



HAL
open science

Écologie des comportements de transmission de la rage

Marc Artois, M Aubert, J Blancou, J Barrat, Ml Poulle, P Stahl

► **To cite this version:**

Marc Artois, M Aubert, J Blancou, J Barrat, Ml Poulle, et al.. Écologie des comportements de transmission de la rage. *Annales de Recherches Vétérinaires*, 1991, 22 (2), pp.163-172. hal-00902017

HAL Id: hal-00902017

<https://hal.science/hal-00902017>

Submitted on 11 May 2020

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

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

Article de synthèse

Écologie des comportements de transmission de la rage

M Artois^{1*}, M Aubert¹, J Blancou¹, J Barrat¹,
ML Poulle², P Stahl³

¹Centre national d'études vétérinaires et alimentaires – laboratoire d'études
sur la rage et la pathologie des animaux sauvages,
domaine de Pixérécourt, BP 9, 54220 Malzéville;

²CNEVA/LEPAS et université Louis Pasteur, laboratoire de psycho-physiologie,
67000 Strasbourg;

³CNEVA/LEPAS et Office national de la chasse, centre expérimental de saint
Benoist – Auffargis, 78610 Le Perray-en-Yvelines; France.

(Reçu le 26 juin 1990; accepté le 31 janvier 1991)

Résumé – Le comportement du renard en zone d'endémie rabique a été étudié pour déterminer l'impact de la rage sur l'évolution de ses effectifs. En raison de sa grande sensibilité à «son» virus rabique, le renard apparaît bien comme victime et principal responsable de la transmission de la rage. Mais l'équilibre entre le renard et son hôte évolue : d'une part le renard semble se défendre par une tendance à conduire une vie plutôt solitaire, donc moins favorable à la transmission du virus de territoire en territoire; d'autre part, il semble avoir trouvé dans la dispersion automnale un moyen pour rétablir ses effectifs de façon très rapide. Nous émettons l'hypothèse que la rage ne semble pas intervenir dans la régulation des populations de renards. Une explosion démographique succédant à la vaccination orale des renards contre la rage ne serait donc pas à craindre.

rage / renard / épidémiologie / transmission / Lorraine

Summary – *Behavioural ecology of rabies transmission.* Red fox behavioural ecology was studied in a rabies-enzootic area in order to determine how population size is balanced despite rabies-induced mortality. The results suggest that the red fox rabies virus equilibrium evolves, and is due to the solitary behaviour pattern of the fox which reduces the risk of virus transmission from one territory to another; and to the subsequent autumn dispersal, which allows the local fox population to recover in the space of under a year. The hypothesis is put forward that rabies does not seem to regulate fox population size. There would therefore be no reason to fear a population explosion after oral immunisation of foxes against rabies.

rabies / red fox / epidemiology / transmission / Lorraine

* Correspondance et tirés à part

INTRODUCTION

Les sérieux problèmes de santé publique posés par la rage vulpine en Europe expliquent les nombreux travaux scientifiques qui lui ont été consacrés. De ce fait, cette virose est une des maladies les mieux connues qui sévisse à l'état naturel sur la faune. À ce titre elle a considérablement aidé à comprendre les processus de l'invasion et de la persistance des maladies contagieuses dans les populations animales.

Toutefois, les épidémiologistes qui essaient de clarifier les lois fondamentales de la diffusion de ce virus (Anderson, 1982; Bacon, 1985) manquent de données de terrain, soit pour construire et paramétrer leurs modèles, soit pour les valider. L'objectif de la présente synthèse est de présenter l'ensemble des résultats acquis au cours de 15 années d'étude de la rage vulpine dans l'Est de la France. Ces travaux avaient pour but d'améliorer la connaissance de l'écologie de la rage dans 2 directions : l'épidémiologie (comportements de transmission) et la biologie des populations hôtes (impact sur la structure de population et les effectifs). La connaissance de l'éco-éthologie du renard (*Vulpes vulpes* L, 1758) était un préalable indispensable à la poursuite de ces 2 axes de recherche (comportement de l'animal lorsqu'il est sain, dynamique de population).

DONNÉES ÉPIDÉMIOLOGIQUES DE LA RAGE

Au cours des 30 dernières années la rage du renard s'est répandue à travers toute l'Europe à une vitesse

moyenne de 30 km par an. Le phénomène s'est ensuite modifié passant de la forme épizootique à la forme endémique. La répartition des cas par espèce animale révèle une prépondérance marquée du renard (tableau 1). Parmi les animaux sauvages reconnus enrégés en France 96-97 % sont des renards (statistiques extraites du *Bull Mens Rage Anim Fr* et du *Rabies Bull Eur*, WHO, Tübingen, Allemagne). Sont également atteints de façon notable le blaireau, la martre et/ou la fouine ainsi que le chevreuil, chacun comptant pour environ 1 % des cas; les autres espèces, notamment le chat forestier, apparaissent de façon tout à fait négligeable (Il est plus difficile de se prononcer pour le chat domestique retourné à l'état sauvage qui ne peut pas être distingué du chat familier, souvent vagabond et dont les effectifs sont extrêmement élevés. On admet en général qu'au moins 6 millions de chats vivent en France; à titre de comparaison il est tué 300 000 renards par an (Bougerol, 1968), soit au maximum la moitié de l'effectif, (ce qui donne un ratio de 10 chats pour 1 renard). Cette répartition des cas est restée stable depuis plusieurs années et, à quelques détails près, reflète une situation générale. Les cas de rage des renards accusent des variations annuelles atteignant des maxima notables en 1978, 1982 et 1989; en outre on observe 2 maxima annuels : l'un constant et manifeste en mars, l'autre moins net, en automne (Toma et Andral, 1977).

Peu de données bibliographiques sont disponibles sur les relations existant entre l'incidence de la rage, le taux de contact et la densité des renards : Bögel et Moegle (1980) ont utilisé un indice d'abondance des re-

Tableau I. Cas de rage en France de mars 1968 à décembre 1990

	Animaux sauvages				Animaux domestiques							Tot
	Ren ^a	Bla	Che	Aut	Chi	Cha	Bou	Ovi Cap	Équ	Por	Aut	
Ain	622	25	4	8	16	15	14	16	4	0	0	724
Aisne	1 824	13	7	24	44	87	45	59	15	0	1	2 119
Allier	19	1	0	1	0	1	2	1	0	0	0	25
Ardennes	867	6	7	23	86	89	503	196	29	1	1	1 808
Aube	1 792	18	5	24	15	36	23	14	8	2	1	1 938
Cher	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
Côte-d'Or	2 409	15	2	55	51	107	194	246	22	8	0	3 109
Doubs	3 028	57	29	87	43	144	93	138	18	0	0	3 638
Eure	42	0	0	0	0	3	0	4	0	0	0	49
Isère	49	6	2	1	1	1	1	2	0	0	0	63
Jura	2 154	44	8	28	14	58	43	33	11	0	1	2 394
Loiret	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Marne	890	8	9	17	14	49	30	26	13	0	0	1 056
Haute-Marne	1 971	25	7	49	50	115	111	152	26	2	0	2 508
Meurthe-et-Moselle	2 592	26	21	67	88	150	544	146	37	0	0	3 671
Meuse	1 949	6	32	66	93	157	959	242	46	3	1	3 554
Moselle	1 303	6	22	35	58	87	480	161	23	0	0	2 175
Nièvre	975	6	1	16	5	6	25	121	7	1	1	1 164
Oise	1 147	5	11	19	50	49	39	52	14	0	0	1 390
Bas-Rhin	1 203	16	43	22	66	62	87	47	13	0	1	1 560
Haut-Rhin	1 172	45	40	41	38	52	24	14	9	1	0	1 436
Rhône	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
Haute-Saône	2 059	24	5	42	35	69	68	126	33	1	0	2 462
Saône-et-Loire	303	2	1	6	1	9	48	45	0	0	0	415
Savoie	295	11	2	4	11	16	6	3	2	0	0	350
Haute-Savoie	802	50	19	15	20	65	11	24	12	0	0	1 018
Seine-Maritime	189	3	1	6	2	5	27	12	2	0	1	248
Seine-et-Marne	762	2	2	6	12	18	4	9	7	0	0	822
Yvelines	35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	35
Somme	221	1	0	3	1	3	6	0	1	0	0	236
Vosges	2 996	76	10	102	118	138	76	246	28	0	2	3 792
Yonne	982	7	2	21	9	33	10	64	10	1	0	1 139
Territoire de Berfort	201	2	0	5	6	3	2	7	3	0	0	229
Essone	101	0	0	2	3	4	0	1	0	0	0	111
Hauts-de-Seine	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Seine-Saint-Denis	76	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	79
Val-de-Marne	81	0	0	1	4	4	0	0	0	0	0	90
Val-d'Oise	394	0	0	2	9	14	5	2	2	0	0	428
Totaux	35 518	507	292	799	963	1 652	3 480	2 209	396	20	10	45 846
Cas erratiques	3	0	0	2	31	9	10	0	1	0	0	56

^a: Ren : Renard; Bla : Blaireau; Che : Chevreuil; Aut : autres animaux; Chi : Chien; Cha : Chat; Bov : Bovins; Ovi, Cap : Ovins, Caprins; Equ : équins; Por : Porcins.

nards constitué par le nombre de renards tués par km² et par an (*Hunting Indicator of Population Density HIPD*); ces auteurs ont trouvé une corrélation positive entre cet indice et l'incidence de la rage dans des zones de 2000 km² (voir également Bögel *et al*, 1974). Mais il est proba-

ble que la densité des renards ainsi que la fréquence et la nature des causes de mortalité, affectent le taux de contact, donc la transmission du virus (Macdonald et Bacon, 1982; Voigt et Tinline, 1982). Ainsi les échecs de la lutte contre la rage par la destruction des renards (exemple

de la région Rhône-Alpes, passé en revue par Artois, 1983), peuvent s'expliquer par le fait que ces mesures ne diminuent pas durablement le taux de contact entre renards.

OCCUPATION DE L'ESPACE ET EMPLOI DU TEMPS DU RENARD

De 1979 à 1982, 11 renards ont été suivis sur un terrain d'étude proche de la commune de Barisey-la-Côte (Meurthe-et-Moselle) (Artois *et al*, 1990). Ce secteur a été atteint par la rage en 1972. Au début du travail, il se trouvait donc dans une situation d'endémie rabique. Certains renards étudiés sont devenus enrégés pendant leur étude par radio-pistage. Cette technique permet de localiser à distance chaque animal porteur d'un collier émetteur.

Le rythme d'activité des renards se caractérise par des déplacements principalement nocturnes; à cet égard, des différences semblent se dessiner entre les saisons: on remarque notamment une activité de déplacement plus importante le matin et le soir en hiver qu'en été. L'habitat disponible n'est pas utilisé au hasard mais selon des choix souvent bien marqués. Cette grande variabilité s'accorde néanmoins avec une tendance générale à préférer les couverts pendant les périodes d'inactivité diurne et les milieux ouverts, notamment les prairies, pendant l'activité de chasse nocturne, surtout en été.

L'étude de cas de voisinage montre un chevauchement des aires de certains individus. Le mode de vie peut être caractérisé comme plutôt solitaire en dehors des périodes de

reproduction (la saison de mise bas commence à la mi-mars et s'achève au début d'avril, Artois *et al*, 1982) et familial (couple ou petit groupe) de la fin de l'automne au début de l'été. Il s'accompagne chez la majorité des individus étudiés d'une instabilité de l'aire d'activité qui présente une tendance permanente à se modifier (dans un cas, ce déplacement s'est effectué en utilisant des espaces libérés par des congénères voisins, morts de rage). Cette instabilité spatiale constitue une caractéristique majeure des populations étudiées dans un environnement instable, banlieues de grandes villes (Doncaster, 1985; Macdonald, 1988) ou, comme ici, zone perturbée par la rage.

Même s'ils partagent leur espace vital avec des congénères, les renards sont des chasseurs solitaires. Leurs proies essentielles sont des campagnols des champs (*Microtus arvalis*). La comparaison de la disponibilité de ces rongeurs sur le terrain avec la consommation de ceux-ci par le renard (Artois et Stahl, 1989) révèle leur prédominance dans le régime, même lorsqu'ils sont rares et que d'autres espèces sont abondantes.

DYNAMIQUE DES POPULATIONS EN ZONE D'ENDÉMIE RABIQUE

Structure des populations

L'examen des structures par sexe de renards morts entre 1976 et 1980 (Artois et Aubert, 1982) révèle un excédent de mâles, généralement non significatif: 1,18 mâles pour 1,00 femelles (161 renards) en avant du

front de la rage en zone indemne et 1,28 pour 1,00 (82 renards) loin en arrière de ce front, dans la zone d'endémie. Un déséquilibre analogue a été décrit dans d'autres lieux où la rage n'existait pas (Fairley, 1970; Storm *et al*, 1976; Pils et Martin, 1978). Selon Harris et Smith (1987) il correspond à une surreprésentation de mâles dans ce type d'échantillonnage mais ne se traduit pas par une proportion plus forte de femelles survivantes.

En zone enzootique, le même échantillon est largement dominé par la classe des individus nés dans l'année (80/116 = 69 %). Au-delà du «front» épizootique (zone indemne), la structure par âge est modifiée par la rage : la proportion de juvéniles est significativement plus réduite dans les régions non atteintes (148/274 = 54 %). Ceci est à rapprocher du fait que, dans la zone d'enzootie, les renardeaux sont moins fréquents dans le groupe des «enragés» (150/309 = 48,5 %) que dans celui des individus sains (69 %), à la même époque. On en déduit que les renards de moins de 1 an courent moins fréquemment le risque d'être contaminés que les adultes, ce qui augmente probablement leur proportion par rapport aux adultes dans les régions d'endémie et conduit aux différences observées.

Cinétique démographique des renards

Les indices d'observation kilométrique révèlent des différences importantes des effectifs : le niveau de population des renards a décliné en moyenne de 55 % entre l'automne et le printemps, chaque année entre

1979 et 1989 (l'abondance des renards ne pouvant être mesurée d'avril à septembre en raison de la hauteur de la végétation; Artois et Aubert, 1991).

En revanche, les différences d'un printemps à l'autre sont généralement peu marquées : on peut donc admettre que le niveau de population reste globalement stable, malgré la rage. Le maximum de rage observé en 1982, s'il a eu un impact visible sur les indices de 1982-1983, a été ensuite compensé.

TRANSMISSION DE LA RAGE

Rage expérimentale

Le renard se distingue d'autres mammifères par sa sensibilité à l'administration musculaire du virus rabique d'origine vulpine qui est plusieurs centaines de milliers de fois plus forte. Il suffit de $10^{-0,5}$ doses létales₅₀ intracérébrale souris (DL₅₀ICS) pour tuer 1 renard sur 2 par cette voie (Blancou *et al*, 1979), alors qu'une dose de 10^4 - 10^5 DL₅₀ICS est nécessaire pour obtenir le même résultat chez le chat (Artois *et al*, 1984), le furet (Blancou *et al*, 1982), ou encore le raton laveur (Artois *et al*, 1989). La fréquence et le niveau de l'excrétion salivaire sont également plus importants : le virus est réexcrété dans 90-95 % des cas chez le renard roux (Wandeler *et al*, 1974, Matouch *et al*, 1984). On obtient toujours des scores inférieurs dans le cas d'infection avec un virus hétérologue. Il existe toutefois une corrélation inverse entre la dose de virus inoculée et le titre de virus trouvé dans les glandes salivaires (Sikes, 1962).

Ces études montrent que l'adaptation du virus rabique vulpin d'Europe à son hôte, le renard, se traduit par un grand pouvoir pathogène (très peu de virus suffit à contaminer un renard) et par une forte réexcrétion de virus dans la salive. La combinaison de ces 2 phénomènes rend l'infection pratiquement certaine, lors de contact par morsure entre un renard sain et un congénère enragé. En revanche, ce risque est considérablement moins élevé lors du contact de ce dernier avec un Carnivore d'une autre espèce.

Passage du virus

La technique de radiopistage (Andral *et al*, 1982, Artois et Aubert, 1985) a permis de montrer que le renard enragé ne s'éloigne pas beaucoup de son aire habituelle d'activité, (aucun des 6 renards suivis sur le terrain d'étude n'a été retrouvé au-delà d'une distance de 2 fois le rayon moyen habituel d'activité). En moyenne, les distances parcourues en 24 h par les renards enragés sont plus importantes que celles enregistrées sur des individus normaux. Les renards enragés effectuent des déplacements diurnes qui ne peuvent être attribués à aucun but précis et qui sont pratiquement inexistantes chez un renard sain. On note en particulier que l'utilisation de l'habitat se fait de façon plus aléatoire que celle des renards sains. L'observation en captivité de renards enragés (Winkler, 1975; George *et al*, 1980) a montré que les symptômes s'achèvent souvent par une période de passivité et de paralysie motrice s'installant progressivement. De la même façon, chacun des renards

suivis par radiopistage a cessé de se déplacer plusieurs h ou j avant sa mort.

Alors qu'un renard sain évite une présence fréquente aux abords des limites de son domaine, notamment au cours du repos diurne, l'arrêt de l'errance du renard enragé se produit au hasard. Ainsi, un renard enragé a plus de chances de s'arrêter à proximité d'une frontière qu'un renard sain. Une telle situation peut constituer une stimulation puissante à un contact entre cet individu enragé et l'un de ses voisins assurant la défense de son territoire. Il peut en résulter une rencontre, voire un échange de morsures expliquant l'observation faite, à 2 reprises, de blessures sur le cadavre de renards enragés radiomarqués. Le virus passerait donc d'un congénère à l'autre, à l'occasion de ces rencontres entre un individu enragé, mais passif, et un animal sain, mais actif. La contamination se fait par léchage ou morsure, le virus étant éliminé dans la salive.

Le virus tire un avantage stratégique du comportement territorial normal de son hôte, en en renforçant l'efficacité par un mécanisme dit «de favorisation» (pour reprendre le terme employé par Combes, 1980) tel que l'errance. L'importance de cette modification comportementale dans l'efficacité de la transmission du virus a été évoquée par Bacon et Macdonald, 1980 et Macdonald et Bacon, 1982. Mais il est difficile d'en connaître l'importance numérique dans la probabilité de transmission. De même, reste obscure la question de savoir si la souche de virus peut modifier l'intensité de ces paramètres (une paralysie plus tardive, ou conduisant plus rapidement à la

mort, pourrait alors diminuer les risques de transmission du virus (Aubert *et al*, 1991). La rage, finalement, progresserait de territoire en territoire de renards, indépendamment du nombre des occupants de ceux-ci, donc sans rapport avec la densité (Toma et Andral, 1977).

L'examen des données disponibles sur les structures par âge des diverses populations de renards (revues in Macdonald, 1988 et Artois, 1989) montre que la proportion d'individus de l'année augmente lorsque le taux de la mortalité est élevé. La rage semble donc ajouter une surmortalité, puisque nous notons que les renards de la classe d'âge 0-1 an sont plus représentés dans les échantillons provenant de populations atteintes que dans ceux des populations indemnes. Dans les 2 situations, l'homme exerce une pression de mortalité qui peut être considérée comme équivalente. Par quel mécanisme la population, déprimée par la rage peut-elle se reconstituer aussi rapidement ?

Des études conduites tant en Europe (Jensen, 1973; Lloyd, 1980, Zimen, 1984) qu'en Amérique du Nord (Storm *et al*, 1976, Pils et Martin, 1978, Tullar et Berchielli, 1980) ont montré que les individus de l'année, et dans une moindre mesure ceux qui sont dans leur deuxième année, constituaient la quasi-totalité des renards qui se dispersent. L'importance démographique de ce phénomène ne doit pas être sous-estimée puisqu'il mobilise 80 à 90 % (selon les études) des mâles et près de la moitié des femelles. Cet essaimage automnal comble les vides créés par la mortalité des adultes, selon un modèle (un damier dont certaines cases sont à pourvoir) décrit par Lloyd

(1980). En conséquence, une population déprimée par la rage pourrait se reconstituer plutôt par colonisation de proche en proche d'espaces libérés par leurs occupants morts de rage, que par le jeu de la seule reproduction. Comment ces colonisateurs échappent-ils à la rage ?

Ceci n'est pas impossible pour des individus ayant peu ou pas de contacts avec leurs congénères, car n'ayant pas de territoire à défendre. Une autre possibilité serait que ces renards proviennent de réservoirs de population plus éloignés. Zimen (1980) avait évoqué l'existence de ceux-ci en comparant les différents types de populations vulpines entourant Sarrebrück. Selon lui, les renards occupant les forêts urbaines de cette région menaient une existence difficile du fait de la faible productivité du milieu boisé. Ce faisant, ils constituaient une population plus dispersée et moins sensible à la rage. Celle-ci, en détruisant les renards des milieux ouverts avoisinants, libérait des espaces plus profitables, rapidement colonisés par les occupants des forêts.

Les taux de reproduction notés peu après l'établissement de la forme épidémiologique enzootique de la rage dans l'Est de la France sont très élevés : La quasi-totalité des renards mettent bas (3 % seulement de stérilité apparente), les pertes intra-utérines sont faibles, et la moyenne de l'effectif des portées à la naissance est de 4,7/femelle ayant mis-bas (Artois *et al*, 1982). Ces valeurs se situent au niveau maximal connu pour l'espèce en Europe. En l'absence de données plus récentes, nous ne pouvons exclure que la productivité des renards ait pu encore augmenter. Un faible gain

dans ce domaine pourrait suffire à améliorer les performances démographiques. Il faudrait toutefois attendre au moins un cycle annuel pour que la reconquête démographique se manifeste et nous n'avons pas observé cela sur notre terrain d'étude.

CONCLUSION

La circulation de la rage pourrait se conformer à un modèle compartimenté, résultant des hypothèses qui viennent d'être formulées précédemment. L'aire de répartition du renard est tellement vaste en Europe qu'à l'exception des populations insulaires, il est difficile d'en percevoir les discontinuités. Elle englobe donc une seule «métapopulation» eurocontinentale. Cette «métapopulation» affronte des épisodes de rage qui ne se produisent pas au même endroit, ni au même moment (Jackson, 1979). La métapopulation peut donc être conçue comme un réseau de «sous-populations», dont les limites ne nous apparaissent pas toujours de façon claire, mais qui échangent entre elles 2 types de flux : ceux du virus et ceux des renards colonisateurs. Quand un compartiment a été touché par la rage, il se reconstitue à partir des compartiments voisins et leur transmet, à son tour, la rage.

Dans le premier schéma que nous avons choisi d'adopter (ci-dessus) nous supposons qu'une partie au moins de la mortalité due à la rage est additive aux autres causes de mortalité. Cette hypothèse est en accord avec notre remarque sur l'impact de la mortalité due à la rage sur la structure par âge (puisque'il y a une

surmortalité dans les zones enzootiques).

Mais de façon plus générale, on peut aussi avancer un second schéma : la mortalité provoquée par la rage atteint une quantité d'individus qui, dans le même intervalle de temps, seraient morts d'une façon ou d'une autre (la mortalité due à la rage ne serait pas additive). Ceci n'est pas en contradiction avec ce que nous observons sur le terrain étudié car l'indice de population (comptage au phare) ne descend pas en-dessous du niveau moyen atteint chaque printemps. Dans ces conditions le «stock» reproducteur ne serait pas entamé par ce type de mortalité.

Dans cette hypothèse, la rage, à son stade enzootique, ne régulerait pas les populations de renards, laissant d'autres mécanismes (nourriture, organisation sociale) assurer le maintien de l'équilibre. Si cette hypothèse était exacte, il ne faudrait alors pas craindre une explosion démographique des renards succédant à la vaccination orale qui se met actuellement en place. Ce procédé prophylactique nous offre ainsi la possibilité de tester une hypothèse scientifique particulièrement intéressante : la mortalité due à la rage n'est pas additive aux autres causes de mortalité et ne régule pas les effectifs de renards.

RÉFÉRENCES

- Anderson RM (1982) Fox rabies. In : *Population dynamics of infectious diseases. Theory and applications.* (Anderson RM ed). Chapman and Hall, Londres, 242-261

- Andral L, Artois M, Aubert MFA, Blancou J (1982) Radio-pistage de renards enrégés. *Comp Immunol Microbiol Infect Dis* 5, 285-291
- Artois M (1983) Évolution de la rage dans les Alpes françaises. Actes du VII^e Colloque de Mammalogie, Grenoble, 15-16 octobre, 37-45
- Artois M (1989) Le renard roux (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758). *Encyclopédie des Carnivores de France*, Sté Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Paris, 90 p
- Artois M, Aubert MFA (1982) Structure des populations (âge et sexe) de renards en zones indemnes ou atteintes de rage. *Comp Immunol Microbiol Infect Dis* 5, 237-245
- Artois M, Aubert MFA (1985) Behaviour of rabid foxes. *Rev Ecol (Terre Vie)* 40, 171-176
- Artois M, Stahl P (1989) Prédation des rongeurs par le renard roux (*Vulpes vulpes*) en Lorraine. *Gibier Faune Sauvage* 6, 279-294
- Artois M, Aubert MFA (1991) Foxes and rabies in Lorraine : a behavioural ecology approach. *Att Simp Ital Carnivoria*, Pavia (sous presse)
- Artois M, Aubert MFA, Gérard Y (1982) Reproduction du renard roux (*Vulpes vulpes*) en France. Rythme saisonnier et fécondité des femelles. *Acta Oecol Appl* 3, 205-216
- Artois M, Aubert MFA, Blancou J, Péricard M (1984) Rage expérimentale du chat. Sensibilité, Symptômes, Excrétion du virus. *Rev Méd Vét (Alfort)* 135, 281-287
- Artois M, Duchêne MJ, Aubert MFA, Blancou J (1989) Infestation expérimentale par un virus rabique d'origine vulpine du raton laveur (*Procyon lotor*) introduit en Europe. *Recl Méd Vet (Toulouse)* 165, 379-382
- Artois M, Aubert M, 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
- Aubert MFA, Blancou J, Barrat J, Artois M, Barrat MJ (1991) Transmission et pathogénie chez le renard roux de deux isolats à dix ans d'intervalle du virus de la rage vulpine. *Ann Rech Vét* 22, 77-93
- Bacon PJ (1985) *Population dynamics of rabies in wildlife*. Acad Press, Londres
- Bacon PJ, Macdonald DW (1980) To control rabies : vaccinate foxes. *New Sci* 87, 640-645
- Blancou J, Aubert MFA, Andral L, Artois M (1979) Rage expérimentale du renard roux (*Vulpes vulpes*). I. Sensibilité selon la voie d'infection et la dose infectante. *Rev Méd Vét (Toulouse)* 130, 1001-1015
- Blancou J, Aubert MFA, Artois M (1982) Rage expérimentale du furet (*Mustela putorius furo*). *Rev Méd Vét (Toulouse)* 133, 553-557
- Bögel K, Moegle H (1980) Characteristics of the spread of a wildlife rabies epidemic in Europe. In : *The red fox, behavior and ecology* (Zimen E, ed). Dr W Junk La Haye. *Biogeographica* 18, 123-175
- Bögel K, Arata AA, Moegle H, Knorpp F (1974) Recovery of reduced fox populations in rabies control. *Zentralbl veterinaermed* 21B, 401-412
- Bougerol C (1968) Les destructions de petits carnivores en France. *Mammalia* 32, 527
- Bulletin Epidemiologique Mensuel de la Rage Animale en France - CNEVA/LERPAS - B.P. n° 9 -, 54220 Malzéville
- Combes C (1980) Les mécanismes de recrutement chez les métazoaires parasites et leur interprétation en termes de stratégies démographiques. *Vie-Milieu* 30, 55-63
- Doncaster P (1985) The spatial organisation of urban foxes (*Vulpes vulpes*) in Oxford. Ph D Thesis, Univ Oxford, Wadham College Oxford, 2 vol
- Fairley JS (1970) The food, reproduction, form growth and development of the fox *Vulpes vulpes* L in north-east Ireland. *Proc R Ir Acad*, 69B, 103-137
- George JP, George J, Blancou J, Aubert MFA (1980) Description clinique de la rage du renard. Étude expérimentale. *Rev Méd Vét, (Toulouse)* 131, 153-160
- Harris S, Smith GC (1987) Demography of two urban fox (*Vulpes vulpes*) populations. *J Appl Ecol*, 24, 75-86

- Jackson HC (1979) A contribution to the study of fox rabies in relation to habitat in Europe. M Sc Thesis, Imperial College, Univ Londres
- Jensen B (1973) Movements of the red fox (*Vulpes vulpes* L) in Denmark investigated by marking and recovery. *Dan Rev Game Biol* 8, 3-20
- Lloyd HG (1980) *The red fox*. BT Batsford, London, 320 p
- Macdonald DW (1988) Rabies and foxes : the social life of a solitary carnivore. *In: Vaccination to control rabies in foxes* (Pastoret PP, Brochier B, Thomas I, Blancou J, eds). Office for Official Publications of the European Community, Luxembourg, 5-13
- McDonald DW, Bacon PJ (1982) Fox society, contact rate and rabies epizootiology. *Comp Immunol Microbiol Infect Dis* 5, 247-256
- Matouch O, Jaros J, Pohl P (1984) [The excretion of the rabies virus by foxes after experimental infection. [en tchèque]. *Vet Med (Prague)* 11, 653-658
- Pils CM, Martin MA (1978) Population dynamics, predator-prey relationships and management of the red fox in Wisconsin. *Wis Dept Nat Resour Tech Bull*, 105, 56 p
- Rabies Bulletin Europe – WHO Collaborating Centre for Rabies Surveillance and Research – PO Box 1149 – D – 7400 Tübingen
- Sikes RK (1962) Pathogenesis of rabies in wildlife. I. Comparative effect of varying doses of rabies virus inoculated into foxes and skunks. *Am J Vet Res*, 23, 1041-1047
- Storm GL, Andrews RD, Phillips RL, Bishop RA, Siniff DB, Tester JR (1976) Morphology, reproduction, dispersal and mortality of midwestern red fox populations. *Wildl Monogr* 49, 6-82
- Toma B, Andral L (1977) Epidemiology of fox rabies. *Adv Virus Res* 21, 1-36
- Tullar BF, Berchielli LT (1980) Movement of the red fox in central New York. *NY Fish Game J* 27, 179-204
- Voigt DR, Tinline RL (1982) Fox rabies and trapping : a study of disease and fur harvest interaction. *In: Midwest furbearer management* (Sanderson GC, ed). *Proc Symp. 43rd Midwest Fish Wildl Conf, Wichita*, 7-8 December 1981, 139-156
- Wandeler A, Wachendörfer G, Förster U, Krekel H, Muller J, Steck F (1974) Rabies in wild carnivores in Central Europe. II. Virological and serological examinations. *Zentralbl Veterinaermed B* 21, 757-764
- Winkler WG (1975) Fox rabies. *In: The natural history of rabies*. (GM Baer ed). Acad Press, New York, 3-21
- Zimen E (1980) Fox social ecology and rabies control. *In: The red fox. Symposium on behaviour and ecology* (E Zimen ed). Dr W Junk La Haye, 277-285
- Zimen E (1984) Long range movements of the red fox *Vulpes vulpes* L. *Acta Zool Fenn* 171, 267-270