ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE NANTES

ANNEE 2003

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES CARNIVORES SAUVAGES COMME SENTINELLES DE LA FIEVRE HEMORRAGIQUE AVEC SYNDROME RENAL

THESE

pour le
diplôme d'Etat
de
DOCTEUR VETERINAIRE

présentée et soutenue publiquement
le 25 mars 2003
devant
la Faculté de Médecine de Nantes
par

EMMANUEL LIENARD

Né le 18 mai 1977 à Chambray-lès-Tours (Indre et Loire)

JURY

Président : Monsieur le Dr. Armstrong
Professeur à la Faculté de Médecine de Nantes

Rapporteur : Madame le Dr. Ruvoen-Clouet
Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Nantes

Assesseur : Madame le Dr. L'Hostis
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Nantes

Membre invité : Madame le Dr. Poulle

SOMMAIRE

INTRODUCTION 8

PREMIERE PARTIE : ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE DU CAMPAGNOL ROUSSATRE, RESERVOIR DU VIRUS PUUMALA RESPONSABLE DE LA FIEVRE HEMORRAGIQUE AVEC SYNDROME RENAL 10

I- ELEMENTS D'ECOLOGIE DE *CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* 11

I.1- Répartition géographique *11*

I.1.1- Origine 11

I.1.2- Répartition holarctique 12

I.1.3- Répartition française 12

I.1.4- Biogéographie 12

I.2- Morphologie *13*

I.2.1- Allure générale 13

I.2.2- Dimensions adultes 13

I.2.3- Pelage et robe 14

I.2.4- Crâne et dentition 14

I.3- Reproduction *17*

I.3.1- Date de reproduction 17

I.3.2- Comportement reproducteur 20

I.4- Alimentation et activités *22*

I.4.1- Régime alimentaire 22

I.4.2- Rythme d'activité 24

I.5- Utilisation du milieu *26*

I.5.1- Habitat préférentiel 26

I.5.2- Domaine vital 27

I.5.3- Terrier 28

I.6- Relations intraspécifiques *29*

I.6.1- Moyens de communication 29

I.6.2- Comportement social 30

II- DYNAMIQUE DE POPULATION DU CAMPAGNOL ROUSSATRE 33

II.1- Structure des populations *33*

II-1.1- *Sex-ratio* 33

II.1.2- Pyramide des âges 33

II.1.3- Dispersion des individus 34

II.2- Variation de densité de population *36*

II.2.1- Variations annuelles 36

II.2.2- Variation pluriannuelles 37

II.2.3- Facteurs de régulation des populations 38

III- HANTAVIROSE CHEZ LE CAMPAGNOL ROUSSATRE ET SES PREDATEURS 42

III.1- Description de l'infection chez le Campagnol Roussâtre *44*

III.1.1- Virologie 44

III.1.1.1- Isolement et culture 44

III.1.1.2- Morphologie et génome 44

III.1.1.3- Propriétés physico-chimiques des virions 48

III.1.1.4- Pouvoir antigène et immunogène 48
III.1.2- Pathogénie 49
III.1.3- Liens entre l'Hantavirus et son hôte 50
III.1.3.1- Génome et géographie 50
III.1.3.2- Comparaison entre arbre phylogénétique du virus et de l'hôte 51
III.1.4- Epidémiologie de la FHSR et écologie du Campagnol roussâtre 52
III.1.4.1- Modes de contamination intraspécifique 53
III.1.4.2- Prévalence de l'infection et densité de population 53
III.1.4.3- Evolution saisonnière de l'infection chez le rongeur 54
III.2- Hantavirose chez l'homme et les espèces prédatrices 55
III.2.1- Epidémiologie descriptive de la FHSR en France 55
III.2.1.1- Sources de matières virulentes et modes de contamination 55
III.2.1.2- Répartition spatiale et temporelle des cas de FHSR observés en France 56
III.2.1.3- Caractéristiques des populations touchées 58
III.2.2- Etude clinique de l'infection par le virus Puumala chez l'homme 59
III.2.2.1- Tableau clinique 59
III.2.2.2- Pathogénie 62
III.2.2.3- Diagnostic 63
III.2.2.4- Traitement 65
III.2.2.5- Prophylaxie médicale 66
III.2.2.6- Prophylaxie sanitaire 66
III.2.3- Présence du virus chez des espèces autres que rongeurs 66
III.2.3.1- Chat domestique et Hantavirose 67
III.2.3.2- Renard roux et hantavirose 68
DEUXIEME PARTIE : ETUDE EXPERIMENTALE 69
INTRODUCTION 70
I- MATERIEL ET METHODES 71
I.1- Terrain d'étude 71
I.2- Estimation de la répartition et de la densité de Campagnol roussâtre 74
I.2.1- Piégeage en ligne 75
I.2.2- Piégeage en quadrats 77
I.2.3- Estimation de la densité 79
I.3- Plan d'échantillonnage 81
I.3.1- Distinction des différentes classes de végétation 81
I.3.2- Protocole d'échantillonnage 82
I.3.3- Manipulation des rongeurs capturés 83
I.3.4- Traitement des données 84
I.4- Suivi des carnivores 86
I.4.1- Piégeage 86
I.4.1.1- Collet à arrêtoir 86
I.4.1.2- Boite à fauves 87
I.4.1.3- Pièges à lacets de patte 88
I.4.2- Manipulations des carnivores capturées 90
I.4.2.1- Manipulation du Renard roux (*Vulpes vulpes*) 90
I.4.2.2- Manipulation des mustélidés 92
I.4.2.3- Manipulation des félidés 93
I.4.3- Radiopistage des carnivores 94
I.4.3.1- Principe de la triangulation 94
I.4.3.2- Précision et polygone d'erreur 95

I.4.3.3- Saisie des données 96
I.4.3.4- Traitement des données 97
I.4.4- Collecte et analyse de crottes de Chat forestier 97
I.4.4.1- Identification et collecte des crottes 97
I.4.4.2- Analyse des crottes 98
I.5- Analyses sérologiques 101
I.5.1- Recherche d'anticorps chez le Campagnol roussâtre 101
I.5.2- Sérologie des carnivores 101
II- RESULTATS 102
II.1- Répartition spatiale de Clethrionomys glareolus 102
II.1.1- Variations saisonnières du Campagnol roussâtre 103
II.1.2- Répartition des captures dans les différents milieux en fonction des saisons ... 103
II.1.3- Estimation de la densité de population 106
II.1.4- *Sex-ratio* 108
II.1.5- Amplitude des déplacements 108
II.2- Occupation de l'espace par les carnivores 109
II.2.1- Animaux capturés 109
II.2.2- Radiopistage 111
II.2.3- Fréquentation des zones à *C. glareolus* 114
II.2.4- Consommation de Campagnol roussâtre par le Chat forestier 116
II.3- Prévalence de l'infection par l'Hantavirus Puumala des campagnols roussâtres dans le parc de Belval 117
II.3.1- Taux d'infection 117
II.3.2- Caractéristiques des campagnols séropositifs 117
II.4- Séroconversion des carnivores 121
III- DISCUSSION ET CONCLUSION 122
CONCLUSION GENERALE 132
BIBLIOGRAPHIE 133
ANNEXE I 142

FIGURES

Figure 1- Campagnol roussâtre (*photo 2C2A-CERFE*). 10
Figure 2- Systématique simplifiée de *Clethrionomys glareolus.* 11
Figure 3- Distribution paléarctique du Campagnol roussâtre (*d'après Corbet et Harris, 1991*). 12
Figure 4- Face latérale de tête osseuse de Campagnol roussâtre (*d'après Didier et Rode, 1941*). 15
Figure 5- Rangées dentaires de Campagnol roussâtre (*d'après Didier et Rode, 1941*). 16
Figure 6- Molaire M3 de forme *simplex* (à gauche) et de forme *complex* (à droite) (*d'après Bauchau et Chaline, 1987*). 17
Figure 7- Cycle de reproduction des mâles de Campagnol roussâtre établi à partir de la taille d'accroissement des testicules (*d'après Saint Girons, 1972 ; Clarke, 1985*). 18
Figure 8- Cycle de reproduction des femelles de Campagnol roussâtre (*d'après Grassé, 1955 ; Saint Girons, 1972 ; Gliwicz, 1993*). 19
Figure 9- Variations du régime alimentaire du Campagnol roussâtre (*Abt et Bock, 1998*). 23
Figure 10- Variation du rythme d'activité du Campagnol roussâtre au cours de l'année sur les berges de la Loire, près du Lac de Grand-Lieu (*d'après Lodé, 1995*). 25
Figure 11- Taux de dispersion des adultes (a), des subadultes (s) et des juvéniles (j) de *Clethrionomys glareolus* déterminés par piégeage en quadrats (*d'après Gliwicz, 1988*). 34
Figure 12- Schéma d'un cycle annuel en accord avec le modèle de « métapopulation nomade » (*d'après Kozakiewicz et al., 1993 cités par Paillat et Butet, 1994*). 35
Figure 13- Courbe d'évolution des captures de *Clethrionomys glareolus* dans les marais du lac de Grand-Lieu (Loire Atlantique) en nombre de nuit-pièges (*d'après Lodé, 1991*). 36
Figure 14- Variations du nombre de captures de Campagnol roussâtre du printemps 1982 à l'automne 1990 en Lorraine par piégeage en ligne (*d'après Poulle, 1991*). 37
Figure 15- Récapitulatif des principaux facteurs agissant sur la dynamique saisonnière et pluriannuelle des populations de campagnol (*d'après Butet et Spitz, 2001*). 41
Figure 16- Distribution géographique des cas dus aux Hantavirus Hantaan et apparentés Dobrava, Belgrade (HTN) et des virus Puumala et apparentés (PUU) en Eurasie (*d'après Le Guenno, 1997*). 43
Figure 17- Schéma de la structure d'un Hantavirus (*d'après Le Guenno, 1997 ; Kallio-Kokko, 2000*). 46
Figure 18- Virémie, développement de la réponse immunitaire et persistance des antigènes viraux dans les tissus de campagnols roussâtres (*d'après Yanagihara et al., 1985 ; Escuténaire et al. 1997*). 50

Figure 19- Arbres phylogénétiques des segments S et M des Hantavirus et leurs relations avec leur réservoir naturel *(d'après Schmaljohn et Hjelle, 1997*). 52
Figure 20- Foyers épidémiques de FHSR en France de 1977 à 1993 (*d'après Delattre et al., 1998*). . 57
Figure 21- Evolution schématique des principaux signes cliniques et biologiques de la FHSR (*d'après Toma et al., 2000*). 59
Figure 22- Broussailles et futaie ouverte du parc de Belval (*photo 2C2A-CERFE*). 69
Figure 23- Localisation du terrain d'étude en France (*source 2C2A-CERFE*). 71
Figure 24- Températures minimales et maximales mensuelles et précipitations moyennes à la pointe de Givet (*source Météo France*). 72
Figure 25- Localisation du terrain d'étude dans le département des Ardennes..... 73
Figure 26- Piège type « INRA » (*d'après Bonnin, 1985 ; Le Guédon et al., 1990*)..... 76
Figure 27- Nombre de domaines et surface du carré de piégeage (*d'après Leman, 1983*). 78
Figure 28- Quadrat de 60 m de côté comportant 16 pièges espacés de 15 m..... 78
Figure 29- Schéma du piège UGGLAN. 79
Figure 30- Schéma d'un collet à double arrêtoir tendu. 86
Figure 31- Boîte à fauve armée. 87
Figure 32- Schéma d'un piège Belisle armé..... 88
Figure 33- Dispositif des pièges Belisle avant enfouissement (*photo 2C2A-CERFE*)..... 89
Figure 34- Renard capturé peu avant la pose du collier-émetteur (*photo 2C2A-CERFE*). 91
Figure 35- Martre mâle anesthésiée (*photo 2C2A-CERFE*)..... 93
Figure 36- Principe du radiopistage (*d'après Poulle, 1991*). 94
Figure 37- « Polygone d'erreur » (*d'après Saltz et Alkon, 1985 cités par Poulle, 1991*). 96
Figure 38- Technique d'examen de la section transversale de poils. 99
Figure 39- Coupes de medulla de Campagnol roussâtre (*d'après Day, 1965*)..... 100
Figure 40- Moyenne et erreur-type du nombre de captures des différentes espèces pour 1000 nuits-pièges (pièges INRA)..... 103
Figure 41- Densité de campagnols roussâtres / ha et erreur-type dans chaque milieu et par saison. .. 107
Figure 42 - Nombre de localisations par semestre et par animal dans le parc de Belval. 112
Figure 43- Superficie en ha des aires saisonnières d'activité des renards suivis dans le parc de Belval. 113
Figure 44- Répartition des localisations des renards à l'intérieur et à l'extérieur du parc de Belval. . 114
Figure 45- Répartition des campagnols roussâtres positifs à la FHSR dans le Parc de Belval de l'automne 2000 au printemps 2002..... 121

TABLEAUX

Tableau I- Principales dimensions crâniennes (*d'après Didier et Rode, 1941*). 15
Tableau II- Pourcentage de temps consacré à chaque activité (*d'après Flowerdew, 1993 cité par Liétaert, 2002*)..... 25
Tableau III- Classification des virus des Fièvres hémorragiques (*d'après Le Guenno et al., 1995 ; Dupire, 1999*). 45
Tableau IV- Génome du genre Hantavirus et les protéines codées (*d'après MacKee et al., 1991 ; Dupire, 1999 ; Kallio-Kokko, 2000*). 47
Tableau V- Participation relative des différents foyers de FHSR selon les épidémies en France (*d'après Le Guenno et al., 1994*). 57
Tableau VI- Fréquence des signes cliniques lors d'une infection par le virus Puumala en France (*d'après Le Guenno, 1997 ; Schmaljhon et Hjelle, 1997*)..... 62
Tableau VII- Valeur des coefficients de ligne pour le calcul de la densité absolue de Campagnol roussâtre. 80
Tableau VIII- Nombre de lignes de pièges posées par milieu et par session de 15 jours. 82
Tableau IX- Plan de piégeage en carré au printemps 2002. 83
Tableau X- Répartition des captures dans les pièges INRA par espèces et par saison. 102
Tableau XI- Nombre de captures de campagnols roussâtres et nombre de lignes de pièges INRA posées par milieux et par saison..... 105
Tableau XII- Nombre moyen de captures de campagnols roussâtres par ligne et variabilité dans chaque milieu et par saison..... 106
Tableau XIII- *Sex-ratio* mâle/femelle par saison. 108
Tableau XIV- Captures de carnivores effectuées dans le parc de Belval de novembre 2001 à avril 2002..... 110
Tableau XV- Disponibilité des milieux et utilisation de l'espace par les différents renards au cours de l'été-automne 2001..... 115
Tableau XVI- Disponibilité des milieux et utilisation de l'espace par les différents renards au cours de l'hiver-printemps 2001-02. 116
Tableau XVII- Dates de collecte des selles de Chat forestier. 116
Tableau XVIII- Présence de l'antigène Puumala chez les campagnols capturés dans le parc de Belval de l'automne 2000 au printemps 2002. 117

Tableau. XIX- Caractéristiques des campagnols roussâtres séropositifs à la Fièvre hémorragique avec syndrome rénal piégés d'automne 2000 au printemps 2002 dans le parc de Belval..... 119
Tableau XX- Résultats des analyses sérologiques des carnivores capturés dans le parc de Belval de l'automne 2001 au printemps 2002..... 121

INTRODUCTION

Les Hantavirus (de la famille des *Bunyaviridæ*) sont des agents de zoonoses universellement répandues et responsables de plusieurs milliers de cas d'infections dans le monde. Deux tableaux cliniques bien distincts ont été rapportés : le syndrome pulmonaire à Hantavirus (HPS) répandu sur le continent américain et souvent sévère et les Fièvres Hémorragiques avec Syndrome Rénal (FHSR) présentes en Europe et en Asie, de gravité variable suivant le virus impliqué (Penalba *et al*., 2001).

Chaque Hantavirus est associé étroitement à une ou à quelques espèce(s) réservoir(s) de rongeur (Olsson *et al*., 2002). Le Campagnol roussâtre, *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) est le principal réservoir du virus Puumala. Ce virus, identifié en 1980 par Brummer-Korvenkontio *et al.*, est responsable d'une forme mineure de la maladie. Il sévit par foyers en Russie, Scandinavie et Europe occidentale. En France, il est répandu dans le quart nord-est de la France (Penalba *et al*., 1996). Les Ardennes françaises et belges sont des régions de forte endémicité (Ilef *et al*.,1999). Le mode de contamination humaine est essentiellement indirect, par inhalation de poussières chargées de particules virales (Escuténaire *et al*., 1997) issues que de quelques rongeurs très contagieux (Alexeyev *et al*., 1998).

En France, le Campagnol roussâtre présente un maximum d'abondance tous les trois ou quatre ans qui coïncide avec les pics épidémiques de F.H.S.R. réguliers, chez l'homme (Artois *et al*., 1999). Néanmoins, la biologie de ce rongeur et l'épidémiologie de cette zoonose sont encore mal connues pour permettre d'établir un lien certain entre ces deux phénomènes.

De plus, le Campagnol roussâtre n'est pas la seule espèce de rongeur réservoir du virus Puumala. Des études ont montré l'existence d'une infection chez de nombreuses espèces d'oiseaux et de mammifères (revue in Escuténaire, 1997 et in Dupire, 1999) comme le Chat domestique, *Felis catus* (Bennet *et al*., 1990 ; Nowotny, 1994) et le Renard roux, *Vulpes vulpes* (Escuténaire *et al*., 2000). Certains auteurs supposent que la possession d'un chat domestique ou d'un chien augmenterait les risques de maladie pour l'homme (Weigler, 1995

cité par Dupire, 1999). Cependant, le rôle épidémiologique de ces carnivores dans le transmission viral demeure encore très mal connu.

C'est dans ce contexte que s'inscrit notre étude, conduite dans les Ardennes française, zone principale d'endémie du Puumala en France. Nous avons étudié les possibilités de contamination des carnivores sauvages par le virus Puumala. Nous avons supposé que le mode principal de contamination des prédateurs passe par la consommation de Campagnol roussâtre, et nous nous sommes donc intéressé aux facteurs d'exposition à l'infection qui en modulent l'intensité :

- la fréquentation par les prédateurs des milieux à Campagnol roussâtre ,
- le seuil de densité de Campagnol roussâtre et de prévalence de l'infection à franchir pour la contamination des carnivores,
- la répartition au sein des classes d'âge de Campagnol roussâtre du virus Puumala,
- les caractéristiques physico-chimiques du sol dans les zones à Campagnol roussâtre dont le niveau d'humidité (Sauvage *et al*., 2002 $_{(a)}$).

Nous avons recherché l'existence de la contamination à Puumala des carnivores prédateurs du Campagnol roussâtre en nous appuyant essentiellement sur les comparaisons de distribution spatiale du Campagnol roussâtre et des différentes espèces de carnivores considérées, et en confrontant ces données aux résultats sérologiques.

Ce travail sur les carnivores, comme sentinelles de la FHSR, est inclus dans le cadre des travaux de recherche conduits par le Centre de Recherche et de Formation en Eco-éthologie de la Communauté de Communes de l'Argonne Ardennaise et en collaboration avec l'AFFSA de Nancy.

Cette étude comprend quatre volets :

- une recherche bibliographique sur le virus Puumala et son principal réservoir, le Campagnol roussâtre,
- l'établissement de la répartition et des fluctuations du Campagnol roussâtre sur notre terrain d'étude,
- une analyse de la fréquentation de milieux riches en Campagnol roussâtre par les prédateurs,
- une analyse sérologique de ce rongeurs et des carnivores.

PREMIERE PARTIE : ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE DU CAMPAGNOL ROUSSATRE, RESERVOIR DU VIRUS PUUMALA RESPONSABLE DE LA FIEVRE HEMORRAGIQUE AVEC SYNDROME RENAL

Figure 1- Campagnol roussâtre (*photo 2C2A-CERFE*).

I- ELEMENTS D'ECOLOGIE DE *CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*

Le Campagnol roussâtre, *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780), est la seule espèce du genre glareolus présente en métropole française (fig. 2).

Figure 2- Systématique simplifiée de *Clethrionomys glareolus.*

I.1- Répartition géographique

I.1.1- Origine

Le Campagnol roussâtre est une espèce ancienne de la faune européenne occidentale. Saint Girons (1973) signale l'existence de fossiles de l'espèce actuelle datant du Pléistocène moyen dans des dépôts villafranchiens et astiens du sud de la France. Il s'agit donc d'une espèce très ancienne, préglaciaire au même titre que le Mulot sylvestre.

I.1.2- Répartition holarctique

Ce rongeur est présent dans toute l'Europe à l'exception de l'Islande, du nord de la Scandinavie, de la majeure partie de la péninsule ibérique, de la Grèce, des Iles méditerranéennes de la Sibérie, et de l'Asie Mineure (fig. 3). Il se rencontre aussi dans les forêts tempérées nord-américaines et d'Eurasie (Macdonald et Barret, 1993 ; Duquet, 1993).

Figure 3- Distribution paléarctique du Campagnol roussâtre (*d'après Corbet et Harris, 1991*).

I.1.3- Répartition française

Le Campagnol roussâtre est présent sur l'ensemble du territoire français excepté en Corse et les Iles de l'Atlantique, sauf Belle-Île (Morbihan) hébergeant une des six sous-espèces. Il est toutefois moins représenté sur le pourtour méditerranéen. On le rencontre dans de nombreux milieux de plaine et en montagne (Alpes et Pyrénées) jusqu'à 2400 m d'altitude où la disparition des strates herbeuse et arbustive semblent limiter son extension (Duquet, 1993). Hainard (1962) rapporte que le Campagnol roussâtre vivant en montagne est plus grand et de coloration plus brillante que son homologue de plaine.

I.1.4- Biogéographie

On distingue six sous-espèces en France. Ces distinctions s'appuient sur des critères morphologiques, telles la variabilité des dimensions et de la coloration, et géographiques (Saint Girons et Le Louarn, 1977 ; Saint Girons, 1973). Cependant, aucun support génétique

ne vient confirmer cette distinction des sous-espèces, qu'il faudrait peut-être dès lors considérer comme des écotypes (Liétaert, 2002) :

- *Clethrionomys glareolus glareolus* (Schreber, 1780) : présent en plaine. Il est de petite taille et sa couleur rousse dorsale se fond dans le gris jaunâtre des flancs.
- *Clethrionomys glareolus nageri* (Schinz, 1845) : présent dans le canton d'Uri (Suisse), les Alpes Centrales et le Vercors. Il est de grande taille et sa bande dorsale rousse est bien délimitée et brillante.
- *Clethrionomys glareolus vasconiae* (Miller, 1900) : présent en Haute-Garonne et dans les Pyrénées. C'est un grand Campagnol dont la raie dorsale rousse est étroite et non brillante.
- *Clethrionomys glareolus helveticus* (Miller, 1900) : de taille moyenne, il est présent dans les Alpes du Sud, la Haute Savoie et peut-être le Jura. La couleur du dos tire sur le gris avec un peu de rouge.
- *Clethrionomys glareolus insulaebellae* (Heim de Balsac, 1940) : d'assez grande taille et de couleur foncée, il occupe strictement Belle-Ile, dans le Morbihan.
- *Clethrionomys glareolus cantuelli* (Saint Girons, 1969) : il se caractérise, outre une taille moyenne, par une raie dorsale de couleur acajou. On le rencontre en Auvergne.

I.2- Morphologie

I.2.1- Allure générale

C'est un rongeur au corps trapu, au museau arrondi et à la queue mesurant près de la moitié du corps. Les oreilles rondes sont bien dégagées et se détachent assez nettement de la tête avec une hauteur de pavillon variant de 11 à 13,5 mm (Saint Girons, 1973).

I.2.2- Dimensions adultes

La longueur tête-corps varie entre 80 et 110 mm et celle de la queue entre 35 et 65 mm. La longueur du pied postérieur mesure de 17 à 19 mm (Saint Girons, 1973) et la patte antérieure de 10 à 12 mm (Didier et Rode, 1941) avec cinq callosités à la sole palmaire et six à la sole plantaire comme dans le genre *Microtus*.

Le poids adulte du Campagnol oscille entre 14 à 40 g avec une léger dimorphisme sexuel. Un mâle pèse en moyenne 23,8 g contre 23,5 g pour une femelle (Innes et Millar, 1994).

I.2.3- Pelage et robe

Il se distingue assez aisément des autres campagnols de par sa couleur rousse dorsale commune à chacune des sous-espèces mais variant toutefois en teinte et en intensité. Le pelage du dos est brun roussâtre et en descendant vers le ventre, il devient gris-brun aux flancs pour finir enfin sur un ventre gris blanc à jaunâtre. Ce contraste de couleur, commun à de nombreuses espèces animales, permet à l'animal de mieux se fondre dans son environnement (Saint Girons, 1973). La queue porte à son extrémité un fin pinceau de poils noirs. La mue des individus adultes est diffuse et non localisée comme chez la plupart des mammifères. La première mue post-juvénile qui se produit entre 4 et 6 semaine débute sur le ventre et s'achève sur le dos. Néanmoins, chez 5% des jeunes, le changement de pelage n'est pas sublatéral mais céphalo-sacré : il commence de chaque côté de l'arrière train, se poursuit sur les flancs, le dos, la tête et s'achève finalement sur le ventre (Corbet et Harris, 1991).

I.2.4- Crâne et dentition

Le crâne et les dents trouvent toute leur importance dans la diagnose d'espèces notamment lors de l'examen de selles de carnivores.

- crâne

Le Campagnol roussâtre appartient au groupe des Myomorphes : les deux masséters (profonds et latéraux) agissent de concert pour pousser la mâchoire inférieure en avant lors de la mastication (Delany, 1994).

En outre, il existe une certaine mobilité des deux hémi-mâchoires inférieures jouant un rôle majeur dans le comportement alimentaire du Campagnol roussâtre (Bang et Dahlström, 1977).

La tête osseuse diffère des têtes de *Microtus agrestis* et de *Microtus arvalis* par ses angles adoucis et par son rostre plus aigu (fig. 4).

Figure 4- Face latérale de tête osseuse de Campagnol roussâtre (*d'après Didier et Rode, 1941*).

La partie occipitale est perpendiculaire à la ligne de profil horizontal. La boîte crânienne est assez arrondie et très peu quadrangulaire (tab. I).

Tableau I- Principales dimensions crâniennes (*d'après Didier et Rode, 1941*).

Longueur totale……..	**23 à 25 mm**
Largeur bizygomatique…...	**13 à 15 mm**
Longueur de la mandibule..	**13,5 à 15 mm**
Arcade molaire supérieure..	**5 à 5,5mm**
Arcade molaire inférieure...	**5 à 5,5 mm**

- Dents

La formule dentaire du *Clethrionomys glareolus* est 1003/1003=16. Par demi-mâchoire, il y a une incisive et trois molaires mais ni canine, ni prémolaire.

La barre, ou espace libéré entre les molaires (dites également dents broyeuses ou jugales) et les incisives à croissance continue et s'usant en biseau, mesure de 6 à 7 mm pour la maxillaire supérieure et de 3 à 3, 9 mm pour la maxillaire inférieure (Didier et Rode, 1941).

Il est intéressant de noter que les molaires du *Clethrionomys glareolus*, à croissance continue, possèdent des racines le rattachant au groupe des rhizodontes, contrairement aux autres Campagnols (arhizodontes).

Ces dents sont des éléments-clefs de la détermination des espèces par le dessin particulier des cuspides (pointes aiguës) et des replis transversaux d'émail appelés prismes formant des triangles disposés en alternance (fig. 5). Elles sont assez hautes avec une surface d'usure plane, elles n'acquièrent parfois leur racine qu'à l'âge adulte (Chaline *et al*, 1974).

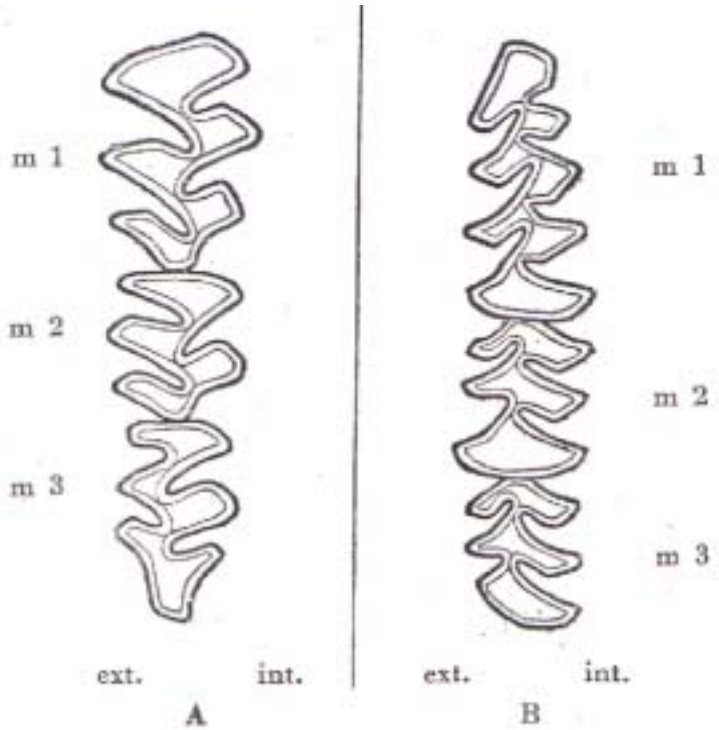


Figure 5- Rangées dentaires de Campagnol roussâtre (*d'après Didier et Rode, 1941*).
A.- Rangée dentaire supérieure droite
B.- Rangée dentaire inférieure gauche
ext. : face externe ; int : face interne

Maxillaire supérieure :

i. molaire M1 : trois angles sortants externes et trois angles sortants internes.
ii. molaire M2 : trois angles sortants externes et deux angles sortants internes.
iii. molaire M3 : trois angles sortants externes et trois angles sortants internes et une boucle terminale soumise à variation (Dider et Rode, 1941 ; Bauchau et Chaline, 1987) : la forme *simplex* et la forme *complex* (présence d'un quatrième angle sortant d'émail à la face postéro-interne) (fig. 6). D'après

Bauchau et Chaline (1987), cette variabilité semble résulter en partie de la dérive génétique d'un caractère assez neutre mais également peut-être d'une stratégie adaptative à une ou des conditions du milieu difficiles à identifier.

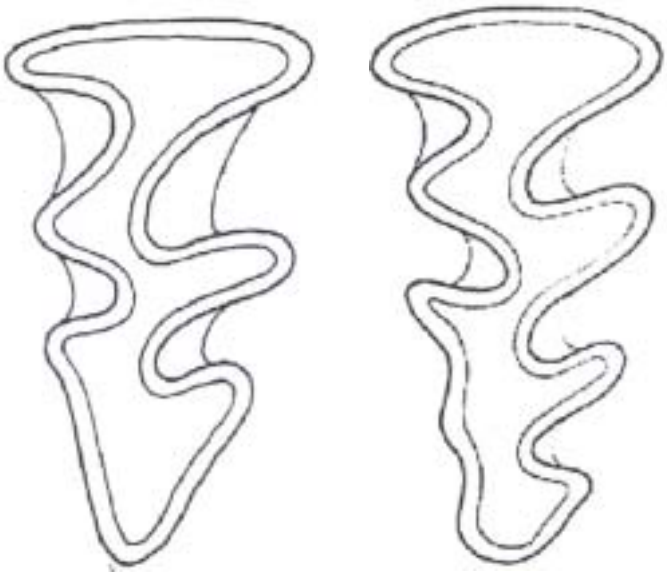


Figure 6- Molaire M3 de forme *simplex* (à gauche) et de forme *complex* (à droite) (*d'après Bauchau et Chaline, 1987*).

Maxillaire inférieure :

i. molaire M1 : une boucle initiale arrondie, quatre angles sortants externes et cinq angles sortants internes.
ii. molaire M2 : trois angles sortants externes et trois angles sortants internes.
iii. molaire M3 : trois angles sortants externes très petits et trois angles sortants internes.

I.3- Reproduction

I.3.1- Date de reproduction

Le cycle sexuel du Campagnol roussâtre est saisonnier. Il dépend de nombreux facteurs externes telles que la disponibilité et la richesse des ressources. La période de reproduction débute en mars-avril, atteint son maximum en juin et décline pour se terminer fin octobre (Grassé, 1955 ; Clarke, 1985). Toutefois, des portées ont été signalées en hiver (Saint

Girons, 1973). Le Campagnol roussâtre est une espèce à ovulation provoquée. Comme tous les *Microtidæ*, c'est un polyœstrien dont l'anœstrus se place pendant la période des jours courts (Grassé, 1955).

- cycle sexuel des mâles

Lors du repos sexuel de novembre à janvier, les testicules adultes mesurent 4 mm en moyenne et atteignent 13 à 14 mm en pleine activité sexuelle (Saint Girons, 1972) (fig. 7).

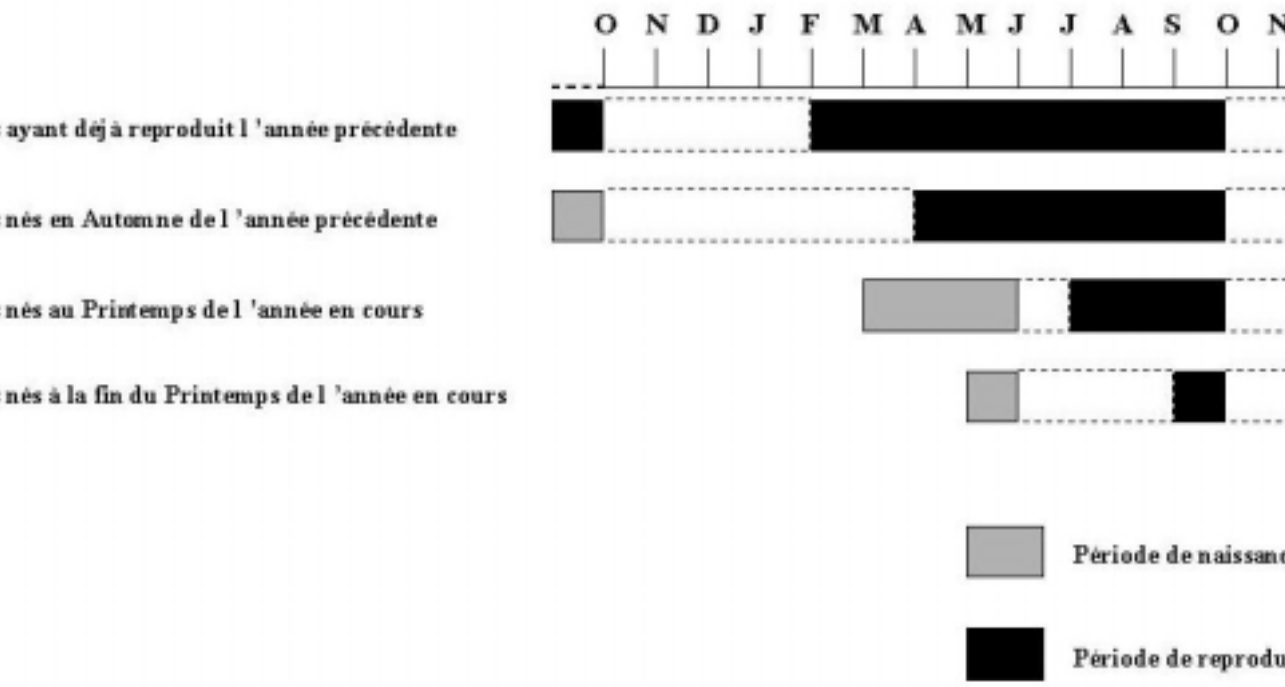


Figure 7- Cycle de reproduction des mâles de Campagnol roussâtre établi à partir de la taille d'accroissement des testicules (*d'après Saint Girons, 1972 ; Clarke, 1985*).

- cycle sexuelle des femelles

La distinction des différentes cohortes de femelles est liée à l'acquisition de la maturité sexuelle qui est, elle-même, assujettie à l'âge et à l'acquisition d'un territoire (Kawata, 1987) (fig. 8).

Les femelles ayant mis bas l'année passée sont gestantes dès le mois de février. En juin-juillet, les femelles des premières portées de printemps peuvent mettre bas sous condition d'avoir conquis un territoire propre (Gliwicz, 1993).

Au mois de juin, des femelles ne sont plus qu'allaitantes alors qu'elles étaient gravides et allaitantes en début de saison. Il s'agit sans doute de femelles âgées ayant achevé leur ultime gestation (Saint Girons, 1972) malgré l'œstrus post-partum de cette espèce (Grassé, 1955). A partir du mois de septembre, de plus en plus d'individus entrent en repos. Il faut distinguer deux catégories majeures : les femelles nées l'été et qui ne s'accoupleront qu'à la saison suivante, et des vieilles femelles. Les femelles les plus tardives sont celles nées à l'automne précédent ou les jeunes adultes du printemps de l'année en cours.

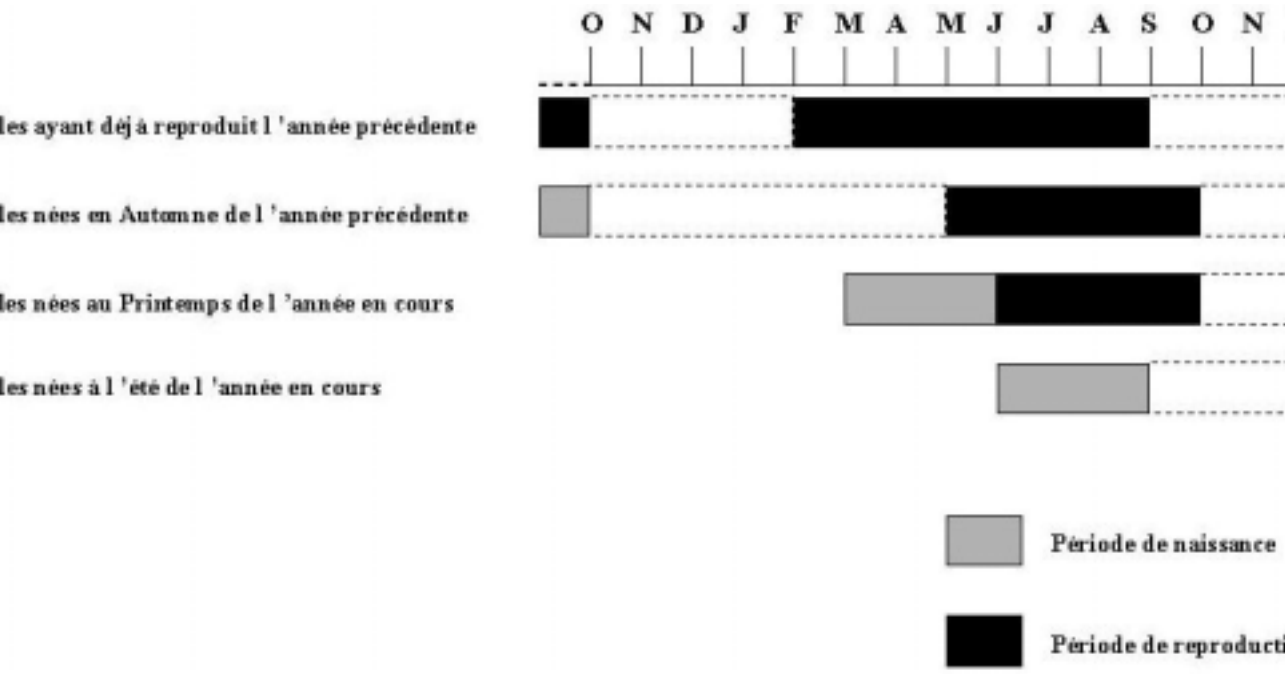


Figure 8- Cycle de reproduction des femelles de Campagnol roussâtre (*d'après Grassé, 1955 ; Saint Girons, 1972 ; Gliwicz, 1993*).

- maturité sexuelle

En laboratoire, la première gestation débute vers le 31ème jour au plus tôt et les mâles ne sont actifs qu'à 60 jours environ (Clarke, 1985). La photopériode est un élément

environnemental indispensable accélérant l'acquisition de la maturité sexuelle : son accroissement entraîne l'augmentation de taille des vésicules séminales chez les mâles et de l'utérus chez les femelles (Tahka et *al*., 1997).

En milieu naturel, mâles ou femelles, la maturité sexuelle est soumise à la date de naissance et aux possibilité de dispersion : ceux nés en début de saison pourront conquérir de nouveaux territoires vacants et se reproduiront contrairement à ceux nés tardivement dans la saison (Gliwicz, 1993).

La présence de mâles, notamment des dominants, retarde la puberté des mâles subadultes. La maturité des femelles nées en fin de saison semble influencée largement par les facteurs climatiques. Au contraire, les femelles nées plus précocement voient leur maturité retardée par la présence des anciennes femelles (Kruczek et Marchlewska-Koj, 1986).

I.3.2- Comportement reproducteur

- accouplement

Le rapprochement des sexes se fait essentiellement par des signaux olfactifs. Les mâles sont plus réceptifs aux odeurs des femelles en période de reproduction. Le marquage urinaire des mâles s'intensifie avec le développement de leurs glandes préputiales (cf. chap. 6, relations intraspécifiques). Les femelles peuvent s'accoupler juste après la mise bas grâce à l'existence d'un œstrus post-partum.

- gestation

L'implantation de l'œuf est retardée chez les femelles allaitantes de Campagnol roussâtre (Grassé, 1955). La gestation dure 19,6 jours en moyenne et 18,4 jours pour les primipares (Innes et Millar, 1994).

La mise-bas se fait dans un nid creusé entre 2 et 10 cm sous terre ou à la surface sous un tronc mort par exemple. La femelle élève seule les jeunes.

- effectif des portées

Le nombre d'embryons par portée est compris entre 3,5 et 4,8 (Alibhai et Gipps, 1985 ; Innes et Millar, 1994). Saint Girons (1973) donne un nombre moyen en France de 3,7 jeunes par portée. Le nombre maximum d'embryons est atteint en mai-juin (Alibhai et Gipps, 1985) avant de décroître. Différents facteurs jouent sur la taille des portées :

- l'habitat interviendrait (Alibhai et Gipps, *ibid*.). La mortalité embryonnaire serait due en partie à une insuffisance des ressources alimentaires dans le milieu. La mère n'apporterait pas à ses embryons tous les éléments nutritifs indispensables (Grassé, 1955).
- le poids de la femelle : les plus lourdes ont les plus grandes portées.

Le nombre de portée moyen sur l'année s'élève de 4 à 5 (Macdonald et Barret, 1993). Pendant toute la saison de reproduction, le nombre de femelles en gestation diminue (Alibhai et Gipps, 1985) et la fertilité diminue avec l'âge par diminution du nombre de cellules déciduales (Tetteh et Clarke, 1987 cités par Liétaert, 2002).

- élevage et sevrage

A la naissance, l'espérance de vie du nouveau-né est voisine de 18 mois dans la nature et jusqu'à 40 mois en captivité (Macdonald et Barret, 1993).

Les jeunes naissent aveugles, glabres avec les incisives déjà en place. Les yeux s'ouvrent à 12 jours et les molaires n'auront totalement émergées qu'à 28-30 jours. La peau du dos se fonce à trois jours et les poils apparaissent entre 4 et 10 jours (Corbet et Harris, 1991). Ils pèsent deux grammes à la naissance et le gain moyen quotidien, étudié en laboratoire, est d'environ 0,4 g par jour (Innes .et Millar, 1994). Le poids de naissance est fonction de la taille de portée (Mappes et al., 1995). De nombreux facteurs jouent sur la croissance : la température, la taille de portée et la densité de population. Plus la densité est forte, plus elle limite la dispersion des jeunes et ralentie la croissance des jeunes (Korn, 1986).

Le succès du sevrage s'accroîtrait avec l'augmentation de poids de la femelle ; plus elle serait lourde, plus elle serait placée haut dans la hiérarchie (Jonsson *et al*., 2002). Une femelle de faible poids peut être contrainte d'abandonner son nid lorsqu'une femelle plus lourde y pénètre. La destruction de la portée peut ainsi se faire sans qu'aucun signe de morsures ou de

griffures sur les nouveau-nés soit relevé. Le dépérissement est dû à l'abandon (Jonsson *et al*., *ibid*.).

I.4- Alimentation et activités

I.4.1- Régime alimentaire

Actuellement, dans l'état de nos connaissance, aucun travail n'a été mené en France sur le régime alimentaire du Campagnol roussâtre. Ce rongeur constitue un intermédiaire entre les granivores et les herbivores typiques tels les *Microtus*. Il dépend moins des ressources énergétiques et protéiques que les mulots forestiers, et consomme plus de végétaux en contrepartie (Hansson, 1985).

Son régime est très diversifié et sujet à de nombreuses variations, en fonction de :

- l'âge (les jeunes mangent moins de graines),
- de la zone d'étude et donc de la disponibilité des ressources alimentaires,
- de la densité de population,
- de la saison.

Une étude menée au nord de l'Allemagne, près de Kiel, de Mars à Décembre 1992, par Abt et Bock (1998) illustre bien cette diversité. Ils ont comparé le régime alimentaire du Campagnol roussâtre, du Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) et du Mulot à Collier (*Apodemus flavicollis*) vivant en bordure d'un champ de céréales par analyse semi-quantitative des fèces (fig. 9). Sauf en début d'été, les campagnols roussâtres ont consommé moins d'aliments d'origine animale (*Noctuidæ*, *Coloptera*, *Tipulidæ*, *Lumbricidæ*…) que les deux autres espèces. En Mars et de Septembre à Décembre, les écorces, les racines et les champignons ont pris une part importante dans son régime. Les graines des arbres, par contre, sont demeurées négligeables tout au long de l'année dans cette étude. En automne essentiellement, ils ont retrouvé plus chez le Campagnol roussâtre que chez les mulots. toute une variété de graines notamment de Sureau noir (*Sambucus nigra*), de fruits et de caryopses. En Mai, les inflorescences des haies (surtout les hêtres) ont formé la source de nourriture essentielle pour les trois espèces et de juin à août, elles ont été remplacées par le seigle

cultivé, ce qui a constitué une des premières mise en évidence de l'utilisation des cultures par le Campagnol roussâtre. La consommation de plantes ligneuses dont il dévore préférentiellement les parties vertes a été conséquente toute l'année dans le régime du Campagnol roussâtre avec un déclin significatif en juillet-août et un pic en Décembre quand sont apparues les pousses de l'Ivraie vivace (*Lolium perenne*). Il pourrait par ailleurs enfouir une partie de sa récolte mais cette activité serait plus en rapport avec l'abondance de graines qu'avec la saison.

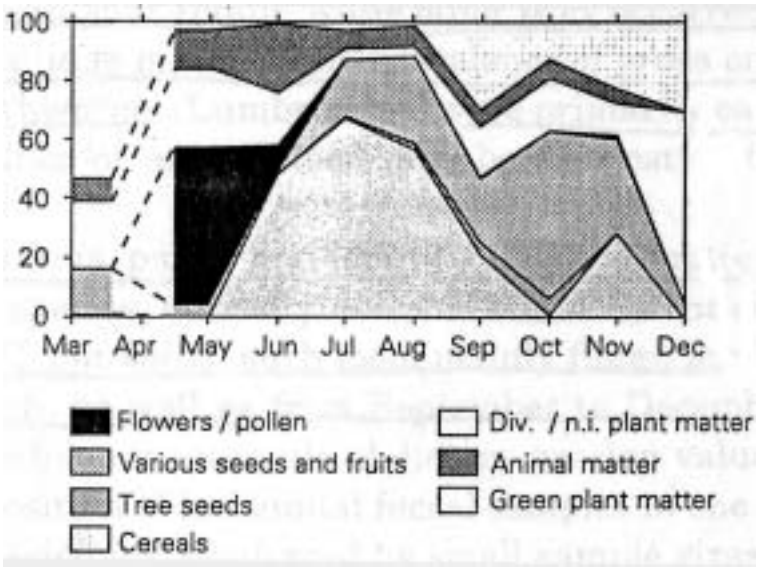


Figure 9- Variations du régime alimentaire du Campagnol roussâtre (*Abt et Bock, 1998*).

Une étude réalisée en Pologne en 1972, dans une forêt de charmes par Zemanec (Artois M., *comm. pers.*), donne les proportions suivantes des composants du régime alimentaire du Campagnol roussâtre :

Parties végétatives….. 38 à 65%
Graines…… 19 à 55%
Fruits……... 9 à 20%
Champignons…….. 8 à 12%
Invertébrés…….. 2,5.à 16,5%

En captivité, il peut se révéler très friand des vers de farine (*Tenebrio molitor*) (Saint Girons, 1973) et peut développer de nettes préférences. Ainsi il apprécierait plus les graines de Hêtre (*Fagus sylvatica*) aux glands et aux noisettes et ne refuserait pas non plus les noyaux des fruits charnus comme les cerises ou les prunes.

Le Campagnol roussâtre recherche préférentiellement sa nourriture au sol, bien qu'il n'hésite pas à grimper dans les buissons et les arbres (Macdonald et Barret, 1993). Il emploie moins ses pattes antérieures pour la manipulation de ses aliments que les autres rongeurs (Le Louarn et Saint Girons, 1977).

Lors de la déplétion hivernale de nourriture, il pratique l'écorçage surtout celles des jeunes pieds tendres de Sureau noir, de Robinier faux-acacias (*Robinia pseudoacacia*) et de Frêne commun (*Fraxinus excelsior*) qu'il peut dévaster (Haitlinger, 1964 cité par Saint Girons, 1973). L'ébourgeonnage précède souvent l'écorçage (Bang et Dahlström, 1977).

L'ouverture des enveloppes de graines et de noyaux se fait sans trace apparente de dents : les noisettes ouvertes retrouvées ont un trou circulaire aux bords nets (Macdonald et Barret, 1993). La graine est appuyée entre le sol et la poitrine et maintenue obliquement par les pattes pendant que les incisives travaillent la coque. Dès qu'une brèche est réalisée, les deux demi-mâchoires inférieures, de par leur mobilité individuelle, agissent comme des pinces pour en extraire l'amande (Bang et Dahlström, 1977). Il fait de même avec les bourgeons, ne consommant que l'intérieur, laissant intact les écailles. Il s'attaque de préférence aux bourgeons terminaux entraînant des malformations végétales. La jeune pousse prend alors une forme de boule.

I.4.2- Rythme d'activité

Le rythme d'activité du Campagnol roussâtre est polyphasique avec des pics de durées variables se présentant toutes les deux ou trois heures, pour Saint Girons (1960, 1961), ou toutes les une à deux heures pour Hansson (1985). Trois périodes principales d'activité se distinguent, d'après une étude réalisée sur les berges de la Loire, près du Lac de Grand-Lieu, en Loire Atlantique, par Lodé (1995) : une à la tombée de la nuit, une au coucher du soleil, et la dernière pendant la seconde partie de la nuit (fig. 10). Les campagnols roussâtres sont plus nocturnes que diurnes (Saint Girons, 1973). Mais au printemps, l'activité diurne s'accroît, peut-être en lien avec l'activité sexuelle.

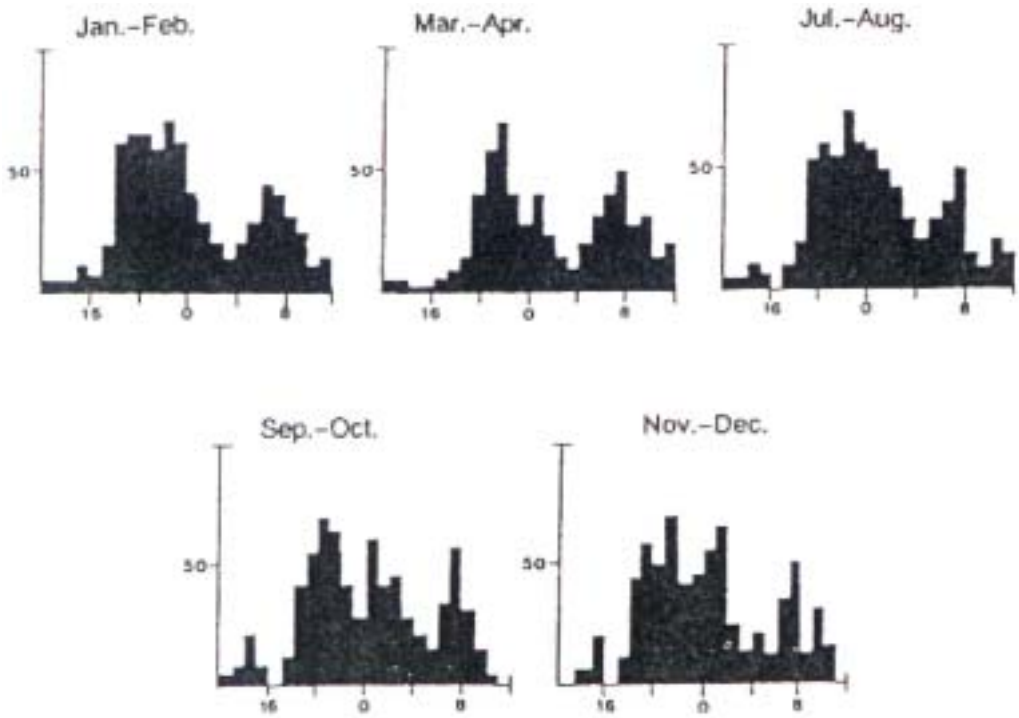


Figure 10- Variation du rythme d'activité du Campagnol roussâtre au cours de l'année sur les berges de la Loire, près du Lac de Grand-Lieu (*d'après Lodé, 1995*).

Il existe cependant de nettes différences entre les individus et aussi entre les sexes. Les femelles présentent, en effet, des phases d'activité plus courtes que celles des mâles (phase d'environ une demi-heure pour les femelles et d'environ deux heures pour les mâles).

Le Campagnol roussâtre passe plus de la moitié de sa journée à dormir ou à demeurer au terrier. Les périodes d'activité à l'extérieur ne représentent qu'un quart de son temps (Flowerdew, 1993 cité par Liétaert, 2002, tab. II).

Tableau II- Pourcentage de temps consacré à chaque activité (*d'après Flowerdew, 1993 cité par Liétaert, 2002*).

Animal au terrier……	62%
Exploration, recherche, alimentation….	15%
Toilettage……..	13%
Alerte……	10%

Il faut néanmoins nuancer ces proportions qui sont légèrement différentes dans la nature et selon la saison. La pression de prédation entraîne une augmentation du temps dispensé à l'élaboration du nid (Harper et Batzli, 1996). L'animal demeure plus longtemps dehors au printemps et en été. En période de lactation, les femelles au contraire restent plus au nid.

I.5- Utilisation du milieu

I.5.1- Habitat préférentiel

Le Campagnol roussâtre est un habitant des forêts de feuillus et de bois mixtes à sous-bois dense et à tapis de feuilles sèches (Duquet, 1993). Il apprécie notamment les couverts comprenant en leur sein des herbacées de grandes tailles telles les fougères ou les carex (Mazurkiewicz, 1994), les ronciers et les milieux à Luzule (Wiedfeld, 1971), les buissons. Les zones à fétuques ne semblent pas favorables au *Clethrionomys glareolus.* Cela peut s'expliquer en partie par l'enchevêtrement dense des racines de Fétuque qui gène le creusement des galeries (Wiedfeld, *ibid*.). Cela ne l'empêche pas de fréquenter assidûment les lisières de forêt et les talus plantés du bocage (Giraudoux, 1991).

Les campagnols roussâtres sont inégalement répartis dans la forêt. Cela est souvent associé à l'abondance des différentes sources de nourriture (Hansson, 1979). Des études sur de grands domaines forestiers ne montrent cependant pas de lien entre la densité de Campagnol et le type géobotanique de ces différents habitats (Mazurkiewicz, 1994). Les variations de densité en Campagnol roussâtre dans ces différents milieux ne sont pas corrélées à la richesse en essences d'arbres, en espèces du sous-bois ou du couvert herbeux (Mazurkiewicz, 1991). De fait, d'autres facteurs affectent sa densité et sa distribution au cœur de l'habitat forestier. Elles s'avèrent finalement largement tributaires de l'épaisseur et de la distribution des éléments du sous-bois tels les débris végétaux morts (Mazurkiewicz, 1991) qui offrent une protection contre les prédateurs : rapaces et mammifères carnivores (Jedrzejewska et Jedrzejewski, 1990).

Un trait intéressant de ce rongeur forestier est sa capacité à grimper jusqu'à 5 mètres de hauteur dans les arbres pour ronger les rameaux en automne et en hiver (Macdonald et Barret, 1993). Cette exploitation de la strate arbustive est difficilement expliquée. Elle ne dépendrait ni de la couverture herbacée du sol, ni de l'âge ou du sexe des individus ni de la densité de population (Tattersall et Whitbread, 1994).

Il est peu présents dans les lieux dégagés. Il peut être parfois capturé dans les labours (Liétaert, 2002), les prairies ouvertes (Giraudoux, 1991) ou dans des zones proches des bois (Stahl, 1986).

Si le Campagnol roussâtre se montre sensible en ce qui concerne la fermeture du milieu, il peut révéler néanmoins un certain degré d'opportunisme. Ainsi, il n'est pas aussi exigeant que les autres *Microtinæ* quant à la profondeur du sol. Il accepte de vivre sur des milieux assez caillouteux (Le Louarn. et Saint Girons, 1977). Des captures ont même été réalisées avec succès en montagne (Janeau, 1980) où un biotope synthétique composé d'un recouvrement de 10 à 50% de pierres éparses et d'une litière épaisse a été accepté par le Campagnol roussâtre. Autre fait marquant, il peut coloniser des buissons poussant sur des pentes inclinées à plus de 50%.

I.5.2- Domaine vital

La superficie du territoire est sujette à de fortes variations, de 0,05 et 0,73 ha. Elle varie selon le moment de l'année, la région, la densité de campagnols roussâtres, le sexe et la structure du milieu. En forêt de feuillus, la superficie moyenne du territoire est de 0,2 ha pour les mâles et de 0,14 ha pour les femelles pour une densité de 10 à 60 /ha en France (Macdonald et Barret, 1995). Le Louarn et Saint Girons (1977) donnent des valeurs moyennes plus importantes de 0,7 ha pour les femelles et de 0,8 ha pour les mâles dans l'Ouest de la France. Ces superficies peuvent doubler lors de faibles densités. Korn (1986) a retenu, comme condition nécessaire à la validité de l'estimation de la superficie du domaine vital, le fait de capturer plus de dix fois des individus marqués en deux mois. Ainsi, d'après l'étude qu'il a menée en Allemagne (1986), portant sur 17 mâles et 18 femelles, les surfaces établies se sont avérées encore plus grandes :

Mâles……. 4,12 ha (de 1,2 à 11 ha)
Femelles…….. 1,28 ha (de 0,15 à 4,85 ha)

A l'acquisition de leur maturité sexuelle, les mâles ont tendance à repousser les limites de leur domaine (Viitala, 1977). Les mâles dominants ont un domaine vital plus étendu (Korn, 1986), délimité par une ligne continue d'urine qu'ils déposent aux frontières (Viitala et Hoffmeyer, 1985).

La structure de l'habitat et la disponibilité en ressources, pour des conditions de densités similaires, affectent aussi fondamentalement la taille moyenne du domaine vital. Les campagnols qui vivent dans un sous-bois uniforme ont des domaines plus importants et se chevauchant plus que les campagnols vivants dans des sous-bois hétérogènes. Néanmoins, dans les deux cas, les zones de contacts sociaux sont identiques (Mazurkiewicz, 1994). Dans un milieu moyennement propice comme le treillis de saules, la densité est plus faible mais les territoires sont plus étendus (Banach, 1988).

Le Campagnol roussâtre peut parcourir de grandes distances avant de retourner au nid. Cette mobilité est considérable et s'étend parfois sur plus de 600 m (Andrzejewski et *al*., 2000).

Les conditions climatiques jouent également un rôle dans la superficie du territoire. Une couche de neige suffisamment épaisse constitue un élément favorable c'est à dire une protection notamment contre les prédateurs, qui permet aux mâles d'étendre leur domaine durant la période de reproduction. Une couche trop mince ou une couche interrompue les empêche de parcourir des distances importantes. Ils ne sont pas ainsi en mesure de visiter un aussi grand nombre de partenaires potentielles à la sortie de l'hiver (Karlsson et Potapov, 1998).

I.5.3- Terrier

Il existe de nombreuses controverses à ce sujet. Le campagnol roussâtre aurait un mode de vie essentiellement souterrain pour des auteurs anciens (Rode, 1929) par opposition à Ropartz (1966) pour qui ce rongeur préfère avant tout les abris naturels (souches, cavités naturelles...).

Des études menées en Russie sur ce thème (Albov *et al*, 1979) ont mis en évidence 112 gîtes constitués par diverses cavités naturelles et le plus souvent sous la litière forestière mais aucun abri souterrain. Le type de gîte varierait donc avec la saison. Lorsque la neige fait son apparition, les gîtes sous la litière forestière semblent être abandonnés. Les résultats de ces recherches montrent également que 40 % des gîtes ne contiennent pas de nid. La construction de nid dépendrait des conditions d'isolation. Ainsi, parfois une simple litière suffit dans les troncs d'arbres.

Ces mêmes études ont également montré que le campagnol utilise en moyenne 2 gîtes par jour, et que le même gîte peut être partagé par plusieurs individus en hiver (Karlsson et Ås, 1987).

L'installation de nichoirs en bois enfoncés dans le sol (Truskowsky, 1974) a permis de constater que 95 % d'entre eux sont visités 48 h après leur placement et des nids sont parfois construits (le pourcentage de nids construits par rapport au nombre de nichoirs varie avec les régions : de 24% à 86 %). Des femelles reproductrices les occupent majoritairement au printemps et en été. Les nids habités par des mâles ou des jeunes n'excèdent pas 20% du total. L'hiver, ces nichoirs sont rarement fréquentés.

Le terrier se structure autour d'un nid globuleux à une seule chambre où l'animal accède par un petit nombre de galeries (deux généralement) (Ropartz, 1966). Le nid est constitué de mousses, d'herbes, de feuilles coupées. Des plumes d'oiseaux, du papier, du coton, des morceaux de plastique y ont également été trouvés (Truszkowsky, 1974). Le Campagnol roussâtre peut chercher des matériaux attractifs tels le papier et le coton à plus de 30 mètres du nid (Truskowsky, 1974).

La température à l'intérieur du nid varie peu : dans la nature, à 10 cm de profondeur, la variation est de 2,2°C au cours de la journée et dépend de son occupation (Daniel, 1964).

Des réserves de nourriture peuvent être constituées dans le nid, surtout d'août à septembre (Truszkowsky, 1974).

I.6- Relations intraspécifiques

Bien que non grégaires, il existe une hiérarchie entre les individus partageant un même habitat. La communication utilise des moyens visuels, sonores et olfactifs d'importance différente.

I.6.1- Moyens de communication

- communication visuelle

Ce n'est pas le mode de communication le plus usité par le Campagnol roussâtre.

- communication sonore

Les signaux sonores sont davantage employés par les jeunes que par les adultes. Ce sont des pépiements et parfois des cris aigus. Les femelles et les juvéniles ont recours également aux ultrasons (Macdonald et Barret, 1993). Les jeunes s'en servent avec les sons audibles pour appeler leur mère (Corbet et Harris, 1991).

Les échanges sonores entre adultes se produisent pendant des phases d'agressions intraspécifiques (Corbet et Harris, *ibid.*) ou interspécifiques et lors de l'accouplement. Ce sont des cris aigus brefs, et des grincements de dents.

- communication olfactive

Il s'agit là des signaux les plus utilisés servant à la fois au rapprochement sexuel en période d'accouplement et à l'élaboration hiérarchique. Diverses glandes servent à la reconnaissance entre individus :

- glandes sur les flancs des mâles dont les sécrétions sont émises par grattage avec les postérieurs,
- glandes sudoripares sous la plante des pieds,
- glandes anales, dont les sécrétions sont déposées lors de la défécation,
- glandes de Meibomius chez les deux sexes,
- glandes préputiales du mâle en rapport avec le marquage urinaire, spécifique de *C. glareolus* (Viitala et Hoffmeyer, 1985).

Les mâles peuvent distinguer les femelles de plusieurs espèces (Macdonald et Barret, 1993) mais reconnaissent préférentiellement l'odeur de leur propre espèce (Viitala et Hoffmeyer, 1985).

I.6.2- Comportement social

Les mâles dominants possèdent les glandes préputiales les plus développées (Gustafsson *et al.*, 1980, cités par Viitala et Hoffmeyer, 1985). Ces glandes synthétisent de l'héxadécyl

acétate mélangé à l'urine lors du marquage. Cette molécule est absente de l'urine métabolique. Le Campagnol roussâtre urine ensuite de petites gouttes, étalant le produit de sécrétion sur le substrat (Christiansen, 1980).

Ce signal olfactif est déterminant en période de reproduction. Les mâles immatures et subalternes sont repoussés par le marquage du mâle dominant qui attire les femelles en œstrus. Il se dessine ainsi une unité sociale et spatiale repoussant les intrus et les immigrants aux frontières du territoire. Les mâles forment une hiérarchie au début de la période d'accouplement et seuls les animaux étant dans le haut de cette hiérarchie possèdent un vaste territoire qui intègre différents territoires de femelles (Banach, 1988) et une haute activité. Les autres possèdent de petits territoires et sont peu actifs. Les rapports de dominance entre mâles persistent durant toute la saison de reproduction.

Les séquences agonistiques des femelles envers les mâles se produisent lorsque les stimulations olfactives diminuent ou sont absentes (Liétaert, 2002), c'est à dire :

- lorsque le mâle dominant vieillit (mâle reproducteur de l'année précédente) et les sécrétions de ses glandes préputiales s'amenuisent
- lors du passage d'un mâle migrateur sur le territoire (absence d'odeur de marquage)
- lors d'augmentation de population.

Beaucoup d'espèces de *Microtinæ* sont sociaux durant l'hiver (West et Dublin, 1984 cités par Karlsson et Ås, 1987). Madison (1984, cité par Karlsson et Ås, 1987) suggère qu'ils retirent ainsi de nombreux avantages –maintien de la température et protection contre les moisissures- qui l'emporteraient sur les inconvénients comme la compétition intraspécifique et l'augmentation du risque de prédation. L'existence d'une socialité hivernale et du partage du nid suppose ainsi que la compétition pour la nourriture n'est pas toujours une condition *sine qua non* à la survie en hiver (West et Dublin, 1984, *ibid*.) au contraire de la lutte contre la prédation, par exemple, notamment, par la Belette, *Mustela nivalis*, pouvant décimer un nid entier.

Le partage du nid survient même lorsque la densité de population est basse c'est à dire lorsque le nombre de places disponibles pour la construction de nid est élevé. Cela suggère que chaque individu y trouve son intérêt, (Karlsson et Ås, 1987). Il existe même des nids composés uniquement de mâles du même groupe. Karlsson et Ås (op. cités) avancent l'hypothèse que le partage du terrier serait adaptatif en ce sens où les individus du même

terrier exploiteraient plus efficacement le milieu et consacreraient plus de temps à se nourrir. En outre, ils déposent leur déjections loin du nid, minimisant ainsi le risque de prédation directe sur le terrier et ses occupants.

L'infanticide est pratiqué et connu chez le Campagnol roussâtre. Les femelles de territoires voisins auraient des liens de parentés étroits. Cette philopatrie serait associée à une moindre fréquence des agressions entre elles et augmenterait le succès de reproduction et empêchant l'accès à des intrus (mâles ou femelles) potentiellement infanticides (Ylönen *et al*., 1997). De même, les mâles voisins et parents des portées pratiqueraient beaucoup moins l'infanticide (Ylönen *et al*., *ibid*.) mais leur rôle exact reste à préciser.

II- DYNAMIQUE DE POPULATION DU CAMPAGNOL ROUSSATRE

II.1- Structure des populations

II-1.1- *Sex-ratio*

Lors des campagnes de piégeage, la sex-ratio est en faveur des mâles d'après les captures réalisées (Wiedfeld, 1971 ; Alibhai et Gipps, 1985 ; Banach, 1988 ; Carlsen et *al.*, 2000). Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer le fait que plus de mâles que de femelles sont capturés :

- les mâles explorent de façon différente leur territoire,
- ils ont un comportement différent vis-à-vis des pièges,
- il naît plus de mâles que de femelles,
- les mâles ont une longévité plus grande que les femelles,
- ils subissent une pression de prédation moins élevée que les femelles,

Pour cette dernière hypothèse, Carlsen et *al.* (2000) suggèrent que les femelles seraient plus soumises à la prédation que les mâles, pendant et en dehors de la saison de reproduction car elles ont tendance à se rassembler au contraire des mâles qui s'excluent mutuellement les uns des autres. Cette étude fournit un premier élément de réponse mais les autres causes d'une telle valeur de la *sex-ratio* et ne sont pas encore clairement connues et doivent encore être recherchées.

II.1.2- Pyramide des âges

L'âge peut-être estimé par la pesée du cristallin (Le Louarn, 1971). Ainsi, Le Pesteur-Labadie (1990) a étudié l'évolution des classes d'âges d'une population de campagnol roussâtre en milieu fermé pendant 12 mois. Elle a classé les individus selon le poids de leur cristallin par classe de 5 dixièmes de milligramme (sauf pour la première classe qui va de 0 à 30 dixième de mg) jusqu'à 85 dixièmes de mg. Le poids du cristallin augmente avec l'âge des campagnols. Les pesées ont été effectuées en avril, juin, août et octobre 1985. Les résultats obtenus sont résumés ci-dessous :

avril..... présence des individus les plus âgés (animaux de 6 mois à 12 mois).
juin..... apparition des jeunes.
août..... équilibre des classes.
octobre..... jeunes et subadultes les plus représentés.

II.1.3- Dispersion des individus

Il existe deux vagues distinctes de dispersion : au printemps-début d'été et en automne après la saison de reproduction (Gliwicz, 1988). La composition des individus migrants varie selon la période (fig. 11) :

- à la première migration, au printemps, il s'agit essentiellement de subadultes femelles nées en mai-juin quittant l'habitat optimal densément peuplé par les individus ayant survécus à l'hiver et cherchant un nouveau territoire vacant pour acquérir la maturité sexuelle et se reproduire,
- la seconde vague, à la fin de l'été et en début d'automne, compte une importante proportion de juvéniles, individus de rang inférieur évincés du territoire maternel.

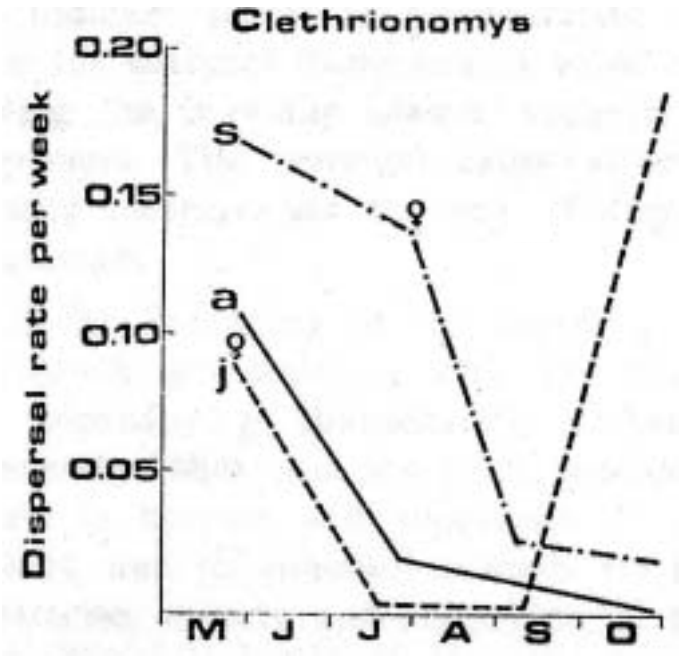


Figure 11- Taux de dispersion des adultes (a), des subadultes (s) et des juvéniles (j) de *Clethrionomys glareolus* déterminés par piégeage en quadrats (*d'après Gliwicz, 1988*).
Les symboles sexuels indiquent un surplus significatif d'un des deux sexes parmi les individus en dispersion d'une catégorie donnée.

Néanmoins, il ne faut pas négliger les mouvements des femelles mâtures gestantes (mais non allaitantes) au printemps. Celles-ci sont en effet autant, sinon plus, mobiles que les femelles immatures, ce qui est vrai non seulement pour les femelles adultes migratrices mais également pour les femelles adultes résidantes. Ce résultat pourrait être dû à une forme d'investissement parental pour l'élevage de la portée ou à un effet d'asynchronie spatiale de la qualité trophique du site nouvellement colonisé (Rajska-Jurgiel, 2000).

Ces migrations posent problèmes quant à leur interprétation. Le Campagnol roussâtre s'organiserait en métapopulation, hypothèse soutenue par Van Apeldoorn *et al*. (1992, cités par Paillat et Butet, 1994). Mais cette hypothèse est rejetée par Harris et Woolard (1994, cités par Paillat et Butet, *ibid*.) pour lesquels *C. glareolus* ne possède pas de capacités suffisantes de dispersion compensant les extinctions locales. Kozakiewicz *et al*. (1993, cités par Paillat et Butet, *ibid*.) proposent un modèle de « métapopulation nomade » où le concept de métapopulation ne se perçoit plus commela somme des populations interconnectées mais somme une unique population se déplaçant sur des taches interconnectées au cours des cycles annuels successifs. Les taches vides s'interprètent alors non plus comme des extinctions locales mais comme des abandons temporaires. Ainsi, au printemps, les campagnols migrent des milieux exploités durant l'hiver pour coloniser les espaces vides où ils se reproduisent. Durant la saison de reproduction, les animaux se déplacent fréquemment entre les taches occupées. La majorité des individus exploite plusieurs taches. A l'automne, la plupart des campagnols regagne les milieux abrités favorisant la survie hivernale (fig. 12).

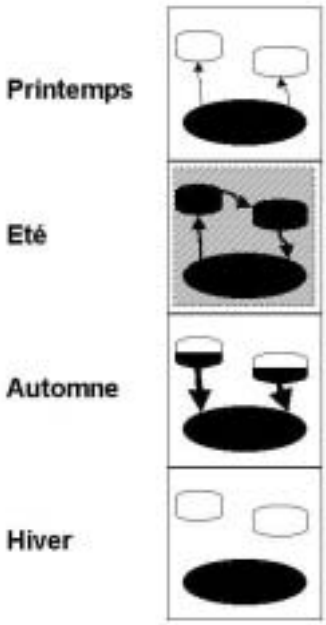


Figure 12- Schéma d'un cycle annuel en accord avec le modèle de « métapopulation nomade » (*d'après Kozakiewicz et al., 1993 cités par Paillat et Butet, 1994*).
Les taches pleines symbolisent les milieux occupés, les taches vides les milieux vacants, la zone hachurée est l'espace exploré. Les flèches indiquent les directions possibles des mouvements des animaux.

En conclusion, le comportement de dispersion pourrait être le résultat d'interactions locales entre les membres d'une même famille et serait attribuable à un gain de fitness tant pour les migrants que pour les résidants (Gliwicz, 1993).

II.2- Variation de densité de population

Il faut concevoir la cinétique des populations de Campagnol roussâtre selon un niveau annuel et un niveau pluriannuel.

II.2.1- Variations annuelles

Les variations annuelles démographiques sont bien connues (Alibhai et Gipps, 1985 ; Banach, 1988, Poulle, 1991) et s'expliquent largement par les traits biologiques du Campagnol roussâtre et les contraintes environnementales décrits auparavant (fig. 13) :

- à la fin de l'hiver et au début du printemps, la population est minimum. Le déclin à la fin de l'hiver est attribué à la réduction du potentiel trophique du milieu (Crawley, 1970 cité par Lodé, 1991),
- du printemps à l'automne, la population augmente,
- à l'automne, c'est le pic de densité,
- en hiver, les effectifs diminuent.

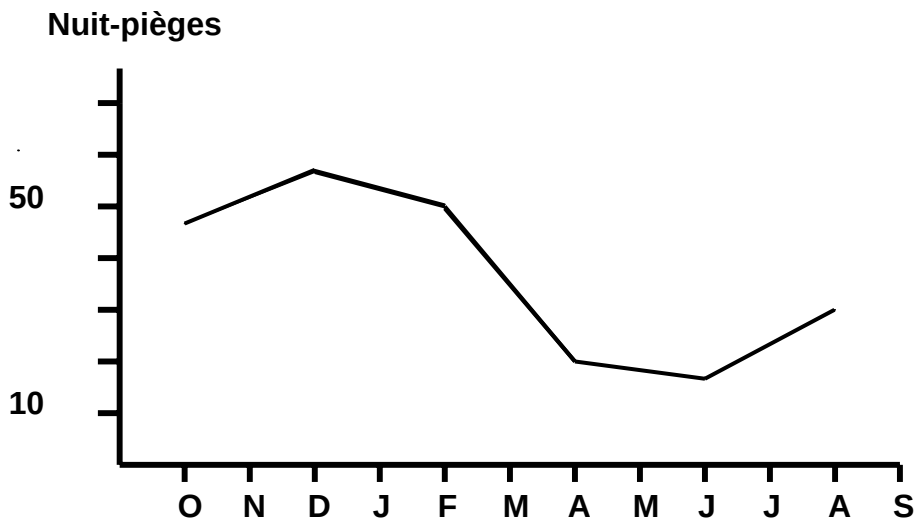


Figure 13- Courbe d'évolution des captures de *Clethrionomys glareolus* dans les marais du lac de Grand-Lieu (Loire Atlantique) en nombre de nuit-pièges (*d'après Lodé, 1991*).

Cette cinétique annuelle est validée par la plupart des études (synthèse réalisée par Alibhai et Gipps, 1985 à partir de 35 articles). Néanmoins, les pics s'inversent parfois et le cycle peut se prolonger au-delà de 12 mois.

Dans une étude réalisée en Lorraine en 1982-1983, Artois et *al*. (1989) ont observé un cycle de 14 mois. Un accroissement de densité s'est produit à partir du mois de novembre

1982. Le plafond a été atteint en mars-avril 1983 avec des densités de 40 à 50 individus / ha et des pics locaux à 60 individus / ha. Ces fortes densités se sont maintenues durant un semestre avant de s'effondrer dès l'automne de cette même année. Le déclin maximal a été enregistré en mars-avril 1984 à un niveau sensiblement égal à celui de 1982. Cette explosion démographique a été expliquée par une production massive et exceptionnelle de semences forestières.

II.2.2- Variation pluriannuelles

La localisation géographique conditionne l'existence de cycles pluriannuels. Les populations de Campagnol roussâtre du nord de la Suède sont assurément cycliques, au contraire des populations du sud et du centre de la Suède pour lesquelles cela est beaucoup moins évident (Hansson, 1990). Plus les populations se rapprochent du 60ème parallèle nord, moins l'amplitude des cycles est marquée et leur durée s'amenuise : elle passe de 5 à 3 ans entre le 70ème et le 60ème parallèle. Au dessous du 60ème parallèle nord, il n'existerait plus de cyclicité (Hanski et *al*., 1991).

Toutefois, en France et en Belgique, un cycle d'abondance, avec des amplitudes moins marquées (Salamolard et *al*., 2000 cités par Butet et Spitz, 2001), tous les trois ou quatre ans est bien établi (Poulle, 1991 ; Clément et *al*., 1994 ; Artois et *al*., 1999) (fig. 14).

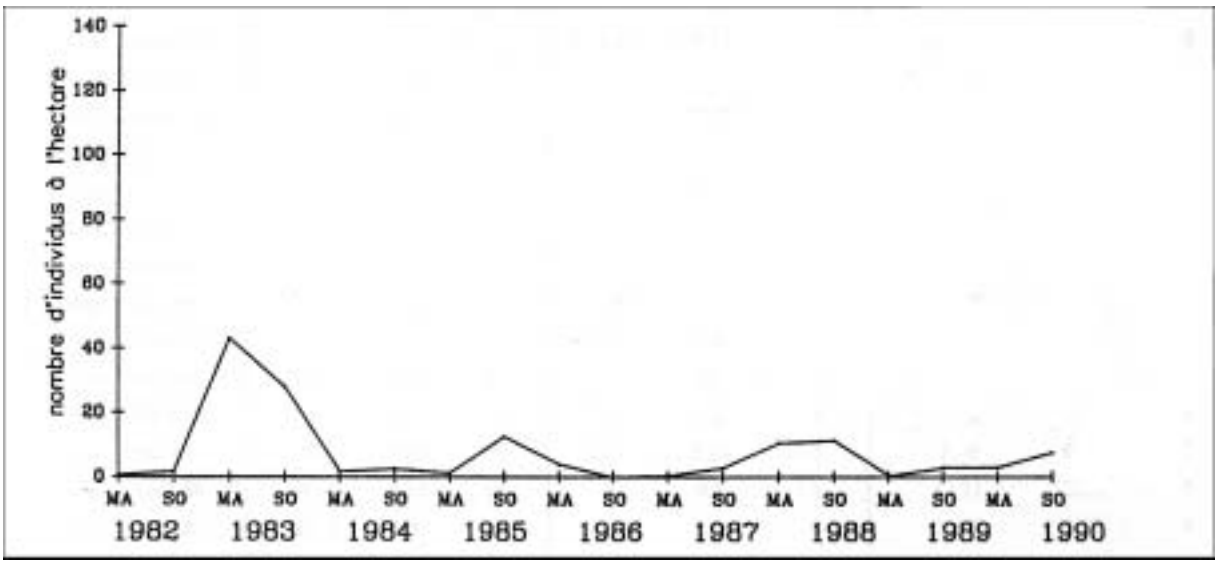


Figure 14- Variations du nombre de captures de Campagnol roussâtre du printemps 1982 à l'automne 1990 en Lorraine par piégeage en ligne (*d'après Poulle, 1991*).
MA : mars-avril, SO : septembre-octobre

II.2.3- Facteurs de régulation des populations

Les fluctuations d'abondance de rongeurs font partie des phénomènes les plus énigmatiques de la biologie (Butet et Spitz, 2001) du fait de l'interaction complexe de nombreux facteurs biotiques et abiotiques (Steen, 1996). Aucun agent, à lui seul, ne peut expliquer l'existence des phénomènes cycliques et être la cause unique de mortalité. Par exemple, une couverture neigeuse trop épaisse ou persistante dans le temps est susceptible d'accroître la mortalité des campagnols mais elle diminue conjointement l'impact de la prédation (Alibhai et Gibbs, 1985).

- densité et reproduction

Les mécanismes d'action de la densité-dépendance sont encore imparfaitement connus. De fortes densités expérimentales diminuent les ressources en un ou deux mois sans que la croissance et la maturation ne soient significativement affectées. En revanche, Ostfeld et *al*. (1993, cités par Butet et Spitz, 2001) ont démontré expérimentalement que, chez nombre d'espèces de campagnols, la reproduction faiblit ou s'arrête lors de fortes densités, sans que la ressource trophique ne semble être en cause.

Les tailles de portée fluctuent au cours de la saison de reproduction mais également en fonction de la phase du cycle pluriannuel. Ces modifications du nombre de jeunes par portées participent aux variations de densités (Alibhai et Gipps, 1985). Les nichées comptent le plus de petits en mai-juin du cycle annuel et pendant la phase d'accroissement du cycle pluriannuel.

- densité et comportement social

La connaissance de l'existence d'un lien entre densité de campagnols roussâtres et fréquence de l'infanticide fait défaut (Ylönen et *al*., 1997).

Les agressions intraspécifiques ne sont pas plus importantes lors d'explosion démographique. Les individus ne se montrent pas plus agressifs entre eux que ce soit dans une population cyclique ou dans une population non cyclique (Alibhai et Gipps, 1985 ; Hansson, 1997 cité par Liétaert, 2002). Néanmoins, à l'intérieur d'une population cyclique, la sociabilité est différente : il y a évitement marqué des individus de même sexe et de même classe d'âge.

- importance des ressources alimentaires

Les phénomènes d'interactions trophiques comme mécanismes régulateurs ont suscité et suscitent encore d'importants travaux de recherche (Butet et Spitz, 2001).

Une disponibilité exceptionnelle en nourriture peut induire des accroissements démographiques spectaculaires mais erratiques (Artois et *al*., 1989). *A contrario*, l'abondance d'aliment n'empêche pas le déclin estival des populations cycliques du Nord de la Scandinavie (Hansson, 1987). Outre la quantité, la qualité interviendrait de façon non négligeable. Certains auteurs se sont intéressés ainsi au rôle écologique des phytoconstituants secondaires. Par exemple chez le Campagnol américain, *Microtus montanus*, sa reproduction est modifiée par la présence dans les végétaux de composés phénoliques mimétiques d'œstrogènes (Berger et *al*, 1977 cités par Butet et Spitz, 2001).

Cependant, il n'en demeure pas moins que la régularité des cycles s'explique difficilement par le caractère aléatoire des variations des ressources du milieu et de nombreuses voies dans ce domaines restent à explorer (Butet et Spitz, 2001).

- rôle des cervidés

Les relations entretenues entre les cervidés et les micromammifères sont de deux ordres (Flowerdew et Ellwood, 2001). Le premier tient à la compétition directe entre les cervidés et les rongeurs du sous-bois pour les ressources alimentaires, particulièrement les jeunes plantes, les ronces, les fruits et les faines. Le second concerne les modifications ou le remodelage de l'habitat par les cervidés qui influencent la disponibilité en nourriture et le risque de prédation par les ouvertures pratiquées dans le couvert végétal. (Flowerdew et Ellwood, 2001). Cette interaction est complexe et fonction de la densité en cervidés : une trop faible ou trop importante densité serait préjudiciable aux populations de micromammifères. La présence des cervidés ne serait pas uniquement négative. Ils pourraient contribuer positivement au maintien des différentes strates de végétation et des communautés de mammifères concomitantes (Flowerdew et Ellwood, 2001).

- rôle des maladies

Des maladies peuvent contribuer partiellement à la phase de déclin démographique des populations cycliques telles, en Finlande, ces épidémies caractérisées par des inflammations

pulmonaires et viscérales à *Bordetella bronchiseptica, Chrysosporidium sp*. … (revue in Liétaert, 2002).

- rôle de la prédation

De façon générale, la mortalité, toutes causes confondues, augmente au printemps avec la reprise de la reproduction et le décès des individus âgés et diminue à l'automne avec la fin de la saison de reproduction (Alibhai et Gibbs, 1985).

Les premières hypothèses concernant l'importance des prédateurs dans l'existence des cycles de micrommamifères sont apparues dès les années 60. A partir de 1985, des auteurs se sont peu à peu rendus compte de l'importance du rôle de la prédation dans l'émergence des cycles (Butet et Spitz, 2001). Ils ont suggéré que (Hansson, 1990 ; Delattre et *al*., 1998) :

- les prédateurs généralistes stabilisent les populations de campagnols dans les localités méridionales.
- les prédateurs spécialistes contribuent à générer les cycles pluriannuels caractéristiques des latitudes nordiques européennes.

A cette première dichotomie de la communauté des prédateurs, il faut encore distinguer dans chacune de ces classes les mobiles des sédentaires. Les spécialistes mobiles –tel le Faucon crécerelle-, les généralistes sédentaires –tel le Renard-, et les généralistes mobiles –la Buse par exemple- répondent instantanément à l'élévation de densité de campagnols tandis que les spécialistes sédentaires –telle la Belette, montrent une réponse numérique différée. La réponse numérique des généralistes est négligeable, mais leur réponse fonctionnelle (taux de prédation) de forme sigmoïde montre que lorsque les densités de rongeurs deviennent profitables, ils se focalisent sur ces proies et auraient ainsi un effet stabilisateur important (Butet et Spitz, 2001). Les prédateurs spécialistes seraient responsables des déclins estivaux des rongeurs et de l'émergence des cycles dans le nord de l'Europe, notamment dans les périodes post-pullulations. En effet, la densité de ces prédateurs suit celle des proies mais avec un temps de latence (Butet et Spitz, 2001).

Butet et Spitz (2001) proposent un schéma synthétique non exhaustif présentant à la fois les sources de variations annuelles et pluriannuelles (fig. 15).

Les phases d'expansion seraient liées aux facteurs trophiques et à la qualité des individus sélectionnés à la suite de période de déclin. La reproduction n'en serait que

favorisée. Les phases de déclin voient intervenir les facteurs sociaux et l'action des prédateurs. L'intensité des pullulations et la périodicité des pics d'abondance seraient sous la dépendance de la structure de la communauté des prédateurs, des mécanismes génétiques et de l'intervention de l'homme dans la gestion et la transformation de l'environnement. (fig. 15).

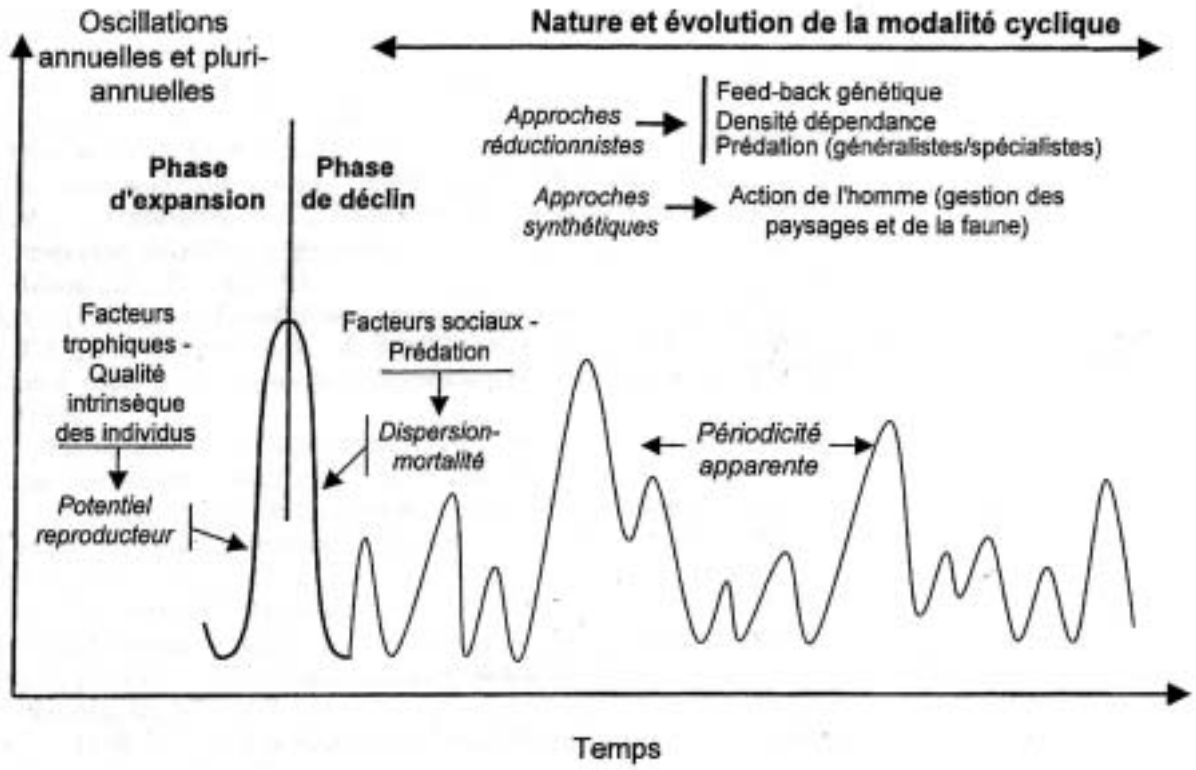


Figure 15- Récapitulatif des principaux facteurs agissant sur la dynamique saisonnière et pluriannuelle des populations de campagnol (*d'après Butet et Spitz, 2001*).

Ainsi, il n'a pas encore été possible face à une telle complexité de construire un modèle suffisamment universel et robuste pour prévoir les futures pullulations et les dangers en terme de santé publique, notamment par exemple en ce qui concerne la Fièvre Hémorragique avec Syndrome Rénal.

III- HANTAVIROSE CHEZ LE CAMPAGNOL ROUSSATRE ET SES PREDATEURS

L'Asie connaît bien l'hantavirose, maladie attribuable à un Hantavirus. Des écrits chinois relatent son existence dès 960 après J.C. Plus près de nous, des chercheurs russe et japonais ont cherché indépendamment l'origine des épidémies ayant sévi en Mandchourie et en Sibérie pendant la première moitié du XXème siècle. Entre 1941 et 1943, Smorodinstev et Kitano ont injecté de l'urine filtrée de malades et du sérum de malades à des prisonniers de guerre « volontaires » et à des schizophrènes car ils soupçonnaient déjà une origine virale de la maladie et le rôle des rongeurs comme réservoir. Ces derniers développaient bien la maladie mais toutes les tentatives d'isolement ont alors échoué.

La première description de la fièvre hémorragique avec syndrome rénal dans la littérature anglo-saxonne date de la guerre de Corée (1950-1953). Lors de ce conflit, une étrange maladie affecta plus de 3000 soldats des Nations Unies. Le tableau clinique se caractérisait par une forte fièvre, un état de choc, des hémorragies, une insuffisance rénale et un taux de létalité allant de 10 à 15% (Arnauld et *al*., 1989). L'Europe n'est pas non plus épargnée. Des cas de « néphrite azotémique pure » ont été rapportés pendant la guerre 14-18 en France et il pourrait s'agir de cas d'hantavirose. En Suède, en 1934, Myhrrman et Zetterholm ont décrit indépendamment une nouvelle entité nosologique qui a été nommée *Nephropathia Epidemica* dès 1945. Une épidémie de néphrites aiguës atteignit au printemps et en été 1942, un millier de soldats allemands et finlandais stationnés en Laponie (Le Guenno *et al*., 1994).

Ce n'est qu'en 1976, que Lee parvint à mettre en évidence un antigène spécifique par immunofluorescence dans les poumons du Mulot rayé, *Apodemus agrarius coreæ*, réservoir principal suspecté pour l'hantavirose ayant sévi en Corée. Ce virus est isolé en 1977 et appelé Hantaan du nom de la rivière séparant les deux Corée (Le Guenno, 1997). Le virus a été adapté à la culture sur cellules en 1980 (French *et al*., 1981) donnant le prototype du genre Hantavirus.

De même, le responsable de cette épidémie est identifié en 1980 dans les poumons d'un Campagnol roussâtre, *Clethrionomys glareolus*, capturé près du lac Puumala en Finlande (Brummer-Korvenkontio et *al*., 1980). En 1983, ce sérotype a été isolé et baptisé Puumala.

Un groupe d'experts de l'O.M.S. propose dès 1983 de regrouper l'ensemble des différents formes cliniques décrites à travers le monde (Etats-Unis y compris) sous l'appellation commune de Fièvre Hémorragique avec Syndrome Rénal. Ces dernières sont considérées comme des maladies émergentes du fait que les agents étiologiques –les Hantavirus- ont été récemment découverts. Or, ces maladies sont anciennes et de large répartition mondiale. Il est possible de distinguer trois foyers fonction de la localisation géographique et du pouvoir pathogène des souches en cause (fig. 16) :

- le premier, historique, de virulence moyenne, est asiatique,
- le deuxième, foyer moins virulent, est européen,
- le troisième, de plus grande virulence, est américain.

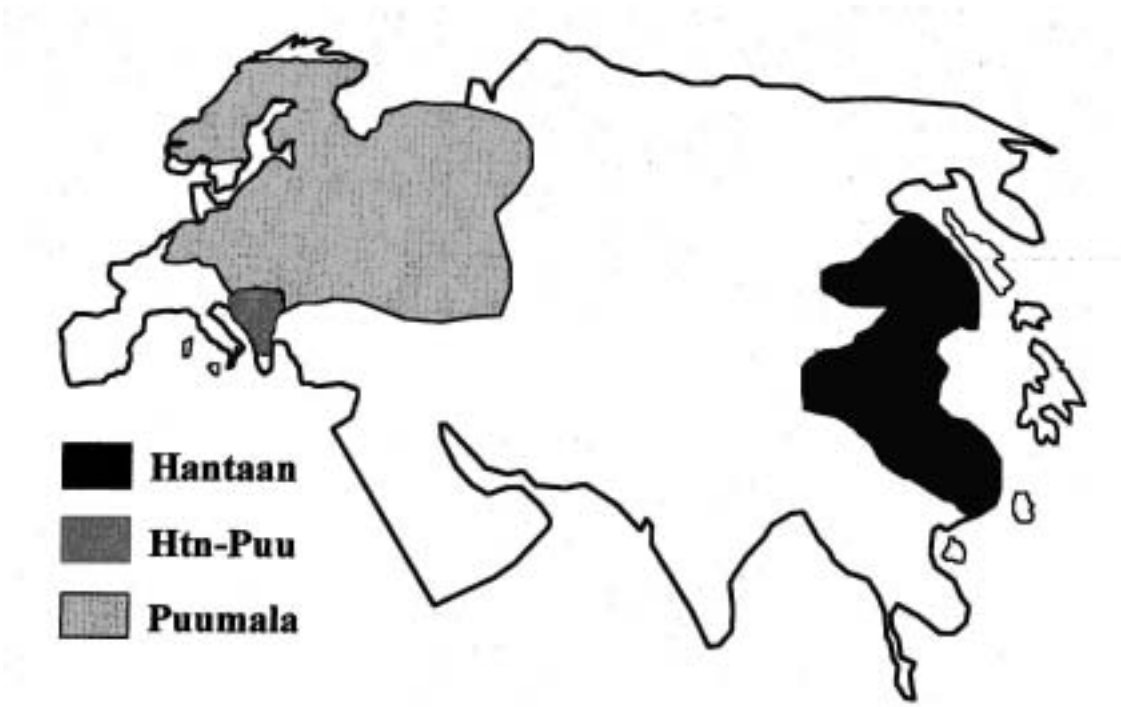


Figure 16- Distribution géographique des cas dus aux Hantavirus Hantaan et apparentés Dobrava, Belgrade (HTN) et des virus Puumala et apparentés (PUU) en Eurasie (*d'après Le Guenno, 1997*).

Différents Hantavirus dont Sin Nombre et New York circulent en Amérique et sont responsables d'une forme grave, souvent mortelle, d'Hantavirose dite Syndrome Pulmonaire à Hantavirus (HPS) (Schmaljohn et Hjelle, 1997).

En Europe, seuls deux Hantavirus pathogènes pour l'homme sont identifiés avec certitude. Les virus Dobrava (DOB) et Puumala (PUU) dont les réservoirs principaux sont respectivement le Mulot à collier et le Campagnol roussâtre (Kallio-Kokko, 2000). En France, seul le virus PUU est identifié et sa première description remonte à 1982 (Ilef *et al*., 1999).

III.1- Description de l'infection chez le Campagnol Roussâtre

III.1.1- Virologie

III.1.1.1- Isolement et culture

L'isolement des Hantavirus n'est pas aisé ainsi que le prouve l'historique précédent. L'infection est silencieuse chez les rongeurs et cela représente un danger particulier pour l'homme du fait du caractère zoonotique de la maladie.

Les Hantavirus sont isolés sur des cellules A-459, cellules provenant d'un carcinome pulmonaire humain, et sur des cellules Vero E6 (Plyusnin *et al*., 1994). L'infection cellulaire n'entraîne pas d'ECP (effets cytopathogènes) et est détectable par immunofluorescence.

III.1.1.2- Morphologie et génome

Les virus des fièvres hémorragiques se répartissent en quatre familles. La virulence est très différente d'un virus à l'autre même au sein d'un même genre (Le Guenno *et al*., 1995).

Les Hantavirus appartiennent à la famille des *Bunyaviridæ* (tab. III).

Tableau III- Classification des virus des Fièvres hémorragiques (*d'après Le Guenno et al., 1995 ; Dupire, 1999*).

FAMILLE	GENRE	VIRUS	MALADIE
LAVIRIDES	FLAVIVIRUS	*AMARIL* *DENGUE 1,2,3,4* *GROUPE TBE*	Fièvre jaune Dengue Fièvres Hémorragiques de OMSK et d KYASANUR
UNYAVIRIDES	BUNYAVIRUS TOSPOVIRUS PHLEBOVIRUS NAIROVIRUS **HANTAVIRUS**	 *RIFT* *CONGO-CRIMEE* ***HANTAAN*** ***SEOUL*** ***PUUMALA*** *SIN NOMBRE*	Virus de la CROSSE Fièvre de la vallée du RIFT Fièvre hémorragique de CONGO CRIMEE **Fièvre Hémorragique à Syndrom Rénal** Syndrome pulmonaire à Hantavirus
RENAVIRIDES	ARENAVIRUS	*LASSA* *JUNIN* *MACHUPO* *GUANARITO* *SABIA*	Fièvre hémorragique de LASSA Fièvre hémorragique d'ARGENTINE Fièvre hémorragique de BOLIVIE Fièvre hémorragique du VENEZUELA Fièvre hémorragique du BRESIL
ILOVIRIDES	FILOVIRUS	*MARBURG* *EBOLA Z,S,R,CI*	Maladie de MARBURG Maladie à virus EBOLA

L'ensemble de ces virus a en commun (Le Guenno, 1997 ; Dupire, 1999, Kallio-Kokko, 2000) :

- un ARN monocaténaire formé de 3 segments et de polarité négative,
- une capside tubulaire à symétrie hélicoïdale,
- une enveloppe lipidique,
- un diamètre de la particule virale de 78 à 210 nm (moyenne de 122),
- un poids moléculaire de l'acide nucléique de 4000 à 5000 kDa.

Le genre *Hantavirus* (regroupant le virus Hantaan et les virus voisins) a été créé en l'absence de réaction croisée avec les quatre genres déjà existant (Schmaljohn et Dalrymphe, 1983 cités par Liétaert, 2002).

L'enveloppe est constituée de lipides d'origine cellulaire (cholestérol, glycolipides et phospholipides) (fig. 17) provenant principalement de l'appareil de Golgi (Johnson, 1989 cité par Liétaert, 2002). Elle supporte également les glycoprotéines G1 et G2 formant des spicules d'environ 5 nm (Murphy et *al*., 1995 cités par Liétaert, 2002).

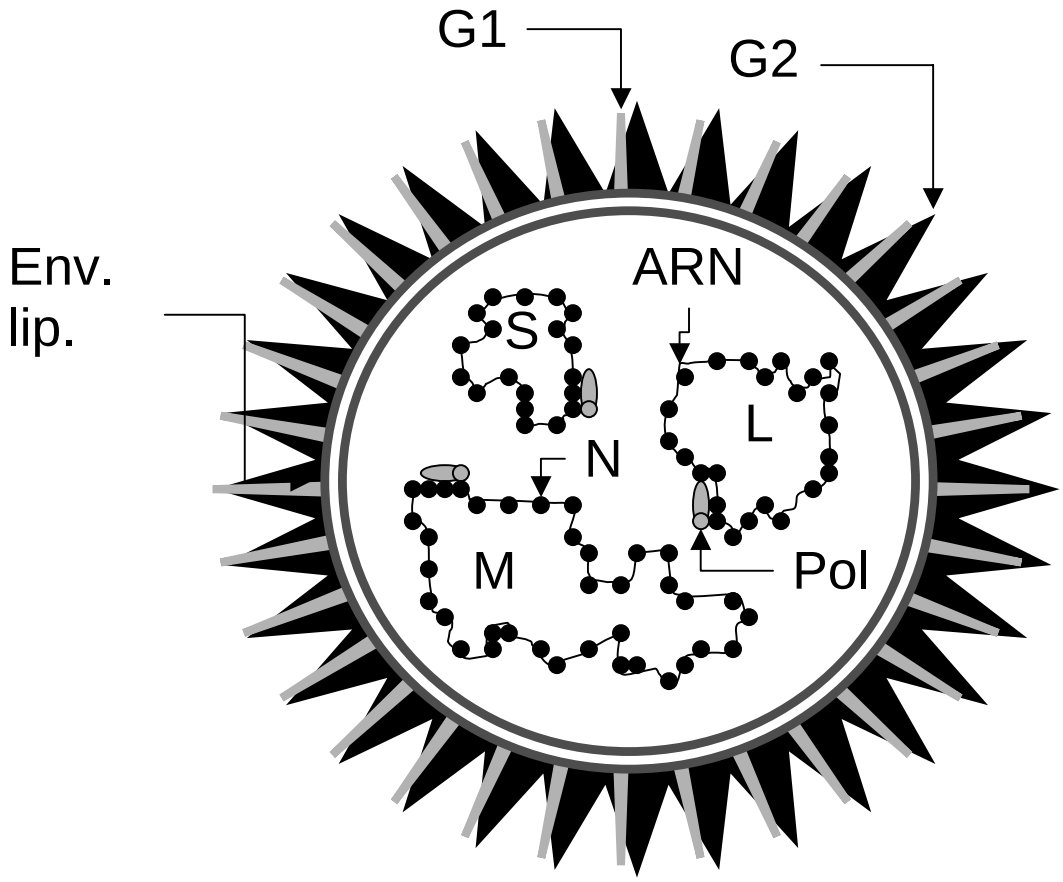


Figure 17- Schéma de la structure d'un Hantavirus (*d'après Le Guenno, 1997 ; Kallio-Kokko, 2000*).
G1 et **G2** : glycoprotéines d'enveloppe, **N** nucléoprotéine associée aux ARN formant les nucléocapsides S,M et L. S code pour la protéine N, M pour G1 et G2, L pour l'ARN polymérase Pol. Env. lip. : enveloppe lipidique.

Chacun des trois segments de l'ARN génomique, caractérisé par sa longueur, code pour une protéine différente (Tab. IV).

Tableau IV- Génome du genre Hantavirus et les protéines codées (*d'après MacKee et al., 1991 ; Dupire, 1999 ; Kallio-Kokko, 2000*).

Segment	Taille kb	Protéine codée	Taille en kDa
S (Small)	1,7 à 2	N NSs	43 à 50
M (Medium)	3,6 à 3,7	Précurseur polypeptidique	113 à 122
L (Large)	6,5 à 7,5	ARN polymérase	200 à 215

L'ARN est associé à de nombreuses copies de la protéine N et à quelques copies de la protéine L ou ARN polymérase. Cet ensemble forme les ribonucléoprotéines (RNP) circulaire et de structure hélicoïdale de 2 à 2,5 nm de diamètre et long de 200 à 300 nm.

La circularité s'explique par les terminaisons 3' et 5' (de longueur variable : de 9 à 11 nucléotides) de chaque segment d'ARN, spécifiques du genre *Hantavirus*. Les séquences des extrémités 3'et 5' des ARN sont complémentaires inversées et autohybrident. La seconde particularité est la double conservation : non seulement pour chacun des segments dans un virus, mais aussi pour tous les virus d'un même genre (Elliot, 1990 ; Plyusnin, 1996). C'est cette différence, couplée avec l'absence de relation antigénique avec les autres genres de la famille, qui a amené les virologistes à la création d'un nouveau genre (Le Guenno, 1997).

Le cycle viral se produit dans le cytoplasme et la morphogenèse s'effectue par bourgeonnement au niveau des membranes de Golgi. Lors de l'adsorption, les glycoprotéines G1 et G2 s'attachent aux protéines de la cellule hôte. Les Hantavirus pathogènes s'attachent aux intégrines ß2 qui sont les récepteurs probables pour ces virus tandis que l'Hantavirus apathogène Prospect Hill utilise les intégrines ß1 (Gavrilovskaya et *al*., 1998 cités par Kallio-Kokko, 2000).

La réplication des Hantavirus comporte l'ensemble des étapes des virus à ARN négatif. L'ARN – doit être transcrit une première fois en ARN +, support de la traduction grâce à l'ARN polymérase. Une transformation inverse survient (ARN + en ARN -) secondairement avant l'encapsidation et la libération des virions. Les deux glycoprotéines G1 (68 KDa) et G2 (54 KDa) proviennent du clivage du précurseur polypeptidique (Dupire, 1999 ; Kallio-Kokko, 2000).

III.1.1.3- Propriétés physico-chimiques des virions

Les virions sont stables entre + 4°C à - 20°C. Ils peuvent se conserver jusqu'à 5 ans à - 60°C (Schmaljohn et Dalrymple, 1983 cités par Liétaert, 2002). En revanche, ils sont rapidement inactivés par la chaleur tout en conservant leur pouvoir antigénique (McKee et *al*., 1991). Le pouvoir infectieux est maintenu pour un pH compris entre 7 et 9. L'acidité, comme les rayons U.V., l'inactive.

III.1.1.4- Pouvoir antigène et immunogène

- Protéine N

La totalité de cette protéine est antigénique. Néanmoins, la partie N terminale présente le plus d'intérêt car elle est la zone de fixation d'un grand nombre d'anticorps. C'est la zone immunodominante où les épitopes sont nombreux (Lundkvist *et al*., 1993 cités par Dupire, 1999) mais non spécifiques d'un sérotype donné. Le reste de la protéine N présente en revanche des épitopes plus spécifiques du sérotype viral (Xu *et al*., 1987).

- Protéine L

Du fait de sa grande taille et de sa faible production dans la cellule, la protéine L est peu connue. Au niveau protéique, la variabilité est faible, comprise entre 10 et 30% (Plyusnin *et al*., 1996). Aucune réaction immunitaire contre cette protéine n'est remarquée.

- Protéines G1 et G2

Ces protéines subissent de nombreuses transformations post-traductionnelles indispensables à l'acquisition de la structure finale et des caractères antigéniques. Elles jouent un rôle essentiel dans le pouvoir pathogène en participant à la reconnaissance du récepteur de la cellule-hôte et à la fusion des membranes cellulaire et virale. Ainsi, la perte d'un site de N-glycosylation sur G2 du virus PUU a provoqué une modification du tropisme cellulaire et serait à l'origine d'une augmentation de la virulence du virus en Allemagne (Pilaski *et al*., 1994).

Les anticorps produits contre les épitopes des protéines G1 et G2 s'opposent à l'adsorption et sont spécifiques du sérotype. Mais ils sont produits après ceux dirigés contre la protéine N.

III.1.2- Pathogénie

L'infection du Campagnol roussâtre par le virus Puumala est subclinique et a été étudiée par Yanagihara *et al*. (1985). Suite à une injection par voie intramusculaire, les rongeurs ont été sacrifiés entre 7 et 270 jours après l'infection. Des antigènes viraux étaient encore présents dans les poumons jusqu'au 270ème jour et les animaux étaient toujours séropositifs. L'observation anatomo-pathologique de coupes d'organes n'a révélé aucune lésion.

La virémie qui suit l'inoculation est brève. Elle dure entre 10 et 14 jour chez le Campagnol roussâtre. Le virus se distribue enduite dans les différents organes dont les poumons, le foie, la rate, le pancréas, les reins, les glandes salivaires et l'intestin grêle (fig. 18). Dix huit jours après l'infection, des anticorps apparaissent sans diminution visible de la quantité des antigènes viraux exprimés dans les organes. Le taux d'anticorps atteint son maximum 4 à 5 semaines après l'inoculation, puis diminue et se stabilise jusqu'au moins le 270ème jour.

Dans le mois suivant l'infection, les excrétions et sécrétions contiennent un maximum de virus. L'excrétion urinaire, salivaire et fécale peut se prolonger durant toute la vie du rongeur (Weigler, 1995 cité par Dupire, 1999) et maintenir le virus dans les zones d'endémie (Escuténaire *et al*., 1997). Cependant, la présence dans les urines peut-être irrégulière.

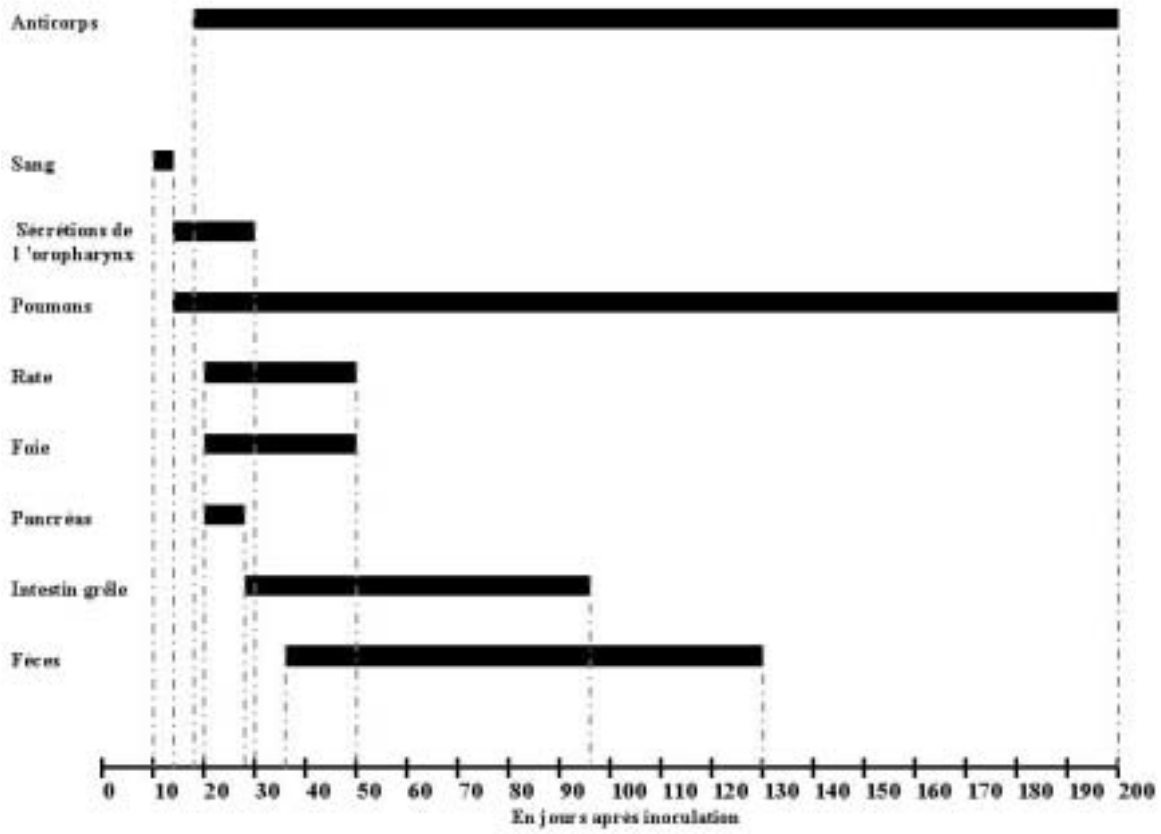


Figure 18- Virémie, développement de la réponse immunitaire et persistance des antigènes viraux dans les tissus de campagnols roussâtres (*d'après Yanagihara et al., 1985 ; Escuténaire et al. 1997*).

III.1.3- Liens entre l'Hantavirus et son hôte

Il semble important d'essayer de comprendre le lien étroit entretenu entre le virus et son hôte préférentiel.

III.1.3.1- Génome et géographie

En s'intéressant au génotype PUU, trois sous-groupes se distinguent par de faibles variations des séquences nucléotidiques liées directement à l'origine géographique des virus (Dupire, 1999) : la Russie, la Finlande et l'Europe de l'Ouest.

Cette répartition en sous-groupes géographiques est également observé pour d'autres génotypes du genre *Hantavirus.* La corrélation entre séquence nucléotidique et répartition géographique est une des caractéristiques essentielles des Hantavirus (Plyusnin *et al*., 1994). En revanche, peu de modifications sont rapportées au cours du temps pour un virus prélevé à un même endroit à plusieurs années d'intervalle (Plyusnin *et al*., 1994).

III.1.3.2- Comparaison entre arbre phylogénétique du virus et de l'hôte

La comparaison des arbres phylogénétiques des segments S et M avec celui des familles des hôtes respectifs (fig. 19) permet de supposer qu'il y a eu co-évolution du virus et de son hôte pendant des centaines ou des millions d'années (Hjelle *et al*., 1996 cités par Schmaljohn et Hjelle, 1997) aboutissant à la quasi-exclusivité du virus pour son hôte. Le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) peut véhiculer la souche Puumala dans de nombreux pays européens. Il partage avec le Campagnol roussâtre le même biotope. Cependant, la prévalence de l'hantavirose dans cette espèce est très faible car liée, d'une part, à une sensibilité limitée à l'infection (Verhagen *et al*., 1986), et d'autre part, à l'absence ou la rareté des contacts interspécifiques qui limitent grandement la propagation du virus.

La pression stabilisante est une hypothèse avancée pour expliquer la conservation de la protéine N variant moins que G1 et G2 (Plyusnin *et al*., 1994). La réponse immunitaire de l'hôte permettrait uniquement la multiplication du virus dont la protéine N concorde avec une même structure G2 (Plyusnin *et al*., 1995 cités par Dupire, 1999). Ainsi, chez une espèce hôte donnée, il n'y aurait qu'un seul sérotype.

L'adaptation des virus à une espèce de rongeur est telle qu'en Suède, deux sous-lignées de Puumala ont été identifiées chez deux sous-espèces de Campagnol roussâtre. L'origine de ces deux sous-lignées virales proviendrait de l'envahissement de la Suède, à la suite des dernières glaciations, par deux populations de *C. glareolus*, l'une par le Nord et l'autre par le Sud, portant une information génétique mitochondriale différente et transportant un virus du sérotype Puumala spécifique (Horling *et al*.,1996 cités par Dupire, 1999).

En résumé, le rattachement géographique du virus est fortement lié à la répartition de l'espèce réservoir (Plyusnin *et al*., 1996) pour deux raisons (Dupire, 1999) :

- la sédentarisation des rongeurs à la fin des périodes glaciaires,
- la faible variation génétique due à la spécificité du virus pour son hôte.

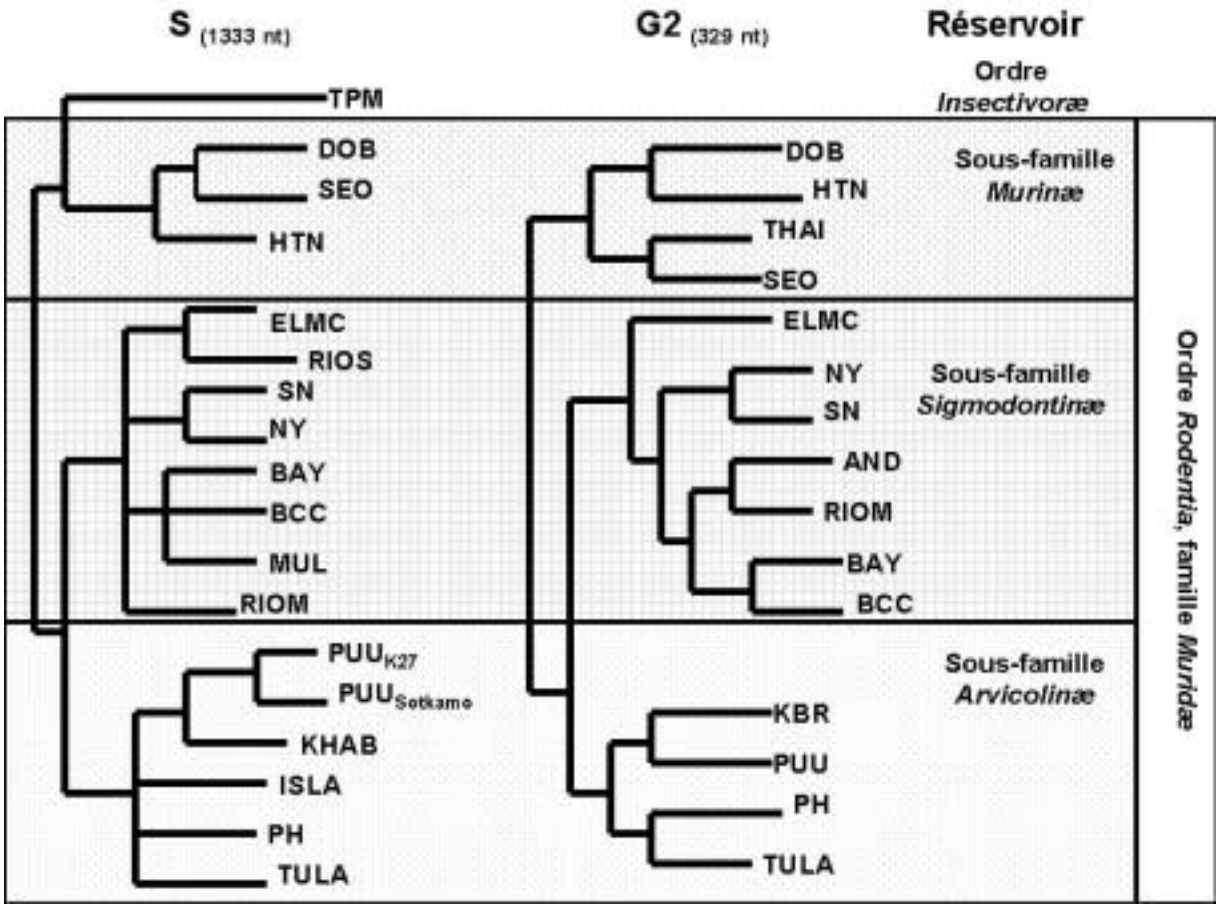


Figure 19- Arbres phylogénétiques des segments S et M des Hantavirus et leurs relations avec leur réservoir naturel *(d'après Schmaljohn et Hjelle, 1997*).

III.1.4- Epidémiologie de la FHSR et écologie du Campagnol roussâtre

Le lien entre la dynamique des populations de Campagnol roussâtre et l'infection hantavirale est un phénomène complexe (Artois *et al*.,1999). La prévalence de l'hantavirose est fonction de nombreux facteurs agissant sur la densité des populations considérées (Schmaljohn et Hjelle, 1997 ; Escuténaire *et al*., 1997) que sont :

- la disponibilité alimentaire,
- la pression prédatrice,
- les comportements sociaux,
- l'habitat,
- les conditions climatiques,
- la structure de population.

III.1.4.1- Modes de contamination intraspécifique

La transmission verticale (*in utero* et par voie colostrale) du virus n'existerait apparemment pas pour les Hantavirus. Les ectoparasites ne les transporteraient pas contrairement aux autres *Bunyaviridæ* (Leirs *et al*., 1989 cités par Escuténaire *et al*., 1997).

La contamination virale se fait par voie horizontale directe et indirecte. Le mode de transmission majeure est l'inhalation de matières virulentes aérosolisées (McKee *et al*., 1991) d'origine diverse : l'urine, les fèces, le nid contaminé et ses poussières (Escuténaire *et al*., 1997). Les comportements sociaux interviennent de façon non négligeable principalement via la salive contaminée que se soit lors de contacts amicaux (toilettage) ou agonistiques (morsures, griffures) (Verhagen *et al*., 1986) mais également de façon indirecte via une persistance virale dans les sols humides contaminés par les urines de marquage territorial (Sauvage *et al.*, *in press*$_{(b)}$). Les campagnols nouveau-nés sont protégés de l'infection par le transfert passif d'anticorps de la mère (Verhagen *et al*., 1986).

III.1.4.2- Prévalence de l'infection et densité de population

Pour certains auteurs, le suivi des populations de campagnols permettrait de prévoir les épidémies notamment en Finlande (Vapalahti *et al*., 1995). Au début des années 80, des captures pratiquées dans ce pays ont mis en avant la relation étroite entre la densité de population et le pourcentage de campagnols roussâtres infectés (Brummer-Korvenkontio et al., 1982 cités par Escuténaire et al., 1997). Par suite, l'épidémie d'Hantavirose humaine a été associée à l'abondance des rongeurs (Clément *et al*., 1994, Mills et Childs, 1998).

En Suède, par exemple, un pic de population de Campagnol roussâtre se produit tous les trois-quatre ans. Les animaux sont alors jusqu'à 300 fois plus abondants qu'en phase de déclin

et le pourcentage d'individus infectés est maximal. L'élévation du nombre de cas humains coïncide alors certaines années avec cette explosion démographique cyclique (Escuténaire *et al*., 1997). Une telle explosion a été observée en Belgique, au Sud de l'Entre-Sambre-et-Meuse, à la fin de l'année 1992 et au cours de l'été 1993 (Clément *et al*., 1994). Elle pourrait être liée à une quantité inhabituelle de faines (source majeure alimentaire), à la douceur de l'hiver et à l'abondance des pluies.

En outre, une association étroite a été notée entre le degré d'humidité de l'habitat et le pourcentage d'animaux infectés par un Hantavirus (Verhagen *et al*., 1986).

Ahlm *et al*. (1997) supposent que le virus se propage à partir d'un certain niveau de densité. Cependant Artois *et al*. (1999) considèrent que la synchronisation des flambées épidémiques humaines et des fluctuations démographiques du Campagnol roussâtre, tous les trois-quatre ans, en France, reste encore difficilement explicable. L'émergence de la maladie chez l'homme ne semble pas directement liée au nombre d'animaux infectés. Il existe de nombreuses et complexes interactions de différents facteurs non encore élucidées (Escuténaire *et al*., 1997).

III.1.4.3- Evolution saisonnière de l'infection chez le rongeur

La structure et la taille des populations de campagnols évoluent au cours de l'année, ce qui influe sur la prévalence de l'infection. C'est en sortie de l'hiver, soit au creux de population, que le pourcentage de campagnols infectés est le plus élevé (Niklasson *et al*., 1995 cités par Escuténaire et al., 1997). De plus, il existerait une corrélation entre la densité de rongeurs en automne et la séroprévalence le printemps suivant (Ahlm *et al*., 1997). Au printemps, la majorité des individus sont des adultes et ont donc déjà eu de nombreux contacts avec leurs congénères. A l'automne, les juvéniles sont majoritaires, leur contamination dépend de la fréquence de leurs contacts avec les individus infectés, généralement plus âgés, dont le nombre reflète la probabilité de survie du virus dans la population (Escuténaire *et al*., 1997). Ainsi dans une étude conduite dans la région de Turnhout (Belgique) (Verhagen *et al*., 1986), à l'issue d'une série de capture-marquage-recapture :

- les très jeunes, au poids inférieur à 15 g, étaient rarement infectés,
- les campagnols âgés, au poids supérieur à 40 g, avaient une séroprévalence supérieure à 40 %,

- le poids moyen des mâles ayant présentés une séroconversion était inférieur à celui des mâles déjà séropositifs lors de la première capture.

Les contacts sociaux intraspécifiques paraissent donc avoir une influence nette sur la transmission virale. Le comportement agonistique lors de la période de reproduction expliqueraient l'ensemble des séroconversions de septembre à décembre.

Niklasson *et al*. (1995 cités par Escuténaire *et al*., 1997) ont montré une relation directe entre la densité des populations de campagnols en automne et, d'une part, la prévalence de l'infection chez le rongeur, d'autre part, la fréquence des cas de néphropathie épidémiques humaines.

III.2- Hantavirose chez l'homme et les espèces prédatrices

III.2.1- Epidémiologie descriptive de la FHSR en France

III.2.1.1- Sources de matières virulentes et modes de contamination

Les cadavres d'animaux contaminés peuvent constituer des sources potentielles mais exceptionnelles d'Hantavirus (Dupire, 1999). Le sang peut également être considéré comme une matière virulente dans les 10 jours qui suivent la contamination du Campagnol roussâtre. Néanmoins, c'est la salive, l'urine et les selles excrétant le virus la vie durant du Campagnol roussâtre, qui maintiennent l'endémie d'Hantavirose (Escuténaire *et al*., 1997).

- contamination indirecte

L'homme s'infecte généralement par inhalation d'aérosols ou de poussières contaminés par des particules virales issues des sécrétions (salive) ou des excrétas (urine, fèces) des animaux porteurs (Artois *et al*., 1999).

- contamination directe

Ce mode de contamination est possible mais sans doute plus rare. La transmission peut se produire lors de la manipulation de rongeurs infectés, lors de morsure (Le Guenno *et al*., 1994) ou griffure, ou lors de souillures de plaie ou de muqueuses par des sécrétions ou des excrétas contaminés.

La muqueuse respiratoire constitue la principale voie d'entrée du virus. La voie conjonctivale ne saurait non plus être négligée, ainsi que la muqueuse digestive lors de l'ingestion d'aliments souillés (Liétaert, 2002).

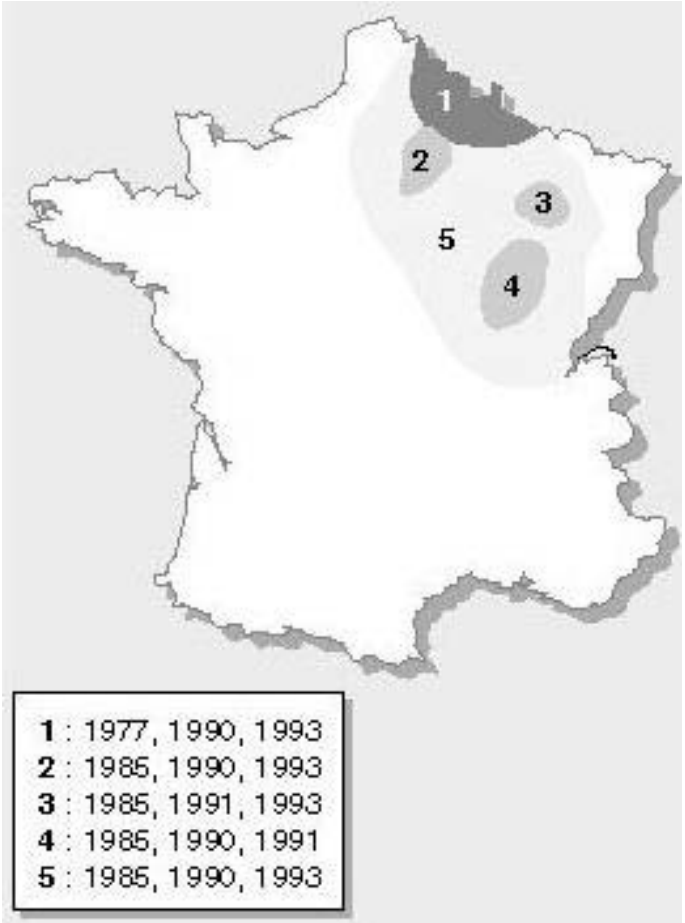
Il n'a pas été mis en évidence de transmission humaine via les arthropodes (Leirs *et al*., 1989 cités par Escuténaire *et al*., 1997) ou de contamination inter-humaine (Van Ypersele *et al*., 1985 cités par Clément *et al*., 1994).

III.2.1.2- Répartition spatiale et temporelle des cas de FHSR observés en France

- répartition spatiale

Depuis 1982, date historique de la première confirmation sérologique de FHSR en France, plus de 800 cas ont été diagnostiqués (Le Guenno *et al*., 1994 ; Artois *et al*., 1999). Des sérologies rétrospectives ont confirmé le diagnostic clinique de cas de FHSR porté en 1977 (Cousin, 1979 cité par Le Guenno, 1997).

L'essentiel des diagnostics a été porté dans le quart nord-est du territoire français, zone fortement boisée (Penalba *et al*., 1996). Les cas se répartissent en zones épidémiques et en une zone endémique (fig. 20).



1. Foyer épidémique principal (Ardennes).
2, 3, 4. Autres foyers épidémiques (Picardie, Lorraine, Côte-d'Or, Franche-Comté et Haute Marne).
5. Zone d'endémie.

Figure 20- Foyers épidémiques de FHSR en France de 1977 à 1993 (*d'après Delattre et al., 1998*).

L'importance de ces foyers varie d'une poussée épidémique à l'autre. Seule la Picardie demeure constante avec plus de 15% des cas à chaque épidémie (Le Guenno *et al*., 1994) (tab. V).

Tableau V- Participation relative des différents foyers de FHSR selon les épidémies en France (*d'après Le Guenno et al., 1994*).

Epidémie	**1983**	**1985**	**1990**	**1991**	**1993**	**1977-1993**
Nombre de cas	N=29	N=37	N=85	N=56	N=188	N=498
Nombre de cas dans chaque foyers (en %)	%	%	%	%	%	%
Ardennes	10	14	40	16	57	39
Picardie	45	16	24	39	17	25
Côte d'Or-Hte Marne	3	16	20	4	10	14
Lorraine	31	24	5	20	12	12
Franche Comté	10	30	12	21	3	10

La Belgique n'est pas non plus épargnée car de l'autre côté de la frontière, autour de la pointe de Givet, c'est surtout dans la région de l'Entre-Sambre-et-Meuse que la plupart des cas

ont été diagnostiqués, en particulier dans l'arrondissement de Thuin ainsi que dans ceux de Philippeville, Dinant, Chimay, Mons et Neufchâteau (Clément *et al*., 1994).

- répartition dans le temps

Dans les zones d'endémies françaises, des pics épidémiques sont rapportées tous les 3 ans (Zeller *et al*., 2001) : 1990 (85 cas), 1993 (188 cas), 1996 (232 cas) et 1999 (115 cas) (Le Guenno, 1997 ; Zeller *et al*., 2001). Néanmoins, il demeure difficile de superposer ce cycle trisannuel à celui d'abondance du Campagnol roussâtre.

Un effet saison est rapporté. Au cours de l'année, le printemps marque le maximum de cas enregistrés avec un acmé en mai. Néanmoins, des pics sporadiques hivernaux sont parfois notés (Le Guenno, 1997). Les activités de plein air au printemps favorisent les contacts avec le Campagnol roussâtre (Niklasson et Leduc, 1987 cités par Escuténaire *et al*., 1997).

III.2.1.3- Caractéristiques des populations touchées

Dans une synthèse des 498 cas avérés de FHSR en France de 1977 à 1993, 70% des patients vivent en milieu rural (Le Guenno *et al*., 1994) et 28% ont une activité agricole. Le lieu d'habitat et les activités de plein air exercées, qu'elles soient de loisir ou professionnelles (bûcherons, forestiers) exposent donc tout particulièrement à l'Hantavirose. Le mode de contamination le plus souvent identifié est l'inhalation de poussières lors de la manipulation de bois en forêt ou en lisière de forêt ou lors de travaux de réfection d'abris. Trois cas de morsures sont rapportés.

La *sex-ratio* homme/femme est de 5,6 (Le Guenno *et al*., 1994). Les extrêmes vont de 7 à 90 ans, avec une moyenne identique pour les deux sexes de 36 ans. Seuls quatre cas de FHSR ont été diagnostiqués sur des enfants de moins de 15 ans. Ces données ne reflètent pas fidèlement la distribution des cas.

Depuis 1990, il s'est produit une augmentation des demandes de diagnostic due particulièrement à une meilleure sensibilisation des médecins des zones endémiques et à une amélioration de la sensibilité des tests utilisés (Le Guenno *et al*., 1994).

En résumé, les hommes jeunes exerçant une activité professionnelle en forêt les mettant en contact avec le Campagnol roussâtre sont les plus exposés.

III.2.2- Etude clinique de l'infection par le virus Puumala chez l'homme

La Fièvre hémorragique due au virus Puumala est décrite comme souvent bénigne, peu hémorragique et généralement non létale (Le Guenno, 1997, Artois *et al*., 1999) ou avec un taux de létalité inférieur à 1% (Schmaljhon et Hjelle, 1997).

III.2.2.1- Tableau clinique

Cinq phases sont décrites habituellement au cours de l'évolution de la FHSR : une phase fébrile, une phase hypotensive, une phase oligurique, une phase polyurique et une phase de convalescence (fig. 21).

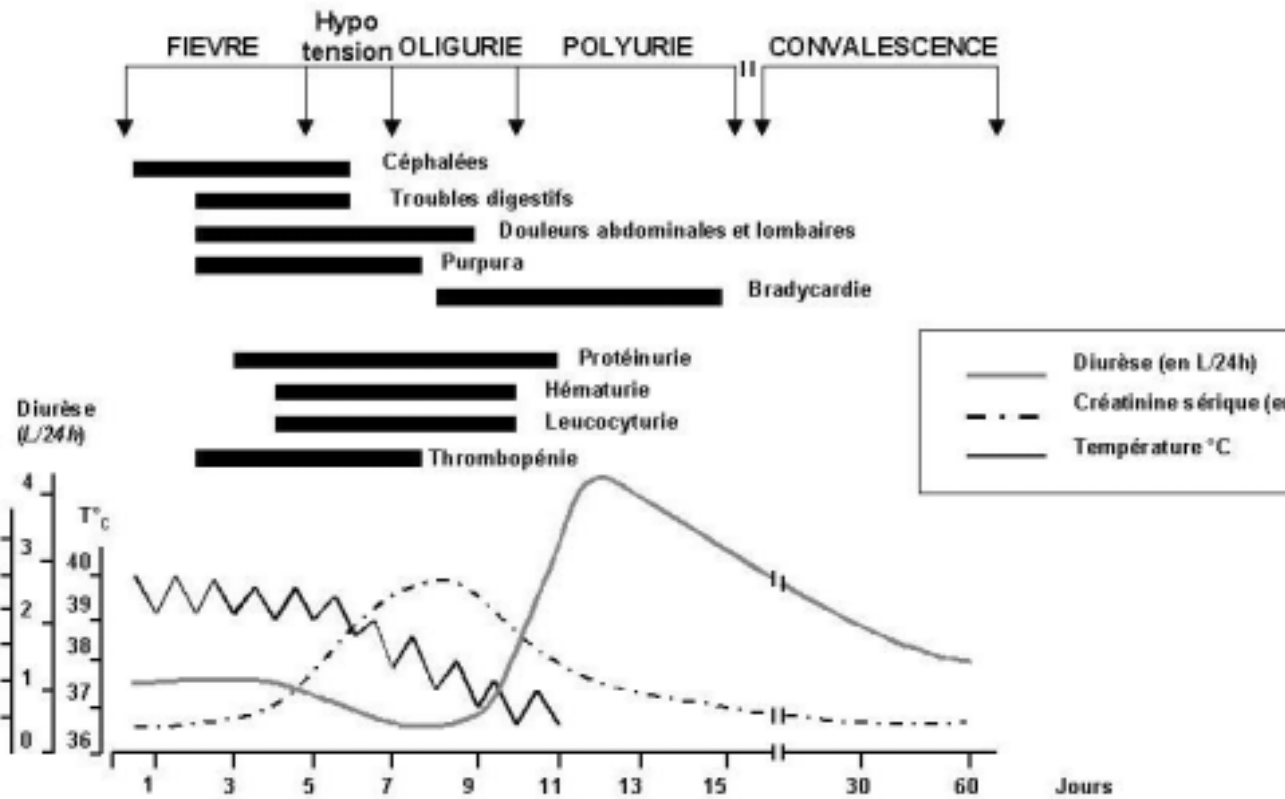


Figure 21- Evolution schématique des principaux signes cliniques et biologiques de la FHSR (*d'après Toma et al., 2000*).

L'incubation de la maladie dure entre une semaine et deux mois, avec une moyenne de 15 jours (Le Guenno, 1997). La maladie débute brusquement, sans prodromes sous forme d'un syndrome pseudo-grippal algique.

- phase fébrile

L'atteinte fébrile est brutale. L'hyperthermie varie de 38°C à 40°C (Penalba *et al*., 1993) et est accompagnée de frissons, de céphalées, de myalgies, de douleurs dorsales ou abdominales mimant un abdomen chirurgical. Les troubles digestifs (nausées, douleurs épigastriques et vomissements) sont peu spécifiques car les patients ont pu souvent prendre, en première intention, des antipyrétiques et des antibiotiques (Artois *et al*., 1999). Une asthénie intense accompagne ces symptômes. Les manifestations hémorragiques sont limitées à des saignements ou à des pétéchies. Un syndrome méningé est possible mais très rare (Artois *et al*., 1999). La ponction lombaire de liquide céphalo-rachidien ne révèle généralement rien d'anormal, sauf parfois une légère protéinorrachie et très exceptionnellement une réaction cellulaire. Lors des poussées fébriles, une bradycardie sinusale asymptomatique retardée peut se produire (Artois et al., 1999).

Dans 20% des cas, une gêne respiratoire est notée. Cette atteinte respiratoire est recherchée depuis l'épidémie du Syndrome Pulmonaire à Hantavirus (HPS), en 1993, aux Etats-Unis (Artois *et al*., 1999). Une étude de 124 dossiers de patients atteints de FHSR dans l'Est de la France effectuée par Artois *et al*. (1999) montrent que 17% des cas présentaient une image radiologique de pneumopathie atypique et 33% des lésions d'œdème pulmonaire. Des cas de détresse respiratoire sont possibles mais extrêmement rares (Dupire, 1999).

Au niveau des examens de laboratoire, la thrombopénie est parfois importante (Le Guenno, 1997). Au terme de la première semaine, la fièvre diminue.

- phase hypotensive

Cette phase est peu marquée avec le virus Puumala et succède immédiatement à la phase fébrile. Elle dure de quelques heures à trois jours (Le Guenno, 1997). Les signes hémorragiques se précisent : injections conjonctivales, pétéchies du voile du palais, gingivorragies. Des épistaxis sont notées avec de l'hémoptysie (Artois *et al*., 1999).

Dans 30 à 40% des cas, des troubles de l'accommodation, de type myopie liés à un œdème des corps ciliaires, apparaissent (Le Guenno, 1997 ; Artois *et al*., 1999). Parfois, des douleurs oculaires surviennent, avec chute de la pression intraoculaire et hémorragies conjonctivales (Kontkanen et Puustjarvi, 1998 cités par Liétaert, 2002). La myopie aiguë, les

douleurs oculaires et/ou la conjonctivite hémorragique sont des symptômes très évocateurs de la maladie (Clément *et al*., 1994).

- phase oligurique

Cette phase, de courte durée, signe l'installation d'un syndrome rénal caractérisé par une oligurie et une hypertension. Cependant, l'emploi de la dialyse demeure exceptionnel avec le virus Puumala (Artois *et al*., 1999). Il y a poursuite des signes hémorragiques. C'est à ce stade que les patients sont hospitalisés (Le Guenno, 1997). L'anurie est possible mais rare. L'échographie révèle de gros reins hyperéchogènes avec de temps en temps un épanchement périrénal (Artois *et al*., 1999).

Des modifications biologiques se précisent : la protéinurie est élevée, il y a souvent de l'hématurie microscopique. La créatinine et l'urée sanguines augmentent. A ce stade, la thrombopénie a généralement disparue (Le Guenno, 1997).

- phase polyurique

Après huit à dix jours de maladie, les patients entrent dans la phase polyurique qui est l'évolution normale et la diurèse peut atteindre de 3 à 6 litres (Le Guenno, 1997).

- convalescence

La récupération se fait généralement sans séquelle mais parfois une insuffisance rénale chronique s'installe et encore plus rarement une insuffisance post-hypophysaire persistante (Artois *et al*., 1999).

- autres symptômes

A titre souvent anecdotique, dans les cas de FHSR à virus Puumala, d'autres symptômes sont relevés : œdème du visage, polyadénopathies, éruption maculo-papuleuse, myalgies isolées (Artois *et al*., 1999), splénomégalie, hépatomégalie (Liétaert, 2002).

Les différents symptômes et modifications biologiques n'apparaissent pas systématiquement chez tous les patients (tab. VI).

Tableau VI- Fréquence des signes cliniques lors d'une infection par le virus Puumala en France (*d'après Le Guenno, 1997 ; Schmaljhon et Hjelle, 1997*).

Symptômes	Fréquence
Fièvre	97
Céphalées	78
Nausée	54
Dorsalgie	50
Douleur abdominale	50
Myopie	39
Hémorragie	14
Hypotension	?
Choc	?
Infiltrat pulmonaire	18

Biologie	Fréquence
Créatinine > 150µl	75
Protéinurie	81
Hématurie	49
Thrombopénie	76
Leucocytose	50
Asat/Alat ++	49

III.2.2.2- Pathogénie

La physiopathogénie de la FHSR recèle encore de nombreuses inconnues comme le rôle exact du virus. Ainsi, le complément serait à la fois activé dès le début de la maladie (McKee *et al*., 1991) par les complexes immuns (Paakkala *et al*., 2000 cités par Liétaert, 2002) et directement par le virus lui-même. En outre, il existerait une affinité particulière de l'Hantavirus aux β3-intégrines humaines, responsables de l'intégrité capillaire et de la régulation plaquettaire (Mackow et Gavrilovskaya, 2001 cités par Liétaert, 2002) expliquant en partie les lésions vasculaires, acteurs principaux des symptômes.

Les complexes immuns activant le complément sont issus des IgM. Les IgE activent les mastocytes libérant alors des médiateurs vaso-actifs : leucotriènes et histamine, responsables de l'activation des cellules inflammatoires et de la libération consécutive des cytokines. L'altération des tissus vasculaires (augmentation de la perméabilité, chute du tonus) est accélérée par ces derniers et par l'agglomération des complexes immuns. La thrombocytopénie s'expliquerait par le dépôt des complexes immuns à la surface des plaquettes (McKee *et al*., 1991), par les lésions vasculaires et par la coagulation intravasculaire disséminée CIVD possible due à la présence notable de thrombine (Cosgriff, 1991 cité par Dupire, 1999).

L'insuffisance rénale trouve son origine dans les lésions vasculaires. La médulla rénale est très sensible à l'ischémie. Or, les lésions vasculaires entraînent une congestion, une

dilatation des vaisseaux et un œdème interstitiel de la médulla aboutissant à des lésions tubulaires rénales. Il s'ensuit alors selon Cosgriff (1991 cité par Dupire, 1999) :

- un taux de filtration glomérulaire diminué avec oligurie et azotémie du fait de la diminution de l'intégrité épithéliale, de l'obstruction par desquamation épithéliale, entraînant azotémie et oligurie,
- un dysfonctionnement des cellules tubulaires avec une excrétion en sodium augmentée et la perte de capacité à concentrer les urines.

De fait, l'origine exacte des lésions vasculaires n'est pas encore élucidée. Deux systèmes seraient interdépendants dans l'évolution de la maladie : la présence et la multiplication du virus aurait pour conséquences l'apparition des lésions et la réaction immunitaire sans doute excessive, serait responsable également en grande partie des symptômes et lésions constatées (Cosgriff, 1991 cité par Dupire, 1999).

III.2.2.3- Diagnostic

➢ diagnostic clinique

Le diagnostic clinique est extrêmement difficile du fait de la grande diversité et de la faible spécificité des symptômes. La maladie débute par un syndrome pseudo-grippal compliquée de différentes douleurs : céphalées, dorso-lombalgies, douleurs abdominales (Penalba *et al*., 1996). McKee *et al*. (1991) recommandent d'évoquer systématiquement la FHSR en zone endémique dès l'apparition des diverses algies combinées aux syndrome pseudo-grippal.

Lors d'évolution de l'insuffisance rénale, un diagnostic différentiel d'insuffisance rénale aiguë doit être établi, et notamment avec la leptospirose (Nemes et Peterfi, 2000 cités par Liétaert, 2002).

➢ diagnostic sérologique

Ce diagnostic repose sur la recherche des immunoglobulines dirigées contre les antigènes viraux par deux techniques : l'ELISA-capture et l'immunofluorescence indirecte. Les antigènes de différents virus susceptibles de circuler en France sont inclus dans les tests (Artois *et al*., 1999). Une semaine après la déclaration des symptômes, les anticorps IgM

peuvent être détectés par ELISA-capture (Artois *et al*., 1999). Lorsque le taux d'IgM n'est pas détectable (McKee *et al*., 1991), les IgA peuvent servir également au diagnostic de la maladie (de Carvalho Nicacio *et al*., 2000 cités par Liétaert, 2002).

L'ELISA-capture est une technique sensible, spécifique, rapide de faible coût et utilisable facilement en pratique courante (Dupire, 1999) mais elle donne de faux positifs (Le Guenno, 1997). Pour confirmer un résultat positif par ELISA, il faut titrer les IgG par immunofluorescence indirecte IFI (Le Guenno, 1997). Les IgG spécifiques apparaissent plus tardivement. Ils atteignent leur maximum après 15 jours et pourraient persister plus de 50 ans (Artois *et al*., 1999). L'IFI présente cependant plusieurs inconvénients, notamment d'être de sensibilité variable selon les immunoglobulines recherchées et de donner des faux négatifs lorsque le taux d'anticorps circulants est faible (McKee *et al*., 1991).

La longévité des IgG indiquant peut-être la persistance prolongée des antigènes viraux (de Carvalho Nicacio *et al*., 2000 cités par Liétaert, 2002) n'autorise donc pas à asseoir le diagnostic uniquement sur la sérologie mais à concevoir ces outils comme une aide au diagnostic accompagnant les faisceaux d'indices épidémiologiques et cliniques.

- recherche virale, antigénique ou génomique

  - isolement du virus

L'isolement du virus Puumala, à partir du sang des patients infectés, est extrêmement difficile. Il requiert de nombreux passages en aveugle pendant plusieurs mois en co-culture de cellules mononucléées et de cellule Vero E6 (Le Guenno, 1997).

  - recherche d'antigènes viraux

La technique employée est l'immunofluorescence ou l'ELISA-capture pour rechercher les glycoprotéines G1 et G2 et la protéine N (Dupire, A., 1999). Cette méthode est rarement employé parce que la virémie est trop courte (environ une semaine) et il n'existe aucun lieu préférentiel de multiplication accessible, « intéressant » en terme de diagnostic (Dupire, 1999).

- recherche génomique

Un grand nombre de nouveaux virus ont été décrits récemment grâce aux outils de la biologie moléculaire (Le Guenno, 1997) notamment par la RT/PCR. La réverse-transcriptase (RT) permet d'obtenir un brin d'ADN à partir de l'ARN génomique de l'Hantavirus. L'ADN ainsi synthétisé est le support de la réaction de polymérisation en chaîne PCR. Le fragment amplifié peut, dès lors, être étudié.

Néanmoins, un inconvénient majeur de cette méthode est que de nouveaux virus n'ont pas encore été isolés et n'existent que sous forme de séquence. En outre, cette technique ne peut être, pour l'heure, que réservée à la recherche épidémiologique et fondamentale de part sa complexité, son coût et le risque non négligeable de faux positifs (Le Guenno, 1997).

III.2.2.4- Traitement

Le pronostic d'une infection par le virus Puumala est généralement bon. Le traitement effectué est souvent symptomatique du fait de l'évolution favorable de la maladie en France (Clément *et al*., 1994).

- traitement symptomatique

L'essentiel du traitement consiste en l'administration d'antipyrétiques et d'analgésiques. L'hospitalisation des patients est préférée avec mise en place d'une thérapeutique liquidienne lors d'insuffisance rénale. Le recours à la dialyse demeure exceptionnel (Rollin *et al*., 1994). Un traitement anti-allergique (antihistaminiques et corticoïdes à faible dose) est parfois employé mais son succès dépend de la précocité de son administration et ne fait pas l'unanimité auprès des cliniciens (Papadimitriou, 1995 cité par Dupire, 1999).

- traitement spécifique

La ribavirine, découverte en 1972 par Sidwell (Benard, 1994) est efficace contre de nombreux virus dont les Hantavirus. Cependant, elle doit être administrée précocement par voie intraveineuse, dans un délai de quatre jours après l'apparition des symptômes (Dupire, 1999). Elle diminue la durée et l'intensité des symptômes.

III.2.2.5- Prophylaxie médicale

Plusieurs vaccins sont en voie de développement aux USA et en Chine (Le Guenno, 1997). Un vaccin utilisant une souche Hantaan inactivé est disponible sur le marché coréen depuis 1990 (Clément *et al*., 1994 ; Kallio-Kokko, 2000). Actuellement, il n'existe pas encore de vaccin dirigé contre Puumala car cette forme de la FHSR est considérée comme bénigne.

III.2.2.6- Prophylaxie sanitaire

La prophylaxie sanitaire passe par le contrôle des populations de Campagnol roussâtre. Mais il est coûteux et difficile à maintenir sur les zones entières d'endémies (Le Guenno, 1997) et peut en outre provoquer de profondes perturbations écologiques. Aussi, des recommandations simples d'hygiène sont-elles proposées afin d'éviter l'infection par le virus Puumala lors de résidence ou d'activités de loisirs ou professionnelles en forêt ou à proximité de cette dernière (Artois *et al*., 1999) :

- éviter tout contact direct avec les excrétions de rongeurs par le port de gants et de pansements sur les plaies,
- éviter toute inhalation de virus par le port de masque lors de manœuvre de débardage,
- asperger d'eau ou mieux de désinfectant lors du nettoyage des locaux longtemps restés clos,
- dératiser régulièrement les locaux à l'aide de piège mécanique ou par l'emploi d'appâts empoisonnés,
- empêcher l'entrée dans les bâtiments des rongeurs en rendant inaccessible l'accès à la nourriture et obstruer toutes les caches possibles.

En France, la législation prévoit l'obligation de séronégativité vis-à-vis de l'hantavirose des rongeurs lors de leur introduction en laboratoire (Dupire, 1999).

III.2.3- Présence du virus chez des espèces autres que rongeurs

Il existe peu d'information au sujet de la sensibilité des animaux sauvages aux Hantavirus en général et au virus Puumala, en particulier. Diverses études se sont attachées à

mettre en évidence la présence d'Hantavirus chez des espèces autres que les rongeurs ou l'espèce humaine avec plus ou moins de succès.

Ainsi des antigènes ou des anticorps ont pu être détectés chez la Musaraigne carrelet (*Sorex araneus*) et la Taupe commune (*Talpa europæa*) en Belgique (Escuténaire *et al*., 1997). Une enquête sérologique conduite aux Pays-Bas de 1984 à 1993 sur 585 chiens,200 chats, 579 bovins, 254 moutons, 208 porcs n'a révélé aucun animal porteur d'anticorps ant-hantavirus (Groen *et al*., 1995 cités par Escuténaire et al., 1997), contrairement en Chine où des moutons, des porcs, des chiens et des lapins se sont avérés positifs (Clément *et al*. 1994 cités par Escuténaire *et al*., 1997). En outre, des antigènes d'Hantavirus ont été trouvés chez des porcs en Slovénie (Escuténaire *et al*., 1997) et, en Russie, 13 espèces d'oiseaux se sont révélées porteuses d'antigènes (Rand, 1994 cité par Dupire, 1999 et Dzagurova *et al*., 1995 cités par Dupire, 1999).

Le singe *Macaca fascicularis* semble être un bon modèle pour l'étude de la maladie chez l'homme après inoculation expérimentale du virus Puumala (Klingström *et al*., 2002). En Suède, 427 sérums d'Elan (*Alces alces)*, dont 260 originaires du nord et du centre de ce pays où sévit sous forme endémique le virus Puumala et 167 originaires du sud de la Suède, région non-endémique ont été analysés. Les échantillons de 5 animaux (1,9%) montrèrent une réaction positive au test ELISA-capture, à l'immunofluorescence et au test de neutralisation. Ces 5 animaux étaient tous originaires du nord de la Suède et mettent en évidence une infection passée (Ahlm *et al*., 2000).

Des études ont été menées plus particulièrement vers les Carnivores susceptibles d'entrer en contact avec le Campagnol roussâtre.

III.2.3.1- Chat domestique et Hantavirose

Dans le cadre d'une enquête réalisée en Grande-Bretagne de 1983 à 1989, 72 sérums de chats domestiques (*Felis catus*) présentés en consultation vétérinaire, 85 sérums de chats harets (*Felis catus*) et 10 sérums de Chat forestier (*Felis silvestris)* ont été collectés pour la recherche d'anticorps anti-*Toxoplasma gondi,* anti-FIV, anti-FELV et anti-Hantavirus. Sur les 157 chats domestiques, 15 étaient positifs (c'est à dire présentaient des anticorps anti-Hantavirus) soit une prévalence de 9,6%. Aucun des 10 chats forestiers n'était positif. Bien

que les commémoratifs n'étaient pas complets pour l'ensemble des chats séropositifs, quelques détails indiquent que ces chats étaient souvent malades de façon chronique (sauf pour trois chats admis pour castration et cliniquement en bonne santé) (Bennet *et al*., 1990). Quatre-vingt un chats atteints de différentes maladies chroniques non précisées ont également été testés dans cette même étude. Dix-neuf (23%) étaient séropositifs au virus Hantaan. (Bennet *et al*., 1990). Quatre des 19 chats étaient positifs au FeLV, trois au FIV et un aux FeLV et FIV. Cependant, aucune corrélation n'a été démontrée entre l'infection hantavirale et l'infection par le virus du FIV. Les résultats ne permettent pas de conclure quant au caractère pathogène de l'Hantavirus pour les chats. Ils ne permettent pas non plus d'estimer si cette infection accroît la sensibilité à d'autres maladies ou si, au contraire, des maladies augmentent le risque d'infection hantavirale des chats.

En Autriche, avant même que la présence du virus Puumala ne soit mise en évidence chez les rongeurs par Bowen *et al.* en 1997, Nowotny ,en 1994, trouvait une séroprévalence de 5% dans un échantillon de 200 sérums de chats recrutés pour l'étude car ils étaient d'actifs chasseurs, ce qui les exposent d'autant plus à l'Hantavirus. Il en concluait que les chats étaient sensibles au virus et que la contamination n'était pas rare dans la population féline.

III.2.3.2- Renard roux et hantavirose

Une collecte de 125 sérums de Renard roux (*Vulpes vulpes*) a été organisée dans le sud de la Belgique, de 1995 à 1997. Cette période coïncidait avec la recrudescence exceptionnelle des cas humains de FHSR en Belgique (Heyman *et al*., 1999 cités par Escuténaire *et al*., 2000). Trois sérums (2,4%) ont été positifs. En revanche, seuls les anticorps anti-Puumala étaient recensés, aucun ARN viral ne fut mis en évidence (Escuténaire *et al*., 2000). Cette étude constitue la première mise en évidence de l'infection par le virus Puumala du Renard roux. Les faibles taux d'anticorps et de prévalence suggèrent que le Renard est un hôte terminal pour le virus Puumala (Escuténaire *et al*., 2000).

Des investigations supplémentaires s'avèrent indispensables pour juger :

- de la sensibilité des autres espèces prédatrices de rongeurs à l'infection hantavirale,
- de la pathogénicité pour ces espèces des Hantavirus,
- de la possibilité que ces animaux constituent des culs-de-sac épidémiologiques ou des vecteurs potentiels de contamination humaine.

DEUXIEME PARTIE : ETUDE EXPERIMENTALE

Figure 22- Broussailles et futaie ouverte du parc de Belval (*photo 2C2A-CERFE*).

INTRODUCTION

Au terme de la synthèse bibliographique, force est de constater que depuis l'isolement et l'identification du virus Puumala sur le Campagnol roussâtre il y a 20 ans maintenant, l'épidémiologie de la FHSR demeure encore très mal connue. De nombreuses interrogations subsistent, notamment sur le rôle que pourraient jouer d'autres espèces dans le cycle infectieux. Pour les carnivores mammifères, prédateurs du Campagnol roussâtre, nous avons peu d'informations concernant leur sensibilité à l'infection par le virus Puumala.

Par la contribution suivante, nous voulons apporter des éléments nouveaux quant au rôle des prédateurs mammaliens du Campagnol roussâtre comme sentinelles potentielles de la Fièvre hémorragique avec Syndrome Rénal. Pour cela, nous cherchons à mettre en relation la répartition spatiale des carnivores sauvages, en fonction des zones à Campagnol roussâtre, aux données sérologiques de l'infection hantavirale de ce rongeur et de ses prédateurs, dans le cas où le critère majeur d'exposition retenu est la consommation de Campagnol roussâtre.

I- MATERIEL ET METHODES

I.1- Terrain d'étude

Cette étude a été conduite dans le parc de Belval -49°28’11’’ N, 5°02’13’’ E-, situé dans le département des Ardennes entre Charleville-Mézières et Verdun, à environ 100 km de Reims (fig. 23), sur le site des crêtes pré-ardennaises.

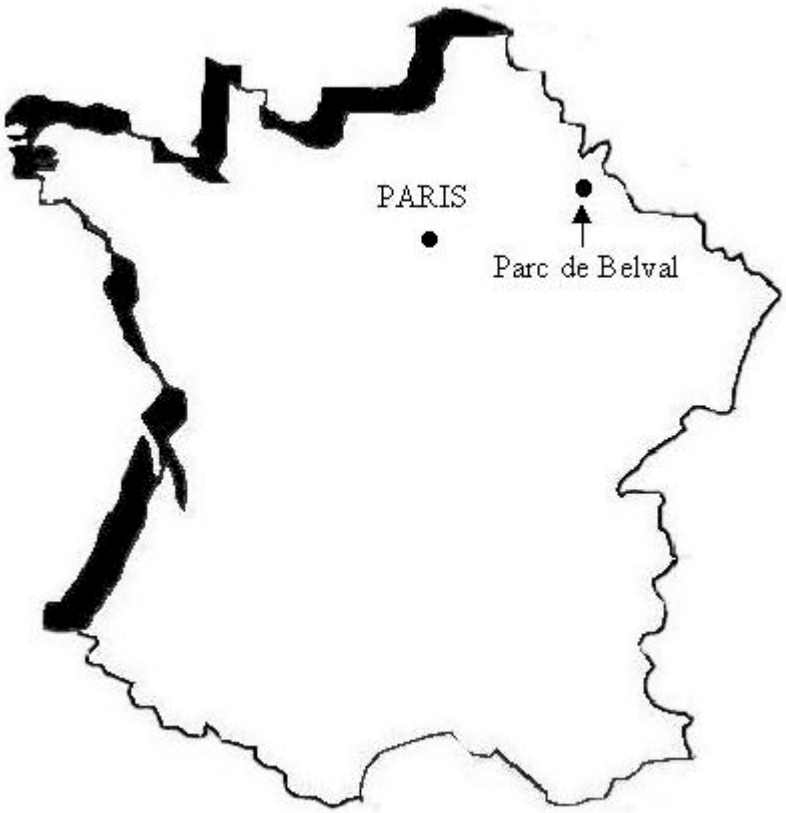


Figure 23- Localisation du terrain d’étude en France (*source 2C2A-CERFE*).

Le climat du département des Ardennes est intermédiaire entre le climat de type océanique des côtes de la Manche et le climat semi-continental des régions de l’Est de la

France. Il s'agit, de fait, d'un climat continental atténué généralement rude, avec des hivers froids et prolongés, des automnes agréables et des étés connaissant une forte amplitude diurne (fig. 24). En moyenne, sur l'ensemble du département, il y a environ 64 jours de gel et 39 jours où la température est supérieure à 25 °C (source Météo France). Le département enregistre toutefois des pointes nationales météorologiques de pluviométrie et de température.

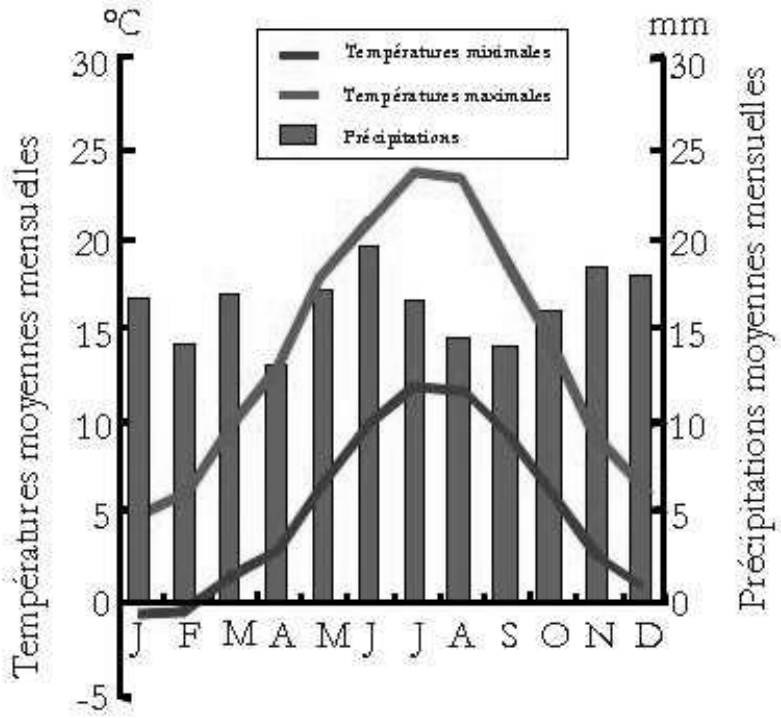


Figure 24- Températures minimales et maximales mensuelles et précipitations moyennes à la pointe de Givet (*source Météo France*).

Le centre du département des Ardennes est une région de transition composée de divers « petits pays » au sous-sol argileux de formation jurassique ou infracrétacée. Le Parc de Belval s'inscrit à l'interface entre l'Argonne ardennaise et les crêtes pré-ardennaises. L'Argonne est un massif boisé constitué de glaise, argile durcie par le sable. La région des crêtes pré- ardennaises, rebord des plateaux crétacés, assure la transition avec la Champagne ardennaise qui s'étend au sud de la vallée de l'Aisne.

Le parc de Belval a été retenu pour cette étude car, d'une part, l'équipe du 2C2A-CERFE (Communauté de Communes de l'Argonne Ardennaise / Centre de Recherche et de

Formation en Eco-Ethologie) y conduit quatre études en éco-éthologie des carnivores et, d'autre part, les Ardennes étant la zone principale d'endémie française de FHSR, des rongeurs porteurs du virus Puumala y ont déjà été piégés avant le début de ce travail (Sauvage, *comm. pers.*).

Il s'agit d'un parc privé, clos, d'une superficie de 600 ha, inclus dans le massif forestier du Dieulet et encadré, au nord, par la forêt de Belval et de Dieulet et, au sud, par des champs cultivés, des pâtures et trois villages : Belval-Bois-Des-Dames, le Champy-Haut et le Champy-Bas (fig. 25).

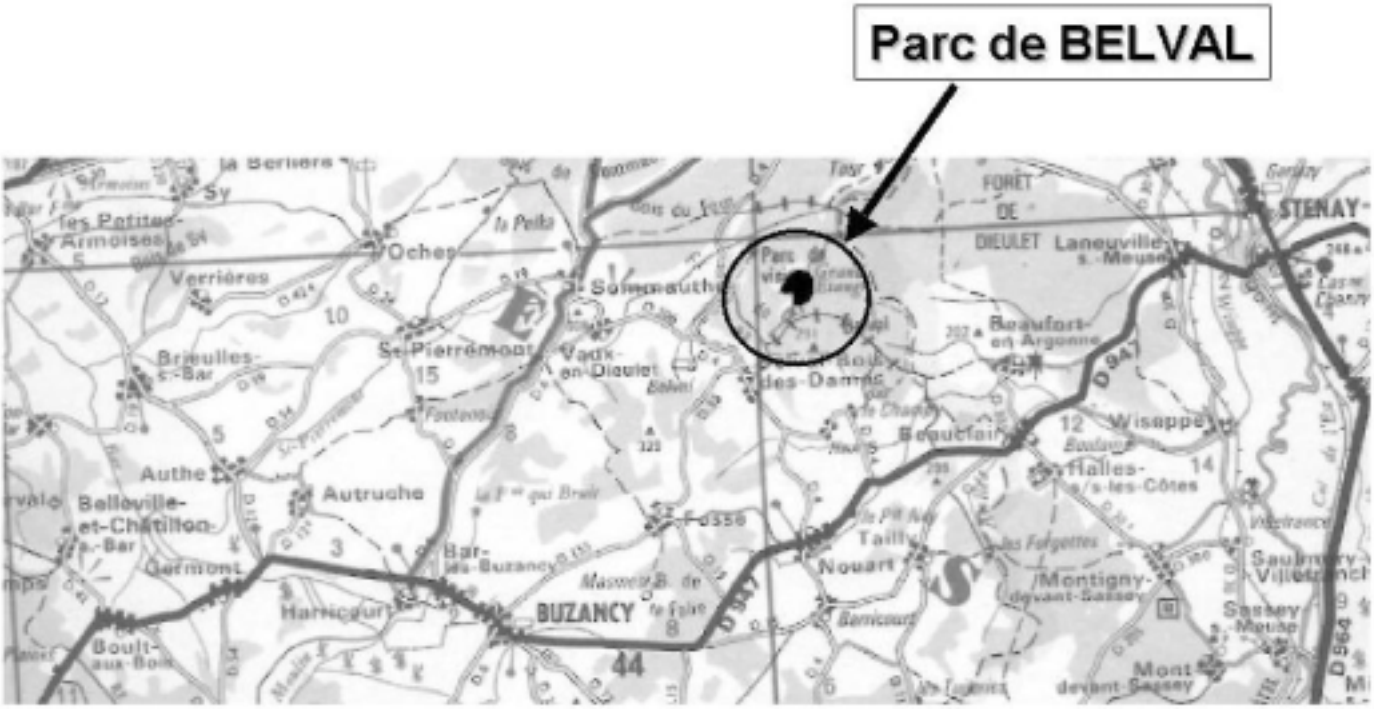


Figure 25- Localisation du terrain d'étude dans le département des Ardennes.
(d'après carte IGN 31110 série bleue au 1/25000ème)

Le Parc de Belval est entièrement ceinturé par un grillage haut de 2,5 m, infranchissable par les ongulés. Dans l'enceinte du parc, le Sanglier (*Sus scrofa*) et le Cerf élaphe (*Cervus elaphus*) sont en forte densité. Le daim (*Dama dama*), le Chevreuil (*Capreolus capreolus*), et le Mouflon (*Ovis ammon*) sont également présents. Tous sont agrainés. Plusieurs mammifères carnivores fréquentent le parc : le Renard roux (*Vulpes vulpes*), le Blaireau européen (*Meles meles*), la Martre (*Martes martes*), le Putois commun (*Mustela putorius*), le Chat forestier (*Felis silvestris*), le Chat domestique (*Felis catus*), la Fouine (*Martes foina*) et la Belette (*Mustela nivalis*). Les carnivores franchissent sans problème l'enceinte du parc et circulent donc librement entre l'intérieur et l'extérieur.

Quatre-vingts pour cent de la surface du parc est couverte par la forêt, composée majoritairement d'hêtres (*Fagus sylvatica*) et de chênes (*Quercus spp.*). D'autres essences sont présentes mais en moindre importance : bouleaux (*Betula spp.*), charmes (*Carpinus betulus*) et trembles (*Populus tremula*). Trois parcelles clôturées sont dévolues à la régénération forestière et inaccessible aux ongulés. Leur formation est très dense avec des buissons d'Aubépine (*Cratægus oxyacantha*) épais, des ronciers (*Rubus fruticosus*) et pour l'une d'entre elles, un gaulis de charmes (*Carpinus betulus*) et de noisetiers (*Corylus avellana*) quasiment infranchissable. Les prairies, qui couvrent 15 % du domaine, servent de pâtures aux herbivores. Elles sont généralement très humides. Quatre étangs occupent les cinq pour cent restants du parc.

L'existence d'une route goudronnée circulaire et de nombreux chemins carrossables à l'intérieur du parc facilitent largement l'accès aux différentes zones du site. La présence humaine est quotidienne mais limitée aux agents d'entretien du parc, aux chercheurs du 2C2A-CERFE et ponctuellement aux stagiaires de l'institut cynégétique du Parc de Belval. Les dérangements occasionnés aux animaux sont relativement restreints et liés aux travaux de fauche et de débardage, à l'approvisionnement des points de nourrissage des ongulés et à la chasse dont les dates sont définies à l'avance et qui est placée sous l'autorité des gestionnaires du site. Les activités de recherche (déplacement à pied ou en véhicule tout terrain) et l'accueil du public lors des animations scientifiques peuvent également être un facteur de dérangement ponctuel pour la faune.

La pression démographique humaine est faible à l'extérieur du parc. Le village de Belval-Bois-Des-Dames compte 51 habitants. La route départementale longeant la frontière ouest du parc est faiblement empruntée. Les chemins de part et d'autre du parc ne sont généralement utilisés et utilisables que par les machines agricoles.

I.2- Estimation de la répartition et de la densité de Campagnol roussâtre

La répartition et la densité des micromammifères ont été estimées par le piégeage. Au cours de cette étude, nous avons eu recours à deux techniques de piégeage dont les finalités sont différentes :

- la ligne de piégeage qui est effectuée avec des pièges de type INRA. Les animaux capturés sont autopsiés et l'ensemble cœur-poumons est trempé dans du liquide PBS (tampon phosphate salin) pour la recherche d'anticorps.
- le carré de piégeage réalisé ici avec de pièges de type UGGLAN. Les animaux sont relâchés suite à une prise de sang pour la recherche d'anticorps.

I.2.1- Piégeage en ligne

La technique de piégeage en ligne développée par Spitz *et al*. (1974) permet de déterminer les caractéristiques de population de rongeurs dans différents milieux. Elle repose sur l'existence d'une relation de proportionnalité entre la densité absolue de population et le nombre de captures effectuées en un temps donné sur une longueur donnée de ligne de pièges

Les pièges employés sont dits de type « INRA » permettant la capture d'espèces de faible poids et de faible taille. Il en existe plusieurs modèles. Les premiers ont été créés par Le Chapelier et Aubry en 1950 (Guedon *et al*., 1990). Ces pièges se présentent comme des boites métalliques de longueur 16 cm et à section carrée de 5 cm, en aluminium, en acier inoxydable ou en zinc, selon le modèle et l'ancienneté. Du fait de leur nature métallique, ces pièges retiennent très mal la chaleur corporelle. La survie du rongeur est donc très limitée dès qu'il est piégé. Elle dépend largement des conditions climatiques et de la protection thermique offerte par le couvert végétal.

Ce piège mécanique à bascule est utilisé sans appât. Il se compose de deux systèmes mobiles (fig. 26) :

- un plancher mobile basculant autour d'un axe, comportant un bras de levier qui supporte la trappe dans la position armée,
- une trappe mobile autour d'un axe. Une échancrure autorise le passage du bras de levier au cours de la fermeture.

Ces pièges sont très sensibles. Ils peuvent se déclencher pour des animaux pesant moins de 10 grammes. En même temps que la trappe bascule au passage de l'animal sur le plancher

mobile, un étrier de blocage s'abaisse pour empêcher la fuite de l'animal. Un judas situé au plafond du boîtier permet de visualiser la fermeture de la porte, sans toucher au piège.

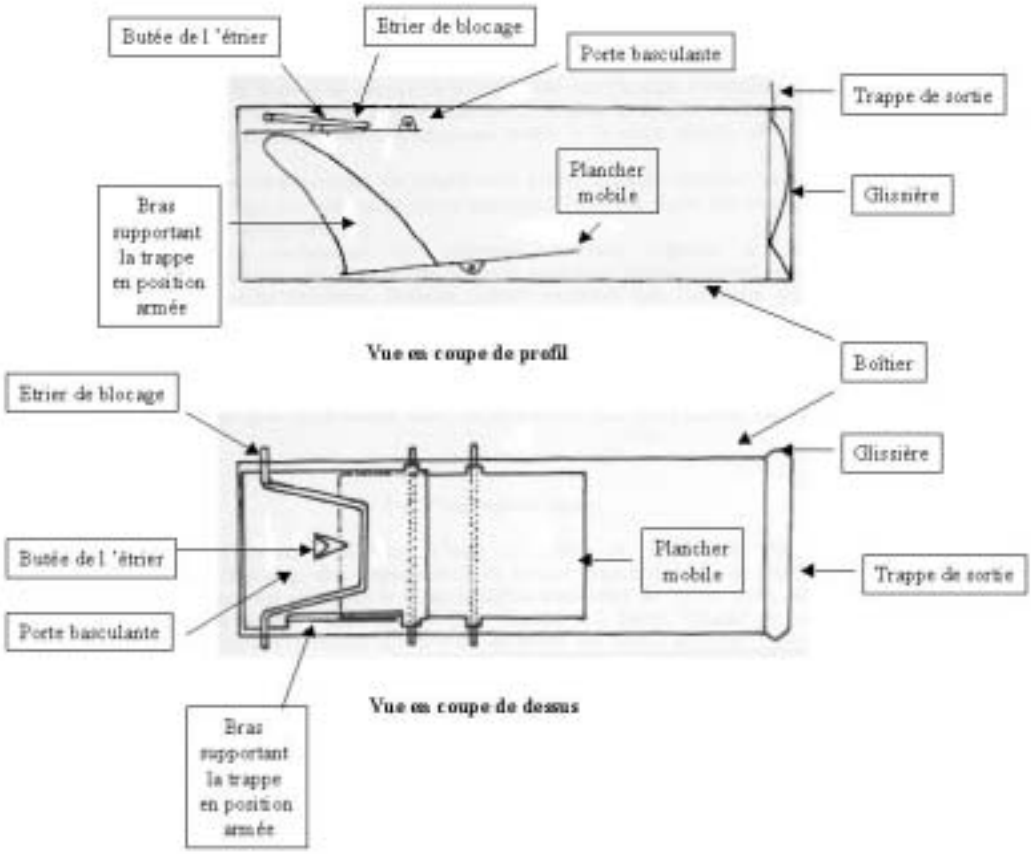


Figure 26- Piège type « INRA » (*d'après Bonnin, 1985 ; Le Guédon et al., 1990*).

Des piégeages ont été effectués régulièrement en octobre et mars depuis l'automne 2000. Ils s'inscrivent dans le cadre des études sur les carnivores conduites par l'équipe du 2C2A-CERFE sur le parc afin d'évaluer la disponibilité des différentes espèces de rongeurs. Ces piégeages n'étaient pas orientés spécifiquement vers la recherche du Campagnol roussâtre.

Pour tenir compte de la cyclicité annuelle du Campagnol roussâtre, le piégeage est réalisé au printemps, soit au creux de population et à l'automne, soit à l'acmé démographique.

La validité de la méthode repose sur le fait qu'il faut au moins un piège dans chacun des domaines vitaux traversés par la ligne. La distance entre deux pièges doit être égale au quart de la moyenne entre les points de recaptures successives des individus appartenant à la

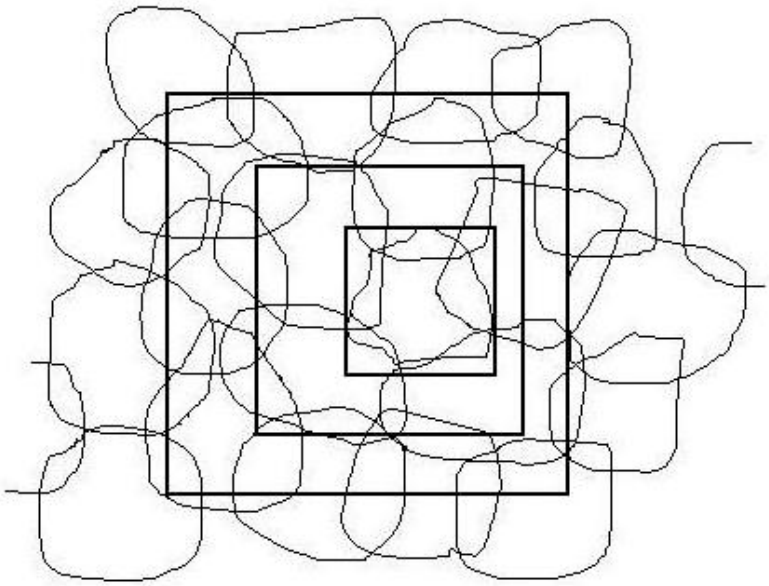
population (Spitz, 1969). Pour *Apodemus* spp., *Clethrionomys glareolus* et *Microtus* spp., principaux rongeurs piégés à Belval, cette distance est de trois mètres. Les pièges sont donc posés tous les 3 m sur une ligne de 100m de long c'est à dire 34 pièges par lignes. L'orientation des ouvertures des pièges est aléatoire pour ne pas piéger que dans un sens de déplacement des rongeurs. Les pièges ne sont pas posés à plus de 50 cm de part et d'autre de la ligne théorique. Le sol est nettoyé avec le pied lors de la mise en place. Le piège doit reposer sur une surface plane ou légèrement inclinée, l'entrée étant au point le plus bas. L'instabilité répugne au rongeur qui refuse d'y pénétrer.

Le relevé quotidien est effectué le matin pendant trois jours consécutifs puis les pièges sont retirés. Cela permet théoriquement de capturer 90 à 100 % des animaux présents sur le site de capture et de limiter le piégeage des rongeurs migrants vers les domaines laissés vacants (Spitz, 1969).

I.2.2- Piégeage en quadrats

La surface piégée est carrée. Cette technique fut mise au point par Spitz en 1963-1964 (Spitz, 1965). L'objectif est de capturer l'ensemble des individus présents sur cette surface où chaque rongeur doit avoir un piège dans son domaine vital.

Le nombre de captures par unité de surface est beaucoup plus élevé pour les petites surfaces que pour les grandes. En effet, comme chaque individu se déplace dans son territoire, plus la surface piégée est petite et plus la proportion des domaines vitaux frontaliers mordant la surface piégée est grande par rapport aux domaines vitaux inclus dans la surface (Leman, 1983, fig. 27) :



Le plus petit carré de piégeage comprend un domaine à l'intérieur et 5 en périphérie, le moyen en comprend 4 et 9 en périphérie. Le plus grand compte 12 domaines en son sein et 9 en bordure. La proportion d'animaux périphériques diminue ainsi de 83% à 43% pour des variations faibles dans les dimensions de la surface piégée.

Figure 27- Nombre de domaines et surface du carré de piégeage (*d'après Leman, 1983*).

Le carré de piégeage couvre une surface de 3600 m^2 (60x60 m). A l'intérieur de cette grille, les pièges sont espacés tous les 15 m (Verhagen *et al.*, 1986) et appâtés avec des graines pour rongeurs et des rondelles de carottes (fig. 28). La pose du réseau de pièges est plus fastidieuse que la ligne de piège car elle oblige à quadriller une aire dans laquelle il n'est pas toujours aisé de pénétrer du fait de l'enchevêtrement de la végétation.

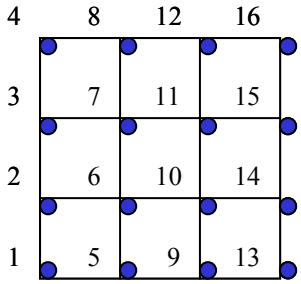


Figure 28- Quadrat de 60 m de côté comportant 16 pièges espacés de 15 m.

Les pièges utilisés sont appelés UGGLAN (fig. 29). D'origine suédoise, ils mesurent 25 cm de long, 6,5 cm de haut et 7,8 cm de large. Le boîtier est en grillage galvanisé permettant la circulation d'air et recouvert d'un capot en aluminium protégeant du soleil et de la pluie. Ce piège garde les micromammifères vivants ce qui justifie leur emploi pour la collecte sérologique. Le fond est en plastique, ce qui prévient les blessures par le froid et facilite le

nettoyage. Le rongeur pénètre dans le piège et monte sur la plate-forme. En poursuivant sa progression, il arrive à l'appât. La plate-forme se rabat grâce au contrepoids juste après le passage du rongeur. Ce système autorise la capture de plusieurs campagnols et mulots dans un même piège.

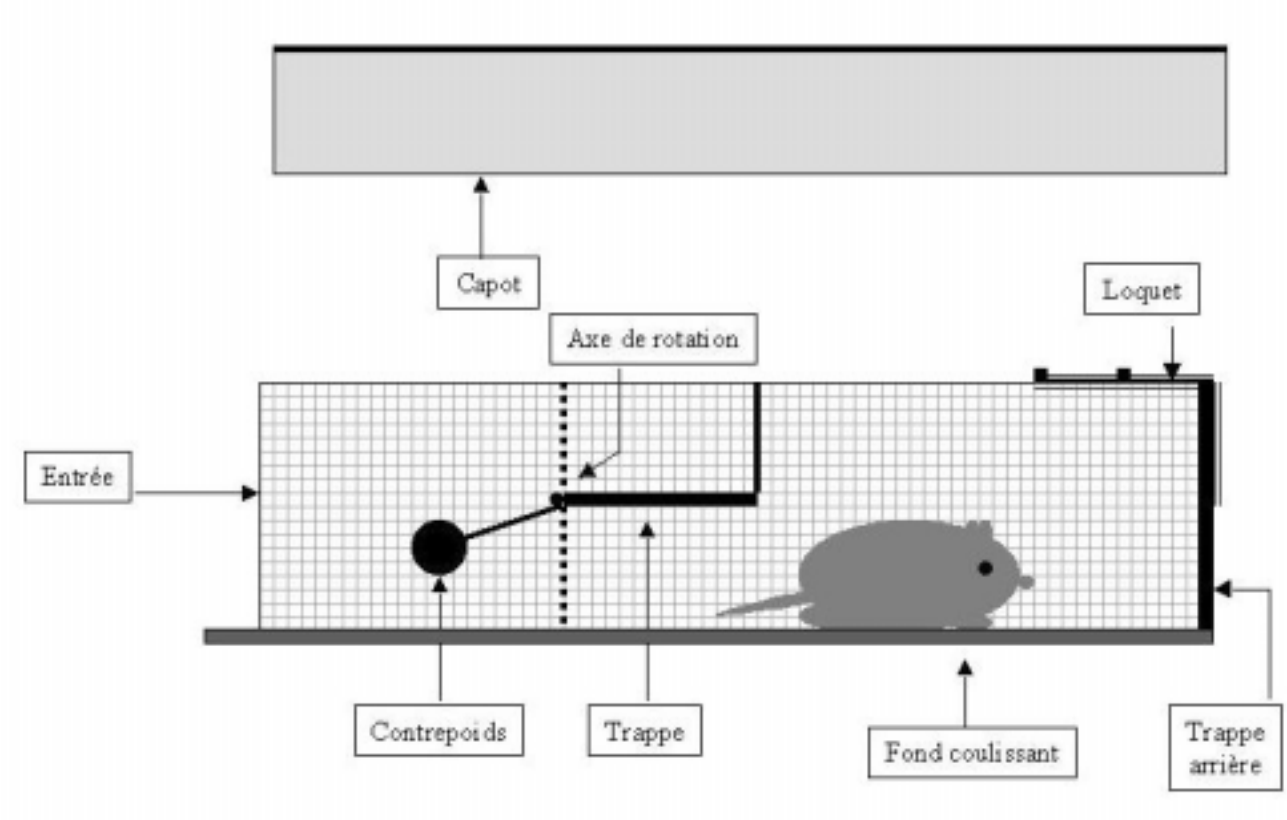


Figure 29- Schéma du piège UGGLAN.

I.2.3- Estimation de la densité

Avec les pièges INRA, la transformation du nombre de captures par ligne en densité se fait par application d'un coefficient de ligne moyen. Ce coefficient est lui-même déterminé par une série de captures-marquages-recaptures qui permettent d'évaleur ainsi la taille du domaine vital dans un domaine donné, par adjonction à un carré de piégeage d'une ligne de piégeage. Il est une fonction puissance négative de la moyenne des distances entre recaptures successives (tab. VII). Le coefficient de ligne moyen permet de passer du nombre de prises par ligne à la densité à l'hectare.

Tableau VII- Valeur des coefficients de ligne pour le calcul de la densité absolue de Campagnol roussâtre.

Auteur	Lieu	Coefficient de ligne
Leman (1983)	Vosges	2,9
Leman (1983)	Fontainebleau	2,6
Bonnin (1985)	Lorraine	2,5
Stahl (1986)	Lorraine	2,6

Les coefficients, estimés pour le Nord-Est de la France, sont très proches, hormis pour les Vosges, d'altitude très différente. Pour la présente étude conduite dans les Ardennes, nous retiendrons la valeur de 2,5 comme première hypothèse et qui correspond à la valeur minimale des études précédentes. Ce coefficient n'a pas été évalué dans le parc de Belval. La densité est alors calculé en multipliant le coefficient de ligne par le nombre moyen de captures par ligne du milieu considéré.

Avec les pièges UGGLAN, pour calculer la densité de la population piégeable sur le carré de piégeage, il faut évaluer :

- la surface effectivement piégée,
- la population piégeable sur l'ensemble du carré.

La surface effectivement intéressée par le piégeage est égale à celle du carré de piégeage augmentée d'une bande dont la largeur est égale à la distance moyenne entre les recaptures successives *m*(DRS) (Wiedfeld, 1971). La *m*(DRS) caractérise le déplacement et tient compte des reprises sur place.

D'après Spitz (cité par Wieldfeld, 1971), la densité de population piégeable peut être estimée sans attendre l'épuisement de la population du carré de piégeage d'autant plus que les espaces laissés libres sont colonisés dès le premier jour par les individus périphériques. Cela risque d'entraîner une surestimation de la densité réelle de rongeurs. En faisant l'hypothèse d'équiprobabilité de capture pour chaque individu et entre deux piégeages successifs, la même fraction p de la population totale P sera capturée. Au premier jour, le nombre C_1 de captures a pour valeur pP et le deuxième jour, le nombre C_2 a pour valeur $P(p-p)^2$ d'où $C_2=P(C_1/P-C_1^2/p^2)$. Il en résulte que la population piégeable est égale à :

$$\mathbf{P=C_1^2/(C_1-C_2)}$$

I.3- Plan d'échantillonnage

I.3.1- Distinction des différentes classes de végétation

La description de la végétation du parc de Belval a été la première étape indispensable à l'identification des différentes classes végétales pour l'établissement du plan de piégeage du Campagnol roussâtre. Le piégeage vise, en effet, à connaître quels milieux fréquente ce rongeur et de quelle façon.

Nous nous sommes attachés essentiellement, lors de l'élaboration des catégories, à différencier les niveaux de fermeture du sous-bois auxquels le Campagnol roussâtre est très sensible plutôt qu'à la richesse des essences d'arbres ou des espèces végétales (Mazurkiewicz, 1994). Cette classification, pour des raisons pratiques, a été faite en hiver, sur les mois de décembre 2001 et de janvier 2002, alors que la couverture végétale est à son minimum et les herbacées largement absentes. Ainsi, nous avons retenu quatre grandes classes :

- la **futaie ouverte et sa lisière en milieu ouvert** (**279 ha** soit **49 %** de la surface du parc) : la hauteur de la canopée est au-dessus de cinq mètres et ce milieu est composé d'arbres dont le diamètre du tronc est supérieur à 20 cm. Le sol est nu, couvert quasi intégralement par des feuilles mortes. La circulation à pied y est aisée.
- la **futaie fermée** ou **broussailleuse et sa lisière en milieu ouvert** (**174 ha** soit **31 %** de la surface du parc) : les troncs ont un diamètre inférieur à 20 cm et souvent largement moins. Perchis et gaulis sont confondus dans cette classe. Le sol est encombré par de nombreuses jeunes pousses d'arbres et d'arbustes. La présence des herbacées est anecdotique. La progression y est beaucoup moins aisée en dehors des coulées des ongulés, du fait de la fréquence importante des pieds d'Aubépine. Elle est dispersée en 12 grands ensembles de superficie variable : de 1,8 ha à près de 28 ha.
- la **broussaille et sa lisière** (**23 ha** soit **4 %** de la surface du parc) **:** elle est constituée de buissons et d'arbustes, principalement d'Aubépine, dont la taille n'excède pas trois mètres. Le sol est couvert d'herbacées, de ronciers et d'épines noires. La broussaille est repartie en neuf îlots indépendants avec des surfaces variant de 0,9 ha à 6,3 ha. Deux sous-catégories ont été établies selon la possibilité d'accès des cervidés et suidés :

- les **broussailles épineuses** que peuvent fréquenter les ongulés,
- les **broussailles protégées** que sont les plantations.

- le **milieu ouvert** (**73 ha** soit **13 %** de la surface du parc) : il s'agit des prairies et lisières herbeuses,

Par ailleurs, le parc de Belval compte cinq étangs qui couvrent une superficie totale de 18 ha, soit 3% de la surface du parc. Ces étangs, par un réseau complexe de ruisseaux et de fossés ; collectent l'eau des pré-crêtres. Leur superficie varie fortement selon la saison et les précipitations, inondant souvent les prairies marécageuses alentours.

I.3.2- Protocole d'échantillonnage

- piégeage en ligne

En 2000 et 2001, le plan d'échantillonnage a été établi de façon à équilibrer le nombre de lignes posées en milieux fermés, en milieu ouvert et en lisières. En revanche, en 2002, la priorité a été donnée à la capture de Campagnol roussâtre et ce plan a été fait de manière à privilégier les deux milieux potentiellement les plus riches en cette espèce. Cependant, un nombre égal de lignes a été posé dans les autres milieux pour être à même de suivre également les autres espèces de rongeurs (tab. VIII).

Les sessions de piégeage réalisées à Belval s'étendent sur 15 jours, au printemps et à l'automne, à raison de 3 nuits par semaine au cours desquelles sont posées 15 ou 16 lignes de 34 pièges ce qui correspond à un effort de piégeage de 3060 ou 3264 nuits-pièges par saison.

Tableau VIII- Nombre de lignes de pièges posées par milieu et par session de 15 jours.

	Automne 2000	**Printemps 2001**	**Automne 2001**	**Printemps 2002**
Futaie ouverte	1	2	3	4
Lisière futaie ouverte / milieu ouvert	3	2	3	0
Futaie broussailleuse	5	4	5	8
Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	5	6	6	4
Broussailles	3	4	3	8
Lisière broussailles / milieu ouvert	5	4	4	4
Prairie	10	8	8	4
Total	**32**	**30**	**32**	**32**

- piégeage en carré

Pour le piégeage en carré, les milieux identifiés sont identiques à ceux des pièges en ligne. De plus, nous avons cherché à optimiser l'efficacité des pièges UGGLAN en les posant préférentiellement dans les habitats déjà identifiés comme fréquentés par les campagnols roussâtres et séropositifs à la FHSR (Sauvage 2002, *comm. pers.*) (tab. IX).

Une session de 15 jours a été effectuée durant les même semaines que celles du piégeage en ligne, fin mars 2002. La première semaine nous avons posé six quadrats et quatre quadrats la deuxième semaine de 16 pièges, à raison de trois nuits par semaine soit un effort de piégeage de 480 nuits-pièges au total.

Tableau IX- Plan de piégeage en carré au printemps 2002.

	Semaine 1	**Semaine 2**
	Nombre de carrés	**Nombre de carrés**
Broussailles	3	2
Futaie broussailleuse	3	2
Futaie ouverte	0	0
Total	**6**	**4**

I.3.3- Manipulation des rongeurs capturés

Lors des autopsies et manipulation des campagnols roussâtres, certaines précautions s'imposent comme le port de gants en latex à usage unique et de masque jetable. Tout le matériel employé a été rigoureusement nettoyé et désinfecté.

- piégeage en ligne

La grande majorité des rongeurs capturés sont morts au relevé à cause du froid, du stress ou de la déshydratation. Ceux qui étaient encore vivants, plus fréquemment lors de nuits plus douces ou lors de captures en fin de nuit peu avant le relevé des pièges, ont été euthanasiés par dislocation cervicale après avoir réalisé une prise de sang au niveau du sinus rétro-orbitaire (Mills *et al*., 1995).

L'autopsie est pratiquée au laboratoire. Chaque animal est identifié par le numéro de ligne et de piège. L'espèce, la date de capture, le poids, le sexe, l'état reproducteur (taille des

vésicules séminales chez le mâle, taille des mamelles, présence de cicatrices placentaires éventuelles et nombre d'ampoules fœtales chez la femelle) sont relevés.

Le cœur et les poumons, prélevés par exérèse du plastron costal, sont trempés dans du liquide PBS puis retirés. Nous avons inscrits sur chaque tube d'Eppendorf contenant la solution de rinçage le numéro de ligne et de piège ainsi que la date. Ces tubes sont ensuite congelés à –18°C jusqu'à l'analyse pour la recherche d'anticorps anti-FHSR.

- piégeage en carré

Les rongeurs capturés sont soit ramenés dans leur boite de capture jusqu'au laboratoire lors d'intempéries, soit subissent les opérations suivantes décrites directement sur le terrain.

L'animal est anesthésié. La boite est placée dans un sac plastique hermétique dans laquelle a été introduit un coton imbibé d'isoflurane (Forène ®). Le campagnol roussâtre anesthésié est placé en décubitus ventral après la pesée. La prise de sang est effectuée au niveau du sinus rétro-orbitaire. Le pipette est vidée ensuite dans un tube sec. Une compresse est pressée contre l'œil fermé pour arrêter le saignement.

Les animaux sont pesés, mesurés et sexés. Une boucle auriculaire Hauptner® d'identification est placée sur le pavillon droit.

Chaque prélèvement est identifié par la date de prélèvement, la localisation du carré, le numéro de piège et le numéro de la bague. Le sang repose 24h à température ambiante puis est centrifugé. Le sérum pour la recherche d'anticorps anti-FHSR est séparé du culot et congelé à –18°C avant analyse.

Les rongeurs sont ensuite relâchés, une fois réveillés, sur leur lieu de capture. Les pièges sont replacés également.

I.3.4- Traitement des données

Pour comparer la fréquentation des milieux entre eux et au cours des différentes sessions de piégeage par le Campagnol roussâtre, nous avons recours au test exact du χ^2 qui repose sur les données brutes. Toutes les analyses ont été effectués à l'aide du logiciel StatXact-3 ®. Nous avons rapporté, pour le calcul des effectifs théoriques du nombre de captures de Campagnol roussâtre, le nombre de captures observées multiplié par la fréquence

des lignes du milieu concerné par rapport au nombre total des lignes de l'ensemble des milieux de la ou des saison(s) concernée(s). Le résultat est significatif si *p* est inférieur à 0,05.

I.4- Suivi des carnivores

I.4.1- Piégeage

Le choix des sites de piégeage s'effectue après un repérage minutieux des coulées et des indices de présence (empreintes, fèces) des espèces recherchées. Les carnivores sont piégés, selon les espèces, dans des collets et / ou des boites à fauves et / ou des pièges à lacets de patte. Ces pièges sont tendus le matin puis relevés durant plusieurs jours de suite, avant l'aube pour les collets et les pièges à lacets de patte et, en matinée pour les boites à fauves.

I.4.1.1- Collet à arrêtoir

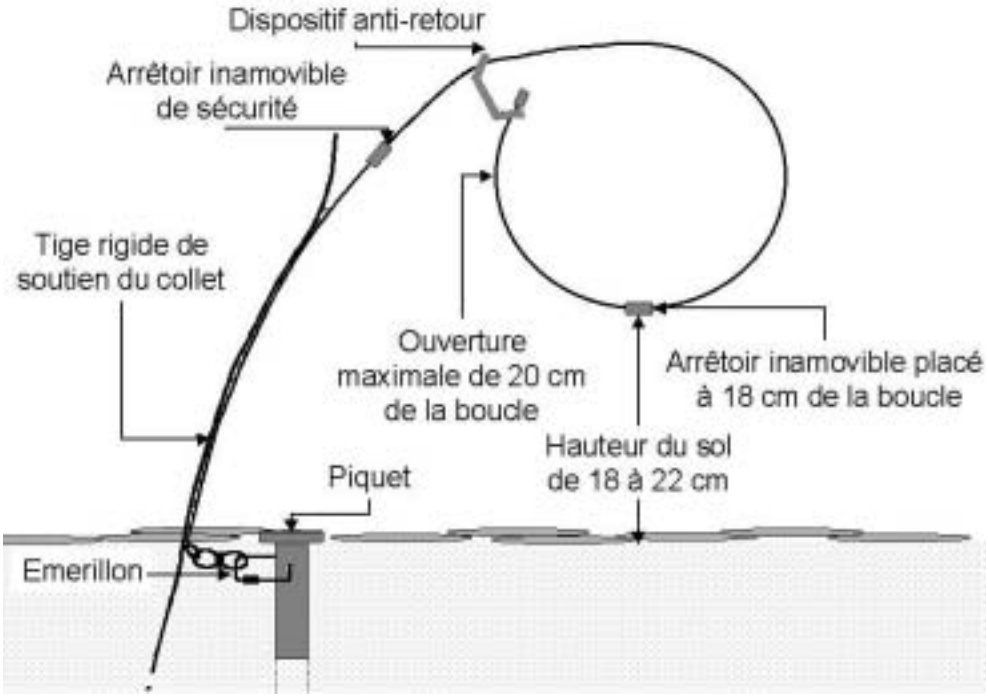


Figure 30- Schéma d'un collet à double arrêtoir tendu.

Dans le cadre cette étude, le collet à arrêtoir ou piège boucle à arrêtoir (fig. 30) a été utilisé pour la capture de renards et de blaireaux. Il se compose d'un câble en acier souple muni de deux arrêtoirs : l'un limitant l'ouverture maximale pour empêcher la capture d'animaux de grande taille et l'autre limitant la fermeture minimale de la boucle afin de

prévenir tout risque d'étouffement. Un dispositif anti-retour interdit que la boucle ne se détende.

Avant la pose, les collets sont bouillis pour éliminer toute odeur humaine puis toujours manipulés avec des gants. Ils sont dissimulés sur les coulées de renards repérées préalablement et à un mètre de tout obstacle dangereux pouvant entraîner l'étranglement (grillage, grosses branches…). Un émerillon relie le collet à un piquet métallique enfoncé dans le sol, tout en autorisant les rotations de l'animal capturé.

La boucle du collet est placée à une hauteur de 18 cm par rapport au sol, hauteur moyenne à laquelle le Renard roux porte sa tête lors de ses déplacements. Ainsi, théoriquement, les animaux de plus petite taille comme le Chat forestier (*Felis silvestris*) ou de plus grande taille comme le Chevreuil (*Capreolus capreolus*) ne sont pas capturés. Pour le Blaireau d'Europe (*Meles meles*), la boucle est disposée à environ 10 cm du sol.

I.4.1.2- Boite à fauves

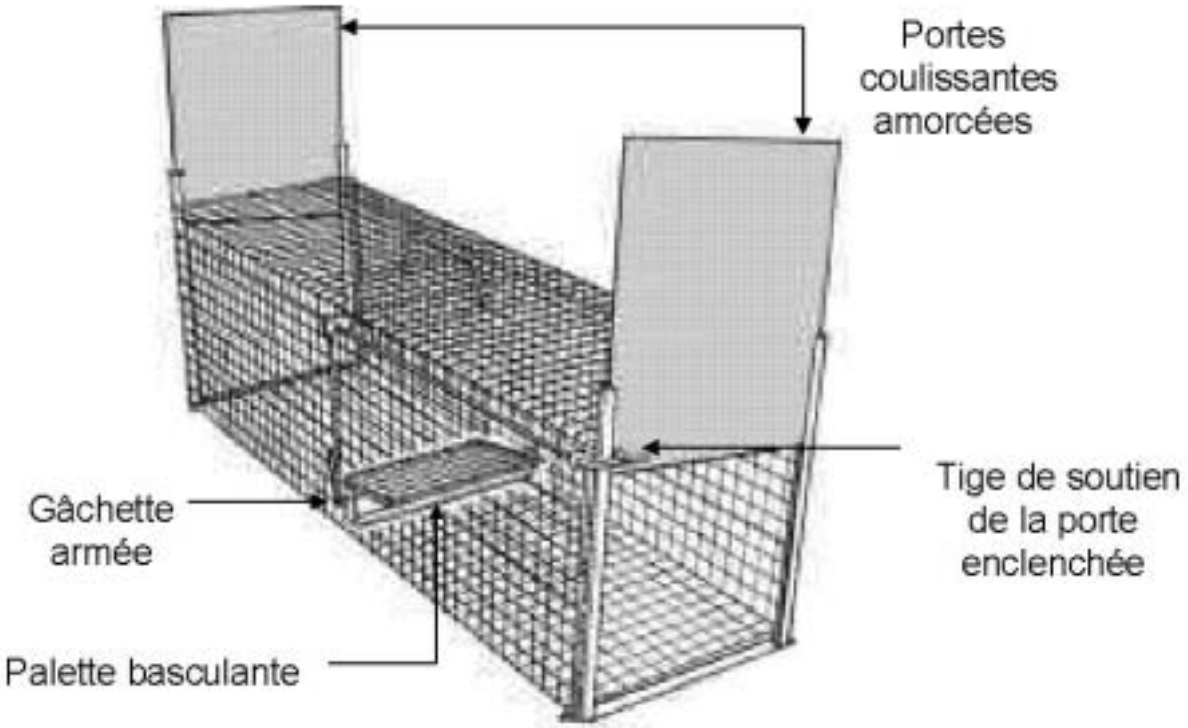


Figure 31- Boîte à fauve armée.

Ces boites à fauves (fig. 31) anciennement appelées "chatières" sont utilisées ici pour la capture des mustélidés (Martre, Putois). Elles sont de dimension 102 cm de long x 32 cm de large x 35 cm de haut. Fabriquées en fil d'acier galvanisé soudé et plastifié vert (diamètre de 2,6 mm), permettant une bonne dissimulation dans la nature, elles sont à double entrée, closes par deux portes-guillotines. Des animaux comme des chats forestiers ou harets, des chiens, des hérissons, des oiseaux, des mulots, des marcassins… sont parfois accidentellement capturés dans ce type de piège peu sélectif et relativement sensible. Les boites à fauves peuvent être appâtées avec des œufs ou de la pâtée pour chat mais l'appât n'est pas indispensable. Elles sont placées sur les lieux de passage empruntés régulièrement par les animaux. La palette bascule sous le poids de l'animal, lorsqu'il marche dessus, libérant la gâchette et entraînant l'abaissement des portes.

I.4.1.3- Pièges à lacets de patte

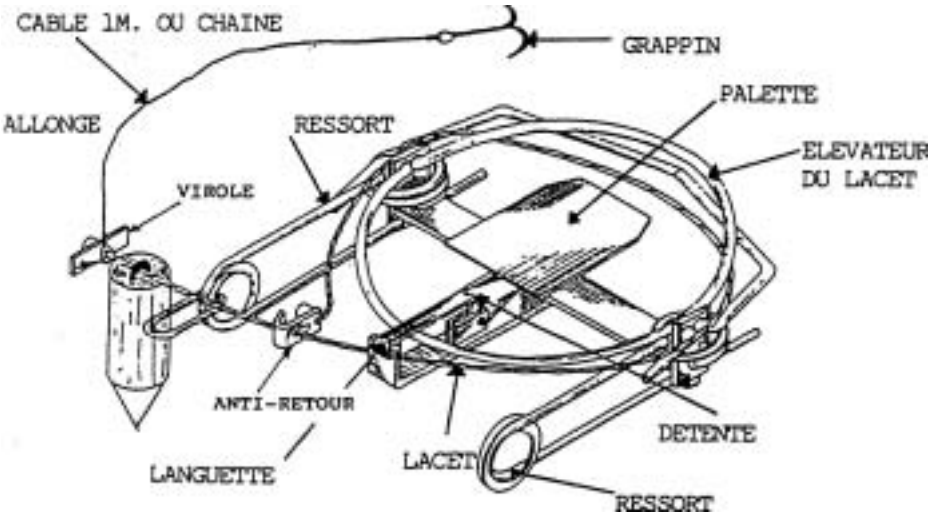


Figure 32- Schéma d'un piège Belisle armé.

Les pièges à lacets de patte dits également « pièges Belisle » (fig. 32) sont utilisés sur des placettes appâtées qui font office de « pièges à traces ». La placette est d'environ un mètre de diamètre, recouverte de sable le plus clair possible, au centre de laquelle est placé un appât (généralement de la pâtée ou des croquettes pour chats, très attractifs pour les renards) (fig. 33). L'emplacement de cette placette est choisi de façon à être visible depuis le chemin, tout

en étant inaccessible aux sangliers. Elle se situe à un mètre de tout obstacle ou grillage pouvant s'avérer dangereux lors du piégeage.

Figure 33- Dispositif des pièges Belisle avant enfouissement (*photo 2C2A-CERFE*).

Dans un premier temps, le piège à traces est appâté trois fois par semaine. Lorsqu'un animal vient manger l'appât, il laisse dans le sable des traces. Cela permet de contrôler quelles espèces fréquentent le lieu. Cet appâtage régulier permet d'habituer le renard à passer souvent à cet endroit et d'augmenter ainsi le succès de capture.

Pour les captures, trois ou quatre pièges Belisle sont disposés en cercle autour de l'appât central et recouverts d'une fine pellicule de sable les dissimulant. Comme pour les collets, ces pièges sont préalablement bouillis et manipulés avec des gants. Lorsque l'animal appuie sur la palette, la détente se lève, ce qui enclenche la fermeture des mâchoires et la projection du lacet sur la patte. Lorsque l'animal tente de se libérer, le lacet se resserre autour du membre. Le piège est réglé de façon à ce que le renard puisse se libérer des mâchoires (faible tension des élévateurs), ne restant pris que par le lacet. Ce dernier est relié à une chaîne attachée par un émerillon à un piquet planté dans le sol.

I.4.2- Manipulations des carnivores capturées

Toutes les manipulations doivent être effectuées dans le silence et le calme pour limiter au minimum le stress subi par l'animal pris au piège puis contraint à un contact étroit avec l'homme.

I.4.2.1- Manipulation du Renard roux (*Vulpes vulpes*)

Le Renard est immobilisé à l'aide d'un serre-cou et manipulé sur place par deux ou trois personnes, sans anesthésie. Les mains des manipulateurs sont protégées par des gants en latex à usage unique – du fait des risques potentiels d'échinoccocose – et par des gants en côtes de maille – contre les morsures. Le museau est maintenu fermé par du ruban adhésif. Ce même ruban est employé pour lier entre elles les deux pattes antérieures et les deux pattes postérieures (fig. 34). L'animal est maintenu décubitus latéral.

Les étapes de la manipulation sont les suivantes :

- évaluation de l'état général (tissus adipeux sous-cutané),
- sexage et pesage,
- mesure de la longueur du corps (du bout du museau à la première vertèbre caudale puis à la dernière caudale), du pied postérieur, de la hauteur au garrot,
- estimation de la classe d'âge par examen de la denture,
- recherche d'ectoparasites, de blessures, d'éventuels signes distinctifs,
- prise de sang à la veine céphalique sur tube sec et sur héparine,
- prélèvement de poils et d'un lambeau cutané à l'oreille,
- pose d'une boucle auriculaire plastique réfléchissante (à gauche pour les mâles, à droite pour les femelles),
- pose d'un collier émetteur doté de bandes réfléchissantes.

Figure 34- Renard capturé peu avant la pose du collier-émetteur (*photo 2C2A-CERFE*).

Le collier et la boucle auriculaire ont une combinaison de couleur propre à chaque animal. Le sang prélevé sur tube sec est destiné à la sérologie. Les poils prélevés sont conservés au sec dans une enveloppe. Ils serviront aux analyses génétiques avec un lambeau de peau immergé dans de l'alcool à 70° dans le cadre de l'étude en cours sur le Renard roux. Le sang dans le tube sec repose verticalement pendant 24 heures, à température ambiante puis est centrifugé. Le sérum séparé est congelé à moins 18°C jusqu'à l'analyse.

Le renard est relâché sur place, dès la fin des manipulations.

La manipulation des renards juvéniles est la même que celle des adultes sauf qu'ils ne sont pas équipés de collier-émetteur, dangereux tant que la croissance n'est pas achevée car celui-ci doit être porté relativement serré pour qu'il ne soit pas perdu ou pour éviter que l'animal y glisse sa patte.

I.4.2.2- Manipulation des mustélidés

- Blaireau européen (*Meles meles*)

La contention du Blaireau est difficile en raison de la grande nervosité et de la force de l'animal. Sa manipulation nécessite une anesthésie. Les blaireaux pris au collet sont maîtrisés à l'aide du serre-cou et par une prise ferme derrière la tête. L'anesthésie est pratiquée à l'aide de kétamine (Imalgène 1000 ND) à la dose de 10 à 30 mg/kg de poids vif injectée en intramusculaire dans les lombes ou la cuisse. L'animal est mis au calme dans une caisse en bois pendant 5 à 10 minutes, le temps de l'induction.

Les différentes étapes de la manipulation sont identiques à celles du Renard, à l'exception des points suivants :

- un transpondeur est injecté en arrière du cou, entre les épaules,
- la prise de sang peut également être faite à la jugulaire. Il n'y a pas de sang prélevé pour les dosages hormonaux,
- aucune boucle auriculaire n'est posée.

Selon l'heure de capture, le blaireau est gardé soit toute la nuit, soit toute la journée. Il est laissé dans la caisse de contention abritée dans les fourrés et garnie de foin –pour lutter contre l'hypothermie due à l'anesthésie– jusqu'à son réveil complet.

- Martre des pins (*Martes martes*) et Putois commun (*Mustela putorius*)

Ces deux espèces sont capturées dans les boites à fauve. Elles sont transférées ensuite dans une boite métallique de contention au plancher mobile. Cela permet de maintenir fermement l'animal contre le plafond et d'effectuer l'anesthésie par injection dans les muscles lombaires. Un anesthésique dissociatif, la kétamine (Imalgène 500 ND) à la dose de **7**,5 mg/kg est associé à un sédatif α-2-agoniste sélectif, la médétomidine (Domitor ND) à la dose de 150 µg/kg, en mélange dans la même seringue (Angibault, *comm. pers*.).

La manipulation de la Martre est similaire à celle du Renard (fig. 35). La prise de sang est effectuée soit à la veine céphalique, soit à la veine jugulaire. Il n'y a pas de pose de

marque auriculaire. Mais il y a insertion d'un transpondeur en région interscapulaire. Les colliers sont noirs, sans code couleur. Les conditions de relâcher sont les mêmes que pour le Blaireau. Les putois reçoivent également une puce électronique mais pas de collier émetteur car ils sont mis en enclos pour l'étude de leur reproduction.

Figure 35- Martre mâle anesthésiée (*photo 2C2A-CERFE*).

I.4.2.3- Manipulation des félidés

Les captures de Chat forestier (*Felis silvestris*) et de chat domestique (*Felis catus)* sont réalisées dans les boites à fauves. L'anesthésie est pratiquée directement dans la boite par injection du mélange kétamine (5 mg/kg de poids vif) / médétomidine (100 µg/kg de poids vif), dans les muscles lombaires. Les chats sont sexés, pesés, mesurés. Ils subissent une prise de sang à la veine céphalique ou à la veine jugulaire sur tube sec et sont équipés d'un transpondeur.

I.4.3- Radiopistage des carnivores

I.4.3.1- Principe de la triangulation

Le collier émet en permanence un signal sur une fréquence qui lui est propre. Ce signal peut être capté par un récepteur raccordé à une antenne réceptrice directionnelle (fig. 36). Plus l'antenne est dirigée vers l'émetteur, meilleure est la réception. L'antenne est montée sur un mât orientable de l'intérieur d'un véhicule tout-terrain ou portée à la main. Lorsque l'antenne est orientée dans la direction où le signal est le plus net, le relevé de l'azimut est fait manuellement à l'aide d'une boussole. La localisation des animaux radiopistés repose sur la triangulation. Il s'agit de relever trois directions, qui en se recoupant, forme un triangle au centre duquel se situe l'animal. L'opérateur se déplace d'un point de réception à l'autre en s'efforçant de se situer le plus possible à la perpendiculaire de la dernière direction relevée. Les coordonnées de chaque point de réception sont relevées au GPS (Global Positioning System).

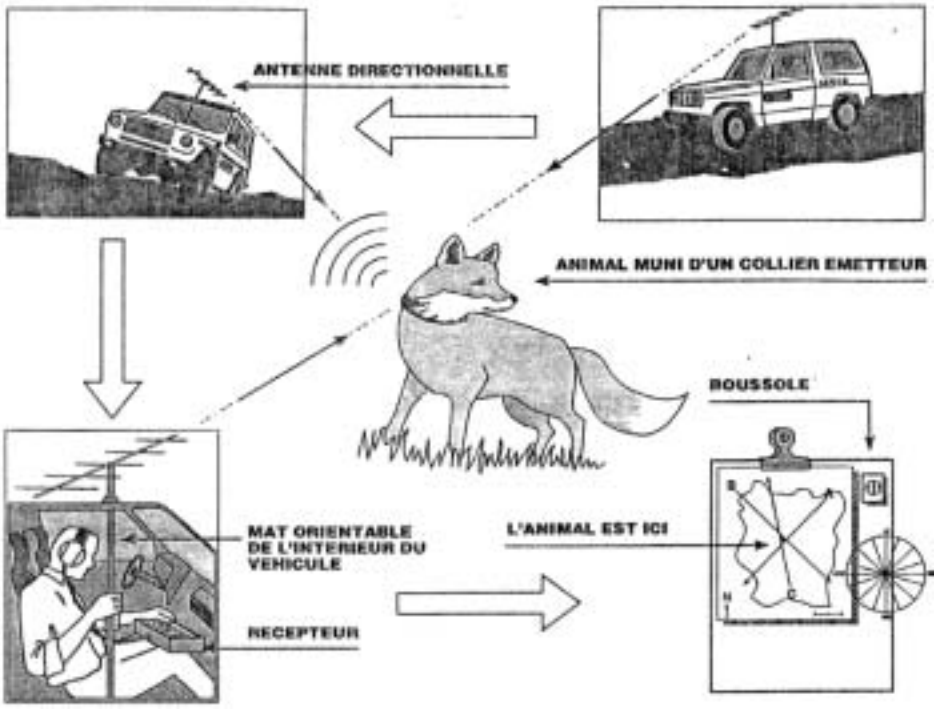


Figure 36- Principe du radiopistage (*d'après Poulle, 1991*).

La date, l'heure, les lieux de relevés, les angles correspondants, l'identification et son activité (repos ou actif) si le collier est équipé d'un activateur, toutes les remarques concernant la qualité du signal sont consignés sur un bordereau à chaque relevé.

Laundre et Keller (1984) estiment que 100 localisations indépendantes sont nécessaires pour déterminer l'aire d'activité d'un renard. Chaque localisation, pour respecter la règle d'indépendance, doit être espacée d'au moins une heure (Cavallini, 1996). L'estimation des domaines vitaux d'activité est saisonnière, en prenant en considération les périodes de reproduction du Renard (Artois *et al*., 1982 cité par Poulle, 1991, Artois *et al*., 1990) :

- printemps, de mars à mai : mise-bas, allaitement, sevrage,
- été, de juin à août : émancipation des renardeaux,
- automne, de septembre à novembre : dispersion des juvéniles,
- hiver, de décembre à février : formation des couples, rut, gestation.

Pour pouvoir réaliser les 100 localisations trimestrielles, il est nécessaire de faire au moins 30 localisations mensuelles. Or, sous nos latitudes, le Renard est essentiellement nocturne (Artois *et al*., 1985 cités par Poulle, 1991). Aussi, le rythme de radiopistage sur 24 heures n'est-il pas homogène. L'effort de pistage est concentré sur les périodes majeures d'activité que sont le crépuscule et l'aube, soit 75 % du total des localisations mensuelles. A chaque séance, l'ensemble des renards équipés est recherchée en essayant d'obtenir deux positions par animal.

I.4.3.2- Précision et polygone d'erreur

La localisation est, en fait, une estimation de la position réelle de l'animal. La précision des points varie en fonction de la qualité de réception du signal, elle-même variable en fonction de la qualité de l'antenne, des conditions météorologiques, de la végétation, des échos du relief, de l'activité de l'animal, de l'amplitude de l'erreur de repérage et des erreurs de parallaxe du fait de l'opérateur lors du relevé de la direction (Saltz et Alkon, 1985 cités par Poulle, 1991).

L'amplitude de l'erreur de repérage peut être estimée à l'aide du polygone d'erreur, notion introduite par Heezen et Tester en 1967 (Poulle, 1991). L'aire couverte par ce polygone dépend de l'arc d'erreur θ, de la distance émetteur-récepteur et de l'angle entre les deux directions relevées (fig. 37). D'après Saltz et Alkon (1985, cités par Poulle, 1991),

l'évaluation de la plus grande diagonale du polygone D_2 est la plus sensible et la plus fiable de l'erreur commise. Ainsi, en se référant aux travaux de Poulle (1991) et aux études en cours sur le terrain, l'estimation de la localisation de l'animal peut s'inscrire dans une surface d'un hectare, à 300 m au maximum de la position réelle, avec, en moyenne, une erreur ne dépassant pas 200 m.

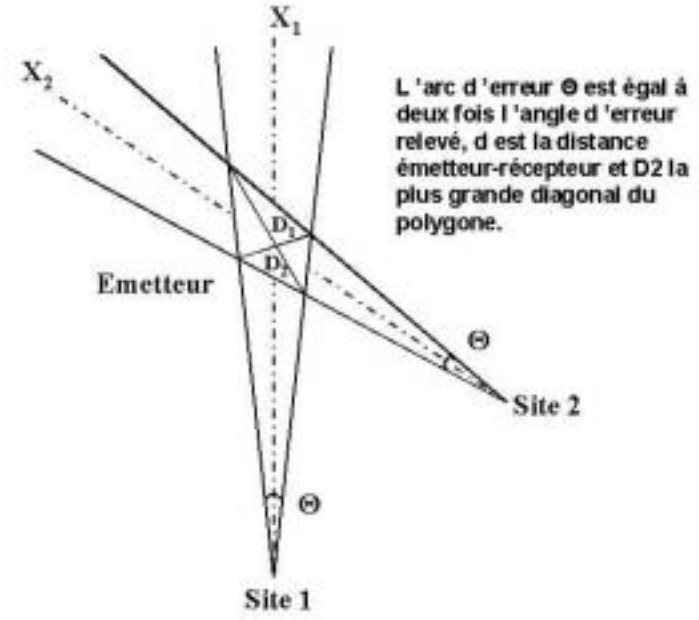


Figure 37- « Polygone d'erreur » (*d'après Saltz et Alkon, 1985 cités par Poulle, 1991*).

I.4.3.3- Saisie des données

Les données des bordereaux sont saisies dans un fichier informatique Excel puis transformées par un logiciel de triangulation LOAS ®. Ce dernier calcule les coordonnées de chaque localisation et l'aire de confiance associée. La surface de l'aire d'activité est calculée par la méthode Kernel 95% par application d'un coefficient de lissage défini soit par l'utilisateur, soit automatiquement. L'avantage de cette méthode est d'extrapoler –« de prédire où l'animal est passé »- à partir des localisations pour l'établissement de l'aire d'activité. La visualisation des aires se fait à l'aide du logiciel de cartographie ArcView GIS ® qui permet, notamment, la comparaison avec les zones de répartition du Campagnol roussâtre.

I.4.3.4- Traitement des données

Nous avons classé chaque localisation en fonction de l'heure en deux catégories : période d'activité (nuit) et période de repos (jour) à partir des heures moyennes mensuelles de lever et de coucher du soleil pour les années 2001 et 2002 fournies en ligne.

Les suivis réalisés sur un an à Belval ont montré qu'il fallait au minimum 60 localisations pour avoir une stabilisation de l'aire d'activité des renards (Henry, *comm. pers.*). Seules les localisations réalisées à l'intérieur du parc sont retenues pour l'analyse des milieux. Pour évaluer l'occupation de l'habitat, nous avons sommé le nombre de localisations dans chaque milieu des différents renards selon la période d'activité et la saison. Le nombre de localisations dans chacun des milieux est ensuite comparé à la disponibilité de chaque milieu sur le parc de Belval afin de quantifier les préférences ou les évitements. La comparaison est effectué par le test exact du χ^2 (méthode séquentielle de Bonferroni) à l'aide du logiciel StatXact-3 ®. Le résultat est déclaré significatif si p est inférieur à 0,05.

Afin d'estimer les variations saisonnières des dimensions de l'aire d'activité des différents individus, nous utilisons le coefficient de variation (c.v.). Il s'agit d'un indice de dispersion relative qui s'exprime en pour cent et est indépendant du choix des unités de mesure (Scherre, 1984). Sa formule est : $c.v.=100\sigma/moy(X)$, (Poulle, 1991).

I.4.4- Collecte et analyse de crottes de Chat forestier

L'objectif du ramassage de crottes était de savoir si le Chat forestier, non suivi par radiopistage dans la présente étude, consomme du Campagnol roussâtre sur la zone du parc pour estimer une éventuelle exposition hantavirale.

I.4.4.1- Identification et collecte des crottes

Dix crottes ont été collectées au cours de l'identification de la végétation au mois de décembre 2001 et de la pose de pièges pour rongeurs au printemps 2002. Le Chat forestier a pour habitude d'enfouir ses crottes dans des excavations creusées avec ses pattes antérieures. Néanmoins, aux frontières du territoire, les crottes sont déposées bien en évidence sur une éminence (souche, monticule…) (Chazel et Da Ros, 2002).

Chaque crotte ramassée a été identifiée par un numéro individuel, la date et le lieu de collecte puis congelée, en attente de son traitement ultérieur.

La crotte du Chat forestier se présente comme un cylindre noir ou brun de 5 à 8 cm de longueur pour un diamètre de 1 à 1,5 cm. Les contours sont peu réguliers. Un pincement net du diamètre à une extrémité de la crotte est courant (Chazel et Da Ros, 2002). Les différents tronçons, en nombre variable, s'emboîtent les uns à la suite des autres par l'alternance de surface concave et convexe. Le contenu présente, outre des poils, de nombreux restes osseux contrairement aux laissées de Renard. Le risque majeur est la confusion avec le Renard. Toute laissée non identifiée avec certitude a été écartée.

I.4.4.2- Analyse des crottes

- préparation des crottes

Les crottes sont séchées à l'étuve pendant 48 heures à 60°C. Chaque crotte est lavée sous un jet d'eau, sur un tamis de maille de 0,3 mm afin d'éliminer les éléments non identifiables. Les crottes délitées sont ensuite triées manuellement en séparant les poils et les restes osseux. Les fragments de mandibules portant les molaires sont particulièrement recherchés.

- identification des restes

  - dents

Le dessin particulier de l'alternance des triangles d'émail des molaires permet la diagnose d'espèce. Les dents sont examinées à la loupe binoculaire et comparées à des ouvrages de référence (Chaline J. *et al*, 1974). Néanmoins, toutes les selles ne contiennent pas de dents ou alors ces dernières ne permettent pas une identification rigoureuse. Il a donc fallu recourir à l'analyse des poils.

  - poils

L'identification des poils est possible par différentes techniques d'examen microscopique (Herrenschmidt, 1980) : morphologie de la medulla, forme et l'agencement

des écailles de la cuticule (par empreinte sur lame à l'aide de vernis à ongle incolore) et section transversale explicitée ci-après (fig. 38).

L'examen de la coupe transversale s'effectue en trois étapes :

1. une touffe de poils est isolée et insérée dans un capillaire plastique de 1 cm de long à l'aide d'un fil. L'ensemble est rigidifié à l'aide d'une goutte de vernis incolore,
2. le capillaire est introduit dans un microtome permettant d'effectuer des sections très fines (quelques µm),
3. les coupes sont placées entre lame et lamelle et observées au microscope à immersion.

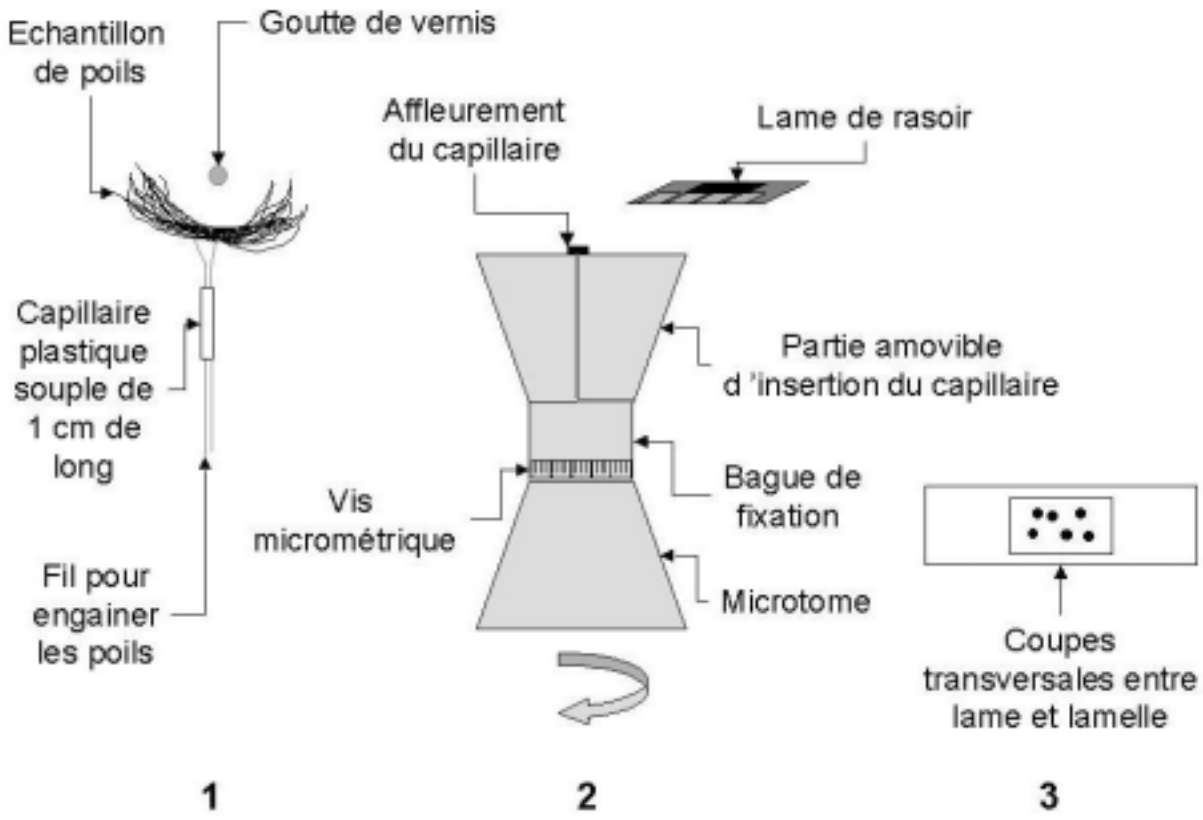


Figure 38- Technique d'examen de la section transversale de poils.

Les coupes sont ensuite comparées à des articles et des manuels de référence (Day, 1966 ; Faliu *et al*., 1980 ; Debrot *et al*., 1982). La medulla de Campagnol roussâtre se caractérise typiquement par une forme en aile de papillon (fig. 39).

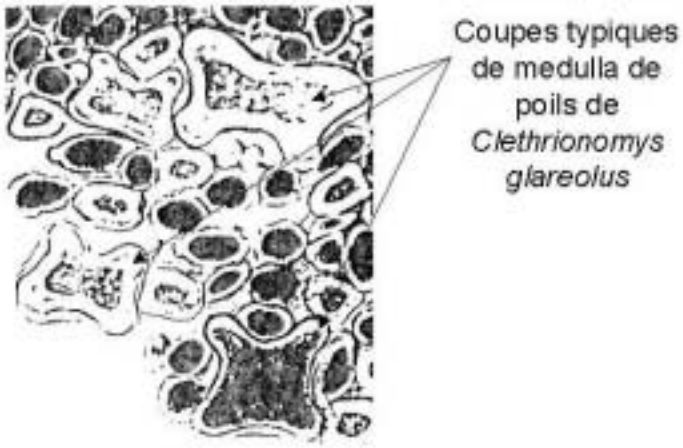


Figure 39- Coupes de medulla de Campagnol roussâtre (*d'après Day, 1965*).

Pour chaque crotte, sont notées la présence ou l'absence de molaires et de poils de Campagnol roussâtre.

I.5- Analyses sérologiques

La recherche d'anticorps a été effectuée par :

- le laboratoire d'études et de recherches sur la rage et la pathologie des animaux sauvages de l'AFSSA (Agence Française de Sécurité Sanitaire des Aliments) de Nancy en ce qui concerne les prélèvements des pièges INRA,
- l'unité des Arbovirus et Virus des Fièvres Hémorragiques de l'Institut Pasteur de Paris en ce qui concerne les sérums de rongeurs issus des pièges UGGLAN et les sérums de carnivores.

Nous n'évoquerons que très brièvement les méthodes d'analyses auxquelles nous n'avons pas participé.

I.5.1- Recherche d'anticorps chez le Campagnol roussâtre

Deux méthodes ont été employées pour la recherche d'anticorps :

- l'immunofluorescence indirecte (isothiocyanate de fluorescéine -FITC),
- la capture-ELISA avec des antigènes Puumala et Hantaan.

I.5.2- Sérologie des carnivores

La recherche d'anticorps dans le sérum des carnivores capturés s'est également effectuée selon deux techniques :

- immunofluorescence indirecte avec de l'anti-sérum anti-chien (*Canis familiaris*),
- la capture-ELISA avec des antigènes issus de Puumala, de Hantaan et de la protéine N recombinante de Puumala.

II- RESULTATS

II.1- Répartition spatiale de *Clethrionomys glareolus*

Avec un total de 119 captures, le Campagnol roussâtre représente 25% des 475 micromammifères capturés avec les pièges INRA sur l'ensemble des quatre sessions de piégeage (tab. X). Sur notre terrain d'étude, il a donc été le plus capturé après les mulots (*Apodemus* spp.) (fig. 40).

Tableau X- Répartition des captures dans les pièges INRA par espèces et par saison.

	Automne 2000	Printemps 2001	Automne 2001	Printemps 2002	Total
***Apodemus* spp.**	59	76	82	76	**293**
Clethrionomys glareolus	**26**	**15**	**45**	**33**	**119**
Microtus agrestis	16	2	12	6	**36**
Micromys minutus	9	1	3	0	**13**
Musaraignes	0	0	14	0	**14**
Total	**110**	**94**	**156**	**115**	**475**
Nombre de lignes	32	30	32	32	**126**
Nombre de nuits-pièges*	**3264**	**3060**	**3264**	**3264**	**12852**

** le nombre de nuits-pièges par session de deux semaines s'obtient en multipliant le nombre de pièges par lignes (34) par le nombre de lignes posées par semaine (2 x 16 ou 15), puis par le nombre de nuits pendant lesquelles ces lignes sont posées (3 nuits par semaine).*

Nous avons capturés 16 mulots et 15 campagnols roussâtres dans les pièges UGGLAN posés au printemps 2002 (6 quadrats de 16 pièges pendant 3 nuits la première semaine puis 4 quadrat de 16 pièges pendant 3 nuits la deuxième semaine, ce qui correspond à 480 nuits-pièges). Nous ne retrouvons donc pas la dissymétrie des espèces dans les pièges UGGLAN, par rapport aux pièges INRA. Il est remarquable, en outre, que tous les campagnols roussâtres des pièges UGGLAN ont été pris au cours de la première semaine très pluvieuse.

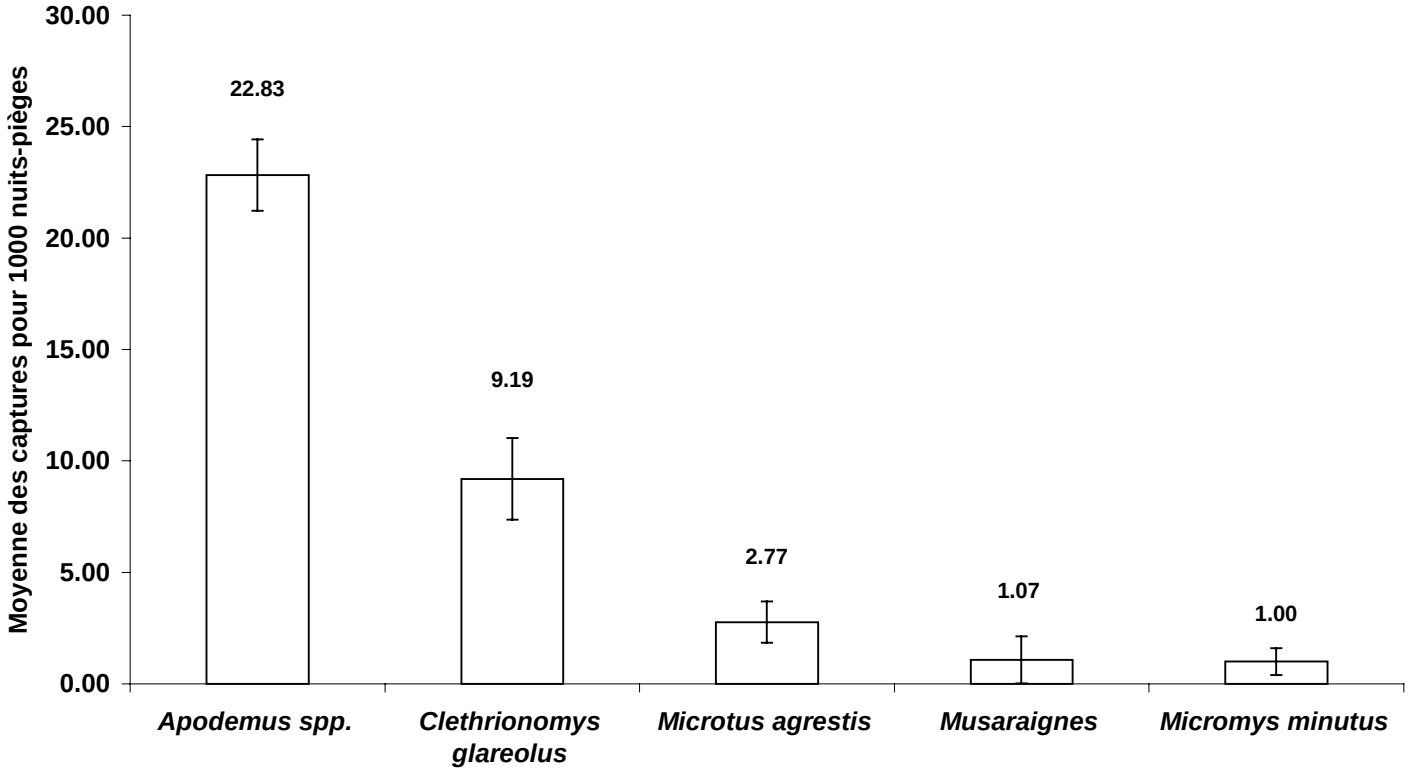


Figure 40- Moyenne et erreur-type du nombre de captures des différentes espèces pour 1000 nuits-pièges (pièges INRA).

II.1.1- Variations saisonnières du Campagnol roussâtre

Le nombre de captures de campagnols roussâtres, au cours de quatre sessions de piégeage, a été significativement différent compte tenu du nombre de lignes par session (p = 0,0025) (tab. XII). L'automne 2001 a rassemblé le plus de captures, viennent ensuite l'automne 2000, le printemps 2002 puis le printemps 2001. Ainsi, le nombre de captures a été significativement plus élevé en automne qu'au printemps pour les deux années (p = 0,0042) (tab. XII). Entre les deux automnes successifs, il y a eu augmentation du nombre de capture, accroissement retrouvé lors des piégeages des deux printemps (p = 0,016) (tab. XII).

II.1.2- Répartition des captures dans les différents milieux en fonction des saisons

L'ensemble des captures de campagnols roussâtres a été effectué dans quatre des sept milieux identifiés : la futaie broussailleuse et sa lisière en milieu ouvert, les broussailles et leurs lisières en milieu ouvert. Aucune capture n'a été faite en prairie. Une seule capture, que

nous pouvons qualifier de fortuite, a été faite en futaie ouverte. Le Campagnol roussâtre semble donc inféodé aux milieux fermés ou semi-fermés. Dans la suite de l'analyse, seuls ont été pris en compte ces quatre milieux où des captures sont régulièrement survenues.

Le nombre de captures par milieu et par saison figure dans le tableau XI. Nous notons toujours que ce nombre est relativement faible, variant de 1 à 15. Pour un même milieu, il y a parfois beaucoup de captures sur une seule ligne mais aucune sur les autres lignes de ce même milieu (annexe I).

Hormis en lisière de futaie broussailleuse, il y a un effet saison sur le nombre de capture dans les milieux considérés en proportion du nombre de lignes. Seul le nombre de captures en lisière de futaie broussailleuse demeure relativement stable d'une session de piégeage à l'autre. De l'automne au printemps de l'année suivante, le nombre de captures de Campagnol roussâtre diminue en broussailles et reste relativement stable en lisière de futaie broussailleuse, que ce soit de 2000 à 2001 ou de 2001 à 2002 (tab. XI). En revanche, en lisière de broussailles et en futaie broussailleuse, il reste stable de 2000 à 2001 et diminue de 2001 à 2002 (tab. XI).

Sur l'ensemble des quatre saisons de piégeage, les broussailles semblent être le milieu où il y a eu le plus de captures et la futaie broussailleuse, le moins de captures de Campagnol roussâtre, en proportion du nombre de lignes par milieu (tab. XI). Mais cette différence du nombre de captures entre les différents milieux n'est pas statistiquement significative ($p = 0,109$). Aucun milieu ne se distingue donc franchement par son nombre de captures de campagnols roussâtres.

Cependant, nous pouvons nous interroger si cette absence de significativité ne peut pas provenir de variations saisonnières du nombre de captures dans les différents milieux qui sont annulés par la sommation des saisons (tab. XI), autrement dit, est-ce qu'il existe une distribution différente des captures dans les milieux d'une saison à l'autre. Ainsi, cette distribution du nombre de captures dans les quatre milieux identifiés a varié d'une saison à l'autre, en proportion du nombre de lignes par milieu (tab. XI) :

- elle a été significativement hétérogène au cours de l'automne 2000 ($p < 10^{-4}$),

Tableau XI- Nombre de captures de campagnols roussâtres et nombre de lignes de pièges INRA posées par milieux et par saison.

	AUTOMNE 2000		PRINTEMPS 2001		AUTOMNE 2001		PRINTEMPS 2002		TOTAL	
	Nombre de campagnols roussâtres	Nombre de lignes	Nombre de campagnols roussâtres	Nombre de lignes	Nombre de campagnols roussâtres	Nombre de lignes	Nombre de campagnols roussâtres	Nombre de lignes	Nombre de campagnols roussâtres	Nombre de lignes
Broussailles	13	3	4	4	7	3	12	8	**36**	**18**
Futaie broussailleuse	2	5	2	4	12	5	8	8	**24**	**22**
Futaie ouverte	0	1	0	2	1	3	0	4	**1**	**10**
Milieu ouvert	0	10	0	8	0	8	0	4	**0**	**30**
Lisière broussailles / milieu ouvert	4	5	3	4	15	4	1	4	**23**	**17**
Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	7	5	6	6	10	6	12	4	**35**	**21**
Lisière futaie ouverte / milieu ouvert	0	3	0	2	0	3	0	0	**0**	**8**
Total	**26**	**32**	**15**	**30**	**45**	**32**	**33**	**32**	**119**	**126**

- au cours du printemps 2001, aucun milieu ne s'est distingué significativement par son nombre de captures de campagnols roussâtres (p = 0,87), comme pour l'automne 2001 (p = 0,23),
- elle a été significativement hétérogène au cours du printemps 2002 (p = 0,007).

En analysant l'évolution du nombre de captures dans chacun des milieux au fil des saisons, en proportion du nombre de lignes posées à chaque saison, le nombre de captures :

- a varié significativement en broussailles (p = 0,01), en futaie broussailleuse (p = 0,01) et en lisière de broussailles ($p < 10^{-4}$),
- n'a pas été significativement différent en lisière de futaie broussailleuse (p = 0,11).

II.1.3- Estimation de la densité de population

Il est possible d'estimer la densité de campagnol roussâtre par milieu et par saison à partir du piégeage en ligne, en multipliant le nombre moyen de captures par ligne (tab. XII) par un coefficient de ligne moyen, ici de 2,5. Cette valeur a été retenue en accord, avec les données de la littérature (Leman, 1983 ; Bonnin, 1985 ; Stahl, 1986) et pour lesquelles ses conditions de définition sont très proches des conditions rencontrées dans les Ardennes (fig. 41).

Tableau XII- Nombre moyen de captures de campagnols roussâtres par ligne et variabilité dans chaque milieu et par saison.

	AUTOMNE 2000		PRINTEMPS 2001		AUTOMNE 2001		PRINTEMPS 2002	
	Nombre moyen	Erreur-type	Nombre moyen	Erreur-type	Nombre moyen	Erreur-type	Nombre moyen	Erreur-type
Broussailles	**4,33**	2,64	**1**	0,40	**2,33**	0,38	**1,5**	0,35
Futaie broussailleuse	**0,40**	0,21	**0,50**	0,28	**2,40**	1,06	**1**	0,29
Lisière de broussailles	**0,8**	0,51	**0,75**	0,74	**3,75**	1,62	**0,40**	0,38
Lisière futaie broussailleuse	**1,40**	0,76	**1**	0,21	**1,67**	0,25	**2.40**	1,20

La densité estimée de campagnol roussâtre sur le parc de Belval est variable selon les milieux et les saisons : depuis 1 campagnol / ha en futaie broussailleuse à l'automne 2000 et en lisière broussailleuse au printemps 2002 à 11 campagnols / ha dans les broussailles en automne 2000 (fig. 41). La grande fluctuation pour toutes ces valeurs est due à l'hétérogénéité du nombre de capture de chaque ligne à l'intérieur de chaque milieu (fig. 41).

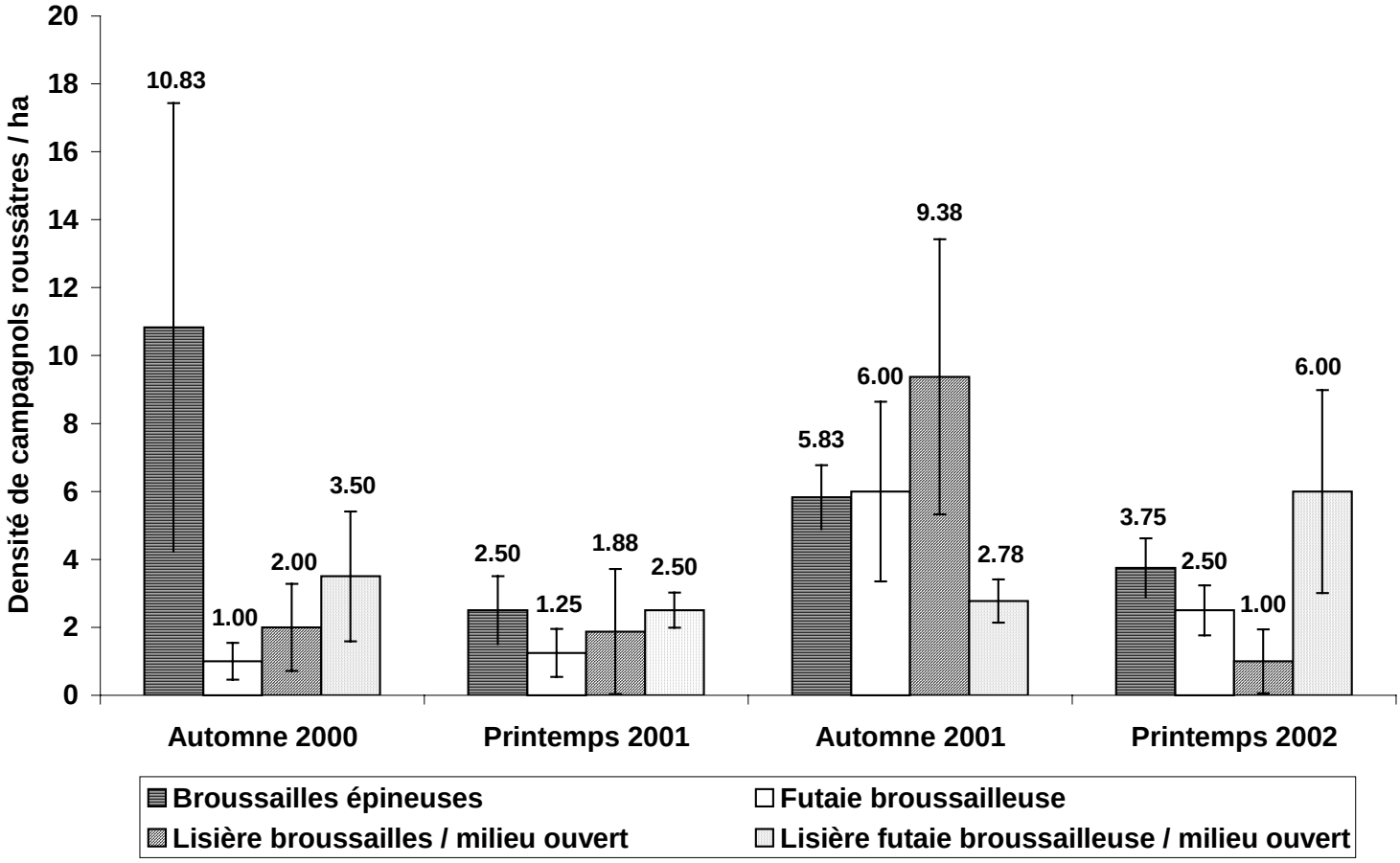


Figure 41- Densité de campagnols roussâtres / ha et erreur-type dans chaque milieu et par saison.

En conclusion, le Campagnol roussâtre nous apparaît donc fortement inféodé à une fermeture forte du milieu. Nous n'avons pas pu mettre en évidence, au sein des différents milieux fermés identifiés (broussailles et leurs lisières, futaie broussailleuse et sa lisière), de préférence particulière du Campagnol roussâtre pour l'un ou l'autre. Il apparaît néanmoins certain qu'il ne se rencontre ni en prairie ni en futaie ouverte dans le parc de Belval.

II.1.4- *Sex-ratio*

La *sex-ratio* globale (1,14) des campagnols roussâtres piégés est en faveur des mâles dans les pièges INRA (tab. XIII). A l'exception du printemps 2002 pour lequel elle a été de 2,1 (tendance que nous avons retrouvée dans les pièges UGGLAN lors de la même session où il a été de trois mâles pour deux femelles), la *sex-ratio* est proche de 1. Un équilibre de la répartition des sexes lors des captures est donc apparu. Cependant, nous pouvons noter que la *sex-ratio* s'inverse au cours de l'hiver et de l'été (tab. XIII).

Tableau XIII- *Sex-ratio* mâle/femelle par saison.

	Global	**Automne 2000**	**Printemps 2001**	**Automne 2001**	**Printemps 2002**
Sex-ratio	**1,14**	0,83	1,17	0,95	2,10

II.1.5- Amplitude des déplacements

Les 31 captures de rongeurs réalisées dans les pièges UGGLAN se sont inégalement réparties dans les six quadrats. En effet, 23 rongeurs ont été pris dans un seul quadrat et les huit autres dans deux quadrats seulement. Les piégeages, qui se prolongeaient trois nuits durant, ont permis la recaptures de deux animaux marqués : un campagnol roussâtre a été recapturé, d'abord, dans le même piège que la veille puis, le lendemain, dans un piège situé à 15 mètres de sa première capture. Un autre campagnol roussâtre a été repris dans le même piège que la veille. Aussi, les déplacements de ces deux animaux peuvent donc être évalués à 0, 15 et 0 mètres. La *m*(DRS) serait alors estimée à cinq mètres avec seulement trois recaptures. Cette valeur est très inférieure aux données bibliographiques qui varient de 11 à 15 m (Wiedfeld, 1971 ; Leman, 1983). Avec nos données, la surface effectivement piégée est de $(60+5)^2/10000 = 0,4225$ ha par quadrat. Sur un seul quadrat se sont produits des captures successives pendant les trois jours : avec $C_1=8$ et $C_2=1$, nous obtenons donc P = 9,14. Cela donne une estimation de la densité dans les broussailles de ce quadrat, au printemps 2002 de 21,63 campagnols à l'hectare, valeur qui est largement supérieure aux densités trouvées dans les pièges INRA.

II.2- Occupation de l'espace par les carnivores

II.2.1- Animaux capturés

Les renseignements concernant les captures se trouvent répertoriés dans le tableau XIV.

Entre fin novembre 2001 et fin avril 2002, les 29 boites à fauves ont été tendues durant 77 jours consécutifs (du 6 octobre 2001 au 21 décembre 2001) puis durant 28 jours consécutifs (du 3 janvier 2002 au 26 avril 2002), tandis que les 12 collets et les 4 placettes à Belisles ont été tendus deux fois durant 12 jours (du 26 novembre au 7 décembre 2001) puis durant 28 jours (du 21 janvier au 17 février 2002). Huit renards, trois martres, un blaireau, un putois, quatre chats forestiers et deux chats domestiques ont été capturés.

Les captures des renards se sont étendues de la fin novembre à la mi-février avec, dans deux cas, deux captures le même jour. Une renarde « Merise » a été capturée pour la seconde fois 10 mois après sa première capture.

Les captures de martres sont irrégulières : une seule au mois de décembre et deux successivement dans la première quinzaine d'avril, soit à la même période que la capture du putois.

Les deux chats domestiques ont été pris début mars et le blaireau au début du mois de février. Les captures de chats forestier se sont produites au début de l'année 2002, de la mi-janvier à la mi-février. Un chat forestier femelle « Léa » a été reprise le 23 janvier 2002 à environ 1500 m du lieu de sa première capture.

Les martres, putois et chats ont tous été capturés dans des boites à fauves, tandis que les captures de renards ont été réalisées avec ce type de boite, des collets et des Belisles sur piège à trace.

La *sex-ratio* des captures a été de trois mâles pour cinq femelles pour les renards, de 50/50 pour les chats forestiers et de deux mâles pour une femelle pour les martres. Le putois et le blaireau capturés étaient des mâles et les deux chats domestiques, des femelles. Deux femelles renards, un mâle renard et un mâle putois étaient des adultes âgés. Un mâle et une

Tableau XIV- Captures de carnivores effectuées dans le parc de Belval de novembre 2001 à avril 2002.

Espèce	Nom	Date de capture	Type de piège	Lieu de capture	Sexe	Age [1]	Poids	Collier émetteur
Vulpes vulpes	**Merise**	27/11/01	collet	Broussailles	Femelle	vieil adulte	7 kg	oui
	Théo	30/11/01	collet	Prairie	Mâle	adulte	8,4 kg	oui
	Plumeau	23/01/02	boite à fauves	Futaie ouverte	Femelle	vieil adulte	4 kg	oui
	X	23/01/02	serre-cou	Futaie ouverte	Femelle	vieil adulte	X	oui
	Juliette	06/02/02	collet	Futaie broussailleuse	Femelle	jeune adulte	6 kg	oui
	Rox	06/02/02	Belisles	Futaie ouverte	Mâle	adulte	X	oui
	Gaspard	11/02/02	collet	Futaie broussailleuse	Mâle	jeune adulte	9 kg	oui
	Patoune	13/02/02	collet	Futaie ouverte	Femelle	adulte	6 kg	oui
Meles meles	**Ernest**	07/02/02	collet	Futaie broussailleuse	Mâle	adulte	13 kg	oui
Martes martes	**Duke**	17/12/01	boite à fauve	Futaie ouverte	Mâle	adulte	1,25 kg	non
	Colette	05/04/02	boite à fauve	Futaie ouverte	Femelle	adulte	1,5 kg	non
	Charles	11/04/02	boite à fauve	Futaie broussailleuse	Mâle	adulte	2,2 kg	non
Felis silvestris	**Suzie**	11/01/02	boite à fauve	Prairie	Femelle	adulte	4 kg	non
	Léa	15/01/02 [2]	boite à fauve	Broussailles	Femelle	adulte	4 kg	non
	Youki	22/01/02	boite à fauve	Broussailles	Mâle	adulte	4,5 kg	non
	Poum	13/02/02	boite à fauve	Futaie broussailleuse	Mâle	adulte	3,5 kg	non
Felis catus	**Miskout**	14/03/02	boite à fauve	Grange	Femelle	adulte	2,5 kg	non
	Salomé	15/03/02	boite à fauve	Grange	Femelle	adulte	2,5 kg	non
Mustela putorius	**Arthur**	14/04/02	boite à fauve	Futaie ouverte	Mâle	vieil adulte	2,2	non

[1] à partir de l'examen de la coloration et de l'usure des dents

[2] recapturée le 23/01/02

femelle renards étaient de jeunes adultes. Les autres renards (deux mâles et une femelle), un blaireau mâle et l'ensemble des martres et chats étaient des adultes.

Le poids des renards capturés a varié de 4 kg à 9 kg. Les mâles étaient en moyenne plus lourds que les femelles : 8,7 kg ± 0,42 contre 5,75 kg ± 1,26. Les martres capturées pesaient entre 1,25 kg et 2,2 kg. Les chats forestiers pesaient en moyenne 4 kg ± 0,41. Les femelles de Chat forestier capturées pesaient 4 kg contre 2,5 kg pour les chattes domestiques. Le putois et le blaireau pesaient respectivement 2,2 kg et 13 kg.

Parmi les 18 animaux capturés, 10 ont été équipés de colliers-émetteurs et suivis par radiopistage. Les chats et le putois n'ont pas été équipés mais relâchés après une prise de sang et l'insertion d'un transpondeur.

II.2.2- Radiopistage

- nombre d'animaux suivis

En plus des localisations effectuées sur les animaux équipés d'un collier-émetteur durant la présente étude, nous avons bénéficié des données de pistage de sept renards suivis depuis l'été 2001 (Henry, *comm. pers*.) : Anne, Armelle, Jackie, Gwen, Maëlle, Marcel et Merise (fig. 42).

Pour une évaluation fiable de l'aire d'activité, 60 localisations sont nécessaires (Henry, *comm. pers*.). Ce nombre est atteint (fig. 42) :

- les renards Anne, Armelle, Gwen, Maëlle et Merise en été-automne 2001,
- les renards Gwen, Merise et Théo.

Cinq renards (Armelle, Maëlle, Jackie, Marcel, Plumeau, Patoune) et deux martres (Charles et Duke) ont été retrouvés morts au cours de la période du suivi. Pour deux renardes (Armelle et Jackie), l'émission du signal a été perdue soit que l'animal n'avait pas encore de territoire propre et a migré, soit que la pile du collier était usée.

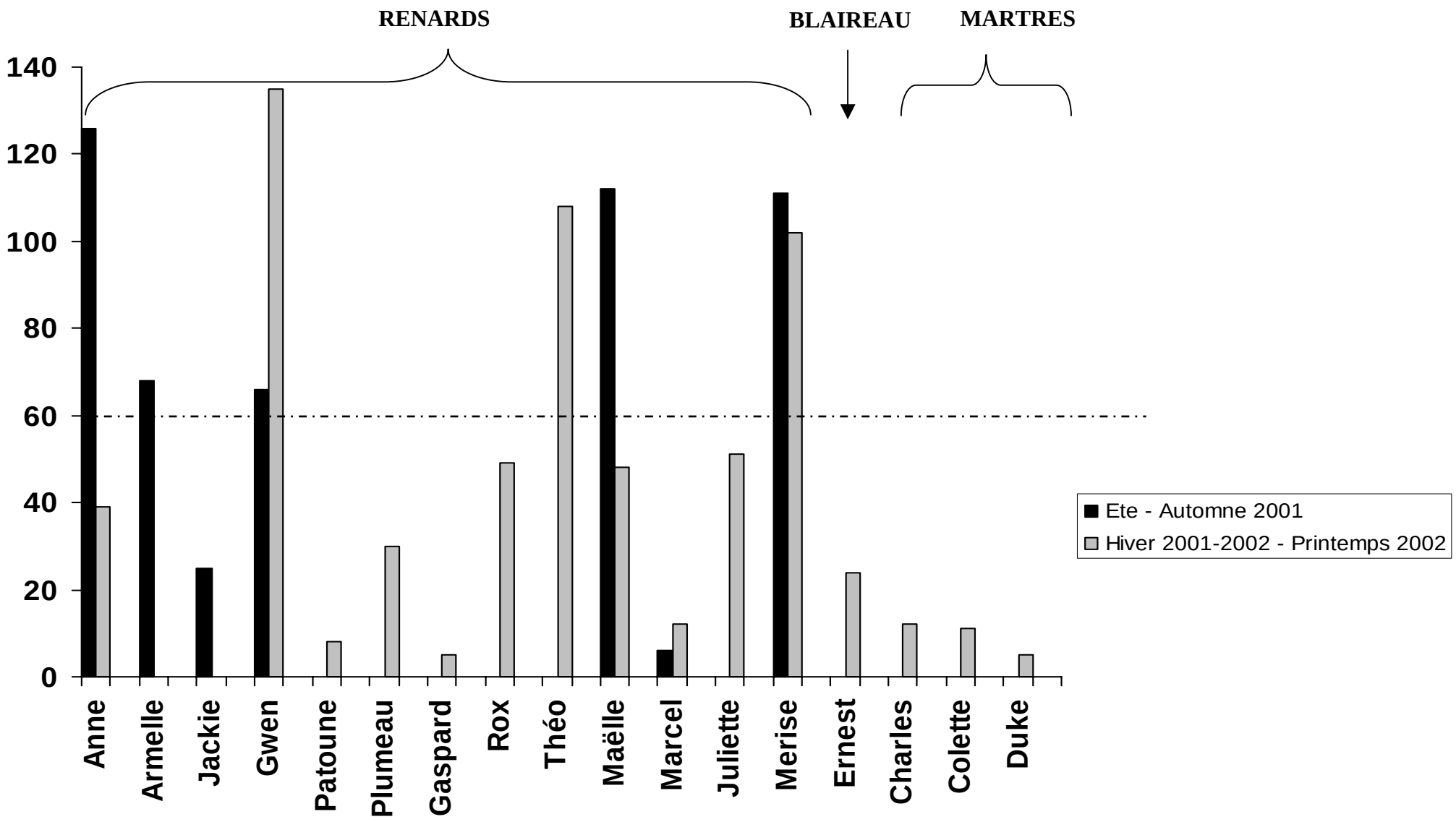


Figure 42 - Nombre de localisations par semestre et par animal dans le parc de Belval.

- superficie des aires saisonnières d'activité

Les aires d'activité des six renards en fonction des saisons (de l'été 2001 au printemps 2002) ont été calculées avec la méthode Kernel 95 % (fig. 43). Les superficies respectives ont varié de 40 ha pour Gwen au cours de l'hiver-printemps 2002, à 360 ha pour Maëlle pendant le semestre été-automne 2001. Quatre des cinq renardes : Anne, Armelle, Gwen, Merise, ont occupé une aire saisonnière d'activité inférieure à 100 ha (fig. 43).

Pour Merise et Gwen, suivies sur deux semestres, cette superficie est demeurée relativement stable puisque leur coefficient de variation a été respectivement de 37% et 30%.

Le seul renard mâle suivi, Théo, a occupé une aire hivernale d'activité de 181 ha.

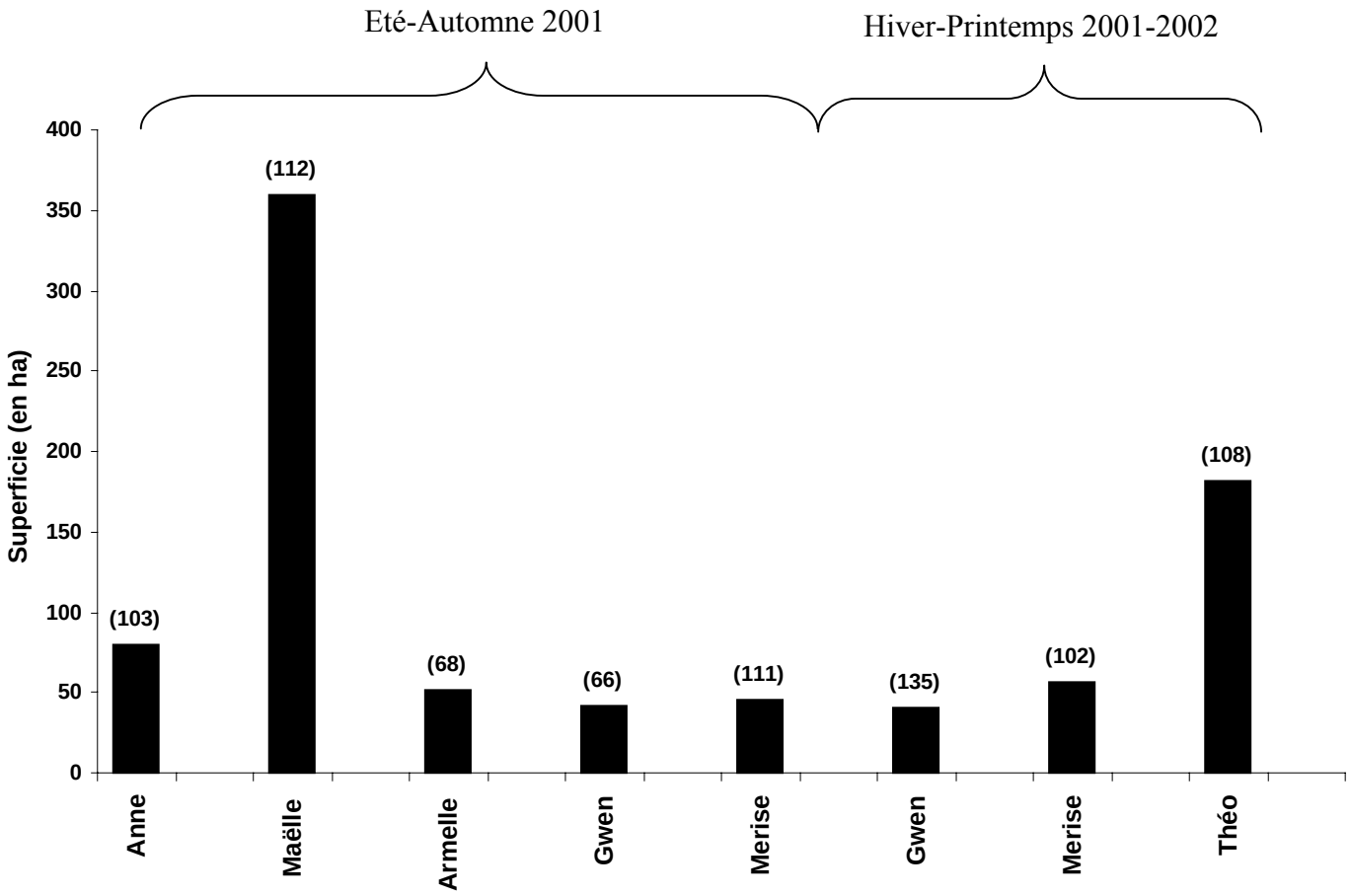


Figure 43- Superficie en ha des aires saisonnières d'activité des renards suivis dans le parc de Belval.
Entre parenthèses figure le nombre total de localisations effectuées pendant un semestre.

- Fréquentation du parc de Belval

Bien que tous les renards suivis aient été capturés et relâchés à l'intérieur du parc de Belval, la proportion des localisations effectuées pour chacun à l'intérieur du parc de Belval a varié de 30 % (Maëlle) à 100 % (Gwen).

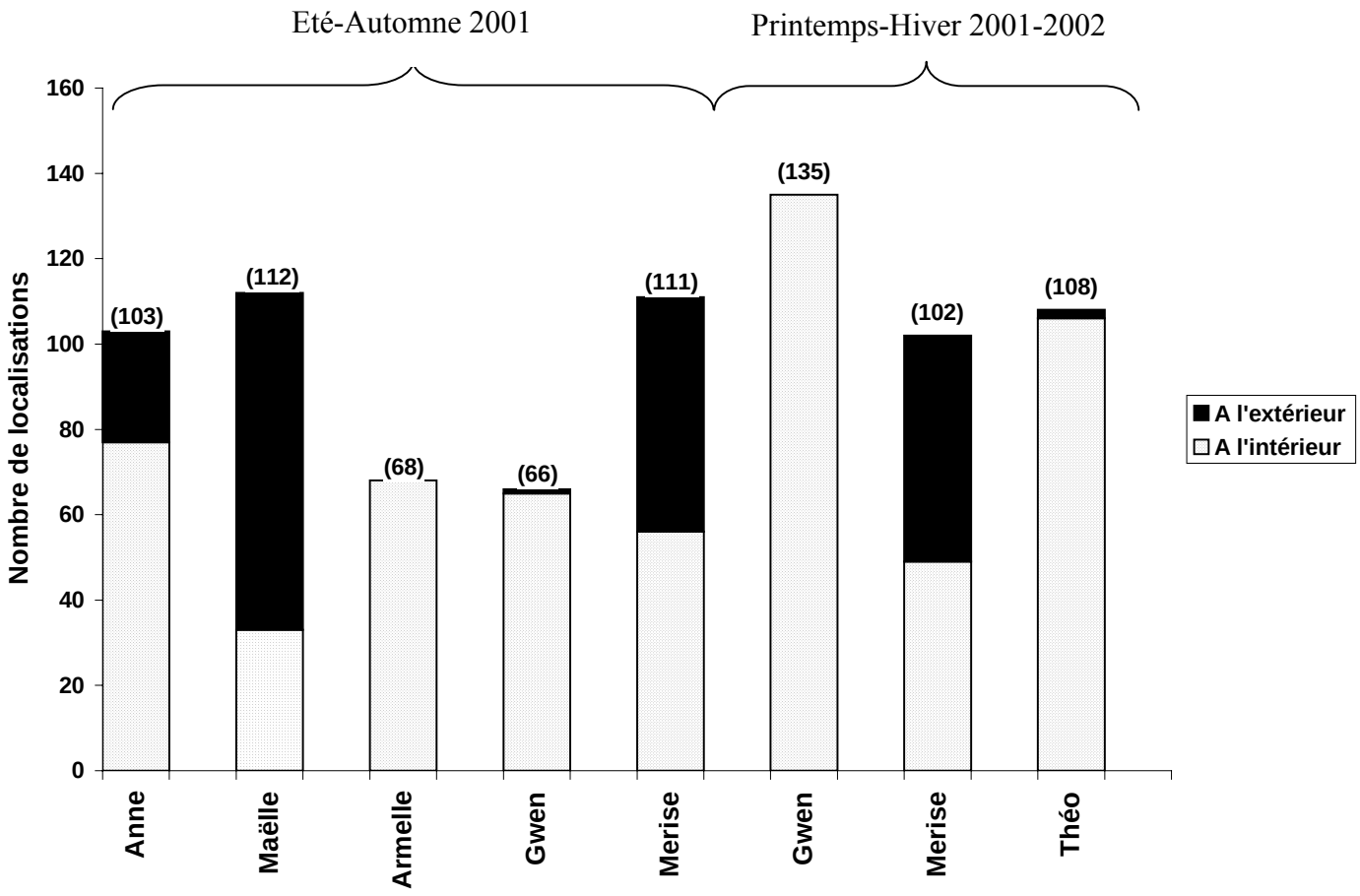


Figure 44- Répartition des localisations des renards à l'intérieur et à l'extérieur du parc de Belval.
Entre parenthèses figure le nombre total de localisations effectuées pendant un semestre.

II.2.3- Fréquentation des zones à *C. glareolus*

Les milieux retenus pour l'analyse sont issus des résultats de piégeage des rongeurs afin d'estimer la fréquentation des renards des milieux à Campagnol roussâtre et donc l'exposition potentielle au virus Puumala. La catégorie « autres milieux » regroupe la futaie ouverte et les prairies. Les broussailles et la futaie broussailleuse sont confondues avec leurs lisières. Les

données de radiopistage sont regroupées par semestre (été et automne, hiver et printemps) et ne concernent que les localisations à l'intérieur du parc.

Au cours de l'été-automne 2001, la répartition des localisations, effectuées sur l'ensemble des cinq renards, de jour (période de repos) et de nuit (période d'activité) n'a pas différé significativement (p = 0,78) (tab. XV). En revanche, la répartitions de ces localisations a différé significativement de la disponibilité des milieux. Les broussailles ont été plus fréquentées que leur superficie ne le laissait prévoir. La futaie broussailleuse a été fréquentée de façon opportuniste, c'est à dire en fonction de son importance sur le terrain. Les autres milieux, c'est à dire ceux où le Campagnol roussâtre n'est que très rarement voire jamais capturé, ont été évités (tab. XV).

Tableau XV- Disponibilité des milieux et utilisation de l'espace par les différents renards au cours de l'été-automne 2001.

La disponibilité des différents milieux est basée sur les 600 ha du parc et l'utilisation de l'espace est évaluée selon la somme du nombre de radiolocalisations en période de repos des renards (n=131) et en période d'activité (n=145) des renards Gwen, Merise, Anne et Armelle. Les nombres donnés sont des pourcentages.

		Utilisation de l'habitat	
Type de milieux	**Disponibilité**	**Période de repos**	**Période d'activité**
Broussailles	4	23*	20*
Futaie broussailleuse	31	30	31
Autres milieux	65	47*	49*

* habitats utilisés significativement plus ou moins que cela n'était attendu ($p < 0,05$ après l'ajustement de Bonferroni)

Au cours de l'hiver-printemps 2001-02, la répartition des localisations effectuées de jour et de nuit sur l'ensemble des trois renards suivis a différé significativement ($p = < 10^{-4}$). Pour les deux périodes, la répartition des localisations a différé significativement de la disponibilité des milieux ($p < 10^{-4}$ en période de repos (jour), p = 0,005 en période d'activité (nuit)) (tab. XVI). Néanmoins, pour ces deux périodes, la broussaille a été significativement plus fréquentée que ne le laissait prévoir sa superficie et la futaie broussailleuse, fréquentée de façon opportuniste. Les autres milieux (futaie ouverte et prairies) sont fréquentées plus assidûment en période d'activité mais, cependant, toujours à un niveau moindre que ne le laisserait supposer leur disponibilité dans le parc (tab. XVI).

Tableau XVI- Disponibilité des milieux et utilisation de l'espace par les différents renards au cours de l'hiver-printemps 2001-02.

La disponibilité des différents milieux est basée sur les 600 ha du parc et l'utilisation de l'espace est évaluée selon la somme du nombre de radiolocalisations en période de repos des renards (n=115) et en période d'activité (n=175) des renards Gwen, Merise et Théo. Les nombres donnés sont des pourcentages.

		Utilisation de l'habitat	
Type de milieux	**Disponibilité**	**Période de repos**	**Période d'activité**
Broussailles	4	37*	13*
Futaie broussailleuse	31	25	33
Autres milieux	65	38*	54*

* habitats utilisés significativement plus ou moins que cela n'était attendu ($p < 0,05$ après l'ajustement de Bonferroni)

II.2.4- Consommation de Campagnol roussâtre par le Chat forestier

Dix fèces de Chat forestier ont été collectées de janvier 2002 à mars 2002 lors de cinq journées non consécutives (tab. XVII). Une selle a été écartée au moment de l'analyse car son identification était incertaine. Deux fèces ont été ramassées en milieu ouvert et une seule en futaie broussailleuse. Les six autres ont été récoltées en broussailles (tab. XVII).

Leur analyse nous a révélé la présence de poils et de dents de Campagnol roussâtre, identifiés avec certitude dans cinq laissées. Des poils et des dents n'ont pas pu être identifié avec certitude comme appartenant au *C. glareolus* dans deux laissées. Dans les deux dernières fèces, il n'a pas été retrouvé d'éléments attribuables au rongeur recherché (tab. XVII). Bien que restreinte et non quantitative, cette analyse montre que le Chat forestier fréquente des milieux à Campagnol roussâtre.

Tableau XVII- Dates de collecte des selles de Chat forestier.

Fèces	Date de collecte	Lieu de collecte	Présence de poils de Campagnol roussâtre	Présence de dents de Campagnol roussâtre
1	31/01/02	Milieu ouvert	Non	Non
2	31/01/02	Milieu ouvert	Oui	Oui
3	04/02/02	Futaie broussailleuse	Oui	Oui
4	05/02/02	Broussailles	Oui	Oui
5	18/03/02	Broussailles	?	?
6	18/03/02	Broussailles	Non	Non
7	18/03/02	Broussailles	Oui	Oui
8	25/03/02	Broussailles	?	?
9	25/03/02	Broussailles	Oui	Oui

II.3- Prévalence de l'infection par l'Hantavirus Puumala des campagnols roussâtres dans le parc de Belval

II.3.1- Taux d'infection

Sur un total de 119 campagnols roussâtres capturés au cours des quatre sessions de piégeage dans les pièges INRA, 11 ont présenté des anticorps anti-Puumala soit 9,24%. Aucun des 15 campagnols roussâtres des pièges UGGLAN n'a été positif. Le taux d'infection a été très variable d'une saison à l'autre avec les minima au cours des deux automnes et des maxima lors des deux printemps. Au cours des quatre sessions, la prévalence la plus forte (printemps 2001) succède immédiatement à la prévalence la plus faible (automne 2000) avec une multiplication par sept du nombre de campagnols infectés alors que c'est à cette saison qu'il y a eu le moins de campagnols roussâtres capturés (tab. XVIII).

Tableau XVIII- Présence de l'antigène Puumala chez les campagnols capturés dans le parc de Belval de l'automne 2000 au printemps 2002.

Saison	Nombre de campagnols positifs	Pourcentage de positifs (Intervalle de confiance à 5%)*
Automne 2000	**1/26**	**3,84%** (0,1-13,23)
Printemps 2001	**4/15**	**26,67%** (7,79-55,10)
Automne 2001	**3/45**	**6,67%** (1,4-18,45)
Printemps 2002	**3/33**	**9,1%** (2,32-25,7)

**d'après Scherrer, 1984*

II.3.2- Caractéristiques des campagnols séropositifs

Les caractéristiques des campagnols séropositifs sont rapportées dans le tableau XIX.

Les piégeages des sessions d'automne ne se sont pas déroulés au cours des mêmes semaines, mais à 15 jours d'intervalle.

Un campagnol a été capturé en lisière de futaie ouverte à l'automne 2001. Les dix autres ont été piégés en milieu fermé : quatre en lisière de broussailles, deux en broussailles, trois en futaie broussailleuse et un en lisière de futaie broussailleuse.

Les captures de campagnols positifs sont concentrées sur quelques lignes. Une ligne (ligne 60) a piégé trois campagnols positifs au cours de la même session. Des lignes posées dans les mêmes milieux au cours des saisons ont régulièrement capturé des campagnols positifs (lignes 60 et 125, lignes 74 et 110).

Il faut noter que les quatre lignes ont été posées à proximité soit d'un cours d'eau, soit d'un étang (fig. 45).

La *sex-ratio* des animaux positifs a la Fièvre hémorragique avec syndrome rénal a été de 6 mâles pour cinq femelles.

Parmi les six mâles capturés, cinq (trois au printemps, deux en automne) étaient sexuellement mûrs avec des glandes séminales développées. Le seul immature a été capturé en automne 2000. Il était relativement léger en regard de ces congénères, à l'exception d'un, de même poids, capturé à l'automne 2001. Une femelle positive était gestante de quatre fœtus au moment de l'autopsie au printemps 2001.

Tableau. XIX- Caractéristiques des campagnols roussâtres séropositifs à la Fièvre hémorragique avec syndrome rénal piégés d'automne 2000 au printemps 2002 dans le parc de Belval.

Session	Date	Milieu	N° de ligne	N° piège	Sexe	Remarques
Automne 2000	26/10/00	Lisière de broussailles	**12**	**6**	Mâle	
Printemps 2001	27/03/01	Broussailles	**55**	**3**	Mâle	Vésicules séminales développées
	28/03/01	Lisière de broussailles	**60**	**2**	Femelle	
	29/03/01	Lisière de broussailles	**60**	**9**	Femelle	4 fœtus
	29/03/01	Lisière de broussailles	**60**	**2**	Femelle	
Automne 2001	03/10/01	Lisière de futaie broussailleuse	**66**	**34**	Femelle	
	04/10/01	Futaie broussailleuse	**74**	**18**	Mâle	Vésicules séminales développées
	11/10/01	Lisière de futaie ouverte	**92**	**29**	Mâle	Vésicules séminales développées
Printemps 2002	20/03/02	Futaie broussailleuse	**110**	**24**	Femelle	
	26/03/02	Futaie broussailleuse	**126**	**25**	Mâle	Vésicules séminales développées
	27/03/02	Broussailles	**125**	**26**	Mâle	Vésicules séminales développées

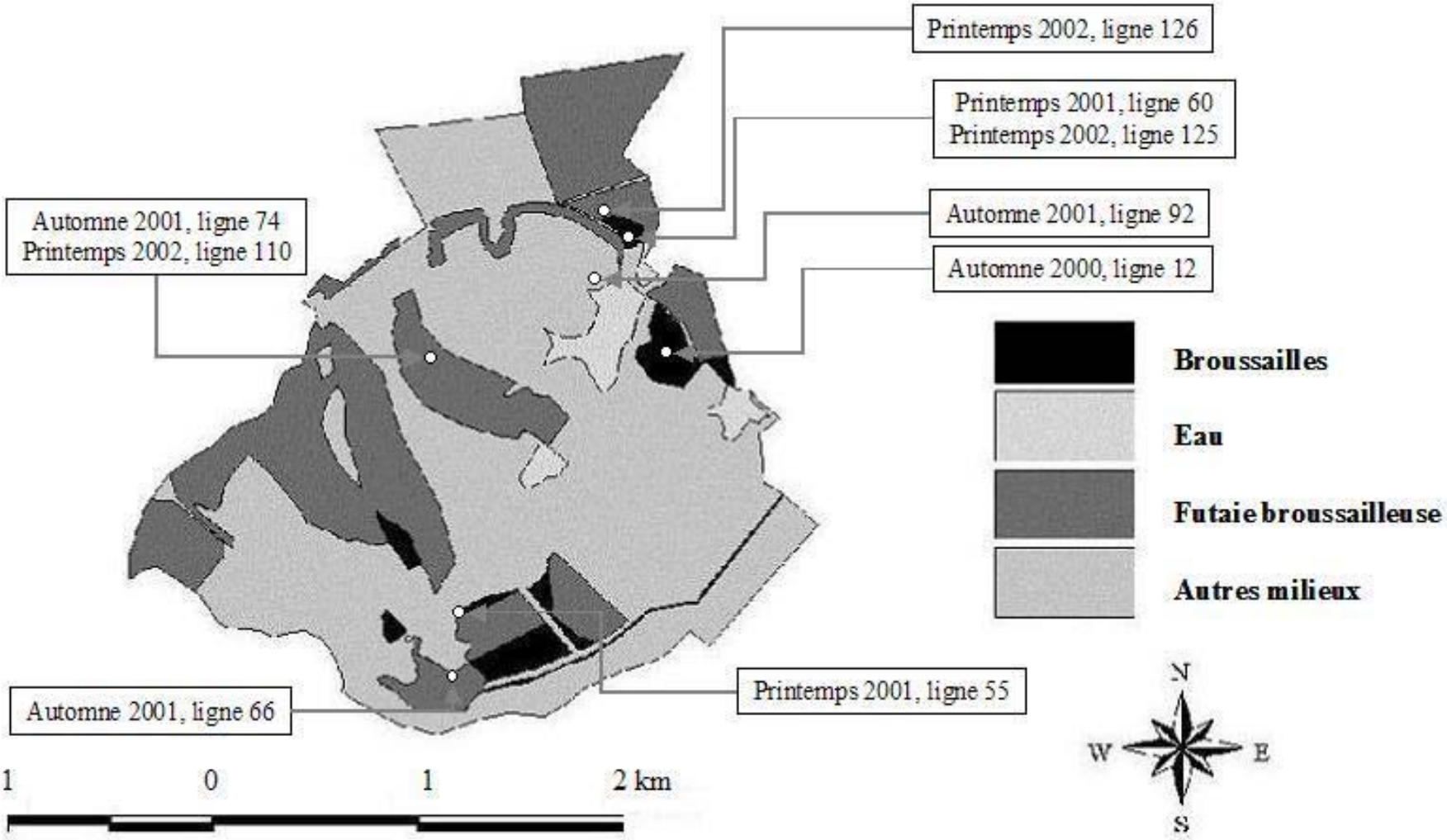


Figure 45- Répartition des campagnols roussâtres positifs à la FHSR dans le Parc de Belval de l'automne 2000 au printemps 2002.

II.4- Séroconversion des carnivores

Les 18 prélèvements se répartissent en six espèces : quatre chats forestiers *(Felis silvestris)*, deux chats domestiques *(Felis catus)*, deux martres des pins *(Martes martes)*, un blaireau *(Meles meles)*, un putois *(Mustela putorius)* et huit renards roux *(Vulpes vulpes)* (tab. XX).

Quelque soit le test employé, aucun prélèvement ne s'est révélé positif à l'exception d'une chatte domestique, « Salomé », dont la séropositivité obtenue avec la protéine recombinante est douteuse car elle n'a pas été confirmée par l'immunofluorescence indirecte (tab. XX).

Tableau XX- Résultats des analyses sérologiques des carnivores capturés dans le parc de Belval de l'automne 2001 au printemps 2002.
(IFI Chien : immunofluorescence avec de l'anti-sérum anti-chien, PRN+ : protéine recombinante, Htn : antigènes Hantaan, Pum. Réf. : souche d'antigènes Puumala de référence)

Espèce	Nom	IFI Chien	PRN+	Htn	Pum Réf
Felis silvestris	Suzie	-	-	-	-
	Léa	-	-	-	-
	Youki	-	-	-	-
	Poum	-	-	-	-
Felis catus	Miskout	-	-	-	-
	Salomé	-	**0,778**	-	-
Martes martes	Colette	-	-	-	-
	Charles	-	-	-	-
Meles meles	Ernest	-	-	-	-
Mustela putorius	Arthur	-	-	-	-
Vulpes vulpes	Merise	-	-	-	-
	Théo	-	-	-	-
	Plumeau	-	-	-	-
	X	-	-	-	-
	Rox	-	-	-	-
	Juliette	-	-	-	-
	Gaspard	-	-	-	-
	Patoune	-	-	-	-

III- DISCUSSION ET CONCLUSION

Le nombre total de captures de campagnols roussâtres (de 119 captures réparties sur quatre sessions de piégeage) est relativement faible, compte tenu de l'effort de piégeage important qui a été de 12852 nuits-pièges. Nous pouvons avancer à ce fait diverses remarques pour expliquer les faibles densités trouvées et leurs variations. La première, d'ordre pratique, repose sur le fait que les trois premières sessions de piégeage n'étaient pas concentrées exclusivement vers la capture du Campagnol roussâtre mais elles ont cherché à évaluer les populations de diverses espèces de rongeurs. Aussi, des lignes ont été posées dans des milieux comme les prairies où le Campagnol roussâtre est réputé absent ou extrêmement rare (Giraudoux, 1991). La seconde remarque est relative au nombre important de captures de mulots (*Apodemus* spp.) à chaque session. Il s'est peut-être instauré une compétition, directe ou indirecte, à l'entrée des pièges ce qui a pu limité l'accès aux pièges du Campagnol roussâtre soit parce que ce rongeur est réellement en moindre densité dans le parc de Belval, soit parce que le Mulot, plus gros et plus nerveux, l'emporte sur lui lors de confrontation directe. Cependant, en accord avec Mazurkiewicz (1994) et Giraudoux (1991), nous avons pu mettre en évidence le fait que, à Belval comme ailleurs, le Campagnol roussâtre est fortement inféodé aux broussailles, à la futaie broussailleuse et à leurs lisières respectives. Nous n'avons cependant pas pu, compte tenu du faible nombre de capture, hiérarchiser de préférences.

La répartition des broussailles et de la futaie broussailles est très inégale sur le parc de Belval. Les broussailles sont isolées en petits îlots ne communiquant pas entre eux. Les campagnols roussâtres se trouvent donc confinés dans ces îlots de milieux favorables qui se caractérisent par l'abondance des sources de nourriture et l'épaisseur du couvert végétal (Hansson, 1979, Escuténaire *et al*., 2002). La densité de population varie de 1 à 11 campagnols à l'hectare avec les pièges INRA. Elle fluctue fortement d'un milieu à l'autre et à l'intérieur d'un même milieu d'une saison à l'autre. Avec les carrés de piégeage UGGLAN, la densité calculée est de 21,6 campagnols roussâtres / ha au printemps. L'ensemble de ces résultats est proche de ceux donnés par Poulle (1991) en Lorraine au cours d'une étude de huit ans (de 1982 à 1990). En ce qui concerne les quadrats, la densité est très nettement supérieure aux densités de piégeage en ligne. Cela peut s'expliquer par deux éléments. Le coefficient choisi pour la détermination des densités correspond au coefficient minimum relevé dans la littérature (Leman, 1983 ; Bonnin, 1985 ; Stahl, 1986). D'autre part, la parcelle à partir de

laquelle la densité a été établie pour le piégeage en quadrat est particulière. Il s'agit d'une parcelle, dite en broussailles de régénération, entièrement close, riche en ronces, en arbustes et à l'abri des ongulés –dont l'impact est plus ou moins négatif sur les communautés de micromammifères (Flowerdew et Ellwood, 2001). Aussi, cette forte densité calculée ne va pas à l'encontre des résultas des pièges INRA.

En lisière de futaie broussailleuse, la densité de campagnols roussâtres demeure relativement stable et varie peu au cours de l'hiver, contrairement aux trois autres milieux considérés. Ce résultat suggère que la lisière de futaie broussailleuse constitue un milieu relativement stable, à l'inverse des broussailles, et suffisamment fermé –tout au moins plus fermé que ne pouvait l'être certaines futaies broussailleuses- pour assurer une protection efficace contre les prédateurs et le froid au cours de l'hiver et une source de nourriture variée et satisfaisante. La survie des campagnols y serait meilleure.

La *sex-ratio* en faveur des mâles, à la sortie du printemps pourrait s'expliquer soit par un meilleur taux de survie de ces derniers à l'hiver soit à la recherche de partenaires sexuels et donc à une exploration active de leur habitat. Cela est particulièrement visible en ce qui concerne les résultats du printemps 2002.

Aucun phénomène de migration d'un milieu à l'autre au cours des saisons n'a pu être clairement mis en évidence. Notre observation ne répond pas au modèle de métapopulation nomade proposé par Kozakiewicz *et al*. (1993, cités par Butet et Spitz, 2001). Nous pouvons expliquer ces résultats par plusieurs hypothèses :

- soit les piégeages se sont fait trop précocement à l'automne, avant les migrations vers la futaie broussailleuse, soit, au contraire, trop tardivement au printemps, après les mouvements vers les broussailles,
- les densités sont trop faibles pour que nous ayons pu mettre en évidence un rassemblement de campagnols dans des lieux les plus protégés : broussailles ou lisières de futaie broussailleuse. De plus, la composition de ces deux milieux varie selon la position géographique dans le parc. Ce-rtaines parcelles sont ~~on~~plus riches en aubépines et ronciers stables durant l'hiver. Le regroupement en un même milieu, pour l'analyse, a pu potentiellement niveler ces différences.

A l'appui de cette dernière hypothèse, nous retrouvons la densité 21,6 campagnols à l'hectare (soit la plus forte que nous ayons enregistrée) dans la parcelle particulière, dite en broussailles de régénération, évoquée précedemment.

Sur l'ensemble des quatre sessions de piègeage, le nombre de captures de Campagnol roussâtre a toujours été plus élevé à l'automne qu'au printemps, ce qui correspond à la courbe de cyclicité annuel du Campagnol roussâtre avec un pic d'abondance à l'automne, à l'issue de la reproduction (Alibhai et Gipps, 1985 ; Banach, 1988). Bien que nous ayons observé une augmentation du nombre de capture de l'automne 2000 au printemps 2002, le nombre de sessions de piégeage est trop faible pour connaître l'ordre de grandeur d'amplitude de variation de la densité dont la littérature que cycle démographique serait trisannuel (Artois *et al*., 1999, Sauvage, *in press*$_{(a)}$).

La proportion de campagnols roussâtres capturés à Belval et séropositifs pour la FHSR a varié de 3,8% (automne 2000) à 26,7% (printemps 2001). Du fait du faible nombre de captures et d'animaux séropositifs, les intervalles de confiance des prévalences saisonnières sont très importants. Entre l'automne 2000 et le printemps 2002, la prévalence a été plus forte au printemps qu'à l'automne. Nos résultats corroborent les observations de Niklasson *et al*., (1995, cités par Escuténaire *et al*., 1997) qui indiquent que c'est à l'issue de l'hiver, lors du creux de population que le plus fort pourcentage de la population est contaminée. Cela suggère que c'est à cette saison que le risque de contamination des carnivores peut être le plus important. Les risques d'exposition du rongeur s'accroissent avec son âge (Escuténaire *et al*., 2002) car la nature des contacts sociaux change au cours de l'année modifiant les facteurs de contamination. Lors de la période de reproduction, les adultes et les juvéniles arrivant à la maturité sexuelle en fin de saison, sont très agressifs et donc soumis de façon importante à l'infection par morsure ou griffure. Cependant, à Belval, nous n'avons pas trouvé de différence marquée de contamination des mâles et des femelles. L'effet du sexe sur la prévalence est encore très discuté (revue in Sauvage *et al*., *in press* $_{(b)}$),. Les mâles marquent leur territoire et définissent leur statut social en répandant de petites quantité d'urine et de fèces. Ils limitent ainsi les contacts directs. L'exploration olfactive par d'autres mâles des frontières du territoire et une plus grande mobilité les exposerait davantage au risque d'infection que les femelles (Olsson *et al*., 2002 ; Escuténaire *et al*., 2002 ; Sauvage *et al*., *in press* $_{(a)}$).

En revanche, en hiver, toutes les classes d'âge seraient susceptibles d'être alors contaminées (Olsson *et al*., 2002). Le Campagnol roussâtre entretient des contacts amicaux avec ses congénères (toilettage) et partage son nid (Karlsson et Ås, 1987) ce qui pourrait expliquer le maintien du virus en hiver (Escuténaire *et al*., 2002). Notre étude corrobore ces hypothèses. Nous avons noté la persistance de l'infection virale dans deux parcelles d'un automne au printemps suivant.

La distribution discontinue du Campagnol roussâtre sur le parc de Belval, liée aux îlots des milieux fermés qu'il recherche, ne favorise pas la transmission virale (Escuténaire *et al*., 2002). La futaie broussailleuse n'est pas apparue plus à risque que la broussailles ou la lisière de broussailles compte tenu du faible nombre d'animaux positifs capturés. Cependant, quels que soient les milieux considérés, les parcelles sur lesquelles des campagnols positifs ont régulièrement été piégés ont pour caractéristique commune d'être très humides et sillonnées par de nombreux rus. En outre, un mâle, probablement en dispersion (Andrzejewski *et al*., 2000), a été piégé en automne 2001 en lisière de futaie ouverte. Or, cette lisière était à proximité d'un étang et d'une prairie marécageuse. L'humidité pourrait donc jouer un rôle important dans la survie du virus à l'extérieur. Cette hypothèse avait déjà été émise par Verhagen *et al*. (1986) et reprise par Sauvage *et al*. (*in press* $_{(b)}$) pour la modélisation mathématique de la persistance du virus Puumala dans les populations de Campagnol roussâtre. L'urine contaminée, déposée aux limites du territoire, formerait avec la litière un substrat autorisant le maintien du virus dans des conditions de pH et d'humidité précis. Ainsi, même après la disparition du campagnol infecté, d'autres campagnols pourraient se contaminer. Cette hypothèse permettrait d'expliquer l'apparition rapide de nouvelle contamination de campagnol, à partir des données physiques et chimiques du sol et de définir des zones à risques (Sauvage *et al*., *in press* $_{(b)}$).

L'ensemble de ces résultats a permis de connaître la répartition du Campagnol roussâtre et la prévalence de l'infection par le virus Puumala dans le parc de Belval. Ces données sont le préalable indispensable avant d'étudier à la contamination potentielle des carnivores par ce virus.

Aucun des 18 sérums de carnivores testés n'a révélé la présence d'anticorps anti-Hantavirus. Cet effectif n'est pas suffisant pour conclure à l'absence réelle d'infection des carnivores par les Hantavirus. Il est particulièrement difficile pour les carnivores sauvages

d'obtenir un échantillonnage suffisant pour réaliser un isolement viral. De plus, deux remarques d'ordre méthodologique de l'analyse des sérums s'imposent :

- les sérums, quelle que soit l'espèce, ont tous été testés avec de l'antisérum anti-chien. Cela ne pose pas de problème a priori avec les renards car ils sont phylogénétiquement proches du chien et appartiennent à la même famille des Canidés. Des sérums de renards se sont par ailleurs déjà avérés positifs par cette méthode avec un taux de 2,4% (Escuténaire *et al*., 2000). En revanche, les Mustélidés et les Félidés ont moins de communauté génétique avec le chien. Le test IFI peut donc avoir manqué de spécificité.
- le sérum d'un chatte domestique (Salomé) a été douteux pour le test de capture ELISA avec la protéine recombinante (PRN^+). Il n'a pas été confirmé par la suite par IFI. Le mode de production de la PRN^+ est peut être en cause. Elle est en effet cultivée sur des cellules de reins de Hamster. Or, il est envisageable que la chat se soit immunisé contre des antigènes murins. Le doute pourrait donc provenir d'un bruit de fond de la réaction des anticorps du chat contre les antigènes de rongeurs et non contre la PRN^+ (Bouloy, *comm. pers*.). *A contrario*, l'antigène virologique des autres tests est élaboré sur des cellules de reins de singe.

Nos données ne nous ont pas permis de déterminer l'existence et le niveau de sensibilité hantavirale de chaque espèce capturée. Néanmoins, nous pouvons apporter des éléments de réponses quant à la réalité de certains facteurs de risques d'exposition pour les différentes espèces de carnivores piégés dans le parc de Belval. A notre connaissance, les mustélidés n'ont jamais fait l'objet de recherche sérologique concernant la FHSR, ce qui n'est pas le cas du Chat domestique (Bennett *et al*., 1990 ; Nowotny, 1994) et du Renard roux (Escuténaire *et al*., 2000). Nous présentons ci-dessous et justifions l'ordre dans lequel les espèces de carnivores nous paraissent être le plus exposées.

Un seul blaireau a été capturé et testé négativement. Ce dernier a été capturé sur le haut des crêtes, en zone de futaie broussailleuse. L'analyse de 76 fèces de Blaireau européen collectées dans des latrines du parc et sur plusieurs saisons n'a révélé la présence de poils de rongeurs que dans trois d'entre elles et pour lesquels il n'y a pas eu d'identification spécifique (Bodin, *comm. pers*.). Ces données vont dans le sens d'études réalisées précédemment où la place des mammifères dans le régime alimentaire est secondaire, voire tertiaire (revue in

Roper, 1994). Les rongeurs ne semblent pas être activement recherchés mais consommés au hasard des rencontres. L'exposition hantavirale du fait du régime alimentaire semble donc très limitée. Mais, en tenant compte de l'hypothèse développée par Sauvage *et al*.(2002 $_{(a)}$) d'une persistance virale dans le sol, le comportement exploratoire du milieu par le blaireau qui repose essentiellement sur l'olfaction –il parcourt, par exemple, un tapis de feuilles mortes museau en avant à la recherche d'Oligochètes (Chazel et Da Ros, 2002)-, n'exclut pas la fréquentation de zones à Campagnol roussâtre éventuellement humides et sources alors de contamination indirecte par inhalation et directe par consommation de campagnol roussâtre. Il apparaîtrait donc que le Blaireau serait un bon modèle potentiel de sentinelle car, si la contamination est possible, elle produirait essentiellement par inhalation et nous nous trouverions, alors, dans un mode de contamination identique à celui de l'homme.

La martre est une espèce vivant en milieux fermés de type conifères adultes ou forêts mixtes. Les milieux ouverts sont évités en toute saison (revue in Labrid, 1986). Lorsqu'elle est contrainte d'en traverser un, c'est toujours sur de courte distance, sans repos ni action de chasse (Labrid, 1986). La Martre consomme une grande variété de proies. Les petits mammifères constituent l'essentiel de son régime, avec comme représentants principaux les petits rongeurs. Le groupe des *arvicolidæ* arrive en première place avec le Campagnol agreste (*Microtus agrestis*), le Campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) et les Mulots (*Apodemus* spp.) (Labrid, 1986). Le Campagnol roussâtre est parfois signalé comme l'espèce la plus courante dans les fèces (Marchesi et Mermod, 1989).

Cette consommation varie au cours de l'année et est à son maximum à la fin de l'automne et en hiver (Labrid, 1986). Or, il est intéressant de noter que c'est à cette période que la population de Campagnol roussâtre est à son maximum. En outre, une sélectivité des proies est rapportée : la fréquence des indices de présence dans les fèces dépasse largement la fréquence sur le terrain des proies (Douglas *et al*., 1983 cités par Labrid, 1986). Ainsi, le Campagnol roussâtre est chassé activement au printemps alors même que sa densité est faible (Marchesi et Mermod, 1989). La structure d'âge des campagnols capturés au printemps et en été par la Martre est différente de celle de la population globale de campagnols (Zalewski, 1996). Au printemps, elle attrape des campagnols âgés de plus huit mois. En été et en automne, ce sont essentiellement les jeunes campagnols (de deux à quatre mois) et en hiver, les campagnols âgés de huit mois sont les plus capturés (Zalewski, 1996). La Martre prolonge de façon non négligeable la durée du creux démographique de cycle pluriannuel du

Campagnol roussâtre. Pendant cette phase, elle continue de consommer de très jeunes campagnols alors même qu'ils sont très peu nombreux (Zalewski, 1996).

La Martre apparaît donc potentiellement exposée à l'Hantavirus Puumala, même si les sérologies négatives obtenues sur deux des trois martres capturées à Belval n'ont pas apporté d'information sur la réceptivité de cette espèce. Il serait intéressant d'établir un indice d'exposition hantavirale fonction en partie du cycle annuel et du cycle pluriannuel de démographie du Campagnol roussâtre, ce dernier augmenterait au printemps car les individus les plus âgés sont également les plus infectés. Cette hypothèse demande néanmoins à être testée en nature.

Bien que nous n'ayons piégé qu'un seul putois au cours de notre étude et pour lequel le sérum se soit révélé négatif, cette espèce nous semble particulièrement intéressante à plus d'un titre. En premier lieu, elle a une prédiction pour l'eau et des milieux à proximité immédiate (revue in Lodé, 1991). De plus, le Putois se comporte comme un carnivore terrestre exerçant une prédation alternativement sur les anoures et les mammifères (Lodé, 1991). Son comportement alimentaire est assez opportuniste (Roger, 1991) et varie en fonction de la disponibilité des proies (Lodé, 1991). Parmi les rongeurs, le Campagnol roussâtre n'est pas rare. Il peut représenter jusqu'à 11% du spectre alimentaire (Lodé, 1988) et il peut parfois être mis en réserve (Lodé, 1989). Le Putois modifie ses périodes d'activité au cours de l'année, en fonction des rythmes d'activité de la proie principale.

Concernant le Campagnol roussâtre, les activités sont concentrées essentiellement autour du coucher et du lever du jour, avec parfois un pic peu après minuit. Or, en hiver et en été, ces périodes se superposent avec celles du putois. En revanche, cette corrélation ne se retrouve pas pour le Campagnol des champs (Lodé, 1995). Ainsi, bien que nous n'ayons pas d'information sur la sensibilité du Putois à l'Hantavirus Puumala, nous décrivons un système où le Putois, bien qu'inféodé aux milieux humides peut rechercher activement le Campagnol roussâtre en fonction de son abondance. Le Putois s'expose donc doublement à l'Hantavirus par son alimentation et son habitat qui peut héberger en périphérie des campagnols roussâtres. Il conviendrait néanmoins de moduler cette hypothèse en s'interrogeant sur les classes d'âge poursuivies et le niveau de risque qu'elles représentent.

Dès 1985, le Chat domestique s'est révélé porteur d'un des virus responsables de la FHSR en Chine (Xu *et al.*, 1987). Cela a été confirmé par des études ultérieures avec une

prévalence du virus Puumala de 9,6% en Grande-Bretagne (Bennet *et al*., 1990) et de 5% en Autriche (Nowotny, 1994).

Or, le Chat forestier est un proche parent du chat domestique : ces deux espèces peuvent s'hybrider, donnant naissance à des individus fertiles (Beaumont *et al*., 2001). En outre, elles partagent en commun certains virus (Fromont *et al*., 1996).

Dans notre étude, nous avons montré que le Chat forestier fréquente des zones à Campagnol roussâtre par sa consommation. Cette dernière est rapportée par la littérature et n'est pas occasionnelle : *Microtus, Arvicola, Clethrionomys, Apodemus* et *Glis* apparaissent dans 99% des fèces (Stahl, 1987). Aussi, par sa fréquentation des milieux à Campagnol roussâtre, le Chat forestier pourrait s'exposer à l'Hantavirus Puumala, d'autant plus que le Campagnol roussâtre peut devenir sa proie principale lors de pics d'abondance (Stahl, 1986).

Aussi, avec ce faisceau d'indices, nous ne pouvons pas exclure avec certitude l'absence de réceptivité du Chat forestier à l'infection mais elle demeure à prouver par des études à plus vaste échelle. En effet, aucun cas de contamination du Chat forestier n'est rapporté à notre connaissance. Cela peut provenir :

- de la faiblesse du nombre des individus testés : Bennet *et al*. (1990) ont testé dix chats forestiers et pour notre part, cinq,
- d'un faible risque d'exposition consécutif à une faible prévalence chez le Campagnol roussâtre dans le parc de Belval,
- d'une forte résistance à la contamination.

L'évaluation de l'occupation de l'espace dans le parc de Belval a été réalisée sur un échantillon de cinq renards. D'après le modèle de la « Resource Dispersion Hypothesis » (R.D.H.) développé par Carr et Macdonald (1986, cités par Poulle, 1991), la dispersion des ressources détermine la dimension du territoire. La synthèse faite à partir des radiolocalisations de ces renards nous indique que, quelle que soit la saison ou le niveau d'activité, les broussailles ont été fréquentées préférentiellement, la futaie broussailleuse a été fréquentée de façon opportuniste et les autres milieux ont été évités. Les broussailles, et dans une moindre mesure, la futaie broussailleuse sont susceptibles d'offrir une protection et des gîtes. Les autres milieux ne se révèlent sans doute pas assez protecteurs ou bien les ressources alimentaires n'y sont pas suffisamment abondantes. Il convient d'insister sur le fait que cette catégorie regroupe les prairies et la futaie ouverte. Nous sommes conscients que les renards n'ont certainement pas la même habitude de fréquentation de ces deux habitats. Néanmoins, il

ne nous est pas apparu nécessaire de les distinguer pour l'analyse car le Campagnol roussâtre ne s'y rencontre pas.

Un biais majeur est apparu dans notre étude de l'occupation des milieux du parc de Belval : nous n'avons pas recensé l'ensemble des renards du parc. Les piégeages n'ont intéressé qu'une fraction de la population vulpine. Les relations sociales des renards entre eux sont sans doute des déterminants majeurs de la répartition spatiales dans les différents habitats.

Dans le régime alimentaire du Renard, le Campagnol roussâtre ne fait pas partie de ses préférences et les prélèvements qu'effectue le Renard sont toujours faibles quelle que soit le niveau d'abondance lorsque *Microtus arvalis* est présent (Artois *et al*., 1987). Or, d'une part, ce rongeur n' a jamais été piégé dans le parc de Belval. Le Campagnol roussâtre peut le remplacer dans le régime alimentaire du Renard (Poulle, *comm. pers*.). D'autre part, le Renard est un opportuniste alimentaire. En effet, la situation du parc de Belval est exceptionnelle. Il existe une forte concentration de cervidés et de suidés dont le renard ne dédaigne pas les carcasses, si nous en jugeons par le nombre d'os trouvés dans les futaies du parc. Ensuite, l'agrainage est pratiquée régulièrement. Des renards ont été vus sur les sites des mangeoires ou en train de consommer des granulés. Bien que d'une façon générale le Campagnol roussâtre soit une proie secondaire et que les campagnols de milieu ouvert (*Microtus arvalis* et *Arvicola terrestris*) lui soit préférés (Artois *et al*., 1989), il est envisageable qu'il y ait eu une « spécialisation » locale du régime alimentaire ne concernant que quelques individus de la population de renards, hypothèse déjà évoquée pour le Putois par Roger (1991). Des renards ont pu développer une préférence marquée pour les rongeurs forestiers, qu'atteste la fréquence des localisations en broussailles et en futaie broussailleuse. Les mécanismes de préférence alimentaire individuelle ne sont certainement pas ceux qui guident le régime alimentaire de l'espèce : les contraintes locales, l'éducation maternelle ont pu contribuer notablement à l'émergence de ces préférences individuelles. Néanmoins cela demande à être testé en nature.

La fréquentation préférentielle des broussailles par les renards étudiés n'est pas en soi surprenante mais ce qui attire notre attention est que cette fréquentation est continue, que ce soit en période de repos ou d'activité. Cela suggère que les actions de chasse peuvent y être importantes, s'exposant donc au virus Puumala. Cependant, aucun des huit sérums de renards testés ne s'est révélé être positif. Notre échantillon était très faible comparé à une étude précédente où 125 renards ont été recrutés et seulement trois se sont révélés positifs

(Escuténaire *et al*., 2000). De nouvelles captures exhaustives avec prises de sang et des analyses de selles seraient indispensables afin de quantifier cette consommation.

L'absence de carnivores positifs, au cours de notre étude, indiquerait que l'infection ne pourrait se produire que lorsque la densité de campagnols et la prévalence de l'infection atteignent respectivement un certain seuil. Quelles sont les valeurs de ces seuils ? En d'autres termes, est-ce que les poussées épidémiques humaines pourraient se prévoir à partir de la détection d'infection chez des carnivores ? Serait-il judicieux de mettre en place un réseau de surveillance efficace ? Pour cela, il faudrait :

- connaître les espèces de carnivores qui seraient plus sensibles que l'homme et qui pourraient constituer, par la même, des sentinelles efficaces de la FHSR,
- développer de nouveaux outils d'investigation sensibles et spécifiques comme par exemple des anti-sérums anti-mustélidés,
- connaître les acteurs d'un tel réseau et en évaluer les attentes, les coûts et les bénéfices.

CONCLUSION GENERALE

Les nombreuses interrogations suscitées par le cycle épidémiologique du virus Puumala ont été rappelées dans la première partie bibliographique. Cette étude a constitué une introduction à l'infection par le virus Puumala de diverses espèces de carnivores sauvages dont certaines, à notre connaissance, n'ont jamais été testées. Cela constitue l'originalité de notre travail qui se situe à l'interface de plusieurs disciplines : l'écologie, le comportement et l'épidémiologie. Suite à cette approche générale, des études ultérieures devraient être poursuivies en ciblant, espèce par espèce, l'occupation respective de l'espace, le régime alimentaire pour juger plus certainement du rôle probable de sentinelles. De nouveaux outils de diagnostic (sérologiques ou non) comme peut-être la recherche virale à partir des fèces -plus simples et rapides à collecter- devraient être développés dans cette perspective. Les espèces sensibles seraient connues et classées par niveaux de risque de transmission à l'homme, si cette dernière est possible.

Afin de mieux comprendre l'épidémiologie de la FHSR, des voies d'étude ont peut-être encore été négligées. Quelle est la répartition du virus Puumala au sein de la faune sauvage ? Quels sont les risques pour l'homme ? Il serait souhaitable que des études soient lancées, à plus grande échelle. Elles privilégieraient des approches originales, s'intéressant aux ongulés, sauvages, aux rapaces et peut-être même aux reptiles. Il serait également indispensable de définir les conditions exactes de survie du virus Puumala dans le milieu extérieur. S'ouvrent ainsi de nouvelles perspectives de recherche.

BIBLIOGRAPHIE

Abt K.F., Bock W.F. 1998. Seasonal variations of diet composition in farmalnd field mice *Apodemus* spp. and bank voles *Clethrionomys glareolus*. Acta Theriol. ; **43** (4) : 379-389.

Ahlm C Lundkvist A., Elgh F., Juto P., Merza M., Tarnvik A., 2000. Serologic evidence of Puumala virus infection in wild moose in northern Sweden. Am. J. Trop. Med. Hyg. ; **62** (1) : 106-111.

Ahlm C., Alexeyev O.A., Elgh F., Aava B., Wadell G., Tarnvik A., Juto P., Palo T., 1997. High prevalence of hantavirus antibodies in bank voles (*Clethrionomys glareolus*) captures in the vicinity of households afflicted with nephropathia epidemica. Am. J. Trop. Med. Hyg. ; **56** (6) : 674-678.

Albov S.A., Karulin B.E., Khlyap L.A., 1979.The utilization of resting places by the Common Redbacked Vole (*Clethrionomys glareolus*) by the data of radioactive marking. Zool. Zhur. ; **58** (2) : 241-247.

Alexeyev O.A., Ahlm C., Elgh F., Aava B., Palot T., Settergren B., Tarnvik A, Wadell G., Juto P., 1998. A minority of seropositive wild bank voles (*Clethrionomys glareolus*) show evidence of current Puumala virus infection. Epidemiol. Infect. ; **121** :419-425.

Alibhai S.K. et Gipps J.H.W., 1985. The population dynamics of Bank voles. Symposium of The Zoological Society of London ; **55** : 277-313

Andrzejewski R., Babińska-Werka J., Liro A., Owadowska E., Szacki J., 2000. Homing and space activity in bank voles *Clethrionomys glareolus*. Acta Theriol. ; **45** (2) : 155-165.

Arnauld J., Rollin P., Chomel B., Colas F., 1989. Serological survey of hemorragic fever with renal syndrome in wild rats caught in the Lyons area. Sci. Vét. Méd. Comp. ; **91** : 141-158.

Artois M., Lemaire M., George J., Demerson J.M., Jacquemet J., 1987. Les fèces de renard (*Vulpes vulpes*) comme indice de consommation ou de préférence alimentaire et d'activité. Cahier d'Ethologie Appliquée ; **7** (3) : 275-289.

Artois M., Stahl P., Léger F., Morvan P., Barbillon E., 1989. Prédation des rongeurs par le renard roux (*Vulpes vulpes*) en Lorraine. Gibier Faune Sauvage ; **6** : 279-294.

Artois M., Paillat G., Deubel V., Zeller H., Coudrier D., Ilef D., Penalba C., Pierre V., Le Quellec-Nathan M., Capek I., 1999. La fièvre hémorragique avec syndrome rénal (FHSR) en France. B.E.H. ; **33** : 6p.

Artois M., Aubert M., Stahl P., 1990. Organisation sociale du Renard roux (*Vulpes vulpes* L., 1758) en zone d'enzootie de rage en Lorraine. Rev. Ecol. (Terre Vie) ; **45** : 113-134.

Banach A., 1988. Population of the Bank vole in the mosaic forest bioyopes. Acta Theriol. ; **33** (8) : 87-102.

Bang P., Dahlström P., 1977. Guide des traces d'animaux. Delachaux et Niestlé : Neufchâtel ; 240p.

Bauchau V. et Chaline J., 1987. Variabilité de la troisième molaire supérieure de *Clethrionomys glareolus* (*Arvicolidæ*, *Rodentia*) et sa signification évolutive. Mammalia ; **51** : 587-598.

Beaumont M., Barratt E.M., Gottelli D., Kitchener A.C., Daniels M.J., Pritchard J.K., Bruford M.W., 2001. Genetic diversity and introgression in the Scottish wildcat. Molecular ecology ; **10** : 319-336.

Benard, V., 1994. La place des animaux dans la lutte antivirale. Th. Méd. Vét. : Alfort ; **49**.

Bennet M., Llyod G., Jones N., Brown A., Trees A.J., McCracken C., Smyth N.R., Gaskell C.J., Gaskell R.M., 1990. Prevalence of antibody to hantavirus in some cat populations in Britain. Vet. Rec. ; **127** : 548-549.

Bonnin J.L., 1985. Contribution à l'étude des cestodoses larvaires des Rongeurs (*Microtidae* et *Muridae*) en Lorraine. Th. Méd. Vét. : Alfort.

Bowen M.D., Gelbmann W., Ksiazek T.G., Nichol S.T., Nowotny N., 1997. Puumala virus and two genetic variants of Tula virus are present in austrian rodents. J. Med. Virol. ; **53** : 174-181.

Brummer-Korvenkontio M., Vaheri A., Hovi T., 1980. Nephropathia epidemica : detection of antigen in bank vole and serologic diagnosis in human infection. J. Inf. Dis. ; **141** : 131-134.

Butet A. et Spitz F., 2001. Campagnols cycliques : un demi-siècles de recherches. Rev. Ecol. (Terre Vie) ; **56** : 353-372.

Carlsen M., Lodal J., Leirs H., Jensen T.S., 2000. Effects of predation on temporary autumn populations of subadult *Clethrionomys glareolus* in forest clearings. Z. Säugetierkunde ; **65** : 100-109.

Cavallini P., 1996. Variation in the social system of red fox. Ethology Ecology and Evolution ; **8:** 57-65.

Chaline J., Baudvin H., Jammot D., Saint Girons M.C., 1974. Les proies des rapaces. 1ère éd. – Doin, Paris.

Chazel L. et Da Ros M., 2002. L'encyclopédie des traces d'animaux d'Europe. 1ère éd – Delachaux et Niestlé : Lonay ; 187-190.

Christiansen E.,1980. Urinary Marking in wild Bank Voles (*Clethrionomys glareolus*) in relation to sexual status. Behavioral and Neural Biology ; **28** : 123-127.

Clarke J.R., 1985. The reproductive biology of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) and the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*). Symposium of the zoology Society of London ; **55** : 33-59.

Clément J., Colson P., Thomas I., McKenna P., Neyts J., Coeck J., Van Der Groen G., Leirs H., Verhagen R., 1994. Hantavirose en Belgique. Ann. Méd. Vét. ; **138** : 257-262.

Corbet G.B, Harris S., 1991. Bank vole (*Clethrionomys glareolus*). 3ème éd. - The Handbook of British Mammals, Londres ; p192-202.

Daniel M., 1964. Temperature and humidity in the nest of *Clethrionomys glareolus* observed in continuous experiment. Acta Societatis –Zool. Bohem. ; **28** (3) : 278-279.

Day M.G., 1966. Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. J.Zool Lond. ; **148** : 201-217.

Debrot S., Fivaz G., Mermod C., Weber J.M., 1982. Atlas des poils de Mammifères d'Europe. Univ. Neufchâtel ; 208p.

Delany M.J., 1994. Les rongeurs. In Encyclopédie des animaux. 1ère éd. – Bordas ; Paris : 214-228.

Delattre P., Duplantier J.M., Fichet-Calvet E., Giraudoux P., 1998. Pullulation de rongeurs, agriculture et santé publique. Cahiers Agricultures ; **7** (4) : 285-298.

Didier R. et Rode P., 1941. Les campagnols. Mammifères de France. 1ère éd. – Lechevalier ; 46p.

Duquet M., 1993. La faune de France. Inventaire des vertébrés et principaux invertébrés. Eclectis, M.N.H.N. ; Paris : 464p.

Dupire A., 1999. Etude de l'Hantavirose en Eurasie. Th. Méd. Vét. ; Nantes : **28**.

Elliot R.M., 1990. Molecular biology of *Bunyaviridæ*. J. Gen. Virol. ; **71** : 501-522.

Escuténaire S., Thomas I., Clément J., Verhagen R., Chalon P., Pastoret P.P., 1997. Epidémiologie de l'hantavirose chez le Campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*). Ann. Méd. Vét. ; **141** : 471-476.

Escuténaire S., Chalon P., De Jaegere F., Karelle-Bui L., Mees G., Brochier B., Rozenfeld F., Pastoret P.P., 2002. Evidence of Puumala infection in red foxes (*Vulpes vulpes*) in Belgium. Emerg. Infec. Dis. ; **8** (9) : 930-936.

Escuténaire S., Pastoret P.P., Sjölander K.B., Heyman P., Brochier B., Lundkvist Å., 2000. Evidence of Puumala Hantavirus infection in red foxes (*Vulpes vulpes*) in Belgium. Vet. Rec. ; **147** : 365-366.

Faliu L., Lignereux Y, Barrat J.,1980. Identification des poils de Mammifères pyrénéens. E.N.V. de Toulouse ; 50p.

Flowerdew J.R.,Ellwood S.A., 2001. Impacts of woodland deer on small mammal ecology. Forestry : **74** (3) : 277-287.

French G., Foulke R., Brand O., Eddy G., 1981. Korean hemorrhagic fever : propagation of the etiologic agent in a cell line of human origin. Science ; 211 :1046-1048.

Fromont E., Artois M., Pontier D., 1996. Cat population structure and circulation of feline viruses. Acta Œcologica ; **17** : 609-620.

Giraudoux P., 1991. Utilisation de l'espace par les hôtes du ténia multiloculaire (*Echinococcus multilocularis*) : conséquence épidémiologique. Th. Univ. Sci. Dijon ; 107p.

Gliwicz J., 1988. Seasonal dispersal in Non-Cyclic Populations of *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. Acta Theriol. ; **33** (18) : 263-272.

Gliwicz J., 1993. Dispersal in Bank voles : benefits to emigrants or to residents ? Acta Theriol. ; **38** (1) : 31-38.

Grassé P.P., 1955. Traité de zoologie. Anatomie. Systématique. Biologie. Mammifères. Les ordres : anatomie, éthologie, systématique. Tome **XVII** (2). 1ère éd. – Masson et Cie ; Paris : 1147-1447.

Guedon G., Belair M., Pascal M., 1990. Comparaison de l'efficacité de cinq pièges non vulnérants à l'égard de la capture du Campagnol provençal. Mammalia ; **51** : 137-145.

Hainard R.,1962. Mammifères sauvages d'Europe. 1ère éd – Delachaux et Niestlé : Neufchâtel ; p260.

Hanski I., Hansson L., Henttonen H., 1991. Specialist predators, generalist predators, and microtine rodent cycle. J. Anim. Ecol. ; **60** : 353-367.

Hansson L., 1979. Food as a limiting factor for small rodent number. Tests of two hypotheses. Œcologia ; **37** : 297-314.

Hansson L., 1985. Geographic differences in bank vole *Clethrionomys glareolus* in relation to ecogeographical rules and possible demographic and nutritive strategies. Ann. Zool. Fennici ; **22** : 319-328.

Hansson L., 1987. An interpretation of rodent dynamics as due to trophic interactions. Oikos ; **50** : 308-318.

Hansson L., 1990. Spatial dynamics in fluctuating vole populations. Œcologia ; **85** : 213-217.

Harper S.J., Batzli G.O., 1996. Effects of predators on structure of the burrows of voles. J. Mammalogy ; **77** (4) : 1114-1121.

Herrenschmidt V., 1980. Mise au point d'une méthode d'étude qualitative et quantitative du régime alimentaire des petits carnivores. D.E.A. d'Ecologie : Paris 11 ; 35p.

Ilef D., Infuso A., Crowcroft N., Le Guenno B., 1999. Facteurs de risque de l'infection à Hantavirus : une enquête cas-témoins dans les Ardennes belges et françaises. B.E.H. ; **8** : 30-31.

Innes D.G.L., Millar J.S. en 1994. Life histories of *Clethrionomys* and *Microtus* (*Microtinæ*). Mammal Revue ; **24** : 179-207.

Janeau G., 1980. Répartition écologiques des micromammifères dans l'étage alpin de la région de Briançon. Mammalia ; **44** : 1-25.

Jedrzejewska B., Jedrzejewski W., 1990. Antipredatory behaviour of bank voles and prey choice of weasels – enclosure experiments. Ann. Zool. Fennici ; **27** : 321-328.

Jonsson P. Agrell J., Koskela E., Mappes T., 2002. Effects of litter size on pup defence and weaning success of neighbouring bank vole females. Can. J. Zool. ; **80** : 1-5.

Kallio-Kokko, H., 2000. Recombinant Hantavirus Proteins : Antigenic properties and diagnostic appliacations. Academic dissertation presented in Haartman Institute on November 17th ; Helsinki : 50p.

Karlsson A.F., Ås F., 1987. The use of winter home ranges in a low density *Clethrionomys glareolus* population. Oikos ; **50** : 213-217.

Karlsson A.F., Potapov E.R., 1998. Consistency and change in bank vole (*Clethrionomys glareolus*) home ranges across a decade. Can. J. Zool. ; **76** (7) : 1329-1334.

Kawata M., 1987. Pregnancy failure and suppression by female-female interaction in enclosed populations of red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*. Behav. Ecol. Sociobiol. ; **20** : 89-97.

Klingström J., Plyusnin A., Vaheri A., Lundkvist A., 2002. Wild-Type Puumala Hantavirus Infection Induces Cytokines, C-Reactive Protein, Creatinine, and Nitric Oxide in Cynomolgus Macaques. J. Virol. ; **76** (1) : 444-449.

Korn H., 1986. Changes in home range size during growth and maturation of the Wood Mouse (*Apodemus sylvaticus*) and the Bank Vole (*Clethrionomys glareolus*). Œcologia ; **68** : 623-628.

Kruczek M., Marchlewska-Koj A., 1986. Puberty delay of bank vole in a high-density population. Biol. Reprod. ; **32** (3) : 537-541.

Labrid M., 1986. La Martre (*Martes martes*, Linnaeus, 1758). Encyclopédie des carnivores de France ; n°**9** : 22p.

Laundre J.W.et Keller B.L., 1984. Home range size of coyotes : a critical review. J. Wild. Manage ; **48** (1) : 127-139.

Le Guenno B., Coudrier D., Camprasse M.A., 1994. Epidémiologie de la fièvre hémorragique avec syndrome rénal en France. B.E.H. ; n°**10**.

Le Guenno B., 1997. Les Hantavirus. Méd. Mal. Infect. ; **27** : 703-710.

Le Guenno B., Coudrier D., Camprasse M.A., 1994. Les Hantavirus : aspects virologiques et diagnostiques. Données sur l'épidémiologie de la fièvre hémorragique avec syndrome rénal en France. Méd. Mal. Infect. ; **24** (spécial) : 512-516.

Le Guenno, B., 1995. Les nouveaux virus. Pour la science ; **212** : 36-44.

Le Louarn H., 1971. Détermination de l'âge par la pesée des cristallins chez quelques espèces de rongeurs. Mammalia ; **35** : 636-643.

Le Louarn H., Saint Girons M.C., 1977. Les rongeurs de France. Faunistique et Biologie. Annales de l'INRA ; Paris : 161p.

Lee H.W., Johnson K.M., 1982., Laboratory acquired infections with Hantaan virus, the etiologic agent of korean haemorrhagic fever. J. Infect. Dis. ; **146** (5) : 645-651.

Leman E., 1983. Les rongeurs de France. Biologie, problèmes matériels et sanitaires, lutte. Th. Méd. Vét. : Alfort ; **64**.

Le Pesteur Labadie M.H., 1990. Analyse comparative des cycles parasitaires de cinq cestodoses larvaires de rongeurs. Th. Méd. Vét. ; Nantes.

Liétaert L., 2002. Dans le cadre d'une étude sur la fièvre hémorragique avec syndrome rénal, mise en place de piégeages de micromammifères en Lorraine et dans les Ardennes. Th. Méd. Vét. ; Nantes : **57**.

Lodé T., 1988. Note préliminaire sur la biologie du comportement du putois (*Mustela putorius* L.) dans les bocages humides de l'ouest de la France. Buul. Soc. Nat. Ouest France, Muséum Nantes ; **10** (2) : 58-67.

Lodé T., 1991. Evolution annuelle du régime alimentaire du Putois *Mustela putorius* L. en fonction de la disponibilité des proies. Bull. Ecol. ; **22** (3-4) : 337-342.

Lodé T., 1995. Activity patern of polecats *Mustela putorius* L. in relation to food habits and prey activity. Ethology ; **100** : 295-308.

Lodé, 1989. Le comportement de mise en réserve alimentaire des proies chez le putois (Mustela putorius). Cahiers Ethol. Appl. ; **9** (1) : 19-30.

Lundkvist A., Niklasson B., 1994. Haemorrhagic fever with renal syndrome and other hantavirus infections. Méd. Vir. ; **4** : 177-184.

Macdonald D., Barret P., 1993. Guide complet des Mammifères de France et d'Europe. Delachaux et Niestlé éd. ; Paris : 304p.

Mappes T., Koskela E., Ylönen H., 1995. Reproductive costs and litter size in the bank vole. Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. ; **261** (1360) : 19-24.

Marchesi P., Mermod C., 1989. Régimes alimentaires de la Martre (*Martes martes* L.) dans le Jura suisse (Mammalia : Mustelidæ). Revue suisse Zool. ; **96** (1) : 127-146.

Mazurkiewicz M., 1991. Population dynamics and demography of the bank vole populations. Acta theriol. ; **31** : 55-69.

Mazurkiewicz M., 1994. Factors influencing the distribution of the bank vole in forest habitats. Acta Theriol. ; **39** (2) : 113-126.

MacKee K.T., Leduc J.W., Peters C.J., 1991. Hantaviruses. In Belshe R.B., Belshe R.B. ed. Textbook of Human Virology ; St Louis : 615-632.

Mills J.N., Childs J.E., 1998. Ecologic studies of Rodent reservoirs : their relevance for human health. Emerg. Infec. Dis. ; **4** (4) : 529-537.

Mills J.N. *et al*., 1995. Methods for trapping and sampling small mammals for virologic testing. U.S. Department of health and human services. Public health service. Centers for Disease Control and Prevention : Atlanta ; 61p.

Nowotny N., 1994. The domestic cat : a possible transmitter of viruses from rodents to man. Lancet ; **343** : 921.

Olsson G.E., White N., Ahlm C., Elgh F., Verlemyr A.C., Juto P., Palo R.T., 2002. Demographic factors associated with Hantavirus infection in bank voles (*Clethrionomys glareolus*). Emerg. Infec. Dis. ; **8** (9) : 924-929.

Paillat G., Butet A., 1994. Fragmentation et connectivité dans les paysages : importance des habitats corridors pour les petits mammifères. Arvicola ; **4** (2) : 5-12.

Penalba C., Galempoix J.M., Lanoux P., 2001. Epidémiologie des infections à Hantavirus en France. Méd. Mal. Infect. ; **31** suppl. 2 : 272-284.

Penalba C., Reska A., Halin P., Lanoux P., Réveil J.C., Dion J.J., Le Guenno B., 1993. Nouvelle poussée épidémique de fièvre hémorragique avec syndrome rénal dans les Ardennes. A propos de 17 cas de septembre 1992 à mars 1993. B.E.H. ; **16** : 69.

Penalba C., Dion J.J., Bocquaux B., Réveil J.C., Binder M., Le Guenno B., 1996. La fièvre hémorragique avec syndrome rénal dans les Ardennes. A propos de 31 nouveaux cas pris en charge à Cherleville-Mézières. B.E.H. ; **31** : 137-138.

Pilaski J., Feldmannn H., Morzunov S., Rollin P.E., Ruo S.L., Lauer B., Peters C.J., Nichol S.T., 1994. Genetic identification of a new Puumala virus strain causing severe hemorrhagic fever with renal syndrome in Germany. J. Infect. Dis. ; **170** : 1456-1462.

Plyusnin A., Vapalahti O., Vaheri A., 1996. Hantaviruses : genome structure, expression and evolution. J. Gen. Virol. ; **77** : 2677-2687.

Plyusnin A., Vapalahti O., Ulfves K., Lehvaslaiho H., Apekina N., Gavrilovskaya I., Blinov V., Vaheri A., 1994. Sequences of wild Puumala virus genes show a correlation of genetic variation with geagraphic origin of the strains. Gen. Virol. ; **75** : 405-409.

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. Th. Univ. Sci. Strasbourg ; 191p.

Rajska-Jurgiel, 2000. Breeding dispersal in *Clethrionomys glareolus* females. Acta Theriol. ; **45** (3) : 367-376.

Rode P., 1929. Contribution à l'étude du fouissement chez les petits rongeurs. Bull. Soc. Zool. de France ; **54** : 573-588.

Roger M., 1991. Régime et disponibilités alimentaires chez le putois (*Mustela putorius* L.). Rev. Ecol. (Terre Vie) ; **46** : 245-261.

Rollin P.E., Coudrier D., Sureau P., 1994. Hantavirus epidemic in Europe, 1993. Lancet ; **343** (8) : 115-116.

Ropartz P., 1966. Le comportement de fouissement chez le campagnol roussâtre. Mammalia ; **30** (2) : 252-258.

Roper T.J., 1994. The European badger *Meles meles* : food specialist or generalist ? J. Zool., Lond. ; **234** : 437-452.

Saint Girons M.C., 1960. Rythme nycthéméral du campagnol roux. Les mâles. Mammalia ; **24** (4) : 517-531.

Saint Girons M.C., 1961. Rythme nycthéméral du Campagnol roux. Les femelles. Mammalia ; **25** (3) : 342-357.

Saint Girons M.C., 1972. La reproduction du Campagnol roussâtre, *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780), dans la nature et en captivité. Mammalia ; **29** : 42-53.

Saint Girons M.C.,1973. Les mammifères de France et du Bénélux. 1ère éd. – Doin, Paris ; p314-321.

Sauvage F., Penalba C., Vuillaume P., Boué F., Coudrier D., Pontier D., Artois M., 2002 (a). Puumala hantavirus infection in humans and in the reservoir host in the Ardennes region (France) : hypotheses for further studies. Emerg. Infec. Dis., *in press*.

Sauvage F., Langlais M., Yoccoz N.G., Pontier D., 2002 *(b).* Modelling hantavirus in fluctuating populations of bank voles : the role of indirect transmission on virus persistence. J. Animal Ecol., *in press*.

Scherrer B., 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin éd. : Paris ; 850p.

Schmaljohn C.S., Dalrymphe J.M., 1983. Analysis of Hantaan virus RNA. Evidence of a new genus of *Bunyaviridæ* virology. J. Infect. Dis. ; **131** (2) : 482.

Schmaljohn C.S., Hjelle B., 1997. Hantaviruses : a global disease problem. Emerg. Infect. Dis. ; **3** (2) : 95-104.

Spitz F., 1965. Etude des biotopes de circulation de quelques espèces de micromammifères par la méthode du carré de piégeage. Mammalia ; **29** : 390-399.

Spitz F., 1969. L'échantillonnage des populations de petits mammifères. *In* Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres ; p153-188.

Spitz. F., Le Louarn H., Poulet A., Dassonville B., 1974. Standardisation des piégeages en ligne pour quelques espèces de rongeurs. Rev. Ecol. (Terre Vie) ; **28** : 564-578.

Stahl P., 1986. Le Chat forestier d'Europe (*Felis silvestris*, Schr.). Exploitation des ressources et organisation spatiale. Th. Univ. Sci. : Nancy ; 356p.

Steen H., 1996. Spatial and temporal patterns of small rodent population dynamics at a regional scale. *Ecology*, **77** (8) : 2365-2372.

Tahka K.M., Zhuang Y.H., Tahka S., Tuohimaa P., 1997. Photoperiod induced changes in androgen receptor expression in testes and accessory sex glands of the bank vole, *Clethrionomys glareolus*. Biol. Reprod. ; **56** (4) : 898-908.

Tattersall F., Whitbread S., 1994. A base traped comparison of the use of arboreal vegetation by population of bank vole (*Clethrionomys glareolus*), wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) and common dormouse (*Muscardinus avellanarius*). J. Zool. Lond. ; **233** : 314-317.

Toma B., André-Fontaine G., Artois M., Augustin J.C., Bastian S., Bénet J.J., Cerf O., Lacheretz A., Picavet D..P., Prave M., 2000. Les zoonoses infectieuses. Cours de maladies contagieuses. Ecoles Nationales vétérinaires françaises ; 164p.

Truszkowsky J., 1974. Utilisation of nest boxes by rodents. Acta Theriol. ; **19** (29) : 441-452.

Vapalahti O., Vaheri A., Henttonen H., 1995. Hantavirus infections in Finland. Kansanterveys ; **5** : 9-11.

Verhagen R., Leirs H., Tkachenko E., Van Der Groen G.,1986. Ecological and epidemiological data on Hantavirus in Bank vole populations in Belgium. Arch. Virol. ; 193-205.

Viitala J. et Hoffmeyer I., 1985. Social organization in *Clethrionomys* compared with *Microtus* and *Apodemus* : social odours, chemistry and biological effects. Ann. Zool. Fennici ; **22** : 359-371.

Viitala J., 1977. Social organization in cyclic subartic populations of the voles *Clethrionomys rufocanus* and *Microtus agrestis*. Ann. Zool. Fennici ; **14** : 53-93.

Wiedfeld R., 1971. Répartition écologique et dynamique des populations d'*Apodemus sylvaticus* L. et *Clethrionomys glareolus* Schr. dans onze milieux forestiers. Th. 3ème cycle : Agro. ; Nancy : 55p.

Xu Z.Y., Tang Y.W., Kan L.Y., Tsai T.F., 1987. Cats – source of protection or infection ? A case-control study of hemorrhagic fever with renal syndrome. Am. J. Epidemiol. ; **126** (5) : 942-949.

Yanagihara R., Amyx H.L., Gajdusek D.C., 1985. Experimental infection with Puumala virus, the etiologic agent of nephropathia epidemica, in bank voles (*Clethrionomys glareolus*). J. Virol. ; **55** : 34-38.

Ylönen H., Koskela E., Mappes T., 1997. Infanticide in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) : occurrence and the effect of familiarity on female infanticide. Ann. Zool. Fennici. ; **34** : 259-266.

Zalewski A., 1996. Choice of age classes of bank voles *Clethrionomys glareolus* by pine marten Martes martes and tawny owl Strix aluco in Bialowieza National Park. Acta Œcologica ; **17** (3) : 233-244.

En ligne :

Astronomical Applications Department, 2002. Sun and moon rise and set table. U.S. Naval Observatory (On line). Available from internet : URL : http://mach.usno.navy.mil/

Stahl P., 1987. European Wild Cat in France. Issue **6** (On line). Available from internet : URL : http://lynx.uio.no/catfolk/cnissues/cn06-17.htm

Zeller H., Coudrier D., Bouloy M., Billecocq A., Murgue B., 2001 prédiction et prévention de la fièvre hémorragique avec syndrome rénal Centre national de référence et Centre collaborateur OMS des arbovirus et des fièvres hémorragiques virales Mises au point de techniques (On line). Available from internet : URL : http://www.pasteur.fr/recherche/RAR/actuel/Arbofhem.html

ANNEXE I

Résultats des piégeages de Campagnol roussâtre (C.R.) et d'analyse sérologique (FHSR +) au cours des quatre sessions de piégeages dans le parc de Belval de l'automne 2000 au printemps 2002.

Ligne n°	Milieu	C.R. capturés	Session	FHSR +
1	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	0	Automne 2000	0
2	Broussailles épineuses	8	Automne 2000	0
3	Milieu ouvert	0	Automne 2000	0
4	Milieu ouvert	0	Automne 2000	0
5	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	4	Automne 2000	0
6	Lisière broussailles protégées / milieu ouvert	0	Automne 2000	0
7	Futaie ouverte	0	Automne 2000	0
8	Lisière futaie ouverte / milieu ouvert	0	Automne 2000	0
9	Milieu ouvert	0	Automne 2000	0
10	Milieu ouvert	0	Automne 2000	0
11	Broussailles protégées	5	Automne 2000	0
12	Lisière broussailles protégées / milieu ouvert	3	Automne 2000	1
13	Futaie broussailleuse	1	Automne 2000	0
14	Milieu ouvert	0	Automne 2000	0
15	Futaie broussailleuse	0	Automne 2000	0
16	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	0	Automne 2000	0
17	Milieu ouvert	0	Automne 2000	0
18	Futaie broussailleuse	1	Automne 2000	0
19	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	3	Automne 2000	0
20	Milieu ouvert	0	Automne 2000	0
21	Broussailles protégées	0	Automne 2000	0
22	Lisière broussailles épineuses / milieu ouvert	0	Automne 2000	0
23	Futaie broussailleuse	0	Automne 2000	0
24	Milieu ouvert	0	Automne 2000	0
25	Futaie broussailleuse	0	Automne 2000	0
26	Milieu ouvert	0	Automne 2000	0
27	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	0	Automne 2000	0
28	Lisière broussailles épineuses / milieu ouvert	1	Automne 2000	0
29	Lisière futaie ouverte / milieu ouvert	0	Automne 2000	0
30	Milieu ouvert	0	Automne 2000	0
31	Lisière broussailles protégées / milieu ouvert	0	Automne 2000	0
32	Lisière futaie ouverte / milieu ouvert	0	Automne 2000	0
33	Lisière futaie ouverte / milieu ouvert	0	Printemps 2001	0
34	Milieu ouvert	0	Printemps 2001	0
35	Futaie broussailleuse	1	Printemps 2001	0

36	Broussailles épineuses	2	Printemps 2001	0
37	Milieu ouvert	0	Printemps 2001	0
38	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	2	Printemps 2001	0
39	Lisière broussailles protégées / milieu ouvert	0	Printemps 2001	0
40	Milieu ouvert	0	Printemps 2001	0
41	Milieu ouvert	0	Printemps 2001	0
42	Futaie ouverte	0	Printemps 2001	0
43	Milieu ouvert	0	Printemps 2001	0
44	Broussailles protégées	1	Printemps 2001	0
45	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	1	Printemps 2001	0
46	Futaie broussailleuse	0	Printemps 2001	0
47	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	1	Printemps 2001	0
48	Milieu ouvert	0	Printemps 2001	0
49	Futaie broussailleuse	1	Printemps 2001	0
50	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	0	Printemps 2001	0
51	Futaie ouverte	0	Printemps 2001	0
52	Milieu ouvert	0	Printemps 2001	0
53	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	1	Printemps 2001	0
54	Broussailles protégées	0	Printemps 2001	0
55	Broussailles épineuses	1	Printemps 2001	1
56	Milieu ouvert	0	Printemps 2001	0
57	Lisière futaie ouverte / milieu ouvert	0	Printemps 2001	0
58	Lisière broussailles protégées / milieu ouvert	0	Printemps 2001	0
59	Lisière broussailles protégées / milieu ouvert	0	Printemps 2001	0
60	Lisière broussailles épineuses / milieu ouvert	3	Printemps 2001	3
61	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	1	Printemps 2001	0
62	Futaie broussailleuse	0	Printemps 2001	0
63	Milieu ouvert	0	Automne 2001	0
64	Futaie broussailleuse	7	Automne 2001	0
65	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	1	Automne 2001	0
66	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	3	Automne 2001	1
67	Broussailles protégées	3	Automne 2001	0
68	Lisière broussailles protégées / milieu ouvert	0	Automne 2001	0
69	Milieu ouvert	0	Automne 2001	0
70	Futaie ouverte	1	Automne 2001	0
71	Lisière futaie ouverte / milieu ouvert	0	Automne 2001	0
72	Milieu ouvert	0	Automne 2001	0
73	Milieu ouvert	0	Automne 2001	0
74	Futaie broussailleuse	2	Automne 2001	1
75	Futaie broussailleuse	0	Automne 2001	0
76	Milieu ouvert	0	Automne 2001	0
77	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	1	Automne 2001	0

78	Lisière broussailles protégées / milieu ouvert	2	Automne 2001	0
79	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	3	Automne 2001	0
80	Milieu ouvert	0	Automne 2001	0
81	Futaie broussailleuse	2	Automne 2001	0
82	Futaie broussailleuse	1	Automne 2001	0
83	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	1	Automne 2001	0
84	Milieu ouvert	0	Automne 2001	0
85	Lisière broussailles épineuses / milieu ouvert	7	Automne 2001	0
86	Broussailles épineuses	2	Automne 2001	0
87	Futaie ouverte	0	Automne 2001	0
88	Lisière futaie ouverte / milieu ouvert	0	Automne 2001	0
89	Lisière broussailles protégées / milieu ouvert	6	Automne 2001	0
90	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	0	Automne 2001	0
91	Broussailles protégées	2	Automne 2001	0
92	Lisière futaie ouverte / milieu ouvert	1	Automne 2001	1
93	Milieu ouvert	0	Automne 2001	0
94	Futaie ouverte	0	Automne 2001	0
95	Milieu ouvert	0	Printemps 2002	0
96	Milieu ouvert	0	Printemps 2002	0
97	Futaie broussailleuse	0	Printemps 2002	0
98	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	4	Printemps 2002	0
99	Futaie broussailleuse	2	Printemps 2002	0
100	Futaie ouverte	0	Printemps 2002	0
101	Broussailles épineuses	2	Printemps 2002	0
102	Futaie broussailleuse	0	Printemps 2002	0
103	Broussailles protégées	1	Printemps 2002	0
104	Lisière broussailles protégées / milieu ouvert	1	Printemps 2002	0
105	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	7	Printemps 2002	0
106	Broussailles épineuses	1	Printemps 2002	0
107	Futaie ouverte	0	Printemps 2002	0
108	Broussailles protégées	1	Printemps 2002	0
109	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	1	Printemps 2002	0
110	Futaie broussailleuse	3	Printemps 2002	1
111	Futaie broussailleuse	0	Printemps 2002	0
112	Futaie broussailleuse	2	Printemps 2002	0
113	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	0	Printemps 2002	0
114	Lisière futaie broussailleuse / milieu ouvert	0	Printemps 2002	0
115	Milieu ouvert	0	Printemps 2002	0
116	Futaie broussailleuse	0	Printemps 2002	0
117	Broussailles épineuses	0	Printemps 2002	0
118	Lisière broussailles épineuses / milieu ouvert	0	Printemps 2002	0
119	Milieu ouvert	0	Printemps 2002	0

120	Futaie ouverte	0	Printemps 2002	0
121	Futaie ouverte	0	Printemps 2002	0
122	Broussailles protégées	0	Printemps 2002	0
123	Lisière broussailles protégées / milieu ouvert	0	Printemps 2002	0
124	Broussailles protégées	4	Printemps 2002	0
125	Broussailles épineuses	3	Printemps 2002	1
126	Futaie broussailleuse	1	Printemps 2002	1
		119		

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES CARNIVORES SAUVAGES COMME SENTINELLES DE LA FIEVRE HEMORRAGIQUE AVEC SYNDROME RENAL

RESUME

La Fièvre Hémorragique avec Syndrome Rénal, due à l'hantavirus Puumala, sévit dans le Nord-Est de la France. L'infection se rencontre chez différentes espèces, notamment les carnivores, dont le rôle dans l'épidémiologie demeure encore mal connu.

Après une synthèse bibliographique sur l'espèce réservoir, le Campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*), et sur les caractéristiques de la FHSR, l'auteur présente son étude conduite dans les Ardennes françaises, zone principale d'endémie, concernant l'exposition des prédateurs du Campagnol roussâtre à la FHSR.

SUMMARY

Puumala Hantavirus, causative agent of the french haemorrhagic fever with renal syndrome, is carried predominantly by the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). There is limited knowledge of Puumala infection in non-reservoir species as predatory species of bank vole.

Firstly, the author summarises the major points of the biology of bank vole and the epidemiology of the HFRS. Secondly, this thesis, conducted in the french Ardennes, assesses the susceptibility of carnivores to hantavirus infection.

MOTS-CLES

- HANTAVIRUS : PUUMALA
- FAUNE SAUVAGE
- CARNIVORES SAUVAGES
- CAMPAGNOL ROUSSÂTRE
- *CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*
- ARDENNES
- SENTINELLES

JURY

Président : Monsieur le Professeur Armstrong
Rapporteur : Madame le Docteur Ruvoen-Clouet
Assesseur : Madame le Professeur L'Hostis
Membre invité : Madame le Docteur Poulle

ADRESSE DE L'AUTEUR

56, rue Paul Vaillant-Couturier
51100 REIMS