VERS UNE STRATÉGIE D'ÉTUDE ÉPIDÉMIOLOGIQUE DE L'ÉCHINOCOCCOSE ALVÉOLAIRE

A propos de cas d'infestation observés
chez *Microtus arvalis* P. dans le Doubs (France)

P. DELATTRE, M. PASCAL et J.-P. DAMANGE

RÉSUMÉ. Analysant les résultats d'une étude de dynamique de population de rongeurs (essentiellement *Microtus arvalis* Pallas) dont certains étaient infestés par *Echinococcus multilocularis*, les auteurs se proposent de préciser les relations existant entre le cycle parasitaire et la dynamique des différents hôtes potentiels présents sur le site d'étude (Sept-Fontaines, Doubs, France). Leur démarche les conduit à intégrer le parasite dans un système proie-prédateur et à montrer comment les comportements des différents hôtes, le prédateur d'une part (*Vulpes vulpes*) hébergeant l'adulte du parasite et les proies d'autre part (les différents campagnols) hébergeant la larve, évoluent de façon à provoquer une circulation régulière du parasite entre les Rongeurs et le Renard. Le milieu joue dans ce processus un rôle déterminant. Leur réflexion les incite à proposer, pour parfaire notre connaissance de la dynamique de transmission du parasite, une approche écologique susceptible de déboucher sur une réelle étude épidémiologique.

Guidelines for an epidemiological approach of *Echinococcus multilocularis* in an agrarian ecosystem in France.

SUMMARY. The aim of the authors is to give some precisions about the relationship between the cycle of *Echinococcus multilocularis* and the dynamics of the different potential hosts (rodents and carnivorous) existing on the area under study (Sept-Fontaines, Doubs, France), by analysing the results of rodents trapping operation (mainly on *Microtus arvalis*) some of it are infested by the parasite. For this purpose they include the parasite in a prey-predator system and show how the behavioural pattern of the different species involved in the system (in one hand, the predator, *Vulpes vulpes*, infested by the adult form of the parasite, in an another hand the preys, different vole species, infested by larvae) allowed a regular circulation of the parasite between rodents and foxes. In the view of increasing our knowledge about the dynamic of parasite transmission they propose an ecological approach which should allowed to realise a real epidemiological study. In the described process the diversity of habitats had been taken into consideration and play a fundamental part.

Laboratoire de la Faune Sauvage de l'I.N.R.A., F 78350 Jouy-en-Josas.

Accepté le 1^{er} octobre 1984.

Introduction

« L'échinococcose alvéolaire est, compte tenu de ses particularités épidémiologiques, une maladie d'éternelle actualité ». Ainsi Contat (1984) concluait-il un travail synthétique sur cette maladie parasitaire dont plusieurs articles récents soulignent par ailleurs la fréquence sur le territoire français, notamment en Franche-Comté (Houin *et al.*, 1982), en Savoie (Contat *et al.*, 1983), en Auvergne-Limousin (Rey, 1978 ; Petavy *et al.*, 1980, 1983) et en Lorraine (Artois, comm. pers.).

En Franche-Comté un double programme intensif engagé depuis 1979 par le laboratoire de la Faune Sauvage de l'I.N.R.A. associe localement une étude de la biologie des populations de la forme fousseuse du Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris* Sherman) (Pascal, 1981) hôte de la larve d'*Echinococcus multilocularis* à une étude des relations proies-prédateurs établies entre différents micromammifères (*A. terrestris*, *Microtus arvalis* Pallas, *Clethrionomys glareolus* Schreber, *Apodemus flavicollis* Melchios essentiellement) et deux petits Mustélidés (*Mustela nivalis* L. et *Mustela erminea* L.). Au nombre des opérations requises par l'étude écologique entreprise figure l'autopsie de la quasi-totalité des rongeurs capturés à l'occasion d'opérations d'échantillonnage standardisées régulièrement répétées et destinées à analyser certains paramètres démographiques. Ces autopsies nous ont permis de révéler sur le site la présence du parasite à la fois au sein des populations d'*A. terrestris** et de celles de *M. arvalis***.

L'attention manifestée récemment par les parasitologues et la profession médicale à l'égard de cette parasitose affectant des espèces entrant directement dans le cadre de nos études a suscité notre intérêt notamment en ce qui concerne l'évaluation des connaissances biologiques liées au cycle du parasite et les modalités méthodologiques développées par diverses équipes travaillant sur le sujet. Il nous est apparu ainsi que les premiers résultats de l'approche écologique qui guide notre recherche sur les populations de rongeurs, potentiellement hôtes de la larve d'*E. multilocularis*, pouvaient présenter un intérêt à la fois dans une perspective purement biologique et dans une tentative de compréhension du maintien du parasite dans le biotope observé et de sa transmission au sein de la chaîne parasitaire.

Au cours de cet exposé nous analyserons superficiellement certains aspects comparatifs de la cinétique des populations des deux rongeurs trouvés porteurs de la larve d'*E. multilocularis* sur le site : *M. arvalis* et *A. terrestris*. Seules seront développées les relations existant entre la larve du parasite, l'une des espèces hôtes intermédiaires (*M. arvalis*) et le milieu. Nous restons cependant conscients qu'en dernier ressort seule une analyse globale incluant la recherche et l'étude de la totalité des espèces vectrices et hôtes permettrait d'appréhender et d'expliquer le cycle

* Collaboration avec le Laboratoire de Parasitologie (Faculté de Médecine de Créteil) et résultats partiellement publiés (Houin *et al.*, 1980, Houin *et al.*, 1982).

** Le diagnostic pour cette espèce ainsi que la description des lésions ont été réalisées par le C.N.E.R. (Nancy). L'examen de coupes histologiques a permis de retrouver la structure classique du kyste alvéolaire et d'estimer la fertilité des larves (Bonnin *et al.* en préparation).

parasitaire dans sa totalité. L'étude que nous analysons est donc fragmentaire à cet égard et présente en outre des limites et des lacunes que nous soulignons. Elle a cependant, à notre sens, l'avantage d'apporter d'une part des faits ou des hypothèses liés au fonctionnement du cycle parasitaire, d'autre part des propositions concrètes et argumentées portant sur une stratégie de l'échantillonnage des espèces de rongeurs potentiellement hôtes dans une perspective d'enquête épidémiologique.

Matériel et méthodes

Le milieu d'étude

Le site d'étude, localisé à 850 m d'altitude sur le 2^e plateau du Jura, couvre une surface de 10 km² environ sur la commune de Septfontaines (Doubs). Il comprend une partie bocagère non remembrée entourée de milieux ouverts (prairies de fauches et cultures) et limitée à l'est par une forêt mixte de feuillus et de résineux (*fig. 1*).

Au cours d'une première étape nous avons cherché à définir et à caractériser les principaux milieux ouverts auxquels sont inféodées les deux espèces de Microtidés étudiés. Nous en avons retenu quatre : « prairie » (prairie de fauche), « pâtures », « bordures » (bandes herbacées longeant routes, chemins et fossés) et « labours » (ou « cultures » suivant la saison). La cartographie des milieux a permis de quantifier leur importance respective par rapport à la surface totale des milieux ouverts du site. La stratégie d'échantillonnage des populations de rongeurs adoptée conduit à consentir, par type de milieu, un effort de piégeage proportionné à la représentation de ce milieu sur le terrain.

Le matériel biologique

1 — LE CAMPAGNOL DES CHAMPS ; *M. ARVALIS*

a) Méthode d'échantillonnage

Les populations de ce rongeur sont échantillonnées périodiquement grâce à des pièges I.N.R.A. disposés en lignes (34 pièges disposés à 3 m les uns des autres sur 100 m) selon le protocole préconisé par Spitz (1974) et relevés quotidiennement pendant 3 jours consécutifs. Cette technique standardisée permet d'accéder à une connaissance quantifiée de l'évolution numérique des populations. Deux réseaux de pièges disposés en quadrat (pièges placés à 3 m de distance les uns des autres et restant tendus pendant une durée minimale de 3 jours) ont été superposés aux lignes de pièges ayant livré un ou plusieurs rongeurs parasités (octobre 1983, avril 1984). Nous réalisons ainsi, au niveau du quadrat, un biais d'échantillonnage systématique en piégeant de façon intensive sur des lieux où il y a présomption de fréquence élevée d'*E. multilocularis*. C'est la raison pour laquelle, dans la suite de l'analyse, nous séparons nettement les résultats obtenus sur quadrats de ceux obtenus sur les lignes et lorsque nous parlons de taux d'infestation sur l'ensemble des milieux

FIG. 1. — Description du milieu d'étude et localisation des animaux parasités capturés.

il s'agit de taux calculés à partir des résultats du piégeage en lignes. La mise en place de quadrat permet à la fois de calculer le taux d'infestation au niveau d'une parcelle, de vérifier la valeur des coefficients de ligne (Spitz *et al.*, 1974) et de traduire avec un risque d'erreur moindre les valeurs relatives obtenues précédemment en termes de densités absolues. Elle permet de disposer enfin d'une image de la répartition spatiale des rongeurs (*fig. 2*). Les quadrats ont été mis en place sur une prairie permanente en octobre 1983 et sur un labour en avril 1984. Les valeurs des densités de population dont il est fait état par la suite ont été, soit calculées à partir des coefficients de ligne, soit, pour les quadrats, en établissant le rapport du nombre d'individus capturés à la surface du quadrat augmentée d'une bande marginale de largeur égale à la valeur de la DRS (Distance moyenne entre recaptures successives). L'ensemble des données est ramené à l'hectare (ind/ha = nombre d'individus par hectare).

FIG. 2. — Répartition spatiale des rongeurs (distinction par sexe et localisation des animaux parasites capturés).

b) Détermination de l'âge individuel

Chez les rongeurs dont l'espérance de vie est faible le poids du cristallin augmente suffisamment avec l'âge pour constituer un critère d'âge individuel relativement fiable (Lord, 1959). Le Campagnol des champs est, à cet égard, une espèce bien étudiée (Martinet, 1966). En comparant les courbes de référence obtenues à partir de deux populations séparées, Le Louarn (1971) a toutefois montré que l'origine géographique de celles-ci pouvait fortement modifier les paramètres de la courbe

poids des cristallins/âge. Dans la région que nous étudions le Campagnol des champs n'a jamais fait l'objet d'expérimentation visant à établir les paramètres caractéristiques de cette courbe. Aussi dans la suite de cet exposé ce critère ne sera employé qu'avec réserves dans l'attente de données plus précises. A titre indicatif cependant il est prévisible que la courbe caractérisant notre population se situe entre les deux courbes présentées par Le Louarn et à titre d'exemple au poids particulier de 40 mg, utilisé ultérieurement, correspond un âge compris entre 1 mois 1/2 et 3 mois.

2 — LE CAMPAGNOL TERRESTRE (*A. TERRESTRIS*)

— Méthode d'échantillonnage

Un piégeage standardisé sur bande (100 m $\times$ 5 m) au moyen de pièges Sherman (2 pièges par carré de 5 m $\times$ 5 m) associé à un protocole strict (8 contrôles sur une période n'excédant pas 72 heures et incluant 2 nuits) permet d'accéder à une estimation de la densité de ce rongeur (Pascal, 1984) et aux limites de cette estimation (Rodolphe et Pascal, 1985).

3 — LA LARVE D'*E. MULTILOCULARIS*

— Méthode de dépistage

Les sujets parasités par *E. multilocularis* sont décelés par simple examen macroscopique de la surface hépatique et déclarés positifs après analyse histologique (Bonnin *et al.* en préparation). Cette technique de dépistage relativement lourde présente de nombreux inconvénients. En effet, les animaux étant sacrifiés immédiatement après leur capture seuls sont décelés les parasites localisés à la surface du foie et dont le degré d'évolution est suffisant. En conséquence les divers taux minimum de parasitisme dont nous faisons état sont vraisemblablement sous-estimés. Il est vrai que ces taux n'ont guère de valeur intrinsèque et n'ont d'intérêt qu'à l'occasion de comparaison permettant de dégager avec prudence des tendances ou des évolutions.

Le diagnostic sérologique sur microprélèvements se heurte actuellement à des difficultés liées aux réactions croisées (les rongeurs observés abritant couramment plusieurs espèces de cestodes). En raison des taux d'infestation généralement faibles des populations sa mise au point nous semble fondamentale dans une perspective de mise en œuvre d'enquête épidémiologique.

L'examen macroscopique de dépistage d'*E. multilocularis* a été réalisé systématiquement dès 1980 sur *A. terrestris* en référence à l'hypothèse conférant à ce rongeur un rôle certain dans l'épidémiologie de la maladie (Houin *et al.*, 1980) et n'a débuté qu'en octobre 1982 sur *M. arvalis* à la suite de la découverte fortuite d'un cas unique.

Résultats

1 — CINÉTIQUES COMPARÉES DE POPULATIONS DE *M. ARVALIS* ET *A. TERRESTRIS* DE 1979 A 1984

Au cycle annuel d'abondance des rongeurs se superposent pour certaines espèces et souvent localement des variations d'abondance pluriannuelles plus ou moins

régulières ; les « cycles de pullulation ». Ces cycles sont classiquement découpés en quatre phases principales (Krebs, 1974) : phases de faible densité, d'accroissement, de fortes densités (prenant parfois un caractère de pullulation) et de déclin.

Pendant les deux premières années de l'étude (1979-1980) les populations de *M. arvalis* et de *A. terrestris* sont simultanément en phases d'accroissement et de forte densité (fig. 3). Le début de la phase de déclin est également synchrone chez les deux espèces. En revanche, les modalités de ce déclin sont différentes ; à un déclin très rapide des populations de *M. arvalis* (en l'espace de 6 mois, d'octobre 1980 à mai 1981) s'oppose un déclin très progressif de celles de *A. terrestris* qui évoluent en 30 mois d'une densité moyenne de 700 ind/ha (automne 1980) à moins de 20 ind/ha (printemps 1983) (cette dernière valeur correspond sensiblement au seuil de perception de la méthode d'échantillonnage utilisée). Les populations de *A. terrestris* n'abordent donc la phase de faible densité fixée arbitrairement à une valeur inférieure à 20 ind/ha, qu'en automne 1982 alors que chez *M. arvalis* cette phase, commencée au printemps 1981 touche à sa fin. La figure 3 montre ainsi de façon évidente que sur le site d'étude les populations des deux espèces ne sont jamais simultanément en phase de faible densité.

FIG. 3. — Cinétique comparée des populations des deux espèces de rongeurs trouvés parasités par *E. multilocularis*. Les flèches indiquent les périodes au cours desquelles ont été détectés des *M. arvalis* parasités.

Pour *M. arvalis* l'année 1983 constitue une période d'augmentation des populations (phase d'accroissement) et c'est au sein d'un îlot à forte densité (supérieure à 200 ind/ha) qu'à l'automne de cette même année est identifié le premier individu de cette espèce reconnu parasité par *E. multilocularis*.

2 — CARACTÉRISTIQUES DES POPULATIONS DE *M. ARVALIS*
EN OCTOBRE 1983 ET EN AVRIL 1984

a) *Distribution et densité des populations en relation avec les différents types de milieux définis*

Les densités de rongeurs présentées par type de milieu et pour les deux parcelles dans lesquelles des quadrats ont été mis en place (*tableau I*) font apparaître des différences importantes entre ces milieux, entre différentes parcelles d'un même type de milieu et d'une époque à la suivante.

En octobre 1983 les densités de population du Campagnol des champs sont élevées à la fois sur le quadrat (milieu prairial) et dans le milieu bordure. En avril 1984 ce sont les labours et les bordures qui présentent les densités les plus fortes. En octobre 1983, les labours (chaumes sur couverture végétale) n'ont pas été échantillonnés. En revanche ce milieu, propice à la présence du rongeur, a été prospecté au printemps. A cette époque les prairies labourées offrent au Campagnol des champs quantités de microcavités protectrices et les mottes retournées lui rendent accessibles en toute quiétude des parties épigées végétales. Enfin le milieu bordure constitue en toute saison un milieu très favorable à ce rongeur ; une végétation herbacée relativement haute lui offrant tout à la fois couvert, gîte et protection efficace contre nombre de ses prédateurs.

b) *Structures de population*

Il n'y a pas de différences importantes de structure de population (globalement ou en séparant les sexes) quand on compare pour une même saison les échantillons issus des lignes et ceux issus du quadrat (*fig. 4*). En revanche, on note un net vieillissement de la population printanière par rapport à la population automnale. Au printemps 1984 l'échantillon compte seulement quelques spécimens dont le poids des cristallins est inférieur à 40 mg, soit donc, en accord avec ce que nous avons dit précédemment, des sujets nés entre janvier et mars.

Par ailleurs, l'échantillon prélevé sur le quadrat en avril 1984 au cours des trois premiers jours de piégeage, n'est pas, par sa structure, différent de celui prélevé au cours des quatre journées suivantes.

3 — TAUX D'INFESTATION PAR *E. MULTILOCULARIS*

La rubrique A' du *tableau I* rend compte du pourcentage d'infestation calculé par le simple rapport du nombre de spécimens infestés au nombre total de rongeurs capturés par milieu ou par parcelle (les densités globales de rongeurs sont estimées en tenant compte de la densité moyenne par milieu et de la représentation du milieu par rapport à la surface totale des milieux ouverts).

TABLEAU I. — Calcul des taux d'infestation pour différentes échelles de perception.

Époque de piégeage	Données	Pour une parcelle	Pour chaque type de milieu				Pour l'ensemble des milieux
			Culture	Prairie	Pâture	Bordure	
Octobre 1983	— Nombre de lignes posées (ou surface piégée)	7 000 m ²	0	9	1 1/2	3	13,5
	A — Nombre de rongeurs capturés	324	/	116	9	59	184
	B — Nombre de rongeurs parasitables	90	/	43	4	14	61
	C — Densité (en nombre d'ind/ha)	463	/	103	48	157	93
	D — Nombre de rongeurs parasitables/ha	131	/	38	21	37	34
	A' — Taux d'infestation minimum de la population globale	0,31 %	/	0,86 %	0 %	0 %	0,71 %
	B' — Taux d'infestation minimum de la population parasitable	1,11 %	/	2,33 %	0 %	0 %	1,94 %
	C' — Proportion des différents milieux	/	1 %	75 %	20 %	4 %	/
	D' — Nombre de rongeurs parasités/ha	1,43	/	0,88	0	0	0,66
Avril 1984	— Nombre de lignes posées (ou surface piégée)	6 700 m ²	3	7	3	5	18
	A	72/125	26	31	8	42	107
	B	62/105	23	31	8	42	104
	C	107	69	35	21	67	34
	D	92	61	35	21	67	33,7
	A'	5,56 %	7,69 %	0 %	0 %	0 %	0,16 %
	B'	6,45 %	8,70 %	0 %	0 %	0 %	0,16 %
	C'		1 %	75 %	20 %	4 %	/
	D'	5,93	5,30	0	0	0	0,06

* Les taux d'infestation ont été établis pour les parcelles et les divers milieux « i » en utilisant les seules valeurs s'y référant. Les calculs qui ont permis d'accéder à ces taux pour l'ensemble des milieux tiennent compte de la représentativité des divers milieux au sein de l'ensemble des milieux ouverts du site de travail (C') et n'intègrent que les seules valeurs obtenues sur les lignes de piégeage à l'exclusion de celles relatives aux parcelles. Le nombre de rongeurs parasitables, B, correspond à ceux dont le poids de cristallins est supérieur à 40 mg (cf. texte). Les 2 valeurs associées à la parcelle d'avril 1984 pour chacune des rubriques A et B correspondent respectivement aux effectifs associés aux 3 premiers jours de piégeage (seules ces valeurs seront utilisées par la suite) et au piégeage total de 7 jours. Le calcul de la densité « C » est exposé en détail dans le chapitre « matériel et méthode ». Si « n_i » est le nombre de rongeurs reconnus parasités sur une parcelle ou sur le milieu « i » :

$$D_i = \frac{B_i}{A_i} \times C_i \quad A'_i = \frac{n_i}{A_i} \quad B'_i = \frac{n_i}{B_i} \quad D'_i = \frac{n_i}{A_i} \times C_i$$

De la même façon, les expressions associées à la rubrique « ensemble des milieux » deviennent :

$$D = \sum D_i C'_i \quad A' = \sum A'_i C'_i \quad B' = \sum B'_i C'_i \quad D' = \sum D'_i C'_i$$

FIG. 4. — Comparaison des structures de population du Campagnol des champs (*M. arvalis*) en fonction des saisons : automne 1983 et printemps 1984 ; en fonction du mode de piégeage : en lignes ou en quadrat ; et en fonction de la durée du piégeage : limité dans le temps ($J + 1 - J + 3$) ou prolongé ($J + 4 - J + 7$)

▲ = position des animaux trouvés parasités.

P. cr. = poids des cristallins.

Les taux d'infestation calculés sont sensiblement plus élevés pour le prélèvement automnal que pour le prélèvement printanier. Ils restent nuls au cours de ces deux périodes pour les milieux « bordure » et « pâture ». En revanche la « prairie », en automne, et le « labour », au printemps, apparaissent comme des milieux propices au développement de la parasitose. On notera par ailleurs que le taux d'infestation est élevé dans tous les milieux riches en rongeurs, excepté le milieu bordure.

On soulignera enfin que les poids des cristallins de tous les *M. arvalis* parasités sont supérieurs à 40 mg (fig. 4) et que dans le cas du prélèvement sur quadrat au printemps 1984 les quatre rongeurs parasités sont répartis à la périphérie de la parcelle échantillonnée.

Discussion

1 — CONSIDÉRATION SUR LE CYCLE PARASITAIRE

Houin *et al.* (1980-1982) se fondant sur une forte corrélation entre la répartition spatiale des cas humains d'échinococcose alvéolaire et la répartition d'*A. terrestris* concluaient à la prédominance de ce rongeur dans le fonctionnement du cycle d'*E. multilocularis* en France. Deux faits biologiques affaiblissent cependant cette conclusion.

On sait en effet que « la durée d'élimination des œufs par les hôtes définitifs est liée à la longévité des échinocoques adultes qui n'excède pas 6 mois chez le Renard » (Contat, 1984) et que ce Carnivore est, jusqu'à preuve du contraire en France, l'hôte définitif responsable de la pérennité du cycle en milieu rural. Or les densités locales d'*A. terrestris*, à l'échelle d'une commune (*fig. 3*) peuvent demeurer extrêmement faibles (inférieures à 20 ind/ha) pendant des périodes excédant une année. La probabilité de réinfestation du Renard (prédateur opportuniste) par cette seule espèce de rongeur au cours d'une telle phase de faible densité devrait dès lors avoisiner zéro et expliquerait mal l'endémie observée.

Par ailleurs Petavy (1983) a mis en évidence une relative stérilité des larves d'*E. multilocularis* développées chez *A. terrestris* en Auvergne. Nous observons comparativement que les cinq kystes décelés chez *M. arvalis* en avril 1984 se sont révélés tous fertiles, attestant d'une bonne adaptation du parasite à cet hôte et que les taux d'infestation calculés pour cette espèce (respectivement 1,64 % et 1,88 % en octobre 1983 et en avril 1984) sont nettement supérieurs à ceux calculés par Houin (1982) pour *A. terrestris* (0,24 %) dans la même région et à un moment comparable du cycle (phase de fortes densités).

On peut donc émettre l'hypothèse que dans la localité étudiée ce serait l'association d'au moins deux rongeurs (*A. terrestris* et *M. arvalis*) dont les populations pullulent de façon relativement asynchrone et assurent ainsi de façon continue une forte densité de proies potentielles pour le Renard qui serait à l'origine du maintien d'*E. multilocularis*. D'autre part la meilleure fertilité des larves hébergées par *M. arvalis* (Petavy comm. pers. et observations précédentes) associée à une durée de cycle plus courte chez ce Rongeur (2 à 4 ans, Spitz, 1974) augure d'un rôle prépondérant de cette espèce pour le type de milieu étudié. Chez *A. terrestris* la durée des cycles est de 4 à 6 ans (Habert, 1981 ; Meylan, 1981), celle des phases de faible densité peut excéder 2 ans. Cette espèce se comporterait en quelque sorte comme un « traceur » de la maladie, intégrant des caractéristiques de milieu et/ou d'associations animales favorables au maintien du cycle mais ne pourrait, selon toute probabilité, assurer seul le cycle du parasite.

En Europe la découverte de la larve d'*E. multilocularis* chez le Campagnol des champs et la mise en évidence du cycle sauvage de la maladie par l'intermédiaire de cette espèce est déjà ancienne de même que la démonstration de sa réceptivité

par essais d'infestation expérimentale (Vogel, 1960 et Rausch, 1967). Les travaux de Zeyhle (1982) en Allemagne semblent indiquer également par ailleurs que cette espèce est un hôte intermédiaire important. Elle est en effet décrite infectée dans des sites où, en dépit de densités appréciables d'*A. terrestris*, aucun individu de cette espèce n'est trouvé parasité par *E. multilocularis*.

Ces résultats et hypothèses sont en accord avec la thèse développée par Contat (1983-1984) pour la Savoie : « le rôle de trois espèces de campagnols (*M. arvalis*, *M. agrestis*, *C. glareolus*) sans avoir pu être précisé est probablement important ». Notons que dans le milieu observé les populations locales de *C. glareolus* ne manifestent que des poussées numériques faibles au regard de celles observées chez *M. arvalis* et *A. terrestris*. Cette espèce pourrait cependant devenir un hôte potentiel et jouer un rôle dans le fonctionnement du cycle parasitaire dans des biotopes où les milieux fermés qui lui sont favorables sont suffisamment vastes. Le Mulet à queue jaune (*A. flavicollis*) développe très localement et très sporadiquement des densités de population appréciables (20 à 30 ind./ha.), dans les milieux fermés, après « migration » automnale et seulement au cours des phases de fortes densités. Divers aspects de son comportement (« migration » automnale et printanière régulière, réactions antiprédatrices) sont à l'origine de fréquentes modifications de la distribution spatiale de ses populations et rangent cette espèce parmi les proies occasionnelles (proies de remplacement) du Renard. Ils augurent d'un rôle mineur joué par cette espèce dans le fonctionnement du cycle parasitaire. Jusqu'à présent peu d'espèces de ce genre ont été signalées comme hôte intermédiaire (une seule espèce est citée par Contat, 1982, il s'agit de *A. agrarius* signalée par Rausch, 1967, et Isakov, 1982). Au cours de notre étude 252 individus d'*A. flavicollis* ont été autopsiés sans qu'il soit possible de déceler un seul parasite.

2 — VALEUR DES TAUX D'INFESTATION PARASITAIRE

La notion de taux d'infestation est indissociable de l'analyse critique et de l'interprétation des échantillonnages. C'est ainsi qu'à l'analyse de la rubrique A' du *tableau I* nous serions conduits à conclure que les taux d'infestation dans les milieux les plus riches en rongeurs sont plus élevés au printemps qu'en automne. Ce serait raisonner sans tenir compte des structures de population à ces deux époques de l'année. En effet, on sait que la larve d'*E. multilocularis* doit pour présenter tous les critères de fertilité (ce qui est le cas pour tous ceux décelés au cours de cette étude) avoir au moins 45 à 50 jours d'évolution (Contat, 1984) et que le Rongeur ne devrait, par ailleurs, être soumis à de réels risques d'infestation qu'après son sevrage (soit à l'âge de 15 à 20 jours), ce qui porte à 60-70 jours l'âge minimum des rongeurs porteurs de parasites décelables par notre technique de dépistage. Tous les rongeurs parasités capturés présentaient un poids de cristallin supérieur à 40 mg, soit donc un âge associé à ce poids compris entre 40 et 90 jours, ce qui est compatible avec le raisonnement développé précédemment. Cette limite de 40 mg permet donc, en première approximation, de séparer les individus chez lesquels il est possible d'observer le parasite, de la fraction de population chez laquelle un tel dépistage reste

inopérant. Il est alors possible de calculer le nombre de rongeurs, B, porteurs de parasites décelables, et leur pourcentage par rapport au nombre total de rongeurs capturés en différents milieux (rubriques B et B' du *tableau I*).

Globalement (à l'échelle de l'ensemble des milieux) le taux d'infestation B' est nettement supérieur en automne (0,71 %) par rapport au printemps (0,16 %).

Pour les deux périodes de piégeage ce taux d'infestation reste globalement inchangé (1,92 % et 1,94 %). En revanche il est localement (à l'échelle de la parcelle) nettement plus élevé au printemps qu'à l'automne. Rappelons que les structures d'âge des divers échantillons sont semblables pour une même époque sur l'ensemble des lignes et sur le quadrat et qu'en conséquence la différence du taux d'infestation observée entre les deux échantillons prélevés de façon différente ne peut en aucun cas être interprétée par une différence de structure.

3 — VALEUR EXPLICATIVE DE CERTAINS ASPECTS DE LA RELATION PROIE-PRÉDATEUR

Les modalités de la survie en nature et du passage des embryophores du Renard aux rongeurs et les conditions d'infestation du Renard demeurent des inconnues du cycle parasitaire. Dans la zone d'endémie la probabilité de contamination réciproque augmente avec la fréquence de la simultanéité de deux maillons mammaliens du cycle en un même lieu. En conséquence tout facteur agissant sur la répartition et la coïncidence spatiale et temporelle de ces deux maillons aura une influence prépondérante sur l'acuité locale de la parasitose. Un parallélisme étroit doit donc être établi à notre sens entre la relation proie-prédateur et la relation hôte-parasite et nous conduit à souligner l'importance de la prise en considération simultanée du comportement des espèces et du milieu pour comprendre le fonctionnement du cycle parasitaire.

Concernant le Renard ; la stratégie alimentaire développée par cette espèce est actuellement bien perçue et l'on sait que la concentration des proies et leur accessibilité constituent deux des facteurs essentiels déterminant le choix des espèces et des individus capturés (Mac Donald, 1977). Nos résultats montrent que sur notre site d'étude ce comportement de prédation minimise les chances d'infestation. En effet pour les deux époques considérées (automne 1983 et printemps 1984) les rongeurs parasités sont exactement localisés dans les milieux où ils sont à la fois faciles à capturer et en fortes densités, soit pour l'automne le milieu prairial et pour le printemps le milieu « labour ». Dans le milieu « bordure » où les densités de rongeurs sont constamment les plus élevées la structure végétale composée d'enchevêtrements d'herbes hautes et sèches rend probablement la capture des rongeurs par le Renard plus difficile qu'elle ne peut l'être dans les deux autres milieux et contribue en ce sens à réduire l'accessibilité de la proie.

L'analyse d'un échantillon de fèces de Renard récoltées sur ce site en 1981, à une époque où le Campagnol des champs et le Campagnol terrestre étaient tous deux présents et abondants révèlent par ailleurs que la consommation de cette première espèce par le Renard se réalise dans des proportions plus importantes que ne le laisseraient supposer les abondances respectives des deux espèces (Ducros, 1982)

et soulignent une « préférence alimentaire » du Renard pour *M. arvalis*. Ce « choix » traduit fort probablement une accessibilité différentielle de ces deux espèces proies ; *M. arvalis* ayant une activité de « surface » beaucoup plus importante que *A. terrestris*. Cette observation renforce en outre notre opinion conférant à la première espèce un rôle important dans le fonctionnement du cycle d'*E. multilocularis* au sein de l'écosystème étudié.

Concernant les risques d'infestation du Rongeur on sait, depuis les travaux de Herrenschmidt (1984) sur le déterminisme du dépôt des fèces par le Renard qu'« il existe une coïncidence spatiale entre les zones où sont récoltées la majorité des fèces et celles où sont localisées les principales populations proies exploitées ». En d'autres termes le Renard chasse dans les milieux à fortes densités de proies et dépose ses fèces à proximité ou sur ses lieux de chasse. Ces comportements de chasse et de défécation agiraient ainsi en synergie, les premiers en augmentant la probabilité d'infestation du Renard et les seconds en accroissant les risques d'infestation des rongeurs. A l'échelle de la parcelle la répartition spatiale irrégulière des rongeurs parasités sur le quadrat du mois d'avril 84 (localisation en périphérie du champ : *fig. 2*) peut ainsi s'expliquer par le comportement du Renard qui chasse et défèque le long des sillons périphériques du labour. Selon toute probabilité l'infestation des rongeurs se réalise localement. En effet d'une part une observation superficielle nous a permis de déceler la présence de fèces de Renard essentiellement en périphérie du labour, d'autre part les déplacements de *M. arvalis* sont en moyenne faibles (de l'ordre de quelques mètres) et tout particulièrement réduits au printemps ; époque où les animaux sont le plus sédentaires (Spitz, 1974). On remarque à ce propos que le piégeage sur quadrat en avril 1984 a été mené sur sept jours. Durant les trois premiers jours au cours desquels on admet que la population locale piégeable est capturée, quatre animaux parasités ont été capturés. Au cours des quatre derniers jours de piégeage, durant lesquels théoriquement seuls sont piégés des rongeurs des parcelles voisines (prairies) attirés par le vide créé par le piégeage, aucun animal parasité n'a été capturé. Les structures de population des deux échantillons de rongeurs (piégés pendant les trois premiers jours ; piégés pendant les quatre derniers) étant comparables (*fig. 4*) le facteur « âge » qui joue un rôle important sur le taux d'infestation des rongeurs ne peut être évoqué ici.

Ces deux types de comportement (de chasse et de défécation) du prédateur constituent ainsi des « mécanismes de favorisation » au même sens que celui prêté par Combes (1980) aux altérations du comportement de fuite des hôtes intermédiaires induites par le parasite.

4 — RÉFLEXIONS A PROPOS D'UNE STRATÉGIE D'ÉCHANTILLONNAGE DES RONGEURS DANS LE CADRE D'UNE ENQUÊTE ÉPIDÉMIOLOGIQUE RELATIVE A *E. MULTILOCULARIS*

L'un des objectifs essentiels d'une enquête épidémiologique relative à une parasitose consiste à établir la carte de répartition du parasite. Simultanément ou consécutivement une étude plus poussée devrait permettre de déterminer plus finement, au travers des fréquences d'infestation des taxons animaux, les risques d'infes-

tation à l'échelle spatiale et temporelle. Dans le cas d'un parasite dixène comme *E. multilocularis* il est légitime de se poser la question du choix de l'indicateur de présence du parasite ; doit-on le rechercher chez le ou les hôtes définitifs (Carnivores) ou chez l'une ou les espèces de rongeurs hébergeant la larve ? D'après nos connaissances actuelles l'adulte d'*E. multilocularis* peut être hébergé en France par trois espèces de Carnivores que l'on peut classer comme suit par ordre décroissant de prédisposition à l'infestation par le cestode : le Renard roux, le Chien et le Chat (Petavy, communication personnelle). Le Renard, de par sa répartition spatiale, son abondance sur l'ensemble du territoire et le terrain très favorable qu'il constitue à l'égard d'*E. multilocularis*, représente un matériel biologique de premier choix, surtout si l'on oppose à cette seule espèce la liste relativement longue des espèces de rongeurs susceptibles d'héberger la larve du Cestode. La logique de ce choix se heurte malheureusement à des difficultés d'ordre pratique difficiles à surmonter actuellement dans la perspective d'une étude à une échelle régionale ou nationale. En effet le Renard constitue un matériel biologique rare au regard des diverses espèces de rongeurs, difficile à capturer et dangereux à manipuler par des non-initiés dans les zones infestées soit par le parasite, soit par le virus rabique. Pour tourner cette difficulté il était envisageable de procéder à la recherche d'embryophores dans des féces collectées selon des méthodes standardisées. Cette voie se heurte actuellement à la mise au point d'une technique d'identification spécifique des embryophores (Petavy, comm. pers.). L'étude épidémiologique d'*E. multilocularis* par la voie « Renard » est sans doute prometteuse mais apparemment réservée à des équipes spécialisées et de ce fait probablement limitée dans l'espace et dans le temps. Sans se substituer totalement à l'étude du carnivore celle des rongeurs semble au plan pratique plus accessible. Restreindre l'étude épidémiologique à une espèce de Rongeur considérée comme bon « marqueur » représente une stratégie tentante. *A. terrestris* serait à ce titre bien placé. Cependant deux objections peuvent être apportées à pareil choix. D'une part nos connaissances sur l'épidémiologie et le cycle du parasite sont encore bien imparfaites et une telle restriction risque de susciter des généralisations hâtives. D'autre part, les populations de ce Rongeur évoluent suivant des cycles au cours desquels des densités extrêmement faibles (de l'ordre de quelques ind/ha) alternent avec des densités très élevées (de l'ordre de 1 000 ind/ha localement). Pendant les périodes de faibles densités qui durent parfois plusieurs années, le piégeage de ce rongeur devient délicat. Le taux d'infestation de ses populations devrait chuter dans des proportions plus importantes que ne le laisserait supposer le rapport des densités entre phases de fortes et de faibles densités, ceci en raison de la stratégie alimentaire développée par le Renard et évoquée précédemment. En d'autres termes il faudrait soit consentir en période de faibles densités un effort considérable de piégeage pour un résultat fort aléatoire, soit abandonner tout travail de cet ordre pendant cette phase du cycle. Les mêmes arguments peuvent être avancés en ce qui concerne *M. arvalis*. En conséquence c'est le cortège au grand complet des rongeurs potentiellement hôtes qu'il convient d'étudier. Cette stratégie a plusieurs implications, en particulier la recherche sur les sites d'étude des espèces déjà décrites comme potentiellement hôtes de la larve d'*E. multilocularis* et la caractérisation des milieux

qui les hébergent. Ce dernier travail peut être considérablement facilité par l'emploi de cartes de végétation, de celles issues d'enquêtes de répartition des rongeurs et par une étude bibliographique. Nanti de ces informations et dans un souci d'optimiser la capture de rongeurs infestés en concédant un effort de piégeage minimum il est possible de dégager, à partir des quelques résultats éthologiques et écologiques que nous avons exposés un nombre restreint de principes directeurs.

a) *Choix temporels* : Il n'est pas possible actuellement d'affirmer que le taux d'infestation d'une population de rongeurs est dépendant de la densité, à l'échelle du cycle de population. En revanche et à supposer que ce taux reste constant au cours de ce cycle, la capture des rongeurs en phase de faible densité demanderait un effort de piégeage démesuré. Il est donc plus performant de ne piéger que durant les autres phases du cycle.

Au cours du cycle annuel la structure des populations se modifie considérablement et pour toutes les espèces de rongeurs observées c'est au début du printemps que l'on rencontre les populations les plus âgées. C'est donc à cette époque que la proportion d'individus infestés détectables est la plus importante et qu'il est donc préférable de procéder aux échantillonnages intensifs.

b) *Choix spatial* : Après détection des espèces de rongeurs en phase de fortes densités et de leurs milieux d'élection il importe d'en chercher les concentrations locales et de réaliser un piégeage qui tout à la fois permette la quantification des effectifs de rongeurs et la capture de nombreux spécimens infestés. Le piégeage standardisé en lignes le long de cheminements potentiellement attractifs pour le Renard (bordures de haies, de champ, sillons de labour...) semble particulièrement bien adapté à cet objectif. Une analyse superficielle de la répartition spatiale des féces de carnivores peut apporter à ce stade des indices précieux.

Conclusion

La prise en compte de l'ensemble de la chaîne parasitaire en un même lieu devrait constituer la première étape du travail de recherche à venir. Outre les collaborations à développer elle nécessite la mise au point de techniques fiables et opérationnelles. Elle constitue habituellement « le préalable à la définition d'une stratégie d'enquête et d'intervention » (Rioux *et al.*, 1977) et sans doute également un préalable à une évaluation des risques. Une étude élargie à l'échelle régionale et tenant compte de la durée des cycles de population observés en constituerait la seconde étape, elle ne peut se concevoir qu'au travers d'une étude approfondie de la biologie des populations animales concernées.

BIBLIOGRAPHIE

- CONTAT F., PETAVY A. F., DEBLOCK S., EUZEBY I. : Contribution à l'étude épidémiologique de deux foyers français d'échinococcose alvéolaire. *Bull. Soc. Sc. Vet. Med. Comp.*, 1983, 85, 79-82.
- CONTAT F. : Contribution à l'étude épidémiologique de l'échinococcose alvéolaire en Haute-Savoie. *Thèse de Docteur Vétérinaire*, Université Claude-Bernard, Lyon, 1984.
- COMBES C. : Les mécanismes de recrutement chez les métazoaires parasites et leur interprétation en termes de stratégies démographiques. *Vie Milieu*, 1980, 30, 55-63.
- DELATTRE P. : Relations entre le Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*) et ses prédateurs. *Déf. Vég.*, 1981, 208, 135-142.
- DELATTRE P. : Density of weasel (*Mustela nivalis*) and stoat (*Mustela erminea*) in relation to water vole abundance. *Acta Zool. Fennica*, 1984, 174, 221-222.
- DUCROS M. : Approche quantitative de la prédation exercée sur les populations du Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*) et sur celles d'autres proies potentielles. Mémoire D.A.A.-ENSAIA Nancy, 1982.
- HABERT M. : La lutte contre le Campagnol terrestre en Franche-Comté. *Déf. Vég.*, 1981, 208, 101-103.
- HERRENSCHMIDT : Aspects de la dynamique spatio-temporelle des relations prédateurs-proies en milieu forestier. *Thèse de 3^e cycle*, Paris-VI, 1984, 89 p.
- HOUIN R., DENIAU M., LIANCE M. : *Arvicola terrestris* (L.) premier rongeur trouvé naturellement infecté par *Echinococcus multilocularis* LEUCKART 1863 en France. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 1980, 290, série D, 1269-1271.
- HOUIN R., DENIAU M., LIANCE M., PUEL F. : *Arvicola terrestris* an intermediate host of *Echinococcus multilocularis* in France : epidemiological consequences. *Int. J. Parasitol.*, 1982, 12, 593-600.
- ISAKOV S. I. : The forms of multilocular hydatidosis in Yakutiga. *Parazitologiya*, 1982, 16, 330-333.
- KREBS C. I. : Population cycles in small mammals. *Adv. Ecol. Res.*, 1974, 8, 267-399.
- LE LOUARN H. : Détermination de l'âge par la pesée des cristallins chez quelques espèces de rongeurs. *Mammalia*, 1971, 35, 636-643.
- LORD R. D. : The lens as an indicator of age in cottontail rabbits. *J. Wild. Mgmt*, 1959, 23, 358-360.
- MAC DONALD D. M. : On food preference in the red foxes. *Mammal Rev.*, 1977, 7, 7-23.
- MARTINET L. : Détermination de l'âge chez le Campagnol des champs (*Microtus arvalis*) par la pesée du cristallin. *Mammalia*, 1966, 30, 425-430.
- MEYLAN A. : Bilan de quelques années de recherches fondamentales et appliquées sur le Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris* Sherman (SHAW)). *Déf. Vég.*, 1981, 208, 143-154.
- PASCAL M. : Résultats préliminaires de l'étude de la biologie du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*) dans le Doubs. *Déf. Vég.*, 1981, 208, 121-134.
- PASCAL M. : Méthode d'échantillonnage d'un rongeur souterrain, la forme fouisseuse du Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris* Sherman). Recherche des limites d'utilisation de la méthode. *Acta Ecol. Ecol. Applic.*, 1984, 5, 303-317.
- PETAVY A. F., DEBLOCK S. : Helminthes du Renard commun (*Vulpes vulpes*) dans la région du Massif Central (France). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1980, 55, 379-391.
- PETAVY A. F., DEBLOCK S. : Connaissance du foyer auvergnat d'échinococcose alvéolaire. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1983, 58, 439-453.
- RAUSCH R. L. : Sur l'écologie et la distribution géographique d'*Echinococcus* spp. (Cestoda : Taeniidae). Caractéristiques du développement chez l'hôte intermédiaire. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1967, 42, 19-63.
- REY M., LUSSON J. R., BARIL A., PETAVY A. F. et coll. : Présence en Auvergne de l'échinococcose alvéolaire. *Rev. Med. Clermont-Ferrand*, 1978, 5, 441-451.
- RIOUX J. A., DECAMPS H., LANOTTE G., COMBES C. et coll. : Écologie de la schistosomose intestinale. Analyse du système épidémiologique. Documents pour un essai de modélisation. *Rev. Epidémiol. Santé Publ.*, 1977, 25, 483-519.
- RODOLPHE F., PASCAL M. : Méthode d'échantillonnage de la forme fouisseuse du Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris* Sherman). Recherche d'une estimation sans biais de la densité par un piégeage en bande. *Acta Ecol. Ecol. Appl.*, 1985, 6, 143-163.
- SPITZ F. : Démographie du Campagnol des champs *Microtus arvalis* en Vendée. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 1974, 6, 259-312.
- SPITZ F., LE LOUARN H., POULET A., DASSONVILLE B. : Standardisation des piégeages en ligne pour quelques espèces de rongeurs. *Terre Vie*, 1974, 28, 264-278.
- VOGEL H. : Tiere als natürliche Wirte des *Echinococcus multilocularis* in Europa. *Tropenmedizin Parasitol.*, 1960, 11, 36-42.
- ZEYHLE E. : Die Verbreitung von *Echinococcus multilocularis* in Südwestdeutschland. *Aktuelle Probl. Chir. Orthop.*, 1982, 23, 26-33.