture ouverte à un des membres antérieurs, due vraisemblablement à un coup de fusil reçu quelques jours avant sa capture. Nous lui avons posé une attelle grâce à laquelle elle a pu récupérer (au moins partiellement) l'usage de sa patte. Lors de 3 captures, nous avons constaté des blessures dues au piège à palette (cf chapitre 3). Il s'agissait d'un cas bénin (ongle arraché) et de deux cas graves (fracture de la patte). A la suite du succès obtenu avec F12, nous avons procédé à la pose d'une attelle sur

les deux individus à patte cassée. Le devenir du premier (un juvénile qui n'a pas été marqué) n'est pas connu car il n'a pas pu être réobservé. Le second (F31) n'a malheureusement pas survécu à sa blessure.

Si l'état général des individus capturés a pu être qualifié de bon tout au long de l'étude, il nous a paru que les juvéniles devenaient de constitution moins robuste au fil des ans. Cette constatation est confirmée par le fait que, malgré une période de piégeage similaire, le poids moyen des juvéniles a diminué (1990: 2.32 kg; 1991: 2.22 kg; 1992: 1.98 kg; 1993: 1.81 kg); une corrélation négative, faible mais significative, est ainsi observée entre les années et le poids des renardeaux piégés ($r_s = -0.3$, $p < 0.05$, $N=52$; fig. 10).

FIG. 10: Poids des juvéniles, capturés de début mai à début juillet, par année.
 r_s , coefficient de corrélation de Spearman.



Sur 66 renards examinés, nous avons trouvé dans 17 cas des ectoparasites au niveau des oreilles. Il s'agissait de tiques de l'espèce endophile *Ixodes (Pholeoixodes) hexagonus*. Les infestations étaient faibles (1 à 4 tiques, nymphes ou femelles adultes, par individu). Les 63 scotch-tests réalisés se sont révélés positifs dans 16 cas. Douze fois nous avons récolté des oeufs de ténias, 3 fois des oeufs de *Capillaria sp.*, et une fois des oeufs des deux types. Le détail des caractéristiques de chaque individu est présenté à l'annexe 1.

TABL. 7 : Renards subadultes et adultes équipés de colliers-émetteurs. *r*, recapture; *W*, collier Wildlife Materials; *Ae*, collier extensible AVM.

Individu	date de capture	âge lors de la capture (ans)	type de collier	durée du radio-pistage (semaines)	cause de la fin du radio-pistage
F2	"La Gamine" 20.09.89	0+	W	26	fin émission
F3	"Scarface" 08.11.89	4-5+	W	3	fin émission
F8	"La Petite" 23.01.92 <i>r</i>	1+	W	33	tiré
F10	"Trouble" 11.08.90	0+	W	23	fin émission
F11	"Zola" 03.07.91	0+	W	34	disparue
F12	"Ma Dalton" 09.02.91	4-5+	W	45	disparue
F19	"Annie" 13.07.91	3+	W	45	disparue
F25	"Achedeuzo" 28.01.93 <i>r</i>	0+	W	29	fin émission
F24	"Ultima" 30.05.93 <i>r</i>	1+	W	13	fin étude
F27	"La Vieille" 29.09.92	5-6+	W	41	fin émission
F31	"Victorine" 31.05.93	1+	W	1	trouvée morte
M13	"Fritzi" 22.08.92 <i>r</i>	0+	A e	10	perte du collier
M19	"Manu" 30.09.92	0+	W	10	disparu
M20	"Yo-Yo" 01.12.92	0+	W	6	disparu
M21	"Mastic" 14.01.93	0+	W	30	fin émission

TABL. 8 : Renards juvéniles équipés de colliers-émetteurs. *Te*, collier extensible Televilt; *Ae*, collier extensible AVM.

Individu	date de capture	âge lors de la capture (semaines)	type de collier	durée du radio-pistage (semaines)	cause de la fin du radio-pistage
F13	14.06.91	7	Te	1	retrait du collier
F14	18.06.91	7	Te	3	trouvée morte
F16	19.06.91	7	Te	4	perte du collier
F17	25.06.91	8	Te	2	retrait du collier
F28	27.05.93	7	A e	1	trouvée morte
M22	27.05.93	7	A e	1	fauché
M23	27.05.93	7	A e	2	mort
M26	05.06.93	8	A e	7	fin émission
M28	23.06.93	9	A e	9	fin étude
M29	06.07.93	11	A e	8	fin étude

D. Cadavres

Vingt-neuf cadavres de renards (F14, F17, F21, F23, F28, F31, M18, M22, et C1 à C21) ont été examinés. Seize avaient été tirés en limite du terrain d'étude, 8 avaient été victimes du trafic automobile sur le terrain ou dans ses environs, deux ont été victimes d'une faucheuse (M18 et M22), un est probablement mort de faim (F28), et deux sont morts des suites d'une blessure avec infection (F14 et F31). L'état général des individus tirés et victimes de la route ou du fauchage a été qualifié de bon sauf dans un cas: F23 présentait une soudure imparfaite aux os d'une des pattes antérieures, séquelle probable d'une fracture causée par un choc avec une voiture. Nous avons trouvé des ectoparasites sur un seul des cadavres examinés (C1, deux femelles adultes *Ixodes (Pholeoixodes) hexagonus*). Aucun des animaux examinés n'était enragé. Par contre, 5 des renards examinés étaient parasités par *Echinococcus multilocularis*.

Parmi les cadavres d'adultes, nous n'avons pas pu mettre en évidence de différence de poids entre mâles et femelles (Test U de Mann-Whitney, $p > 0.05$). Il n'y a pas de différence de poids entre les individus adultes capturés et les cadavres d'adultes examinés (Test U de Mann-Whitney, $p > 0.05$).

1.2. Radio-pistage

Les 15 subadultes/adultes piégés (4 mâles et 11 femelles) ont été équipés d'un collier-émetteur (Tabl. 7). Ils ont pu être suivis entre 1 et 45 semaines. Le plus souvent, le radio-pistage s'est terminé car le collier avait cessé d'émettre. En effet, dans 6 cas les individus ont pu être réobservés par la suite, le collier étant alors un très bon moyen d'identification à distance. Dans 5 autres cas, nous n'avons jamais revu les individus mais une panne des batteries nous a semblé être la raison la plus plausible (période d'émission comparable, recherches intensives d'un signal infructueuses).

Dix juvéniles (5 mâles et 5 femelles) ont été équipés d'un collier extensible (Tabl. 8).

Ils ont pu être suivis entre 1 et 9 semaines. En raison du problème survenu avec le premier type de collier extensible (cf chapitre 3), nous n'avons conservé pour le traitement des résultats que la période de suivi durant laquelle il est certain que le collier était en parfait état. Nous avons ainsi volontairement retiré les données pour lesquelles le collier aurait pu avoir une influence sur le comportement du renardeau.

Au total, 143 suivis de 24 heures (13'871 localisations) et 84 suivis de 6 heures (2'100 localisations) ont été réalisés. Entre ces suivis, 2'670 pointages quotidiens ont été effectués. Nous avons ainsi procédé, durant notre étude, à 18'641 localisations. Le détail des pointages par individu est présenté à l'annexe 1.

1.3. Observations et réobservations

A. Nombre d'observations et de réobservations

A l'occasion des localisations d'individus munis de colliers-émetteurs, nous avons pu à 1468 reprises observer l'animal. En moyenne, nous avons effectué 58.7 observations par individu ($sd=66.6$, $min=0$, $max=194$, $N=25$). Durant les suivis de 24 heures, le nombre d'observations (contacts visuels) a varié entre 0 et 30 ($\bar{x}=7.1$, $sd=5.8$, $N=143$) selon l'individu, le type de milieu fréquenté, et les conditions météorologiques.

D'autre part, des individus connus ont pu être observés à 391 reprises (annexe 1). Parmi les 39 renards marqués qui n'ont pas été équipés de colliers-émetteurs, 29 ont été revus entre 1 et 23 fois ($\bar{x}=6.0$, $sd= 6.1$). Les 6 renards à collier ayant cessé d'émettre ont, quant à eux, été revus entre 1 et 74 fois ($\bar{x}=21.0$, $sd= 27.0$). Finalement, 7 individus identifiables à des critères du pelage ont été observés entre 5 et 47 fois ($\bar{x}=13.0$, $sd= 15.0$). Parmi l'ensemble de ces individus, certains ont pu être "suivis" sur une période assez longue (maximum 949 jours, F10), alors que d'autres n'ont été revus qu'une fois (0 jour de "suivi"); en moyenne les observations se sont échelonnées sur 160 jours ($sd=212$, $N=42$). Le laps de temps entre le marquage à la capture et la première observation, ou entre deux observations,

peut être assez long (p.ex. 14 mois entre la capture de F8 comme juvénile et sa première observation).

Pour les observations mentionnées jusqu'ici, nous avons bénéficié de la collaboration des autres membres du laboratoire travaillant sur le renard dans notre terrain d'étude. Parmi elles, celles que nous avons effectuées personnellement ont été décrites. Nous avons fait de même pour toutes les observations de renards non marqués que nous avons pu faire. Nous avons ainsi détaillé 1470 observations de renards, dont 234 observations d'individus ensemble (nous avons considéré que des individus étaient ensemble s'ils se trouvaient à moins de 100 m les uns des autres, Poulle 1991) et 32 rencontres interspécifiques. Elles ont été réalisées lors du radio-pistage, des tournées d'observation au phare, *ad libitum* de jour ou au phare, ainsi qu'à l'occasion de 103 affûts au terrier (198 heures d'affût). Parallèlement, nous avons effectué 442 observations d'autres espèces (Tabl. 9). Les rencontres interspécifiques sont présentées à l'annexe 4.

TABLE 9 : Nombre total d'observations décrites (sans les rencontres interspécifiques)

Espèce		Nombre d'observations	Nombre d'individus
RENARD			
<i>Vulpes vulpes</i>	individu seul	1204	1204
	plusieurs individus ensemble	234	572
Total		1438	1776
AUTRES ESPECES			
Mammifères			
Chevreuril	<i>Capreolus capreolus</i>	143	242
Fouine	<i>Martes foina</i>	92	96
Lièvre commun	<i>Lepus europaeus</i>	92	103
Blaireau	<i>Meles meles</i>	20	20
Hérisson	<i>Erinaceus europaeus</i>	14	14
Chamois	<i>Rupicapra rupicapra</i>	10	27
Putois	<i>Mustela putorius</i>	10	12
Mulot	<i>Apodemus sp</i>	7	7
Hermine	<i>Mustela erminea</i>	5	5
Chiroptère indéterminé		2	2
Campagnol	<i>Microtus sp</i>	1	1
Marte	<i>Martes martes</i>	1	1
Oiseaux			
Hibou moyen-duc	<i>Asio otus</i>	43	45
Bécasse	<i>Scotopax rusticola</i>	1	1
Chouette hulotte	<i>Strix aluco</i>	1	1
Total		442	577

B. Types de comportements observés

Nous avons distingué 13 types d'activité, présentés dans le tableau 10. Lorsque cela était possible (bonne visibilité et observation de longue durée), nous avons décrit le comportement de manière plus précise. Ces descriptions détaillées seront mentionnées dans les parties 2.6 et 3.2 de ce chapitre, ainsi que dans l'annexe 4.

TABLE. 10 : Types d'activité distingués. N : nombre d'observations .

Type d'activité	Description sommaire	N
1. Repos	L'individu est immobile, assis ou couché, et ne montre aucune autre activité.	168 (11.6 %)
2. Déplacement	L'individu se déplace de manière rectiligne, la tête dirigée dans le sens du déplacement. Peu d'arrêts.	345 (23.7 %)
3. Fuite	L'individu est surpris et se déplace très rapidement en s'éloignant de l'observateur.	208 (14.3 %)
4. Exploration-chasse	L'individu se déplace de manière généralement non rectiligne, la tête dirigée vers le sol. Il s'arrête fréquemment: à l'affût, ou pour capturer une proie (attitude typique du renard mulotant).	524 (36.1 %)
5. Chasse	L'individu est à l'affût, saute ou creuse pour capturer une proie. Il ne se déplace pas ou seulement de quelques mètres.	91 (6.3 %)
6. Toilettage	L'individu est assis ou couché. Il se grane ou se lèche.	10 (0.7 %)
7. Nutrition	L'individu consomme une proie. Il n'y a pas d'activité de recherche de proie.	4 (0.3 %)
8. Jeu individuel	L'individu montre une activité différente de la norme ne semblant pas remplir de fonction immédiate (voir Wilson 1975): il manipule un objet, "fait le fou", ...	3 (0.2 %)
9. Cri	L'individu est assis et émet un signal sonore.	1 (0.1 %)
10. Interaction	Deux individus (ou plus) sont à moins de 100 m l'un de l'autre. L'activité de l'un est manifestement dépendante de l'activité de l'autre. Il n'y a pas de contact physique entre les individus.	71 (4.9 %)
11. Contact	Contact physique entre deux individus (ou plus).	11 (0.7 %)
12. Jeu social	Succession d'interactions et de contacts montrée par deux individus, généralement juvéniles.	14 (1 %)
13. Accouplement	Deux individus tentent de s'unir ou sont unis sexuellement.	2 (0.1 %)

2. Comportement individuel

Nous nous sommes intéressés au comportement individuel des renards car celui-ci, à plus d'un titre, est révélateur de l'organisation sociale. Ainsi, par exemple, la dimension des domaines vitaux est indicatrice du type de vie sociale (Tabl. 1). De plus, il nous est apparu nécessaire de décrire la manière dont les individus utilisent le milieu (rythme d'activité, déplacements, choix de sites de repos et de chasse, ...) puisque celui-ci influence la structure sociale et que des généralisations dans le cas du renard sont à considérer avec prudence (Voigt & Macdonald 1984).

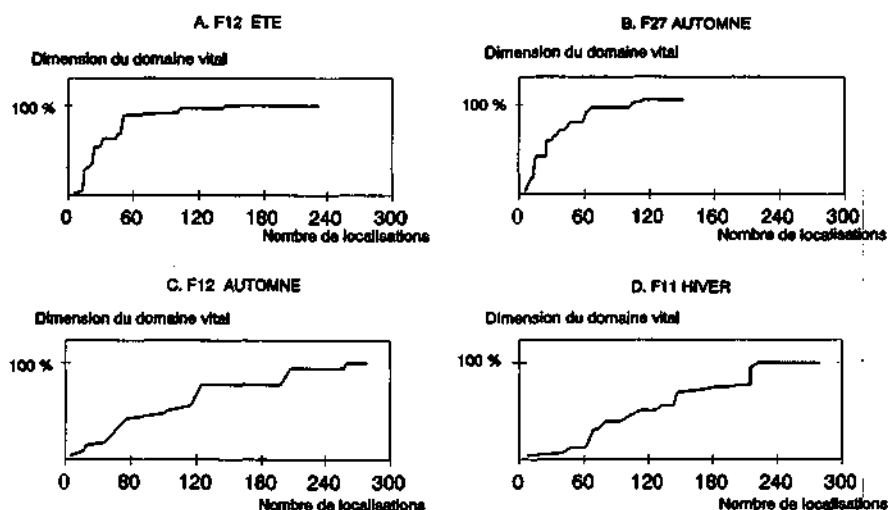
2.1. Domaines vitaux

A. Dimension des domaines vitaux

Choix du nombre de localisations. Nous présentons ici les domaines vitaux des renards adultes et subadultes munis de colliers-émetteurs. Une femelle (F11) qui montrait une utilisation de l'espace de type erratique (Zimen 1984, Mulder 1985) a été séparée des renards résidents. Les domaines vitaux saisonniers ont été calculés en utilisant toutes les localisations; quand un individu a été localisé inactif à la même place pendant plusieurs pointages successifs, seule la première localisation a été conservée pour l'analyse. Les excursions des renards résidents (Zimen 1984) n'ont pas été prises en compte; elles seront détaillées dans la partie 2.2 de ce chapitre. Lorsque nous avons contrôlé de quelle manière la surface du domaine vital augmentait en fonction du nombre de pointages, nous avons constaté que, dans la plupart des cas, une asymptote était atteinte après 3 suivis de 24 heures (env. 140 localisations). Dans certains cas cependant, le domaine vital continuait d'augmenter sans atteindre véritablement de palier. (Fig. 11). Pour cette raison, nous avons calculé les estimations saisonnières à partir d'un nombre standard de localisations (Harris *et al.* 1990), à savoir 150 pointages. Ces 150 localisations ont été utilisées pour le calcul des "Harmonic means transformations" (HMT) et des estimateurs de Kernel, bien que ces méthodes

nécessitent des localisations indépendantes (voir les raisons invoquées au chapitre 3). Il faut être conscient que les domaines vitaux obtenus avec ces techniques pourraient être légèrement sous-estimés.

FIG. 11: Evolution de la dimension du domaine vital en fonction du nombre de localisations. Quelques exemples. A. et B., allure asymptotique; C. et D., allure non asymptotique.



Dimension des domaines vitaux saisonniers. Les domaines vitaux saisonniers (MCP) des renards résidents varient entre 0.49 et 2.48 km² (HMT 95%: 0.48-3.06 km²; Kernel 95%: 0.41-2.69 km²); il n'y a pas de différence entre subadultes et adultes (Test U de Mann-Whitney, $p > 0.05$) ni entre mâles et femelles (Test U de Mann-Whitney, $p > 0.05$). La femelle à comportement erratique (F11) utilisait une zone significativement plus large, respectivement (MCP) 13.75, 16.26 et 16.22 km² selon la saison (Test U de Mann-Whitney, $p < 0.05$). (Tabl. 11).

Evolution à long terme. Bien que le nombre de renards suivis simultanément soit faible (1-4), il nous a paru intéressant de calculer une moyenne pour chacune des saisons de

l'automne 89 à l'été 93. Les résultats montrent qu'il n'y a pas eu d'agrandissement notable de la dimension des domaines vitaux en réponse à la très forte diminution des populations de campagnols terrestres constatée au cours de notre étude (Fig. 12).

TABL. 11 : Domaines vitaux saisonniers (estimations basées sur 150 localisations). MCP, polygone convexe; HMT, "harmonic means transformation" ; (n), nombre d'individus.

Groupe	Méthode	Domaine vital saisonnier [km ²], moyenne ± sd			
		Printemps	Eté	Automne	Hiver
Subadultes (ne dispersant pas ou avant la dispersion)	MCP	-	-	1.20 ± 0.60 (4)	0.75 ± 0.21 (2)
	Kernel 95%	-	-	1.05 ± 0.60 (4)	0.86 ± 0.39 (2)
	HMT 95%	-	-	1.33 ± 0.60 (4)	0.89 ± 0.35 (2)
	HMT 60%	-	-	0.42 ± 0.31 (4)	0.32 ± 0.13 (2)
Adultes	MCP	1.00 ± 0.28 (6)	1.21 ± 0.67 (6)	0.98 ± 0.35 (4)	1.02 ± 0.31 (4)
	Kernel 95%	0.93 ± 0.22 (6)	1.27 ± 0.77 (6)	1.07 ± 0.66 (4)	0.89 ± 0.39 (4)
	HMT 95%	1.07 ± 0.28 (6)	1.58 ± 0.85 (6)	0.99 ± 0.43 (4)	1.10 ± 0.40 (4)
	HMT 60%	0.33 ± 0.11 (6)	0.41 ± 0.18 (6)	0.45 ± 0.31 (4)	0.29 ± 0.11 (4)
Adulte erratique	MCP	16.26 (1)	16.22 (1)	-	13.75 (1)
	HMT 95%	16.09 (1)	12.71 (1)	-	25.90 (1)
	HMT 60%	3.45 (1)	4.42 (1)	-	4.70 (1)

FIG. 12 : Evolution de la dimension moyenne des domaines vitaux saisonniers des renards résidents [ha], et évolution de la densité de campagnols terrestres [ind / ha]. Les tendances sont indiquées par une courbe de régression exponentielle.

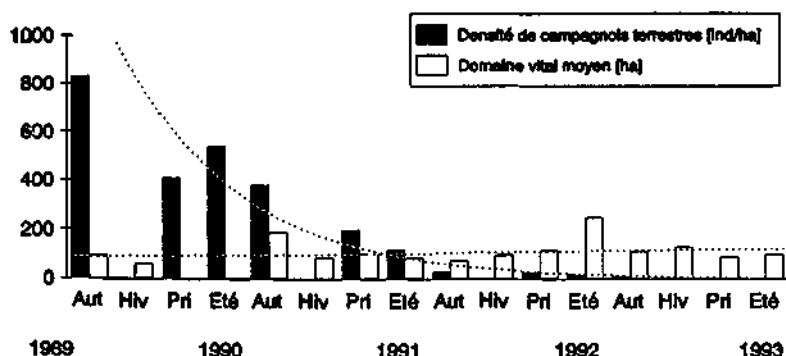
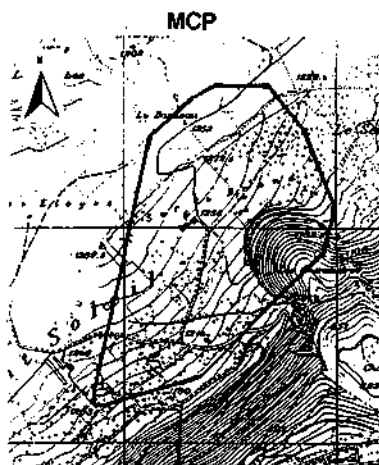


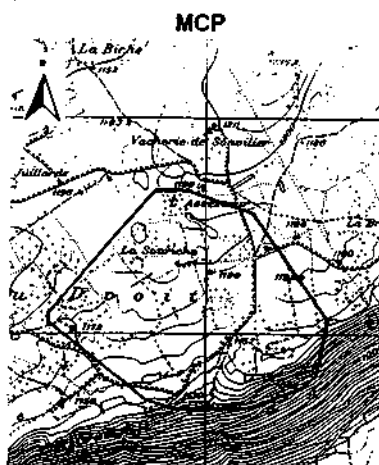
FIG. 13 : Aspect des domaines vitaux. Quelques exemples (quadrillage kilométrique).
 A., femelle adulte; B., mâle adulte; C., femelle subadulte; D., mâle subadulte;
 MCP, polygone convexe.

REPRODUIT AVEC L'AUTORISATION DE L'OFFICE FEDERAL DE LA TOPOGRAPHIE DU 25.5.94

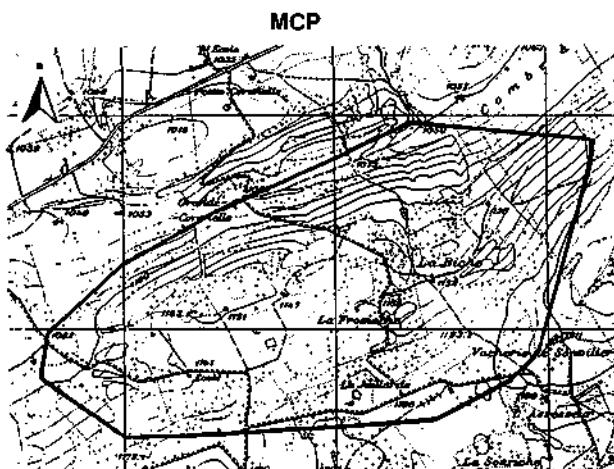
A. F19 été



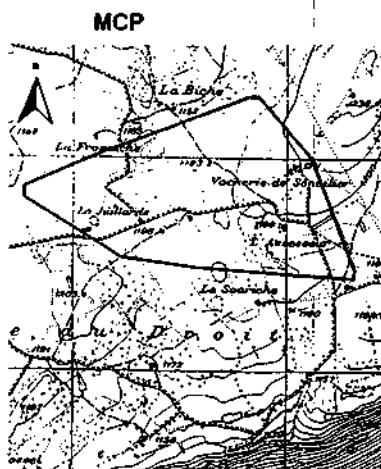
B. M21 printemps



C. F10 automne



D. M13 automna



TABL. 12: *Composition des domaines vitaux totaux [ha] des renards subadultes/adultes suivis par radio-pistage.*

Renard	MCP total [ha]	Pâturage Prairie	Pâturage boisé	Forêt	Bâtiments
F2	154	116.8 (75.8 %)	19.3 (12.6 %)	17.9 (11.6 %)	2
F3	143	119.7 (83.7%)	9.7 (6.8%)	13.5 (9.5%)	5
F8	353	313.8 (88.9%)	23.8 (6.7%)	15.4 (4.4%)	>20
F10	323	226.8 (70.2%)	28.7 (8.9%)	67.5 (20.9%)	9
F11	3383	2655.8(78.5%)	327.0 (9.7%)	399.9 (11.8%)	>20
F12	173	120.4 (69.6%)	14.8 (8.5%)	37.8 (21.9%)	5
F19	132	84.1 (63.7%)	21.1 (16.0%)	26.8 (20.3%)	>20
F24	262	187.3 (71.5%)	13.9 (5.3%)	60.8 (23.2%)	7
F25	207	171.4 (82.8%)	15.3 (7.4%)	20.3 (9.8%)	6
F27	191	112.1 (58.7%)	34.4 (18.0%)	44.5 (23.3%)	4
M13	116	94.6 (81.6%)	13.3 (11.5%)	8.1 (6.9%)	3
M19	190	167.4 (88.1%)	12.8 (6.7%)	9.8 (5.2%)	8
M21	127	100.6 (79.2%)	6.5 (5.1%)	19.9 (15.7%)	5

B. Allure des domaines vitaux

Quelques illustrations de domaines vitaux sont présentées à la figure 13. Chacun des domaines vitaux contient l'ensemble des milieux présents dans le terrain d'étude: les pâturages et prairies engraisées sont les plus représentés (\bar{x} =76.4%, sd =9.2, min =58.7, max =88.9, N =13), viennent ensuite les forêts (\bar{x} =14.2%, sd =7.0, min =4.4, max =23.3, N =13) et finalement les pâturages boisés (\bar{x} =9.5%, sd =4.0, min =5.0, max =18.0, N =13). (Tabl. 12).

Chaque domaine vital comprend plusieurs bâtiments (de 2 à plus de 20; tabl. 12). Les limites topographiques (versants, lisières, routes...) jouent apparemment un rôle dans la délimitation des domaines vitaux, mais elles ne constituent pas une barrière absolue. Ainsi, une route en limite de domaine vital (route Assesseur - Juillarde, par exemple; fig. 13C), est parfois franchie pour chasser dans les champs adjacents. De même, les renards occupant le sud de notre terrain, en bordure du versant nord du vallon de St Imier, ont leur domaine vital situé en grande partie sur le plateau; ils utilisent cependant le haut de la forêt de pente, notamment pour y trouver un site de repos diurne (Fig. 13A et B).

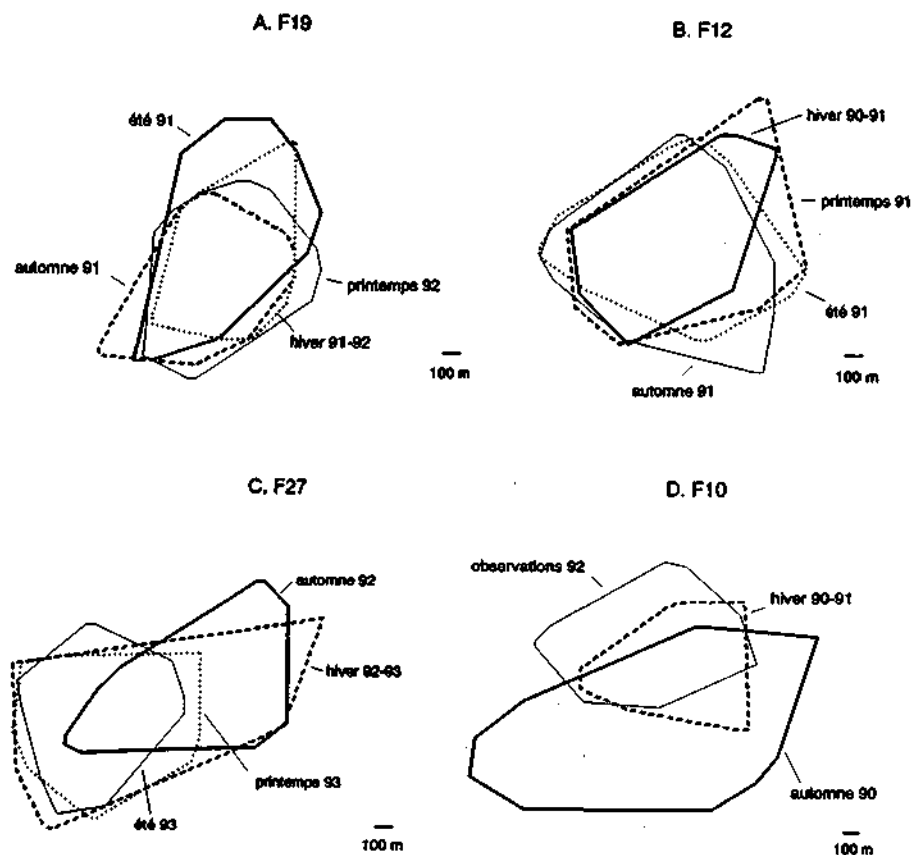
C. Stabilité

De manière générale, les domaines vitaux observés étaient stables; un glissement ou dérive ("drift", Doncaster & Macdonald 1991) a été observé dans certains cas (Fig. 14). Le pourcentage de recouvrement des domaines vitaux (superficie commune aux deux polygones convexes / superficie totale du plus petit polygone convexe, Litvaitis & Harrison 1989) de deux saisons successives est compris entre 70.4 et 99.6 % ($\bar{x}=87.2$, $sd=8.2$, $N=17$). Bien qu'il y ait dérive, la fidélité à une zone est parfaitement illustrée par le cas de la femelle F10: le domaine vital obtenu à partir des observations réalisées en 1992 recouvre encore à 80.7 % le domaine vital obtenu par le radio-pistage en hiver 1990-91, saison durant laquelle le collier avait cessé d'émettre (Fig. 14).

2.2. Déplacements

Les localisations effectuées durant les suivis de 24 heures ont été reliées chronologiquement de manière à pouvoir caractériser et estimer la distance parcourue quotidiennement. La vitesse moyenne a été calculée en divisant la distance parcourue quotidiennement par la durée de l'activité effective (total des localisations où l'animal est actif, Weber *et al.* 1994). Les distances parcourues entre deux localisations successives (espacées de 15 minutes) ont été séparées en 3 catégories ($d \leq 100m$, $100 < d < 500m$, $d \geq 500m$). Nous avons distingué, comme pour le calcul des domaines vitaux, 3 groupes de renards (subadultes, adultes, adulte erratique).

FIG. 14 : Evolution du domaine vital au fil des saisons. Quelques exemples.
A. et B., cas stables; C. et D., cas avec dérive.



A. Excursions

Les renards résidents ont effectué un très petit nombre de déplacements à l'extérieur de leur domaine vital habituel (6 cas extraits de 4 nuits sur 120 suivis de 24 heures). Dans chaque cas, le renard s'est déplacé jusqu'à un point extérieur à son domaine vital puis est

rentré par le même trajet. Zimen (1984) a désigné de tels déplacements (rectilignes, rapides, de durée inférieure à une nuit, en dehors des zones fréquentées habituellement) par le terme "excursions". Elles ont duré en moyenne 87.5 minutes ($sd=51.45$, $min=30$, $max=150$, $N=6$). Les distances parcourues (aller et retour, calculées depuis l'endroit où le périmètre du domaine vital a été franchi) ont varié de 0.81 à 3.76 km ($\bar{x}=1.86$, $sd=1.35$, $N=6$). Ces déplacements irréguliers n'ont pas été pris en compte pour le calcul de la distance parcourue quotidiennement.

B. Distance parcourue quotidiennement et vitesse moyenne de déplacement

La plupart des déplacements, comme la plus grande part de l'activité (voir partie 2.5 de ce chapitre), ont eu lieu durant la nuit. Les déplacements diurnes étaient en général consacrés à un changement de site de repos (voir partie 2.3 de ce chapitre). La distance parcourue quotidiennement varie en moyenne de 3.94 à 11.98 km ($\bar{x}=6.87$, $sd=1.85$, $N=23$); il n'y a pas de différence significative entre les 3 groupes de renards ni entre les saisons (Kruskal-Wallis one-way ANOVA, $p > 0.05$; tabl. 13). Les conditions météorologiques ont seulement une faible influence: deux individus se sont moins déplacés lorsque le temps était mauvais (pluie, neige, brouillard) et deux ont réduit leurs déplacements en présence d'une couverture neigeuse (Test U de Mann-Whitney, $p < 0.05$). La longueur de la nuit n'a pas d'influence sur la distance parcourue quotidiennement ($r_s=-0.1$, $p > 0.05$, $N=137$). Par contre cette dernière est influencée par la dimension du domaine vital (MCP: $r_s=0.8$, $p < 0.001$, $N=137$; HMT: $R_s=0.7$, $N=137$, $p < 0.001$; Kemel: $R_s=0.7$, $p < 0.001$, $N=137$). (Annexe 2).

La vitesse moyenne est de 12.52 m/s ($sd=2.74$, $min=8.52$, $max=17.17$, $N=21$) pour les renards résidents, et de 19.21 m/s ($sd=3.14$, $min=16.67$, $max=22.73$, $N=3$) pour la femelle erratique qui se déplace significativement plus vite (Test U de Mann-Whitney, $p < 0.05$). (Tabl. 13).

TABL. 13 : Distance moyenne (\pm sd) parcourue quotidiennement [km] et vitesse moyenne (\pm sd) [m/min]. (n), nombre d'individus.

Groupe		Printemps	Eté	Automne	Hiver
Subadultes (ne dispersant pas ou avant la dispersion)	Distance	-	-	6.93 \pm 1.47 (4)	5.96 \pm 1.15 (2)
	Vitesse	-	-	11.86 \pm 2.06 (4)	11.01 \pm 1.71 (2)
Adultes	Distance	7.00 \pm 1.10 (4)	6.48 \pm 2.43 (3)	6.55 \pm 1.86 (4)	6.05 \pm 1.97 (4)
	Vitesse	14.33 \pm 2.02 (4)	12.72 \pm 3.74 (3)	12.69 \pm 3.52 (4)	11.84 \pm 3.46 (4)
Adulte erratique	Distance	11.98 (1)	6.88 (1)	-	8.42 (1)
	Vitesse	22.73 (1)	16.67 (1)	-	18.25 (1)

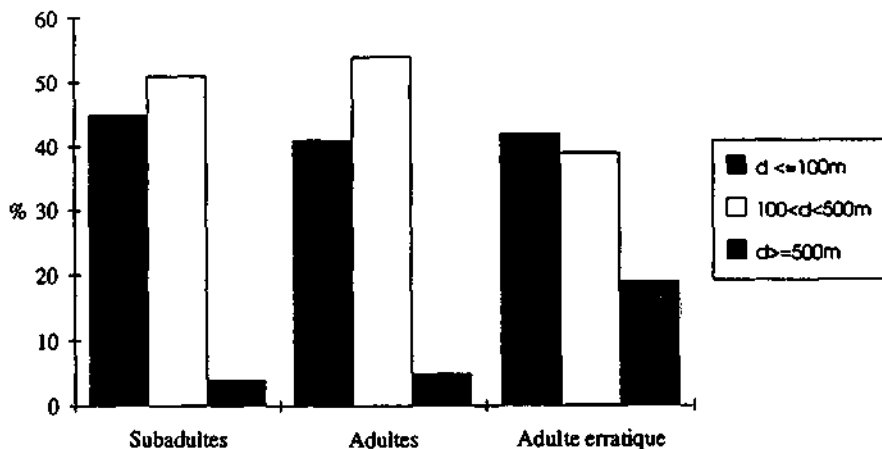
C. Caractéristiques des déplacements

La plupart des distances parcourues entre deux localisations sont courtes à moyennes; des trajets de plus de 500m sont très rares, sauf dans le cas de la femelle erratique (Tabl. 14; fig. 15). On relève des différences entre les 3 groupes de renards ($\chi^2 = 189.56$, d.f.=4, $p < 0.001$; Tabl. 14) et entre les saisons chez les adultes (résidents: $\chi^2 = 19.43$, d.f.=6, $p < 0.001$; erratique: $\chi^2 = 21.02$, d.f.=4, $p < 0.001$; tabl. 14).

TABL. 14 : Distances parcourues entre deux localisations successives (espacées de 15 minutes) lors des suivis de 24 heures.

Groupe		Printemps	Eté	Automne	Hiver	TOTAL
Subadultes	d ≤ 100 m	-	-	443 (43%)	223 (48%)	666 (45%)
	100 < d < 500m	-	-	543 (53%)	229 (48%)	772 (51%)
	d ≥ 500 m	-	-	39 (4%)	17 (4%)	56 (4%)
Adultes	d ≤ 100 m	281 (38%)	264 (39%)	363 (45%)	387 (45%)	1295 (42%)
	100 < d < 500m	410 (55%)	373 (55%)	419 (51%)	434 (49%)	1636 (52%)
	d ≥ 500 m	51 (7%)	39 (6%)	33 (4%)	48 (6%)	171 (6%)
Adulte erratique	d ≤ 100 m	113 (38%)	86 (44%)	-	64 (45%)	263 (42%)
	100 < d < 500m	124 (41%)	89 (45%)	-	34 (26%)	247 (39%)
	d ≥ 500 m	63 (21%)	21 (11%)	-	32 (25%)	116 (19%)

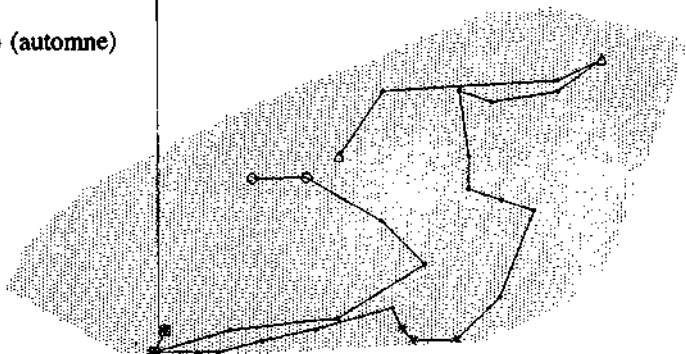
FIG. 15 : Distances parcourues entre 2 localisations successives pour chaque groupe de renard, toutes saisons confondues.



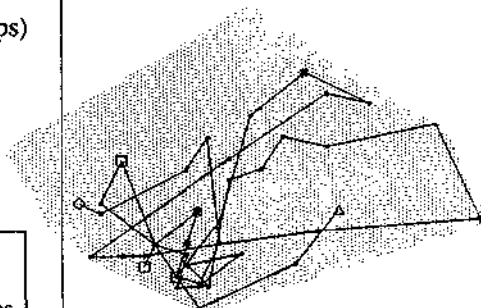
Une représentation des trajets effectués par les renards résidents a permis de distinguer deux types de déplacements: certaines nuits, le déplacement est "orienté" (chaque zone n'est visitée qu'une fois durant la nuit; fig. 16a) alors que d'autres, le déplacement est "non orienté" (certaines des zones sont visitées plusieurs fois; fig. 16b). Les trajets non orientés sont les plus fréquents. Aucune relation n'a été trouvée pour expliquer le choix de l'un ou l'autre type.

FIG. 16 : Types de déplacements chez les renards résidents. a, déplacement orienté; b, déplacement non orienté; OMBRÉ : domaine vital saisonnier.

a. F10 suivi 6 (automne)



b. F8 suivi 6 (printemps)

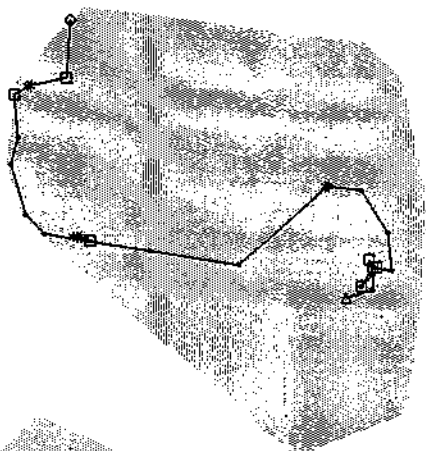


- ◊ Place de repos initiale
- Localisation, renard actif
- ◻ Localisation, renard au repos
- Observation
- ▲ Place de repos finale

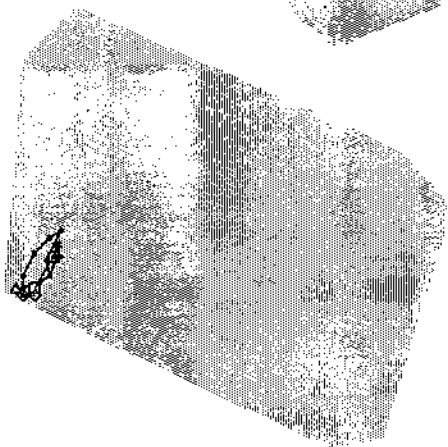
La renarde erratique a également pratiqué deux types de déplacements: soit elle se déplaçait à travers une large partie de son domaine vital (Fig. 17a) soit elle se cantonnait à une petite zone durant toute la nuit (Fig. 17b).

FIG. 17 : Types de déplacements chez la renarde erratique. a, utilisation d'une large part du domaine vital saisonnier; b, utilisation d'une petite partie seulement; OMBRÉ : domaine vital saisonnier.

a. Suivi 10 (printemps)



b. Suivi 15 (été)



- ◊ Place de repos initiale
- Localisation, renard actif
- ◻ Localisation, renard au repos
- Observation
- △ Place de repos finale

1 km

2.3. Sites de repos et terriers

Au cours de notre étude, nous avons examiné en détail le choix des sites de repos de 7 femelles radio-pistées entre le 20.9.89 et le 29.2.92 (Meia & Weber 1993). Il s'agissait de montrer les différences constatées dans le choix des sites de repos, et d'essayer de trouver les facteurs influençant ce choix. Nous présentons ici ces résultats auxquels nous avons ajouté, à titre de comparaison, les valeurs obtenues à partir des 3 mâles suivis au cours de la dernière année de notre travail. Aucune des femelles étudiées n'a élevé de jeunes durant la période prise en compte. Nous mentionnerons plus loin (partie 4.1 de ce chapitre) les sites utilisés pour la reproduction et, à ce moment, nous donnerons quelques informations quant aux sites de repos utilisés par les femelles reproductrices au printemps (notamment F8 et F25 suivies par télémétrie alors qu'elles avaient des jeunes en 1992 ou 1993). Par contre, nous présentons ici les données concernant les renards juvéniles équipés de colliers-émetteurs en 1991, 1992 et 1993. Nous avons distingué le repos en terrier (y compris le repos en surface à proximité immédiate d'un terrier, $\pm 25m$) et le repos en surface, en séparant les différents milieux présents dans notre terrain: forêt (tourbières incluses), lisière de forêt, pâturage boisé, pâturage (champs de céréales et champs d'herbe haute inclus), et bâtiment.

A. Caractéristiques des sites de repos nocturne

Dans notre zone d'étude, les renards sont essentiellement nocturnes et seules quelques courtes périodes sont consacrées au repos durant la nuit (voir la partie 2.5 de ce chapitre). Ce repos nocturne n'a lieu que très rarement au terrier (8 cas sur 452 périodes de repos observées). Généralement, les renards ne se déplacent pas dans un autre milieu pour se reposer; ils restent là où ils ont été actifs. Quatre des femelles étudiées (F3, F8, F10, F11), de même que le mâle M21, ont utilisé les différents milieux dans la même proportion pour leur activité et leur repos (χ^2 , $p > 0.05$; tabl. 15). Pour les 3 autres femelles (F2, F12, F19), et pour les mâles M13 et M19, l'utilisation des milieux n'est pas la même pour l'activité et le repos (χ^2 , $p < 0.05$; tabl. 15); ces renards ont apparemment préféré se reposer près d'une lisière plutôt qu'en zone totalement ouverte.

TABL. 15 : Nombre de périodes de repos et nombre de localisations de l'animal actif dans les différents milieux durant la nuit. *, forêt et lisière de forêt ensemble; **, pâturage et pâturage boisé ensemble.

Renard		Forêt	Lisière de forêt	Pâturage boisé	Pâturage	Chi ²
F2	repos	8	19	16	24	p < 0.05
	activité	59	85	89	354	
F3	repos	7	1	3	4	n.s.*
	activité	39	3	12	56	
F8	repos	4	6	11	3	n.s.
	activité	32	47	62	52	
F10	repos	15	11	12	15	n.s.
	activité	139	72	88	155	
F11	repos	11	12	14	33	n.s.
	activité	65	62	112	247	
F12	repos	30	44	4	39	p < 0.05
	activité	160	134	11	336	
F19	repos	3	9	37	10	p < 0.05
	activité	32	36	323	245	
M13	repos	4	3	0	0	p < 0.05
	activité	25	13	21	31	
M19	repos	2	2	8	3	p < 0.05 *
	activité	11	33	45	121	
M21	repos	7	5	0	2	n.s. **
	activité	97	47	16	93	

B. Caractéristiques des sites de repos diurne

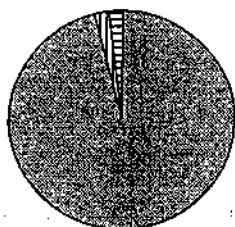
Les sites de repos diurne sont toujours cachés; les renards ne se sont reposés dans le milieu "pâturage" qu'entre la fin du printemps et la fin de l'été, soit à l'époque où les céréales étaient sur pied et l'herbe haute. De la même manière, ils ne se sont jamais reposés durant

la journée devant une lisière de forêt mais toujours dans le couvert; pour cette raison, nous avons inclu les données du milieu "lisière de forêt" dans le milieu "forêt".

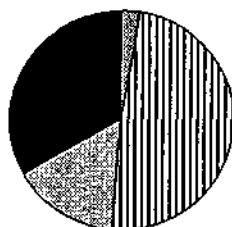
TABL. 16 : Nombre de localisations en surface et en terrier lors du repos diurne. Comparaisons entre saisons pour les individus suivis durant plusieurs saisons.

Renard	Saison	Nombre de localisations		Test de Fisher (comparaisons entre saisons)
		Terrier	Surface	
F2	Automne	61	0	n.s.
	Hiver	47	2	
	Printemps	17	0	
F3	Automne	21	0	n.s.
	Hiver	3	0	
F8	Hiver	29	8	
F10	Eté	1	17	Eté différent de Automne / Hiver, $p < 0.05$
	Automne	57	26	
	Hiver	38	13	
F11	Printemps	2	73	Hiver différent de Printemps / Eté, $p < 0.05$
	Eté	2	76	
	Hiver	9	12	
F12	Printemps	6	73	Automne différent de Printemps / Eté, $p < 0.05$
	Eté	0	73	
	Automne	19	62	
	Hiver	4	25	
F19	Eté	5	40	Eté différent de Automne / Hiver, $p < 0.05$
	Automne	2	80	
	Hiver	1	62	
M13	Automne	55	16	
M19	Automne	59	0	
M21	Printemps	0	74	n.s.
	Eté	0	67	

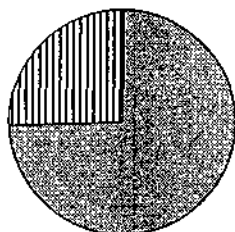
FIG. 18 : Utilisation des différents milieux pour le repos diurne. Quelques exemples.



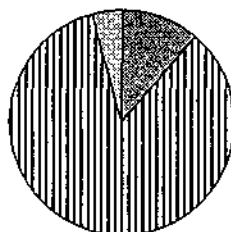
F2 HIVER



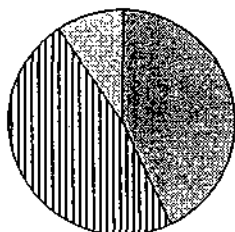
F11 ETE



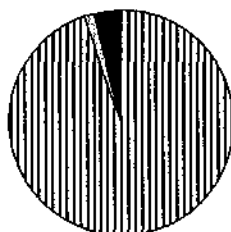
F10 HIVER



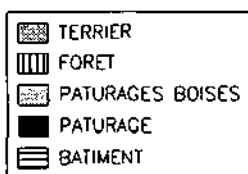
F12 ETE



F12 HIVER



F19 ETE



Comparaison entre saisons et entre individus. Chez certains individus, on relève des différences entre saisons quant à l'utilisation des terriers (Tabl. 16; fig. 18). Il n'y a pas de différence saisonnière pour F2 et F3 (Test de Fisher, $p > 0.05$); ces renardes ont toujours utilisé des terriers pour leur repos diurne durant la période de suivi. La femelle F19 a montré le comportement inverse: elle s'est reposée très rarement en terrier en automne et en hiver (pas de différence entre ces saisons, test de Fisher, $p > 0.05$). Cette renarde a cependant été localisée plus souvent en terrier en été (Test de Fisher, $p < 0.05$); nous attribuons cette différence au fait qu'elle avait élevé des jeunes juste avant sa capture au milieu du mois de juillet. Les autres femelles (F10, F11, F12) ont utilisé les terriers plus fréquemment en automne-hiver qu'en été (Test de Fisher, $p < 0.05$) mais le repos s'est toujours déroulé en partie en surface; le changement est progressif chez F12 -pas de différence entre automne et hiver ni entre hiver et printemps (Test de Fisher, $p > 0.05$). Le seul mâle suivi durant plusieurs saisons (M21) n'a jamais été localisé en terrier.

Les comparaisons entre individus pour chaque saison confirment les résultats présentés au paragraphe précédent. Il n'y a pas de différence entre F2, F3 et M19 qui se sont reposés toujours en terrier (Test de Fisher, $p > 0.05$). En été, tous les renards suivis se reposent exceptionnellement sous terre (Test de Fisher, $p > 0.05$), à l'exception de F19. Pendant les autres saisons, chaque renard a en général sa propre stratégie: les comparaisons entre F11 et M21 (printemps), F10 et M21 (été), M13 et F10 (automne), et F8 et F10 (hiver) ne montrent toutefois pas de différences significatives (Test de Fisher, $p > 0.05$).

La situation du repos en surface varie selon les individus et les saisons. Une seule des femelles suivies durant la période examinée a été régulièrement localisée dans le milieu "pâturage". Les pâturages boisés ont toujours été utilisés moins fréquemment que les forêts. Un seul renard (F2) s'est reposé une seule fois dans un bâtiment. Les renards qui n'ont utilisé les terriers qu'occasionnellement (F8, F10, F11, F12 et M13) se sont reposés en surface aussi par mauvais temps (Tabl. 17). Seule F12 s'est reposée plus fréquemment sous terre lorsque le temps était mauvais (Test de Fisher, $p < 0.05$; tabl. 17). Durant l'hiver la présence de neige au sol semble pousser certains renards à se reposer en terrier. (Test de Fisher, $p < 0.05$;

tabl. 17). Durant la saison de chasse, l'utilisation d'un terrier ne correspondait pas aux jours de chasse (Tabl. 17).

TABL. 17 : Nombre de localisations en terrier et en surface lors du repos diurne, selon la météo, la présence de neige au sol et les jours de chasse.

Facteur	Nombre de localisations										
	F 8		F 10		F 11		F 12		M 13		
	Terrier	Surface	Terrier	Surface	Terrier	Surface	Terrier	Surface	Terrier	Surface	
Météo	beau	14	6	40	29	7	74	6	115	14	7
	couvert, pluie, neige, brouillard	15	2	56	27	6	87	23	118	42	8
	test de Fisher	n. s.		n. s.		n. s.		p < 0.05		n. s.	
Neige au sol	oui	8	4	34	7	7	11	4	7	7	0
	non	23	2	4	6	1	2	0	18	49	15
	test de Fisher	n. s.		p < 0.05		n. s.		p < 0.05		n. s.	
Jour de chasse	oui	9	1	43	16	3	1	10	32	22	3
	non	11	2	52	23	1	3	11	44	34	12
	test de Fisher	n. s.		n. s.		n. s.		n. s.		n. s.	

Relation avec les caractéristiques du domaine vital. Lorsqu'on considère le nombre de zones ouvertes dans le domaine vital des renards, il est possible de distinguer deux groupes. Les renards qui se sont reposés plus souvent en terrier qu'en surface (F2, F3, F8, M13, M19) ont plus de zones ouvertes dans leur domaine vital que les autres (Test U de Mann-Whitney, $p < 0.05$; tabl. 18). Une corrélation de rang positive a été trouvée entre le pourcentage de repos en terrier et le pourcentage de zones ouvertes dans le domaine vital (Tabl. 18). Il n'y a pas de corrélation entre le nombre de terriers dans le domaine vital et l'utilisation des terriers comme sites de repos (Tabl. 18).

TABL. 18 : Relation entre le repos en terrier et la surface de zones ouvertes dans le domaine vital.
 R_s , coefficient de corrélation de Spearman.

Renard	Pourcentage de localisations en terrier			Pourcentage de zones ouvertes dans le domaine vital	Nombre de terriers dans le domaine vital
	Automne	Hiver	Total		
F2	100%	96%	98%	79.7 %	9
F3	100%	100%	100%	81.7 %	13
F8	-	78%	78%	87.5 %	5
F10	69%	74%	63%	71.8 %	15
F11	-	43%	7%	78.0 %	-
F12	23%	14%	11%	69.1 %	15
F19	2%	3%	4%	64.1 %	2
M13	77%	-	77%	81.6 %	6
M19	100%	-	100%	88.1 %	4
$R_s = 0.83$					
$R_s = 0.86$					
$R_s = 0.86$					

C. Utilisation des sites de repos diurne

Déplacements entre sites de repos durant la journée. En utilisant les suivis de 24 heures, nous avons examiné le nombre de changements de sites de repos (terrier ou surface) durant la journée. Les renards ont changé de site de repos jusqu'à 4 fois par demi-journée, mais en général ils n'ont pas bougé ou se sont déplacés une fois (pas de changement: 141 cas; 1 changement: 53; 2 changements: 12; 3 changements: 9; 4 changements: 2). La distance entre deux sites de repos successivement utilisés varie entre 50 et 2500 m (\bar{x} =315 m, sd =380, N =112); le temps mis pour se déplacer est généralement court (\bar{x} =22 minutes, sd =14, min =15, max =75, N =112). Si le site de repos est un terrier, les renards ont moins tendance à le quitter qu'un site en surface (Test de Fisher, $p < 0.05$). En général, les renards qui ont quitté leur place de repos se sont déplacés vers un site en surface. (Tabl. 19). Un dérangement au site,

généralement humain, a pu être déterminé comme la cause de 12 déplacements sur les 112 observés.

TABL. 19 : Déplacements entre sites de repos durant la journée. *Ndj*, nombre de demi-journées.

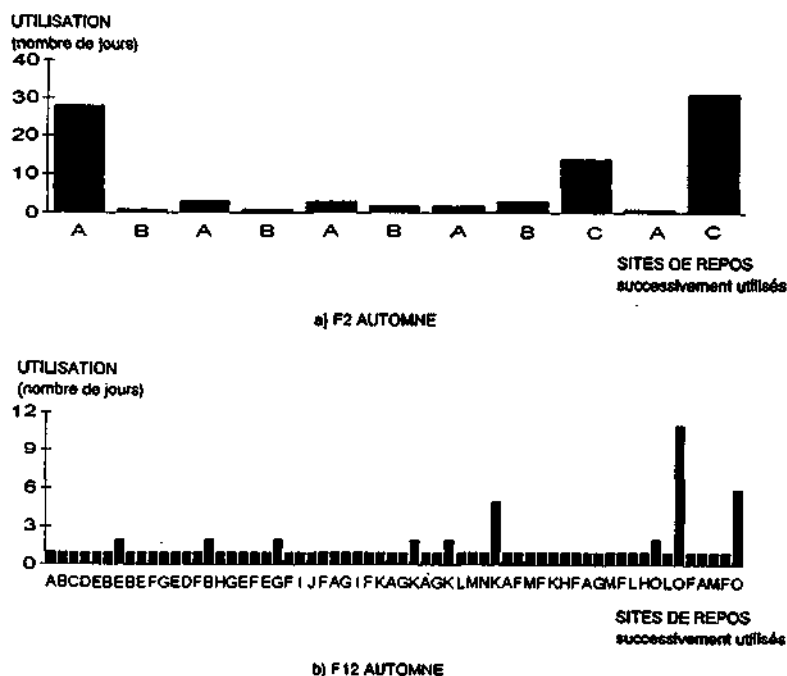
Renard	Site de départ	Nombre de localisations	Nombre de déplacements	Destination
F2 (<i>Ndj</i> =30)	terrier	29	0 (0%)	
	surface	1	0 (0%)	
F3 (<i>Ndj</i> =6)	terrier	6	0 (0%)	
F8 (<i>Ndj</i> =10)	terrier	6	1 (14%)	surface:1
	surface	1	2 (66%)	surface:2
F10 (<i>Ndj</i> =26)	terrier	7	5 (41%)	terrier:1 / surface:4
	surface	9	5 (36%)	terrier:1 / surface:4
F11 (<i>Ndj</i> =34)	terrier	3	0 (0%)	
	surface	21	10 (32%)	surface:10
F12 (<i>Ndj</i> =48)	terrier	5	1 (17%)	terrier:1
	surface	16	46 (74%)	terrier:2 / surface:44
F19 (<i>Ndj</i> =38)	surface	18	31 (63%)	surface:31
M13 (<i>Ndj</i> =6)	terrier	6	0 (0%)	
M19 (<i>Ndj</i> =8)	terrier	8	0 (0%)	
M21 (<i>Ndj</i> =14)	surface	18	11 (61%)	surface:11

Nombre et distribution des sites de repos diurne. Pour comparer le nombre de sites de repos utilisés par les différents renards, nous avons défini un "indice d'utilisation" ($n/s.r.$) qui correspond au nombre de pointages quotidiens (n) divisé par le nombre de sites de repos utilisés durant la saison ($s.r.$). Les résultats montrent (Tabl. 20) que les renards qui se sont reposés plus souvent sous terre qu'en surface (F2, F3, F8, F10 automne et hiver, M13, M19) ont utilisé moins de sites de repos que les autres (Test U de Mann-Whitney, $p < 0.05$). Le nombre de localisations successives dans le même site varie de 1 à 44 (Tabl. 20); ce nombre est plus grand pour les renards qui ont témoigné une préférence pour le repos en terrier (Test U de Mann-Whitney, $p < 0.05$). La figure 19 illustre ces deux types d'utilisation.

TABL. 20 : Indice d'utilisation des sites de repos (n/s.r.) et durée moyenne d'utilisation. Les résultats sont présentés en gras lorsque le repos en terrier est le plus fréquent.

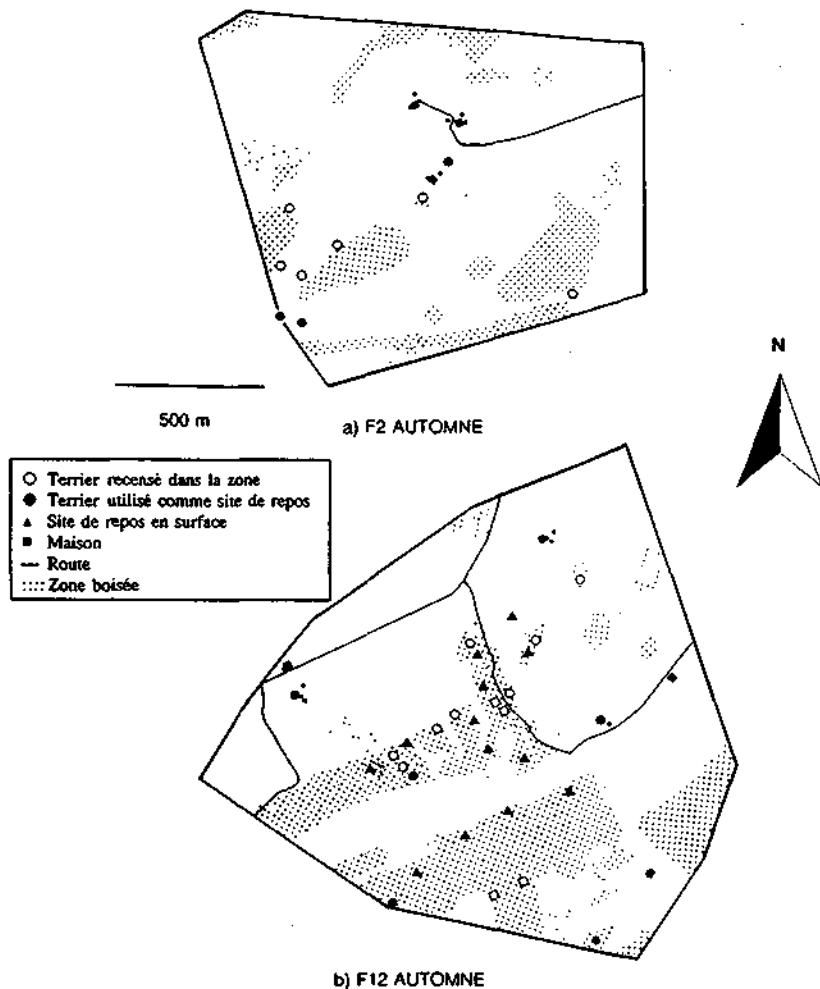
Renard	Nombre de localisations (n)	Nombre de sites de repos (s.r.)	n / s.r.	Localisations successives dans le même site				
				\bar{x}	sd	min	max	
F2	automne	61	3	20	5.5	8.3	1	28
	hiver	49	5	10	7	10.4	1	5
	printemps	17	1	17	17		17	17
F3	automne	24	3	8	8	11.3	1	21
F8	hiver	37	5	7	3.1	6	1	22
F10	été	18	13	1	1.1	0.3	1	2
	automne	83	11	8	1.6	1.4	1	7
	hiver	51	8	6	3	3.5	1	14
F11	hiver	21	7	3	1.2	0.4	1	2
	printemps	75	37	2	1.1	0.3	1	2
	été	78	34	2	1.3	0.8	1	6
F12	hiver	13	7	2	1.4	0.7	1	3
	printemps	79	21	4	1.3	0.6	1	3
	été	73	17	4	1.3	0.9	1	6
	automne	81	16	5	1.3	1.4	1	11
	hiver	16	3	5	6.4	5.6	2	6
F19	été	45	6	7	1.4	0.7	1	4
	automne	82	6	14	1.7	1.1	1	4
	hiver	63	6	10	2.2	1.9	1	9
M13	automne	69	8	9	4.5	1.0	1	44
M19	automne	59	2	29	3.3	3.9	1	13
M21	printemps	77	11	7	4.0	2.1	1	9
	été	67	12	6	2.0	2.9	1	14

FIG. 19 : Différences dans l'utilisation des sites de repos par deux femelles: F2 suivie en automne (89 jours consécutifs de repos en terrier) et F12 suivie en automne (86 jours consécutifs de repos en surface). Chaque lettre capitale représente un site de repos.



Les sites de repos ne sont pas distribués régulièrement dans le domaine vital et ils peuvent être situés très en bordure (Fig. 20). Ils ne sont pas placés dans les zones les plus fréquentées: nous n'avons pas trouvé de relation entre le nombre de sites de repos et le nombre de localisations de l'animal actif (suivis de 24 heures) dans des carrés de taille égale divisant le domaine vital (Corrélation de rang de Spearman). Les renards n'ont utilisé qu'une petite partie des terriers compris dans leur domaine vital; le nombre de terriers utilisés durant une saison varie entre 1 et 3: 1 terrier pour F11, 2 terriers pour F8, F10, M13 et M19, 3 terriers pour F2, F3 et F12 (Fig. 20).

FIG. 20 : Position des sites de repos dans les domaines vitaux de deux femelles (F2 et F12), suivies en automne.



D. Sites de repos des juvéniles

Les juvéniles équipés de colliers-émetteurs (Tabl. 8) ont été actifs essentiellement pendant la nuit (voir la partie 2.5 de ce chapitre). Le repos diurne s'est effectué en terrier ou en surface (Tabl. 21). La stratégie varie selon les individus: les terriers sont toujours utilisés, mais de manière différente selon les individus. F17 n'a été localisée qu'en terrier, alors que les autres renardeaux ont alterné le repos sous terre et le repos en surface. Certains utilisaient encore de temps en temps le terrier de mise bas (F13, F17, M22, M26 et M28) alors que les autres n'y ont jamais été localisés. Chaque renardeau a fréquenté plusieurs sites et passait de l'un à l'autre au fil des jours; le nombre maximal de sites utilisés est 9 (F16). Le repos en surface s'est généralement déroulé en forêt ou en lisière de forêt, sauf dans les cas suivants: F13 a utilisé l'annexe ouverte d'une ferme où elle se reposait dans la paille, M22 a utilisé un champ d'herbe haute (il y a été fauché), M23 a utilisé le même champ d'herbe haute à deux reprises et a été localisé une fois sous une grange. Les sites de repos d'un renardeau peuvent être passablement éloignés les uns des autres; la distance maximale relevée est de 1150 m.

TABL. 21 : Nombre de localisation en terrier et en surface lors du repos diurne des renards juvéniles. Nombre de sites utilisés et distance entre sites. * indique que le terrier de mise bas est utilisé.

Renard	Nombre de localisations		Nombre de sites utilisés		Distance entre sites [m]	
	Terrier	Surface	Terrier	Surface	min	max
F13	3	3	1*	1	575	575
F16	11	11	2	7	100	800
F17	15	0	4*	0	80	650
F28	4	4	2	3	75	725
M22	4	4	2*	2	75	550
M23	4	4	2	2	150	650
M26	9	35	2*	5	50	950
M28	32	27	1*	7	75	1150
M29	26	15	2	7	50	475

2.4. Utilisation de l'espace et de l'habitat

Nous souhaitons montrer ici comment les renards ont utilisé leur domaine vital lorsqu'ils étaient actifs. Les aires nodales saisonnières ("core areas", HMT 60%) ont été calculées à partir des mêmes fichiers que les domaines vitaux (150 pointages). L'importance de la surface utilisée par un renard durant 24 heures (surface utilisée quotidiennement) a été estimée en calculant un polygone convexe (MCP) à partir des localisations obtenues durant chaque suivi de 24 heures. Pour l'utilisation de l'habitat, seuls les pointages de l'animal actif ont été conservés (le repos ayant été traité dans la partie précédente). Les milieux suivants ont été distingués: forêt (regroupant: forêt, lisière de forêt, tourbière et lisière de tourbière), pâturage boisé, pâturage (regroupant tous les milieux ouverts).

A. Utilisation de l'espace

Aire nodale. La dimension moyenne des aires nodales saisonnières des renards résidents varie entre 0.29 et 0.45 km² (Tabl. 11). Il y a une, exceptionnellement deux, aire(s) nodale(s) située(s) au centre du domaine vital (Fig. 21AB). Cette situation montre que les renards ont utilisé leur domaine vital de manière homogène et assez aléatoire, comme le suggéraient déjà les résultats concernant les déplacements (mouvements à travers tout le domaine vital, trajets le plus fréquemment de type "non orienté", ...). Il n'y a pas de différence significative entre saisons (Kruskal-Wallis one-way ANOVA, $p > 0.05$). Ainsi, l'aire nodale varie peu à l'image du domaine vital dans lequel elle est incluse (Fig. 21CD).

Le cas de la femelle erratique est un peu différent. Ses aires nodales saisonnières varient entre 3.45 et 4.42 km² (Tabl. 11); elles sont significativement plus grandes que celles des renards résidents (Test U de Mann-Whitney, $p < 0.05$). Il y a 3 aires nodales au printemps et en été, et une en hiver. La position d'une de ces aires s'est maintenue durant les trois saisons de radio-pistage (Fig. 22).

FIG. 21 : Aires nodales (HMT 60 %) des renards résidents. A. et B., situation dans le domaine vital (deux exemples); C. et D., évolution des aires nodales au fil des saisons (deux exemples: C., cas stable; D., cas avec dérive). HMT, "Harmonic means transformation".

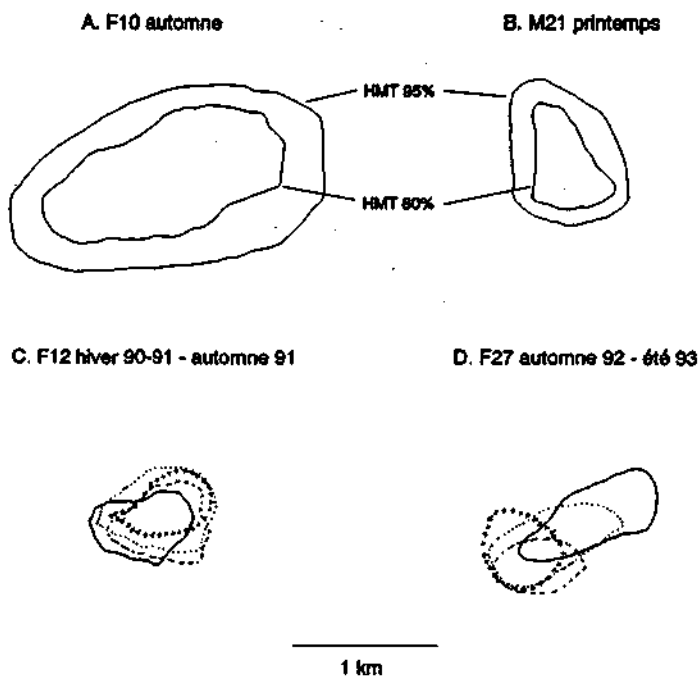
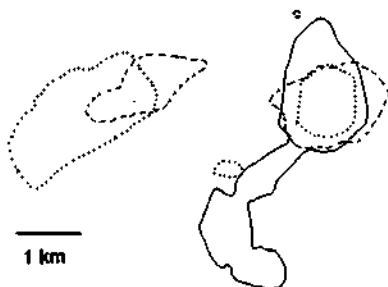


FIG. 22 : Aires nodales de la femelle erratique (F11). Evolution au fil des saisons. —, hiver 90-91; ---, printemps 91; ····, été 91.



Surface utilisée quotidiennement. Les surfaces utilisées quotidiennement (annexe 2) représentent en moyenne 45.1 % des domaines vitaux saisonniers; la renarde erratique a utilisé quotidiennement une plus petite part de son domaine vital que les autres renards (en moyenne, respectivement 20.4 et 40.9 %; test U de Mann-Whitney, $p < 0.05$). Seuls deux des renards suivis sur plusieurs saisons ont modifié la taille des surfaces utilisées quotidiennement en fonction de la saison: F10 les a réduites en hiver, et F8 les a augmentées en été (Kruskal-Wallis one-way ANOVA, $p < 0.05$).

B. Utilisation de l'habitat

Les renards munis de colliers-émetteurs ont été localisés actifs le plus fréquemment en milieu ouvert (45% des pointages, fig. 23). Cependant, si l'on tient compte de l'abondance des différents milieux dans le domaine vital de chaque renard (exprimée en pourcentage de la surface du domaine vital constitué par chaque milieu, tabl. 12), on constate que les renards ont témoigné une préférence pour certains milieux (χ^2 d'ajustement, $p < 0.001$; fig. 24). Ils ont été moins souvent localisés en pâturage que l'on pouvait s'y attendre. Inversement, ils ont plus utilisé les forêts et pâturages boisés (test binomial, $p < 0.001$; fig. 24). Cette préférence pour les milieux boisés et semi-boisés s'exprime parfaitement lorsqu'on calcule un quotient de préférence (% de localisations de l'animal actif dans un milieu / % du domaine vital constitué par ce milieu, Broekhuizen 1983). Une représentation de ce quotient, calculé pour chaque saison, montre que la préférence pour les forêts et pâturages boisés augmente en hiver, alors qu'en été c'est la préférence pour les pâturages qui augmente (Fig. 25). Il faut relativiser l'impression laissée par la figure 25 en se rappelant les possibilités de variations du quotient de préférence: il prend la valeur '1' lorsque le pourcentage de localisations dans un milieu est égal au pourcentage du domaine vital constitué par ce milieu, il est plus grand que '1' lorsque le milieu est plus fréquenté, et varie entre '0' et '1', seulement, lorsque le milieu est moins fréquenté. La préférence pour le milieu "forêt" est à relativiser en partie par le fait que nous avons inclue dans cette catégorie les lisières de forêt, la surface de celles-ci étant difficile à quantifier. Or, 43.7 % des localisations de la catégorie "forêt" correspondent à une localisation en lisière, le renard pouvant être aussi bien sur la lisière que derrière ou devant (+/- 25 m).

FIG. 23 : Pourcentage de localisations de l'animal actif dans les différents milieux (tous les pointages "actifs", toutes saisons confondues). N, nombre de localisations.

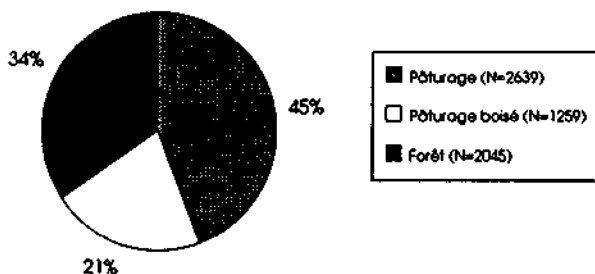


FIG. 24 : Utilisation de l'habitat: nombre de localisations réalisées dans chaque milieu et nombre de localisations attendues (en fonction du pourcentage du domaine vital constitué par chaque milieu).

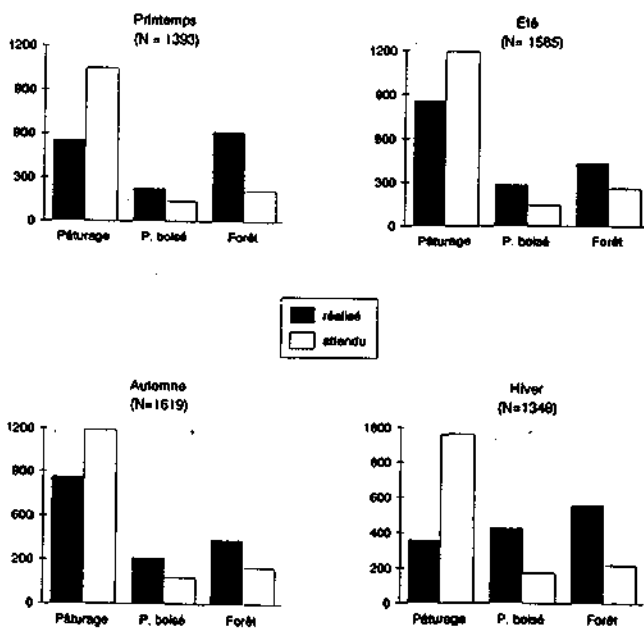
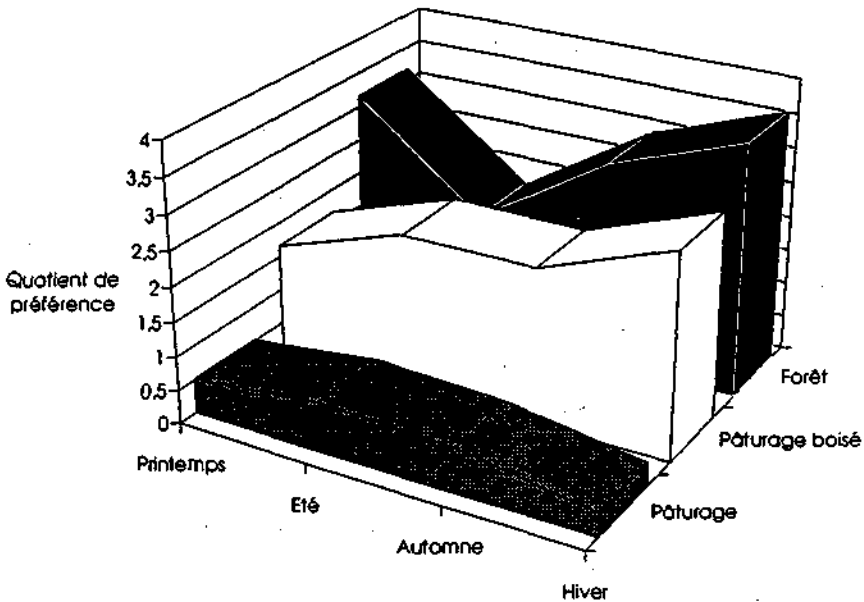


FIG. 25 : Utilisation de l'habitat : quotient de préférence (% de localisations de l'animal actif dans un milieu / % du domaine vital constitué par ce milieu). Moyennes globales (tous les pointages "actifs").



Les renards suivis par télémétrie ont été peu actifs à proximité des habitations ($\bar{x}=1.72\%$ des pointages, $sd=3.0$, $min=0$, $max=10.9$, $N=13$); ce pourcentage n'est pas corrélé avec le nombre d'habitations contenues dans le domaine vital ($r_s = -0.18$, $p > 0.05$, $N=13$). Lorsqu'ils ont pu être observés au niveau d'habitations, les individus à collier étaient souvent sur ou à proximité du tas de fumier. Certains renards ont paru inclure régulièrement la visite d'une ferme dans leurs trajets nocturnes, alors que d'autres ne se sont jamais approchés d'habitations. Les tourbières contenues dans les domaines vitaux ont été visitées à toutes saisons; les données ne sont pas assez nombreuses pour tenter de mettre en évidence des variations saisonnières. Après la fauche des prairies, les renards ont souvent été observés à la recherche d'invertébrés dans les andains; toutefois ce comportement n'a pas pu être quantifié.

2.5. Rythme d'activité

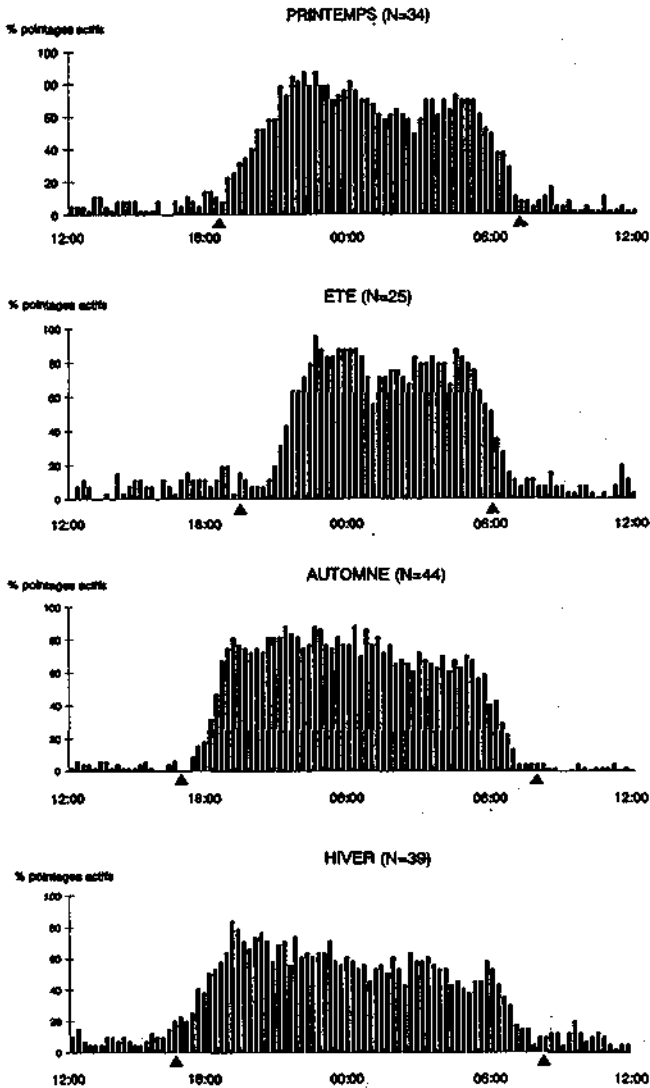
A. Rythme d'activité des subadultes/adultes

Le rythme d'activité a été apprécié à partir des suivis de 24 heures. Nous avons distingué (Weber *et al.* 1994): la période d'activité (PA: temps écoulé entre le moment où le renard quitte son site de repos diurne et le moment où il s'y installe le jour suivant), l'activité effective (AE: total des localisations actives, diurnes et nocturnes), et le repos durant la période d'activité (RPA: somme des phases consacrées au repos durant la période d'activité). L'examen détaillé de 7 femelles (Weber *et al. op. cit.*) a montré l'existence de différences entre individus. Les valeurs obtenues pour les 3 mâles suivis s'intègrent tout à fait dans cette variabilité interindividuelle. Nous présentons ici les résultats globaux par saison, sexes confondus.

Les renards de la Chaux d'Abel sont essentiellement nocturnes (Fig. 26); l'activité diurne est très restreinte: par saison en moyenne 8.9 % des pointages actifs ont lieu dans la journée (sd=7.8, min=0, max=38.5, N=33). Cette activité est le plus souvent consacrée à un changement de site de repos et concerne surtout les renards se reposant en surface (voir la partie 2.3 de ce chapitre).

Même si on peut relever deux légers "pics" d'activité en début et fin de nuit au printemps et en été (Fig. 26), on peut constater que les individus suivis ont été actifs de manière relativement homogène tout au long de la nuit. Cette caractéristique apparaît aussi lorsqu'on examine les résultats des tournées d'observation au phare: le nombre de renards observés est distribué régulièrement dans les 3 sessions d'échantillonnage (Kruskal-Wallis one-way ANOVA, $p > 0.05$; tabl. 22) et il n'y a pas de différence entre les 3 sessions quant aux comportements observés (voir Weber *et al.* 1991). On peut donc qualifier, de manière générale, l'activité nocturne d'acyclique.

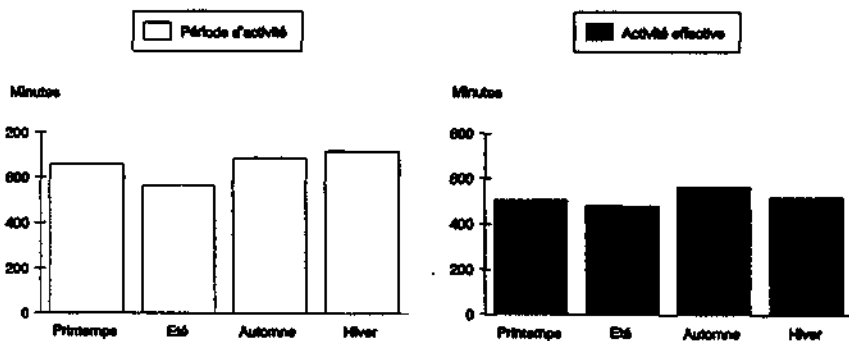
FIG. 26 : Présentation saisonnière du rythme d'activité. Pourcentages de pointages actifs obtenus à partir des suivis de 24 heures (13 renards subadultes et adultes). N, nombre de suivis; ▲, début et fin de la nuit la plus longue durant cette saison.



TABL. 22 : Nombre de renards observés lors des tournées mensuelles d'observation au phare.

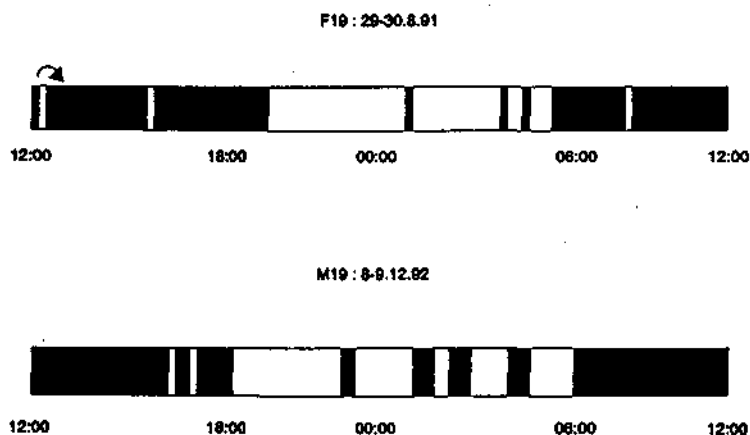
Mois-année	Tournée			Mois-année	Tournée		
	21-24h	00-03h	03-06h		21-24h	00-03h	03-06h
Sep-89	8	1	6	Nov-91	3	13	17
Oct-89	20	9	10	Déc-91	6	13	1
Nov-89	11	14	8	Jan-92	9	3	6
Déc-89	9	6	8	Fév-92	5	5	2
Jan-90	5	3	9	Mar-92	9	4	1
Fév-90	11	14	2	Avr-92	9	11	6
Mar-90	12	4	6	Mai-92	10	9	13
Avr-90	8	8	11	Jun-92	9	7	7
Mai-90	7	16	11	Jul-92	15	13	15
Jun-90	13	5	6	Aoû-92	17	20	28
Jul-90	10	13	6	Sep-92	23	24	25
Aoû-90	14	13	5	Oct-92	15	22	27
Sep-90	11	13	8	Nov-92	9	7	15
Oct-90	15	12	20	Déc-92	9	14	12
Nov-90	19	19	16	Jan-93	7	6	0
Déc-90	0	4	7	Fév-93	0	0	0
Jan-91	0	3	2	Mar-93	12	12	5
Fév-91	3	12	9	Avr-93	20	22	13
Mar-91	7	7	5	Mai-93	13	25	15
Avr-91	11	12	6	Jun-93	15	25	11
Mai-91	14	9	6	Jul-93	16	17	6
Jun-91	3	10	18	Aoû-93	9	12	8
Jul-91	9	10	12				
Aoû-91	20	9	11	TOTAL	501	531	460
Sep-91	15	16	15	moyenne	10.44	11.06	9.58
Oct-91	6	5	4	sd	5.43	6.33	6.61

FIG. 27 : Période d'activité et activité effective. Variations saisonnières. Moyenne sur l'ensemble des renards radio-pistés lors de suivis de 24 heures (printemps: N=5, été: N=4, automne: N=9; hiver: N=8).



La période d'activité change en fonction des saisons (Fig. 26, 27): elle s'allonge en hiver et se réduit en été (χ^2 d'ajustement à une distribution uniforme, $p < 0.001$). Par contre, l'activité effective est plus stable (χ^2 d'ajustement à une distribution uniforme, $p > 0.05$). En hiver, les renards allongent leur période d'activité: ils se mettent en route plus vite et rentrent plus tard. Mais, à cette même saison, ils se reposent plus au cours de la nuit. En été par contre, il n'y a presque pas de repos pendant la période d'activité (Fig. 26). Plus la période d'activité est longue plus le RPA est important ($r_s=0.68$, $p < 0.001$, $N=26$). Le repos pendant la période d'activité est constitué généralement de courtes phases (< 15 minutes: 40.6 %, 16-30 minutes: 20.5 %, 31-45: 13.6 %, 46-60: 8.4 %, > 60: 16.9 %). La figure 28 illustre deux suivis de 24 heures représentatifs du rythme d'activité des renards suivis par radio-pistage.

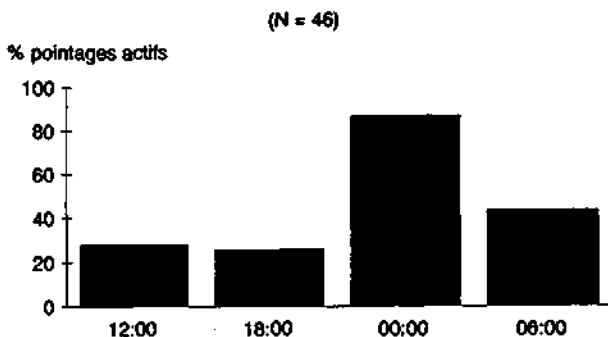
FIG. 28 : Deux illustrations du rythme d'activité sur 24 heures. ■ , repos; □ , activité; ↻ , changement de site de repos diurne.



B. Rythme d'activité des juvéniles

Les pointages des renardeaux munis de colliers-émetteurs montrent qu'ils sont déjà essentiellement nocturnes. La proportion de pointages actifs est significativement plus grande à minuit (40/46) qu'aux autres heures échantillonnées (06:00: 20/46, 12:00: 13/46, 18:00: 12/46, test de Fisher, $p < 0.001$; fig. 29).

FIG. 29 : *Activité des renards juvéniles. Pourcentages de pointages actifs lors de 4 localisations réparties régulièrement sur 24 heures.*



2.6. Comportement de chasse

Comme l'a relevé Artois (1989), on sait relativement peu de choses sur la manière dont le renard repère et capture ses proies, principalement par le fait que les techniques modernes comme le radio-pistage ne permettent pas de recueillir des données dans ce domaine. Si Macdonald (1980b) a bien décrit la technique de chasse du renard en quête d'invertébrés (lombrics en particulier), on possède peu d'informations sur la technique utilisée par le renard pour chasser les rongeurs. Lors de la chasse du renard, tous les sens sont utilisés mais l'ouïe aurait une importance particulière (Osterholm 1964, Burrows 1968, Lloyd 1980 *in* Artois 1989). La conformation de notre terrain d'étude nous a permis de réaliser un grand nombre d'observations de renards (voir la partie 1.3 de ce chapitre). Parmi celles-ci, 31 ont

été décrites plus précisément. Elle représentent 433 minutes d'observations ($\bar{x}=14$, min=2, max=48). Bien que ces descriptions soient en marge de notre problématique et demeurent plutôt qualitatives, nous avons souhaité les présenter dans un court chapitre en raison de leur caractère original. Dans le tableau 23, nous présentons les 12 observations de plus de 10 minutes que nous avons décrites.

TABL. 23 : Observations (durée > 10 minutes) de renards en exploration-chasse. n.d., non déterminé; *, le rongeur a été "levé" et poursuivi sur quelques mètres.

Individu	Date	Durée [min]	Surface	Marqua- ges	Invertébrés nb captures	Rongeurs		
						nb tentatives	temps affût	nb captures
F2	21/11/1989	33	5 ha	13	0	10	n.d.	2
F2	22/12/1989	30	0.8 ha	4	0	4	1'10"/n.d.	0
F10	10/10/1990	23	3.5 ha	5	0	0	-	-
F10	23/10/1990	42	5 ha	3	10	0	-	-
F12	03/04/1991	48	0.2 ha	n.d.	n.d.	0	-	-
F11	03/04/1991	34	1.5 ha	2	0	3	50"/1'12"/1'30"	1
F11	20/08/1991	30	8.5 ha	0	3	1	4-5"	0
F11	20/08/1991	25	3.3 ha	0	5	1	0" *	0
F11	20/08/1991	11	0.6 ha	0	quelques	0	-	-
F12	01/10/1991	24	2 m ²	0	n.d.	0	-	-
F27	28/06/1993	28	0.3 ha	0	30	0	-	-
Mâle ad.	21/12/1989	21	0.7 ha	0	0	0	-	-

Comme nous l'avons déjà mentionné (partie 1.3 de ce chapitre), nous avons qualifié d'exploration-chasse le comportement de recherche des proies. L'individu se déplace de manière généralement non rectiligne, la tête dirigée vers le sol. Il s'arrête fréquemment: à l'affût ou pour capturer une proie. Ce comportement peut être rapide: le renard se déplace alors essentiellement le museau collé au sol, en zig-zag, relevant la tête peu souvent ("il fait l'aspirateur"); dans ce cas, nous pensons que l'odorat a un rôle prépondérant. Le comportement peut aussi être lent: le renard se déplace calmement, il s'arrête fréquemment, les oreilles mobiles; l'ouïe est certainement ici le sens principalement utilisé. L'exploration-

chasse rapide semble être utilisée pour "sonder" des surfaces assez grandes dont l'animal ignore la qualité. Lorsqu'il est en zone riche en invertébrés (andains par exemple) ou en rongeurs (champ à nombreuses taupinières), il pratique plutôt le type lent.

La capture d'un rongeur nécessite généralement un affût plus ou moins long (Tabl. 23), qui se termine par un bond "propulsant le renard en l'air pour le faire atterrir sur la proie convoitée" (Artois 1989). Le renard mulote. Il est difficile à partir de nos observations d'estimer le succès de capture. La plupart des tentatives se soldent par un échec. Lorsque la proie est capturée, elle est soit consommée directement sur place soit emportée. Dans un cas, nous avons observé (Tabl. 23), une renarde tentant de rattraper un rongeur en fuite. Après quelques mètres, elle a renoncé, n'ayant aucune chance. A deux reprises, nous avons observé un individu creusant profondément pour atteindre une proie, un campagnol terrestre probablement.

Les insectes peuvent être consommés immédiatement ou après un court affût comme celui précédant l'extraction des vers de terre (Macdonald 1980b). On observe généralement distinctement le mouvement de déglutition. Des zones très favorables (vers de terre ou baies tombées au sol) peuvent être exploitées en continu pendant des périodes relativement longues (par exemple F12 dans une surface de 2 m², observée 24 minutes; tabl. 23).

Le marquage urinaire ou par défécation lors de l'exploration-chasse est observé de manière irrégulière (Tabl. 23). Plusieurs fois, nous avons constaté que les renards marquaient l'emplacement d'une capture ou tentative de capture, avant de quitter l'endroit. Le comportement de cache n'a pas été souvent observé: nous avons à une occasion surpris un renard transportant une volaille qui, dérangé dans sa progression par notre présence, a enfoui sa proie dans un talus de terre meuble. Lors d'un affût, nous avons observé une femelle (F25) présentant un renardeau mort-né, recherché au fond du terrier, à son jeune; celui-ci ne témoignant pas d'intérêt, la renarde a enterré la proie devant le terrier. La cache de proies par les adultes aux abords du terrier semble assez fréquente dans notre terrain (S. Meyer, comm. pers.).

3. Comportement social

3.1. Partage de l'espace

A. Recouvrement des domaines vitaux

Recouvrement des domaines vitaux de renards radio-pistés simultanément. Nous avons calculé le recouvrement entre deux domaines vitaux de deux manières: 1. en divisant la superficie commune aux deux polygones convexes par la superficie totale du plus petit polygone convexe (Litvaitis & Harrison 1989), 2. en faisant la moyenne des pourcentages de recouvrement (Geffen & Macdonald 1992). Nous avons séparé la femelle erratique (F11) des renards résidents. Parmi les résidents, nous avons distingué ceux dont les domaines vitaux ont en commun un terrier utilisé pour la reproduction durant l'année courante, de ceux n'ayant pas de terrier de reproduction en commun.

Nous n'avons pu que rarement suivre par radio-pistage deux renards de la même zone à la même saison, et ainsi nous n'avons que 9 cas d'intersections entre domaines vitaux saisonniers (Fig. 30). Le domaine de la renarde erratique recouvrait en grande partie celui de 2 autres femelles suivies aux mêmes saisons (F10, F12; tabl. 25). Elle avait d'ailleurs été capturée dans la zone commune aux 2 autres renardes.

Le recouvrement entre les domaines vitaux des renards résidents varie entre 0.1 et 59.1 respectivement 0.1 et 58.2 %, selon la technique de calcul (Tabl. 25). On note cependant une différence importante entre les renards dont les domaines vitaux englobent le même terrier de reproduction (F2-F3: terrier de la Tuilerie; F10-F12: terrier de la Biche) et ceux occupant des zones à terriers de reproduction différents. Dans le premier cas, le recouvrement est important (\bar{x} =50.5 ou 45.3 % selon la technique de calcul; tabl. 25). Cette situation s'est prolongée au-delà de la période de radio-pistage, comme l'indiquent les observations faites par la suite (Fig. 30), et n'est donc pas uniquement liée au fait qu'une des deux renardes était

subadulte. Lorsqu'il n'y a pas de terrier de reproduction commun, les domaines vitaux ne se recouvrent presque pas (\bar{x} =4.3 ou 3.9 %; tabl. 25). Le nombre de valeurs est trop faible pour que l'on puisse mettre en évidence une différence significative entre les groupes de renards (Test U de Mann-Whitney, $p > 0.05$; tabl. 25).

Par rapport aux autres domaines n'ayant pas de terrier de reproduction commun, ceux de M21 et F25 se recouvrent de manière relativement importante au printemps 1993 (formule de Geffen & Macdonald 1992: 12.1%; fig. 30). Ce recouvrement s'éloigne passablement de l'ensemble des autres recouvrements de cette catégorie (\bar{x} =2.6%, $sd=1.5$, $N=6$). Cette situation s'explique par l'existence de conditions particulières. Dans la zone fréquentée par les deux individus, on trouve l'Auberge de l'Assesseur. Entre avril 92 et mars 93, le tenancier de cette auberge a régulièrement déposé de la nourriture pour les renards sur sa terrasse. Nous avons observé plusieurs renards, dont M21 et F25 venir se nourrir à cet endroit. En été 1993, il n'y a plus eu de nourrissage et les domaines vitaux ont été plus distincts (4.4 % de recouvrement; fig. 30).

TABL. 25 : Recouvrement des domaines vitaux saisonniers (MCP) des renards subadultes/adultes radio-pistés. *N*, nombre d'intersections; *A*, selon Litvaitis & Harrison (1989); *B*, selon Geffen & Macdonald (1992).

Groupes	N	Recouvrement des domaines vitaux (%)							
		A				B			
		\bar{x}	sd	min	max	\bar{x}	sd	min	max
Résidents - Erratique	4	53.3	11.5	41.1	67.2	27.7	6.6	22.1	35.5
Résidents - Résidents	9	14.6	21.1	0.1	59.1	13.1	19.6	0.1	58.2
même terrier de reproduction	2	50.5	12.1	42.0	59.1	45.3	18.3	32.3	58.2
terrier de reproduction différent	7	4.3	4.1	0.1	12.7	3.9	3.9	0.1	12.1

FIG. 30 : Recouvrement des domaines vitaux (MCP) des renards subadultes/adultes munis de colliers-émetteurs: matrice de recouvrement [%] et représentation des polygones convexes. X, terrier de reproduction utilisé durant l'année concernée.

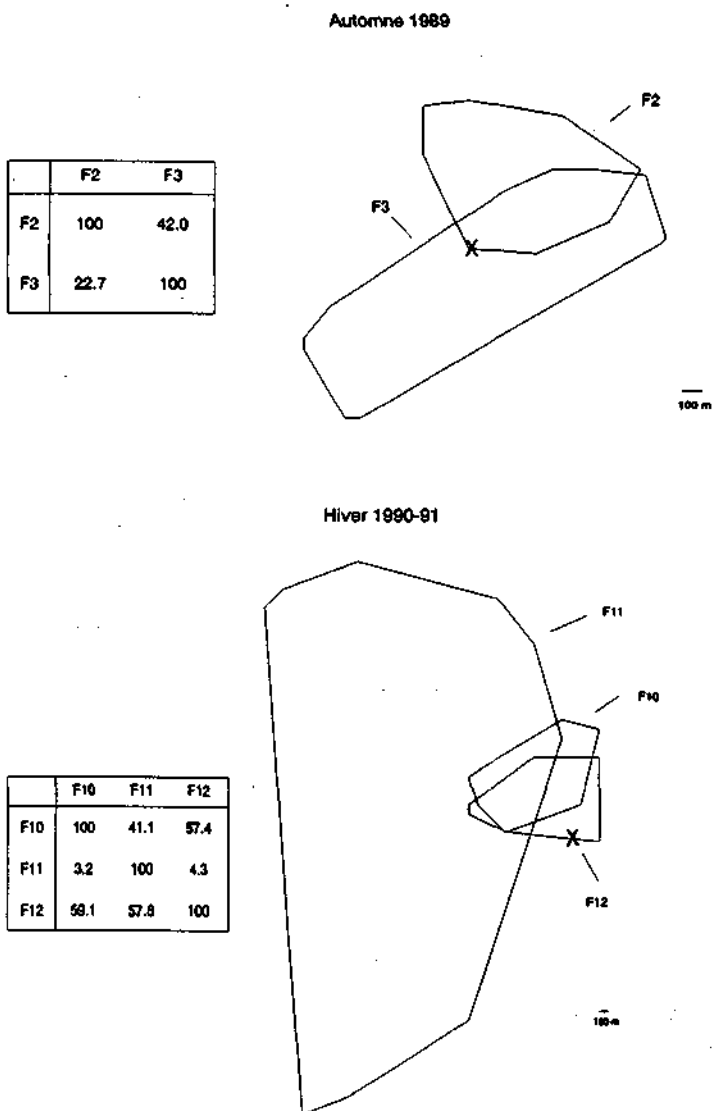
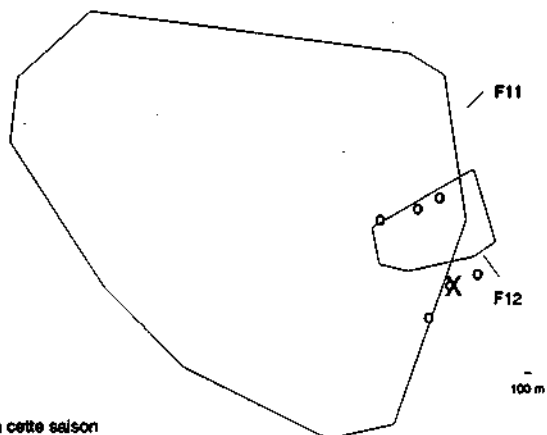


FIG. 30 : (suite)

Printemps 1991

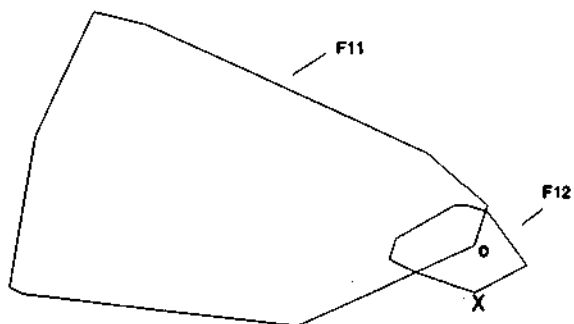
	F11	F12
F11	100	3.8
F12	67.2	100



o observations de F10 à cette saison

Eté 1991

	F11	F12
F11	100	3.3
F12	47.2	100

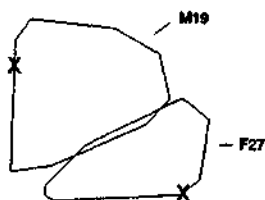


o observation de F10 à cette saison

FIG. 30 : (suite)

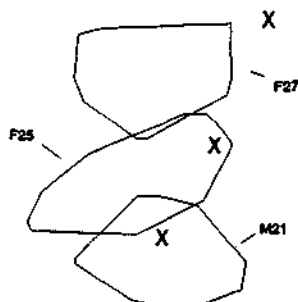
Automne 1992

	F27	M19
F27	100	2.2
M19	1.6	100



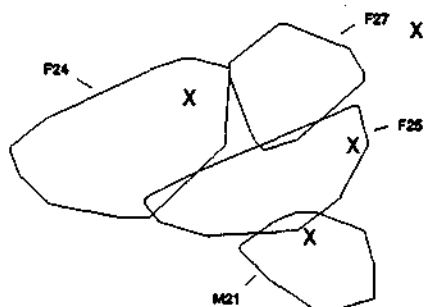
Printemps 1993

	F25	F27	M21
F25	100	2.4	11.6
F27	2.3	100	0.0
M21	12.7	0.0	100



Eté 1993

	F24	F25	F27	M21
F24	100	3.1	0.0	0.0
F25	4.3	100	2.6	3.3
F27	0.1	3.3	100	0.0
M21	0.0	5.6	0.0	100



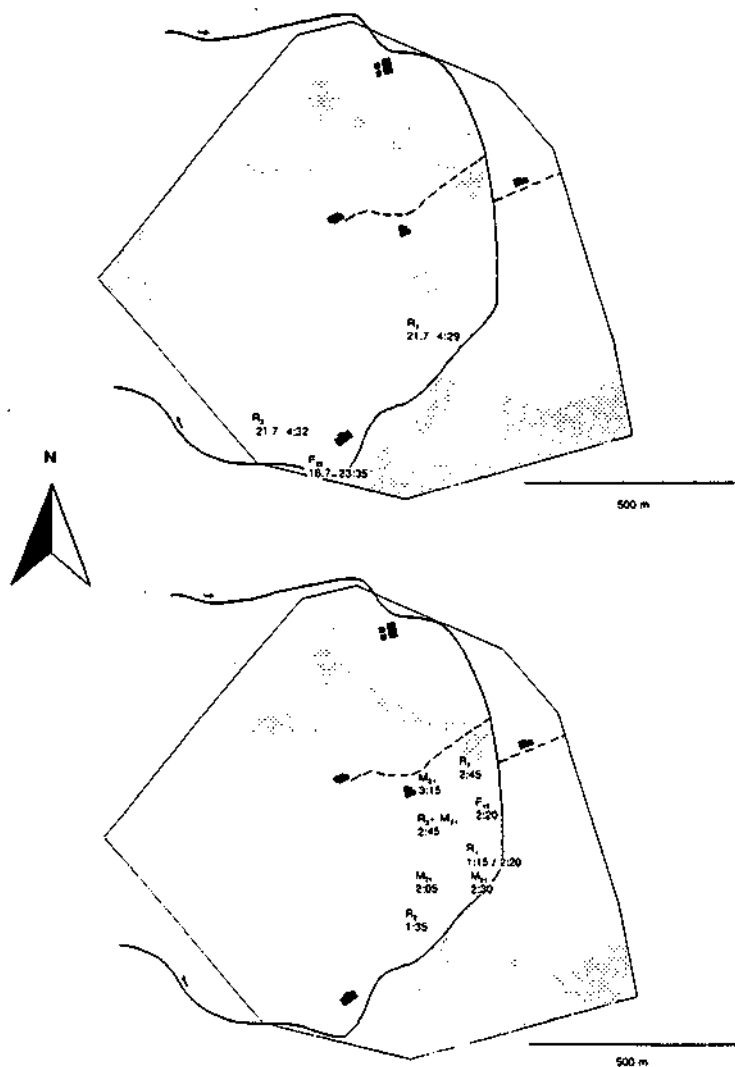
Autres renards observés dans les domaines vitaux des individus radio-pistés. Les tournées mensuelles d'observation au phare et les observations effectuées lors du radio-pistage nous ont permis de constater que les domaines vitaux des renards munis de colliers-émetteurs étaient partagés, au moins en partie, avec d'autres individus (Fig. 31). Le nombre d'observations d'autres subadultes/adultes par suivi de 24 heures a varié entre 0 et 10 (Tabl. 26). Ce nombre ne varie pas significativement d'une saison à l'autre (Kruskal-Wallis one-way ANOVA, $p > 0.05$), mais on notera cependant que c'est au printemps et en automne que nous avons effectué le plus d'observations. Lors d'un suivi, le nombre d'observations ne peut être assimilé au nombre de congénères partageant la zone: il est en effet probable que le même individu soit observé à plusieurs reprises (il est généralement difficile de distinguer les renards non-marqués). On peut cependant calculer pour chaque nuit un nombre minimum d'individus en tenant compte des observations simultanées, des éventuelles caractéristiques morphologiques relevées, voire des marques auriculaires observées.

TABL. 26 : *Nombre d'observations de subadultes/adultes supplémentaires dans les domaines vitaux des renards radio-pistés (suivis de 24 heures). N obs, nombre total d'observations; N sui, nombre de suivis.*

Saison	N obs	N sui	Nombre d'observations par suivi			
			\bar{x}	sd	min	max
Hiver	71	39	1.82	2.19	0	8
Printemps	104	35	2.97	2.01	0	7
Été	59	25	2.36	2.06	0	7
Automne	130	44	2.95	2.68	0	10

FIG. 31 : Exemple d'observations d'adultes supplémentaires dans le domaine vital d'un renard radia-pisté: M21 (été). A partir de ces observations, nous avons estimé que le domaine vital de M21 était partagé, au moins en partie, par 4 autres adultes au minimum (F15, F22, et 2 renards non marqués).

A., observations réalisées lors des tournées au phare de juillet 1993; B., observations réalisées lors du suivi de 6 heures (00:00-06:00) du 19.7.93; R, renard non-marqué; — trajet du parcours d'observation au phare; --- route; autres légendes, voir fig. 20.



Les tournées d'observation au phare fournissent une autre estimation du nombre d'individus présents dans un domaine vital: le nombre d'observations lors d'une tournée est, certes, plus faible mais chaque observation correspond à un individu; dans ce cas également, l'observation d'individus marqués permet d'affiner l'estimation. Ainsi, en général, les domaines vitaux des renards radio-pistés étaient occupés, au moins en partie, par 1 à 4 autres adultes (Tabl. 27). Dans certains cas, on a même observé jusqu'à 5 ou 6 individus supplémentaires (domaine vital de F12 avec observations de la femelle erratique; domaines vitaux de M21 et F25 avec la situation particulière de l'Assesseur décrite plus haut). Nous n'avons pas détaillé les résultats de l'automne et de l'hiver car ces deux saisons correspondent à la période de la dispersion caractérisée par une grande instabilité (mouvements des subadultes, impossible à différencier morphologiquement des adultes).

TABL. 27 : Individus adultes observés dans les domaines vitaux des renards équipés de colliers-émetteurs (printemps et été). N, nombre d'individus; f, femelle; m, mâle; i, indéterminé; *, situation particulière (cf texte).

Individu	saison	Phare		Suivis	
		N	individus	N	individus
F8	printemps 92	1	i	2	f, m
	été 92	-		2	f, m
F12	printemps 91	4	F10, F11, i, i	5	F10, F11, m, f, i
	été 91	3	F11, f, i	4	F10, F11, m, f
F19	été 91	-		3	m, f, i
	printemps 92	-		2	m, f
F24	été 93	2	F10, i	3	F10, m, f
F25	printemps 93	2	i, i	5*	M21, m "queue coupée", m, f, i "borgne Assesseur"
	été 93	-		3	i "borgne Assesseur"; i, i
F27	printemps 93	3	i, i, i	3	m, i, i
	été 93	2	m "cicatrice", i	2	i, i
M21	printemps 93	2	i, i	6*	F25, M11, M12, f, i, i
	été 93	3	F22, i, i	3	F15, m, f

B. Observations simultanées

Si plusieurs renards partagent la même zone, comme nous l'avons montré dans la partie précédente, les renards n'ont été que rarement observés ensemble. Comme Poulle (1991), nous avons considéré que deux renards étaient ensemble s'ils se trouvaient à moins de 100 m l'un de l'autre. Lors du radio-pistage, les renards munis de colliers-émetteurs ont été vus en compagnie d'autres individus dans moins de 15% des observations seulement (Tabl. 28). Cette proportion est un peu plus élevée pour les observations réalisées au terrier (23.1% contre 13.5% pour les autres milieux) mais la différence n'est pas significative (Test de Fisher, $p > 0.05$; tabl. 28). Il y a peu de différences entre saisons (Test de Fisher, $p > 0.05$; tabl. 28). Si l'on considère les observations *ad libitum* que nous avons pu faire, le pourcentage d'individus accompagnés est encore plus faible (environ 10%, tabl. 29); il n'y a pas de différence entre les observations au terrier et celles effectuées ailleurs (Test de Fisher, $p > 0.05$). Les observations de plus de deux individus sont rares (3 individus: 9.3%; 4 individus: 2.3%; tabl. 29). Dans la partie 3.2 de ce chapitre, nous détaillerons le comportement des renards observés ensemble.

TABLE. 28 : Nombre d'observations des renards subadultes/adultes radio-pistés, seuls ou accompagnés.

Saison	Terrier		Ailleurs	
	seul	accompagné	seul	accompagné
Hiver	6 (85.7 %)	1 (14.3 %)	182 (84.3 %)	34 (15.7 %)
Printemps	14 (66.7 %)	7 (33.3 %)	314 (87.2 %)	46 (12.8 %)
Été	0	0	276 (88.5 %)	36 (11.5 %)
Automne	20 (83.3 %)	4 (16.7 %)	404 (85.8 %)	67 (14.2 %)
TOTAL	40 (76.9 %)	12 (23.1 %)	1176 (86.5 %)	183 (13.5 %)

TABL. 29 : Observations ad libitum de renards subadultes/adultes .

Lieu	Individu seul	Plusieurs individus ensemble			
		2 ind.	3 ind.	4 ind.	total
Terrier	46 (90.2 %)	4	1	0	5 (9.8 %)
Ailleurs	627 (88.6 %)	72	7	2	81 (11.4 %)
		76 (88.4 %)	8 (9.3 %)	2 (2.3 %)	

C. Partage des sites de repos

Comme on vient de le voir, la proportion d'observations simultanées n'est pas plus importante au terrier qu'ailleurs. Cependant, il nous est rapidement apparu que les sites de repos, et les terriers en particulier, étaient souvent partagés par différents individus. Le radio-pistage n'a apporté que peu d'informations sur ce sujet, principalement parce que, comme nous l'avons déjà mentionné, nous n'avons eu que rarement l'opportunité de suivre plusieurs renards en même temps dans la même zone. Cette technique a tout de même permis de constater que les renards suivis pouvaient partager leur site de repos (terrier ou surface) avec un ou plusieurs autres individus (Tabl. 30). Ainsi F2 (femelle subadulte) et F3 (femelle adulte) ont été localisées à 3 reprises dans le même terrier en automne 1989. Ce partage de terrier s'est poursuivi au-delà de la période de radio-pistage, alors que F2 était adulte, comme en a attesté une observation des deux renardes se reposant côte à côte devant un terrier le 27 août 1990. F12 et F11 ont partagé une fois un terrier lors de leur période de suivi. Elles ont en outre été localisées au repos en surface à moins de 100 m l'une de l'autre à trois reprises

au printemps 1991. A quelques autres occasions, nous avons pu observer un ou plusieurs autres individus quittant ou rentrant dans le terrier occupé par le renard équipé du collier-émetteur, alors que dans quelques cas nous avons levé un (ou deux) renard(s) se reposant à proximité (≤ 100 m) de l'individu suivi (Tabl. 30).

TABL. 30 : Localisations d'individus munis de colliers-émetteurs suggérant un partage des sites de repos. Seuls les subadultes/adultes sont considérés.

	TERRIER				SURFACE		
	2 ind. à collier ensemble à l'intérieur	Ind. à collier à l'intérieur, autre(s) ind. entre(nt) ou sorte(nt)			2 ind. à collier à proximité l'un de l'autre	Autre(s) ind. à proximité d'un ind. à collier	
		1 autre ind.	2 autres ind.	3 autres ind.		1 autre ind.	2 autres ind.
Automne	3 (F2-F3)	3	4	1	-	-	1
Hiver	1 (F11-F12)	3	-	1	-	2	-
Printemps	-	3	-	-	3 (F11-F12)	3	-
Été	-	-	-	-	-	-	-

Les affûts que nous avons réalisés aux terriers, notamment au printemps et en été (élevage des jeunes), nous ont permis d'observer jusqu'à 4 adultes différents sur le site (Tabl. 31). Ainsi parmi 51 affûts où nous avons vu des adultes, 17 ont permis d'observer plus d'un individu. Cette proportion est plus importante que celles obtenues à partir des suivis et des observations *ad libitum* (respectivement 4/21 et 3/47, test de Fisher, $p < 0.05$; tabl. 31); cette différence illustre le fait que, tout en partageant un terrier, les renards sont rarement observés ensemble sur le site: ils le quittent ou le visitent l'un après l'autre (voir aussi la partie 3.2 de ce chapitre). Quoique souvent le sexe de l'individu n'ait pas pu être déterminé, nous avons pu mettre en évidence des associations mâle-femelle et des associations femelle-femelle (Tabl. 31). Au moins une observation ponctuelle nous permet de dire que le partage d'un site de

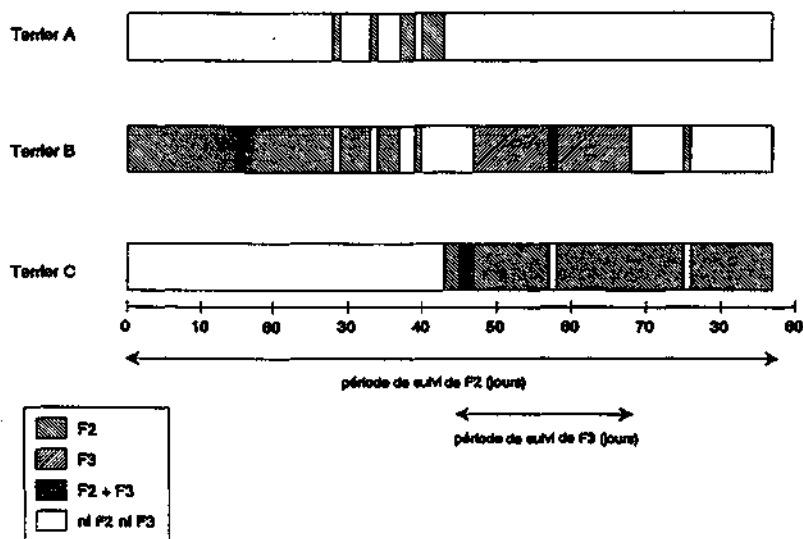
repos par deux mâles n'est pas exclu: le 14.1.93 nous avons capturé M21 au terrier après avoir sorti un autre mâle qui a effectué, sous nos yeux, un splendide saut par-dessus le filet! Ainsi, la tolérance dans les sites de repos semble assez grande, peut-être même entre individus n'ayant en commun qu'une petite partie de domaine vital: en été et automne 1992, la femelle F8 (après avoir perdu l'ensemble de ses jeunes, voir la partie 4.1 de ce chapitre) s'est régulièrement reposée dans un champ de céréales occupé également par les juvéniles/subadultes provenant du terrier de reproduction voisin.

TABL. 31 : *Observations de renards adultes effectuées au terrier. *, observations personnelles seulement.*

Nombre d'individus	Observations		
	Affûts	Suivis *	Observations <i>ad libitum</i>
1 individu	34	17	44
2 individus	13	4	3
femelle + femelle	1	1	1
mâle + femelle	5		
femelle + indéterminé	1	3	1
mâle + indéterminé	4	-	
indéterminé + indéterminé	2	-	1
3 individus	3	-	-
femelle + femelle + mâle	1	-	-
femelle + femelle + indéterminé	1	-	-
mâle + femelle + indéterminé	1	-	-
4 individus	1	-	-
femelle+femelle + mâle + indéterminé	1	-	-

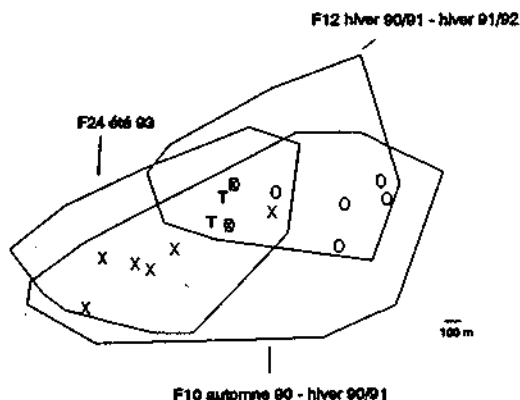
Les sites de repos peuvent donc être partagés par plusieurs individus. Le partage peut être simultané, deux individus (ou plus) occupant le site en même temps, ou échelonné comme l'a illustré le radio-pistage de F2 et F3 en automne 89: ces deux renardes ont utilisé régulièrement 3 terriers qu'elles ont fréquentés en même temps ou successivement (Fig. 32). De même, lors de nos piégeages en automne/hiver 1992-93, nous avons sorti 5 renards différents du même terrier (terrier des Combes: 23.9.92, fuite d'un mâle; 29.9.92, capture de F27; 14.1.93, capture de M21 et fuite d'un mâle - le même que 23.9.92! -; 28.1.93, capture de F25; 11.2.93, fuite d'une femelle).

FIG. 32 : Utilisation de 3 terriers par les femelles F2 et F3 radio-pistées simultanément pendant 24 jours en automne 1989.



Les renards se relayent également aux sites de repos de surface. Nous en avons une preuve indirecte par le suivi des femelles F10, F12 et F24. En effet, lorsque nous suivions F12 et F24, nous avons été surpris de constater que nos localisations de repos en surface correspondaient exactement à des sites utilisés par F10 auparavant. Ainsi, 5 sites de repos en surface déterminés lors du suivi de F10 en automne-hiver 90/91 ont été par la suite utilisés par la femelle F12 à l'occasion de 56 localisations durant l'année 91. En été 93, F24 (femelle adulte, fille de F10), a été localisée 26 fois au repos dans 8 sites déjà fréquentés par F10 deux ans auparavant (Fig. 33). Deux terriers de la zone ont été utilisés par les 3 individus (Fig. 33).

FIG. 33 : Sites de repos utilisés par la femelle F10 en automne et hiver 90/91 également utilisés par la femelle F12 en 1991 (O) et par la femelle F24 en été 1993 (X). Lors du suivi des deux dernières, F10 était toujours présente dans la zone mais n'était plus radiopistée (collier en panne). T, terrier.



3.2. Relations interindividuelles

A. Interactions

A partir des observations que nous avons réalisées et décrites personnellement (N=1470), nous présentons ici le comportement des renards observés ensemble (distance interindividuelle <100 m; tabl. 9). Les observations faisant intervenir des juvéniles ont été retirées de l'analyse, de manière à pouvoir mettre en évidence le comportement social des subadultes et adultes. Les résultats des affûts aux terriers de reproduction seront présentés dans la partie "coopération". Nous avons considéré qu'il y avait "interaction" entre les individus lorsque le comportement de l'un a influencé de manière perceptible le comportement de l'autre, selon la définition de McFarland (1990).

Interprétation des interactions. L'interprétation des postures lors d'interactions a été effectuée tenant compte des indications de Mech (1970), Labhardt (1980a) et Artois (1989). Nous avons ainsi considéré que les attitudes typiques d'un individu dominé étaient: oreilles rabattues vers l'arrière, cou à l'horizontale, queue entre les jambes, repliée sur le côté ou balayant le sol, allure "soumise". Un individu dominant étant identifiable par la tête haute et les oreilles relevées, la queue plutôt tendue voire dressée, et une allure "majestueuse". Lors de rencontres entre renards, nous avons observé à quelques reprises les deux individus se coucher sur le ventre face à face, probablement en signe de salut - cette attitude pouvant exprimer soit la crainte soit la menace (Artois *op. cit.*) -. Cependant, plus souvent, ce comportement a été adopté par l'individu dominé (comme en ont témoigné les autres caractéristiques de la posture); nous l'avons interprété comme un signe de soumission.

Observations au terrier. En plus des 7 observations simultanées de deux adultes réalisées *ad libitum* et à l'occasion de suivis (Tabl. 31), nos passages aux terriers nous ont permis de faire 3 observations de deux subadultes ensemble. Lors d'affûts effectués à des terriers n'étant pas utilisés pour la reproduction, nous avons vu une fois 3 adultes

(mâle/femelle/indéterminé, tabl. 31) et 2 fois 2 subadultes. Au total, nous avons donc 13 cas de renards observés ensemble à un terrier sans rapport avec l'élevage des jeunes. A 6 reprises, nous avons noté une interaction mais seulement 3 d'entre-elles ont pu être décrites. A deux occasions il s'agissait d'une rencontre entre un individu quittant le terrier et un individu déjà à l'extérieur: une fois un des individus a mis l'autre en fuite, la seconde fois, un des individus s'est aplati sur le sol en signe de soumission et les deux renards sont restés côte à côte plusieurs minutes avant que la scène ne se répète puis que le dominé quitte le site. La troisième interaction décrite consistait en une rencontre amicale entre un mâle et une femelle sur un terrier, suivie du passage d'un troisième individu. Les 7 cas sans interaction correspondent à des observations de renards se reposant côte à côte (5) ou d'individus observés quittant le terrier à quelques minutes d'intervalle (2).

Autres observations. Une fois les observations au terrier et celles faisant intervenir des juvéniles retirées, il nous reste 1282 observations de renards subadultes/adultes. Seules 11.8% d'entre-elles concernent des renards observés ensemble (Fig. 34). Lors de ces observations, nous n'avons pas relevé d'interaction entre les individus dans 54.4% des cas (Fig. 34; tabl. 32). Les renards, jusqu'à 4 individus, étaient alors à distance variable les uns des autres (Fig. 35). Dans plus de la moitié des situations, les individus pratiquaient l'exploration-chasse dans la même zone (47 cas sur 82). Dans 15% des cas, ils étaient au repos à proximité les uns des autres (7/82). Le solde des observations sans interaction concerne la pratique d'activités différentes (exploration-chasse/déplacement, exploration-chasse/repos, ...). Le plus haut pourcentage d'observations simultanées sans interaction est réalisé en automne, alors que plusieurs subadultes partagent encore le domaine vital familial (Tabl. 32). En hiver, par contre, les observations sans interaction sont plus rares (30% seulement). Au printemps et en été, le pourcentage est intermédiaire. Seule la différence entre automne et hiver est significative (Test de Fisher, $p < 0.05$; tabl. 32).

Seules 69 observations de renards avec congénères ont ainsi permis de relever une communication entre les individus. Il s'agissait toujours de situations faisant intervenir deux individus. Parmi celles-ci, nous avons distingué les interactions *sensu stricto* (*s.s.*) de situations dans lesquelles les renards pratiquaient la même activité de manière synchronisée

(Fig. 34; tabl. 32). Il s'agissait de cas où deux individus se déplaçaient l'un derrière l'autre en se suivant (11 cas sur 28), de renards en exploration-chasse côte à côte (11/28), ou fuyant côte à côte (6/28). Lors de ces observations, il nous a paru clair, que le comportement d'un individu avait une incidence sur le comportement de l'autre. Les individus pouvaient être très proches (souvent moins de 5 m; fig. 35).

FIG. 34 : Observations de renards décrites (sans les observations au terrier ni les observations faisant intervenir des juvéniles). Pourcentage de renards observés ensemble, pourcentage d'interactions et pourcentage d'interactions sensu stricto.

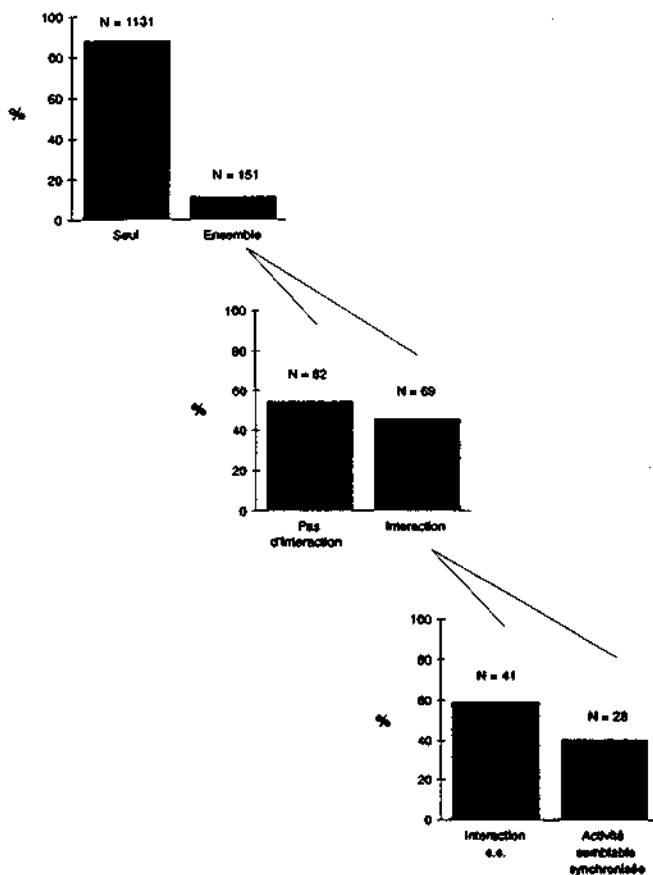
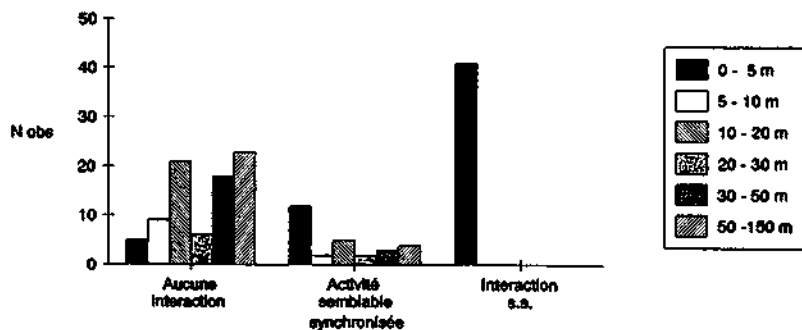


TABLE 32 : Comportement des renards observés (sans les observations au terrier ni les observations faisant intervenir des juvéniles).

Saison	Interactions			Aucune interaction
	Interactions <i>sensu stricto</i>	Activité semblable synchronisée	total	
Automne	15 (22.7%)	10 (15.1%)	25 (37.8%)	41 (62.2%)
Hiver	11 (55.0%)	3 (15.0%)	14 (70.0%)	6 (30.0%)
Printemps	9 (24.3%)	9 (24.3%)	18 (48.6%)	19 (51.4%)
Eté	6 (21.4%)	6 (21.4%)	12 (42.8%)	16 (57.2%)
total	41 (27.1%)	28 (18.5%)	69 (45.6%)	82 (54.4%)

FIG. 35 : Observations de renards ensemble (sans les observations au terrier ni les observations faisant intervenir des juvéniles). Distances entre individus.



Finalement, ce sont 41 interactions s.s. qui ont pu être décrites. Les individus étaient alors à moins de 5 m l'un de l'autre (Fig. 35). Outre les interactions indéterminées en raison de la distance d'observation et/ou de la rapidité de l'action, nous avons distingué 4 types d'activité (Tabl. 33): rencontre non agressive, rencontre agressive, jeu et accouplement. Le jeu représente 22.5 % des interactions s.s. Il a été observé surtout en automne (5 observations sur 15) et concerne probablement la plupart du temps des subadultes frères et soeurs. Mais nous avons aussi observé du jeu en hiver (2/11), il s'agissait alors probablement de jeu sexuel (les individus se "couraient"), ainsi qu'au printemps et en été (chaque fois une observation). Deux accouplements ont été observés, un le 26.1.93 et l'autre le 2.2.93. Dans les deux cas, il s'agissait de renards radio-pistés (F27 et M21). Les rencontres entre individus ont été les interactions s.s. les plus observées (24/41). Elles ne sont agressives qu'une fois sur 5 (Tabl. 33). Leur nombre est trop faible pour que l'on puisse comparer les saisons.

TABL. 33 : Types d'interactions s.s. observés (N=41). Sans les observations au terrier ni les observations faisant intervenir des juvéniles.

Saison	Rencontre		Jeu	Accouplement	Indéterminé
	non agressive	agressive			
Automne	6	2	5	-	2
Hiver	4	1	2	2	2
Printemps	5	1	1	-	2
Été	5	-	1	-	-
total	20 (50.0%)	4 (10.0%)	9 (22.5%)	2 (5.0%)	6 (2.5%)

Les séquences de comportements observées lors des rencontres sont résumées dans le tableau 34. Les rencontres non agressives peuvent débuter par une période "d'hésitation" où les deux renards se jaugent : arrêtés, ils semblent hésiter, humant l'air et appréciant le congénère. Six des 20 rencontres non agressives se sont soldées par le renoncement d'un des individus qui, soit est revenu sur ses pas, soit a dévié sa trajectoire. Dans 5 cas, un des individus a fait preuve immédiatement de soumission, l'autre pouvant l'ignorer, partir avec lui, ou aller le frôler ou le toucher. Dans 3 situations, une poursuite a été déclenchée par l'un des renards; deux fois elle s'est limitée à une ébauche (mouvement d'un des individus en direction de l'autre, et augmentation de l'allure de ce dernier). Finalement, 6 cas n'ont pas montré de hiérarchie claire (Tabl. 34). Les rencontres agressives ont été brèves, se terminant par le départ d'un des deux individus, sauf à une occasion où un des renards a fait preuve de soumission et les deux individus sont ensuite partis ensemble. On soulignera finalement que les contacts physiques entre individus ont été très rarement observés.

TABLE. 34 : *Comportements observés lors de rencontre entre individus adultes/subadultes (N=24). A, individu supposé dominant; B, individu supposé subordonné; X, Y, individu dont le rang n'a pas pu être établi; toi, totaux.*

Comportements		toi
Rencontre non agressive (avec ou sans hésitation)	B renonce / dévie sa trajectoire	6
	B se soumet	5
	→ A et B s'éloignent ensemble	
	→ B s'éloigne	
	→ A frôle B / touche le flanc de B → B reste → B s'enfuit	
	A poursuit B	3
	→ B s'éloigne → B s'enfuit	
X suit Y	2	
X frôle Y, le suit, puis s'éloigne	2	
X et Y s'évitent	2	20
Rencontre agressive	A et B se montrent les dents → B s'enfuit, poursuivi par A	1
	Lutte entre A et B → B s'éloigne	1
	→ B s'enfuit	1
	→ B se soumet, A et B s'éloignent ensemble	1

Dans quelques cas, les interactions observées entre deux renards marqués nous ont permis d'obtenir quelques informations sur la structure sociale dans un certain secteur. Ainsi le 3 juillet 1991, une interaction entre F10 et F12 nous a clairement indiqué que la première était subordonnée à la seconde, ces deux femelles se tolérant très bien comme l'ont montré des observations sans interaction le 3 juillet et le 11 novembre 91. A cette dernière occasion, les deux renardes et deux autres individus, probablement subadultes, ont exploité des baies tombées au sol dans la même haie (dans un cercle de 10 m env.), durant 30 minutes. Aucune interaction entre les deux femelles n'a été notée. Par contre, un des subadultes a tenté une approche de F12 mais a rapidement fait preuve de soumission (queue entre les jambes, cou horizontal et oreilles aplaties). Plus tard, une autre interaction entre un subadulte et F12 nous a confirmé son statut de dominant. A une autre occasion, une rencontre entre F3 et un mâle (18 août 1991) nous a permis de constater que le mâle était dominant.

B. Coopération

A l'occasion d'affûts réalisés aux terriers de reproduction, nous avons pu observer, (comme nous l'avons déjà mentionné, tabl. 31), jusqu'à 4 adultes différents lors du même affût. Notre objectif est de présenter ici le détail de ces observations. Il s'est avéré relativement difficile d'observer les adultes au terrier (affûts limités à la période diurne, possibilités d'observations limitées à certains terriers, présence épisodique et méfiance des adultes, difficulté à les différencier). Ainsi, nos observations sont fractionnaires et l'échantillonnage n'est pas aléatoire. Pour ces raisons, nous n'entreprendrons aucune comparaison chiffrée de nos résultats. Trente-cinq affûts nous ont permis de voir des adultes à un terrier de reproduction. A ces observations personnelles, nous avons ajouté les résultats de 5 affûts entrepris par d'autres membres du laboratoire permettant de préciser la situation à l'un ou l'autre terrier. Le détail de ces observations est résumé à l'annexe 3. Une carte des terriers de reproduction est présentée à la figure 38.

Observations. A de nombreuses reprises, nous n'avons vu qu'un adulte au terrier. Ainsi, après nos deux premières saisons de reproduction, nos résultats se limitaient à des observations de juvéniles en compagnie d'une femelle. A trois reprises, nous avons vu un

autre adulte. Le 4 avril 1990, un mâle a été observé visitant le terrier de la Rangée des Robert où se trouvaient une femelle et ses jeunes. Le 25 avril, deux adultes ont été observés sortir du terrier des Combes, un rentrant ensuite alors que les renardeaux sortaient pour téter le premier. Finalement, le 4 juillet 1990, la femelle F2 a été vue quitter le terrier voisin de celui de la Tourbière duquel une femelle et ses jeunes venaient de sortir. Nous n'avions alors pas d'évidence de coopération dans les soins à la descendance (Tabl. 35).

En 1992, en augmentant le nombre d'affûts et en ayant acquis de l'expérience dans l'observation, nous avons réussi à distinguer 3 adultes au terrier de l'Emposieu. Un seul y a cependant été observé avec les jeunes. Au terrier des Combes, nous avons pu différencier 3 adultes également. Par chance, l'un d'eux, la mère, était facilement identifiable à sa queue sectionnée aux deux tiers (elle sera capturée en septembre 92 et deviendra F27 "la vieille", en raison de ses incisives particulièrement usées). Les 3 individus se sont relayés au terrier, s'y rencontrant parfois. F27 a été observée donner la tétée, alors que l'autre femelle, qui s'est aussi occupé des jeunes (toiletage, surveillance), repoussait les juvéniles qui essayaient de téter. Cette femelle était apparemment subordonnée à F27 (lutte observée le 22 mai, signes de soumission notés le 23 mai) et au mâle (le toilette le 19 mai). Le mâle n'a jamais été observé s'occupant des jeunes, mais il alarmait lorsqu'il repérait l'observateur et par conséquent nous considérons qu'il participait à l'élevage de la portée. Cette même année, F10 a élevé deux juvéniles à la Petite Coronelle (tétée le 14 mai). A ce même terrier, une femelle et un mâle se sont succédé le 15 mai (la femelle a repoussé les tentatives de tétée, mais a joué avec les jeunes; le mâle surveillait la zone). Finalement, au Tuyau et à la Tuilerie ouest, un deuxième adulte a été observé. Au Tuyau, ce deuxième adulte est observé en train de livrer une proie le 12 mai, alors que F8 et ses jeunes étaient à l'intérieur; le sexe de cet individu n'a pas pu être déterminé. (Tabl. 35).

En 1993, nous avons concentré nos affûts principalement sur la Petite Coronelle. Cinq adultes y ont été observés. La situation a paru assez complexe. Trois femelles dont F10 et F24 (sa fille, capturée au même terrier en 1992) y allaitaient. F24 était subordonnée à F10 (soumission observée le 28 avril) et bien tolérée par cette dernière (les deux femelles sont parties ensemble le 28 avril). La troisième femelle allaitante n'est pas connue, elle a été

TABL. 35 : Nombre d'adultes observés aux terriers de reproduction. Ad., adultes; juv., juvéniles; n.d., non déterminé; p.o., pas d'observations; - , terrier non utilisé; * individu observé avant sa capture.

Année	Type d'observation	Terrier												
		Rangée des Robert	Combes	Biche	Petite Coronelle	Combe à la Biche Nord	Assesseur	Tuilerie	Bousset	Tuilerie ouest	Emposieu	Tuyau	Réservoir	
1990	Ad. observés au terrier	2 (m/D)	2 (f/f)	1 (D)	-	1 (D)	1 (D)	2 (F2/D)	-	-	p.o.	-	-	
	Ad. observés s'occupant des juv.	n.d.	1 (D)	1 (D)	-	1 (D)	n.d.	1 (D)	-	-	-	-	-	
1991	Ad. observés au terrier	1 (D)	p.o.	p.o.	-	-	p.o.	p.o.	1 (D)	-	1 (D)	-	-	
	Ad. observés s'occupant des juv.	1 (D)	-	-	-	-	-	-	1 (D)	-	1 (D)	-	-	
1992	Ad. observés au terrier	p.o.	3 (F27*/m/D)	-	3 (F10/m/D)	1 (D)	-	-	2 (f/f)	3 (m/f/f)	2 (F8/D)	-	-	
	Ad. observés s'occupant des juv.	-	3 (F27*/m/D)	-	3 (F10/m/D)	n.d.	-	-	1 (D)	n.d.	2 (F8/f)	-	-	
1993	Ad. observés au terrier	p.o.	-	-	5 (F10/F24/F31*/m/D)	-	-	-	1 (D)	1 (D)	-	3 (F25/QcA/f)	-	
	Ad. observés s'occupant des juv.	-	-	-	5 (F10/F24/F31*/m/D)	-	-	-	1 (D)	1 (D)	-	1 (F25)	-	

observée au terrier le 5 mai; à l'arrivée de F10, elle a été chassée par cette dernière. Un mâle et une quatrième femelle (capturée à fin mai, elle deviendra F31) ont aussi été observés à ce même terrier. Ces deux individus sont vus ensemble au terrier le 30 avril, ils se toléraient sans interaction hiérarchisée. Par contre F31 semblait subordonnée à F10 (interaction avec soumission et fuite de F31 le 28 avril). Le mâle a participé au nourrissage des jeunes: il a été observé lâchant une proie dans le terrier le 30 avril et régurgitant de la nourriture aux renardeaux le 18 mai. L'ensemble de ces adultes participaient donc à l'élevage des juvéniles. Cette même année, 3 adultes (dont F25) ont été observés au terrier du Réservoir. F25 a mis bas mais a perdu l'ensemble de ses jeunes. Durant la période où elle avait encore un juvénile, un adulte indéterminé a été observé entrer et sortir du terrier (alors qu'elle était à l'intérieur) le 5 mai. A d'autres terriers, nous n'avons pu observer qu'un seul adulte. (Tabl. 35).

Individus non coopérants. Le radio-pistage a permis de mettre en évidence le fait que certains des renards partageant, au moins en partie, la zone du terrier de reproduction n'y sont jamais observés. Ainsi, en 1991, F12 était radio-pistée dans la zone Coronelle-Biche et n'a jamais été localisée ni observée au terrier de la Biche occupé par une portée. De même, en 1993, F27 est radio-pistée dans la zone Combes-Combe à la Biche et ne s'est jamais déplacée jusqu'au terrier Tuyau Combe à la Biche Est. On relèvera que ces deux individus étaient âgés, et que F27 avait élevé des jeunes l'année précédente et s'était accouplé au printemps 93.

Synthèse. Nos observations montrent que les terriers de reproduction peuvent être occupés par un ou deux individus adultes, en plus de la portée. Selon les terriers, les adultes sont plutôt observés arrivant sur le site en fin de journée pour allaiter, apporter des proies ou surveiller la zone pendant que les renardeaux jouent sur le terrier. Au début (voir les observations de la Petite Coronelle en 1993, annexe 3), les juvéniles attendent l'arrivée d'un adulte pour sortir. Plus tard, ils sortent avant qu'un adulte n'arrive. Il semble rare que plusieurs adultes soient en même temps avec les jeunes. Souvent, nous n'avons observé qu'un adulte ou deux adultes se relayant. La mère (femelle alpha) semble dominer les autres femelles adultes observées au terrier (entre 1 et 4 femelles beta). Ces autres femelles participent à l'élevage, elles jouent avec les jeunes, les toilettent et surveillent la zone. Certaines ont été observées en train d'allaiter. Nous n'avons pas d'indications sur la hiérarchie

entre la mère et le père des renardeaux. A une occasion, une femelle beta a été observée toiletter un mâle: dans ce cas, le mâle devait être α . Mais, une autre fois, nous n'avons relevé aucune interaction hiérarchique entre un mâle et une femelle beta... Les mâles observés au terrier participaient à l'élevage, apportant de la nourriture et surveillant les alentours. Lorsqu'un adulte repère un danger, il fuit et alarme; il peut rester plusieurs minutes à proximité du terrier en criant. Jamais l'adulte ne se consacre physiquement à mettre les jeunes à l'abri. Certains des renards adultes résidents dans la zone du terrier de reproduction ne participent pas à l'élevage des jeunes.

4. Caractéristiques de la population

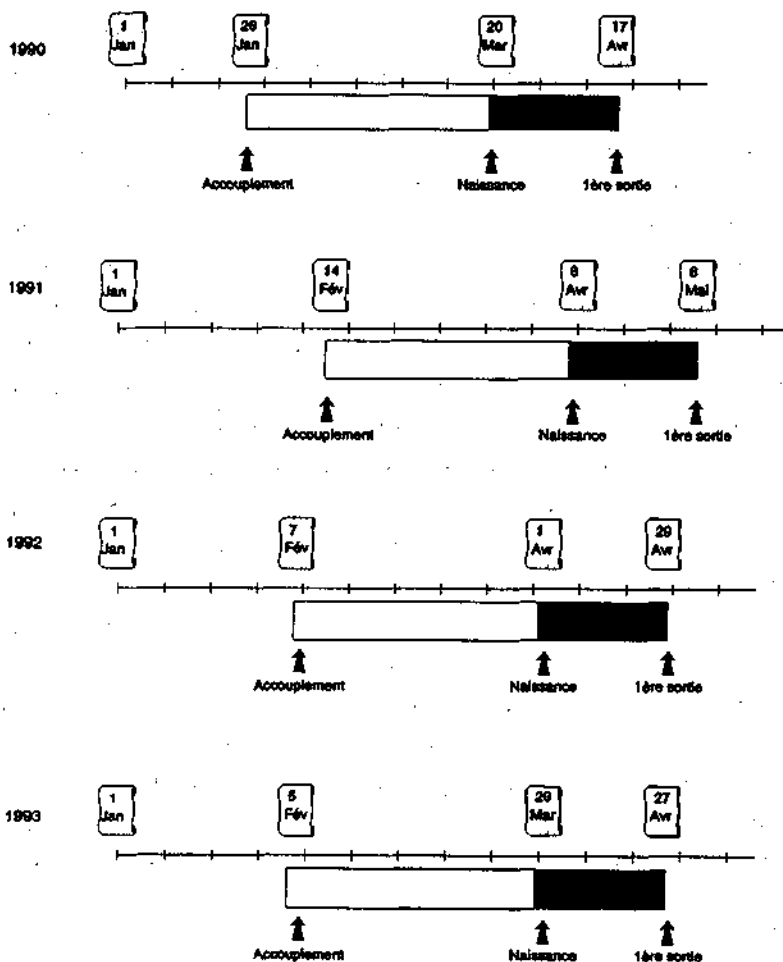
4.1. Reproduction

A. Calendrier

Rut, naissances et premières sorties. Notre contrôle hebdomadaire de tous les terriers connus dans la zone d'étude, nous a permis de déterminer la date des premières sorties de juvéniles à chaque terrier. La découverte d'indices de présence s'est échelonnée sur une durée variable (jusqu'à un mois) dépendant de la date de l'accouplement, mais aussi d'autres facteurs comme les conditions météorologiques (mauvaises conditions repoussant apparemment les premières sorties, par exemple), le nombre de jeunes (une famille de 7 juvéniles laissant plus vite des indices qu'une famille de 2) et la situation du terrier (traces moins visibles à un terrier situé dans le rocher, par exemple). Pour présenter le calendrier de la reproduction (Fig. 36), nous avons décidé de prendre comme référence la date de la première mise en évidence d'une émergence de juvéniles à un terrier. Cette sortie ayant lieu lorsque les jeunes sont âgés de 4 semaines environ (Artois 1989, Paratte 1989), nous avons soustrait 28 jours pour fixer la date approximative de la naissance. Finalement, la gestation durant en moyenne 53 jours (Smith 1939), la période du rut a été estimée en retranchant encore 53 jours à la date de naissance. On constate ainsi que le calendrier est relativement similaire d'une année à l'autre, le rut ayant lieu entre fin janvier et mi-février, les naissances à fin-mars/début avril, et les premières sorties entre le 17 avril et le 6 mai. Le pelage des juvéniles lors des premières observations nous a permis de vérifier qu'ils étaient bien âgés d'environ 4 semaines. En effet, ils étaient gris chocolat changeant pour le gris chamois, et la première de ces deux teintes est caractéristique des renardesux pendant le premier mois (Artois 1989). Les observations d'accouplement que nous avons faites en 1993 (F27 le 26 janvier, M21 le 2 février) confirment l'exactitude du calendrier proposé, sans malheureusement nous fournir des indications plus précises. Dans le premier cas, comme nous

l'avons déjà mentionné, F27 n'a pas élevé de jeunes en 1993. Dans le second cas, la reproduction dans la zone fréquentée par M21 est restée assez mystérieuse (jeunes à la Souriche mais ayant très rapidement déménagé).

FIG. 36 : Calendrier de la reproduction pour chacune des 4 années de notre travail estimé à partir de la date de la première observation de juvéniles au d'indices de juvéniles à un terrier. La date approximative des naissances a été obtenue en retranchant 28 jours, celle du rut en retirant encore 53 jours.



Suivis des familles. Les familles ont pu être suivies durant une période variable selon les années et les sites choisis par les renards pour abriter leur descendance. Parfois, la famille a quitté très vite le terrier de mise bas (déjà 8 jours après la première sortie des jeunes à la Tuilerie en 1990 et 17 jours après les premiers indices de juvéniles aux Combes en 1991), alors que d'autres fois les jeunes ont pu être observés au terrier jusqu'à l'automne (Assesueur en 1992, Emposieu en 1993, par exemple). Chaque année à mi-juillet, la plupart des familles s'étaient déplacées (8 familles/11 en 1990, 10/10 en 1991, 9/13 en 1992, 6/11 en 1993); ces mouvements ont lieu généralement après des dérangements fréquents sur le site (bétail ou homme).

B. Natalité

De 1990 à 1993, nous avons recensé respectivement 11, 10, 13 et 11 familles de renards sur l'ensemble de notre terrain. Cette distribution n'est pas différente d'une distribution uniforme (χ^2 d'ajustement = 0.42, d.f. = 3, $p > 0.05$). Le nombre total de jeunes dénombrés était respectivement 46, 30, 43 et 43. Nous avons compté de 2 à 7 renardeaux par famille ($\bar{x}=3.98$, $sd=1.54$, $min=1$, $max=7$); il n'y a pas de différence entre les années (Kruskal-Wallis one-way ANOVA, $p > 0.05$; tabl. 36). La reproduction a donc été stable durant la durée de notre étude.

TABL. 36 : Nombre moyen de renardeaux par famille. *N ren*, nombre total de renardeaux, *N fam*, nombre de familles.

Année	N ren	N fam	Nombre de renardeaux par famille			
			\bar{x}	sd	min	max
1990	46	11	4.60	1.51	2	7
1991	30	10	3.75	1.39	2	6
1992	43	13	3.58	1.38	2	7
1993	43	11	3.91	1.81	1	7

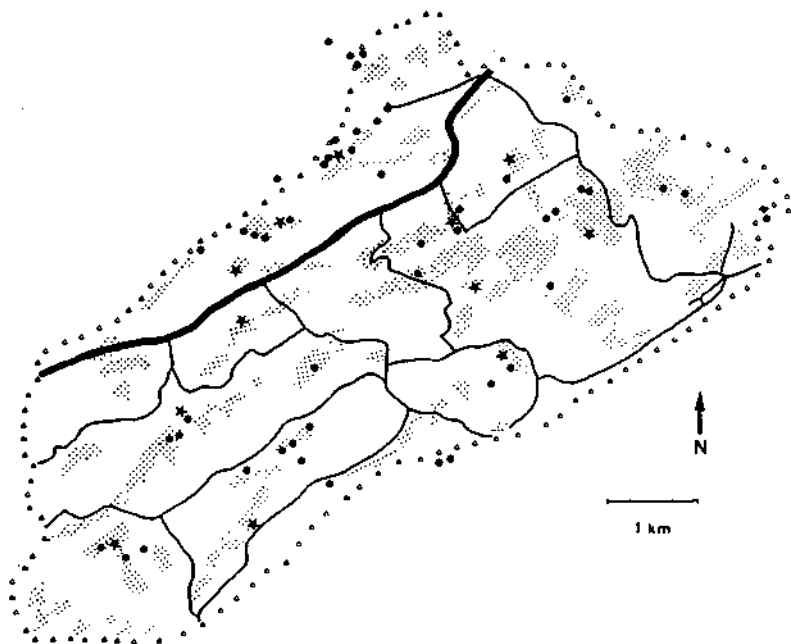
C. Sites de reproduction

Etude détaillée des sites utilisés en 1990. A la fin de la période de reproduction 1990, nous avons procédé à une analyse détaillée des terriers choisis pour la reproduction et les avons comparés aux autres terriers de la zone (Meia & Weber 1992). Nous présentons ici les résultats de cet examen. Pour chaque terrier, nous avons relevé :

1. le type de milieu. Quatre types ont été distingués: forêt, pâturage boisé, pâturage, et prairies engraisées. Pour la forêt nous avons fait deux catégories: forêt et lisière de forêt.
2. le type de substrat. Les différentes possibilités étaient: a) terrier creusé dans la terre autour de racines d'épicéa par le blaireau ou le renard ("Racines d'épicéa"); b) terriers creusés dans la terre nue ("Terre"); c) terrier situé dans le rocher ("Rocher"); d) terrier situé dans des accumulations de débris d'origine humaine: pierre, bois, déchets combustibles en tout genre, ... ("Débris"); e) combinaison de ces 4 catégories: par exemple: terrier avec certaines entrées dans la terre autour de racines d'épicéa et d'autres dans la terre nue ("Racines d'épicéa/Terre").
3. Le nombre d'entrées: N.
4. La distance séparant le terrier de la route la plus proche : D_R .
5. La distance séparant le terrier de l'habitation la plus proche: D_H .
6. La distance séparant un terrier de son plus proche voisin (terriers de reproduction seulement): D_T .

Au printemps 1990, le nombre de terriers régulièrement utilisés par le renard dans notre zone d'étude était de 62. Douze parmi eux (19.4%) ont été utilisés pour la reproduction par 11 familles de renards, une famille s'étant déplacée dans un autre terrier une semaine après la première sortie des jeunes. En comptant un seul terrier pour cette famille, la densité de terriers était alors de $1.88/\text{km}^2$ et celle des terriers de reproduction de $0.33/\text{km}^2$ (Fig. 37).

FIG. 37 : Situation des terriers de reproduction et des autres terriers dans la zone d'étude au printemps 1990. ———, route principale; ———, route secondaire; $\Delta\Delta\Delta$, limites du terrain d'étude; *, terrier de reproduction; • autre terrier; en pointillé, zones boisées.



Six des terriers utilisés pour la reproduction en 1990 étaient situés en forêt (à une distance de la lisière comprise entre 10 et 80 m), 3 étaient situés juste sur une lisière de forêt et 3 dans des pâturages boisés. Cette répartition n'est pas différente de celle des autres terriers (Test de Fisher, $p > 0.05$; tabl. 37). Si l'on compare le nombre observé de terriers dans les différents milieux du terrain d'étude au nombre attendu de terriers dans ces milieux (calculé à partir du pourcentage de ces milieux dans la zone d'étude), on note une nette préférence pour les zones boisées: forêts et pâturages boisés (Tabl. 38).

TABL. 37 : Comparaison de la situation des terriers de reproduction et des autres terriers (données de 1990). n.s., non significatif.

Milieu	Terriers de reproduction (N=12)	Autres terriers (N=50)	Test de Fisher
Forêt	6 (50%)	17 (34%)	n.s.
Pâturage boisé	3 (25%)	25 (30%)	n.s.
Pâturage	0 (0%)	3 (6%)	n.s.
Lisière de forêt	3 (25%)	5 (10%)	n.s.

TABL. 38 : Comparaison du nombre observé (obs.) et du nombre attendu (att.) de terrier dans chaque milieu en 1990. Le nombre attendu est calculé à partir du pourcentage de chaque milieu dans la zone d'étude.

Milieu et importance [%] dans la zone d'étude	Terriers de reproduction (N=12)			Autres terriers (N=50)		
	obs.	att.	test binomial	obs.	att.	test binomial
Forêt (20.1%)	9	2	p < 0.05	22	10	p < 0.05
Pâturage boisé (25.2%)	3	3	n.s.	25	13	p < 0.05
Pâturage (31.9 %)	0	4	p < 0.05	3	16	p < 0.05
Prairie engraisée (22.8%)	0	3	n.s.	0	11	p < 0.05

La plupart des terriers utilisés en 1990 (57.1%) appartenait à la catégorie "Racines d'épicéa/Terre"; la proportion d'autres terriers dans cette catégorie était plus faible (Test de Fisher, $p < 0.05$). Les autres substrats rencontrés étaient: "Rocher/Terre", "Débris", et "Racines d'épicéa" (Tabl. 39). Deux des terriers de reproduction étaient un complexe de deux terriers utilisés simultanément par la famille et situés respectivement à 30 m (Tourbière) et 80 m (Bousset) l'un de l'autre (ceci explique le $N=14$ dans le tableau 39). Tous les terriers de reproduction avaient 4 entrées ou plus ($4 \leq N \leq 48$) alors que 72% des autres terriers avaient moins de 4 entrées. Le nombre d'entrée est ainsi plus grand pour les terriers de reproduction que pour les autres terriers (Test U de Mann-Whitney, $p < 0.05$). Le nombre d'entrées dépend du substrat: on trouve plus d'entrées lorsqu'il est possible de creuser ("Racines d'épicéa/Terre", "Rocher/Terre"), alors que les terriers situés dans les "Racines d'épicéa" et dans le "Rocher" ont moins d'entrées (Kruskal-Wallis one-way ANOVA, $p < 0.05$).

TABL. 39 : Comparaison du substrat des terriers de reproduction et des autres terriers (données de 1990). n.s., non significatif.

Milieu	Terriers de reproduction (N=14)	Autres terriers (N=50)	Test de Fisher
Racines d'épicéa	1 (7.1%)	19 (38%)	$p < 0.05$
Rocher	1 (7.1%)	16 (32%)	n.s.
Racines d'épicéa / Terre	8 (57.2%)	9 (18%)	$p < 0.05$
Rocher / Terre	1 (7.1%)	2 (4.0%)	n.s.
Débris	3 (21.5%)	2 (4.0%)	n.s.
Rocher / Débris	0 (0%)	1 (2.0%)	n.s.
Racines d'épicéa / Rocher	0 (0%)	1 (2.0%)	n.s.

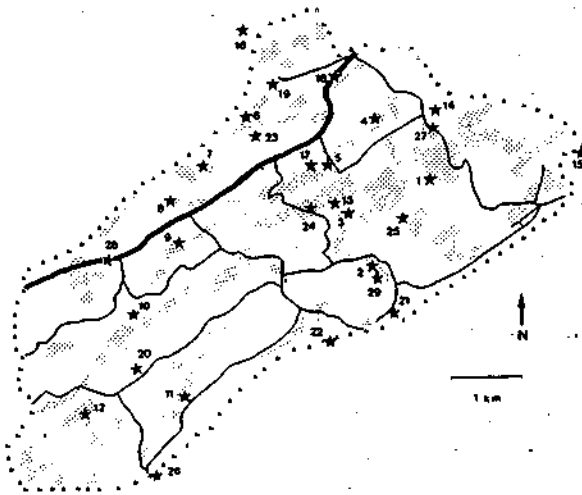
Comme la figure 37 l'illustre, les terriers de reproduction ne sont pas distribués régulièrement dans notre zone d'étude mais plutôt au hasard. Pour tester cette distribution, nous avons utilisé les plus courtes distances entre terriers de reproduction (D_T). Les valeurs observées ont été comparées avec des valeurs attendues, obtenues par un programme de simulation qui place 12 points au hasard (avec la même probabilité pour chaque unité de surface) dans la surface correspondant à notre terrain d'étude. La simulation a été répétée 1500 fois. Aucune différence significative n'a été mise en évidence par cette comparaison (Test U de Mann-Whitney, $p < 0.05$). Les terriers de reproduction sont situés parfois très près d'habitations ($125m \leq D_H \leq 900m$) ou de routes ($50m \leq D_R \leq 750m$); il n'y a pas de différence entre les terriers de reproduction et les autres terriers (Test U de Mann-Whitney, $p > 0.05$).

En 1990, les premiers signes d'occupation d'un terrier par une famille ont été trouvés le 17 avril. Huit familles ont déménagé entre le 16 mai et le 12 juillet, suite à un dérangement répété dû au bétail ou à l'homme. Une seule des familles s'est déplacée dans un terrier connu (situé à 1 km du terrier de naissance), les autres ont été vues dans la zone mais le nouveau site utilisé par la famille n'a pas été trouvé. Neuf des 12 terriers utilisés en 1990 ont aussi été utilisés en 1986, 87, 88, 89, 91, 92, ou 93 (Tabl. 40).

TABLE. 40 : Terriers utilisés pour la reproduction en 1990 également utilisés en 1986-88 (d'après Paratte 1989) en 1989 (d'après Meia & Weber 1992) et en 1991-93. *, terrier utilisé après un déménagement.

Terrier	1986 (N=6)	1987 (N=9)	1988 (N=3)	1989 (N=11)	1990 (N=12)	1991 (N=11)	1992 (N=14)	1993 (N=12)
Combes	xxx	xxx		xxx	xxx	xxx	xxx	
Assesseur				xxx	xxx	xxx	xxx	
Biche		xxx			xxx	xxx		
Tourbière	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx			
Bousset					xx*	xxx		
Brandt Nord	xxx	xxx			xxx			xx*
Brandt Sud					xxx	xxx	xxx	xxx
Emposieu de la Puce				xxx	xxx	xxx	xxx	xxx
Rangée des Robert	xxx				xxx	xxx	xxx	xxx

FIG. 38 : Terriers utilisés pour la reproduction. A, artificiel; D, débris; Ra, racines d'épicéa; Ro, rocher; T, terre; *, terrier utilisé après un déménagement; légendes de la carte, voir fig. 37.



No Terrier	Substrat	1990	1991	1992	1993
1 Combes	Ra + T	xxx	xxx	xxx	
2 Assesieur	Ra + T	xxx	xxx	xxx	
3 Biche	Ra + T	xxx	xxx		
4 Combe à la Biche Nord	Ro + T	xxx			
5 Combe à la Biche Ouest	Ro	xxx			
6 Tourbière	Ra + T / D	xxx			
7 Bousset	Ra / D	xx*	xxx		
8 Brandt Nord	Ra + T	xxx			xx*
9 Brandt Sud	D	xxx	xxx	xxx	xxx
10 Chaux d'Abel	Ra + T	xxx			
11 Emposieu de la Puce	Ra + T	xxx	xxx	xxx	xxx
12 Rangée des Robert	Ra + T	xxx	xxx	xxx	xxx
13 Coronette	Ra + T		xx*		
14 Combe à la Biche Est	D		xxx		
15 Cirque	Ro		xxx	xxx	xxx
16 Petite Chaux d'Abel	Ro		xxx		
17 Petite Coronelle	Ra			xxx	xxx
18 Tuyau	A			xxx	xxx
19 Tuilerie Ouest	Ro			xxx	xxx
20 Combe du Pélu	D			xxx	
21 Ferme de l'Ours	D			xxx	
22 Mont Rossel Est	Ro			xxx	
23 Chapelle	Ra			xxx	
24 Tas de Bois	D			xx*	
25 Réservoir	Ro				xxx
26 Puce	Ro				xxx
27 Tuyau Combe à la Biche Est	A				xxx
28 Tuyau Chaux d'Abel	A				xxx
29 La Souriche	Ra + T				xxx
Nombre de terriers utilisés		12	11	14	12
Nombre de familles		11	10	13	11

Sites utilisés en 1991, 1992 et 1993. Durant les années suivantes, la situation n'a pas été notablement différente de celle que nous venons de présenter pour 1990. Sur l'ensemble de notre période d'étude, 29 terriers ont été utilisés pour la reproduction (Fig. 38). Nous relèverons que, globalement, la proportion de terriers situés dans le substrat "Racines d'épicéa/Terre" a diminué (10 cas sur 31 substrats, 32.3%) au profit de terriers situés dans le rocher (7/31, 22.6%) et même de canalisations en béton placées sous une route ("tuyaux", 3/31, 9.7%). Nous aurons l'occasion de discuter ces quelques différences dans le chapitre 5.

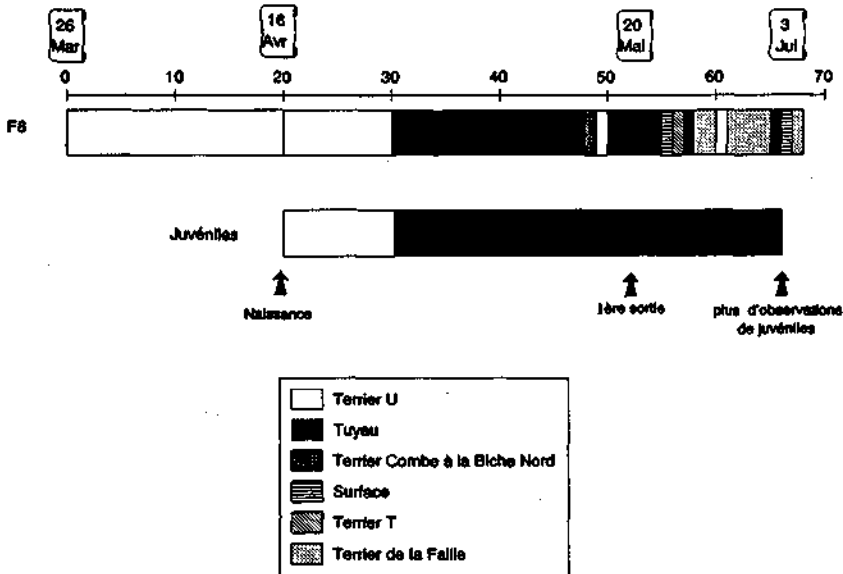
D. Comportement et âge des femelles reproductrices

Comportement des femelles reproductrices. Seules deux des renardes équipées d'un collier-émetteur ont eu des jeunes durant leur période de radio-pistage: F8 en 1992, et F25 en 1993. Bien qu'aucune de ces deux femelles n'ait pu mener sa portée au-delà du mois de mai, nous présentons ici quelques aspects de leur comportement à la période de la mise bas. Bien que ces deux femelles étaient primipares, leur comportement nous paraît assez représentatif de celui de l'ensemble des femelles reproductrices. L'activité de ces deux femelles s'est en effet modifiée durant les mois d'avril et mai. Après avoir utilisé différents sites pour leur repos diurne, comme l'ensemble des renards radio-pistés (voir la partie 2.3 de ce chapitre), elles ont été localisées tous les jours dans le même terrier dès le 26 mars 92, respectivement le 27 mars 93 (Fig. 39, 40).

Le 16 avril 92, lors d'un suivi de 24 heures (suivi No 9, annexe 3), F8 n'a pas quitté la zone du terrier, ne sortant qu'à deux courtes occasions, entre 20h45 et 22h00 puis entre 1h15 et 2h00. Il est très probable qu'elle venait de donner naissance à ses renardeaux, comme nous l'a confirmé par la suite la date de leur première sortie (le 20 mai). Cette renarde a transféré ses jeunes dans un autre site la nuit du 26 au 27 avril, choisissant alors un tuyau sous la route principale La Ferrière - Les Breuleux (terrier No 18; fig. 38). Elle y a passé toutes les journées, avec ses jeunes, jusqu'au 14 mai. Durant la nuit, elle quittait le terrier mais y revenait régulièrement, comme nous l'avons observé lors des suivis des 28/29 avril et 11/12 mai. A partir du 15 mai, elle a commencé à utiliser d'autres sites pour son repos

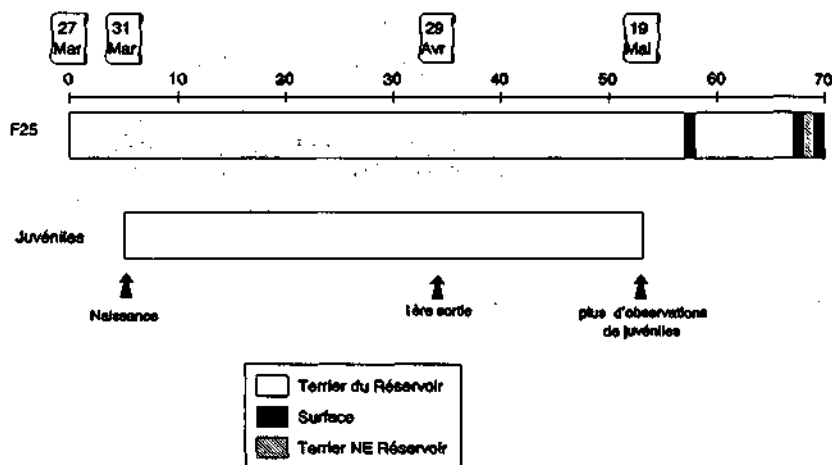
diurne (Fig. 39). Elle gagnait alors le terrier à la nuit tombante, comme nous l'avons fréquemment observé pour d'autres femelles lors de nos affûts (voir la partie 3.2 de ce chapitre). La première sortie des jeunes a été observée le 20 mai. Le 24 mai déjà, nous avons observé le cadavre d'un des 3 renardeaux qui venait d'être heurté par une voiture. Un de ses frères/soeurs était en train de se nourrir sur le cadavre. Le 26 mai, la même scène est observée. Le troisième juvénile est capturé et marqué le 3 juin (M8). Il ne sera plus observé par la suite, et il est vraisemblable qu'il ait subi le même sort que ces frères/soeurs. En effet, dès le suivi des 11/12 juin, F8 a montré un comportement nocturne "standard", indépendant de tout terrier; elle a été observée à de nombreuses reprises, sans juvénile.

FIG. 39 : Caractéristiques de la reproduction de F8 en 1992 : calendrier et utilisation des terriers.



Le 31 mars 1993, lors d'un suivi de 6 heures, F25 rentrait au milieu de la nuit dans le terrier du Réservoir. Entre le 26 mars (moment de son installation au Réservoir) et cette date, elle a vraisemblablement donné naissance à deux juvéniles. Une nouvelle fois, la date de la première sortie concorde bien avec ce calendrier: F25 est observée sur le terrier avec un juvénile le 29 avril. Durant toute cette période, comme F8, elle est rentrée au terrier durant la nuit, ce que ne font jamais les autres renards (voir la partie 2.3 de ce chapitre). Nous supposons que cette femelle n'avait pas de lait : lors de nos affûts, elle n'a jamais allaité et elle ne paraissait pas avoir les mamelles développées. Le 4 mai, nous l'avons vue présenter un cadavre de renardeau mort-né à son jeune, sur le terrier. Le 19 mai, F25 est observée sur le terrier, sans juvénile. Par la suite, elle n'est plus revenue au terrier durant la nuit et a été localisée pendant la journée à d'autres sites de repos (Fig. 40).

FIG. 40 : Caractéristiques de la reproduction de F25 en 1993 : calendrier et utilisation des terriers.



Age des femelles reproductrices. Les femelles marquées qui se sont reproduites, nous fournissent quelques indications sur l'âge des reproducteurs. F8 entré dans sa deuxième année lorsqu'elle a mis bas en 1992; elle avait été capturée juvénile à la Combe à la Biche Nord en mai 1990. F25 était primipare en 1993, puisqu'elle avait été capturée juvénile à l'Assesseur en 1992. Deux autres femelles marquées ont eu des jeunes: F10, capturée subadulte en 1990, était la mère des juvéniles de la Petite Coronelle en 1992 et 1993. Nous supposons, mais n'avons pas d'observation pour le prouver, qu'elle était également la mère de la famille de la Biche en 1991. F15, capturée juvénile en 1991 à l'Assesseur, s'est reproduite en 1992 à la Ferme de l'Ours. Nous ignorons si elle s'est reproduite en 1993. Finalement, on rappellera que F27 était la mère des jeunes des Combes en 1992, alors qu'elle était âgée de 5-6 ans. En 1993, elle s'est accouplée mais n'a pas eu de jeunes.

4.2. Dispersion

Dans cette partie, nous considérerons comme dispersant un individu ayant quitté le terrain d'étude. Cette décision a été motivée par deux constatations. D'une part, nous n'avons jamais réobservé, après la période de dispersion, un renard marqué alors qu'il était juvénile à une distance de plus de 2 km de son terrier de naissance. D'autre part, l'existence d'une possibilité de dérive des domaines vitaux (voir la partie 2.1 de ce chapitre) rendait délicate l'interprétation d'un déplacement sur une courte distance.

A. Pourcentage d'individus dispersant

La plupart des renards marqués alors qu'ils étaient juvéniles n'ont pas été revus au-delà du mois de décembre (annexe 1), à l'image de F16 (capturée juvénile à la Biche le 16 juin 91) réobservée à 8 occasions jusqu'au 18.12.91 puis plus jamais, ou de M14 (capturé juvénile le 18.6.92 à la Tuilerie Ouest) vu 16 fois jusqu'au 4.11.92 puis plus jamais. Il n'est pas possible d'affirmer que tous les renards non réobservés ont dispersé. Certains se sont peut-être maintenus dans des zones que nous fréquentions moins. Cependant, notre effort de terrain étant soutenu et les réobservations assez nombreuses, il est probable que la majorité

d'entre-eux l'ait fait. Le tableau 41 présente le pourcentage d'individus revus après la période de dispersion (nous avons admis qu'elle s'achevait au début du rut, à fin janvier; fig. 36). Ces valeurs ne sont qu'indicatives puisqu'elles dépendent de notre effort de piégeage et d'observation. On peut cependant affirmer que seule une partie des femelles et des mâles disperse. Apparemment, la dispersion concerne plus les mâles que les femelles. En effet, les années où nous avons capturé des juvéniles des deux sexes, le pourcentage de femelles restant dans la zone était toujours plus élevé (différence significative en 1992; test de Fisher, $p < 0.05$). On relèvera que deux mâles de la même portée peuvent rester (M11 et M12, tous deux capturés à l'Assesseur en 1992) et partager au moins en partie la même zone (respectivement 5 et 3 observations après la période de dispersion dans la zone de l'Assesseur).

TABL. 41 : Renards marqués alors qu'ils étaient juvéniles ou subadultes toujours présents dans la zone après la période de dispersion. juv., juvéniles.

Année	sexe	Nombre de juv. et subadultes marqués	Individus morts avant la dispersion		Individus toujours présents dans la zone après la dispersion	
			Nombre	Individus	Nombre	Individus
1990	mâles	6	-		0 (0%)	
	femelles	7	-		3 (42%)	F8/P9/F10
1991	mâles	0	-			
	femelles	6	2	F14/F17	1 (25%)	F15
1992	mâles	13	2	M8/M18	2 (18%)	M11/M12
	femelles	7	-		5 (71%)	F22/F23/F24/F25

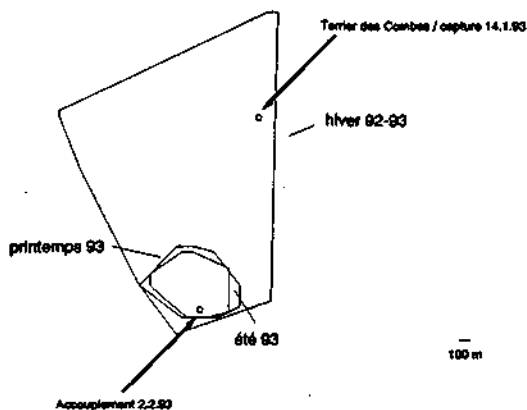
B. Caractéristiques de la dispersion

Nos informations sur les caractéristiques de la dispersion proviennent essentiellement

de deux mâles subadultes (M19 et M20) capturés et équipés de colliers-émetteurs en automne 1992. Ces résultats ont été présentés par Meyer (1993). M19, après avoir occupé un domaine vital "standard" de 1.41 km² (MCP, voir la partie 2.1 de ce chapitre) entre le 29 septembre (capture au terrier de la Combe à la Biche Nord) et le 11 décembre, a effectué en 3 jours un déplacement en direction de l'ouest de 8 km. Au quatrième jour, le 15 décembre, il n'a plus été retrouvé. M20 s'est déplacé, probablement immédiatement après sa capture le 1er décembre, jusqu'aux côtes du Doubs, 6 km au nord-ouest du terrier de capture (Combe à la Biche Nord; fig. 38). Il y a été suivi durant 3 semaines, dans un secteur de 0.82 km² (MCP). Il est revenu dans notre terrain d'étude la nuit du 31 décembre au 1 janvier et a fréquenté une surface de 0.79 km² (MCP) dans la zone des tourbières de la Tuilerie (Fig. 3). La nuit du 6 au 7 janvier, il est reparti dans son secteur des côtes du Doubs. La nuit du 14 au 15 janvier, il est revenu dans la zone de la Tuilerie. Le 16 janvier, nous ne l'avons plus retrouvé.

A part ces résultats, nous n'avons que quelques indications ponctuelles. Le cadavre de M16 nous est parvenu: il a été fauché le 8 juin 1993 près de La Chaux-de-Fonds, à 9 km de son terrier de naissance (Emposieu, capture comme juvénile en juin 1992). M21 avait, en hiver 92-93, un domaine vital de 9.27 km² (Fig. 41) incluant le terrier des Combes où il avait été capturé le 14 janvier. Le 2 février, il s'est accouplé dans la zone de la Souriche (Fig. 41). Il s'est encore déplacé à travers son domaine de 9.27 km² jusqu'au 8 février, date à partir de laquelle il s'est fixé définitivement dans la zone de la Souriche. Le comportement de M21 à cette période, comme celui de M20 évoqué plus haut, témoignent de la situation très confuse qui règne en hiver quant à l'utilisation de l'espace et des sites pour le repos diurne. Ainsi, le terrier des Combes, où M21 a été capturé, a été fréquenté durant l'hiver par plusieurs renards dont F25 (voir la partie 3.1 de ce chapitre). M20, quant à lui, a été capturé à la Combe à la Biche Nord, puis a fréquenté un abri sous roche dans les côtes du Doubs, avant d'être localisé le 3 janvier dans un terrier régulièrement utilisé par les renards résidents dans la zone de la Tuilerie.

FIG. 41 : *Domaine vital de M21 (MCP) en hiver 92-93 avec emplacement de la capture et de l'accouplement, au printemps 93 et en été 93.*



4.3. Mortalité

A. Mortalité des juvéniles

Comme nous l'avons mentionné dans le chapitre 1, il n'y a pas de chasse au renard avant l'automne dans le canton de Berne. Il n'y a donc pas eu de tirs de juvéniles durant notre étude. L'emplacement du terrier semble être un premier et important facteur influençant la mortalité chez les juvéniles. Ainsi, comme nous l'avons mentionné, F8 a perdu la totalité de sa portée après s'être installé dans un tuyau sous la route principale. En 1993, une autre famille a fait de même plus à l'ouest (terrier No 28, fig. 38), et là aussi un jeune au moins a été heurté par une voiture. Parmi les jeunes marqués, deux ont été victimes du trafic automobile (Tabl. 42). Le fauchage de champs d'herbe haute dans lesquels les renardeaux peuvent s'installer après un déménagement a causé la mort de deux autres juvéniles marqués (Tabl. 42). En 1991, nous avons constaté la mort d'un juvénile au terrier du Bousset (des restes de son cadavre ont été trouvés sur le terrier). En 1992, un seul des 4 juvéniles de la Rangée des Robert est observé à partir du 11 mai. En 1993, nous avons constaté la mort de 4 jeunes qui n'ont pu être élevés au-delà du mois de mai (le juvénile du Réservoir) ou juin (F28, M23 de la Petite Coronelle). Ainsi, sans que nous puissions vraiment le quantifier, il

nous a semblé que la mortalité naturelle des juvéniles avait augmenté au cours de notre étude. Comme nous l'avons déjà mentionné (partie 1 de ce chapitre), le poids moyen des jeunes a diminué au fil des ans. Il est clair que la recherche de nourriture par les adultes s'est avérée de moins en moins facile en raison de la baisse des populations de campagnols terrestres. Lorsque des juvéniles sont morts, leur cadavre a servi de nourriture aux frères et soeurs (Bousset en 1991, Tuyau en 1992) et même aux jeunes du terrier de reproduction voisin. En effet, le collier de M23 a été retrouvé à l'intérieur du terrier de la Tuilerie Ouest sans que l'on puisse savoir si le renardeau avait été trouvé mort par un adulte de ce terrier ou tué par ce dernier, avant d'être ramené comme proie.

B. Mortalité des subadultes/adultes

A partir de l'automne, il est clair que la chasse devient un facteur de mortalité déterminant. Ourant notre étude, celle-ci a été modérée dans notre terrain à en juger par le nombre de tirs d'individus marqués communiqués (Tabl. 42). Cependant, nous sommes persuadés que la disparition d'un certain nombre d'individus équipés de collier ou de marques auriculaires a été causée par la chasse, sans que l'on nous communique le fait. La route et la fauche restent des facteurs de mortalité, mais nos observations nous laissent penser que les subadultes/adultes sont plus attentifs à ces dangers.

TABL. 42 : *Renards marqués fauchés, tirés, heurtés par une voiture ou morts d'une autre cause.*

Cause	Juvéniles		Subadultes/adultes	
	Nombre	Individus	Nombre	Individus
faucheuse	2	M18/M22	1	M16
tir	0		5	F8/F21/F23/F35/M28
route	2	F17/M8	0	
autres	3	F14/F28/M23	1	F31

4.4. Densité

Dans cette partie, nous essaierons d'estimer la densité de renards dans notre zone d'étude à partir de différentes techniques faisant appel aux résultats présentés jusqu'ici. Il s'agit essentiellement de se faire une idée du nombre de renards présents dans notre terrain. Il faut se garder de toute généralisation, comme nous aurons encore l'occasion de le souligner.

A. Importance relative du renard par rapport aux autres espèces de mammifères

Que l'on considère les tournées d'observation nocturne au phare entreprises selon un protocole bien établi ou les observations réalisées *ad libitum* au hasard de nos déplacements dans le terrain d'étude (Tabl. 43), le renard est de loin l'espèce la plus rencontrée avec environ 70 % des observations. Les 3 autres espèces rencontrées couramment sont le chevreuil (env. 13 %), le lièvre (env. 7 %) et la fouine (env. 7 %). Les autres espèces prises en compte (blaireau, hermine, putois, hibou moyen-duc) n'ont été observées que ponctuellement, si l'on excepte les observations au phare de moyen-duc durant notre première année d'étude (57 observations). Il est intéressant de relever la forte similitude entre les observations réalisées au phare et celles réalisées *ad libitum* (χ^2 sans le hibou moyen-duc = 5.80, d.f.=4, $p > 0.05$). La fréquentation régulière d'une zone donne ainsi la même image de sa faune que des tournées d'observations régulières sur un parcours standard. D'année en année, on relève des différences (χ^2 , $p < 0.05$) mais l'importance relative des différentes espèces demeure dans les grandes lignes la même (Tabl. 43). Ces pourcentages sont certainement en partie dépendant du comportement des espèces, comme nous aurons l'occasion de le discuter, et ne peuvent pas être reliés sans autre à des densités relatives.

TABL. 43 : Importance relative du renard lors des tournées d'observation au phare et des observations ad libitum.

Année	Méthode	Observations				
		Renard <i>Vulpes vulpes</i>	Chevreuil <i>Capreolus capreolus</i>	Lièvre <i>Lepus europaeus</i>	Fouine <i>Martes foina</i>	Autres
89-90	Phare	322 (55%)	96 (16%)	44 (8%)	49 (8%)	71 (13%)
	Ad libitum	59 (75%)	14 (18%)	4 (5%)	2 (2%)	0 (0%)
90-91	Phare	352 (66%)	75 (14%)	40 (8%)	38 (7%)	28 (5%)
	Ad libitum	104 (81%)	12 (9%)	7 (5%)	6 (5%)	0 (0%)
91-92	Phare	347 (76%)	36 (8%)	27 (6%)	36 (8%)	13 (2%)
	Ad libitum	15 (50%)	6 (20%)	4 (13%)	3 (10%)	2 (7%)
92-93	Phare	471 (74%)	70 (11%)	49 (8%)	32 (5%)	11 (2%)
	Ad libitum	73 (66%)	16 (14%)	11 (10%)	11 (10%)	0 (0%)
TOTAL	Phare	1492 (68%)	277 (13%)	160 (7%)	155 (7%)	123 (5%)
	Ad libitum	251 (72%)	48 (14%)	26 (7%)	22 (6%)	2 (1%)

B. Densité de renards estimée à partir des tournées d'observation au phare

Le nombre de renards observés lors d'un parcours de recensement au phare ne correspond pas au nombre d'individus présents dans la zone. Différentes raisons nous empêchent de voir l'ensemble de la population: seules les zones ouvertes sont échantillonnées, certaines zones sont inaccessibles en véhicule, certaines conditions de l'environnement comme la présence de neige au sol ou de champs d'herbe haute peuvent influencer le dénombrement (Meia *et al.* 1993a). Ainsi le nombre d'individus observé fluctue avec les tournées et les mois (Weber *et al.* 1991). Pour diminuer les effets des variations entre tournées et entre mois, nous avons choisi de travailler ici avec des valeurs saisonnières.

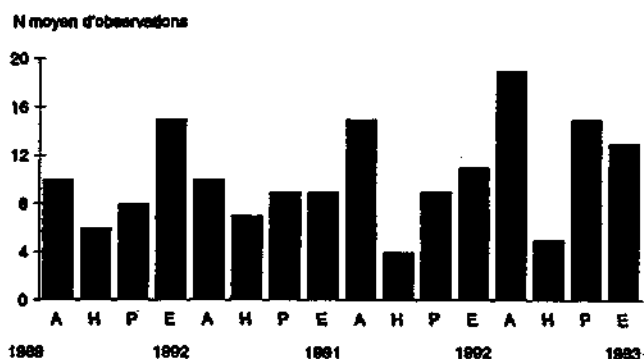
Evolution de la population. La moyenne saisonnière du nombre de renards recensés lors de notre parcours d'observation au phare varie entre 4 (hiver 91-92) et 19 (automne 92)

(Tabl. 44). Globalement, on note une très légère augmentation au cours de notre étude, mais non significative ($r_s=0.27$, $p > 0.05$; fig. 42). En fait, il y a peu d'évolution entre les années ($\chi^2 = 5.82$, d.f.=9, $p > 0.05$). On relève plutôt des différences saisonnières: on compte plus de renards en automne, au printemps et en été qu'en hiver. Ce fait peut être expliqué très facilement par la présence d'une couverture neigeuse en hiver, limitant les déplacements et la recherche de nourriture, et par l'arrivée des juvéniles au printemps, lesquels se mettent à bouger de plus en plus jusqu'à l'automne où le nombre d'observations est généralement maximal.

TABL. 44 : Moyennes saisonnières du nombre de renards recensés lors des tournées d'observation au phare.

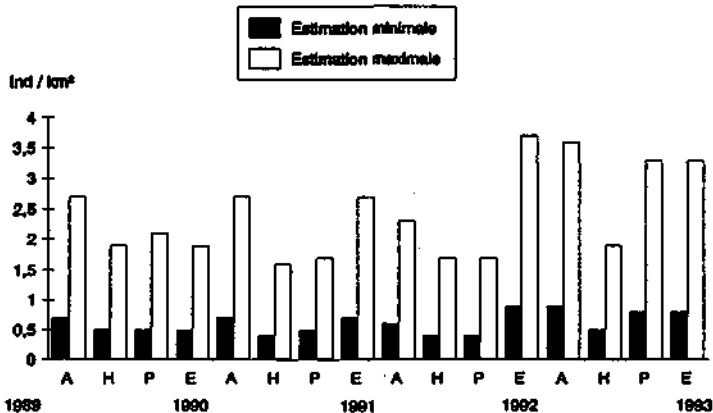
	89-90	90-91	91-92	92-93	\bar{x} saison
Automne	10	10	15	19	13.5
Hiver	6	7	4	5	5.5
Printemps	8	9	9	15	10.25
Été	15	9	11	13	12
\bar{x} an	9.75	8.75	9.75	13	10.31

FIG. 42 : Moyennes saisonnières du nombre de renards recensés lors des tournées d'observation au phare.



Estimation de la densité. Pour estimer la densité saisonnière de renards dans notre terrain, nous avons choisi dans les 12 sessions effectuées chaque saison, celle où nous avons observé le plus grand nombre de renards. Ce nombre, considéré comme tel, nous fournit une première estimation que nous avons qualifiée de minimale. En effet, on est certain que tous les renards observés le long de notre parcours étaient présents (à ce moment-là au moins) dans le terrain d'étude. En divisant ce nombre d'individus par la surface du terrain (30 km^2), nous avons obtenu une estimation minimale de la densité (Fig. 43). Bien évidemment, lors de notre parcours nous ne voyons pas l'ensemble du terrain mais seulement les deux côtés de la route jusqu'au prochain couvert. On a pu estimer (C. Mermod, comm. pers.) qu'en moyenne la largeur échantillonnée est, dans notre cas, de 250 m. Le parcours mesurant environ 30 km, la surface observée est de 7.5 km^2 . Une deuxième estimation de la densité (qualifiée de maximale) a donc été calculée en divisant par 7.5 le plus grand nombre de renards observés lors d'une tournée (Fig. 43). Raisonnablement, on peut admettre que la densité est comprise entre ces deux estimations. Avec cette méthode, la densité de renards dans notre terrain se situe donc, en moyenne, entre 0.6 et 2.4 renards au km^2 . Les valeurs minimales apparaissent en hiver (en moyenne, estimation minimale: $0.4 \text{ ind}/\text{km}^2$; estimation maximale: $1.7 \text{ ind}/\text{km}^2$) alors que le maximum est observé en été et automne 1992 (respectivement 0.9 et $0.9 \text{ ind}/\text{km}^2$ pour l'estimation minimale, et 3.6 et $3.7 \text{ ind}/\text{km}^2$ pour l'estimation maximale).

FIG. 43 : Estimation de la densité de renards à partir des résultats des tournées d'observation au phare. Explications dans le texte.



C. Densité de renards estimée à partir du nombre de familles recensées

De 1990 à 1993, le nombre de familles était, comme nous l'avons précédemment indiqué, respectivement 11, 10, 13 et 11. Comme nous l'avons également vu, le nombre d'individus adultes observés au terrier au moment de la reproduction était compris entre 1 et 5. De plus, nous avons vu que certains individus étaient présents dans la zone sans être observés au terrier de reproduction. En choisissant comme moyenne la médiane du nombre d'adultes observés au terrier, et en ajoutant un individu "satellite", il nous a paru raisonnable de compter 4 adultes par famille. On obtient ainsi une densité d'adultes de 1.5 ind/km² en 1990, 1.3 ind/km² en 91, 1.7 ind/km² en 92 et à nouveau 1.5 ind/km² en 93. En ajoutant le nombre de jeunes dénombrés cette densité passe à 3 ind/km² en 90, 2.3 ind/km² en 91, 3.2 ind/km² en 92 et 2.5 ind/km² en 93.

D. Densité de renards estimée à partir de la dimension des domaines vitaux et de leur fréquentation

Comme nous l'avons montré, la dimension des domaines vitaux est d'environ 1 km². Comme les domaines vitaux de renards voisins se recoupent très peu (voir la partie 3.1 de ce chapitre), on pourrait, avec un arrangement optimal, placer 30 domaines vitaux dans notre terrain d'étude. Comme nous l'avons vu, on peut dénombrer jusqu'à 5 renards dans un domaine vital. En choisissant la médiane comme moyenne, on peut compter 3 renards par domaine. De cette manière, on arrive à une population de 90 renards et à une densité de 3 renards au km².

E. Synthèse des différentes méthodes

En conclusion, nous présentons dans le tableau 45, les estimations de densité que nous avons réalisées. Ces valeurs montrent que la densité de renards résidents (adultes seulement) sur notre terrain d'étude est de l'ordre de 2 individus au km², alors qu'elle atteint 3 individus au km² lorsque les juvéniles/subadultes sont présents.

TABL. 45 : Estimations de la densité de renards dans le terrain d'étude. A, population résidente (adultes seulement); B, population totale en été et automne (avec les juvéniles et subadultes).

Méthode	Densité [ind/km ²]	
	A	B
Phare	0.4 - 1.9	0.5 - 3.7
Nombre de familles et nombre d'individus adultes par famille	1.3 - 1.7	2.3 - 3.2
Taille des domaines vitaux et nombre d'individus adultes par domaine vital	3.0	-

CHAPITRE 5 : DISCUSSION

1. Piégeage, radio-pistage, observations

I.1. Piégeage

A. Nombre de captures

Le nombre de renards capturés, en particulier en ce qui concerne les subadultes/adultes peut, a priori, paraître faible si l'on se réfère aux valeurs mentionnées dans certains travaux comme, par exemple, ceux de Niewold (1980) (env. 150 renards), Zimen (1984) (58), Mulder (1985) (56), Harris & Trehwella (1988) (1387). Les renards de la Chauv d'Abel se sont-ils avérés plus difficiles à capturer que ceux d'autres régions, ou avons-nous manqué d'efficacité? En fait, il faut tout d'abord examiner plus en détail les nombres impressionnants apparaissant dans la littérature. Ils concernent souvent toutes les classes d'âge confondues et parfois des périodes d'études longues et des surfaces considérables. On semble parfois chercher à éviter de mentionner le nombre d'adultes étudiés. Pour reprendre les exemples cités plus haut, le nombre d'adultes mentionné dans la publication de Niewold (*op. cit.*) était 28, dans celle de Zimen (*op. cit.*) il est implicitement de 14, alors que Mulder (*op. cit.*) n'en a pas parlé. Harris & Trehwella (*op. cit.*) ont effectué des captures sur 9 ans avec une équipe conséquente; ils ont pris 303 subadultes/adultes. Comme d'autres carnivores (Marchesi 1989, Lachat Feller 1993, parmi d'autres), le renard est apparemment difficile à capturer dans bien des endroits. Léger *et al.* (1985) faisaient remarquer que "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 cm^2 ou dm^2 " ! Macdonald (1987) a évoqué avec beaucoup d'ironie la difficulté de prendre un renard. Poulle (1991) n'a pu recapturer aucune des femelles auxquelles elle avait posé un collier-émetteur. De cette manière, le nombre de renards utilisés pour évaluer la dimension des domaines vitaux est en général comparable à nos valeurs (voir la revue in Artois 1989, par exemple).

Certains pièges s'avèrent plus efficaces que d'autres pour la capture des subadultes/adultes mais leur utilisation dépend des conditions du terrain. Les boîtes sont incontestablement le modèle à bannir; d'autres avant nous n'y avaient pris aucun renard (Léger *et al.* 1985, Macdonald 1987). Les collets sont efficaces, même dans des zones peu favorables à leur usage (Boitani *et al.* 1984), mais leur utilisation reste liée à l'existence de coulées comme le relevaient déjà Léger *et al.* (*op. cit.*). Pour ces derniers auteurs, les pièges à mâchoire sont les plus efficaces mais ils causent le plus fréquemment des blessures graves. Cette dernière constatation a aussi été faite par Englund (1982) et Boitani *et al.* (*op. cit.*). Les pièges à lacets, très efficaces dans certaines zones (en Australie, par exemple; T.M. Bubela, comm. pers.), provoquent moins de blessures (Englund *op. cit.*) mais comme le relevaient Boitani *et al.* (*op. cit.*), ils sont difficiles à utiliser dans les terrains rocheux.

Comme l'évoquait Marchesi (1989) pour la martre, la longue tradition de chasse au renard dans notre zone d'étude explique certainement, en partie, la difficulté de capture. Les renards se méfient de toute situation anormale, de tout objet nouveau (néophobie), comme d'autres carnivores telle la fouine (Lachat Feller 1993). Ce dernier auteur a constaté que, pour la fouine, l'odeur humaine n'avait pas d'effet négatif sur le piégeage. Pour le renard, nous resterons plus prudents. Nous avons pu observer des individus dans des zones de pièges à lacets qui prélevaient précautionneusement les appâts avec l'extrémité de la gueule en évitant de mettre les pattes à l'intérieur de la zone; ils ne craignaient pas de consommer une nourriture déposée par la main de l'homme, mais se méfiaient plutôt du côté inhabituel de la situation. A d'autres occasions, nous avons relevé des traces quittant une voie quelques dizaines de centimètres avant un piège à palette totalement camouflé. Un tel comportement est très probablement dû à l'odeur laissée sur place. Comme Pouille (1991), nous pensons donc qu'il faut masquer au maximum l'odeur humaine, par exemple en utilisant des gants en caoutchouc. Cette précaution est par contre inutile pour le piégeage des juvéniles. Ceux-ci se laissent prendre beaucoup plus facilement et l'utilisation de colliers-émetteurs extensibles performants, notamment en ce qui concerne la durée (modèle AVM), est très prometteuse.

B. Poids et examen corporel

Le poids des renards examinés (captures, cadavres) correspond tout à fait avec les valeurs mentionnées pour le Plateau suisse par Lüps & Wandeler (1983), à savoir en moyenne 5.93 kg pour les femelles et 7.08 kg pour les mâles. Ces auteurs relevaient un poids significativement plus lourd pour les mâles, comme c'est le cas en général (Artois 1989). Nous pensons que cette différence n'est pas apparue dans notre cas uniquement en raison du petit nombre de mâles pesés.

L'état de santé des renards était bon. Grandchamp (1980) avait fait la même constatation à partir d'individus du canton de Vaud. Selon cet auteur, la seule parasitose qui apparaît à l'autopsie est la gale (dépilation et affaiblissement dû à un acarien se logeant dans l'épiderme, *Sarcoptes scabiei*). La présence des helminthes n'affaiblit pas le renard (Grandchamp *op. cit.*).

Les risques de blessures graves dues aux pièges ont déjà été évoqués par Englund (1982), Boitani *et al.* (1984) et Léger *et al.* (1985). Ces derniers auteurs considèrent qu'aucun mode de piégeage n'est totalement bénin et que les chercheurs sont placés devant un choix difficile entre sécurité et efficacité. Toujours selon Léger *et al.* (*op. cit.*), le renard est une espèce fragile et le pourcentage de blessures graves lors de l'utilisation de pièges à palette est d'environ 30 % dans tous les travaux présentant ce type de résultats. Ainsi, nos deux cas de fracture à la patte ne sont nullement exceptionnels. Comme nous l'avons déjà mentionné, nous pensons cependant qu'il est indispensable de modifier les "soft catch" avant leur utilisation, de manière à rendre leur système de fermeture moins violent (selon Léger *et al.* *op. cit.*, les fractures sont le plus souvent causées par la fermeture du piège). Alors que ces auteurs n'ont jamais obtenu de succès dans les soins apportés à un renard victime d'une fracture, notre réussite avec la femelle F12 (pose d'une attelle à la suite d'une fracture ouverte) montre qu'il y a lieu de tenter quelque chose en pareil cas. Il nous paraît alors nécessaire de garder l'animal en captivité une dizaine de jours pour lui permettre de récupérer.

La diminution du poids moyen des renardeaux au fil des ans est, à notre avis, une conséquence directe de la raréfaction du campagnol terrestre. Lors de notre première saison de reproduction, nous avons vu à plusieurs occasions des adultes apporter des campagnols au terrier, parfois en grand nombre. Ce type d'observations s'est fait plus rare par la suite, de même que la découverte de crottes de juvéniles sur le terrier. A notre avis, il est évident que les conditions alimentaires sont devenues difficiles au cours de notre étude pour les adultes comme pour les juvéniles. La faible disponibilité en rongeurs conduit donc les juvéniles à être moins robustes et augmente la mortalité juvénile comme l'a montré Englund (1980b).

1.2. Radio-pistage et observations

Notre technique de radio-pistage s'est avérée satisfaisante. D'autres avant nous avaient procédé de la même manière, comme Broeckhuizen *et al.* (1980) (un pointage durant la période inactive chaque jour, des suivis en continu durant la période active). Le radio-pistage en continu, comme nous l'avons déjà mentionné, permet de recueillir un grand nombre de renseignements. Nécessitant un effort considérable, il peut être limité à la période active. En raison de la grande souplesse comportementale du renard, il nous paraît important de déterminer dans une première phase quelle est la période active dans la zone étudiée (comme l'a fait, par exemple, Cavallini 1992). Définir *a priori* la période active nous paraît hasardeux.

Pouvoir observer les individus suivis par radio-pistage sans les déranger n'est pas toujours possible. L'espèce étudiée est plus ou moins discrète (mâtres et fouines n'ont pas pu être observées lors du radio-pistage par Marchesi 1989 et Lachat Feller 1993) et le terrain plus ou moins favorable (les zones de dunes en Hollande ne permettent pas d'observer les individus comme nous le faisons, J. Mulder comm. pers.). Grâce à une configuration du terrain propice (terrain vallonné à paysage en mosaïque, avec beaucoup de routes carrossables permettant d'approcher les renards sans causer plus de dérangement qu'un autre véhicule circulant normalement), nous avons pu observer souvent nos renards, ainsi que l'ont fait

notamment les équipes britanniques en zone urbaine (Woollard & Harris 1990, par exemple). Comme ces auteurs, nous avons eu l'avantage de pouvoir localiser les animaux extrêmement précisément, de contrôler l'exactitude de nos localisations par télémétrie, et d'observer le comportement des individus suivis. Cette dernière possibilité a été primordiale dans l'optique d'une détermination de la structure sociale. En l'absence d'un système d'observation infra-rouge, comme celui utilisé par Broeckhuizen *et al.* (1980) ou Macdonald (1987), le phare halogène convient très bien, les individus ne montrant généralement pas de signe de dérangement (la fuite ne constitue que 15% des comportements observés au phare, Weber *et al.* 1991) ou s'habituant très vite.

Les réobservations, et la récupération de cadavres, d'individus marqués et non équipés de colliers-émetteurs n'ont pas été aussi importantes que nous l'avions espéré. Il faut tenir compte du fait que seule une partie des jeunes marqués sont généralement retrouvés (en moyenne un tiers, Englund 1980a). De plus, le temps s'écoulant jusqu'au moment où on retrouve un jeune marqué peut être extrêmement long (jusqu'à 8.6 ans, Allen & Sargeant 1993) et les marques auriculaires peuvent être perdues (un tiers des renardeaux retrouvés par Englund (1980a) avaient perdu une de leurs marques). Cette technique s'est avérée pourtant utile, les informations fournies apportant un éclairage sur la situation dans telle ou telle partie du terrain d'étude. Il est évident que plus le nombre de jeunes marqués par portée est grand, plus la technique sera fructueuse.

Notre nombre d'observations (1'438) nous paraît être bon si on se réfère aux résultats de Poulle (1991) qui a réalisé, sur une période comparable, 732 observations directes. Comme on l'a vu, ces nombreuses observations ne nous ont pourtant permis de voir qu'un nombre restreint d'interactions *s.s.* (41). Cet échantillon est inférieur à celui que Macdonald (1981) a utilisé pour établir ses diagrammes d'interactions (100 observations).

2. Comportement individuel

2.1. Domaines vitaux

A. Dimension

Bien que la dimension des domaines vitaux observés dans notre zone d'étude soit comprise entre les valeurs limites citées dans la littérature (voir les revues *in* Trehwella *et al.* 1988, Artois 1989 ou Saunders *et al.* 1993), les surfaces utilisées par les renards de la Chauv d'Abel sont particulièrement petites en comparaison de celles généralement mentionnées pour des zones rurales (en moyenne 4.73 km² en Allemagne, Zimen 1984; 9 km² au Canada, Voigt & Macdonald 1984; 2.15 km² en France, Poule 1991; par exemple) et correspondent mieux aux valeurs citées pour des zones urbaines (0.86 km² à Oxford, Voigt & Macdonald *op. cit.*; 0.3 km² à Bristol, Saunders *et al. op. cit.*; par exemple). Comme la dimension des domaines vitaux dépend fondamentalement de la disponibilité alimentaire (Kruuk & Parish 1982, Artois 1989, Saunders *et al. op. cit.*), on peut en déduire que notre terrain est riche en ressources pour les renards. La forte densité en campagnols terrestres existant au début de notre étude pourrait expliquer la petite dimension des domaines vitaux. Le problème est que les populations de campagnols ont fortement décliné pendant notre étude sans que la dimension des domaines vitaux ne s'en trouve profondément modifiée. Nous voyons deux manières d'expliquer ce fait en se rapportant aux hypothèses présentées dans l'introduction. Soit la répartition des parcelles de nourriture n'a pas fondamentalement changé et seule la quantité de nourriture disponible à l'intérieur des parcelles s'est modifiée (R.D.H.), soit la dimension des domaines vitaux observée correspond aux besoins des renards en l'absence de campagnols (C.T.S.H.). Ces hypothèses seront discutées en relation avec la structure sociale de la population dans le chapitre 6. Il faut cependant se garder de chercher à expliquer la dimension des domaines par le seul facteur "nourriture". De plus en plus, on se rend compte que celui-ci n'est, avec le poids de l'animal (Saunders *et al. op. cit.*), qu'un aspect du problème. Bissonnette & Broeckhuizen (1993) ont montré que chez le genre *Martes* de nombreux

facteurs peuvent conduire à un changement de la dimension des domaines vitaux indépendamment de la densité de proies. Saunders *et al.* (*op. cit.*) ont souligné que la dimension du territoire dépend du poids corporel et de la manière dont les ressources sont dispersées, mais aussi de facteurs comportementaux et environnementaux.

Le fait que les domaines des mâles et femelles ne soient pas différents correspond aux observations réalisées dans la majorité des études (Boitani *et al.* 1984, Capt & Stalder 1991, Poulle 1991, Cavallini 1992, parmi d'autres). La faible différence de poids entre mâles et femelles conduit à des besoins alimentaires comparables et ainsi à l'exploitation de surfaces comparables (Artois 1989). Cette constatation s'accorde bien avec une vie en couple (deux adultes sur un domaine) ou en groupe (plusieurs adultes partageant un domaine). De même, comme Woollard & Harris (1990), nous n'avons pas observé de différence entre subadultes et adultes: la surface utilisée avant la dispersion est similaire à celle utilisée après. Nous l'expliquons essentiellement par le fait que, comme nous l'avons observé, subadultes et adultes sont de poids comparables. Ils utilisent ainsi la même ration alimentaire (Faliu & Griess 1974 *in* Artois 1989).

L'existence d'individus à comportement erratique (ou itinérant) a été mise en évidence non seulement, comme nous l'avons déjà mentionné, par Zimen (1984) et Mulder (1985), mais aussi par Niewold (1973, 1980), Macdonald (1977 *in* Sheldon 1992) et Zabel & Taggart (1989). Ces derniers les désignent par le terme "floaters". Ce type d'individus a aussi été rencontré chez d'autres espèces comme le loup (*Canis lupus*) (Thurber & Peterson 1993), le dingo (*Canis familiaris dingo*) (Thomson *et al.* 1992), ou la fouine (Broeckhuizen *et al.* 1989 *in* Lachat Feller 1993). Ces individus nomades errent entre les domaines vitaux des résidents, en attente d'une place libre (Mulder 1985). Comme le nombre d'individus à comportement erratique est faible (Zimen 1984), il nous paraît indispensable de les séparer de la population résidente, en particulier pour le calcul des domaines vitaux. Inclure un seul erratique dans une présentation globale des valeurs conduirait à une moyenne biaisée.

B. Allure

Nos domaines sont de forme générale souvent proche de l'ellipse (Ables 1969) et suivant les limites topographiques (Ables *op. cit.*, Sargeant 1972, Macdonald 1980a). Comme l'a fait remarquer Artois (1989), la forme du domaine vital est un compromis entre le besoin de limiter les coûts de défense (forme compacte) et les contraintes imposées par le milieu. Cet auteur a également souligné, comme nous l'avons observé, que si les limites suivent parfois les lignes géographiques, elles ne le font pas de manière absolue.

C. Stabilité

Ables (1975) a mentionné qu'une fois les renards installés dans une zone, ils y restaient toute leur vie. Ceci s'accorde bien avec les observations de Harris & Trehwella (1988) qui ont constaté que, bien que certains adultes puissent également disperser, la dispersion concerne essentiellement les subadultes. De manière globale, la pérennité du domaine vital semble ainsi la règle comme l'ont aussi observé Mulder (1985, 1991), Capt & Stalder (1991), et Phillips & Catling (1991) par exemple. Cependant, le système reste dynamique. Certains auteurs ont relevé, au moins pour certains individus, des différences saisonnières (Kolb 1984, Capt & Stalder *op. cit.*) comme nous l'avons vu pour la femelle F10. Doncaster & Macdonald (1991) ont observé à Oxford, un glissement continu des domaines vitaux d'une amplitude correspondant à la dimension d'un domaine vital tous les 13 mois. Poulle (1991) a noté une telle instabilité pour une partie des renards qu'elle radio-pistait. Les domaines vitaux de certains de nos renards ont aussi montré une possibilité de dérive (F8, F27 par exemple). Le glissement est probablement synchronisé, comme l'ont décrit Doncaster & Macdonald (*op. cit.*). Nous avons eu une occasion de le constater. En effet, au mois de juillet 1992, après que F8 a perdu ses jeunes, son domaine vital a glissé vers le nord laissant libre, au sud, le terrier de la Combe à la Biche nord. A peu près en même temps, nous avons fait les premières observations d'une famille à ce terrier. La partie abandonnée est donc devenue rapidement une partie du domaine des individus voisins. Doncaster & Macdonald (*op. cit.*) ont justifié un tel glissement par les modifications rapides de la disponibilité alimentaire et les brusques disparitions d'individus (modifiant la structure sociale de la population)

inhérentes au milieu urbain. Si de telles caractéristiques ne s'appliquent pas à notre zone d'étude, nous pensons pourtant que les raisons des dérives observées sont à chercher dans la même direction. Le glissement du domaine vital de F27 vers l'ouest (Fig. 14) pourrait être lié au fait que cette femelle âgée a perdu son statut de reproducteur. Quant à F8, peut-être perturbée par la perte de ses jeunes, elle s'est mise à explorer une nouvelle zone en augmentant la surface utilisée quotidiennement. Elle a ainsi délaissé la portion sud de son domaine qui est devenue libre pour le groupe voisin. Cette exploration plus importante vers le nord pourrait être liée à la recherche de nourriture: en été 1992, il n'y avait presque plus de campagnols, et cet été n'était pas particulièrement favorable pour la chasse aux vers-terre (Ferrari 1992). Nous imaginons que le système est souple et que le glissement se déroule "en douceur" sans qu'il y ait de luttes entre renaids pour la zone changeant d'occupant (nous avons observé très peu de rencontres agressives comme on le discutera encore plus loin).

2.2. Déplacements

A. Excursions

Peu d'excursions ont été observées comme dans la situation étudiée par Mulder (1991). Parmi les raisons évoquées par Niewold (1973) et Zimen (1984) pour expliquer des déplacements en dehors de la zone fréquentée habituellement, nous trouvons la cause d'au moins deux des excursions observées: l'une d'elle était un mouvement de pré-dispersion effectué par le mâle subadulte M19 le 14 octobre, peu avant qu'il ne quitte la zone (le 12 décembre); l'autre a été effectuée par la femelle F27 au moment du rut: elle a quitté brusquement son domaine habituel en fin de nuit et a été observée en train de s'accoupler au point le plus éloigné de son déplacement. Nous attribuons les 4 autres cas à une recherche de nourriture, sans pouvoir l'affirmer; elles n'ont pas été suivies d'un agrandissement du domaine vital comme l'a observé Zimen (*op cit.*) dans certains cas.

B. Distance parcourue quotidiennement et vitesse moyenne de déplacement

Les distances parcourues quotidiennement sont similaires à celles citées dans d'autres travaux (Tabl. 46). Elles dépendent de la grandeur du domaine vital, mais semblent être très stables entre saisons et individus. Nous pensons que la distance parcourue quotidiennement est essentiellement fixée par les caractéristiques physiques de l'espèce; Goszczynski (1986) a montré que les distances journalières parcourues par différentes espèces de carnivores sont corrélées avec leur poids corporel. Seule l'influence de la neige, démontrée par Halpin & Bissonnette (1988), est probablement sous-estimée dans notre étude parce que les hivers de 1990 à 1993 ont été particulièrement doux et la couche de neige fine.

TABLE 46 : Distances parcourues quotidiennement extraites de la littérature.

Référence	Distance
Fabrigoule & Maurel (1982)	6 km
Artois (1985)	4 - 12 km
Blanco (1986)	4.9 km
Goszczynski (1986)	9.1 km
Artois <i>et al.</i> (1990)	7.5-18 km
Goszczynski (1989a)	13.8 km
Labhardt (1990)	4.4 - 12.7 km
Cavallini (1992)	5.2 - 7.1 km

La vitesse moyenne de déplacement des renards résidents correspond à celle mentionnée par Woollard & Harris (1990) pour des renards ne dispersant pas, alors que celle de la renarde erratique est très similaire à celle trouvée par ces auteurs durant la dispersion et juste après celle-ci. Cette renarde effectuait de longs et rapides déplacements, comme c'est le cas lors de la dispersion, pour relier de petites zones utilisées de manière régulière pour la

recherche de nourriture et le repos (voir la figure 17; Zimen 1984).

C. Caractéristiques des déplacements

Les renards suivis se sont déplacés typiquement en zigzag comme l'ont décrit Mulder (1985) ou Blanco (1986). Comme Labhardt (1990), nous avons vu que les trajets sont différents chaque nuit, conduisant à une occupation complète du domaine vital après quelques jours. Les deux types de déplacements ("orienté" et "non-orienté") correspondent à deux manières de résoudre les deux problèmes principaux se posant au renard durant une nuit : se nourrir dans les parcelles favorables et être présent, pour l'activité territoriale, dans les différentes parties de son domaine vital. Que les déplacements "non-orientés" soient les plus fréquents (env. 70 %) peut être expliqué par le fait que le succès de capture diminue après un certain temps passé à chasser les insectes ou les petits mammifères dans une zone. Les petites distances mesurées généralement entre deux pointages successifs pourraient être la conséquence de "patches" de nourritures distribuées de manière plus régulière que dans la zone étudiée par Cavallini (1992), par exemple, où les renards se nourrissent principalement autour des maisons.

2.3. Sites de repos et terriers

A. Type de sites de repos

Les renards montrent une grande variabilité dans leur stratégie de repos: il y a de grandes différences intra- et inter- individuelles. Dekker (1983) a montré que dans la même zone, les renards pouvaient se reposer en surface ou en terriers. Poulle (1991) a aussi observé que les renards utilisent un large spectre de sites de repos: dans sa zone d'étude, les terriers sont peu utilisés et la forêt est le milieu de prédilection pour le repos diurne sauf en été où les renards se reposent principalement dans les céréales. Le type de milieux disponibles semble ainsi avoir une grande influence (les céréales ne sont pas abondantes dans notre zone

d'étude). Un fait constant est que les renards ont besoin d'un endroit tranquille pour passer la journée; pour cette raison, ils ne se reposent généralement pas à proximité des bâtiments dans notre terrain. Nous n'avons pas, dans le Jura suisse, de "jardins tranquilles" comme ceux utilisés par les renards urbains, en Grande-Bretagne par exemple (Harris 1977). La chasse, comme nous l'avons déjà mentionné, a été soutenue dans le passé et est encore intense dans certaines parties de la zone d'étude.

L'utilisation des terriers est plus fréquente en hiver qu'en été, mais les variations annuelles observées par Weber (1985) ne sont pas applicables dans tous les cas. Dans notre terrain, certains individus se reposent tout au long de l'année en terrier. Plusieurs mois après la fin de leur période de suivi par radio-pistage, les femelles qui avaient été régulièrement localisées en terrier (F2, F3) continuaient de se reposer sous terre puisqu'elles ont été régulièrement observées à leurs terriers habituels. Le repos continu en terrier est certainement une conséquence du faible nombre d'abris dans la zone. Les renards qui n'ont jamais été localisés en terrier (F19, M21) avaient à leur disposition une forêt abrupte, calme et presque sans dérangement alors que ceux se reposant continuellement en terrier (F2, F3, F8) provenaient tous de la même partie du terrain (zone de la Tuilerie) dans laquelle les couverts sont rares et les chasseurs particulièrement actifs. Lloyd (1980) a aussi relevé que les renards se reposent sous terre plus souvent lorsque les couverts sont rares ou présentent des risques.

Le choix du site a rarement été influencé par les conditions météorologiques, sauf dans les cas extrêmes. Pour Weber (1985) et Harris & Lloyd (1991), les renards préfèrent se reposer en terrier lorsque le temps est mauvais. Cette constatation n'est pas la règle dans notre terrain: par temps pluvieux, les renards ont généralement continué de se reposer en surface. Bien que Doncaster (1985 in Geffen & Macdonald 1993) ait observé que les renards se retiraient en forêt en cas de forte pluie, nous pensons que l'opinion couramment répandue que les renards évitent la pluie parce qu'elle diminue le pouvoir isolant de la fourrure (Artois 1989) mérite d'être nuancée. Durant la nuit, nous avons souvent observé des individus se reposant en terrain complètement découvert par une pluie battante.

B. Nombre et situation des sites de repos dans le domaine vital

Bien que Capt & Stalder (1991) aient observé que les renards se reposaient à la même place durant la journée, sans se déplacer, Kolb (1984), Blanco (1986), Artois *et al.* (1990) et Woollard & Harris (1990) ont mis en évidence l'utilisation de plusieurs sites. Nous avons observé que le nombre de sites utilisé est plus faible lorsqu'il s'agit de terriers, probablement en raison du nombre limité de terriers dans notre terrain. Le grand nombre de sites utilisés par les renards se reposant en surface peut être expliqué par trois raisons. Premièrement, un renard se reposant en surface peut être dérangé plus facilement (promeneurs, par exemple); dans un tel cas, l'individu fuit jusqu'à une autre place de repos (Eguchi & Nakazono 1980). Deuxièmement, dans les zones avec suffisamment de couverts pour passer la journée en surface, les renards peuvent trouver de nombreux sites adéquats pour se reposer et ainsi passer de l'un à l'autre de manière à occuper différentes parties de leur domaine (activité territoriale). Cette fonction de surveillance nous semble confirmée par le grand nombre de mouvements durant la journée sans dérangement visible sur le site, de même que par les cas de renards quittant un terrier pour aller se reposer dans un autre ou en surface. Finalement, une raison de "confort" pourrait expliquer certains des déplacements (changement de l'ensoleillement, arrivée d'un autre individu sur le site). On a relevé chez d'autres carnivores nocturnes l'utilisation de différents sites pour le repos diurne. C'est le cas, par exemple, pour le dingo (Thomson 1992) qui comme le renard change de site durant la journée. Chez la loutre (*Lutra lutra*) (Rosoux & Libois 1991) et le blaireau (N. Ferrari, comm. pers.), on peut observer différents sites mais sans changement pendant la journée. L'utilisation préférentielle de certains terriers (Ables 1969, Eiberle 1975, Fabrigoule & Maurel 1982) ou certaines zones de surface (Artois *et al.* 1990) a été confirmée dans notre étude. Des raisons de sécurité et de confort peuvent expliquer ce fait, mais la véritable cause est vraisemblablement à rechercher au niveau du comportement social. Nous avons observé, comme Harris (1980), que plusieurs individus utilisent les mêmes places de repos et Poulle (1991) a établi que les interactions entre renards se déroulent essentiellement pendant la période de repos diurne.

Comme Artois (1985), nous avons constaté que les renards pouvaient se déplacer passablement, au moment où ils quittaient leur place de repos, pour atteindre leur zone de

chasse. Nous avons ainsi observé que les zones utilisées pour le repos diurne et les zones de chasse ne se recouvraient pas. Cette constatation contredit une partie du modèle établi par Weber (1985) qui prédit que les renards essaient de limiter au maximum les coûts du déplacement entre ces deux zones. Nous pensons que la petite dimension des domaines vitaux rend ces coûts négligeables. La localisation souvent périphérique des sites de repos, en particulier des terriers, souligne l'influence qu'ils ont sur la dimension et la forme des domaines vitaux comme l'ont mentionné déjà Phillips & Catling (1991) pour le renard ou Doncaster & Woodroffe (1993) pour le blaireau.

D. Sites de repos des juvéniles

Bien que nos résultats sur ce sujet ne soient pas abondants, il nous a paru intéressant de relever que des juvéniles de 7 à 9 semaines n'étaient plus cantonnés au terrier de mise bas mais pouvaient déjà se reposer en surface (ou dans un autre terrier) à une distance assez importante, et ce avant le mois d'août considéré comme le début de la période de dispersion (Englund 1980a, Mulder 1985). Dans ces sites, les juvéniles radio-pistés ont été observés soit seuls, soit accompagnés de frères et soeurs. Ce sujet, tout comme le degré d'indépendance des juvéniles à cette période, mériterait d'être étudié plus en détail.

2.4. Utilisation de l'espace et de l'habitat

A. Utilisation de l'espace

Dans les domaines vitaux de nos renards, l'aire nodale (HMT 60%) a toujours la même allure: elle est située en position centrale et représente en moyenne un tiers de la surface. Cette situation reflète bien ce dont nous avons l'impression lors de nos nuits de suivis, à savoir qu'il n'y pas de zones fortement préférées. Les renards de la Chaux d'Abel parcourent leur domaine vital en zigzag s'arrêtant plus ou moins longtemps dans les zones favorables. Les déplacements servent à la fois à la recherche de nourriture et à l'activité territoriale (Sargeant 1972), un animal opportuniste comme le renard étant susceptible de se

nourrir à l'occasion de n'importe quel trajet (Artois 1989). Il est évident cependant qu'un tel modèle ne s'applique que dans les zones où il y a plusieurs sources de nourriture réparties assez régulièrement, ce qui est le cas dans notre terrain (Ferrari 1992). La femelle erratique a, elle, modifié une partie de ces aires nodales avec les saisons. Ce qui confirme l'idée que les individus nomades sont à la recherche d'une zone où s'installer.

La surface utilisée quotidiennement (en moyenne 45 % du domaine vital saisonnier) correspond tout à fait avec les valeurs obtenues ailleurs (Blanco 1986, Artois *et al.* 1990). Dans deux cas seulement, nous avons noté que ces surfaces changeaient avec les saisons. Nous pensons que F10 les a réduites en hiver en raison de la neige qui a momentanément été relativement abondante en 1990-91 et limitait les déplacements. L'effort de déplacement devenait alors vraisemblablement trop important par rapport au gain qu'apporterait la quête de nourriture dont l'abondance était limitée par la couche de neige. Nous avons constaté que les quelques nuits où la couche de neige fraîche était importante, les renards radio-pistés pouvaient restreindre leur activité à une courte période en début de nuit (par exemple, le 17.11.92, F27 a quitté son terrier à 18h45 et l'a regagné à 22h30 déjà). En été, F8 a augmenté les surfaces qu'elle utilisait quotidiennement, pour les raisons que nous avons mentionnées en discutant la stabilité des domaines vitaux (partie 2.1).

B. Utilisation de l'habitat

Il a été clairement établi que le renard utilise l'habitat en fonction de la disponibilité en proies (Jones & Theberge 1982, Kolb 1984, Reynolds & Tapper 1986, Goszczynski 1991, Labhardt 1991) et de la protection que le milieu peut lui procurer vis-à-vis de facteurs adverses comme les prédateurs, les chasseurs, et les conditions météorologiques défavorables (Jones & Theberge *op. cit.*, Kolb *op. cit.*, Goszczynski *op. cit.*). Ce deuxième critère n'a certainement qu'une faible influence dans notre terrain. Le seul prédateur naturel du renard dans le Jura suisse est le lynx (*Lynx lynx*) (Liberek 1992) et celui-ci n'est présent que sporadiquement dans notre terrain d'étude (Meia *et al.* 1993a). Quant à l'homme, omniprésent durant le jour, il se fait très discret pendant la nuit comme nous l'avons mentionné dans notre présentation de la zone d'étude. Pendant la période nocturne, les renards se déplacent donc

librement en tout point du terrain, se reposant même en zone totalement ouverte, comme nous l'avons déjà signalé (voir aussi Weber *et al.* 1991). Les renards ont montré une préférence pour les forêts mais, comme celles-ci sont de petite dimension sur notre terrain, ils n'étaient jamais très éloignés de la lisière. Artois (1985) a d'ailleurs constaté qu'ils ne s'aventurent que rarement dans la profondeur des forêts. Si les milieux boisés et semi-boisés présentent un intérêt pour le renard c'est qu'ils lui offrent plusieurs types de ressources de manière simultanée: les rongeurs du genre *Microtus* se trouvent en zones ouvertes mais aussi le long des haies et lisières (Labhardt *op. cit.*) où le renard trouvera également des fruits qui constituent en saison une part importante du régime alimentaire (Weber & Aubry 1993). Ferrari (1992) a mis en évidence la préférence des renards pour des zones dans lesquelles il trouve plusieurs sources de nourriture. Cette caractéristique serait d'autant plus marquée que le campagnol terrestre est peu abondant.

L'utilisation de l'habitat peut changer avec la saison (Artois 1985, Reynolds & Tapper 1986, Cavallini & Lovari 1991). La préférence pour les forêts et pâturages boisés s'accroît en hiver parce qu'il est d'une part plus facile de s'y déplacer (la hauteur de neige est toujours plus faible sous le couvert) et parce que les ressources, comme les fruits, y sont accessibles, alors qu'il devient difficile de repérer et d'attraper des proies sous la couche de neige plus importante des zones ouvertes. En été, la préférence pour la forêt diminue alors que celle pour les milieux ouverts augmente; ces derniers deviennent intéressants par les insectes qu'ils abritent (Cavallini & Lovari *op. cit.*), en particulier ceux que le renard peut chercher dans les andains.

Bien que nombreuses, les fermes sont peu visitées. Les renards s'en méfient; et ce d'autant plus s'il y a un chien à la ferme. Goszczynski (1991) a constaté que la présence des chiens influençait l'utilisation de l'espace chez le renard. L'importance des habitations comme source de nourriture est certainement sous-estimée par notre technique de radio-pistage. En effet, l'approvisionnement à la ferme (sur le fumier par exemple, où sont souvent déposés des déchets exploitables comme des placentas de vache) peut prendre très peu de temps et s'effectuer entre deux localisations. Cavallini & Lovari (1991) ont d'ailleurs souligné que le temps passé dans un milieu n'est pas forcément proportionnel à son importance alimentaire

pour le renard: si le milieu est très favorable, les renards y arrivent peut-être rapidement à satiété et le quittent rapidement. Ferrari (1992) a montré que les déchets d'origine humaine étaient de première importance pour le renard dans notre zone d'étude.

2.5. Rythme d'activité

A. Rythme d'activité des subadultes / adultes

L'activité diurne des renards de la Chaux d'Abel est très restreinte. Plus que l'existence de conditions climatiques contraignantes, mentionnée comme une cause de diminution de l'activité durant la journée par Ables (1969), c'est la présence de l'homme qui est responsable de cette situation. Classiquement, on considère que l'importance de l'activité diurne dépend du degré de persécution dans la zone concernée (Harris & Lloyd 1991). Dans les zones préservées du dérangement humain, comme par exemple en Alaska sur l'île étudiée par Zabel & Taggart (1989), le renard montre une activité diurne importante. Notre zone est, elle, caractérisée d'une part par l'existence d'une pression de chasse, et d'autre part par l'omniprésence de l'homme en tout point du paysage durant la journée (agriculteurs, promeneurs, skieurs, bûcherons, trafic automobile). Dans une telle situation, le renard s'assurera une meilleure sécurité par une activité nocturne marquée (Eguchi & Nakazono 1980). La recherche de nourriture durant la journée n'est pas impossible (nous avons eu quelques occasions d'observer des renards en chasse de jour), mais elle demeure l'exception. La plupart du temps, les renards actifs de jour se déplaçaient entre deux sites de repos (voir la partie 2.3 de ce chapitre). Même en période d'élevage des jeunes, les femelles reproductrices n'ont pas montré une activité diurne plus importante. On a, tout au plus, observé une légère prolongation de l'activité après le lever du jour (comme l'ont d'ailleurs mentionné Harris & Lloyd 1991).

La période d'activité varie selon la saison, s'adaptant à la longueur de la nuit, pour les raisons que nous venons de mentionner (sécurité accrue), comme l'ont aussi observé Eguchi & Nakazono (1980) et Capt & Stalder (1988). L'activité effective est, elle, plus stable;

elle correspond au temps nécessaire au renard, quelle que soit la saison, pour se procurer sa ration alimentaire quotidienne et faire le tour de son domaine vital.

L'activité des renards radio-pistés est assez homogène tout au long de la nuit quoique, selon les saisons, on note une activité plus intense en début et fin de nuit. Ce résultat correspond aux observations d'Ables (1969) et Artois (1985), mais à notre avis il ne justifie pas qu'on qualifie l'activité du renard de diphase. Ce terme devant être réservé à des espèces qui véritablement se mettent au repos au milieu de la nuit, comme par exemple le dingo (Thomson 1992). Eguchi & Nakazono (1980) avaient, eux, mis en évidence un rythme triphasique. Comme le suggère Ables (*op. cit.*), l'activité du renard pourrait être calquée sur celles de ses proies. Pour l'otocyon (*Otocyon megalotis*), Mills & Haagner (1989) ont mentionné que les conditions climatiques influencent clairement la disponibilité en termites et par conséquent le rythme d'activité. L'activité plutôt homogène sur 24 heures des campagnols terrestres pourrait expliquer, en partie au moins, le type d'activité nocturne rencontré dans notre terrain (Weber *et al.* 1994).

La période d'activité est interrompue de courtes pauses qui s'effectuent en principe, comme on l'a vu dans la partie 2.3 du chapitre "résultats", dans le milieu où le renard se trouve. Ces interruptions de l'activité sont plus courtes que celles observées par Woollard & Harris (1990) en milieu urbain. La quantité de nourriture plus importante et la dimension des domaines vitaux plus petite dans ce type de milieu permettraient au renard de satisfaire ses besoins énergétiques plus rapidement et par conséquent lui permettrait de se reposer plus longuement (Weber *et al.* 1994)

B. Activité des juvéniles

Nos résultats, bien que peu abondants, montrent que les renardeaux calquent très vite leur activité sur celles des adultes. Comme le faisait remarquer Artois (1989), lors des premières sorties, les juvéniles ne manifestent aucune crainte mais à mesure qu'ils grandissent ils deviennent plus prudents et sortent plus tardivement. Nous avons noté que lorsqu'un terrier de mise bas est proche d'une source de dérangement, les renardeaux ont tout de suite

tendance à être nocturnes (cas des terriers sous les routes ou en bordure de celles-ci, par exemple).

2.6. Comportements de chasse et de marquage

Comme le supposait déjà Artois (1989), la chasse aux rongeurs n'est pas très différente de celle aux vers-de-terre (Macdonald 1980b). Lors de nos observations de renards chassant des campagnols, nous avons estimé que la plupart des tentatives de capture étaient infructueuses, en accord avec les observations de Pils & Martin (1978 *in* Artois *op. cit.*) qui ont constaté une réussite inférieure à 20 %. Le succès de capture reste cependant très variable et dépend de la densité de proies. Le creusage pour atteindre un campagnol est mentionné par Labhardt (1990) et peut prendre plusieurs dizaines de minutes. Le comportement de cache est certainement sous-estimé dans nos observations par le fait qu'il est difficile à mettre en évidence en l'absence de neige (Artois 1989). Ce stockage de nourriture est considéré comme une stratégie caractéristique du renard (Macdonald 1976, Harris & Lloyd 1991). Comme Macdonald (*op. cit.*), nous avons constaté que certaines petites surfaces riches en ressources (vers-de-terre, fruits au sol) pouvaient être utilisées de manière intensive sur une durée assez longue.

Le comportement de marquage a été étudié par différents auteurs (Henry 1977, Macdonald 1985, Funk 1987, Goszczynski 1990, Labhardt 1991). On relèvera que, comme nous l'avons observé, le renard marque à travers tout son domaine vital. Ce comportement varie avec la saison et les individus. La fréquence des marquages urinaires peut être très élevée (jusqu'à un marquage par minute ou 100 m de trajet; Artois 1989). Le dépôt de fèces est proportionnel à la quantité de nourriture disponible (Goszczynski *op. cit.*, obs. pers.). Les marquages ont un rôle dans la communication, signalant la présence de l'individu dans son territoire. Ils servent aussi à indiquer les endroits où de la nourriture a déjà été prélevée. Ce comportement éviterait à l'individu et à ses congénères de perdre du temps sur un point du terrain déjà utilisé (Henry *op. cit.*). Exploiter d'autres points seraient d'autant plus favorable que le marquage urinaire a un effet répulsif sur les campagnols (Calder & Gorman 1991).

3. Comportement social

3.1. Partage de l'espace

A. Recouvrement des domaines vitaux

Toutes les possibilités de recouvrement entre domaines vitaux semblent exister chez le renard. Généralement, on considère qu'il n'y a pas (ou très peu) de recouvrement entre domaines vitaux voisins, que ceux-ci soient occupés par un (ou deux) individu(s) (Phillips & Catling 1991), une famille (Sargeant 1972), ou un groupe d'individus (Niewold 1980, Hersteinsson & Macdonald 1982, Mulder 1985, 1991). Dans ce dernier cas, les domaines vitaux des membres du groupe se recourent en général complètement (Niewold *op. cit.*, Hersteinsson & Macdonald *op. cit.*, Mulder *op. cit.*). Des variantes ont cependant été observées. Certaines études ont montré que, pour atteindre un point riche en ressources alimentaires, les renards n'hésitent pas à pénétrer dans le domaine du groupe voisin. Harris (1980) a ainsi vu sur la même parcelle des individus de différents groupes et capturé trois femelles reproductrices au même endroit. Bubela (1993) a observé des domaines de groupes qui se recourent en hiver lorsque les ressources sont rares mais sont distincts aux autres saisons. Selon von Schantz (1981), au sein du domaine d'un groupe, les individus de rang inférieur sont cantonnés aux parties suboptimales. Avant lui, Harris (1980) avait aussi noté que les individus beta n'occupent qu'une partie du domaine des reproducteurs. Poulle (1991) a observé une situation très dynamique, le recouvrement entre deux domaines vitaux pouvant passer de 4 % à 80 % après 3 saisons. Elle a cependant relevé que certains domaines s'excluaient tout au long de son étude.

A la Chaux d'Abel, comme nous l'avons vu, deux cas de figure se sont présentés. Soit les domaines ne se recourent pas ou presque pas (moins de 5 % de recouvrement), soit ils se recourent de manière importante (plus de 45 %). Dans ce dernier cas, il n'y avait qu'un terrier de reproduction dans la zone et les individus (F2/F3, F10/F12, F10/F24) ont été

observés ensemble à plusieurs occasions. Puisque ces individus partagent une grande partie de leur domaine (s'y rencontrant parfois) et ne se reproduisent pas chacun de leur côté, on peut considérer qu'ils appartiennent au même groupe. On aurait ainsi, dans notre terrain, des groupes à domaines assez nettement séparés sauf dans des zones de nourrissage importantes (cas de l'Assesseur par exemple), ce qui correspond bien aux travaux cités précédemment. Le recouvrement entre domaines vitaux de renards du même groupe ne semble pas aussi complet que dans certaines autres régions. Notre situation se rapprocherait plutôt de celles observées par von Schantz (1981) ou Pouille (1991). L'existence de groupes est confirmée par le fait que d'autres renards (1-4) soient tout au long de l'année observés dans les domaines vitaux des renards radio-pistés, et cela non seulement dans les zones périphériques mais aussi dans des parties assez centrales. Ce nombre était logiquement plus grand en automne, période où les jeunes ne peuvent plus être différenciés des adultes mais occupent encore le domaine parental. Comme nous l'avons mentionné dans l'introduction, Capt & Stalder (1988), ont fait le même type d'observations dans les Alpes suisses. Ils ont utilisé ces observations pour estimer la densité de renards, mais n'ont pas considéré pour autant l'existence de groupes dans leur zone d'étude. A notre avis, leur justification (la majorité des cadavres de femelles examinés montraient des traces de maternité) ne tient pas compte des observations réalisées par d'autres auteurs. Von Schantz (1981), par exemple, a constaté que les femelles beta d'un groupe deviennent régulièrement portantes mais n'arrivent pas à terme ou abandonnent leurs petits. Cette situation s'observe chez d'autres espèces, comme le blaireau (Cresswell *et al.* 1992).

B. Observations simultanées

Les renards d'un même groupe ne sont que rarement observés ensemble. De manière générale, ils paraissent s'éviter. Cette observation a aussi été faite par Macdonald (1981) et Pouille (1991). Notre pourcentage d'observations simultanées (13.5 %) correspond bien aux valeurs de ce dernier auteur (12.9 %). Contrairement à elle, nous n'avons cependant pas relevé d'augmentation significative en automne. Les jeunes renards de notre terrain deviennent peut-être plus rapidement indépendants, comme c'est le cas lorsque les ressources ne sont pas abondantes (Frafjord 1992). Les renards chassent en solitaires pour des raisons essentiellement liées à la recherche de proies. D'une part, la taille des proies ne nécessite pas de coopération.

D'autre part, ils réduisent ainsi la compétition interindividuelle. Cette utilisation des mêmes zones de manière décalée dans le temps, s'observerait d'autant plus que les ressources sont réparties de manière homogène et se renouvellent rapidement (campagnols lorsque abondants, vers-de-terre les nuits favorables, par exemple). Si les ressources sont regroupées en certains points (haie avec des fruits tombés au sol, andains, ...), on pourra observer plusieurs individus ensemble. Ces réflexions ont été faites par Geffen & Macdonald (1993) appliquées aux cas du renard de Blanford (*Vulpes macroti*) et de l'otocyon. Ces auteurs ont noté que, chez le renard de Blanford, les deux individus d'une paire utilisaient les différentes parties de leur domaine de manière à s'éviter au maximum; ces renards se nourrissent de ressources réparties de manière assez uniforme. Chez l'otocyon, par contre, les ressources seraient disposées de manière moins uniforme (termites, par exemple) conduisant à une recherche de nourriture en groupe. Dans notre terrain, on observe ainsi peu de regroupements d'individus, contrairement aux zones urbaines où un jardin peut être le lieu de recherche de nourriture en commun d'un grand nombre de renards (Harris 1980, Macdonald 1981, parmi d'autres). Dans son terrain, Poulle (1991) a observé une situation comparable à la nôtre: les renards radio-pistés d'un même groupe étaient à plus de 300 m les uns des autres dans plus de 90 % des localisations.

C. Partage des sites de repos

Nous avons déjà évoqué dans la discussion de la partie 2.3 consacrée aux terriers et sites de repos, que ceux-ci étaient partagés par plusieurs individus. Ce partage semble autant valable pour les terriers que pour les sites de surface. Nous sommes convaincus, que dans notre terrain, les sites de surface sont des endroits bien définis, connus et fréquentés par plusieurs individus qui s'y rencontrent de temps en temps. Ils seraient transmis par tradition. Nous expliquons de cette manière pourquoi F24, fille de F10, a été localisée se reposant en surface dans les mêmes coins de forêt que ceux utilisés par sa mère lors de son suivi par radio-pistage deux ans plus tôt. Pendant le suivi de F24, F10 était toujours dans la zone (collier en panne), et il est probable qu'elle utilisait toujours les mêmes sites y rencontrant parfois sa fille. Poulle (1991) a clairement mis en évidence que les renards se retrouvaient pour passer la journée dans les mêmes lieux. Selon elle, c'est à ce moment que les contacts sociaux s'établiraient. Elle a relevé, comme l'avait fait Harris (1980), qu'il existe des

associations privilégiées: certains renards se retrouvent plus fréquemment que d'autres. Macdonald (1980a, 1981) avait lui aussi mis en évidence des relations privilégiées entre individus d'un groupe.

Bien qu'ils partagent leurs places de repos, les renards n'y sont que rarement observés ensemble et les contacts sociaux n'y sont peut être pas aussi fréquents que Poulle (1991) l'a suggéré. Comme nous l'avons dit, le plus fréquemment, ils les quittent de manière échelonnée. A notre avis, il est probable que même au terrier les renards essaient de limiter les contacts avec leurs congénères. Il n'y a, par exemple, pas de communication entre individus pour avertir d'un danger, comme nous l'ont montré plusieurs observations de ce type: "au moment de quitter le terrier en fin d'après-midi, un individu nous remarque / il rentre précipitamment et ne ressortira qu'à l'obscurité totale / quelques minutes après cette tentative, un autre individu sort". A l'intérieur du terrier, comme lorsqu'ils se reposent en surface, les renards peuvent occuper des places distinctes. Nous en avons eu confirmation en suivant l'activité du chien lors de nos piégeages au terrier. Lorsque deux renards s'y trouvaient, le chien hésitait souvent entre une extrémité et l'autre du terrier. Roper & Christian (1992) ont montré que les blaireaux se répartissent les chambres à l'intérieur du terrier, s'y reposant seul ou à plusieurs, selon un modèle d'associations privilégiées. Il est vraisemblable que la situation soit identique chez les deux espèces. Si les sites de repos sont fréquentés par plusieurs individus, cela peut être dû en partie au fait que des lieux favorables pour passer la journée sont, selon les zones, difficiles à trouver. On y observerait ainsi, comme c'est le cas sur les points riches en ressources alimentaires lorsque celles-ci sont disposées en véritables taches, une grande tolérance interindividuelle et on pourrait même y rencontrer des individus de groupe voisins (voir le cas de F8 en été 1992 par exemple, ou celui du terrier des Combes en hiver 92-93). La tolérance vis-à-vis des renards d'autres groupes s'expliquerait d'autant mieux qu'il pourrait exister des liens de parenté entre les individus. Mulder (1986 *in* Artois 1989) a mentionné le cas de relations de bon voisinage entre des femelles apparentées. Malheureusement, nous ne disposons pas d'informations sur le degré de parenté des individus de groupes voisins.

3.2. Relations interindividuelles

A. Interactions

Nos observations d'interactions aux terriers non utilisés pour la reproduction sont trop rares pour qu'on les discute longuement. On relèvera seulement que nous y avons observé un pourcentage assez important d'interactions *sensu stricto* (6 cas sur 13 observations), ce qui confirmerait l'idée de Poulle (1991) que la place de repos constitue un lieu privilégié pour les contacts sociaux.

Que font les renards lorsqu'ils sont observés ensemble ? Dans notre terrain, ils s'ignorent dans plus de la moitié des cas (54 %). Sinon, ils sont en interaction *s.s.* (27 %) ou pratiquent une activité semblable de manière synchronisée (19 %). Poulle (1991), utilisant la même technique que nous, a aussi relevé une absence d'interaction dans la majorité de ses observations. Elle a mentionné cependant un pourcentage encore plus faible de cas où les individus interagissent (4/50, 8 %). Nous pensons que cette différence est due essentiellement à une manière différente de définir l'interaction. Nous avons considéré qu'il y avait interaction chaque fois que le comportement d'un individu influençait celui de l'autre. Ainsi, pour nous, une rencontre où les individus s'écartent l'un de l'autre est une interaction. Pour Poulle (*op. cit.*), il s'agit d'une activité non synchronisée. Quoi qu'il en soit, on peut considérer que les interactions sont peu fréquentes. Nous avons constaté qu'elles étaient moins nombreuses en automne. Nous pensons que cela est dû au fait que souvent, à cette saison, on observe ensemble des subadultes de la même famille. Comme ces individus se connaissent, que la hiérarchie au sein d'une portée est très vite établie (Scott & Fuller 1974) et demeure en principe stable (Chase 1974), les interactions sont limitées au maintien de la hiérarchie et ainsi ne sont pas nombreuses. Par contre, on note un plus grand pourcentage d'interactions en hiver, période de la recherche du partenaire et d'établissement des domaines vitaux. Les contacts physiques sont très rares. Le peu d'interactions observées, aux sites de repos comme ailleurs, nous montrent que parmi les espèces vivant en groupe, le renard est typiquement à

classer dans les "distance species" (Brown 1975). Celles-ci, par opposition aux espèces qui recherchent le contact physique (épouillage, ...), limitent les contacts proches à certaines situations particulières, et de manière générale les dominés évitent les dominants. Cette tendance à éviter les contacts a déjà été relevée comme un effet de subordination par von Schantz (1981). Nous avons observé très peu de rencontres agressives (10 % des interactions s.s.; 2,6 % des observations de renards ensemble). Ce fait correspond très bien aux observations de Macdonald (1981) qui a relevé que les rencontres entre membres d'un groupe sont généralement amicales, d'autant plus si elles ont lieu ailleurs que sur la parcelle riche en ressources alimentaires. Cet auteur a noté par contre que des intrus peuvent être attaqués violemment. Labhardt (1991) et Niewold (1980) ont mentionné le même type d'observations. Nous n'avons observé que deux interactions agressives qui pourraient correspondre à des rencontres entre renards de groupes voisins. Celles-ci paraissent donc rares, ce qui confirme d'autres constatations : les domaines de groupes voisins se recoupent très peu, les excursions ne sont pas fréquentes, les renards évitent au maximum les rencontres. Le fait que Macdonald (1979, 1980a, 1981) ait relevé autant d'interactions entre les renards qu'il a observés est peut-être dû en partie au fait que les individus étaient dans un espace confiné (enclos ou domaine vital restreint avec nécessité de se retrouver aux lieux riches en nourriture). Même si elles sont peu fréquentes, les interactions servent, comme nous l'avons déjà évoqué, au maintien de la hiérarchie. Grâce à deux observations, nous avons ainsi pu nous rendre compte que les femelles sont probablement subordonnées aux mâles, conformément aux observations réalisées ailleurs (Niewold *op. cit.*, Hersteinsson & Macdonald 1982, par exemple). Nous discuterons plus loin l'éventuelle présence de mâles beta.

B. Coopération

Nos observations ont montré l'existence de coopération dans les soins à la descendance comme l'avait constaté Macdonald (1979 notamment). Il faut désormais considérer comme clairement établi le fait que le mâle participe à l'élevage des jeunes, en apportant de la nourriture ou en surveillant la zone du terrier, comme l'a aussi noté Bubela (1993). Cet auteur n'a pas pu observer de soins alloparentaux, malgré la présence d'individus supplémentaires, alors que nous avons aussi mis en évidence la participation d'autres femelles aux soins à la

descendance. Celles-ci sont généralement issues de la parentèle, comme le suggèrent le cas F10/F24 et le fait que la dispersion ne concerne qu'une partie des subadultes. Ces femelles surveillent les jeunes, comme Poulle (1991) l'a aussi observé. Nous avons aussi constaté qu'elles jouent avec eux, les toilettent, et leur apportent de la nourriture. On relèvera que l'existence de ces "helpers" est difficile à mettre en évidence, car souvent les adultes se relaient au terrier. Une fois encore, on remarque que les renards cherchent à s'éviter. Les soins alloparentaux ne sont pas considérés comme une cause de la vie en groupe mais ils en découlent (von Schantz 1984c) et ainsi ils ne sont pas observés partout. Von Schantz (1981) voit la présence des beta uniquement comme une "insurance back-up" (Emlen 1978), ces femelles se tenant prêtes à prendre soin des jeunes au cas où la mère viendrait à disparaître. Il reste à établir dans quelle mesure la participation des individus beta augmente les chances de survie des jeunes. Hersteinsson & Macdonald (1982) ont relevé qu'elles contribuaient autant que la mère à l'apport de nourriture. Dans certaines situations cependant (Moehlman 1983 in Sheldon 1992), les soins alloparentaux ne semblent pas contribuer de manière significative au taux de survie des juvéniles. Il serait, à notre avis, particulièrement intéressant de détailler les temps de passage et l'activité des différents adultes s'occupant d'une portée.

Même si nous n'avons pas pu clairement l'établir, nous pensons qu'il y avait coopération déjà au début de notre étude, comme le laisse penser, par exemple, une observation réalisée au terrier de la Biche en 1990: une femelle y a été observée avec les jeunes, surveillant la zone, mais refusant de manière très nette la tétée (annexe 3). La situation serait donc restée assez identique tout au long de notre travail; on aurait tout au plus observé dans certaines zones une augmentation du nombre d'individus beta (voir le terrier de la Petite Coronelle, bien suivi en 1992 et 1993; tabl. 35).

Le cas du terrier de la Petite Coronelle en 1993 reste un peu trouble. Le fait que trois femelles y allaitaient peut être compris de la manière suivante. F10, dont les interactions avec les autres ont établi qu'elle était la dominante, était certainement la mère d'une grande partie des jeunes, comme elle l'était l'année précédente. Les autres femelles allaitantes (F24 et une femelle indéterminée) pouvaient avoir du lait soit parce qu'elles avaient eu des jeunes mais les avaient perdus (avant ou après la naissance, conformément à la situation décrite par von

Schantz 1981), soit parce qu'elles (ou l'une d'elles) étai(en)t la mère d'une partie des jeunes. Dans ce dernier cas, nous aurions observé un cas de portée multiple déjà décrit à de nombreuses occasions chez le renard (Storm *et al.* 1976, Macdonald 1980a, Poulle 1991, parmi d'autres). Nous n'avons cependant pas relevé de différence de taille entre les jeunes pouvant laisser penser qu'ils étaient d'âges différents. La capture de F24 durant cette période, nous a confirmé qu'elle avait les mamelles bien développées.

Dans notre terrain, l'accouplement ne concerne apparemment pas exclusivement les femelles dominantes, comme l'a montré le cas de F27 qui s'est accouplée mais n'a pas élevé de jeunes (voir paragraphe suivant) et l'a suggéré la situation dans la zone de la Souriche. Dans cette zone, en 1993, M21 s'est accouplé avec une femelle indéterminée. Il a été observé par la suite en compagnie d'une femelle portante non marquée. Or, F15, qui avait élevé des jeunes en 1992, occupait la même zone. On peut supposer que cette femelle s'est aussi accouplée en 1993. Malheureusement, cette année-là, la famille de la Souriche n'a jamais pu être observée et l'identité de la mère n'a pu être établie. La situation serait donc différente de celle décrite par Macdonald (1980a) où le mâle dominant ne montre pas d'intérêt pour les femelles beta, et serait plus proche d'un système de groupes polygynes, comme celui décrit par Zabel & Taggart (1989). Ces auteurs ont cependant considéré, se basant sur les travaux entrepris dans d'autres régions, que la polygynie était due à des ressources alimentaires abondantes qui favorisent l'entrée en oestrus. Cette justification s'accorde mal avec notre situation et n'explique pas pourquoi une seule femelle se reproduisait dans les situations observées par Macdonald (*op. cit.*). Nous pensons que la majorité des femelles entre en oestrus (comme l'ont constaté Capt & Stalder 1988) mais que seules une partie d'entre-elles arriveront à terme ou réussiront à élever leurs jeunes, comme l'ont noté Niewold (1980), von Schantz (1981), et Zabel & Taggart (*op. cit.*). Une des raisons pour lesquelles la reproduction n'aboutit pas chez les femelles beta pourrait être un taux d'ovulation bas en période de faibles ressources alimentaires (Lindstrom & Lindstrom 1991), ce d'autant plus que ces femelles auraient un accès limité aux ressources (la sécurité alimentaire critique des beta étant plus faible que celle des dominants, Carr & Macdonald 1986). Certaines de ces femelles mettent peut-être bas mais perdent leurs jeunes assez vite, ne pouvant les nourrir convenablement. Chez les blaireaux, Cresswell *et al.* (1992) ont aussi montré que la reproduction n'était pas

limitée aux dominants. Ces auteurs ont noté que les chances de succès des femelles beta étaient plus grandes si celles-ci pouvaient bénéficier de terriers annexes pour se mettre à l'abri de la femelle dominante qui tue les jeunes qu'elle n'a pas conçus. Contrairement à Zabel & Taggart (*op. cit.*) qui ont retenu cette hypothèse, il nous paraît peu probable que les femelles dominantes tuent les jeunes des subordonnées dans notre situation, en raison de la grande tolérance et du peu de contacts observés entre individus. Il se pourrait que la structure assez lâche des groupes dans notre terrain (peu de rencontres, peu d'interactions) permette aux femelles beta de s'accoupler, alors que dans les cas où l'espace est confiné (captivité, petits domaines des zones urbaines avec rencontres aux "feeding-patches") cette possibilité est réduite par une hiérarchie plus marquée. Cette hypothèse serait appuyée par le fait que Macdonald (*op. cit.*) relevait qu'il n'y a pas d'interventions particulières de la femelle dominante pour limiter les contacts entre le mâle et les femelles beta; sa seule présence semblerait suffire à empêcher les beta de se reproduire.

Toutes les femelles présentes dans une zone ne participent pas à l'élevage des jeunes. Nous l'avons constaté en radio-pistant la femelle erratique (F11) et deux femelles âgées (F12 et F27). F12 s'est probablement reproduite en 1990 à la Biche. Ce terrier faisait partie de son domaine vital quand elle fut capturée durant l'hiver 90-91. A proximité du terrier, nous avons capturé F10 comme subadulte au mois d'août 90. Nous supposons que F10 était la fille de F12. Durant l'hiver 90-91, elle a acquis le statut de reproductrice de la zone (elle a eu des jeunes en 91, 92 et 93). F12 est demeurée dans la zone et a maintenu sa dominance sur F10 comme l'ont montré plusieurs interactions. Elle n'a pas participé à l'élevage des renardeaux; son domaine n'englobait d'ailleurs plus le terrier de reproduction à partir du printemps 91 (Fig. 30). Une situation très comparable a été constatée avec la femelle F27. Elle était la mère des jeunes des Combes en 1992. Durant l'hiver 92-93, elle s'est accouplée, mais n'a pas élevé de jeunes. Au printemps, son domaine avait glissé vers l'ouest, mais dans la zone qu'elle occupait auparavant, une portée de renardeaux a été élevée par d'autres adultes dont le domaine recouvrait largement le sien. Comme F12, F27 a parfois été localisée à proximité du terrier de reproduction mais ne l'a jamais fréquenté. Une femelle dominante ayant perdu la possibilité de se reproduire (il semble établi qu'à partir de 5 ans, les femelles sont moins productives; revue *in* Artois 1989), peut donc rester dans le domaine du groupe et ne pas

participer à l'élevage des jeunes. F12 avait apparemment conservé son statut de dominant. Cette situation contredit les observations effectuées sur le renard (Macdonald 1980a) et le loup (Mech 1970) qui ont montré que lorsque la femelle reproductrice change, la nouvelle femelle devient dominante sur l'ancienne.

Nous n'avons jamais observé la participation d'un deuxième mâle à l'élevage de la portée. Pourtant, nos observations montrent que plusieurs mâles adultes peuvent occuper les mêmes zones (Tabl. 27) et parfois les mêmes terriers. Il n'a pas pu être établi clairement dans quelle proportion les domaines vitaux de ces mâles se recoupent. Von Schantz (1981) a décrit que les mâles subadultes pouvaient occuper de petits domaines vitaux à la limite des domaines des dominants, chassant dans les mêmes zones que ces derniers mais en organisant leur activité de manière à les éviter. On pourrait imaginer que ce type d'utilisation de l'espace se poursuit au-delà de la période de dispersion dans une zone comme l'Assesseur, où plusieurs mâles de la portée 92 étaient encore observés en 1993 alors que les renards étaient approvisionnés par le restaurateur. La présence de deux mâles dans le même domaine a aussi été signalée par Niewold (1980), Harris & Smith (1987) et Pouille (1991) et on pourrait imaginer qu'elle est plus fréquente que ce que l'on considère couramment. Dans les groupes formés par les blaireaux, on relève indifféremment la présence de mâles et de femelles (Kruuk 1978a). Récemment, on a montré que des soins alloparentaux pouvaient être prodigués aussi chez cette espèce (Woodroffe 1993). De prime abord, il n'y a pas de raison que les deux espèces diffèrent quant au sexe des congénères formant le groupe spatial. Dans le cas relaté par Niewold (*op. cit.*), le mâle dominant d'un groupe tolérait son fils âgé de 1 à 2 ans, lequel se montrait très docile. Il a cependant été montré (Harris & Trehwella 1988, parmi d'autres) et nous l'avons également constaté, que les renards mâles dispersaient plus fréquemment que les femelles. Il faut en conclure que la présence de plusieurs mâles dans un groupe est possible mais qu'elle demeure une situation moins fréquente que la présence de plusieurs femelles. Les relations entre individus lors de la présence d'un deuxième mâle dans le groupe mériteraient d'être précisées.

4. Caractéristiques de la population

4.1. Reproduction

A. Calendrier

Le calendrier de reproduction présenté dans le chapitre 4 correspond bien à celui observé précédemment sur le même terrain par Paratte (1989) et celui mentionné pour la Suisse en général par Wandeler (1988). Cet auteur a évoqué un décalage de 4 à 6 semaines pour les Alpes, portant le début du nid à fin février-début mars. Nous n'avons pas observé ce décalage, peut-être parce que l'altitude de notre terrain est somme toute assez basse par rapport aux altitudes alpines ou parce que nos derniers hivers ont été particulièrement cléments. L'activité oestrienne des renards semble fixée avant tout par la longueur du jour. La température et la disponibilité alimentaire ont une influence dans des limites plus étroites (Artois 1989). Il n'est donc pas étonnant d'avoir constaté une situation proche de celle relevée pour l'ensemble de la Suisse.

La durée de la période pendant laquelle les familles peuvent être observées au terrier dépend de différents facteurs dont le dérangement sur le site et l'abondance des ressources alimentaires. Lorsque celles-ci sont rares, le terrier est quitté plus rapidement (Weber 1985, Frafjord 1992).

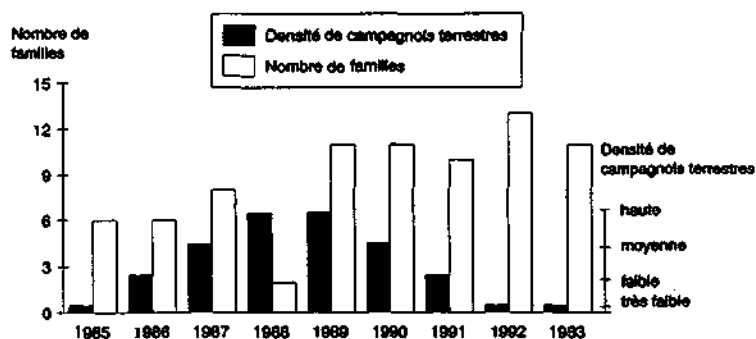
B. Natalité

Le nombre de jeunes renards par portée (en moyenne, 3.6-4.6) est très proche des valeurs mentionnées généralement dans la littérature: 4-5 jeunes en moyenne pour l'Europe (Artois 1989, Harris & Lloyd 1991). Selon Harris & Lloyd (*op. cit.*), l'effectif des portées est assez stable, les différences de productivité entre populations étant dues à des proportions différentes de femelles ne se reproduisant pas. Nos valeurs moyennes sont légèrement en-deça

du nombre mentionné par Wandeler (1988) pour la Suisse (en moyenne, 5,2 jeunes). Cet auteur a signalé des portées dont l'effectif atteint 12 renardeaux. Nous n'avons jamais atteint ce maximum. Notre nombre de jeunes relativement bas pourrait suggérer des conditions alimentaires difficiles, l'effectif des portées étant considéré comme plus faible lorsque les ressources sont rares (Englund 1980a, Von Schantz 1984c, Lindstrom & Lindstrom 1991).

L'examen de la natalité année après année montre une certaine stabilité dans le nombre de familles et le nombre de jeunes par famille. Cette constatation peut surprendre puisque les ressources se sont apparemment raréfiées au cours de l'étude et que le nombre de familles (tout comme le nombre de jeunes) est généralement considéré comme dépendant de l'abondance des ressources (Englund 1980b, Kolb & Hewson 1980, Lindstrom & Lindstrom 1991). Cette constatation s'étend au-delà du cas du renard. Elle a, par exemple, aussi été faite chez le loup (Harrington *et al.* 1983, parmi d'autres). Pour mettre en relation le nombre de portées et la densité de campagnols terrestres, nous avons jugé utile d'incorporer la période précédant notre travail, en incluant les valeurs de Paratte (1989). On obtient l'image présentée à la figure 44.

FIG. 44 : Nombre de familles recensées et densité de campagnols terrestres dans notre terrain d'étude (1995-1993).



En examinant la situation sur 9 ans, on note, conformément aux prévisions, une augmentation du nombre des portées avec l'augmentation du campagnol terrestre entre 1985 et 1989. Bien que Hewson (1986) n'ait noté aucune influence de la pression de chasse hivernale sur le nombre de terriers de reproduction, nous considérons que le très faible nombre de familles en 1988 résulte d'une chasse hivernale soutenue (Paratte 1989), comme nous avons déjà eu l'occasion de le signaler. Il est intéressant de souligner que le nombre moyen de jeunes par portée en 1988 était particulièrement grand (en moyenne, 5,5), ce qui correspond tout à fait aux observations réalisées ailleurs. Lorsque la chasse (Harris 1977) ou la rigueur de l'hiver (Voigt & Macdonald 1984) réduisent le nombre de renards, la productivité est plus grande au printemps suivant. En effet, à la fin de l'hiver, un faible nombre de renards se trouve dans de bonnes conditions nutritionnelles, lesquelles influencent positivement le nombre de jeunes produits et le succès de leur élevage.

Comment peut-on expliquer que le nombre de familles n'ait pas diminué avec la raréfaction des campagnols ? On relèvera que von Schantz (1984c) n'a pas observé non plus de diminution du nombre de familles lorsque les conditions alimentaires sont devenues moins bonnes. Mais, il a constaté par contre une diminution de l'effectif des portées et une diminution du nombre d'adultes supplémentaires dans les domaines vitaux. Nous n'avons noté ni une diminution significative du nombre de jeunes ni une diminution du nombre d'adultes. On peut, à notre avis, émettre deux suppositions pour expliquer le maintien de la natalité et du nombre d'adultes dans notre terrain : 1) il y a un décalage entre le moment où les proies sont au plus bas et celui où le nombre de portées diminue, comme l'a noté Englund (1980a), et/ou 2) les ressources de substitution sont assez abondantes pour permettre aux adultes "de tenir le coup". Dans le cas de cette deuxième hypothèse, le nombre de portées ne diminuerait pas mais par contre le taux de survie des jeunes serait plus faible. Dans ce sens, on peut rappeler que les coûts de la gestation sont plus faibles que ceux de la lactation (références in Zabel & Taggart 1989) et qu'au cours de notre travail, les jeunes étaient de moins en moins robustes au fil des ans. Notre bonne connaissance du terrain et notre présence soutenue en 1992-93 ont peut-être aussi contribué à masquer artificiellement une légère baisse de la natalité par la découverte de portées ayant rapidement disparu que nous n'aurions pas trouvées les années précédentes (cas de F25 par exemple). La poursuite des observations à la Chau

d'Abel devrait permettre de mieux cerner ce problème.

C. Sites de reproduction

A part le nombre d'entrées, il n'y a pas de différence significative entre les terriers choisis pour la reproduction et les autres terriers. La préférence pour des zones boisées avait déjà été notée par Weber (1983), Iokem (1985) et Paquot & Libois (1986). Nakazono & Ono (1987) ont cependant relevé que les renards utilisaient plutôt des terriers en zones ouvertes. Il n'y a pas de contradiction entre ces deux résultats qui correspondent à deux stratégies adoptées par le renard pour assurer sa sécurité: soit il choisit un site discret, soit il s'assure une bonne visibilité (Artois 1989). En fait, les renards sont opportunistes dans le choix de leurs terriers. Ils ne les creusent pas eux-mêmes lorsque d'autres possibilités existent (Weber *op. cit.*). Ainsi, dans notre zone d'étude, la plupart des terriers ont été creusés par le blaireau et sont utilisés en alternance par les deux espèces. Dans les grands complexes, on a noté des cas de cohabitation. L'utilisation de structures d'origine humaine (comme les tas de détritius) a été reportée par Weber (*op. cit.*), Paquot & Libois (*op. cit.*) et Brochier (1989). Malgré ce type d'utilisation, une distance minimum est maintenue entre les terriers et les habitations (50 m); aucune femelle n'a choisi pour ses jeunes un site dans, ou à proximité immédiate d'une maison, comme le font les renards urbains (Harris 1977). Le grand nombre d'entrées des terriers de reproduction semble être une caractéristique constante (Weber *op. cit.*, Nakazono & Ono *op. cit.*) et correspond probablement à un besoin pour les jeunes de pouvoir se mettre rapidement à l'abri.

La différence observée au niveau du substrat entre les terriers de reproduction et les autres terriers est une conséquence de la différence observée en ce qui concerne le nombre d'entrées. Lorsqu'un terrier situé dans le substrat "Racines d'épicéa" (substrat le plus fréquent des terriers non utilisés pour la reproduction) est agrandi, la terre située aux alentours peut être utilisée et le substrat devient "Racines d'épicéa/Terre" (substrat le plus fréquent des terriers de reproduction). Nous avons constaté que la terre nue n'était utilisée que lorsqu'un terrier était agrandi.

Hewson (1986) a montré que les terriers de reproduction, dans différentes parties de l'Ecosse, étaient distribués de manière régulière. Nakazono et Ono (1987) ont supposé la même situation au Japon. Nos résultats sont différents. La difficulté pour les renards de trouver ou d'aménager un terrier pour mettre bas pourrait expliquer notre répartition au hasard; nous considérons que la distribution des terriers dans notre terrain est fixée par le nombre de sites favorables.

L'utilisation régulière des mêmes terriers au fil des ans a déjà été rapportée par Page (1981) et Nakazono & Ono (1987), par exemple. Plusieurs facteurs peuvent influencer l'utilisation des terriers: le nombre de renards, l'identité des reproducteurs, un dérangement sur le site avant ou au moment de la mise-bas. Ce fait souligne l'importance du stock de terriers utilisables pour la reproduction dans une région. Un dérangement permanent ou la destruction de ces terriers causera sans aucun doute des changements. Un effet possible est la diminution du nombre de renards. Weber (1983) a mentionné le nombre de terriers comme un facteur limitant possible dans les zones où le sol n'est pas favorable. Une autre possibilité est la recherche d'autres sites par le renard, probablement plus proches de l'homme. Nous nous en sommes rendus compte dans la deuxième partie de notre étude. Les renards ont déserté certains terriers régulièrement utilisés jusqu'alors. La seule cause que nous ayons pu relever était le dérangement causé à ces terriers par nos piégeages avec le chien. Ce fut le cas des terriers des Combes et de l'Assesseur. De la même manière, la présence régulière de chiens rôdeurs est certainement la raison qui a poussé F8 à déplacer ses jeunes dans le tuyau sous la route, avec la conséquence que l'on sait pour les renardeaux.

D. Comportement des femelles reproductrices

- Comme l'ont déjà relevé Harris & Lloyd (1991), la mère se détache progressivement du terrier de mise bas pour passer la journée ailleurs. Selon ces auteurs, une préférence pour le repos en surface expliquerait ce fait. Nous avons constaté que ce comportement pouvait apparaître assez rapidement et il nous a semblé qu'il serait plutôt en relation avec le manque de place croissant dans le terrier de mise bas. Dans les terriers de petite dimension, les adultes sont apparemment restés moins longtemps que dans les grands complexes. Nous n'avons

relevé une réduction de la surface utilisée quotidiennement que dans les premiers jours après la mise bas; très vite les renardes ont recommencé à être actives de manière "standard". De cette manière, ni l'étendue du domaine vital ni l'activité effective n'ont changé chez ces femelles, comme nous l'avons déjà mentionné.

4.2. Dispersion

Cet aspect n'a pas été étudié spécifiquement. L'étude de la dispersion, surtout en ce qui concerne l'importance des déplacements entrepris, a fait l'objet de nombreux travaux (Harris & Trehwella 1988, Trehwella & Harris 1988, Trehwella *et al.* 1988, Funk 1989b, Trehwella & Harris 1990, Allen & Sargeant 1993, parmi les plus récents). Elle nécessite des moyens particuliers (grand nombre de jeunes et subadultes marqués et radio-pistés, mise en place de moyens efficaces de récupération des cadavres) et est un travail de longue haleine (voir, par exemple, Allen & Sargeant *op. cit.*). Nous nous contenterons de commenter ici, dans l'optique de notre problématique, les quelques informations recueillies. L'étude de la dispersion, en particulier des facteurs qui la déclenchent, constituera le point central des recherches sur le renard à la Chaux d'Abel dans les prochaines années.

A. Pourcentage d'individus dispersant

Aucun des adultes capturés et munis de colliers-émetteur n'a émigré. Comme nous l'avons relevé dans la partie consacrée aux domaines vitaux, les adultes résidents sont fidèles à une zone. Cette observation correspond bien aux travaux de Harris & Trehwella (1988), qui ont observé que la dispersion concerne essentiellement les juvéniles, et de Funk (1989b) qui n'a relevé aucun cas de dispersion chez les adultes.

La dispersion n'a concerné qu'une partie des individus marqués, en accord avec le modèle de structure sociale en groupe qui suppose qu'une partie des juvéniles peut rester dans le domaine parental comme individus beta (Hersteinsson & Macdonald 1982, parmi d'autres). Conformément à ce modèle, le pourcentage de mâles dispersant est plus important,

comme l'a montré le travail quantitatif de Harris & Trehwella (1988): à Bristol, la dispersion concerne 73 % des mâles juvéniles et seulement 32 % des femelles juvéniles. Ces auteurs ont aussi mis en évidence qu'il existe un grand risque à disperser. Ainsi, rester dans le domaine parental, même si les ressources ne sont pas abondantes, offre une chance de survie plus grande. Dans le même ordre d'idées, la dispersion pourrait être favorisée par un dérangement soutenu en automne (chasse, par exemple; Lloyd 1980 *in* Harris & Lloyd 1991). Ainsi, on peut admettre que malgré la diminution du campagnol terrestre, notre zone d'étude constitue un milieu favorable pour les renards, comme le milieu alpin (Capt & Stalder 1988) et par extension l'ensemble de la Suisse (Capt 1990). Toutes les parties de notre terrain d'étude sont ainsi colonisées.

B. Caractéristiques de la dispersion

Les subadultes munis de colliers ont quitté le terrain en novembre-décembre. A la même période, nous avons perdu de vue certains subadultes, marqués alors qu'ils étaient juvéniles et régulièrement observés durant l'été et l'automne. Sur notre terrain, la dispersion se déroulerait ainsi plus tard que ce que signalent d'autres auteurs. Zimen (1984), Wandeler (1988) et Funk (1989b) ont mentionné une période de dispersion s'étalant de fin août-début septembre à novembre. Les 3 mâles subadultes suivis pendant la dispersion (M19, M20, M21) ont montré des comportements typiques tels que Mulder (1985) les a décrits. Pour certains auteurs (Trehwella *et al.* 1988, par exemple) les distances parcourues lors de la dispersion dépendent de la densité de population et de la superficie des domaines vitaux. Pour d'autres (Allen & Sargeant 1993), elles sont fixées de manière innée et donc indépendantes de ces facteurs. Il paraît probable que la dispersion de nos renards s'effectue sur des distances assez grandes, s'approchant de la distance moyenne rapportée pour la Suisse par Wandeler (1988), à savoir 7 km. En effet, comme nous l'avons dit, nous n'avons jamais eu d'évidence d'un renard ayant quitté la zone de sa naissance pour une autre partie de notre terrain. On aurait ainsi deux cas de figure: soit les renards restent dans le groupe dont ils sont issus, soit ils s'en éloignent d'une distance correspondant à la largeur de plusieurs domaines vitaux (Macdonald & Bacon *in* Trehwella *et al. op. cit.*).

4.3. Mortalité

Le renard n'a aucun prédateur naturel (à part l'homme) pouvant influencer ses effectifs, comme nous l'avons déjà mentionné et comme l'ont souligné Artois (1989), Capt (1990), et Harris & Lloyd (1991). Ces mêmes auteurs ont ainsi indiqué que, quel que soit le milieu, les causes de mortalité principales sont les différentes activités de l'homme (chasse, trafic automobile, agriculture) et les maladies. Dans notre terrain, aucun cas de rage n'a été mis en évidence durant la durée de notre étude. La gale, autre maladie considérée comme une cause de mortalité importante (Artois *op. cit.*), n'a pas non plus été constatée. Wandeler (1988) faisait remarquer que cette parasitose a disparu de Suisse avec l'arrivée de la rage, tout en précisant que cela pouvait être momentané. Ainsi, dans notre zone d'étude, l'homme est le seul facteur de mortalité important. Comme la chasse a été peu intense à l'intérieur même du terrain, on peut admettre que nous avons étudié une situation dans laquelle la mortalité n'était pas particulièrement forte.

En l'absence de facteurs de mortalité importants, la capacité du milieu va fonctionner comme facteur limitant, comme nous aurons l'occasion de le discuter dans la partie 4.4. On relèvera ici que la raréfaction du campagnol terrestre semble avoir eu pour effet l'augmentation du taux de mortalité des juvéniles. Ce résultat s'inscrit logiquement à la suite d'autres travaux qui ont souligné le même effet d'une diminution des ressources (Goszczynski 1989b, par exemple). Il apparaît d'ailleurs, comme chez la plupart des mammifères, que le taux de mortalité des juvéniles est plus important que celui des adultes (Capt 1990). Kappeler (1985 *in Capt op. cit.*) a estimé un taux de mortalité durant la première année compris entre 60 et 80 %. Goszczynski (*op. cit.*) a observé un taux de 75 %. Il est difficile d'estimer l'espérance de vie d'un renard de notre zone d'étude. Bien que certains individus aient atteint un bel âge, d'autres ont disparu assez rapidement. L'âge moyen des renards adultes dans notre population est certainement comparable aux valeurs constatées ailleurs (1-2 ans; Artois 1989, Harris & Lloyd 1991).

4.4. Densité

A. Discussion des techniques d'estimation de la densité

A l'échelle de l'année, l'importance relative des espèces observées lors des parcours d'observation au phare fournit, à notre avis, une bonne image de la faune de la région étudiée. Utilisant exactement la même méthode entre janvier et décembre 1990 dans une zone plus favorable au chevreuil - altitude plus basse, milieu forestier plus abondant, parcours situé en partie dans une réserve de chasse - Liberek (1992) a obtenu une répartition bien différente: le chevreuil constituait 70 % des observations et le renard seulement 18 %. Les différentes méthodes appliquées dans notre zone d'étude nous ont également convaincus de la concordance des observations au phare avec la réalité. Par exemple, les densités de petits mustélidés estimées par piégeage (Mermoud 1991) sont parfaitement en accord avec les observations réalisées au phare: parmi eux, le putois est le plus abondant, l'hermine est peu abondante alors que la belette est très rare. Certaines réserves doivent cependant être émises. L'abondance relative du renard est certainement surestimée, car il chasse souvent dans les milieux ouverts. Pour preuve, le comportement le plus fréquemment observé est l'exploration-chasse. La disponibilité en proies a ainsi une influence certaine sur le nombre d'observations de renards. Lorsque les campagnols sont abondants ou lorsque les conditions de chasse dans les champs sont bonnes (en été, par exemple), les renards montrent une préférence accrue pour les milieux ouverts. On peut imaginer que la probabilité de rencontrer un renard lors d'une tournée de phare était plus grande que pour les autres espèces, peut-être moins fortement liées au milieu ouvert. A l'opposé, les petites espèces sont sous-estimées, étant plus facilement cachées par les obstacles (murs de pâturage, arbres, ...) et ayant souvent des comportements plus discrets (hermine chassant dans les galeries de campagnols, par exemple). Une espèce essentiellement forestière comme la martre est certainement totalement négligée par la méthode.

La densité absolue de population d'une espèce ne peut pas être établie avec précision

par la technique du phare. Comme Eltringham & Flux (1971), Gaillard *et al.* (1989) et Stahl (1990) nous pensons que cette méthode est adéquate pour étudier l'évolution des effectifs dans une zone au fil des ans mais qu'elle ne permet pas d'obtenir des nombres absolus et n'est pas fiable pour comparer différentes zones, comme le suggérait par exemple Salzman-Wandeler & Wandeler (1973), en raison du nombre de facteurs externes influençant les comptages (pourcentage de milieux, conditions météorologiques, etc.). On convient généralement (Salzman-Wandeler & Wandeler *op. cit.*, Pfister 1978, Stahl *op. cit.*) qu'il faut à tout prix éviter les conditions extrêmes (température, précipitations, enneigement). Newmann (1959), Progulske & Duerre (1964) et Fafarman & Whyte (1979) ont, quant à eux, souligné l'influence des conditions météorologiques. Bien que nous n'ayons pas pu mettre en évidence d'influence des conditions météorologiques sur nos comptages (Meia *et al.* 1993a), nous restons convaincus que des facteurs difficilement contrôlables peuvent influencer ponctuellement le nombre d'observations (adoucissement subit de la température, tournée faisant suite à un orage, parmi d'autres possibilités). La présentation des valeurs par saison permet de minimiser ces influences.

D'autres avant nous avaient utilisé le nombre de terriers de reproduction pour estimer la densité de renards (Hewson 1986, Nakazono & Ono 1987, Brochier 1989). Il est important de souligner que cette technique suppose que l'on connaisse l'organisation sociale de la population. Pour des renards vivant en groupe, Brochier (*op. cit.*) avait aussi compté 3 adultes par terrier, mais il n'avait pas pris en compte d'individus "satellite". Comme la structure sociale dépend des conditions du milieu, et que la mise en évidence des individus beta nécessite des techniques relativement sophistiquées (marquage des individus, observations assidues), cette technique n'est pas adéquate pour comparer les densités de renards dans deux zones que l'on connaît mal.

En fait, il n'existe aucune méthode réellement digne de confiance pour évaluer la densité de renards (Artois 1989). Nous pensons cependant, comme cet auteur, qu'une évaluation valable peut résulter d'une connaissance approfondie du terrain en combinant différentes méthodes (comptage des terriers, comptage au phare, ...). C'est ce que nous avons fait pour estimer la densité de renards dans notre zone d'étude.

B. Discussion de la densité observée

Wandeler (1988) a mentionné, pour la Suisse, une densité de renards comprise entre 0.3 et 4 individus / km². Comme nous l'avons mentionné dans l'introduction, Capt (1990) proposait une densité de 3 à 4 renards / km². La densité observée dans notre terrain correspond à ces valeurs. Malgré cette concordance, il convient de souligner qu'une extrapolation de nos résultats à l'ensemble de l'arc jurassien, pour des besoins cynégétiques par exemple, n'est pas possible sans précautions. La zone de la Chaux d'Abel est certainement un milieu particulièrement favorable pour le renard parce qu'elle est composée en grande partie de zones ouvertes non cultivées, associées à de nombreuses petites zones boisées (utilisées pour le repos diurne) et à de nombreuses fermes offrant de la nourriture de substitution lorsque les campagnols sont rares. Une généralisation éventuelle doit tenir compte de ce fait.

En comparant nos valeurs à celles de Paratte (1989), on constate que la densité de renards dans notre zone d'étude a augmenté entre 1987 et 1993. Paratte (*op. cit.*) a observé un maximum de 14 renards en octobre le long de notre trajet au phare, en 1992 nous en comptons 27 (Tabl. 22). En moyenne, il avait observé 5 renards par tournée alors que nous en avons compté 10. Cette augmentation est peut-être liée à l'augmentation du campagnol terrestre, comme nous l'avons suggéré à propos du nombre de portées. Elle pourrait aussi être le reflet de l'augmentation générale des populations de renards constatée dans toute la Suisse (Fig. 1) après la disparition de la rage dans la majeure partie du pays. L'augmentation est telle que nous avons apparemment dépassé les densités de renards observées avant l'apparition de la maladie. En effet, la courbe des renards tirés augmente alors que l'effort de chasse semble diminuer, dans certaines régions au moins. Cet accroissement du nombre de renard peut vraisemblablement être expliqué de différentes manières. Il est évident qu'en l'absence de facteurs de mortalité importants, la densité sera dépendante de la capacité du milieu, principalement de la quantité de nourriture et de la disponibilité en gîtes. Or, il semble justement que nos habitats sont particulièrement favorables. Artois (1989) faisait remarquer que sous nos climats, le surplus de nourriture est permanent, notamment si l'on prend en

compte les ressources offertes par l'activité humaine. Cet auteur a supposé que c'était la raison pour laquelle, en Lorraine, les renards ne semblaient pas rencontrer de problèmes en cas de faibles densités de rongeurs. Si la population de la Chaux d'Abel continue de se maintenir au niveau actuel, cette hypothèse se confirmera. La disponibilité en gîtes, considérée comme ayant un effet limitatif sur le Plateau suisse par Capt (1990), ne pose, à notre avis, pas de grand problème au renard. Comme on l'a vu, si celui-ci est dérangé dans ses sites habituels, il en colonise d'autres et se contente de structures d'origines humaines comme les tas de débris et les canalisations.

Comparées à certaines densités observées en zones urbaines (jusqu'à 5 familles/ km²; Harris & Lloyd 1991), nos densités ne sont pas excessives. Comme le faisait remarquer Capt (1990), le niveau "supportable" d'une population de renards n'est pas du tout établi. Si, pour différentes raisons qu'il ne nous appartient pas de discuter ici, on considère que ce niveau est atteint, est-il possible d'exercer un contrôle sur les populations? Il nous apparaît que cette question est encore loin d'être résolue. La chasse peut certainement contribuer à diminuer le nombre de renards. Mais, pour y parvenir, la pression exercée jusqu'ici devrait être accentuée dans une proportion indéterminée (Capt *op. cit.*). Et encore... Comme le relevait Artois (1989), il y a peu d'exemples où la chasse a contribué à diminuer les effectifs de renards de manière durable. Comme la rage, l'activité des chasseurs semble apparemment créer des vides que d'autres renards rempliront en quelques mois. Ainsi, comme on l'a déjà mentionné, un haut taux de mortalité peut conduire à une reproduction plus accentuée et finalement à l'augmentation du nombre de renards dans une zone (Hewson 1986, par exemple). En Australie, où l'impact négatif du renard sur la faune endémique est clairement établi, de telles réflexions ont conduit à développer des projets visant à évaluer la possibilité de stériliser les renardes (Bubela 1993).

CHAPITRE 6 : SYNTHESE : ORGANISATION SOCIALE DE LA POPULATION

Type d'organisation sociale. Différents aspects de la biologie du renard dans le Jura suisse ont été traités dans ce travail. Ils nous ont permis de mettre en évidence les caractéristiques suivantes. Les renards occupent de petits domaines vitaux (0.5 -2.5 km²) dont l'étendue correspond aux valeurs mentionnées ailleurs en Europe dans des zones où les ressources sont assez abondantes. Les renards adultes partagent, au moins en partie, leur domaine vital avec d'autres adultes (1- 4). Une partie de ces adultes participe, avec le couple reproducteur, aux soins à la descendance. Il y a en moyenne 4 jeunes par portée. La dispersion ne concerne pas tous les subadultes, certains pouvant rester dans le domaine parental. Ces points sont typiques d'une organisation sociale basée sur le groupe.

L'intégration de l'ensemble des informations recueillies (dimension et situation des domaines vitaux, position des terriers de reproduction, observations de renards marqués) permet de se faire une image, probablement assez proche de la réalité, de l'organisation de la population vulpine dans la partie est du terrain d'étude où nous avons concentré nos observations (Fig. 45). Cette représentation reflète la situation "moyenne" pour 1992 et 1993; elle fixe de manière artificielle des limites qui, comme nous l'avons vu, sont susceptibles de se déplacer quelque peu. Différents groupes de renards se sont donc partagés la surface. Le domaine de chaque groupe est défini par la somme des domaines vitaux des renards qui en font partie. Chaque domaine de groupe comprend en principe un terrier de reproduction. Celui-ci peut se maintenir au fil des ans ou changer. Dans certaines zones, la situation est apparue moins transparente. Certaines années, le terrier de reproduction n'a pas été trouvé (groupes "Mt Rossel" et "Combe à la Biche Nord/Tuyau" en 1993). En 1992, dans le domaine du groupe "Tuilerie", il y a eu deux familles. N'ayant pu suivre de renards par radio-pistage à cette période dans cette zone, nous ne pouvons affirmer que ce sont deux renards du groupes qui se sont effectivement reproduites. Les observations faites par la suite (renards de la Tuilerie chassant dans la zone de la Chapelle) nous le laissent cependant penser. Nous

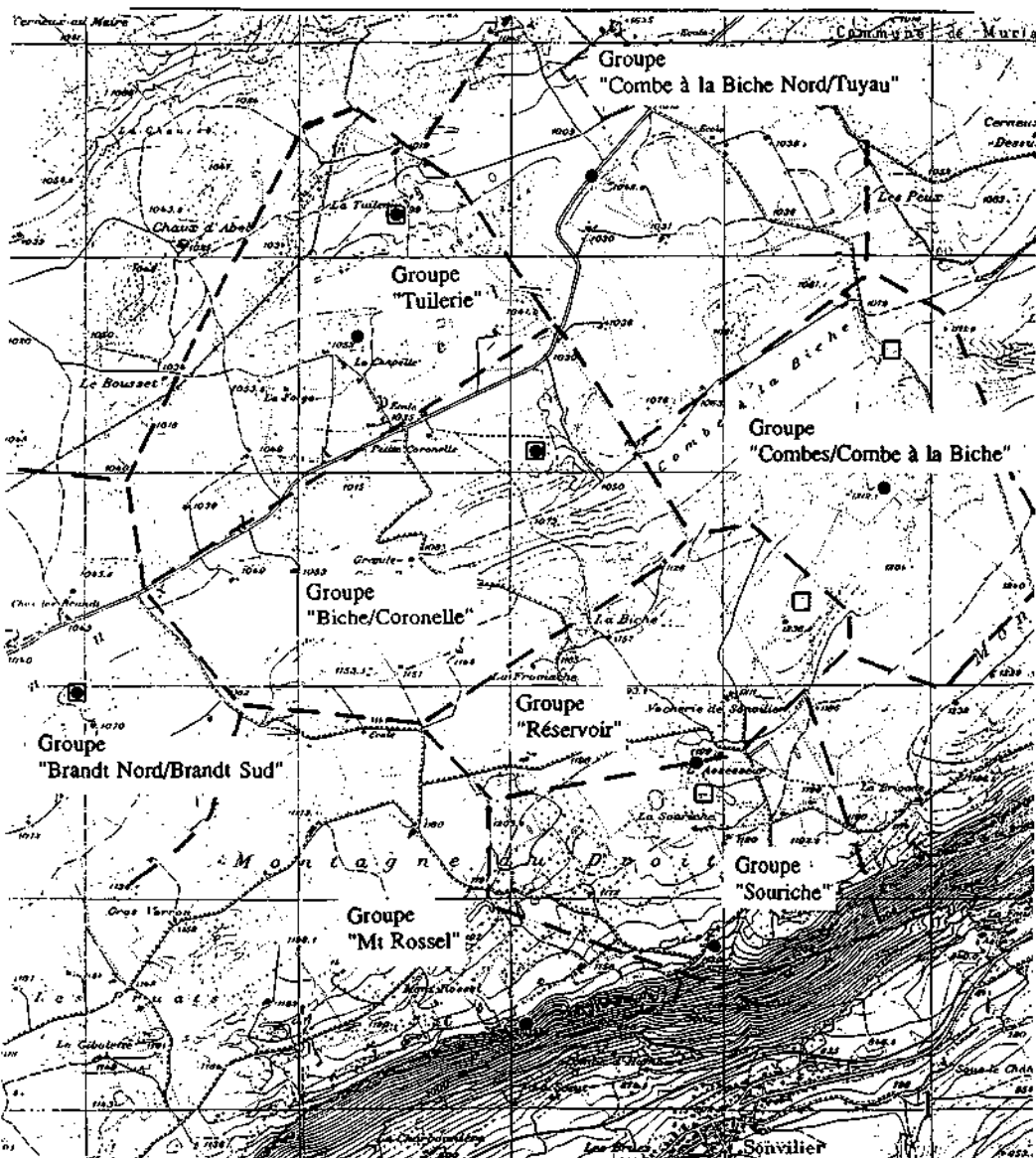


FIG. 45 : Organisation sociale de la population de renards dans la zone est du terrain d'étude en 1992-1993. ●, terriers de reproduction en 1992; □, terriers de reproduction en 1993.

supposons également que le groupe "Assesseur" s'est transformé, au cours de notre travail, en deux groupes: "Souriche" et "Réservoir". En effet, jusqu'en 1991, seul le terrier de l'Assesseur a abrité une famille. Une femelle qui y est née en 1991 (F15) a élevé des jeunes l'année suivante à la Ferme de l'Ours. Cette année-là, il y a encore eu reproduction à l'Assesseur. Une femelle qui y est née (F25) s'est reproduite en 1993 au Réservoir, alors qu'il y avait une famille à la Souriche. Le fait que les domaines des individus fréquentant ces deux zones étaient bien distincts permet de conclure qu'il y avait, en 1993, deux groupes différents.

Comparaison avec les autres travaux réalisés en milieu montagnard. Notre étude ne contredit en rien les observations réalisées jusqu'ici en milieu montagnard. Elle permet cependant d'éclaircir l'aspect de l'organisation sociale dans ce type de milieu. Les auteurs n'avaient jusqu'ici pas traité ce point ou étaient restés assez évasifs. Au Canada, Jones & Theberge (1982) avaient travaillé dans une zone passablement différente puisque typiquement de toundra. Les domaines vitaux y étaient un peu plus grands que chez nous (2.8-3.4 km²) et se recouvraient parfois passablement. Ces auteurs n'ont pas traité l'aspect "structure sociale". Boitani *et al.* (1984), dans les Alpes italiennes, ont observé des domaines vitaux compris entre 1.1 et 4.6 km² qui se recouvraient parfois complètement; ils n'ont pas traité la territorialité et les relations sociales de manière particulière. Dans les Alpes bavaroises, des domaines vitaux d'en moyenne 2 km² ont été observés, avec également un recouvrement important (Berberich 1985 *in* Artois 1989). A une altitude de 1400 m environ au nord de Madrid, Blanco (1986) a suivi un renard mâle dont le domaine vital s'étendait sur 1.13 km². N'ayant suivi qu'un individu, cet auteur ne fournit pas d'informations sur la structure sociale, mais le comportement individuel décrit s'accorde passablement à nos observations. Finalement, il n'y a que Capt & Stalder (1988, 1991) qui ont abordé le problème du comportement social. Malheureusement, comme on l'a déjà signalé, leurs conclusions nous laissent un peu sceptiques par leurs côtés contradictoires. Les domaines vitaux qu'ils ont calculés correspondent aux nôtres (en moyenne, 1 km²). Capt & Stalder (*op. cit.*) considèrent que leur situation est comparable à celle décrite en Grande-Bretagne dans les zones urbaines mais sans nourriture en surplus pour des renards beta. Pourtant, ils ont observé d'autres individus adultes dans les domaines des renards radio-pistés (sic). En fait, l'examen de ces différents travaux nous laisse penser que, dans la plupart des cas (si ce n'est dans tous), la

situation dans les différentes zones de montagne étudiées serait très comparable à la nôtre. Le problème est, comme nous l'avons déjà mentionné, que la structure sociale est particulièrement difficile à mettre en évidence, en raison de la difficulté à capturer et observer les individus d'une même zone, et ce d'autant plus que les contacts sociaux sont très discrets. Notre situation se démarque légèrement des différents travaux cités précédemment par des ressources variées et distribuées de manière assez homogène.

Caractéristiques de la vie sociale. Nos observations des relations au sein d'un groupe correspondent bien aux descriptions de Macdonald (1979, 1980a, 1981) à cela près qu'elles paraissent moins intenses. La structure sociale est plus lâche, vraisemblablement en raison du fait que les renards se rencontrent très peu, n'ayant pas de points de ralliement imposés comme le sont, par exemple, des sources de nourritures concentrées en certains points. De manière générale, les renards s'évitent. Même au terrier ou sur les sites de repos qui constituent, comme l'avait mis en évidence Poulle (1991), des points de ralliement importants, les renards s'évitent au maximum. Les renards peuvent être typiquement considérés comme individus sociaux qui ne recherchent pas le contact physique ("distance species"; Brown 1975). Nous avons constaté, différence fondamentale par rapport au modèle de groupe décrit par Macdonald (*op. cit.*), que l'accouplement n'est pas réservé aux dominants. Cette constatation s'accorde avec les observations réalisées sur d'autres espèces - comme le blaireau (Cresswell *et al.* 1992) - et s'expliquerait par le peu de contacts entre individus, étant supposé que la présence des dominants pourrait créer un "stress" chez les subordonnés diminuant leur habilité à se reproduire (Mech 1970, Macdonald 1980a). La polygynie chez le renard a été clairement observée par Zabel & Taggart (1989) et suggérée par d'autres auteurs comme von Schantz (1981). Comme ce dernier auteur l'a relevé, les pertes après l'accouplement, expliquent certainement pourquoi, le plus souvent, il n'y a qu'une famille par groupe.

Application d'un modèle expliquant la formation de groupes spatiaux à la situation observée. La structure sociale semble s'être maintenue tout au long de notre étude. Nous ne nous attendions pas à une telle stabilité du comportement des renards alors, qu'au fil des ans, leur proie principale se raréfiait. Il convient donc d'examiner ici comment les différentes

hypothèses présentées dans l'introduction pourraient expliquer cette observation (Tabl. 47).

TABLE. 47 : Rappel des hypothèses expliquant la formation de groupes spatiaux.

Abréviation	Nom	Auteur
R.D.H.	Resource Dispersion Hypothesis	Macdonald (1981, 1983)
C.T.S.H.	Constant Territory Size Hypothesis	Lindstrom (1980) et von Schantz (1984b)
T.I.H.	Territory Inheritance Hypothesis	Lindstrom (1986)
P.R.H.	Prey Renewal Hypothesis	Waser (1981)

Tout d'abord, il convient de rappeler que notre situation a clairement montré que les renards se comportaient en "contractionnistes" (Kruuk & Macdonald 1985), n'adaptant pas la dimension de leur domaine à la quantité de ressources. En effet, avec la raréfaction du campagnol, les domaines vitaux n'ont pas grandi bien que les conditions trophiques soient apparemment devenues plus difficiles.

La R.D.H., pour notre cas, prévoit que les ressources sont suffisantes, même en l'absence de campagnols, pour accueillir plus d'un couple par domaine. On peut se demander pourquoi les renards n'ont pas choisi des domaines vitaux plus petits lorsque la population s'est reconstituée en 1988-89. Les conditions alimentaires devaient être bien meilleures puisque les campagnols étaient abondants, et les renards auraient pu "logiquement" se contenter d'une surface plus petite. On doit cependant se rappeler que le modèle prévoit que c'est la répartition des "patches" qui fondamentalement définit la dimension du territoire. On pourrait donc supposer que cette répartition n'a pas changé entre 1989 et 1993 et que seule la quantité de nourriture dans les parcelles a diminué. Cette diminution ne serait pas

dramatique au point de nécessiter l'exclusion des individus subordonnés et ainsi les groupes arriveraient (pour l'instant) à se maintenir, d'autant plus que les hivers ont été particulièrement cléments (chasse et conditions météorologiques). La R.D.H. s'appliquerait donc à notre situation. Cette constatation reste cependant au conditionnel, car, comme on l'a souvent évoqué, il est très difficile de vérifier la R.D.H. dans le terrain. Il sera particulièrement intéressant de suivre l'évolution de la population les prochaines années. Selon la R.D.H., l'effectif des groupes devrait augmenter avec le retour des campagnols.

Dans notre cas, l'application de la C.T.S.H. paraît limitée. Elle suppose, en effet, que les proies fluctuent sur une période plus courte que la durée de vie de l'animal. Or, les campagnols fluctuent sur des périodes de 4 à 8 ans (Saucy 1988) alors que la majorité des renards n'atteignent probablement pas 4 ans. Si l'on examine cependant notre situation par rapport à cette hypothèse, on remarque que le modèle fonctionne mal. Il prévoit que l'effectif du groupe soit adapté à la quantité de ressources, et dans notre cas, le nombre de renards n'a pas baissé alors que les campagnols ont diminué de manière drastique. On peut toutefois considérer qu'il pourrait exister un décalage entre la diminution des proies et la réponse chez le prédateur. La poursuite des études à la Chaux d'Abel devrait permettre d'éclairer ce point. Cependant, à notre avis, cette hypothèse ne tient pas assez compte des autres ressources présentes dans le milieu. Elle s'appliquerait uniquement aux écosystèmes peu diversifiés, comme le sont peut-être ceux du nord de l'Europe. Sous nos climats, les ressources sont plus diversifiées comme le relevait Artois (1989). Il faut ainsi considérer, comme le proposaient Woodroffe & Macdonald (1993), que la C.T.S.H. est une variante de la R.D.H.

La T.I.H. ne sera pas examinée ici puisqu'il est désormais établi qu'elle explique plus le maintien du groupe que sa formation. Elle s'applique cependant à notre situation puisque les subordonnés sont apparemment recrutés essentiellement dans la parentèle.

La P.R.H. paraît séduisante. Nos observations laissent penser que les proies exploitées par les renards à la Chaux d'Abel sont à renouvellement rapide (campagnols terrestres, vers-de-terre). Il conviendrait cependant de pouvoir estimer le renouvellement de ces proies et d'examiner des situations dans lesquelles le renard vit effectivement en couple afin de

comparer cet aspect particulier. Cette hypothèse sous-entend que d'autres critères vont déterminer le territoire ("patches" ou terriers), et, en ce sens, elle rejoint passablement la R.D.H.

Conclusion. Décrire l'organisation sociale du renard se heurte à deux problèmes majeurs: une très grande discrétion et surtout une très grande souplesse. Cette dernière laisse parfois penser que l'on cherche à tout prix à faire entrer dans un modèle une situation régie par un ensemble de facteurs que l'on a extrêmement de mal à contrôler. Ainsi, la dispersion des ressources ne suffit certainement pas à expliquer à elle-seule la dimension du territoire; d'autres facteurs (comportementaux et environnementaux) interviennent (Saunders *et al.* 1993). De la même manière, on a rapporté récemment que chez les hyènes l'effectif du groupe n'est pas défini par les ressources sur le territoire: quand celles-ci viennent à manquer une partie des individus ("commuters") vont chasser dans le domaine voisin (Hofer & East 1993). Chez le loup, considéré comme l'exemple d'une hiérarchie établie, stable et stricte, on relève une grande souplesse dans la composition des groupes (Thurber & Peterson 1993). Une espèce comme le renard, exemple de la monogamie pendant longtemps, montre soudain une polygynie plus fréquente qu'on le supposait. Ainsi, différentes situations apparaissent plus souples que les descriptions classiques le laissaient penser. Autant de nouveautés à flairer, à décrire puis à tenter d'expliquer. Notre but était essentiellement de décrire, beaucoup reste à expliquer ... un beau défi !

CHAPITRE 7 : RESUME / SUMMARY

1. Résumé

Ce travail a pour objet de déterminer et de décrire l'organisation sociale du renard roux (*Vulpes Vulpes L.*) en milieu montagnard, dans le Jura suisse. Cette zone est soumise à des pullulations périodiques de la forme fousseuse du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman*) qui constitue, en période d'abondance, la plus grande part du régime alimentaire du renard. L'étude a été effectuée durant la phase de déclin du cycle; un des objectifs était de voir comment la structure sociale évolue lorsque les proies principales diminuent.

La collecte des données s'est effectuée durant 4 ans, entre septembre 1989 et août 1993. Soixante-quatre renards ont été capturés et marqués. Ving-cinq d'entre-eux ont été équipés de colliers-émetteurs, permettant 18'500 localisations. Les individus marqués ont été vus 1859 fois. Mille quatre cent septante observations de renards ont été décrites dont 234 rencontres intraspécifiques et 32 rencontres interspécifiques. Différents aspects du comportement individuel et du comportement social des renards ont été examinés, de même que certaines caractéristiques de la population.

Les domaines vitaux sont de petite dimension (0.5-2.5 km²). Ils sont partagés, au moins en partie, par plusieurs adultes formant des groupes spatiaux (Macdonald 1983). Les renards sont actifs essentiellement la nuit. Durant cette période, les individus d'un groupe ne se rencontrent que rarement. Cette utilisation individuelle de l'espace serait en rapport avec une répartition des proies relativement homogène. Cette répartition est suggérée aussi par les caractéristiques des mouvements et des aires nodales. Lorsque des renards se rencontrent, ils s'ignorent dans plus de la moitié des cas. Même aux sites de repos, qui sont utilisés conjointement, les renards ne recherchent pas les contacts interindividuels. Nous supposons que cette structure assez lâche est due au fait qu'il n'y a pas de points de ralliement imposés,

comme des sources de nourriture très concentrées dans l'espace. Lorsqu'il y a interactions, celles-ci sont hiérarchisées. Ainsi, parmi les individus d'un groupe, on distingue une femelle et un mâle alpha qui ont des jeunes, lesquels sont élevés dans un des terriers de la zone. Les autres adultes sont subordonnés aux alpha et participent aux soins à la descendance. Il s'agit généralement de femelles n'ayant pas dispersé. La présence de mâles supplémentaires a été observée mais leur statut n'a pu être établi. A côté de ces individus, le groupe comprend aussi des adultes qui ne participent pas à l'élevage des jeunes (femelles âgées ayant perdu leur statut de reproductrice). La présence de renards erratiques a aussi été relevée. Bien qu'une seule portée soit généralement observée dans chaque groupe, l'accouplement n'est pas limité aux dominants.

En examinant les quelques autres travaux menés en montagne, nous supposons que la structure sociale est semblable partout. Dans notre cas, elle ne s'est pas modifiée au cours de l'étude avec la raréfaction des campagnols terrestres. Le nombre de groupes (nombre de portées) et les effectifs des groupes n'ont pas diminué. Par contre, la mortalité juvénile paraît avoir augmenté. Les différents modèles expliquant la structure sociale permettent d'imaginer deux évolutions possibles de la situation: (1) La capacité du milieu est dépassée et, avec un décalage, les effets de la raréfaction de la nourriture apparaîtront en 1994 (reproduction plus faible). (2) Même lorsque les campagnols sont rares, il y a assez de ressources dans le milieu pour permettre la formation de groupes; la prochaine pullulation de campagnols devrait entraîner une augmentation du nombre de renards.

2. Summary

This study describes the social organization of red foxes (*Vulpes vulpes* L.) in the Swiss Jura mountains. In the study area, water voles (*Arvicola terrestris scherman*) fluctuate considerably in numbers (multi-annual cycles). Foxes feed mainly on water voles when these rodents are abundant. As the study was carried out during the decrease of water vole density, one objective of this work was to investigate if the decrease of the main prey affects the social structure.

Field work was conducted during four years, between September 1989 and August 1993. Sixty-four foxes were caught and tagged, and twenty-five were fitted with activity monitoring transmitters; all, 18'500 locations were established. We described 1470 direct observations on foxes including 234 intra-specific and 32 inter-specific encounters. Several aspects of individual and social behaviour were examined, as well as some characteristics of the population.

Home range sizes were small (0.5-2.5 km²). Several adults shared, at least partly, the home ranges forming spatial groups (Macdonald 1983). Foxes were mainly nocturnal. During the night, there were very few encounters between the members of a group. That resources are rather evenly distributed in the area could explain why foxes used their habitat in such an individual way. Pattern of movements, and size and position of core areas suggested also that food was not clumped. When a fox met a conspecific, they ignored each other in more than half of the cases. Even at the resting sites, which were shared, foxes tried to avoid any interaction. We suppose that such a loose social structure is due to the absence of meeting points like clumped feeding patches. Interactions showed a clear hierarchy between group members. The alpha female and male bred and reared their young in one of the dens of the area. The other adults were subordinate. They were usually females from previous years who took care of the litter. Presence of additional males was recorded but their status could not be established. Beside these individuals, groups also included at least one additional female

that did not function as a helper (old female which has lost its alpha rank). Finally, nomadic foxes were also observed. Although there was usually only one litter in each group, mating was not limited to the dominant pair.

After having examined the results of other studies, we suppose that the social organization is similar in all mountainous areas. In our area, there was no change in the social organization despite the decrease in water voles density. The number of groups (number of litters) and the group sizes did not change. However, the mortality rate of juveniles was affected by the loss of food. The different hypotheses explaining the social organization suggest two possible evolutions in our area: (1) the habitat carrying capacity is overpassed but the effects have not yet been observed; a lower reproduction could be expected for 1994. (2) Even when water voles are scarce, there is enough food in the area to allow groups to form; the next increase in water voles density should induce an increase in fox numbers.

CHAPITRE 8 : REMERCIEMENTS

Plusieurs personnes ont contribué de manière déterminante à la réalisation de ce travail. Je tiens à remercier :

- Le Dr. Jean-Marc Weber, chef de travaux. Il a été l'instigateur de cette étude et m'a initié au travail de terrain. Tout au long de ces années, j'ai eu la chance d'avoir à mes côtés un chef exigeant, disponible et engagé.

- Le Prof. Claude Mermod, directeur de thèse. Il m'a laissé une grande liberté dans la réalisation de mon doctorat tout en étant toujours disponible et prêt à mettre à disposition les moyens nécessaires à la bonne marche de notre recherche. Je lui suis également reconnaissant d'avoir permis que quelqu'un poursuive les travaux sur le renard à la Chaux d'Abel.

- Stéphane Aubry, laborant. Je n'aurais pu rêver meilleur compagnon de terrain pour accomplir ce travail. Son aide a été précieuse dans la collecte et la mise en forme des données. J'ai bénéficié de sa compétence, de sa rigueur et de sa disponibilité.

- Le Prof. Luigi Boitani de Rome, le Dr. Marc Artois de Nancy, et le Dr. Hans-Jörg Blankenhorn de Berne, d'avoir accepté de faire partie du jury et de critiquer ce travail.

- Nicola Ferrari et Sandrine Meyer. Tous deux ont participé, dans le cadre de leur travail de diplôme, aux recherches dans le terrain (radio-pistage et piégeages). J'ai eu plaisir à travailler avec eux en raison de leur efficacité, de leur entrain et de leur esprit de collaboration. Je remercie tout particulièrement Sandrine d'avoir accepté de relire le manuscrit.

- Albin Collaud, alors préparateur. Toujours disponible et polyvalent, il a confectionné une partie du matériel de terrain et s'est chargé de le réparer.

- Le Dr. Nicole Lachat Feller, avec qui j'ai partagé une partie des tournées au phare.

J'ai apprécié bénéficier de l'expérience d'une collègue doctorante travaillant dans le même terrain d'étude avec un peu d'avance.

- Alain Badstuber, alors apprenti laborant, qui a participé très activement aux tournées de phare, aux piégeages, et au radio-pistage lors de son stage dans notre laboratoire.

- Joanne Jospin-Fragnière et plusieurs volées d'étudiants qui ont affûté aux terriers, fournissant plusieurs observations que je n'aurais pu faire.

- Emmanuel Rion qui a mis à notre disposition sa chienne "Zézette" pour les piégeages au terrier.

- Jacqueline Moret, conseillère en statistique de la Faculté des Sciences, qui m'a fourni une aide très précieuse dans le traitement des résultats.

- Le Dr. Michel Fellrath, vétérinaire, qui a fait preuve d'une disponibilité très appréciée lors des "problèmes de santé" de nos renards.

- Jean-Pierre Jeanneret, qui a souvent sauvé la situation en acceptant au pied levé de réparer nos récepteurs.

- Alfred Hennet, garde-faune, qui nous a laissé travailler en toute liberté dans son secteur. Je le remercie de sa collaboration précieuse chaque fois que cela était nécessaire.

- L'Inspectorat de la chasse du canton de Beme et l'Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage qui ont fourni les autorisations de terrain nécessaires.

- Les habitants de la Chaux d'Abel pour leur compréhension et leur intérêt, tout particulièrement la famille Roland Noirjean de la Combe à la Biche et Yvonne et Christian Geiser de la Biche de leur accueil.

Finalement, je remercie tout particulièrement la première lectrice de cette thèse, mon épouse Anne-Sophie, qui m'a supporté (dans les deux sens du terme!) tout au long de ces 5 années. Son intérêt et son soutien m'ont été très précieux.

CHAPITRE 9 : BIBLIOGRAPHIE**A**

- ABLES, E. D. - (1969). Activity studies of red foxes in southern Wisconsin. *J.Wildl.Mgmt.* 33: 145-153.
- ABLES, E.D. - (1975). Ecology of the red fox in America. *In: The wild canids*, éd. par FOX, M.W. R.E. Krieger, Malabar. pp. 216-236.
- ALLEN, S. H. et SARGEANT, A. B. - (1993). Dispersal patterns of red foxes relative to population density. *J.Wildl.Mgmt.* 57(3): 526-533.
- ARTOIS, M. - (1985). Utilisation de l'espace et du temps chez le renard (*Vulpes vulpes*) et le chat forestier (*Felis silvestris*) en Lorraine. *Gibier Faune Sauvage* 3: 33-57.
- ARTOIS, M. - (1989). Le Renard roux (*Vulpes vulpes Linnaeus, 1758*). *In: Encyclopédie des carnivores de France* 3, éd. par ARTOIS, M. et DELATTRE, P. Soc. française pour l'étude et la protection des mammifères, Paris. pp.1-90.
- ARTOIS, M. et LE GALL, A. - (1988). Le renard, Hatier, Paris. 188 pp.
- ARTOIS, M., AUBERT, M. et GERARD, Y. - (1982). Reproduction du renard roux (*Vulpes vulpes*) en France. Rythme saisonnier et fécondité des femelles. *Acta Oecologia, Oecologia Applic.* 3(2), 205-216.
- ARTOIS, M., AUBERT, M. et STAHL, P. - (1990). Organisation spatiale du renard roux (*Vulpes vulpes L.,1758*) en zone d'enzootie de rage en Lorraine. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 45, 113-134.

B

- BACON, P.J., BALL, F. et BLACKWELL, P. - (1991a). Analysis of a model of group territoriality based on the resource dispersion hypothesis. *J. theor. Biol.* 148, 433-444.
- BACON, P.J., BALL, F. et BLACKWELL, P. - (1991b). A model for territory and group formation in a heterogeneous habitat. *J. theor. Biol.* 148, 445-468.
- BEGON, M., HARPER, J.L. et TOWNSEND, C.R. - (1990). Ecology: individuals, populations and communities, 2ème éd. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 945 pp.

BEUST VON, B.R. - (1983). Ein Beitrag zur Aufdeckung der Zusammenhänge zwischen Tollwutepidemiologie und Fuchsökologie in der Schweiz, Thèse de doctorat vétérinaire, Université de Berne (non publié).

BISSONETTE, J.A. et BROEKHUIZEN, S. - (1993). Effects of habitat spatial patterns on *Martes* populations in Europe and North America: a multi-scale approach. In: Sixth International Theriological Congress, Sydney, July 1993, Abstracts. pp.25-26.

BLACKWELL, S. - (1988). Analyse des populations de micromammifères en milieux boisés dans le Haut-Jura. Travail de licence, Université de Neuchâtel (non publié).

BLANCO, J. C. - (1986). On the diet, size, and use of home range and activity patterns of a red fox in central Spain. Acta Theriol. 31: 547-556.

BLANKENHORN, H.J. et ANDEREGG, R. - (1990). Statistique fédérale de la chasse 1989. Bulletin de l'OFEPF 4, 44-49.

BLASER, H. - (1973). Les états des renardeaux. Schweizer Naturschutz 6.

BLASER, H. - (1975). Beobachtungen zur Mutter-Kind Beziehung beim Rotfuchs (*Vulpes vulpes*). Feld Wald Wasser. Schweiz. Jagdzeitung 3(2), 39-47.

BOITANI, L., BARASSO, P. et GRIMOD, Y. - (1984). Ranging behaviour of the red fox in the Gran Paradiso National Park (Italy). Boll. Zool. 51: 275-284.

BROCHIER, B. - (1989). Emplacement et densité des terriers de mise-bas du renard roux (*Vulpes vulpes* L.) en périphérie bruxelloise. Cahiers d'Ethologie appliquée 9(4): 495-508.

BROEKHUIZEN, S. - (1983). Habitat use of beech marten (*Martes foina*) in relation to landscape structure in a dutch agricultural area. In: Proceedings from XVI. Congress of the International Union of Game Biologists, Vysoké Tatry, Srbské Pleso. pp.614-624.

BROEKHUIZEN, S., VANT' T HOFF, C.A., JANSEN, M.B. et NIEWOLD, F.J.J. - (1980). Application of radio tracking in wildlife research in the Netherlands. In: A Handbook on biotelemetry and radio tracking, éd. par AMLANER, C.J. et MACDONALD, D.W. Pergamon Press, Oxford. pp.65-84.

BROWN, J.L. - 1975. The Evolution of behavior, Norton, New York. 761 pp.

BUBELA, T.M. - (1993). The effects of surgical sterilisation of vixens on the social behaviour of the red fox (*Vulpes vulpes* L.) in alpine Australia. In: Sixth International Theriological Congress, Sydney, July 1993, Abstracts. p. 42.

BURT, W.H. - (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. J. Mammal. 24, 346-352.

C

- CALDER, C. J. et GORMAN, M. L. - (1991). The effects of red fox *Vulpes vulpes* faecal odours on the feeding behaviour of Orkney voles *Microtus arvalis*. *J.Zool., Lond.* 224: 599-606.
- CAPT, S. - (1990). Zum heutigen Kenntnisstand über die Biologie und Oekologie des Fuchses. *Jagd Hege* 22(2), 7-9.
- CAPT, S. et STALDER, H.W. - (1988). Untersuchungen zur Habitatnutzung von Rotfüchsen (*Vulpes vulpes* L.) im schweizerischen Alpenraum, Thèse de doctorat, Université de Berne (non publié).
- CAPT, S. et STALDER, H.W. - (1991). Aspekte der Raumnutzung von Füchsen im alpinen Raum. *Schriften des Arbeitskreises Wildbiologie an der Justus-Liebig-Universität Giessen* e. V. 20, 33-38.
- CAPT, S., FUHRER, W. et LUEPS, P. - (1980). Zur Grössen und Lagevariation des PI beim Rotfuchs (*Vulpes vulpes* L.). *Kl. Mitteilungen Naturhist. Mus. Bern* 10, 1-5.
- CARR, G.M. et MACDONALD, D.W. - (1986). The sociability of solitary foragers: a model based on resource dispersion. *Anim. Behav.* 34, 1540-1549.
- CAVALLINI, P. - (1992). Ranging behavior of the red fox (*Vulpes vulpes*) in rural southern Japan. *J. Mammal.* 73(2): 321-325.
- CAVALLINI, P. et LOVARI, S. - (1991). Environmental factors influencing the use of habitat in the red fox, *Vulpes vulpes*. *J.Zool., Lond.* 223: 323-339.
- CHASE, J. D. - (1974). Models of hierarchy formation in animal societies. *Behavioral Science* 19: 374-382.
- CHEESEMAN, C.L., WILESMITH, J.E., RYAN, J.E. et MALLINSON, P.J. - (1987). Badger population dynamics in a high-density area. *Symp. zool. Soc. Lond.* 58, 279-294.
- CORDAS, T., AESCHLIMANN, A. et MOREL, P.C. - (1993). Etude morphologique des *Ixodidae* s. str. (Schulze, 1937) de Suisse au microscope électronique à balayage. *Acarologia* 34(1), 21-46.
- COTTY, A. - (1985). Clé de détermination des *Ixodidae* et *Amblyonmidae* de Suisse. Université de Neuchâtel, (non publié).
- CRESSWELL, W. J., HARRIS, S., CHEESEMAN, C. L. et MALLINSON, P. J. - (1992). To breed or not to breed: An analysis of the social and density-dependent constraints on the fecundity of female badgers (*Meles meles*). *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 338(1286): 393-407.

CUCHE, F. - (1985). Mais où sont passées les bêtes d'antan ? Nouvelle revue neuchâtelaise 8, 1-51.

D

DEBROT, S. - (1982). Ecologie de *Mustela erminea* L. Dynamique des composantes structurales, trophiques et parasitaires de deux populations. Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel, (non publié).

DEKKER, D. - (1983). Denning and foraging habits of red fox, *Vulpes vulpes*, and their interaction with coyote, *Canis latrans*, in Central Alberta, 1972-1981. Can.Field nat. 97(3): 303-306.

DIXON, K.R. et CHAPMAN, J.A. - (1980). Harmonic mean measure of animal activity areas. Ecol. Res. 63, 1040-1044.

DONCASTER, C.P. et MACDONALD, D.W. - (1991). Drifting territoriality in the red fox *Vulpes vulpes*. J. Anim. Ecol. 60, 423-439.

DONCASTER, C.P. et MACDONALD, D.W. - (1992). Optimum group size for defending heterogeneous distributions of resources: A model applied to red foxes, *Vulpes vulpes*, in Oxford City. J. theor. Biol. 159, 189-198.

DONCASTER, C. P. et WOODROFFE, R. - (1993). Den site can determine shape and size of badger territories: Implications for group-living. Oikos 66(1): 88-93.

E

ECKERT, J. et AMMANN, R. - (1990a). Information zum sogenannten "Fuchsbandwurm". Schweiz. Arch. Tierheilk. 132, 92-98.

ECKERT, J. et AMMANN, R. - (1990b). Informationen zum sogenannten "Fuchsbandwurm". Schweizerische Aertzezeitung 71(2), 63-67.

ECKERT, J. et EWALD, D. - (1991a). Neue Informationen zum "gefährlichen Fuchsbandwurm". Jagd Hege 23(11), 18.

ECKERT, J. et EWALD, D. - (1991b). Neue Informationen zum "gefährlichen Fuchsbandwurm". Schweizer Jäger 76(10), 12-14.

EGUCHI, K. et NAKAZONO, T. - (1980). Activity studies of Japanese red foxes, *Vulpes vulpes japonica*. Jap.J.Ecol. 30(1): 9-17.

EIBERLE, K. - (1975). Zur Anlage und Benützung der Fuchsbaue im jagdlichen Versuchsrevier der ETH Zürich. Schweiz. Z. Forstwesen 126, 41-46.

EIBERLE, K. - (1977). Beobachtungen über die Ernährung des Rotfuchses im Mittleren Reppischtal. Schweiz. Z. Forstwesen 7, 556-558.

EIBERLE, K. et MATTER, J.F. - (1985). Witterung und Bestandsschwangungen beim Fuchs (*Vulpes vulpes*). Säugetierk. Mitt. 32, 67-74.

EIBERLE, K. et MATTER, J.F. - (1986). Neue Erkenntnisse zur Abundanzdynamik einiger Haarwildarten. Schweiz. Z. Forstwesen 137(9), 777-787.

ELTRINGHAM, S. K. et FLUX, J. E. C. - (1971). Night counts of hares and other animals in East Africa. E. Afr. Wildl. J. 9: 67-72.

EMLEN, S.T. - (1978). The evolution of cooperative breeding in birds. In: Behavioural Ecology, an evolutionary approach, éd. par KREBS, J.R. et DAVIES N.B. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 245-281.

ENGEL, P. - (1991). Fuchsbejagung mit der Falle. Schriften des Arbeitskreises Wildbiologie an der Justus-Liebig-Universität Giessen e. V. 20, 189-196.

ENGLUND, J. - (1980a). Yearly variations of recovery and dispersal rates of fox cubs tagged in swedish coniferous forests. In: Biogeographica, Vol 18, The red fox, éd. par ZIMEN, E. Dr. W. Junk, The Hague. pp.195-207.

ENGLUND, J. - (1980b). Population dynamics of the red fox (*Vulpes vulpes*) in Sweden. In: Biogeographica, Vol. 18, The red fox, éd. par ZIMEN, E. Dr W. Junk, The Hague: pp.107-122.

ENGLUND, J. - (1982). A comparison of injuries to leg-hold trapped and foot-snared red foxes. J. Wildl. Mgmt. 46(4), 1113-1117.

EWALD, D., ECKERT, J., GOTTSTEIN, B., STRAUB, M. et NIGG, H. - (1992). Parasitological and serological studies on the prevalence of *Echinococcus multilocularis* Leuckart, 1863 in red foxes (*Vulpes vulpes Linnaeus, 1758*) in Switzerland. Rev. Sci. Tech. Off. Int. Epiz. 11(4), 1057-1061.

F

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: 195-208.

FAFARMAN, K. R. et WHYTE, R. J. - (1979). Factors influencing nighttime roadside counts of cottontail rabbits. J.Wildl.Mgmt. 43(3): 765-767.

FERRARI, N. - (1992). Influence de la disponibilité de proies sur la composition du régime alimentaire du renard roux (*Vulpes vulpes L., 1758*). Travail de diplôme, Université de Neuchâtel (non publié).

FRAFJORD, K. - (1992). Denning behaviour and activity of arctic fox *Alopex lagopus* pups: Implications of food availability. *Polar Biol.* 12: 707-712.

FUCHS, F. - (1973a). Untersuchungen über die Baue von Rotfüchsen (*Vulpes vulpes* L.) im bernischen Hügelland. *Mitt. Natforsch. Ges. Bern* 30, 39-50.

FUCHS, F. - (1973b). Ueber die Nahrung des Rotfuchses (*Vulpes vulpes* L.) im bernischen Hügelland. *Jahrbuch des Naturhistorischen Museums der Stadt Bern* 5, 17-31.

FUNK, S.M. - (1987). Der Bau als Kommunikationszentrum: Dispersions-Strategien beim Rotfuchs, *Vulpes vulpes* L. In: 61. Hauptversammlung der DSG, Berlin, 27.9-1.10.87, éd. par DEUTSCHE GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE, Paul Parey, Hamburg: p.17.

FUNK, S.M. - (1989a). Fehler radiotelemetrischer Ortungsverfahren: die Schätzung von Tier-Standorten und home range-Größen. In: 63. Hauptversammlung der DSG, Lausanne, 10-14.9.1989, éd. par DEUTSCHE GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE, Paul Parey, Hamburg. p. 14.

FUNK, S. M. - (1989b). Dispersal in foxes. In : Fith International Theriological Congress, Roma, July 1989, Abstracts Vol II. pp 598-599.

G

GAILLARD, J. M., GAUDIN, J. C., LEONARD, P. et DOUBRAY, D. - (1989). Un indice kilométrique d'abondance nocturne: une alternative au dénombrement des populations de cerfs (*Cervus elaphus*) en moyenne montagne ? *Gibier Faune Sauvage* 6: 159-170.

GEFFEN, E. et MACDONALD, D.W. - (1992). Small size and monogamy: Spatial organization of Blanford's foxes, *Vulpes cana*. *Anim. Behav.* 44(6), 1123-1130.

GEFFEN, E. et MACDONALD, D. W. - (1993). Activity and movement patterns of Blanford's foxes. *J.Mammal.* 74(2): 455-463.

GOLVAN, Y.J. et AMBROISE-THOMAS, P. - (1984). *Les nouvelles techniques en parasitologie*, Flammarion, Paris. 298 pp.

GOSZCZYNSKI, J. - (1986). Locomotor Activity of Terrestrial Predators and Its Consequences. *Acta Theriol.* 31: 79-95.

GOSZCZYNSKI, J. - (1989a). Spatial Oistribution of Red Fox *Vulpes vulpes* in Winter. *Acta Theriol.* 34: 361-372.

GOSZCZYNSKI, J. - (1989b). Population Dynamics of the Red Fox in Central Poland. *Acta Theriol.* 34: 141-154.

GOSZCZYNSKI, J. - (1990). Scent marking by red foxes in Central Poland during the winter season. *Acta Theriol.* 35: 7-16.

GOSZCZYNSKI, J. - (1991). Habitat use by red foxes. *In: Global trends in Wildlife Management*, éd. par BOBEK, B., PERZANOWSKI, K. et REGELIN, W.L. Transactions of the XVIIIth IUGB Congress, August 1987, Krakow. pp.349-352.

GOTTSTEIN, B., DEPLAZES, P., ECKERT, J., MUELLER, B., SCHOTT, E., HELLE, O., BOUJON, P., WOLFF, K., WANDELER, A., SCHWIETE, U. et MOEGLE, H. - (1991). Serological (Em2-ELISA) and parasitological examinations of fox populations for *Echinococcus multilocularis* infections. *J. Vet. Med. B* 38(1), 161-168.

GRANDCHAMP, D. - (1980). Etude des parasites du renard roux (*Vulpes vulpes*) dans le canton de Vaud durant l'année 1978. *Schweiz. Arch. Tierheilk.* 122, 351-356.

H

HABERMEHL, K.H. - (1985). Altersbestimmung bei Wild- und Pelztieren, 2ème éd. Paul Parey, Hamburg. 223 pp.

HAEFLIGER, U., BICHSEL, P., WANDELER, A. et STECK, F. - (1982). Zur oralen Immunisierung von Füchsen gegen Tollwut: Stabilisierung und Köderapplikation des Impfvirus. *Zbl. Vet. Med. B.* 29, 604-618.

HAESSIG-KIRCHEN, F. - (1984). Tollwutbekämpfung in der Schweiz mit besonderer Berücksichtigung des Kantons Graubünden. *Jber. Natf. Ges. Graubünden* 101, 101-156.

HAESSIG, F. - (1989). Studien zur Bejagung des Fuchses (*Vulpes vulpes* L.) im Kanton Graubünden, Thèse de doctorat, Université de Berne (non publié).

HAINARD, R. - (1987). Mammifères sauvages d'Europe, Insectivores-Chéiroptères-Carnivores, 4ème éd. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel-Paris. 332 pp.

HALPIN, M. A. et BISSONETTE, J. A. - (1988). Influence of snow depth on prey availability and habitat use by red fox. *Can.J.Zool.* 66: 587-592.

HARRINGTON, F.H., FRITZ, S.H., MECH, D.L. - (1983). Pack size and wolf pup survival: their relationship under varying ecological conditions. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 13, 19-26.

HARRIS, S. - (1977). Distribution, habitat utilization and age structure of a suburban fox (*Vulpes vulpes*) population. *Mammal Rev.* 7(1): 25-39.

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., Lond.* 184: 91-117.

HARRIS, S. - (1980). Home range and patterns of distribution of foxes (*Vulpes vulpes*) in a urban area, as revealed by radio tracking. In: A Handbook on biotelemetry and radio tracking, éd. par AMLANER, C.J. et MACDONALD, D.W. Pergamon Press, Oxford. pp.685-689.

HARRIS, S. - (1986). Urban Foxes, Whittet, London. 128 pp.

HARRIS, S. et SMITH, G.C. - (1987). Demography of two urban fox (*Vulpes vulpes*) populations. J. Appl. Ecol. 24, 75-86.

HARRIS, S. et TREWHELLA, W. J - (1988). A analysis of some of the factors affecting dispersal in an urban fox (*Vulpes vulpes*) population. J.Appl.Ecol. 25: 409-422.

HARRIS, S. et LLOYD, H.G. - (1991). Red fox, *Vulpes vulpes*. In: The Handbook of British Mammals, éd. par CORBET, G.B. et HARRIS, S. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp.351-367.

HARRIS, S., CRESSWELL, W.J., FORDE, P.G., TREWHELLA, W.J, WOOLLARD, T. et WRAY, S. - (1990). Home-range analysis using radio-tracking data - a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. Mammal Rev. 20(2/3), 97-123.

HENRY, J. D. - (1977). The use of urine marking in the scavenging behavior of the red fox. Behav. 61(1-2): 82-106.

HERSTEINSSON, P. et MACDONALD, D.W. - (1982). Some comparisons between Red and Arctic foxes, *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*, as revealed by radio tracking. Symp. zool. Soc. Lond. 49, 259-289.

HEWSON, R. - (1986). Distribution and density of fox breeding dens and the effect of management. J.Appl.Ecol. 23: 531-538.

HOFER, H. & EAST, M.L. - (1993). The commuting system of Serengeti spotted hyaenas: how a predator copes with migratory prey. I. Social organization. Anim. Behav. 46: 547-557.

HOFMANN, H. - (1982). Kampf der Tollwut mit neuen Methoden. Grossangelegter Pilotversuch im Bündnerland. Bündner Jäger-Zeitung 69(10), 337-349.

I

IOKEM, A. - (1985). Eco-éthologie du renard roux (*Vulpes vulpes* L.) en Lorraine belge. 2. Choix de l'habitat. Ann.Med.Vet. 129: 319-328.

J

JONES, D. M. et THEBERGE, J. B. - (1982). Summer home range and habitat of the red fox (*Vulpes vulpes*) in a tundra habitat, northwest British Columbia. *Can. J. Zool.* 60: 807-812.

JORNOD, G. - (1990). Observations météorologiques faites à l'observatoire cantonal de Neuchâtel en 1989. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. nat.* 113, 351-358.

JORNOD, G. - (1991). Observations météorologiques faites à l'observatoire cantonal de Neuchâtel en 1990. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. nat.* 114, 149-156.

JORNOD, G. - (1992). Observations météorologiques faites à l'observatoire cantonal de Neuchâtel en 1991. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. nat.* 115, 131-138.

JORNOD, G. - (1993). Observations météorologiques faites à l'observatoire cantonal de Neuchâtel en 1992. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. nat.* 116, 97-104.

K

KAPPELER, A. - (1992). Die orale Immunisierung von Füchsen gegen Tollwut in der Schweiz, Thèse de doctorat, Université de Berne (non publié).

KLENK, K. - (1969). Oekologische Beobachtungen am Rotfuchs, *Vulpes vulpes* (L.). *Revue suisse Zool.* 76(3), 649-656.

KLENK, K. - (1971). Das Aktivitätsmuster des Rotfuchses (*Vulpes vulpes* L.) in einem Freilandgehege mit künstlichem Bau. *Z. Säugetierk.* 36(5), 257-279.

KLINGLER, K. et BREITENMOSER, U. - (1983). Die Identifizierung von Raubtierrissen. *Schweiz. Arch. Tierheilk.* 125: 359-370.

KOLB, H. H. - (1984). Factors affecting the movements of dog foxes in Edinburgh. *J. Appl. Ecol.* 21: 161-173.

KOLB, H. H. et HEWSON, R. - (1980). A study of fox populations in Scotland from 1971 to 1976. *J. Appl. Ecol.* 17: 7-19.

KRAEMER, A. - (1990). Ueber den Einfluss der Fuchsdichte auf die Zuwachsraten des Rehwild in der Schweiz. *Trans. Intern. Congr. Game Biol.* 19, 53-58.

KRUUK, H. - (1978a). Spatial organization and territorial behaviour of the European badger *Meles meles*. *J. Zool., Lond.* 184: 1-19.

KRUUK, H. - (1978b). Foraging and spatial organisation of the European badger, *Meles meles* L. Behav. Ecol. Sociobiol. 4, 75-89.

KRUUK, H. et PARISH, T. - (1982). Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger, *Meles meles*. J. Zool. Lond. 196, 31-39.

KRUUK, H. et MACDONALD, D.W. - (1985). Group territories of carnivores: empires and enclaves. In: Behavioural Ecology, éd. par SIBLY, S. et SMITH, R. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp.521-536.

L

LABHARDT, F. - (1980a). Kommunikationsformen beim Rotfuchs. Wildbiologie 8(1), 1-22.

LABHARDT, F. - (1980b). Zur Feindvermeidung freilebender Rotfüchse. In: Biogeographica Vol. 18, The red fox, éd. par ZIMEN, E. Dr W. Junk, The Hague. pp.209-221.

LABHARDT, F. - (1990). Der Rotfuchs, Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin. 158 pp.

LABHARDT, F. - (1991). Zur Ernährungsstrategie von Rotfüchsen (*Vulpes vulpes*) im Saarland. Schriften des Arbeitskreises Wildbiologie an der Justus-Liebig-Universität Giessen e.V. 20: 13-21.

LACHAT FELLER, N. - (1993). Eco-éthologie de la fouine (*Martes foina* Erxleben 1777) dans le Jura suisse, Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel. 187 pp.

LACHAT, N., AUBRY, S., FERRARI, N., MEIA, J.S., MERMOD, C. et WEBER, J.M. - (1993). Effectifs et activités du chat domestique (*Felis catus*) dans le Jura suisse. Z. Säugetierk. 58(2), 84-92.

LEGER, F., ARTOIS, M. et STAHL, P. - (1985). La capture expérimentale de carnivores de taille moyenne. Acta Oecologia, Oecologia Applic. 6: 287-303.

LIBEREK, M. - 1992. Analyse du prélèvement du lynx (*Lynx lynx* L.) dans le Jura vaudois (Suisse): première approche de l'influence de ce prédateur sur les populations d'ongulés. Travail de diplôme, Université de Neuchâtel (non publié).

LIENHARD, U. - (1987). Ein Beitrag zur Aufzucht von Jungfüchsen. Feld Wald Wasser. Schweiz. Jagdzeitung 75(4), 23-31.

LINDSTROM, E. - (1980). The red fox in a small game community of the south taiga region in Sweden. In: Biogeographica Vol. 18, The red fox, éd. par ZIMEN, E. Dr W. Junk, The Hague. pp.177-184.

LINDSTROM, E. - (1986). Territory inheritance and the evolution of group-living in carnivores. Anim. Behav. 34, 1825-1835.

LINDSTROM, E. - (1989). Food limitation and social regulation in a red fox population. *Holarctic Ecology* 12, 70-79.

LINDSTROM, E. et LINDSTROM, C. - (1991). Monitoring red fox *Vulpes vulpes* reproduction. In: Global trends in wildlife management, éd. par BOBEK, B., PERZANOWSKI, K. et REGELIN, W. Transactions of the XVIIIth IUGB Congress, August 1987, Krakow. pp.393-397.

LITVAITIS, J.A. et HARRISON, D.J. - (1989). Bobcat-coyote relationships during a period of coyote population increase. *Can. J. Zool.* 67, 1180-1188.

LLOYD, H.G. - (1977). Fox, *Vulpes vulpes*. In: The Handbook of British Mammals, éd. par CORBET, G.B. et SOUTHERN, H.N. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp.311-320.

LLOYD, H.G. - (1980). Habitat requirements of the red fox. In: Biogeographica Vol. 18, The red fox, edited by ZIMEN, E. Dr W. Junk, The Hague. pp.7-26.

LLOYD, H.G., JENSEN, B., HAAFTEN, J.L., VAN, NIEWOLD, J.J., WANDELER, A., BOEGEL, K. et ARATA, A.A. - (1976). Annual turnover of fox populations in Europe. *Zbl. Vet. Med. B.* 23, 580-589.

LUEPS, P. - (1974a). Wachstumsuntersuchungen an der Schädelbasis des Rotfuchses (*Vulpes vulpes* L.). *Zool. Jb. Anat.* 98, 288-298.

LUEPS, P. - (1974b). Dreiwurzelige Prämolaren bei Rotfüchsen. *Z. Jagdwiss.* 20(3), 163-165.

LUEPS, P. et WANDELER, A.I. - (1983). Metrische Untersuchungen an Füchsen (*Vulpes vulpes* L.) aus dem Schweizerischen Mittelland. *Zool. Anz.* 211,5-6, 285-298.

LUEPS, P., NEUENSCHWANDER, A. et WANDELER, A. - (1972). Gebissentwicklung und Gebissanomalien bei Füchsen (*Vulpes vulpes* L.) aus dem schweizerischen Mittelland. *Revue suisse Zool.* 79, 1090-1103.

M

MACDONALD, D. W. - (1976). Food caching by red foxes and some other carnivores. *Z. Tierpsychol.* 42: 170-185.

MACDONALD, D.W. - (1979). 'Helpers' in fox society. *Nature* 282, 69-71.

MACDONALD, D.W. - (1980a). Social factors affecting reproduction amongst red foxes, *Vulpes vulpes*. In: Biogeographica Vol. 18, The red fox, éd. par ZIMEN, E. Dr W. Junk, The Hague. pp.123-176.

- MACDONALD, D.W. - (1980b). The red fox, *Vulpes vulpes*, as a predator upon earthworms, *Lumbricus terrestris*. J. Tierpsychol. 52, 171-200.
- MACDONALD, D.W. - (1981). Resource dispersion and social organization of the red fox (*Vulpes vulpes*). In: Worldwide Furbearer Conf. Proc., Frostburg, Maryland, 1980, éd. par CHAPMAN, J.A. et PURSLEY, D.P. pp.918-949.
- MACDONALD, D.W. - (1983). The ecology of carnivore social behaviour. Nature 301, 379-384.
- MACDONALD, D.W. - (1985). The carnivores: Order Carnivora. In: Social odours in mammals, éd. par BROWN, R.E. et MACDONALD, D.W. Clarendon Press, Oxford. pp. 619-722.
- MACDONALD, D.W. - (1987). Running with the fox, Unwin Hyman, London. 224 pp.
- MACDONALD, D.W. et CARR, G.M. - (1989). Food security and the rewards of tolerance. In: Comparative socioecology: the behavioural ecology of humans and other mammals, éd. par STANDEN, V. et FOLEY, R.A. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp.75-99.
- MARCHESI, P. - (1989). Ecologie et comportement de la martre (*Martes martes* L.) dans le Jura suisse, Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel, 185 pp.
- MATTHEY, E. - (1976). La vaccination des renards. Nature Information 33(10/11), 447-449/489-490.
- MAUREL, D., COUTANT, C., BOISSIN-AGASSE, L. et BOISSIN, J. - (1986). Seasonal moulting patterns in three fur bearing mammals: the European badger (*Meles meles* L.), the red fox (*Vulpes vulpes* L.), and the mink (*Mustela vison*). A morphological and histological study. Can. J. Zool. 64, 1757-1764.
- McFARLAND, D. - (1990). Dictionnaire du comportement animal. Robert Laffont, Paris. 1013 pp.
- MECH, L.D. - (1970). The wolf : the ecology and behavior of an endangered species, Natural History Press, Garden City, New York. 384 pp.
- MEIA, J.S. et WEBER, J.M. - (1992). Characteristics and distribution of breeding dens of the Red fox (*Vulpes vulpes*) in a mountainous habitat. Z. Säugetierk. 57(3), 137-143.
- MEIA, J.S. et WEBER, J.M. - (1993). Choice of resting sites by female Foxes *Vulpes vulpes* in a mountainous habitat. Acta theriol. 38(1), 81-91.

MEIA, J.S., AUBRY, S., FERRARI, N., LACHAT, N., MERMOD, C. et WEBER, J.M. - (1993a). Observations nocturnes au phare dans le Jura bernois: Septembre 1988-août 1991. Mitt. Natforsch. Ges. Bern 50, 193-202.

MEIA, J.S., MEYER, S. et AUBRY, S. - (1993b). Renards et lièvres dans le Jura suisse: ignorance réciproque. Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. nat. 116, 41-46.

MERMOD, C. - (1991). Les prédateurs du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman*): relations trophiques et démographiques. Rapport final, Université de Neuchâtel (non publié).

MEYER, S. - (1993). Bases comportementales de l'ontogenèse de la dominance chez le renard roux (*Vulpes vulpes* L.), Travail de diplôme, Université de Neuchâtel (non publié).

MILLS, G. et HAAGNER, C. (1989). Guide to the Kalahari Gemsbok National Park. Southern Book Publishers, Johannesburg. 102 pp.

MOHR, C.O. - (1947). Table of equivalent populations of North American small mammals. The American Naturalist 37, 223-249.

MULDER, J.L. - (1985). Spatial organization, movements and dispersal in a dutch red fox (*Vulpes vulpes*) population: some preliminary results. Rev. Ecol. (Terre Vie) 40, 133-138.

MULDER, J. L. - (1991). Räumliche Verteilung der Füchse und Dispersion der Jungtiere, im holländischen Küstendünengebiet. Schriften des Arbeitskreises Wildbiologie an der Justus-Liebig-Universität Giessen e.V. 20: 27-31.

N

NAKAZONO, T. et ONO, Y. - (1987). Den Distribution and Den Use by the Red Fox *Vulpes vulpes japonica* in Kyushu. Ecol.Res. 2: 265-277.

NEWMANN, D. E. - (1959). Factors influencing the winter roadside count of cottontails. J.Wildl.Mgmt. 23(3): 290-294.

NIEWOLD, F. J. J. - (1973). Irregular movements of the red fox (*Vulpes vulpes*), determined by radio tracking. In: 11th IUGB Congress, Stockholm, September 1973. pp. 331-337.

NIEWOLD, F.J.J. - (1976). Aspecten van het sociale leven van de vos. Natura 73, 234-241.

NIEWOLD, F.J.J. - (1980). Aspects of the social structure of Red fox populations: a summary. In: Biogeographica Vol. 18, The red fox, éd. par ZIMEN, E. Dr W. Junk, The Hague. pp.185-194.

P

PAGE, R. J. C. - (1981). Dispersal and population density of fox (*Vulpes vulpes*) in a area of London. *J.Zool., Lond.* 194: 485-491.

PAQUOT, A. et LIBOIS, R. M. - (1986). Etude des critères d'implantation du terrier chez le renard roux (*Vulpes vulpes* L.) au Pays de Liège. *Cahiers d'Ethologie appliquée* 6(1): 7-26.

PARATTE, A. - (1989). Etude d'une population de renards dans le Jura. Travail de licence, Université de Neuchâtel (non publié).

PFISTER, H. P. - (1978). Die Schätzung von Feldhasenbeständen mit Hilfe der Scheinwerfer-Streifentaxation. *Wildbiologie* 3.2: 1-9.

PHILLIPS, M. et CATLING, P. C. - (1991). Home range and activity patterns of red foxes in Nadgee Nature Reserve. *Wildl. Res.* 18: 677-686.

POULLE, M.L. - (1991). Eco-éthologie du renard roux (*Vulpes vulpes* L.) en Lorraine: Influence du mode de distribution des ressources sur le partage de l'espace et les relations interindividuelles, Thèse de doctorat, Université Louis Pasteur de Strasbourg (non publié).

POWELL, R. - (1993). Estimating home ranges. *Martes Working Group Newsletter* 1(1), 5-7.

PROGULSKE, D. R. et DUERRE, D. C. - (1964). Factors influencing spotlighting counts of deer. *J.Wildl.Mgmt.* 28(1): 27-34.

Q

QUARTIER, A. - (1976). Faune neuchâteloise, mammifères sauvages, Centre d'arts graphiques, Neuchâtel. 119 pp.

R

REAL, P., ROBERT, J.C., GUYETANT, R., CRETIN, J.Y., RESTOIN, J.A., BESSON, M., HEROLD, J.P., PERNOT-VISENTIN, O., PROUTEAU, C., ROUGEOT, J.C., FRANCOIS, J. et MICHEL, J. - (1973). *Jura vivant*, Editions Saep, Colmar - Ingersheim. 227 pp.

REYNOLOS, J. et TAPPER, S. - (1986). Foxes and their habitat. *Annual Review- Game Conservancy* 18: 87-92.

ROBERT, P. - (1993). Quelques aspects de l'écologie du renard (*Vulpes vulpes* L.) sur la rive sud du lac de Neuchâtel. Travail de diplôme, Université de Neuchâtel (non publié).

ROPER, T.J. et CHRISTIAN, S.F. - (1992). Sett use in badgers (*Meles meles*). In: *Wildlife Telemetry*, éd. par PRIEDE, I.G. et SWIFT, S.M. Ellis Horwood, Chichester. pp.661-669.

ROSOUX, R. et LIBOIS, R.M. - (1991). Diurnal roost utilization pattern of the european otter, *Lutra lutra*, in the Marais Poitevin. In: 1st European Congress of Mammalogy, Lisboa, Portugal, March 1991. p. 47.

S

SALZMANN-WANDELER, I. & SALZMANN, H.C. - (1973). Erste Erfahrungen bei Feldhasenzählungen mit Scheinwerfern. Jahrb. Naturhist. Mus. Stadt Bern 5: 201-216.

SARGEANT, A. B. - (1972). Red fox spatial characteristics in relation to waterfowl predation. J.Wildl.Mgmt. 36: 225-236.

SAUCY, F. - (1988). Dynamique de population, dispersion, et organisation sociale de la forme fouisseuse du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris scherman*). Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel, 366 pp.

SAUNDERS, G., WHITE, P. C. L., HARRIS, S. et RAYNER, J. M. V. - (1993). Urban foxes (*Vulpes vulpes*): food acquisition, time and energy budgeting of a generalized predator. Symp.zool.Soc.Lond. 65: 215-234.

SCHANTZ VON, T. - (1981). Female cooperation, male competition, and dispersal in red fox *Vulpes vulpes*. Oikos 37, 63-68.

SCHANTZ VON, T. - (1984a). Carnivore social behaviour - does it need patches ? Nature 307, 389-390.

SCHANTZ VON, T. - (1984b). Spacing strategies, kin selection, and population regulation in altrician vertebrates. Oikos 42, 48-58.

SCHANTZ VON, T. - (1984c). "Non-breeders" in the red fox *Vulpes vulpes*: a case of resource surplus. Oikos 42, 59-65.

SCOTT, J.P. et FULLER, J.L. - 1974. Dog behavior, the genetic basis, 2^{ème} éd. University of Chicago Press, Chicago & London. 468 pp.

SEN-GUPTA, S. - (1993). Le régime alimentaire du chat de ferme, *Felis catus* (Linné 1785). La Chaux d'Abel 1990-1991, Travail de diplôme, Université de Neuchâtel (non publié).

SHAIKENOV, B., TAZIEVA, Z.C. et HOERNING, B. - (1977). Zur Aetiologie der Naturherd-Trichinellose in der Schweiz. Acta tropica 34(4), 327-330.

SHELDON, J.W. - 1992. Wild dogs, the natural history of the Nondomestic canidae. Academic Press Inc., San Diego. 248 pp.

SIEGEL, S. - (1956). Non parametric statistics for the behavioral sciences, McGraw Hill, New York. 312 pp.

- SIEGRIST, J.J. - (1978). La storia della rabbia in Svizzera e misure per combattere l'epizootia attuale. *Selez. Vet.* 19, 132-136.
- SMALL, R. J. et KEITH, L. B. - (1992). An experimental study of red fox predation on arctic and snowshoe hares. *Can.J.Zool.* 70(8): 1614-1621.
- SMITH, G.E. - (1939). Growth of fox foetus and length of gestation period. *Can. Silver Fox and Fur.* 5(3), 30.
- SOUTHERN, H.N. - (1964). *The Handbook of British Mammals*, Blackwell Scientific Publications, Oxford. 465 pp.
- STAHL, P. - (1990). Suivi de l'abondance d'une population de renards (*Vulpes vulpes*) par comptages nocturnes. *Gibier Faune Sauvage* 7: 293-309.
- STECK, F. et WANDELER, A. - (1980). The epidemiology of fox rabies in Europe. *Epidemiologic Reviews* 2, 71-96.
- STECK, F. et WANDELER, A. - (1982a). Immunisation des renards par voie orale contre la rage. *Bull. Murithienne* 99, 3-8.
- STECK, F. et WANDELER, A. - (1982b). Orale Schutzimpfung von Füchsen gegen die Tollwut. *Schweizer Jäger* 67(6), 257-262.
- STECK, F., ADDY, P., SCHIPPER, E. et WANDELER, A. - (1968). Der bisherige Verlauf des Tollwutseuchenzuges in der Schweiz. *Schweiz. Arch. Tierheilk.* 110, 597-616.
- STECK, F., WANDELER, A. et NABHOLZ, A. - (1971). Mesures pour la lutte contre la rage des animaux sauvages. *Bull. Off. int. Epiz.* 75(9-10), 777-788.
- STECK, F., WANDELER, A., NYDEGGER, B., MANIGLEY, C. et WEISS, M. - (1980). Die Tollwut in der Schweiz 1967-1978. *Schweiz. Arch. Tierheilk.* 122, 605-636.
- STECK, F., WANDELER, A., BICHSEL, P., CAPT, S., HAEFLIGER, U., et SCHNEIDER, L.G. - (1982a). Oral immunization of foxes against rabies. Laboratory and field studies. *Comp. Immun. Microbio. Infect. Dis.* 5(1-3), 165-171.
- STECK, F., WANDELER, A., BICHSEL, P., CAPT, S., et SCHNEIDER, L. - (1982b). Oral immunisation of foxes against rabies. *Zbl. Vet. Med. B* 29(5), 372-396.
- STORM, G.L., ANDREWS, R.D., PHILLIPS, R.L., BISHOP, R.A., SINIFF, D.B. et TESTER, J.R. - (1976). Morphology, reproduction, dispersal and mortality of midwestern red fox populations. *Wildl. Monogr.* 49, 6-82.

T

THIENPONT, D., ROCHETTE, F. et VANPARIJS, O. - (1979). Diagnostic des verminoses par examen coprologique, Jansen Research Foundation, Beerse, Belgique. 187 pp.

THOMSON, P. C. - (1992). The behavioural ecology of dingoes in north-western Australia. II. Activity patterns, breeding season and pup rearing. *Wildl. Res.* 19(5): 519-530.

THOMSON, P. C., ROSE, K. et KDK, N. E. - (1992). The behavioural ecology of dingoes in north-western Australia. VI. Temporary extraterritorial movements and dispersal. *Wildl. Res.* 19(5): 585-595.

THURBER, J. M. et PETERSON, R. O. - (1993). Effects of population density and pack size on the foraging ecology of gray wolves. *J.Mammal.* 74(4): 879-889.

TREWHELLA, W. J et HARRIS, S. - (1988). A simulation model of the pattern of dispersal in urban fox (*Vulpes vulpes*) populations and its application for rabies control. *J.Appl.Ecol.* 25: 435-450.

TREWHELLA, W. J et HARRIS, S. - (1990). The effect of railway lines on urban foxes (*Vulpes vulpes*) numbers and dispersal movements. *J. Zool., Lond.* 221: 321-326.

TREWHELLA, W. J, HARRIS, S. et MCALLISTER, F. E. - (1988). Dispersal distance, Home-range size and population density in the red fox (*Vulpes vulpes*): a quantitative analysis. *J.Appl.Ecol.* 25: 423-434.

V

VOIGT, D.R. et MACDONALD, D.W. - (1984). Variation in the spatial and social behaviour of the red fox, *Vulpes vulpes*. *Acta Zool. Fennica* 171, 261-265.

W

WACHENDOERFER, G. et FROST, J.W. - (1980). Epizootiology and control of rabies in central Europe. *In: Biogeographica* Vol. 18, The red fox, éd. par ZIMEN, E. Dr W. Junk, The Hague. pp.263-277.

WANDELER, A. - (1968). Einige Daten über den bernischen Fuchsbestand. *Revue suisse Zool.* 75, 1072-1075.

WANDELER, A. - (1976). Altersbestimmung bei Füchsen. *Revue suisse Zool.* 83(4), 956-963.

WANDELER, A. - (1978). La diffusione della rabbia nella Svizzera. *Selez. Vet.* 19, 64-48.

- WANDELER, A. - (1980). Epidemiology of fox rabies. In: Biogeographica Vol. 18, The red fox, éd. par ZIMEN, E. Dr W. Junk, The Hague. pp. 237-249.
- WANDELER, A. - (1988). *Vulpes vulpes* L., 1758. In: Répartition de douze espèces de mammifères en Suisse, éd. par HAUSSER, J. et BOURQUIN, J.D. Société suisse pour l'étude de la faune sauvage, Lausanne. pp. 61-66.
- WANDELER, A. et HOERNING, B. - (1972). Aspekte des Cestodenbefalles bei bernischen Füchsen. Jahrbuch des Naturhistorischen Museums der Stadt Bern 4, 231-252.
- WANDELER, A., WACHENDOERFER, G., FOERSTER, U., KREKEL, H., SCHALE, U., MUELLER, J. et STECK, F. - (1974a). Rabies in wild carnivores in central Europe. I. Epidemiological studies. Zbl. Vet. Med. B 21, 735-756.
- WANDELER, A., WACHENDOERFER, G., FOERSTER, U., KREKEL, H., MUELLER, J. et STECK, F. - (1974b). Rabies in wild carnivores in central Europe. II. Virological and serological examinations. Zbl. Vet. Med. B 21, 757-763.
- WANDELER, A., MUELLER, J., WACHENDOERFER, G., SCHALE, W., FOERSTER, U. et STECK, F. - (1974c). Rabies in wild carnivores in central Europe: III. Ecology and biology of the fox in relation to control operations. Zbl. Vet. Med. B. 21, 765-773.
- WANDELER, A., PFOTENHAUER, P. et STOCKER, C. - (1975). Ueber die Verwendung von Ködern zu biologischen Untersuchungen an Füchsen. Revue suisse Zool. 82, 335-348.
- WANDELER, A., KAPPELER, A. et CAPT, S. - (1985). Sarcoptic mange in foxes in Switzerland. Rev. Ecol. (Terre Vie) 40, 240.
- WANDELER, A., CAPT, S., GERBER, H., KAPPELER, A. et KIPFER, R. - (1988a). Rabies epidemiology, natural barriers and fox vaccination. Parasitologia 30, 53-57.
- WANDELER, A., CAPT, S., KAPPELER, A. et HAUSER, R. - (1988b). Oral Immunization of wildlife against rabies: concept and first field experiments. Rev. Infec. Dis. 10, 649-653.
- WASER, P.M. - (1981). Sociality or territorial defense ? The influence of resource renewal. Behav. Ecol. Sociobiol. 8, 231-237.
- WEBER, D. - (1983). Lage und Verteilung der Fuchsbaue in verschiedenen Landschaften des Saarlandes. Zool.Anz. 211 (3/4): 237-263.
- WEBER, D. - (1985). Zur Baubemutzung und ihrer Funktion beim Fuchs (*Vulpes vulpes* L.). Z.Säugetierk. 50: 356-368.
- WEBER, J.M. - (1986). Aspects quantitatifs du cycle de *Skrjabinogylus nasicola* nématode parasite des sinus frontaux des Mustélinés, Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel. 136 pp.

WEBER, J.M. et MEIA, J.S. - (1992). The use of expandable radio collars for radio-tracking fox cubs. In: Wildlife Telemetry, éd. par PRIEDE, I.G. et SWIFT, S.M. Ellis Horwood, Chichester. pp.698-700.

WEBER, J.M. et AUBRY, S. - (1993). Predation by foxes, *Vulpes vulpes*, on the fossorial form of the water vole, *Arvicola terrestris scherman*, in western Switzerland. J. Zool., Lond. 229, 553-559.

WEBER, J.M., AUBRY, S., LACHAT, N., MEIA, J.S., MERMOD, C. et PARATTE, A. - (1991). Fluctuations and behaviour of foxes determined by nightlighting. Preliminary results. Acta theriol. 36, 285-291.

WEBER, J.M., MEIA, J.S. et AUBRY, S. - (1994). Activity of foxes, *Vulpes vulpes*, in the Swiss Jura Mountains. Z. Säugetierk. 59: 9-13.

WHITE, G.C. et GARROTT, R.A. - (1990). Analysis of wildlife radio-tracking data, Academic Press, San Diego. 383 pp.

WILSON, E.O. - (1975). Sociobiology. Harward University Press, Cambridge. 697 pp.

WOODROFFE, R. - (1993). Alloparental behaviour in the European badger. Anim.Behav. 46(2): 413-415.

WOODROFFE, R. et MACDONALD, D.W. - (1993). Badger sociality - modes of spatial grouping. Symp. zool. Soc. Lond. 65, 145-169.

WOOLLARD, T. et HARRIS, S. - (1990). A behavioural comparison of dispersing and non-dispersing foxes (*Vulpes vulpes*) and an evaluation of some dispersal hypotheses. J.anim.Ecol. 59: 709-722.

WORTON, B.J. - (1989). Kernel methods for estimating the utilization distribution in home range studies. Ecology 70, 164-168.

Z

ZABEL, C.J. et TAGGART, S.J. - (1989). Shift in red fox, *Vulpes vulpes*, mating system associated with El Nino in the Bering Sea. Anim. Behav. 38, 830-838.

ZIMEN, E. - (1984). Long range movements of the red fox, *Vulpes vulpes* L. Acta Zool. Fennica 171, 267-270.

Annexes

ANNEXE 1 : Liste des renards capturés, examinés et marqués naturellement - I

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	K	R	S	T	U	V
F1	31/05/1989	0+	1980	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	18/03/1990	-
F2	20/09/1989	0+	6900	0	-	-	-	-	-	-	-	-	20.09.89	27.03.90	15	-	118	20	01/04/1990	03/07/1991	-
F3	08/11/1989	4.5+	6100	0	-	-	-	-	-	-	-	-	08.11.89	03.12.89	3	-	19	20	17/12/1989	18/12/1991	-
F4	11/05/1990	0+	1500	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F5	22/05/1990	0+	2000	4	T	29/05/1990	0+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	28/08/1990	-
F6	23/05/1990	0+	1700	4	0	29/05/1990	0+	-	-	-	11/06/1990	J	-	-	-	-	-	-	1	11/09/1990	-
F7	30/05/1990	0+	2400	0	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F8	30/05/1990	0+	2300	0	T	23/01/1991	A	4500	0	-	-	-	23.01.92	21.08.92	20	-	185	3	21/07/1991	05/11/1991	suré, 19/9/92
F9	12/06/1990	0+	2500	0	T	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
F10	11/08/1990	0+	5600	0	C	-	-	-	-	-	-	-	11.08.90	23.01.91	13	-	145	74	24/01/1991	31/08/1993	-
F11	03/02/1991	0+	4750	0	0	-	-	-	-	-	-	-	03.02.91	02.09.91	17	-	183	-	-	-	-
F12	09/02/1991	4.5+	5500	0	C	-	-	-	-	-	-	-	09.02.91	21.12.91	24	-	254	-	-	-	-
F13	14/06/1991	0+	-	0	0	26/06/1991	0+	-	-	-	-	-	14.06.91	24.06.91	-	-	14	-	-	-	-
F14	18/06/1991	0+	1750	0	0	-	-	-	-	-	-	-	18.06.91	19.07.91	-	-	47	-	-	-	mont. 22/7/91
F15	19/06/1991	0+	1700	0	0	-	-	-	-	-	-	-	19.06.91	20.07.91	-	-	51	8	23/07/1991	18/12/1991	-
F16	19/06/1991	0+	2200	3	0	-	-	-	-	-	-	-	19.06.91	20.07.91	-	-	51	8	23/07/1991	18/12/1991	-
F17	25/06/1991	0+	2500	0	0	18/07/1991	0+	2800	-	-	-	-	25.06.91	15.07.91	-	-	34	-	-	-	heurté, 13/8/91

A: Code (F: femelle; M: mâle; C: cadavre; f: femelle; m: mâle)

B: Date de capture et marquage

C: Age à la capture (J: juvénile; SA: subadulte; A: adulte)

D: Poids à la capture ou à l'examen du cadavre (g) (*: poids alitéré)

E: Nombre de tiques récoltées

F: Résultat du scotch-test (T: ténias; C: Capillaria sp) ou de l'examen parasitologique (E: Echinococcus multilocularis)

G: Date de recapture 1

H: Age à la recapture 1

I: Poids à la recapture 1 (g)

J: Nombre de tiques récoltées à la recapture 1

K: Résultat du scotch-test à la recapture (T: ténias; C: Capillaria sp)

L: Date de recapture 2

M: Age à la recapture 2

N: Date de la pose du collier

O: Fin du suivi

P: Nombre de suivis de 24 H

Q: Nombre de suivis de 6 H

R: Nombre de pointages

S: Nombre de réobservations (en dehors période de suivi pour individus équipés de colliers)

T: Date de la première réobservation

U: Date de la dernière réobservation

V: Devenir de l'individu (si connu précisément)

ANNEXE 1 : Liste des renards capturés, examinés et marqués naturellement - 2

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	K	R	S	T	U	V	
F18	25/06/1991	0+	2400	0	0	0	09/07/1991	0+	13.07.91	26.05.92	25		
F19	12/07/1991	3+	5000	0	0	0										235			
F20	05/06/1992	0+	1850	0	T	22/06/1992	0+	25/06/1992	J			6	26/08/1992				26/05/1993		
F21	05/06/1992	0+	2050	0	0																	irr. 06/07/93	
F22	11/06/1992	0+	1700	0	T															4	30/10/1992	18/07/1993	
F23	14/06/1992	0+	1300*	0	0															9	03/08/1992	22/12/1992	irr. 06/07/93
F24	16/06/1992	0+	2700	1	0	30/05/1993	1+	5000	.	0				28.01.93	22.08.93	.	14	83	10	27/07/1992	23/05/1993		
F25	17/06/1992	0+	1550	0	0	22/08/1992	0+	.	.	2	.	28/01/1993	0+	30.05.93	31.08.93	.	29	193	11	13/08/1992	22/12/1992		
F26	18/06/1992	0+	1950	0	0															13	13/07/1992	25/11/1992	
F27	28/09/1992	5-6+	7050	0	T									29.09.92	17.07.93	11	19	283	1	24/08/1993			
F28	27/05/1993	0+	1800	0	0									27.05.93	08.06.93	mont. 8/6/93	
F29	27/05/1993	0+	1600	0	0															1	03/06/1993		
F30	30/05/1993	0+	2200	0	0															.	.	.	
F31	31/05/1993	1+	5900	2	0									31.05.93	05.06.93	30		mont. 14/6/93	
F32	01/06/1993	0+	1700	0	0															1	03/06/1993		
F33	01/06/1993	0+	1400	0	0															3	07/06/1993	28/06/1993	
F34	03/06/1993	0+	1350	3	0															1	07/06/1993		

A: Code (F: femelle; M: mâle; C: cadavre; f: femelle; m: mâle)

B: Date de capture et marquage

C: Age à la capture (J: juvénile; SA: subadulte; A: adulte)

D: Poids à la capture ou à l'examen du cadavre [g] (*: poids aléré)

E: Nombre de liques récoltées

F: Résultat du scotch-test (T: éfnis; C: Capillaria sp) ou de l'examen parasitologique (E: Echinococcus multilocularis)

G: Date de recapture 1

H: Age à la recapture 1

I: Poids à la recapture 1 [g]

J: Nombre de liques récoltées à la recapture 1

K: Résultat du scotch-test à la recapture 1 (T: éfnis; C: Capillaria sp)

L: Date de recapture 2

M: Age à la recapture 2

N: Date de la pose du collier

O: Fin du suivi

P: Nombre de suivis de 24 H

Q: Nombre de suivis de 6 H

R: Nombre de pointages

S: Nombre de réobservations (en dehors période de suivi pour individus équipés de colliers)

T: Date de la première réobservation

U: Date de la dernière réobservation

V: Devenir de l'individu (si connu précisément)

ANNEXE 1 : Liste des renards capturés, examinés et marqués naturellement . 3

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	K	R	S	T	U	V	
F35	08/06/1993	0+	1400	3	0													6	19/06/1993	30/08/1993	titré. 30/10/93	
M1	26/05/1989	0+	1370	4	-																	
M2	28/05/1990	0+	2700	0	T	29/05/1990	0+															
M3	06/06/1990	0+	2300	1	0																	
M4	12/06/1990	0+	2800	0	T													1	04/07/1990			
M5	19/06/1990	0+	2700	0	0																	
M6	20/06/1990	0+	3000	0	T																	
M7	26/06/1990	0+	3500	0	T																1	24/10/1990
M8	03/06/1992	0+	1300	0	0																	
M9	04/06/1992	0+	2150	0	-																	
M10	09/06/1992	0+	2000	0	0																	
M11	16/06/1992	0+	1550	2	0													23	08/07/1992	16/06/1993		
M12	16/06/1992	0+	1100	0	0													11	10/08/1992	08/06/1993		
M13	16/06/1992	0+	1350	1	0	22/08/1992	0+	4150	2	0	10/11/1992	SA	22.08.92	05.11.92	3		156	6	13/07/1992	01/12/1992		
M14	18/06/1992	0+	2275	0	0													16	13/08/1992	04/11/1992		
M15	22/06/1992	0+	2650	2	0													1	30/07/1992			
M16	24/06/1992	0+	2200	1	0													4	10/08/1992	30/11/1992	mon. 08/06/93	

A: Code (F : femelle; M : mâle; C : castré; F : femelle; m : mâle)

B: Date de capture et marquage

C: Age à la capture (J : juvénile; SA : subadulte; A : adulte)

D: Poids à la capture ou à l'examen du cadavre [g] (*) : poids altéré)

E: Nombre de tiques récoltées

F: Résultat du scoitch-test (T: ténia; C: Capillaria sp) ou de l'examen parasitologique (E: Echinococcus multilocularis)

G: Date de recapture

H: Age à la recapture 1

I: Poids à la recapture 1 [g]

J: Nombre de tiques récoltées à la recapture 1

K: Résultat du scoitch-test à la recapture (T: ténia; C: Capillaria sp)

L: Date de recapture 2

M: Age à la recapture 2

N: Date de la pose du collier

O: Fin du suivi

P: Nombre de suivis de 24 H

Q: Nombre de suivis de 0 H

R: Nombre de pointages

S: Nombre de réobservations (en dehors période de suivi pour individus équipés de colliers)

T: Date de la première réobservation

U: Date de la dernière réobservation

V: Devenir de l'individu (si connu précisément)

ANNEXE 1 : Liste des renards capturés, examinés et marqués naturellement . 4

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	K	R	S	T	U	V	
M17	25/06/1992	0+	2500	0	0													21	04/08/1992	14/10/1992		
M18	26/06/1992	0+	2300	0	0													3	04/08/1992	13/08/1992	fauché, 07/09/92	
M19	29/09/1992	0+	4500	0	0								30.09.92	15.12.92	5		126					
M20	01/12/1992	0+	6150	1	T.C								01.12.92	15.01.93		5	32					
M21	14/01/1993	0+	6600	0	0								14.01.93	16.08.93	7	17	198					
M22	27/05/1993	0+	1900	0	0								27.05.93	08.06.93			14				fauché, 8/6/93	
M23	27/05/1993	0+	1750	0	0								27.05.93	11.06.93			18				mon, 11/6/93	
M24	01/06/1993	0+	1200	0	0													1	07/06/1993			
M25	02/06/1993	0+	2100	0	0													2	07/06/1993	19/06/1993		
M26	05/06/1993	0+	2200	2	T								05.06.93	29.07.93			73					
M27	09/06/1993	0+	1550	0	0													6	19/06/1993	30/08/1993		
M28	23/06/1993	0+	2200	0	0								23.06.93	31.08.93			91				tiré, 30/10/93	
M29	06/07/1993	0+	2800	0	0								06.07.93	31.08.93			75					
C1, m	18/06/1989	J	2845	2	-																	
C2, f	23/07/1989	I	4487	0	-																	
C3, m	Nov-90	A	6500*	0	0																	
C4, m	Nov-90	SA	4150*	0	0																	

A : Code (F : femelle; M : mâle; C : cadavre; f : femelle; m : mâle)

B : Date de capture et marquage

C : Age à la capture (f : juvénile; SA : subadulte; A : adulte)

D : Poids à la capture ou à l'examen du cadavre [g] (* : poids altéré)

E : Nombre de tiques récoltées

F : Résultat du scotch-test (T : féniac; C : Capillaria sp) ou de l'examen parasitologique (E : Echinococcus multilocularis)

G : Date de recapture 1

H : Age à la recapture 1

I : Poids à la recapture 1 [g]

J : Nombre de tiques récoltées à la recapture 1

K : Résultat du scotch-test à la recapture 1 (T : féniac; C : Capillaria sp)

L : Date de recapture 2

M : Age à la recapture 2

N : Date de la pose du collier

O : Fin du suivi

P : Nombre de suivis de 24 H

Q : Nombre de suivis de 6 H

R : Nombre de pointages

S : Nombre de réobservations (en dehors période de suivi pour individus équipés de colliers)

T : Date de la dernière réobservation

U : Date de la dernière réobservation

V : Devenu de l'individu (si connu précisément)

ANNEXE I : Liste des renards capturés, examinés et marqués naturellement - 5

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	K	R	S	T	U	V
C5.	m	Nov-90	A	6450	0	0															
C6.	f	15/09/1990	A	4750	0	0															
C7.	m	21/02/1991	A	4850*	0	0															
C8.	m	Nov-90	A	4400*	0	0															
C9.	f	21/02/1991	A	4900	0	E															
C10.	f	Nov-90	A	5350	0	E															
C11.	m	Nov-90	SA	5300*	0	0															
C12.	f	Mar-91	A	4700	0	0															
C13.	f	Nov-90	SA	4100*	0	0															
C14.	m	Nov-90	A	6800*	0	0															
C15.	m	AO8-90	J	5300	0	0															
C16.	m	AO8-91	J	3400	0	E															
C17.	m	12/08/1991	J	3600	0	0															
C18.	m	Nov-91	A	8300	0	0															
C19.	m	Nov-91	A	7200	0	E															
C20.	f	Nov-91	A	7300	0	0															
C21.	f	30/08/1993	A	4650	0	0															

A : Code (F : femelle; M : mâle; C : cadavre; f : femelle; m : mâle)

B : Date de capture et marquage

C : Age à la capture (J : juvénile; SA : subadulte; A : adulte)

D : Poids à la capture ou à l'examen du cadavre (g) (* : poids alléié)

E : Nombre de tiques récoltées

F : Résultat du scotch-test (T : ténia; C : Capillaria sp) ou de l'examen parasitologique (E : Echinococcus multilocularis)

G : Date de recapture 1

H : Age à la recapture 1

I : Poids à la recapture 1 (g)

J : Nombre de tiques récoltées à la recapture 1

K : Résultat du scotch-test à la recapture 1 (T : ténia; C : Capillaria sp)

L : Date de recapture 2

M : Age à la recapture 2

N : Date de la pose du collier

O : Fin du suivi

P : Nombre de suivis de 24 H

Q : Nombre de suivis de 6 H

R : Nombre de pointages

S : Nombre de réobservations (en dehors période de suivi pour individus équipés de colliers)

T : Date de la première réobservation

U : Date de la dernière réobservation

V : Devenir de l'individu (si connu précisément)

ANNEXE 1 : Liste des renards capturés, examinés et marqués naturellement - 6

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	K	R	S	T	U	V
Le borgne, m																		8	20/05/1990	29/05/1992	
La queueurde, f																		11	17/04/1990	01/05/1990	
Blacktail, m																		7	18/09/1990	15/11/1990	
Queue coupée Mont Rossel, m																		8	28/04/1992	24/08/1993	
Queue coupée Assesseur, m																		47	22/07/1992	26/05/1993	
Cicatrice, m																		5	30/03/1993	22/06/1993	
Borgne de l'Assesseur, ?																		6	25/05/1993	20/08/1993	

- A: Code (F : femelle; M : mâle; C : cadavre; f : femelle; m : mâle)
 B: Date de capture et marquage
 C: Age à la capture (J : juvénile; SA : subadulte; A : adulte)
 D: Poids à la capture ou à l'examen du cadavre (g) (* : poids alléré)
 E: Nombre de lésions récoûtées
 F: Résultat du scotch-test (T : ténia; C : Capillaria sp) ou de l'examen parasitologique (E: Echinococcus multilocularis)
 G: Date de recapture 1
 H: Age à la recapture 1
 I: Poids à la recapture 1 (g)
 J: Nombre de lésions récoûtées à la recapture 1
 K: Résultat du scotch-test à la recapture 1 (T : ténia; C : Capillaria sp)
 L: Date de recapture 2
 M: Age à la recapture 2
 N: Date de la pose du collier
 O: Fin du suivi
 P: Nombre de suivis de 24 H
 Q: Nombre de suivis de 6 H
 R: Nombre de pointages
 S: Nombre de réobservations (en dehors période de suivi pour individus équipés de colliers)
 T: Date de la première réobservation
 U: Date de la dernière réobservation
 V: Devenir de l'individu (si connu précisément)

ANNEXE 2 : Liste des suivis pris en compte dans le calcul des domaines vitaux et déplacements - 1

Ind.	Suivi 24 H	Saison	Méteo	Durée jour [min]	Neige au sol (> 10 cm)	Distance par- coursée [km]	Surface utilisée (MCP) [km ²]	% du domaine vital saisonnier
F2	1	automne	couvert	718	non	6.29	0.29	37.7
	2	automne	beau	698	non	6.85	0.42	54.5
	3	automne	brouillard	671	non	4.30	0.18	23.4
	4	automne	beau	648	non	5.60	0.34	44.2
	5	automne	beau	626	non	5.91	0.30	39.0
	6	automne	beau	584	non	5.73	0.46	59.7
	7	automne	couvert	547	non	7.09	0.47	61.0
	8	hiver	beau	521	non	9.39	0.49	52.7
	9	hiver	couvert	510	non	6.55	0.29	31.2
	10	hiver	beau	516	non	6.79	0.37	39.8
	11	hiver	beau	541	non	7.31	0.34	36.6
	12	hiver	beau	571	non	4.36	0.27	29.0
	13	hiver	beau	618	non	9.66	0.76	81.7
	14	hiver	pluie/neige	657	non	3.43	0.18	19.3
F3	1	automne	beau	562	non	10.50	1.15	80.4
	2	automne	beau	541	non	5.82	0.88	61.5
	3	automne	beau	529	non	10.94	1.12	78.3
F8	1	hiver	beau	564	non	5.39	0.81	56.6
	2	hiver	beau	582	non	8.95	0.83	58.0
	3	hiver	pluie/neige	604	non	9.21	0.55	38.5
	4	hiver	beau	633	oui	6.63	0.53	37.1
	5	hiver	beau	646	oui	10.57	0.99	69.2
	6	printemps	beau	672	non	12.75	1.25	87.4
	7	printemps	beau	720	non	10.50	0.97	43.9
	8	printemps	pluie/neige	774	non	7.88	0.50	22.6
	9	printemps	pluie/neige	820	oui	1.00	0.00	0.20
	10	printemps	couvert	857	non	5.92	0.48	21.7
	11	printemps	beau	894	non	8.52	1.12	50.7
	12	printemps	couvert	928	non	7.84	1.02	46.1
	13	été	couvert	949	non	8.49	1.81	68.0
	14	été	couvert	953	non	10.74	1.63	61.3
	15	été	couvert	944	non	9.35	1.57	59.0
	16	été	couvert	921	non	8.88	1.13	42.5
	17	été	beau	884	non	8.45	1.44	54.1
	18	été	couvert	838	non	9.87	1.52	57.1
F10	2	automne	couvert	792	non	6.73	1.03	38.0
	3	automne	beau	769	non	6.01	1.11	41.0
	4	automne	beau	745	non	6.66	1.25	46.1

ANNEXE 2 : Liste des suivis pris en compte dans le calcul des domaines vitaux et déplacements - 2

F10	5	automne	beau	720	non	7.27	1.63	60.1	
	6	automne	beau	675	non	7.58	1.64	60.5	
	7	automne	couvert	630	non	9.59	1.86	68.6	
	8	automne	beau	587	oui	4.19	0.65	24.0	
	9	automne	pluie/neige	550	non	8.06	1.24	45.8	
	10	hiver	beau	522	oui	4.19	0.41	42.3	
	11	hiver	couvert	510	oui	1.76	0.07	7.2	
	12	hiver	beau	517	non	7.86	0.63	64.9	
	13	hiver	beau	535	non	6.77	0.61	62.9	
	F11	1	hiver	beau	589	oui	2.83	0.42	2.8
		2	hiver	pluie/neige	607	oui	1.61	0.08	0.5
		3	hiver	beau	626	oui	7.79	5.81	38.7
4		hiver	beau	652	non	21.47	12.40	82.6	
5		printemps	couvert	679	non	6.81	1.45	5.5	
6		printemps	pluie/neige	733	non	16.32	8.94	34.0	
7		printemps	beau	774	non	12.49	6.03	22.9	
8		printemps	beau	820	non	12.68	3.39	12.9	
9		printemps	pluie/neige	863	non	15.17	8.73	33.2	
10		printemps	pluie/neige	901	non	11.78	10.11	38.4	
11		printemps	beau	931	non	8.61	1.66	6.3	
12		été	beau	949	non	10.79	2.85	11.6	
13		été	beau	952	non	2.34	0.09	0.4	
14		été	beau	940	non	8.21	3.04	12.4	
15		été	pluie/neige	910	non	3.69	0.24	1.0	
16		été	beau	879	non	8.41	4.57	18.6	
17		été	beau	841	non	7.82	1.20	4.9	
F12	1	hiver	pluie/neige	614	oui	1.31	0.16	18.6	
	2	hiver	beau	636	oui	4.70	0.38	44.2	
	3	hiver	couvert	659	non	5.81	0.77	89.5	
	4	printemps	brouillard	689	non	4.28	0.52	36.4	
	5	printemps	beau	700	non	6.36	0.76	53.1	
	6	printemps	pluie/neige	747	non	6.54	0.48	33.6	
	7	printemps	beau	794	non	4.45	0.34	23.8	
	8	printemps	couvert	839	oui	4.62	0.30	21.0	
	9	printemps	beau	881	non	4.26	0.44	30.8	
	10	printemps	beau	916	non	5.61	0.53	37.1	
	11	été	couvert	941	non	7.90	0.96	78.0	
	12	été	beau	953	non	4.64	0.48	39.0	
	13	été	couvert	949	non	5.13	0.55	44.7	
	14	été	beau	926	non	6.27	0.42	34.1	
	15	été	couvert	894	non	4.29	0.45	36.6	
	16	été	beau	861	non	2.42	0.11	8.9	

ANNEXE 2 : Liste des suivis pris en compte dans le calcul des domaines vitaux et déplacements - 3

F12	17	automne	beau	796	non	4.11	0.27	20.4
	18	automne	beau	749	non	4.31	0.31	23.5
	19	automne	pluie/neige	703	non	6.80	0.67	50.8
	20	automne	pluie/neige	650	non	7.93	0.66	50.0
	21	automne	beau	606	non	7.01	0.48	36.4
	22	automne	couvert	574	non	5.43	0.65	49.2
	23	automne	beau	538	non	7.21	0.67	50.8
F19	1	été	beau	930	non	3.32	0.50	51.5
	2	été	couvert	916	non	5.25	0.23	23.7
	3	été	pluie/neige	899	non	4.48	0.21	21.6
	4	été	brouillard	875	non	2.57	0.18	18.6
	5	été	beau	855	non	8.56	0.73	75.3
	6	été	beau	812	non	6.14	0.34	35.0
	7	automne	couvert	773	non	8.01	0.47	64.4
	8	automne	beau	726	non	4.52	0.25	34.2
	9	automne	beau	679	non	5.65	0.32	43.8
	10	automne	beau	634	oui	3.55	0.23	31.5
	11	automne	brouillard	585	non	3.04	0.15	20.5
	12	automne	brouillard	549	non	3.02	0.20	27.4
	13	hiver	beau	525	non	3.48	0.20	24.7
	14	hiver	couvert	511	non	2.85	0.14	17.3
	15	hiver	beau	515	oui	5.06	0.46	56.8
	16	hiver	brouillard	536	oui	5.73	0.33	40.7
	17	hiver	beau	570	non	4.10	0.18	22.2
	18	hiver	beau	607	non	8.05	0.52	64.2
	19	hiver	couvert	649	oui	4.94	0.20	24.7
	20	printemps	couvert	696	non	8.71	0.57	67.1
21	printemps	couvert	750	oui	6.01	0.30	35.3	
22	printemps	beau	790	non	6.42	0.48	56.5	
23	printemps	beau	835	non	7.21	0.36	42.3	
24	printemps	brouillard	877	non	5.72	0.43	50.6	
25	printemps	couvert	913	non	7.69	0.43	50.6	
F27	1	automne	couvert	700	non	5.43	0.72	72.7
	2	automne	pluie/neige	654	non	9.51	0.75	75.8
	3	automne	beau	609	oui	6.49	0.85	85.8
	4	automne	pluie/neige	556	non	4.01	0.56	56.6
	5	hiver	pluie/neige	526	non	7.04	0.51	32.7
	6	hiver	beau	512	non	6.05	0.46	29.5
	7	hiver	beau	513	non	9.85	1.00	64.1
	8	hiver	couvert	530	non	7.06	0.82	52.6
	9	hiver	pluie/neige	558	non	10.64	0.88	56.4
	10	hiver	beau	607	non	6.40	0.70	45.4

ANNEXE 2 : Liste des suivis pris en compte dans le calcul des domaines vitaux et déplacements - 4

F27	11	hiver	beau	648	oui	3.67	0.25	16.2
M13	1	automne	beau	677	non	4.22	0.10	8.6
	2	automne	couvert	631	non	8.24	0.62	53.4
	3	automne	pluie/neige	594	non	4.79	0.21	18.1
M19	1	automne	beau	661	non	7.20	0.88	50.6
	2	automne	beau	619	non	10.47	1.00	57.5
	3	automne	beau	577	non	7.71	0.55	31.6
	4	automne	couvert	536	non	10.52	1.23	70.7
M21	1	printemps	brouillard	671	oui	7.13	0.65	74.7
	2	printemps	beau	722	non	6.48	0.62	71.2
	3	printemps	pluie/neige	776	non	7.63	0.47	54.0
	4	printemps	couvert	809	non	8.77	0.60	69.0
	5	printemps	couvert	850	non	7.82	0.59	67.8
	6	printemps	couvert	896	non	7.86	0.44	50.6
	7	printemps	beau	923	non	9.04	0.54	62.1

ANNEXE 3 : Observations d'adultes aux terriers de reproduction. f, femelle; m, mâle; i, indéterminé; juv., juvénile; n.d., non déterminé; *, individu observé avant sa capture; **, observation non personnelle - 1

Terrier	Nombre d'adultes observés	Nombre d'adultes participant à l'élevage			Observations
1990 :					
Rangée des Robert	2 (m/f)	n.d.	04/04/1990	20:20	1 mâle arrive sur le terrier / 1 femelle est furtivement visible à une des entrées.
Combes	2 (f/f)	1 (f)	25/04/1990	19:20	Arrivée d'une femelle / sortie des juv. / tétée.
			11/05/1990**	18:15	Sortie de 2 adultes / 1 des deux rentre / sortie des juv. / tétée.
Biche	1 (f)	1 (f)	02/05/1990	19:20	Juv. dehors / arrivée d'une femelle/ refuse tétée / reste à proximité des juv. (surveillance).
Combe à la Biche Nord	1 (f)	1 (f)	08/05/1990	18:55	Juv. dehors / arrivée d'une femelle avec proies (3-4 campagnols) / reste à proximité des juv. qui s'aventurent plus loin, toilette certains juv.
Assesseur	1(f)	n.d.	13/06/1990	20:50	1 femelle sort / 20 min. après, sortie de 2 juv.
Tourbière	2 (F2/f)	1 (f)	04/07/1990	19:45	1 femelle sort du terrier principal / 5 min. plus tard 4 juv. sortent du terrier principal / 50 min. plus tard F2 sort du terrier voisin (75 m env.).
			10/07/1990	19:15	1 femelle suivie de 2 juv. quitte le terrier.
1991 :					
Rangée des Robert	1 (f)	1 (f)	21/05/1991	15:55	1 femelle est dehors avec les juv., elle toilette les juvéniles puis rentre.
Emposieu	1 (i)	1 (i)	22/05/1991	20:35	1 adulte est dehors avec les juv., il surveille les environs / les juv. essaient de le bouculer et de téter, il reste impassible.

ANNEXE 3 : Observations d'adultes aux terriers de reproduction. f, femelle; m, mâle; i, indéterminé; juv., juvénile; n.d., non déterminé; *, individu observé avant sa capture; **, observation non personnelle - 2

Bousset	1 (f)	1 (f)	29/05/1991	19:34	Juv. dehors / arrivée d'une femelle/ elle alarme et s'enfuit.
			01/07/1991	19:15	Sortie d'un juv. / arrivée d'une femelle/ elle alarme et s'enfuit.
1992 :					
Emposieu	3 (m/f/f)	n.d.	10/05/1992	19:25	Sortie d'une femelle A / 30 min. plus tard, sortie d'un mâle.
			14/05/1992	21:15	Sortie d'une femelle B (différente de celle du 10/05).
			28/05/1992	20:16	Sortie des juv. / 20 min. plus tard, sortie de la femelle A, refuse tétée, rentre / 30 min. plus tard, sort à nouveau, refuse tétée, rentre / 5 min. plus tard, sort à nouveau, s'en va après quelques min.
			02/06/1992	19:35	Sortie des juv. / 1 h. 30 min. plus tard, rentrent / 15 min. plus tard, arrivée d'un adulte, alarme et s'enfuit.
Petite Coronelle	3 (F10/m/f)	3 (F10/m/f)	14/05/1992	14:00	F10 est sur le terrier avec 2 juv. / tétée, contacts avec les juv.
			15/05/1992	20:40	Arrivée d'une femelle / sortie des juv. / refuse tétée, quémante de nourriture infructueuse / femelle joue avec les juv. / 40 min. plus tard, s'en va / 4 min. plus tard, arrivée d'un mâle / accueilli par juv. / surveille la zone.
			31/05/1992	21:24	Sortie des juv. / 6 min. plus tard, arrivée du mâle, alarme / arrivée de F10 / les 2 adultes se poursuivent l'un l'autre (jeu).
Combes	3 (F27*/m/f)	3 (F27*/m/f)	21/05/1992	17:15	Femelle A + juv. dehors, contacts avec les juv. / 10 min. plus tard, elle s'en va / 3 h. plus tard, arrivée d'un mâle, alarme et s'enfuit.
			22/05/1992**	19:05	Femelle B sur le terrier avec juv. / refuse tétée / 10 min. plus tard, arrivée de la

ANNEXE 3 : Observations d'adultes aux terriers de reproduction. f, femelle; m, mâle; i, indéterminé; juv., juvénile; n.d., non déterminé; *, individu observé avant sa capture; **, observation non personnelle - 3

					femelle A / lutte entre les 2 femelles / B s'en va.
			23/05/1992**	18:03	Juv. dehors / sortie de la femelle B / arrivée de la femelle A / B balaye le sol avec la queue (soumission) / A dépose des campagnols et s'en va / B va chercher les campagnols.
			12/06/1992	20:52	Arrivée de la femelle A / tétée.
			19/06/1992**	20:12	Arrivée de la femelle B, sortie du mâle / la femelle B toilette le mâle / le mâle s'en va / la femelle rentre après quelques min.
Tuyau	2 (F8/i)	2 (F8/i)	12/05/1992	05:10	F8 rentre dans le terrier / 40 min. plus tard un adulte passe sur le terrier et lâche une proie (rongeur) à l'intérieur.
			24/05/1992	23:13	Un adulte + 2 juv. sur le terrier.
Tuilerie ouest	2 (f/i)	1 (f)	22/05/1992	18:15	Sortie des juv. puis d'une femelle / tétée / femelle toilette les juv.
			09/07/1992	20:25	Un adulte visible / 5 min. plus tard, un autre adulte visible à proximité du terrier / 1 h. 30 plus tard, sortie des juv.
Assesseur	1 (i)	n.d.	15/07/1992	20:40	Sortie progressive des juv. / 1 h. plus tard, une adulte visible sur le terrier.
1993 :					
Réservoir	3 (F25/QcA/i)	1 (F25)	16/03/1993	18:35	Sortie du mâle "Queue coupée Assesseur" / 20 min. plus tard, sortie de F25
			29/04/1993	19:00	F25 et 1 juv. dehors / le juv. se frotte contre F25 / F25 surveille.
			04/05/1993	20:16	Sortie de F25 et d'un juv. / F25 surveille alentour / entre, ressort avec proie (juv. mort-né) et le présente au juv. / pas d'intérêt du juv. / F25 enterre proie.
			05/05/1993**	19:23	Un adulte arrive, entre / ressort / 1 h. 10

ANNEXE 3 : Observations d'adultes aux terriers de reproduction. *f*, femelle; *m*, mâle; *i*, indéterminé; *juv.*, juvénile; *n.d.*, non déterminé; *, individu observé avant sa capture; **, observation non personnelle - 4

			plus tard sortie de F25 et d'un juv.	
Petite Coronelle	5 (F10/F24/ F31*/m/f)	5 (F10/F24/ F31*/m/f)	28/04/1993	20:15 Arrivée de F10 / sortie des juv. / tétée / 15 min. plus tard arrivée de F24 avec une proie / interaction / F24 se soumet / tétée de F24 / F24 joue avec juv. / 5 min. plus tard, arrivée de F31 / interaction avec F10 / F31 se soumet et fuit / F10 et F24 partent ensemble.
			30/04/1993	20:20 Arrivée du mâle avec une proie / lâche la proie dans terrier / sortie des juv. / mâle surveille alentour / 15 min. plus tard, arrivée de F31, pas d'interaction / Les deux adultes sentent quelque chose / le mâle émet trois grognements et s'enfuit / F31 fait de même / les juv. rentrent.
			03/05/1993	20:49 Arrivée de F31 / sortie des juv. / F31 assise à l'arrière du terrier (surveillance) / 5 min. plus tard, arrivée du mâle / F31 s'éloigne.
			05/05/1993	20:20 Sortie des juv. / 10 min. plus tard, arrivée du mâle / s'assied à 150 m du terrier / repart / 10 min. plus tard, arrivée d'une femelle / tétée / Femelle toilette les juv. / cherche proie dans terrier (patte d'ongulé) / 35 min. plus tard, arrivée de F10 / interaction / la femelle s'enfuit / tétée de de F10 / Arrivée d'un adulte indéterminé / Interaction avec F10 / reprend sa tétée / l'autre adulte à proximité.
			18/05/1993	20:45 Sortie des juv. / 30 min. plus tard, arrivée du mâle / téurgite nourriture / 3 min. plus tard, s'éloigne.
Tuileries ouest	1 (f)	1 (f)	14/05/1993	20:40 Une femelle visible avec les juv. / elle toilette juv. / quitte le terrier.
Emposieu	1 (f)	1 (f)	17/05/1993	19:12 Sortie de 2 juv. puis d'une femelle / observe les alentours, rentre / juv. rentrent / 2 h. plus tard, l'adulte s'en va.

ANNEXE 4 : Détails des rencontres interspécifiques observées (moins de 50 m entre les individus). Les observations de renards et de lièvres ont fait l'objet d'une discussion dans Meia et al. 1993(b).

A. Observations de renards et de lièvres.

Obs. No	Date Heure	Age / Sexe du renard	Observateur	Description de l'observation
1	21/11/1989 02H05	adulte mâle	1	Le renard est en déplacement et passe à proximité du lièvre (distance minimum : 50 m). Aucune interaction.
2	18/12/1991 00H45	indét. indét.	1	Le renard est au repos, couché en lisière de forêt. Le lièvre est devant lui à 50 m. Aucune interaction.
3	29/04/1991 04H30	2+ femelle	2	Le renard est en déplacement et passe à proximité de deux lièvres (distance minimale: 5 m). Aucune interaction.
4	12/05/1992 00H10	2 + femelle	1	Le renard se déplace rapidement et passe à 20 m du lièvre. Aucune interaction.
5	26/05/1992 22H37	adulte femelle	1	Le renard se déplace rapidement en bordure d'un champ de céréales. Il passe entre la bordure du champ et le lièvre, assis (distance minimum: 3 m). Aucune interaction.
6	21/08/1992 02H30	2+ femelle	1	Le renard est en exploration-chasse. Deux lièvres broutent dans le même champ (distance minimum: 50 m). Aucune interaction.
7	21/10/1992 19H02	indét. indét.	3	Le renard est en exploration-chasse à environ 10 m du lièvre en train de brouter. Aucune interaction.
8	27/10/1992 00H35	indét. indét.	2	Un lièvre est couché à environ 5 m d'un renard en exploration-chasse. Aucune interaction.
9	29/10/1992 18H45	6+ femelle	2	Le renard est en exploration-chasse dans un champ. Un lièvre et un blaireau sont à proximité (distance minimale entre lièvre et renard: environ 5 m). Aucune interaction.
10	04/11/1992 22H02	indét. indét.	3	Le renard est au repos, assis. Deux lièvres sont dans le même champ à environ 50 m. Aucune interaction.

Observations de renards et de lièvres (suite).

11	25/11/1992 19H54	indét. indét.	3	Le renard est en exploration-chasse. Deux lièvres sont dans le même champ à environ 50 m. Aucune interaction.
12	03/12/1992 03H00	indét. indét.	1	Deux renards sont au repos, assis le long d'une haie, chacun au pied d'un arbre à 15 m l'un de l'autre. Le lièvre se déplace dans le champ devant eux; il s'approche et passe à quelques mètres d'un des renards. Aucune interaction.
13	22/12/1992 23H15	0 + mâle	1	Le renard est en exploration-chasse en bordure de forêt. Le lièvre est assis dans le champ à 50 m. Aucune interaction.
14	30/12/1992 04H30	indér. indét.	1	Le renard est en exploration-chasse dans un champ. Deux lièvres sont à environ 30 m. Le renard s'approche d'eux sans sembler les remarquer; les lièvres s'éloignent de quelques mètres; le renard poursuit son chemin dans la même direction. Aucune Interaction.
15	26/01/1993 00H00	adulte indét.	1	Le renard est au repos couché. Le lièvre est devant lui dans le champ à 50 m. Aucune interaction.
16	21/04/1993	adultes 1 mâle/ 1 indét.	1	Les deux renards sont en exploration-chasse de part et d'autre du lièvre, à environ 50 m. Aucune interaction.

1 = J.S. Meia, 2 = S. Aubry, 3 = S. Meyer

B. Observations de renards et d'autres carnivores. IA, interaction.

Espèces	Nobs total	Nobs sans IA	Nobs avec IA	Détail des observations avec interaction (IA)			
				date	renard	distance	description
Renard - chat	12	9	3	16/01/1990	Ad	0	Contact indéterminé.
				26/08/1992	Juv	0	Le renard est en fuite. Il arrive sur le chat et s'immobilise. Le chat fait le gros dos et lève la queue. Le renard se précipite sur le chat. Contact. Mouvement de recul des 2 individus. Le renard poursuit sa fuite.
				22/06/1993	F10	2	Les deux individus sont couchés l'un en face de l'autre. Le renard se lève, fait le gros dos, le poil hérissé, puis s'éloigne.
Renard - fouine	8	7	1	09/06/1993	Ad	10	Les deux individus se rencontrent. Interaction indéterminée.
Renard - blaireau	2	2	0				
Renard - chien	1	0	1	05/04/1990	Ad	10	Le chien poursuit le renard sur environ 50 m, puis abandonne. Le renard continue sa fuite.