THESE

Présentée pour obtenir le grade de

Docteur de l'Université Louis Pasteur Strasbourg I

Discipline :

Science du vivant : Physiologie et biologie des organismes - populations - interactions

Doctorat en Eco-éthologie

ORGANISATION SOCIO-SPATIALE D'UNE POPULATION DE RENARDS ROUX (*Vulpes vulpes*) EN MILIEU RURAL :

NATURE DES RELATIONS ET DEGRES DE PARENTE ENTRE INDIVIDUS DE MEMES GROUPES SPATIAUX

Par **Caroline HENRY**

Soutenue publiquement le 14 décembre 2004

Membres du jury

Directeur de Thèse :	Dr. Jean-Jacques ROEDER
Rapporteur Externe:	Pr. Didier DESOR
Rapporteur Externe :	Pr. Marc ARTOIS
Rapporteur Interne :	Pr. François GAUER
Examinateur :	Dr. Marie-Lazarine POULLE

Renarde “Gwenaëlle” suivie par radio-pistage, allaitant ses petits – avril 2002

(photo Caroline Henry, 2C2A-CERFE)

REMERCIEMENTS

J'adresse mes plus sincères remerciements à messieurs les membres du jury pour avoir accepté de juger ce travail dans les courts délais impartis et pour en avoir proposé des améliorations :

- au Docteur Jean-Jacques Roeder, qui a assuré la direction scientifique de ce travail et à qui j'adresse toute ma gratitude et ma profonde reconnaissance pour m'avoir fait bénéficier de son savoir et de son expérience en éthologie avec tant de passion et de pédagogie, pour ses conseils avisés et ses remarques toujours constructives sur mon travail et pour m'avoir chaleureusement accueillie dans son équipe de recherche et lors de mes venues à Strasbourg.

- au Docteur Marie-Lazarine Poulle, qui a assuré l'encadrement scientifique de cette thèse et à qui j'adresse toute ma reconnaissance pour m'avoir généreusement transmis son expérience du terrain et ses connaissances sur le renard avec tant d'enthousiasme tout au long de ces quatre années. Qu'elle soit aussi assurée de ma plus grande considération pour m'avoir fidèlement encadrée au quotidien, pour tout le temps patiemment consacré aux nombreuses relectures et corrections de l'ensemble de mes travaux, pour m'avoir fait bénéficier de ses précieux conseils et de son esprit critique, et enfin pour sa jovialité communicative et sa générosité.

- au Professeur Didier Desor, pour avoir accepté de faire partie de ce jury et pour avoir fait bénéficier ce travail de ses compétences en éthologie lors de son expertise, mais également pour son aide précieuse lors des analyses statistiques et pour la généreuse disponibilité dont il a fait preuve.

- au Professeur Marc Artois, qui en tant que spécialiste de la biologie du renard roux, m'a fait l'honneur de lire ce mémoire et d'y apporter toute son expertise pour son amélioration.

- au Professeur François Gauer, pour avoir accepté de participer au jury de cette thèse et pour son intérêt marqué envers cette étude.

Je remercie chaleureusement toute l'équipe du 2C2A-CERFE (Maison de la Recherche) pour tous les bons moments passés ensemble, leur bonne humeur quotidienne et leur soutien constant. Je remercie tout particulièrement :

- le Docteur Rémi Helder, directeur du 2C2A-CERFE, pour m'avoir généreusement accueillie dans son équipe et m'avoir donnée la chance de réaliser cette thèse et de concrétiser ainsi mon vœu d'étudier le comportement d'un Carnivore sauvage. Je lui témoigne toute mon estime pour avoir tenté le pari de monter une station de recherche en éco-éthologie, d'avoir si brillamment réussi et d'avoir ainsi permis à plusieurs étudiants de réaliser leur passion. Je lui adresse également ma plus profonde reconnaissance pour sa persévérance, sa passion et son enthousiasme communicatifs pour l'éco-éthologie des mammifères sauvages, pour m'avoir fait bénéficier de ses multiples connaissances des techniques de terrain et de traitement des données mais pour aussi pour son aide précieuse lors de leurs analyses.

- Nicolas Villerette et Olivier Pays, avant tout pour leur amitié et pour m'avoir toujours prêté une oreille attentive, mais aussi pour leur regard critique et toute l'aide généreusement apportée dans ce travail de thèse que ce soit pour les analyses ou la réflexion théorique du sujet.

- tous les étudiants de l'équipe, qui ont contribué à rendre ce lieu de travail vivant et chaleureux grâce à une bonne ambiance permanente, mais aussi pour toute l'aide généreuse dont ils ont toujours faits preuve sans compter pour les nombreuses nuits de piégeage et de sorties aux phares : Carole Bodin, Rachel Berzins, Vincent Pereboom, Olivier Rousseau, Gwenaëlle Pineau, Anne-Lise Brison, Benjamin Girault, Diane Nédélec-Bellevenue, Estelle Germain et Julie Baptiste

- tous les stagiaires qui ont participé à cette étude et qui ont permis qu'un suivi constant soit maintenu en radio-pistage. Je remercie vivement pour le sérieux, le dynamisme et l'enthousiasme dont ils ont fait preuve lors de leur aide indispensable : Emmanuel Liénard, Céline Parsy, Amandine Béroux, Sabine Pringault et tout particulièrement Marie-Hélène Guislain pour ses talents de dessinatrice et qui a réalisé le dessin de couverture.

Je remercie très sincèrement :

- le Docteur Hélène Gachot-Neveu qui a assuré la direction scientifique des analyses génétiques et qui a grandement contribué par sa collaboration à rendre ce travail plus pertinent et original. Qu'elle soit assurée de toute ma reconnaissance pour la patience, la disponibilité et la gentillesse dont elle a toujours fait preuve en m'aidant à la compréhension des analyses génétiques et de leurs résultats.

- Pavine Lefèvre, étudiante en biologie moléculaire au CEPE et qui a réalisé avec patience et persévérance les analyses génétiques de cette étude. Je lui adresse toute ma gratitude pour l'ampleur du travail qu'elle a réalisé et toute ma sympathie.

- le Docteur Marie-Eve Terrier, pour avoir assuré la supervision des autopsies et pour nous avoir fait bénéficier de ses compétences vétérinaires et de toute son expérience dans les analyses post-mortem avec bonne humeur.

J'adresse également tous mes remerciements à :

- la Direction Régionale à la Recherche et à la Technologie et le Conseil Régional Champagne-Ardennes pour avoir grandement contribué au soutien logistique et au financement de cette étude pendant trois années.
- la Communauté de Communes de l'Argonne Ardennaise, pour avoir largement contribué à la création et au financement du 2C2A-CERFE et sans qui cette étude n'aurait pu être réalisée.
- Monsieur Charles de Gevigney, directeur du parc de vision de Bel-Val, pour avoir ouvert son parc à la recherche scientifique et pour nous avoir ainsi permis de réaliser cette étude dans ce cadre magnifique et d'en avoir grandement facilité les problèmes liés aux contraintes du terrain.
- tous les piégeurs et autres personnes ayant bien voulu participer à la collecte des cadavres de renards.
- l'Agence Française de Sécurité Sanitaire des Aliments de Nancy pour nous avoir gracieusement prêté leur salle d'autopsie.

A mes parents,

à ma famille

et à mes amis de toujours,

Marika, Cristelle, David et Estelle

SOMMAIRE

INTRODUCTION……...……..1

MATERIEL ET METHODES……11
I. Terrain d'étude……11
A. Description du milieu…… 11
B. Abondance et distribution des ressources alimentaires…… 13
II. Caractéristiques de la population…… 14
A. Estimation de la densité…… 14
B. Estimation des causes de mortalité et du taux de femelles non reproductrices……..……18
1. Collecte et autopsies de cadavres……18
2. Détermination du statut reproducteur des femelles…..……19
III. Captures et marquage des renards……20
A. Techniques de piégeage…… 20
B. Manipulation …… 22
C. Effort de piégeage et succès de capture…… 24
IV. Radio-pistage …… 27
A. Technique …… 27
B. Saisie et traitement des données ……27
C. Estimation du domaine vital saisonnier ……29
D. Suivi des déplacements de deux individus sur 24 h …… 31
E. Estimation du statut reproducteur des femelles à partir du radio-pistage ..…32
V. Analyses spatiales……... 34
A. Estimation des domaines vitaux saisonniers……..34
1. Estimation de la superficie des domaines vitaux……..34
a) Les Minimum Convex Polygons……34
b) La méthode kernel ……35
2. Estimation des core area……35
3. Estimation de la stabilité spatio-temporelle des domaines vitaux saisonniers ……..……35
4. Analyses statistiques……..37
B. Détermination des groupes spatiaux……..38
C. Détermination de la proximité spatio-temporelle entre individus ...……..39
VI. Observations directes ……40
A. Observations spontanées ……40
B. Détermination des interactions ……41
C. Affûts au terrier ……41
VII. Analyses génétiques…… .42
A. Méthode ……..……..42
B. Détermination des degrés de parenté entre individus ……..43

RESULTATS……...45
I. Caractéristiques démographiques ……45
A. Densité ……..……45

B. Pressions d mortalité ……..47
C. Taux de femelles non reproductrices ……..48
D. Dispersion ……50
II. Superficie et stabilité des domaines vitaux saisonniers ……53
A. Caractéristiques de la population marquée ……53
B. Superficie des domaines vitaux saisonniers……..55
C. Stabilité saisonnière des domaines vitaux ……57
D. Conclusion ……60
III. Caractéristiques des groupes spatiaux…….62
A. Recouvrement spatial entre les domaines vitaux ……62
B. Taille et composition des groupes spatiaux ……...64
C. Degrés de parenté entre individus ……..71
D. Evolution spatio-temporelle des groupes spatiaux ……74
1. Evolution des groupes au niveau spatial ……74
2. Evolution des groupes au niveau temporel ……74
E. Recouvrement des *core area*……78
F. Conclusion ……79
IV. Estimation des relations inter-individuelles……80
A. Tolérance spatiale ……80
1. Fréquence de la proximité spatio-temporelle entre individus ……80
2. Fréquence de la proximité spatio-temporelle entre deux femelles au cours de 24h de suivi……..…….82
a) Suivi de Mika et Prunelle ……..82
b) Suivis de Mika et Zora ……83
B. Interactions sociales ……85
C. Coopération pour l'élevage des jeunes…….88

DISCUSSION……..92

BIBLIOGRAPHIE……106

ANNEXES……..113

Document joint : Article accepté pour publication dans Ecoscience……..126

INDEX DES FIGURES

Figure 1: Localisation du terrain d'étude …….. …12

Figure 2: Topographie et couvert forestier du terrain d'étude (carte IGN) ……12

Figure 3: Parcours des 13 transects éclairés pour les comptages de renards aux phares au cours des hivers 2002, 2003 et 2004 ……17

Figure 4: Schéma d'un collet à arrêtoir tendu (d'après Liénard, 2003) …….21

Figure 5 : A gauche : pose de trois pièges Belisle sur un piège-à-traces appâté (photo 2C2A-CERFE). A droite : schéma d'un piège Belisle ou piège à lacet de patte ….....21

Figure 6: Schéma d'un piège-cage à palette ou « chatière ». ……..21

Figure 7 : Renardeau pris dans un piège–cage à blaireau (photo 2C2A-CERFE) …….23

Figure 8: Manipulation d'un renard adulte : estimation de l'âge par l'usure des dents (en haut à gauche), marquage auriculaire (en haut à droite) et pose d'un collier-émetteur (en bas) (photos Caroline Henry, 2C2A-CERFE). ……..23

Figure 9: Nombre de nuits-pièges et nombre de renards capturés par mois entre janvier 2001 et juin 2003 (total de 1593 nuits-pièges pour 40 renards capturés) ……..26

Figure 10 : Localisation des renards par la méthode du radio-pistage à partir d'un véhicule équipé d'une antenne orientable montée sur un mât (photo M.-L. Poulle, 2C2A-CERFE). ……28

Figure 11 : Visualisation d'un renard équipé d'un collier-émetteur et d'une étiquette auriculaire lors de son suivi par radio-pistage (photo 2C2A-CERFE) …….28

Figure 12 : Localisation par radio-pistage d'une renarde supposée allaitante dans un terrier (photo C. Henry, 2C2A-CERFE). ……33

Figure 13 : Pose d'un piège-photo (appareil photo automatique relié à un détecteur infra-rouge de mouvement) (photo 2C2A-CERFE). ……..33

Figure 14: Exemple d'un domaine vital estimé par les méthodes des Minimum Convex Polygons 100% et 95% et par la méthode kernel 95% et 50% (core area) ……36

Figure 15 : Déplacement d'un domaine vital individuel *HR* entre deux saisons successives..36

Figure 16: Exemple d'un recouvrement spatial entre les domaines vitaux de deux renardes, Gwen et Maelle, pendant l'été 2001 et ayant des superficies de domaines très différentes (Gwen : 36 ha ; Maelle : 360 ha). ……39

Figure 17: Probabilité de détection en fonction des classes de distances auxquelles les renards ont été observés au cours des 10 comptages aux phares par an, faits en 2002, 2003 et 2004……46

Figure 18 : Durée de suivi par radio-pistage de 37 individus à partir de leur date de capture, de janvier 2001 à juin 2003. ……..56

Figure 19: Taille moyenne des domaines vitaux saisonniers (kernel 95%) selon le statut reproducteur pour 10 femelles sexuellement mâtures suivies de juin 2001 à juin 2003 …..…59

Figure 20 : Corrélation entre les indices de recouvrement entre deux domaines vitaux saisonniers successifs et les distances entre leurs deux centres arithmétiques, pour 10 renards suivis entre décembre 2001 et juin 2003. ……..61

Figure 21 : Corrélation entre la superficie moyenne des domaines vitaux saisonniers (Kernel 95%) et leur indice moyen de recouvrement entre deux saisons successives, pour 10 renards suivis de décembre 2001 à juin 2003 ……61

Figure 22: Suivi de cinq groupes spatiaux de l'été 2001 au printemps 2003 ……66

Figure 23 : Classification hiérarchique selon les distances génétiques euclidiennes des six fœtus de la femelle Joséphine: mise en évidence de lignées paternelles différentes ……70

Figure 24: Pourcentage de recouvrement spatial par rapport au plus petit domaine en fonction des distances génétiques euclidiennes pour 56 dyades d'individus (corrélation non significative) ……73

Figure 25 : Evolution en fonction des saisons de l'appartenance des 22 renards suivis aux cinq groupes spatiaux identifiés entre l'été 2001 et le printemps 2003 ……75

Figure 26 : Evolution du recouvrement spatial entre les domaines vitaux de deux individus au cours de leurs saisons de suivi, en fonction du sexe et du statut reproducteur des femelles ……..77

Figure 27: Distances entre les femelles Mika et Prunelle au cours des 24h du suivi de leurs déplacements, le 28 août 2002 ……82

Figure 28: Distances entre les deux femelles Mika et Zora au cours des 24h du suivi de leurs déplacements ……84

Figure 29 : Nombre d'observations directes de deux renards adultes ensemble par rapport à toutes les autres observations de renards réalisées par saison entre novembre 2000 et juin 2003. ……86

Figure 30: Nombre d'observations directes de deux renards adultes ensemble par saison, ayant soit des activités indépendantes, soit des activités synchronisées ou étant soit en interaction. ……86

Figure 31: Distribution par type d'activité du nombre d'observations de renards de deux renards adultes ensemble ……..87

Figure 32: Distances de la femelle Juliette par rapport à son site d'élevage des jeunes lors de ses localisations de jour entre 6h et 18h, au printemps 2003……89

Figure 33 : Classification hiérarchique représentant les degrés de parenté Entre trois renardeaux capturés sur le site d'élevage des jeunes de la renarde Juliette, au printemps 2003. ……89

Figure 34 : Distances de la femelle Mika par rapport à son terrier lors de ses localisations de jour entre 6h et 18h, au printemps 2003. ……91

Figure 35: Distances de la femelle Zora par rapport à son terrier lors de ses localisations de jour entre 6h et 18h, au printemps 2003……..91

INDEX DES TABLEAUX

Tableau I: Succès de capture concernant les renards selon le type de piège sur la période de janvier 2001 à juin 2003…….25

Tableau II : Nombre de renards observés par sortie lors des comptages aux phares, total des observations et Indice Kilométrique d'Abondance (IKA) pour les années 2002, 2003 et 2004 ……45

Tableau III : Densité moyenne estimée de renards par km² avec intervalle de confiance à 95% pour les comptages par line transect lors des années 2002, 2003 et 2004. …….47

Tableau IV : Causes et pourcentages de mortalité par classe d'âge pour les 22 renards retrouvés morts lors de leur suivi par radio-pistage. ……49

Tableau V : Pourcentage de mortalité par classes d'âge de 37 individus suivis par radio-pistage…….49

Tableau VI: Détermination de 45 statuts reproducteurs par classe d'âge pour 39 femelles sexuellement mâtures et pourcentage de femelles non reproductrices. ……49

Tableau VII : Pourcentages réels et attendus de dyades mâles et de dyades femelles, fortement apparentées (DE < 4), par classes de distances géographiques. …….52

Tableau VIII : Distances minimales de dispersion de huit individus marqués retrouvés morts ou localisés à plus de 2 km de leur zone de capture. …….52

Tableau IX : Sex-ratio et âge-ratio des 49 renards capturés et marqués……..54

Tableau X : Statut reproducteur de 21 femelles capturées et/ou suivies par radio-pistage …54

Tableau XI : Taille des domaines vitaux par individu et par saison, estimée par Kernel 95%, pour 16 renards suivis de juin 2001 à juin 2003. ……58

Tableau XII : Indices de recouvrement entre deux domaines vitaux saisonniers successifs (I_{Ov}) estimés par Kernel 95% pour 10 renards suivis de décembre 2001 à juin 2003 ……59

Tableau XIII : Moyennes des trois types de recouvrement calculé et nombre de dyades concernées, selon le sexe des individus et le statut reproducteur des femelles. ……63

Tableau XIV : Proportion du nombre de localisations entre deux individus de même groupe distantes de moins de 100m par rapport au nombre total de leurs localisations situées dans la même tranche horaire, et leurs degrés de parenté (DE) correspondant……81

INTRODUCTION

Dans le règne animal, les espèces dont « les individus ont entre eux des relations privilégiées avec un mode d'interactions fondé sur un ensemble de signaux de communication, leur permettant d'exercer des rôles particuliers au sein des groupes », sont des espèces dites « sociales » (Campan & Scapini, 2002). L'éco-éthologie fonctionnelle considère qu'il peut y avoir différents avantages pour ces espèces à vivre en groupe, avantages liés essentiellement à des comportements de coopération, que ce soit pour la défense contre les prédateurs et les compétiteurs, pour la recherche de nourriture ou pour l'élevage des jeunes (Alcock, 1979). En contrepartie, il existe également des désavantages à la vie en groupe, qui peuvent être une plus forte probabilité d'être détecté par les prédateurs, une augmentation de la compétition intra-groupe pour l'accès aux ressources alimentaires et pour la reproduction, une augmentation de la transmission de maladies et de parasites ou une plus forte probabilité d'infanticides (Alcock, 1979).

Les espèces animales présentent une grande diversité de systèmes sociaux, qui peuvent varier dans leur structure et dans leur organisation. La structure sociale, correspondant à la taille, la composition des groupes et la répartition spatio-temporelle des individus, peut ainsi varier d'un mode de vie solitaire à la vie en groupe, ce dernier pouvant être composé de plusieurs femelles avec un seul ou plusieurs mâles (Roeder & Anderson, 1990). L'organisation sociale est définie comme l'ensemble des relations durablement établies entre les individus et résultant de la nature de leurs interactions sociales et de leur distribution au sein du groupe (Roeder & Anderson, 1990). Elle peut varier de la simple grégarité due à une inter-attraction mutuelle entre les individus, à une société hiérarchisée avec une différenciation des rôles entre les individus. Par conséquent, une même structure sociale peut être caractérisée par des organisations sociales différentes et inversement. En dehors des contraintes phylogénétiques liées à l'espèce et du développement ontogénétique des individus, la socio-écologie tente aussi d'expliquer les différences de taille ou de composition des groupes ou d'interactions au sein de ces groupes, en établissant une relation causale avec les différentes pressions écologiques que subissent ces espèces. Ainsi, face à une même contrainte environnementale, des espèces différentes peuvent présenter des structures sociales

comparables et une même espèce peut également avoir une structure sociale variable selon le type de milieu qu'elle occupe ou selon les fluctuations de ce milieu.

Cette variabilité inter et intraspécifique est particulièrement développée chez les Carnivores. Dans cet Ordre, 85 à 90 % des espèces sont solitaires (Creel & Macdonald, 1995). Les seules associations qui existent alors sont temporaires et concernent celles entre mâles et femelles lors de l'accouplement ou entre celles entre les mères et leurs jeunes. Ce mode de vie solitaire est observé chez la plupart des Félidés, Mustélidés et Viverridés. Certaines espèces d'Ursidés ou de Procyonidés sont aussi solitaires mais peuvent former des groupes temporaires autour de fortes concentrations de nourriture (Bekoff *et al*., 1984 ; Creel & Macdonald, 1995). Le couple reproducteur monogame peut aussi former une association durable et il constitue l'unité sociale de base chez les Canidés (Moehlman, 1989). Chez les espèces appartenant à cette famille, le couple reproducteur peut également partager son domaine, sous certaines conditions, avec un ou plusieurs adultes subordonnés, qui sont leurs jeunes de portées précédentes. Cette formation de groupes basés sur la famille est très répandue chez les Canidés et la taille et la composition de ces groupes sont variables (Moehlman, 1989). Selon le sexe prédominant des jeunes philopatriques, les groupes formés peuvent tendre vers la polyandrie (loup *Canis lupus*, lycaon *Lycaon pictus*) ou vers la polygynie (otocyon *Otocyon megalotis*, renard roux *Vulpes vulpes*) (Moehlman, 1989). D'autres espèces de familles différentes peuvent aussi former des groupes sociaux de taille très variable, comme chez les Hyénidés et le lion (*Pantera leo*).

Chez la plupart des carnivores vivant en groupe, on observe une suppression de la reproduction, c'est-à-dire que certains adultes du groupe, sexuellement mâtures, ne se reproduisent pas (Macdonald & Moehlman, 1982 ; Creel & Creel, 1991). Bien que les mécanismes de cette suppression n'aient pas été déterminés avec certitude, il est généralement admis que des facteurs sociaux agiraient sur la reproduction et que les individus dominants inhiberaient la reproduction des subordonnés (Creel & Macdonald, 1995). D'après des observations basées sur quelques espèces de Carnivores, il en a été déduit que la femelle dominante pourrait inhiber la reproduction de femelles plus jeunes par des contacts agressifs fréquents, pouvant soit bloquer l'ovulation (loup en captivité : Packard *et al*., 1985), soit provoquer un avortement ou un abandon des jeunes ou leur mort par infanticide (lycaon, mangouste *Helogale parvula,* dingo *Canis dingo* ; *in* Creel & Macdonald, 1995).

Les principales pressions de sélection invoquées pour expliquer la formation de groupes chez ces carnivores sont la nécessité de coopérer pour la chasse ou pour la défense

du territoire et de l'accès aux ressources contre les prédateurs (Bekoff *et al*., 1984 ; Gittleman, 1989). D'autres avantages liés à la vie de groupe peuvent également apparaître, comme la transmission de comportements acquis ou la coopération pour l'élevage des jeunes (Gittleman, 1989). Cependant, certaines espèces ayant apparemment une structure sociale de type solitaire peuvent présenter de larges recouvrements spatiaux entre leurs domaines vitaux et former ainsi des groupements, sans avoir à coopérer et donc sans aucun avantage fonctionnel directement lié à la socialité. Ce phénomène s'observe chez différents carnivores, comme le blaireau européen (*Meles meles*), la loutre géante (*Pteronura brasiliensis*), le chat haret (*Felis catus*), la hyène brune (*Hyaena brunnea*) ou le renard roux (*in* Macdonald, 1983). Macdonald (1983) a introduit le premier la notion de « groupe spatial », pour décrire ce type d'organisation où les individus partagent un même domaine alors qu'ils se déplacent et chassent seuls. Cet auteur a utilisé le renard roux comme modèle de base pour décrire les premiers groupes spatiaux et développer des hypothèses expliquant leur formation, car il présente l'avantage d'être un des carnivores les plus étudiés dans divers types de milieu. La majorité de ces hypothèses considèrent que les causes de la formation de ces groupes spatiaux chez le renard roux sont liées à la distribution, aux fluctuations ou au renouvellement des ressources, en particulier alimentaires (Resource Dispersion Hypothesis : Macdonald, 1983 ; Constant Territory Size Hypothesis : von Schantz, 1984 ; Prey Renewel Hypothesis, Waser, 1981). Ainsi, les groupes peuvent se former lorsque le milieu est considéré comme favorable, c'est-à-dire que le niveau moyen de ses ressources est suffisant pour permettre le maintien d'individus supplémentaires sur un domaine vital donné. Une fois ces groupes spatiaux formés, les individus peuvent développer des comportements de coopération dans certains cas, notamment pour l'élevage des jeunes. Comme la formation des groupes spatiaux n'est pas liée à une nécessité de coopérer, l'observation de comportements de coopération est alors considérée comme une conséquence de la vie en groupe et non comme une cause. Le système social du renard roux peut donc être considéré comme un palier potentiel dans le processus évolutif vers des sociétés plus complexes (Baker *et al*., 1998).

Ainsi, selon la qualité du milieu, c'est-à-dire l'abondance et la distribution de ses ressources, la structure sociale du renard roux peut varier de manière importante. De façon générale, cette espèce est caractérisée par une grande flexibilité comportementale, qui est l'une des plus fortes parmi les Carnivores. Cette flexibilité se manifeste notamment si l'on considère son aire de répartition mondiale, qui est la plus vaste aire parmi les Carnivores terrestres et l'une des plus vastes parmi les Mammifères terrestres (en dehors des espèces

commensales de l'Homme). En effet, cette espèce est présente sur tout le continent européen et la plupart de ses îles, dans presque toute l'Asie en dehors des péninsules Arabique, Indienne et Indochinoise, dans quasiment toute l'Amérique du Nord, mais aussi au Japon, en Afrique du Nord et dans la vallée du Nil. Il a également été introduit en Australie au 19ème siècle où il a colonisé avec succès la quasi totalité du continent. Le renard est ainsi capable de s'accommoder de milieux extrêmement divers allant des toundras arctiques aux régions chaudes désertiques et allant des plages au milieu montagnard, en passant par tous les types de milieux ruraux (forêts, plaines agricoles, bocages,…). Cette faculté d'accommodation peut être très rapide puisque les renards ont récemment colonisé les milieux urbains, allant des périphéries aux centres villes. Ce phénomène a été essentiellement observé en Angleterre mais également au Canada, en Suisse, en Hollande, en Belgique et en France. De manière générale, les populations de renard subissent de fortes pressions de mortalité, que ce soit par la chasse, le piégeage, le déterrage, le gazage, les empoisonnements, la circulation routière et les épidémies comme la rage ou la gale. Cependant, le renard s'est toujours maintenu en dépit de ces pressions diverses et ses populations ont même tendance à augmenter depuis récemment dans les pays européens où la rage a été éradiquée (Chautan *et al.*, 2000).

Le renard doit son succès adaptatif essentiellement à son régime alimentaire opportuniste. En effet, il est capable de varier son régime d'un milieu à l'autre et d'une saison à l'autre, en fonction du type de ressources disponibles (Artois, 1989). Ces ressources sont essentiellement des lapins et des micro-rongeurs mais peuvent être aussi des oiseaux, des invertébrés, des végétaux et des charognes, pour la plupart.

La flexibilité comportementale du renard roux est également caractérisée par la grande variabilité de son comportement spatial, reproducteur et social. Au niveau spatial, elle se traduit par une taille du domaine vital extrêmement variable d'une population à l'autre et au sein d'une même population. Par exemple, la taille du domaine peut varier de 10 à 250 ha en milieu urbain à Oxford, en Angleterre, alors que dans les plaines agricoles de l'Ontario au Canada, cette superficie peut s'étendre de 500 à 2000 ha (Voigt & Macdonald, 1984). Macdonald (1983) attribue ces différences de taille des domaines d'une population à l'autre à l'abondance et au mode de distribution des ressources alimentaires. Ainsi, les milieux urbains caractérisés par des domaines de petites tailles (inférieure à 100 ou même 50 ha), seraient des milieux où les ressources alimentaires sont plus abondantes que les milieux ruraux caractérisés par des domaines de plus grandes tailles, allant de 200 à 2000 ha. Par conséquent, on observe une corrélation négative entre la taille moyenne du domaine et la densité de la population (Voigt & Macdonald, 1984). En revanche, les fortes variations inter-individuelles

de la taille du domaine vital qui existent dans une même population peuvent être liées à des différences entre mâles et femelles (White *et al*., 1996), entre subadultes et adultes (Dekker *et al*., 2001), entre résidents et nomades (Mulder, 1985; Cavallini, 1996) ou entre reproducteurs et non reproducteurs (von Schantz, 1981). Mais les raisons pour lesquelles de telles différences existent entre les individus d'une même population restent à élucider car les facteurs liés à ces variations spatiales ont été rarement étudiés chez le renard.

La variabilité du comportement du renard s'observe également dans le mode d'appariement entre mâle et femelle mais aussi dans le nombre de femelles reproductrices et dans leur succès reproducteur. Les renards ont un cycle reproducteur annuel. Les individus atteignent leur maturité sexuelle vers 11 mois et ils sont aptes à se reproduire dès leur premier printemps. Les accouplements ont lieu en hiver et la femelle n'est réceptive que sur une courte période allant de 1 à 6 jours. Après une gestation d'environ 54 jours, les naissances ont lieu en mars-avril. La taille des portées est en moyenne de 4 à 5 petits et peut varier de 3 à 8 par mère. L'allaitement dure jusqu'au $2^{ème}$ mois environ des renardeaux et ceux-ci commencent à s'émanciper pendant l'été pour se disperser ensuite en automne. Le système de reproduction classiquement décrit comme monogame peut tendre vers la polygynie quand les mâles cherchent à s'accoupler avec plusieurs femelles (Cavallini, 1996a). Par ailleurs, une importante variabilité du taux de femelles sexuellement mâtures mais non reproductrices et de la taille moyenne des portées est observée en fonction de l'âge des femelles et des conditions du milieu. Le succès reproducteur des jeunes femelles de 1 an est généralement plus faible que celui des femelles adultes plus âgées, et la taille des portées augmente avec l'âge (Harris, 1979 ; Harris & Smith, 1987 ; Zapata *et al*., 1998). Le taux de femelles non reproductrices est beaucoup plus élevé (jusqu'à 60%) dans les milieux ayant une grande disponibilité alimentaire et une forte densité que dans les milieux moins favorables, ayant une densité plus faible, où le taux de femelles non reproductrices généralement observé est de moins de 5% (Macdonald & Voigt, 1984). De même, la taille moyenne des portées semble augmenter avec la difficulté des conditions du milieu. Ainsi, les populations de renards semblent pouvoir s'auto-réguler par l'intermédiaire de ces deux facteurs: la proportion de femelles non reproductrices et la taille des portées.

Au niveau social, la flexibilité du comportement du renard est illustrée par la variété des systèmes sociaux qu'il peut adopter selon les milieux. L'unité sociale de base généralement admise est celle du couple monogame mais elle peut varier de l'individu seul jusqu'au groupe de 10 individus.

Le mode de vie solitaire, en dehors de la période de reproduction, s'observe assez rarement et dans certains milieux ruraux seulement, subissant de très fortes pressions de mortalité, ce qui aurait un effet désorganisateur sur l'organisation sociale (Artois *et al.,* 1990). Il est alors caractérisé, soit par une absence de recouvrement spatial entre les domaines, soit par un très faible recouvrement. Le mode de vie basé sur le couple monogame est généralement observé dans des milieux où les ressources sont considérées comme peu abondantes et où les domaines vitaux sont de grandes dimensions (Voigt & Macdonald, 1984). Ce mode de vie en couple, où le mâle et la femelle se partagent intégralement leur domaine tout au long de l'année, a été observé en Amérique du Nord (Voigt & Macdonald, 1984 ; Pils & Martin, 1978) et au Nord de la Suède (Lindstrom, 1985). Dans ce type de milieu, les conditions hivernales rigoureuses ne permettraient pas d'assurer la survie d'autres individus sur le domaine du couple reproducteur et leurs jeunes se disperseraient, les individus supplémentaires n'étant accueillis qu'exceptionnellement (Storm *et al*., 1976). Les relations du couple sont considérées comme instables, sauf en période de reproduction, où le mâle participe à l'élevage de la portée en la surveillant et en apportant de la nourriture au terrier.

La formation de groupes spatiaux s'observe lorsque plus de deux individus adultes partagent une zone en commun, et que ceux-ci de se nourrissent et de se déplacent de façon solitaire. Le recouvrement entre les domaines d'individus appartenant au même groupe peut être partiel ou total. La présence de groupes spatiaux a été principalement mise en évidence en milieu urbain et suburbain, en Grande-Bretagne essentiellement, à Oxford (Macdonald, 1979 ; Doncaster & Macdonald, 1997) et à Bristol (White & Harris, 1994 ; Baker *et al*., 1998), mais aussi au Canada (Toronto : Adkins & Stott, 1998) et en Suisse (Genève : Fisher, non publié). Les groupes spatiaux ont également été étudiés dans des milieux ruraux divers : sur des dunes côtières de Hollande (Niewold, 1976 ; Mulder, 1985), dans les montagnes suisses (Meia & Weber, 1996), en milieu campagnard en Suède (von Schantz, 1981 ; Lindstrom, 1985), en France (Lorraine : Poulle *et al*., 1994) et au Japon (Cavallini, 1992), mais aussi en milieu désertique en Arabie Saoudite (Macdonald *et al*., 1999). Les groupes spatiaux sont principalement décrits comme étant basés sur le couple reproducteur tolérant la présence de un à quatre adultes supplémentaires en moyenne dans leur domaine, et il est généralement admis qu'ils sont subordonnés au couple dominant. Cependant, seules de rares et brèves rencontres entre les membres du groupe sont observées et la nature des relations est difficilement déterminée. Les adultes supplémentaires sont essentiellement de jeunes femelles mâtures qui ne se reproduisent pas et la présence de plusieurs mâles dans un groupe a été

rarement observée (Cavallini, 1992 ; Macdonald *et al.,* 1999 ; Baker *et al*., 2000). Lorsque une seule femelle par groupe se reproduit, il est observé de manière occasionnelle que certaines des jeunes femelles non reproductrices peuvent venir fréquemment au terrier pour aider à l'élevage des jeunes en les surveillant et en leur apportant occasionnellement de la nourriture, elles sont alors définies comme « helpers » (Macdonald, 1979). Lorsque deux femelles se reproduisent dans un même groupe, il est plus rarement rapporté qu'elles peuvent élever leurs jeunes en une portée commune dans un même terrier et coopérer entre elles pour les élever, les surveiller, les nourrir et les défendre (Meia, 1994).

La taille, la composition des groupes spatiaux de renards et l'intensité des relations observées varient selon le type de milieu étudié et des différences générales s'observent entre les groupes décrits en milieu urbain et ceux décrits en milieu rural.

Dans les milieux urbains, les tailles de groupes relatées sont les plus importantes : elles sont de 4 à 6 individus en moyenne mais peuvent aller jusqu'à 10 adultes (Baker *et al*., 1998). Le nombre de jeunes femelles non reproductrices dans le groupe est élevé et généralement une seule femelle se reproduit, rarement deux. Les individus partagent intégralement un seul et même domaine de groupe, qui est défini comme étant un territoire car il est stable, sans recouvrement avec les domaines des groupes voisins, et les membres de groupes différents ont des interactions rares mais agressives alors que ceux de même groupe ont des interactions plus fréquentes et amicales (White & Harris, 1994). La fréquence et la durée de ces interactions peuvent être importantes et permettraient de maintenir la cohésion sociale du groupe (White & Harris, 1994 ; Baker & Harris, 2000). Cependant, les observations directes permettant de déterminer la nature de ces interactions sont plus rares et celles-ci ont souvent été estimées de manière indirecte. La nature des relations entre individus a été essentiellement décrite à partir d'une étude faite en captivité (Macdonald, 1979), où une hiérarchie sociale a été observée, les mâles dominant les femelles et les individus reproducteurs dominant les non reproducteurs. D'après ces observations, il a, par la suite, généralement été admis que le statut reproducteur dépendrait du statut social de l'individu au sein du groupe. Par conséquent, la suppression de la reproduction des femelles subordonnées est fréquemment attribuée à un phénomène d'inhibition sociale exercée par la femelle dominante, alors que l'influence de mécanismes sociaux sur la reproduction n'a jamais été mise en évidence chez le renard roux. La présence de groupes sociaux stables en milieu urbain serait liée à l'abondance et à la régularité des sources de nourriture, ce qui expliquerait les très fortes densités, allant de 2,5 à plus de 20 renards par km², présentes dans ce type de

milieu (Baker *et al*., 2004). Une forte dispersion est généralement observée en faveur des mâles alors que les jeunes femelles semblent essentiellement philopatriques (Mulder, 1985 ; Harris & Trewhella, 1988 ; Allen & Sargeant, 1993). Les mécanismes et les raisons à l'origine de ce biais dans la dispersion sont peu connus. En conséquence de ce phénomène, les groupes formés sont considérés comme étant des groupes familiaux, constitués d'un couple reproducteur et de femelles apparentées entre elles, issues des portées précédentes (Macdonald, 1983 ; von Schantz, 1981). En conclusion, en milieu urbain, les groupes spatiaux sont généralement considérés comme des groupes sociaux, stables, territoriaux et familiaux.

En revanche, dans les milieux ruraux, les groupes spatiaux sont de taille moins importante qu'en milieu urbain : le couple reproducteur accepte la présence de seulement une ou deux femelles, rarement trois (Mulder, 1985 ; Poulle *et al*., 1994 ; Meia & Weber, 1996). Le taux de femelles non reproductrices est plus faible et les femelles reproductrices sont souvent deux dans un groupe au lieu d'une seule en milieu urbain. Bien que des comportements de « helpers » et de coopération pour l'élevage des jeunes peuvent être occasionnellement rapportés (Meia, 1994), les observations d'interactions sociales en dehors de cette période sont rares. Dans les milieux ruraux ayant des ressources abondantes et régulières, les groupes spatiaux sont généralement décrits de manière comparables à ceux des milieux urbains, comme étant des groupes sociaux stables territoriaux et basés sur la famille (Suède : von Shantz, 1984 ; Hollande : Mulder, 1985 ; Suisse : Meia & Weber, 1996). Cependant, la nature des relations entre individus est particulièrement mal connue dans ces milieux ruraux en raison de la rareté des observations d'interactions et a été généralement déduite de ce qui avait été décrit auparavant en milieu urbain.

En définitive, malgré le grand nombre d'études portant sur le renard roux, les caractéristiques de son organisation socio-spatiale ne sont pas encore bien connues, particulièrement en milieu rural où les études portant sur les groupes spatiaux ont été moins nombreuses, souvent moins approfondies et faites sur un plus court terme qu'en milieu urbain. En effet, les groupes spatiaux étudiés ont été généralement considérés comme étant des groupes sociaux stables, territoriaux et basés sur la famille. Cependant, un certain nombre de données manquent ou sont insuffisantes pour confirmer l'existence de tels groupes, particulièrement en milieu rural :

- Les groupes décrits comme stables, sociaux et territoriaux ont souvent été étudiés dans des conditions environnementales favorables et stables. Cependant, quelques études ont mis en évidence qu'il pouvait exister une forte instabilité de l'organisation socio-

spatiale (Artois *et al*., 1990 ; Doncaster & Macdonald, 1991) et l'importance de facteurs désorganisants comme une forte mortalité n'ont été que peu pris en compte jusqu'à présent dans les hypothèses liées à la formation des groupes.

- De plus, les interactions sociales sont rarement observées en milieu rural, ce qui peut être lié au fait que les renards sont moins visibles qu'en milieu urbain et que la densité de leur population étant beaucoup plus faible, la probabilité de rencontres entre individus l'est également. De ce fait, la nature et l'intensité des relations sociales y sont encore mal connues et la présence d'une organisation sociale hiérarchisée ne peut donc être affirmée. Par conséquent, il n'est pas évident que la suppression de la reproduction de certaines femelles soit liée à une inhibition sociale car ce phénomène nécessite qu'il y ait des interactions fréquentes et agressives de la part d'une femelle dominante sur des subordonnées. De plus, les mécanismes liés à cette suppression n'ont jamais été étudiés chez le renard roux et ils restent encore mal connus chez les carnivores en général (Creel & Macdonald, 1995).
- Enfin, les liens de parenté entre femelles de même groupe ne sont pas réellement connus et sont généralement supposés. Ils peuvent être déduits de la philopatrie des femelles lorsque les jeunes ont été capturés au niveau du terrier, marqués, puis observés à l'âge adulte sur le domaine parental. Cependant, dans la majorité des cas, où les renards ont été capturés à l'âge adulte, leurs liens de parenté ne peuvent être déterminés. Des analyses génétiques n'ont jamais été menées chez le renard roux afin de vérifier si des individus non apparentés pouvaient également faire partie du groupe spatial. Par conséquent, la présence de groupes familiaux ou non n'a jamais été mise en évidence.

Ainsi, de manière générale, la présence de groupes familiaux n'a jamais été mise en évidence, et dans certains cas, la présence de groupe social stable et territorial ne peut être affirmée avec certitude. C'est pourquoi, nous avons cherché à confirmer ou infirmer l'existence de tels groupes spatiaux en milieu rural. Afin de compléter les travaux antérieurs, nous avons conduit une étude à long terme sur l'organisation socio-spatiale d'une population de renards roux en milieu rural, en associant des données provenant à la fois de caractéristiques démographiques, d'analyses génétiques, de l'analyse du comportement spatial et de la nature des relations inter-individuelles.

Notre objectif était de tester, en milieu rural, l'hypothèse selon laquelle un groupe spatial de renards est composé d'un couple reproducteur monogame dominant et de jeunes femelles non reproductrices apparentées et subordonnées, entre lesquels s'établissent des relations sociales hiérarchiques pouvant induire une inhibition de la reproduction.

Afin d'étudier si l'organisation socio-spatiale dépendait de facteurs démographiques, nous avons tout d'abord estimé les principales caractéristiques de la population. Pour cela, nous avons récolté des données sur la densité de renards, sur les causes et les pressions de mortalité, sur le statut reproducteur des femelles afin d'en connaître la proportion de non reproductrices et enfin sur la dispersion afin d'estimer l'importance de la philopatrie des femelles.

Dans le cadre de l'étude de l'organisation socio-spatiale de notre population, nous avons principalement concentré nos efforts sur la récolte de données relatives à l'organisation spatiale. Pour cela nous nous sommes intéressés d'une part à la superficie et à la stabilité des domaines vitaux saisonniers ainsi qu'à l'analyse des facteurs pouvant les influencer, puis d'autre part, au recouvrement entre ces domaines, afin de déterminer la présence de groupes spatiaux dans notre milieu, leur taille, leur composition et leur stabilité spatio-temporelle. Nous avons également mis en corrélation nos données spatiales avec des analyses génétiques des degrés de parenté afin de déterminer si les groupes suivis étaient apparentés ou non et si une importante dispersion était observée.

Enfin, pour avoir une estimation de la nature des relations entre les individus de même groupe, nous nous sommes efforcés de collecter des données sur l'observation d'interactions sociales et sur une coopération éventuelle lors de l'élevage des jeunes. Cependant, connaissant les difficultés de faire des observations directes de renards en milieu rural, nous avons également pris en compte la proximité spatio-temporelle entre les individus afin d'avoir une estimation de l'intensité de leurs relations par le biais de la tolérance spatiale dont ils font preuve.

MATERIEL ET METHODES

I. Terrain d'étude

A. Description du milieu

Le secteur d'étude est situé au Nord-Est de la France, près de la frontière belge, dans le département des Ardennes, entre Charleville-Mézières et Verdun (Figure 1).

Le climat y est semi-continental avec des hivers froids et longs et une forte amplitude thermique diurne en été. En moyenne, sur l'ensemble du département, Météo France enregistre environ 64 jours de gel et 39 jours où la température est supérieure à 25°C. Les précipitations sont à peu près régulières toute l'année.

Le terrain d'étude est situé sur un secteur d'environ 30 km², correspondant à la zone de suivi des renards marqués (Figure 2). Il s'agit d'un milieu rural, situé sur le massif de l'Argonne ardennaise. Cet ancien massif, au sous-sol argileux constitué de gaize, est formé par un plateau peu élevé de collines boisées arrosé par l'Aire et la Meuse. La végétation est composée à 53% de forêts (hêtres, chênes et sapins), morcelée par des champs cultivés (maïs, céréales) et des pâtures à bovins. La population humaine est de faible densité (environ 10 habitants par km²) et est répartie en très petits villages de moins de 100 habitants pour la plupart et en fermes isolées.

Le terrain d'étude est centré sur le Parc de vision de Bel-Val, terrain privé clos de 600 hectares (Figure 2). Le parc est entouré d'une clôture grillagée infranchissable pour les cinq espèces d'ongulés sauvages qui y ont été relâchés : des cerfs (*Cervus elaphus*), des chevreuils (*Capreolus capreolus*), des daims (*Dama dama*), des sangliers (*Sus scrofa*) et des mouflons (*Ovis musimon*) y sont présents en forte densité. Différentes espèces de petits carnivores sont également présentes et sont libres de franchir les clôture du parc, comme des renards roux, des chats forestiers (*Felis sylvestris*) et des mustélidés : blaireaux (*Meles meles*), putois (*Mustela putorius*), martres (*Martes martes*) et fouines (*Martes fouina*). La végétation du parc est composée d'environ 80% de forêt (hêtres et chênes essentiellement mais aussi

Figure 1: Localisation du terrain d'étude

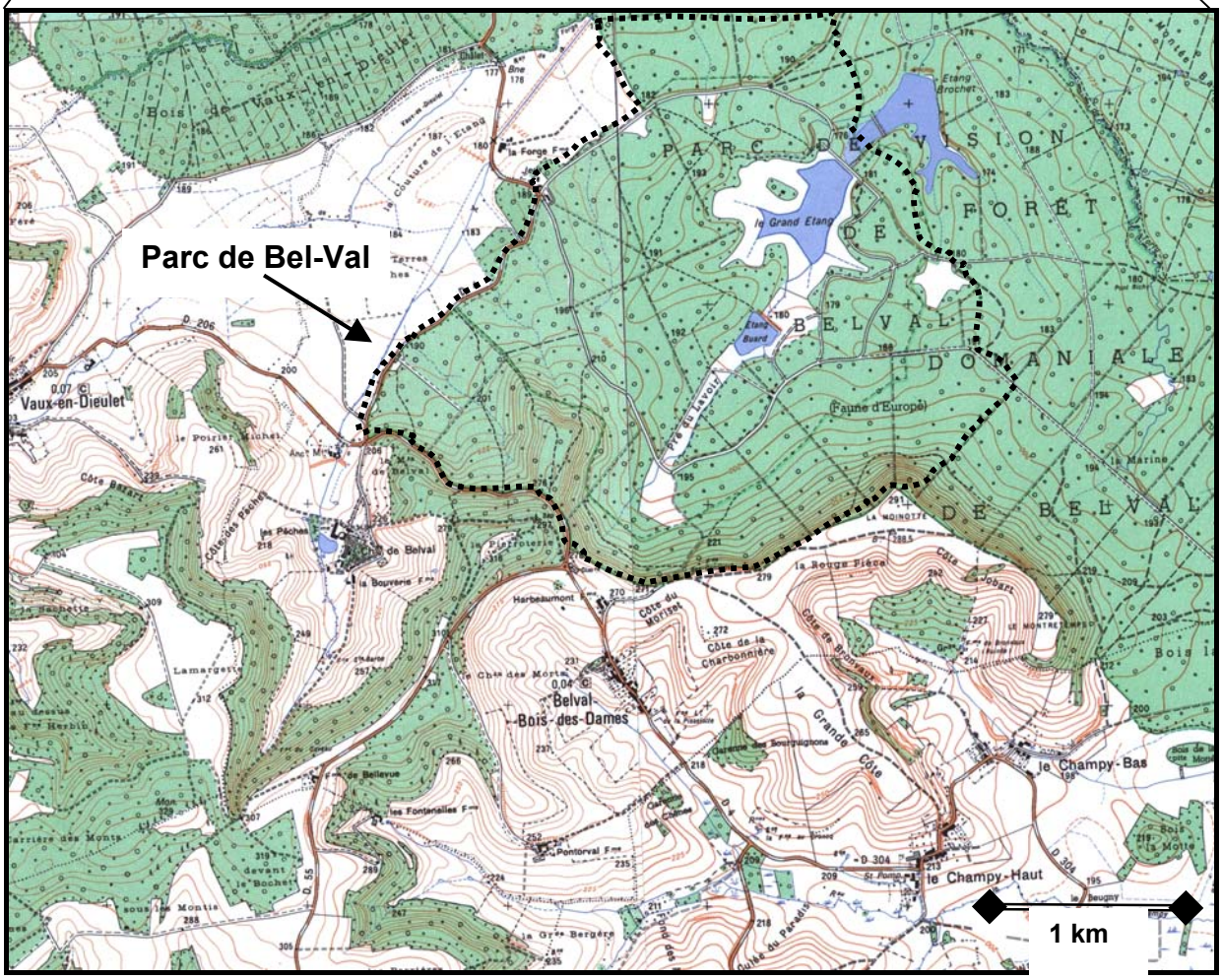


Figure 2: Topographie et couvert forestier du terrain d'étude (carte IGN)

bouleaux, charmes et trembles). Trois parcelles de régénération forestière sont closes et inaccessibles aux ongulés. Leur végétation est extrêmement dense et broussailleuse, composée essentiellement de buissons, arbustes et de ronciers. Des prairies généralement très humides couvrent 15% du parc et servent de pâtures aux ongulés. Trois étangs couvrent les 5% restants. Une route goudronnée circulaire et de nombreux chemins facilitent l'accès aux différents secteurs du parc. La présence humaine y est quotidienne mais limitée à quelques personnes et les déplacements se font à pied ou en voiture circulant à faible allure, ce qui n'occasionne aucun risque et peu de dérangement pour les animaux. Les activités humaines à l'intérieur du parc comprennent l'entretien forestier, l'approvisionnement des sites d'agrainage et des mangeoires pour les ongulés, la régulation de leur population par la chasse, mais aussi les activités de recherche du Centre de Recherche et de Formation en Eco-éthologie (2C2A-CERFE) et l'accueil du public pour du tourisme scientifique.

B. Abondance et distribution des ressources alimentaires

La disponibilité des ressources alimentaires a été estimée essentiellement grâce au piégeage de micro-rongeurs, car ceux-ci constituent la part la plus importante du régime alimentaire du renard en milieu rural équivalent à notre terrain d'étude (Artois & Stahl, 1989 ; Poulle, 1991). Nous avons voulu estimer quelles étaient la densité et la répartition des différentes espèces de rongeurs selon les différents types de milieu présents dans le parc. Pour cela, quatre sessions de piégeage ont été effectuées sur deux ans, à l'automne 2000 et 2001 (fin octobre) et au printemps 2001 et 2002 (fin mars), saisons correspondant respectivement aux maxima et aux minima des pics de population de rongeurs. A chaque session de piégeage, 15 à 16 lignes de 100m constituées de 34 pièges de type « INRA » étaient réparties équitablement entre les différents types de milieux identifiés et relevées durant trois jours consécutifs sur deux semaines (méthodes de piégeage et plan d'échantillonnage *in* Liénard, 2003).

Sur les 475 rongeurs capturés au total, 62% étaient des mulots (*Apodemus* sp.), 25% des campagnols roussâtres (*Clethrionomys glareolus)* 7% des campagnols agrestes (*Microtus agrestis*) et 3% des rats des moissons (*Micromys minutus*). La densité de rongeurs ne semble pas avoir fluctuée de manière importante entre les différentes saisons et les deux années de

captures (Annexe 1). La plus grande densité et la plus grande diversité de rongeurs ont été trouvées dans le milieu broussailleux qui correspond essentiellement aux parcelles de régénération forestière et qui ne représente que 4 % de la superficie du parc (Annexe 2). En revanche, les milieux ouverts ont la plus faible densité de rongeurs avec seulement deux espèces présentes.

Par ailleurs, des mangeoires pour les cervidés, alimentées par des granules (complément alimentaire à base de végétaux) ainsi que des sites d'agrainage, où du maïs est éparpillé pour les sangliers, sont disposés à de nombreux endroits dans tout le parc, et sont approvisionnés de manière régulière tout au long de l'année. En plusieurs occasions, des renards ont été observés en train de s'alimenter dans des mangeoires et à des sites d'agrainage. Il peut donc s'agir pour eux d'une source de nourriture fiable et facile d'accès. De plus, des carcasses de gibiers tués dans le parc lors de tirs de chasse sont occasionnellement laissées sur place dans le parc et peuvent fournir un apport supplémentaire de nourriture considérable pour les renards.

Ainsi, l'abondance des ressources alimentaires principales potentiellement utilisées par les renards semble régulière entre les saisons et les années. En revanche, leur distribution semble répartie de manière plutôt hétérogène.

II. Caractéristiques de la population

A. Estimation de la densité

Les comptages de nuit aux phares le long d'un transect sont une des meilleures méthodes connues pour estimer l'abondance d'une population chez les espèces nocturnes. Cette méthode d'échantillonnage est particulièrement bien adaptée au renard, qui est facilement observable de nuit en raison de ses pupilles réfléchissant fortement la lumière. Ces comptages ont été réalisés en voiture roulant à faible allure (10 à 20 km/h) à l'aide de deux projecteurs orientables éclairant chaque côté du transect. Ils étaient effectués en hiver, aux mois de janvier et de février, c'est-à-dire après la période de dispersion et avant la période de

mise-bas, lorsque la population de renards adultes est la plus stable. Toutes les sorties ont été effectuées entre 20h30 et 00h00.

Au cours de l'hiver 2001, une première série de comptages a été réalisée en parcourant les 6 km de route circulaire qui font le tour du parc de Bel-Val afin de calculer un Indice Kilométrique d'Abondance (IKA) des renards (nombre d'animaux observés sur la longueur totale du parcours éclairé). Douze comptages à l'intérieur du parc ont été ainsi réalisés. Cependant, le parc étant boisé à 80%, la visibilité était trop restreinte sur la majorité du parcours pour permettre une estimation correcte de l'abondance de renards.

Ainsi, pour les années suivantes, 2002, 2003 et 2004, nous avons établi un parcours de comptages aux phares strictement en milieu ouvert, élargi aux alentours du parc de Bel-Val, suivant une autre méthode d'estimation de l'abondance qui est le « Distance sampling » par « line transect ». A la différence de l'IKA qui donne un taux de rencontres et n'est qu'un indice relatif de l'abondance, cette méthode permet d'obtenir une densité, c'est-à-dire un nombre moyen de renards par unité de surface, ce qui permet alors les comparaisons entre les terrains d'étude. Le principe du Distance sampling repose sur le constat que la probabilité de voir un animal décroît lorsque la distance entre l'animal et l'observateur augmente. L'estimation de cette distance permet de calculer la surface effectivement échantillonnée. Un modèle statistique est ajusté à la distribution en fréquence (observée) des distances d'observation. Ce modèle prédit la probabilité de détecter un animal présent à la distance x du transect et correspond à une fonction de détection. Il permet de calculer la largeur effective de la zone prospectée. Cette largeur effective multipliée par la longueur du transect parcouru permet de calculer la surface effectivement échantillonnée et la densité D de la population avec intervalle de confiance à 95%.

$$D = n / 2L\mu$$

n = nombre d'animaux vus ; L = longueur du transect ; μ = largeur effective

Dans le cas du dénombrement en lignes ou « line transect », la distance entre l'animal observé et l'observateur est relevée à la perpendiculaire du transect. Plusieurs conditions d'application de cette méthode doivent être respectées pour éviter tout biais d'estimation de la densité :

- tout animal présent à la distance 0 donc présent sur le transect doit être détecté avec certitude. Pour cela, le conducteur du véhicule était dévolu à l'observation de tout animal présent sur la route et visible jusqu'à la limite des phares.

- les animaux doivent être localisés à leur position initiale, donc avant tout mouvement de fuite. Pour cela, les observateurs munis de phares éclairaient chaque côté de la route en effectuant un balayage systématique de manière à éclairer le plus loin possible en avant du véhicule pour repérer le renard le plus tôt possible.
- les distances doivent être mesurées précisément. Pour cela, un télémètre était utilisé et permettait de mesurer la distance au mètre près à laquelle se situait le renard perpendiculairement à la route.
- les détections doivent être indépendantes, c'est-à-dire que la détection d'un animal n'entraîne pas la détection d'un autre. Ce point pose problème pour les animaux grégaires formant des groupes, ce qui n'est pas le cas du renard.

Il est également important que les sorties soient effectuées dans des conditions météorologiques permettant une bonne visibilité, jusqu'à au moins 500m, distance limite de la portée des phares. Aussi, les sorties par temps de brouillard, de pluie abondante ou de neige ont été évitées. Un minimum de 60 observations doit également être obtenu pour pouvoir appliquer le modèle statistique et il est recommandé de disposer d'au moins une dizaine de transects qui soient le plus rectilignes possibles.

Nous avons défini un parcours de 13 transects de 1 km dans un secteur d'environ 50 km² autour du parc (Figure 3). Ce secteur correspond au plus près à la zone de présence des renards marqués afin d'augmenter la probabilité de les observer, c'est pourquoi deux transects ont été disposés dans le parc dans sa partie la plus ouverte correspondant aux prairies. Les transects ont été choisis de manière à être situé en milieu ouvert ayant la plus grande visibilité possible, compte tenu du terrain vallonné, et sur des portions de route qui soient les plus rectilignes possibles. Pour des raisons de sécurité liées à la faible vitesse de circulation et à la gêne procurée par les phares, nous avons sélectionné les routes les moins fréquentées. Lorsque seul un côté de la route avait une bonne visibilité et pouvaient être éclairé, le transect était compté comme une distance de 0,5 km au lieu de 1 km. Les 13 transects étaient parcouru de manière linéaire sans interruption afin d'éviter la probabilité de recompter deux fois le même renard a deux endroits différents. Ce parcours a été répété à 10 reprises au cours de 10 sorties nocturnes réparties entre janvier et février des années 2002, 2003 et 2004, soit un parcours total de 130 km. Ces 10 sorties étaient faites le plus consécutivement possible compte tenu des conditions météorologiques et de la disponibilité de l'équipe participant au comptage.

Les calculs de densité ont été effectués par le logiciel Distance 3.5. Différents modèles de fonction de détection sont calculés selon les classes de distances définies. Le modèle correspondant le mieux au graphique représentant la probabilité de détection en fonction des classes de distances, est retenu et permet d'obtenir les paramètres suivants : densité par km², coefficient de variation de la densité, densités minimale et maximale calculées selon un intervalle de confiance à 95%, taux de rencontre et probabilité de détection.

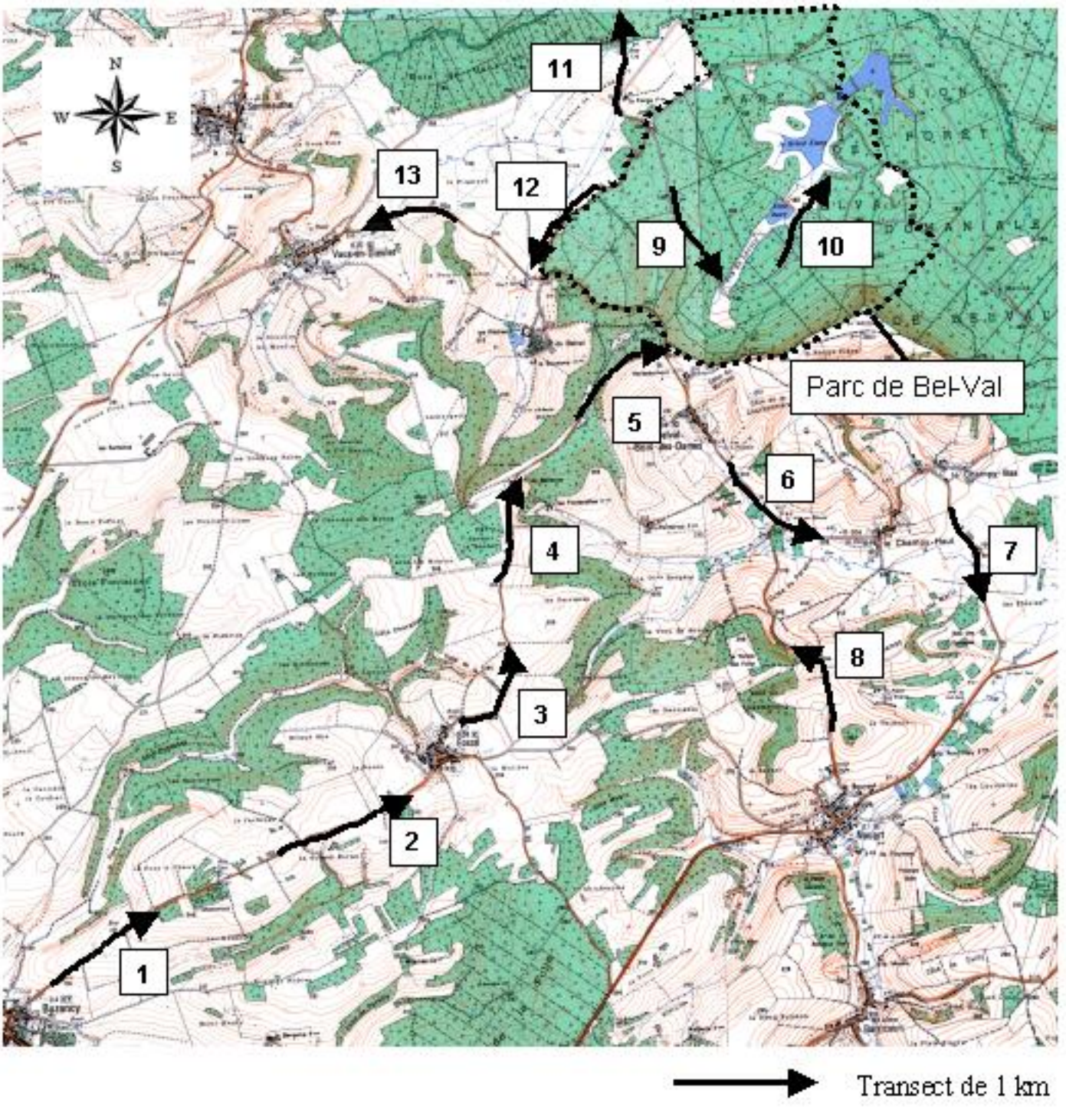


Figure 3: Parcours des 13 transects éclairés pour les comptages de renards aux phares au cours des hivers 2002, 2003 et 2004.

B. Estimation des causes de mortalité et du taux de femelles non reproductrices

1. Collecte et autopsies de cadavres

Afin d'avoir une meilleure estimation des causes et des pressions de mortalité ainsi que de la proportion de femelles non reproductrices de la population, nous avons mis en place une collecte de cadavres de renards destinés à être autopsiés. Tous les renards trouvés morts dans le secteur d'étude par l'équipe du 2C2A-CERFE étaient systématiquement signalés et ramassés lorsque ceux-ci étaient en bon état de conservation. De plus, afin d'avoir un nombre suffisant de femelles adultes pour estimer la proportion de non reproductrices, une collecte de cadavres orientées uniquement vers les femelles a été organisée auprès des piégeurs et chasseurs du secteur, en collaboration avec la fédération départementale de chasse des Ardennes et l'association des piégeurs ardennais. Un réseau de 25 correspondants a ainsi été mis en place sur un secteur élargi à une circonférence d'environ 30 km aux alentours du parc et faisant 900 km². Tous les cadavres collectés étaient conservés à -20°C au congélateur. Le lieu de collecte, le sexe, l'âge estimé et la cause de la mort quand elle était connue étaient notés pour chaque cadavre.

Un total de 75 renards ont été trouvés morts entre janvier 2001 et octobre 2003 sur le secteur de collecte, dont 67 ont pu être conservés et autopsiés.

Les autopsies ont toutes été réalisées dans une salle prêtée par l'Agence Française de Sécurité Sanitaire des Aliments de Nancy, prévue à cet effet. Ces autopsies ont été supervisées par le docteur vétérinaire Marie-Eve Terrier.

Les renards étaient sexés et pesés. La présence de blessures et de parasites externes éventuels ainsi que l'état de fraîcheur du cadavre ont été notés La classe d'âge était déterminée d'après l'usure des dents : la présence de canines jaunes et usées, de dents cassées ou manquantes et de fleur de lys qui est visible sur les incisives jusqu'à environ 1 an, étaient notées. Les naissances étant considérées au 1er avril et les individus étant considérés comme des adultes sexuellement mâtures à partir de l'âge de 11 mois (Artois, 1989). Six classes d'âge ont pu être déterminées : les juvéniles (de 0 à 5 mois), les subadultes (de 6 à 10 mois), les jeunes adultes (de 11 à 23 mois) qui étaient classés dans la catégorie « 1 an », les adultes de 2 à 5 ans et les vieux adultes de plus de 5 ans. Une canine était ensuite extraite de la mâchoire inférieure et conservée au congélateur pour être destinée à une analyse ultérieure plus précise

de l'estimation de l'âge. Ces analyses dentaires ont été réalisées par le laboratoire Matson d'après la technique comptabilisant le nombre d'anneaux de céments de l'émail dentaire.

Différents prélèvements étaient effectués pour des analyses génétiques : des poils conservés au sec dans une enveloppe, puis un bout d'oreille, d'organes ou de muscles conservés dans de l'alcool à 70° ou congelés.

Une estimation de la condition physique de l'animale était effectuée en notant la présence de gras dorsal sous-cutané et autour des intestins.

Lorsque les causes du décès n'étaient pas connues, une autopsie plus détaillée était réalisée pour déceler les indices internes susceptibles d'avoir entraîner la mort, comme par exemple, les signes de maladie, présence d'une hémorragie interne, présence d'une infection ayant provoquée une septicémie, ou présence d'hématomes sous-cutané.

Les causes de mortalité ont ainsi été regroupées en cinq catégories : piégeage, chasse, collisions avec une voiture, maladies ou infections, blessures ou traumatismes, ou encore cause inconnue.

2. Détermination du statut reproducteur des femelles

Sur les 67 renards autopsiés, 19 étaient des mâles et 48 des femelles.

Seules 39 femelles considérées comme sexuellement mâtures, c'est-à-dire âgées d'au moins 11 mois, ont été prises en compte pour cet échantillonnage. Les femelles étaient donc considérées comme aptes à se reproduire dès leur 1er printemps (Artois, 1989). Le statut reproducteur de l'année en cours n'a pu être établi que pour les femelles tuées entre mars (fin de la période d'ovulation) et décembre (début de la nouvelle période de rut) lorsque les cicatrices placentaires étaient encore visibles. L'état des mamelles était examiné pour savoir si la femelles était allaitante ou avait allaité dans l'année (la dépilation autour des tétines provoquée par l'allaitement reste visible jusqu'au début de l'automne environ). La présence et le nombre de fœtus ou de cicatrices placentaires sur le tractus génital et/ou le nombre de corps jaunes sur les ovaires, indiquant une ovulation, étaient notés.

Les femelles gestantes, allaitantes ou ayant des cicatrices placentaires bien marquées étaient définies comme reproductrices pour l'année en cours. Les femelles n'ayant pas réussi à produire une portée de renardeaux pour différentes raisons (pas d'ovulation, pas d'implantation des œufs ou avortement) étaient considérées comme non-reproductrices pour

l'année en cours. Lorqu'aucun corps jaune n'était visible après la période d'ovulation c'est-à-dire après le 1er mars, la femelle était considérée comme n'ayant pas ovulé. Lorsque des corps jaunes étaient comptabilisés mais que la femelle n'était pas gestante pendant la période de gestation définie du 1er mars au 30 avril, alors la reproduction était considérée comme ayant échouée car l'implantation des œufs ne s'était pas faite. De même, si la femelle présentait des corps jaunes, sans avoir de fœtus mais ayant des cicatrices placentaires fraîches sans être allaitante, pendant la période de mise-bas et d'allaitement définie du 1er mars au 31 mai, alors la femelle était considérée comme ayant avortée.

La taille des portées a été estimée en comptabilisant le nombre de fœtus ou le nombre de cicatrices placentaires par femelle.

III. Capture et marquage des renards

A. Techniques de piégeage

Les pièges utilisés pour la capture des renards adultes étaient des collets à arrêtoir (Figure 4) et des pièges à lacets de pattes dits « pièges Belisle » (Figure 5). Tous les pièges ont été posés à l'intérieur du parc de Bel-Val. Pour limiter toutes traces d'odeur humaine, ceux-ci étaient préalablement bouillis pendant au moins 1 heure et posés à l'aide de gants en caoutchouc frottés juste avant dans la terre. Tous les pièges étaient tendus le matin et systématiquement relevés le soir avant minuit et le matin à l'aube.

Les collets étaient placés dans des coulées préalablement repérées, marquées par le passage régulier d'animaux et susceptibles d'êtres utilisées par du renard. Les collets étaient posés à hauteur de tête de renard à environ 18 cm du sol (Figure 4). Le plus souvent, ils étaient placés en bordure de clôture où le passage d'animaux franchissant l'enclos était le plus visible. Les collets étaient alors posés à une distance de sécurité de 1 m (longueur totale du collet étiré) du grillage ainsi que de tout autre obstacle dangereux (branches, arbustes) pouvant entraîner l'étranglement.

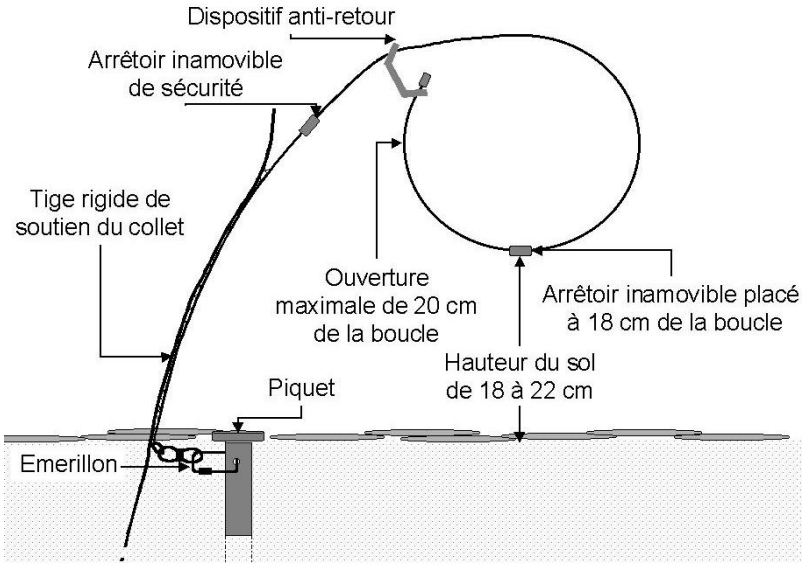


Figure 4: Schéma d'un collet à arrêtoir tendu (d'après Liénard, 2003)

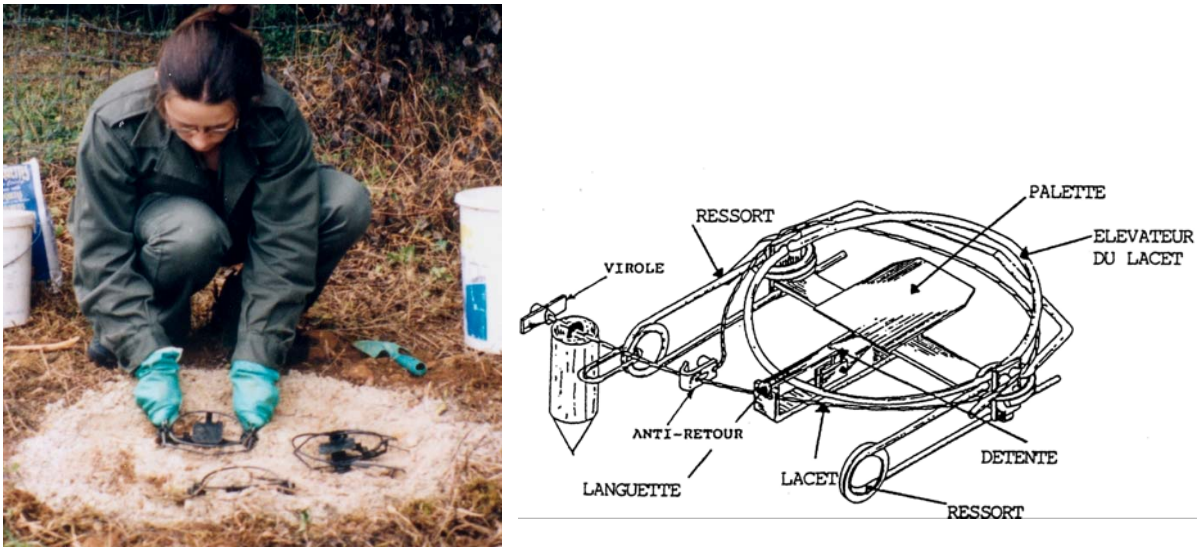


Figure 5 : A gauche : pose de trois pièges Belisle sur un piège-à-traces appâté (photo 2C2A-CERFE). A droite : schéma d'un piège Belisle ou piège à lacet de patte.

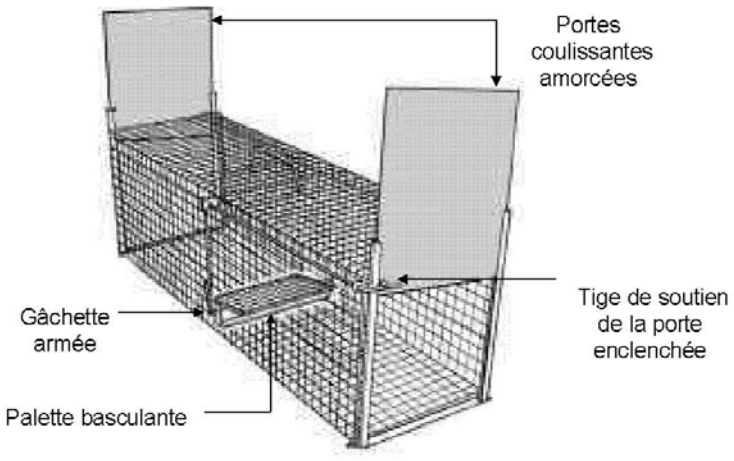


Figure 6: Schéma d'un piège-cage à palette ou « chatière ».

Pour la pose des pièges à lacets de pattes dits pièges « Belisle », des pièges-à-traces étaient d'abord mis en place (Figure 5). Il s'agit de placette circulaire d'environ 1 m de circonférence réalisée à base de sable fin - et additionnellement de sel en hiver limitant le gel – qui étaient appâtées en leur centre par de la nourriture à base de viande (abats, boulettes ou croquettes pour chat, généralement très attractif pour les renards) durant plusieurs jours. La réalisation préalable de ces pièges-à-traces permettait de contrôler quelles espèces fréquentaient les lieux et d'habituer les renards à venir régulièrement afin d'augmenter le succès de capture. Une fois la fréquentation du lieu assurée par du renard, trois à quatre pièges Belisle par piège-à-traces étaient alors tendus en cercle autour de l'appât et recouverts d'une fine pellicule de sable les rendant invisibles.

Pour la capture de renardeaux, des pièges-cages à palette, ou « chatières », appâtés à l'aide de poussins morts, étaient posés près de la sortie du terrier entre le 1er et le 2ème mois des renardeaux (Figures 6 ; Figure 7).

B. Manipulation

Les renards pris au piège étaient tout d'abord maintenus à l'aide d'un lasso-perche passé autour de leur cou avant d'être immobilisés au sol où ils étaient manipulés sans anesthésie, de façon la plus calme et silencieuse possible afin de limiter le stress de l'animal. Le museau et les pattes étaient attachés par du ruban adhésif élastique, puis un bandeau était passé autour de leurs yeux, également pour limiter le stress.

L'animal était sexé. S'il s'agissait d'une femelle sexuellement mâture en période de reproduction, tous les signes pouvant indiquer son statut reproducteur étaient notés : vulve dilatée indiquant les chaleurs en période de rût (de janvier à février), femelle en fin de gestation (de mars à avril) et mamelles gonflées ou dépilées indiquant une femelle allaitante ou ayant allaité dans l'année.

L'animal était pesé et mesuré. Les mesures suivantes étaient prises: longueur de la tête et du corps (du bout du museau à la première vertèbre caudale), longueur de la queue (de la première à la dernière vertèbre caudale), hauteur au garrot. La longueur du pied postérieur était mesurée uniquement pour les renardeaux de moins de 2 mois afin d'avoir une estimation plus précise de leur âge, en se basant sur la courbe de croissance du pied postérieur en fonction de l'âge établit par Sargeant *et al*. (1981) (*in* Artois, 1989).

Figure 7 : Renardeau pris dans un piège–cage à blaireau (photo 2C2A-CERFE)

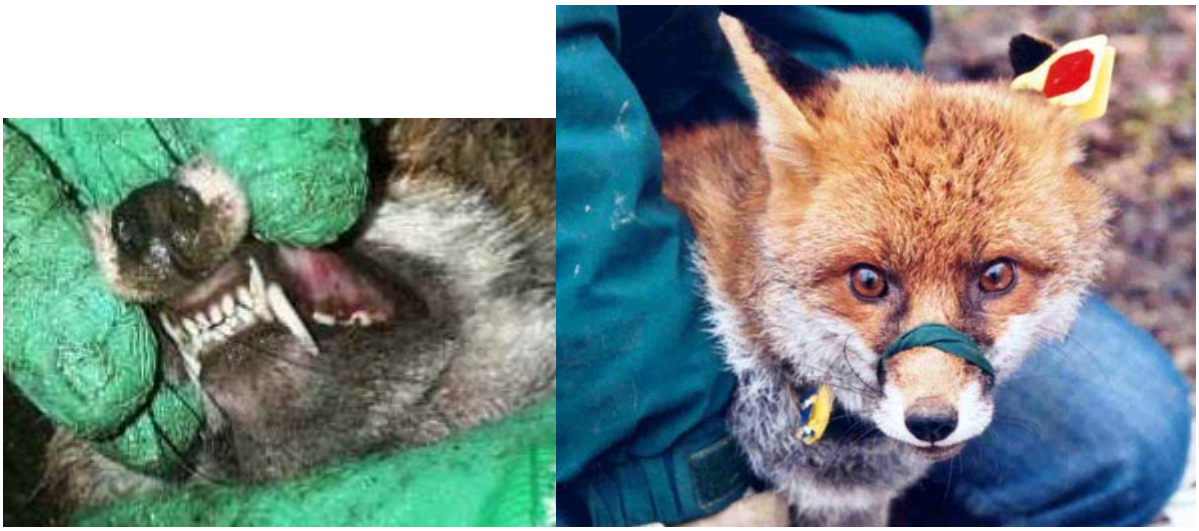


Figure 8: Manipulation d'un renard adulte : estimation de l'âge par l'usure des dents (en haut à gauche), marquage auriculaire (en haut à droite) et pose d'un collier-émetteur (en bas) (photos Caroline Henry, 2C2A-CERFE).

La présence ou l'absence de signes distinctifs corporels pouvant aider à la reconnaissance visuelle de l'animal étaient notés : couleur du pelage, couleur du plastron, présence/absence de toupet au bout de la queue ou de larmiers sur le museau. La présence de parasites et/ou de blessures et la présence/absence de gras sous cutané étaient également notés afin d'avoir une idée de la condition physique générale de l'individu.

La dentition était examinée afin d'estimer l'âge par l'usure des dents (Figure 8). L'appartenance à l'une des six classes d'âge suivantes en était déduite: juvénile (de 0 à 5 mois), subadulte (de 6 à 10 mois), jeunes adulte de 1 an (de 11 à 23 mois), adulte de 2 à 5 ans et vieil adulte de plus de 5 ans.

Chaque renard était marqué individuellement par une étiquette auriculaire en plastique posée à l'oreille droite pour les femelles et à l'oreille gauche pour les mâles (Figure 8). Les individus ayant atteint leur taille et leur poids adulte (à partir de 7 mois) étaient également équipés d'un collier-émetteur (Televilt 151-153 MHz, poids de 120 g environ) (Figure 8). Le collier était ajusté au cou de l'animal de manière relativement serrée de façon à ne laisser passer que un à deux doigts afin d'éviter la perte du collier ou que l'animal n'y glisse une patte. L'étiquette auriculaire et le collier étaient recouverts de papier de couleur réfléchissant, visible de nuit dans la lumière des phares, suivant un code couleur spécifique à chaque individu.

Différents types de prélèvements étaient effectués pour des analyses génétiques. Des poils étaient prélevés et conservés au sec dans une enveloppe. Une biopsie auriculaire était réalisée, c'est-à-dire qu'un petit morceau de tissus était prélevé par une petite entaille faite au sommet de l'oreille et conservé dans de l'alcool à 70° non modifié (10 volume d'alcool pour 1 volume de tissu). Une prise de sang était aussi effectuée et le sang (1 ou 2 ml suffisent) était conservé dans des tubes à EDTA qui est un anti-coagulant.

C. Effort de piégeage et succès de capture

Le piégeage des renards s'est effectué entre janvier 2001 et juin 2003 au cours de sessions de 2 à 10 jours réalisées tout au long de l'année de manière régulière.

Entre janvier 2001 et juin 2003, un effort de piégeage de 89 nuits a été réalisé, soit un total de 1593 nuits-pièges, dont 1512 par collet, 57 par piège Belisle et 24 par cage-piège. Un total de 54 captures ont été faites, soit un succès de capture de 3,4 pour 100 nuits-pièges. Ces captures comprennent 40 renards, six blaireaux, une fouine, un sanglier et six captures

échappées par collet coupé ou arraché. Parmi les 40 captures de renards, trois étaient morts (par collet) et trois concernaient des recaptures de renards déjà marqués, les 34 autres ont pu être marqués. Le succès de capture concernant uniquement les renards a différé selon le type de piège (Tableau 1). Ce sont les pièges Belisle qui se sont révélés être les plus efficaces et les plus rentables, surtout pour les captures de jeunes renards. L'emploi des collets a cependant été le plus fréquent car ce type de piège permet de capturer des adultes. L'effort de piégeage a du être maintenu de manière régulière sur toute la période d'étude afin de pouvoir toujours suivre un nombre suffisant de renards. Cependant le succès de capture ne semble pas être lié à l'effort de piégeage et a été très variable d'une session à l'autre (Figure 9).

Neuf captures supplémentaires de renards ont été réalisées fortuitement : sept dans des chatières lors de sessions de piégeage destinées à l'étude de mustélidés (martre, putois, blaireaux) et une capture a été faite dans une cage-piège à sanglier et une autre dans une cage-piège à renard.

Six renards avaient déjà été capturés lors d'une étude précédente à celle-ci, entre décembre 1999 et janvier 2000, et ont été intégrés dans cette étude.

Un total de 49 renards marqués (14 mâles et 35 femelles) ont donc été considérés pour cette étude, dont 43 capturés entre janvier 2001 et juin 2003. Sur les 49 renards marqués, 37 renards de plus de 7 mois ayant atteint leur taille adulte ont pu être équipés de colliers-émetteurs (11 mâles et 26 femelles).

Tableau 1: Succès de capture concernant les renards selon le type de piège sur la période de janvier 2001 à juin 2003

	Collet	Piège Belisle	Cage-piège à renardeaux
Nombre de nuits-pièges	1512	57	24
Nombre de captures de renards	25	11	4
Succès de capture pour 100 nuits-pièges	**1,6**	**19,3**	**16,7**

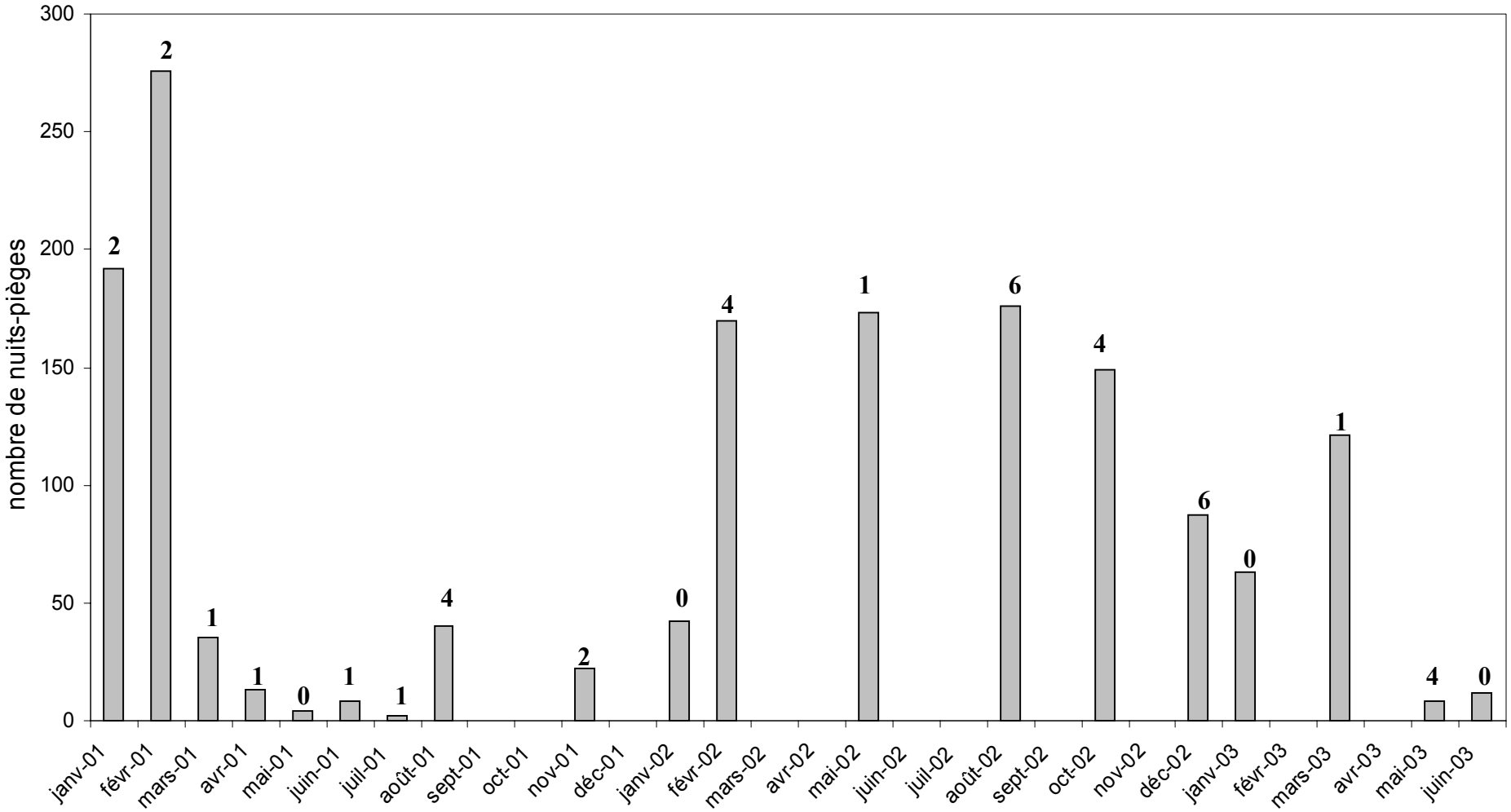


Figure 9: Nombre de nuits-pièges et nombre de renards capturés par mois entre janvier 2001 et juin 2003 (total de 1593 nuits-pièges pour 40 renards capturés)

IV. Radio-pistage

A. Technique

Le signal émis par les colliers-émetteurs était capté par un récepteur Télévilt de type RX900, relié à une antenne unidirectionnelle (Télévilt, type Yagi, 8 éléments) montée sur un mât télescopique orientable de l'intérieur du véhicule ou portée à la main (Figure 10). La direction vers laquelle le signal est le plus net était relevée à l'aide d'une boussole et reportée sur une carte IGN en tenant compte de la déclinaison du Nord magnétique par rapport au Nord géographique. La localisation de l'animal était estimée grâce à la méthode de la triangulation par une seule personne. En moyenne, 10 à 15 minutes étaient nécessaires pour effectuer une triangulation. L'opérateur choisissait ses points de réception de façon a être au plus près de l'animal, tout en s'assurant que les trois directions se recoupent le plus perpendiculairement possible et afin de former le plus petit triangle pour limiter l'imprécision. Lorsque la triangulation n'était pas possible, seule une biangulation était réalisée et de manière à ce que l'angle soit au plus près de 90°.

B. Saisie et traitement des données

Dans la mesure du possible, à chaque localisation, un repérage aux jumelles, le jour, ou à l'aide d'un phare, la nuit, était effectué afin de visualiser l'animal et de vérifier sa position exacte (Figure 11). Sa position était alors reportée avec précision sur la carte afin de lui attribuer ensuite des coordonnées GPS. La plupart des colliers étaient munis d'un activateur : lorsque l'animal était en activité, la fréquence du signal était deux fois plus rapide que lorsqu'il était au repos. A chaque relevé de la direction, étaient aussi notés : l'heure, le lieu du point de réception, la qualité de la réception du signal, si l'animal était actif ou au repos, s'il a pu être observé, et dans ce cas étaient notés le type de milieu où il se trouvait et son comportement. Chaque point de réception était identifié par des coordonnées GPS. Toutes ces données étaient ensuite saisies dans un fichier Excel.

Figure 10 : Localisation des renards par la méthode du radio-pistage à partir d'un véhicule équipé d'une antenne orientable montée sur un mât (photo M.-L. Poulle, 2C2A-CERFE).

Figure 11 : Visualisation d'un renard équipé d'un collier-émetteur et d'une étiquette auriculaire lors de son suivi par radio-pistage (photo 2C2A-CERFE).

La localisation est en fait une estimation de la position réelle de l'animal. Sa précision varie en fonction de la qualité du signal, elle-même variable en fonction de la qualité de l'antenne, des conditions météorologiques, du couvert végétal, des échos du relief, de l'activité de l'animal et des erreurs de parallaxe lors du relevé de la direction. De ce fait, nous avons considéré un angle d'erreur de 5° à chaque direction. La localisation des renards et sa précision étaient calculées à l'aide du logiciel de triangulation L.O.A.S., en utilisant le « Maximum Likelihood Estimator ». Il permet de calculer les coordonnées GPS de la position de l'animal en lui attribuant une surface d'erreur. Il s'agit d'une aire de confiance à 95%, elliptique, qui est calculée en fonction des angles d'erreur, de la distance entre émetteur-récepteur et des angles formés par le recoupement des trois directions relevées. Lorsque seule une biangulation était réalisée, un polygone d'erreur était calculé pour estimer la précision de la localisation. Lorsque la surface d'erreur dépassait les 10 ha, la localisation n'était pas considérée comme suffisamment précise pour être prise en compte. La surface d'erreur moyenne de l'ensemble des localisations retenues était d'environ 1 ha. Les localisations de chaque animal étaient ensuite visualisées sur une carte à l'aide du logiciel de cartographie Arcview GIS 3.2.

C. Estimation du domaine vital saisonnier

En accord avec la définition de Harris *et al*. (1990) nous avons considéré le domaine vital comme une aire plus ou moins restreinte à l'intérieur de laquelle un animal se déplace en réalisant ses activités normales. De plus, conformément aux recommandations de ces auteurs pour les espèces montrant un changement saisonnier de comportement, nous avons estimé le domaine vital des renards selon un découpage saisonnier. Ainsi, les domaines vitaux ont été définis par période de trois mois correspondant aux différentes phases de la reproduction du renard et qui ont été déjà utilisées dans plusieurs études précédentes (Artois *et al.*, 1990 ; Poulle, 1991 ; Meia, 1994) :

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

Pour avoir une bonne estimation de la superficie d'un domaine vital, le radio-pistage discontinu semble être la technique la mieux appropriée et elle est aussi la plus pratique pour permettre le suivi de plusieurs individus en même temps (Harris *et al*., 1990). Pour cela, il est nécessaire d'avoir des localisations indépendantes et réparties de manière régulière sur l'ensemble de la période définie. En effet, lorsque les localisations sont auto-corrélées, c'est-à-dire quand la position de l'animal au temps *t* est dépendante de sa position au temps *t*-1, une sous-estimation de la taille du domaine en résulte (Swihart & Slade, 1985). Ainsi, d'après Cavallini (1996b), il est nécessaire d'avoir un temps d'indépendance d'au moins 1 h entre deux localisations pour éviter les fortes auto-corrélations chez le renard roux.

Selon les méthodes, la superficie d'un domaine est plus ou moins fortement corrélée au nombre de ses localisations et augmente avec elles. En théorie, le nombre nécessaire de localisations est atteint lorsque la surface du domaine n'augmente plus (Harris *et al*., 1990). De précédentes études sur le renard roux ont établi qu'un minimum de 100 localisations étaient souvent nécessaires pour atteindre cette asymptote (Laundré & Keller, 1984 ; Harris *et al.,* 1990). Au départ, nous nous sommes donc fixés un objectif de 100 localisations par individu et par saison.

Pour cela, une moyenne de trois séances de radio-pistage par semaine étaient effectuées (allant de une à six selon l'aide apportée). Tous les individus équipés de colliers-émetteurs étaient systématiquement recherchés et étaient localisés dans plus de 95% des cas. Une moyenne de deux localisations indépendantes par individu, c'est-à-dire séparées d'au moins 1h, étaient effectuées à chaque séance. Lorsqu'un individu était localisé plusieurs fois au repos à un même endroit, seul le premier point était pris en compte. Ces séances pouvaient durer de quatre à huit heures selon le nombre d'individus suivis à ce moment. Le renard ayant un rythme d'activité essentiellement nocturne (Artois, 1989), environ 75% des localisations étaient faites de nuit, entre 18h et 6h du matin, au moment où le renard est le plus actif. Le reste des localisations étaient faites la journée afin de connaître l'emplacement des gîtes de repos et des terriers de reproduction. Pour cela, une approche à pied à l'aide d'une antenne portée à la main était réalisée afin de vérifier l'emplacement de l'animal au repos. Ainsi, l'ensemble des localisations sur un individu étaient réparties de manière à couvrir toutes les tranches horaires du nycthémère.

Ce protocole de suivi n'a pu être mis en place qu'après une période d'essai et qu'une fois un nombre suffisant de renards capturés - notre objectif étant de pouvoir suivre au moins cinq individus simultanément sur un même secteur. Après une première période de captures à

l'hiver 2001, une période d'apprentissage de la technique de radio-pistage, de mise-au-point du protocole et de repérage des meilleurs lieux de réception a été nécessaire et s'est déroulée au printemps 2001. Le suivi réel de cinq individus a donc pu commencer à partir de l'été 2001. Un total de 37 renards ont été suivis sur huit saisons successives, de l'été 2001 au printemps 2003. Un total de 2764 localisations ont été réalisées. L'objectif premier de 100 localisations par individu et par saison n'a pas souvent pu être atteint. En effet, le nombre de localisations obtenues était variable selon la date de piégeage ou de mort d'un individu en cours de saison, l'aide apportée pour le radio-pistage, la difficulté à localiser les individus à certains endroits et le bon fonctionnement du matériel.

D. Suivi des déplacements de deux individus sur 24h

Afin d'avoir une estimation de la probabilité de rencontres entre deux individus partageant une surface commune de leur domaine, nous avons effectué des suivis simultanés de leurs déplacements sur 24h. Pour cela, nous nous sommes intéressés plus particulièrement au suivi de deux individus partageant le plus grand nombre de localisations dans leur surface commune de recouvrement entre leurs deux domaines.

Le suivi de 24h était effectué à tour de rôle par deux opérateurs qui se relayaient par période de 6h. Les localisations de chaque individu étaient réalisées le plus rapidement et le plus consécutivement possible. Lorsque les deux renards étaient situés dans deux secteurs différents, une moyenne de 15 min séparait les deux localisations. En revanche, lorsqu'ils étaient à proximité dans le même secteur, leurs localisations n'étaient séparées que de 5 minutes en moyenne.

Nous avons considéré que les deux individus étaient susceptibles de se rencontrer lorsqu'ils étaient localisés à moins de 100m l'un de l'autre. Pour cela, nous avons calculé la distance séparant deux individus entre deux localisations successives, et nous avons choisi celles qui étaient séparées par le plus petit intervalle de temps (moins de 10 min en moyenne). Cette distance était calculée à l'aide la formule suivante :

$$d = \sqrt{[(X_A-X_B)^2+(Y_A-Y_B)^2]}$$

X_A et Y_A étant les coordonnées GPS de l'individu A ; X_B et Y_B étant celles de l'individu B

Pour les analyses de distances, nous n'avons retenu que les localisations suffisamment précises, dont la surface d'erreur était inférieure à 3 ha. La moyenne des surfaces d'erreur était d'environ 1 ha.

Trois suivis des déplacements sur 24 h ont pu être réalisés sur deux femelles ayant un fort recouvrement spatial entre elles. Un premier suivi a été fait en été 2002, mais une des femelles étant morte la saison suivante, nous n'avons pas pu réaliser un second suivi sur ces deux femelles. En revanche, la capture d'une nouvelle femelle recouvrant le domaine de la précédente, a permis de refaire deux nouveaux suivis au printemps 2003. Un suivi a été réalisé en période d'allaitement alors que ces deux femelles partageaient le même terrier de reproduction, et un autre suivi a été réalisé après la période d'allaitement des jeunes, afin de comparer la fréquence de leur proximité entre ces deux périodes.

E. Estimation du statut reproducteur des femelles à partir du radio-pistage

Pour les femelles dont le statut reproducteur n'avait été déterminé ni à leur capture ni confirmé par autopsie, nous nous sommes basés sur leur suivi par radio-pistage pour estimer leur statut. En effet, sachant que les femelles réduisent fortement leurs déplacements et donc la superficie de leur domaine en période de mise-bas et d'allaitement des jeunes (Cavallini, 1996), un suivi intensif de leurs déplacements durant cette période (de début mars à fin mai) permettait de déduire si une femelle était allaitante ou non. Ainsi, lorsqu'une femelle était localisée régulièrement au repos pendant plusieurs jours d'affilée au même endroit, une recherche à pied était effectuée afin de connaître l'emplacement de son terrier de mise-bas et de vérifier son statut reproducteur (Figure 12). Une fois le terrier repéré, des traces de présence de renardeaux étaient recherchées : fécès de petites tailles, duvet laineux, cadavres ou restes de proies apportées par la mère. Des affûts étaient alors réalisés et des pièges-photos posés devant le terrier afin de confirmer la présence de renardeaux (Figure 13). D'après ces observations, la femelle était alors estimée comme reproductrice.

Figure 12 : Localisation par radio-pistage d'une renarde supposée allaitante dans un terrier (photo C. Henry, 2C2A-CERFE).

Figure 13 : Pose d'un piège-photo (appareil photo automatique relié à un détecteur infra-rouge de mouvement) (photo 2C2A-CERFE).

V. Analyses spatiales

A. Estimation des domaines vitaux saisonniers

1. Estimation de la superficie des domaines vitaux

Deux méthodes principales ont été utilisées pour estimer la superficie des domaines vitaux saisonniers, effectuées par le logiciel ArcView GIS 3.2 : les « Minimum Convex Polygons » (MCP) et la méthode « kernel ».

a) Les Minimum Convex Polygons

La méthode des Minimum Convex Polygons a été définie par Mohr (1947). La surface du domaine est déterminée en reliant entre elles les localisations les plus extérieures de manière à former le plus petit polygone possible à angles convexes (Figure 14a). Il s'agit de l'une des toutes premières méthodes et qui reste la plus fréquemment utilisée, ce qui permet d'effectuer des comparaisons entre les études. Cependant, cette technique qui est l'une des plus simples, possède le désavantage d'être fortement dépendante des points périphériques. Le domaine peut donc inclure de larges zones qui ne sont jamais fréquentées et sa taille peut être surestimée lorsque des excursions en dehors de l'aire principale d'activité sont réalisées (Harris *et al*., 1990). Pour limiter ce biais, la méthode des MCP a aussi été appliquée sur 95% des localisations où les points les plus éloignés du centre arithmétique du domaine sont exclus. Elle est appelée la méthode MCP 95% en comparaison avec la méthode MCP 100% (Figure 14a). Ces méthodes ne donnent aucune indication sur l'intensité de l'utilisation du domaine. Elles sont également fortement dépendantes du nombre de localisations obtenues, car la superficie du domaine augmente avec le nombre de points jusqu'à atteindre théoriquement une asymptote. Il est souvent nécessaire d'obtenir 100 à 200 localisations pour avoir une bonne estimation de la dimension du domaine (Laundré & Keller, 1984 ; Harris *et al.,* 1990). Cependant, divers auteurs ont démontré que la superficie du domaine pouvait encore augmenter au-delà de ce nombre et ne pas se stabiliser (Doncaster & Macdonald, 1991 ; Poulle, 1991).

b) La méthode kernel

Il s'agit d'une des méthodes probabilistes basées sur la distribution des points, appelée « utilization distribution » (UD). Depuis peu, ces techniques sont devenues couramment utilisées en biologie. Elles sont basées sur la densité des localisations et elles attribuent à chaque point de l'espace une probabilité d'occurrence de l'animal (Kernohan *et al*., 2001). Nous avons choisi la méthode du kernel fixe basée sur 95% des localisations, où le coefficient de lissage *h* (« optimum smoothing factor ») est calculé automatiquement par la méthode « least squares cross-validation » (LSCV). Cette méthode est considérée comme la plus précise et la plus fiable par diverses études comparatives pour estimer la superficie du domaine (Seaman & Powell, 1996; Seaman et al, 1999). Les 5% des points les plus isolés ne sont pas pris en compte pour définir le contour du domaine (Figure 14b). Le coefficient de lissage permet d'ajuster le contour du domaine en fonction de la densité des points : plus la densité des localisations est forte, plus le coefficient de lissage sera petit et plus l'estimation de la superficie du domaine sera diminuée ; et inversement. Ainsi, l'estimation de la superficie du domaine est essentiellement dépendante de la répartition et de la densité des localisations. Cette méthode a l'avantage d'être peu dépendante du nombre de localisations obtenues. Cependant, il est recommandé d'obtenir un minimum de 30 localisations, car le kernel a tendance à surestimer la superficie du domaine en dessous de ce nombre (Seaman *et al.,* 1999; Millspaugh, 1995).

2. Estimation des core area

La core area correspond au centre d'activité du domaine vital, qui est le secteur utilisé préférentiellement par l'animal. Les core area ont été calculées à l'aide de la méthode du kernel fixe, par LSCV, basé sur 50% des localisations (Figure 14b). Cette méthode permet de définir s'il existe un ou plusieurs centres d'activité du domaine.

3. Estimation de la stabilité spatio-temporelle des domaines vitaux saisonniers

Nous nous sommes intéressés à la stabilité saisonnière des domaines en mesurant leur déplacement entre deux saisons successives, à l'aide d'une version adaptée du coefficient

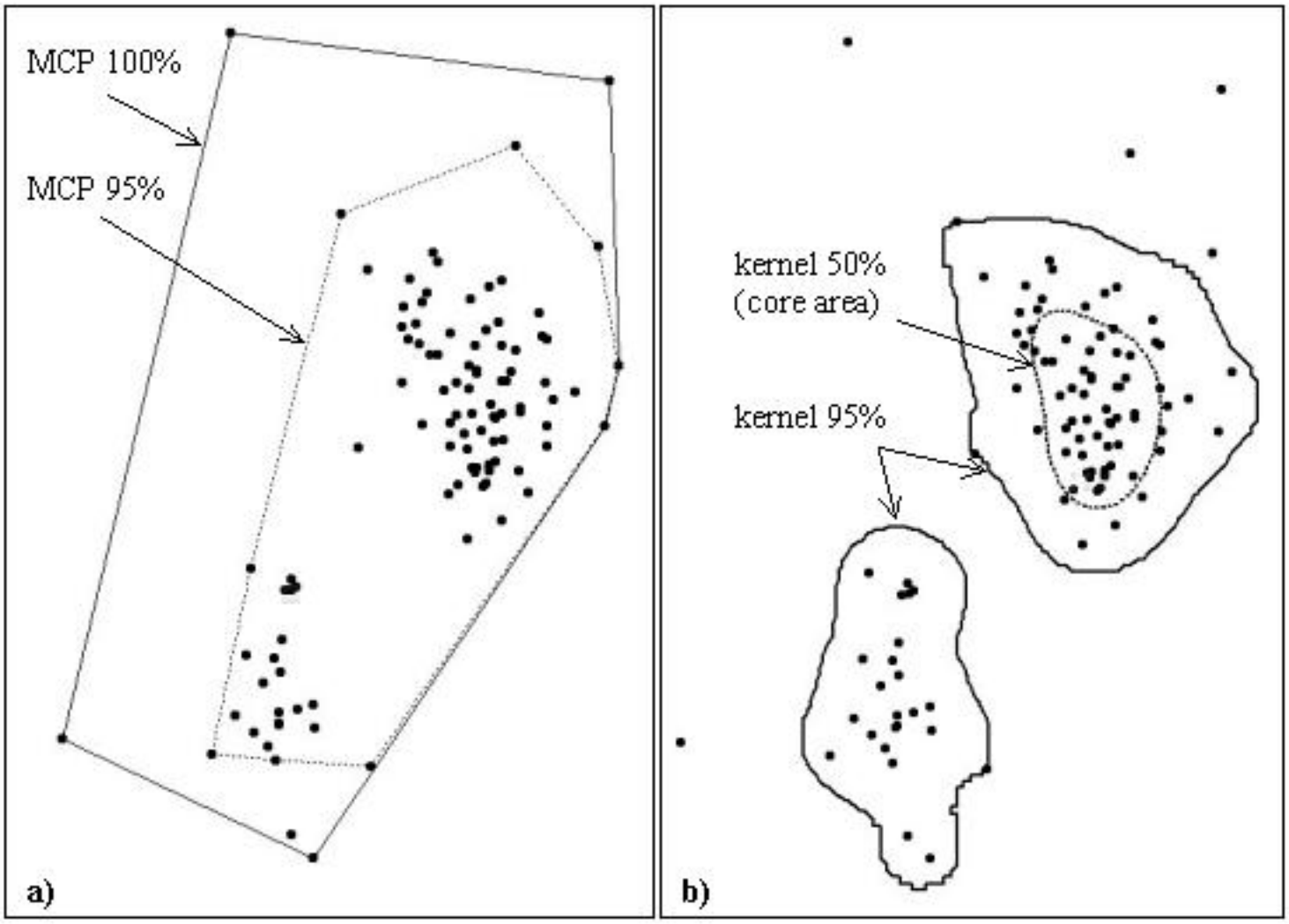


Figure 14: Exemple d'un domaine vital estimé par les méthodes des Minimum Convex Polygons 100% et 95% (à gauche) et par la méthode kernel 95% et 50% (core area) (à droite).

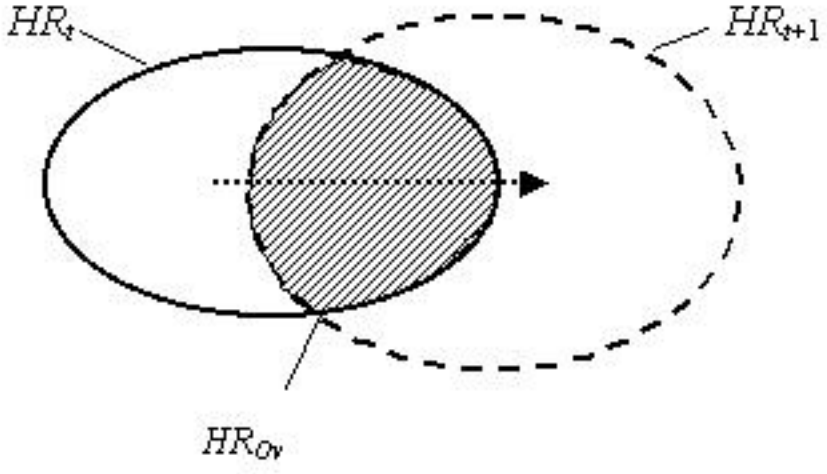


Figure 15 : Déplacement d'un domaine vital individuel *HR* entre deux saisons successives

de similarité de Sørensen, utilisé par Dekker *et al.* (2001). Il s'agit d'un indice de recouvrement entre deux domaines vitaux saisonniers successifs d'un même individu, appelé I_{Ov}:

$$I_{Ov} = 2HR_{Ov} / (HR_t + HR_{t+1})$$

HR_t et HR_{t+1} sont les superficies de deux domaines vitaux saisonniers successifs et HR_{Ov} correspond à leur surface de recouvrement (Figure 15). Cet indice de recouvrement peut varier de 0 (aucun recouvrement : le domaine s'est entièrement déplacé) à 1 (recouvrement complet : le domaine ne s'est pas déplacé). Le calcul de cet indice I_{Ov} a l'avantage de ne pas être lié à la superficie du domaine (Dekker *et al.,* 2001).

Afin d'obtenir une autre estimation de la stabilité saisonnière des domaines et de pouvoir la comparer à l'indice I_{Ov}, nous avons également mesuré la distance séparant les centres arithmétiques de deux domaines vitaux saisonniers successifs.

4. Analyses statistiques

Nous avons cherché à déterminer si la superficie et la stabilité des domaines vitaux saisonniers pouvaient varier selon les individus, leur sexe, leur classe d'âge ou leur statut reproducteur. Pour cela, nous avons comparé uniquement les domaines vitaux estimés à partir de 30 localisations par individu et par saison, d'après le critère de la méthode kernel. Puis nous avons considéré uniquement les individus résidents et les subadultes philopatriques qui ont été suivi régulièrement pendant au moins une saison, afin d'avoir une estimation fiable des domaines. Nous avons différenciés les individus mâles et femelles, les individus de moins de deux ans ou de plus de deux ans, et pour les femelles sexuellement mâtures (à partir de 1 an) nous avons distingué les femelles reproductrices (en fin de gestation ou allaitante) des femelles non reproductrices, c'est-à-dire n'ayant pas réussi à produire une portée viable de renardeaux (pas d'ovulation, pas d'implantation des œufs ou avortement des fœtus).

Avant d'effectuer toutes analyses paramétriques, nous avons effectué une transformation logarithmique de base 10 des données pour respecter les conditions de normalité et d'égalité des variances entre les groupes (Sherrer, 1984). Pour tester les différents effets sur la superficie des domaines et sur l'indice I_{Ov}, nous avons utilisé des analyses de variance (ANOVA) doubles et simples et des tests *t*. Lorsque les données ne respectaient pas

les conditions de normalité ou que la taille des échantillons était trop faible (n < 30), nous avons utilisé des tests non-paramétriques, de Mann-Whitney et de Kruskall-Wallis, qui nous ont également permis de vérifier les résultats des tests paramétriques. Pour les résultats qui étaient ainsi confirmés, nous n'avons présenté que ceux des tests paramétriques.

B. Détermination des groupes spatiaux

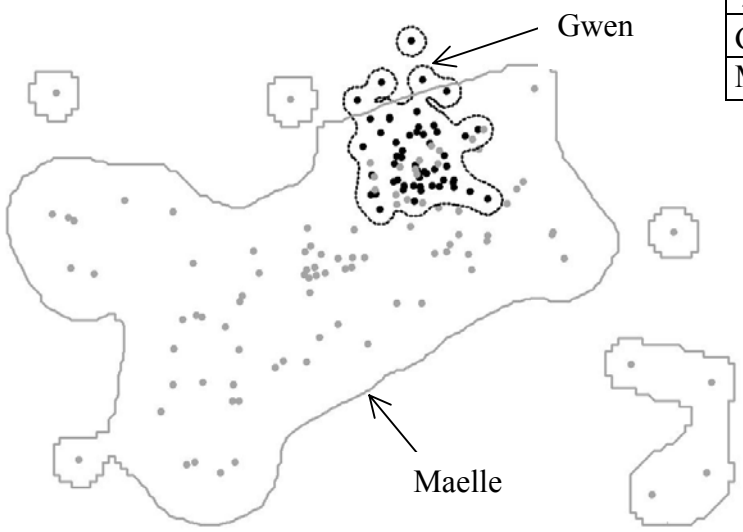
De même que Poulle *et al*. (1994), nous avons estimé que deux individus appartenaient au même groupe spatial si leur pourcentage de recouvrement par rapport au plus petit domaine était d'au moins 30%.

Nous avons choisi d'illustrer seulement le recouvrement entre les domaines estimés à partir de la méthode kernel. En effet, cette méthode nous a semblé la plus appropriée car elle est sensible à l'intensité de l'utilisation de l'espace et n'incorporait pas de zones non fréquentées dans la surface commune de deux domaines recouvrants au contraire de la méthode MCP. De plus, comme nous avons obtenu un nombre de localisations très variable pour estimer la superficie des domaines, la méthode kernel était également la moins sensible à cette variation.

Le pourcentage de recouvrement par rapport au plus petit domaine, défini par Litvaitis & Harrison (1989), est le critère habituellement utilisé par la majorité des auteurs. Mais il est aussi le moins restrictif car il ne considère que le plus grand des deux pourcentages de recouvrement. Or, lorsque la superficie de deux domaines est très différente, leur pourcentage de recouvrement sera aussi très différent selon que l'on se réfère au plus petit domaine ou au plus grand (Figure 16). C'est pourquoi, certains auteurs utilisent la moyenne des deux pourcentages de recouvrement (Geffen & Macdonald, 1992). Cependant le calcul du pourcentage de recouvrement ne reflète pas l'intensité de l'utilisation de la zone commune. Pour cela, nous avons donc également considéré le pourcentage de localisations dans la zone commune par rapport au total des localisations de l'individu ayant le plus grand domaine. Il s'agit du critère le plus restrictif. Pour exemple : considérant un pourcentage moyen de 46% entre les domaines de deux femelles, ce recouvrement ne représente que 16% des localisations de l'individu ayant le plus grand domaine, alors qu'il représente 93% des localisations de l'individu ayant le plus petit domaine (Figure 16).

Nous avons donc comparé ces trois critères pour mesurer le recouvrement spatial entre deux domaines (Figure 16) :

- le pourcentage de recouvrement par rapport au plus petit domaine.
- le pourcentage moyen de recouvrement entre les deux domaines.
- le pourcentage de localisations dans la surface commune par rapport au nombre de localisations totales de l'individu ayant le plus grand domaine.



% recouvrement	Gwen	Maelle
Gwen	100	83
Maelle	8	100

% localisations	Gwen	Maelle
Gwen	100	93
Maelle	16	100

% recouvrement le + grand	83
% recouvrement moyen	46
% localisations le + petit	16

Figure 16: Exemple d'un recouvrement spatial entre les domaines vitaux de deux renardes, Gwen et Maelle, pendant l'été 2001 et ayant des superficies de domaines très différentes (Gwen : 36 ha ; Maelle : 360 ha).

C. Détermination de la proximité spatio-temporelle entre individus

Lors du radio-pistage, à chaque pointage réalisé pour localiser un individu, un balayage de l'ensemble des fréquences des colliers des renards, susceptibles d'être présents dans le secteur, était effectué afin de connaître tous les individus présents à ce moment, ce qui permettait d'estimer leur proximité spatio-temporelle. Lorsque plusieurs individus étaient présents simultanément dans le même secteur, leurs localisations étaient réalisées le plus consécutivement possible afin d'avoir un temps minimum séparant leurs localisations

respectives.

Ainsi, lorsque deux individus avaient un domaine recouvrant, la distance entre leurs localisations effectuées dans la même tranche horaire était calculée pour l'ensemble de leurs localisations en commun sur une saison de suivi. Seules les localisations séparées par moins de 30 min étaient prises en compte. Nous avons considéré que deux individus étaient susceptibles de se rencontrer lorsqu'ils étaient localisés à moins de 100m l'un de l'autre. Nous avons donc défini qu'il y avait proximité spatio-temporelle entre deux individus lorsqu'ils étaient proches à moins de 100 m l'un de l'autre dans la même tranche horaire. Ainsi, nous avons pu déterminer la fréquence de la proximité entre deux individus, en rapportant le nombre de fois où ils étaient proches à moins de 100 m à l'ensemble de leurs localisations en commun réalisées dans la même tranche horaire. La fréquence de proximité a été calculée par saison afin de vérifier si la tolérance spatiale pouvait varier de manière saisonnière.

VI. Observations directes

Afin d'observer d'éventuels comportements sociaux entre renards, différentes méthodes d'observations ont été réalisées.

A. Observations spontanées

A chaque sortie sur le terrain, les observations de renards étaient répertoriées aussi souvent que possible par les différents membres de l'équipe du 2C2A-CERFE sur une fiche prévue à cet effet. Etaient notés dans la mesure du possible: la localisation de l'animal sur une carte, sa classe d'âge (jeune ou adulte), s'il était marqué ou non, son comportement et la proximité ou non d'autres renards alentours.

Par ailleurs, à chaque séance de radio-pistage, dès que l'animal était localisé à proximité en milieu ouvert, un repérage, aux jumelles le jour ou à l'aide d'un phare la nuit, était effectué pour pouvoir l'observer. Ce système permettait aussi de voir si d'autres renards non équipés étaient présents à proximité au même moment.

Les observations de renards réalisées lors des comptages par line transect ont été

également prises en compte. Des sorties de nuit aux phares ont aussi été réalisées le long de la route faisant le tour du parc pour observer les renards marqués et non marqués présents à l'intérieur du parc de Bel-Val. Des affûts à partir de miradors ont été faits sur une zone de prairies où se trouvaient les domaines de plusieurs renards équipés.

Un total de 971 observations de renards ont ainsi été faites entre novembre 2000 et juin 2003.

B. Détermination des interactions

Lorsque deux individus étaient observés à une distance de moins de 100 m l'un de l'autre, nous avons essayé de déterminer leur âge afin de ne prendre en compte que les interactions entre adultes. A chaque observation était noté si possible le comportement de chaque individu : repos, locomotion, fuite, comportement alimentaire et/ou interaction.

Nous avons distingué les observations où les deux individus avaient une activité indépendante l'un de l'autre et celles où le comportement de l'un semblait influencer celui de l'autre. Parmi cette dernière catégorie nous avons différencié les activités synchronisées et les interactions sociales. Les activités synchronisées étaient définies comme toutes les activités que deux individus proches l'un de l'autre réalisaient simultanément sans qu'il y ait de contact entre eux, comme se reposer, chasser, se déplacer ou fuir dans la même direction. Les interactions sociales étaient définies comme toutes les réactions d'un individu envers un autre entraînant un contact physique dans la plupart des cas : jeu, accouplement, rencontre agressive où un individu était dominant par rapport à un autre et rencontre non agressive.

Pour calculer la proportion d'adultes vus ensemble et la proportion d'interactions, nous avons pris en compte toutes les observations spontanées de renards faites sur le secteur des comptages aux phares et nous n'avons pas considéré les observations faites lors des affûts aux terriers, qui sont décrites dans la partie « coopération ».

C. Affûts au terrier

Des affûts aux terriers ont été faits pour observer les comportements des adultes envers les jeunes et d'éventuels comportements de coopération entre femelles ou d'aide à l'élevage des jeunes par des individus « helper » non reproducteur. 72 affûts pour un total de

130 h ont ainsi été réalisés devant sept terriers différents de renard entre le printemps 2001 et le printemps 2003 en période d'allaitement des jeunes.

VII. Analyses génétiques

Les degrés de parenté entre individus ont été déterminés par des analyses génétiques réalisées par Pavine Lefèvre, étudiante en DEA, sous la direction du docteur Hélène Gachot-Neveu, au laboratoire du CEPE – CNRS de Strasbourg. Le protocole des analyses génétiques est décrit en détail dans son mémoire de DEA (Lefèvre, 2003).

Les échantillons destinés aux analyses génétiques provenaient à la fois d'animaux capturés vivants (poils, tissu auriculaire et/ou sang) et de cadavres collectés et autopsiés (tissus de foie, cœur, rein, et/ou muscle). Un total de 85 échantillons d'individus ont été analysés, dont 46 provenaient de renards marqués et capturés dans le parc de Bel-Val et les 39 autres provenaient de cadavres récoltés sur un secteur de 900 km².

A. Méthode

L'ADN est extrait des échantillons puis est amplifié à l'aide de la technique d'amplification aléatoire de l'ADN (RAPD : Bardakci, 1994). Des amorces nucléotidiques aléatoires et universelles, ou amorces RAPD, sont utilisées pour l'amplification, qui est réalisée par une réaction de polymérisation en chaîne (PCR). Les sites d'hybridation des amorces aléatoires sont distribués au hasard sur l'ADN génomique. Le polymorphisme au niveau de ces sites est révélé par la technique RAPD: si la séquence nucléotidique du site d'hybridation est complémentaire à celle de l'amorce, un fragment d'ADN amplifié, ou « bande », de taille égale à la distance entre deux sites d'hybridation sera observable sur le gel. En revanche, si elles ne sont pas complémentaires, en raison de modifications nucléotidiques, ou mutations, au niveau du site d'hybridation, il n'y aura pas d'amplification, et donc pas de bande observable sur le gel. Ainsi un fragment d'ADN amplifié a une taille

particulière et l'ensemble des fragments d'ADN générés pour un individu par une amorce donnée caractérise son « profil ».

L'analyse de la structure génétique consiste à comparer les profils des différents individus entre eux. Elle permet d'avoir une estimation de l'homozygotie et de la variabilité génétique d'une population. L'homozygotie donne une estimation du degré de consanguinité entre les individus de la population. La variabilité génétique donne une estimation de la dispersion des individus dans l'aire d'étude.

L'équipe réalisant ce protocole a du adapter les conditions expérimentales à l'espèce étudiée et a du effectuer un choix des amorces parmi plusieurs kits disponibles en testant au préalable leur efficacité (Lefèvre, 2003). Le choix des amorces a été basé sur leur efficacité à révéler le polymorphisme ou l'aptitude à générer de manière reproductible un nombre maximal (entre 15 et 25) de fragments d'ADN nets et différents d'un individu à un autre.

B. Détermination des degrés de parenté entre individus

Cette analyse se fait par l'établissement d'une classification hiérarchique, qui permet de révéler des regroupements d'individus plus apparentés que d'autres. La mise en forme de cette classification est basée sur le calcul de la distance euclidienne (DE) entre deux individus x et y. Nous avons défini que deux individus étaient fortement apparentés pour une distance euclidienne inférieure à 4, qu'ils étaient faiblement apparentés pour une distance euclidienne supérieure ou égale à 4, et qu'ils étaient très éloignés génétiquement pour une distance supérieure ou égale à 6.

Afin de déterminer les principales caractéristiques du schéma de dispersion, les distances euclidiennes de chaque dyade d'individus sont mises en parallèle avec les distances géographiques entre les lieux de provenance des individus, en fonction de leur sexe. Les sites de provenance des échantillons analysés (site de capture ou de collecte de cadavre) ont été notés sur une carte géographique (Carte 3111 O, Série Bleue, 1 : 25000, et carte 10 Reims.Verdun, Top 100, 1 :100000).

Selon Harris et Trewhella (1988), un individu est considéré comme ayant participé au phénomène de dispersion s'il effectue un déplacement l'ayant conduit de son point de départ à un point éloigné d'une distance, en ligne droite, supérieure au diamètre moyen des domaines vitaux des individus de la population considérée. La taille moyenne des domaines

vitaux sur notre terrain d'étude étant d'environ 100 ha, nous avons considéré que la distance minimale de dispersion était de 2 km.

Les analyses portent donc sur des dyades d'individus (3570 dyades, c'est-à-dire 85 individus pris deux à deux), pour lesquelles nous avons une distance génétique euclidienne et une distance géographique en km. Nous avons considéré que les dyades d'individus étaient issues de la dispersion dans deux cas :

- quand deux individus étaient fortement apparentés et étaient situés à plus de 2 km l'un de l'autre
- quand deux individus étaient très éloignés génétiquement (distance euclidienne > 6) et étaient distants de moins de 2 km.

Pour estimer la proportion de mâles et de femelles issus de la dispersion, nous avons éliminé les dyades mixtes mâle-femelle des analyses car il est impossible de déterminer lequel des deux individus s'est dispersé. Afin d'avoir une estimation de la fréquence de dispersion, il est nécessaire de déterminer le nombre d'individus issus de le dispersion et le nombre d'individus philopatriques. Pour cela, nous avons du prendre en compte uniquement les dyades d'individus fortement apparentées, car il s'agit de la seule catégorie pour laquelle nous avons pu estimer si les individus étaient issus ou non de la dispersion. Pour la catégorie d'individus faiblement apparentés (DE > 4), il n'était pas possible de déterminer lesquels étaient philopatriques. Ainsi, les fréquences de dispersion ont été calculées en comparant le nombre de dyades fortement apparentées et issues de la dispersion avec l'ensemble des dyades fortement apparentées.

RESULTATS

I. Caractéristiques démographiques

A. Densité

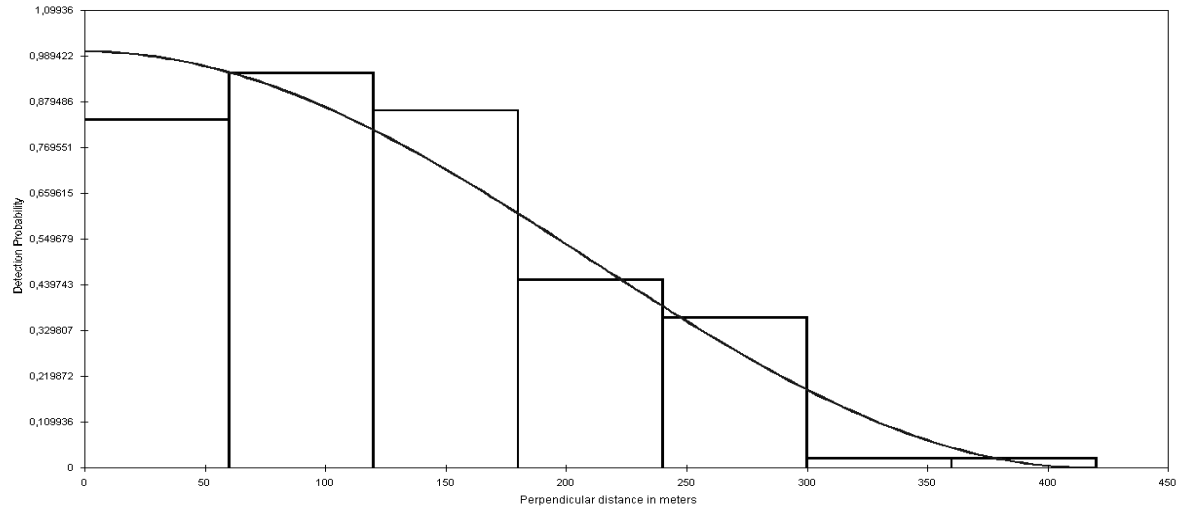
Les résultats des comptages aux phares par line transect ont donné, pour les années 2002, 2003 et 2004, des totaux de 155, 123 et 117 renards respectivement, qui ont été observés sur les 10 sorties (Tableau II). Le nombre de renards observés par sortie a varié de 5 à 28, avec une moyenne et un écart-type de 13,2 ± 5,4 par sortie pour les trois années de comptage. L'Indice Kilométrique d'Abondance ou IKA a faiblement varié d'une année à l'autre et était respectivement de 1,19, de 0,95 et de 0,9 pour les années 2002, 2003 et 2004 (Tableau II).

Tableau II : Nombre de renards observés par sortie lors des comptages aux phares, total des observations et Indice Kilométrique d'Abondance (IKA) pour les années 2002, 2003 et 2004.

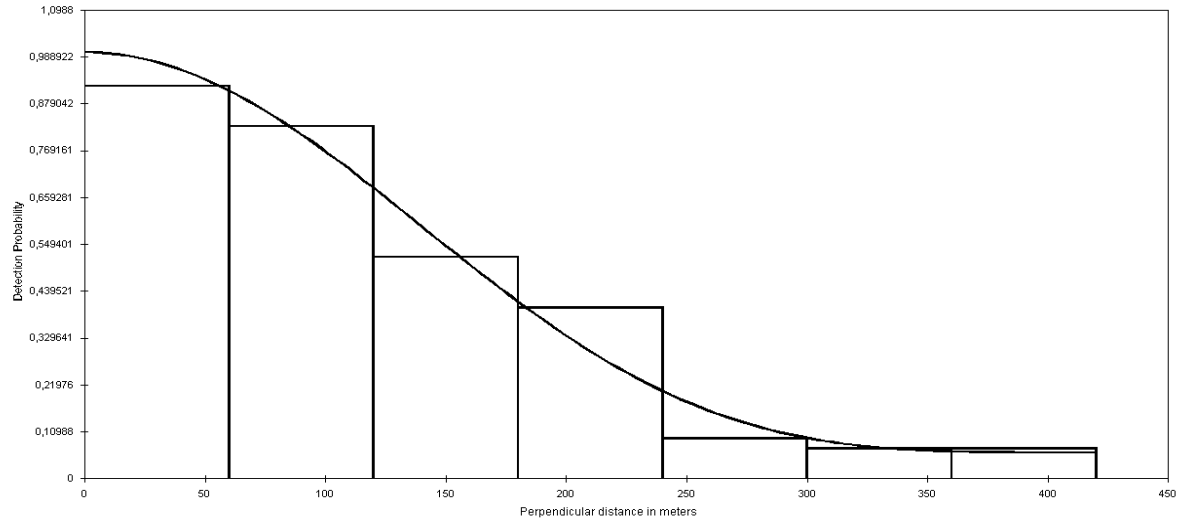
Année	sortie 1	sortie 2	sortie 3	sortie 4	sortie 5	sortie 6	sortie 7	sortie 8	sortie 9	sortie 10	Total obs	IKA
2002	14	10	13	22	17	23	8	28	8	12	155	**1.19**
2003	12	14	14	15	16	8	14	17	7	6	123	**0.95**
2004	13	8	8	5	7	14	12	17	21	12	117	**0.9**

Les renards ont été observés à des distances perpendiculaires variant de 0 à 470 m de la route (500m étant la distance maximale de portée des phares). Le nombre de renards observés a été regroupé par classes de distances de 60m, afin de respecter un nombre de classes suffisant et de compenser le nombre plus faible d'observations dans la zone inférieure à 40 m lié à un phénomène de fuite, dans le but de respecter les conditions de validité du modèle. Les fonctions de détection (courbes modélisées) déterminant la probabilité de détection des renards en fonction des classes de distances ont été choisi de manière à ce que le modèle s'applique au mieux à la distribution de nos données pour les trois années de comptages (Figure 17).

a) 2002



b) 2003



c) 2004

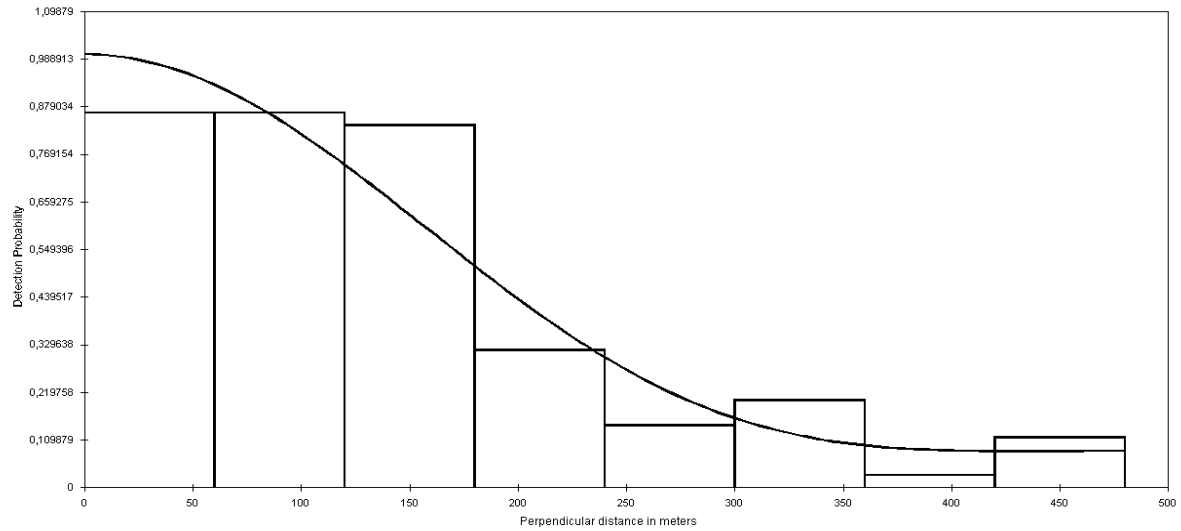


Figure 17: Probabilité de détection en fonction des classes de distances auxquelles les renards ont été observés au cours des 10 comptages aux phares par an, faits en 2002, 2003 et 2004.

La probabilité moyenne de détection a varié de 0,42 à 0,50. Les densités estimées de la population étaient de 3,07 renards/km² en 2002, de 2,94/km² en 2003 et de 2,41/km² en 2004 (Tableau III); la densité moyenne étant d'un peu moins de 3 renards par km².

Tableau III : Densité moyenne estimée de renards par km² avec intervalle de confiance à 95% pour les comptages par line transect lors des années 2002, 2003 et 2004.

Année	Densité	Coefficient variation	Intervalle confiance 95%		Probabilité de détection	Taux de rencontre
			D mini	D maxi		
2002	**3,07**	0,17	2,12	4,46	0,50	1,29
2003	**2,94**	0,23	1,79	4,84	0,41	1,02
2004	**2,41**	0,18	1,67	3,48	0,42	0,97

B. Pressions de mortalité

Grâce à la collecte de cadavres organisée sur un secteur élargi à 900 km², un total de 75 renards morts ont été collectés, dont 67 ont pu être autopsiés. 47% des cadavres étaient issus du piégeage par le biais de la collecte organisée avec les piégeurs ardennais, 21% étaient issus des collisions de voiture, 11 % de la chasse, 11% étaient morts en raison de blessures ou de maladie et les derniers 11% n'ont pu avoir leur cause de mortalité déterminée. La majorité des cadavres collectés étaient âgés de moins de 2 ans (66%), dont la plus grande partie (35%) avait moins de 1 an, bien que la collecte ait été orientée vers les adultes mâtures de plus de 11 mois. Parmi les renards morts collectés, 19% étaient de la classe d'âge allant de 2 à 5 ans et 16% d'entre eux avaient plus de 5 ans.

Afin d'avoir une estimation des pressions de mortalité non biaisée par la collecte de cadavres orientée en faveur des femelles adultes, nous avons considéré la mortalité des individus radio-pistés uniquement. Sur les 37 renards suivis initialement, 22 ont été retrouvés morts et les causes de leur mortalité en fonction de leurs classes d'âge ont été estimées (Tableau IV). Les causes de mortalité principales sont la chasse (23%) et le piégeage (23%), qui touchent majoritairement les jeunes renards de moins de 1 an (5 individus sur 9). Les collisions avec les voitures et les morts par blessures ou maladie représentent une part moins importante (entre 9 et 12%). Cependant, une proportion assez importante de la mortalité (27%) est due à des causes inconnues. Les deux classes d'âge principalement touchées et représentant chacune 32% des morts, sont les jeunes de moins de 1 an (dû principalement à la chasse et au piégeage) et les adultes de 2 à 5 ans (dû en partie à des causes inconnues). Les

plus de 5 ans représentent également une part assez importante des individus retrouvés morts (27%), dû principalement à des blessures et/ou maladie. Les individus de la tranche d'âge de 1 an ne représentent que 9 % des renards morts radio-pistés.

Le pourcentage de mortalité a également été estimé à partir du suivi des individus par radio-pistage, qui pouvait être d'une durée maximum de 18 mois (durée de vie de la batterie du collier-émetteur). Le nombre d'individus retrouvés morts était de 22 sur un total de 37 renards équipés de colliers-émetteurs (Tableau V). La mortalité estimée est donc d'environ 60 %. Elle est la plus forte pour les individus de plus de 5 ans (86%), ce qui est lié au fait que ces individus étaient déjà en fin de vie. Par contre, elle semble presque aussi forte pour les moins de 1 an que pour les adultes de 2 à 5 ans. Chez les 11 mâles suivis, la mortalité a été de 73% alors que celle des 26 femelles suivies était de 54% (test du Khi², ns). Cette forte mortalité a donc largement compromis le suivi à long terme des mêmes individus.

Il est également intéressant de noter que 16% des 75 individus retrouvés morts avaient plus de 5 ans et pouvaient montrer une grande longévité : cinq renards sont morts entre 8 et 9 ans, ce qui est proche de l'âge maximal retrouvé pour des renards en liberté (Harris & Smith, 1987). La grande majorité des renards de plus cinq ans (83%) ont été trouvés dans le parc de Bel-Val, ce qui explique le fait que l'on ait capturé et suivi autant d'individus (environ 20%) de cette catégorie d'âge.

C. Taux de femelles non reproductrices

Cette proportion a été calculée pour les femelles sexuellement mâtures dont le statut a été déterminé avec certitude, c'est-à-dire ou par autopsie ou par examen des mamelles lors de la capture en période d'allaitement.

Sur les 75 cadavres collectés, 67 d'entre eux ont pu être autopsiés Les autopsies réalisées sur 48 femelles ont révélé que huit d'entre elles étaient immatures et six n'ont pu avoir leur statut déterminé. Le statut reproducteur de 39 femelles mâtures a pu être déterminé, dont 34 femelles par autopsie et 5 femelles par examen des mamelles lors de leur capture. Sur les 39 femelles, 24 étaient reproductrices et 14 étaient non reproductrices. Par ailleurs, six femelles ont eu leur statut reproducteur déterminé sur deux années successives, dont quatre ont eu un changement de statut : une femelle non reproductrice de 1 an est devenue reproductrice l'année suivante, le contraire s'est déroulé pour une autre femelle de 1 an et

Tableau IV : Causes et pourcentages de mortalité par classe d'âge pour les 22 renards retrouvés morts lors de leur suivi par radio-pistage.

Causes de mortalité	**< 1 an**	**1 an**	**2-5 ans**	**> 5 ans**	**%**
Piégeage	3	1	0	1	23
Chasse	2	0	2	0	23
Collision voiture	1	1	0	0	9
Maladie-infection	0	0	1	1	9
Blessures	0	0	0	3	12
Inconnues	1	0	4	1	27
%	32	9	32	27	

Tableau V : Pourcentage de mortalité par classes d'âge de 37 individus suivis par radio-pistage

Classe d'âge	**Nombre d'individus suivis**	**% mortalité**
< 1 an	10	60
1-2 ans	11	36
3-5 ans	9	67
> 5 ans	7	86
Total	37	**59,5**

Tableau VI : Détermination de 45 statuts reproducteurs par classe d'âge pour 39 femelles sexuellement mâtures et pourcentage de femelles non reproductrices.

Statut	Classe d'âge			Total
	1 an	2 à 5 ans	> 5 ans	
Reproducteur	5	14	10	29
Non Reproducteur	11	2	3	16
% femelles non reproductrices	68,8	12,5	23,1	**35,6**

deux femelles reproductrices de plus de 5 ans sont devenues non reproductrices l'année suivante juste avant leur mort et elles étaient alors en très mauvaise condition physique. Ainsi, nous avons donc pris en compte les 45 statuts reproducteurs déterminés pour les 39 femelles.

Près de 70 % des femelles de 1 an étaient non reproductrices contre seulement 12 % des femelles de 2 à 5 ans et 23 % des plus de 5 ans (Tableau VI). La proportion globale de femelles non reproductrices ainsi estimée est d'environ 35 %.

Parmi les 14 femelles non reproductrices, 13 ont pu être autopsiées et les différentes causes de leur non reproduction ont été établies :

- cinq ont avorté
- trois n'ont pas eu d'ovulation
- les embryons de deux des femelles ne se sont pas implantés dans l'utérus
- une n'a pu se reproduire pour cause de mauvaise condition physique
- deux n'ont pu se reproduire pour des raisons inconnues

Un total de huit portées ont pu être comptabilisée lors des autopsies, dont les tailles allaient de trois à six fœtus, avec une moyenne de 4,75 ± 1,28 fœtus.

D. Dispersion

Les analyses génétiques portant sur les 85 échantillons de renards, dont 46 renards marqués et 39 cadavres collectés, ont révélé une homozygotie moyenne de la population de 0,60 ± 0,01 et que 3,3% des 121 sites étudiés sont monomorphes (Lefèvre, 2003).

La variabilité génétique intragroupe calculée est de 0,023 ± 0,004 avec une variance de 0,040 (Lefèvre, 2003).

Les distances euclidiennes (DE) ou distances génétiques ont été calculées pour un total de 3570 dyades, c'est-à-dire pour 85 individus pris deux à deux. Globalement, la classification hiérarchique établie d'après les distances euclidiennes entre les 85 individus ne présente pas de regroupements en clusters. Les distances génétiques inter-individuelles sont homogènes ce qui traduit un flux génique important et donc un flux des animaux dans l'espace (Lefèvre, 2003).

Sur l'ensemble des dyades d'individus, 578 sont considérées comme issues de la dispersion :

- 383 dyades sont considérées comme fortement apparentées (DE < 4) et sont séparées par plus de 2 km, dont 242 dyades sont séparées par plus de 10 km.
- 195 dyades sont séparées par moins de 2 km mais sont très éloignées génétiquement (DE > 6)

Au total, 16,2 % de l'ensemble des dyades sont considérées comme issues de la dispersion, ce qui signifie que soit un seul individu soit les deux ont pu se disperser. Les distances séparant les individus vont de 4 à 30 km.

Considérant uniquement les 278 dyades d'individus fortement apparentés (DE < 4), un total de 214 dyades sont séparées par plus de 2 km. La fréquence de dispersion ainsi considérée est de 77%. Cette fréquence de dispersion n'est pas différente entre les 43 dyades mâle-mâle (MM) et les 235 dyades femelle-femelle (FF) : 33 dyades MM (= 77%) et 181 dyades FF (= 77%) sont séparées par plus de 2 km.

Afin de tester si les femelles se dispersent en plus grand nombre et/ou plus loin que les mâles, nous avons considéré uniquement les dyades d'individus fortement apparentés (DE < 4) et nous avons comparé entre elles les distances géographiques entre les individus pour les dyades MM et les dyades FF (Tableau VII). La proportion générale de dyades MM est de 11,4% (406 dyades sur 3570) et la proportion générale de dyades FF est de 43,1% (1540 sur 3570). Si la dispersion des individus est considérée comme homogène dans les différentes classes de distances (moins de 2 Km, entre 2 et 10 km, et plus de 10 km), alors les proportions attendues de dyades MM et de dyades FF devraient être les mêmes pour chaque classe de distance. Sur les 118 dyades séparées par moins de 2 km, 10 sont des mâles (8,5%) et 54 des femelles (45,8%). Pour les 141 dyades comprises entre 2 et 10 km de distance, 22 sont des mâles (15,6%) et 58 sont des femelles (41,1%). Pour les 242 dyades séparées par plus de 10 km, 11 sont des mâles (4,5%) et 123 sont des femelles (50,8%) (Tableau VII).

La proportion de dyades FF et MM situées à moins de 2 km de distance, c'est-à-dire considérées comme n'ayant pas dispersé, n'est pas différente de la proportion attendue. Par conséquent, les femelles ne semblent pas plus philopatriques que les mâles. De même la proportion de dyades FF et MM situées entre 2 et 10 km n'est pas différente de la proportion attendue.Il n'y a donc pas de différence de dispersion à petites distances inférieures à 10 km

entre mâles et femelles. En revanche, la proportion de dyades FF séparées par plus de 10 km par rapport à celle des dyades MM est plus élevée qu'attendu (test Khi² ; $p<0,05$). Nous pouvons en conclure que les femelles sont plus nombreuses que les mâles à se disperser sur de grandes distances supérieures à 10 km.

Ce phénomène de dispersion a pu être observé directement mais de manière anecdotique grâce au suivi des renards par radio-pistage et grâce à certains individus marqués retrouvés lors de la collecte de cadavres. Sur les 22 juvéniles et subadultes marqués avant la période de dispersion connue (de octobre à décembre), six ont été retrouvés à plus de 4 km de leur lieu de capture. Deux jeunes adultes de 1 à 2 ans ont également dispersés à plus de 2 km. Les distances minimales de dispersion pour ces huit individus vont de 2 à 12 km (Tableau VIII). Il est intéressant de noter que certains renards se sont déplacés en dehors de la période de dispersion généralement identifiée comme étant l'automne (octobre à décembre). Il apparaît donc que de tels déplacements ne sont pas strictement limités à cette période et peuvent se produire plus tôt (septembre) ou plus tard (janvier et février).

Tableau VII : Pourcentages réels et attendus de dyades mâles et de dyades femelles, fortement apparentées (DE < 4), par classes de distances géographiques.

	proportions attendues	proportions réelles		
		< 2 km	2 km > d < 10 km	> 10 km
% dyades mâle-mâle	11,4	8,5	15,6	4,5
% dyades femelle-femelle	43,1	45,8	41,1	50,8
Nombre total	3570	118	141	242
p (test Khi²)		ns	ns	**0,02**

Tableau VIII : Distances minimales de dispersion de huit individus marqués retrouvés morts ou localisés à plus de 2 km de leur zone de capture.

Individu	Sexe	Classe d'âge	Période	Distance parcourue (km)
Champagne	F	subadulte	octobre	4
Noisette	F	subadulte	janvier	10
Croquante	F	1 à 2 ans	novembre	12
Youkaïdi	M	1 à 2 ans	septembre	2
Caramel	M	subadulte	février	5
Pippin	M	subadulte	novembre	8
Marcel	M	subadulte	décembre	11
Bout'chou	M	subadulte	janvier	12

Après nous être intéressés aux caractéristiques démographiques de la population, d'après l'ensemble des individus collectés, marqués ou non, nous avons abordé les aspects de son organisation spatiale, d'après les individus capturés et marqués uniquement, en étudiant la taille et la stabilité de leurs domaines vitaux d'une part et les caractéristiques des groupes spatiaux d'autre part.

II. Superficie et stabilité des domaines vitaux saisonniers

A. Caractéristiques de la population marquée

Sur les 49 renards capturés et marqués, 14 étaient des mâles et 35 des femelles. Onze juvéniles (< 6 mois) et onze subadultes (de 6 à 9 mois) ont été capturés et marqués ainsi que 27 adultes sexuellement mâtures de plus de 10 mois (Tableau IX).

Le poids moyen au moment de la capture était de 6,1 ± 1,3 kg pour les adultes comparé à 5,0 ± 1,0 kg pour les subadultes (poids-ratio adulte/subadulte = 1,22). Concernant les adultes uniquement, le poids étaient plus élevé pour les mâles, faisant 7,1 ± 1,6 kg en moyenne, que pour les femelles faisant 5,8 ± 1,0 kg en moyenne (test Mann-Whitney, p = 0,03). Le poids-ratio mâle/femelle était de 1,23.

Le statut reproducteur de 16 femelles sur les 21 capturées et suivies par radio-pistage a pu être déterminé (Tableau X). Une femelle suivie est morte avant maturité sexuelle. Quatre femelles ont eu leur statut déterminé au moment de leur capture : une était non reproductrice, une était en fin de gestation et deux étaient allaitantes. Quatre femelles ont eu leur statut reproducteur déduit lors de leur suivi par radio-pistage et elles ont toutes été considérées comme reproductrices. Les huit autres ont eu leur statut reproducteur déterminé ou confirmé par autopsie : cinq avaient été reproductrices avant leur mort et les trois autres étaient non reproductrices. Par ailleurs, sept femelles ont pu avoir leur statut reproducteur déterminé sur deux années successives.

Tableau IX : Sex-ratio et âge-ratio des 49 renards capturés et marqués. Les renards, qui sont considérées sexuellement mâtures à partir du 11ème mois, sont classés dans la tranche d'âge 1 an.

Classe d'âge	**Sexe**		**Total**
	F	**M**	
juvénile (0-5 mois)	8	3	**11**
subadulte (6-10 mois)	7	4	**11**
1 an	6	3	**9**
2 à 5 ans	7	4	**11**
> 5 ans	7	0	**7**
Total	**35**	**14**	49

Tableau X: Statut reproducteur de 21 femelles capturées et/ou suivies par radio-pistage. En *italique* : femelle non reproductrice ; en **gras** : femelle reproductrice

Individu	Classe d'âge	Statut reproducteur		
		2001	2002	2003
Cosette	< 1 an		immature	
Anne	1 an	*non reproductrice*		
Maelle	1 an	*non reproductrice*	**gestante**	
Juliette	1 an		*non reproductrice*	**allaitante**
Mika	1 an		*non reproductrice*	**allaitante**
Zora	1 an			**allaitante**
Gisèle	1 an			inconnu
Friska	1-2 ans		inconnu	
Lisette	2 ans			**allaitante**
Raclette	2 ans	*non reproductrice*		
Fraise	2-3 ans			**gestante**
Gwen	2-3 ans	**allaitante**	**allaitante**	
Merise	3-5 ans	**allaitante**	**allaitante**	
Melasse	3-5 ans		**allaitante**	
Armelle	3-5 ans	inconnu		
Patoune	> 5 ans	**reproductrice**	*non reproductrice*	
Chataigne	> 5 ans	**allaitante**		
Jackie	> 5 ans	*non reproductrice*		
Prunelle	> 5 ans		**allaitante**	
Joséphine	> 5 ans		**reproductrice**	**gestante**
Plumeau	> 5 ans	inconnu		

Sur les 49 renards capturés et marqués, 37 individus étaient suffisamment âgés pour être équipés de colliers-émetteurs (26 femelles et 11 mâles). Cependant, sur les cinq individus équipés lors d'une étude antérieure à la nôtre, trois d'entre eux avaient disparus et seulement deux ont pu être suivis de nouveau. Sur les 32 individus équipés lors de notre étude, 21 n'ont pas pu être suivi pour diverses raisons : neuf sont morts, cinq ont disparu peu de temps après leur capture et quatre renards n'ont pu être localisés régulièrement en raison de problèmes de colliers-émetteurs.

Ainsi, le nombre de localisations réalisées par individu et par saison était extrêmement variable et était de 107 au maximum (Annexe 4). Seuls 16 individus (13 femelles et 3 mâles) ont pu être suivis suffisamment pour obtenir au moins 30 localisations par saison et pour estimer au moins un domaine vital saisonnier (Figure 18). Pour ces 16 individus, un total de 47 domaines vitaux saisonniers ont été estimés, allant de un à six par individu, avec une moyenne de 52 localisations par individu et par saison.

Nous avons regroupé ces individus selon leur classe d'âge (inférieure ou supérieure à 2 ans) et nous avons différencié les femelles reproductrices des non reproductrices afin de tester si un effet sexe, âge ou statut reproducteur jouait sur la taille et la stabilité des domaines vitaux saisonniers. A la capture, pour les 16 individus considérés, deux d'entre eux étaient des subadultes immatures, six adultes étaient âgés de 1 an et huit adultes avaient au moins 2 ans.

Concernant les 13 femelles, le statut reproducteur de 10 femelles mâtures a pu être déterminé : quatre étaient d'abord non reproductrices et deux d'entre elles sont devenues reproductrices l'année suivante. Un total de huit femelles ont donc été reproductrices. Toutes les femelles non reproductrices étaient âgées de 1 an. Toutes les femelles reproductrices étaient âgées d'au moins 2 ans, à l'exception d'une femelle de 1 an.

B. Superficie des domaines vitaux saisonniers

Les superficies moyennes des domaines vitaux saisonniers variaient plus ou moins selon la méthode d'estimation utilisée et étaient de 121 ± 117 ha, 87 ± 77 ha ou 109 ± 92 ha pour les méthodes MCP 100%, MCP 95% ou Kernel 95%, respectivement (Annexe 5). Les différences absolues de superficie étaient les plus faibles entre les deux méthodes MCP (33 ± 52 ha) et variaient peu de la méthode Kernel (40 ± 51 ha avec MCP 95% et 49 ± 63 ha avec MCP 100%) (Annexe 5).

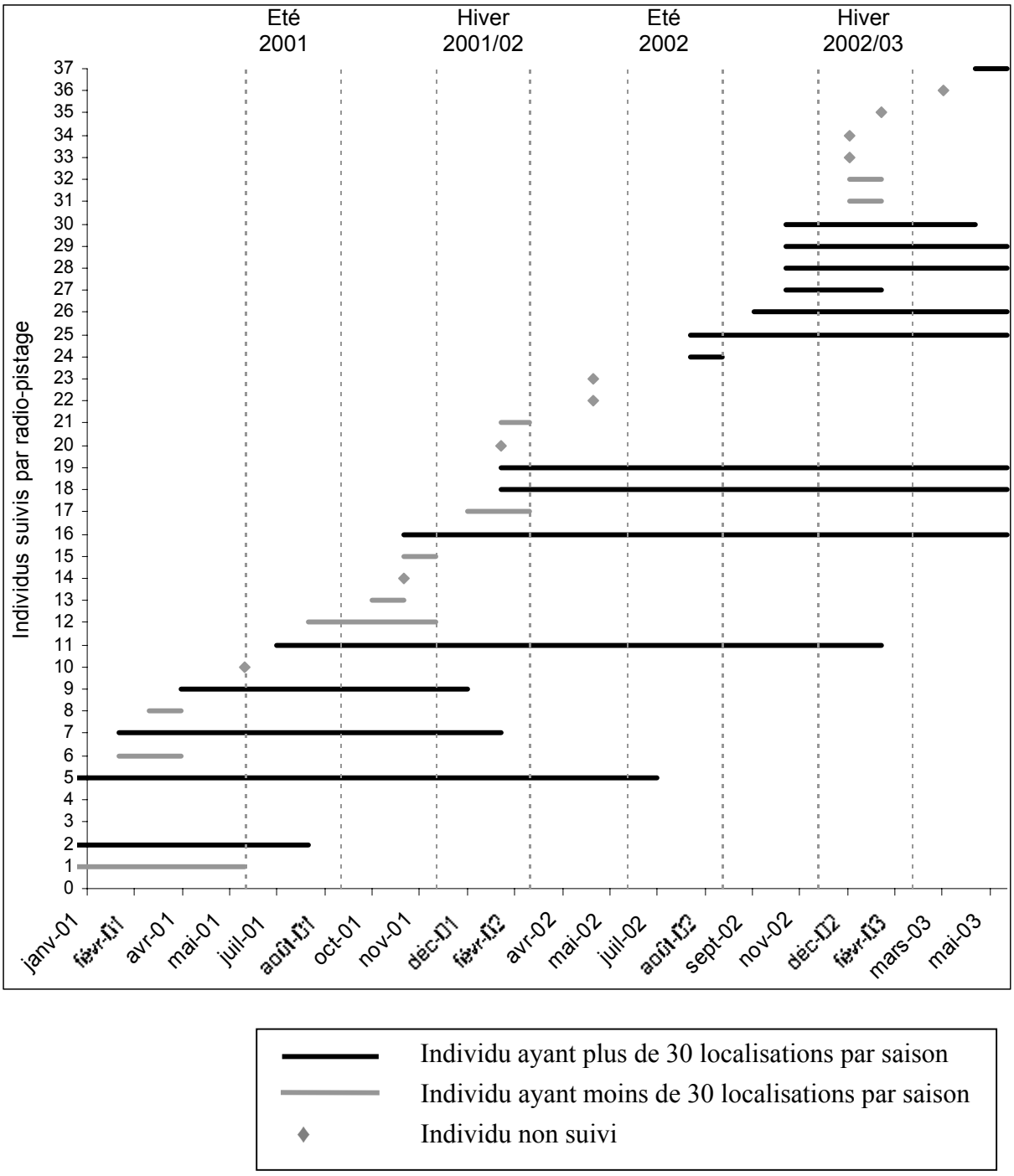


Figure 18 : Durée de suivi par radio-pistage de 37 individus à partir de leur date de capture, de janvier 2001 à juin 2003.

Cependant, seuls les résultats de la méthode Kernel sont présentés car elle est la plus sensible aux différences de comportement spatial et semble la plus appropriée pour révéler des variations de stabilité saisonnière des domaines (Dekker *et al.*, 2001; Boydston *et al.*, 2003).

Il n'y avait pas de corrélation entre la superficie des domaines et le nombre de localisations utilisées quelque soit la méthode (Kernel 95%: r = 0,14 avec P = 0,34 ; MCP 95%: r = 0,21 avec P = 0,16 ; MCP 100%: r = 0,18 avec P = 0,23), ce qui permet de comparer les domaines entre eux, même si le nombre de localisations à partir desquelles ils ont été estimés diffère.

Les superficies des 47 domaines vitaux estimés par Kernel variaient fortement de 14 à 414 ha selon les individus et les saisons (Tableau XI). Les domaines des mâles variaient de 26 à 414 ha avec une moyenne de 125 ha (n = 14) alors que pour les femelles, les domaines variaient de 19 à 360 ha, avec une moyenne de 101 ha (n = 33). Les domaines des femelles reproductrices variaient de 19 à 136 ha, avec une moyenne de 50 ha (n = 16), alors que ceux des non reproductrices variaient de 55 à 360 ha, avec une moyenne de 155 ha (n = 16).

Les superficies des domaines vitaux saisonniers variaient significativement selon les individus (ANOVA ; P < 0,01) sans différence entre mâles et femelles (ANOVA ; P > 0,05). Concernant les femelles mâtures, les femelles reproductrices ont montré une réduction de la taille de leur domaine au printemps, quand elles sont allaitantes, comparé à l'hiver (test de Wilcoxon ; P < 0,05). Ces femelles reproductrices avaient également un plus petit domaine que les non reproductrices tout au long de l'année, pour l'ensemble des saisons (test t ; P < 0,001 ; Figure 19), et ce, même sans tenir compte des domaines du printemps de façon à supprimer un effet de la lactation (test t; P < 0,001).

C. Stabilité saisonnière des domaines vitaux

Sur les 16 individus dont la superficie des domaines vitaux saisonniers a pu être estimée, seuls 10 ont été suivis sur au moins deux saisons successives. Un total de 27 indices de recouvrement entre deux domaines vitaux saisonniers successifs (I_{Ov}) ont pu être calculé (Tableau XII).

Cet indice de recouvrement I_{Ov} était significativement corrélé à la distance entre les centres de deux domaines vitaux saisonniers successifs (r = -0,76 ; P < 0,0001 ; Figure 20). Plus un indice était élevé et plus les distances entres les centres étaient courtes et inversement.

Tableau XI : Taille des domaines vitaux par individu et par saison, estimée par Kernel 95%, pour 16 renards suivis de juin 2001 à juin 2003.
R : femelle reproductrice : *NR* : femelle non reproductrice.

Individu	Sexe	Age (ans)	2001	2002				2003		Taille moyenne
			été	hiver	printemps	été	automne	hiver	printemps	
Armelle	F	> 2	51							51
Maelle	F	1	360 *NR*	262 *NR*						311
Anne	F	1	80 *NR*	126 *NR*						103
Merise	F	> 2	39 **R**	66 **R**	44 **R**					50
Gwen	F	> 2	36 **R**	21 **R**	19 **R**	27 **R**	51 **R**			30
Theo	M	> 2		299	62	144	414	191	84	199
Juliette	F	1			274 *NR*	55 *NR*	220 *NR*	208 *NR*	44 **R**	160
Rox	M	> 2			124	26	36	56	46	58
Mika	F	1				78 *NR*	153 *NR*	103 *NR*	41 **R**	94
Prunelle	F	> 2				63 **R**				63
Friska	F	1					181			181
Gisele	F	< 1					114	69		91
Youkaïdi	M	1					171	30	70	90
Josephine	F	> 2					136 **R**	48 **R**	53 **R**	79
Zora	F	< 1					114	96	51 **R**	87
Lisette	F	> 2							66 **R**	66

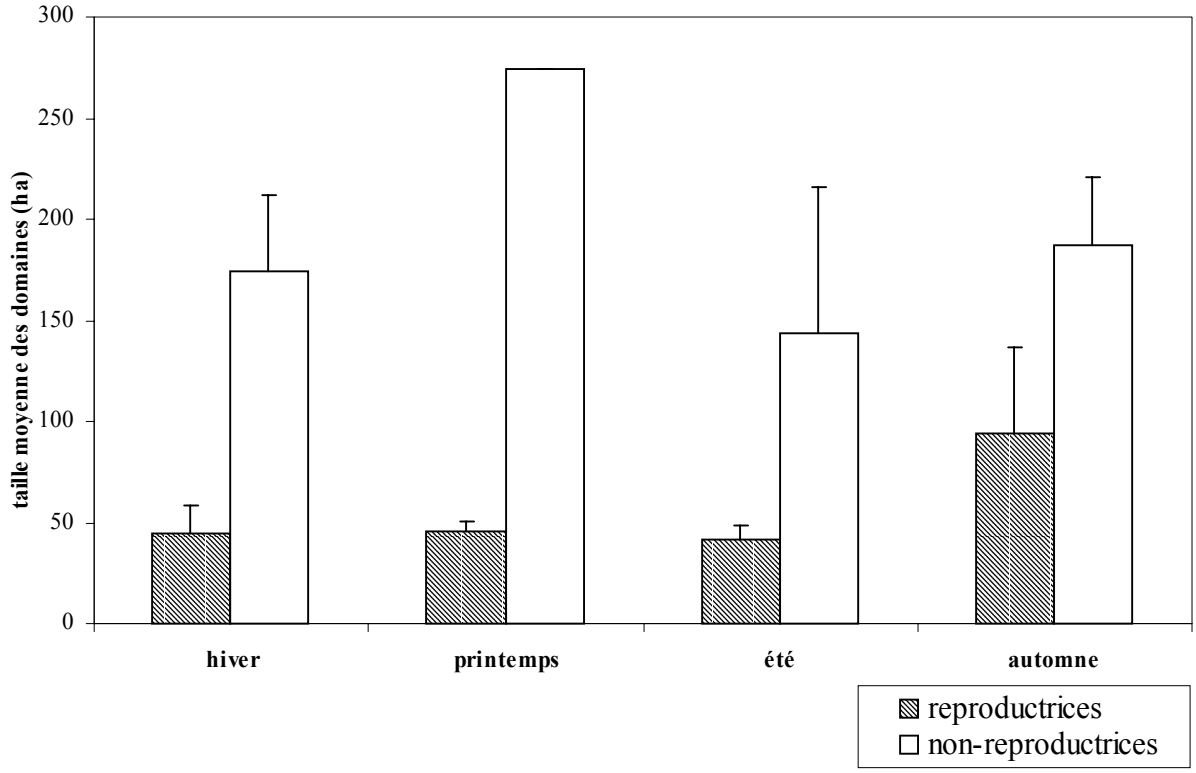


Figure 19: Taille moyenne des domaines vitaux saisonniers (kernel 95%) selon le statut reproducteur pour 10 femelles sexuellement mâtures suivies de juin 2001 à juin 2003.

Tableau XII : Indices de recouvrement entre deux domaines vitaux saisonniers successifs (I_{Ov}) estimés par Kernel 95% pour 10 renards suivis de décembre 2001 à juin 2003. **R** : femelle reproductrice : *NR* : femelle non reproductrice.

Individu	Sexe	Age (ans)	2002				2003	I_{Ov} moyen
			hiver-printemps	printemps-été	été-automne	automne-hiver	hiver-printemps	
Merise	F	> 2	0.62 **R**					0.62
Gwen	F	> 2	0.74 **R**	0.78 **R**	0.64 **R**			0.72
Theo	M	> 2	0.32	0.51	0.17	0.32	0.46	0.36
Juliette	F	1		0.27 *NR*	0.37 *NR*	0.72 *NR*	0.33 **R**	0.42
Rox	M	> 2		0.35	0.55	0.55	0.72	0.54
Mika	F	1			0.67 *NR*	0.75 *NR*	0.51 **R**	0.64
Gisèle	F	< 1				0.63		0.63
Youkaidi	M	1				0.30	0.45	0.38
Joséphine	F	> 2				0.43 **R**	0.69 **R**	0.56
Zora	F	< 1				0.74	0.57 **R**	0.66

Ainsi, l'indice de recouvrement peut être considéré comme un bon indicateur de la stabilité d'un domaine: un indice élevé, proche de 1, indique une grande stabilité alors qu'un faible indice, proche de 0, signifie un fort déplacement du domaine entre les saisons (Annexe 6).

L'indice I_{Ov} variait fortement de 0,17 à 0,78 selon les individus, avec une moyenne de 0,53. Pour les mâles, cet indice variait de 0,17 à 0,73 avec une moyenne de 0,43 (n = 11) alors que pour les femelles, il variait de 0,27 à 0,78 avec une moyenne de 0,59 (n = 16). Les femelles reproductrices avaient un indice variant de 0,33 à 0,78 avec une moyenne de 0,58 (n = 10) alors que l'indice des non reproductrices variait de 0,27 à 0,75 avec une moyenne de 0,58 (n = 7).

L'indice de recouvrement moyen ne variait pas en fonction des individus (test de Kruskall-Wallis, $P > 0,05$) mais les femelles avaient des domaines vitaux plus stables que les mâles (test de Mann-Whitney : $U = 39$; $P < 0,05$). Concernant les femelles mâtures, le statut reproducteur n'avait pas d'effet sur la stabilité de leurs domaines (test de Mann-Whitney: U = 24,5 ; $P > 0,05$).

L'indice de recouvrement entre deux domaines vitaux saisonniers successifs était significativement corrélé à la superficie du premier domaine considéré (r = -0.45; $P < 0.01$). Ainsi, plus un domaine était petit et plus il était stable sur la saison suivante. Nous avons donc comparé pour les 10 individus la superficie moyenne de leurs domaines vitaux saisonniers avec leur indice de recouvrement moyen : la corrélation est également significative (r = -0,75 ; $P < 0,01$; Figure 21). Ainsi, les renards ayant les plus petits domaines ont une grande stabilité saisonnière alors que ceux ayant de plus grands domaines montrent un déplacement important d'une saison à l'autre.

D. CONCLUSION

Les superficies moyennes des domaines vitaux saisonniers de 16 renards, estimés par la méthode Kernel, varient largement selon les individus, de 31 à 311 ha, avec une moyenne de 109 ha. Plus un domaine vital est petit et plus il est stable. La superficie des domaines vitaux n'est pas liée au sexe, cependant les femelles ont des domaines plus stables que ceux des mâles. Les femelles reproductrices, globalement âgées d'au moins 2 ans, ont de plus petits domaines (moyenne : 50 ha) que les non reproductrices (moyenne : 155 ha), toutes âgées de 1 an. Cependant, il n'y a pas de différence de stabilité des domaines entre femelles.

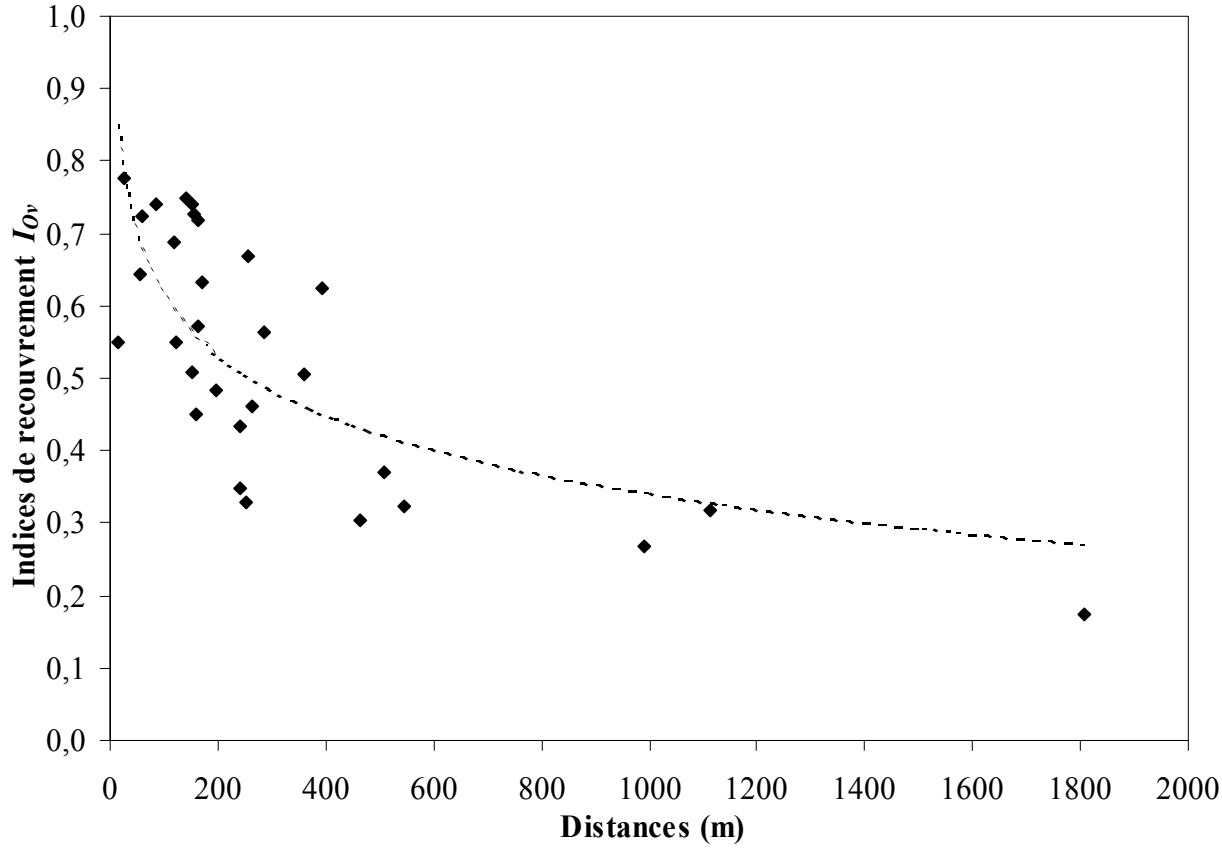


Figure 20 : Corrélation entre les indices de recouvrement entre deux domaines vitaux saisonniers successifs et les distances entre leurs deux centres arithmétiques, pour 10 renards suivis entre décembre 2001 et juin 2003.

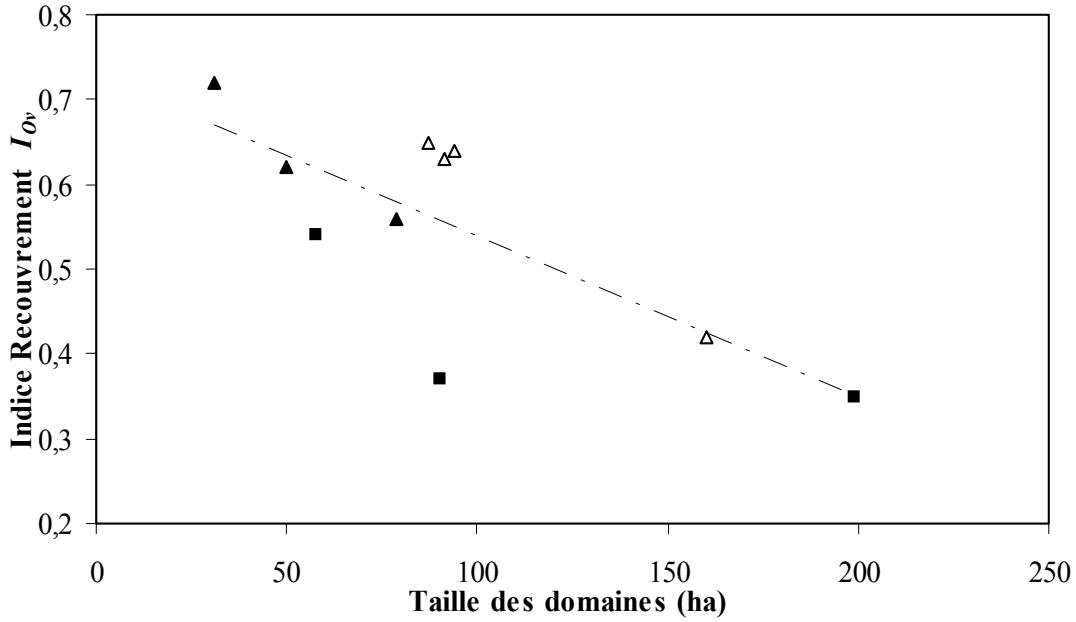


Figure 21 : Corrélation entre la superficie moyenne des domaines vitaux saisonniers (Kernel 95%) et leur indice moyen de recouvrement entre deux saisons successives, pour 10 renards suivis de décembre 2001 à juin 2003. ■ : mâles ; ▲ : femelles reproductrices ; Δ: femelles non reproductrices

III. Caractéristiques des groupes spatiaux

A. Recouvrement spatial entre les domaines vitaux

Sur l'ensemble des 37 renards équipés de colliers, un recouvrement spatial entre les domaines vitaux de 22 individus a pu être mis en évidence. En plus des 16 renards dont le domaine a pu être estimé à partir de 30 localisations, nous avons aussi pris en compte les recouvrements concernant six domaines estimés avec moins de 30 localisations. En effet, même si la taille des domaines n'était pas estimée avec fiabilité dans ce cas, cela permettait d'avoir une certaine connaissance de leur recouvrement avec d'autres domaines et donc de savoir à quel groupe spatial ces individus pouvaient appartenir. Par contre, nous n'avons pris en compte que les domaines des individus résidents, c'est-à-dire que les domaines provisoires des subadultes partis ensuite en dispersion ne sont pas présentés.

L'importance du recouvrement spatial variait fortement : de 1 à 100% pour le recouvrement par rapport au plus petit domaine, de 1 à 71% pour le recouvrement moyen et de 0 à 90% pour le nombre de localisations présentes dans la zone commune par rapport au plus grand domaine (Annexe 7). Pour les pourcentages de recouvrement supérieur à 5%, un test du Khi² a permis de tester si la répartition des points dans la surface commune était différente d'une répartition homogène des points dans tout le domaine. Sur un total de 240 recouvrements doubles (soit 2 fois 120 dyades d'individus ayant un recouvrement), 207 recouvrements sont supérieurs à 5 % dont 106 n'ont pas de différence significative, 66 ont un nombre de points plus élevé qu'attendu dans la zone commune et 35 ont un nombre de points moins élevé qu'attendu (Annexe 7).

Le recouvrement concernait un total 61 dyades d'individus. La moyenne de leur recouvrement, sur les différentes saisons où ils ont été suivis, est de 37 ± 27 % pour le recouvrement par rapport au plus petit domaine, de 26 ± 18 % pour le recouvrement moyen et de 16 ± 18 % pour le nombre de localisations présentes dans la zone commune par rapport au plus grand domaine. La moyenne de recouvrement entre les dyades d'individus montrait des différences plus ou moins importantes selon le sexe, le statut reproducteur des femelles et si

Tableau XIII : Moyennes des trois types de recouvrement calculé et nombre de dyades concernées, selon le sexe des individus et le statut reproducteur des femelles.

	n	% recouvrement / + petit domaine	% recouvrement moyen	% localisations / + grand domaine
Femelles	33	42	29	19
F reproductrices (même terrier)	1	75	69	80
F reproductrices (terrier différent)	3	23	17	6
F reproductrice – F non repro.	11	49	33	23
F non reproductrices	7	51	38	28
Mâles	2	20	15	6
Mâle - Femelle	26	33	23	13
M et F reproductrice	13	29	22	13
M et F non reproductrice	9	32	22	12

elles partageaient ou non le même terrier de reproduction (Tableau XIII). De manière général, le recouvrement spatial entre deux femelles était le cas le plus fréquent (il concerne 33 dyades sur 61) et le plus élevé, alors que le recouvrement entre deux mâles était rare (seulement 2 dyades) et était le plus faible. Concernant les femelles, l'importance du recouvrement est assez similaire entre femelles de même statut ou de statut reproducteur différent. En revanche, on note une différence importante dans le recouvrement spatial entre les domaines de femelles partageant ou non un même terrier. Le cas de recouvrement le plus fort concerne deux femelles reproductrices partageant le même terrier de reproduction au printemps (Mika et Zora) avec 80% des localisations dans leur surface commune. En revanche, les recouvrements des domaines entre femelles étaient les plus faibles pour trois dyades de femelles reproductrices ayant des terriers séparés, avec seulement une moyenne de 6% des localisations dans leur surface commune.

B. Taille et composition des groupes spatiaux :

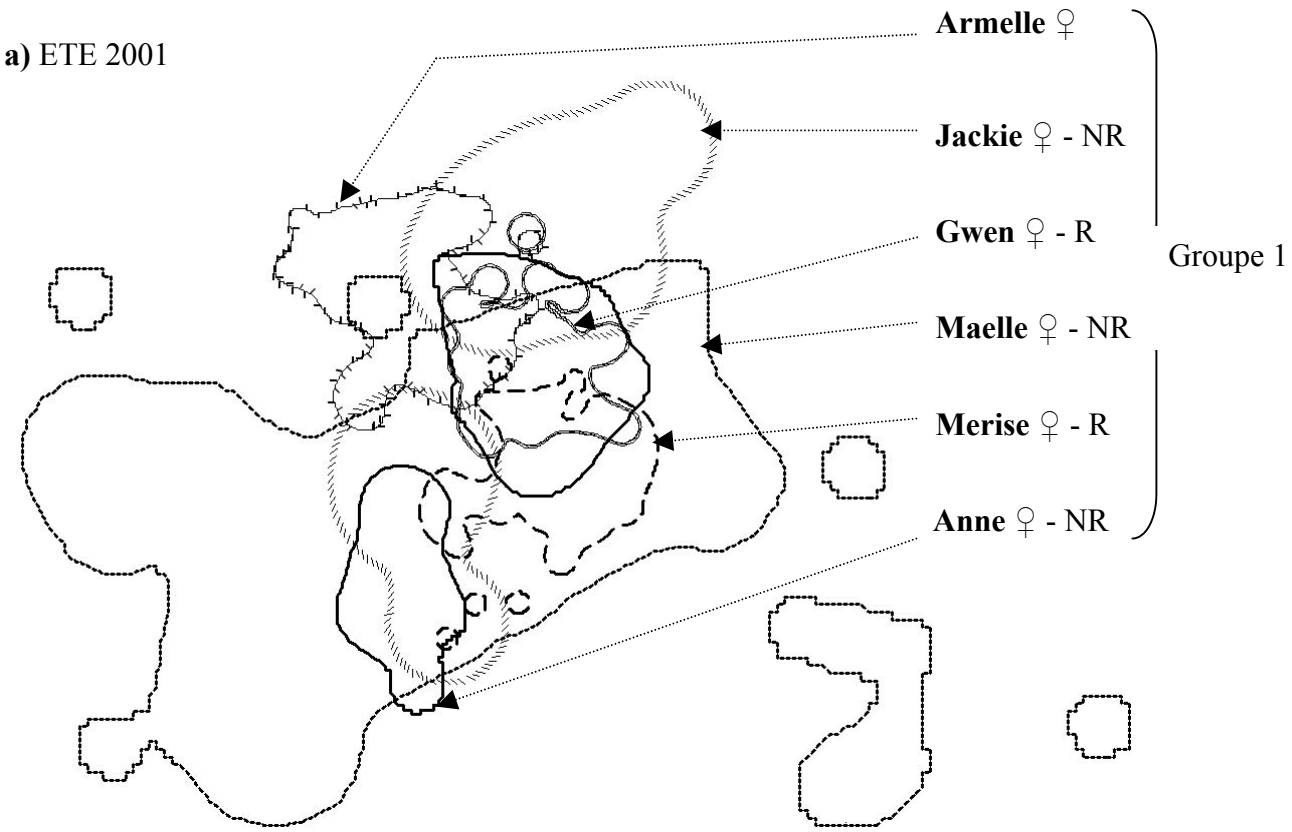
Sur la base d'un critère, défini à 30% minimum de recouvrement entre deux domaines par rapport au plus petit des deux (Poulle *et al.,* 1994), la présence de cinq groupes spatiaux a été mise en évidence à partir du recouvrement des domaines de 22 individus, au cours de huit saisons successives de suivi, de l'été 2001 au printemps 2003 (Figure 22). La moyenne du recouvrement spatial entre les domaines d'individus de même groupe était de 50 ± 24 % pour le recouvrement par rapport au plus petit domaine, de 35 ± 15 % pour le recouvrement moyen et de 23 ± 19 % pour le nombre de localisations présentes dans la zone commune par rapport au plus grand domaine.

La taille des cinq groupes suivis varie de deux à six individus. Ils sont composés essentiellement de femelles. En effet, seuls quatre mâles sur les 22 individus appartenant aux groupes ont pu être suivis. Mais le recouvrement entre les quatre mâles suivis était rare : seuls Théo et Youkaïdi ont partagé le même groupe sur trois saisons de suivi (Figure 22f, 22g et 22h), avec une moyenne de 39% de recouvrement par rapport au plus petit domaine et seulement 12% des localisations dans leur surface commune par rapport au plus grand domaine. Dans la plupart des cas, seul un mâle par groupe a été suivi (groupe 2 et 5, et groupe

1 à partir de l'automne 2002) et même parfois uniquement des femelles (groupe 1 jusqu'à l'été 2002 et groupe 3). Le recouvrement entre les femelles était très fréquent et les groupes pouvaient compter jusqu'à six femelles (groupe 1 en été 2001, Figure 22a).

Un maximum de trois femelles non reproductrices (Jackie, Anne, Maelle) ont été suivies simultanément dans le groupe 1 de six femelles, avec une 4ème femelle non reproductrice (Juliette) suivie peu après la disparition de l'une d'entre elles (Jackie) en hiver 2002 (Figure 22c). Dans tous les groupes suivis, les femelles non reproductrices étaient essentiellement des jeunes adultes de 1 an, exceptée une femelle âgée de plus de 5 ans, en fin de vie et en mauvaise condition physique (Jackie). Les groupes spatiaux pouvaient compter deux femelles reproductrices simultanément : Gwen et Merise qui avaient des terriers séparés pour le groupe 1 (Figure 22a et 22d), Mika et Zora qui partageaient le même terrier pour le groupe 3 (Figure 22h). Il est intéressant de noter que la femelle Juliette, qui appartenait au même groupe que la femelle Gwen quand elle était non reproductrice en 2002, s'est déplacé et que son domaine ne recouvrait plus aucun groupe connu lorsqu'elle est devenue reproductrice en 2003.

Afin de vérifier si un des mâles présents dans un groupe était reproducteur, nous avons eu l'opportunité de faire des analyses génétiques sur les 6 fœtus prélevés lors de l'autopsie de Joséphine. Cette femelle reproductrice du groupe 4 avait un fort recouvrement spatial avec Youkaïdi (moyenne de 67% par rapport au plus petit domaine), un mâle d'environ 2 ans, et un recouvrement plus faible avec Théo (moyenne de 34% par rapport au plus petit domaine), un mâle âgé de 3 à 5 ans. La classification hiérarchique selon les distances génétiques euclidiennes des six fœtus a mis en évidence que les six fœtus n'avaient pas un seul patrimoine génétique en commun et qu'ils devaient être issus de plusieurs lignées paternelles différentes (Figure 23). De plus, aucun des deux mâles présents dans le groupe de la mère Joséphine ne semblaient être un des pères (Gachot-Neveu, comm. pers.). Il est donc possible que la femelle Joséphine se soit accouplée avec plusieurs mâles et qui n'étaient pas les mêmes que les deux mâles appartenant au même groupe spatial qu'elle.



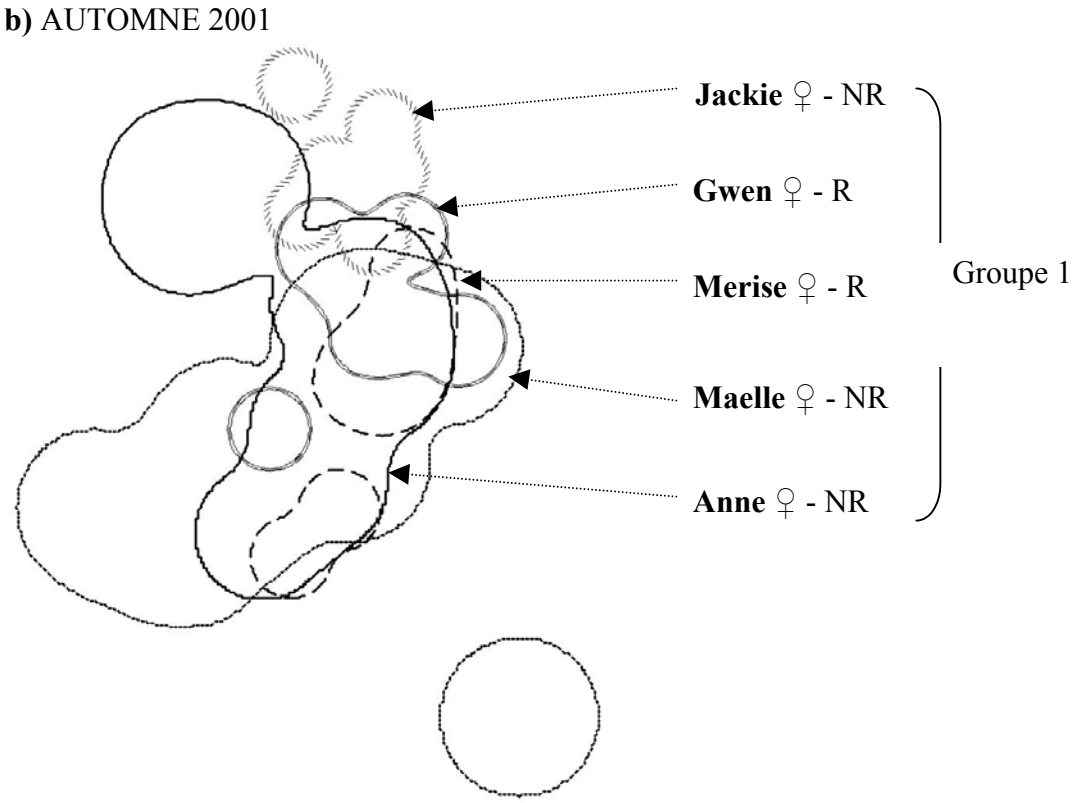
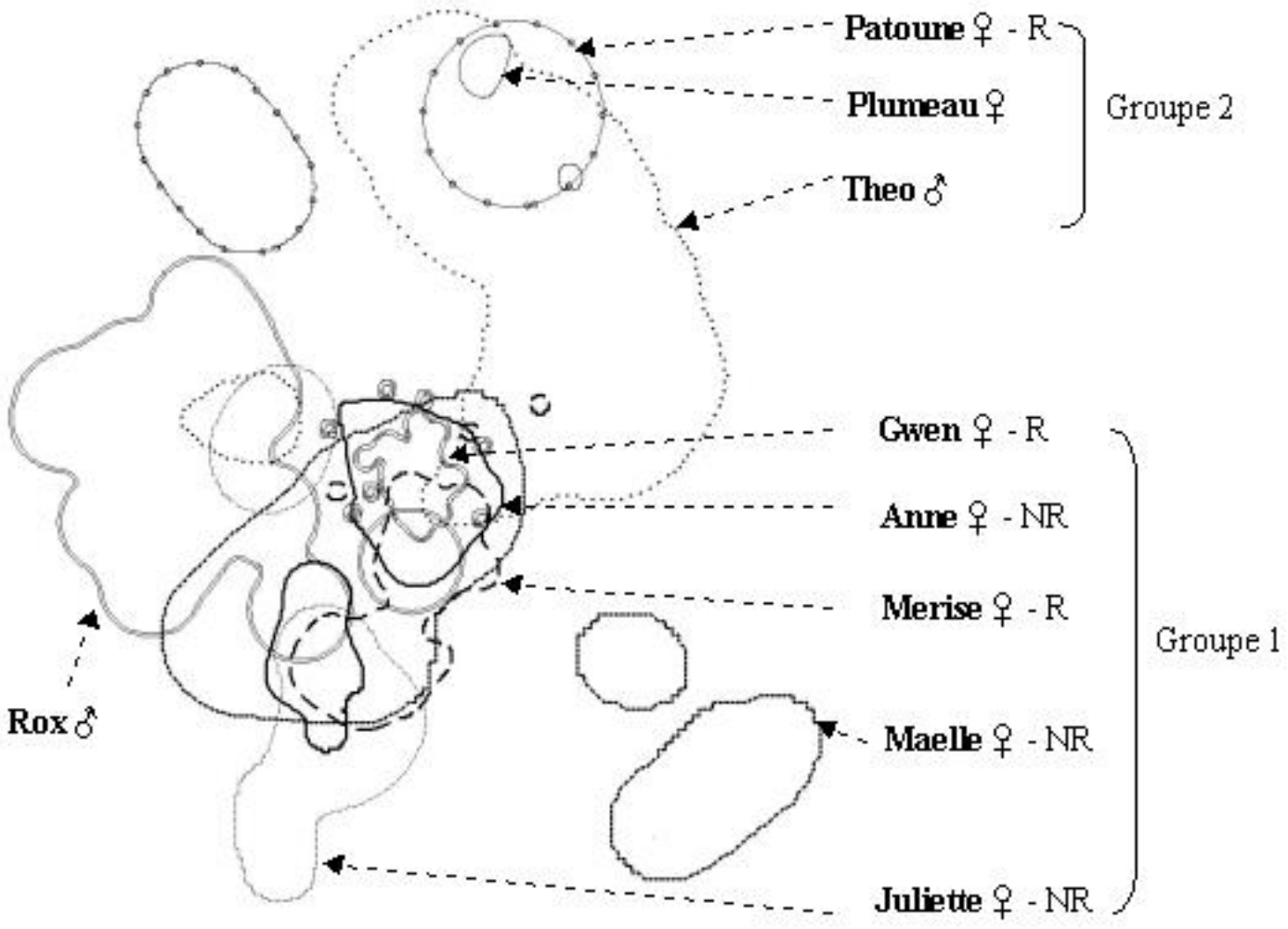


Figure 22: Suivi de cinq groupes spatiaux de l'été 2001 au printemps 2003.

c) HIVER 2001-2002



d) PRINTEMPS 2002

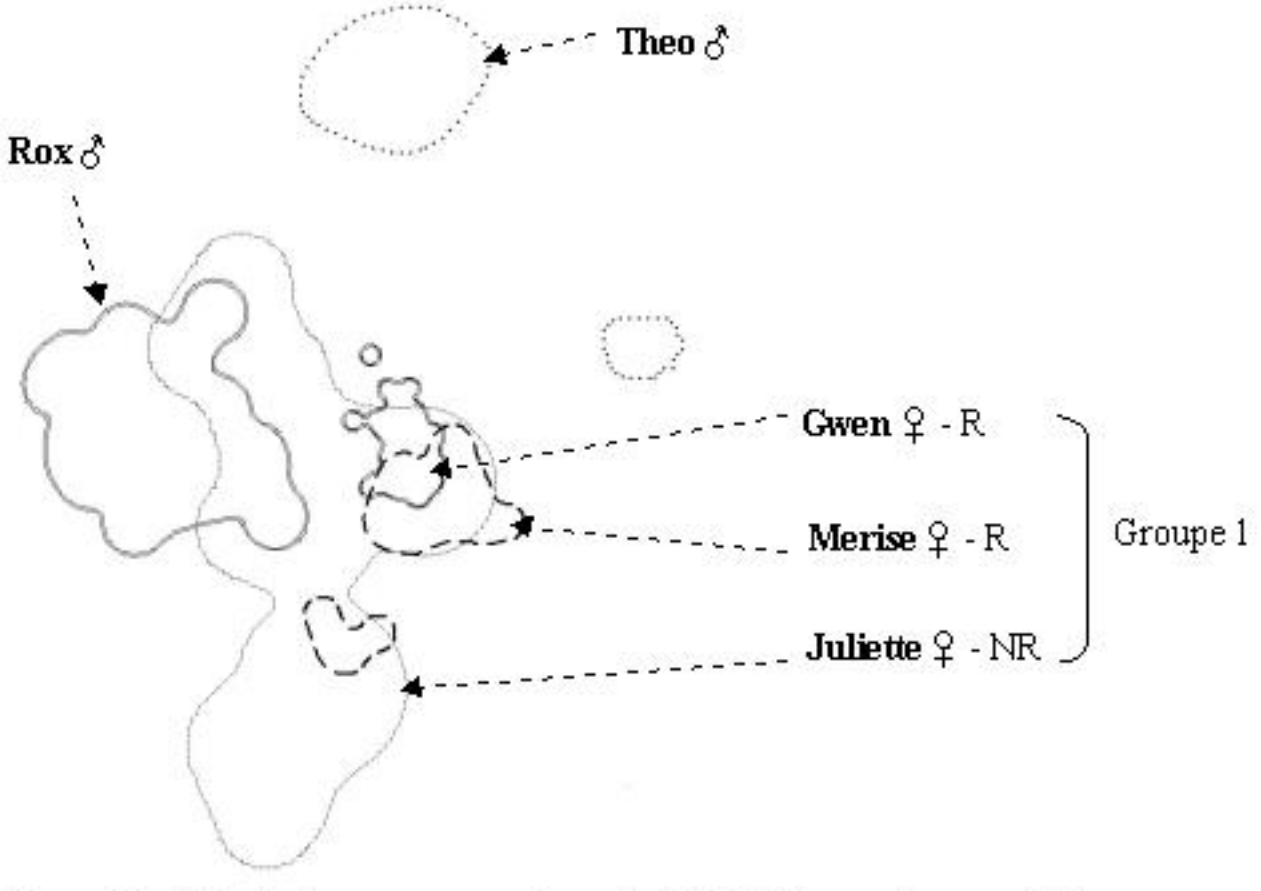


Figure 22: Suivi de cinq groupes spatiaux de l'été 2001 au printemps 2003.

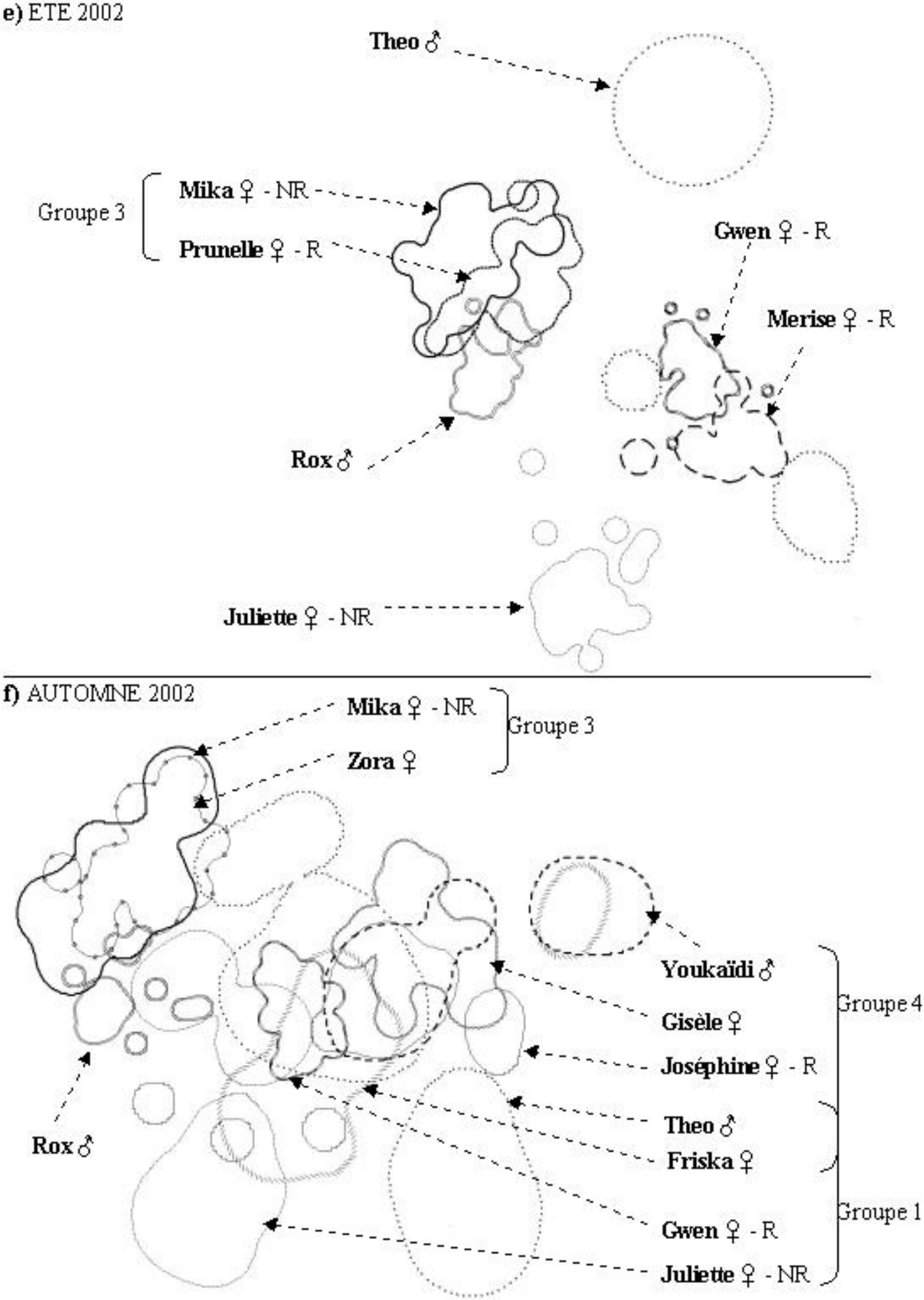


Figure 22: Suivi de cinq groupes spatiaux de l'été 2001 au printemps 2003.

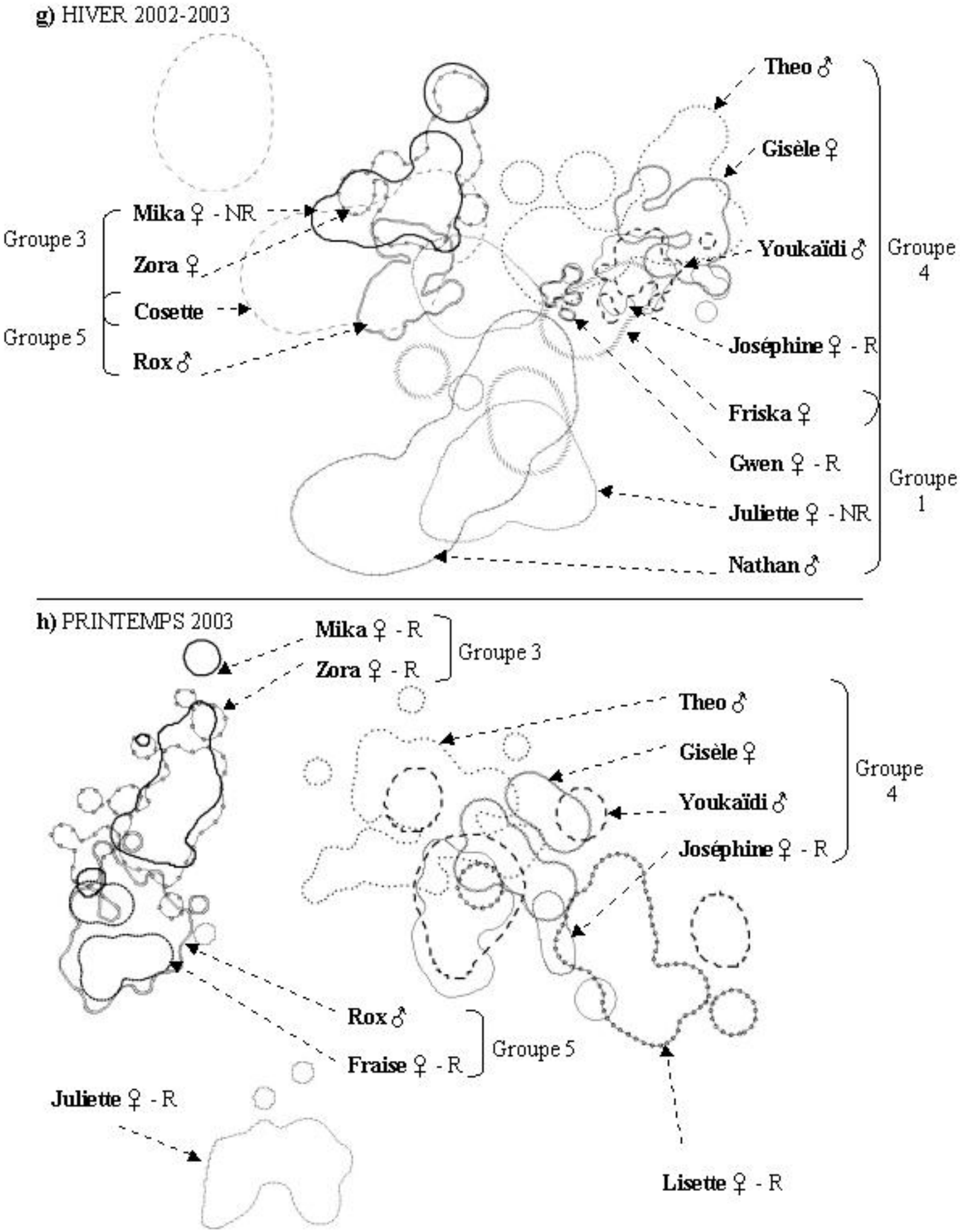


Figure 22: Suivi de cinq groupes spatiaux de l'été 2001 au printemps 2003.

En résumé, les groupes spatiaux pouvaient compter jusqu'à six individus avec un fort recouvrement entre leurs domaines (50% en moyenne et jusqu'à 100%). Ils sont composés essentiellement de femelles avec le plus souvent un seul mâle et rarement deux. Ces groupes pouvaient compter un nombre élevé de femelles non reproductrices (essentiellement des jeunes de 1 an) avec deux femelles reproductrices simultanément, partageant ou non un même terrier. Ces femelles semblent avoir la possibilité de se reproduire avec plusieurs mâles en dehors des mâles de leur groupe.

Cependant, il est important de noter que la taille et la composition des groupes spatiaux décrits ne correspondent qu'à une estimation minimale car le piégeage ne permettait pas de capturer tous les individus présents sur un même secteur. En effet, environ 70 % des renards observés sur les domaines des individus suivis étaient non marqués, comprenant également la possibilité d'observer plusieurs fois les mêmes individus. Ainsi, les effectifs des groupes étudiés sont certainement sous-estimés et doivent être considérées comme correspondant à des minimums.

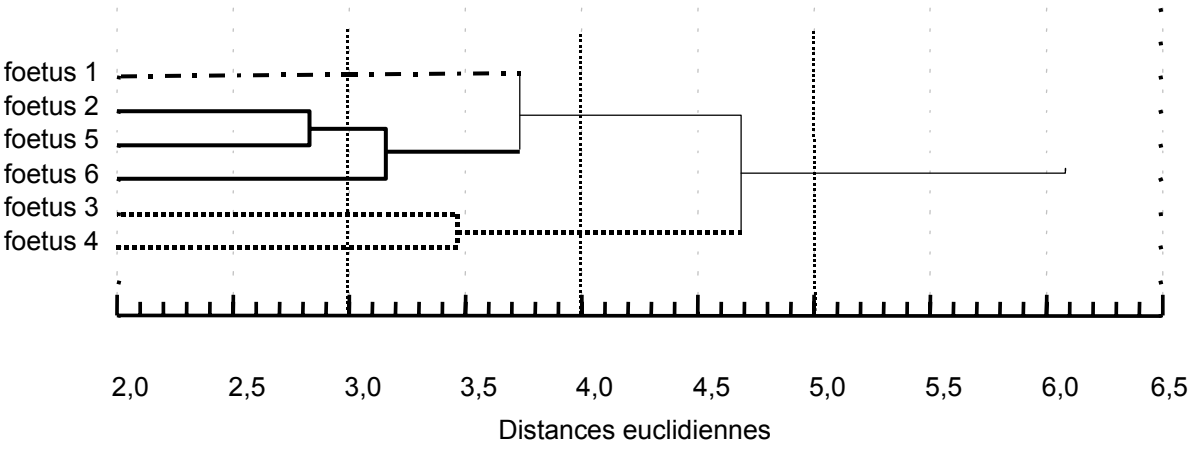


Figure 23 : Classification hiérarchique selon les distances génétiques euclidiennes des six fœtus de la femelle Joséphine: mise en évidence de lignées paternelles différentes

C. Degrés de parenté entre individus

L'ensemble des 56 individus prélevés dans le parc de Bel-Val, comprenant les renards marqués et les cadavres récoltés, ne sont pas regroupés en clusters dans la classification hiérarchique représentant les distances génétiques entre les 85 individus analysés (Annexe 8).

Un total de 46 individus sur les 49 renards marqués ont pu avoir leur degré de parenté estimé par analyse génétique. Sur les 22 individus appartenant aux différents groupes spatiaux, seule la femelle Gisèle n'a pas pu être incluse dans les analyses génétiques, l'extraction de son ADN ayant échoué. Sur les 1035 dyades d'individus possibles formées par les 46 individus pris deux à deux ((46*45)/2), 145 dyades (14 %) sont fortement apparentées (DE < 4) et 101 dyades (10%) sont très faiblement apparentées (DE > 6). Sur les 46 renards marqués, 14 d'entre eux, dont trois juvéniles et 11 adultes n'étaient strictement apparentés avec aucun individu.

Sur l'ensemble des dyades fortement apparentées, nous avons considéré uniquement les adultes et les subadultes phylopatriques susceptibles d'avoir un recouvrement spatial, afin d'éliminer les jeunes pouvant partir en dispersion et qui ne sont pas pris en compte dans la composition des groupes spatiaux.

Sur les 75 dyades d'adultes ou de subadultes phylopatriques ayant un fort apparentement, 15 dyades (= 20%) ont un recouvrement spatial entre elles et 7 (= 9%) seulement appartiennent à un même groupe spatial. Par conséquent, les individus fortement apparentés ont des domaines qui se recouvrent assez peu fréquemment. Sur les 15 dyades fortement apparentées et recouvrantes, sept dyades concernent deux femelles, huit concernent un mâle et une femelle, mais aucune ne correspond à deux mâles.

Sur l'ensemble des neuf individus ayant appartenu au groupe 1, au cours des huit saisons de suivi, seules deux femelles (Armelle et Maelle) avaient un fort apparentement entre elles, avec un recouvrement spatial de 33% par rapport au plus petit domaine (Annexe 9a). Les trois membres du groupe 2 ne présentaient aucun fort apparentement entre eux (Annexe 9b). En revanche, parmi les quatre femelles ayant appartenu au groupe 3, trois d'entres elles

étaient fortement apparentées, dont une est une adulte de 1 an et les deux autres des subadultes : Mika, Zora et Cosette (Annexe 9c). Ces femelles avaient aussi un fort recouvrement spatial par rapport au plus petit domaine : de 75% entre Mika et Zora, de 52% entre Mika et Cosette, et de 45% entre Cosette et Zora. Pour le groupe 4, dont quatre individus sur les cinq ont eu leur degré de parenté déterminé, seules deux femelles adultes (Friska et Joséphine) étaient fortement apparentées entre elles et avaient un recouvrement spatial de 36% par rapport au plus petit domaine (Annexe 9d). Sur les trois individus du groupe 5, un mâle et une femelle subadulte (Rox et Cosette) présentaient un fort apparentement, avec un fort recouvrement de 89% par rapport au plus petit domaine.

Sur les huit mâles adultes marqués et capturés dans le parc de Bel-Val, quatre d'entre eux étaient fortement apparentés mais ils appartenaient tous à des groupes spatiaux différents.

Ainsi, sur l'ensemble des individus composant les groupes spatiaux, on retrouve assez peu de cas d'individus fortement apparentés. En effet, sur les 56 dyades d'individus ayant un recouvrement spatial, seules 19% d'entre elles sont fortement apparentées et 9% sont mêmes très éloignées génétiquement. Cette proportion d'individus fortement apparentés partageant leur domaine est similaire au 14 % obtenue sur l'ensemble de la population des individus marqués (test du Khi², ddl = 1 ; ns). Ainsi, les individus apparentés n'ont pas tendance à se regrouper et à rester ensemble, ce qui s'explique par la forte dispersion de la population.

Par ailleurs, nous avons testé si le degré de parenté entre individus pouvait influer sur la tolérance spatiale, c'est-à-dire sur le degré de recouvrement entre les domaines. Sur l'ensemble des 56 dyades d'individus ayant un recouvrement spatial et dont les degrés de parenté ont été estimés, la corrélation était non significative entre leurs distances génétiques et leur recouvrement spatial, pour les trois critères considérés :

- pourcentage de recouvrement par rapport au plus petit domaine: $r = - 0,025$; $p=0,85$ (Figure 24)
- pourcentage de recouvrement moyen : $r = - 0,014$; $p = 0,94$
- pourcentage de localisations dans la surface commune : $r = 0,11$; $p = 0,38$

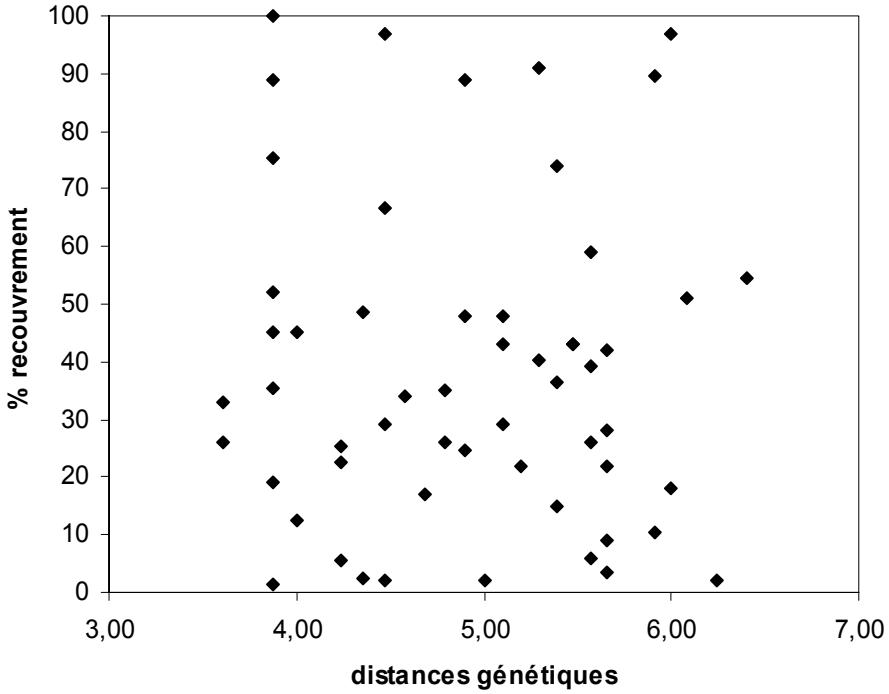

100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
0
% recouvrement
3,00
4,00
5,00
6,00
7,00
distances génétiques

Figure 24: Pourcentage de recouvrement spatial par rapport au plus petit domaine en fonction des distances génétiques euclidiennes pour 56 dyades d'individus (corrélation non significative).

D. Evolution spatio-temporelle des groupes spatiaux

Les cinq groupes spatiaux n'étaient pas stables car leur taille et leur composition ont évolué au cours des huit saisons successives de suivi, au niveau spatial et au niveau temporel (Figure 25).

1. Evolution des groupes au niveau spatial :

Les domaines vitaux saisonniers se déplaçant plus ou moins selon les individus, le recouvrement spatial entre deux domaines peut donc varier fortement au cours des saisons (Figure 26). Ce recouvrement est particulièrement variable pour les dyades d'individus comprenant Théo, Youkaïdi et Juliette, qui ont les indices moyens de recouvrement entre deux domaines vitaux saisonniers successifs (I_{Ov}) les plus faibles (Figure 26a et 26b). Par contre, les dyades comprenant des individus ayant un I_{Ov} moyen plus élevé et donc un domaine vital plus stable, ont également un recouvrement spatial beaucoup plus stable, ce qui est le cas pour les recouvrements entre deux femelles reproductrices (Figure 26c et 26d). Ce recouvrement est notamment très stable lorsque les deux femelles partagent le même terrier de reproduction (Figure 26d). Dans le cas de certains individus ayant un domaine se déplaçant fortement d'une saison à l'autre, leur appartenance à un groupe spatial peut ainsi changer. Par exemple, Théo qui est présent au sein du groupe 2 en hiver 2002, se retrouve dans le groupe 4 à partir de l'automne 2003 (Figure 25). Il arrive également qu'un domaine puisse chevaucher ceux de deux groupes contigus mais différents, ce qui est le cas de Théo et de Friska appartenant à la fois aux groupes 1 et 4 en automne 2002 et hiver 2003 (Figure 22f ; Figure 25), et celui de Cosette appartenant aux groupes 3 et 5 en hiver 2003 (Figure 22g ; Figure 25).

2. Evolution des groupes au niveau temporel

En raison de la mort ou de la disparition fréquente des individus suivis, des sessions de piégeage ont été régulièrement organisées pour capturer et suivre de nouveaux individus. Sur les 21 individus ayant appartenu aux cinq groupes spatiaux, sept renards n'ont pu être suivis que sur une seule saison, et seulement cinq ont été suivis sur une année entière. Par

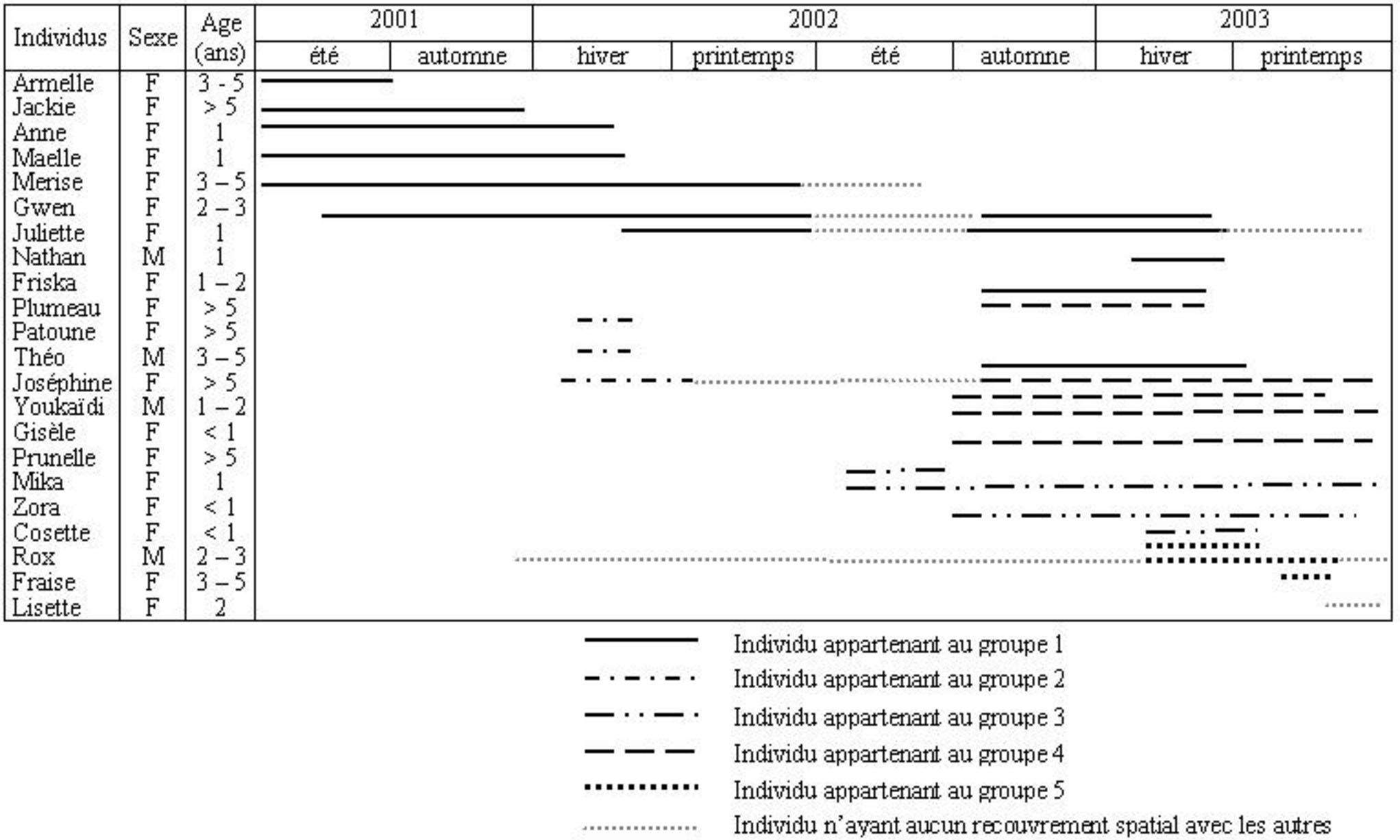
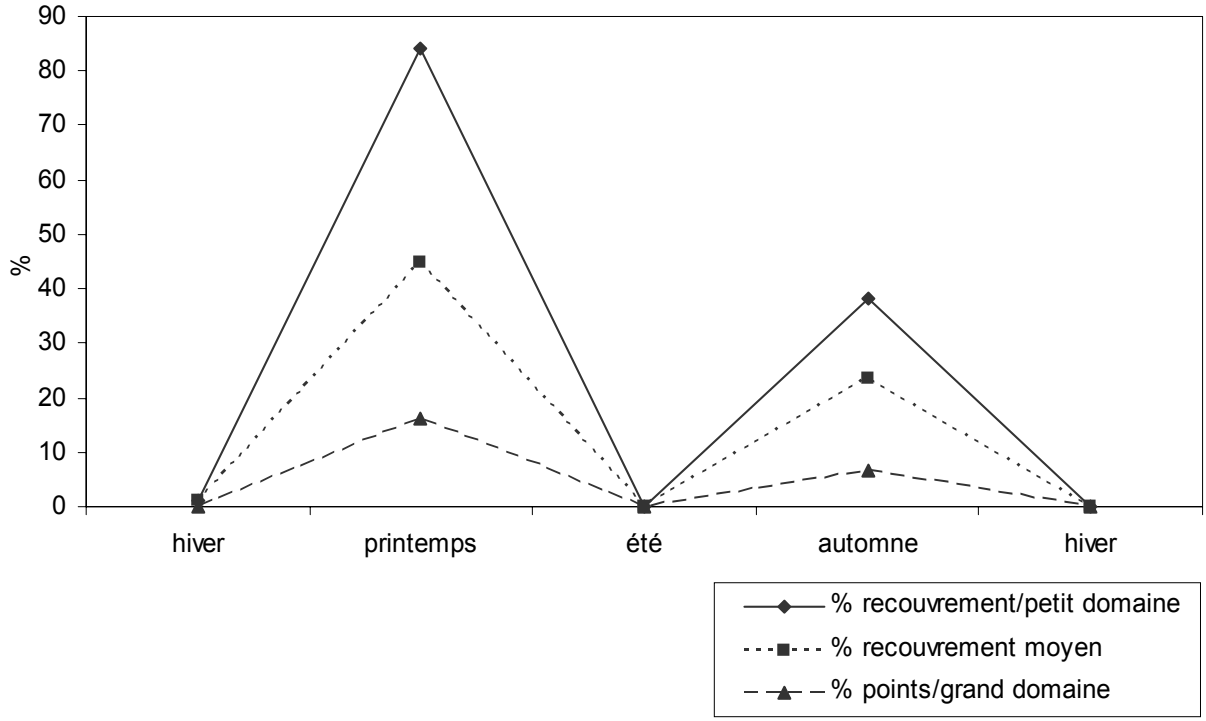
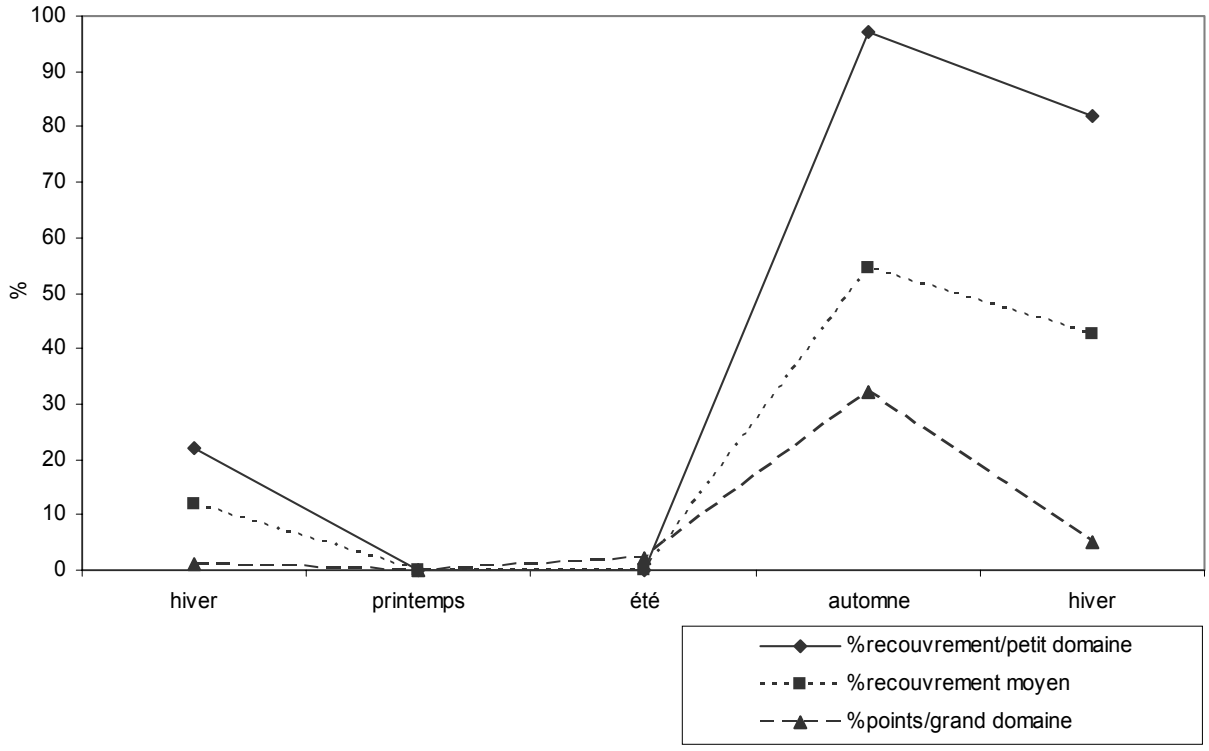


Figure 25 : Evolution en fonction des saisons de l'appartenance des 22 renards suivis aux cinq groupes spatiaux identifiés entre l'été 2001 et le printemps 2003.

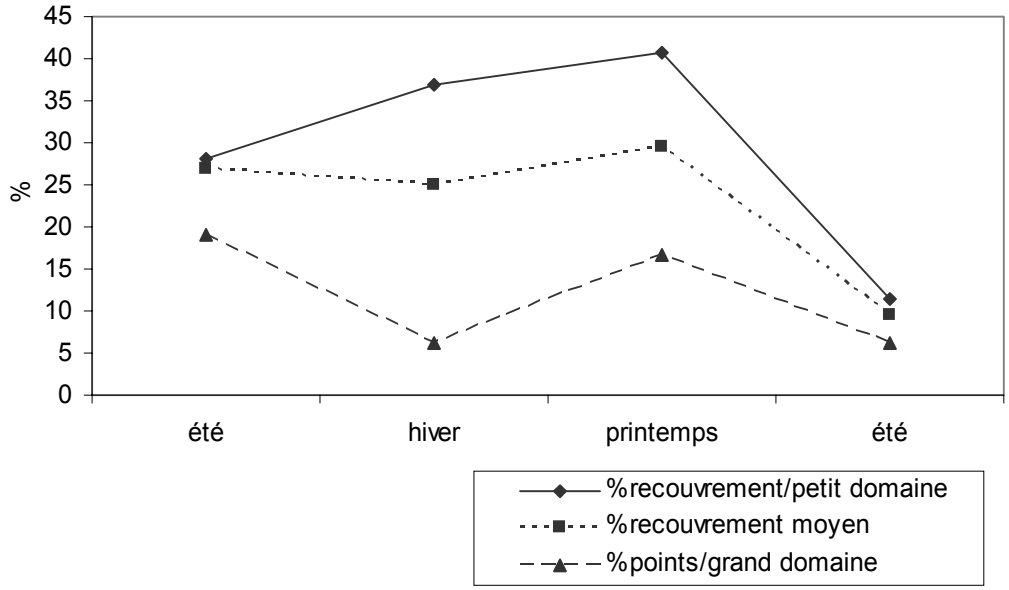
a) entre une femelle reproductrice (Gwen) et une femelle non reproductrice (Juliette)



b) entre un mâle (Théo) et une femelle reproductrice (Gwen)



c) entre deux femelles reproductrices (Gwen et Merise) ayant des terriers séparés



d) entre deux femelles reproductrices partageant le même terrier (Mika et Zora)

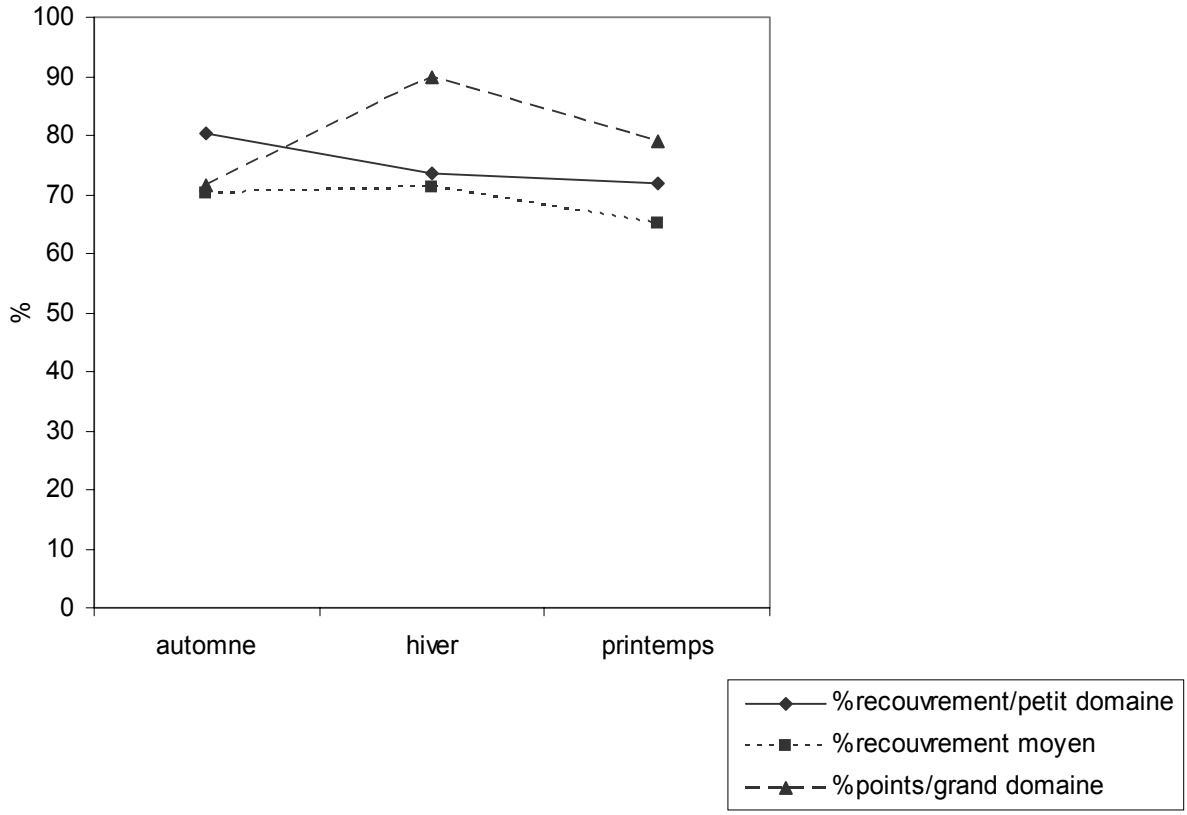


Figure 26 : Evolution du recouvrement spatial entre les domaines vitaux de deux individus au cours de leurs saisons de suivi, en fonction du sexe et du statut reproducteur des femelles.

conséquent, en fonction de la mortalité et des nouvelles captures réalisées, la taille et la composition d'un groupe pouvaient changer au fur et à mesure des saisons (Figure 25). Pour exemple, le groupe 1 ne contient plus qu'un seul individu en commun (Gwen) entre l'été 2001 et l'hiver 2002 /2003. De manière générale, un même groupe, composé des mêmes individus, était rarement suivi sur plus d'une saison.

E. Recouvrement des core area

Les *core area* des individus d'un même groupe étaient le plus souvent contiguës les unes aux autres et elles étaient un peu moins souvent recouvrantes. De plus, le recouvrement entre les *core area* était très variable selon les saisons, d'autant plus si le domaine montrait un fort déplacement entre les saisons. Cependant, même quand le domaine était stable d'une saison à l'autre, l'emplacement de la *core area* pouvait également changer.

Le recouvrement des *core area* concernait :

- soit une à deux femelles non reproductrices avec une femelle reproductrice : cas de Anne-Maelle-Gwen, Maelle-Merise, Anne-Juliette-Merise et Juliette-Gwen
- soit un mâle avec une femelle qui pouvait être reproductrice : cas de Théo-Gwen, Youkaidi-Joséphine, Rox-Cosette et Théo-Gisèle
- soit deux femelles non reproductrices partageant le même terrier : cas de Mika-Zora.

Cependant, le recouvrement des *core area* ne concernait jamais deux mâles ou deux femelles reproductrices ayant des terriers séparés.

La *core area* correspond généralement aux aires de repos et/ou aux aires de chasse les plus utilisées. Les différentes zones de partage des *core area* entre les individus suivis étaient principalement des zones de repos. Celle de Anne, Maelle, Gwen et Juliette correspondait à une des parcelles de régénération du parc de Bel-Val, qui est un secteur protégé des ongulés, riche en micro-rongeurs, ayant une végétation très dense susceptibles d'abriter de nombreux gîtes de repos. A une autre saison, les *core area* de Anne et Juliette se sont recouvertes au niveau d'un petit village et étaient centrées sur une grange, qui servait pour le repos et comme site de mise-bas. De même, les *core area* de Mika et Zora étaient recouvrantes sur une zone de terriers situés en forêt où elles se sont reproduites ensemble.

F. Conclusion

Des groupes spatiaux de taille importante, comprenant au moins six individus, présents sur cinq secteurs contigus, ont été mis en évidence. Il s'agit de groupes instables, dont la taille et la composition évoluent au cours des saisons.

Ces groupes pouvaient compter jusqu'à six femelles, dont au moins trois non reproductrices et deux reproductrices simultanément partageant ou non un même terrier, avec rarement plus de un mâle suivi par groupe. Il est également apparu que, pendant une même saison de reproduction, une femelle pouvait se reproduire avec plusieurs mâles (paternité multiple) et qui peuvent être différents de ceux partageant déjà son domaine.

Les groupes spatiaux sont composés majoritairement d'individus faiblement apparentés. Seuls 20% des individus ayant un recouvrement spatial étaient fortement apparentés. L'importance du recouvrement ne dépendait pas du degré de parenté, mais semblait plutôt dépendre du sexe des individus et du fait que les femelles partagent ou non un même terrier.

Le partage des core area sur une même aire de repos était assez fréquent et était possible entre deux ou trois femelles ou entre un mâle et une femelle.

IV. Estimation des relations inter-individuelles

A. Tolérance spatiale

1. Fréquence de la proximité spatio-temporelle entre individus

Pour 25 dyades d'individus appartenant au même groupe spatial et montrant le recouvrement spatial le plus important, nous avons déterminé le nombre de localisations pour les quelles ces individus étaient localisés à moins de 100m l'un de l'autre par rapport à l'ensemble de leur localisations communes faites dans la même tranche horaire. Ces proportions ont été mises en parallèle avec les degrés de parenté entre les individus (Tableau XIV).

Cette proportion de distances à moins de 100m entre deux individus est variable – de 0 à 0,28 – selon les dyades d'individus et selon les saisons. Les proportions élevées de distances à moins de 100m (>25%) entre Mika et Zora sur l'hiver et le printemps 2003 portent sur un grand nombre de localisations communes (39 et 93 points respectivement). Nous pouvons donc en déduire qu'il existe une proximité spatiale relativement importante entre ces deux femelles fortement apparentées et qui semblaient toutes deux reproductrices en 2003, partageant un même terrier.

Excepté pour ces deux femelles, la proportion de distances à moins de 100 m était globalement faible (< 15%) et était le plus souvent proche de 0 pour la plupart des dyades concernées, avec une moyenne générale de 4%. Nous pouvons en conclure que la proximité spatio-temporelle était rare entre les individus de mêmes groupes spatiaux.

Les proportions de distances à moins de 100m ne semblaient pas dépendre du degré de parenté entre les individus. Sur les trois cas d'individus fortement apparentés (DE < 4) pour lesquels la proximité spatio-temporelle a été estimée, seules les femelles Mika et Zora étaient fréquemment proches l'une de l'autre, les deux autres cas, concernant un mâle et une femelle (Rox-Cosette) et deux femelles (Friska-Joséphine), n'ont jamais été localisé à proximité l'un de l'autre (Tableau XIV). Par ailleurs, parmi les individus faiblement apparentés (DE > 4), la fréquence de leur proximité était variable et pouvait aller de 0 jusqu'à 16% des localisations.

Tableau XIV : Proportion du nombre de localisations entre deux individus de même groupe distantes de moins de 100m par rapport au nombre total de leurs localisations situées dans la même tranche horaire, et leurs degrés de parenté (DE) correspondant.

	2001		2002				2003		moyenne	DE
	été	automne	hiver	printemps	été	automne	hiver	printemps		
Anne - Armelle	0								0,00	>4 et <6
Gwen - Jackie	0								0,00	>4 et <6
Anne - Jackie	0,08	0							0,04	>6
Gwen - Anne	0,08	0	0,07						0,05	>4 et <6
Merise - Maelle	0,04	0	0,09						0,04	>6
Anne - Maelle	0,04	0	0						0,01	>4 et <6
Anne - Merise	0,01	0,13	0						0,05	>6
Gwen - Maelle	0,05	0	0						0,16	>4 et <6
Gwen - Merise	0	0	0	0,06	0				0,01	>4 et <6
Merise - Juliette			0	0,13					0,07	>4 et <6
Gwen - Juliette				0,09	0	0			0,03	>4 et <6
Mika - Prunelle					0,06				0,06	>4 et <6
Rox - Prunelle					0,04				0,04	>4 et <6
Gwen - Friska						0			0,00	>4 et <6
Friska - Juliette						0	0,15		0,08	>4 et <6
Friska - Joséphine						0	0		0,00	<4
Gwen - Théo						0	0,04		0,02	>4 et <6
Mika - Zora						0,08	**0,28**	**0,27**	0,21	<4
Joséphine - Youkaïdi						0,07	0,12	0,14	0,11	>4 et <6
Théo - Joséphine						0	0	0	0,00	>4 et <6
Théo - Youkaïdi						0	0	0	0,00	>4 et <6
Joséphine - Gisèle						0,04	0	0	0,01	?
Youkaïdi - Gisèle						0,03	0	0,07	0,04	?
Théo - Gisèle						0	0,05	0	0,02	?
Rox - Cosette							0		0,00	<4

2. Fréquence de la proximité spatio-temporelle entre deux femelles au cours de 24h de suivi :

a) Suivi de Mika et Prunelle

En été 2002, Mika et Prunelle avaient un maximum de recouvrement spatial de 49%, avec un minimum de 46% de localisations dans leur surface commune.

Lors de leur suivi du 28 août 2002, un total de 35 localisations simultanées réparties sur les 24 h du suivi ont pu être réalisées. Les femelles n'ont été localisées que deux fois à moins de 100m l'une de l'autre, une fois à 12h45 et la seconde à 21h45 (Figure 27). La fréquence de leur proximité était donc de 6%. A chaque fois, les deux femelles étaient en activité et leur proximité n'a duré que quelques minutes.

Leur probabilité de rencontre n'aura été que de deux fois en 24h.

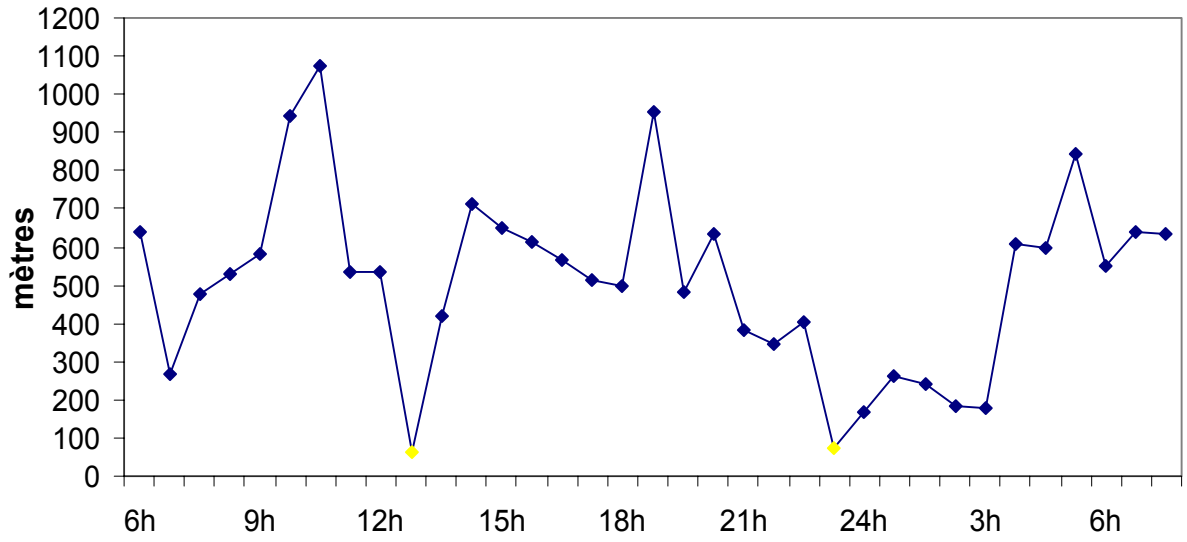


Figure 27: Distances entre les femelles Mika et Prunelle au cours des 24h du suivi de leurs déplacements, le 28 août 2002.

b) Suivis de Mika et Zora

Au printemps 2003, Mika et Zora avaient un maximum de recouvrement spatial de 72%, avec un minimum de 79% de localisations dans leur surface commune. Ces deux femelles fortement apparentées étaient alors reproductrices et partageaient le même terrier.

- ***En période d'allaitement***

Lors de leur suivi du 1er mai 2003, un total de 39 localisations simultanées réparties sur les 24 h du suivi ont pu être réalisées. Les femelles ont été localisées 11 fois à moins de 100m l'une de l'autre, dans les environs du terrier: 4 fois d'affilée au repos pendant 1h20 entre 14h et 15h20, puis une autre fois au repos à 17h00, deux fois en activité entre 20h30 et 20h45 et une fois à 1h15 pendant quelques minutes, et enfin, trois fois d'affilée en activité pendant 1 h entre 4h20 et 5h20 (Figure 28a). La fréquence de leur proximité était de 28% et sa durée cumulée était d'environ 2h45.

- ***Après la période d'allaitement***

Lors de leur suivi du 27 juin 2003, un total de 48 localisations simultanées réparties sur les 24 h du suivi ont pu être réalisées. Les femelles ont été localisées 3 fois à moins de 100m l'une de l'autre, à 22h50, 1h00 et 5h30 (Figure 28b). A chaque fois, les deux femelles étaient en activité et leur proximité n'a duré que quelques minutes. La fréquence de leur proximité était de 6%.

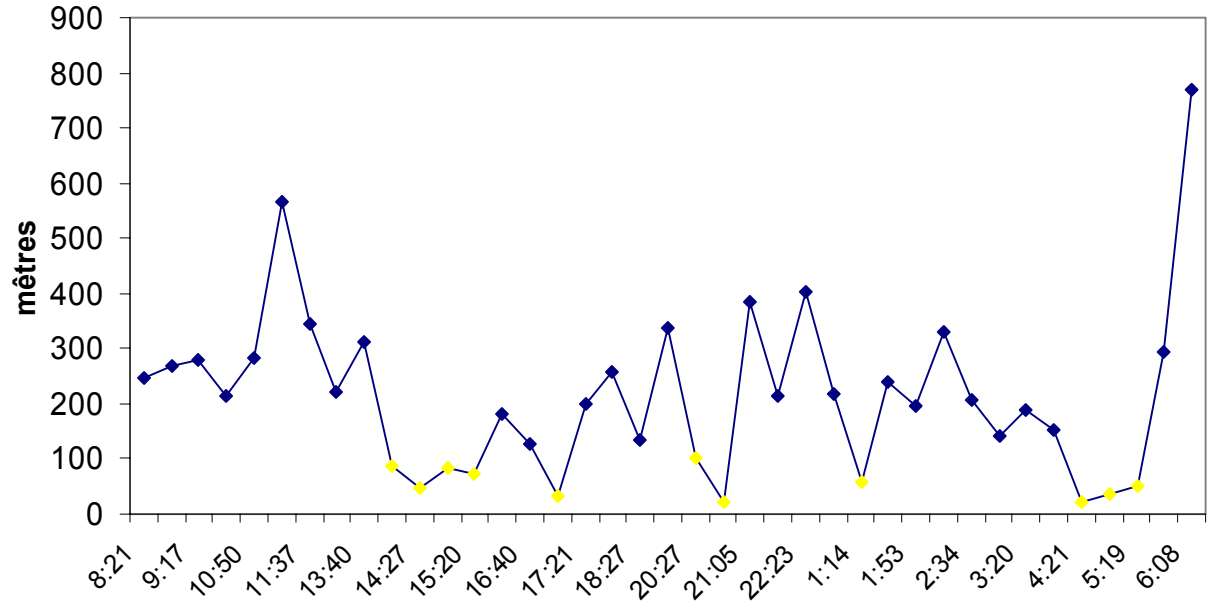
- ***Analyse comparative***

La fréquence de la proximité, assimilée à une probabilité de rencontres, entre Mika et Zora a varié entre ces deux périodes : elle était significativement plus élevée en période d'allaitement qu'après l'allaitement (test du Khi², $p<0,01$).

Leur probabilité de rencontre (11 fois en 24h) en période d'allaitement était supérieure à une probabilité liée à une répartition aléatoire des localisations sur 24h ($p<0,001$ pour 100 tests du khi² réalisées sur 100 tirages aléatoires des localisations suivant une loi uniforme).

En revanche, leur probabilité de rencontre (3 fois en 24h) après l'allaitement n'était pas différente d'une probabilité liée à une répartition aléatoire des localisations sur 24h ($p=0,14$ pour 100 tests du khi²).

a)



b)

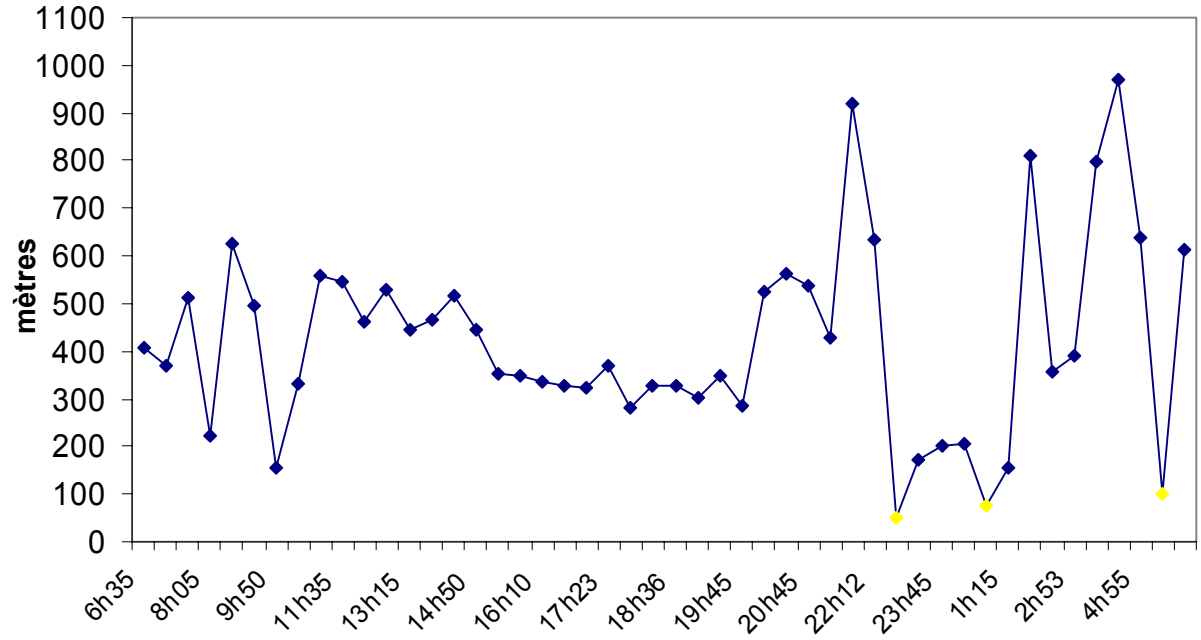


Figure 28: Distances entre les deux femelles Mika et Zora au cours des 24h du suivi de leurs déplacements :
a) en période d'allaitement, le 1er mai 2003.
b) après la période d'allaitement, le 27 juin 2003.

B. Interactions sociales

Sur un total de 971 observations de renards faites entre novembre 2000 et juin 2003, 84 d'entre elles concernaient plusieurs adultes observés ensemble à moins de 100m l'un de l'autre, ce qui correspond à 8,7% des observations. La plus grande majorité d'entre elles concernaient deux adultes observés ensemble à moins de 100m l'un de l'autre et seulement quatre observations ont été faites avec trois adultes ensemble. Le nombre total d'observations était variable selon les saisons, de même que la proportion d'observations de deux adultes (Figure 29). Cette proportion était la plus élevée en hiver (11,4%) par rapport à celle de l'automne (8,9%), du printemps (6,5%) et de l'été (4,8%) où elle était la plus faible.

Le nombre d'observations de deux adultes ensemble, ayant ou non une activité synchronisée ou une interaction, a varié selon les saisons. Il était le plus important en hiver où le nombre d'observations totales réalisées étaient aussi le plus élevé (Figure 30). Cependant, la proportion de deux adultes observés ensemble a peu varié peu d'une saison à l'autre. Aucune interaction sociale n'a pu être observée en été alors que des activités synchronisées ont été observées régulièrement toute l'année.

Sur les 84 observations de deux adultes ensemble, 76 ont pu être décrites (Figure 31):

- pour 39 cas (51% des observations), les individus menaient des activités indépendantes et semblaient s'ignorer
- pour 30 cas (39%), les deux individus étaient en activité synchronisée
- et pour 7 observations seulement (9%), les individus avaient une interaction sociale.

Pour les 30 observations d'activités synchronisées, huit concernaient le repos, trois concernaient la chasse ou la recherche de nourriture et pour 19 observations, les individus se déplaçaient ensemble dans la même direction.

Sur les sept cas d'interaction observés, quatre concernaient des interactions non agressives, une était une interaction agressive avec cris, une concernait un accouplement et une autre était une interaction avec jeu entre les deux individus.

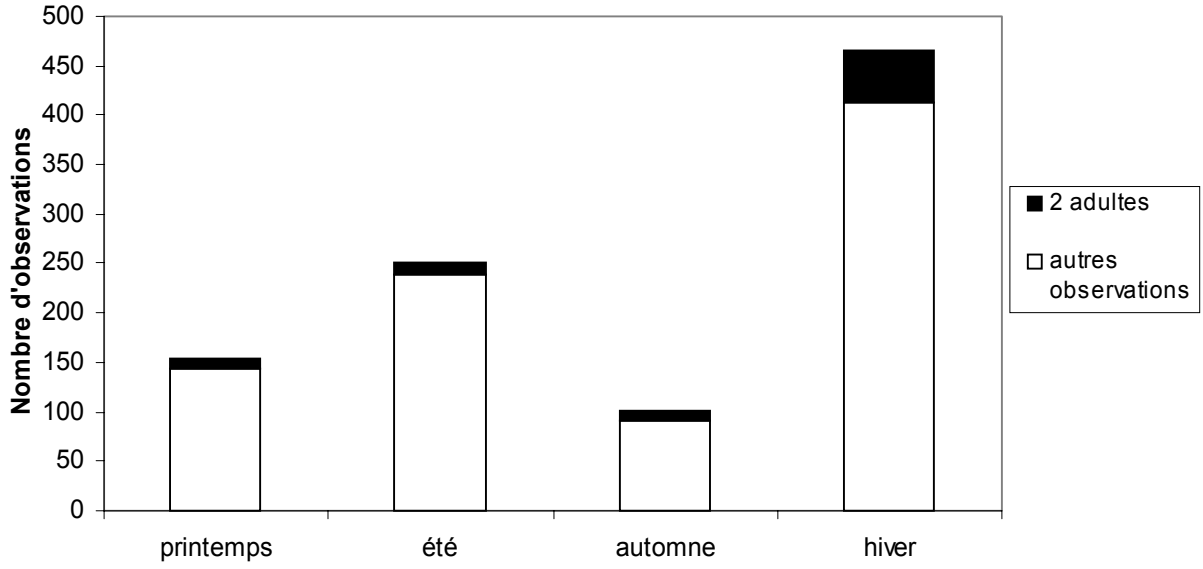


Figure 29 : Nombre d'observations directes de deux renards adultes ensemble par rapport à toutes les autres observations de renards réalisées par saison entre novembre 2000 et juin 2003.

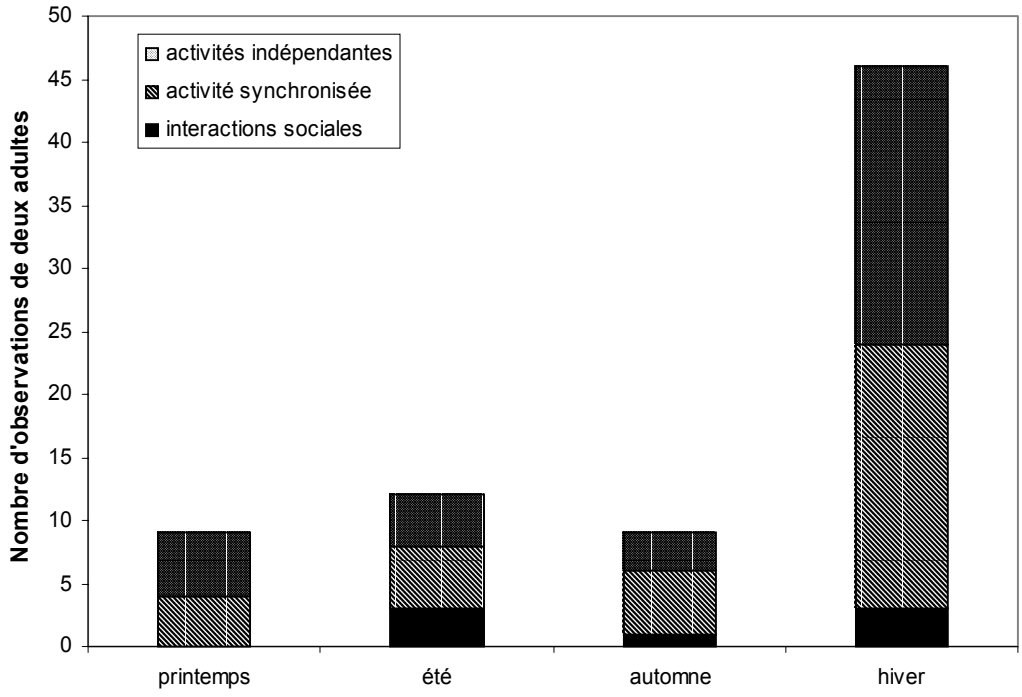


Figure 30: Nombre d'observations directes de deux renards adultes ensemble par saison, ayant soit des activités indépendantes, soit des activités synchronisées ou étant soit en interaction.

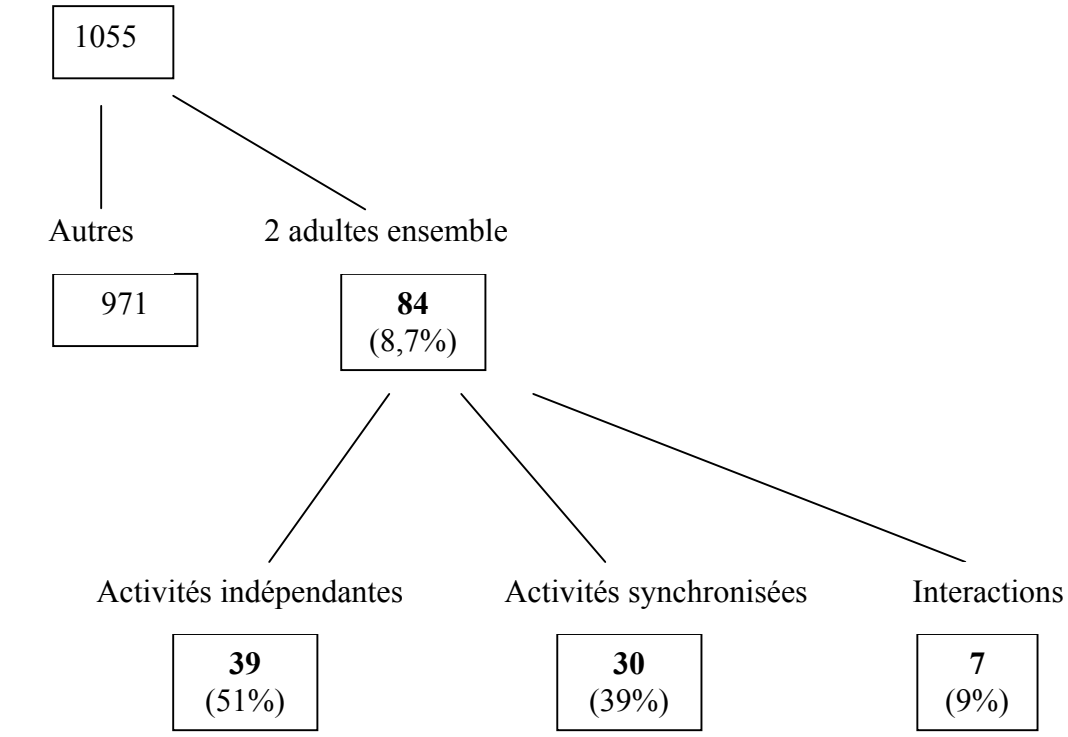


Figure 31: Distribution par type d'activité du nombre d'observations de renards de deux renards adultes ensemble.

C. Coopération pour l'élevage des jeunes

Le suivi par radio-pistage de la femelle Juliette a permis de déterminer qu'elle était reproductrice au printemps 2003. Du 12 mars au 21 mai, en période d'allaitement, toutes ses localisations de jour la situaient au repos dans une grange, ce qui nous a permis de déduire qu'elle était allaitante (Figure 32). Un total de 20 affûts devant la grange, répartis entre le 28 avril et 12 mai, ont permis d'observer la présence d'au moins sept renardeaux et d'un autre adulte avec celle de la renarde Juliette. Le sexe de l'autre adulte n'a pas pu être déterminé et aucun allaitement n'a été observé, il a donc été impossible de déterminer avec certitude s'il s'agissait d'une autre mère élevant ses jeunes avec ceux de Juliette, du père ou d'un adulte « helper ». Trois renardeaux ont été capturés et marqués, et leurs degrés de parenté ont été déterminés (Figure 33). Les analyses génétiques ont révélé que deux des renardeaux étaient très fortement apparentés, avec une distance euclidienne de seulement 2,45 ; ce qui est la distance génétique la plus faible de toutes celles calculées. En revanche, un seul des trois renardeaux n'était que faiblement apparenté aux deux autres, avec une distance euclidienne d'au moins 5,39. Cette différence d'apparentement peut s'expliquer par le fait qu'ils provenaient de deux portées différentes. En effet, l'analyse génétique de six fœtus provenant de la même mère avait révélé qu'une paternité multiple était possible, cependant ses fœtus étaient regroupés en un même cluster dans la classification hiérarchique, ce qui montre qu'ils ont bien une origine commune (Figure 33). Or, les trois renardeaux capturés au site d'élevage de Juliette ne sont pas regroupés dans la classification. Il est donc fortement probable qu'ils aient des origines différentes et que le deuxième adulte observé avec Juliette soit aussi la mère d'une partie des renardeaux, qui aurait élevé ses jeunes avec ceux de Juliette. Lors des affûts, nous avons observé que les deux adultes sortaient à tour de rôle de la grange et ne s'occupaient jamais en même temps des jeunes. Des comportements de surveillance et de léchage des jeunes ont été remarqués de la part des deux adultes. De même, des comportements d'alerte pour la protection des jeunes ont été observés à plusieurs reprises. Lorsqu'un des observateurs tentait de se rapprocher trop près des renardeaux, un des deux adultes ou les deux ensemble, postés plus loin en surveillance, se mettaient alors à pousser des cris d'alarme en courant en direction des jeunes, ce qui provoquait leur rentrée immédiate à l'intérieur de la grange. Lors de la capture des trois renardeaux, qui s'est déroulée de nuit, les deux adultes se sont rapprochés à moins de 50 m des deux personnes qui manipulaient les jeunes, en tournant autour et en « aboyant » à plusieurs reprises dans leur direction.

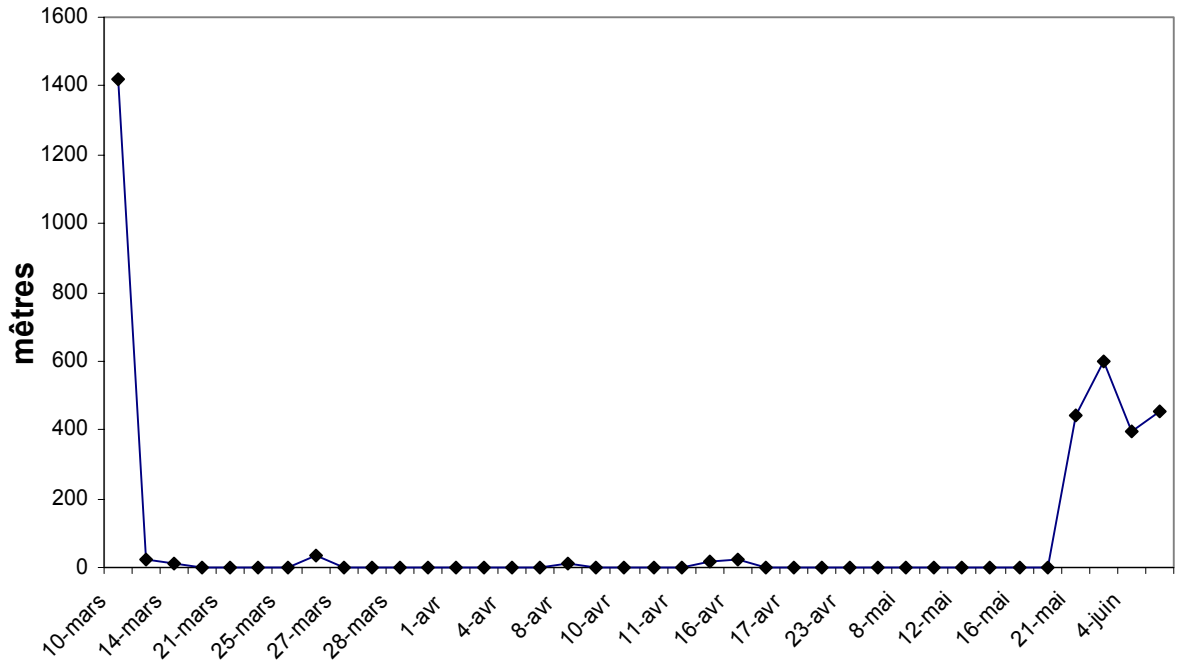


Figure 32: Distances de la femelle Juliette par rapport à son site d'élevage des jeunes lors de ses localisations de jour entre 6h et 18h, au printemps 2003.

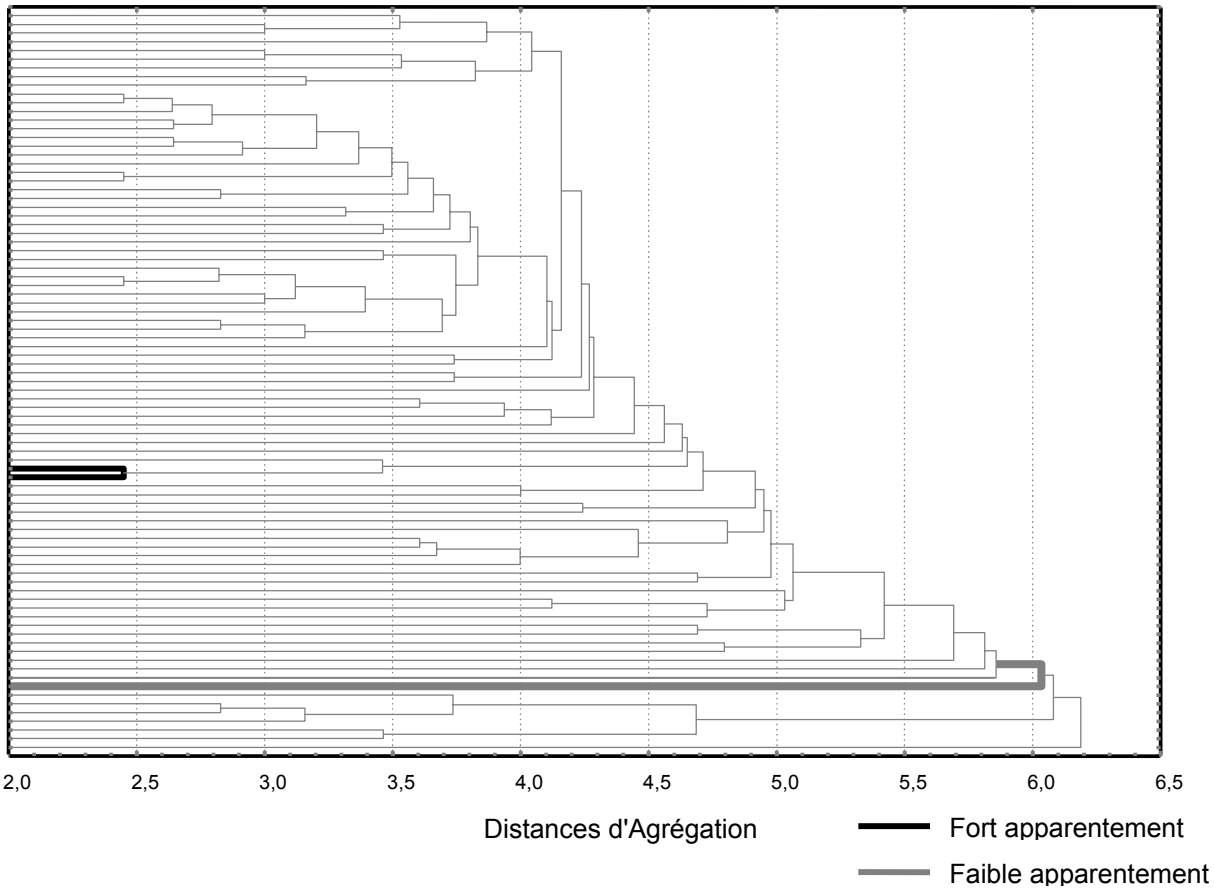


Figure 33 : Classification hiérarchique représentant les degrés de parenté entre trois renardeaux capturés sur le site d'élevage des jeunes de la renarde Juliette, au printemps 2003.

Ces observations nous permettent de dire qu'il s'agit de comportements de défense de la portée et qui seraient réalisés en coopération par les deux adultes. Ainsi, par ces observations et l'analyse génétique de trois renardeaux, nous en déduisons qu'il s'agit d'un cas coopération pour l'élevage des jeunes entre deux femelles.

Par ailleurs, le suivi par radio-pistage des deux femelles Mika et Zora a permis de déterminer qu'elles étaient reproductrices toutes les deux au printemps 2003, et qu'elles partageaient à plus de 70% le même domaine vital et le même terrier de reproduction. Elles ont été localisées ensemble au repos à l'intérieur du même terrier pendant environ un mois, du 18 mars au 16 avril, ce qui laisse supposer qu'elles étaient toutes deux allaitantes (Figure 34 ; Figure 35). Cependant, la femelle Zora a été présente moins souvent et sur une durée plus courte que Mika au niveau du terrier, ce qui pourrait s'expliquer par la perte de ses jeunes avant la fin de l'allaitement ou qu'il s'agisse seulement d'une femelle helper participant à l'élevage des jeunes de Mika. La pose d'un piège-photo a permis de confirmer la présence de renardeaux sur le terrier. Cependant, aucune observation directe des renardeaux en présence des adultes n'a pu être faite lors des affûts réalisés devant le terrier. Nos ne disposons donc pas de suffisamment d'éléments pour déterminer s'il s'agit d'un cas de coopération entre ces deux femelles.

Enfin, un cas de portée multiple a pu être observé par affût au printemps 2004, avec des renardeaux de taille très différente qui semblaient issus de deux portées d'âge différent. Cependant les parents n'ont pas été observés et la coopération entre deux mères pour élever leurs jeunes n'a pas été mise en évidence.

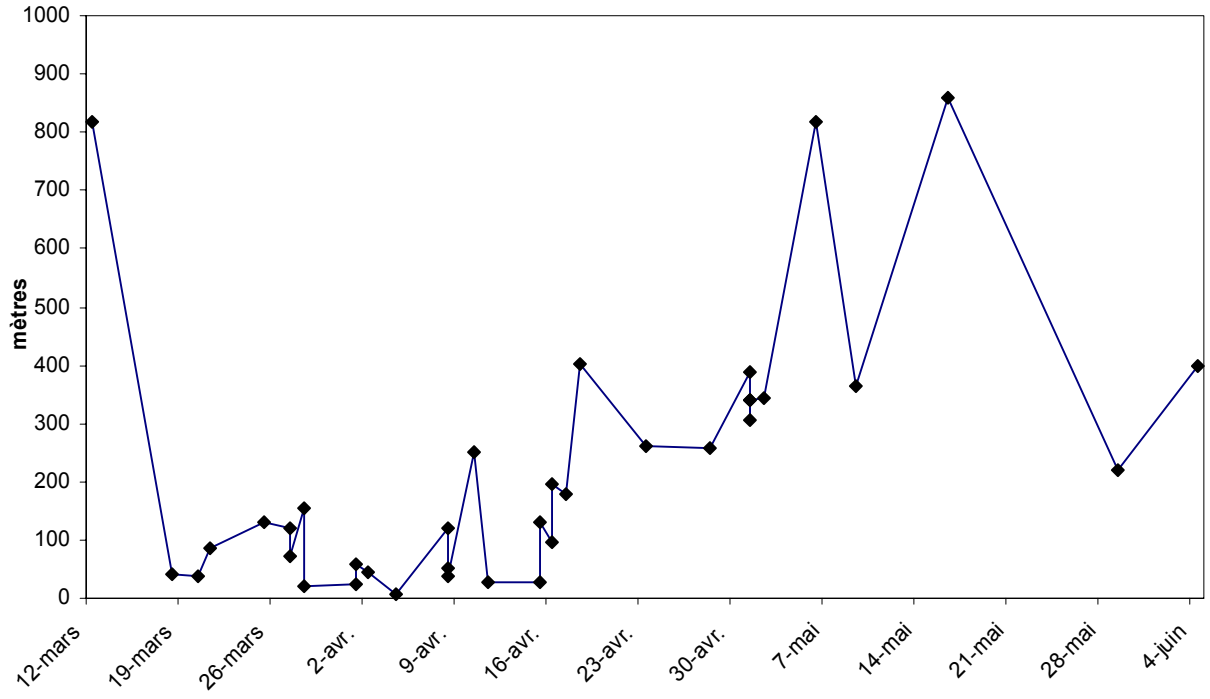


Figure 34 : Distances de la femelle Mika par rapport à son terrier lors de ses localisations de jour entre 6h et 18h, au printemps 2003.

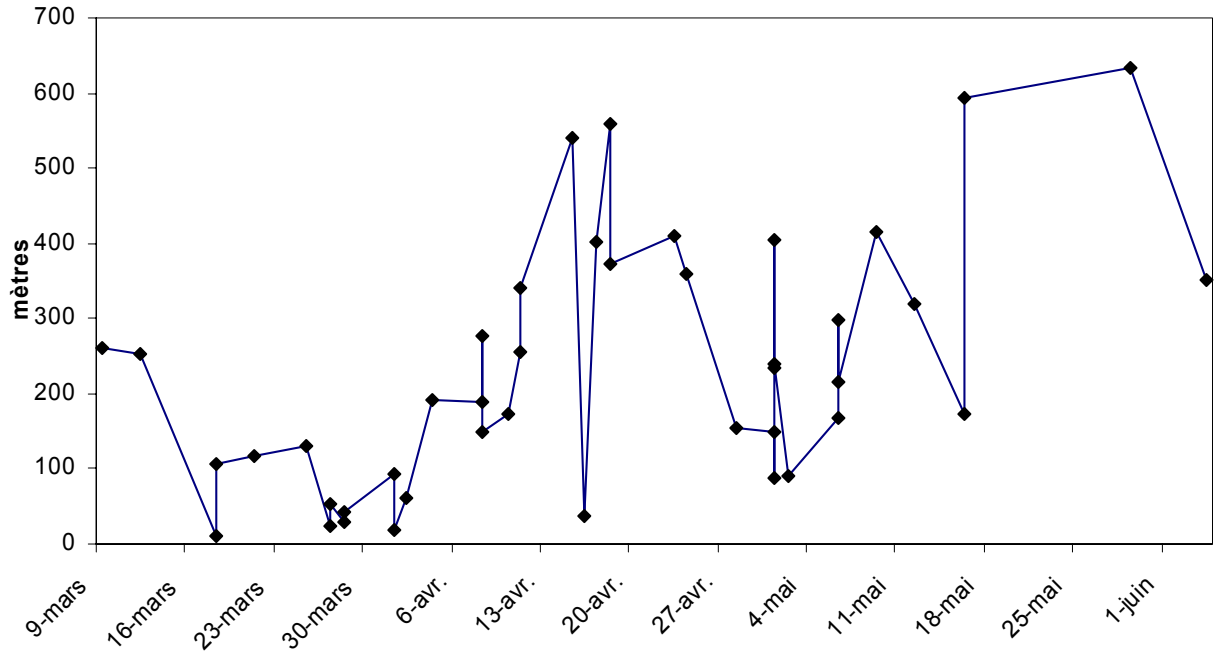


Figure 35: Distances de la femelle Zora par rapport à son terrier lors de ses localisations de jour entre 6h et 18h, au printemps 2003.

DISCUSSION

La présente étude, conduite dans les Ardennes, a permis de préciser les modalités de partage de l'espace et le type de relations entre individus dans une population de renards roux vivant en milieu rural. Comme dans la plupart des études conduites sur l'organisation sociale et spatiale des renards, les données collectées proviennent en grande partie du suivi d'individus par radio-pistage, réalisé de 2001 à 2003. Cependant, cette étude est une des premières à associer des données télémétriques avec des données issues de l'analyse génétique des degrés de parenté entre individus. La synthèse de nos résultats, comparés à ceux issus d'études menées en milieu rural et urbain, nous a permis de mettre en évidence un nouveau modèle de formation des groupes spatiaux chez le renard roux, différent de celui classiquement décrit auparavant (Macdonald, 1983 ; von Schantz, 1984).

Tout d'abord, la population de renards roux sur notre terrain d'étude présente plusieurs caractéristiques démographiques et spatiales qui sont différentes des autres régions rurales et souvent plus proches de celles des milieux urbains.

- La densité hivernale de la population a été estimée à environ 3 renards par km², ce qui correspond aux estimations réalisées par l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, en 2000, dans plusieurs départements français et variant de 0,9 à 3,3 renards par km² (Ruette, non publié). En revanche, cette densité est plus élevée que celles estimées dans d'autres milieux ruraux (Canada: 0,08 renards par km², Voigt & Macdonald, 1984; Pologne : de 0,4 à 0,9 renards par km², Goszczynski, 1989 ; Angleterre: de 0,14 à 1,17 renards par km² ; Heydon *et al.*, 2000 ; Espagne : 1,7 renards par km², Travaini *et al.,* 1996). Elle se rapproche de celles estimées dans les milieux urbains anglais, même si elle reste inférieure aux densités maximales relevées (de 2,15 à 10 renards par km², Voigt & Macdonald, 1984).

- De même, la proportion de femelles non reproductrices que nous avons relevée (36%), est plus élevée que celles estimées dans les autres milieux ruraux (Australie : 8,5%, Marlow *et al*., 2000 ; Angleterre : de 0 à 19%, Heydon & Reynolds, 2000 ; Italie : 20%,

Cavallini & Santini, 1996). En revanche, elle est équivalente à celle relevée en milieu urbain à Londres par Harris et Smith (1987), tout en étant inférieure à celles estimées à Bristol (45%, Harris & Smith, 1987) et à Oxford (60%, Macdonald, 1979).

- La superficie moyenne des domaines vitaux des animaux que nous avons suivis (environ 100 ha) est nettement inférieure à celles relevées dans d'autres milieux ruraux en France (517 ha : Maurel, 1983 ; 358 ha : Artois *et al.,* 1990 ; 200 ha : Poulle *et al.,* 1994). Elle est extrêmement variable selon les individus, de 31 à 311 ha, en se basant sur la méthode kernel. Seuls quelques domaines de plus de 200 ha correspondent aux superficies généralement observées dans les milieux ruraux. En revanche, les très petites superficies de plusieurs domaines, inférieures à 50 ha, sont plutôt similaires à celles observées en milieu urbain (Woollard & Harris, 1990; Doncaster & Macdonald, 1991). Cette grande variabilité de la dimension du domaine vital à l'intérieur d'une même population, qui est très fréquente chez les carnivores en général (Macdonald, 1983), est particulièrement prononcée chez le renard roux, quelque soit le type de milieu (Voigt & Macdonald, 1984). La superficie des domaines vitaux n'est pas différente selon le sexe des individus, comme observé dans la majorité des études précédentes (Poulle *et al*., 1994 ; Meia & Weber, 1995 ; Dekker *et al*., 2001). D'après l'hypothèse supposant que la dimension du domaine varie en fonction des besoins énergétiques et donc du poids de l'animal (Harestad & Bunnel, 1979), le fait qu'il n'y ait qu'une faible différence entre le poids des mâles et des femelles dans notre étude (poids-ratio : 1,23) et en général chez le renard (poids-ratio : de 1,14 à 1,25 ; Lloyd, 1980) pourrait expliquer que la superficie du domaine ne soit généralement pas fonction du sexe chez le renard roux. Cependant, les femelles montrent une plus grande stabilité spatio-temporelle de leurs domaines que les mâles, ce qui est généralement attribué aux grands déplacements que les mâles effectueraient en hiver en période d'accouplement à la recherche de femelles (White *et al*., 1996 ; Cavallini, 1996b). Cependant, cette hypothèse ne semble pas suffisante pour expliquer l'instabilité annuelle des domaines concernant les trois mâles que nous avons suivis. En effet, ceux-ci ne semblent pas présenter de déplacement de leurs domaines plus importants en hiver qu'aux autres saisons. En revanche, cette instabilité, corrélée à la superficie des domaines, pourrait être expliquée en partie par l'abondance et à la régularité des ressources alimentaires présentes dans un domaine. Plus un individu aurait accès à des sources de nourriture riches et régulières et plus son domaine vital serait petit et stable ; et inversement. Ainsi, la faible superficie moyenne des domaines que nous avons estimés, pourrait s'expliquer par la grande disponibilité alimentaire présente dans notre milieu d'étude, en particulier à

l'intérieur du parc de Bel-Val. En effet, même si notre objectif n'était pas d'étudier l'influence des ressources alimentaires et que nous n'avons eu que peu de données à ce sujet, nous pouvons penser que la présence d'un grand nombre de mangeoires, de sites d'agrainage et de carcasses régulièrement approvisionnés, constituait un apport de nourriture constant et non négligeable pour les renards. Notre terrain d'étude semble donc être situé dans un milieu particulièrement favorable pour les renards, offrant une disponibilité alimentaire proche de celle des milieux urbains, où ceux-ci ont des sources de nourriture abondantes et régulières provenant des déchets de poubelles.

- Notre population de renards s'apparente également à celles de milieu urbain par l'importance des recouvrements spatiaux entre les domaines vitaux. En effet, c'est en milieu urbain qu'ont été décrits les premiers fort recouvrement entre domaines (qui peuvent être de 100% entre deux individus), conduisant à la formation de groupes spatiaux (Voigt & Macdonald, 1984 ; Doncaster & Macdonald, 1991 ; Adkins & Stott, 1998 ; Baker *et al.,* 2000). En revanche, en milieu rural, les domaines vitaux ont été décrits soit comme contigus (Artois *et al*., 1990 ; Phillips & Cattling, 1991) soit comme recouvrants, mais de façon moins fréquente et moins importante qu'en milieu urbain (Voigt & Macdonald, 1984 ; Mulder, 1985 ; Poulle *et al*., 1994 ; Meia & Weber, 1996). Sur notre terrain d'étude, nous avons observé au contraire un recouvrement très fréquent et très important entre les domaines, comme cela est le cas en milieu urbain. Le recouvrement spatial entre les domaines vitaux est très variable selon les individus que nous avons suivis. En effet, les domaines des mâles se recouvrent rarement et faiblement alors que les recouvrements entre les domaines des femelles sont très fréquents et très importants (jusqu'à 100%). Ainsi, à l'instar de la plupart des études, les groupes spatiaux que nous avons identifiés sont composés essentiellement de femelles avec rarement plus d'un mâle par groupe. Sur notre terrain, la taille des groupes spatiaux varie de deux à six individus suivis dans la même période. Cependant, il s'agit d'une estimation minimale de la taille des groupes, car environ 70% des observations réalisées sur les domaines des individus suivis, correspondaient à des renards non marqués (le même individu pouvait donc être observé plusieurs fois et comptabilisés comme autant d'individus différents). Par conséquent, se référant à la structure des groupes classiquement décrite, nous pouvons considérer que le groupe le plus nombreux, qui étaient composé de six femelles, devait également comprendre au moins un mâle et devait donc comptabiliser un minimum de sept individus. Cette taille de groupe est la plus élevée jamais rapportée pour des groupes vivant en milieu rural, qui sont le plus souvent décrits comme composés d'un mâle avec une

ou deux, rarement trois, femelles (Mulder, 1985 ; Poulle *et al*., 1994 ; Meia & Weber, 1996 ; Macdonald *et al.,* 1999). En revanche, elle est similaire aux tailles de groupes vivant en milieu urbain et qui sont le plus souvent composés de trois à six individus, c'est-à-dire un mâle avec deux à cinq femelles (Macdonald, 1983 ; Doncaster & Macdonald, 1992), la taille maximale de ces groupes pouvant atteindre 10 individus (Baker *et al*., 2000). De plus, les groupes que nous avons étudiés peuvent compter une à deux femelles reproductrices, partageant ou non un même terrier, et jusqu'à trois femelles non reproductrices. Cette composition est également assez proche de celle décrite en milieu urbain, où les groupes comptent le plus souvent une seule femelle reproductrice, plus rarement deux, avec une forte proportion de femelles non reproductrices (Macdonald, 1979). Ainsi, cette étude a donc permis de mettre en évidence la présence de grands groupes spatiaux dans un milieu rural et présentant de forts recouvrements entre les domaines, comme cela est le cas en milieu urbain.

En conclusion, pour ce qui est de la densité, de la proportion de femelles non reproductrices, de la superficie des domaines, de leur degré de recouvrement et de l'effectif des groupes, la population de renards étudiée sur notre terrain présente des caractéristiques différentes des autres régions rurales et qui sont souvent plus proches de celles des milieux urbains.

Cependant, elle diffère des populations urbaines si l'on se réfère à d'autres critères qui sont la stabilité des groupes, le degré de parenté entre les individus, leur dispersion et la fréquence et la nature de leurs contacts.

- En effet, les groupes spatiaux présents sur notre terrain d'étude sont caractérisés par une grande instabilité spatio-temporelle, contrairement à ce qui est généralement observé dans la plupart des milieux et principalement en milieu urbain. Un même groupe était rarement suivi sur plus d'une saison car sa taille et sa composition pouvaient varier en raison du renouvellement des individus et du déplacement de certains domaines d'une saison à l'autre. Peu d'études ont suivi des groupes à long terme et ont étudiés leur stabilité, mais la plupart, réalisées en milieu suburbain ou rural, ont mis en évidence une grande stabilité des groupes spatiaux et de leurs domaines (Mulder, 1985 ; Doncaster & Macdonald, 1991 ; White *et al*., 1996). En revanche, une forte instabilité des groupes a été déjà rapportée, mais uniquement au centre ville d'Oxford, par Doncaster et Macdonald (1991). Ces auteurs suggèrent qu'elle serait liée à des fluctuations rapides et imprévisibles de la disponibilité des

ressources alimentaires mais aussi à une forte mortalité favorisant un renouvellement rapide de la population. Bien que le taux de mortalité (60%) soit plutôt élevé dans notre population, la plupart des individus appartenant aux groupes spatiaux ont pu être suivis sur au moins deux saisons successives et environ 20% d'entre eux étaient âgés de plus de cinq ans. La pression de mortalité est donc probablement moins forte que dans les centres villes, où la circulation routière est responsable à plus de 60% de la mortalité et où l'espérance de vie est de 12 mois seulement, les individus atteignant rarement l'âge de cinq (Harris & Smith, 1987 ; Doncaster & Macdonald, 1991). Il semblerait donc que la mortalité ne puisse pas entièrement expliquer l'instabilité des groupes spatiaux déterminés sur notre site d'étude.

- D'autre part, contrairement à ce qui est généralement admis sur les liens de parenté au sein du groupe, les analyses génétiques conduites à partir de nos échantillons montrent que, sur notre terrain, les groupes spatiaux sont composés essentiellement d'individus peu apparentés. En effet, dans les milieux où une forte philopatrie des femelles est observée, comme en milieu urbain, les auteurs en déduisent que les individus forment des groupes familiaux constitués d'un couple reproducteur avec plusieurs femelles apparentées qui sont des descendantes du couple restées sur le domaine parental (Macdonald, 1983 ; von Schantz, 1984 ; Baker *et al*., 1998). Cependant, même si dans certains cas, les auteurs ont pu déduire au mieux les liens de parenté d'après l'observation d'individus philopatriques qui avaient été marqués au terrier, aucun n'a pu déterminer auparavant si des individus non apparentés pouvaient aussi être inclus dans le groupe. Or, les analyses génétiques montrent que, sur notre terrain, seulement 19% des individus formant des groupes spatiaux sont fortement apparentés et cela ne concerne que quelques cas de femelles entre elles ou d'un mâle avec une femelle. Ainsi, grâce à cette première analyse par RAPD sur les degrés de parenté entre renards ayant des domaines largement recouvrants, nous pouvons constater que les groupes spatiaux identifiés ne sont pas des groupes familiaux. Il s'agit essentiellement de groupes constitués d'individus peu ou pas apparentés.

Ce faible apparentement au sein des groupes s'explique par une forte dispersion. En effet, contrairement à la majorité des études montrant une dispersion fortement biaisée en faveur des mâles chez le renard roux (Mulder, 1985 ; Harris & Trewhella, 1988 ; Allen & Sargeant, 1993), la fréquence de dispersion estimée (77%) sur notre site d'étude est exactement la même pour les mâles que pour les femelles. Cette fréquence de dispersion des femelles est particulièrement élevée comparée à celle relevée en milieu urbain (38% des femelles et 76% des mâles ; Harris & Trewhella, 1988) et en milieu rural (52% des femelles et

97% des mâles ; Allen & Sargeant, 1993 ; 27% des femelles et 100% des mâles ; Mulder, 1985). Il faut prendre en compte également que nos fréquences de dispersion sont des estimations basées sur des analyses génétiques alors que celles des études précédentes sont basées sur des observations réelles. Il est donc probable que nos fréquences soient sous-estimées du fait que, sur les dyades d'individus considérées comme issus de la dispersion, les deux individus au lieu d'un seul aient pu se disperser. En plus de cette forte dispersion, les analyses génétiques conduites par Gachot et Lefèvre (en prép.) à partir de nos échantillons montrent également que les femelles se dispersent sur de plus longues distances que les mâles, à l'inverse de ce que de précédentes études ont observé chez le renard (Voigt & Macdonald, 1984 ; Harris & Trewhella, 1988). En effet, dans notre étude, les dyades de femelles fortement apparentées, considérées comme issues de la dispersion, sont généralement distantes de plus de 10 km alors que celles des mâles sont plutôt séparées par moins de 10 km. D'après Trewhella *et al*. (1988), la distance moyenne de dispersion parcourue est corrélée positivement à la taille moyenne des domaines vitaux et négativement à la densité de la population. En milieu urbain à forte densité de renards où les domaines sont de très petites tailles, les distances de dispersion sont en moyenne situées entre 2 et 3 km (Harris & Trewhella, 1988), alors qu'en milieu rural ayant une faible densité et une très grande taille de domaine, les distances de dispersion varient en moyenne de 8 à 31 km (Voigt & Macdonald, 1984), avec la plus faible moyenne pour les femelles et la plus forte pour les mâles. Ainsi, les distances estimées pour la dispersion sur notre site d'étude, allant de 2 à 30 km, nous situent dans une position intermédiaire, avec la particularité que les femelles sont plus nombreuses que les mâles à se disperser sur de longues distances.

En raison du fort taux de dispersion des individus, la structure génétique de la population que nous avons étudié reflète un haut degré de polymorphisme, car la fréquence d'homozygotie et le nombre de sites monomorphes sont particulièrement faibles (Lefèvre, 2003). La variabilité génétique est élevée et la variance traduit une homogénéité de la dispersion géographique des individus. Ces résultats signifient qu'il existe un flux génétique intense et constant entre les individus de la population considérée. Ce brassage génétique résulte essentiellement d'un fort taux de dispersion, permettant des accouplements entre individus faiblement apparentés. Mais il pourrait également résulter d'accouplements multiples permettant aux femelles d'être fécondées par plusieurs mâles différents.

En effet, les analyses génétiques de la portée de renardeaux d'une même femelle nous ont révélé non seulement qu'une paternité multiple était possible mais aussi que le mâle présent dans le groupe spatial n'était pas forcément le mâle géniteur. Les jeunes d'un groupe

ne sont donc pas forcément issus d'un seul et même couple reproducteur. La paternité multiple a déjà été rapportée chez d'autres carnivores comme pour le lion, le blaireau européen et les chats et chiens domestiques (Creel & Macdonald, 1995). Quant au renard roux, même s'il était déjà admis que cette espèce n'est pas complètement monogame et tendait vers la polygynie, il n'était pas suspecté que le renard puisse aussi être polyandre, car seules quelques rares études évoquent la présence de plusieurs mâles dans un groupe (Cavallini, 1992 ; Macdonald *et al.,* 1999 ; Baker *et al*., 2000). Cependant, l'existence d'un mode de reproduction polyandre, associée à une polygynie et déterminé comme étant une polygynandrie, vient d'être récemment mis en évidence par une nouvelle étude génétique portant sur des groupes de renards urbains présentant une densité très élevée (plus 19 renards/km²) (Baker *et al*., 2004). Ainsi, même si nos résultats ne portent que sur une seule portée et mériteraient d'être vérifiés sur plusieurs d'entre elles, ils laissent penser qu'une polygynandrie est également possible chez des renards vivants en milieu rural.

- Les groupes spatiaux sur notre terrain d'étude se différencient des groupes classiquement décrits comme stables, familiaux et sociaux, étudiés principalement en milieu urbain, par leur grande instabilité, leur faible parenté mais aussi par la rareté de leurs interactions sociales et de leur proximité en général. Bien que nous n'ayons pu recueillir que trop peu de données concernant les interactions sociales pour pouvoir déterminer la nature des relations, nous avons essentiellement déduit celle-ci de l'analyse de la proximité spatio-temporelle entre les individus. En effet, même quand les individus d'un même groupe présentaient un fort recouvrement spatial, ils étaient rarement localisés à proximité l'un de l'autre, et ce, tout au long de l'année. Cette proximité inter-individuelle est beaucoup plus forte chez les groupes en milieu urbain et dans même dans certains groupes étudiés en milieu rural : Doncaster et Macdonald (1997) ont relevé que certains individus d'un même groupe de renards urbains pouvaient rester ensemble jusqu'à un tiers de leurs temps en période nocturne d'activité et Poulle *et al*. (1994) ont fréquemment observé, en milieu rural, des associations durables toute l'année entre plusieurs individus partageant un même site de repos. En revanche, sur notre terrain, même quand les individus partageaient une même core area, avec des sites de repos commun, ils ne les utilisaient que très rarement ensemble. Ainsi, nous pouvons en déduire que, même si la tolérance spatiale semble forte entre les individus, la rareté de leur proximité fait qu'il semble y avoir un évitement des congénères partageant les mêmes secteurs. Le degré de parenté n'influait par sur la tolérance spatiale et sur la proximité inter-individuelle. En effet, même si les groupes sont constitués majoritairement d'individus

peu apparentés, les quelques individus très apparentés au sein des groupes ne présentaient pas, en moyenne, une plus forte tolérance spatiale et une plus forte proximité entre eux que les autres. Cependant, seules deux femelles fortement apparentées (Mika et Zora) avaient une proximité très fréquente, pour environ 25% de leurs localisations communes. Ces deux femelles étaient très fréquemment localisées ensemble au niveau de leur terrier commun, au moment de la mise-bas et de l'allaitement des jeunes. Comme il s'agit du seul cas observé de partage d'un même terrier entre deux femelles connues, il est impossible de déterminer si leur fort apparentement est la cause de cette relation privilégiée. Il est peu probable que ce partage de terrier soit lié à des contraintes du terrain car d'autres terriers étaient également disponibles à l'intérieur de leurs domaines. Le suivi des déplacements de ces deux femelles a révélé qu'en dehors de cette période d'allaitement, elles n'avaient été que situées deux fois à proximité l'une de l'autre en 24h et sur des durées très brèves, de même qu'avec une autre femelle présente sur leur domaine. En milieu urbain, White et Harris (1994) ont également enregistré un taux moyen d'environ deux rencontres par jour entre individus de même groupe, et ces interactions étaient non agressives dans la plupart des cas. Cependant, même si ce taux de rencontre est similaire à celui que nous avons observé entre nos deux femelles, la proximité de celles-ci était très brève alors que les associations entre individus relevées en milieu urbain pouvaient durer plus d'une heure et étaient observées toute l'année (Doncaster & Macdonald, 1997). De plus, la proximité observée entre les femelles que nous avons suivies sur 24h, étaient non seulement très brèves mais semblait également liée au hasard de leurs déplacements, car elle n'était pas différente de ce que prévoit une distribution aléatoire de leurs localisations. Ainsi, leur probabilité de rencontre était plutôt faible et ces rencontres pouvaient être considérées comme fortuites. Il faut cependant considérer ces résultats avec précaution car seuls trois suivis des déplacements sur 24h ont pu être réalisés et seulement deux en dehors de la période d'allaitement. Ces résultats nécessitent d'être confirmés par un plus grand nombre de suivis des déplacements et comparés ensuite avec des suivis sur des femelles peu apparentées afin de déterminer si cette probabilité de rencontres est vraiment liée au hasard et si elle semble différente selon le degré de parenté entre les individus. En plus de la rareté de la proximité inter-individuelle, lorsque deux adultes étaient observés ensemble, ils s'ignoraient dans la moitié des cas et avaient des activités indépendantes l'un de l'autre. Dans la plupart des autres cas observés, ils étaient en activité synchronisée sans interaction apparente entre eux, et il n'y avait que de très rares cas où ils étaient observés directement en interaction. Aucun comportement de « helper » n'a pu être observé de la part de jeunes femelles non reproductrices, au contraire de ce que plusieurs études ont rapporté (Macdonald,

1979 ; von Schantz, 1984 ; Meia & Weber, 1996). En revanche, la coopération entre deux femelles fortement apparentées partageant un même terrier et élevant leurs portées en commun semble possible et a déjà été observé occasionnellement dans d'autres études (Macdonald, 1979 ; von Schantz, 1981).

Par conséquent, la probabilité de rencontres entre les individus semble trop faible et les interactions au moment de leurs rencontres trop rares pour qu'ils puissent développer des relations sociales stables et durables entre eux. Il semble donc peu probable qu'il puisse s'établir une hiérarchie sociale, auquel cas, celle-ci serait certainement instable et peu affirmée. Ainsi, contrairement à ce qui est généralement avancé par les auteurs ayant étudiés des groupes spatiaux (Macdonald, 1979 ; von Schantz, 1981 ; White & Harris, 1994 ; Meia & Weber, 1996, Baker & Harris, 2000), il semblerait que les renards étudiés sur notre terrain ne soient pas organisés en groupes sociaux stables. La plupart des auteurs appuyant l'hypothèse d'une hiérarchie sociale ont étudié des groupes stables et considérés comme territoriaux, car les domaines entre groupes différents ne se recouvraient pas et que les renards de groupes voisins semblaient plutôt s'éviter et avoir des contacts agressifs comparé aux congénères de leur propre groupe (White & Harris, 1994). Or, les groupes suivis dans notre milieu ne peuvent être considérés comme territoriaux car les domaines de groupes voisins pouvaient largement se recouvrir et les individus pouvaient avoir des domaines se déplaçant d'un groupe à l'autre en fonction des saisons.

Sur notre terrain d'étude, du fait que les groupes spatiaux ne semblent pouvoir être organisés selon une hiérarchie sociale, l'hypothèse de l'inhibition sociale, communément admise pour expliquer la suppression de la reproduction des femelles chez le renard roux et chez les carnivores en général (Creel & McDonald, 1995), parait également peu probable. En effet, l'inhibition de la reproduction suppose que des mécanismes sociaux, s'exerçant par des contacts agressifs fréquents, entraîne un blocage de l'ovulation ou un avortement des femelles subordonnées. Or, le comportement social des renards observés sur notre terrain est plutôt caractérisé par de rares contacts entre les individus. Il semble donc peu probable que des facteurs sociaux puissent être à l'origine de la suppression de la reproduction des femelles. En revanche, nos résultats montrent que le statut reproducteur des femelles suivies dans notre étude est lié à taille de leur domaine. En effet, les femelles reproductrices, qui ont généralement plus de deux ans, ont de plus petits domaines sur toute l'année que les femelles non reproductrices, toutes âgées de 1 an. D'après l'hypothèse que la superficie d'un domaine

est corrélée à la distribution et à l'abondance de ses ressources (Bacon *et al*., 1991), nous pouvons considérer que les domaines des femelles reproductrices sont probablement situés sur des secteurs où la disponibilité des ressources est supérieure à celle des domaines des femelles non reproductrices. Par conséquent, cette différence de taille des domaines entre les femelles pourrait s'expliquer par le fait que les non reproductrices soient obligées d'effectuer de plus grands déplacements pour trouver leur nourriture. Cette relation entre le statut reproducteur des femelles et la taille de leurs domaines a déjà été mise en évidence chez d'autres espèces de carnivores (ours brun *Ursus arctos* : Dahle & Swenson, 2003 ; hyène tachetée : Boydston *et al.*, 2003 ; raton laveur *Procyon lotor*: Fritzell, 1978) mais aussi chez le renard roux, avec des femelles reproductrices ayant, à l'inverse de ce que l'on observe, de grands domaines englobant ceux, plus petits, des femelles non reproductrices (von Schantz, 1981). Nous émettons l'hypothèse que, sur notre terrain, il existerait une certaine compétition entre les femelles pour l'accès aux ressources alimentaires et que l'accès aux sources de nourriture les plus riches serait une condition nécessaire pour qu'elles puissent se reproduire avec succès. Cette hypothèse a été également avancée pour expliquer les différences d'utilisation de l'espace et des ressources-clés, chez le blaireau européen, entre femelles reproductrices et non reproductrices (Revilla & Palomares, 2001 ; Woodroffe & Macdonald, 1995). En effet, sachant que, chez les mammifères, les femelles augmentent leurs besoins énergétiques durant la lactation et qu'elles doivent trouver plus de nourriture pour leurs jeunes après le sevrage (Gittleman & Harvey, 1982), le coût énergétique de la reproduction peut donc être considéré comme un facteur essentiel de la suppression de la reproduction (Creel & Creel, 1991). Ce phénomène s'observe chez le renard arctique (*Alopex lagopus*) qui vit dans un milieu moins favorable que le renard roux, où les individus habituellement reproducteurs ne se reproduisent pas les années où la nourriture manque (Strand *et al*., 2000). Ainsi, les femelles reproductrices plus âgées auraient un accès privilégié aux ressources les plus riches au dépend des femelles non reproductrices plus jeunes. Par conséquent, le faible succès reproducteur de ces jeunes femelles pourrait s'expliquer par le fait qu'elles aient un plus grand domaine ayant une sécurité alimentaire plus faible que les femelles reproductrices. Cependant, il faut également prendre en considération que toutes les femelles n'ont pas le même développement physiologique et que l'absence de reproduction chez les jeunes femelles puisse être liée à une maturité sexuelle plus tardive pour certaines d'entre elles.

Afin d'expliquer les différences observées entre l'organisation socio-spatiale de la population étudiée dans notre milieu rural et celle des populations étudiées dans les milieux urbains anglais, nous développons l'hypothèse que des facteurs autres que la disponibilité alimentaire du milieu interagissent dans la formation des groupes, et que celle-ci ne repose pas nécessairement sur une philopatrie des femelles.

Dans notre milieu, la forte dispersion des mâles et des femelles pourrait s'expliquer par une certaine saturation du milieu, c'est-à-dire que la capacité d'accueil du milieu est proche de sa limite et que la disponibilité des ressources ne semble pas suffisante pour permettre aux jeunes adultes de rester sur le domaine parental. Cette hypothèse est cohérente avec celle de Chautan *et al*. (2000), suggérant que les effectifs de renards ont une large tendance à augmenter en Europe depuis la fin de l'épidémie de rage il y a une dizaine d'années. Une plus forte mortalité des mâles que des femelles pourrait expliquer la sex-ratio fortement déséquilibrée en faveur des femelles, observée dans notre milieu. Par conséquent, les mâles adultes étant moins nombreux et ayant un taux de renouvellement rapide de leur population, nous pouvons penser que les jeunes mâles ont plus facilement l'opportunité de trouver un domaine à proximité du domaine parental, recouvrant celui de plusieurs femelles tout en évitant de recouvrir celui d'autres mâles. Cette hypothèse est cohérente avec le fait que l'on retrouve plusieurs mâles fortement apparentés sur des domaines voisins, et avec le fait que les femelles se dispersent plus loin que les mâles. De même, nous pouvons penser que les jeunes femelles en dispersion seraient obligées de parcourir de plus grandes distances avant de trouver un domaine où s'installer, car les domaines alentours sont déjà tous occupés par des femelles plus âgées.

Chez les mammifères sociaux, la formation des groupes est le plus souvent liée à la philopatrie des femelles et ceux-ci sont donc constitués d'individus apparentés (Liberg & von Schantz, 1985). Ce fort apparentement leur permet peut-être de développer des relations sociales durables car elles ont été initiées précocement. Par conséquent, sur notre terrain, nous pouvons penser que les individus ont tendance à s'éviter car ils ne sont pas apparentés et qu'ils ne se connaissent donc pas. De plus, comme il n'y a pas de contrainte de promiscuité dans notre milieu ouvert, les individus peuvent ne pas se rencontrer, contrairement à la ville, où la densité de renards très élevée et le milieu plus restreint avec des barrières géographiques comme le réseau routier, font que les individus ont nécessairement des contacts plus fréquents entre eux. Cette hypothèse est étayée par le fait que les mouvements de dispersion semblent

limités entre les villes et le milieu extérieur (Wandeler *et al*., 2003). De même, nous pouvons penser que le partage d'un même terrier et qu'une relation de coopération ne seraient possibles qu'entre femelles très apparentées qui se connaissent déjà, bien que nous n'en ayons observé qu'un seul cas. Cette hypothèse pourrait ainsi expliquer pourquoi seule une jeune femelle de 1 an s'est reproduite alors qu'elle partageait un même terrier avec une femelle fortement apparentée. En effet, la suppression de la reproduction par manque d'accès aux ressources dû à l'évitement des femelles non connues, ne peut s'appliquer lorsque deux femelles partageant un même domaine sont fortement apparentées et ont une relation sociale stable.

En plus de l'absence de forte parenté au sein des groupes, nous pouvons penser que les individus ne peuvent développer de relations sociales stables entre eux en raison de la forte mortalité observée sur notre terrain d'étude. En effet, ce fort taux de mortalité favorise un renouvellement rapide de la population, ce qui aurait un effet désorganisateur sur son organisation socio-spatiale. Ce phénomène a déjà été avancé par Artois *et al*. (1990) et par Doncaster et Macdonald (1991) pour expliquer ou l'absence de formation de groupe spatial ou une forte instabilité des groupes. De même pour les groupes suivis dans notre milieu, leur instabilité spatio-temporelle peut s'expliquer et par la mortalité fréquente des individus et par l'absence de cohésion sociale.

En définitive, les groupes spatiaux observés sur notre terrain d'étude ne peuvent être considérés comme des groupes sociaux. En effet, les individus ne forment pas des groupes fixes et délimités territorialement comme cela est souvent le cas pour les groupes observés dans des milieux plus stables (Mulder, 1985 ; Doncaster & Macdonald, 1991 ; White *et al*., 1996). De plus, les relations sociales ne sont pas suffisamment développées entre les individus pour leur permettre de s'organiser en groupes sociaux stables. Par ailleurs, une forte parenté n'est pas nécessaire pour que les individus fassent preuve d'une grande tolérance spatiale entre eux et de même, une philopatrie n'est pas nécessaire pour que la population puisse s'organiser en groupes spatiaux. Par conséquent, le terme de « groupe spatial » mériterait d'être redéfini afin de différencier les groupes spatiaux issus de la philopatrie, capables de développer un certain niveau de socialité et ceux ayant une organisation similaire à celles des groupes que nous avons étudiés.

Afin de vérifier nos hypothèses permettant d'expliquer les caractéristiques de l'organisation socio-spatiale de la population de renards roux dans notre milieu, il serait nécessaire d'effectuer d'autres études sur les analyses des degrés de parenté au sein des groupes, dans différents milieux, en relation avec leur organisation sociale. De telles études comparatives permettraient de déterminer si l'absence de forte parenté entre individus de mêmes groupes est exceptionnelle et n'est que la conséquence d'une forte dispersion et d'une grande tolérance spatiale, ou si celle-ci est répandue dans d'autres types de milieux chez le renard roux. De même, la comparaison de leur structure génétique et de leur structure sociale permettrait de déterminer si une forte parenté est obligatoirement nécessaire pour qu'une relation sociale se développe entre deux individus ou si des individus issus de la dispersion peuvent aussi être inclus dans la vie sociale du groupe. Dans cet objectif, il serait nécessaire d'analyser les liens de parenté entre femelles coopérant pour l'élevage des jeunes, afin de déterminer si une relation de coopération est possible entre deux femelles non apparentées.

Afin de déterminer si la disponibilité alimentaire influence le statut reproducteur des femelles et si la suppression de la reproduction de certaines d'entre elles est seulement due à une compétition alimentaire, il serait nécessaire de comparer des milieux très contrastés du point de vue, et de leur disponibilité alimentaire, et de leur taux de femelles non reproductrices. Par ailleurs, il serait intéressant de suivre à long terme plusieurs jeunes femelles non reproductrices devenant reproductrices afin de déterminer si c'est le statut reproducteur qui influence la taille du domaine ou si c'est la taille et la richesse du domaine qui détermine le succès reproducteur. En effet, nous avons pu observer que parmi les jeunes femelles non reproductrices de 1 an que nous avons suivies, trois d'entre elles sont devenues reproductrices l'année d'après. Cependant, nous n'avons pas pu les suivre suffisamment longtemps pour déterminer si la réduction de la superficie de leur domaine n'était que temporaire, en raison de l'allaitement, ou s'il s'agissait d'une réduction durable de leur domaine.

Afin de mieux discerner l'impact d'une forte mortalité sur la composition et la stabilité des groupes spatiaux de renards, il faudrait pouvoir comparer notre terrain d'étude avec un milieu rural similaire ayant une densité de renards proche mais une faible mortalité de sa population, c'est-à-dire situé dans une zone protégé de la chasse, du piégeage, de la circulation routière et des épidémies, comme un parc ou une réserve naturelle.

En conclusion, l'organisation socio-spatiale des renards observée sur notre terrain, formant de grands groupes spatiaux, instables, temporaires et composés d'individus faiblement apparentés, semble compléter la palette de la large flexibilité des systèmes sociaux du renard roux, qui, sans aucun avantage lié à la socialité comme la coopération, semble aussi bien pouvoir vivre en groupes familiaux ayant une hiérarchie sociale dans des milieux stables et favorables, qu'en couple ou en solitaire dans des milieux aux conditions plus difficiles. Chez les autres carnivores, la structure sociale semble plus rigide. Certaines espèces ne peuvent survivre seules et doivent former des groupes ayant une organisation sociale bien établie, pour coopérer pour la chasse et l'élevage des jeunes, comme le lion, le loup, la hyène tachetée, le lycaon, ou le dhole (Creel & Macdonald, 1995). D'autres sont le plus souvent monogames et le couple reproducteur n'accepte qu'occasionnellement un adulte supplémentaire qui est généralement un de leurs jeunes, comme cela est observé pour la plupart des espèces de renard (*Cerdocyon thous*, *Vulpes velox*, renard arctique, renard de Blanford *Vulpes cana* ; Moehlman, 1989). Au contraire, certaines espèces sont strictement solitaires comme l'ours, et les félins en général. Seules de rares espèces comme le coyote (*Canis latrans*) semble montrer une aussi grande flexibilité sociale que le renard roux et possède une aussi large répartition mondiale.

D'après l'hypothèse que la viabilité d'une espèce dépend de sa variabilité génétique (Lacy, 1997), nous pouvons supposer que le succès adaptatif du renard roux soit lié à sa grande variabilité génétique. Sachant que cette variabilité est plus forte dans une population chassée que dans une population protégée (Frati *et al*., 2000), les très fortes pressions de mortalité (chasse, piégeage, épidémies) qu'ont subi les populations de renards roux en général, expliqueraient que ces populations se soient malgré tout maintenues - à l'inverse d'autres carnivores comme le loup - grâce à l'augmentation de leur variabilité génétique.

Ainsi, malgré le grand nombre d'études menées sur le renard roux depuis une quarantaine d'années, nombre de mécanismes liés à son organisation socio-spatiale restent largement inexpliqués et un vaste champ d'études est encore à explorer pour comprendre l'évolution de la vie en groupe spatial vers des sociétés plus complexes, dont le renard constitue un excellent modèle de par sa grande flexibilité sociale.

BIBLIOGRAPHIE

ADKINS C.A. & STOTT P. (1998) – Home ranges, movements and habitat associations of red foxes *Vulpes vulpes* in suburban Toronto, Ontario, Canada. *J. Zool., Lond*. **244**, 335-346.

ALCOCK J. (1979) – The evolution of societies. *In*: Animal behaviour: an evolutionary approach. 2nd edition. Sinauer associates, inc. Publishers. Sunderland, Masachusetts. 531 p.

ALLEN S.H. & SARGEANT A.B. (1993) – Dispersal patterns of red foxes relative to population density. *J. Wildl. Manage*. **57**(3), 526-533.

ARTOIS M. & STAHL P. (1989) - Prédation des rongeurs par le renard roux (*Vulpes vulpes*) en Lorraine. *Gibier Faune Sauvage* **6,** 279-294.

ARTOIS M. (1989) – Le renard roux (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758). S.F.E.P.M., *Encyclopédie des carnivores de France* n°3, 90 p.

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 et Vie*), **45**, 113-134.

BACON P.J., BALL F. & BLACKWELL P. (1991) – A model for territory and group formation in a heterogeneous habitat. *J. theor. Biol*. **148**, 445-468.

BAKER P.J., ROBERTSON C. J., FUNK S. M. & HARRIS S. (1998) – Potential fitness benefits of group living in the red fox, *Vulpes vulpes*. *Animal Behaviour* **56**, 1411-1424.

BAKER P.J. & HARRIS S. (2000) – Interaction rates between members of a group of Red Foxes (*Vulpes vulpes*). *Mammal Rev*. **30**(3-4), 239-242.

BAKER P.J., FUNK S.M., HARRIS S. & WHITE P.C.L. (2000) – Flexible spatial organization of urban foxes, *Vulpes vulpes*, before and during an outbreak of sarcoptic mange. *Animal Behaviour* **59**,127-146.

BAKER P.J., FUNK S.M., BRUFORD M.W. & HARRIS S. (2004) – Polygynandrie in a red fox population: implications for the evolution of group living in canids? *Behavioral Ecology* **15**(5), 766-778.

BARDKCI F. & SKIBINSKI D.O.F. (1994) – Application of the RAPD technique in tilapia fish: species and subspecies identification. *Heredity* **73**, 117-123.

BEKOFF M., DANIELS T. J. & GITTLEMAN J.L. (1984) – Life history patterns and the comparative social ecology of carnivores. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15**, 191-232.

BOYDSTON E.E., KAPHEIM K.M., SZYKMAN M. & HOLEKAMP K.E. (2003) – Individual variation in space use by female spotted hyenas. *Journal of Mammalogy* **84**(3), 1006-1018.

CAMPAN R. & SCAPINI F. (2002) – Ethologie: approche systémique du comportement. Ed. De Boeck Université, Bruxelles. 737 p.

CAVALLINI P. & SANTINI S. (1996) – Reproduction of the red fox *Vulpes vulpes* in Central Italy. *Ann. Zool. Fennici*, **33**, 267-274.

CAVALLINI P. (1992) – Ranging behavior of the red fox (*Vulpes vulpes*) in the rural southern Japan. *J. Mammal.* **73**(2), 321-325.

CAVALLINI P. (1996b) – Ranging behaviour of red foxes during the mating and breeding seasons. *Ethology, Ecology & Evolution* **8**, 57-65.

CAVALLINI P. (1996a) - Variation in the social system of the red fox. *Ethology, Ecology & Evolution* **8**, 323-342.

CHAUTAN M., PONTIER D. & ARTOIS M. (2000) – Role of rabies in recent demographic changes in Red Fox (*Vulpes vulpes*) populations in Europe. *Mammalia* **64**(4), 391-410.

CREEL S. & MACDONALD D. (1995) – Sociality, group size and reproductive suppression among carnivores. *In*: Advances in the study of behaviour, vol. 24. Academic Press, Inc., 203-257.

CREEL S.R. & CREEL N.M. (1991) – Energetics, reproductive suppression and obligate communal breeding in carnivores. *Behav. Ecol. Sociobiol*. **28**, 263-270.

CRESSWELL W.J., HARRIS S., CHEESEMAN C.L. & MALLISON P.J. (1992) – To breed or not to breed : an analysis of the social and density-dependent constraints on the fecondity of female badgers (*Meles meles*). *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* B **338**, 393-407.

DAHLE B. & SWENSON J.E. (2003) – Seasonal range size in relation to reproductive strategies in brown bears *Ursus arctos*. *Journal of Animal Ecology* **72**, 660-667.

DEKKER J.J.A., STEIN A. & HEITKÖNIG M.A. (2001) – A spatial analysis of a population of red fox (*Vulpes vulpes*) in the Dutch coastal dune area. *J. Zool. Lond*. **255**, 505-510.

DONCASTER C. P. & MACDONALD D. W. (1996) – Intraspecific variation in movement behaviour of foxes (*Vulpes vulpes*): a reply to White, Saunders & Harris. *Journal of Animal Ecology* **65**, 126-127.

DONCASTER C. P. & MACDONALD D. W. (1997) – Activity patterns and interactions of red foxes (*Vulpes vulpes*) in Oxford city. *J. Zool., Lond*. **241**, 73-87.

DONCASTER C.P. & MACDONALD D.W. (1991) – Drifting territoriality in the red fox *Vulpes vulpes*. *Journal of Animal Ecology* **60**, 423-439.

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

FRATI F., LOVARI S. & HARTL G.B. (2000) – Does protection from hunting favour genetic uniformity in the red fox? *Z. Saugetierkunde* **65**, 76-83.

FRITZELL E.K. (1978) – Aspects of racoon (*Procyon lotor*) social organization. *Can. J. Zool.* **56**, 260-271.

GEFFEN E. & MACDONALD D.W. (1992) – Small size and monogamy: spatial organization of Blandford's foxes, *Vulpes cana. Animal Behaviour* **44**, 1123-1130.

GITTLEMAN & HARVEY (1982) – Carnivore home-range size, metabolic needs and ecology. *Behav. Ecol. Sociobiol*., **10**, 57-63.

GITTLEMAN J.L. (1989) – Carnivore group living: comparative trends. In: *Carnivore Behaviour, Ecology, and Evolution*. J.L. Gittleman, Editor. London. Chapman and Hall., 183-207.

GOSZCZYNSKI J. (1989) – Population dynamics of the red fox in central Poland. *Acta. Theri*ol., **34**, 141-154.

HARESTAD A.S. and BUNNEL F.L. (1979) – Home range and body weight – a reevaluation. *Ecology* **60** (2), 389-402.

HARRIS S. & SMITH G.C. (1987) – Demography of two urban fox (*Vulpes vulp*es) populations. *Journal of Applied Ecology*, **24**, 75-86.

HARRIS S. & TREWEHELLA W.J. (1988) – An analysis of some of the factors affecting dispersal in urban fox (*Vulpes vulpes*) population. *J. Appl. Ecol*., **25**, 409-422.

HARRIS S. (1979) – Age-related fertility and productivity in red foxes, *Vulpes vulpes*, in suburban London. *J. Zool. Lond*. **187**, 195-199.

HARRIS S., CRESSWELL W.J., FORDE W.J., TREWEHELLA W.J., WOOLLARD T. & 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 Review*, **20** (2/3), 97-123.

HERSTEINSSON P. and MACDONALD D.W. (1992) – Interspecific competition and the geographical distribution of red and arctic foxes *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*. *OIKOS* **64**, 505-515.

HEYDON M.J. & REYNOLDS J.C. (2000) – Demography of rural foxes (*Vulpes vulpes*) in relation to cull intensity in three contrasting regions of Britain. *J. Zool. Lond*. **251**, 265-276.

HEYDON M.J., REYNOLDS J.C. & SHORT M.J. (2000) – Variation in abundance of foxes (*Vulpes vulpes*) between three regions of rural Britain, in relation to landscape and other variables. *J. Zool. Lond*. **251**, 253-264.

KAMLER J.F., BALLARD W.B., FISH E.B., LEMONS P.R., MOTE K. & PERCHELLET C. (2003) – Habitat use, home ranges, and survival of Swift foxes in a fragmented landscape: conservation implications. *Journal of Mammalogy* **84**(3), 989-995.

KERNOHAN B.J., GITZEN R.A. & MILLSPAUGH J.J. (2001) – Analysis of animal space use and movements. *In*: Radio tracking and animal populations. Academic Press., 125-166.

LACY R.C. (1997) – Importance of genetic variation to the viability of mammalian populations. *Journal of Mammalogy* **78**, 320-335.

LAUNDRE J.W. & KELLER B.L. (1984) – Home range size of coyotes : a critical review. *J. Wild. Manage.*, **48**(1), 127-139.

LEFEVRE P. (2003) – Conséquence de la dispersion sur la structure génétique d'une population de renards roux (*Vulpes vulpes*) en milieu rural. Mémoire de DEA d'Ecophysiologie, Energétiques et Comportement, de l'Université Louis Pasteur de Strasbourg.

LIBERG O. & VON SCHANTZ T. (1985) – Sex-biased philopatry and dispersal in birds and mammals : the Oedipus hypothesis. *American naturalist*, **126**, 129-135.

LIENARD E. (2003) – Contribution à l'étude des carnivores sauvages comme sentinelles de la fièvre hémorragique avec syndrôme rénal. Thèse vétérinaire, Ecole national vétérinaire de Nantes.

LINDSTROM E. (1985) – Social organization of red foxes in Sweden. International Theriological Congress, Edmonton, Canada.

LLOYD H. G. (1980) - The red fox. Batsford, London.

MACDONALD D. W., COURTENAY O., FORBES S. & MATHEWS F. (1999) – The red fox (*Vulpes vulpes*) in Saudi Arabia : loose-knit groupings in the absence of territoriality. *J. Zool., Lond*. **249**, 383-391.

MACDONALD D.W. & MOEHLMAN P.D. (1982) – Cooperation, altruism and restraint in the reproduction of carnivores. *Perspective in ethology* **5**, 433-467.

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

MACDONALD D.W. (1983) – The ecology of carnivore social behaviour. *Nature* **301**, 379-384.

MARLOW N.J., THOMSON P.C., ALGAR D., ROSE K., KOK N.E. & SINAGRA J.A. (2000) – Demographic characteristics and social organization of a population of red foxes in a rangeland area on Western Australia. *Wildlife Research* **27**,457-464.

MAUREL D. (1983) – Movements and space utilisation in the fox (Vulpes vulpes) as studied by radiotracking in the forest of Chizé. 1983 : XV Congr. Int. Fauna Cinegética y Silvestre. Trujillo 1981.

MEIA J.S. & WEBER J.M. (1995) – Home ranges and movements of red foxes in central Europe : stability despite environmental changes. *Can. J. Zool*., **73**, 1960-1966.

MEIA J.-S. & WEBER J.-M. (1996) – Social organization of Red foxes (Vulpes vulpes) in the Swiss Jura Mountains. *Z. Säugetierkunde* **61**, 257-268.

MEIA J.-S. (1994) – Organisation sociale d'une population de renards (*Vulpes vulpes*) en milieu montagnard. Thèse de doctorat ès sciences de l'Université de Neuchâtel, 208 p.

MILLSPAUGH J. J. (1995) - Seasonal movements, habitat use patterns, and the effect of human disturbances on elk in Custer State park, South Dakota. M.Sc. Thesis., South Dakota State University, Brookings, South Dakota, USA.

MOEHLMAN P.D. (1989) – Intraspecific variation in canid social systems. *In*: Carnivore Behaviour, Ecology, and Evolution. J.L. Gittleman, Editor. London. Chapman and Hall., 143-163.

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

MULDER (1985) – Spatial organization, movements and dispersal in a Dutch red fox population. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, **40**, 133-138.

NIEWOLD F.J.J. (1976) – Aspects of the social system of the red fox. *Natura*, **73** (9), 1-8.

PHILLIPS M. & CATTLING P.C. (1991) - Home range and activity patterns of red foxes in Nadgee Nature Reserve. *Wildlife Research*, **18,** 677-686.

PILLS C.M. & MARTIN M.A. (1978) – Population dynamics, predator-prey relationships and management of the red fox in Wisconsin. *Techn. Bull. Dept. Nat. Res.* Madison, **105**, 56p.

POULLE M.-L. (1991) – Eco-éthologie du renard roux (*Vulpes vulpes*) en Lorraine: influence du mode de distribution des ressources sur le partage de l'espace et les relations interindividuelles. Thèse d'éthologie de l'université de Strasbourg, 191 p.

POULLE M.-L., ARTOIS M. & ROEDER J.-J. (1994) – Dynamics of spatial relationships among members of a fox group (*Vulpes vulpes*: Mammalia : Carnivora). *J. Zool., Lond.* , **233**, 93-106.

REVILLA E. & PALOMARES F. (2001) – Differences in key habitat use between dominant and subordinate animals: intraterritorial dominance payoffs in Eurasian badgers? *Can. J. Zool.* **79**, 165-170.

ROEDER J.-J. & ANDERSON J. R. (1990) – Primates, recherches actuelles. Masson, Dunod ed. 248 p.

SEAMAN D.E. & POWELL R.A. (1996) – An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology*, **77,** 2075-2085.

SEAMAN D.E., MILLSPAUGH B.J., KERNOHAN B.J., BRUNDIGE G.C., RAEDEKE K.J. & GITZEN R.A. (1999) – Effects of sample size on kernel home range estimates. *Journal of Wildlife Management*, **63**, 739-747.

SHERRER B. (1984) – Biostatistique. Gaëtan Morin ed.

STORM G.L., ANDREWS R.D., PHILLIPS R.L., BISHOP R.A., SINIFF D.B. & TESTER J.R. (1976) – Morphology, reproduction, dispersal and mortality of Midwestern red fox populations. *Wildl. Monogr*. **49**, 6-82

STRAND O., LANDA A., LINNEL J. D. C., ZIMMERMANN B. & SKOGLAND T. (2000) – Social organization and parental behavior in the Arctic fox. *Journal of Mammalogy* **81**(1), 223-233.

SWIHART R.K. & SLADE N.A. (1985) – Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology*, **66**, 1176-1184.

TRAVAINI A., LAFFITTE R. & DELIBES M. (1996) – Determining the relative abundance of European red foxes by scent-station methodology. *Wildl. Soc. Bull*., **24**, 500-504.

TREWHELLA W.J., HARRIS S. & McALLISTER F.E. (1988) – Dispersal distance, home-range size and population density in the red fox (*Vulpes vulpes*): a quantitative analysis. *Journal of Applied Ecology* **25**, 423-434.

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

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

VON SCHANTZ T. (1984) – "Non-breeders" in the red fox *Vulpes vu*lpes: a case of ressource surplus. *Oïkos*, **42**, 59-65.

WANDELER P., FUNK S.M., LARGIADER C.R., GLOOR S. & BREITENMOSER U. (2003) – The city-fox phenomenon: genetic consequences of a recent colonization of urban habitat. *Molecular Ecology* **12**, 647-656.

WASER (1981) – Sociality or territorial defense? The influence of resource renewal. *Behav. Ecol. Sociobiol*., **8**, 231-237.

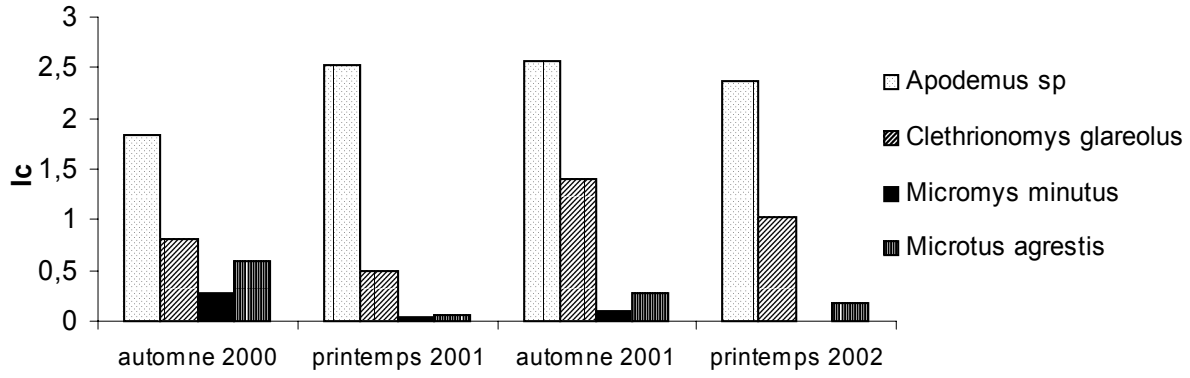
WHITE P. C. L. & HARRIS S. (1994) – Encounters between red foxes (*Vulpes vulpes*): implications for territory maintenance, social cohesion and dispersal. *Journal of Animal Ecology* **63**, 315-327.

WHITE P.C.L., SAUNDERS G. & HARRIS S. (1996) – Spatio-temporal patterns of home range use by foxes (*Vulpes vulpes*) in urban environments. *Journal of Animal Ecology* **65**, 121-125.

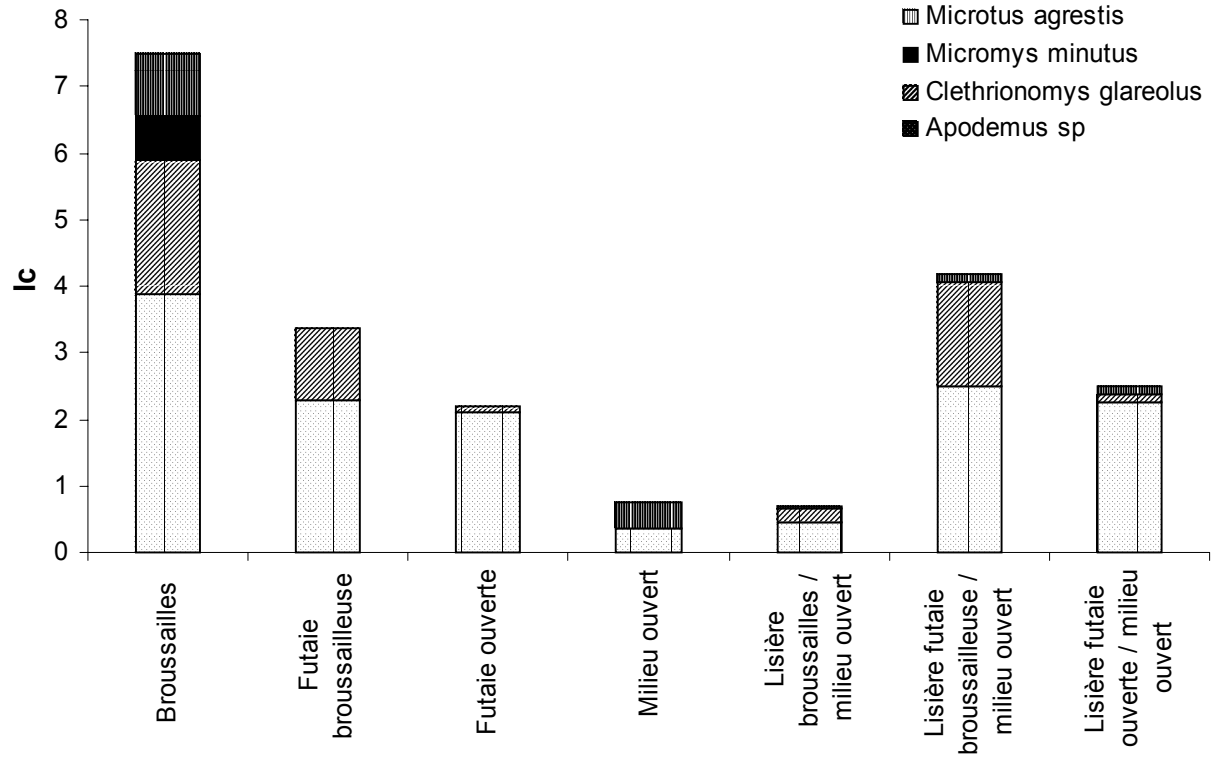
WOODLLARD T. & HARRIS S. (1990) – A behavioural comparison of dispersing and non-dispersing foxes (*Vulpes vulpes*) and an evaluation of some dispersal hypotheses. *Journal of Animal Ecology* **59**, 709-722.

WOODROFFE R. & MACDONALD D. W. (1995) – Female/female competition in European badgers *Meles meles*: effects on breeding success. *Journal of Animal Ecology* **64**, 12-20.

ZAPATA S.C., TRAVAINI A. & DELIBES M. (1998) – Reproduction of the red fox, *Vulpes vulpes*, in Doñana, Southern Spain. *Mammalia* **62** (1), 139-142.



Annexe 1: Nombre moyen de captures par ligne (Ic) par espèce de rongeurs et par saison



Annexe 2: Nombre moyen de captures par ligne (Ic) des différentes espèces de rongeurs par type de milieu pour l'ensemble des 4 saisons

Annexe 3 : Nombre de renards tués par chasse et par piégeage sur l'ensemble du département des Ardennes (355 piégeurs effectifs pour 1200 répertoriés), pour les années 2001 à 2003.

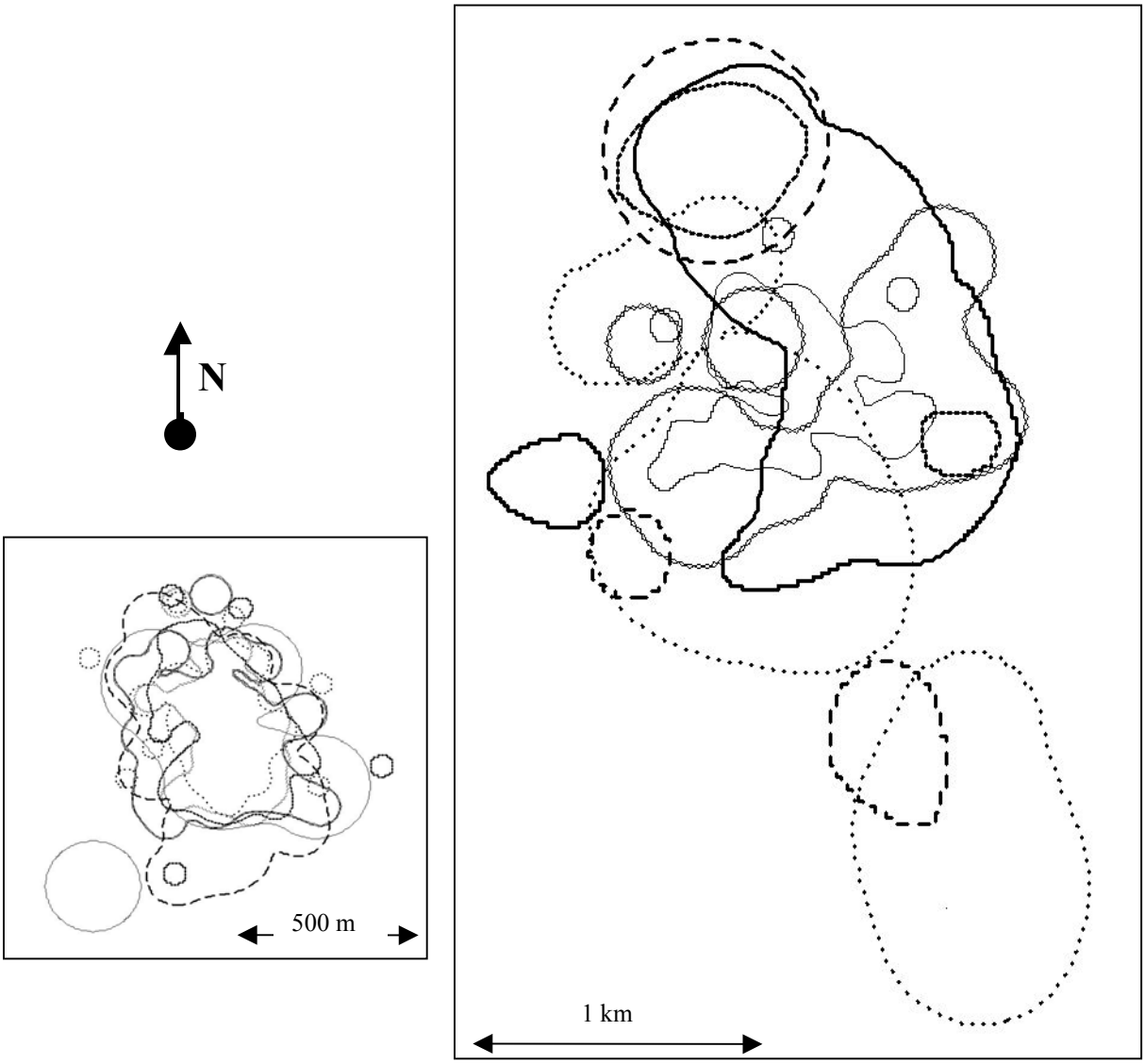
Année	Nombre de renards tués		
	Par chasse	Par piégeage	Total
2001	84	3007	3091
2002	132	2750	2882
2003	100	2698	2798
Total	316	8455	8771

Annexe 4 : Nombre de localisations par individu et par saison réalisées pour 34 renards suivis du printemps 2001 au printemps 2003. En gris : individu ayant moins de 30 localisations par saison ; en noir : individu ayant plus de 30 localisations par saison.

Individu	2001			2002				2003		Total
	printemps	été	automne	hiver	printemps	été	automne	hiver	printemps	
Sam	5									5
Zoé	2									2
Armelle	14	68								82
Maelle	6	99	13	48						166
Anne	10	103	13	41						167
Merise	8	100	12	66	36	20				242
Gwen		54	13	81	55	62	32	26		323
Jackie		20	8							28
Châtaigne		1								1
Pippin			0							0
Lili			1							1
Marcel			6	12						18
Patoune				8						8
Plumeau				17						17
Gaspard				2	3					5
Juliette				20	31	52	30	41	71	245
Rox				20	30	62	30	40	74	256
Théo				68	40	52	31	40	63	294
Edgar					8					8
Mêlasse					3					3
Prunelle						37				37
Mika						39	42	40	95	216
Youkaïdi							30	42	79	151
Joséphine							32	44	41	117
Gisèle							30	30	13	73
Zora							43	41	107	191
Friska							30	15		45
Cosette								13		13
Nathan								11		11
Caramel								5		5
Raymonde								3		3
Katrine								0		0
Fraise									8	8
Lisette									30	30

Annexe 5: Superficie minimale, maximale et moyenne de 47 domaines vitaux saisonniers estimée selon trois méthodes et leur différence absolue moyenne, pour 16 renards suivis par radio-pistage de juin 2001 à juin 2003

Methode	Taille des domaines saisonniers (ha)			Différence absolue moyenne ± ET	
	Minimum	Maximum	Moyenne ± ET		
Kernel 95%	19	414	109 ± 92	49 ± 63	40 ± 51
MCP 100%	20	538	121 ± 117		
MCP 95%	14	384	87 ± 77	33 ± 52	



Annexe 6: Exemple de deux domaines vitaux ayant une stabilité saisonnière différente. A gauche : I_{Ov} moyen = 0,72 pour six domaines vitaux saisonniers successifs de Gwen de l'été 2001 à l'automne 2002. A droite : I_{Ov} moyen = 0,36 pour six domaines vitaux saisonniers successifs de Théo de l'hiver 2001 au printemps 2003.

Annexe 7: Pourcentage de recouvrement spatial entre les domaines vitaux saisonniers (chiffre en haut) et pourcentage de localisations dans leur surface commune (chiffre en bas entre parenthèse) pour tous les individus résidents suivis entre l'été 2001 et le printemps 2003.
En noir : domaines estimés à partir de plus de 30 localisations. En gris : domaines estimés à partir de moins de 30 localisations.
En **gras** : recouvrement spatial > 5% avec test du Khi² pour comparer si la répartition des points dans la zone commune est différente d'une répartition homogène des points dans tout le domaine (* : P<0,05 ; ** : P<0,01 ; *** ; P<0,001)

Été 2001	Armelle	Anne	Gwen	Jackie	Maelle	Merise
Armelle		**22 (26)**	**19 (18)**	**35 (24)***	**33 (40)**	1 (1)
Anne	**14 (14)**		**42 (61)*****	**51 (44)**	**87 (91)**	**23 (30)**
Gwen	**26 (17)***	**93 (98)***		**43 (26)*****	**83 (93)***	**28 (43)*****
Jackie	**14 (0)*****	**32 (53)*****	**12 (18)**		**48 (29)*****	**5 (6)**
Maelle	**5 (3)**	**19 (40)*****	**8 (16)****	**17 (22)**		**11 (27)*****
Merise	2 (1)	**47 (54)**	**25 (19)**	**18 (9)***	**100 (100)**	

Automne 2001	Anne	Gwen	Jackie	Maelle	Merise
Anne		**27 (31)**	**6 (0)****	**57 (54)**	**32 (38)**
Gwen	**74 (83)***		**19 (25)**	**73 (75)**	**39 (50)***
Jackie	**27 (25)**	**29 (25)**		**5 (0)***	**5 (0)***
Maelle	**42 (54)***	**19 (31)***	1 (0)		**21 (31)***
Merise	**94 (100)***	**41 (58)*****	4 (0)	**87 (100)*****	

Hiver 2002	Anne	Juliette	Merise	Rox	Gwen	Maelle	Theo	Plumeau	Patoune
Anne		**53 (63)***	**33 (56)*****	**28 (22)**	**14 (15)**	**61 (41)*****	**15 (12)**	0	0
Juliette	**59 (90)*****		**21 (50)*****	**28 (25)**	0	**29 (40)***	**13 (15)**	0	0
Merise	**62 (77)****	**36 (51)**		**31 (24)**	**12 (6)**	**94 (97)**	**10 (8)**	0	0
Rox	**17 (10)**	**15 (15)**	**10 (5)**		1 (0)	**26 (15)***	**8 (15)***	0	0
Gwen	**86 (93)**	1 (1)	**37 (53)***	**10 (11)**		**95 (96)**	**22 (20)**	0	0
Maelle	**29 (33)**	**12 (17)**	**24 (23)**	**21 (41)*****	**7 (15)****		**8 (13)**	0	0
Theo	**6 (4)**	**5 (3)**	2 (1)	**6 (4)**	2 (1)	**7 (4)**		2 (1)	**18 (29)****
Plumeau	0	0	0	0	0	0	**100 (100)**		**97 (96)**
Patoune	0	0	0	0	0	0	**45 (75)*****	**6 (0)***	0

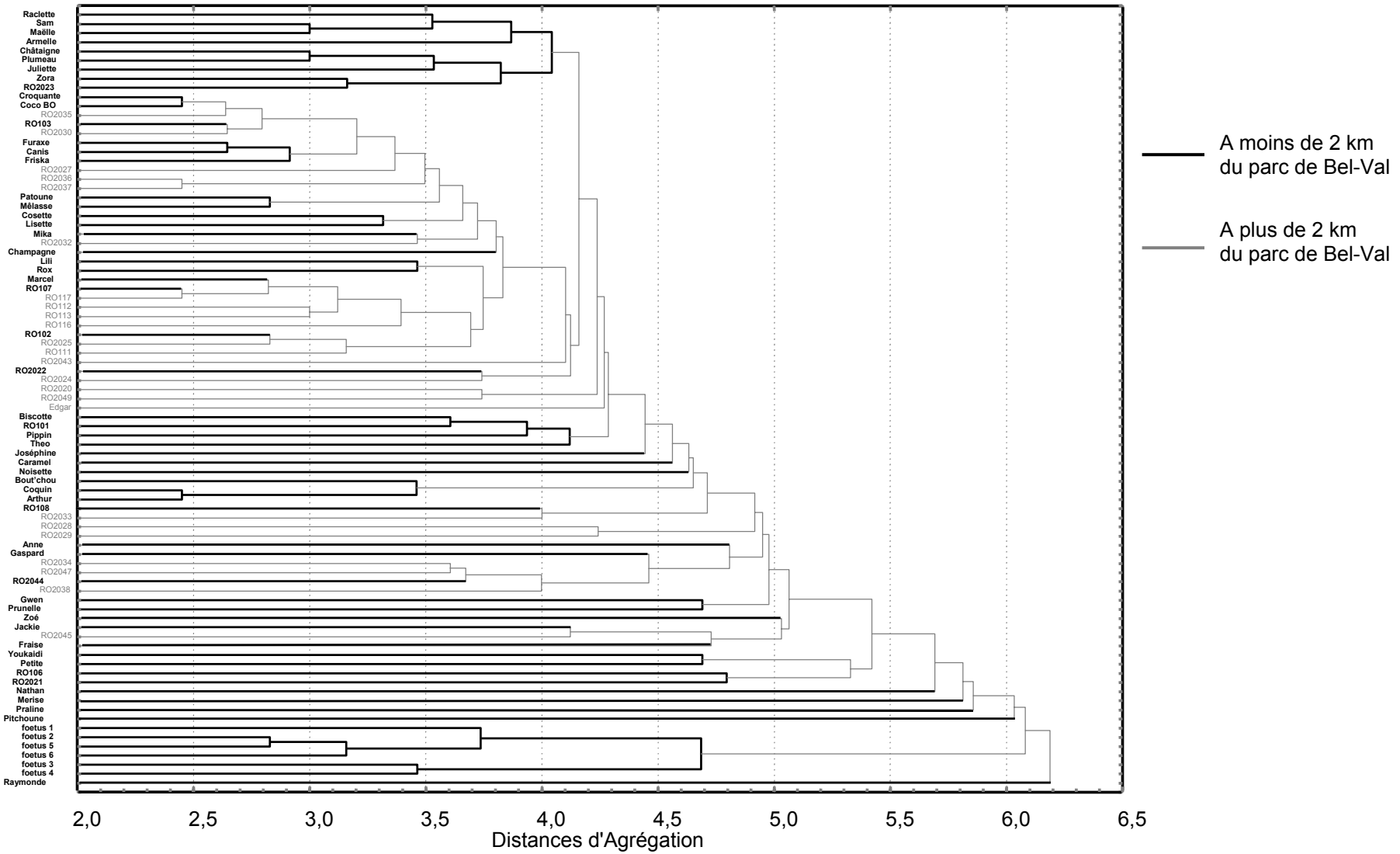
Printemps 2002	Rox	Merise	Juliette	Gwen	Theo
Rox		0	**38 (32)**	0	0
Merise	0		**90 (97)***	**18 (17)**	0
Juliette	**17 (13)**	**14 (16)**		**6 (16)*****	0
Gwen	0	**41 (60)*****	**84 (93)***		0
Theo	0	0	0 (3)	0	

Été 2002	Gwen	Merise	Juliette	Mika	Prunelle	Rox	Theo
Gwen		**11 (5)***	0	0	0	0	0
Merise	**8 (6)**		0	0	0	0	0
Juliette	0	0		0	0	0	0
Mika	0	0	0		**40 (46)**	1 (3)	0
Prunelle	0	0	0	**49 (51)**		**11 (11)**	0
Rox	0	0	0	4 (2)	**26 (15)****		0
Theo	0 (2)	0	0	0	0	0	

Automne 2002	Zora	Mika	Rox	Juliette	Gwen	Theo	Friska	Josephine	Youkaïdi	Gisèle
Zora		**81 (81)**	1 (0)	0	0	**6 (2)**	0	0	0	0
Mika	**60 (71)***		**6 (5)**	0	0	0	0	0	0	0
Rox	4 (3)	**25 (13)****		**20 (10)***	0	0	0	0	0	0
Juliette	0	0	3 (0)		**9 (7)**	**17 (13)**	**18 (10)***	4 (10)	0	0
Gwen	0	0	0	**38 (41)**		**97 (100)**	**66 (63)**	**19 (19)**	**12 (13)**	0
Theo	2 (0)	0	0	**9 (13)**	**12 (32)*****		**18 (35)*****	**17 (19)**	**17 (23)**	**9 (10)**
Friska	0	0	0	**22 (17)**	**19 (33)*****	**40 (47)**		**28 (30)**	**35 (23)***	3 (0)
Josephine	0	0	0	**7 (3)**	**7 (3)**	**51 (78)*****	**38 (34)**		**58 (81)*****	**37 (63)*****
Youkaïdi	0	0	0	0	4 (0)	**40 (67)*****	**37 (20)*****	**46 (67)*****		**33 (57)*****
Gisèle	0	0	0	0	0	**33 (24)**	**5 (3)**	**44 (52)**	**50 (62)***	

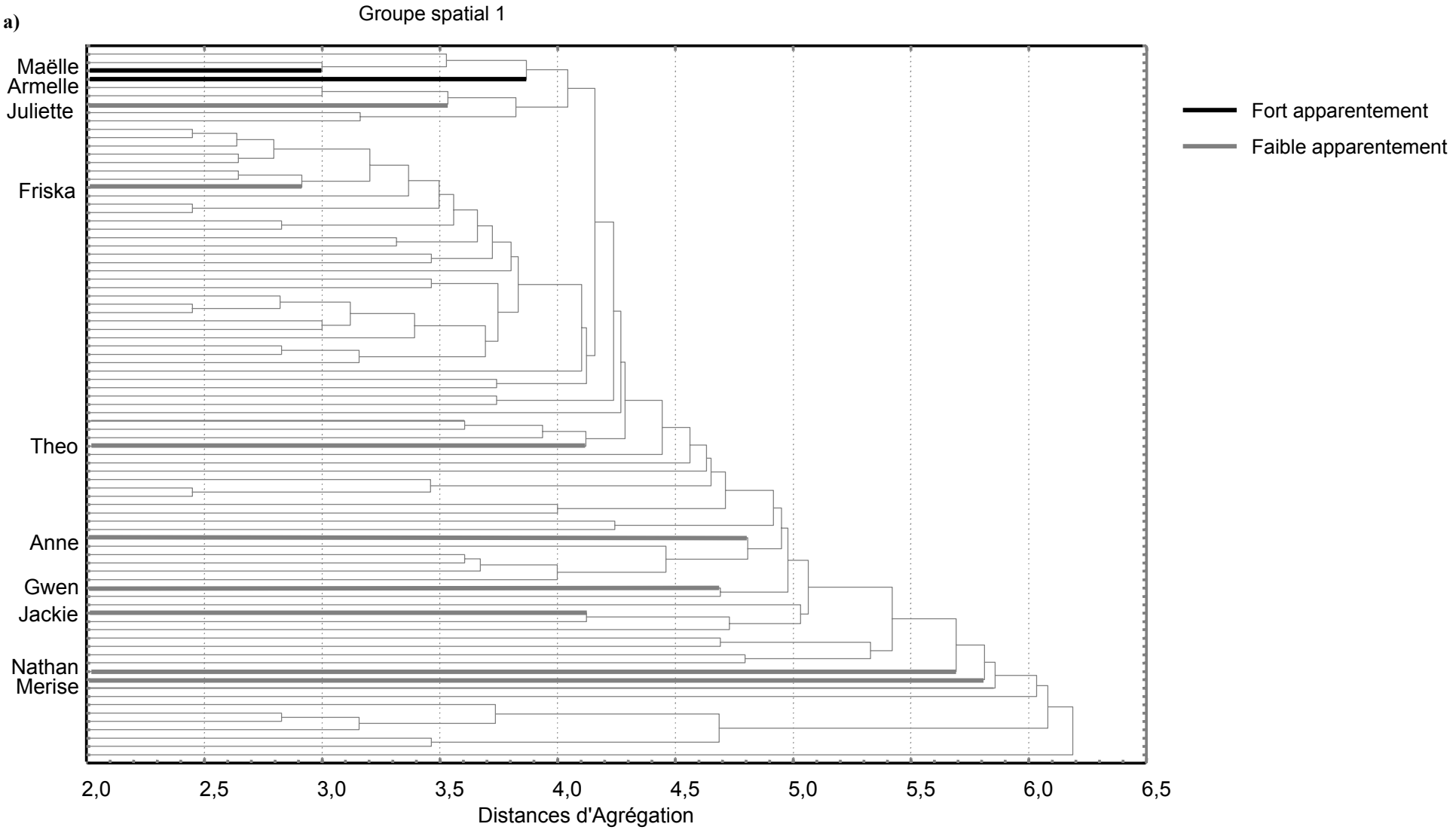
Hiver 2003	Zora	Mika	Rox	Cosette	Juliette	Nathan	Friska	Gwen	Theo	Josephine	Youkaïdi	Gisèle
Zora		**74 (88)****	**11 (10)**	**45 (61)****	1 (0)	0	0	0	0	0	0	0
Mika	**69 (90)*****		**9 (8)**	**52 (60)**	2 (3)	0	0	0	0	0	0	0
Rox	**19 (18)**	**17 (10)**		**89 (95)***	**30 (20)***	0	0	0	0	0	0	0
Cosette	**14 (8)**	**17 (8)***	**16 (8)***		**6 (0)***	0	0	0	0	0	0	0
Juliette	1 (0)	1 (0)	**8 (5)**	**9 (5)**		**43 (46)**	**16 (29)*****	0	2 (0)	0	0	0
Nathan	0	0	0	0	**34 (45)***		**18 (27)***	0	0	0	0	0
Friska	0	0	0	0	**29 (67)*****	**43 (67)*****		2 (0)	**5 (0)***	**14 (7)***	**9 (7)**	0
Gwen	0	0	0	0	0	0	**30 (19)***		**82 (92)****	**25 (15)***	0	0
Theo	0	0	0	0	3 (0)	0	3 (0)	3 (5)		**10 (10)**	**8 (3)**	**27 (43)*****
Josephine	0	0	0	0	0	0	**33 (36)**	4 (2)	**40 (52)***		**53 (75)*****	**26 (23)**
Youkaïdi	0	0	0	0	0	0	**36 (24)***	0	**48 (50)**	**83 (95)****		**31 (74)*****
Gisèle	0	0	0	0	0	0	0 (0)	0	**74 (92)*****	**18 (12)**	**14 (12)**	

Printemps 2003	Zora	Mika	Rox	Fraise	Juliette	Theo	Josephine	Youkaïdi	Lisette	Gisèle
Zora		**58 (79)*** **	**6 (4)**	0	0	0	0	0	0	0
Mika	**72 (88)*** **		3 (4)	2 (2)	0	0	0	0	0	0
Rox	**7 (5)**	3 (1)		**47 (66)*** **	0	0	0	0	0	0
Fraise	0	4 (0)	**91 (0)*** **		0	0	0	0	0	0
Juliette	0	0	0	0		0	0	0	0	0
Theo	0	0	0	0	0		**7 (2)***	**25 (10)*** **	0 (0)	**16 (10)**
Josephine	0	0	0	0	0	**11 (5)***		**59 (85)*** **	**17 (20)**	**14 (15)**
Youkaïdi	0	0	0	0	0	**30 (8)*** **	**44 (72)*** **		**8 (30)*** **	**21 (27)**
Lisette	0	0	0	0	0	0	**14 (4)** **	**9 (4)**		**5 (4)**
Gisèle	0	0	0	0	0	**31 (38)**	**18 (15)**	**34 (62)*** **	**7 (8)**	

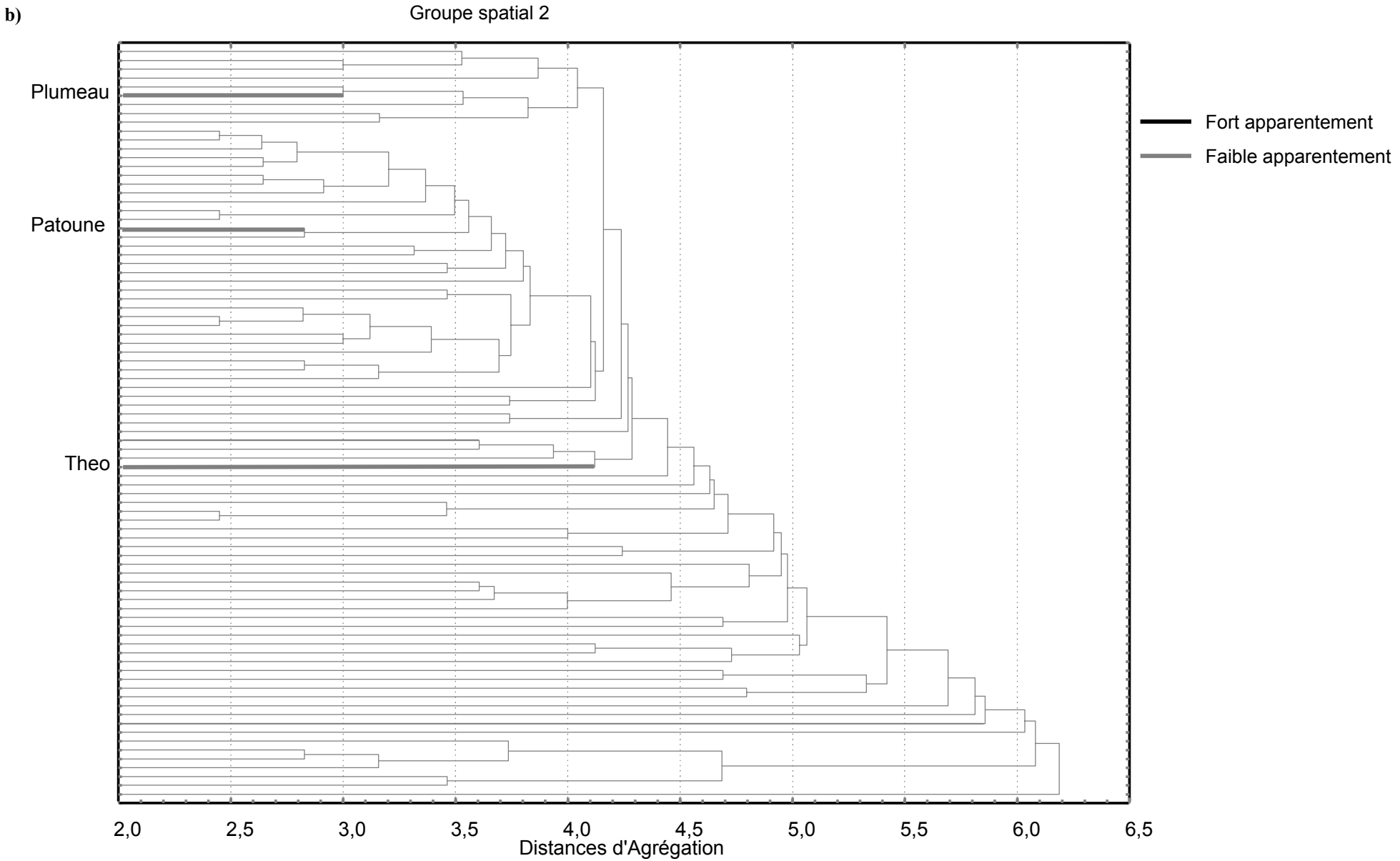


Annexe 8 : Classification hiérarchique représentant le degré de parenté entre 85 individus, dont 56 prélevés à moins de 2 km du parc de Bel-Val et 29 prélevés à plus de 2 km en dehors du parc, entre janvier 2001 et octobre 2003.

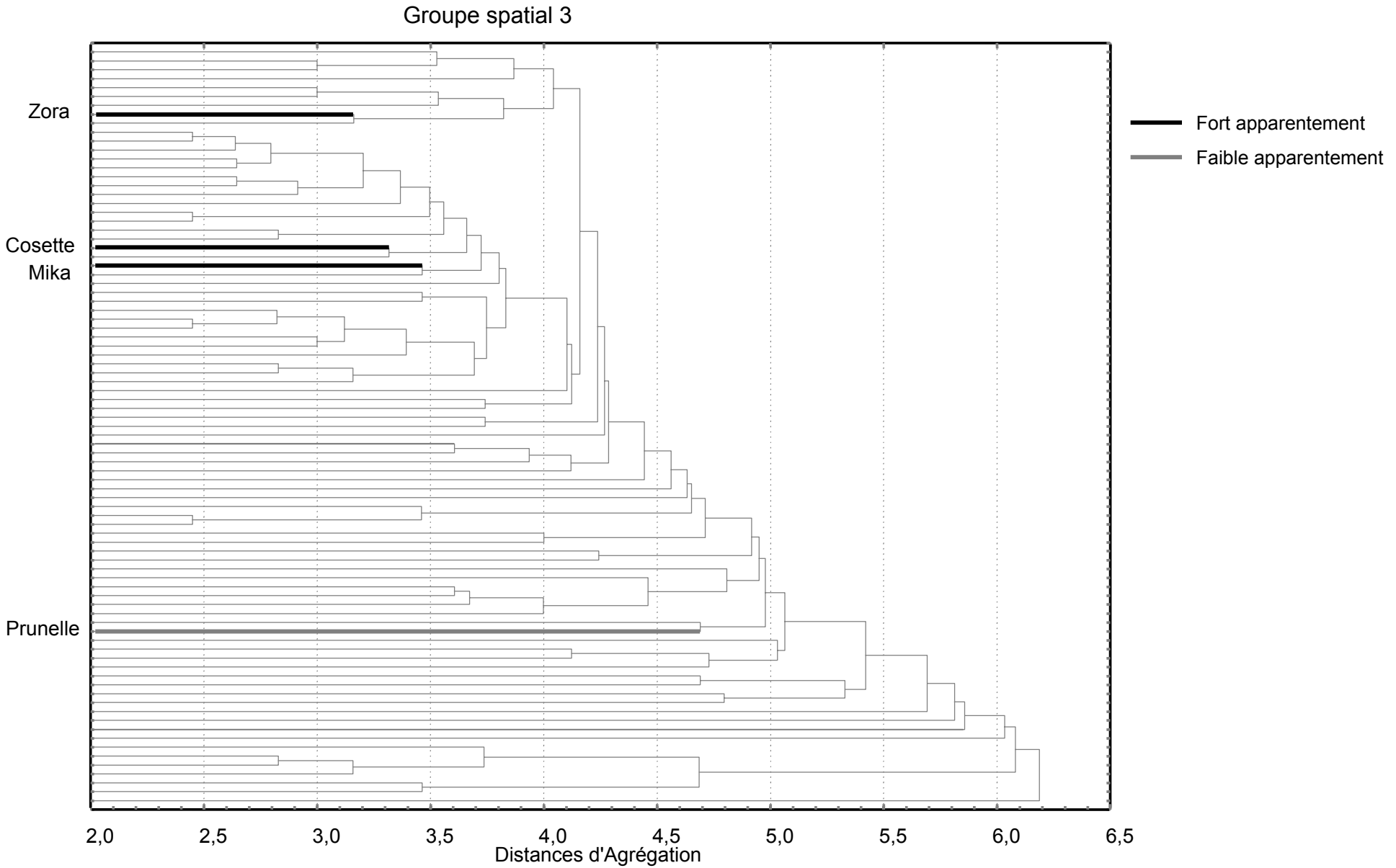
a)


Groupe spatial 1
Maëlle
Armelle
Juliette
Friska
Theo
Anne
Gwen
Jackie
Nathan
Merise
2,0
2,5
3,0
3,5
4,0
4,5
5,0
5,5
6,0
6,5
Distances d'Agrégation
Fort apparentement
Faible apparentement

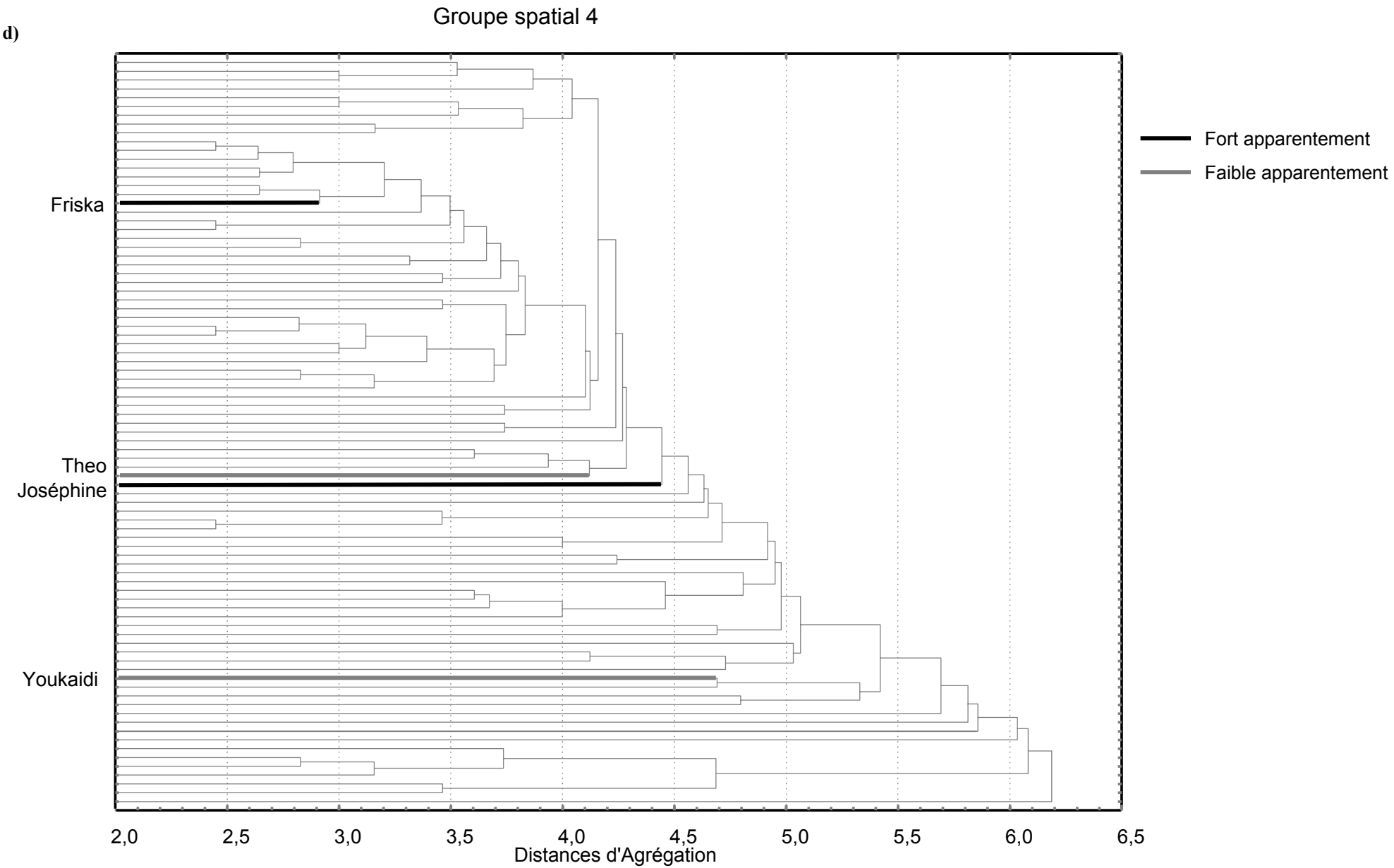
b)

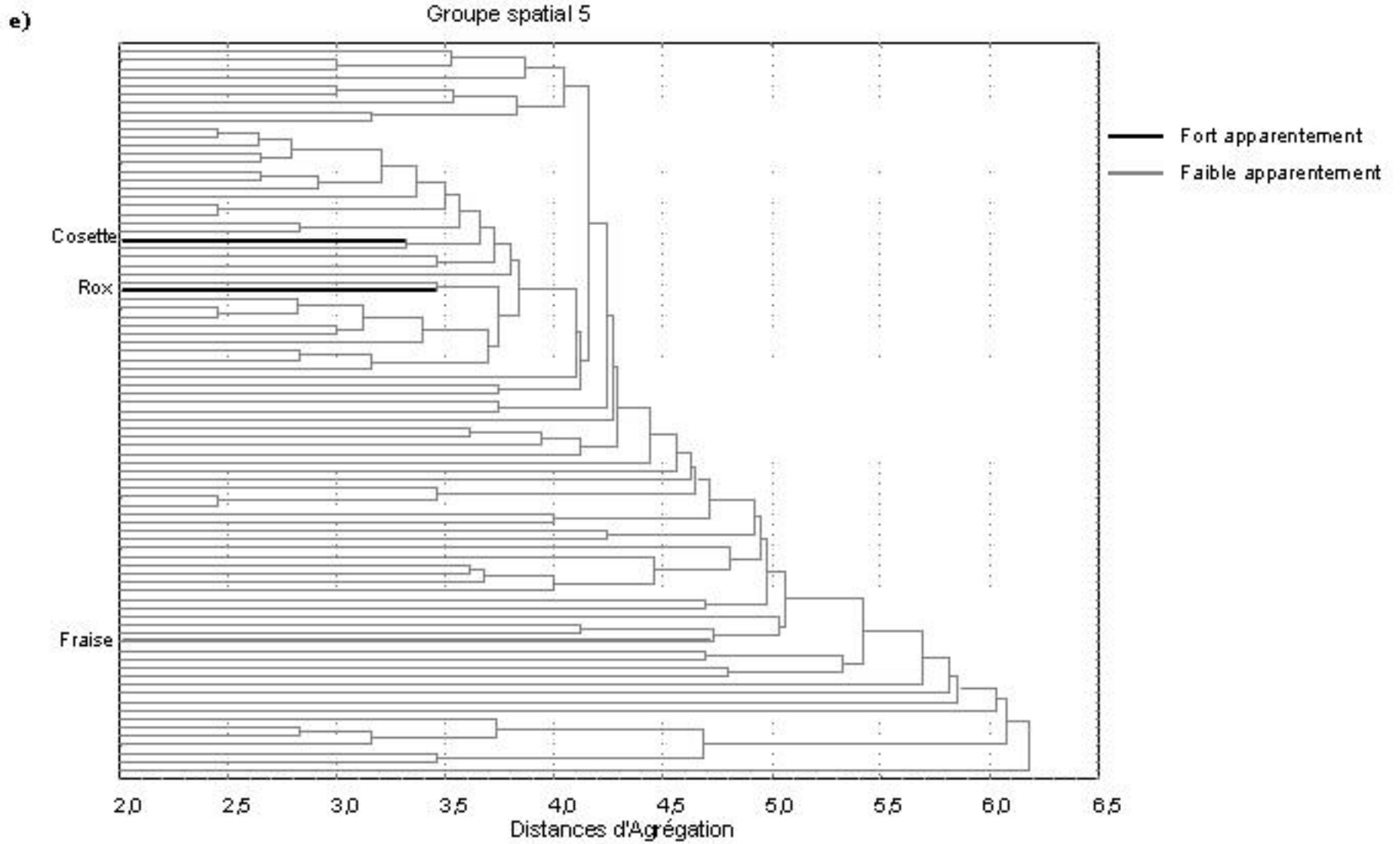

Groupe spatial 2
Plumeau
Patoune
Theo
Fort apparentement
Faible apparentement
2,0
2,5
3,0
3,5
4,0
4,5
5,0
5,5
6,0
6,5
Distances d'Agrégation

c)


Groupe spatial 3
Zora
Cosette
Mika
Prunelle
Fort apparentement
Faible apparentement
2,0
2,5
3,0
3,5
4,0
4,5
5,0
5,5
6,0
6,5
Distances d'Agrégation

d)


Groupe spatial 4
Fort apparentement
Faible apparentement
Friska
Theo
Joséphine
Youkaidi
2,0
2,5
3,0
3,5
4,0
4,5
5,0
5,5
6,0
6,5
Distances d'Agrégation



Annexe 9 : Classification hiérarchique représentant le degré de parenté entre individus de même groupe spatial, pour cinq groupes spatiaux suivis de l'été 2001 au printemps 2003.

Effect of sex and female reproductive status on seasonal home range size and stability in rural red foxes (*Vulpes vulpes*)

Caroline HENRY[1, 2 *], Marie-Lazarine POULLE[1] and Jean-Jacques ROEDER[2]

[1] 2C2A-CERFE, Maison de la Recherche, 08240 Boult-aux-Bois, France

[2] CEPE-UPR/CNRS 9010, 23 rue Becquerel, 67087 Strasbourg cedex 2, France

* Author for correspondence: henry_cerfe@yahoo.fr

Accepted in Ecoscience on 21 October 2004

Abstract: Intra-population variations in home range size can be considerable among carnivores, especially in the red fox (*Vulpes vulpes*). In this species, variations are not necessarily sex or age dependent. Our aim was to test whether differences in home range size and stability could be related to red fox female reproductive status, considering that its populations exhibit variable proportions of barren vixens. We examined differences in size and stability of seasonal home ranges of 16 foxes (three males and 13 females) radio-tracked from June 2001 to June 2003, in the Ardennes, France. Mean individual home range sizes varied widely from 31 to 311 ha with an average of 109 ha. The smaller a home range was the more stable it was. Home range size was not sex-dependent but female home ranges were more stable than male ones. Reproductive females, mostly 2 years old at least, had smaller home ranges (mean: 50 ha) than non-reproductive females (mean: 174 ha), all 1 year of age. However, there was no difference in female home range stability. We hypothesized that reproductive females monopolize the richest food-patches at the expense of non-reproductive females, younger and assumed to be subordinate and/or less experienced. Therefore, home range size correlated to food richness may be an important factor for female reproductive success. Competition for food and space could thus explain female reproductive suppression.

Key words: home range, red fox, reproductive status, spatio-temporal stability, *Vulpes vulpes*

Résumé: Chez les carnivores, les variations de la taille du domaine vital au sein d'une même population peuvent être considérables, notamment chez le renard roux où elles ne sont pas forcément liées au sexe ni à l'âge. Nous avons testé si des différences de taille et de stabilité des domaines vitaux peuvent être liées au statut reproducteur des femelles chez cette espèce dont les populations présentent une proportion variable de femelles adultes non reproductrices. Pour cela, nous avons comparé la taille et la stabilité de domaines vitaux saisonniers de 16 renards (trois mâles et 13 femelles) suivis par radio-pistage de juin 2001 à juin 2003, en France, dans les Ardennes. Les tailles moyennes des domaines individuels varient largement, de 31 à 311 ha, avec une moyenne de 109 ha. Plus un domaine vital est petit et plus il est stable. La taille des domaines vitaux n'est pas liée au sexe, cependant les femelles ont des domaines plus stables que ceux des mâles. Les femelles reproductrices, globalement âgées d'au moins 2 ans, ont de plus petits domaines (moyenne : 50 ha) que les non reproductrices (moyenne : 174 ha), toutes âgées de 1 an. Cependant, il n'y a pas de différence de stabilité des domaines entre femelles. Nous soutenons l'hypothèse que les femelles reproductrices monopoliseraient les sources de nourritures les plus riches au dépend des non reproductrices, plus jeunes et supposées être dominées et/ou moins expérimentées. Ainsi, la taille d'un domaine corrélée à sa richesse en nourriture serait un facteur important pour le succès reproducteur d'une femelle. La compétition pour la nourriture et l'espace permettrait donc d'expliquer la suppression de la reproduction chez les femelles.

Mots-clés: domaine vital, renard roux, stabilité spatio-temporelle, statut reproducteur, *Vulpes vulpes*

Nomenclature: Macdonald & Barrett, 1993

Introduction

In terrestrial mammals, home range size may vary intra-specifically and, according to Macdonald (1983), such variations are considerable in carnivores. Differences from one population to another may largely be explained by food abundance and distribution in relation to the habitat (Macdonald, 1983; von Schantz, 1984). Within population, differences in metabolic needs in relation to body weight and size could explain differences in male versus female or adult versus subadult home range size (Harestad & Bunnell, 1979; Lindstedt, Miller & Buskirk, 1986). However, size difference in male and female home range generally result of male mating strategies, males holding largest territories to gain access to females with smaller areas (Emlen & Oring, 1977; Macdonald, 1983).

Variations in home range size are particularly pronounced in the red fox (*Vulpes vulpes*). This opportunistic canid has the widest distribution among carnivores and is present in a large range of habitats. The red fox is characterized by a flexible social structure - it can live solitary, in stable pairs or in groups up to 6 adults (Cavallini, 1996a) – and also by a flexible spatial behavior. Fox home ranges may vary from 10 to 250 ha in the urban habitat of Oxford in England and from 500 to 2000 ha in the farmland of Ontario in Canada (Voigt & Macdonald, 1984). White, Saunders & Harris (1996) reported that males had larger home ranges than females. However, in most of the studies, intra-population variations in home range size are not sex dependent, even in group-living populations (Poulle, Artois & Roeder, 1994 ; Meia & Weber, 1995 ; Dekker, Stein & Heitkönig, 2001). Thus, other factors than those linked to sex should be considered in order to explain home range size differences in the red fox.

Reproductive status may have an important influence on home range size as it has already been demonstrated in other species. In brown bears, Dahle and Swenson (2003) reported that oestrous females increased their mating season ranges while females with cubs

restricted them. In spotted hyenas, females with cubs have smaller home ranges than females alone (Boydston *et al.*, 2003), whereas in raccoon, parous or pregnant females have larger home ranges than nulliparous yearling females (Fritzell, 1978). In red foxes, it frequently appears that sexually mature females don't succeed to produce a litter for various reasons (no ovulation, no embryo implantation or abortion). Consequently, red fox populations exhibit a highly variable proportion of non-reproductive females: from 8.5% in Western Australia (Marlow *et al*., 2000) to 60% in Oxford (Macdonald, 1979). This proportion seems to be linked with social organization as in red fox populations living in groups, only one or two females per group are described as reproductive (Macdonald, 1979; von Schantz, 1981). Furthermore, as non-reproductive females are mostly one year old (Harris, 1979; Zapata, Travaini & Delibes, 1998; McIlroy, Saunders & Hinds, 2001), Macdonald (1979) assumed that their reproduction is socially inhibited by aggressive contacts due to dominant females, as described in wolves (Packard *et al.*, 1985). Von Schantz (1981) established that these non-reproductive females have smaller home ranges within the larger range of the reproductive female. Furthermore, it is often reported that some young non-reproductive adults, referred to as transient, nomadic or floating, could have, according to the studies, small (Mulder, 1985) or very large (Cavallini, 1996b; Dekker, Stein & Heitkönig, 2001) home ranges, that move widely across the stable home ranges of resident foxes. Therefore, it appears that the reproductive status could affect not only the home range size but also its stability. However, why some such differences appear in red fox spatial behaviour remains unclear.

Our aim was to determine over a 2-year period whether sex and/or female reproductive status influences variability in home range size and stability in a rural red fox population.

Methods

STUDY AREA

The study was conducted in a 30 km² rural area in the Ardennes, North-eastern France. The climate is continental with long and cold winters and regular precipitation all the year. The area is wooded (53%) with cultivated fields and pastures and a low human population density (8 inhabitants per km^2) spread out in very small villages. Fox density was estimated during winter using the "Line Transect" method (Ruette, Stahl & Albaret, 2003). In 2002 and 2003, density was about 3 foxes per km². In this area, foxes are trapped and hunted the whole year round.

CAPTURE AND TELEMETRY

Foxes were live-trapped using stopped neck-snares for adults and box-traps near the den for juveniles. Foxes 8 months of age or older were fitted with radio-collars (Televilt transmitters in 151-153 MHz, weighing 120g) and radio-tracked from June 2001 to June 2003, up to 6 times a week, in 6h-sessions on average. During each tracking session, all collared individuals were searched for and located in more than 95% of the cases. We obtained on average two independent locations per individual per session. Locations were considered as independent if they were separated by one hour at least (Cavallini, 1996b). When a fox was located at the same resting place several times in succession, only the first fix was taken into account. Locations were collected for all the 24 hours of the day, with 75% of the fixes made at night between 18:00 and 00:00 when foxes are the most active (Cavallini & Lovari, 1994). Fixes were made by triangulation using a car equipped with a telescopic antenna. The location using GPS coordinates and the precision of the fixes were calculated by LOAS, using a system error of 5°. The mean ellipse area or error surface area calculated per fix was about 1 ha. Fixes were digitized using ArcView GIS.

SEASONALITY, AGE AND REPRODUCTIVE STATUS

The data-sets were subdivided into seasons (3-month periods) based on the red fox biological timing in North-eastern France: winter (December to February: mating), spring (March to May: birth and caring for young), summer (June to August: emancipation of juveniles) and autumn (September to November: dispersal of subadults). To estimate seasonal home range size, we only considered resident individuals radio-tracked for at least one entire season; thus, emigrating subadults were not included.

At capture, foxes were sexed and their age was estimated through teeth wear and confirmed by analysis of tooth cementum lines for dead-found foxes (Goddard & Reynolds, 1993). All foxes were considered born in April the 1st for age determination. We distinguished three age classes: " < 1 year", "1 year" and " > 2 year" corresponding respectively to sexually immature individuals (from 8 to 11 months old), sexually mature adults from 11 to 23 months old, and at least 24 months-old adults. As sexual maturity is reached from 11 months of age (Englund, 1970), all females were considered able to reproduce in their first spring. Gestation last about 54 days with birth occurring between March and April (Cavallini & Santini, 1996), lactation last about two months and teats depilation is visible up to the end of summer. Female reproductive status was determined: i) by post-mortem examination of ovaries, placental scars and embryos (Harris, 1979; Cavallini & Santini, 1996), or ii) by examination of belly and teats of females live-trapped in spring and summer, or iii) by radio-tracking females in spring period: we considered a female located regularly day and night in a den for at least 15 days in succession between March and May as being lactating. We defined pregnant females and lactating females as "reproductive" and females that failed to produce a litter whatever the reason (no ovulation, no embryo implantation, abortion of all the embryos) as "non-reproductive".

SEASONAL HOME RANGE SIZES

Seasonal home ranges sizes were estimated by ArcView GIS using 100% and 95% Minimum Convex Polygon (MCPs; Mohr, 1947) and fixed kernel estimator (Silverman, 1986) based on the density of 95% of the locations. The 95% fixed kernel estimator was used with Least Squares Cross-Validation (LSCV) to determine the bandwidth *h* (optimum smoothing factor), which is the least biased method available to estimate home range area (Seaman & Powell, 1996; Seaman *et al.*, 1999). As recommended by Seaman *et al.* (1999) and Millspaugh (1995) for the kernel method, we estimated only seasonal home ranges based on 30 fixes at least in order to avoid home range size overestimation.

SEASONAL STABILITY OF HOME RANGES

Stability of home ranges was estimated considering home range shifting between two successive seasons using a version of Sørensen's similarity coefficient (Krebs, 1989), adapted by Dekker, Stein & Heitkönig (2001), called "index of overlap" (I_{Ov}):

$$I_{Ov} = 2HR_{Ov} / (HR_t + HR_{t+1}) \quad [1]$$

HR_t and HR_{t+1} are the sizes of two successive seasonal home ranges and HR_{Ov} is the size of their overlapping area. The I_{Ov} ranges from 0 (no overlap between two successive seasons) to 1 (complete overlap) and has the advantage of being dimension free (Dekker, Stein & Heitkönig, 2001). To obtain another estimation of home range shifting in order to compare it with the I_{Ov}, we also calculated the distance between the two mathematical centers of successive seasonal home ranges.

STATISTICAL PROCEDURES

To test individual, sex, age and reproductive status effects on home range sizes and seasonal stability parameters, we $\log_{10}$-transformed data prior to parametric statistical

analyses to meet assumptions of normality and equal variance among groups (Sherrer, 1984). We used two-way and one-way analysis of variance (ANOVA) and *t* tests. However, as groups of data were often small (n < 30), we also used non-parametric analyses (Mann-Whitney and Kruskal-Wallis tests) to confirm the parametric test results. We only present the parametric test results for significant effects that were thus confirmed.

Results

A total of 45 foxes (13 males and 32 females) were trapped from February 2001 to May 2003. Eleven foxes were juveniles (< 8 months old) too small to be collared. A total of 34 adults and subadults were fitted with radio-collars: 10 males and 24 females. Twenty foxes (59 %) were found dead during the period they were radio-tracked. Eight foxes were killed by trapping or hunting and 12 died due to others factors (car collision, injuries, disease).

Of the 34 collared foxes, 18 were killed or lost shortly after being fitted. Therefore, only 16 individuals (three males and 13 females) were radio-tracked long enough to estimate at least one seasonal home range. When captured, two of them were immature sub adults, six adults were in their second year (1 year old) and eight adults were at least 2 years old (Table I). For the 13 females, the reproductive status of 10 of them could be determined. Four were non-reproductive at first, then two of them became reproductive in the second year. A total of eight females were reproductive and three had an unknown status (Table I). All the non-reproductive females were 1 year old while all the reproductive ones, except a 1-year-old female, were at least 2 years old (Table I).

The number of locations per individual and per season varied from 12 to 107 fixes. A total of 47 seasonal home ranges were estimated, from one to six per fox, with a mean of 51 (SD = 15) fixes per fox and per season (Table I).

SEASONAL HOME RANGE SIZES

No correlation was found between the number of locations used and the estimated seasonal home range size, whatever the method (95% kernel: $r = 0.14$, $P = 0.34$; 95% MCP: $r = 0.21$, $P = 0.16$; 100% MCP: $r = 0.18$, $P = 0.23$).

The estimation of seasonal home ranges varied to a small extent from one method to another. Both MCP methods gave very similar home range sizes and the MCP results differed slightly from the kernel method (Table II). As effects on home range size were similar between the three methods used, we present only the results obtained from the kernel method. Moreover, this method was the most sensitive to spatial behavior differences, as it has already been demonstrated in other studies (Dekker, Stein & Heitkönig, 2001; Boydston *et al.*, 2003) and thus, it has appeared to be the most appropriate for revealing variations in home range shifting.

Kernel seasonal home range sizes varied widely, from 19 to 414 ha according to individuals and to seasons, with a mean size of 109 ± 92 ha ($n = 47$) (Table I). Male seasonal home ranges varied from 26 to 414 ha with a mean size of 125 ± 113 ha ($n = 14$). Female seasonal home ranges varied from 19 to 360 ha, with a mean size of 101 ± 82 ha ($n = 33$). Seasonal home ranges of reproductive females varied from 19 to 136 ha, with a mean size of 50 ± 27 ha ($n = 16$), while those of non-reproductive females varied from 55 to 360 ha, with a mean size of 174 ± 98 ha ($n = 11$).

The seasonal home range sizes varied significantly according to individuals (ANOVA, df = 15, $F = 2.86$, $P < 0.01$) with no sex difference (ANOVA, df = 1, $F = 0.33$, $P = 0.56$). Concerning mature females, the five lactating females showed a home range size reduction in spring compared to winter (Wilcoxon, $P < 0.05$). Two of these females have been radiotracked during two consecutive springs (Table I): each of them gave birth in the same den from one year to the other. The mean seasonal home range size of reproductive females was about 45 ha in winter and summer and 94 ha in autumn, while those of non-reproductive

females varied from 143 ha in summer to 274 ha in spring (Figure 1). The whole year round, for all the seasons considered together, reproductive females had significantly smaller home ranges than non-reproductive females (*t* test, df = 25, *P* < 0.0001, Figure 1), even when spring data were omitted in order to eliminate a lactation effect (*t* test, df = 17, *P* < 0.001).

SEASONAL STABILITY OF HOME RANGES

Of the 16 foxes whose seasonal home ranges were estimated, 10 were radio-tracked over at least two successive seasons, and a total of 27 indexes of overlap between two successive seasonal home ranges were calculated (Table III).

The index of overlap (I_{Ov}) was significantly correlated to the distance between the centers of two successive seasonal home ranges (*r* = -0.76, *P* < 0.0001, Figure 2). The I_{Ov} decreased as the distances between the centers increased. That means that I_{Ov} is a good indicator of home range stability: a high I_{Ov} indicates a high stability between two seasonal home ranges while a small I_{Ov} indicates a substantial home range shifting.

The index of overlap (I_{Ov}) varied widely from 0.17 to 0.78 according to individuals and to seasons, with a mean I_{Ov} of 0.53 ± 0.18 (*n* = 27). Male index varied from 0.17 to 0.72, with a mean of 0.43 ± 0.15 (*n* = 11) and female index varied from 0.27 to 0.78, with a mean of 0.59 ± 0.16 (*n* = 16). Reproductive female index varied from 0.33 to 0.78, with a mean of 0.59 ± 0.15 (*n* = 9) while non-reproductive female index varied from 0.27 to 0.75, with a mean of 0.55 ± 0.22 (*n* = 5).

We found a significant correlation between the index of overlap and the first seasonal home range size of the two successive seasons considered (*r* = -0.45; *P* < 0.01). That means that the smallest seasonal home ranges were more stable over the successive season than the largest ones. For each fox, we calculated a mean index of overlap to compare with their mean home range size. Correlation between the mean individual index of overlap and the mean individual home range size was also significant (*r* = -0.75, *P* < 0.01, Figure 3). Thus, foxes

having the smallest mean home ranges had the more stable ones across seasons whereas foxes with larger mean home ranges showed a greater seasonal shifting.

The mean index of overlap did not vary according to individuals (Kruskall-Wallis test, df = 9, $\underline{P}$ = 0.10), but there was a difference in relation to sex: female home ranges were more stable between successive seasons than male home ranges (Mann-Whitney test: $\underline{U}$ = 39; $\underline{P}$ < 0.05). Concerning mature females, we found no effect of reproductive status on home range stability (Mann-Whitney test: $\underline{U}$ = 22; $\underline{P}$ = 0.95).

Discussion

In our study area, inter-individual variability in home range size, from 31 to 311 ha, was particularly pronounced, as reported in other areas like in Scotland (42 to 460 ha; Kolb, 1984) or in Australia (130 to 528 ha; Phillips & Cattling, 1991). The home range size was not sex dependent, nor was it in studies by Poulle, Artois & Roeder (1994), Meia & Weber (1995) and Dekker, Stein & Heitkönig (2001), this fact could be explained by the low male/female weight ratio in red fox populations (1.14 to 1.25, Lloyd, 1980). Although only three males (vs 13 females) have been radio-tracked, male mean home range sizes were as variable as female ones. However, female home ranges were more stable across seasons than male ones, which Cavallini (1996b) have attributed to male explorations in winter in search of females for mating. Male movements increasing during mating is supposed to be partly responsible for the fact that males are generally more numerous than females in trapping samples (Lindström, 1982; Buskirk & Linstedt, 1989). As we trapped twice as much females as males we could assumed an unbalanced sex-ratio in favour of females in our population. The mean mortality rate we observed (59%) is similar to those reported for other rural areas where trapping and hunting occurred (Britain: from 61 to 72%, Heydon & Reynolds, 2000). However, it seems

possible that, in our area, this rate was higher for males than for females and, thus, could explain the unbalanced sex-ratio we observed.

The mean home range size we found (109 ha) was clearly smaller than those reported in other similar rural habitats in France: 517 ha (Maurel, 1980), 358 ha (Artois, Aubert & Stahl, 1990) and 200 ha (Poulle, Artois & Roeder, 1994). Only a few home ranges were larger than 200 ha and were thus similar to range sizes commonly observed in rural areas, whereas the very small sizes of several home ranges (< 50 ha) were similar to those observed in urban habitats (Woollard & Harris, 1990; Doncaster & Macdonald, 1991). These urban areas are characterized by a rich concentration in food resources and high fox densities (Voigt & Macdonald, 1984). The fox density we estimated (about 3 foxes per km²) was higher than density observed in other rural habitats (Canada: 0.08 foxes per km², Voigt & Macdonald, 1984; France: 2.3 foxes per km², Poulle, 1991; England: from 0.14 to 1.17 foxes per km², Heydon & Reynolds, 2000) but lower than those reported for urban areas (from 2.15 to 10 foxes per km², Voigt & Macdonald, 1984). Therefore, the rural fox population we studied exhibited some similarities with urban populations, which may be linked to food availability. The red foxes we radio-tracked exhibited a significant and negative correlation between home range size and seasonal stability. The smaller a home range was the more stable it was over successive seasons. Thus, it may be that the smallest home ranges were richer in food resources than larger ones, and that these resources were abundant and regular the whole year round, which could explain why small home ranges were the more stable.

We found that home range size but not seasonal stability was related to reproductive status and/or age, as all the non-reproductive females we radio-tracked were one year old. As observed in spotted hyenas (Boydston *et al.*, 2003) and in brown bears during the lactation period (Dahle & Swenson, 2003), reproductive females had smaller home ranges than non-reproductive females. However, while this difference is only seasonal in the brown bear, in our study, non-reproductive females had home ranges twice in size compared to those of

reproductive females all over the year. On the opposite, non-reproductive females with smaller home ranges than reproductive ones have been reported in red foxes (von Schantz, 1981), raccoons (Fritzell, 1978) and coyotes (Andelt, 1985), probably in relation to social structure where non-reproductive females are adult daughters staying on their parental home range. This doesn't seem to be the case with our study area.

According to Macdonald (1979) and von Schantz (1981), fox groups may have a social hierarchy correlated to reproductive status, where dominant females are reproductive and would inhibit young females reproduction. However, social inhibition has not been verified in red fox. Furthermore, it involves frequent aggressive contacts between females but red fox social behavior is characterized by only rare contacts between adults (Poulle, Artois & Roeder, 1994; Meia & Weber, 1996; Doncaster & Macdonald, 1997). As an alternative to this hypothesis, it could be assumed that the subordinate vixens would be evicted from the richest areas by the dominant reproductive females or, in case of large overlap between home ranges (as observed in our study area; Henry, 2004), they would have a limited access to the rich food-patches, as suggested in badgers to explain the unequal use of the key habitat between females belonging to the same group (Revilla & Palomares, 2001). Consequently, as the energetic costs of reproduction may be an essential factor of reproductive suppression (Creel & Creel, 1991), females located in the richest food-patches would have the greatest reproductive success whereas females located in poorer areas would not succeed in reproduction. In this way, social organization would affect female reproductive status and would induce a reproductive suppression, not necessarily through social inhibition but more simply by competition for food and space between females, as it is assumed for badgers (Woodroffe & Macdonald, 1995).

It could also be assumed that differences in reproductive status and home range size between young and older females simply results of a lack of experience of the former that impairs their ability to acquire a rich home range or to exploit all its food resources. They

would be unable to find enough food to succeed in reproduction and require a period of exploration, conducting to the use of a large home range, to find the best resources before delimiting and settling a rich and smaller home range. At least, it could also be assumed that new mature females need larger home ranges to search for mates and/or an available breeding site.

Finally, we assume that acquisition of a small and rich home range is an essential factor for a young mature female to succeed in reproduction. This hypothesis is supported by the change in reproductive status of two barren vixens in their second year and by the fact that the only 1-year-old reproductive female had a smaller home range than the non-reproductive ones. As long-term study on the same individuals was compromised by the mortality rate of the collared foxes in our study area, we could not radio-track these females after their first reproduction to know if they stabilized afterwards their home range to a small size. Therefore, the remaining question is to know whether home range size correlated to food richness influences female reproductive success or whether reproductive status influences home range size. It would be necessary to follow some young non-reproductive females as they become reproductive, in order to determine which of the reproductive status or the home range size affects the other. It should also be worth analyzing the social mechanisms which could affect spatial behavior directly like competition for food and space or indirectly, by the bias of reproductive status, like cooperation and helping for caring the cubs, assuming to increase female reproductive success (Macdonald, 1979; von Schantz, 1981).

Acknowledgements

Financial and logistic support for this study was provided by the French “Direction Régionale à la Recherche et à la Technologie”, the “Conseil Régional Champagne-Ardennes” and the “Communauté de Communes de l’Argonne Ardennaise”. We are grateful to Charles

de Gevigney, director of the Bel-Val park, who allowed us to work in this park. We sincerely thank Marie-Hélène Guislain, Emmanuel Liénard, Benjamin Girault, Céline Parsy, Amandine Béroux and Sabine Pringault for their assistance in radio-tracking. We also thank all the persons who participated to the collect of fox carcasses, the "Agence Française de Sécurité Sanitaire des Aliments" of Nancy for lending to us their autopsy room and the Dr. Marie-Eve Terrier who supervised the autopsies. We also sincerely thank Dr. Didier Desor for his help in the statistical analysis and Dr. J. Anderson for correcting the English.

References

Andelt, W. F., 1985. Behavioural ecology of coyotes in South Texas. Wildlife Monography, 94: 1-45.

Artois, M., M. Aubert & P. Stahl, 1990. Organisation spatiale du Renard roux (*Vulpes vulpes* L., 1758) en zone d'enzootie de rage en Lorraine. Revue d'Ecologie (Terre et Vie), 45: 113-134.

Boydston, E. E., K. M. Kapheim, M. Szykman & K. E. Holekamp, 2003. Individual variation in space use by female spotted hyenas. Journal of Mammalogy, 84(3): 1006-1018.

Buskirk, S. W. & S. L. Linstedt, 1989. Sex biaises in trapped samples of mustelidae. Journal of Mammalogy, 70(1): 88-97.

Cavallini, P., 1996a. Variation in the social system of the red fox. Ethology, Ecology & Evolution, 8: 323-342.

Cavallini, P., 1996b. Ranging behaviour of red foxes during the mating and breeding seasons. Ethology, Ecology & Evolution, 8: 57-65.

Cavallini, P. & S. Lovari, 1994. Home range, habitat selection and activity of the red fox in a Mediterranean coastal ecotone. Acta Theriologica, 39: 279-287.

Cavallini, P. & S. Santini, 1996. Reproduction of the red fox *Vulpes vulpes* in Central Italy. Annales Zoologici Fennici, 33: 267-274.

Creel, S. R. & N. M. Creel, 1991. Energetics, reproductive suppression and obligate communal breeding in carnivores. Behavioural Ecology and Sociobiology, 28: 263-270.

Dahle, B. & J. E. Swenson, 2003. Seasonal range size in relation to reproductive strategies in brown bears *Ursus arctos*. Journal of Animal Ecology, 72: 660-667.

Dekker, J. J. A., A. Stein & I. M. A. Heitkönig, 2001. A spatial analysis of a population of red fox (*Vulpes vulpes*) in the Dutch coastal dune area. Journal of Zoology (London), 255: 505-510.

Doncaster, C. P. & D. W. Macdonald, 1991. Drifting territoriality in the red fox *Vulpes vulpes*. Journal of Animal Ecology, 60: 423-439.

Doncaster, C. P. & D. W. Macdonald, 1997. Activity patterns and interactions of red foxes (*Vulpes vulpes*) in Oxford city. Journal of Zoology (London), 241: 73-87.

Emlen, S. T. & L. W. Oring, 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. Science, 197: 215-223.

Englund, J., 1970. Some aspects of reproduction and mortality rates in Swedish foxes (Vulpes vulpes), 1961-63and 1966-69. Viltrevy 8 : 1-82.

Fritzell, E. K., 1978. Aspects of raccoon (*Procyon lotor*) social organization. Canadian Journal of Zoology, 56: 260-271.

Goddard, H. N. & J. C. Reynolds, 1993. Age determination in the red fox (*Vulpes vulpes* L.) from tooth cementum lines. Gibier Faune Sauvage, 10: 173-187.

Harestad, A. S. & F. L. Bunnell, 1979. Home range and body weight: a reevaluation. Ecology, 60(2): 389-402.

Harris, S., 1979. Age-related fertility and productivity in red foxes, *Vulpes vulpes*, in suburban London. Journal of Zoology (London), 187: 195-199.

Henry, C., 2004. Organisation socio-spatiale d'une population de renards roux (*Vulpes vulpes*) en milieu rural: nature des relations et degré de parenté entre individus de mêmes groupes spatiaux. PhD thesis, Louis Pasteur University, Strasbourg I, France.

Heydon, M. J. & J. C. Reynolds, 2000. Demography of rural foxes (*Vulpes vulpes*) in relation to cull intensity in three contrasting regions of Britain. Journal of Zoology (London), 251: 265-276.

Kolb, H. H., 1984. Factors affecting the movements of dog foxes in Edinburgh. Journal of Applied Ecology, 21: 161-173.

Krebs, C. J. (ed), 1989. Ecological methodology. Harper and Row Publishers, New York.

Lindstedt, S. L., B. J. Miller & S. W. Buskirk, 1986. Home range, time and body size in mammals. Ecology, 67(2): 413-418.

Lindström, E.,1982. Age structure and sex ratio of a red fox population according to different methods of sampling. Trans. Intern. Congr. Game Biol., 14:299-309.

Lloyd, H. G., 1980. The red fox. Batsford, London.

Macdonald, D. W., 1979. 'Helpers' in fox society. Nature, 282: 69-71.

Macdonald, D. W., 1983. The ecology of carnivore social behaviour. Nature, 301: 379-384.

Macdonald, D. W. & P. Barrett, 1993. Guide complet des mammifères de France et d'Europe. Delachaux et Niestlé (eds.), Lausanne.

Marlow, N. J., P. C. Thomson, D. Algard, K. Rose, N. E. Kok & J. A. Sinagra, 2000. Demographic characteristics and social organisation of a population of red foxes in a rangeland area on Western Australia. Wildlife Research, 27: 457-464.

Maurel, D., 1980. Home range and activity rhythm of adult male foxes during the breeding season. Pages 697-701 *in* C. J. Amlaner & D. W. Macdonald (eds.). A handbook on biotelemetry and radiotracking. Pergamon Press, Oxford, U.K.

McIlroy, J., G. Saunders & L. A. Hinds, 2001. The reproductive performance of female red foxes, *Vulpes vulpes*, in central-western New South Wales during and after a drought. Canadian Journal of Zoology, 79: 545-553.

Meia, J. S. & Weber J. M., 1995. Home ranges and movements of red foxes in central Europe: stability despite environmental changes. Canadian Journal of Zoology, 73: 1960-1966.

Meia, J. S. & Weber J. M., 1996. Social organization of Red foxes (*Vulpes vulpes*) in the Swiss Jura Mountains. Zeitschrift für Säugetierkunde, 61: 257-268.

Millspaugh, J. J., 1995. Seasonal movements, habitat use patterns, and the effect of human disturbances on elk in Custer State park, South Dakota. M.Sc. Thesis., South Dakota State University, Brookings, South Dakota, USA.

Mohr, C. O., 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. American Midland Naturalist, 37: 223-249.

Mulder, J. L., 1985. Spatial organization, movements and dispersal in a Dutch red fox population. Revue d'Ecologie (Terre et Vie), 40: 133-138.

Packard, J. M., U. S. Seal, L. D. Mech & E. D. Plotka, 1985. Causes of reproductive failure in two family groups of wolves, *Canis lupus*. Zeitschrift für Tierpsychologie, 68: 24-40.

Phillips, M. & P. C. Cattling, 1991. Home range and activity patterns of red foxes in Nadgee Nature Reserve. Wildlife Research, 18: 677-686.

Poulle, M.-L., 1991. Eco-éthologie du renard roux (*Vulpes vulpes*) en Lorraine: influence du mode de distribution des ressources sur le partage de l'espace et les relations interindividuelles. PhD thesis, Louis Pasteur University, Strasbourg, France.

Poulle, M.-L., M. Artois & J. J. Roeder, 1994. Dynamics of spatial relationships among members of a fox group (*Vulpes vulpes* : Mammalia : Carnivora). Journal of Zoology (London), 233: 93-106.

Revilla, E. & F. Palomares, 2001. Differences in key habitat use between dominant and subordinate animals: intraterritorial dominance payoffs in Eurasian badgers? Canadian Journal of Zoology, 79: 165-170.

Ruette, S., P. Stahl & M. Albaret, 2003. Applying distance-sampling methods to spotlight counts of red foxes. Journal of Applied Ecology, 40: 32-43.

Seaman, D. E. & R. A. Powell, 1996. An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. Ecology, 77: 2075-2085.

Seaman, D. E., J. J. Millspaugh, B. J. Kernohan, G. C. Brundige, K. J. Raedeke & R. A. Gitzen, 1999. Effects of sample size on kernel home range estimates. Journal of Wildlife Management, 63: 739-747.

Sherrer, B., 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin (ed.).

Silverman, B. W., 1986. Density estimation for statistics and data analysis. Chapman & Hall, London.

Voigt, D. R. & D. W. Macdonald, 1984. Variation in the spatial and social behaviour of the red fox, *Vulpes vulpes*. Acta Zoologica Fennica, 171: 261-265.

Von Schantz, T., 1981. Female cooperation, male competition and dispersal in the red fox *Vulpes vulpes*. Oïkos, 37: 63-68.

Von Schantz, T., 1984. Spacing strategies, kin selection, and population regulation in altricial vertebrates. Oïkos, 42: 48-58.

White, P. C. L., G. Saunders & S. Harris, 1996. Spatio-temporal patterns of home range use by foxes (*Vulpes vulpes*) in urban environments. Journal of Animal Ecology, 65: 121-125.

Woodlard, T. & S. Harris, 1990. A behavioural comparison of dispersing and non-dispersing foxes (*Vulpes vulpes*) and an evaluation of some dispersal hypotheses. Journal of Animal Ecology, 59: 709-722.

Woodroffe, R. & D. W. MacDonald, 1995. Female/female competition in European badgers *Meles meles*: effects on breeding success. Journal of Animal Ecology, 64: 12-20.

Zapata, S. C., A. Travaini & M. Delibes, 1998. Reproduction of the red fox, *Vulpes vulpes*, in Doñana, southern Spain. Mammalia, 62(1): 139-142.

TABLE I: Seasonal home range sizes (in hectares) of foxes radio-tracked from June 2001 to June 2003 in the Ardennes, North-eastern France. Home range sizes were estimated by the 95% kernel method and only for foxes which had 30 fixes at least per season, *n* = number of fixes.

R: reproductive females; *NR*: non-reproductive females; I: immature females; U: unknown reproductive status

Name	Sex	Age (years)	2001	2002				2003		Mean home range size
			summer	winter	spring	summer	autumn	winter	spring	
Armelle	F	> 2	51 U (*n*=68)							51
Maelle	F	1	360 *NR* (*n*=99)	262 *NR* (*n*=48)						311
Anne	F	1	80 *NR* (*n*=103)	126 *NR* (*n*=41)						103
Merise	F	> 2	39 **R** (*n*=100)	66 **R** (*n*=66)	44 **R** (*n*=36)					50
Gwen	F	> 2	36 **R** (*n*=54)	21 **R** (*n*=81)	19 **R** (*n*=55)	27 **R** (*n*=62)	51 **R** (*n*=32)			30
Theo	M	> 2		299 (*n*=68)	62 (*n*=40)	144 (*n*=52)	414 (*n*=31)	191 (*n*=40)	84 (*n*=63)	199
Juliette	F	1			274 *NR* (*n*=31)	55 *NR* (*n*=52)	220 *NR* (*n*=30)	208 *NR* (*n*=41)	44 **R** (*n*=71)	160
Rox	M	> 2			124 (*n*=30)	26 (*n*=62)	36 (*n*=30)	56 (*n*=40)	46 (*n*=74)	58
Mika	F	1				78 *NR* (*n*=39)	153 *NR* (*n*=42)	103 *NR* (*n*=40)	41 **R** (*n*=95)	94
Prunelle	F	> 2				63 **R** (*n*=37)				63
Friska	F	1					181 U (*n*=30)			181
Gisele	F	< 1					114 I (*n*=30)	69 I (*n*=30)		91
Youkaïdi	M	1					171 (*n*=30)	30 (*n*=42)	70 (*n*=79)	90
Josephine	F	> 2					136 **R** (*n*=32)	48 **R** (*n*=44)	53 **R** (*n*=41)	79
Zora	F	< 1					114 I (*n*=43)	96 I (*n*=41)	51 **R** (*n*=107)	87
Lisette	F	> 2							66 **R** (*n*=30)	66

TABLE II: Difference in seasonal home range sizes (n = 47) estimated using three different methods, for 16 red foxes radio-tracked from June 2001 to June 2003 in the Ardennes, North-eastern France.

Method	Seasonal home range size (ha)			Mean absolute difference ± SD	
	Minimum	Maximum	Mean ± SD		
95% Kernel	19	414	109 ± 92	49 ± 63	40 ± 51
100% MCP	20	538	121 ± 117	33 ± 52	
95% MCP	14	384	87 ± 77		

TABLE III: Indexes of overlap (I_{Ov}) between two successive seasonal home ranges (95% kernel) for 10 foxes radio-tracked from December 2001 to June 2003 in the Ardennes, North-eastern France.

R: reproductive females; *NR*: non-reproductive females; I: immature females

Name	Sex	Age at capture (years)	2002				2003	Mean I_{Ov}
			winter-spring	spring-summer	summer-autumn	autumn-winter	winter-spring	
Merise	F	> 2	0.62 **R**					0.62
Gwen	F	> 2	0.74 **R**	0.78 **R**	0.64 **R**			0.72
Theo	M	> 2	0.32	0.51	0.17	0.32	0.46	0.36
Juliette	F	1		0.27 *NR*	0.37 *NR*	0.72 *NR*	0.33 **R**	0.42
Rox	M	> 2		0.35	0.55	0.55	0.72	0.54
Mika	F	1			0.67 *NR*	0.75 *NR*	0.51 **R**	0.64
Gisèle	F	< 1				0.63 I		0.63
Youkaidi	M	1				0.30	0.45	0.38
Joséphine	F	> 2				0.43 **R**	0.69 **R**	0.56
Zora	F	< 1				0.74 I	0.57 **R**	0.66

FIGURE 1, Henry, manuscrit 1

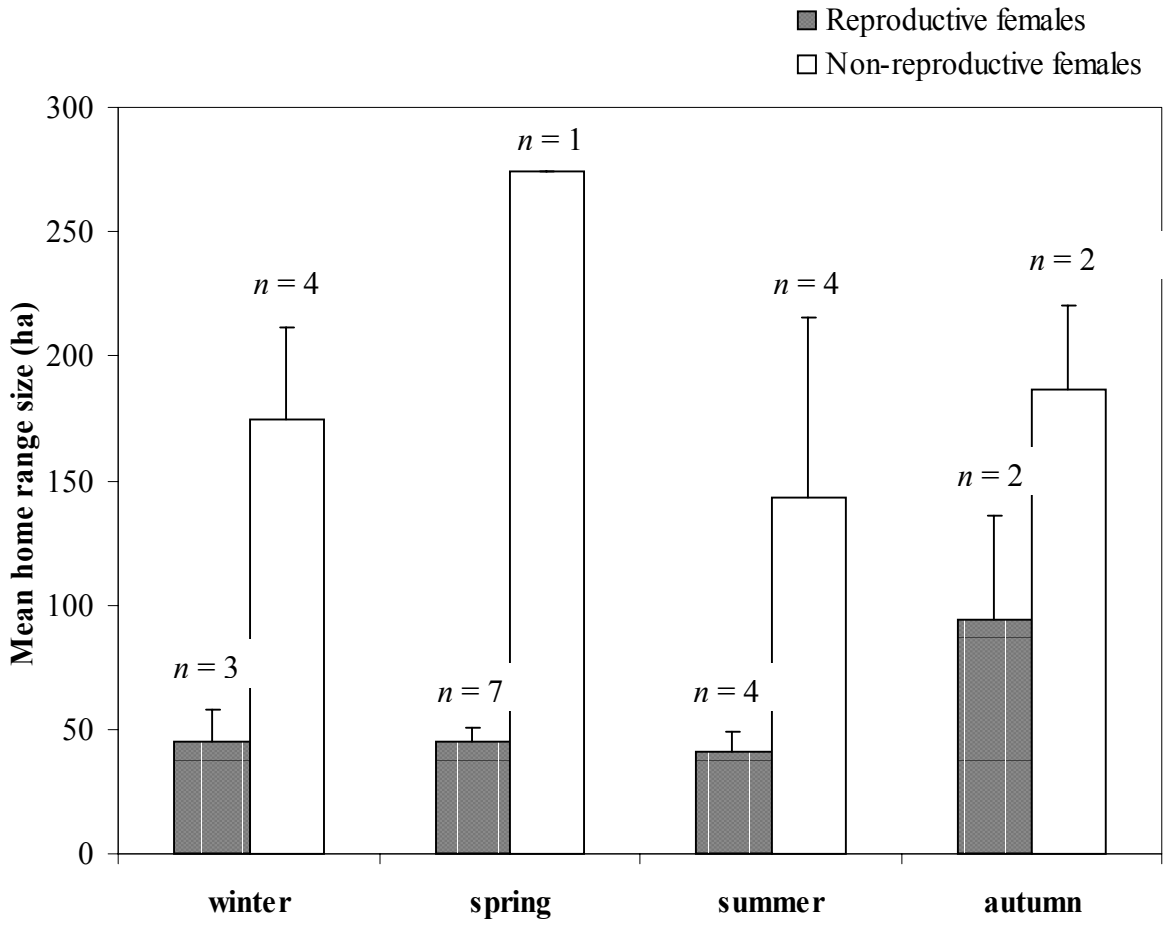


FIGURE 2, Henry, manuscrit 1

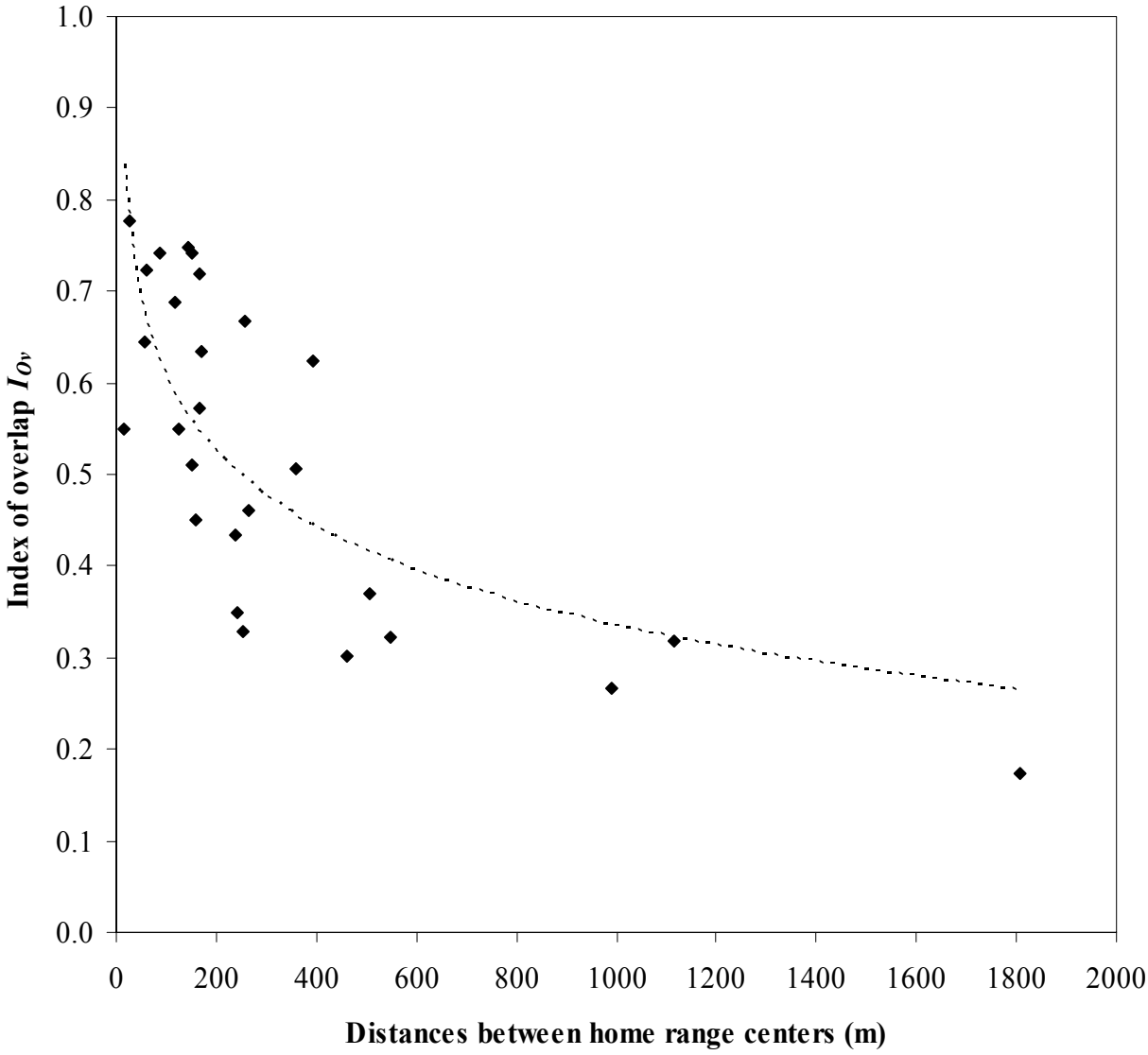


FIGURE 3, Henry, manuscrit 1

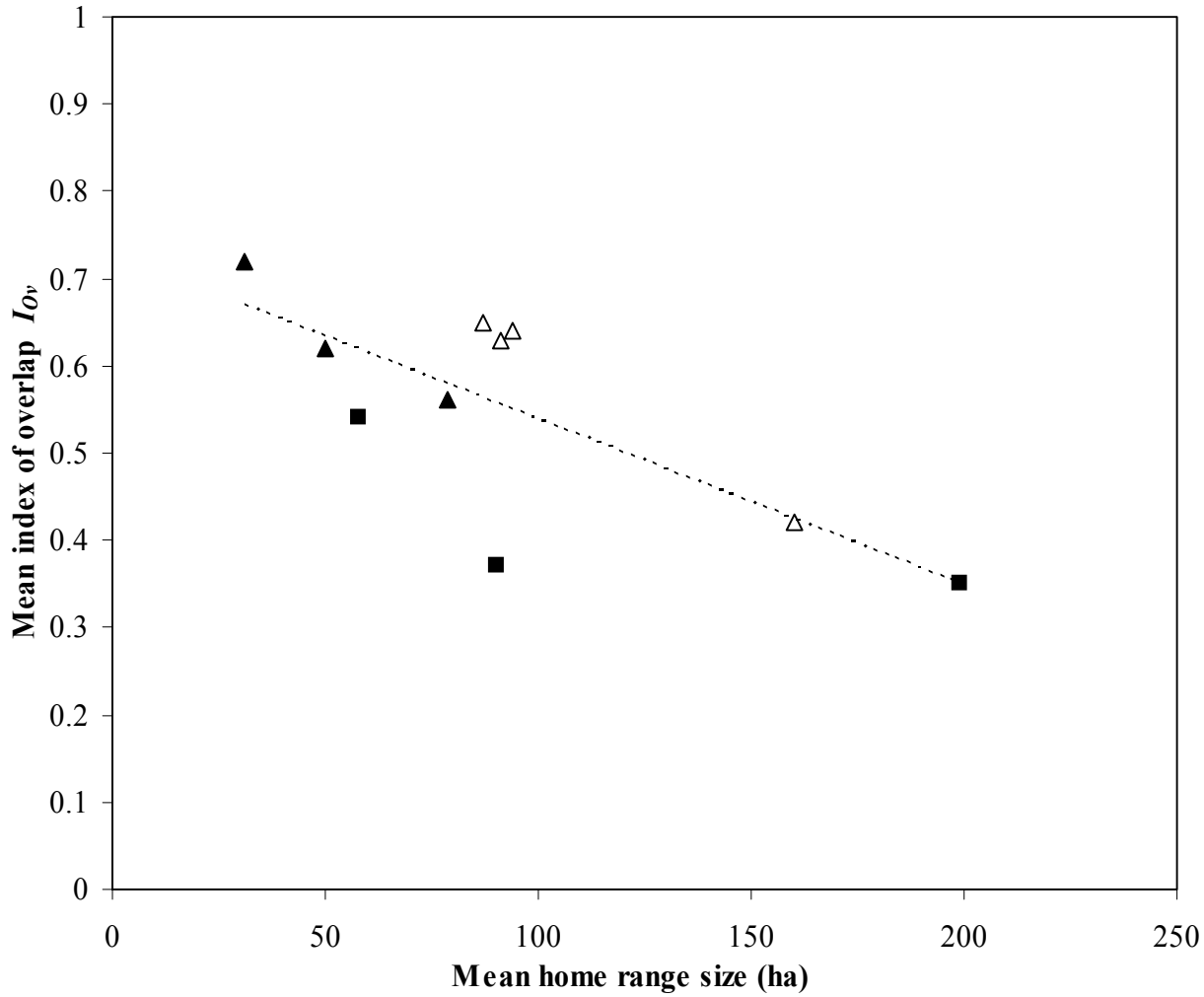


FIGURE 1: Mean seasonal home range size (95% kernel) according to the reproductive status for 10 sexually mature females radio-tracked from June 2001 to June 2003 in the Ardennes, North-eastern France.

FIGURE 2: Correlation between the indexes of overlap ($\underline{I_{Ov}}$) between two successive seasonal home ranges (95% kernel) and the distances between the mathematical centers of two successive seasonal home ranges, for 10 red foxes radio-tracked from December 2001 to June 2003 in the Ardennes, North-eastern France. $\underline{n}$ = 27.

FIGURE 3: Correlation between the mean index of overlap ($\underline{I_{Ov}}$) between two successive seasonal home ranges and the mean home range size (95% kernel) for 10 red foxes radio-tracked from December 2001 to June 2003 in the Ardennes, North-eastern France.

■ : males; Δ : non-reproductive females; ▲ : reproductive females

RESUME

« Organisation socio-spatiale d'une population de renards roux (*Vulpes vulpes*) en milieu rural : nature des relations et degrés de parenté entre individus de même groupes spatiaux »

Cette étude a permis d'aborder les aspects de l'organisation socio-spatiale d'une population de renards roux dans les Ardennes françaises, en associant des données démographiques, de suivi des individus par radio-pistage et d'analyses génétiques de leurs degrés de parenté. Nous avons pu mettre en évidence la présence de grands groupes spatiaux en milieu rural, ayant la particularité d'être temporaires, instables et composés majoritairement d'individus peu apparentés, ayant de rares contacts sociaux malgré une grande tolérance spatiale. Ces groupes paraissent très différents de ceux décrits comme sociaux, familiaux et territoriaux, étudiés en milieu urbain, ce qui s'explique en partie par une forte mortalité et une forte dispersion de notre population. Nous développons le fait que des facteurs autres que la disponibilité alimentaire doivent également être pris en compte dans la formation des groupes spatiaux et que celle-ci n'est pas nécessairement basée sur la philopatrie.

Mots-clés : renard roux, *Vulpes vulpes*, groupes spatiaux, relations inter-individuelles, degré de parenté, dispersion, milieu rural

---

ABSTRACT

« Socio-spatial organization of a rural red fox (*Vulpes vulpes*) population: genetic relatedness and relationship in spatial groups"

This study has developed some aspects of the socio-spatial organization of a red fox population living in the French Ardennes. It combines demographic data, radio-tracking and genetic analysis of relatedness. We have shown the existence of large spatial groups in rural habitat, with the particularity of being temporary, instable and consisting essentially of non-related individuals with rare social interactions despite high spatial tolerance. Many differences appear with urban fox groups, described as social, familial and territorial. Such differences may be explained by the high mortality and dispersion in our population. In conclusion, we point out that others factors than resource availability have also to be considered to explain spatial group formation, which is not necessarily based on philopatry.

Key-words: red fox, *Vulpes vulpes*, spatial groups, relationships, degree of relatedness, dispersion, rural habitat

---

Centre de Recherche et de Formation en Eco-éthologie, 2C2A-CERFE, Boult-aux-Bois

Centre d'Ecologie et de Physiologie énergétiques, CEPE / CNRS – UPR 9010, Strasbourg