Paysage et risque sanitaire - Le cas de l'echinococcose alvéolaire. Approche multiscalaire

Florian Tolle

▶ **To cite this version:**

Florian Tolle. Paysage et risque sanitaire - Le cas de l'echinococcose alvéolaire. Approche multiscalaire. Géographie. Université de Franche-Comté, 2005. Français. NNT : . tel-00921335

HAL Id: tel-00921335
https://theses.hal.science/tel-00921335

Submitted on 20 Dec 2013

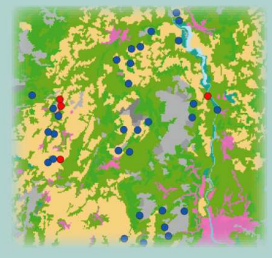
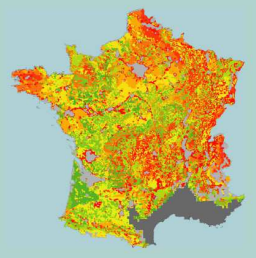
HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

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

Paysage et risque sanitaire

Le cas de l'échinococcose alvéolaire
approche multiscalaire

Florian Tolle

Thèse de doctorat en géographie
Laboratoire ThéMA - UMR 6049 CNRS

Université de Franche-Comté
Décembre 2005

Paysage et risque sanitaire

Le cas de l'échinococcose alvéolaire, approche multiscalaire

Florian Tolle

Thèse soutenue à Besançon le 9 décembre 2005, devant le jury composé de :

Monsieur Thierry Brossard
Directeur de recherche au CNRS, Université de Franche-Comté

Monsieur Peter Deplazes
Professeur à l'Université de Zürich (Suisse)

Monsieur Patrick Giraudoux
Professeur à l'Université de Franche-Comté

Monsieur Daniel Joly
Directeur de recherche au CNRS, Université de Franche-Comté

Madame Laurence Hubert-Moy
Maître de conférences HDR à l'Université de Rennes 2

Monsieur François Pierre Tourneux
Maître de conférences à l'Université de Franche-Comté

Thèse de doctorat en géographie réalisée sous la direction de Thierry Brossard

Université de Franche-Comté

Remerciements

A monsieur Thierry Brossard, Directeur de recherche au CNRS, qui a assuré la direction de cette thèse. Des tourbières franc-comtoises aux glaciers du Spitsberg, j'ai appris à ses côtés qu'un géographe doit savoir conjuguer théorie et pratique, modélisation et terrain.

A monsieur François Pierre Tourneux, Maître de conférences à l'Université de Franche-Comté, qui m'a donné l'opportunité de me lancer dans cette thèse et qui a su allier conseils et confiance en m'accompagnant au cours de ces trois années.

A monsieur Patrick Giraudoux, Professeur à l'Université de Franche-Comté, pour avoir su rendre vivante la pluridisciplinarité de ce sujet et pour m'avoir permis de devenir un peu écologue sans cesser d'être géographe.

A monsieur Daniel Joly, Directeur de recherche au CNRS, pour avoir accepté d'assurer la présidence de mon jury.

A madame Laurence Hubert-Moy, Maître de conférences HDR à l'Université de Rennes 2, et à monsieur Peter Deplazes, Professeur à l'Université de Zürich, Suisse, pour leur participation en tant que rapporteurs à mon jury.

A Jean-Christophe Foltête, Maître de conférences, pour les discussions fructueuses que nous avons eues et pour son soutien éclairé.

A Francis Raoul, Maître de conférences, pour sa grande disponibilité et pour nos discussions toujours enrichissantes.

A Arnaud Piombini, infatigable collègue, dont la bonne humeur et le dévouement m'ont souvent été d'un grand secours et ont rendu ces trois années mémorables.

A Frédéric Audard pour son aide précieuse dans la mise en forme de ce travail de thèse, et à Charline Coutherut pour son coup de pouce.

A ceux qui ont rendu si vivant notre pôle et notamment à mon troisième collègue de promo, Sébastien Nageleisen, ainsi qu'à Catherine Caille, Lucie Fontaine, Céline Tritz, Thomas Thevenin, Mehdi Flitti, Jean-Baptiste Litot et Bertrand Delavelle.

A toutes les personnes, chercheurs ou personnels, qui font du laboratoire ThéMA un cadre de travail privilégié humainement et stimulant intellectuellement.

A Benoît Combes de l'ERZ pour sa confiance et pour l'énorme travail de coordination de la base de données française réalisé grâce à toute son équipe. A Deborah Gottschek, Frantz Catarelli et Stéphanie Favier qui ont eu à cœur de travailler en interaction et en toute transparence pour le bénéfice de tous. A tous les ramasseurs qui ont donné de leur temps et de leur énergie pour rendre possible la constitution de cette base de données unique.

A Florence Cliquet de l'AFSSA de Nancy pour les analyses réalisées par son équipe et pour son implication constante dans le programme français. A Franck Boué, Denis Augot, Emmanuelle Robardet et Anne Thuault qui ont également été des interlocuteurs privilégiés au cours de la réalisation de ce travail.

A Martine Piarroux pour son travail sur le registre français de l'échinococcose alvéolaire humaine.

I am deeply grateful to David Pleydell for the time he gave me, for the working sessions we've had, and simply for his patience and his genuine dedication to research.

A Georg Duscher, Karel Martinek, Anna Weible et Thomas Romig pour les sessions de travail que nous avons eues au laboratoire comme sur le terrain. A tous les chercheurs impliqués dans le programme EchinoRisk qui font exister cette structure européenne et qui lui confèrent toute sa richesse et sa convivialité.

A mes amis pour leur compréhension et leur soutien tout au long de cette aventure.

A mes parents et à ma famille pour la bienveillante confiance qu'ils me renouvellent sans cesse.

Enfin à ma relectrice avisée, à celle qui me soutient dans les grands jours comme dans les petits, à celle qui sait ce que contiennent ces mots… merci Pascaline.

"Suppose you had a giant zoom lens hooked up to your personal spaceship. You begin with a view of the whole planet, and slowly and evenly close the lens until you have a microscopic view of soil particles. At any point you would probably see a mosaic, a heterogeneous pattern of patches and corridors. But would the mosaic gradually change in form? Or would it remain for a period and then change suddenly to a new form, like a kaleidoscope that is turned abruptly at intervals? Probably the view through your zoom lens would resemble the kaleidoscope sequence. The quasi-stable mosaics separated by rapid changes would represent domains of scale."

Richard T. T. Forman

Land mosaics

"…adieu, dit le renard. Voici mon secret. On ne voit bien qu'avec le coeur. L'essentiel est invisible pour les yeux…"

Antoine de Saint Exupery

Le petit prince

INTRODUCTION GENERALE

Le risque sanitaire est au cœur des enjeux de santé publique. Des maladies telles que la rage, des crises comme celle de la « vache folle » montrent l'importance qui doit être accordée à ces risques. La population s'inquiète de ces nouvelles « menaces » et réclame des mesures fortes de la part des pouvoirs publics. Ces risques sont d'autant plus mal perçus que leurs modes de dispersion sont flous et largement méconnus. L'apparition de nouvelles pathologies peut prendre la communauté scientifique de vitesse ce qui engendre des temps de réaction longs et l'application de mesures parfois totalement inadaptées. C'est dans l'objectif d'éviter ce type de scénario que des programmes de veille sanitaire se sont mis en place sur un certain nombre de pathologies connues ou émergentes. L'échinococcose alvéolaire, maladie grave causée par les œufs du ténia échinocoque, *Echinococcus multilocularis*, se classe parmi cette dernière catégorie bien qu'elle soit connue de longue date (Eckert et *al*., 2000). L'agent pathogène responsable de cette infection chez l'homme est principalement véhiculé par le renard. L'augmentation sensible du nombre d'individus de cette espèce, liée en partie au recul de la rage, ainsi que leur implantation de plus en plus fréquente en milieu péri-urbain et urbain, laisse craindre une évolution des dynamiques de transmission du parasite, et du risque de contamination humaine qui en découle (Deplazes et *al*., 2004b).

Un vaste réseau d'épidémiosurveillance du parasite responsable de l'échinococcose alvéolaire s'est mis en place en Europe (EchinoRisk). En France, où plusieurs zones d'endémie sont connues, un programme national a aussi été initié. La nature même du cycle de vie du parasite, qui nécessite deux hôtes distincts et comporte un stade libre dans l'environnement, rend complexe l'appréhension des caractéristiques épidémiologiques de cette zoonose (maladie transmise par la faune). La dispersion du parasite est fonction des besoins et de l'utilisation de l'espace des campagnols, hôtes intermédiaires, et des renards, hôtes définitifs. La manière dont ces derniers appréhendent leurs domaines vitaux est liée au paysage et aux disponibilités en habitat et en nourriture qu'il recèle. La dimension spatiale des spécificités écologiques et épidémiologiques du cycle parasitaire d'*Echinococcus*

multilocularis a conduit à l'intégration de géographes au sein des réseaux de recherche pluridisciplinaires qui se sont constitués.

La dimension paysagère intervient à différents niveaux dans les modes de transmission du ténia échinocoque (Giraudoux, 1991 ; Giraudoux et *al*., 1996 ; Raoul, 2001a). Au sein des programmes de veille sanitaire français et européen, notre collaboration s'est donc exprimée par l'établissement de relations de travail avec des biologistes, des écologues, des vétérinaires mais aussi des médecins ou des statisticiens et ce, dans plus de neuf pays européens. A travers ces échanges, de multiples pistes se sont ouvertes parmi lesquelles il a fallu choisir tout en veillant à ne pas perdre de vue notre rôle de praticien et d'analyste de l'espace ; cet exercice d'équilibre constitue assurément une part de la difficulté rencontrée pour construire la démarche pluridisciplinaire requise. Nul doute aussi que ces échanges, dont le point de départ est essentiellement technique, ne contribuent à renouveler le positionnement épistémologique des disciplines qui, n'ayant plus de champ scientifique clos en objet, doivent se repenser en fonction des réseaux au sein desquels elles opèrent.

Géographie et écologie du paysage

L'opportunité qui nous a été donnée de définir dans leur dimension spatiale et leur contexte paysager des phénomènes biologiques nous a conduit à établir clairement le cadre méthodologique dans lequel ce travail de thèse s'inscrit. Au cours de notre raisonnement il sera fréquemment question de paysage. C'est par les objets qui le composent et par son caractère fonctionnel que le paysage sera ici traité (Brossard et Wieber, 1984 ; Rougerie et Béroutchachvili, 1991). Selon une approche classique en écologie du paysage (Forman et Godron, 1986 ; Burel et Baudry, 1999), ce sont la composition du paysage et la configuration des éléments qui le composent que nous aborderons. Les problématiques géographiques soulevées par une question telle que les dynamiques de transmission d'*Echinococcus multilocularis* sont vastes. En effet, ces dynamiques sont ancrées dans l'espace et notamment dans le paysage qui contient et contraint les processus écologiques et épidémiologiques. Dès lors, plusieurs questions se posent : comment décrire le paysage de manière à identifier des facteurs favorables au parasite ? Comment interpréter les résultats du croisement entre biologie, écologie et géographie ? A quelle échelle est-il pertinent de considérer ces interactions et à quelle échelle les organismes perçoivent-ils leur environnement paysager ? Autant de questions que nous avons traitées spécifiquement en fonction des données à notre disposition et de celles que nous avons générées.

Une mosaïque de savoirs

Le programme européen EchinoRisk a permis de fédérer le travail de plusieurs équipes à travers le continent. Concrètement, cette synergie s'est exprimée lors de

conférences régulières et d'ateliers de travail plus informels mais non moins fructueux. Ce réseau nous a permis d'apprendre des méthodes employées dans d'autres laboratoires et d'échanger régulièrement sur l'avancée des analyses réalisées. En France, le programme d'épidémiosurveillance de l'échinococcose alvéolaire est le fruit d'une collaboration entre l'Entente interdépartementale de lutte contre la Rage et autres Zoonoses (ERZ), l'Agence Française de Sécurité Sanitaire des Aliments (AFSSA) et deux laboratoires de l'Université de Franche-Comté : le Laboratoire de Géographie ThéMA et le Laboratoire de Biologie Environnementale (LBE). Notre action au sein de ce programme se situe en amont et en aval du travail de collecte d'échantillons sur le terrain. En amont car l'Université de Franche-Comté a contribué à l'élaboration du protocole d'échantillonnage. En pratique, nous avons réalisé des cartes départementales qui ont servi à l'organisation du travail des équipes de terrain. S'en est suivi un lourd travail de gestion des campagnes de collecte et d'analyse en laboratoire des échantillons dont se sont chargés l'ERZ et l'AFSSA. En aval, notre tâche a été d'exploiter la base de données ainsi constituée et d'en extraire le maximum d'informations d'ordre spatial.

Des paysages à risques ?

L'étude du risque lié à l'échinococcose alvéolaire nécessite une définition précise des facteurs favorisant ce risque et de l'échelle à laquelle ces facteurs agissent. Le risque, pour la population humaine, d'ingérer des œufs du parasite est très difficilement quantifiable. Il dépend en effet de paramètres sociaux et comportementaux spécifiques à chaque individu et qui s'expriment à des échelles spatiales et temporelles extrêmement variables. Il semble que la compréhension des facteurs de dispersion de l'agent pathogène dans l'environnement peut amener à définir un risque présumé de contamination humaine. Pour ce faire, il est crucial de décrire précisément les composantes du cycle naturel du parasite. En effet, c'est la présence conjointe d'hôtes intermédiaires, d'hôtes définitifs et de conditions favorables à la survie du stade libre du parasite qui contraint la dispersion du parasite et, partant, le risque épidémiologique. L'hypothèse sous-jacente à ce raisonnement est celle du rôle du contexte paysager sur la présence et les interactions entre les hôtes. Selon cette hypothèse, il serait possible d'identifier des paysages à risques dans la persistance du cycle parasitaire et dans la transmission d'*Echinococcus multilocularis* à l'homme et aux hôtes.

Des outils de gestion de l'information géographique et d'analyse spatiale nous ont permis de développer deux approches distinctes dans l'appréhension des rapports qu'entretiennent le parasite responsable de l'échinococcose alvéolaire et le paysage. Tout d'abord, nous avons tenté de représenter spatialement divers caractères spécifiques au parasite en nous basant sur les connaissances issues de disciplines telles que l'écophysiologie, la dynamique de populations ou l'écologie des

communautés. Cette démarche avait pour but premier de nous fournir des variables utilisables dans l'analyse des données de terrain. En effet, dans un deuxième temps, nous avons tenté de relier ces variables, ainsi qu'une série d'indices paysagers, avec les données de présence du parasite dans l'environnement. La base de données géoréférencée qui nous a été fournie a constitué le socle factuel de notre démarche. Elle nous a permis de réaliser une spatialisation de la présence du parasite en France, résultat du travail de tout le programme français. Elle nous a surtout donné l'opportunité d'identifier des facteurs de risques que nous avons exprimé sous forme de cartes thématiques. La mise en évidence, grâce à ces cartes, de paysages présumés à risques nécessitera, pour validation, de nouvelles campagnes de terrain ciblées.

Sur la piste d'*Echinococcus multilocularis*

Lancés sur la piste du ténia échinocoque, nous conduisons nos investigations en trois phases principales. Dans un premier temps, nous cherchons à comprendre les spécificités propres au parasite responsable de l'échinococcose alvéolaire et aux hôtes qui l'hébergent. L'incidence de la maladie nous amène à rappeler l'importance des réseaux d'épidémiosurveillance mis en place. L'écologie du paysage, et les perspectives qu'elle offre, sont ensuite évoquées en tant que cadre méthodologique principal de notre travail. Le risque, et plus précisément le risque sanitaire, sont ensuite abordés. Il est important à ce stade de définir clairement les apports et les limites de nos travaux en matière de risque de contamination humaine.

Dans la deuxième partie, nous tentons d'apprendre à reconnaître les traces, les indices, que le parasite et ses hôtes laissent derrière eux au cours de leur vie. Il s'agit de comprendre les contraintes qui pèsent sur la réalisation du cycle parasitaire et sur les manières dont on peut les interpréter spatialement. Les terrains d'étude sont définis puis le paysage est abordé comme récepteur du risque épidémiologique. L'utilisation des systèmes d'information géographique (SIG) dans la modélisation des caractéristiques propres à chaque étape des processus impliqués dans le risque de transmission sont détaillés. Le travail de cartographie qui a servi au protocole d'échantillonnage en France y est notamment décrit. La mise en place d'un système d'information épidémiologique, et les développements qui peuvent y être associés, sont ensuite exposés.

Enfin la troisième partie aborde successivement les résultats des analyses spatiales qui ont été réalisées. Ces résultats sont présentés à trois échelles distinctes : Dans le département du Doubs, foyer d'endémie ; en France, front présumé d'avancée de la zoonose ; et en Europe. A chaque niveau d'échelle sont associées, sous forme de cartes thématiques, des représentations spatiales du risque paysager présumé. Nous verrons que des méthodes distinctes mais complémentaires ont été employées. L'accent est mis à chaque étape sur les possibilités offertes par les

analyses conduites et sur leurs limites intrinsèques. L'objectif est ici de poser les bases d'une approche géographique exhaustive et rationnelle d'un risque épidémiologique.

PREMIÈRE PARTIE

PROBLÉMATIQUE ET CONTEXTE : UNE APPROCHE SPATIALE D'UN RISQUE SANITAIRE

INTRODUCTION DE LA PREMIERE PARTIE

Les maladies transmissibles à l'homme par l'animal, ou zoonoses, sont au cœur de problématiques sanitaires qui prennent une place croissante dans la vie sociale et politique. La crise de la vache folle est venue souligner de manière soudaine et douloureuse l'importance qu'il est légitime d'accorder aux questions de risque sanitaire. Les organismes d'état, les laboratoires vétérinaires mais aussi les associations de chasseurs ou les professionnels travaillant en contact constant avec les animaux, sont aujourd'hui sensibilisés à ces questions. La faune sauvage peut, elle aussi, être à l'origine de phénomènes épidémiologiques. Si la France est aujourd'hui considérée comme exempte de rage, de nombreuses autres pathologies, liées à divers agents pathogènes (virus, parasites…), font l'objet d'une surveillance toujours plus étroite.

L'échinococcose alvéolaire fait partie de ces zoonoses considérées comme émergentes (Eckert et *al*., 2000) en Europe et dans le monde. Le premier chapitre sera consacré à la description précise du cycle de vie du parasite qui en est responsable, *Echinococcus multilocularis*, et des composantes, biotiques et abiotiques, nécessaires à la réalisation de ce cycle. L'extension géographique connue du ténia échinocoque est également exposée. L'incidence de l'échinococcose alvéolaire est ensuite précisée ainsi qu'une description approfondie des programmes d'épidémiosurveillance qui ont été mis en place en France et en Europe. Notre place, en tant que géographe, au sein de ces réseaux pluridisciplinaires est justifiée en quelques points ainsi que les problématiques auxquelles nous nous proposons de répondre dans ce travail de thèse.

L'écologie du paysage est au cœur du second chapitre. Il nous a semblé important de définir clairement le cadre conceptuel et méthodologique au sein duquel

s'inscrit notre démarche. La dimension spatiale et paysagère des phénomènes biologiques, écologiques et épidémiologiques qui conditionnent les modes de vie et de transmission du parasite qui cause l'échinococcose alvéolaire est largement abordée. Il est ensuite rapidement question des méthodes et des outils qui vont orienter nos pratiques.

L'objectif affiché d'étude des paysages à risques dans le cas précis de l'échinococcose alvéolaire nécessite un positionnement clair dans les domaines du risque et de la cindynique. Le troisième chapitre tâche ainsi de définir les concepts d'aléa et de vulnérabilité. Les divers stades du cycle parasitaire d'*Echinococcus multilocularis* auxquels ceux-ci s'appliquent sont évoqués longuement. La dimension humaine et sociale du risque n'est pas, pour autant, évacuée, et notre rôle dans l'aide à la décision en matière de risque sanitaire est mis en avant.

Chapitre 1

L'échinococcose alvéolaire et ses enjeux de santé publique

L'étude de l'échinococcose alvéolaire, et du parasite qui en est la cause, nécessite, de la part des différents acteurs de recherche impliqués dans cette démarche, une compréhension fine et documentée de la biologie et de l'écologie des différents organismes vivants qui interagissent dans les modes de transmission parasitaire. Le géographe doit ainsi se familiariser avec des méthodes et des savoirs issus de disciplines diverses. Cette démarche est primordiale dans l'appréhension de la dimension spatiale et environnementale des processus impliqués dans la présence et l'intensité du risque sanitaire. Les spécificités épidémiologiques relatives à la transmission de la maladie ont mis en lumière un besoin de prise en considération de la dimension spatiale des phénomènes à l'œuvre dans le cycle parasitaire, et se sont naturellement traduits par l'intégration d'une forte dimension géographique dans les programmes de recherche, notamment ceux où nous sommes impliqués, en France et à l'échelon européen.

1. Echinococcus multilocularis

1.1. Le parasite et son cycle de vie

Echinococcus multilocularis (*E. multilocularis*)(figure 1), aussi appelé ténia échinocoque, est un cestode dont le cycle de vie dépend de deux types d'hôtes. Les hôtes définitifs, carnivores, tels que le renard, le chien et le chat, hébergent sa forme adulte ; les hôtes intermédiaires, micromammifères, tels que les campagnols, hébergent sa forme larvaire ; les œufs sont ensuite répandus dans l'environnement, ce qui constitue le stade libre du parasite (figure 2). Ce type de cycle nécessitant deux hôtes consécutifs est qualifié de dixène.

Figure 1 : Ver adulte d'Echinococcus multilocularis. ***Le segment terminal est chargé d'œufs (Institute of Parasitology, University of Zürich). Œuf d'Echinococcus multilocularis (taille réelle : 200 µm)(Source : Eurechinoreg.org).***

La structure complexe des différents stades de développement et de dissémination d'*E. multilocularis* le rendent, c'est une des constantes de la parasitologie, dépendant des hôtes. Sur le plan biologique, les caractéristiques physiques des hôtes conditionnent les chances de survie et le succès de reproduction du parasite. Plusieurs facteurs entrent en compte à ce niveau : l'état de santé de l'hôte, sa plus ou moins grande adéquation physiologique avec les conditions optimales pour le parasite, ses défenses immunologiques et leur réaction à la présence parasitaire.

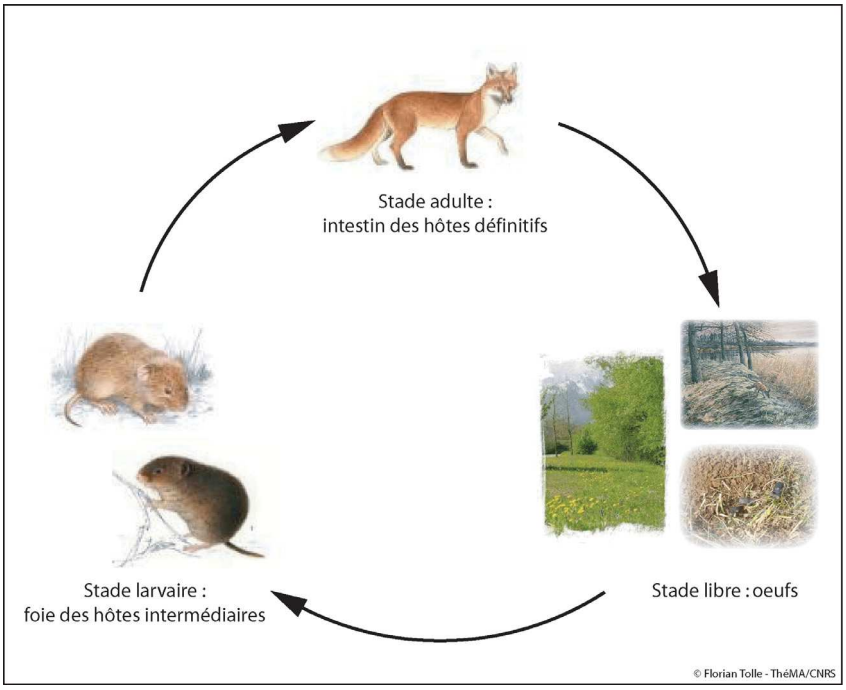


Figure 2 : Le cycle sylvatique, ou sauvage, d'Echinococcus multilocularis.

Sur le plan écologique, d'autres paramètres jouent un rôle crucial dans la pérennité et le succès du cycle parasitaire. Les dynamiques de population des hôtes sont un facteur prépondérant. En effet, la présence de populations trop peu importantes, trop dispersées ou trop épisodiquement en contact, représente autant de chances de rupture du cycle hébergé. Les comportements de prédation influent aussi nettement sur la persistance de la chaîne nécessaire au développement parasitaire. Un nombre trop faible de proies (hôtes intermédiaires) ou de prédateurs (hôtes définitifs) est susceptible d'interrompre la transmission du parasite et ce, même quand tous les autres paramètres entrant en jeu sont favorables.

Les facteurs biogéographiques interviennent à deux niveaux. Tout d'abord, ils vont directement affecter la probabilité de survie du parasite dans l'environnement. Dans le cas d'*E. multilocularis*, la dessiccation et la chaleur entraînent la destruction des œufs du parasite. Les paramètres d'humidité et de température seront donc deux facteurs essentiels à prendre en compte. D'autres variables géophysiques pourront être introduites telles que l'altitude, l'ensoleillement, l'orientation des versants, la fréquence et l'intensité des précipitations…

Dans un deuxième temps, les caractéristiques biogéographiques contraignent l'espace de vie des hôtes. Elles peuvent soit contribuer à limiter les populations quand elles ont un impact défavorable, dans le cas d'espaces soumis à des contraintes fortes ne permettant pas d'offrir un nombre de proies suffisantes à la subsistance d'une population importante. Soit elles peuvent permettre le maintien de populations

suffisantes mais rester trop extrêmes pour l'établissement du cycle parasitaire. Ces deux aspects restent dans l'esprit de la définition de la biogéographie que donne De Martonne comme étant « l'étude de la répartition des êtres vivants à la surface du globe et l'analyse des causes de cette répartition ».

Enfin, les différentes étapes de la vie d'*E. multilocularis* s'inscrivent dans un contexte paysager dont le rôle se fait ressentir à différents stades du développement de l'échinocoque. Les hôtes définitifs, et plus particulièrement le renard, utilisent le paysage en fonction de plusieurs critères : (i) la capacité du territoire à leur fournir un abri (terrier) pour les périodes de repos, (ii) la présence de proies et de ressources alimentaires en quantité suffisante (les hôtes définitifs sont des prédateurs généralistes et opportunistes), et (iii) la disponibilité de l'espace vital utilisable qui varie selon les densités de populations présentes localement.

Les hôtes intermédiaires ont des régimes alimentaires beaucoup plus spécifiques et exclusivement végétaux. Les paramètres qu'ils intégreront le plus rapidement sont : (i) la présence de ressources alimentaires stables qui peuvent idéalement être des prairies permanentes ou naturelles, (ii) la possibilité d'établir les galeries qui leur servent d'habitat (de préférence donc dans des prairies non labourées), et (iii) la capacité du territoire à limiter le nombre de leurs prédateurs (peu d'habitats de refuge, peu de lisières).

Le parasite lui-même va subir, directement ou indirectement, les contraintes liées au paysage. Elles seront directes dans le cas où le type d'occupation du sol ne fournit pas d'abri végétal suffisant pour protéger les œufs de l'ensoleillement donc du dessèchement. Le manque de zones ombragées et humides telles que les lisières, les zones de pré-bois et les sous-bois peut aussi mettre à mal la survie des œufs. Indirectement, le paysage joue un rôle sur le parasite par sa capacité à héberger les hôtes intermédiaires qui, pour assurer la continuation du cycle, doivent ingérer les œufs.

Les contraintes biologiques, écologiques, biogéographiques et paysagères jouent toutes un rôle dans l'accomplissement du cycle biologique d'*E. multilocularis* (figure 3). La présence conjointe du parasite, des hôtes nécessaires à son développement, et des conditions nécessaires au développement de ces hôtes, sont autant de facteurs à prendre en compte dans l'appréhension du problème de la présence parasitaire dans l'environnement.

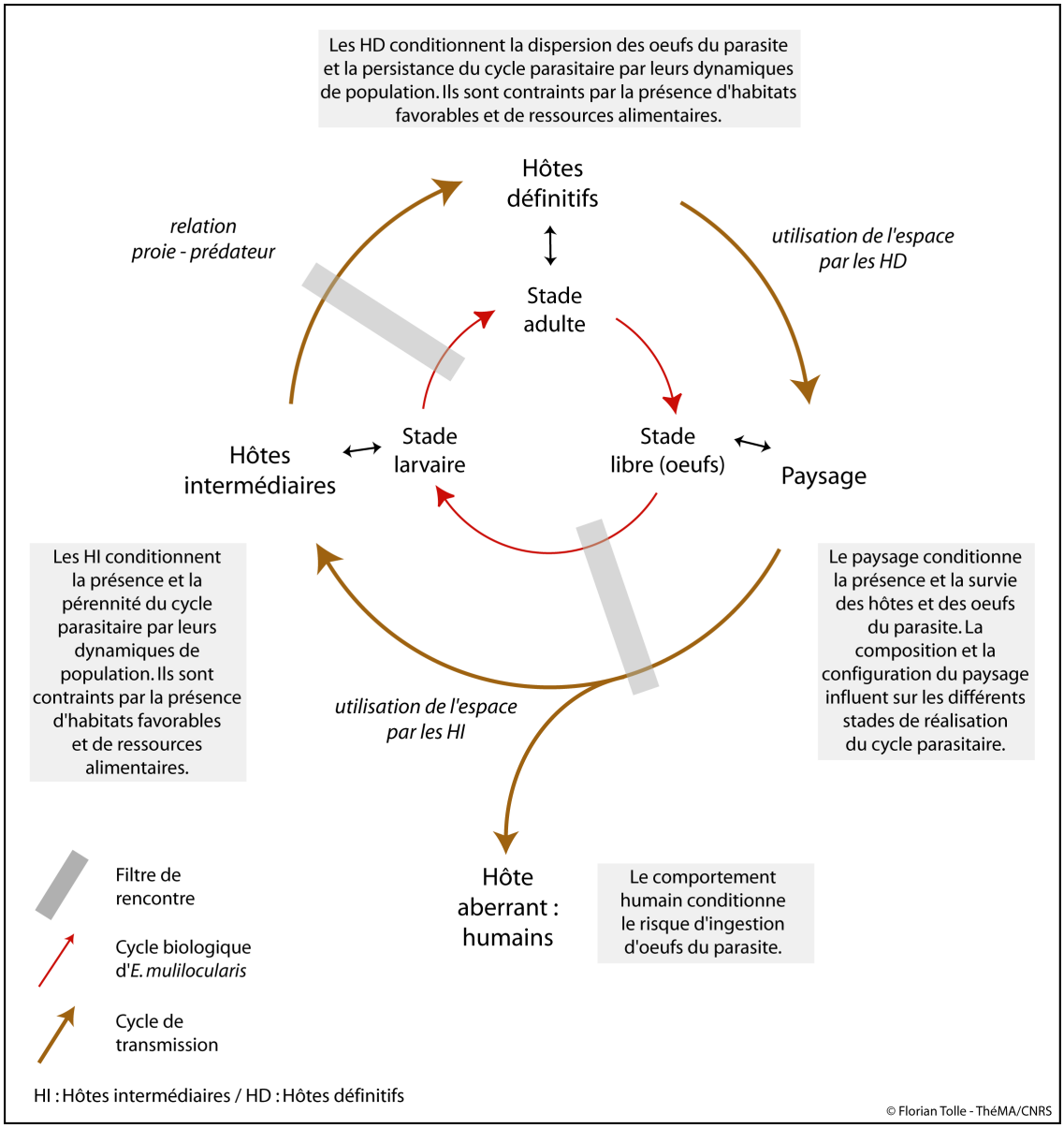


Figure 3 : Le cycle parasitaire d'Echinococcus multilocularis et les contraintes auxquelles ses différents stades et leurs hôtes sont soumis. ***Le filtre de rencontre conditionne la réalisation de l'infestation des hôtes.***

1.2. Présence du parasite dans l'environnement

Les œufs du parasite sont excrétés avec les déjections des hôtes définitifs d'*E. multilocularis*. C'est donc sous forme d'œuf que le parasite est confronté aux contraintes environnementales et ce, jusqu'à ingestion éventuelle par un hôte intermédiaire. La dissémination des œufs dans l'environnement est donc dépendante du mode d'utilisation de l'espace par les hôtes définitifs. Le cycle sauvage (ou sylvatique) du ténia échinocoque dépend donc principalement, en Europe, de

l'éthologie du renard roux (Vulpes vulpes). Le cycle domestique (ou synanthropique), pour lequel les chiens et les chats jouent le rôle d'hôte définitif, semble encore rare. Dans ce cas toutefois, si la dissémination des œufs est moins importante en terme de superficie, elle s'effectue au plus près et elle est donc plus propice au contact entre l'homme et le parasite.

Dans le cas du cycle sauvage, l'analyse des comportements vulpins donne tout un faisceau d'indications importantes quant au mode de dispersion des œufs. Les renards cherchent à marquer leur territoire avec leurs excréments, ce qui doit induire une répartition non-aléatoire des crottes contaminées. D'autre part, l'étude du régime alimentaire et de l'espace vital des renards permet d'attester ou non la réalisation du système parasite-hôte, et, partant, la capacité de contamination parasitaire et de dispersion des œufs.

La prédation d'hôtes intermédiaires par les renards, et la taille de leurs domaines vitaux, vont jouer un rôle dans la dispersion et l'intensité de la charge parasitaire dans l'environnement. Les conditions nécessaires à l'établissement du cycle parasitaire sont la présence de l'échinocoque dans le paysage, la capacité du paysage à héberger conjointement les populations d'hôtes, et la persistance de comportements de prédation favorables. La persistance temporelle de ces conditions va rendre possibles les recontaminations successives des hôtes définitifs et intermédiaires. Toutefois, comme cela a déjà été évoqué, la modification d'un ou de plusieurs des facteurs déterminants peut entraîner la perturbation voire l'interruption de la présence parasitaire au sein du paysage.

1.3. Variabilité spatiale et temporelle du parasite et des populations d'hôtes

Le cycle parasitaire du ténia échinocoque peut connaître des variations dans le temps et dans l'espace. Ces variations peuvent toucher les populations d'hôtes, leurs milieux de vie et leurs interactions à différentes échelles spatiales et temporelles. En se basant sur les contraintes évoquées dans la figure 3, plusieurs formes principales de variations peuvent être abordées.

Biologie des hôtes

Biologiquement tout d'abord, la qualité de l'hôte a une influence sur la réussite du cycle d'*E. multilocularis*. Le renard a été décrit comme l'hôte de choix de la forme adulte du parasite alors que le chien, et a fortiori le chat, sont des substrats biologiques moins favorables (Deplazes et *al*., 2004). Parallèlement, l'âge des hôtes définitifs semble jouer un rôle dans la prévalence d'*E. multilocularis* chez les renards (prévalence vulpine), même si les études divergent dans leurs conclusions (Raoul, 2001a). On constate cependant que le niveau d'infestation des hôtes définitifs connaît

de fortes variations dans le temps. La charge parasitaire des individus peut prendre des valeurs allant de quelques vers adultes à des dizaines de milliers (Hofer et *al*., 2000 ; Raoul et *al*., 2001b). Des études de terrain ont démontré les fortes disparités qui existent au sein de la population porteuse. Une faible proportion des renards contaminés véhicule l'essentiel de la charge parasitaire (Raoul et *al*., 2001b ; EchinoRisk, 2005). Cela a des implications spatiales importantes étant donné que le comportement d'un individu extrêmement contaminé va avoir des répercussions fortes sur la localisation de la charge parasitaire et sur les contaminations futures. Il faut noter enfin que les renards, même densément parasités, se purgent naturellement à intervalles réguliers et qu'il n'est donc pas aisé de définir un type de renard (en fonction de son âge, de son système immunitaire, de son domaine vital…) propice à une infestation dense.

L'estimation de la prévalence d'*E. multilocularis* chez les renards, ou prévalence vulpine, est, compte tenu de ce que nous venons d'exposer, un exercice délicat. Le nombre d'individus infectés ne reflète qu'imparfaitement la véritable biomasse parasitaire présente sur un espace donné. Le fait qu'un grand nombre d'individus soient contaminés peut permettre d'échafauder plusieurs hypothèses. Soit la région est une zone d'endémie mais l' « instantané » des observations effectuées lors de la campagne de terrain a eu lieu lors d'un creux de la zoonose, soit le parasite ne trouve pas dans la région des conditions optimales (en termes d'hôtes ou de conditions extérieures), soit encore la parasitose est en cours d'établissement et la contamination des renards ne se fait pas de manière régulière. Dans les régions d'endémie avérée, le taux d'infestation dépasse les 50 %. C'est le cas dans l'Est de la France (Raoul et *al*., 2001b), dans le Sud-Ouest de l'Allemagne et dans le Nord de la Suisse (Eurechinoreg, 1999). Ailleurs, la prévalence peut stagner aux alentours des 5 % et subir peu de variations. Il ne faut pas pour autant négliger les dynamiques à l'œuvre dans la situation parasitaire. Certaines zones ont vu leur prévalence augmenter régulièrement ces dix dernières années jusqu'à ce qu'*E. multilocularis* y soit considéré comme endémique (Romig et *al*., 1999 ; Eckert et *al*., 2000). Dans d'autres zones considérées comme indemnes auparavant, le parasite a fait son apparition. On peut postuler que ces constatations sont en grande partie imputables à la moindre attention qui était accordée à ce parasite et à sa détection par le passé. Mais on ne peut pas exclure l'hypothèse d'une expansion géographique effective de la zoonose.

Dynamiques de population

L'écologie des populations subit également des contraintes qui s'inscrivent dans le temps et dans l'espace. L'analyse des vagues de pullulation des campagnols dans le département du Doubs (Giraudoux et *al*., 1997) a démontré le caractère cyclique, ou tout du moins fortement variable, de ces populations de micromammifères. Dans les zones de plateau, où ces espèces constituent le réservoir quasi-exclusif d'hôtes

intermédiaires d'*E. multilocularis*, cette variabilité peut engendrer l'interruption ponctuelle du cycle du parasite. La survie des œufs dans l'environnement peut cependant rapidement ré-initier le processus. A l'inverse, les périodes de forte concentration de population de campagnols et les vagues dites « voyageuses » (Delattre et *al*., 1999 ; Duhamel et *al*., 2000) qu'elles engendrent ont un impact sur la dispersion et l'aire de répartition géographique d'*E. multilocularis*. D'autres facteurs de type anthropique entrent en jeu dans les dynamiques de population de campagnols. En France, des campagnes d'empoisonnement des micromammifères à la bromadiolone ont été menées dans l'optique de limiter les dégâts que leur prolifération cause aux cultures et aux prairies. Ces opérations, aujourd'hui interrompues car trop dommageables pour l'environnement et l'écosystème, ont certainement eu un impact sur le système parasite-hôte dans les régions concernées.

Les populations d'hôtes définitifs connaissent aussi des fluctuations liées à des facteurs d'origines diverses. Le renard compte parmi les mammifères sauvages les plus largement répandus à travers le monde (Meia, 2003). Si les populations de renard en France et en Europe sont à des niveaux de densité élevés aujourd'hui (Chautan et *al*., 2000 ; Raoul, 2001a), cela n'a pas toujours été le cas. Tout d'abord pour des raisons sanitaires liées à la rage, les effectifs vulpins ont été très strictement contrôlés jusqu'à une période récente. Avec le recul de la rage en Europe et son éradication en France, les renards à nouveau plus nombreux constituent un terreau favorable au développement d'autres parasites, tels qu'*E. multilocularis*, en leur permettant de disposer de réservoirs importants d'hôtes (Chautan et *al*., 2000). Alors même que la rage fait son retour à la frontière franco-allemande, la prise de conscience de l'importance en santé publique d'autres zoonoses favorise le retour à des politiques de gestion de la faune sauvage plus raisonnées.

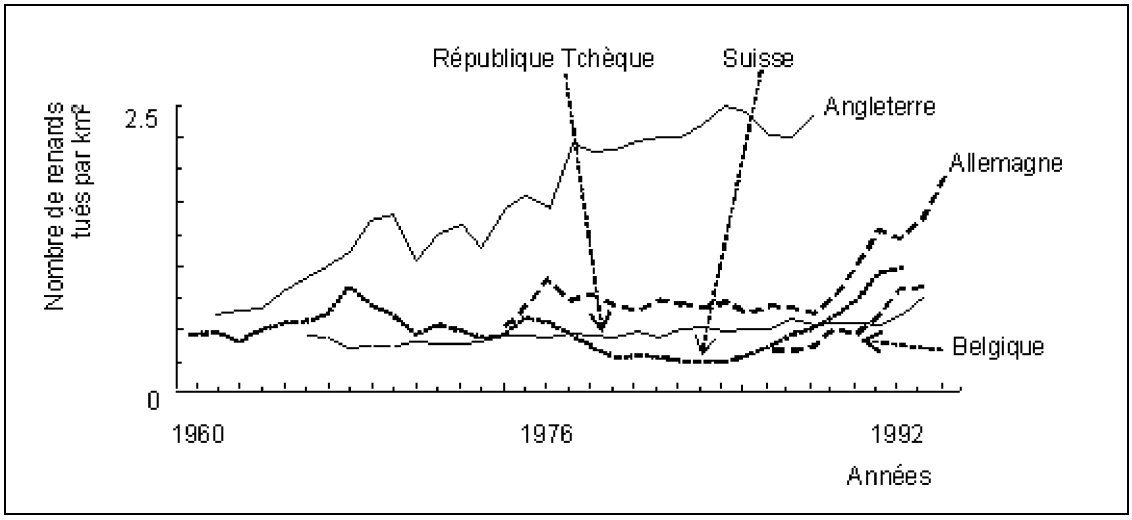


Figure 4 : L'augmentation des indices de chasse de renard en Europe. (d'après Giraudoux et al., 2001)

L'augmentation constante des densités de population de renard depuis la seconde guerre mondiale (Meia, 2003)(figure 4) a eu plusieurs conséquences. Tout d'abord la taille moyenne des domaines vitaux a eu tendance à se réduire. D'autre part, quand l'environnement ne permet plus d'accueillir de nouveaux individus, ceux-ci « dispersent », c'est à dire migrent vers des zones plus favorables à leur établissement. Cette « dispersion » peut se faire vers un autre milieu rural aux caractéristiques identiques ou au moins suffisantes à la survie de l'animal. Elle peut aussi, c'est de plus en plus fréquent, s'effectuer vers le milieu urbain, périurbain ou fortement anthropisé. Ce second type de colonisation a pour conséquence de modifier le régime alimentaire des renards qui trouvent de nouvelles sources de nourriture liées à l'homme (ordures), mais cette implantation urbaine des renards implique surtout une augmentation des contacts avec la population humaine ce qui pose de nouvelles questions de santé publique.

Conditions climatiques

Les variations biogéographiques exercent aussi des contraintes à différents stades de développement du parasite. Au cours de son stade libre, le ténia échinocoque est soumis aux aléas climatiques. Le maintien d'un taux d'humidité élevé est crucial pour la survie des œufs. Selon les régions, cette condition sera remplie de façon plus ou moins régulière. Le rythme des précipitations est, plus encore que leur quantité, à évaluer en chaque point de l'espace. A volume égal, les œufs sont susceptibles de résister plus longtemps dans un climat océanique avec des pluies régulières que dans un climat méditerranéen caractérisé par de violents orages ponctuels. Dans un contexte climatique humide et frais, les œufs du parasite se trouvent dans une configuration idéale au sein de laquelle ils peuvent survivre dans le milieu pendant de longues périodes pouvant aller jusqu'à 1 an (Veit et *al*., 1994).

Le facteur thermique varie lui aussi au cours de l'année. En Europe et en France, la période estivale est la plus critique pour le parasite car la plus généreuse en ensoleillement et en température. Dans les zones limites d'extension du parasite, la survie des œufs peut rapidement être mise à mal. De même, plusieurs échelles de temps sont à appréhender. Tout d'abord, des épisodes de type caniculaire peuvent toucher une grande partie des zones concernées et entraîner une forte diminution voire une interruption du cycle naturel d'*E. multilocularis*. D'autre part, et à une échelle de temps plus longue, le changement climatique global pourrait, le cas échéant, modifier l'aire géographique de la zoonose.

Ces facteurs influent directement sur les œufs du parasite mais aussi sur les hôtes des autres stades d'*E. multilocularis*. Toutefois, les renards et les campagnols ont une plus grande faculté d'adaptation aux conditions extrêmes ponctuelles que les œufs du parasite dont la vulnérabilité est largement accentuée par leur caractère statique.

Contexte paysager

Les variations du contexte paysager participent aussi à la variabilité spatio-temporelle du parasite. Ainsi, la couverture végétale évolue au fil de l'année, et les modes de mise en valeur agricole peuvent perturber totalement la survie des œufs d'*E. multilocularis*. La végétation contribue à la conservation de l'humidité et à la protection du soleil alors que le labour provoque l'enfouissement des œufs et empêche ou limite leur ingestion par les micromammifères.

Si l'on considère les dynamiques paysagères sur un pas de temps plus long, on constate parfois de fortes évolutions du paysage, et notamment des espaces ruraux. L'exemple des remembrements bretons, et de la disparition des haies, illustre bien cette question. La simplification des paysages modifie les écosystèmes et les interactions prédateurs-proies. A cet égard, les politiques agricoles menées notamment par l'Europe avec la PAC (Politique Agricole Commune) ont constitué des facteurs puissants de transformation. Dans l'Est français, et particulièrement dans le Doubs, cela s'est traduit par une large reconversion de terres cultivées vers l'élevage laitier devenu exclusif. D'où un appauvrissement constaté de la diversité paysagère et biologique.

Dans des zones telles que les plateaux du Jura, l'apparition de grandes prairies a eu des effets secondaires inattendus ou négligés. Le plus visible de ces effets a été le développement de vagues de pullulation de campagnols, conséquence de la création d'espaces ultra-favorables à leur développement, et pauvres en habitats pour leurs éventuels prédateurs. Il y a eu ainsi une transformation des facteurs paysagers influant sur le parasite et ses hôtes. Nous l'avons vu, ces mutations sont rapides avec des effets en retour inattendus. La prise de conscience actuelle de telles conséquences va certainement jouer sur le devenir de l'espace agricole et, par contrecoup, sur les hôtes et les œufs du parasite.

La variabilité spatiale et temporelle de cet ensemble de facteurs induit une variabilité équivalente des situations épidémiologiques distinctes. Peu d'écosystèmes sont optimaux mais beaucoup sont susceptibles d'héberger et de pérenniser le cycle parasitaire. L'identification des combinaisons factorielles les plus favorables au cycle parasitaire est un des objectifs de ce travail dont nous venons de préciser les termes. La grande diversité des contextes épidémiologiques existants en France, en Europe et dans le monde où *E. multilocularis* est présent illustre la diversité des agencements possibles et la faculté d'adaptation remarquable du parasite.

1.4. *Echinococcus multilocularis* en France et en Europe

La situation épidémiologique en France n'est pour l'heure que partiellement connue. Certaines zones d'endémie du nord-est de la France et du Massif Central ont

fait l'objet de multiples travaux (Pétavy et *al*., 1984 ; Aubert et *al*., 1987) mais les prévalences parasitaires sont le plus souvent peu renseignées et la confirmation de la présence des œufs du parasite dans l'environnement fait actuellement l'objet d'un vaste programme interdépartemental de collecte de terrain. Les premières données ainsi collectées semblent indiquer une extension de la distribution d'*E. multilocularis* en dehors des zones connues. Plus globalement, la limite occidentale de la parasitose recoupe le territoire français ; préciser les modalités de cette limite constitue le deuxième volet du programme.

A travers l'Europe, de nombreux travaux de recherche sont en cours. Ils ont déjà permis, au sein du programme EchinoRisk qui fédère et harmonise le travail des équipes, de définir les limites d'extension géographique d'*E. multilocularis*. Ce programme s'inscrit dans la continuité des recherches menées jusqu'alors (figure 5). La présence du parasite est aujourd'hui attestée dans la plupart des pays d'Europe centrale (Pologne, Slovaquie, République Tchèque, Hongrie) ainsi qu'en Allemagne, au Danemark, aux Pays-Bas, en Belgique, au Luxembourg, en Autriche, en France et en Italie (revue dans Eckert et *al*., 2001). La situation européenne a évolué depuis les premières études menées au début des années 90 (Romig et *al*., 1999 ; Eckert et *al*., 2001) et cette évolution se poursuit. On constate cependant l'absence d'*E. multilocularis* en Grande-Bretagne et le statut pour l'instant indemne du monde méditerranéen.

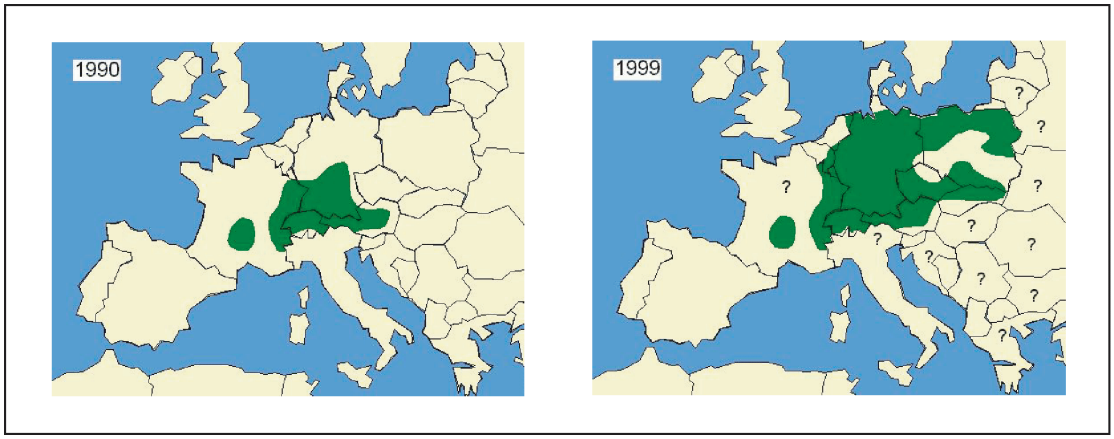


Figure 5 : Evolution de la distribution géographique d'E. multilocularis en Europe entre 1990 (d'après Fesseler) et 1999 (Romig et al., 1999 d'après Eurechinoreg).

La sensibilisation récente (Eckert et *al*., 2001) aux problèmes sanitaires que peut poser le ténia échinocoque a largement contribué au développement des connaissances sur le parasite. Le bilan global à l'échelle européenne n'est pas encore achevé. L'évolution dont fait état la figure 5 est pour partie sans doute le reflet de l'effort accru de recherche du parasite et aussi certainement une conséquence du développement d'*E. multilocularis*. Au-delà de cette incertitude, ce sont la situation

présente et les scénarios futurs qui intéressent aujourd'hui au premier chef les institutions sanitaires nationales et européennes.

1.5. Extension de la zoonose à l'échelle de la planète

E. multilocularis est présent dans la plupart des régions humides et fraîches de l'hémisphère nord. La présence du parasite est attestée dans une grande partie de l'Eurasie et notamment en Chine où les prévalences humaines sont telles (plus de 10 % dans certains villages. Vuitton et *al*., 2003) que c'est un enjeu majeur de santé publique. Les zones de prairie des plateaux tibétains sont des zones particulièrement concernées (Vuitton et *al*., 2003). La plupart des pays de la fédération de Russie sont aussi situés en zone d'endémie et la Sibérie serait une des régions d'origine du ténia échinocoque. Plus au sud, l'Iran et la Turquie ont déjà identifié le parasite sur leur territoire mais ce sont des régions où une autre forme d'échinocoque, *Echinococcus granulosus*, est à l'origine de nombreux cas humains, et donc suscite une plus grande attention. Plusieurs études ont porté sur *E. multilocularis* dans le Nord du Japon où il est présent. Le parasite est aussi largement répandu en Amérique du Nord et plus spécifiquement au Canada (Eckert et *al*., 2001). Une vaste communauté de chercheurs de disciplines diverses se penche aujourd'hui sur les problématiques liées à *E. multilocularis*. Cette dynamique est relayée et soutenue par les organismes de veille sanitaire et de santé publique qui réalisent de plus en plus les risques qui peuvent être associés à ce type de parasites et aux zoonoses qu'ils provoquent.

2. L'échinococcose alvéolaire humaine, un risque sanitaire

2.1. Pathologie et prévalence

Echinococcus multilocularis est responsable chez l'homme d'une maladie grave : l'échinococcose alvéolaire. La contamination humaine peut se produire par ingestion accidentelle d'œufs du parasite. Ces œufs sont répandus dans l'environnement par les renards mais aussi, bien que plus rarement, par les chiens et les chats. Les hôtes définitifs véhiculent ainsi la forme adulte du parasite dans leur intestin et évacuent les œufs avec leurs déjections. Sur le terrain, ces œufs peuvent se retrouver sur des végétaux souillés qui, par contact ou par consommation peuvent contaminer des humains. Une fois ingérés, les œufs migrent vers le foie de la personne infectée. Le temps d'incubation de la parasitose peut durer plusieurs années (généralement entre 5 et 15 ans d'incubation sont constatés) et les premiers symptômes peuvent n'intervenir que longtemps après l'infestation.

Si le diagnostic n'est pas établi rapidement, des lésions hépatiques apparaissent progressivement sous forme de tumeurs. Des métastases de type cancéreux se développent dans le foie des malades et d'autres organes peuvent être touchés tels que les poumons, le système nerveux, les os... (Vuitton et *al*., 1990 ; Pawlowski et *al*., 2001). L'échinococcose alvéolaire humaine est souvent diagnostiquée tardivement faute de diagnostic précoce. Ceci est dû à l'apparition lente des symptômes qui peuvent être confondus avec d'autres pathologies (fatigue, douleurs abdominales, jaunisse (Pawlowski et *al*., 2001)) et parfois aussi au manque de connaissance et d'information sur le sujet de la part des praticiens ayant en charge les patients. La première implication de cet état de fait est que l'étendue des lésions est déjà conséquente au moment où le diagnostic est confirmé. L'évolution de la maladie peut dès lors être irrémédiable et conduire au décès du malade.

Quand les lésions ne sont pas encore trop étendues et qu'aucune zone cruciale n'a été touchée, un traitement peut être envisagé. Celui-ci consiste en l'ablation chirurgicale des tissus touchés. Cette opération doit être accompagnée d'un traitement médicamenteux prolongé et coûteux. Dans certains cas avancés, il est possible de procéder à une transplantation hépatique (41 cas en Europe) mais dont le succès n'est pas toujours satisfaisant. Dans un troisième type de cas, les patients présentant des lésions inopérables peuvent suivre un traitement médicamenteux lourd et souvent jusqu'à la fin de leur vie. Enfin il faut signaler que les réponses immunologiques des patients à une infection peuvent être très différentes.

Dans de nombreux cas, l'organisme des personnes infectées réagit positivement, ce qui entraîne la calcification de l'infection et donc l'arrêt du développement parasitaire. A l'heure actuelle, on estime que seulement 10 % des personnes exposées au parasite développent réellement l'échinococcose alvéolaire. La réaction immunitaire naturelle, seule ou assistée d'un traitement médicamenteux immuno-stimulant, peut suffire à interrompre définitivement l'expansion parasitaire au sein de l'organisme. Il n'en reste pas moins que les caractéristiques de la maladie sont suffisamment préoccupantes pour justifier aujourd'hui les efforts de recherche consentis.

L'énoncé des conséquences de l'échinococcose alvéolaire sur l'homme ne doit pas masquer la réalité de la situation épidémiologique. En Europe, le nombre de cas recensés par le registre européen EurEchinoReg (EurEchinoReg, 1999) est de 580 personnes au cours de la période 1982-1999 (Kern et *al*., 2003). Cette maladie reste donc marginale. Pourtant, se limiter aux chiffres peut se révéler inadéquat et ne pas refléter la réalité de la situation. Tout d'abord parce que le nombre de cas recensés n'est pas exhaustif. La méconnaissance des symptômes ou leur mauvaise interprétation peut dans de nombreux cas empêcher le repérage de la maladie et, conséquence encore plus fâcheuse, entraîner la mauvaise prise en charge médicale du

patient. Ce phénomène est encore plus probable si la zone concernée n'est pas reconnue comme endémique et si aucune obligation de déclaration n'a été établie dans le pays. Ces facteurs rendent difficile l'évaluation de la prévalence humaine, en Europe comme ailleurs. Les 580 patients diagnostiqués ne représentent-ils pas qu'une infime partie des cas réels ? Les incertitudes évoquées ont mené à l'établissement d'un réseau européen de veille sanitaire chargé de dresser le bilan et de surveiller l'évolution de la zoonose et de sa forme humaine.

En France, un registre des cas humains existe depuis 1982. Le Centre Hospitalier Universitaire de Besançon est le centre référent national en matière d'échinococcose alvéolaire. Depuis sa création, le registre a répertorié 320 cas dont la plus grande partie se situe dans le nord-est de la France. On constate néanmoins sur la période une extension géographique de la maladie. Ce constat est à prendre avec précautions pour deux raisons. Tout d'abord, les lieux documentés dans le registre ne sont que les lieux où le diagnostic a été établi. Il reste très délicat de déterminer le lieu précis où l'infestation a eu lieu. Le long temps d'incubation du parasite ne facilite pas la démarche. Il sera difficile de tirer des conclusions du cas d'un malade ayant déménagé une ou plusieurs fois dans les années précédant la détection des symptômes. De plus, la grande mobilité humaine peut amener les individus à fréquenter ponctuellement des zones d'endémie dans le cadre de vacances, visites familiales, professionnelles ou autres.

Actuellement, une déclaration au registre français de l'échinococcose alvéolaire s'accompagne d'un questionnaire très précis sur les différents lieux de vie du malade, sur ses activités régulières (plus particulièrement sur les activités connues comme augmentant les risques de mise en contact avec le parasite telles que le jardinage, la chasse…), sur son activité professionnelle et toutes sortes d'informations utiles. Si dans certains cas les situations sont très complexes et ne peuvent être démêlées pour tirer des conclusions précises sur le lieu d'infestation, d'autres malades présentent des profils beaucoup plus explicites. Des cas récents identifiés dans l'Aveyron l'ont été chez des personnes exercant le métier d'agriculteur et ne déclarant aucun déplacement prolongé hors de leur lieu de vie. Ces informations tendent à démontrer que le contact avec le parasite s'est effectué localement, et soulèvent donc l'hypothèse d'une présence du ténia échinocoque dans l'Aveyron où il était jusqu'alors inconnu. Quand ce constat intervient, une vérification sur le terrain est nécessaire à la confirmation de la présence d'*E. multilocularis*. Celle-ci peut s'effectuer par la collecte et l'analyse d'échantillons de fèces de renard dans la zone d'intérêt. En cas de présence avérée, la population en est informée et des dépistages peuvent être proposés. Ce protocole a été initié récemment dans le nord de l'Aveyron.

L'extension géographique supposée de la maladie en France doit être considérée avec précaution pour une seconde raison. Les campagnes d'information successives ont amené les praticiens à une meilleure connaissance de la maladie et de ses manifestations cliniques. La mise en place du registre français et les démarches effectuées pour le recensement systématique des cas a conduit à un état beaucoup plus complet de la situation en France (figure 6). L'organisation du réseau de veille sanitaire a certainement eu une influence sur la répartition des cas recensés. En pratique, les médecins, mieux formés à reconnaître la maladie, ont pu diagnostiquer plus aisément l'échinococcose alvéolaire et faire remonter l'information au centre référent de Besançon. Une meilleure coordination aurait donc eu un impact sur la meilleure détection des cas sur la totalité du territoire français. Il est cependant délicat de faire le distinguo entre les régions où la maladie était déjà présente mais peu connue et donc peu recherchée ; et les régions où elle est apparue récemment. Quoi qu'il en soit, avec une dizaine de nouveaux cas recensés par an, l'échinococcose n'a pas la même ampleur en France qu'en d'autres zones d'endémie.

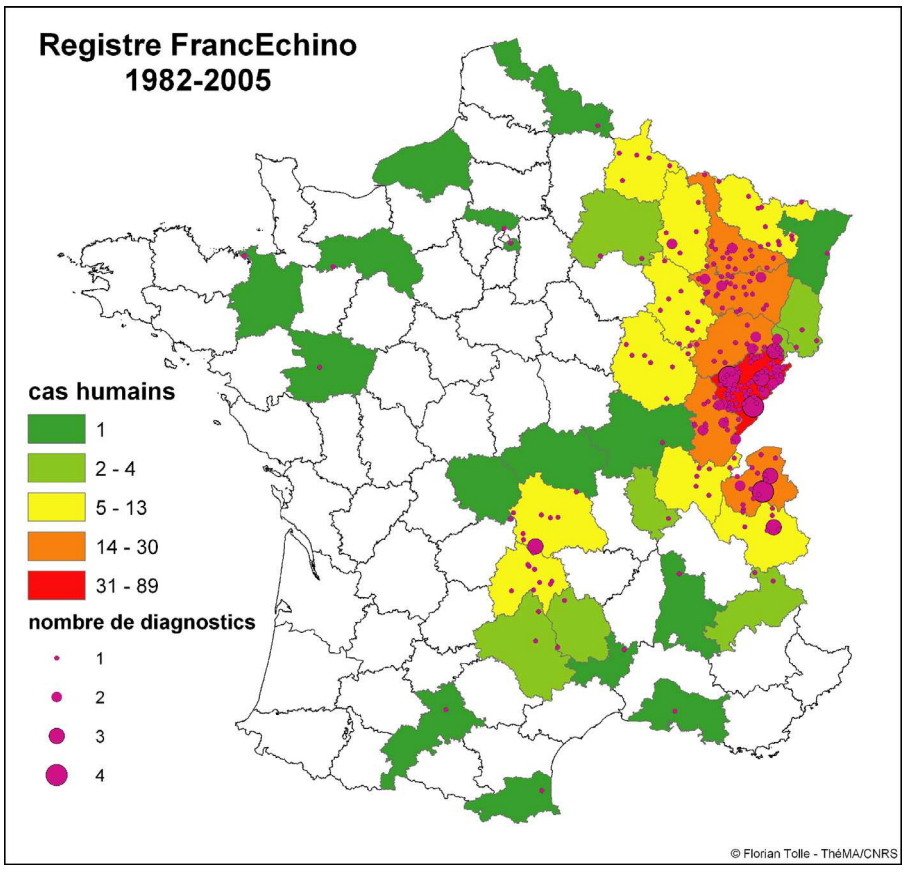


Figure 6 : Les cas humains diagnostiqués en France entre 1982 et 2005. (d'après le registre FrancEchino).

Dans d'autres régions du monde en effet, le nombre de cas est beaucoup plus élevé. En Chine, on a constaté une prévalence jusqu'à 100 fois plus importante que

celle des zones d'endémie européennes (Giraudoux et *al*., 1996 ; Craig et *al*., 2000). Celle-ci peut atteindre 10 % dans certains villages. A un tel niveau, la préoccupation devient majeure pour autorités locales. De tels taux de contamination trouvent leur explication dans le fait que le cycle parasitaire connaît dans ces régions des conditions biologiques, écologiques, géophysiques et paysagères optimales, mais aussi dans le fait que les habitudes de vie et notamment les conditions d'hygiène des populations locales facilitent la diffusion.

2.2. Modes de contamination

Le seul mode de contamination humaine avéré est l'ingestion des œufs du parasite. L'homme constitue une impasse pour le parasite. Au cours du cycle sauvage d'*E. multilocularis*, les œufs sont ingérés par des micromammifères et migrent rapidement dans le foie des animaux pour passer au stade larvaire. Dans le cas d'une ingestion humaine, le foie constitue aussi le lieu d'implantation privilégié du parasite mais le rythme d'évolution au stade suivant est beaucoup plus lent et commence, comme nous l'avons vu précédemment, par une période d'incubation de plusieurs années. En pratique, on constate deux modes principaux de mise en contact entre l'homme et les œufs du parasite.

- Le cycle sylvatique du parasite implique en général la dissémination des œufs d'*E. multilocularis* par les populations de renard. Le principe épidémiologique du filtre de rencontre (Combes, 1995) implique deux conditions de réalisation : (i) la cohabitation dans un même espace du parasite et de ses hôtes, naturels ou accidentels, et (ii) la rencontre physique du parasite et de l'hôte. La prise en considération de la contamination humaine implique une interprétation élargie de la première de ces conditions. Il est indéniable que l'homme est une espèce unique dans son utilisation de l'espace et dans sa capacité de déplacement. L'estimation de la part de la population susceptible d'entrer en contact avec le parasite doit donc prendre en compte des facteurs comportementaux et sociologiques qui ne s'appliquent que peu aux contraintes que connaît le cycle parasitaire. Des pratiques telles que la cueillette de fruits sauvages, de pissenlits, de champignons ou même le jardinage et la chasse seront assimilées à des activités augmentant les chances de mise en contact avec *E. multilocularis*. Certaines professions sont aussi reconnues comme sensibles. C'est le cas des agriculteurs, des bûcherons et d'autres métiers nécessitant la manipulation de terre et parfois le contact direct avec des animaux. Les œufs peuvent alors se retrouver sur les mains des personnes et être ingérés accidentellement.

- Le cycle domestique du ténia échinocoque est plus difficile à appréhender et plus délicat à faire comprendre aux populations à risque. En effet, ce cycle

concerne directement une large frange de la population et peut, par l'intermédiaire des animaux domestiques, faire « venir » le parasite jusque dans les maisons des propriétaires. Dans les zones rurales, ce cycle s'explique principalement par le mode de comportement des animaux domestiques. Il est fréquent que les chiens et les chats soient laissés en liberté aux alentours des fermes ou des villages. Il arrive alors qu'une prédation de ces animaux sur des micromammifères contaminés intervienne. Ainsi, porteurs de la forme adulte du parasite, les chiens et les chats en véhiculent les œufs qui se retrouvent assez facilement sur leur pelage (Deplazes et Eckert, 1988). Cette chaîne d'événements est donc susceptible d'entraîner une mise en contact beaucoup plus aisée et pernicieuse entre les œufs et les humains.

En effet, les animaux domestiques font couramment l'objet de caresses, de contacts directs et d'une cohabitation physique régulière avec leurs maîtres qui souvent n'associent en rien leur compagnon à une source potentielle de risque épidémiologique. Les chiens et les chats peuvent aussi véhiculer les œufs sans se contaminer mais simplement en se salissant dans la nature. Les conséquences pour les humains sont identiques car ces deux cas conduisent à l'introduction du vecteur épidémique dans leur cadre de vie.

L'augmentation des densités de population de renard, ainsi que l'abondance de nourriture sous forme de déchets, entraîne l'émergence de nouvelles situations écologiques. Les renards s'établissent de plus en plus fréquemment dans des habitats périurbains et urbains. Ce phénomène a fait l'objet de suivis précis en Suisse (Deplazes et *al*., 2004b), en Allemagne (Romig et *al*., 1999a) et en France (Sigaud, 2003 ; Boyer, 2004). L'adaptation des renards à ce type d'environnement est attestée et l'existence du cycle parasitaire y a été confirmée. Sur le plan sanitaire, la cohabitation quasi-directe des hommes et du parasite pose de nombreuses questions quant aux risques de contamination, à l'évaluation de la répartition de la charge parasitaire, et aux modes de transmission à l'homme.

La présence de renards dans les zones habitées peut se traduire par leur fréquentation des jardins publics et privés. Ces lieux accueillent régulièrement les enfants (jeux) mais aussi les adultes (jardinage) et les animaux domestiques comme cela a été évoqué. La divagation des renards dans les potagers implique la dépose de fèces qui peuvent souiller les légumes qui seront ensuite consommés. Parallèlement, selon ce processus, les légumes achetés dans le commerce peuvent ne pas avoir été cultivés sous serre, n'avoir subi aucune étape de nettoyage (marchés, maraîchers locaux…) et donc présenter un risque de présence d'œufs.

La tendance constatée actuellement a certainement une influence sur les risques d'infestation encourus par la population. L'établissement du cycle parasitaire

d'*E. multilocularis* dans le cadre de vie immédiat des hommes pourrait mener, dans les zones déjà connues pour leurs fortes prévalences, à des situations épidémiologiques déjà documentées en Chine. Si les questions d'hygiène ne se posent pas dans les mêmes termes en Europe que sur les plateaux tibétains, les habitudes de consommation alimentaire et de comportement envers les animaux domestiques peuvent laisser craindre une exposition croissante au risque de contamination.

En matière d'alimentation, la consommation de légumes frais issus de jardins non clôturés nécessite des précautions particulières. Les œufs du parasite résistent très bien au froid, et une congélation classique ne suffit pas à les tuer. Un nettoyage approfondi est recommandé mais ne peut en aucun cas garantir l'élimination totale des œufs. Seule la cuisson en garantit la destruction mais tous les légumes frais ne sont pas destinés à être cuits (salade, ciboulette, radis…). Sur un plan plus comportemental, l'attitude adoptée envers les animaux domestiques peut se révéler encore plus risquée. Le fait pour un maître de laisser son chien lui lécher le visage est notoirement un comportement à risque. La manipulation d'animaux peut aussi constituer un facteur de risque.

Certaines précautions sont conseillées en matière d'hygiène. Parmi celles-ci « porter des gants pour tous les travaux de plein air et se laver les mains après ces travaux ; se laver les mains après avoir toiletté son animal de compagnie ou avoir joué avec lui ; cuire ou frire tous les aliments provenant des champs, des forêts ou des jardins potentiellement accessibles aux renards » (EurEchinoReg, 1999). Il est en outre recommandé de vermifuger très régulièrement les chiens et les chats qui chassent les micromammifères.

2.3. Une attente sociale qui nécessite information et veille sanitaire

On assiste en Europe à une prise de conscience globale des risques en matière de santé publique liés aux zoonoses. La rage ou l'encéphalite spongiforme bovine (ESB) ont amené les autorités sanitaires à prendre des mesures radicales et coûteuses (vaccinations par hélicoptère des renards dans le cas de la rage, abattages massifs pour l'ESB). Les politiques actuelles souhaitent maintenant appréhender les questions sanitaires en amont de manière à éviter autant que possible les crises. Dans un rapport au premier ministre datant de 1999 et intitulé « propositions pour un renforcement de la sécurité sanitaire environnementale », trois types de risques sont évoqués et classés en fonction du degré d'incertitude scientifique qui leur est associé : le risque identifié, le risque controversé et le risque émergent. Les risques émergents sont notamment mentionnés comme nécessitant une veille scientifique efficace. Une définition de la veille environnementale est ensuite donnée comme devant permettre de « détecter les perturbations environnementales susceptibles de

préfigurer des risques sanitaires ou des effets sur la santé susceptibles d'être causés par des facteurs environnementaux ».

Une volonté d'information, de prévention et de veille sur les principales zoonoses, et encore davantage sur celles qui peuvent toucher l'homme, est aujourd'hui affichée. La fièvre hémorragique à syndrome rénal mais aussi la tremblante du mouton ou l'encéphalite spongiforme bovine figurent parmi les maladies qui font l'objet de suivis scientifiques rigoureux et de programmes de veille sanitaire. L'échinococcose alvéolaire fait l'objet de plusieurs réseaux de ce type. La veille sanitaire se justifie dans le cas de cette maladie par (i) le nombre croissant des populations de renard, (ii) les fortes prévalences vulpines constatées dans les zones d'endémie, et (iii) le long temps d'incubation de la maladie. La connaissance de la situation épidémiologique, des facteurs favorables au parasite et des méthodes de lutte envisageables, pourrait s'avérer décisive dans l'hypothèse d'une multiplication du nombre de cas humains.

La première étape dans la sensibilisation du public aux risques sanitaires passe par l'information. Dans les zones d'endémie telles que la Franche-Comté, des campagnes successives ont eu pour but de porter à la connaissance de la population les risques liés à l'hygiène alimentaire et les précautions à prendre dans la vie quotidienne. Une plaquette du gouvernement (Direction Générale de la Santé, 2004) et une autre de la région (Observatoire Régional de l'Environnement de Franche-Comté, 2003) sont récemment venues renforcer cette campagne d'information. En Franche-Comté, le message n'est pas toujours bien passé et un certain nombre d'idées reçues erronées circulent au sujet de l'échinococcose alvéolaire.

Parmi les gens qui ont déjà entendu parler de la maladie, la plupart pensent que c'est l'urine des renards qui est contaminante alors que seules les crottes véhiculent les œufs du parasite (Observatoire Régional de l'Environnement de Franche-Comté, 2003). L'idée même que seuls les renards peuvent être porteurs d'*E. multilocularis* est fausse comme nous l'avons déjà expliqué. De plus, la perception du risque est souvent associée uniquement à la cueillette des fruits et des baies sauvages. On entend parfois qu'il ne faut pas cueillir de fraises des bois mais qu'à partir d'une certaine hauteur, on peut consommer les framboises. Peu savent que les légumes du potager peuvent être souillés au même titre (Observatoire Régional de l'Environnement de Franche-Comté, 2003). La distorsion des propos engendre un flou et une méconnaissance autour de la maladie, qui est ressentie comme une menace diffuse et marginale. Le dessinateur Trondheim l'illustre avec humour dans un de ses albums. Un effort d'harmonisation a été mené de manière à ce que des sources d'information soient disponibles pour les particuliers mais aussi pour les différents médias qui relaient les pouvoirs publics dans leur tâche.

A l'échelon national, un grand nombre d'organismes s'intéressent de près aux questions sanitaires soulevées par l'échinococcose alvéolaire. Les Mutualités Sociales Agricoles (MSA) interviennent en milieu rural. Les Fédérations de Chasse se tiennent informées et apportent régulièrement leur soutien aux campagnes de terrain déployées pour l'étude d'*E. multilocularis*. Ces fédérations permettent aussi d'obtenir des indices de chasse de renard qui fournissent des informations importantes sur les populations et informent directement les chasseurs sur les précautions à prendre sur le terrain. Les associations et groupements naturalistes participent aussi activement aux différentes campagnes et tiennent leurs membres informés des risques liés à leurs pratiques de terrain.

Les organismes nationaux sont largement impliqués dans les différents programmes de connaissance et de surveillance du parasite. La Direction Générale de la Santé, L'Institut National de Veille Sanitaire (INVS), l'Agence Française de Sécurité Sanitaire des Aliments (AFSSA) et l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) travaillent à différents niveaux pour une meilleure connaissance du parasite et de la maladie. L'Entente interdépartementale de lutte contre la Rage et autres Zoonoses (ERZ) est un organisme spécifique qui travaille sur les zoonoses et qui s'est largement impliqué, depuis le fort recul de l'épidémie de rage, dans l'étude de l'échinococcose alvéolaire. L'ERZ s'occupe de l'organisation du programme français de collecte et d'analyses, et de l'organisation de la base de données ainsi créée. Comme on le constate, un grand nombre d'acteurs sont impliqués dans la veille sanitaire en cours sur la maladie. Cette mobilisation de moyens et d'énergies résulte d'une prise de conscience qui a pris corps à travers l'importance de l'établissement d'un réseau d'épidémiosurveillance. La forte demande sociale afférente aux questions de santé publique, et plus spécialement aux zoonoses telles que l'échinococcose alvéolaire, renforce encore ce besoin.

3. Espaces d'investigation : le dispositif d'épidémiosurveillance

3.1. A l'échelon européen : EchinoRisk

L'Union Européenne finance et fédère actuellement un vaste programme de recherche sur la parasitose. Ce programme baptisé EchinoRisk, coordonné par le professeur Peter Kern de l'Université d'Ulm (Allemagne), regroupe les efforts de chercheurs de neuf pays : Allemagne, Autriche, Pologne, République Tchèque, Slovaquie, Italie, Pays-bas et France. L'objectif principal de ces travaux est l'établissement d'un bilan global de la présence d'*E. multilocularis* en Europe, et la mise en place d'un réseau d'épidémiosurveillance. Sur le terrain, diverses techniques

sont employées mais toutes ont pour but de confirmer ou d'infirmer la présence du parasite, et dans un second temps d'évaluer localement les prévalences vulpines. Toutes sortes de données connexes, telles que les densités d'hôtes intermédiaires où les nouveaux comportements urbains des renards, viennent aussi alimenter les connaissances sur le sujet.

Depuis le début du programme EchinoRisk, la présence d'*E. multilocularis* a été confirmée dans tous les pays impliqués. Les principaux foyers endémiques ont été mieux définis face aux connaissances partielles précédemment acquises. Le dernier rapport d'étape du programme (EchinoRisk, 2005) fait état, en outre, d'une situation en évolution depuis le début des travaux, et de l'identification du parasite dans des zones où il n'avait jusqu'alors jamais été signalé. Des colloques EchinoRisk se sont déroulés à intervalles réguliers depuis le début des recherches et ont contribué à encourager de nombreux échanges internationaux. Certaines séances de travail ont également eu pour objectif la mutualisation des bases de données nationales ce qui a permis d'établir une carte à l'échelle de l'Europe (figure 7) dressant un bilan harmonisé de la présence d'*E. multilocularis* dans sept pays européens. La confrontation des différentes méthodes et des cultures scientifiques singulières rencontrées au sein du réseau est une expérience enrichissante et humainement stimulante.

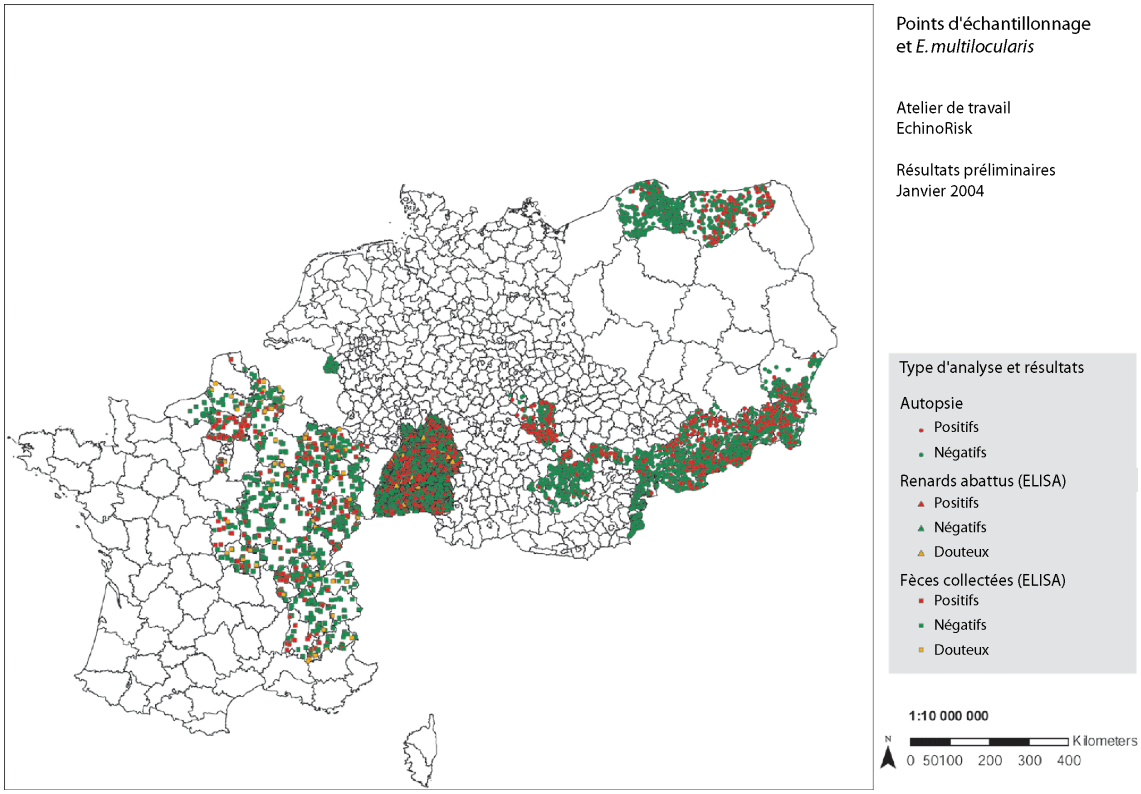


Figure 7 : Echinococcus multilocularis en Europe (d'après les données EchinoRisk).

3.2. En France : un programme ambitieux

Le programme français d'épidémiosurveillance de l'échinococcose alvéolaire a été lancé en 2000. Ce travail conjoint fédère les efforts de l'ERZ (Entente interdépartementale de lutte contre la Rage et autres Zoonoses), de l'AFSSA (Agence Française de Sécurité Sanitaire des Aliments), toutes deux basées à Nancy, et de l'Université de Franche-Comté à Besançon. Le programme est soutenu par les subventions versées par les départements ayant choisi de se joindre à l'Entente interdépartementale (fonds gérés par l'ERZ) et par des subventions de l'état, directes sous forme de fonds alloués à l'ERZ, ou indirectes par la collaboration active des organismes publics de recherche que sont l'AFSSA et l'Université de Franche-Comté.

La pérennité de la structure mise en place dépend de l'engagement des départements en nombre toujours croissant et de la fructueuse collaboration qui s'est installée entre des organismes n'ayant pas toujours les mêmes habitudes de travail ni les mêmes approches des problèmes. C'est cette constante évolution qui constitue la richesse du réseau et qui s'illustre chaque année par l'avancée des travaux sur la question. Depuis cinq ans, la confiance des départements souscripteurs ne s'est jamais démentie et l'Entente qui compte aujourd'hui 41 départements engagés convainc chaque année de nouveaux conseils généraux. Le bilan du travail effectué est présenté deux fois par an aux élus, et des comités de pilotage scientifique ont lieu à intervalles réguliers. Ces réunions sont primordiales pour la lisibilité et l'harmonisation de la recherche en cours.

La zone actuellement couverte par le programme français s'étend sur un large tiers nord et est de la France (figure 8).

Les premiers départements ayant souscrit à l'ERZ étaient concentrés dans le Nord-est de la France, zones ayant connu la rage jusqu'à une période récente. L'engagement de ces départements dans le contrôle de la rage s'est progressivement porté vers d'autres zoonoses telles que l'échinococcose alvéolaire. La sensibilisation croissante des élus aux risques liés aux zoonoses a conduit les départements limitrophes de la zone initiale à rejoindre le programme, entraînant ainsi chaque année un renforcement du dispositif. Les premiers résultats font d'ores et déjà le constat de la présence d'*E. multilocularis* dans tous les départements pour lesquels les analyses sont terminées et cela comprend des zones où le parasite n'avait jamais été identifié auparavant (rapport d'étape ERZ 2004).

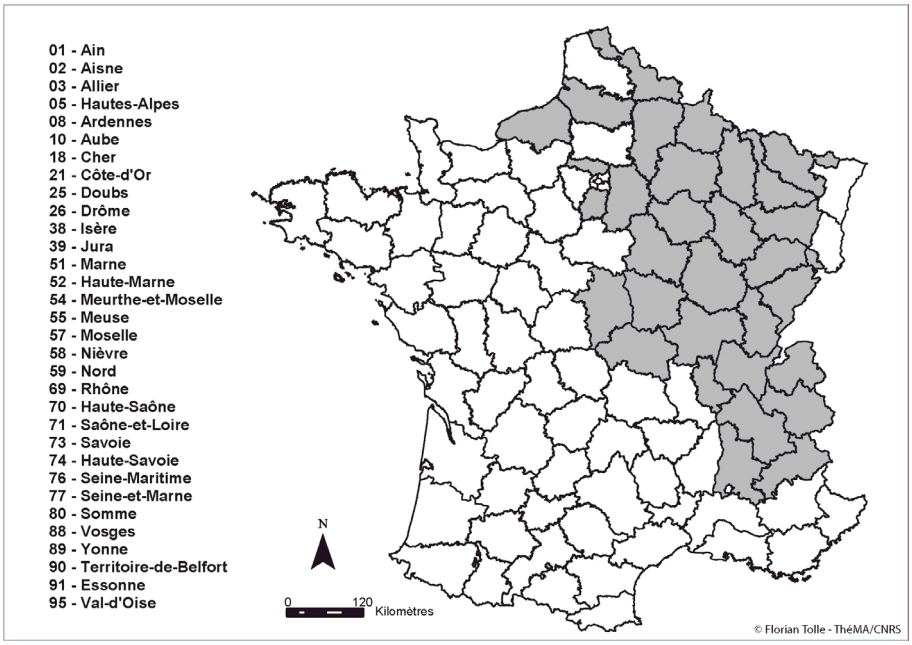


Figure 8 : Les départements couverts par le programme français d'épidémiosurveillance d'Echinococcus multilocularis (Seuls les départements dont les analyses laboratoires sont terminées sont figurés ici).

Lorsque le protocole général d'épidémiosurveillance a été initié, plusieurs objectifs ont été fixés. Dans un premier temps, l'établissement d'une cartographie nationale de la présence du parasite dans l'environnement est visé. Cette étape se décompose en trois phases successives : (i) l'établissement d'un plan d'échantillonnage et la collecte de crottes de renards sur le terrain, (ii) l'analyse des échantillons en laboratoire pour déterminer la présence ou l'absence du parasite, et (iii) l'analyse des données générées et la proposition d'hypothèses. Ces trois phases sont actuellement en cours, et les collectes de terrain continuent dans les nouveaux départements adhérents. Depuis deux ans, la problématique des renards urbains est venue se greffer sur le projet français et mobilise une partie des moyens. L'objectif est de dresser un premier état des lieux des dynamiques épidémiologiques à l'œuvre en milieu urbain (Sigaud, 2003). Le développement de ces axes de recherche devrait permettre une meilleure compréhension du fait parasitaire, ce qui donnera les outils nécessaires à l'application d'actions de contrôle adaptées.

3.3. Une base de données spatialisée

Actuellement, plus de 5820 échantillons d'excréments de renards ont donné lieu à la constitution d'une base de donnée référencée. Pour chaque échantillon, des informations telles que le lieu et l'année de collecte, les résultats d'analyse et la référence sont directement accessibles et actualisés au fur et à mesure de l'avancement des travaux de laboratoire. La zone de collecte s'étend sur plus de

220 000 km² et a nécessité la collaboration de plus de 640 bénévoles sur le terrain, le plus souvent par l'intermédiaire des fédérations de chasseurs. Le recours à la collaboration de bénévoles a permis de limiter les coûts de mise en place d'un programme aussi vaste. De plus, la méthode choisie peut être qualifiée de « douce » en comparaison d'autres techniques telles que le tir de renards pour autopsie. Le travail effectué depuis six ans dans le cadre du programme français a permis la constitution d'une source d'informations archivées et utilisables constituant la plus grande « crottothèque » d'Europe. L'autodérision affichée par les acteurs de l'ERZ n'enlève rien à la rigueur et à la qualité du travail réalisé.

Concrètement, la collaboration entre les trois entités impliquées existe depuis l'origine du projet. La mise en place du protocole d'échantillonnage devait permettre de respecter un cahier des charges précis à savoir : (i) que la pression d'échantillonnage devait être suffisante pour que les résultats soient exploitables statistiquement, (ii) que l'espace d'étude devait être couvert de manière exhaustive, et (iii) que les zones supposées en front d'épidémie ou en marge de zones d'endémie devaient être plus spécifiquement visées par les collectes. Restait à trouver un outil efficace pouvant guider le ramassage des fèces selon un protocole ajusté.

L'expérience acquise à l'Université de Franche-Comté sur les questions d'épidémiologie liées à *E. multilocularis* a permis de constituer des cartes d'indice prairial. Cela a été rendu possible par l'étroite collaboration entre le Laboratoire de Biologie Environnementale (LBE) et le laboratoire de géographie ThéMA. Des recherches effectuées sur les dynamiques des hôtes du parasite en Franche-Comté ont établi un lien entre le taux de prairie dans l'environnement et les densités de population de campagnols (Giraudoux et *al*., 1997 ; Giraudoux, 1991). Une présence forte de micromammifères est supposée avoir une influence sur les choix de prédation des renards et, par contrecoup, sur leur niveau d'infestation. L'hypothèse est donc la suivante : plus les renards se nourrissent de campagnols, plus ils augmentent leur taux de contamination.

Partant de là, un modèle d'indice prairial a été élaboré. Etabli à partir de la base de données européenne d'occupation du sol CORINE Land Cover (CLC)(Commission of the European Communities, 1992), ce modèle synthétique prend en compte quatre classes paysagères prairiales, ou comportant une proportion notable de prairies. Le dire expert a conduit au choix de deux niveaux d'échelle. Un premier niveau correspond à l'échelle locale d'appréhension du paysage. Celle-ci s'opère par cercle de 1,5 km de long. Un second niveau vise à intégrer les caractéristiques régionales du paysage. Le cercle d'observation s'établit à 7,5 km. Un masque correspondant aux zones forestières et urbaines a ensuite été ajouté ainsi que des repères représentant les réseaux routiers, hydrographiques, et le relief. Les noms des principales agglomérations ont permis de compléter ces cartes qui ont été

fournies à l'ERZ au fur et à mesure des besoins nouveaux liés aux adhésions départementales. La figure 9 donne un exemple de carte d'indice prairial.

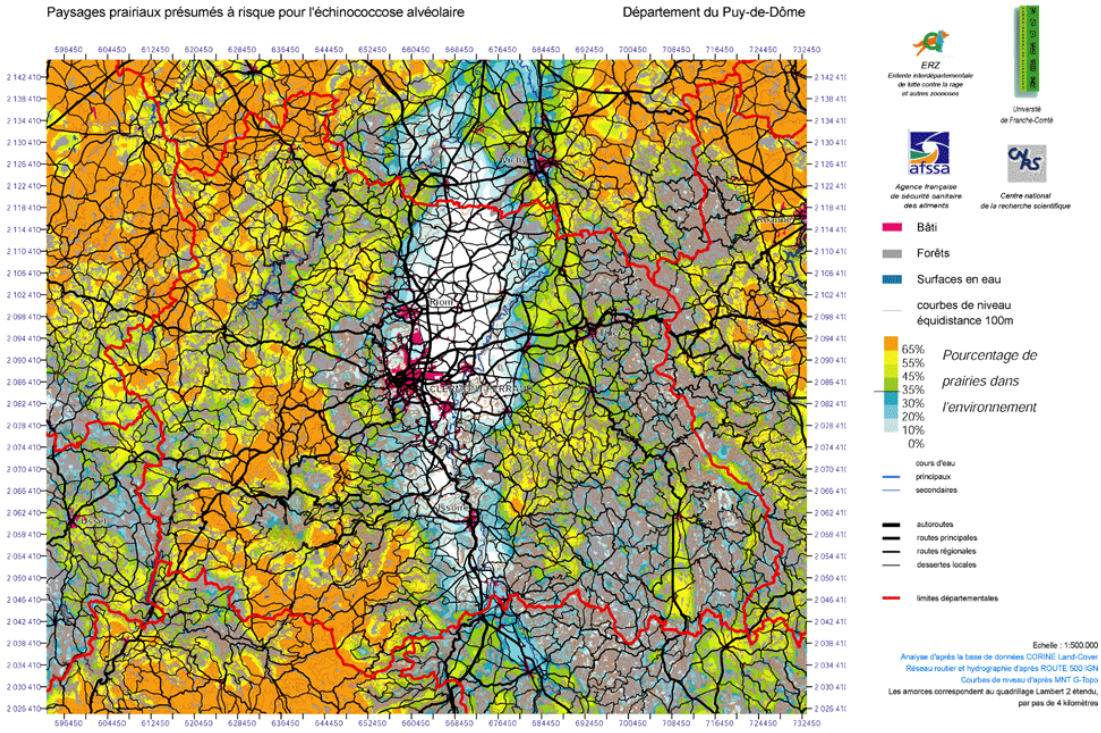


Figure 9 : La carte d'indice prairial du département du Puy-de Dôme (63) telle qu'elle a été réalisée dans le cadre de la convention Université de Franche-Comté – ERZ - AFSSA.

L'indice prairial a été calculé pour l'ensemble de la France. Une vision globale des paysages prairiaux français a ainsi été obtenue (figure 10). Cette représentation cartographique a été utilisée par l'ERZ pour cibler, avec l'extension de la zone d'étude, les départements supposés les plus intéressants par leur situation paysagère. Les zones en marge des foyers d'endémie connus, ainsi que les éventuels corridors prairiaux, ont retenu l'attention dans les choix effectués. Cependant, l'homogénéité de la zone couverte a été respectée par souci d'exhaustivité. Le programme se développe actuellement par accrétions successives et semble encore loin d'avoir cerné précisément l'aire géographique du parasite. En effet, le ténia échinocoque a d'ores et déjà été confirmé dans tous les départements constituant le front actuel du projet au sud et à l'ouest. *In fine*, c'est l'ensemble du territoire qui devrait être diagnostiqué sauf si une éventuelle limite sud-ouest d'extension parasitaire se dessinait. Et même s'il en était ainsi, la question de la présence d'*E. multilocularis* dans les Pyrénées resterait pendante car ce territoire est *a priori* propice au maintien du cycle. Nous y reviendrons ultérieurement.

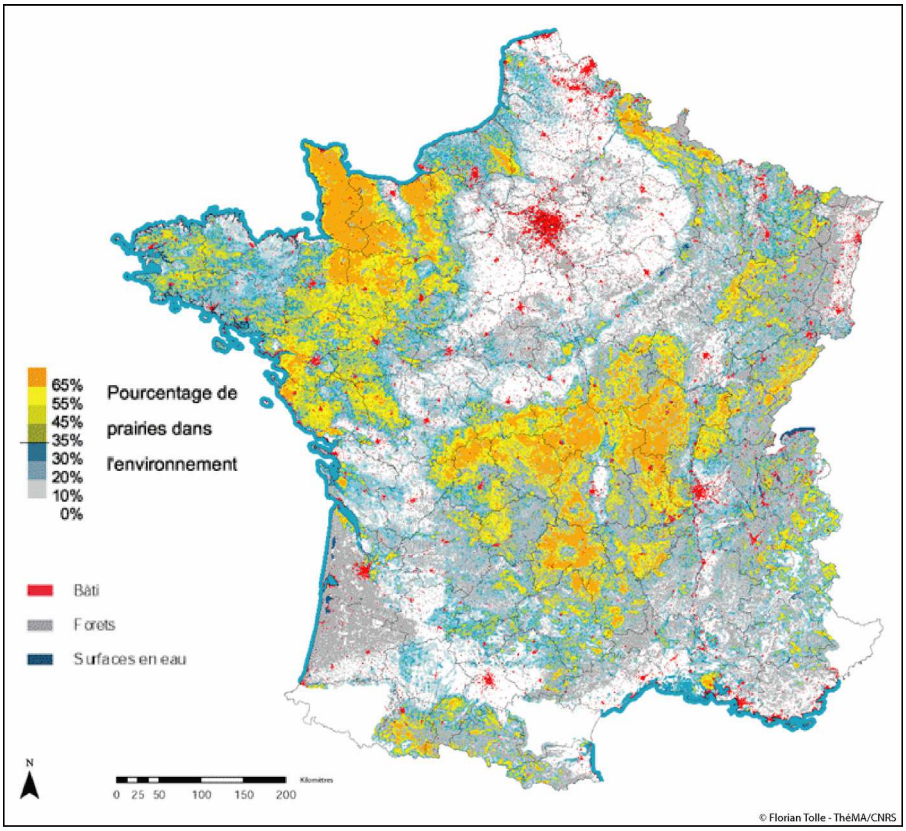


Figure 10 : L'indice prairial en France.

A l'origine, les cartes d'indice prairial devaient servir à stratifier l'échantillonnage de sorte que les zones de transition entre les fortes et les faibles densités prairiales, ainsi que les zones ayant un faible ratio de prairies, fassent l'objet d'une collecte plus serrée. Rappelons que la finalité première du programme de collecte n'était pas l'évaluation systématique de la prévalence fécale des renards mais bien la caractérisation en présence-absence du parasite dans l'environnement. La logique sous-jacente était que les zones à fort taux de prairies sont fortement susceptibles d'héberger le cycle parasitaire et qu'une pression de collecte faible était suffisante pour confirmer une présence d'*E. multilocularis* attendue. En revanche, un plus grand effort de ramassage sur les zones considérées comme peu propices au cycle sauvage avait pour but d'obtenir une plus grande précision dans la détermination de la limite d'extension parasitaire. Une collecte plus serrée devait, en effet, faire ressortir une prévalence éventuelle car le nombre d'échantillons doit être suffisant pour garantir un intervalle de confiance raisonnable et fiable. Dans l'optique de réaliser ces campagnes de collecte différenciées selon les contextes, trois types de zones ont été définis. Le type 1 isolait les zones à fort taux de prairies et à présence parasitaire attendue. Le type 2 identifiait les zones intermédiaires à taux de prairie moyen et à situation parasitaire inconnue. Enfin le type 3 s'appliquait à toutes les zones présentant un faible indice prairial et n'étant pas supposées favorables au

cycle du parasite. Ce zonage a été effectué à l'Université de Franche-Comté et transmis à l'ERZ en début de programme.

Dans les faits, ce système a été appliqué au tout début du projet mais s'est rapidement avéré très difficile à maintenir. Cela est principalement imputable à la structure même du programme, qui prévoit un ramassage par départements. La technique du zonage et de l'échantillonnage différentiel impliquait des différences importantes dans le nombre de fèces collectées et donc dans la masse de travail nécessaire. Certains départements ayant une situation paysagère complexe se voyaient imposer un effort de terrain beaucoup plus important que d'autres n'ayant sur leur territoire qu'une seule zone. L'ERZ a donc été contrainte d'abandonner la structuration par zonage pour des raisons organisationnelles qui rendaient le projet extrêmement difficile à mettre en place et à justifier auprès des départements collecteurs. Le nombre d'échantillons ramassés a dès lors été ajusté à la superficie des départements et les campagnes de terrain ont pu se dérouler.

Le travail d'échantillonnage et de collecte que conduit l'ERZ suit une procédure bien définie. Quand un nouveau département adhère, l'ERZ demande au laboratoire ThéMA la carte d'indice prairial du département. Une grille est appliquée sur cette carte à partir de laquelle des placettes de 16 km² (4km par 4 km) sont tirées au sort. Le nombre de placettes est fonction du nombre d'échantillons souhaités qui dépend lui-même de la superficie du territoire couvert. Les kits de ramassage sont ensuite envoyés aux équipes de terrain accompagnés d'instructions très précises quant au protocole à respecter et aux précautions sanitaires impératives (figure 11).

Figure 11 : Le kit de ramassage des échantillons et son utilisation sur le terrain (Source : ERZ).

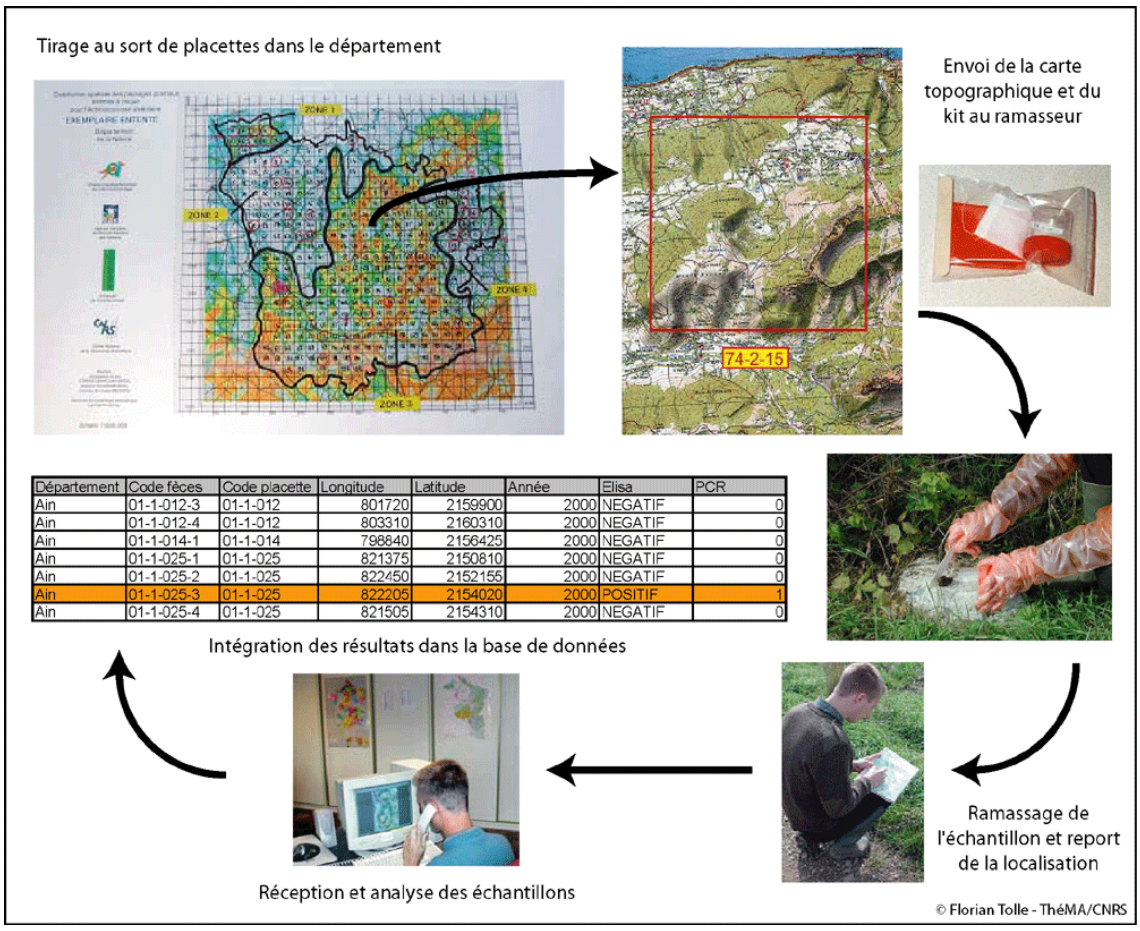
Les consignes données aux ramasseurs incluent des critères d'identification des crottes de renards, pour éviter les confusions avec les excréments d'autres animaux

(chiens), et des recommandations liées à la fraîcheur des fèces collectées. L'accent est mis sur la rapidité de l'envoi des échantillons qui évite la destruction bactérienne et conditionne donc la qualité des analyses réalisées en laboratoire. Il a été convenu que les campagnes de terrain auraient lieu préférentiellement en hiver. L'hiver a en effet l'avantage d'offrir des conditions optimales de conservation des œufs du parasite (fraîcheur et humidité). La saison hivernale a aussi été identifiée comme la période du maximum de prévalence vulpine dans le Doubs (Grisot, 1990) et ce constat a servi pour caler la collecte de tout le programme français.

Le protocole défini requiert la collecte, quand cela est possible, de cinq échantillons par placette. Cela n'a pas toujours été facile mais ce nombre requis de fèces a été trouvé dans la plupart des placettes. Il a en outre été demandé aux collecteurs d'essayer de couvrir le territoire de chaque placette de la manière la plus exhaustive possible afin d'éviter une trop grande concentration des échantillons, source d'autocorrélation spatiale et impliquant un risque accru de collecte de crottes provenant du même renard. De plus, des recommandations relatives au choix des lieux de collecte au sein de chaque placette ont été formulées. Il est notamment conseillé d'éviter la trop grande proximité des habitations et des réseaux. Il a aussi été convenu que les échantillons ne devaient pas être situés trop loin à l'intérieur des forêts. L'ERZ fournit à chaque ramasseur une carte de type IGN au 1 : 25 000ème sur laquelle figure le tracé de chaque placette. Les personnes en charge de la collecte doivent reporter par une croix l'emplacement précis de chaque échantillon et attribuer un numéro à l'échantillon ramassé pour référencement ultérieur (figure 12).

Le matériel ramassé ainsi que les cartes complétées sont ensuite renvoyés à l'ERZ. Deux protocoles distincts et successifs sont alors mis en place. Les échantillons sont référencés dans la base de données, un code leur est attribué et ils partent en décontamination dans des congélateurs grand froid à –80°C pendant au moins une semaine. Ils sont ensuite analysés grâce à un test ELISA de détection des coproantigènes d'*E. multilocularis* (mis au point par Deplazes et *al*., 1992 et 1999 ; Sakashita et *al*., 1995) selon des méthodes de « screening » qui permettent d'identifier rapidement et à moindre coût les fèces présentant les antigènes du parasite. La sensibilité des tests ELISA conduit à classer les échantillons en trois catégories : positifs, négatifs et douteux (quand la valeur obtenue ne permet pas de distinguer clairement le statut de l'échantillon). Dans l'objectif de valider le diagnostic, les échantillons positifs ou douteux en ELISA font, dans un deuxième temps, l'objet d'une analyse par PCR (Polymerase Chain Reaction) (mis au point pour *E. multilocularis* par Bretagne et *al*., 1993 ; Mathis et *al*., 1996 ; Monnier et *al*., 1996, Dinkel et *al*., 1998) qui confirme ou infirme la présence d'ADN parasitaire dans chaque fèces de manière à valider le diagnostic. Les résultats des différents tests appliqués aux échantillons viennent ensuite alimenter la base de données

épidémiologique. La quasi-totalité des analyses en laboratoire ont été effectuées dans les locaux de l'AFSSA à Nancy.



Département	Code fèces	Code placette	Longitude	Latitude	Année	Elisa	PCR
Ain	01-1-012-3	01-1-012	801720	2159900	2000	NEGATIF	0
Ain	01-1-012-4	01-1-012	803310	2160310	2000	NEGATIF	0
Ain	01-1-014-1	01-1-014	798840	2156425	2000	NEGATIF	0
Ain	01-1-025-1	01-1-025	821375	2150810	2000	NEGATIF	0
Ain	01-1-025-2	01-1-025	822450	2152155	2000	NEGATIF	0
Ain	01-1-025-3	01-1-025	822205	2154020	2000	POSITIF	1
Ain	01-1-025-4	01-1-025	821505	2154310	2000	NEGATIF	0

Figure 12 : Du plan d'échantillonnage aux résultats d'analyse laboratoire : le protocole établi dans le cadre du programme français (Source : ERZ).

Il est à noter que les tests ELISA utilisés sont des tests commerciaux et qu'ils n'ont pas donné entière satisfaction. Alors qu'un grand nombre de tests avaient déjà été réalisés, une très forte prévalence fécale dans des départements où elle n'était pas attendue, comme en région parisienne, a attiré l'attention des chercheurs. Une série de tests de validation ont alors été menés et ont révélé la mauvaise sensibilité de certains lots du kit ELISA. Cela a eu pour conséquence la qualification en positif d'un grand nombre d'échantillons négatifs. Les enjeux de santé publique et la nécessité d'une grande précision dans le diagnostic donné dans les zones où le parasite n'avait jamais été identifié ont incité les membres du réseau français à mettre en place le protocole de confirmation en PCR. La PCR requiert des moyens matériels et humains importants et nécessite des délais largement supérieurs à ceux du test ELISA. Les problèmes liés au test ELISA ont fait perdre un temps précieux dans l'analyse des fèces. Il a donc été décidé de réitérer le protocole ELISA sur tous les

échantillons qui avaient été testés avec les lots présumés défectueux. L'objectif était de limiter le nombre déjà conséquent de PCR à effectuer en n'analysant que les positifs et les douteux ELISA. Les analyses PCR sont actuellement en cours. L'établissement du nouveau protocole complet ELISA puis PCR a l'avantage d'offrir une grande fiabilité de diagnostic. S'il n'avait pas été décidé d'analyser les données fèces selon ce protocole dès le départ, c'est essentiellement pour des raisons de gain de temps et de limitation des frais engagés. Aujourd'hui, s'il n'est pas impossible que des faux négatifs en ELISA engendrent une perte d'information, la détection des positifs parmi le reste des échantillons est au moins assurée.

Parallèlement au travail de laboratoire, l'ERZ s'occupe de la saisie informatique des données spatiales mentionnées sur les cartes des ramasseurs. A l'aide du logiciel IGN Cartonav, les coordonnées précises de chaque échantillon sont déterminées et archivées. Ce lourd travail aboutit au géoréférencement de chaque crotte ramassée et en permet une localisation très précise. Les coordonnées X et Y associées aux fèces sont ensuite introduites dans la base de données de même que d'autres informations générales telles que l'année de collecte, le département, etc. C'est ce travail de localisation géographique qui donne toute sa valeur à la base de données française. Sans ces informations, aucune des analyses spatiales présentées dans notre travail n'aurait pu être envisagée. D'autres pays européens du programme EchinoRisk se heurtent aujourd'hui à ce problème car leurs données ne sont spatialement renseignées qu'à la commune voire au canton. La compilation des résultats issus des laboratoires et des informations de localisation géographique font de la base de données disponible un outil précieux. Cet outil est en permanence actualisé et enrichi au fil des nouveaux échantillons et des nouvelles analyses(figure 13).

Département	Code fèces	Code placette	Longitude	Latitude	Année de collecte	Elisa	PCR
Ain	01-1-012-3	01-1-012	801720	2159900	2000	NEGATIF	0
Ain	01-1-012-4	01-1-012	803310	2160310	2000	NEGATIF	0
Ain	01-1-014-1	01-1-014	798840	2156425	2000	NEGATIF	0
Ain	01-1-025-1	01-1-025	821375	2150810	2000	NEGATIF	0
Ain	01-1-025-2	01-1-025	822450	2152155	2000	NEGATIF	0
Ain	01-1-025-3	01-1-025	822205	2154020	2000	POSITIF	1
Ain	01-1-025-4	01-1-025	821505	2154310	2000	NEGATIF	0

Figure 13 : Présentation type de la base de données française

Les résultats du travail mené par le réseau français d'épidémiosurveillance font état de 82 positifs sur 2813 échantillons analysés au 1er Juillet 2005. Le tableau 1 présente pour chaque département le nombre total de fèces analysées et le nombre de positifs confirmés.

Ainsi géoréférencées, les données ont été transférées vers un Système d'Information Géographique (SIG) qui nous a permis de dessiner une carte de la

zone couverte par le programme. Cette représentation donne un premier aperçu de la répartition des positifs et des négatifs dans la zone d'étude (figure 14).

C'est à la suite de ce vaste travail en réseau qu'intervient notre action. L'implication du géographe dans des problématiques de santé publique et d'épidémiologie spatiale nécessite une mise à plat des apports possibles de la discipline mais aussi des limites qui s'imposent dans l'approche spatiale de phénomènes écologiques.

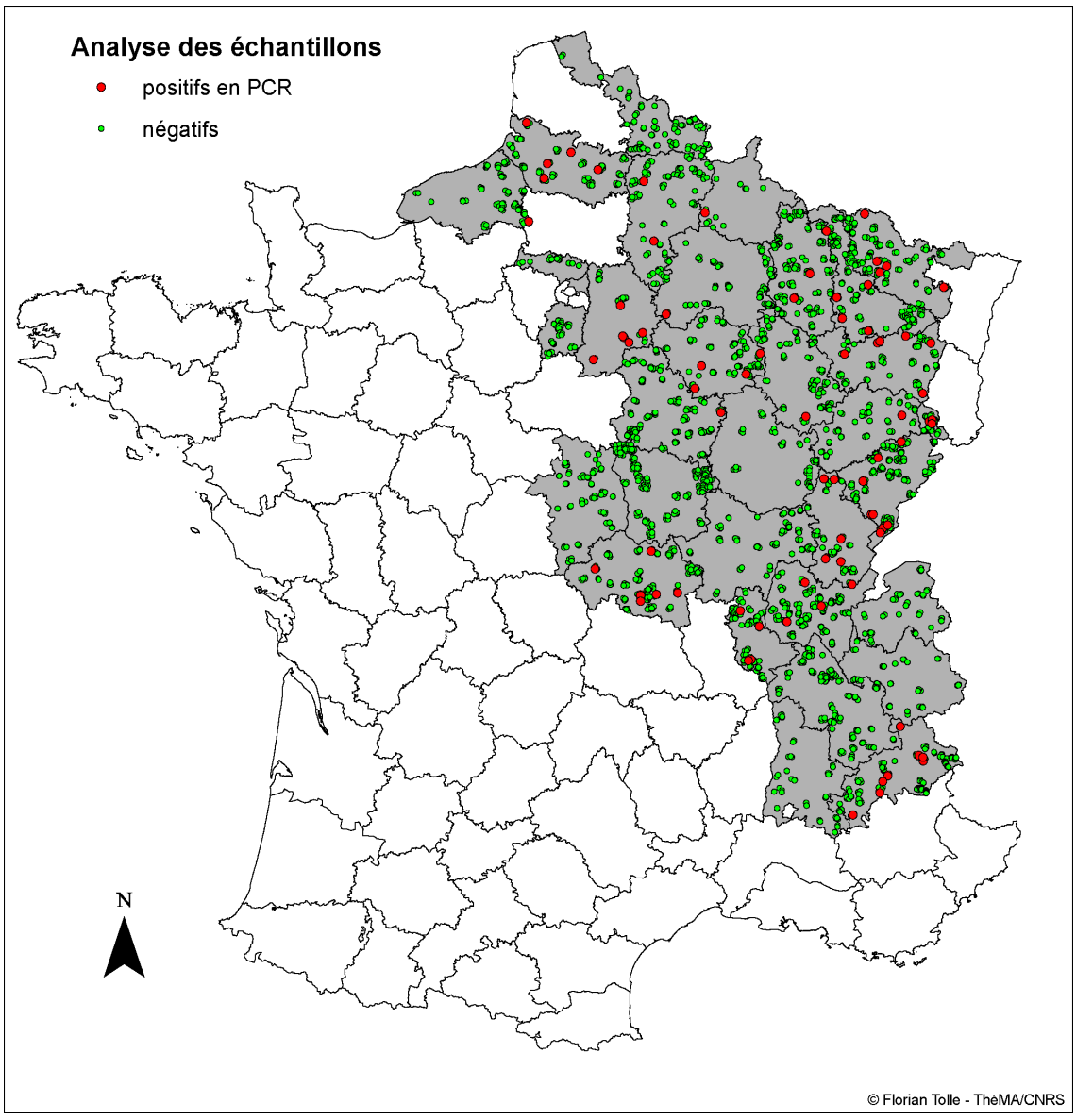


Figure 14 : Localisation géographique et résultats d'analyse des échantillons du programme français.

		ELISA		PCR	
Département	Nombre récolté	Nombre analysé	Nombre de positifs ou de douteux	Nombre analysé	Pos PCR
Doubs	195	175	30	30	**9**
Jura	194	90	18	18	**7**
Meurthe-et-Moselle	189	131	25	25	**4**
Seine-Maritime	100	89	34	34	**1**
Somme	100	89	48	38	**5**
Yonne	155	135	4	4	**1**
Vosges	150	131	17	17	**6**
Nord	236	88	24	24	**0**
Allier	150	132	37	37	**7**
Marne	120	89	10	10	**1**
Rhône	149	89	34	34	**4**
Isère	193	173	21	21	**0**
Drôme	100	45	29	29	**0**
Cher	175	89	45	45	**0**
Haute-Alpes	181	131	62	62	**8**
Aisne	197	90	48	48	**2**
Ain	163	133	20	20	**3**
Aube	150	90	27	27	**4**
Côte-d'Or	194	44	11	11	**0**
Haute-Savoie	84	45	8	8	**0**
Nièvre	200	180	14	14	**0**
Saône-et-Loire	150	90	19	19	**0**
Savoie	100	45	8	8	**0**
Territoire de Belfort	50	45	19	19	**3**
Ardennes	199	44	35	14	**1**
Bas-Rhin	69	44	35		
Cantal	98				
Essonne	50	44	25	25	**0**
Eure	73				
Haute-Marne	200	90	60		**1**
Haute-Saône	140	88	41	17	**1**
Loiret	45				
Meuse	200	134	50	50	**3**
Moselle	200	134	56	56	**5**
Oise	250	133	81		
Seine-et-Marne	50	45	40		**6**
Val-d'Oise	50	43	38	10	**0**
Total	**5299**	3237	1073	774	**82**

Tableau 1 : Les premiers résultats du programme français par département (Source : ERZ – AFSSA).

4. La place du géographe

4.1. L'émergence de problématiques spatialisées

La dimension spatiale des processus écologiques est aujourd'hui largement reconnue. Aux approches purement biologiques se sont substituées des méthodes intégrant un nombre toujours croissant de facteurs et la prise en compte de dimensions jusqu'alors ignorées. L'aspect spatial a ainsi bénéficié de cette ouverture et se trouve régulièrement placé au cœur des problématiques environnementales (Burel et Baudry, 1999). Le besoin de contextualisation des phénomènes étudiés a conduit les écologues à appréhender le lieu de mise en fonction du processus à des échelles plus larges. Dans de nombreux cas en effet, la situation dans un type de biotope particulier est conditionnée par les autres biotopes environnants qui peuvent agir favorablement ou non sur les dynamiques à l'œuvre dans la zone d'intérêt. Les méthodes de spatialisation permettent d'établir des comparaisons entre des géosystèmes éloignés. Elles rendent aussi possible la détermination des caractéristiques communes aux sites d'intérêt et, par extrapolation, d'étendre ces conclusions à l'ensemble d'un territoire donné. De nombreuses études portant sur la conservation de la faune sauvage ont amené les chercheurs à recourir aux méthodes de la géographie pour identifier clairement les zones favorables au maintien d'une espèce menacée. Dans le massif du Jura, de tels travaux ont conduit à la cartographie des zones présentant des caractéristiques d'habitat favorables au Grand Tétras (Laffly, 1995). En épidémiologie spatiale, l'estimation des foyers de développement de l'anophèle, moustique vecteur de la malaria, est cruciale pour l'établissement de campagnes de prévention et la programmation précise des zones devant subir en priorité des traitements (Hay et *al*., 2000 ; Brooker et *al*., 2002). D'autres maladies, contraintes par les conditions de vie nécessaires à leurs vecteurs, font l'objet d'investigations spatiales. La maladie de Lyme est abordée par l'identification de régions favorables sur le plan climatique à la présence de tiques (Brownstein et *al*., 2003). Les hôtes indispensables au cycle de vie du ténia échinocoque relèvent bien entendu de ce type de travail et seront évoqués plus longuement par ailleurs.

Le besoin de spatialisation formulé par les écologues s'est accompagné de nouveaux questionnements relatifs à l'échelle d'appréhension des phénomènes. Les géographes ont du répondre à ces attentes (Harvey, 1968 ; Stone, 1968) et améliorer leur définition des niveaux d'échelle. La dimension scalaire a rapidement intégré certains travaux de biologie environnementale (Hutchinson, 1971). Les écologues à leur tour se sont intéressés aux questions d'échelle spatiale au cours des années 70 et 80. Levin (1992) affirme que « le problème de l'échelle est une question centrale en écologie, à la jonction entre la biologie des populations et la science des écosystèmes et alliant l'écologie classique et appliquée ». L'échelle d'analyse des processus s'est dès lors imposée comme le pendant incontournable des démarches à composante

spatiale. Des méthodes de travail pour la détermination d'échelles écologiques ont été proposées (Wiens, 1989). Selon Golley (1989), la place croissante accordée à l'échelle spatiale a même conduit l'écologie à une importante refonte de ses concepts fondateurs.

Les demandes du monde de l'écologie et l'émergence de l'écologie du paysage ont amené les acteurs de la géographie à considérer l'espace sous l'angle de ces problématiques nouvelles. Le besoin de descripteurs paysagers a entraîné la création de nouvelles bases de données, de nouvelles manières de représenter l'occupation du sol, de nouvelles méthodes d'acquisition et de traitement des données. La télédétection et la classification des images satellites ont permis de décrire de plus en plus précisément les espaces au sein desquels les processus écologiques s'inscrivent. Les questions d'échelle posées par les chercheurs d'autres disciplines ont poussé les acteurs de la géographie à redéfinir certaines notions élémentaires. De nombreux concepts géographiques ont aussi été appliqués à des problèmes ayant une composante spatiale forte.

4.2. Des concepts géographiques

Le paysage dans son acception de *landscape ecology* est appréhendé comme « la traduction spatiale de l'écosystème » (Richard, 1975). C'est selon ce postulat que le paysage sera abordé tout au long de notre travail. Le paysage ne sera pas défini comme un espace de vie humain, encore moins comme une succession de scènes plus ou moins attrayantes ; mais comme l'espace au sein duquel viennent s'inscrire les processus écologiques et, dans notre cas, épidémiologiques. C'est ainsi à travers les objets qui le composent, par leur nature et par leur agencement, que le paysage sera décrit. La composition et la configuration des paysages interviennent dans l'écosystème comme autant de facteurs susceptibles de jouer un rôle.

Le paysage a été défini dans son sens le plus large par Brossard et Wieber (1984) selon un modèle théorique de référence qualifié de polysystème paysager. Ce modèle se compose de trois sous-ensembles : le système producteur représentant les forces en action dans le paysage, le système paysage visible figurant le passage des objets aux images, et le système utilisateur qui rend compte de l'interprétation faite par les observateurs du spectacle paysager (figure 15). En détail, le système producteur peut être différencié en trois composantes. La composante abiotique regroupe les éléments naturels non vivants (réseau hydrographique, relief) qui modèlent le paysage. La composante biotique comprend l'ensemble du vivant et correspond essentiellement aux végétaux, à leurs caractéristiques et à leurs rythmes saisonniers. Enfin, la composante anthropique représente la part d'artificiel dans le paysage, ce qui a été construit ou aménagé par l'homme. Cette composante joue un grand rôle dans l'établissement et l'évolution des paysages en France, en Europe et globalement dans

toutes les régions du monde suffisamment peuplées. Réunies dans le système producteur, ces trois composantes fabriquent le paysage.

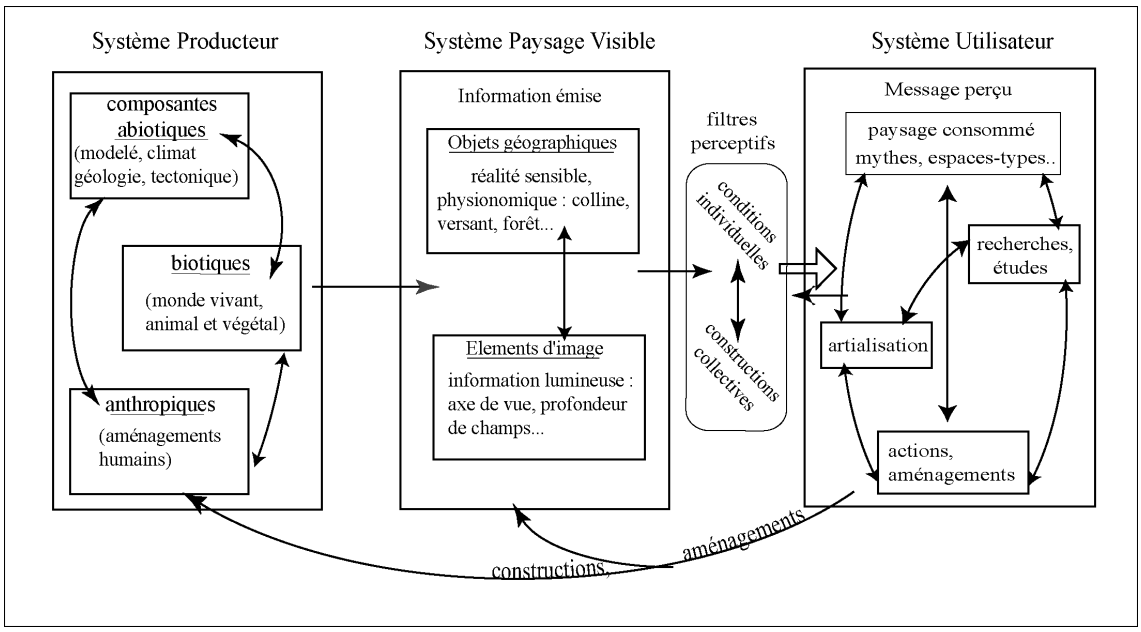


Figure 15 : Le polysystème paysager.

L'approche généralement développée en *landscape ecology* définit le paysage par les objets qui le composent. Cela correspond à la première moitié du polysystème, y compris les objets qui composent le paysage visible. Le paysage est donc conçu comme une mosaïque de taches (souvent nommés « patchs » selon la dénomination anglo-saxonne) constituant autant d'éléments paysagers de superficie, de forme et de fonction différente.

L'angle sous lequel nous abordons le paysage ne doit pas nous conduire à ignorer les deux autres systèmes qui fondent le polysystème paysager. Ce serait réducteur et ne permettrait pas d'avoir une vision globale des processus qui le contraignent, d'autant plus que notre travail sur le paysage procède évidemment d'un jeu d'acteurs que nous avons déjà présenté. L'intégration de la composante anthropique est un élément important de distinction entre l'écologie et l'écologie du paysage. Le système utilisateur (figure 15) se rapporte plus aux aspects sociaux et culturels liés au paysage. En substance, il décrit la manière dont le paysage est perçu, vécu, consommé et pensé. La rétroactivité qu'exerce le système utilisateur est un élément crucial de la gestion et de l'évolution des paysages. C'est par le fonctionnement permanent de cette mécanique socioculturelle que le paysage est sans cesse remodelé. Les choix en matière d'aménagement, de politique agricole, de développement touristique, de protection écologique sont autant de forces exercées sur le système paysager. Le polysystème paysager englobe donc la totalité des

thématiques abordées en écologie du paysage. Ces deux visions, issues de disciplines distinctes mais proches dans leurs aspirations, se recoupent et se complètent à de nombreux égards. Elles gardent en commun la large place allouée à l'homme et à son action.

Cet état de fait pose la question de la nature dans la société. Comme l'explique J. Lecomte dans son article sur la naturalité (1999) : « il n'existe plus sur terre de lieu qui n'ait subi, directement ou indirectement, l'influence de l'activité humaine. De même, on ne peut nier que les organismes vivants sont présents partout, même dans les milieux les plus anthropisés ». C. et G. Bertrand (1992) abondent dans ce sens quand ils définissent la géographie comme « la science sociale du territoire par excellence, englobant inéluctablement une part de nature ».

La nature peut être le produit d'un choix social. Telle qu'on la conçoit à l'heure actuelle, elle est de mieux en mieux connue. Cela ne veut pas pour autant dire qu'elle est maîtrisée. En agriculture, l'amélioration des rendements a contribué à un retour de certaines terres à l'état de friche puis de forêt. Ce qui a pu être considéré comme l'abandon de terres durement gagnées (dans les pentes ou sur les sols les moins fertiles) n'est peut être qu'un retour du territoire vers un équilibre lié à la demande sociale. Pourtant la friche, en tant qu'espace délaissé, ne convient pas à une certaine frange de la population qui consomme la nature et les paysages. Nous pourrons ici citer A. Berque (1990) qui établit une distinction entre le milieu, qui est « la relation d'une société à l'espace et à la nature », et le paysage, qui est « la dimension sensible et symbolique du milieu ». Aux agriculteurs, qui ont longtemps joui d'une sorte de monopole de la nature, la population urbaine, via les circuits de décision sur lesquels elle influe, demande aujourd'hui de respecter des cahiers des charges précis et d'entretenir leurs exploitations pour produire des aménités consommables. Ces divers modes de pression ou d'incitation tendent à modifier la mosaïque paysagère du territoire. Mesurer l'incidence écologique que peuvent avoir ces modifications à plus ou moins long terme est une des raisons d'être de l'écologie du paysage. Mais la discipline est aussi source d'expertise dans les décisions prises en matière d'environnement paysager par les différents groupes sociaux acteurs du paysage.

La société, à travers ses institutions, a aujourd'hui établi des règles pour une meilleure gestion de la nature et des paysages. Des lois existent depuis longtemps mais l'opinion ne s'y est pas intéressée tout de suite. Si les premiers textes remontent au début du 20ème siècle, il fallut attendre 1969 aux Etats-Unis et 1976 en France pour voir apparaître les premières véritables lois de protection de la nature. Les études d'impact se sont dès lors systématisées de manière à rendre obligatoire l'établissement de bilans environnementaux aussi exhaustifs que possible et prenant en considération toutes les conséquences envisageables liées à un projet. En 1993, sous l'égide de Ségolène Royal, la loi Paysage renforce encore le thème paysager

dans les études d'impact mais essentiellement pour sa dimension esthétique. La loi d'orientation pour l'aménagement et le développement du territoire (dite loi Pasqua) en 1995, complétée et renforcée par la loi d'orientation pour l'aménagement et le développement durable du territoire (dite loi Voynet) en 1999, introduisent la notion de développement durable et prônent une approche plus globale des problèmes d'aménagement du territoire. Actuellement, les préoccupations environnementales et paysagères interviennent tôt en amont des décisions, permettant l'instauration de réels débats publics avant la mise en place des mesures ou la réalisation des infrastructures. Il semble bien que l'opinion soit aujourd'hui assez largement sensibilisée aux problématiques paysagères. L'environnement se trouve régulièrement placé au cœur des questions de gestion du territoire et d'amélioration des contextes paysagers. Cependant, on réalise à l'heure actuelle que l'établissement de telles politiques est extrêmement délicat. Un paysage n'est pas un seulement un objet matériel mais aussi un champ d'infrastructure et de flux en évolution permanente. En protégeant un paysage, on remet en cause ses dynamiques propres au risque d'en modifier les équilibres au-delà des intentions et d'enclencher un cycle de dégradation indésiré.

Pour les sociétés en général, la nature se pose à la fois comme source de contraintes qu'on maîtrise et comme ressource qu'on exploite. Les termes réducteurs de cette relation homme-nature ont dominé le discours scientifique jusqu'à une date encore proche de nous. Le renouveau de l'écologie et l'émergence de préoccupations environnementales montrent que cette approche a vécu. Les paysages à risque qui nous occupent ici procèdent de ce type de questionnement que porte maintenant l'actualité. La question de la nature n'est plus accessoire. Elle est prise en compte dans les études d'impact, elle est défendue par des associations, des clubs voire des partis politiques, elle est globalement revalorisée au sein de la société qui a tendance à se redéfinir à travers les enjeux qu'elle sous-tend.

Les thématiques environnementales impliquent systématiquement une approche interdisciplinaire. La géographie, par la modélisation globale des problématiques spatiales qu'elle permet, est partie prenante des partenariats qui se construisent. En effet, le travail du géographe est d'interpréter la demande sociale exprimée pour en formaliser les implications spatiales, d'intégrer aussi les résultats des spécialistes impliqués dans la thématique, pour produire un diagnostic territorial. Le géographe, grâce aux méthodes d'analyse spatiale qu'il met en œuvre, donne à l'expertise de terrain une dimension nouvelle. Pour G. Bertrand, « le dialogue entre l'écologie et la géographie est déjà ouvert. Il doit se développer autour de problématiques communes comme par exemple la « landscape ecology ». Ce détour par la systémique paysagère nous a permis de dégager, par rapport à la problématique du risque sanitaire, le champ de compétence propre qu'il revient au géographe de développer dans le réseau mis en place.

4.3. Sur la piste d'*Echinococcus multilocularis*

La complexité du cycle parasitaire d'*E. multilocularis* et des composantes épidémiologiques à considérer pour évaluer l'incidence de l'échinococcose alvéolaire invite le géographe à un effort de formalisation des problèmes spatiaux qui se posent, avant de proposer un corps d'outils et de méthodes adapté à leur traitement.

La masse de connaissances élaborées par les spécialistes de l'écologie des communautés, des dynamiques de populations, d'éthologie ou d'écophysiologie constitue une solide base de travail pour l'élaboration et le développement d'hypothèses à composante spatiale. Divers travaux ont déjà mis en œuvre les méthodes de l'écologie du paysage pour les appliquer au questionnement épidémiologique. L'influence du paysage sur les dynamiques de population d'hôtes intermédiaires du parasite a fait l'objet de travaux approfondis (Delattre et *al*., 1992 ; Giraudoux et *al*., 1997 ; Delattre et *al*., 1999 ; Duhamel et *al*., 2000). L'incidence d'*E. multilocularis* chez les renards a aussi été reliée au paysage par Giraudoux (1991). D'autres travaux ont même tenté d'établir un lien entre la répartition des cas humains d'échinococcose alvéolaire et la composition paysagère (Giraudoux et *al*., 1996). Raoul (2001a) met aussi en avant le fait que « le paysage, en tant que facteur d'organisation de la structure et de la dynamique des communautés, est un facteur central et déterminant dans les mécanismes de transmission ».

La dimension spatiale, et plus spécifiquement paysagère, est donc censée jouer un rôle de premier ordre dans les dynamiques parasitaires. Il est donc légitime de s'interroger sur les stades parasitaires, les modes de description et les échelles qui peuvent être choisis à des fins d'analyse, ce qui requiert la définition d'outils spécifiques. Les possibilités de description spatiale des différentes composantes du cycle parasitaire sont explorées dans nos travaux.

Les paramètres entrant en jeu dans le cycle parasitaire peuvent être abordés et décrits selon deux aspects.

- Tout d'abord, les caractéristiques spécifiques à chaque étape du cycle de vie d'*E. multilocularis* sont implémentées spatialement. Le dire expert a été utilisé pour relier le paysage aux populations, et notamment aux communautés, d'hôtes intermédiaires. De même, les rapports entretenus entre le renard et son espace de vie conditionnent fortement les dynamiques de transmission et de dispersion de l'agent pathogène. Plusieurs hypothèses sous-tendent cette première étape : (i) l'hypothèse du rôle prépondérant des hôtes intermédiaires (essentiellement campagnols), (ii) l'hypothèse du rôle prépondérant des hôtes définitifs (essentiellement renards), et (iii) l'hypothèse de l'importance des interactions entre les deux types d'hôtes et notamment les relations proie-

prédateur. (iv) Le rôle du paysage sur les populations d'hôtes, sur leurs dynamiques de population et sur les modes de transmission du parasite constitue une autre hypothèse qui recoupe les premières. Enfin, (v) l'importance supposée des facteurs biogéographiques sur la répartition du parasite dans le paysage et dans l'espace est abordée. Cette démarche a pour but de dresser un portrait global des différentes étapes qui rythment le cycle de développement d'*E. multilocularis*.

- Le second aspect développé dans ce travail a pour socle la base de données française issue du programme d'épidémiosurveillance. L'objectif est de tirer le meilleur parti de ces données pour en dégager des règles de répartition du parasite dans l'espace. La nature même des données nous conduit à poser un postulat très simple. Le contexte paysager des échantillons de fèces récoltés sur le terrain constitue un instantané des espaces fréquentés par les renards. Certains de ces échantillons ont été identifiés comme contenant l'agent pathogène. La question principale se pose dès lors en ces termes : existe-t-il des différences significatives entre les paysages des échantillons positifs et ceux des échantillons négatifs ? Si ces différences existent, quelle part de la répartition des fèces contaminées permettent-elles d'expliquer ? Cela équivaut à s'interroger sur la place plus ou moins forte que tient le paysage dans les problématiques liées au ténia échinocoque. Cette approche inductive se nourrit des descripteurs écologiques et paysagers définis dans l'entrée précédente. La grande variété des contextes paysagers au sein desquels le parasite est présent nous incite cependant à traiter ces situations comme écologiquement et paysagèrement différentes et à les appréhender comme telles dans les analyses.

Au-delà de l'évaluation de l'aléa de présence du parasite dans le paysage se pose la question du risque de contamination humaine. Cette dimension, loin d'être laissée de côté, constitue le but essentiel de nos travaux. La spatialisation des données collectées dans le nord-est de la France révèle une première estimation de la présence parasitaire à l'échelle du pays. D'autres données issues du programme européen EchinoRisk viennent donner une image de la présence d'*E. multilocularis* à l'échelle du continent. Pour aller plus loin dans l'évaluation du risque de mise en contact des populations humaines avec les œufs du parasite, les résultats issus de l'analyse menée en écologie spatiale sont introduits dans un modèle. L'objectif de ce modèle est d'offrir une vision synthétique des variables les plus pertinentes dans l'appréhension de la situation épidémiologique.

La question des échelles est également à considérer. A chaque niveau, diverses méthodes possibles sont décrites et testées de manière critique. C'est la multiplication et la combinaison des expériences qui constitue la richesse de ce travail de recherche.

Conclusion

La grande diversité des situations épidémiologiques pouvant conduire au déclenchement d'une échinococcose alvéolaire humaine a été évoquée dans ce chapitre. Un premier constat s'impose d'ores et déjà : le cycle de vie d'*E. multilocularis*, et les facteurs qui conditionnent sa survie et celle de ses hôtes, sont d'une grande complexité. La majeure partie de ces variables s'exprime cependant dans un contexte spatial marqué qui laisse entrevoir des opportunités de description et d'analyse géographique. La dimension spatiale de la transmission des œufs du parasite à l'homme est plus délicate à appréhender, car une grande partie de la relation tient aux comportements et aux pratiques de l'espace entretenus par l'homme. Or ce domaine est en lui-même tout aussi complexe que celui de l'épidémiologie et mériterait à lui seul un développement spécifique.

Les plus grands efforts de recherche se sont donc, pour l'instant, portés sur l'évaluation de l'incidence du parasite au sein des populations d'hôtes typiques du cycle sauvage (campagnols et renards). Nous l'avons vu, les programmes d'épidémiosurveillance mis en place en France et en Europe concentrent leurs efforts sur l'hôte définitif du cycle sylvatique : le renard. Ce choix est légitimé par le fait que ce sont les fèces des renards qui répandent le matériel contaminant, les œufs d'*E. multilocularis*, dans l'environnement. Nous avons cependant mis en lumière l'importance que revêt la prise en considération de chaque étape de réalisation du cycle parasitaire. Les questions fondamentales afférentes à ce constat ont été mentionnées en fin de chapitre, et leur mise en œuvre nécessite un cadrage conceptuel et méthodologique rigoureux.

Chapitre 2

L'écologie des paysages, mosaïque disciplinaire

La dimension spatiale des phénomènes écologiques s'est imposée progressivement. Biologistes, écologues et géographes se sont penchés sur les défis que posait l'intégration de l'espace, de l'environnement, du paysage dans les travaux de recherche. De ces travaux a progressivement émergé une discipline à part entière, l'écologie du paysage, avec toutes les difficultés afférentes. Parmi celles-ci, la question de l'échelle d'analyse et de description de phénomènes écologiques se pose souvent en termes évasifs ou imprécis. De même, la multiplication des indices de description de composition et de configuration des paysages met en avant aujourd'hui la question du choix d'indices pertinents. Reste que l'écologie du paysage fournit un cadre conceptuel et méthodologique à toute tentative de détermination de l'influence du spatial sur le biologique ou l'écologique. La « landscape ecology » nous apporte aussi une « boîte à outils » intéressante pour construire notre approche spatialisée du cycle parasitaire d'*E. multilocularis*.

1. Pour une écologie du paysage

1.1. Histoire d'une émergence

L'écologie du paysage est par essence pluridisciplinaire. Elle a en effet aidé à la « réunification des sciences de la nature et des sciences de la société » (Burel et Baudry, 1999). Comprendre les processus d'organisation et de fonctionnement des paysages permet d'aborder les questions écologiques sous un éclairage nouveau. Mais l'écologie du paysage n'est pas si récente qu'on peut le supposer. Le terme même a été introduit en 1939 par un biogéographe allemand (Troll, 1939) qui souhaitait combiner géographie et écologie. Dans un premier temps, la cartographie écologique constituait le produit et le support essentiel en écologie du paysage. Ensuite le concept de géosystème (Beroutchachvili et Radvanyi, 1978) est venu en affermir le cadre formel.

Popularisé en France par Bertrand (1978), le géosystème est conçu comme une représentation globale spatialisée des processus biotiques et abiotiques (Rougerie et Beroutchachvili, 1991). Comparé à l'écosystème, le géosystème élargit le sujet d'intérêt des caractéristiques fonctionnelles, physiques et biologiques aux caractéristiques morphologiques de l'environnement, mettant en avant la relation entre structure et fonction. Le développement des études d'impact écologique dans les décisions de transformation des espaces, notamment agricoles, ont conduit à la prise en compte de l'espace de façon explicite, à reconnaître l'homme comme partie intégrante du système écologique, et à reconnaître l'hétérogénéité spatiale et temporelle des milieux étudiés (Burel et Baudry, 1999). Les apports de l'écologie et de la biogéographie se sont ainsi fédérés pour répondre aux attentes de la société en matière de protection de la nature, et de ce qui allait devenir le développement durable.

Il faut attendre 1986 pour que Forman et Godron (1986) produisent le texte fondateur de l'écologie du paysage. Dans leur ouvrage qui s'intitule simplement « landscape ecology », ces auteurs posent les bases d'une discipline alors en devenir. En 1998, un des bulletins de l'International Association for Landscape Ecology (IALE) donnait une définition encore affinée : « l'écologie du paysage est l'étude des variations spatiales des paysages à diverses échelles. Cela inclut les causes et les conséquences biophysiques et sociétales de l'hétérogénéité paysagère. Avant tout, l'écologie du paysage est interdisciplinaire ».

L'écologie du paysage, lors de son émergence, a puisé ses racines dans une série de théories scientifiques issues de disciplines plus ou moins proches. Un des fondements de la discipline est la théorie de la hiérarchie (Allen et Starr, 1982). Cette théorie donne un cadre conceptuel permettant de prendre en compte les phénomènes

écologiques qui interviennent au sein des systèmes complexes que sont les paysages. Elle intègre en outre la pluralité des échelles spatiales et temporelles qui interagissent au sein du géosystème. Ainsi selon ce postulat, « aux niveaux supérieurs de la hiérarchie les phénomènes se déroulent sur des pas de temps longs et de grands espaces, alors qu'aux niveaux inférieurs il s'agit de phénomènes plus rapides et locaux » (Koestler, 1967). Brossard (1991) signale également cette relation scalaire entre espace et temps chez Tricard (1965). La vitesse de fonctionnement des espèces animales au sein des espaces écologiques (figure 16) est aussi organisée selon un modèle de type hiérarchique (O'Neill, 1989).

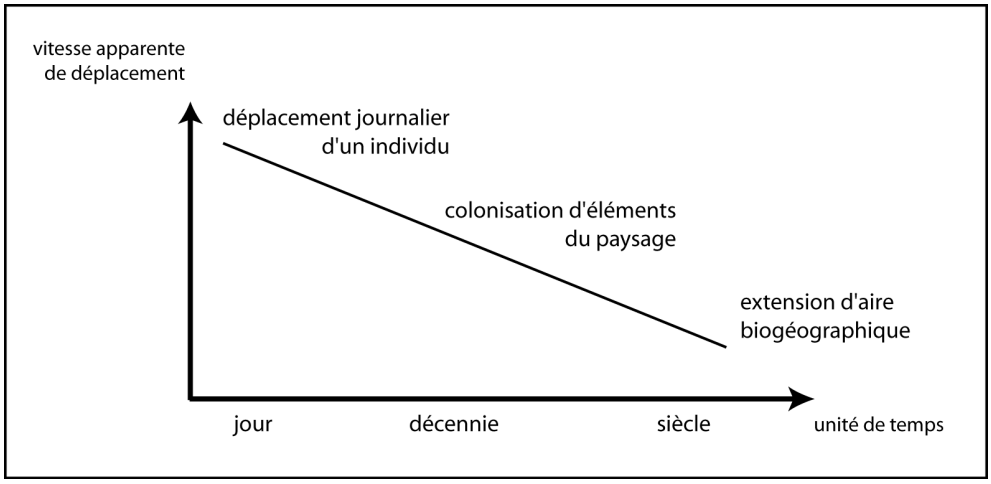


Figure 16 : Processus impliqués dans la distribution spatiale des espèces animales (d'après Burel et Baudry, 1999).

D'autres concepts utilisés en écologie du paysage sont directement issus de la physique des systèmes complexes. La théorie du chaos a été évoquée dans l'approche de dynamiques complexes. La théorie de la percolation a été reprise en écologie du paysage pour aborder des questions liées à la diffusion d'organismes au sein de paysages hétérogènes ne présentant pas un continuum d'éléments favorables (Wiens et Milne, 1989). La théorie de la fractalité est, elle aussi, venue étoffer les bases méthodologiques et conceptuelles de l'écologie du paysage. Elle permet de caractériser la forme d'objets paysagers selon plusieurs échelles emboîtées. Cette théorie a été appliquée dans des recherches portant sur l'organisation des paysages et sur les effets d'échelle qui peuvent y exister (Voss, 1988). La théorie biogéographique des îles a surtout été utilisée dans des problématiques de dynamiques de populations. Elle pose les bases de la compréhension du rôle de l'organisation spatiale du milieu sur les processus écologiques. La notion de métapopulation, définie par Levins (1969), renvoie aussi aux interactions au sein d'un paysage de populations locales distinctes qui interagissent par immigration ou émigration. De nombreux auteurs ont développé les idées de Levins (Hanski et Simberloff, 1997) et l'influence des dynamiques métapopulationnelles sur les

relations parasite-hôte a aussi fait son apparition (May et Nowak, 1994). Enfin la théorie des perturbations a permis de mieux appréhender l'influence de tels phénomènes sur les paysages et sur les espèces. L'écologie du paysage s'est construite en intégrant des bases théoriques très diverses à partir desquelles elle a su définir le cadre de son champ d'application et modeler ses propres fondements.

1.2. Des concepts fondateurs

Un des objectifs fondateurs de la discipline est d'aider à comprendre les paysages dans leur complexité et leur grande variabilité avec toutefois deux ordres de préoccupation. Soit on cherche à comprendre et expliquer le rôle que joue le paysage et ses mutations sur des processus biologiques tels que la dynamique des populations, la biodiversité, la vulnérabilité aux nuisances, etc. Soit on essaie d'évaluer la manière dont les entités écologiques s'approprient et utilisent le paysage (Cavallini et Lovari, 1991 ; Kozakiewicz et al., 1999 ; Gehring et Swihart, 2003). Une des notions fondatrices de l'écologie du paysage est, selon Turner (1989), l'influence forte qu'ont les configurations environnementales sur les processus écologiques. Les paysages au sein desquels les organismes vivent sont structurés spatialement et à différentes échelles. La perception qu'ont les hôtes d'un paysage et le comportement que celle-ci induit illustrent l'importance des « patterns » paysagers dans l'écologie des communautés et dans les dynamiques de population (Johnson et *al*., 1992).

La prise en compte de l'espace et de son hétérogénéité dans l'étude des processus écologiques est un des axes majeurs de l'écologie du paysage. Baudry et Baudry-Burel (1982) définissent l'hétérogénéité en rappelant que « sa prise en compte nécessite l'identification des éléments qui forment la mosaïque du territoire considéré. Elle dépend aussi de leur arrangement spatial. » La figure 17 illustre deux aspects de l'hétérogénéité. Tout d'abord sont représentés deux paysages ayant un niveau d'hétérogénéité distinct : un paysage simple comparé à un paysage complexe. Puis sont présentées deux configurations distinctes cohabitant dans un même paysage : on constate que l'hétérogénéité peut être très variable en fonction du ou des éléments paysagers considérés.

De ce fait, la nature de la problématique joue un grand rôle dans la manière d'appréhender les paysages et leurs éléments constitutifs. Un paysage ne devra pas être perçu puis analysé de la même manière selon que l'on s'intéresse aux populations de scarabées ou aux habitats de faucons. Les catégories repères à établir ne seront ni de même nature, ni de même taille. Cela renvoie directement au problème de l'échelle à laquelle le paysage est abordé. En effet, en première approche, une prairie peut être considérée comme un paysage simple, homogène et régulier. Néanmoins, en élargissant le point de vue, le paysage considéré peut se révéler un paysage de bocage très hétérogène et compartimenté au sein duquel la

prairie ne constitue qu'un des éléments. L'échelle de perception des éléments paysagers et des phénomènes étudiés est une question cruciale à laquelle la quasi-totalité des travaux conduits en écologie du paysage sont confrontés dès le départ.

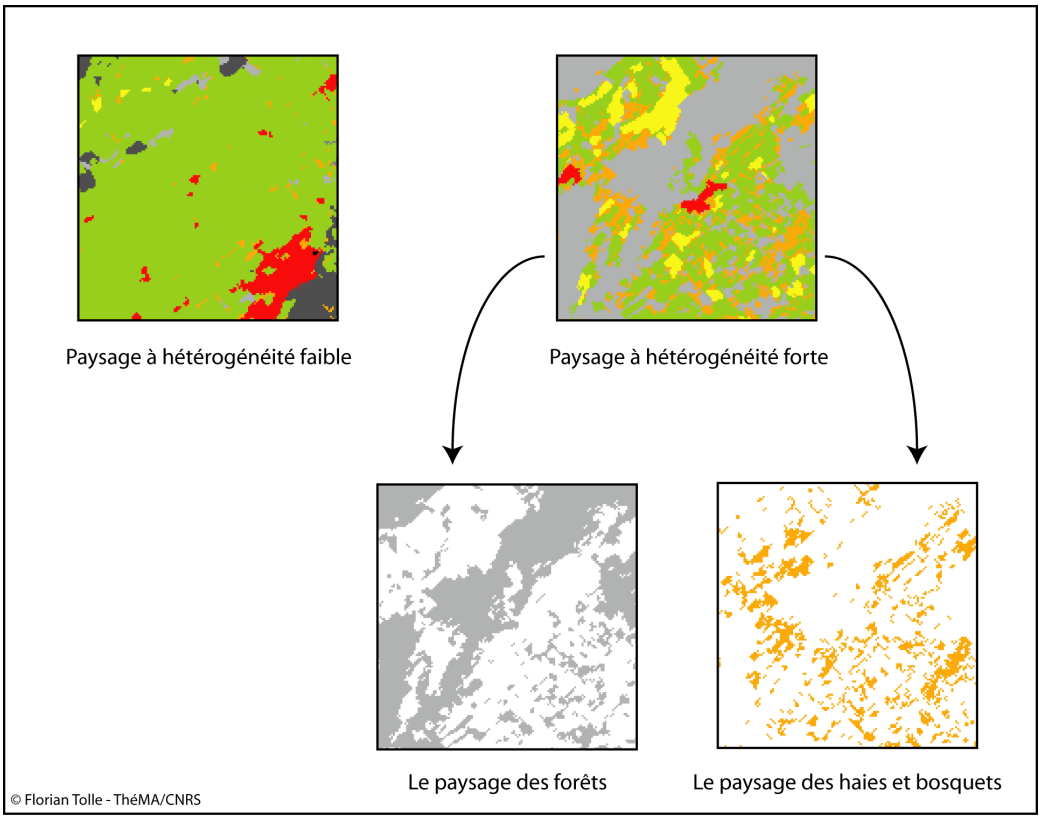


Figure 17 : L'hétérogénéité spatiale des paysages.

L'hétérogénéité, et son incidence fonctionnelle, sont au cœur de l'écologie du paysage, tout comme la détermination du niveau d'interaction entre habitat et espèce. Dès 1899, Cowles évoque la possibilité d'une influence de l'organisation spatiale sur la répartition des espèces. Cette notion a ensuite été reprise et développée dans un grand nombre de publications dont celle de Milne (1991) intitulée « L'hétérogénéité en tant que caractéristique multiscalaire des paysages ».

Un autre aspect constitutif de l'écologie du paysage tient au caractère dynamique des systèmes écologiques. Le caractère spatial de ces dynamiques a été évoqué précédemment mais il est rarement dissociable de la dimension temporelle des processus à l'œuvre. Les systèmes écologiques connaissent des évolutions et des perturbations. Les évolutions s'établissent sur des périodes de temps relativement longues et s'accompagnent d'expansion ou de contraction. De leur côté, les perturbations sont ponctuelles et brutales. Elles peuvent prendre des formes diverses comme des événements climatiques extrêmes, des épidémies, des incendies, etc.

Les activités humaines ont une influence croissante sur les paysages et sont souvent les principales perturbatrices des systèmes écologiques. Urban et *al*. (1987) définissent ainsi la mosaïque paysagère comme étant « la résultante des contraintes environnementales, des perturbations, naturelles ou anthropiques, et des processus biologiques, chacun opérant à des échelles spatio-temporelles qui leur sont propres. » Ainsi l'organisation écologique d'un géosystème à un instant peut tout autant résulter d'un héritage que d'un équilibre ajusté aux conditions présentes. Burel et Baudry (1999) rappellent « qu'il n'y a pas *a priori* de relation synchrone entre la distribution spatiale des espèces et les patrons de paysage. » Bien souvent une certaine inertie entre en jeu et nécessite d'aborder avec précautions les relations établies entre paysage et dynamique de populations.

Un des principaux facteurs de différentiation entre l'écologie et l'écologie du paysage est la place accordée aux aspects anthropiques dans le traitement des problèmes environnementaux. Le caractère social du paysage est reconnu par Crumley et Marquardt (1987) comme « la manifestation spatiale des relations entre les hommes et leur environnement. » Les paysages se sont construits graduellement, et leur état à un instant T n'est que le fruit des périodes passées et le substrat des évolutions futures. L'occupation du sol est en perpétuelle évolution. L. Hubert-Moy (2004 ; Hubert-Moy et Houet, 2004) évoque l'évolution temporelle des grands types d'occupation du sol liée à l'action de l'homme sur les paysages. La forme et la superficie des parcelles évoluent dans le temps au rythme des remembrements, des politiques agricoles, des cours des produits de la terre ou encore des modifications climatiques.

Les activités humaines influent sur l'intégrité structurelle des paysages, ce qui peut avoir des conséquences sur les flux écologiques qui y prennent place. Cela se révèle souvent de manière négative mais il arrive aussi que ces mutations facilitent les déplacements et le développement de certains organismes (Gardner et *al*., 1993). La biodiversité et la vitalité des écosystèmes peuvent en être durement affectés (With et King, 1999).

La prise de conscience croissante par la société de la nécessité d'aborder les questions paysagères et environnementales de manière globale a contribué à l'essor de l'écologie du paysage. Cette dernière a su apporter des méthodes d'évaluation et de quantification de l'incidence probable ou des conséquences avérées d'aménagements paysagers. L'expertise en écologie du paysage est devenue un élément de la prise de décision ayant trait à la gestion des paysages et à la conservation biologique. La discipline a été amenée à définir un cadre systémique à sa démarche (figure 18).

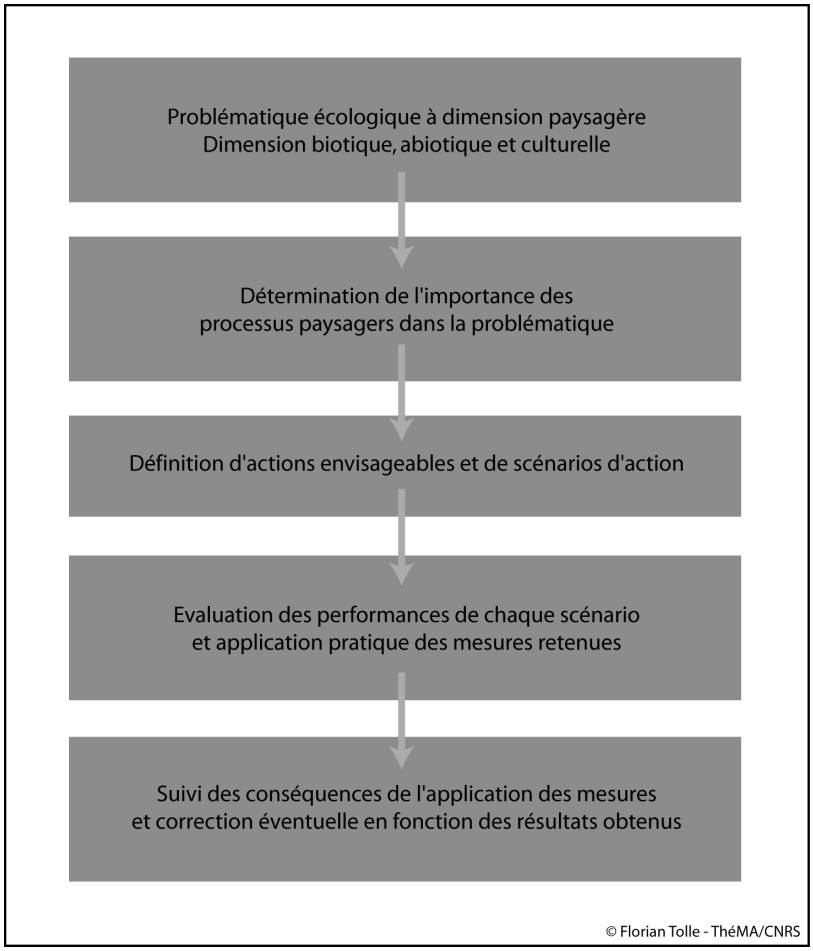


Figure 18 : Le cadre systémique proposé par Ahern (1999) pour la décision en écologie du paysage.

La nécessité d'intégration de tous les facteurs impliqués est aujourd'hui prise en compte. La destruction d'un des éléments de l'écosystème considéré comme nuisible peut avoir des conséquences globales encore plus néfastes que celles occasionnées par le nuisible. La modification profonde de la composition et de la structure des paysages peut améliorer les rendements agricoles, mais peut aussi rendre le géosystème vulnérable à des pullulations de nuisibles. Ces expériences et les conclusions qui en ont été tirées ont conduit à cette prise de conscience.

1.3. Un vaste champ d'applications

L'écologie du paysage telle que nous venons de la présenter illustre la richesse des questionnements qui en découlent. L'éclairage global qu'elle permet d'avoir sur les problématiques environnementales est une qualité recherchée en comparaison des visions parfois trop partielles que fournissent l'écologie pure ou l'agronomie. L'écologie du paysage et ses méthodologies propres sont appliquées à des domaines aussi divers que les mutations dans le temps et dans l'espace des paysages, la

fragmentation des habitats, l'impact des perturbations naturelles et anthropiques, la conservation biologique et la biodiversité, les dynamiques écosystèmiques, etc. Parmi les nouveaux champs de recherche qui s'ouvrent ainsi, l'évaluation des risques pour la santé publique est en pleine émergence. Alors que l'étude des risques d'inondation ou d'érosion a déjà un passé important, les questions sanitaires telles que la distribution de la radioactivité (Lamarque et al. 2003) ou le risque de dispersion de la malaria (Rogers et *al*., 2002) sont encore en devenir pour la recherche. Notre problématique s'inscrit pleinement dans ce contexte.

2. Dimension paysagère d'un fait parasitaire

2.1. A la rencontre des échelles spatiales et temporelles : homme et parasite comme producteurs et consommateurs du paysage

Le cycle parasitaire d'*E. multilocularis* subit les contraintes permanentes et variables liées d'une part aux hôtes hébergeant les différents stades de son développement, et d'autre part aux contextes paysagers qui constituent le lieu d'évolution de ces hôtes et de la forme libre du parasite. La place de l'homme dans ces processus apparaît à plusieurs niveaux distincts.

L'action anthropique a tout d'abord des implications directes sur les populations d'hôtes. La régulation des populations de renard se fait en concertation avec les sociétés de chasse et les instances écologiques et sanitaires. En France et en Europe, les densités de renard dépendent pour partie des choix politiques qui sont faits, choix qui ont une incidence indirecte sur la constitution d'effectifs critiques pour le maintien du cycle parasitaire. De même, l'homme peut agir directement sur les dynamiques de population de micromammifères. Dans le Doubs, des mesures destinées à lutter contre les pullulations de campagnols ont été mises en place en autorisant les agriculteurs à utiliser la bromadiolone. Ce type de traitement est aujourd'hui interrompu mais peut ponctuellement ou à plus long terme perturber l'établissement et la persistance du cycle du parasite.

L'homme intervient aussi de manière indirecte sur les conditions de maintien du parasite dans l'environnement. La place occupée par l'homme en tant que producteur du paysage constitue une des clés de compréhension des dynamiques de population des hôtes du parasite et du parasite lui-même. Le parasite n'est pas producteur mais consommateur du paysage car son utilisation de l'espace est soumise aux déplacements de ses hôtes et aux facteurs qui contraignent ces déplacements. Or, c'est en large partie l'action anthropique qui régit la composition et la configuration des paysages. Ce statut de producteur, de générateur des éléments paysagers confère

à l'homme un rôle fort, bien qu'indirect, dans les dynamiques naturelles et écologiques.

Les organismes utilisant l'espace ne subissent pas les mêmes contraintes environnementales. Reprenons par exemple le cas des hôtes du ténia échinocoque selon les « intentions » que nous leur prêtons. Les campagnols n'abordent le paysage que par sa capacité à leur fournir de la nourriture et à leur permettre de creuser leurs galeries. Cela correspond, dans le cas idéal, à de grandes superficies de prairies non labourées. Les autres éléments paysagers seront considérés par l'espèce comme répulsifs et dénués d'intérêt. L'influence des paysages sur les dynamiques de population de micromammifères a rapidement été établie en écologie (Anderson, 1970). La structure des habitats et l'homogénéité paysagère sont des paramètres utilisés dans les approches métapopulationnelles (Hanski, 1998). En écologie du paysage, l'approche est souvent plus globale et intègre la structure physique de l'environnement et les flux de ressources qui le contraignent (Lidicker, 1995).

Le renard, en tant que prédateur généraliste, adopte des modes complexes d'utilisation de l'espace. Il est capable de trouver des sources de nourriture dans de nombreux types d'occupation du sol (campagnols en prairies mais aussi baies en forêt, déchets aux alentours des zones urbanisées…) et n'aura donc pas la même perception de son environnement que le campagnol, même si le paysage est strictement identique. Souvent, un type d'habitat « cible » est privilégié par l'espèce (le renard privilégie un lieu d'établissement pendant ses périodes de repos) et sera l'habitat d'intérêt dans la mosaïque paysagère existante (Dunning et *al*., 1992). La diversité des organismes peuplant le paysage entraîne une multiplication des échelles auxquelles le paysage est abordé. A chaque espèce correspondent une ou plusieurs échelles paysagères qui dépendent des ressources en habitat qui lui sont nécessaires. Cette variété de situations doit conduire à considérer qu'un paysage n'est pas nécessairement défini par sa taille mais plutôt par la taille de l'ensemble des éléments paysagers nécessaires à l'établissement de l'espèce considérée. La définition du paysage d'intérêt dépend dès lors de l'étude envisagée, qui doit conduire au choix d'une échelle spatiale satisfaisante. A cela s'ajoute l'évolution perpétuelle des paysages qui entraîne une recomposition ininterrompue des équilibres, des champs de force écologiques.

2.2. Des contextes en mutation

L'intégration des concepts spatiaux en éco-épidémiologie implique de définir le paysage dans le temps et dans l'espace. L'avancée d'*E. multilocularis* en Europe est peut-être imputable en partie aux mutations qu'ont connu les contextes paysagers au cours des dernières décennies. Or c'est depuis de nombreux siècles que l'agriculture

est le principal facteur de transformation et d'aménagement des paysages ruraux (Bertrand, 1975).

La simplification et la spécialisation de plus en plus grande des zones agricoles sont susceptibles d'avoir engendré une augmentation de la vulnérabilité paysagère à divers phénomènes écologiques. Les conséquences des choix en matière d'agriculture et d'aménagement peuvent conduire à l'appauvrissement de la diversité biologique, à la sélection systématique de certaines espèces au détriment d'autres, à la simplification des paysages, etc. L'importance de ces processus dans l'émergence et la propagation du parasite responsable de l'échinococcose alvéolaire est difficilement quantifiable. Toutefois, on peut supposer que l'action de l'homme sur la nature est responsable pour partie de cette tendance.

En Europe, la Politique Agricole Commune (PAC) définit depuis 1962 les orientations communautaires en matière d'agriculture. L'essor économique qui a suivi la seconde guerre mondiale a entraîné la chute constante des emplois agricoles pour ne représenter aujourd'hui qu'environ 5 % de la population active. De moins en moins d'agriculteurs ont du répondre à plusieurs défis consécutifs : nourrir la population, préserver la biodiversité, limiter la pollution des eaux et l'érosion, et entretenir les paysages ruraux. Les objectifs successifs définis par la Communauté Economique Européenne (CEE) ont été axés sur l'intensification et la concentration de l'agriculture. Cela a tour à tour conduit à la modernisation des modes de production, à l'arrachage massif des haies, à l'agrandissement des parcelles par remembrements, etc. (Veyret, 2001). Les conséquences de ces mutations en France ont été des rendements accrus et parfois des excédents. Les modifications paysagères qui en ont résulté sont profondes et difficilement réversibles, surtout sur le plan écologique. La France n'a pas été la seule concernée par ces mesures, et l'évolution des paysages a été similaire dans de nombreuses régions d'agriculture intensive en Europe (Burel et Baudry, 1999). Le monde agricole n'a pas toujours bien vécu ces mutations, et certains n'hésitent pas aujourd'hui à parler de « paysages massacrés » (Pochon, 1998).

A partir de 1985, puis par décision communautaire en 1988, la jachère devient obligatoire pour lutter contre la surproduction. Plusieurs types de jachère sont possibles : la jachère nue, la jachère verte c'est à dire la reconversion en prairie de parcelles, et la jachère jaune à base de culture de protéagineux. Parallèlement, en 1985, une directive promulguée par la CEE offre des « aides aux zones sensibles du point de vue de la protection de l'environnement et des ressources naturelles ainsi que du point de vue du maintien de l'espace rural et du paysage ». A partir de 1992, une politique agri-environnementale plus directive est engagée dans le cadre de la « nouvelle PAC ». Celle-ci prône une réorientation de l'exploitation agricole vers des fonctions de protection et d'entretien des espaces ruraux.

Une des mesures engagée en France à partir de 1993 est la prime à l'herbe. Elle vise à maintenir les élevages sur de « vastes territoires afin d'éviter la dégradation du paysage et de conserver le potentiel écologique des zones herbagères actuelles ». Cette prime a été assez largement utilisée par les agriculteurs avec presque la moitié des superficies concernées situées en zones de montagne. Dans le Haut-Doubs, déjà nettement tourné vers l'élevage laitier, ces primes ont accéléré l'uniformisation de la production ce qui a conduit à une accentuation de la simplification des paysages. Ce phénomène a aussi été observé dans le Massif Central où les superficies primées ont dépassé 60 % de la surface herbagère totale (Dérioz et *al*., 1996) (figure 19) La prime à l'herbe a eu un impact direct sur les paysages français et européens. Toutefois on peut s'interroger sur la pertinence de ce genre d'incitation dans des espaces agricoles déjà soumis à d'importantes contraintes.

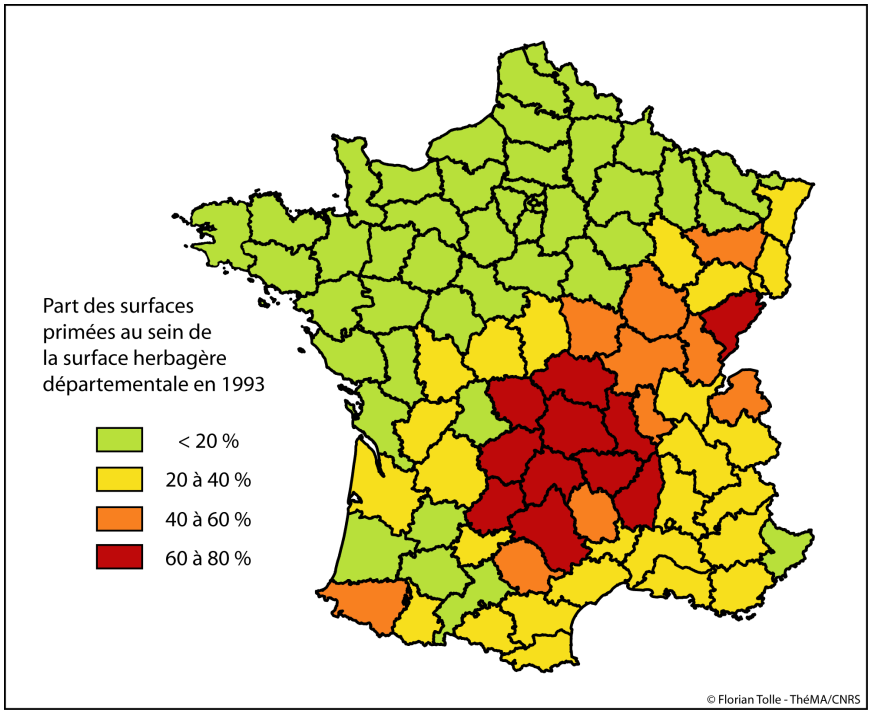


Figure 19 : La prime à l'herbe, un facteur de réorganisation de l'espace agricole (Source : FNSEA).

Deux objectifs principaux étaient à l'origine de cette mesure. Tout d'abord, éviter la dégradation du paysage. Il est très délicat de parler de dégradation dans ce cas précis car le terme de « déprise agricole » semble plus adéquat. En effet, si une telle mesure incite les agriculteurs à entretenir le paysage en évitant qu'il ne s'enfriche, la contrepartie qu'elle représente pour enrayer la dégradation « écologique » du paysage n'est pas évidente car la mesure revient à limiter des surfaces naturelles riches en biodiversité. Cela correspondait pourtant au deuxième

objectif annoncé pour la prime, conserver le potentiel écologique des zones herbagères.

Or, cette prime a surtout intéressé les agriculteurs de régions déjà tournées vers l'élevage laitier avec un effet négatif sur les espaces à fort potentiel écologique.

Pire encore, le développement de grandes parcelles de prairies uniformes a favorisé les pullulations de campagnols et ainsi le cycle de développement d'*E. multilocularis*, via la prédation des renards. La prévalence parasitaire chez ses hôtes et dans l'environnement est ainsi placée dans des conditions favorables.

Depuis 1970, le remembrement des parcelles agricoles n'a cessé de s'intensifier, et, en 1994, 50 % de la Surface Agricole Utile (SAU) avait été remembrée. Les réseaux de haies ont directement pâti de cette politique et la Bretagne a perdu environ 60 000 km de haies en vingt ans (figure 20). Le paysage français en a été profondément remodelé entraînant des mutations dans les écosystèmes locaux.

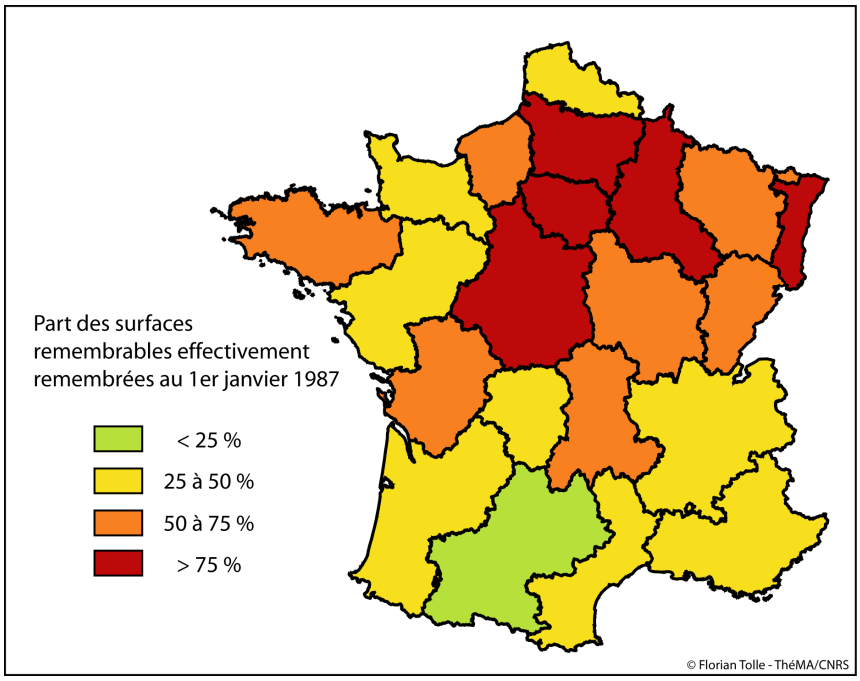


Figure 20 : Le remembrement rural en France (Source : Ministère de l'Agriculture).

Les conséquences sur le cycle parasitaire d'*E. multilocularis* sont du même ordre que celles évoquées précédemment, puisque le développement de grands espaces prairiaux en a résulté. Il a fallu attendre 1976 pour qu'une loi relative à la protection de la nature impose la réalisation d'une étude d'impact avant remembrement. Depuis, d'autres lois sur l'aménagement foncier, ainsi que la loi Paysage, sont venues renforcer cet aspect dans les décisions prises en matière d'espace rural et naturel

(Husson et Marochini, 1997). Malgré cet effort en faveur de l'environnement, les aspects économiques continuent à déterminer au premier chef les modifications paysagères en France et en Europe.

Si au sein de l'Union Européenne, des anciens membres tels que l'Allemagne ou la France ont déjà été transformés par les politiques successives, les nouveaux membres de l'Europe de l'est en particulier (Pologne, Slovaquie, Hongrie…) sont encore profondément marqués par le modèle soviétique. Les paysages y sont tantôt plus compartimentés (bocage, haies…) et globalement divisés en parcelles plus petites qu'en Europe occidentale, tantôt plus uniformes quand ils sont issus de systèmes kolkhoziens aux immenses parcelles. Dans d'autres régions du monde concernées par la question de l'échinococcose alvéolaire, les contextes paysagers sont franchement différents. En Chine par exemple, les paysages rencontrés sur les plateaux tibétains sont composés de manière presque exclusive de prairies naturelles. Dans d'autres régions de Chine, les paysages ont connu de fortes mutations et notamment des déboisements massifs pour la mise en culture de nouvelles terres. L'ouvrage de Turner II et *al*. (1990) dresse le bilan de ces évolutions sur les trois siècles passés et permet de prendre la mesure de l'intensité et de la vitesse des transformations qui sont intervenues.

La question du rôle que joue le paysage dans les dynamiques d'*E. multilocularis* et de ses hôtes est donc multiple selon les régions concernées. Quels sont les points communs qui identifient écologiquement les paysages sensibles ? A quel stade de développement, à quels niveaux d'échelle et à quelle intensité le paysage intervient-il dans les processus parasitaires ? Il nous incombe d'apporter des éléments de réponse à ces questions qui comportent toutes une dimension spatiale.

2.3. Des symptômes paysagers ?

La vulnérabilité du paysage au cycle parasitaire peut être conçue comme une accumulation de symptômes. Ces symptômes peuvent être assimilés à des signes du risque de présence d'*E. multilocularis* dans l'espace d'intérêt. Ainsi, un facteur présumé favorable n'impliquera pas nécessairement une présence parasitaire s'il est isolé. Celui-ci n'interviendra qu'avec la convergence positive de plusieurs signes favorisant globalement un potentiel de risques.

La détermination des symptômes paysagers passe par deux étapes. Tout d'abord, connaître le mode de vie et de reproduction de l'agent pathogène recherché est indispensable, ainsi que l'établissement d'hypothèses environnementales, en partenariat avec les biologistes, les écologues, les épidémiologistes ou tout autre expert nécessaire,. C'est ensuite la recherche et la validation par analyse statistique

de l'influence des facteurs paysagers présumés propices au parasite qui vont éventuellement aboutir à l'identification de variables sensibles.

Dans le cas du ténia échinocoque, il est nécessaire de dresser un bilan à chaque étape du cycle parasitaire. Tout d'abord, les contraintes que subissent les œufs du parasite dans l'environnement s'établissent à des échelles très fines. La nature des espèces végétales présentes doit leur fournir une protection par rapport au soleil et leur permettre de maintenir un taux d'humidité suffisant de manière à les maintenir en vie jusqu'à l'ingestion éventuelle par un hôte intermédiaire. A partir du moment où les œufs sont véhiculés par les hôtes intermédiaires, ce sont les contraintes paysagères auxquelles sont soumis ces derniers qui entrent en considération. Dans le cas des micromammifères, c'est la présence d'un habitat favorable leur fournissant à la fois nourriture et abri qui est décisive quant à leur implantation et leur prolifération. Nous l'avons vu, les prairies sont typiquement l'habitat de prédilection pour les espèces dont le rôle est présumé primordial.

La prédation de campagnols parasités par les hôtes définitifs comme le renard implique la définition d'autres variables paysagères intervenant à l'échelle de la mosaïque du paysage. Le renard a démontré une tendance à se nourrir préférentiellement de campagnols quand ceux-ci sont présents en abondance (Weber et Aubry, 1993). Les campagnols sont en effet une proie facile pour les renards. La présence d'une proportion importante de prairies dans l'espace de vie des renards peut donc être considérée comme un facteur favorisant le risque de contamination par le parasite des hôtes définitifs. Toutefois, une trop grande simplification du paysage ne permettrait plus d'assurer les autres fonctions nécessaires au renard (repos, terrier…). Il a en effet été démontré que des paysages hétérogènes sont nécessaires à l'établissement d'une faune de prédateurs variée (Hansson, 1977).

La diversité des facteurs paysagers entrant en jeu dans le cycle de vie du parasite ainsi que les différents niveaux d'échelle auxquels ceux-ci prennent place peuvent se représenter sous forme synthétique (figure 21).

L'approche spatiale des symptômes paysagers impliqués dans la vulnérabilité du paysage au parasite nécessite l'utilisation d'outils de description. La littérature fournit un vaste catalogue de descripteurs paysagers ayant chacun des particularités qu'il est utile de prendre en compte dans l'optique d'une évaluation de la validité de l'indice pour le problème traité.

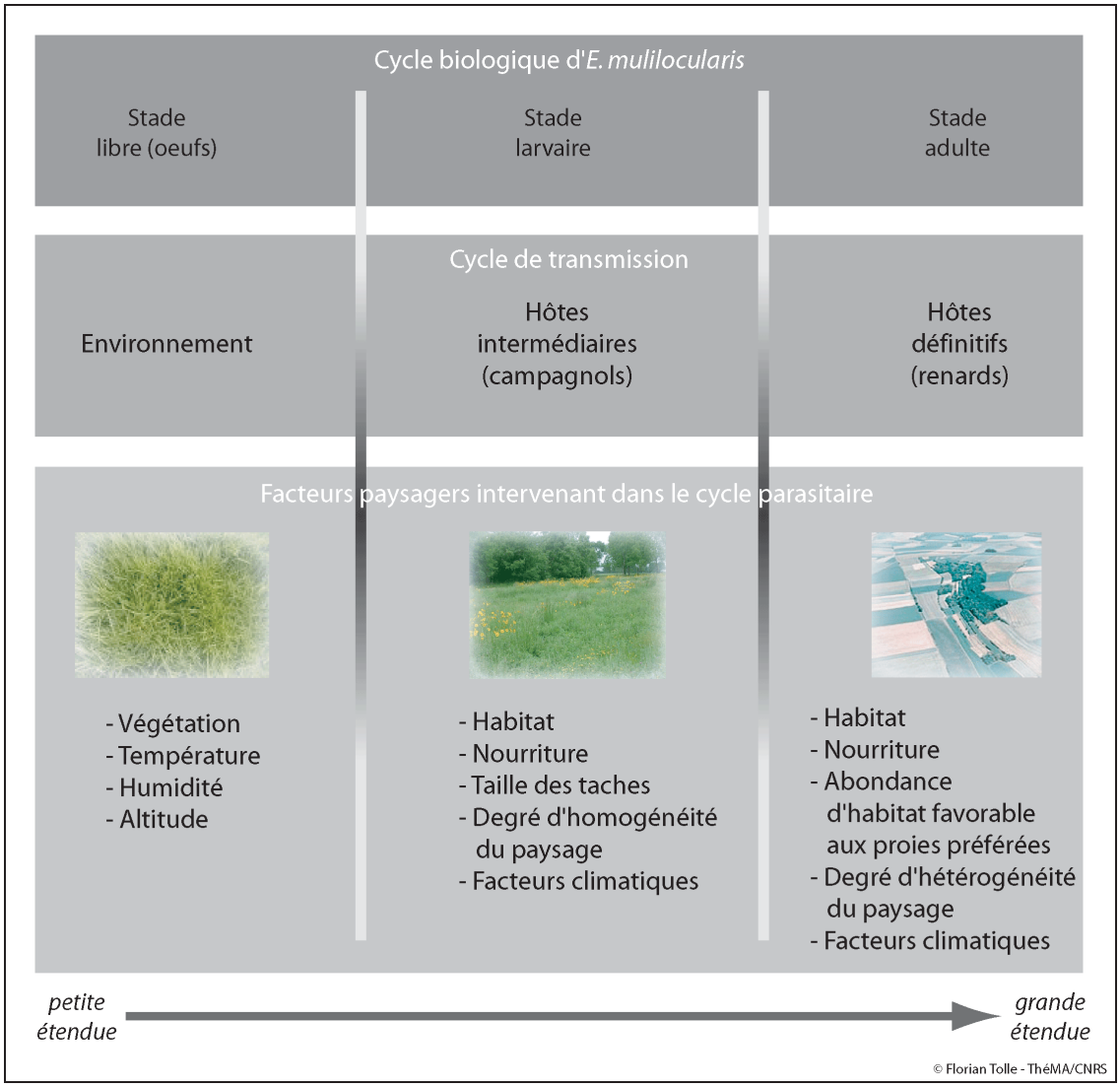


Figure 21 : Des symptômes paysagers multiscalaires.

3. Des outils d'analyse aux champs d'application multiples

3.1. Les indices paysagers

Depuis l'émergence de l'écologie du paysage, une multitude d'indices ont été élaborés pour décrire la composition et la configuration des paysages (figure 22). L'utilité de ces indices est mise en valeur dans l'évaluation des relations configurations-processus qui régissent les géosystèmes (O'Neill et *al.*, 1988 ; Turner et Gardner, 1991). La plupart des descripteurs paysagers développés ont pour but de quantifier la composition, la diversité, la configuration, le rapport entre la superficie et la lisière, la connectivité, les flux inter-habitats, la fragmentation, etc. Une grande

majorité des indices sont en fait corrélés les uns aux autres. Ceci s'explique par le fait qu'ils sont toujours basés sur un nombre limité de mesures primaires effectuées sur les taches qui composent le paysage. Ils dérivent tous de la nature de la tache, de sa superficie, de la longueur de sa lisière ou de ses voisins.

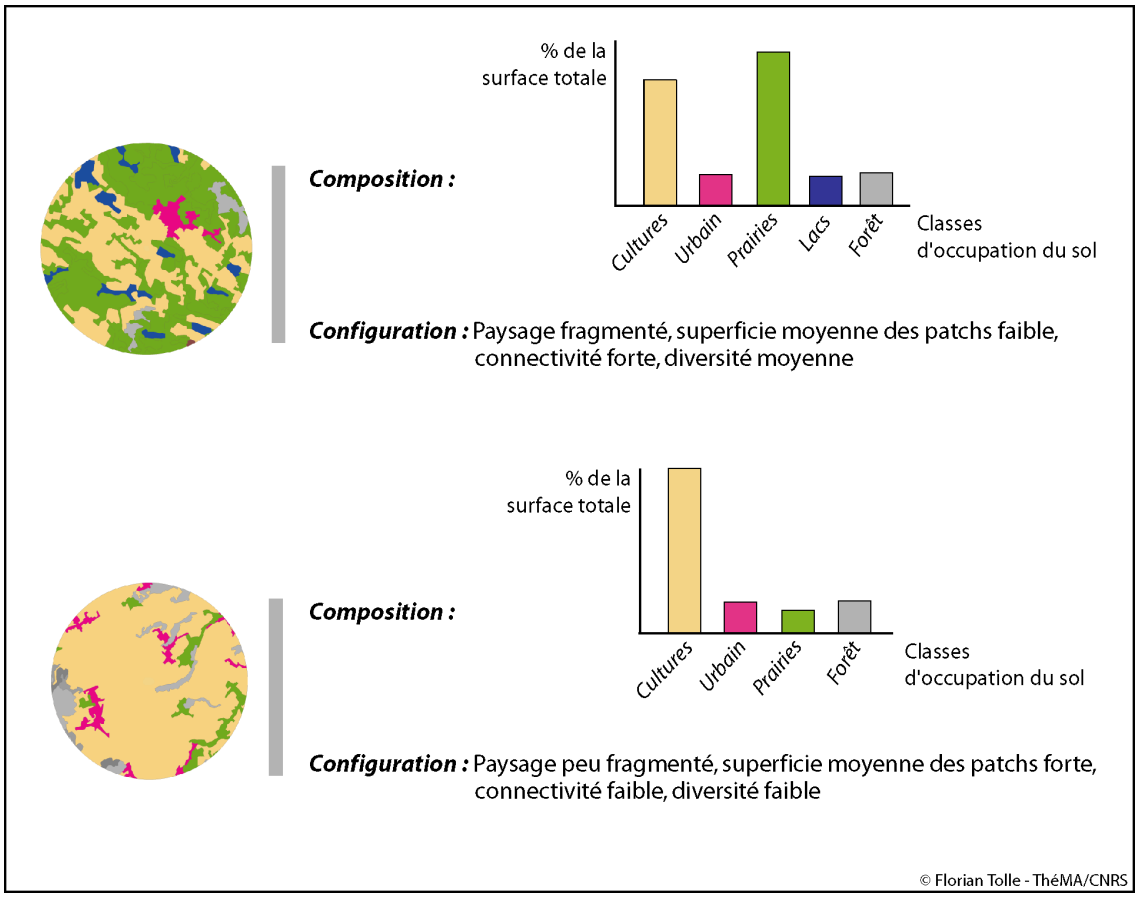


Figure 22 : Composition et configuration du paysage.

Les éléments constitutifs du paysage au sens de la « landscape ecology » ont été définis pour la première fois par Forman et Godron (1981). Dans ce texte fondateur, une catégorisation dissocie la matrice qui correspond à l'élément dominant, au sein duquel on peut identifier des taches (éléments surfaciques) et des corridors (éléments linéaires). L'ensemble des taches constitue une mosaïque et l'ensemble des corridors un réseau. La distinction est aussi faite entre la lisière et l'intérieur des taches, la lisière ayant des interactions plus fortes avec la matrice ou les taches voisines.

La forme des tâches, et donc des lisières, est classée par Forman dans son livre *Land Mosaics* (1995) selon trois variables : (i) le caractère anthropisé ou non de la tache, qui implique souvent une plus forte linéarité, (ii) la compacité de la tache qui correspond au ratio de la longueur par la largeur, (iii) et la régularité de la lisière, selon qu'elle est arrondie ou torturée. Forman justifie cette approche des taches par

l'influence qu'ont ces facteurs sur leur fonction écologique. L'arrangement spatial de la mosaïque et des réseaux est qualifié de patron paysager (pattern).

L'impact présumé de la fragmentation des habitats sur la biodiversité a entraîné le développement d'indices de connectivité et d'agrégation (Schumaker, 1996 ; He et *al*., 2000). Certains auteurs ont tenté d'identifier les indices les plus utiles et les plus révélateurs (McGarigal et McComb, 1995, Ritters et *al*., 1995). Les indices paysagers sont toutefois les outils essentiels d'une approche raisonnée et quantitative des configurations spatiales propres aux paysages. Ils peuvent se classer en trois catégories générales : (i) les indices décrivant un patch uniquement, (ii) les indices décrivant une classe paysagère en tant qu'entité, et (iii) les indices décrivant le paysage dans son ensemble (tableau 2).

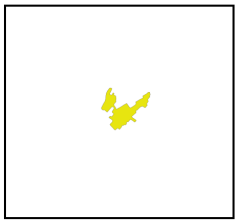
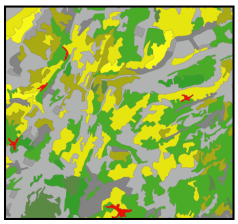
Types d'éléments	Elément paysager focal	Indices paysagers principaux
	Patch	- Superficie du patch - Périmètre du patch - Dimension fractale
	Classe	- Superficie de la classe - Nombre de patchs - Densité de patchs - Densité de lisières - Indice d'agrégation
	Mosaïque paysagère	- Nombre de patchs - Densité de patchs - Densité de lisières - Indice d'agrégation - Indice de connectivité - Richesse relative - Indice de diversité

Tableau 2 : Les trois catégories d'éléments paysagers et quelques exemples d'indices paysagers qui leurs sont associés.

L'usage qui est fait des indices paysagers dépend largement de la problématique de départ et des choix effectués au cours de l'analyse. Cette phase ne doit pas être négligée car elle conditionne directement la pertinence et le caractère explicatif des résultats (Cale et Hobbs, 1994). De nombreux outils informatiques spécifiques ont été développés pour répondre aux attentes des écologues du paysage. Les logiciels gratuits les plus utilisés actuellement sont Fragstats (McGarigal et *al*, 2002) et le

module « r.le » de Grass, SIG libre (Baker et Cai, 1992). Toutefois, après l'effervescence des débuts, s'opère actuellement une tendance à un retour aux bases conceptuelles en tant que préalable à une utilisation raisonnée des indicateurs adéquats. Il est en effet courant d'identifier des corrélations entre des éléments spatiaux et des phénomènes écologiques. Il est par contre beaucoup plus difficile de prouver l'existence d'une réelle relation entre les deux (Haines-Young et Chopping, 1996).

L'utilisation croissante des indices paysagers dans les problématiques écologiques intégrant une dimension spatiale a été rendue possible par les progrès des Systèmes d'Information Géographiques (SIG) qui facilitent l'utilisation de ces indices et contribuent au progrès de la discipline (Johnson, 1990 ; Haines-Young et *al*., 1993). La flexibilité des SIG a ouvert un vaste champ de possibilités et permet d'envisager des expériences jusqu'alors délicates à mener à bien, et surtout à reproduire de manière systématique (Johnston et *al*., 1988). De plus, les SIG permettent l'intégration d'autres facteurs susceptibles de jouer un rôle tels que les variables climatiques (température, humidité, vent…), les données d'altitude, de pente, d'orientation des versants...

L'utilisation de ces outils a permis d'appliquer les méthodes relevant de l'analyse spatiale et de la modélisation qu'elle autorise aux problématiques écologiques (Burke et *al*., 1990). Ces interactions sont toutefois encore largement en devenir et les apports des études à composante spatiale n'ont pas totalement répondu aux attentes en matière de compréhension et de prédiction écologique (Li et Wu, 2004). Il faut cependant rester vigilant quant à l'implémentation des indices paysagers qui reste fortement dépendante des données spatiales disponibles, de l'échelle à laquelle elles ont été acquises et de l'échelle intrinsèque du phénomène d'intérêt.

3.2. Les données spatiales et leur production

L'intégration de la dimension spatiale dans les nouvelles approches développées en écologie du paysage a nécessité l'utilisation de sources de données diverses. La grande variété des problématiques existantes implique une adaptation des données utilisées à chaque cas. Selon l'échelle choisie, il est parfois délicat d'obtenir une source d'information spatiale cohérente avec l'étude projetée.

Un travail portant sur un très petit espace pourra laisser envisager l'acquisition directe de données spatiales sur le terrain d'étude. Les technologies GPS permettent aujourd'hui de réintégrer facilement ces informations. D'autres techniques d'acquisition de données sont utilisées en écologie pour l'étude des mouvements des espèces au sein de leur espace de vie. Par exemple, le suivi télémétrique des

individus s'effectue grâce à un collier émetteur et à un récepteur. Ces méthodes permettent de localiser précisément les itinéraires des animaux au cours de leurs phases de déplacement et d'établir ensuite, par des techniques telles que celle du polygone convexe minimum, leur domaine vital. Pour appréhender des phénomènes qui s'inscrivent dans une zone plus étendue, il faudra en revanche, recourir aux photos aériennes ou aux données satellitaires.

On distingue deux types principaux de représentation de données spatiales : le format vecteur constitué de points, d'arcs et de polygones détourant précisément les éléments spatiaux ; et le format raster qui renseigne l'espace sous forme de matrice dont les cellules, ou pixels, comportent chacun une valeur. En raster, la résolution est déterminante pour la précision des données. Une image à 500 mètres de résolution ne pourra pas représenter de manière fine un paysage bocager car les haies n'apparaîtront plus comme des objets à part entière mais seront agrégés au sein d'objets plus complexes. L'étendue de l'espace représenté joue aussi un rôle dans la définition des données car elle conditionne les calculs d'indices paysagers qui peuvent être menés. L'étendue et le grain des données spatiales ont une influence déterminante sur les analyses qui peuvent en être dérivées (figure 23). Leur choix est donc crucial et doit être adapté à la question posée. On n'utilisera pas la même résolution spatiale pour étudier les contacts entre une tache de prairie et une tache de forêt ou pour déterminer les paramètres de connectivité définissant la perméabilité d'un paysage à un phénomène écologique. En écologie du paysage, le format raster est souvent privilégié car il permet la plus grande souplesse dans le choix et le type d'indices paysagers calculés.

Avec la photographie aérienne, la télédétection constitue une autre source intéressante d'information car elle couvre d'une manière répétitive de grands espaces. Parmi les satellites les plus connus, on peut citer Landsat, Spot ou IRS mais l'offre est en constante évolution, que ce soit pour la variété de l'offre ou pour les progrès technologiques. Citons également le potentiel de l'imagerie hyperspectrale, qui offre des possibilités encore étendues d'analyse précise d'espaces, pour l'estimation de variables biophysiques et biochimiques, ou encore pour la caractérisation de structures paysagères par exemple (Hubert-Moy, 2004). Le nombre et les caractéristiques des bandes spectrales mesurées déterminent l'usage que l'on peut faire de ce type de données et les traitements envisageables.

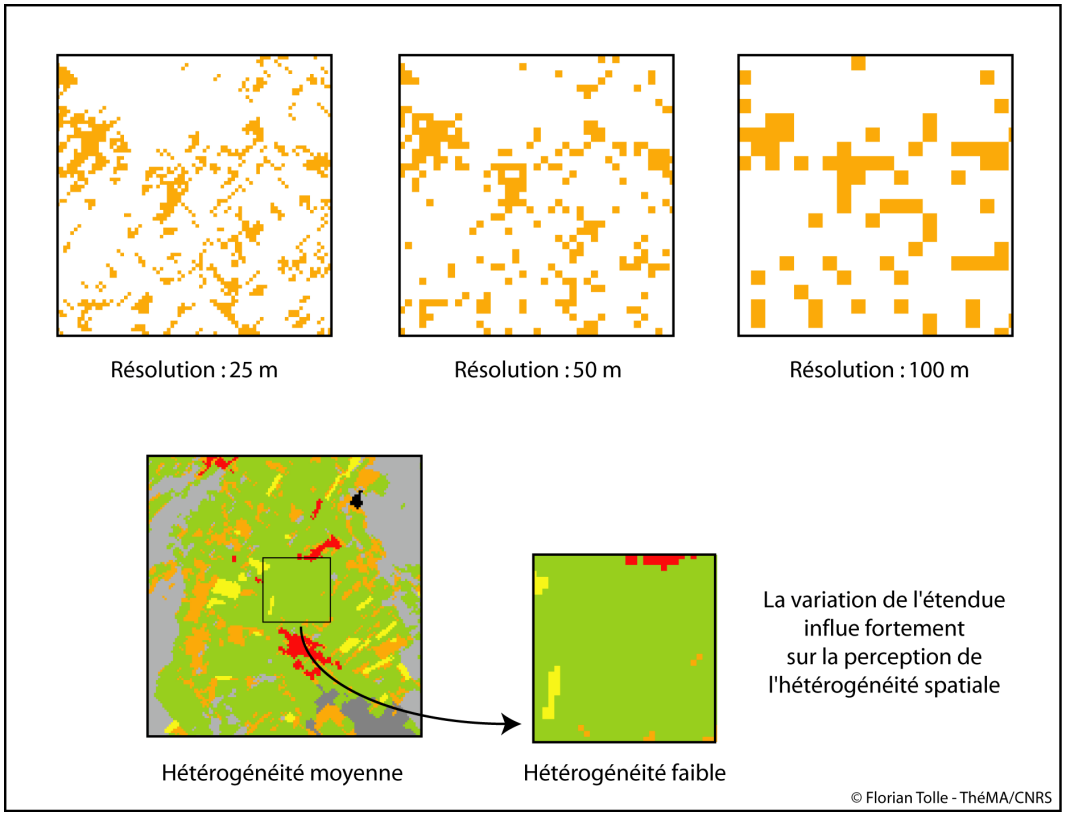


Figure 23 : L'étendue et la résolution spatiale.

Diverses méthodes ont été mises au point pour le traitement d'images. La photointerprétation en est une. Les classifications supervisées ou non supervisées en sont d'autres. La classification supervisée des images consiste à identifier les objets en fonction de leurs signatures spectrales puis à généraliser à l'ensemble de l'image acquise les informations propres à chaque élément. Ce protocole est toutefois soumis à des inconvénients liés au fonctionnement satellitaire (effets atmosphériques, pente, humidité…) qui peuvent entraîner une classification fausse de zones ayant une signature spectrale très proche d'une classe identifiée. L'orthorectification et la correction géométrique sont aussi des étapes indispensables à l'intégration des images satellites dans les SIG. Elles permettent de référencer l'espace survolé selon une projection cartographique cohérente avec la localisation terrestre de la zone d'étude et avec les autres données utilisées dans le projet.

Les images satellites permettent de dériver toutes sortes d'informations. Il est possible, à partir d'une image d'occupation du sol, d'extraire une seule classe d'intérêt. La représentation binaire (pixel appartenant ou non à la classe) de l'information peut permettre de dériver, pour la classe cible, la superficie, la longueur de lisière, le nombre de taches dans le paysage, etc. Les SIG fournissent les outils nécessaires à la création d'information spatiale à partir des couches primaires fournies par le travail de terrain ou les données de télédétection. Il est possible de

calculer la densité d'une classe d'occupation du sol dans le paysage, sa distance moyenne à une autre classe d'intérêt, sa dimension fractale... Il peut s'avérer pertinent d'ajouter à cela des données relatives au climat, à l'altitude ou toutes autres variables susceptibles de compléter la liste des descripteurs envisagés comme déterminants pour l'objectif d'étude (Hall et *al*., 1988).

Les données issues de la télédétection sont très fortement soumises à la question de l'échelle. L'information est agrégée en fonction de la résolution du satellite, ce qui peut directement constituer un biais dans l'étude et entraîner des erreurs statistiques (Fisher, 1991). Il s'agira donc de veiller à ce que la résolution de l'image satellite soit inférieure à l'échelle présumée du processus d'intérêt. La compatibilité scalaire des différentes couches d'information spatiale peut aussi être à l'origine de problèmes dans la conduite de l'analyse.

L'harmonisation de ces sources de données dans les SIG est un préalable à la conduite d'une étude en écologie du paysage et constitue une base solide pour le développement d'hypothèses et l'analyse des processus. La panoplie d'outils aujourd'hui disponible permet d'envisager des recherches dans la grande majorité des problématiques ayant une dimension spatiale. En écologie du paysage, ce potentiel commence juste à être abordé mais s'applique déjà à des questions très variées et à une palette d'échelles allant du biotope au continent, voire à l'ensemble de la surface terrestre.

3.3. Les champs du possible

L'écologie du paysage offre aujourd'hui une gamme de concepts, de méthodes et d'outils. Withers et Meentemeyer (1999) dressent une liste des thèmes de recherche les plus couramment publiés dans la revue *Landscape Ecology* (tableau 3).

La structure des paysages fait l'objet de nombreux travaux notamment concernant la configuration des habitats (With, 1994), les assemblages floristiques (McLaughlin, 1994) ou encore la diversité des espèces (McCollin, 1993). Les méthodes de classification de l'utilisation et de l'occupation du sol sont un autre sujet récurrent. Les travaux en écologie végétale se placent régulièrement dans le cadre conceptuel de l'écologie du paysage (Coughenor et Ellis, 1993). Les dynamiques paysagères constituent un pan bien identifié de la recherche dans la discipline (citons par exemple Boose et *al*., 1994 ou Turner et *al*., 1993).

Structure du paysage : superficie des taches, mosaïque, fragmentation
Utilisation / occupation du sol : classification et cartographie
Ecologie et analyse de la végétation : physionomie, composition, cartographie
Dynamiques paysagères : évolution, stabilité, perturbation, évolution temporelle, géomorphologie
Analyse d'habitat : superficie des taches, fragmentation, utilisation, mouvement
Ecologie animale : biologie des populations, sélection d'habitat, compétition, prédation, chaînes trophiques
Biodiversité
Cycles biogéochimiques : énergie, nutriments, hydrologie
Changement global : modèles écosystémiques, impact
Gestion et management paysager
Méthodologie
Echelle

Tableau 3 : Les principaux thèmes de recherche dans Landscape Ecology (d'après Withers et Meentemeyer (1999)).

L'écologie animale et l'analyse des habitats sont des thématiques éminemment spatiales qui ont vite compris et intégré les méthodes de l'écologie du paysage (Barrett et Peles, 1994 ; Johnson et *al*., 1992). Citons enfin d'autres champs d'application qui font partie de la richesse de la discipline comme la biodiversité, les flux d'énergie, les cycles biogéochimiques, le *global change* avec notamment les modèles climatiques et enfin les questions d'aménagement et de gestion des espaces. Cette liste ne prétend pas être exhaustive mais donne un aperçu de la variété des pistes qui sont explorées dans les recherches actuelles.

La dimension spatiale marquée de la plupart des questions d'épidémiologie explique les nombreux travaux pluridisciplinaires impliquant la géographie et l'écologie du paysage. Certains articles passent en revue les interactions possibles entre ces disciplines (Kitron, 1998 ; Curran et *al*., 2000). Les méthodes et les outils développés en écologie du paysage s'appliquent bien à des problématiques où l'aire d'extension d'une maladie, les hôtes de cette maladie et les habitats favorables aux hôtes sont fortement liés spatialement. La plupart des maladies transmises par des hôtes, comme par exemple la malaria, la maladie de lyme ou les maladies transmises par les tiques, ont été abordées sous l'angle de l'écologie du paysage. Les SIG fournissent des solutions de détermination des distributions d'hôtes, de zones d'habitat optimal, d'évolutions spatio-temporelles des populations d'hôtes (Kitron, 1998). Les cycles de transmission de la malaria, de la fièvre jaune et de la dengue (pour ne citer que les plus connues) sont fortement liés aux moustiques.

L'identification des habitats qui leur sont propices par télédétection et analyse spatiale permet d'en identifier les principaux foyers et de mettre en place des campagnes de terrain plus efficaces.

Les caractéristiques épidémiologiques de l'échinococcose alvéolaire sont proches de celles de la plupart des autres zoonoses impliquant un ou plusieurs hôtes. Les méthodes employées dans les travaux cités ci-dessus ouvrent parfois des pistes pour notre propre approche du problème. La complexité du cycle parasitaire dans le cas d'*E. multilocularis* nous a incité à appréhender chaque étape du cycle, et l'hôte qui y correspond, à des niveaux d'échelle spatiale spécifiques. A chaque niveau d'échelle correspond une approche paysagère différente que nous avons cherché à définir précisément mais aussi à mettre en interrelation.

Un certain nombre d'hypothèses ont été formulées. Concernant le stade libre du parasite, il semble intéressant d'identifier les facteurs paysagers limitant sa survie ainsi que les facteurs susceptibles de favoriser sa persistance dans l'environnement. Lors de son passage sous forme larvaire dans les organismes des micromammifères, le parasite est indirectement lié au comportement de ces derniers. Il y a donc un grand intérêt à décrire les éléments paysagers indispensables à la survie de ces espèces. De même, les arrangements paysagers sont susceptibles de jouer un rôle dans les dynamiques de population et dans les déplacements des hôtes intermédiaires ainsi que dans l'intensité de leur prédation par les hôtes définitifs. Ceux-ci sont également soumis à la nature de leur domaine vital, qui détermine les moyens de subsistance à leur disposition et donc leur vulnérabilité à la contamination. Ces hypothèses ouvrent des perspectives de recherche multiples en géographie et en écologie du paysage que nous détaillerons ultérieurement.

Conclusion

L'écologie du paysage a contribué à la reconnaissance de l'importance de l'introduction de l'espace dans les travaux d'écologie. Cette discipline récente a, en outre, permis d'initier le développement de méthodes et d'outils qui se sont progressivement répandus et se sont généralisés dans les publications. L'étude d'*E. multilocularis* et de ses hôtes nécessite la prise en compte de la dimension paysagère dans l'établissement et les dynamiques du cycle parasitaire. Un des objectifs de notre travail est d'établir un lien entre les paysages et le risque sanitaire que constitue l'échinococcose alvéolaire. Le croisement des résultats d'analyses paysagères avec les composantes du risque sont susceptibles de contribuer à dresser un bilan épidémiologique le plus exhaustif possible. Un préalable à cette approche croisée est la définition du risque en général et du risque épidémiologique en particulier.

Chapitre 3

Vers une approche spatiale d'un risque sanitaire

La notion de risque peut revêtir des formes et des définitions très diverses. L'appréhension du risque dans le cadre précis du risque sanitaire ou du risque épidémiologique nécessite qu'il soit défini clairement. La société entretient des rapports ambigus avec les risques. De nombreuses dimensions spatiales, temporelles mais aussi sociales sont associées au risque et conduisent à sa redéfinition constante dans un contexte en perpétuelle évolution. Le risque épidémiologique lié à *E. multilocularis* est également interprétable à différents niveaux selon que l'on s'intéresse à la survie des œufs du parasite dans l'environnement ou aux déplacements humains. Cet état de fait nécessite la mise en place d'une méthodologie donnant sa place à chaque élément constituant le risque de manière à pouvoir l'évaluer de la manière la plus objective possible. Cette démarche pourra servir base de travail à d'éventuelles actions de terrain visant à limiter le risque sanitaire que constitue l'échinococcose alvéolaire.

1. Le risque et la cindynique

1.1. De l'aléa à la vulnérabilité : géographie du risque

La notion de risque peut prendre des formes très diverses. On parle de risque industriel, naturel, sanitaire, etc. Cette diversité a conduit les théoriciens à exprimer le risque comme étant fonction du produit de l'aléa et de la vulnérabilité. L'aléa peut être défini *stricto sensu* comme la probabilité d'occurrence d'un phénomène. « L'occurrence et l'intensité du phénomène considéré » sont deux caractéristiques d'une probabilité qui définissent, selon Dauphiné (2001), l'aléa. Toutefois, l'évaluation de cette probabilité est souvent délicate car les séries statistiques sont trop brèves pour être significatives.

De son côté, la vulnérabilité désigne l'exposition aux conséquences possibles de l'aléa. D'Ercole (1994) définit la vulnérabilité comme étant « la propension d'une société donnée à subir des dommages en cas de manifestation d'un phénomène naturel ou anthropique ». Le risque est clairement contraint par les deux termes de la fonction par laquelle on peut le décomposer. En effet, l'aléa peut être très élevé mais la vulnérabilité nulle.

Prenons l'exemple de l'immersion de déchets radioactifs en mer de Barents. L'aléa est notoirement élevé mais dans ce cas la vulnérabilité humaine, qui peut être ici assimilée au nombre de vies exposées, est faible, et le risque résultant pour la population est lui aussi faible. En revanche, si l'on s'intéresse à la faune marine dans le même cas, la vulnérabilité est forte et le risque est donc élevé. Cet exemple illustre la variété des systèmes de risque que l'on peut rencontrer. Le lien entre risque et société est parfois ténu mais dans l'exemple que nous venons d'évoquer, l'homme est indirectement impliqué par le préjudice qu'il peut subir en raison de la baisse de la biodiversité et de la pêche d'espèces irradiées.

Les différences d'aléa et de vulnérabilité pouvant exister pour un même risque peuvent être représentées schématiquement par une courbe d'isorisque (figure 24). Cette courbe sépare le plan en deux zones de risque, acceptable ou inacceptable, mais c'est à la société et à ses décideurs qu'il appartient de fixer cette frontière. Nous avons ici placé quelques exemples à titre d'illustration. La perception des risques n'est pas une notion fixe mais elle évolue au cours du temps et dans l'espace. La vulnérabilité à une maladie va disparaître le jour de la découverte du vaccin nécessaire, sauf bien entendu si d'autres facteurs (économiques, sociaux…) ne permettent pas à la totalité des malades d'accéder à la vaccination.

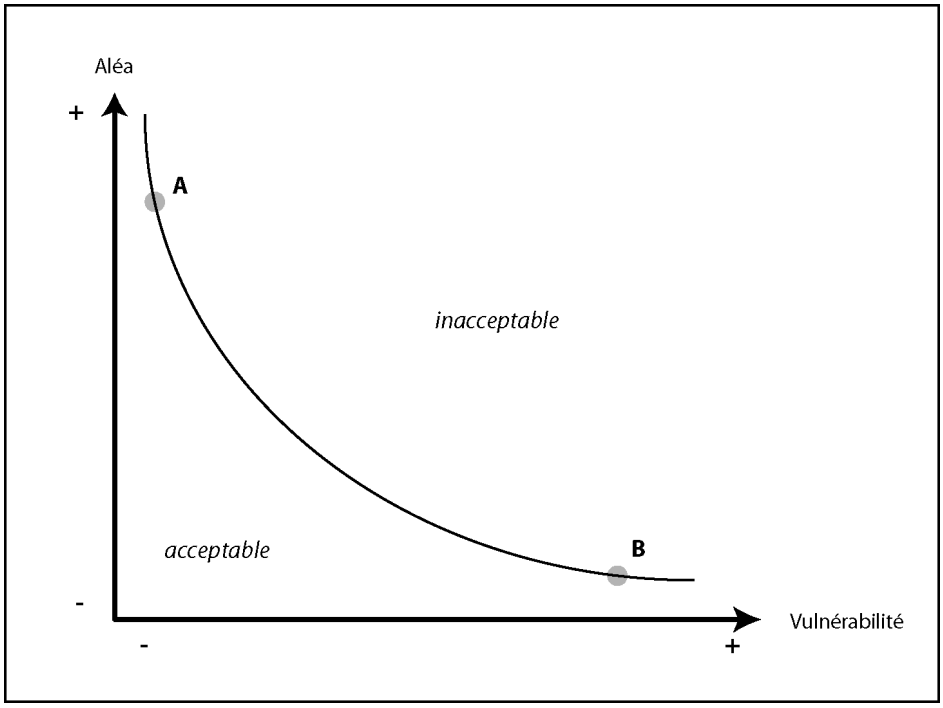


Figure 24 : Une courbe d'isorisque et deux exemples : A, l'exemple du risque microbien lié à la qualité de l'eau; B, l'exemple du risque lié au accidents nucléaires (d'après Dauphiné, 2001).

L'étude du risque s'apparente à une approche probabiliste de la conjonction entre aléa et vulnérabilité. Elle diffère en cela de l'étude des catastrophes qui n'aborde généralement que les conséquences de l'événement. Le risque revêt bien souvent une dimension sociale. Il est courant de parler de risque calculé, de risque acceptable. Quand le bénéfice lié à la prise de risques est considéré comme supérieur aux conséquences du risque lui-même, on entre dans cette logique. Les populations exploitant les riches terres à la base des volcans italiens ont réalisé leur propre calcul de risque, produit de leur culture, de leur histoire collective et d'une somme d'autres facteurs plus ou moins rationnels.

La manière dont la société gère les risques tend à se rationaliser bien qu'une grande part de subjectivité reste encore liée à ces questions. F. Ewald (1996) discerne trois étapes dans l'évolution de la prise en compte du risque : la prévoyance, la prévention et la précaution. Il distingue ainsi (i) l'aléa qu'on essaie de prévoir, (ii) les mesures d'information préventives prises pour réduire les risques et leur probabilité en fonction des conclusions scientifiques, et (iii) la précaution qui incite à ne pas limiter les mesures engagées aux conclusions des recherches mais à garder une marge de sécurité. C'est ce principe dit de précaution qui sous-tend la démarche de veille sanitaire dont procède le programme français sur l'échinococcose alvéolaire ; en outre, les volets de prévoyance et de prévention font partie intégrante des actions développées.

La géographie intervient à plusieurs niveaux dans l'étude des risques. L'éclairage qu'apporte la discipline sur la dimension spatio-temporelle des processus de risque est primordial. La démarche spatiale intervient en amont, dans la phase d'évaluation, et à l'aval, dans l'élaboration des plans d'action, du risque. Dauphiné (2001) qualifie le géographe de « bon généraliste des risques ». V. Moriniaux (2003) insiste sur les connexions entre société et risque en rappelant que « même lorsqu'on parle de risques « naturels », il s'agit d'une géographie physique… très humaine ! » L'étude des risques sanitaires nécessite bien souvent la mise en regard de caractéristiques physiques du milieu et de leurs implications en matière de santé humaine.

1.2. La cindynique sanitaire

La cindynique est définie comme la science du danger. Le danger se définit, d'après le dictionnaire, comme « ce qui expose à un mal, ce qui peut compromettre la sécurité ou l'existence ». En ce sens, la cindynique appliquée aux questions de santé publique équivaut à identifier les facteurs d'exposition à un mal d'ordre sanitaire. Dans le cas de l'échinococcose alvéolaire, ce sont bien les facteurs de dispersion des œufs du parasite dans l'environnement qui sont à l'origine de la vulnérabilité sanitaire à la fois vulpine et humaine. D'autres facteurs d'exposition dans le cas des hommes sont le comportement social et les habitudes de vie.

Grémy (2001) énonce pour le risque sanitaire deux types de problèmes : « d'abord l'affirmation de son existence et l'estimation de son importance –sa qualification -, ce que les anglo-saxons dénomment *risk assessment*, qui est une activité de connaissance. Ensuite, la façon dont le risque admis est géré par les décideurs responsables du *risk management* ». Le rôle du géographe peut intervenir à l'articulation de ces deux éléments mais c'est dans l'optique d'une étude de *risk assessment* que nous nous plaçons dans la problématique de cette recherche. Les épidémiologistes sont parfois accusés de vouloir faire de leur discipline une science de la nature. Pour eux, « l'occurrence et les conséquences de l'événement sont produites par des processus physiques ou biologiques qui peuvent être quantifiés de façon objective » (Grémy, 2001). Cette notion de risque objectif est classiquement mise en regard du risque ressenti, cher aux spécialistes des sciences dites humaines.

Les questions abordées en santé publique et en risque sanitaire nous conduisent à nous tourner vers la géographie de la santé. L'étiologie des maladies, c'est à dire l'étude de leurs causes socio-spatiales, constitue le thème principal de cette discipline. Max Sorre (1933) fut l'un des premiers géographes à s'engager sur cette voie et fut même à l'origine du concept de complexe pathogène qui constitue aujourd'hui l'un des fondements de l'épidémiologie. Le complexe pathogène introduit l'idée de circonstances propices, de régions propres au maintien de

maladies. Le milieu et ses conditions peuvent constituer un agent vecteur de pathologies. Il intègre aussi les caractéristiques des populations vivant dans les régions concernées telles que les modes de vie, les modes d'utilisation de l'espace ou la culture.

La géographie de la santé se trouve à l'interface entre médical et épidémiologique puisqu'elle peut, comme l'explique Ménard (2002) « aborder tantôt des processus épidémiologiques, tantôt des cas pathologiques ». Les concepts d'écosystème et de géosystème ont permis de poser les bases d'une approche exploratoire de systèmes écologiques (Picheral, 1984 ; Verhasselt, 1992). Cependant, l'établissement d'une véritable interdisciplinarité dans les études de santé ne s'est fait que très progressivement, au rythme de l'établissement d'une reconnaissance mutuelle entre le monde médical et les sciences sociales.

Ménard (2002) résume la place du géographe dans les questions de santé : « l'objectif de la géographie, au cœur d'une approche globale, est bien de localiser, dans des portions d'espace spécifiques ou dans des aires plus vastes, des priorités sanitaires relevées en santé publique ou communautaire, des facteurs intervenants et des groupes soumis à des risques détectés par l'épidémiologie ». Le géographe se doit d'introduire l'espace dans l'étude des problèmes de santé sans que la dimension spatiale ne se résume à une variable parmi d'autres comme c'est souvent le cas en épidémiologie.

Il serait pourtant réducteur de séparer trop nettement ces deux disciplines car les études épidémiologiques intègrent l'espace d'une manière plus explicite. On peut encore donner une définition de « l'épidémiologie analytique [qui] s'efforce d'identifier […] au moyen d'indicateurs de risques les facteurs responsables de l'émergence d'un problème et de son maintien au sein de collectivités humaines » (Ménard, 2002).

L'expertise spatiale est également un support de l'aide à la décision. Dans le premier numéro de la revue *Espace, populations, sociétés* consacré à la géographie de la santé, Vigneron (1995) postule que « le géographe sait éclairer ces *territorialisations* selon des emboîtements d'échelles variées pour mieux les spécifier, et offrir un surplus d'informations concernant les populations ciblées par des actions de santé plus adaptées ». Désormais, le terme de géographie de la santé regroupe les différentes branches disciplinaires qui approchent les questions sanitaires liées aux relations espace-société.

Dans une société où le risque en général, et le risque sanitaire en particulier, sont très fortement médiatisés et vivement ressentis par la population, la cindynique doit se charger de rationaliser et de pondérer les modes d'appréhension des risques

sanitaires. Le coût clinique et l'impact social sont deux facteurs qui, bien que subjectifs, définissent souvent le risque dans la société.

1.3. Le risque paysager

L'influence présumée du paysage et de l'utilisation qui en est faite par l'homme, et par les vecteurs de maladies, prend une place croissante (Paris, 1983 ; Handschumacher et *al*., 1992). En géographie des pathologies, Rémy (1988) développe un protocole méthodologique d'identification de paysages porteurs de risques. Il introduit plus précisément la notion de paysages épidémiologiques dans le sens où ceux-ci interviennent de manière plus ou moins prégnante sur les processus qu'ils hébergent.

Pigeon (1994) définit le risque comme « une probabilité d'occurrence d'un dommage compte tenu de la conjonction spatiale d'un danger et de la présence humaine ». Cette définition, qu'il rapporte à un contexte urbain, s'applique aisément à la problématique sanitaire de l'échinococcose alvéolaire. Peu importe la charge parasitaire présente dans le paysage, si celui ci n'est pas fréquenté par l'homme, le risque est inexistant. A la suite de ces notions, l'idée d'un indice de vulnérabilité d'un lieu est aussi évoquée par certains auteurs (November, 2002).

La quantification du caractère « vulnérable à la présence d'un agent pathogène » d'un espace par la constitution d'indices est un des objectifs de la plupart des études portant sur le risque, quelle que soit sa nature. On constate cependant que la création d'un indice synthétique intégrant toutes les composantes du risque, et notamment de la vulnérabilité, n'est pas chose aisée. Chardon (1994) propose une méthode d'appréhension de la vulnérabilité globale d'une ville colombienne en fonction de sept critères physiques et techniques et de huit critères socio-économiques pondérés les uns par rapport aux autres. Cette démarche pose cependant le problème du choix des pondérations qui influe fortement sur l'image de la vulnérabilité globale qui en résulte.

Le cycle complexe d'*E. multilocularis* introduit une grande variété de paramètres dans l'analyse des risques liés aux œufs de ce parasite. Le paysage en tant que lieu de vie des micromammifères, des renards et des humains mais aussi en tant que milieu accueillant le stade libre du parasite, constitue le substrat du risque. Si l'on s'en tient à la définition première du mot, le paysage est le support, ou le produit, de phénomènes biologiques, écologiques et épidémiologiques qui s'y succèdent. Partant de ce postulat, la question est de savoir si son rôle se cantonne au stade de support ou si, de surcroît, il engendre, il génère des phénomènes. Il convient dans un premier temps d'établir un bilan le plus exhaustif possible des processus intégrant une dimension paysagère. Si l'on replace l'analyse dans le contexte du risque, le

caractère dual de la fonction du paysage s'affirme, étant donné qu'il est à la fois porteur d'aléa et intrinsèquement vulnérable. Nous reviendrons sur cet aspect dans l'énoncé de chaque phénomène entrant dans la dynamique parasitaire.

Dans les cas des œufs du parasite tout d'abord. Ceux-ci constituent l'agent pathogène responsable de la contamination des hôtes intermédiaires et des hommes. En ce sens, ils sont à l'origine directe de l'aléa pour l'homme, mais ne représentent pas un réel danger pour les micromammifères qui se contaminent mais ne souffrent pas, ou peu, de la présence du parasite dans leur organisme. Quant aux facteurs paysagers influant sur l'aléa « présence et survie des œufs dans l'environnement » il s'agit de positions d'abri par rapport au soleil et d'un environnement suffisamment humide. De même, le fait que le terrain ne subisse pas de remaniements tels que fauche ou labour permet aux œufs d'atteindre un taux de survie plus élevé.

Les caractéristiques d'occupation et d'utilisation du sol jouent un rôle dans la présence de l'aléa dans le paysage. Aléa et vulnérabilité se font écho dans le sens où les facteurs favorables à l'aléa parasitaire marquent également la vulnérabilité du paysage face à l'apparition et au maintien du parasite. Dans le cadre d'une approche quantitative du paysage, ce double aspect sera à évaluer.

Les hôtes intermédiaires du parasite sont eux aussi facteurs d'aléa et contraints par le paysage dans leur relation avec l'hôte définitif dont ils sont la proie. Comme nous l'avons vu, les prairies permanentes fournissent aux campagnols des conditions optimales en termes de ressources alimentaires, d'espace de vie et de reproduction mais ne constituent pas l'habitat exclusif de ces animaux. Le paysage introduit des contraintes spatiales fortes qui jouent sur la répartition des campagnols dans l'espace.

Les renards n'appréhendent pas le paysage d'une manière passive comme les œufs du parasite ni d'une manière exclusive comme les campagnols. Généralistes, ils fréquentent toutes sortes de milieux. Le paysage détermine les ressources alimentaires disponibles et, par voie de conséquence, le nombre de renards qu'il peut accueillir localement. La capacité du paysage à fournir des hôtes intermédiaires en quantité a une influence sur le risque de transmission du parasite, et donc sur la vulnérabilité du renard. Ici, le paysage implique l'apparition de l'aléa « campagnol contaminé » ainsi que la propension que le renard aura de le chasser. Les déplacements des renards parasités dans l'espace déterminent les lieux et l'intensité de la charge parasitaire, constituant ainsi un facteur primordial dans la dissémination de l'agent pathogène : les œufs. Partant de ces constats, il semble intéressant de chercher à déterminer les types paysagers au sein desquels la prédation des renards sur les campagnols prend place, ce qui équivaut à définir les caractéristiques spatiales de l'aléa, de la vulnérabilité et donc du risque inscrit dans un contexte paysager.

Enfin il est important d'évoquer le rôle des structures paysagères dans la manière dont l'homme utilise son espace. Nous avons vu que le paysage influe sur la répartition de l'aléa dans le paysage. Les hommes évoluent différemment dans le paysage en fonction de leur métier, de leur origine, de leur culture. On peut formuler l'hypothèse que le paysage détermine moins le comportement humain que le comportement animal. Il faut cependant évoquer quelques points qui peuvent avoir leur importance dans les problématiques épidémiologiques.

Le cadre de vie des hommes en milieu rural et périurbain peut être porteur du risque parasitaire. Les personnes vivant dans ces zones s'exposent, par des pratiques de jardinage, de cueillette ou au contact d'animaux porteurs (qui peuvent être leurs propres animaux domestiques), à une contamination. Dans ce cadre, l'homme s'expose donc à l'aléa parasitaire mais sans que cela soit directement lié à sa subsistance ou même sans que cela soit conscient s'il n'a pas été informé de manière adéquate. Le paysage peut aussi être utilisé ponctuellement par une large part de la population, y compris urbaine, dans le cadre de promenades pouvant impliquer des cueillettes ou des contacts avec de la terre.

La prise en compte, à chaque étape du cycle parasitaire, de l'incidence du paysage sur les œufs et les hôtes du ténia échinocoque nous conduit à introduire la notion de vulnérabilité paysagère globale. L'estimation de celle-ci requiert néanmoins une approche multiscalaire et nécessite, à chaque étape, de définir précisément l'échelle de temps et d'espace à laquelle les paramètres sont considérés.

2. Perception et évaluation du risque

2.1. Risques perçus, risques vécus

La perception qu'a un individu, une population ou une société d'un risque est souvent bien différente de l'évaluation rationnelle faite sur des bases scientifiques. Un risque peut sembler très élevé pour un individu mais ne pas être perçu par la société dans son ensemble (November, 2002). Le risque touche simultanément à des faits d'ordre naturel et culturel.

A cet égard, Dauphiné (2001) souligne que : « de nombreux écarts entre le risque potentiel et le risque perçu sont dus à la culture des populations ». On aborde ici la notion de risque accepté. En effet, les différents types de risque ne frappent pas l'opinion publique de la même manière. Le risque automobile est un exemple de risque important accepté par les individus même s'il est objectivement fort. On se rend compte que « les risques connus, même s'ils sont mal contrôlés, sont souvent

sous-estimés » ce qui conduit au constat que « l'accoutumance au danger influence aussi la perception du risque » (Dauphiné, 2001).

En règle générale, les risques « pernicieux » (amiante, ondes téléphoniques, parasites) potentiellement responsables de maladies graves sont mal vécus car ils ont des conséquences diffuses et des retombées qui exacerbent l'inquiétude. A titre de comparaison, les risques liés à l'automobile sont associés à une fonction primordiale de mobilité et donc acceptés en tant qu' « effets secondaires » de l'utilité première. Le niveau de perception des risques dépend aussi nettement du niveau de développement de la société. Une population soumise à une très forte pénurie d'eau va naturellement percevoir le risque de décès par déshydratation comme étant supérieur au risque de contamination bactérienne ou virale lié à l'ingestion de cette eau.

Les risques épidémiologiques entrent plutôt dans la catégorie des risques dont l'intensité est mal perçue mais qui sont fortement craints. Ceci est d'autant plus vrai pour les maladies liées à l'alimentation comme dans le cas de l'échinococcose alvéolaire ou de la maladie de Creutzfeldt-Jakob liée à l'ESB. Pour Dauphiné (2001), « les pays développés sont entrés dans la peur alimentaire alors que les produits alimentaires sont au contraire globalement plus sains. L'alimentation, plus que tout autre produit social, possède un très fort pouvoir émotif ». Il est encore difficile d'évaluer les impacts humains à moyen et long terme de ces syndromes.

En outre, le caractère aléatoire de ces affections, et l'idée que le risque entre « dans les assiettes », sont des facteurs qui en aggravent encore la perception. Sur le site internet du registre européen Eurechinoreg, la réaction de la population à l'échinococcose alvéolaire est rapprochée à d'autres épisodes épidémiologiques : « la méconnaissance des facteurs d'exposition et des modes de transmission inquiète les populations vivant en zone d'endémie, tout comme la rage les inquiétait dans les années 70 ». La perception du risque est de plus largement contingente à l'information qui en est donnée.

Dans le cas de l'échinococcose alvéolaire, seules les populations de régions de haute endémie reconnue, comme la Franche-Comté, sont relativement informée. Cependant, de nombreuses idées fausses circulent et le risque n'est encore perçu que comme lointain par une large majorité des personnes. Au final, on constate que la perception du risque ne dépend pas uniquement de la gravité de l'aléa ni du nombre de victimes, mais essentiellement de l'image que s'en fait la société, comme le rappellent de nombreux sociologues.

2.2. Le filtre de rencontre : des comportements à l'origine du risque sanitaire ?

Dans le contexte d'un risque largement méconnu par la population, plusieurs facteurs explicatifs entrent en considération dans l'étude des modes de contamination. Certaines habitudes, certains comportements interviennent dans la mise en place du filtre de rencontre et augmentent la probabilité d'un contact entre l'homme et les œufs du parasite. Les habitudes personnelles peuvent augmenter le risque de contact. La manipulation fréquente de terre est considérée comme un facteur de risque. Le risque peut également prendre des formes moins clairement définissables. La consommation de plantes ou de fruits crus dont on ne connaît pas l'origine peut entraîner l'ingestion d'œufs sans soupçon de risque de la part de la personne consommatrice.

Les chiens, en tant qu'hôtes possibles du stade adulte du ténia échinocoque, peuvent constituer un facteur de risque important. Des contacts répétés, dans le cadre domestique, avec un chien contaminé peuvent conduire à une contamination sans même qu'il y ait de comportement humain classiquement identifié comme à risque. Ces possibilités d'établissement de dynamiques parasitaires domestiques sont encore mal connues et n'ont jusqu'à présent été identifiées que dans certains foyers précis en Alaska (Thompson et McManus, 2001) ou en Chine (Craig et *al*., 2000).

Ces considérations comportementales ne doivent pas nous faire oublier deux paramètres essentiels. Tout d'abord, quel que soit l'espace concerné, y compris urbain, la présence d'hôtes intermédiaires est une condition *sine qua non* de la pérennité du cycle parasitaire. Par ailleurs, le risque de contamination est fortement dépendant de la charge parasitaire présente. Plus les hôtes définitifs sont lourdement infectés et plus le risque est élevé.

2.3. Des vulnérabilités multiscalaires

La vulnérabilité des différents hôtes potentiels du parasite se caractérise par sa dimension spatiale et par sa dimension temporelle. Ces paramètres varient selon les spécificités biologiques, écologiques et comportementales propres à chacun des hôtes. Il convient en outre de distinguer, pour chaque type d'hôte, la vulnérabilité « instantanée », c'est à dire les facteurs communs à l'espèce qui la soumettent au risque de contamination, de la vulnérabilité à long terme, qui concerne les individus à contexte spatial ou à comportement temporel favorisant le risque. Nous aborderons ici les hôtes selon un gradient de complexité croissant.

La vulnérabilité des micromammifères est directement dépendante de la charge parasitaire dans l'environnement. Le domaine de vie des populations constitue ainsi le lieu de la contamination et la limite de répartition du parasite. L'étendue des

domaines vitaux varie de 100 à 300 m² (pour le Campagnol terrestre et le Campagnol des champs)(Le Louarn et Quéré, 2003). Ces espaces sont petits par rapport au paysage mais les interactions au sein de la population, lorsque les domaines vitaux se superposent, sont susceptibles d'accentuer leur caractère vulnérable. La durée de vie des individus est aussi à prendre en compte. De fait, plus un individu vit longtemps, plus il multiplie les chances de se contaminer. Dans le cas des hôtes intermédiaires du parasite, la durée de vie dépasse rarement un an pour la plupart des espèces de rongeurs (Le Louarn et Quéré, 2003).

Ce laps de temps relativement court explique peut-être en partie les faibles prévalences enregistrées chez les campagnols. On enregistre des moyennes de 1 % d'individus contaminés à une échelle supérieure à 1 km² en zone de haute endémie mais ces prévalences peuvent atteindre localement (quelques dizaines de m²) les 20 % (Pétavy et *al*., 1984). Le bilan de vulnérabilité des micromammifères ne serait pas complet sans que soient évoqués les cycles de pullulation auxquels ils sont soumis. A l'occasion des pics de densité que ces cycles génèrent, le nombre d'individus susceptibles d'ingérer les œufs du parasite augmente très fortement. En pratique, cela signifie que la vulnérabilité des campagnols, bien qu'intrinsèquement établie sur des temps courts et des espaces petits, subit d'importantes variations spatio-temporelles liées à des dynamiques métapopulationnelles.

Les renards voient leur vulnérabilité évoluer conjointement à leur régime alimentaire. Seule l'ingestion de micromammifères contaminés peut conduire à leur infestation. La disponibilité de ces proies est, là encore, fonction des dimensions de leur domaine vital. La présence de proies porteuses du parasite dans la zone de prospection alimentaire des renards va déterminer la probabilité de contamination. L'échelle de cet espace est plus vaste que celui des hôtes intermédiaires mais ne dépasse que ponctuellement quelques km². La durée de vie des individus peut atteindre, en milieu sauvage, cinq ans mais en réalité la majorité des individus ont deux ans ou moins (Meia, 2003). Cette période est épidémiologiquement suffisante pour qu'un même individu se contamine à plusieurs reprises au cours de son existence. La vulnérabilité temporelle des renards est donc supérieure à celle des campagnols.

Les dynamiques de population de renard interviennent dans leur susceptibilité à la contamination. En effet, de fortes densités de renard garantissent une pérennité du cycle, moyennant un nombre suffisant d'hôtes intermédiaires, qui se contaminent plus facilement étant donné le nombre de fèces répandues, mais abaissent, à l'échelle de l'individu, la vulnérabilité au parasite. L'hypothèse peut être celle d'une éventuelle surprédation des renards qui consomment chacun moins de campagnols et diminuent alors d'autant le risque de contamination et de recontamination. Les densités de population entrent aussi en considération dans les cas de dispersion. Un

individu disperse quand il quitte un lieu de vie qui ne permet pas d'entretenir tous les individus présents.

Ce phénomène peut avoir deux conséquences spatiales. Dans le cas d'un individu migrant d'une zone à forte prévalence vers une zone vierge de parasite, il est possible qu'il transporte des parasites et donc participe à son extension dans l'espace, augmentant par la même la vulnérabilité des populations saines présentes dans le nouvel habitat. Dans le cas contraire d'un individu migrant d'une zone indemne vers une zone d'endémie, il augmente sa vulnérabilité en établissant son nouveau domaine de vie et en adaptant son régime alimentaire aux ressources qui y sont présentes. La vulnérabilité vulpine s'établit sur des espaces moyens, pour des mammifères, et sur des pas de temps moyens. Un plus grand nombre de paramètres influe sur ces niveaux d'échelle que sur ceux des micromammifères.

Les échelles de la vulnérabilité humaine sont certainement les plus disparates et les plus complexes à appréhender. Nous l'avons évoqué, dans le cadre d'un cycle semi-domestique, l'agent pathogène peut atteindre l'homme sans que celui-ci n'ait eu de comportement à risques. Ces nouvelles composantes, notamment urbaines, concentrent la vulnérabilité sur des espaces très petits de l'ordre du foyer ou du jardin privé. Dans d'autre cas, en revanche, des comportements de mobilité intervenant sur de très vastes espaces sont impliqués dans la contamination. Certains malades du registre français se seraient contaminés à l'occasion de vacances ou de déplacements encore plus ponctuels. Dans d'autres cas, ce sont des activités plus clairement identifiées (profession, loisirs) qui sont supposées être à l'origine de l'ingestion des œufs du parasite. L'espace dans lequel intervient la vulnérabilité humaine est donc théoriquement illimité, ce qui rend toutes les approches en épidémiologie humaine très délicates.

La durée de vie des hommes est un facteur à prendre en compte dans l'étude de leur vulnérabilité. Tout d'abord en effet, les œufs du parasite, une fois dans l'organisme, ne sont pas immédiatement responsables de lésions car les symptômes n'apparaissent qu'après plusieurs années. Vuitton et *al*. (in Delattre et *al*, 1991) soupçonnent que des contacts répétés et importants avec le parasite augmentent le risque de contamination humaine. L'âge des patients permettrait donc à ces contacts de se reproduire dans le temps et donc d'augmenter leur vulnérabilité potentielle. De plus, l'allongement de la durée de vie moyenne pourrait se traduire par une augmentation de la vulnérabilité humaine. En effet, des personnes vivant plus longtemps verront augmenter le risque d'arriver au terme de l'incubation et de développer la maladie. Toutefois, des cas d'enfants malades peuvent être l'illustration de deux hypothèses : soit ces jeunes patients étaient particulièrement vulnérables sur le plan immunitaire, soit leur comportement a induit de manière précoce et répétée des contacts fréquents avec les œufs du parasite malgré leur jeune

âge. Le long temps d'incubation introduit encore dans l'évaluation de la vulnérabilité une distorsion spatio-temporelle qui rend très difficile le croisement entre le lieu de diagnostic et le lieu supposé de contamination. Seules des enquêtes approfondies auprès des malades sont à même de corriger en partie ce biais. On le constate, la forte mobilité et la longévité humaine impliquent des échelles de compréhension quasiment inconnues dans le monde animal. La figure 25 reprend de manière synthétique les différents points évoqués dans cette partie.

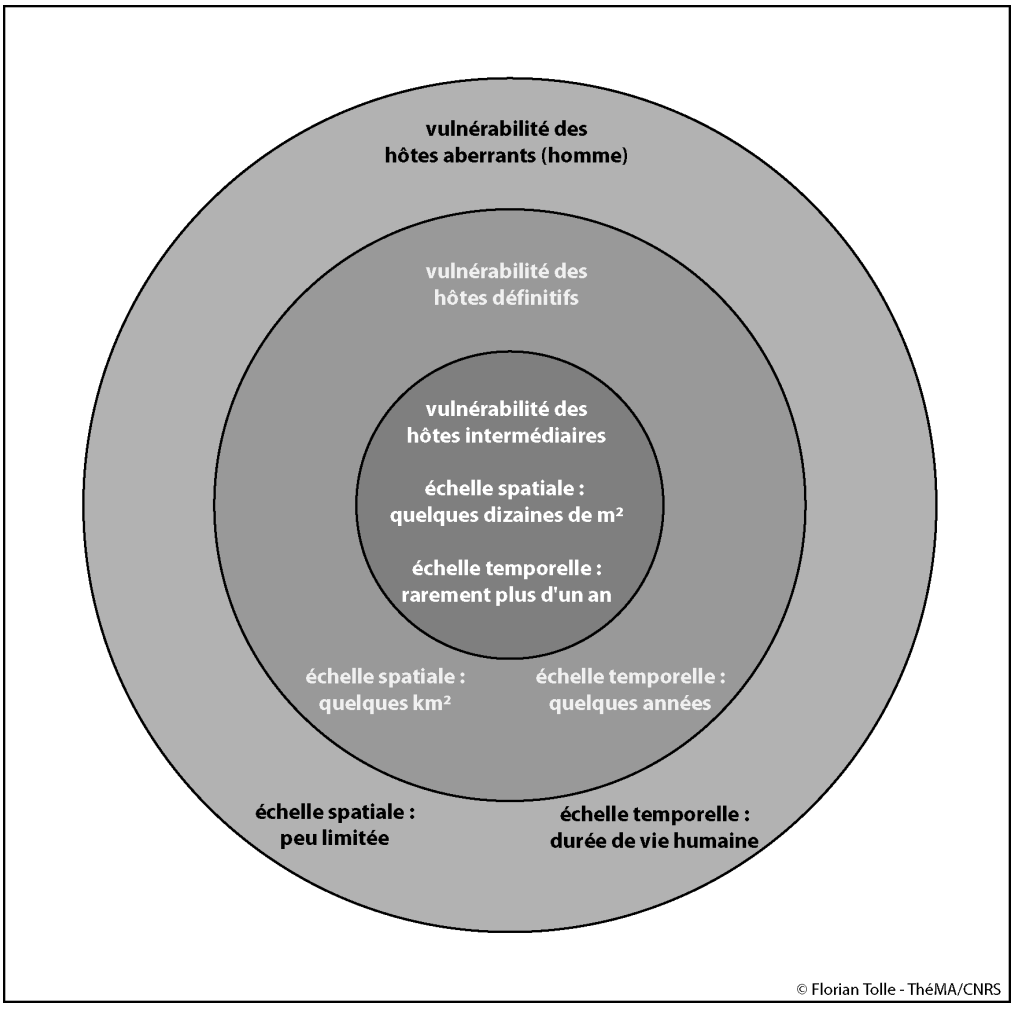


Figure 25 : Des vulnérabilités multiscalaires.

2.4. Evolution du risque épidémiologique

L'évolution spatiale et temporelle du risque épidémiologique peut se décomposer en fonction de deux tendances. La première est liée à la parasitologie d'*E. multilocularis* et à l'écologie de ses hôtes. La seconde se rapporte aux comportements humains et aux mutations d'ordre sociétal qu'ils génèrent.

En Europe, l'aire d'extension connue du parasite a considérablement évolué sans toutefois qu'il soit possible de distinguer la part imputable à l'amélioration des méthodes de diagnostic de celle réellement liée à l'extension géographique du parasite (Romig, 2002; Lucius et Bilger, 1995). Eckert et Deplazes (1999) constatent qu'« en Europe centrale, zone d'endémie, le renard roux (*Vulpes vulpes*) est responsable de la plus grande partie de la contamination environnementale en œufs du parasite ». En outre, on constate une forte augmentation des densités de population de renard et de la prévalence vulpine (Torgerson et Budke, 2003). Une augmentation de la prévalence chez les populations d'hôtes intermédiaires a aussi été enregistrée en Europe de l'Ouest (Romig et *al*., 1999a). L'augmentation de la charge parasitaire a ainsi pu augmenter le risque d'exposition humaine au parasite.

De même, les nouveaux comportements vulpins, comme l'augmentation du nombre de renards en habitat urbain, sont le reflet de l'augmentation des lieux de vie possibles pour l'animal et de l'augmentation générale des densités d'individus (Deplazes et *al*., 2002). A cela s'ajoutent d'autres tendances parasitaires qui, dans l'éventualité d'une accentuation, pourraient bien devenir une des premières sources de contamination humaine. Dans certaines régions du monde, en effet, un cycle semi-domestique s'est mis en place comme au Japon (Iida, 1969) et en Chine où le rôle des chiens dans la contamination des populations est fortement suspecté (Craig et *al*., 1992). De tels processus sont aujourd'hui soupçonnés en Europe et de fortes prévalences vulpines ont été constatées, notamment à Zürich en Suisse (Hofer et *al*., 2000).

Sur le plan humain, le risque épidémiologique global est en constante évolution. Il dépend en effet de la manière dont la société occupe, utilise et transforme son territoire. La notion de risque est plus que jamais au cœur des préoccupations de la société contemporaine. Est-ce à dire que le risque réel augmente ? Moriniaux (2003) modère cette idée en constatant que « c'est peut-être moins la fréquence de l'aléa qui augmente que la vulnérabilité des sociétés face à lui » et ajoute qu'« en outre, le niveau de risque acceptable dans nos sociétés […] est devenu très bas ». Cela se vérifie dans les problématiques liées aux risques épidémiologiques. Alors que le nombre de victimes directement lié à ce type de risques est relativement faible, ils sont mal perçus par la population qui est demandeuse de mesures politiques de prévention et d'information dans le domaine.

Dans son ouvrage sur les risques, Dauphiné (2001) rappelle plusieurs caractéristiques épidémiologiques propres aux sociétés humaines. Selon l'auteur, « l'ampleur de l'épidémie dépend de l'agent pathogène, de son agressivité, mais aussi des défenses biologiques que lui opposent les hommes ». Dans un second temps, il insiste sur les paramètres socioéconomiques à prendre en compte également. Ainsi « le niveau des équipements sanitaires est un critère essentiel du

développement des maladies ». Par ailleurs, il évoque le fait que « la diffusion des épidémies est aussi dépendante des mutations de l'environnement », mutations qui peuvent jouer un rôle crucial dans une problématique telle que celle de l'échinococcose alvéolaire. Dauphiné avance encore, à propos des maladies émergentes, l'hypothèse suivante : « ces maladies, déjà présentes dans un milieu confiné, se diffusent lorsqu'une société modifie brutalement et de façon durable ce milieu ». D'ici à faire le parallèle avec les phénomènes observés en Chine et en Europe, il n'y a qu'un pas.

En France, l'espace rural, après avoir longtemps souffert du célèbre « exode rural », connaît aujourd'hui de nouveaux flux qui viennent réorganiser le monde rural et modifier la structure de la population traditionnellement soumise au risque épidémiologique. Dérioz et *al*. (1996) abondent dans ce sens : « aux côtés des agriculteurs, d'autres acteurs, retraités, héritiers non-résidents, néoruraux, résidents secondaires, interviennent dorénavant sur le paysage rural et confèrent à l'espace de nouvelles fonctions ». De même, dans les zones proches des agglomérations, « cette explosion de l'habitat individuel […] s'effectue au détriment de l'espace rural péri-urbain : lorsqu'ils ne disparaissent pas purement et simplement, les éléments du paysage antérieur subsistent de manière interstitielle, sous forme d'enclaves […] qui conservent parfois […] une vocation agricole ». La résultante principale de ces dynamiques est l'apparition de paysages hybrides, mi-urbains, mi-ruraux, qui offrent une grande variété de ressources alimentaires et des milieux exploitables par un animal opportuniste comme le renard. Ces nouveaux espaces complexes sont à l'interface entre de fortes densités de population et des zones épidémiologiquement actives. Ils participent ici à l'augmentation probable du risque épidémiologique.

3. Le diagnostic spatial : un atout pour comprendre, une arme pour lutter

3.1. Au chevet du paysage

Se mettre au chevet du paysage c'est littéralement le veiller et le soigner. Tout d'abord le veiller c'est savoir identifier des symptômes, plus ou moins visibles, plus ou moins graves. Le soigner ensuite est un savant mélange d'action et de contrôle. L'expertise apportée en matière d'aide à la décision se doit d'intégrer globalement les processus paysagers, écologiques, économiques de sorte qu'une action visant à juguler un phénomène n'amène pas plus de perturbation dans le système qu'elle n'en élimine.

Mais revenons au travail de veille « paysagère » qui consiste, à l'instar de la veille sanitaire, à identifier à la fois les facteurs du risque présent et les risques présumés. Une démarche classique en écologie du paysage consiste à déterminer, sur la base de données réelles ou à partir d'études écologiques plus globales, des variables d'intérêt pour une problématique ; puis à étendre les conclusions tirées de l'analyse de ces variables à la totalité de l'espace de manière à évaluer le risque en tout point de l'espace. Etablir un diagnostic spatial, c'est identifier et hiérarchiser les processus générateurs ou amplificateurs du risque.

Dans le cas du cycle parasitaire d'*E. multilocularis*, le rôle présumé du paysage a déjà été évoqué. Rappelons seulement brièvement l'influence du paysage sur ce cycle et les divers scénarios supposés propices à une augmentation de la charge parasitaire. Dans l'absolu, un paysage optimal pour le parasite serait en mesure d'héberger conjointement de fortes densités de micromammifères et de renards. Il faudrait, de plus, que ce paysage fournisse nourriture et habitat en quantités suffisantes pour les différentes espèces, et que les conditions climatiques (température, humidité) soient favorables à la survie des œufs du parasite. Il est remarquable de constater que cette description correspond quasi-parfaitement au paysage prairial rencontré sur les plateaux tibétains où l'on enregistre de fortes prévalences humaines (Raoul, 2001a). Dans ce cas précis, les comportements des populations locales vivant au contact de chiens laissés à divaguer pour la recherche de nourriture vient renforcer le diagnostic.

En Europe de l'Ouest, aucun paysage ne présente un tel degré d'uniformité sur de grandes superficies. Les paysages au sein desquels les plus fortes prévalences vulpines ont été enregistrées comportent de grandes superficies de prairie et le reste de l'occupation du sol se compose classiquement d'autres terres agricoles et de forêts. Un paysage peut être considéré comme épidémiologiquement optimal quand seuls un ou deux paramètres favorables sont altérés. Une proportion trop faible d'habitat favorable aux campagnols incitera par exemple les renards à reporter leur prédation sur d'autres sources de nourriture et donc à limiter leur risque de contamination. De même, le manque d'habitat adapté au renard ou, au contraire, une surabondance d'habitat en présence de faibles populations d'hôtes intermédiaires, pourront altérer les dynamiques de transmission parasitaire. Ces exemples valorisent à nouveau l'approche paysagère qui peut être menée sur ces problématiques d'écologie du paysage. Ces symptômes peuvent donner lieu à une cartographie qui leur donnera une dimension spatiale et une interprètabilité intéressante, bien qu'à manier avec précaution.

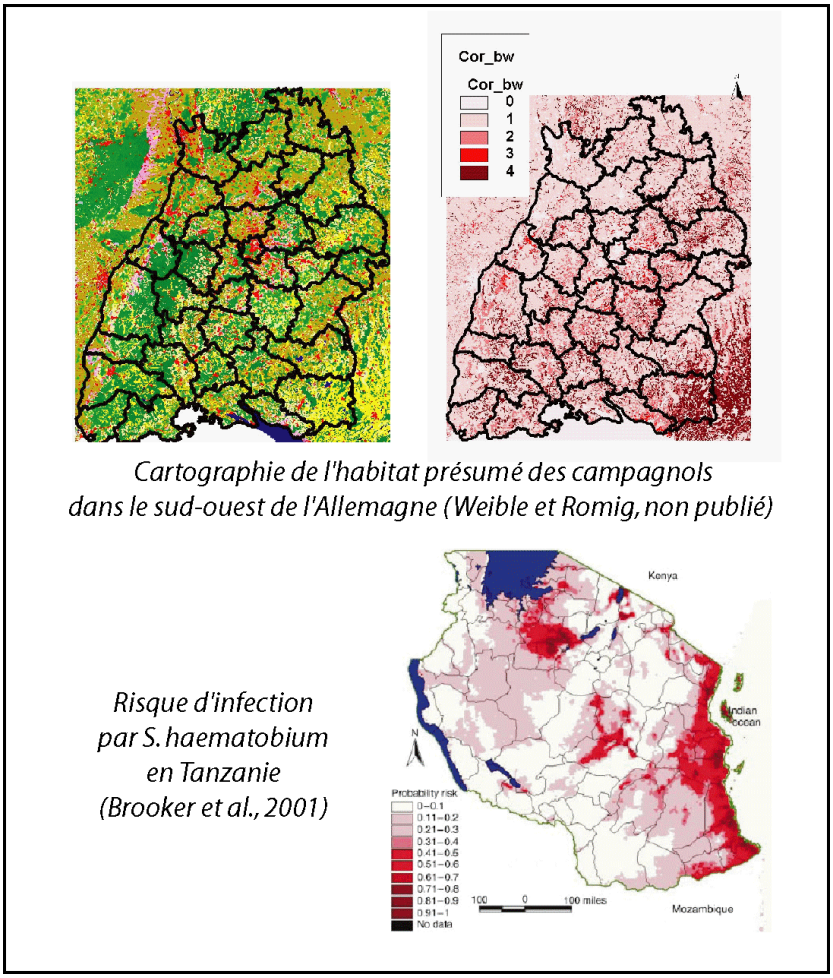
3.2. La carte, expression des flux, reflet des processus

La cartographie traditionnelle a pour fonction première de représenter l'espace géographique à différentes échelles de manière à en faciliter la lecture et à en donner une vision synthétique. Ce type de carte inclut un maximum d'informations nécessaires à ceux qui s'en servent pour se repérer dans l'espace. Le territoire est décrit de la manière la plus exhaustive possible dans une optique d'orientation et de localisation.

La cartographie thématique propose une interprétation de l'espace géographique en fonction d'un phénomène d'intérêt. Citons quelques exemples classiques que sont les cartes de densité de population, de densité de surface boisée ou encore de trafic routier. Dans tous les cas, la création de ces cartes nécessite un traitement de l'information initiale, par croisement de données géographiques et statistiques, qui permet de représenter spatialement la problématique de départ. Ces cartes ont le grand avantage de ne faire apparaître que la ou les variables d'intérêt, fournissant ainsi une image exploitable par les aménageurs, les décideurs à l'origine de la demande. Tout l'enjeu consiste à trouver les méthodes d'analyse et de représentations adaptées au problème en objet.

La cartographie thématique donne à lire le risque dans son environnement spatial et rend possible la détermination de zones sensibles, de populations à informer, d'espaces vulnérables. Dans la prise de mesures concrètes, elle fournit un support aux actions engagées en spatialisant les résultats de méthodes de modélisation du risque inondation, du risque incendie, du risque technologique, etc. La bibliographie en écologie du paysage donne de nombreux exemples d'applications de la cartographie thématique (Pfeiffer et Hugh-Jones, 2002 ; Danson et *al*., 2003 ; Brownstein et *al*., 2003 ; Brooker et Michael, 2000)(figure 26).

Les outils informatiques, et notamment les SIG, facilitent grandement la représentation cartographique des flux et des processus qui entrent en jeu dans les problématiques d'écologie du paysage. Il faut cependant rester très vigilant sur l'échelle des données disponibles, des phénomènes étudiés et des espaces couverts. Une erreur dans l'échelle d'appréhension d'un de ces éléments peut conduire soit à une représentation cartographique trop grossière pour faire apparaître la variable d'intérêt, soit au contraire à mettre en avant des zones qui ne correspondent pas aux paramètres recherchés. Néanmoins, la carte reste un outil de diagnostic spatial puissant dont l'utilisation et la lecture relativement aisée constitue un atout indéniable pour favoriser les rapports entre le monde de la recherche et les sphères décisionnelles.



Cartographie de l'habitat présumé des campagnols dans le sud-ouest de l'Allemagne (Weible et Romig, non publié)

Risque d'infection par S. haematobium en Tanzanie (Brooker et al., 2001)

Figure 26 : Exemples de cartographie thématique appliquée en écologie et en épidémiologie.

3.3. Vers des actions ciblées et motivées

Il existe deux méthodes principales envisageables pour réduire un risque : soit agir sur l'aléa, soit agir sur la vulnérabilité. La réduction de l'aléa dans le cas de l'échinococcose alvéolaire équivaut à faire disparaître les œufs de l'environnement, c'est à dire vermifuger la totalité des hôtes définitifs. Cette mesure devrait être maintenue pendant un temps suffisamment long pour que les hôtes intermédiaires, vecteurs eux aussi, disparaissent afin que les renards ne se recontaminent plus. La difficulté d'établissement de mesures efficaces est encore accrue par la persistance possible du parasite dans l'environnement, facteur qui peut ré-initier le cycle parasitaire plusieurs mois après le traitement de la zone. Certains tests de terrain ont été menés en Allemagne mais, si la prévalence vulpine a été nettement abaissée dans la période qui a suivi les campagnes visant à vermifuger les animaux, elle retrouve rapidement des niveaux antérieurs (Schelling et *al.*, 1997). Le constat est donc que

des mesures vétérinaires visant à limiter l'aléa épidémiologique lié au ténia échinocoque nécessiteraient des moyens extrêmement lourds qui ne conduiraient pas, de manière certaine, à une réelle amélioration de la situation à moyen et long terme.

L'aléa pourrait, cependant, être réduit de manière beaucoup plus radicale en procédant à la destruction massive des populations d'hôtes. Cependant ce type de mesure serait certainement mal perçu par l'opinion publique et constituerait surtout une démarche extrêmement discutable écologiquement et difficile à assumer politiquement. Là encore, des moyens énormes seraient nécessaires et aucune garantie ne pourrait être apportée quant à l'impact potentiel sur l'écosystème global. De telles mesures peuvent induire d'autres risques de déséquilibre écologique, de pullulation d'autres espèces faute de prédation, qui ne sont pas plus souhaitables que le problème initial.

Enfin, l'aléa peut éventuellement être réduit en agissant sur les dynamiques écosystèmiques des paysages. Plusieurs expériences ont été menées sur d'autres problèmes mais semblent mieux adaptées à des processus actifs à l'échelle locale. A l'échelle d'une région ou d'un continent, de telles démarches sont pratiquement impossibles à initier et leurs résultats sont toujours difficiles à évaluer. A l'heure actuelle, seuls des programmes comme la PAC, impliquant d'énormes moyens financiers, sont à même de générer des transformations profondes dans les paysages. Il faudrait vraiment que le risque sanitaire atteigne des valeurs encore inconnues et que des mesures simples et notoirement efficaces soient préconisées par les écologues du paysage pour qu'une volonté politique s'amorce et que des décisions adéquates suivent. Nous n'en sommes pas là. Mais revenons maintenant à la vulnérabilité.

La vulnérabilité en matière de risque sanitaire peut être abordée sous l'angle de la prévention du public. Pour l'échinococcose alvéolaire, des documents émanant de la région Franche-Comté et de l'état ont vu le jour et sont diffusées (Observatoire Régional de l'Environnement de Franche-Comté, 2003 ; Direction Générale de la Santé, 2004). Ce type de démarche peut constituer une première étape dans la sensibilisation de la population. Quand le problème prend de l'ampleur et que certaines zones sont identifiées comme à risque, des dépistages systématiques peuvent être envisagés. Ils permettent d'obtenir un instantané de la situation sanitaire sur un espace donné et, le cas échéant, de traiter les personnes infectées avant que leur état ne soit critique. De tels protocoles ont été conduits dans le Doubs (Giraudoux et *al*., 1996) et vont l'être dans le Massif Central. Ces campagnes ont toutefois le double désavantage d'être coûteuses et d'être perçues comme alarmistes par les populations concernées. En effet, une population dépistée, même indemne de maladie, sera soumise à une situation d'inquiétude et de stress liée à une augmentation parfois radicale du sentiment de vulnérabilité des personnes.

Politiquement, la gestion des risques sanitaires, et notamment épidémiologiques, est un exercice périlleux. Effectivement, alors que trop de prévention peut créer une psychose disproportionnelle, trop de négligence peut entraîner des conséquences également disproportionnées. O'Riordan (1986) a tenté une modélisation systémique des étapes de gestion du risque. Selon lui, « La gestion des risques environnementaux se décompose en quatre phases : identification, estimation, évaluation et contrôle du risque ; ce qui fait le lien avec la subjectivité, les aspects moraux et les aspects pratiques du contrôle ». La figure 27 illustre ce modèle.

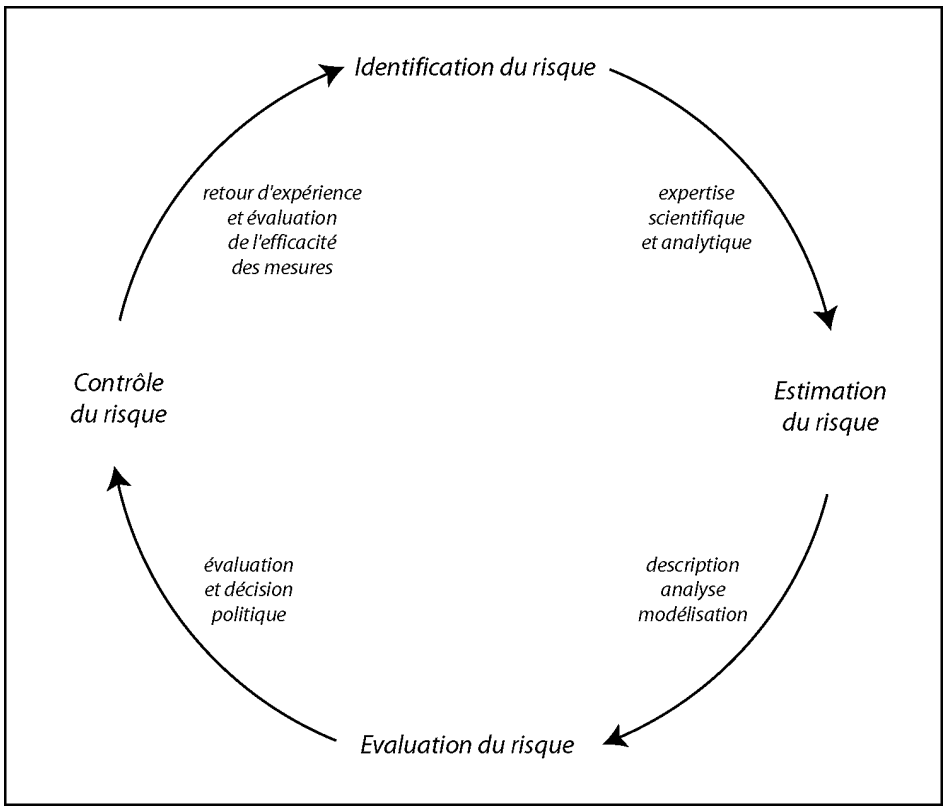


Figure 27 : Diagramme de la perception du risque (d'après O'Riordan (1986)).

L'aide à la décision est un des objectifs du diagnostic spatial. La démarche géographique appliquée à des processus dynamiques dans le temps et dans l'espace constitue un atout pour leur compréhension et une arme pour lutter contre leurs conséquences indésirables. Les acteurs de la décision ont aujourd'hui largement compris l'intérêt qu'ils ont à prendre l'avis des experts, qui leur permet de considérer toutes les données d'un problème et de gérer ces situations par des actions ciblées spatialement et motivées scientifiquement, chose qui n'était pas acquise il y a quelques décennies encore.

Conclusion

La grande diversité d'aspects que comporte le risque sanitaire, dans le cas de l'échinococcose alvéolaire, ne permet pas une lecture synthétique aisée des différents mécanismes à l'origine du risque. Pour en obtenir une vision exhaustive, il est crucial d'identifier et de décrire séparément, dans un premier temps, les différentes composantes du risque épidémiologique. Le risque lié au paysage ne nécessite pas la mise en œuvre des mêmes outils que le risque lié aux comportements humains. Le potentiel de survie des œufs du parasite dans l'environnement n'est pas abordé à la même échelle de temps et d'espace que les modes d'utilisation de l'espace du renard. Le risque de contamination de l'homme implique nécessairement la prise en compte de la dimension sociale et politique du risque. L'évaluation qui en est faite et son application dans l'aide à la décision peuvent avoir des conséquences importantes sur la gestion des facteurs liés à la maladie et les actions engagées. Il est donc primordial que les conclusions des travaux menés soient le fruit d'une démarche raisonnée n'excluant aucune hypothèse et mettant en avant les limites nécessairement liées à toute tentative de modélisation de phénomènes complexes.

CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE

L'échinococcose alvéolaire est une zoonose considérée comme émergente. Ce statut a justifié la mise en place de programmes d'épidémiosurveillance à l'échelon français et européen. Ces programmes ont pour principal objectif la détermination de l'extension géographique du parasite responsable de la maladie, *Echinococcus multilocularis*, mais ils visent aussi à améliorer les connaissances liées aux dynamiques de transmission du parasite au sein des hôtes intermédiaires et définitifs nécessaires à sa survie. Les œufs du parasite constituent l'agent pathogène responsable de la maladie. Ils se retrouvent dans les fèces des renards et sont soumis aux caractéristiques de leur environnement immédiat dont la température et le degré d'humidité conditionnent directement la durée de vie.

Dans ce contexte écologique et épidémiologique, le paysage semble jouer un rôle important. Il influe en effet sur l'utilisation de l'espace par les hôtes intermédiaires et définitifs en conditionnant la disponibilité en habitat et en nourriture du domaine de vie de ces hôtes. L'écologie du paysage s'attache à relier la composition et la configuration des paysages aux processus biologiques et écologiques qui y prennent place. Des méthodes de description et de quantification des patterns paysagers ont progressivement été développées et fournissent des outils indispensables à l'étude des liens qui peuvent unir le ténia échinocoque à son environnement et à ses hôtes.

L'objectif essentiel, lié à la compréhension des composantes caractéristiques du cycle parasitaire, est l'évaluation des risques associés à l'échinococcose alvéolaire. Le risque peut être appréhendé à plusieurs échelles et au niveau de divers stades de développement du parasite. La détermination de paysages à risques pour la présence des œufs du parasite peut avoir des implications en santé publique. L'évaluation du risque sanitaire peut fournir un support unique dans le cadre de l'aide à la décision et de la mise en place de mesures de lutte contre une telle zoonose.

DEUXIÈME PARTIE

FORMALISATION D'UNE APPROCHE : LE PAYSAGE, LE RENARD, LE PARASITE ET LES SYSTÈMES D'INFORMATION GÉOGRAPHIQUE

INTRODUCTION DE LA DEUXIEME PARTIE

Le risque épidémiologique lié à la présence du cycle parasitaire d'*E. multilocularis* dans l'environnement est formé d'éléments spécifiques inégalement reliés les uns aux autres. Les interactions et les échelles auxquelles ces éléments sont soumis définissent la complexité des dynamiques du parasite et de ses hôtes. Il n'est pas envisageable d'appréhender cette complexité sans commencer par rassembler les informations disponibles sur les facteurs qui contraignent le cycle parasitaire. Il est également important d'aborder les méthodes d'analyse possibles et les besoins nécessaires à leur mise en place. La nature des données spatiales disponibles constitue le matériel, la base sur laquelle le travail peut se construire. Ces données apparaissent ainsi comme un facteur qui contraint les approches développées, mais elles forment également la base incontournable de toute étude spatiale. De plus, les traitements pouvant être appliqués aux données brutes laissent envisager une très large gamme d'hypothèses différentes. L'intégration de ces hypothèses, et la manipulation des données en règle générale, nécessitent des outils spécifiques. Les Systèmes d'Information Géographique sont dédiés à ces tâches. Les fonctionnalités de gestion d'acquisition, de structuration, d'analyse et de présentation des données qu'ils proposent en font des outils bien adaptés.

Dans un premier chapitre, nous commençons par définir les terrains d'étude qui ont servi de base à nos travaux. Les méthodes de description et d'analyse des contextes paysagers sont ensuite évoquées avec une attention particulière qui est portée aux questions d'échelle. Nous nous penchons ensuite longuement sur les facteurs influençant le cycle parasitaire d'*E. multilocularis* tels qu'ils peuvent être décrits dans la littérature. Nous avons regroupé ces facteurs selon qu'ils décrivent l'influence du

climat, les spécificités des hôtes intermédiaires, des hôtes définitifs et enfin les préférences de prédation des renards.

Les méthodes permettant de décrire les facteurs identifiés dans le premier chapitre sont ensuite évoquées. Les outils de diagnostic spatial que constituent les Systèmes d'Information Géographique sont détaillés en nous attachant plus longuement à la description des données, aux traitements qui peuvent leur être appliqués, et aux cartes qui peuvent être produites. Le terme de Système d'Information Epidémiologique est également introduit comme pouvant fournir une architecture évolutive et interactive d'évaluation du risque sanitaire.

A travers l'exemple de la constitution de l'indice prairial, nous entrons ensuite dans le vif de la traduction spatiale d'hypothèses écologiques et épidémiologiques. Le développement d'une approche visant à identifier les principales communautés d'espèces de rongeurs en France est plus spécifiquement détaillé. La préparation des indices paysagers de composition et de configuration, ainsi que celle des densités de Campagnol terrestre et des données climatiques, vient ensuite illustrer les étapes nécessaires à la constitution des variables sur lesquelles sont fondés les travaux ultérieurs. Ces variables sont à la base des analyses conduites et s'avèrent indispensables à une description fine des processus étudiés.

Chapitre 1

Paysage, hôtes et parasite : le système épidémiologique d'Echinococcus multilocularis

La prise en compte des caractéristiques paysagères entrant en jeu dans l'établissement des dynamiques de transmission d'*E. multilocularis* ne peut être envisagée sans une description préalable des paramètres complexes qui les contraignent. Le paysage, inscrit dans l'espace, peut être défini comme le récepteur du risque épidémiologique.

Il importe toutefois, dans un premier temps, de donner une description globale des contextes paysagers où ces processus écologiques et épidémiologiques vont s'inscrire. Ceci étant fait, se posent les questions délicates de la description des paysages, des distinctions qui peuvent s'opérer entre les différents contextes, et des échelles auxquelles ils sont sensibles. Enfin, une tentative de définition du risque épidémiologique potentiel inscrit dans les paysages nécessite une connaissance fine et exhaustive des caractéristiques propres à chaque élément écologique ou biogéographique venant s'articuler dans les dynamiques de transmission du parasite.

1 Les contextes paysagers

1.1 Terrains d'étude

La grande variété des contextes et des échelles auxquels le cycle parasitaire d'*E. multilocularis* est sensible nous a incité à ne pas privilégier un seul niveau d'échelle d'analyse mais à en considérer plusieurs. Il a en outre été nécessaire de définir clairement, à chaque niveau d'échelle, les attentes envisageables et les limites raisonnables à fixer aux analyses menées. Pour ce faire, nous avons poursuivi deux démarches spécifiques mais complémentaires.

Dans un premier temps, nous nous sommes intéressés à la situation épidémiologique dans une zone de haute endémie. Le département du Doubs a été retenu pour cette approche car il a fait l'objet de nombreux travaux sur le parasite. En outre, il offre l'avantage d'être couvert par un jeu de données disponibles déjà bien fourni. L'intérêt d'un travail à l'échelle du Doubs, département à la situation épidémiologique connue, résidait justement dans l'étude fine des caractéristiques paysagères et écologiques qu'il était possible d'associer avec une zone d'endémie. La base de données du programme français nous a aussi permis d'aller au plus près de la contamination en explorant précisément le contexte paysager d'échantillons positifs du département. A ce niveau de précision, l'objectif était essentiellement descriptif : il nous a donné l'opportunité d'associer un diagnostic terrain à une base de données.

Dans un second temps, les zones couvertes par les programmes français et européen d'épidémiosurveillance ont induit la prise en considération d'espaces nettement plus vastes. En France, tout d'abord, le territoire actuellement prospecté dans le cadre du dispositif de veille sanitaire correspond à une superficie approximative de 220 000 km², soit un taux de couverture du territoire approchant les 40 %. L'espace couvert par le programme européen EchinoRisk s'étend du sud de la France aux rivages polonais de la mer Baltique. Le décalage apparent entre ces deux échelles et l'étude d'un cycle écologique impliquant des hôtes au rayon d'action relativement restreint peut surprendre. Pourtant, c'est à ces échelles que le risque épidémiologique est le plus efficacement décrit. En effet, dans une situation sanitaire continentale encore mal définie, le diagnostic en présence/absence d'*E. multilocularis* est une information cruciale qui doit intervenir en amont de travaux plus avancés. C'est aussi à ces échelles que l'on pourra appréhender la présence et les diverses communautés d'hôtes du parasite qui coexistent. De même, c'est à l'échelle nationale et continentale que les grandes lignes du climat pourront être décrites et associées à l'extension géographique présumée du parasite. Les trois échelles retenues pour ce travail sont illustrées dans la figure 28.

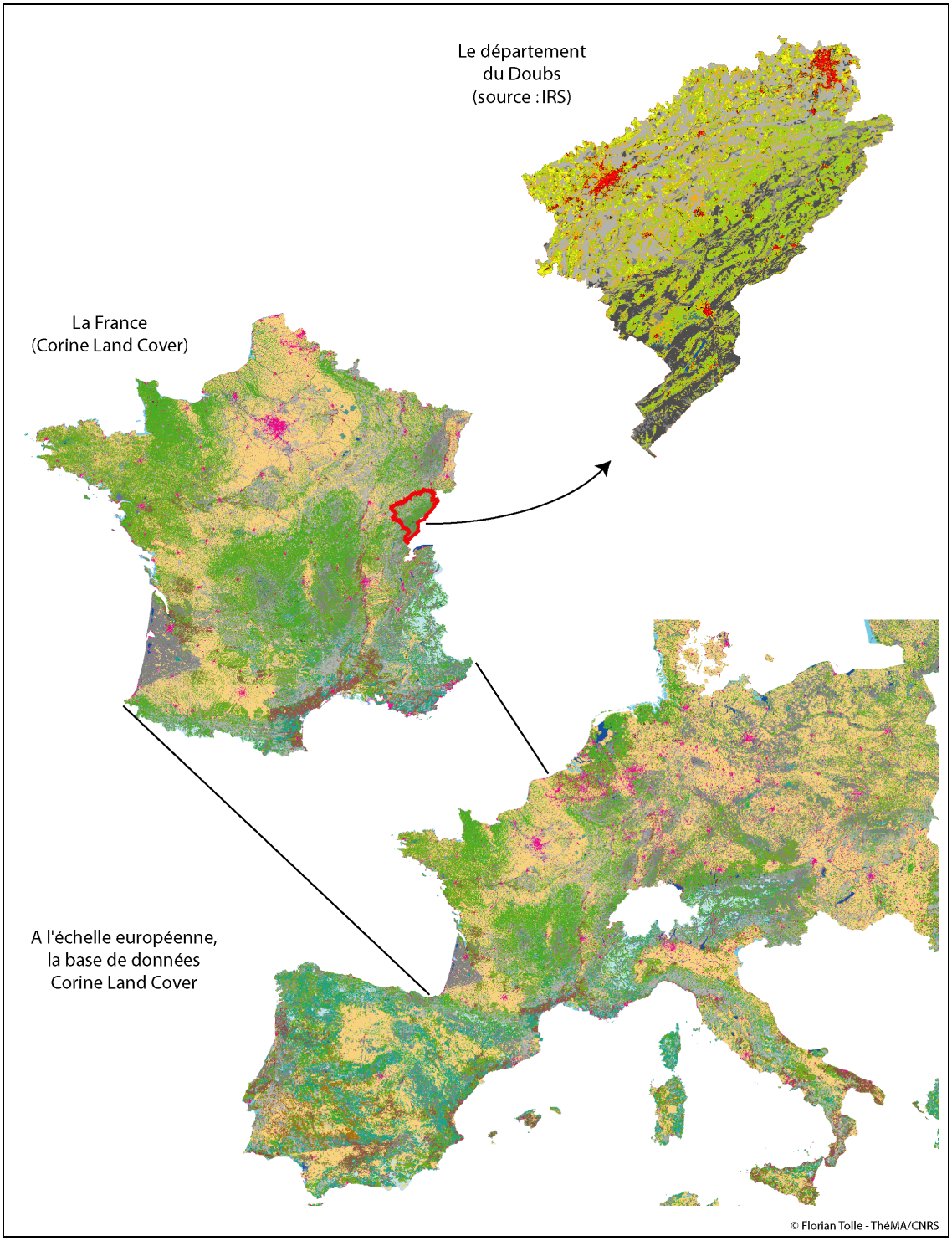


Figure 28 : Les terrains d'étude : trois échelles d'appréhension des processus.

Le Doubs

Le département du Doubs se situe dans l'est de la France. Il est inclus dans la région Franche-Comté et frontalier avec la Suisse. D'une superficie d'environ 5260 km², le

Doubs couvre un territoire topographiquement animé au sein duquel on distingue quatre ensembles principaux. Ces ensembles peuvent se définir comme des gradins qui se succèdent du nord-ouest au sud-est selon une altitude croissante.

Le premier, appelé Bas-Pays, entre 200 à 400 mètres d'altitude, se situe globalement à l'ouest de la basse vallée du Doubs formant l'axe Montbéliard – Besançon. Le Bas-Pays présente une topographie assez vallonnée, voire accidentée. Il n'en reste pas moins propice aux cultures qui y bénéficient d'un climat comparativement moins rude.

Les deuxième et troisième ensembles paysagers du Doubs peuvent être réunis sous l'appellation générale de plateaux. Les premiers et seconds plateaux s'échelonnent à des altitudes variant de 400 à 900 m. Les plateaux offrent une topographie globalement tabulaire mais restent vallonnés et entrecoupés de faisceaux, sortes d'avant-postes des plis de la haute-chaîne jurassienne. Le principal de ces faisceaux, appelé l'ondulation transversale, forme la limite naturelle entre les premiers et seconds plateaux. La forêt, les prairies et les cultures se partagent l'essentiel du terrain. Les prairies qui dominent l'espace agricole sont destinées à l'élevage laitier pour l'essentiel. Avec l'augmentation de l'altitude, la forêt de feuillus laisse progressivement la place aux résineux. Cette évolution est aussi liée aux choix qui ont été opérés en matière de production sylvicole.

La quatrième entité morphologique qui caractérise le Doubs est la haute-chaîne jurassienne. Le climat peut y être extrême en hiver et donne son caractère montagnard à l'ensemble. Les monts et les vaux se succèdent toujours selon le même axe. Les versants sont couverts de vastes forêts de résineux jusqu'aux crêtes où l'on retrouve parfois des prairies naturelles. Les vaux où dominent les prairies et prés de fauche sont dévolus à l'élevage. La neige hivernale conforte l'identité spécifique de la haute-chaîne.

La France

La zone couverte par le programme français d'épidémiosurveillance s'étend à l'heure actuelle sur un large tiers nord-est du pays. Une ligne passant de la Haute-Normandie au nord du Massif Central et finissant dans les Hautes-Alpes permet de circonscrire grossièrement cette zone. Seuls les départements alsaciens n'ont pas encore rejoint le programme. Le premier constat est que le territoire concerné offre des caractéristiques paysagères et agricoles fortement contrastées. Morphologiquement, il est important de signaler les traits principaux identifiables sur cette zone.

Au nord, le Bassin Parisien se singularise par son relief très peu marqué et son agriculture céréalière intensive. Les côtes champenoises et lorraines offrent un contexte moins monotone qui assure la transition avec les massifs de moyenne montagne que sont les Vosges, le Jura et le Morvan. Au sud du Bassin Parisien, le Massif Central

constitue l'élément topographique principal, alors qu'au sud-est du pays, ce sont les Alpes qui s'imposent par leur masse élevée. Enfin, les vallées de la Saône et du Rhône offrent des zones peu accidentées associées à une agriculture intensive. Dans une optique prédictive, nous avons étendu les analyses réalisées sur la zone d'étude à la totalité du territoire français. Nous verrons dans quelle mesure cette démarche est cohérente ainsi que les limites qui y sont associées.

L'Europe

Le programme européen EchinoRisk couvre de manière discontinue une large zone, dont la zone d'étude française forme la limite occidentale, et les travaux réalisés en Slovaquie et en Pologne la limite orientale. Comme nous l'avons constaté sur la figure 7, la plupart des pays n'ont pas échantillonné la totalité de leur territoire. A l'heure actuelle, l'effort de collecte d'information sur la présence parasitaire en Europe s'est essentiellement porté sur des régions où le parasite était déjà connu. On constate qu'aucune investigation n'a été menée en Europe méridionale et méditerranéenne, ce qui est assurément lié au fait que le parasite n'est pas suspecté dans ces zones où les conditions climatiques sont censées lui être défavorables. Ainsi l'étude se limite à une zone connaissant un climat de type océanique à l'ouest et semi-continental, ou montagnard, plus à l'est. Toutes les zones couvertes sont donc soumises à un régime frais et pluvieux. Par ailleurs, elles sont largement exploitées par l'homme et l'agriculture y est partout très développée.

Evolution des espaces

Les différents terrains d'étude que nous venons d'évoquer ne correspondent pas à des entités figées mais sont bel et bien en perpétuelle évolution. Les pratiques agricoles évoluent, les politiques changent, la société introduit des bouleversements dans la manière d'appréhender l'espace rural, de le gérer, de modeler les paysages. Ces mutations s'inscrivent parfois sur des pas de temps relativement courts et peuvent avoir des conséquences à de multiples niveaux, y compris écologiques et épidémiologiques. Dans son ouvrage sur les mutations des campagnes, Renard (2002) aborde ces dynamiques dans le contexte de l'agriculture. La mécanisation de l'agriculture a conduit les exploitants à remodeler le dessin des champs, leur forme. Leur taille a aussi évolué rapidement avec l'avènement du tracteur. A cela se sont ajoutées les restructurations foncières, comme le remembrement, qui ont pour but de regrouper les parcelles dans l'espace pour en faciliter l'exploitation et en améliorer les rendements. Les espaces agricoles, soumis à l'action de ces remaniements fonciers se transforment donc en « paysage de plus en plus uniformisé et constitué de grandes parcelles géométriques ». C'est la diffusion d'un « openfield-mosaïque » dans les espaces à dominante agricole qui vient effacer petit à petit les traces des anciens parcellaires. Les conséquences écologiques de ces remaniements ont fait l'objet de nombreux travaux, notamment dans

l'ouest de la France (Burel et Baudry, 1990 ; Millan de la Pena et *al*., 2003). Les mutations paysagères qui en résultent sont surveillées de près, notamment dans les travaux portant sur *E. multilocularis* et ses hôtes. Giraudoux et *al*. (2003) évoquent ainsi les transformations profondes qu'a connu le Doubs avec la spécialisation laitière progressive qui s'est traduite par une conversion importante de terres cultivées en prairies permanentes. Butet et Leroux (2001) relèvent des tendances contraires dans l'ouest de la France, en Charente-Maritime, où la proportion de prairies permanentes dans les terres agricoles est passée de 55 % en 1975 à moins de 30 % en 1988. On le constate, certaines régions qui connaissaient antérieurement une situation relativement comparable se distinguent progressivement en raison d'une spécialisation accrue.

Les redistributions du peuplement ont également joué un rôle sur l'exploitation des finages avec, selon les régions, une surexploitation ou au contraire une déprise touchant des terroirs entiers. Les équilibres traditionnels du milieu rural sont aujourd'hui remis en cause par une spécialisation et une périurbanisation de plus en plus fortes laissant apparaître des espaces d'abandon, de tout-agricole, ou de périurbanisation étalée. Sur ces derniers, l'activité agricole devient secondaire en termes économiques ou sociaux, mais peut rester majoritaire en termes d'occupation du sol. La fonction même de certaines zones est parfois remise en cause ; la nature, et même l'agricole d'une certaine façon, ne sont plus conservés que comme espace d'aménité. Ce phénomène concerne notamment les espaces périurbains en pleine extension. « Dans ces espaces, l'occupation agricole se réduit [et] les remaniements fonciers sont très difficiles du fait de la spéculation sur la terre liée à ces changements de fonction espérés ou subis » (Renard, 2002). L'étalement urbain est un phénomène qui a pris une importance remarquable. L'étude des franges franciliennes actuellement en cours au laboratoire ThéMA a pour but d'appréhender au mieux ces mutations. L'artificialisation, plus que l'urbanisation, fait grande consommation de surfaces agricoles, ce qui engendre des changements profonds dans les contextes locaux. En corollaire, les espaces voués à la récréation et aux loisirs se développent également. Ce sont souvent des espaces de résidences secondaires, des lieux de villégiature, ou des zones de loisir, qui détournent certaines régions agricoles de leur fonction d'origine.

L'ampleur de ces réorientations varie fortement de région en région. L'Europe recèle encore aujourd'hui une grande diversité dans ses paysages agraires et dans les différents types d'organisations parcellaires. En Europe on observe une dichotomie entre l'Europe du Nord, spécialisée dans les productions animales, la céréaliculture, et le hors sol, et une Europe du Sud, orientée vers les productions maraîchères et les cultures pérennes. Dans ce schéma général, la France, à l'interface de l'Europe continentale, septentrionale, et du monde méditerranéen, occupe une position intermédiaire. Deux processus ont modifié le tissu agraire en Europe : d'une part les progrès de la spécialisation à l'échelle régionale, d'autre part l'agrandissement des

exploitations agricoles. En 2000, il n'y avait plus que 664 000 exploitations agricoles en France contre 1,1 million en 1988. Toute l'Europe est touchée, à plus ou moins grande échelle spatiale et temporelle, par ces mutations (Meeus et *al*., 1990 ; Turner II et Meyer, 1994). C'est en Europe de l'Ouest qu'elles ont été les plus rapides au cours des dernières décennies (Meeus, 1990), et on peut poser l'hypothèse qu'elles affecteront sous peu l'Europe de l'Est.

Les pays du programme EchinoRisk issus de l'ex bloc soviétique ont connu des mutations agricoles spécifiques à la politique menée pendant cette période. La collectivisation des terres a touché l'Europe orientale principalement entre 1947 et 1989. Les conséquences les plus radicales ont concerné les structures parcellaires. Ce modèle a imposé de grandes parcelles géométriques qui sont venues bouleverser les systèmes antérieurs très morcelés de petites exploitations. La Pologne a aussi connu la collectivisation, freinée par les résistances locales qui y ont été plus fortes qu'ailleurs. Jusqu'à aujourd'hui, la taille des exploitations polonaises est restée très modeste et il en résulte de grands retards en terme de productivité et de développement des espaces ruraux.

La combinaison de ces éléments donne une image d'un paysage en forte évolution. Ces mutations détruisent ou créent des habitats pour certaines espèces. Elles contraignent aussi des phénomènes épidémiologiques qui s'inscrivent dans les paysages. Il est cependant nécessaire, à un instant donné, de dresser un bilan paysager et écologique. Les conclusions de ce travail seront peut-être rapidement obsolètes, mais elles pourront servir de référence pour les études à venir. Notre contribution porte sur les caractères paysagers et leur influence sur les dynamiques de transmission du parasite responsable de l'échinococcose alvéolaire. A cette fin, la démarche envisagée nécessite, pour chaque échelle d'étude, la mise en place de méthodes de description du paysage que nous allons exposer maintenant.

1.2 Méthodes descriptives

L'écologie du paysage n'a eu de cesse de chercher des méthodes et des outils de description et de quantification des motifs paysagers. Gustafson (1998), dans un article de synthèse intitulé "Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art?", s'est livré à un état de l'art sur la question. Il rappelle la définition de l'hétérogénéité spatiale donnée par Li et Reynolds (1994), soit « la complexité et la variabilité des propriétés d'un système dans le temps et dans l'espace. »

La composition paysagère est généralement décrite en fonction (i) du nombre de types d'occupation du sol dans la zone d'étude, (ii) de la proportion de chaque type par rapport au total de la zone d'étude, et (iii) de la diversité existant au sein de la zone d'étude. La configuration du paysage est plus délicate à quantifier. Elle est

classiquement abordée à l'échelle du patch (parcelle homogène) ou à l'échelle du voisinage des patchs.

Une approche classique dans les questions liées au comportement d'espèces par rapport au contexte paysager consiste à envisager le paysage en le réduisant à des types d'habitats favorables ou non à une espèce donnée. Cette approche dérive directement de la théorie biogéographique des îles. Dans le cas spécifique du cycle parasitaire d'*E. multilocularis*, cette approche peut éventuellement être retenue pour la détermination de paysages propices aux campagnols, mais ne semble pas s'appliquer à la mobilité, à l'adaptabilité et à l'opportunisme dont font preuve les renards. Selon Gehring et Swihart (2003) la taille du domaine vital des espèces est fonction du paysage et notamment de sa fragmentation. Les spécificités comportementales et écologiques propres à chaque espèce (socialité, territorialité…) sont aussi à prendre en considération. Thies et *al*. (2003) abondent dans ce sens. Selon eux, le contexte paysager n'influe pas sur toutes les espèces de manière égale. Les communautés qui s'établissent sont constituées d'espèces qui ont des stratégies spatiales propres. Il est important d'appréhender la manière dont différentes espèces perçoivent leur paysage et d'inclure ces indications dans le choix des indices paysagers choisis pour chaque espèce.

Certains travaux ont cherché à utiliser les outils de l'écologie du paysage pour évaluer le rôle joué par les paysages sur les populations de rongeurs. Kozakiewicz et *al*. (1999) ont quantifié les effets de la fragmentation sur quatre espèces de rongeurs. Ils ont ainsi démontré l'influence de la configuration spatiale des patchs de forêt sur les populations de Campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*). L'importance de la taille et de la qualité du patch a aussi été mise en évidence pour la plupart des espèces. Millan de la Pena et *al*.(2003), dans une étude sur les micromammifères, ont calculé un indice de densité de haies ainsi que les ratios de chaque classe d'occupation du sol dans douze zones tests de 1 km². Ces zones ont été retenues comme étant représentatives de la diversité des systèmes agricoles de la région (Côtes-d'Armor et Ille-et-Vilaine). Ils ont ainsi démontré qu'une intensification de l'agriculture avait des effets négatifs sur les densités d'espèces à habitat spécifique.

Le renard a fait l'objet d'approches similaires. Luchenini et Lovari (1996) ont abordé l'influence de la richesse en habitats sur la taille des domaines vitaux de renards. La richesse en habitats a été calculée comme le nombre d'habitats présents par hectare. Cette méthode a permis de démontrer l'influence de cet indice sur les domaines des renards dans un contexte méditerranéen spécifique. Sur la zone d'étude, la densité moyenne de renards par km² a été évaluée à six. Des suivis d'individus ont affirmé le caractère généraliste du renard, en mettant en évidence son utilisation de neuf des douze habitats disponibles et de dix des quinze types de nourriture présents. Cette méthode,

qui aboutit à un indice de fréquentation de l'espace et d'utilisation des ressources, ouvre une piste intéressante.

Gehring et Swihart (2003) ont cherché à évaluer le rôle de la fragmentation sur le domaine vital de mammifères. Pour ce faire, ils ont choisi de décrire, à l'échelle du patch, la dimension fractale et la distance à la plus proche lisière. A l'échelle du paysage, ils ont retenu des rayons d'analyse de un et trois kilomètres en se basant sur le domaine de vie des espèces. Ils ont calculé, pour chaque voisinage et en chaque point de la zone d'étude, le pourcentage de chaque classe d'occupation du sol ainsi que l'indice de Shannon, de manière à obtenir une mesure de diversité.

Il ressort de ces exemples que la description du paysage et de ses caractéristiques structurelles et fonctionnelles peut être menée selon des protocoles très différents qui sont bien souvent issus de choix spécifiques effectués par les chercheurs. Li et Wu (2004) rappellent les précautions à prendre dans l'usage des indices paysagers. Tout d'abord, il est fondamental de prendre en considération plusieurs points en préalable à l'étude. Il s'agit de s'assurer qu'il existe une relation entre le pattern et le processus, de vérifier la pertinence écologique des indices choisis, et d'éviter la confusion entre l'échelle d'analyse et l'échelle d'observation.

De même, il convient d'être prudent dans l'interprétation des indices paysagers. La quantification des patterns paysagers n'est pas le point le plus important. Ce qui est fondamental est la manière dont ces patterns influent sur les processus (Turner et *al*., 2001). En tout état de cause, la validité d'une analyse paysagère augmente si les indices sont choisis en fonction de leur pertinence écologique. L'étude de l'offre de nourriture, d'abri, de lieux de reproduction et de sites propres aux dynamiques de populations nécessite le développement d'indices spécifiques.

La multiplicité des indices incite à les classer en grandes catégories. Gustafson (1998) constate que la plupart des indices utilisés pour quantifier l'hétérogénéité spatiale des paysages sont corrélés (O'Neill et *al*., 1988 ; Riitters et *al*., 1995) et ont donc des comportements statistiques très proches (Li et Reynolds, 1994). Plusieurs tentatives ont été menées dans l'objectif d'identifier les composantes essentielles à la description exhaustive de l'hétérogénéité paysagère en minimisant le nombre d'indices pertinents nécessaires.

Li et Reynolds (1995) proposent cinq axes principaux dans l'appréhension de l'hétérogénéité spatiale : (i) le nombre de types, (ii) la proportion de chaque type, (iii) l'arrangement spatial des patchs, (iv) la forme des patchs, et (v) le contraste entre patchs voisins. Riitters et *al*. (1995) ont, pour leur part, conduit une analyse factorielle sur 55 indices paysagers et ont distingué cinq facteurs indépendants qu'ils ont décrit comme suit : (i) compacité moyenne des patchs, (ii) texture de l'image (distribution et

contiguïté des pixels), (iii) forme moyenne des patchs, (iv) mesure fractale du périmètre des patchs, et (v) nombre de types. McGarigal et McComb (1995) ont, quant à eux conduit, une analyse en composantes principales (ACP) sur 30 indices paysagers qui a révélé l'importance de trois types d'indices principaux à savoir (i) la forme des patchs et le contraste des lisières, (ii) la densité de patchs, et (iii) la superficie des patchs.

La question du choix d'indices paysagers pertinents s'est rapidement posée dans l'approche que nous avons développée pour l'étude des hôtes d'*E. multilocularis*. La grande diversité paysagère rencontrée au sein de la zone couverte par le programme français nous a aussi conduit à nous interroger sur l'opportunité d'effectuer des comparaisons entre régions radicalement distinctes.

1.3 Classification et typologie des paysages

La constitution progressive de la base de données française nous a mené à un premier constat important. Aucun foyer de forte prévalence ne ressort nettement et on trouve des échantillons positifs dans des régions aux paysages très éloignés en termes d'occupation du sol et de configuration. Brooker et *al*. (2002) évoquent le fait que les facteurs environnementaux qui influent sur un système épidémiologique, et sur le risque de transmission sont rarement uniformes sur de grands espaces géographiques. Est-il alors cohérent de comparer le contexte écologique et épidémiologique d'échantillons contaminés en Seine-et-Marne avec celui d'échantillons positifs récoltés dans les Hautes-Alpes ?

Plusieurs auteurs ont cherché à répondre à ce genre de question, notamment en écologie. Millan de la Pena et *al*. (2003) ont abordé les dynamiques de populations de petits mammifères en cherchant à évaluer les variations observables selon un gradient de structure des paysages agricoles. Au sein de leur région d'étude, ils ont ainsi isolé douze sites de 1 km² s'échelonnant en fonction de l'intensité des pratiques agricoles dans chaque zone. L'établissement de cette typologie paysagère a été conduite par photo-interprétation d'images Landsat associée à une analyse de texture. Le croisement avec des campagnes de terrain, diverses données topographiques et géologiques ainsi qu'avec des statistiques agricoles leur a permis de valider le choix des zones tests. Ces sites ont été retenus comme représentatifs d'un contexte paysager unique. Thies et *al*. (2003), dans leurs travaux sur les relations entre les herbivores et leurs parasites, ont également testé différents contextes paysagers selon un gradient allant de paysages très simples à des paysages de plus en plus complexes et riches structurellement. Rogers et *al*. (2002) ont utilisé des données satellites et un modèle numérique de terrain (MNT) pour étudier, en Afrique, la répartition d'espèces de moustiques liées à la malaria. Dans l'optique de distinguer les contextes favorables à chaque espèce, ils ont classé leurs

échantillons selon la méthode des k-means dite des « nuées dynamiques » (Hartigan et Wong, 1979). Ils ont ainsi pu réaliser une discrimination entre chaque contexte.

L'établissement d'une typologie d'individus statistiques nécessite deux étapes. Il est nécessaire, dans un premier temps, de générer les variables qui seront utilisées pour classer les individus en fonction de leurs caractéristiques propres. Dans notre cas, ce sont des variables paysagères qui ont été calculées pour chaque échantillon récolté. Pour distinguer les principaux contextes paysagers, la notion de composition est en principe suffisante : il s'agit donc de calculer la fréquence relative de chaque classe d'occupation du sol dans la surface de voisinage. Cette caractérisation s'exprime comme un « vecteur de composition » utilisé en imagerie (Wharton, 1982 ; Rogala, 1982). Les fréquences des classes d'occupation du sol ont donc constitué les variables statistiques sur lesquelles s'est portée l'analyse.

Dans un second temps, il nous a fallu choisir une méthode de classification. Dans le domaine qui nous intéresse, deux méthodes de classification sont en général utilisées : la classification ascendante hiérarchique (CAH) et la méthode des nuées dynamiques (ou des centres mobiles ou encore des « k-means »)(Lebart et *al*., 2000).

L'algorithme de classification ascendante hiérarchique procède par agrégation progressive des individus deux à deux. Chaque classe est progressivement combinée à celle qui lui est statistiquement la plus proche jusqu'à ce qu'il n'en reste qu'une. Cet algorithme est dit ascendant et conduit à la formation d'un arbre hiérarchique à partir duquel le nombre de classes retenues dépend du choix de l'opérateur. L'algorithme des nuées dynamiques, quant à lui, affecte les individus à des classes dont le nombre, et éventuellement le centre initial, sont définis au préalable par l'opérateur. A chaque itération, un nouvel individu est introduit et un nouveau centre de classe est calculé ; on parle de centres mobiles. L'algorithme minimise la variance intra-classe et maximise la variance inter-classe. Quand le nombre d'itérations est suffisant pour obtenir une stabilité des individus au sein des classes, les « coordonnées » statistiques des centres correspondent au caractère moyen propre à chaque classe. Lebart et *al*. (2000) insistent sur le fait que la méthode des nuées dynamiques est « particulièrement intéressante dans le cas de grands tableaux ». Ces deux méthodes sont illustrées dans la figure 29.

Ces méthodes offrent la possibilité d'enregistrer, pour chaque individu, la classe d'affectation qui a résulté de la classification. Dans le cas d'individus spatialement localisés, il est alors aisé de cartographier ces résultats. Le grand nombre d'échantillons et de variables paysagères que nous avons eu à traiter nous a conduit à privilégier l'algorithme des nuées dynamiques. La classification ascendante hiérarchique s'est toutefois avérée très utile dans le choix initial des variables les plus pertinentes à introduire dans la classification, ainsi que dans l'évaluation initiale du nombre de classes à retenir.

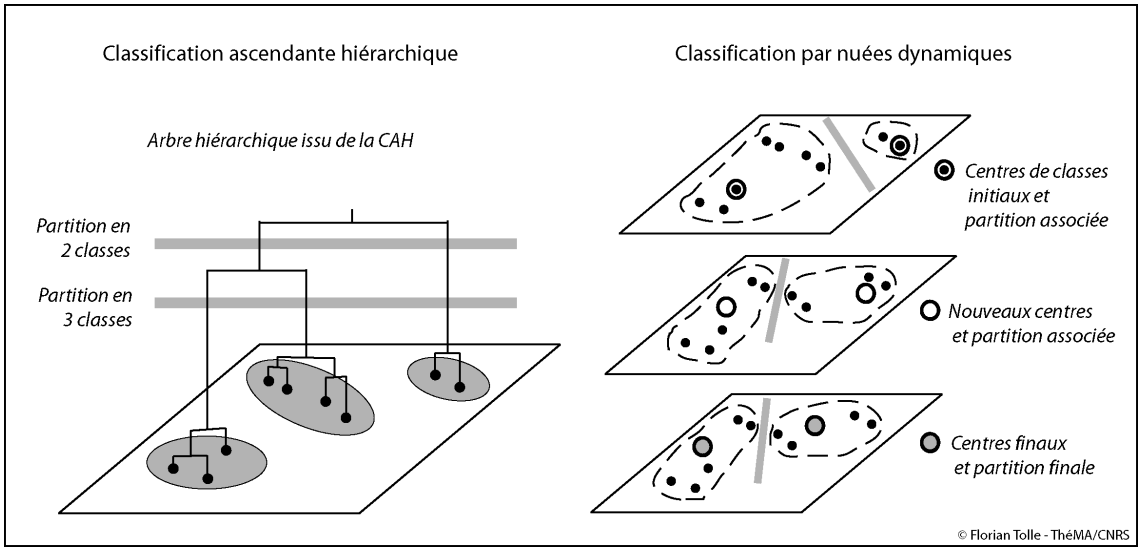


Figure 29 : Classification ascendante hiérarchique et classification par nuées dynamiques (d'après Lebart et al., 2000).

Dans notre cas, l'objectif premier d'effectuer une classification est de limiter les biais liés à la diversité des paysages couverts par le programme français. En effet, il apparaît déterminant d'identifier spatialement la diversité des situations paysagères qui conditionnent la présence du parasite. La caractérisation de types paysagers au sein desquels le parasite est fréquemment identifié peut permettre de déterminer les paysages présumés à risque mais aussi, le cas échéant, les paysages où le parasite est systématiquement absent. Cette démarche est cependant largement dépendante des choix effectués dans la constitution des variables d'entrée. L'échelle spatiale à laquelle ces variables sont calculées influe fortement sur les résultats des analyses qui en découlent et sur les conclusions qui en sont tirées.

2 Détermination de l'influence des niveaux d'échelle d'analyse

2.1 De l'échelle d'appréhension des phénomènes…

La question de l'échelle en écologie du paysage est récurrente. Nombreux sont les articles qui ne font qu'évoquer le problème de l'échelle sans en approfondir les implications. D'autres travaux évacuent cette question en justifiant le choix d'échelle sur la base de connaissances *a priori* du processus qui fait l'objet de l'étude. Heureusement, on trouve aussi des publications qui portent directement sur ces questions et sur les implications fondamentales qui en découlent.

Li et Wu (2004), dans leur optique de produire une synthèse sur les indices paysagers, rappellent qu'il faut bien faire la distinction entre l'échelle d'apparition du pattern paysager, et l'échelle à laquelle le processus d'intérêt est sensible. Ces deux échelles ne sont pas nécessairement égales et n'ont pas nécessairement de lien (Wu, 1999). Il est donc important que l'échelle de description du paysage soit à même de décrire le type d'élément paysager auquel le processus est sensible. Dans toute étude, l'échelle d'observation (échelle à laquelle on transcrit le monde réel en données) et l'échelle d'analyse (échelle à laquelle on appréhende les processus d'intérêt) doivent être clairement énoncées et comprises (Li et Reynolds, 1995).

La manière dont les espèces utilisent leur espace de vie s'exprime à des niveaux d'échelles très divers. Thies et *al*. (2003) ajoutent que les structures de communautés, l'abondance des espèces et les interactions biotiques dépendent de l'échelle à laquelle ils sont appréhendés plus que de la prise en considération d'un seul habitat. Ce constat étaie l'idée, maintenant répandue, qu'il faut se placer dans une perspective paysagère (Turner et Gardner, 1991 ; Kareiva et Wennergren, 1995 ; Pickett et Cadenasso, 1995 ; Menalled et *al*., 1999 ; Wiegand et *al*., 1999). Le contexte paysager n'influence pas toutes les espèces de manière égale et les communautés qui interagissent sont constituées d'espèces qui ont des stratégies spatiales propres. La notion d'« échelle spatiale fonctionnelle » se réfère au niveau de perception auquel les organismes répondent à leur contexte paysager. Holt (1996) émet l'hypothèse que l'échelle spatiale à laquelle agit un organisme est dépendante de son niveau dans la chaîne trophique. Selon cette logique, les populations de prédateurs doivent être suffisamment mobiles pour prospecter les différents patchs où vivent leurs diverses proies. Ainsi, la densité d'espèces de niveau trophique élevé serait logiquement déterminée par des espaces plus larges, donc des échelles spatiales plus petites, que celles d'espèces ayant un niveau trophique inférieur.

Gehring et Swihart (2003) ont adopté un raisonnement proche. Leur hypothèse centrale est que la fragmentation des habitats peut affecter les mammifères prédateurs, car elle change la répartition spatiale des ressources qui leur sont nécessaires. Il existerait des différences entre les espèces à large domaine de vie et les espèces à domaine de vie restreint. Dans un environnement dominé par l'agriculture intensive, le renard a été identifié comme une des espèces ayant le plus grand domaine de vie avec un rayon de 1100 mètres en moyenne.

Les prédateurs généralistes, tels que le renard, sont reconnus comme s'adaptant mieux aux habitats fragmentés car ils sont mobiles et exploitent mieux les diverses ressources disponibles (Saunders et *al*., 1991 ; Vos et *al*., 2001). La perception de l'hétérogénéité serait donc liée à la masse corporelle de l'espèce (Lidicker et Koenig, 1996). Plus une espèce de mammifère est grande, plus elle percevra le paysage comme

homogène. Ainsi, des espèces telles que le renard ont de plus grands voisinages écologiques car ils sont plus mobiles, et ils ne connaissent que peu de facteurs limitant leurs déplacements (Addiccott et *al*., 1987). Une étude approfondie de ces phénomènes nécessite une connaissance fine du comportement de l'espèce de manière à définir les paysages écologiques qui lui sont associés (Zollner et Lima, 1997). En outre, les rapports entre les espèces et les relations proies-prédateurs sont régis par des liens complexes qui nécessitent une approche multiscalaire (Brown et Litvaitis, 1995).

Hansson (2002b) a abordé la question des dynamiques de populations de micromammifères à trois échelles spatiales distinctes. Tout d'abord à l'échelle de l'habitat (de 1 à 10 ha) qui représente une zone petite et relativement homogène. Ensuite à l'échelle du paysage (de l'ordre de quelques dizaines de km²). Enfin à l'échelle de la région (de l'ordre de quelques milliers de km²). Hansson justifie ces échelles par la prise en compte de facteurs tels que l'offre de nourriture, la pression de prédation ou encore les facteurs climatiques. Staubach et *al*. (2001) se sont basés sur des travaux effectués par radiopistage de renards, dans le Brandenburg en Allemagne, pour le choix de leur rayon d'analyse fixé à 2,5 km de rayon. Giraudoux et *al*. (2002) ont appréhendé l'écologie de la transmission d'*E. multilocularis* à deux échelles distinctes. Les hôtes sont appréhendés ici dans leurs modes d'interactions. La première échelle, dite régionale (n x 10 km), est définie comme appropriée à la description des dynamiques de populations de rongeurs et aux relations proies-prédateurs. La seconde, dite locale (n x 10 m), est centrée sur les modes de contamination des hôtes intermédiaires.

D'autres travaux ont tenté d'aborder l'échelle spatiale de manière exploratoire. Berthier et *al*. (2003) ont réalisé une quantification à l'échelle locale du paysage par analyse de courbes radiales dans l'environnement de données ponctuelles. Cette méthode a pour objectif d'identifier les motifs spatiaux présents au sein du paysage et leur degré d'hétérogénéité. Elle est ici appliquée à l'étude de la dynamique spatio-temporelle du Campagnol terrestre. La courbe, générée selon un rayon croissant, peut présenter une rupture qui correspond à un seuil dans la composition du paysage. Ce rayon peut donc être assimilé à une échelle à partir de laquelle le contexte paysager commence à varier fortement en comparaison des contextes plus proches de l'échantillon. La méthode a été développée par Foltête et *al*. (2002) et appliquée à la reconnaissance des échelles associées à l'occurrence d'espèces d'oiseaux. Elle offre l'avantage de permettre, à partir d'observations ponctuelles de présence/absence d'une espèce ou d'un parasite (comme dans le cas d'*E. multilocularis*), d'explorer systématiquement les caractéristiques spatiales et scalaires. De plus, elle permet de s'affranchir des hypothèses écologiques formulées *a priori* pour révéler la nature propre des paysages concernés par le processus d'intérêt. Nous reviendrons sur cette approche.

En matière d'échelle, chaque problématique nécessite l'établissement d'un protocole visant à l'identification d'un, ou de plusieurs, niveaux d'échelle pertinents. Ces échelles sont rarement homogènes sur de grands espaces et il est nécessaire de les moduler selon des contextes paysagers définis clairement au préalable. Selon Gustafson (1998), la plupart des conditions écologiques et environnementales se caractérisent mieux sous forme de gradient. Les conditions à l'intérieur d'un patch ou d'un paysage précis ne sont jamais totalement homogènes. Il en va de même pour les processus qui s'y inscrivent. Il convient encore, pour être complet, de comprendre l'influence des données spatiales sur la perception de l'échelle au sein d'un paysage.

2.2 …à l'influence de l'échelle des données spatiales

Les des données spatiales disponibles fixent à la fois l'échelle minimum à laquelle des analyses seront envisageables, et les limites de la zone d'étude. Gustafson (1998) rappelle donc que deux facteurs principaux influent fortement sur les mesures d'hétérogénéité paysagère : le grain, qui est la résolution des données (par exemple la taille des pixels ou la plus petite surface cartographiée) ; et l'étendue, qui établit la superficie de la zone étudiée. Les données spatiales sont rarement générées spécifiquement pour une problématique précise. Les possibilités d'analyse sont donc le plus souvent contraintes par la qualité des données sans modification possible. En écologie spatiale comme dans de nombreux domaines de recherche, la qualité des données est cruciale dans le sens où elle conditionne la fiabilité et l'exactitude des conclusions qui pourront en être tirées.

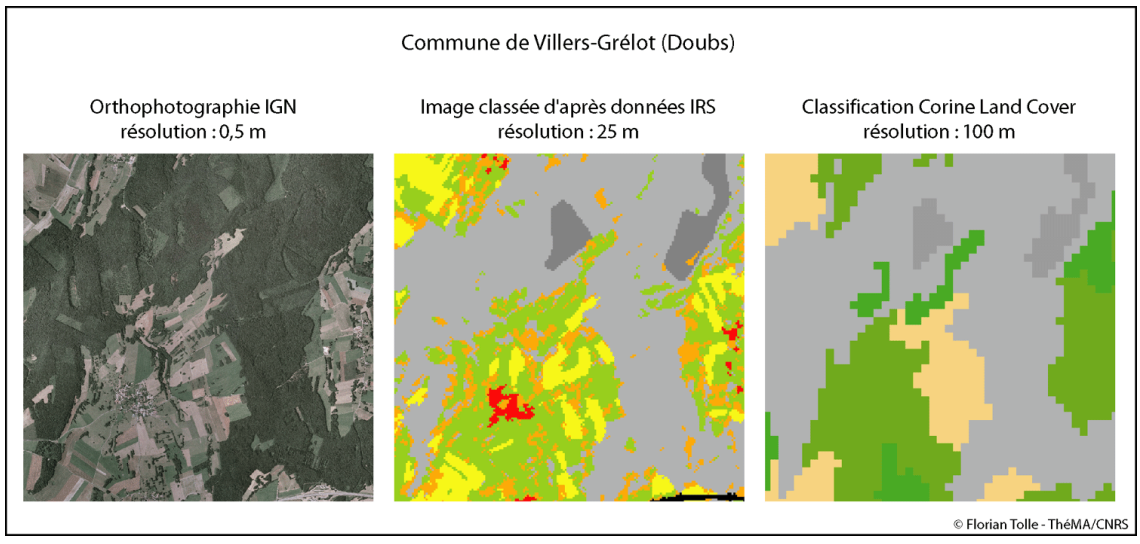


Figure 30 : Trois types de données spatiales représentant un même espace.

La figure 30 illustre différents types de données spatiales. La photo aérienne (qui est une orthophotographie) offre une résolution de 0,5 mètre mais ne permet pas, sous cette forme, d'effectuer des traitements tels que le calcul d'indices paysagers. Elle offre toutefois l'avantage d'une identification directe et intuitive d'éléments paysagers. Pour être utilisable de manière plus approfondie, une telle source de données nécessite des traitements tels que la classification par exemple. Les données à la résolution de 25 mètres sont issues d'une classification effectuée sur une image satellitaire obtenue par le satellite IRS (Indian Remote Sensing, capteur multispectral Liss III – Résolution : 23,5 mètres rééchantillonnée à 25 m). La classification de l'image en dix classes paysagères permet d'envisager le calcul d'indices paysagers de composition et de configuration. La résolution de cette image offre un niveau de précision encore suffisant pour identifier des éléments tels que des réseaux de haies, des bosquets isolés ou, partiellement, les réseaux hydrographique et routier. Les données de la base Corine Land Cover (CLC) sont ici à une résolution de 100 mètres. La base CLC est disponible sous forme vectorielle. Cette base a été convertie en matrice de cellules. A la résolution de 100 mètres, CLC est 16 fois moins précise que les données IRS. Le manque de précision est partiellement compensé par la définition de certaines classes comme représentant des situations complexes. Les classes 242 et 243 représentent notamment, dans la nomenclature CLC, des paysages « complexes » sous lesquels sont regroupées les zones bocagères ou qui présentent un parcellaire agricole complexe. La base de données CLC offre l'avantage d'être disponible pour la France et pour une grande partie de l'Europe. Sa résolution permet, en outre, de traiter de grands espaces sans qu'en résultent des temps de calcul trop contraignants. CLC peut être considérée comme une bonne base de travail et reste intéressante pour le calcul d'indices de composition paysagère, à la condition que l'on ne cherche pas à descendre à des échelles trop fines. En revanche, le calcul d'indices de configuration sur la base de CLC ne devrait pas être poussé trop loin car ces indices sont de facto biaisés en raison du mode de confection de la base, par interprétation impliquant une agrégation spatiale et thématique.

L'échelle des processus et l'échelle des données peuvent induire une forte variabilité dans les résultats des travaux menés en écologie du paysage. L'étude des paysages à risque pour la transmission d'*E. multilocularis* implique que l'on dresse un bilan des connaissances concernant chaque étape du cycle parasitaire.

3 Des paysages à risque potentiel

3.1 La spécificité scalaire

Les nombreux travaux menés sur l'échinococcose alvéolaire et ses causes ont eu à aborder la question de l'échelle. Cette échelle s'applique à la fois aux hôtes du parasite, aux modes d'utilisation de l'espace par les populations humaines, et aux facteurs, tels que le climat, qui conditionnent la survie de l'agent pathogène.

En Chine, trois échelles principales ont été retenues par Danson et *al*. (2003) dans l'évaluation du risque d'échinococcose alvéolaire humaine. A l'échelle régionale, c'est le climat qui influe le plus fortement sur le système épidémiologique car il conditionne le paysage, l'occupation des sols et donc, indirectement, la survie des œufs du parasite. A l'échelle locale, c'est la présence de populations humaines à proximité de paysages entretenant une transmission active qui est le facteur principal du risque de contamination. Enfin, à l'échelle micro-locale, ce sont les comportements humains qui jouent un rôle primordial, et la résistance génétique et immunologique des individus entre aussi en compte. En Chine également, Graham et *al*. (2004) ont tenté d'aborder le risque épidémiologique en employant des méthodes propres à l'écologie du paysage. Après avoir comparé leurs résultats à différentes échelles spatiales, ils ont identifié le rayon de 2000 mètres autour des villages comme étant une distance critique pour la transmission de l'échinococcose alvéolaire humaine.

La diversité des contextes au sein desquels s'établit le cycle parasitaire pose aussi de manière aiguë la question de la spécificité scalaire. Gottstein et *al*. (2001) abordent le risque de contamination humaine en partant du constat que l'échelle d'étude du cycle urbain est totalement différente de celle du cycle rural. En effet, ces milieux sont nettement distincts sur le plan écologique et offrent des ressources de nature et d'abondance diverses. La manière dont les espèces réagissent à ces conditions spécifiques constitue un élément majeur de compréhension du risque de présence du parasite, et de l'intensité de cette présence, au sein d'un paysage et en chaque point de l'espace d'intérêt. Nous nous sommes donc livrés à un parcours raisonné des connaissances scientifiques disponibles sur le parasite, ses hôtes et les caractéristiques paysagères auxquelles ils sont sensibles.

3.2 Approche déductive

La prospection d'informations relatives aux facteurs intervenant dans l'établissement du cycle parasitaire d'*E. multilocularis* s'est effectuée en fonction de thèmes que nous avons définis. Nous verrons dans un premier temps des travaux visant à décrire globalement les facteurs qui influent sur le cycle de transmission. Nous évoquerons ensuite successivement les publications abordant les facteurs climatiques,

les micromammifères, les renards, les préférences de prédation des renards, et enfin les spécificités urbaines du cycle.

Brownstein et *al*. (2003) rappellent un aspect fondamental des zoonoses : « zoonotic infectious diseases are inextricably linked to their environment. In the case of vector-borne pathogens, environmental determinants control the distribution and abundance of reservoirs, vectors, and pathogens" (Kitron, 1998). Il souligne ainsi le fait que les dynamiques de transmission de la plupart des agents pathogènes responsables de zoonoses sont fonction de nombreux facteurs, biotiques et abiotiques, qui affectent l'écosystème et contrôlent la survie des hôtes vecteurs (Hay et *al*., 2000b). Différentes variables sont signalées comme indispensables à l'étude des zoonoses : le climat, l'occupation du sol et la configuration paysagère ; qui sont tous d'importants déterminants épidémiologiques (Lindgren et *al*., 2000).

Dans leur article sur les interactions entre paysage, hôtes et transmission d'*E. multilocularis*, Giraudoux et *al*. (2003) abordent le cycle parasitaire sous l'angle du filtre de rencontre. Ils identifient quatre champs de l'écologie comme étant nécessaires à la compréhension des paramètres qui permettent à un parasite de franchir ce filtre de rencontre : écologie des communautés, dynamiques de population, éthologie et écophysiologie. La figure 31 illustre les multiples facteurs qui entrent en compte dans la plus ou moins grande éventualité d'une réalisation du cycle parasitaire.

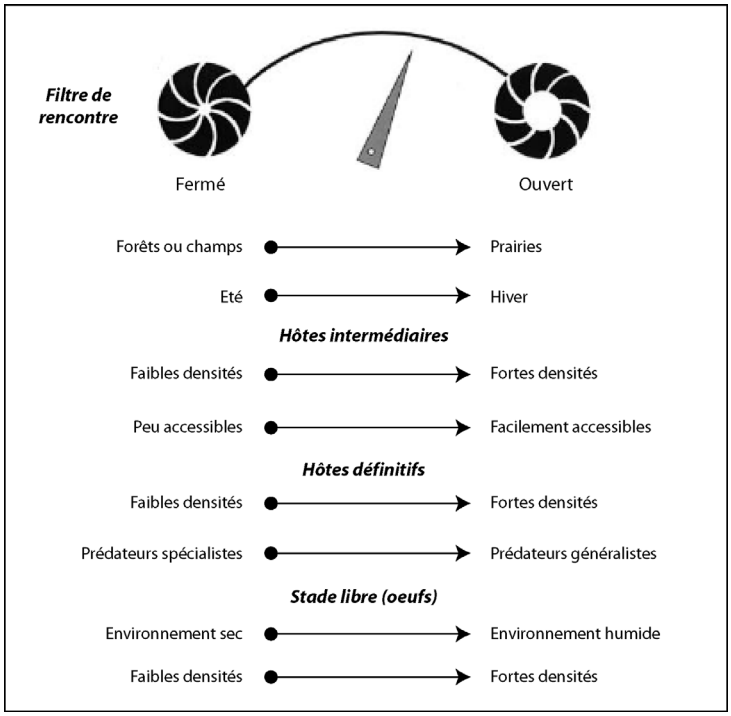


Figure 31 : Facteurs associés au cycle de transmission d'E. multilocularis en Europe de l'Ouest (d'après Giraudoux et al., 2003).

Selon cette figure, les facteurs associés à un filtre fermé ont tendance à réduire les probabilités de persistance du cycle parasitaire. Au contraire, les facteurs favorisant l'ouverture du filtre définiront la plus ou moins grande capacité du paysage et des hôtes à accueillir et à pérenniser le cycle d'*E. multilocularis*. Les auteurs avancent l'hypothèse que la composition du paysage conditionne simultanément les dynamiques de populations d'hôtes intermédiaires et la structure des communautés de prédateurs.

Plusieurs éléments importants sont suggérés dans la figure 31. Tout d'abord, le type d'occupation du sol et la saison ont une influence globale sur les différentes phases du cycle. Les variations de densités d'hôtes intermédiaires, à la fois saisonnières et interannuelles, impliquent des fluctuations dans le niveau de contamination de ces hôtes ainsi que dans leur probabilité de prédation par les hôtes définitifs. Les préférences des hôtes intermédiaires en matière d'habitat et de modes de vie (souterrain, forestier…) ont aussi des conséquences sur leur accessibilité aux prédateurs et donc sur leur implication dans le cycle de transmission. Les densités de population des hôtes définitifs varient également dans le temps et dans l'espace. La plus ou moins grande spécialisation du régime des renards sur des rongeurs d'intérêt est aussi signalée par Giraudoux et *al*. comme susceptible de peser sur l'intensité de la transmission du parasite. Les œufs, détruits par la chaleur et la sécheresse, sont censés connaître des chances de survie supérieure dans les habitats humides. Enfin, la prévalence locale d'*E. multilocularis* augmente dans les zones où la densité de fèces d'hôtes définitifs est plus forte. Celle-ci conditionne en effet la densité d'œufs dans l'environnement, et le risque de contamination des hôtes intermédiaires qui y est associé.

Ces considérations reprennent en partie certaines notions évoquées par Giraudoux et *al*. en 2002. Il semblerait que de plus faibles prévalences humaines soient enregistrées dans des zones où les communautés de campagnols sont plus diverses et ont des densités plus faibles pour chaque espèce. Cependant, l'hypothèse que de fortes densités de renards peuvent intensifier les cycles de transmission dans toutes sortes de contextes paysagers reste envisagée. De plus, les changements dans les dynamiques de population de renards (avec une tendance à l'augmentation), et les nouveaux comportements constatés (urbanisation des renards) en Europe sont susceptibles d'augmenter le risque humain dans les zones d'endémie et de conduire à l'apparition de nouvelles zones. Les auteurs soulignent encore l'intérêt d'étudier les processus de transmission d'*E. multilocularis* dans des zones ayant des communautés de rongeurs et des conditions climatiques homogènes. La possibilité pour au moins une espèce de connaître des pullulations, par présence importante de son habitat de prédilection, est aussi un facteur à prendre en compte.

Dans un travail en cours de publication, Giraudoux et *al*. (in press) relient les facteurs évoqués ci-dessus aux échelles auxquelles leurs variations s'appliquent. Ce bilan est repris dans la figure 32.

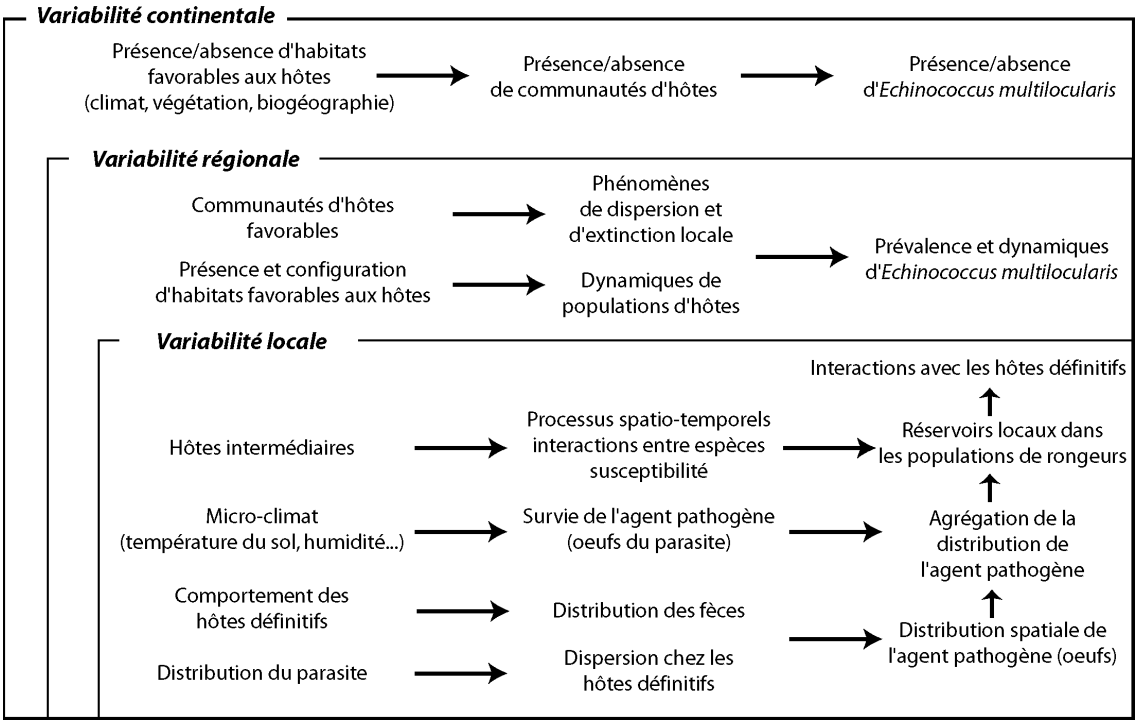


Figure 32 : Modèle des facteurs qui affectent la stabilité spatio-temporelle de la transmission d'E. multilocularis (d'après Giraudoux et al, in press.).

La question des variables environnementales globales qui peuvent être associées aux variations de transmission est ensuite posée. Deux variables principales sont retenues : le paysage et le climat. C'est très certainement à ce niveau que notre rôle en tant que géographe peut se révéler. Cette approche nécessite cependant une compréhension fine des paramètres à intégrer dans une tentative de modélisation spatiale de tels phénomènes.

Le climat

Nous commencerons par nous intéresser aux questions liées au climat. Ce sont Veit et *al*. (1994) qui ont effectué le travail le plus poussé en matière d'évaluation de la résistance des œufs d'*E. multilocularis* aux facteurs climatiques. Ils rappellent en préambule que les meilleurs taux de survie des œufs dans l'environnement ont jusqu'alors été enregistrés en automne et en hiver. Leurs expériences les ont conduit à conclure au rôle combiné de l'humidité et de la température. Des œufs exposés directement aux éléments pendant tout un été (de mai à septembre) n'ont pas survécu. La sécheresse augmente considérablement la vitesse de destruction des œufs (48h à 27%

d'humidité relative et à 25°C, selon un test effectué). Cependant, ce taux d'humidité est vraiment très faible et en principe rarement rencontré dans les contextes qui nous intéressent. La température de 43°C a été identifiée comme tuant rapidement les œufs quel que soit le degré d'humidité. Cette température peut être atteinte assez rapidement en été en plein soleil, et deux heures d'exposition directe peuvent conduire à la destruction des œufs. Cependant, les auteurs relèvent que, sur la zone d'étude (sud-ouest de l'Allemagne à 700 mètres d'altitude), les œufs ont régulièrement survécu plus de 100 jours à l'air libre. La durée de vie du matériel pathogène dans l'environnement joue un rôle important sur les risques de contamination des campagnols et des humains par ingestion de végétaux souillés.

Plusieurs articles ont conduit leurs auteurs à des conclusions similaires. Selon Graham et *al*. (2004), les conditions environnementales ont une influence sur le parasite et sur le risque de transmission (Torgerson et *al*., 1998). Les variables micro-climatiques conditionneraient ainsi la survie des œufs d'*E. multilocularis* dans l'environnement. Hansen et *al*. (2004) concluent également leurs travaux en émettant l'hypothèse que les zones connaissant des conditions humides et des températures fraîches peuvent être les zones présentant le plus grand risque d'exposition aux œufs du parasite pour les hôtes intermédiaires, mais aussi pour les populations humaines.

A une échelle d'appréhension beaucoup plus large, Danson et *al*. (2003) évoquent l'existence, sur de vastes espaces comme en Chine, d'une corrélation du risque à l'échelle régionale avec les variations climatiques. Cela est dû aux effets du climat sur la distribution spatiale des paysages capables de maintenir la transmission du cycle parasitaire au sein des hôtes et sur la probabilité de survie des œufs. Raoul (2001a) signale, dans son travail de thèse, que dès 1987, Aubert et *al*. soupçonnaient le fait que le premier facteur « qui rend compte de la distribution du parasite à échelle continentale, est le facteur climatique ». A partir de cette hypothèse, il développe la possibilité qu'il existe des isohyètes et des isothermes limitant la dispersion possible du parasite sur de vastes espaces. Pleydell et *al*. (2004) évoquent, à leur tour, l'existence vraisemblable d'une limite sud des zones d'endémie liée à la destruction rapide des œufs d'*E. multilocularis* dans des conditions de température et d'humidité défavorables.

Ces considérations nous ont amené à prendre en compte le facteur climatique en France et en Europe pour proposer des délimitations d'aires favorables. Ainsi, une limite méridionale d'extension de la zoonose se révèle en utilisant des indices climatologiques de description de l'aridité relativement aisément implémentables en SIG. Nous y reviendrons ultérieurement.

Les hôtes intermédiaires

Intéressons nous maintenant à la littérature disponible sur les hôtes intermédiaires d'*E. multilocularis* : les micromammifères. Dans un chapitre issu d'un document de synthèse réalisé pour l'OMS (Organisation Mondiale de la Santé), Eckert et *al*. (2001) mettent en relief plusieurs facteurs qui entrent en considération dans l'évaluation de la contribution des hôtes intermédiaires aux dynamiques de transmission. En zone d'endémie, un grand nombre d'espèces d'hôtes intermédiaires peuvent participer au cycle du parasite. Ces espèces ne fréquentent pas les mêmes habitats, n'ont pas les mêmes comportements, les mêmes dynamiques de populations, la même prévalence, la même durée de vie… De plus, la susceptibilité biologique des diverses espèces à *E. multilocularis* peut varier. Enfin, les hôtes définitifs peuvent avoir des préférences de prédation marquées sur certaines espèces. Ces comportements peuvent, à leur tour, être influencés par l'habitat, la saison, la disponibilité d'autres sources de nourriture… En Europe, le Campagnol des champs (*Microtus arvalis*), le Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*) et le Rat musqué sont considérés comme les hôtes intermédiaires les plus importants. La susceptibilité d'*Arvicola terrestris* (*A. terrestris*) semble néanmoins être plus faible que celle des autres hôtes. En effet, cette espèce, bien que porteuse de métacestodes, semble former peu de protoscolex, nécessaires au développement du parasite, chez la plupart des individus infectés (Schmitt et *al*., 1997). Ce constat ferait donc de ce campagnol un hôte moins apte à la transmission. Les auteurs donnent aussi des chiffres de prévalence enregistrés en Franche-Comté. Des micro-foyers y ont été identifiés dans des bordures de champs où, sur quelques dizaines de mètres carrés, *Microtus arvalis* (*M. arvalis*) atteignait des prévalences de 12 à 15 %.

Mais revenons aux considérations générales sur les hôtes intermédiaires. Les rongeurs de la famille des Muridés, et principalement de la sous-famille des Arvicolinés, sont des hôtes intermédiaires courants (Torgerson et Budke, 2003). Quand ces hôtes sont susceptibles au développement de métacestodes, ils peuvent connaître des proliférations rapides qui, malgré la courte durée de vie des individus, peuvent conduire à leur mort dans un laps de temps de cinq mois après l'infestation. Viel et *al*. (1999) ont repéré six espèces de rongeurs porteuses du parasite, bien que dans des proportions relativement différentes : *Microtus arvalis*, *Arvicola terrestris*, *Microtus subterraneus*, *Clethrionomys glareolus*, le Rat musqué (chez lequel on a enregistré jusqu'à 39 % de prévalence à *E. multilocularis* (Romig et *al*., 1999a)) et la Souris domestique. *M. arvalis* et *Clethrionomys glareolus* (*C. glareolus*) semblent connaître une grande susceptibilité à *E. multilocularis* et s'infester très facilement (Pétavy et Deblock, 1983). Chez A. terrestris, la larve est moins souvent présente et se développe lentement (Pétavy et *al*., 1984).

Raoul et *al*. (2001b) ont étudié les dynamiques temporelles de densités de *M. arvalis* et d'*A. terrestris* dans quatre sites d'étude de l'est de la France choisis pour leurs différents contextes paysagers. L'étude a révélé de fortes disparités dans les densités en fonction des paysages, et notamment de la proportion de prairies. Les populations des contextes fortement prairiaux connaissent des fluctuations de densité beaucoup plus marquées que les populations vivant dans d'autres contextes. Ces dernières sont toutefois beaucoup plus stables dans le temps bien qu'à des densités relativement faibles. Les auteurs ont, en outre, comparé les densités des diverses espèces de micromammifères et concluent que « la biomasse des rongeurs prairiaux domine très nettement celle des rongeurs de milieux fermés (d'un facteur d'au moins 15 pour *M. arvalis* et d'au moins 150 pour *A. terrestris*) ». Francis Raoul s'est particulièrement intéressé aux relations entre les populations de campagnols et le cycle de vie d'*E. multilocularis* dans sa thèse (2001a). L'auteur constate que « chez *Microtus arvalis*, des micro-foyers d'infestation, très localisés dans l'espace, ont été identifiés. Les plus fortes prévalences d'*E. multilocularis* chez *Microtus arvalis* sont observées dans les milieux lisière. » La prévalence va de 3,3 à 14,5 % suivant les types de lisière (Delattre et *al*., 1988 ; Giraudoux et *al*., 2002).

Plusieurs travaux ont démontré l'influence du paysage sur les dynamiques de population d'*A. terrestris* (Duhamel et *al*., 2000 ; Giraudoux et *al*., 1997). Ainsi, il y aurait un lien entre le taux de prairie et le risque de pullulation des campagnols dans le Haut-Doubs. Delattre et *al*. (1992) ont exploré le rôle du paysage sur les dynamiques de *M. Arvalis*. La présence de l'espèce a été attestée sur les quatre sites étudiés (Touraine, Ile-de-France, Franche-Comté et Brie). Delattre et *al*. (1999) ont également établi un lien entre paysages prairiaux et pullulations de *M. arvalis*. De plus, ils remarquent que les habitats refuges pour les prédateurs spécialistes et généralistes ont un rôle limitant sur les cycles de pullulation. Butet et Leroux (2001) se sont penchés sur les effets du développement de l'agriculture sur les dynamiques de population de rongeurs dans l'ouest de la France. Les prairies abandonnées sont apparues propices aux fortes densités de *M. arvalis*, devançant les prairies pâturées et les cultures. Des densités moyennes de 100 individus à l'hectare ont été constatées avec parfois des pics allant jusqu'à 400 individus. Les plus faibles densités (43 ind./ ha) ont été enregistrées dans les champs cultivés. Ils concluent que les prairies abandonnées jouent probablement le rôle d'habitats source permanents. Ces habitats ont une végétation plus diverse et offrent une meilleure protection contre les prédateurs.

Dans leurs travaux, Millan de la Pena et *al*. (2003) ont repris l'hypothèse selon laquelle les communautés de rongeurs sont influencées par le contexte paysager (Perault et Lomolino, 2000 ; Raoul et *al*., 2001c). Le contexte paysager implique aussi des variations dans la fréquence des espèces en fonction de l'intensification de l'agriculture.

Les auteurs ont mis en regard la composition de douze paysages tests avec les espèces de micromammifères présentes. Ce travail est repris dans le tableau 4.

Sites	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Longueur de haies (m/ha)	95	64	80	69	231	33	115	66	117	149	47	9
Ratio de forêt	25	3	17	1	5	1	24	17	1	25	1	0
Ratio de prairies	3	0	8	4	38	1	42	3	5	10	8	4
Ratio de maïs	31	25	35	16	20	43	1	19	22	8	40	27
Ratio de cultures	35	62	34	71	27	40	30	55	57	51	44	67
Microtus arvalis	0.8	10.2	31.6	0.0	13.1	14.8	0.0	0.0	0.0	0.0	19.9	8.9
Microtus agrestis	8.7	17.3	12.3	16.9	17.2	19.0	24.7	14.7	16.8	16.5	14.9	6.0
Microtus subterraneus	26.9	22.0	15.0	18.4	12.3	17.0	30.1	19.9	25.7	17.2	12.9	28.2
Clethrionomys glareolus	5.7	2.1	1.1	4.8	2.4	1.7	2.7	4.3	4.4	2.9	1.5	0.2
Apodemus sylvaticus	26.5	17.7	24.6	29.0	21.3	14.1	22.6	24.7	23.0	21.5	12.9	8.4

Tableau 4 : Données paysagères et abondance relative de micromammifères dans douze sites de l'ouest de la France (d'après Millan de la Pena et al., 2003).

L'observation de ce tableau révèle une dominance marquée de quatre espèces : *M. arvalis*, *Microtus agrestis* (*M. agrestis*), *Microtus subterraneus* (*M. subterraneus*) et *Apodemus sylvaticus*. Il est à noter la présence de *M. arvalis* dans des sites (sites 2 et 6) n'ayant pas, ou pratiquement pas, de prairies (respectivement 0 et 1 %). Cela peut surprendre étant donné la préférence attestée de ce campagnol pour les paysages prairiaux. Le Campagnol agreste (*M. agrestis*) et le Campagnol souterrain (*M. subterraneus*) sont présents très régulièrement dans la région et semblent s'adapter à toutes sortes de contextes paysagers. Ce constat n'est pas anodin si l'on considère l'éventualité d'une apparition d'*E. multilocularis* dans cette zone. Ces résultats semblent suggérer que la composition des paysages a moins d'importance que leur configuration. Ce serait cette dernière qui joue le rôle majeur dans les fluctuations des populations de rongeurs sur de petits espaces.

Dans le cas précis du cycle de transmission d'*E. multilocularis*, Giraudoux et *al*. (2003) postulent que la composition du paysage contraint les dynamiques de populations de rongeurs et, par incidence, les relations proie-prédateur, pouvant ainsi avoir une influence sur les éventuelles interactions hôte-parasite qui dépendent de ces relations. Pleydell et *al*. (2004) poursuivent ce raisonnement en définissant des paysages présumés favorables à la persistance du cycle et qui seraient caractérisés par une abondance d'habitats optimaux pour les rongeurs. Dans le Doubs, cela correspond à de

fortes densités de prairies, favorables aux deux hôtes intermédiaires principaux qui y sont identifiés (*M. arvalis* et *A. terrestris*). En Allemagne, certains essais préliminaires visent à la constitution d'indices de présence attendue de rongeurs à partir de données d'occupation du sol. Ce type d'indices pourrait s'avérer important si des approches telles que celle de Craig et *al*. (2000) en Chine étaient développées en Europe. Ces auteurs ont établi un lien entre des indices de densité de rongeurs, la proportion de prairies dans le paysage et la prévalence humaine.

Il semble important de ne pas restreindre l'étude des hôtes intermédiaires du parasite aux seuls rongeurs reconnus comme favorables au cycle. Nous l'avons vu, le nombre d'espèces d'hôtes intermédiaires potentiels est important. Les dynamiques de transmission propres à une région, et aux hôtes qui y sont présents, peuvent n'être valables que dans cette région. Giraudoux et *al*. (in press) ont ainsi constaté qu'en Chine, une grande diversité d'hôtes contribue au cycle parasitaire d'*E. multilocularis*. De même, sur l'île d'Hokkaido au Japon, Konno et *al*. (2003) confirment que *Clethrionomys rufocanus* est l'hôte intermédiaire le plus important pour le cycle du parasite. Cette espèce est fréquente à la fois dans les zones ouvertes et dans les zones boisées.

Cette revue des sources nous permet de dresser un bilan des caractéristiques spécifiques aux hôtes intermédiaires du parasite. Tout d'abord, un grand nombre d'espèces de micromammifères sont des hôtes potentiels. La plupart des auteurs relèvent une prééminence de deux espèces : *M. arvalis* et *A. terrestris*. Ces deux campagnols, qui affectionnent les prairies, ne connaissent pas des dynamiques de population tout à fait similaires. Les deux espèces sont susceptibles de connaître de fortes variations de densité dans des contextes paysagers optimaux (prairiaux en l'occurrence). Néanmoins, *M. arvalis* semble s'adapter plus facilement à d'autres types de paysage, et connaît globalement des densités plus homogènes dans l'espace et plus stables dans le temps. La spécialisation paysagère des espèces de micromammifères semble donc propice aux pullulations mais ne constitue pas nécessairement une limite à la présence de ces espèces, comme l'attestent les différents travaux sur *M. arvalis*. Enfin, la connaissance des situations épidémiologiques, en Chine et au Japon, semble indiquer que des contextes écologiques et paysagers distincts peuvent induire l'établissement du cycle parasitaire dans des communautés d'hôtes intermédiaires distincts également. Ce constat nous a incité à porter une grande attention aux communautés de rongeurs présents en France, où la situation épidémiologique précise est encore loin d'être connue pour la totalité du territoire.

Le renard

Il s'agit maintenant de nous intéresser aux spécificités comportementales du renard. Il est important de comprendre les modes d'utilisation de l'espace de cet hôte définitif et ce, d'autant plus que c'est lui qui disperse les œufs du parasite, agent pathogène, dans l'environnement. Commençons par évoquer trois monographies consacrées au renard.

Meia (2003), spécialiste du renard, commence par évoquer le fait qu'il n'existe pas vraiment d'habitat typique de l'espèce mais qu'elle semble néanmoins préférer des zones diversifiées avec des éléments forestiers et agricoles. Toutefois, sa très grande capacité d'adaptation fait qu'on le trouve partout. Depuis la seconde guerre mondiale, les effectifs de renard sont en augmentation et ce phénomène est encore plus net depuis le recul de la rage dans les années 80. L'action de l'homme sur l'environnement pourrait aussi avoir été favorable à l'espèce avec le déboisement, la création de zones vertes, l'augmentation des ordures ménagères, la pratique de techniques agricoles favorables aux rongeurs, et une attitude plus tolérante face à la faune sauvage de la part de la population rurale mais aussi urbaine.

Les densités de renards sont très variables. Elles dépendent des ressources alimentaires du milieu et de la présence de sites de repos. Meia donne la valeur moyenne pour l'Europe de un individu par kilomètre carré tout en insistant bien sur la variabilité d'une telle estimation. Les capacités de déplacement des renards, au sein de leur domaine vital, sont estimées à une distance de quatre à douze kilomètres par jour pour un individu adulte. La différence entre la taille moyenne des domaines vitaux et les déplacements que les renards y effectuent semble montrer une utilisation relativement intensive de l'espace par l'espèce. Le renard marque son territoire avec son urine et ses crottes. Les crottes notamment sont généralement laissées dans des lieux privilégiés appelés sites de marquage.

L'auteur rappelle qu'on distingue deux types d'individus dans une population de renards : les renards résidents et les renards itinérants. Les résidents sont attachés de manière stable à un domaine vital. Les domaines vitaux peuvent être extrêmement restreints en milieu urbain et varient de un à une dizaine de kilomètres carrés en milieu rural. Les plus grands domaines sont signalés dans de vastes zones uniformes de monoculture ou d'élevage, ou dans des milieux peu accueillants tels que la toundra. Les itinérants exploitent des zones laissées libres par les résidents et se déplacent sur des surfaces beaucoup plus importantes que les résidents. Leur nombre reste relativement faible (estimé à 15 % au Royaume-Uni) mais ces individus pourraient tenir un rôle majeur dans la dispersion de parasites tels qu'*E. multilocularis*.

La disponibilité alimentaire a un rôle déterminant sur la taille des domaines vitaux. « plus il y a de nourriture, moins le domaine vital doit être vaste. » La forme des

domaines vitaux est variable. En milieu homogène, elle s'approche du cercle. En revanche, si les ressources sont réparties de manière non-uniforme, les domaines vitaux peuvent prendre toutes sortes de formes, allant jusqu'à des domaines fragmentés comportant deux ou plusieurs sous-zones distinctes entre lesquelles le renard se déplacera pour ses besoins de nourriture ou de repos. Ce phénomène a notamment pu être observé en zone périurbaine. « Les renards montrent une grande variabilité dans leur stratégie de repos diurne. » Les champs de céréales, les herbes hautes, la forêt, un jardin ou un terrier sont autant de zones possibles.

Les renards utilisent l'espace surtout en fonction de deux critères : la disponibilité en ressources alimentaires et la protection que le milieu peut procurer. « Contrairement à une idée assez répandue, la forêt n'est pas le milieu de prédilection des renards. Ils ne s'y aventurent jamais profondément et l'utilisent plutôt comme refuge pour le repos diurne. Ils préfèrent des milieux ouverts ou semi-ouverts, comme les champs, les cultures, les lisières et les parcs. » Les lisières sont plus particulièrement appréciées des renards en milieu rural. Les renards y trouvent couvert mais aussi rongeurs et fruits. Les excursions à l'extérieur du domaine vital sont généralement rares mais existent. Elles peuvent être liées à la dispersion, à la recherche de nourriture ou à la reproduction.

Le régime alimentaire du renard dépend de ce qu'offre le milieu. Le renard est un véritable généraliste opportuniste. Il a cependant deux proies principales : les petits rongeurs et les lapins. Ces deux ressources constituent la majorité du régime alimentaire dans une majorité de milieux.

Les campagnols les plus consommés sont ceux des milieux ouverts : *M. agrestis*, *M. arvalis* et *A. terrestris*. Le Campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) et les mulots ont moins de « succès » car ce sont des espèces forestières et plus rapides, notamment les mulots, donc plus difficiles à chasser. Les lapins sont préférés aux campagnols quand ils sont présents dans le milieu. Les autres sources de nourriture courantes sont les déchets, les invertébrés, les fruits et les oiseaux.

La dispersion des renards intervient de septembre à décembre. Les distances peuvent atteindre 394 kilomètres (record enregistré en Amérique du Nord) mais dépassent rarement les 100 kilomètres en Europe. En Grande-Bretagne, la moyenne en zone rurale est de quatorze kilomètres et de moins de deux kilomètres en milieu urbain. Ce sont surtout les jeunes mâles qui dispersent. Cette spécificité peut avoir une grande importance, étant donné que ce sont les jeunes adultes qui s'infestent le plus fortement. Meia évoque également la colonisation des villes qui s'est faite d'abord dans le périurbain pavillonnaire puis vers les centres. Cette colonisation s'est accentuée depuis le milieu des années 80 en Europe continentale.

En France, 390 000 renards ont été tués sur la saison 1998-1999 par les chasseurs. Il n'en reste pas moins que l'espèce est très répandue. L'auteur évoque les aspects sanitaires liés aux renards. L'épidémie de rage n'est plus présente en France aujourd'hui, mais les foyers allemands les plus proches sont étroitement surveillés et l'Europe de l'Est présente encore de nombreux cas. Il évoque également l'échinococcose alvéolaire. Nous ne nous y attarderons pas ici. Signalons seulement que Meia indique qu'en Europe, l'Italie, le sud de la France, et la péninsule ibérique sont présumés indemnes d'*E. multilocularis*. La Scandinavie et les îles britanniques ne seraient pas non plus touchées.

Meia conclut ainsi son ouvrage : « Le comportement du renard est tellement souple qu'il en devient déconcertant. A peine croit-on pouvoir généraliser un aspect de sa vie, qu'une nouvelle étude démontre qu'il en va différemment dans d'autres conditions. Le renard est un animal incroyable qui semble avoir été conçu pour se trouver bien partout. » Cela semble introduire l'idée que l'hôte définitif principal d'*E. multilocularis* est susceptible d'être présent partout.

Les travaux de Jost et Jost (2005) sur le renard énoncent en grande partie les mêmes conclusions que Meia. Nous ne mentionnerons donc ici que les points évoqués spécifiquement dans cet ouvrage. L'auteur précise notamment les comportements de chasse de l'espèce. Le renard chasse préférentiellement dans les zones dites de transition, à la lisière des forêts, entre les surfaces boisées ou les haies, et dans les prairies et les champs cultivés. Les cultures et les prairies régulièrement fauchées offrent des facilités pour la chasse aux petits rongeurs. Les bordures de haies et de forêts lui fournissent le complément de son régime sous forme d'insectes, de fruits sauvages et de nids d'oiseaux. La taille du territoire dépend essentiellement de l'abondance des ressources. Des renards semi-urbains se sont adaptés à l'expansion de certains villages et vivent à la fois de ressources anthropiques (jardins et poubelles) et naturelles. En milieu urbain résidentiel, le renard préfère les jardins et les parcs publics. La chasse aux petits rongeurs est connue pour s'exercer principalement sur le Campagnol agreste et le Campagnol des champs. Le renard peut en capturer jusqu'à vingt en une heure et 6 000 à 10 000 annuellement.

Dans son travail sur le renard, Artois (1989) évoque la taille des domaines vitaux de l'espèce. Celle-ci varie de 50 à 1600 hectares (soit approximativement 16 km² ou encore une zone circulaire de rayon 2250 mètres au maximum). L'auteur confirme que les plus grands domaines vitaux semblent appartenir à des zones de pauvreté biotique et de faible diversité. Artois s'est aussi livré à une revue des sources abordant la taille des domaines vitaux de renard. Ce travail est retranscrit dans le tableau 5.

Dimension moyenne (km²)	*Nombre d'individus étudiés*	*Lieu d'étude*	*Habitat*	*Référence*
1,5	6	Jura suisse	Prairies et forêts	Jost et Jost (2005)
1,95	5	Grand paradis (Italie)	Vallées et versants (de 1200 à 2100 m)	Boitani et *al.* (1984)
2,0	17	Alpes bavaroises (Allemagne)	Moyenne montagne. Prairies et forêts	Berberich (1985)
2,34	3	Oxfordshire (Royaume-Uni)	Zone rurale	Voigt et MacDonald (1984)
2,5	4	Deelen (Pays-Bas)		Niewold (1973)
Mâles : 4,1 Femelles : 2,8	22	Lorraine	Prairies, forêts, cultures	Artois et *al.* (1985)
8,5	34	Forêt de Chizé et environs	Forêts mixtes et cultures	Maurel (1981)
9,3	5	Dwingeloo (Pays-Bas)	Landes et forêts	Niewold (1980)
11,5	4	Cumbrian fells (Royaume-Uni)	Collines non boisées	MacDonald (1981)

Tableau 5 : Dimension des domaines vitaux de renards étudiés par radiopistage (adapté d'après Artois, 1989).

L'étude du tableau 5 nous conduit à considérer, en Europe, une limite inférieure et supérieure plausible de la taille des domaines vitaux en milieu rural. Les chiffres varient de 1 à 11,5 kilomètres carré. La moyenne est encore inférieure en milieu urbain.

Dans son travail de thèse, Meia (1994) s'est concentré sur une zone du Jura suisse. Dans cette zone, le régime alimentaire des renards a été étudié sur la saison 1988-1990. Les résultats ont révélé une prédation exercée à 55 % sur le Campagnol terrestre (*A. terrestris*), pendant une période où il était densément présent, et à 8 % sur d'autres mammifères. Sur la zone d'étude, la prairie est largement dominante dans le domaine vital des renards. La forêt intervient en plus faible proportion (14,2 % en moyenne)

mais elle est toujours présente au sein des domaines vitaux, ce qui semble confirmer l'hypothèse de la forêt comme site de repos.

Delattre et *al*. (1992) évoquent aussi le fait que la présence de forêts favorise les prédateurs généralistes et donc la stabilité des populations de rongeurs. Le renard semble être rencontré plus fréquemment dans des paysages offrant une mosaïque de prairie et de forêt. Hansson (2002b) signale que les renards ont souvent pour refuge un terrier situé en forêt et prospectent les zones agricoles alentours pour leur recherche de nourriture (Lindström, 1989). Il modère toutefois ce constat en rappelant la grande capacité d'adaptation dont fait preuve l'espèce et que les renards sont de plus en plus nombreux à vivre dorénavant affranchis de zones forestières.

Les suivis effectués en radiopistage par Meia (1994) ont montré que les renards ont toujours pris leur repos diurne sous couvert de forêt, sauf quand les cultures étaient hautes au printemps et à la fin de l'été. Les domaines vitaux se sont avérés très restreints, en moyenne inférieurs à un kilomètre carré. Les aires nodales, c'est à dire les zones au sein desquelles se concentre l'activité du renard, sont inférieures à 0,5 kilomètre carré dans la majorité des cas. Le terrain d'étude est riche en ressources alimentaires pour le renard, ce qui expliquerait la petite taille des domaines vitaux. Les estimations de densités de renard ont, en outre, établi le chiffre de deux individus par kilomètre carré.

Un grand nombre d'autres publications ont porté sur le renard. Lucherini et Lovari (1996) insistent sur la grande flexibilité du comportement spatial du renard (Voigt et Macdonald, 1984). Chez les carnivores, la taille du domaine vital est largement dépendante de différences dans la productivité de l'habitat. Selon Macdonald (1983), la taille et la configuration des domaines vitaux de renard sont déterminées par la dispersion des patchs riches en nourriture (Cavallini et Lovari, 1991). L'influence de la richesse en habitat sur la taille des domaines vitaux est démontrée par Lucherini et Lovari dans un contexte méditerranéen spécifique. La principale conclusion de l'étude est que la taille du domaine vital est négativement corrélée à la richesse en habitat. Ainsi, plus un paysage est hétérogène, plus les ressources sont diverses et moins le renard prospecte loin. Raoul et *al*. (2003a) évoquent aussi la relation existant entre la taille et la forme des domaines vitaux des renards, et la disponibilité des ressources au sein d'un paysage (Tsukada, 1997).

Au-delà de ces considérations générales, la plupart des travaux sur *E. multilocularis* ont intégré le comportement du renard en tant qu'hôte définitif. Staubach et *al*. (2001) ont cherché à analyser, par SIG, les facteurs associés à la distribution spatiale d'*E. multilocularis* chez le renard. L'étude a été réalisée dans le Brandenburg, région d'endémie en Allemagne. Les auteurs ont cherché des liens entre la position géographique des renards abattus en chasse et divers indices paysagers : les zones

humides, les zones urbanisées, le réseau routier, les forêts, les cultures et les prairies. Les connaissances sur le parasite les ont amenés à formuler l'hypothèse de départ suivante : les paysages ouverts de prairies humides seraient propices au cycle de vie du parasite. Ils ont considéré qu'un risque potentiel existe partout où le parasite a été détecté. Dans leurs travaux, les auteurs ont intégré des couches vectorielles pour caractériser la distance entre les points de données et les réseaux hydrographiques, routiers, les villages et les forêts. Ils ont, en outre, calculé, d'après la base de données Corine Land Cover, les proportions en classes simplifiées (urbanisé/eau, cultures, prairies, et forêt) dans un rayon de 2,5 kilomètres autour des points. Cette échelle d'analyse a été retenue, sur la base de suivis télémétriques, dans l'optique d'inclure les déplacements habituels des renards.

Les résultats font état d'une plus grande proximité aux rivières des renards. Ils révèlent aussi une plus forte proportion de prairies et une moindre présence de forêt chez les infectés. Le biais principal de cette approche reste très certainement le fait que les données sont issues de relevés de renards abattus. Il est difficile dès lors d'évaluer la part de mobilité qui a été induite par la chasse. On peut, en effet, estimer que le comportement d'un renard, dans les instants précédant sa mort, n'avait rien à voir avec ses conditions habituelles de déplacement. Les auteurs tentent d'évaluer la validité de leur jeu de données en comparant la composition des contextes paysagers proches des points de données avec la structure moyenne de la zone d'étude. Pour ce faire, ils calculent la composition paysagère dans l'environnement d'un échantillon aléatoire de points à un rayon identique que celui utilisé dans l'étude. Cette approche géographique de données ponctuelles a particulièrement attiré notre attention dans le sens où elle fournit une première expérience de l'approche de la présence d'*E. multilocularis* dans le paysage.

Dans le sud-ouest de l'Allemagne, d'autres travaux, tels que ceux de Romig et *al*. (1999), ont mis en évidence une augmentation des populations de renards et une augmentation des prévalences vulpines. Dans la zone d'étude plus de 75 % des renards sont porteurs d'*E. multilocularis*. Les auteurs expriment, en outre, leurs préoccupations quant à l'installation des renards de plus en plus près des villages et des villes, au contact des populations humaines, comportements qui impliquent une redéfinition du risque de contamination de la population.

La question de la prévalence chez les hôtes définitifs est cruciale dans l'évaluation de la présence parasitaire et du risque sanitaire. Selon Conraths et *al*. (2003), des foyers d'endémie stables localement et persistants dans le temps sont envisageables dans des zones de moins de 400 kilomètres carré, soit 20 x 20 kilomètres (Tackmann et *al*., 1998). Eckert et *al*. (2001), à nouveau dans leur travail réalisé pour l'OMS, exposent quelques considérations générales concernant les relations entre le renard et

E. multilocularis. En Europe centrale, le cycle parasitaire semble se maintenir jusque dans des situations où la prévalence des renards ne dépasse pas les 2 % (Ewald, 1993). En outre, la prévalence vulpine s'est avérée très variable dans l'espace, révélant souvent des foyers localisés jouxtant des zones à faible prévalence, au sein d'une zone globalement considérée comme endémique (foyers à 25 % de prévalence dans des zones à prévalence moyenne de 5 % dans l'Est de l'Allemagne)(Tackmann et *al*., 1998). Kern et *al*. (2003) s'interrogent sur l'importance épidémiologique des zones à prévalence faible. Ils n'excluent pas que des cas humains se produisent dans des zones à faible prévalence et considèrent les nouveaux cas intervenant dans ces zones comme des indications sérieuses d'un risque de contamination. Ils vont même jusqu'à reprendre les conclusions d'Eckert et *al*. (2000) qui classent toute région ayant une occurrence vérifiée d'*E. multilocularis* chez un renard, comme région à risque potentiel, quel que soit le niveau de prévalence. Kern et *al*. concluent en évoquant le concept selon lequel la distribution d'*E. multilocularis* est continue en Europe, du centre de la France à la Pologne.

Raoul (2001a) a mis en regard, dans l'est de la France, la prévalence des renards et la composition des paysages. La prévalence vulpine a été estimée sur la zone Chemin-Chaussin-Dole, qui présente une proportion moyenne de prairies à 20 %, et sur la zone Gray-Gy-Pesmes, où cette proportion est de 22 %. Ce travail a permis d'identifier, certaines années, des prévalences pouvant atteindre respectivement 25 et 34,5 % chez les renards, avec une moyenne sur 4 ans de 18,5 et 22,2 %. Cela équivaut, pour ces deux zones, à une prévalence moyenne de 20,5 %, soit un renard sur cinq contaminé.

Ce constat est loin d'être banal car il prouve l'existence de cycles parasitaires actifs dans des zones à faible taux de prairies au sein desquelles les facteurs classiquement évoqués (fortes densités de rongeurs prairiaux…) ne sont pas, *a priori*, réunis de manière optimale. Cela nous incite à émettre plusieurs hypothèses :

soit ces zones servent de puits (sink) à des zones sources proches (modèle source-sink) et ce sont les déplacements d'individus contaminés qui expliquent les prévalences enregistrées. Dans cette éventualité, aucun cycle local ne serait actif.

soit les micro-foyers évoqués précédemment constituent un réservoir stable d'hôtes densément parasités sur lesquels la prédation de quelques renards s'exerce fortement.

soit enfin, dans ces zones spécifiques, d'autres micromammifères prennent le relais de *Microtus arvalis* et d'*Arvicola terrestris* en tant qu'hôtes intermédiaires principaux et assurent la pérennité du cycle.

Le reste de l'étude, sur les trois zones réparties sur les plateaux et sur la haute-chaîne du Jura, démontre des prévalences vulpines nettement plus élevées, de l'ordre de 60 %, soit trois renards sur cinq.

Le fait qu'il n'y ait pas de différence significative observée entre les trois zones d'altitude semble montrer que les foyers de rongeurs infectés sont suffisamment importants et largement répartis pour qu'une prédation intense et relativement régulière s'installe et garantisse une recontamination quasi-constante d'un grand nombre de renards.

Raoul a apporté un niveau de précision supplémentaire à ces résultats en examinant la répartition de la charge parasitaire chez les renards. Cet examen semble indiquer que les renards des zones de plaine s'infestent moins violemment que les renards des zones prairiales d'altitude.

Il ajoute qu'en plaine, « sous l'hypothèse de ressources en proies hôtes intermédiaires stables sur le long terme, l'augmentation des densités de renard pourrait intensifier la relation proie-prédateur à l'échelle populationnelle et augmenter la pression d'infestation de l'environnement par les œufs du parasite. »

Cette hypothèse peut être encore élargie. L'augmentation potentielle du nombre de renards dans des zones où existent des micro-foyers stables d'hôtes intermédiaires peut, d'une part, conduire par « capillarité » à l'apparition d'*E. multilocularis* au sein de ces populations de rongeurs, et, d'autre part, induire une plus forte prédation par un plus grand nombre de renards sur ces foyers étant donné leurs préférences de prédation. Cela pourrait expliquer de nouvelles infestations hors des zones d'endémie connues. Ces interrogations renvoient à la question des préférences de prédation du renard que nous avons cherché à connaître de manière plus approfondie.

La prédation du renard

Raoul (2001a) s'est aussi penché sur cette question. Sur le site de Genlis (Côte d'Or), où 2 % seulement de la zone d'étude se compose de prairies, *Microtus arvalis* et *Arvicola terrestris* n'ont quasiment jamais été capturés sur une période de trois ans. Est-ce que, dans ce cas, le taux de prairies était vraiment trop faible pour permettre à des populations de ces espèces de subsister ? Ailleurs, dès 11 % de prairies sur le site de Chemin, on obtient des biomasses de campagnols de 100 grammes par hectare en moyenne ce qui, bien que faible, peut éventuellement indiquer la présence de micro-foyers à densité plus élevée. Pourtant, l'analyse des crottes de renard sur le site de Genlis a montré que les espèces de type *Microtus* (incluant *arvalis*, *agrestis* et *subterraneus* mais qui n'ont pas été différenciées ici) constituent 37 % du régime des renards alors qu'*Arvicola terrestris* est totalement absent. De même, à Chemin, 28 % du

régime des individus fréquentant la zone était constitué d'espèces du genre *Microtus* et *A. terrestris* était absent des échantillons. Il est aussi important de noter que le campagnol roussâtre, *Clethrionomys glareolus* n'a été que très faiblement consommé dans tous les sites d'étude (dix au total), ce qui semble indiquer un faible goût des renards pour ces proies. Sur tous les sites, la constante reste donc le genre *Microtus*. Raoul conclut dans ce sens : « le pourcentage d'occurrence de la catégorie *Microtus* sp. [espèces du genre *Microtus*] dans le régime alimentaire peut donc vraisemblablement être liée à une forte préférence pour cette espèce, qui sera exploitée quelle que soit sa biomasse disponible, illustrant ainsi une forte image de recherche spécifique et/ou de meilleure accessibilité. »

Raoul s'interroge ensuite sur les rapports entre les comportements de prédation et le niveau d'infestation. Un échantillon de fèces a révélé une forte densité optique en Elisa sur le site de Genlis où *A. terrestris* n'a jamais été observé. Il émet deux hypothèses : soit les fortes charges d'*E. multilocularis* ont été acquises sur place, mais il considère cela comme peu probable ; soit cet échantillon est le fait de renards venant de zones de haute endémie. Nous verrons ultérieurement qu'aucune zone supposée à forte endémie n'est proche de ce site. Il se peut donc que la charge ait été contractée sur place et ait été alimentée par d'autres rongeurs tels que *M. arvalis*. Raoul précise par ailleurs que c'est bien sur *M. arvalis* que le cycle semble reposer en zone de plaine. Il est probable que dans la zone des plateaux, le rôle potentiel de *M. arvalis* dans l'infestation se voie occulté par la présence de populations plus ou moins importantes d'*A. terrestris* qui interférerait alors dans les choix alimentaires du renard.

Nous pouvons reformuler ce constat en hypothèses : *M. arvalis* pourrait être une sorte de constante du cycle parasitaire. Son association avec *A. terrestris* constituerait uniquement une probabilité accentuée d'infestation pour le renard. L'analyse de la prédation dans d'autres contextes semble nécessaire à la validation de telles hypothèses.

En Lorraine, Artois et Stahl (1987) ont analysé 203 crottes de renard. Les rongeurs forment 80 % du régime des renards de la zone d'étude, et *M. arvalis* est la proie principale (entre 30 et 86 % des rongeurs ingérés). En période de basses densités de rongeurs, le renard affiche une préférence pour *M. Arvalis*. En revanche, la consommation d'espèces forestières comme *C. glareolus* n'est pas corrélée à leur densité. Les espèces principales présentes sur la zone sont *C. glareolus*, *M. Arvalis*, *M. agrestis* et *A. Terrestris*. Ce dernier n'était pas abondant sur la période d'étude.

Les 80 % de rongeurs consommés par le renard se répartissent en 74 % de *M. arvalis*, 15 % d'*A. terrestris* et 7 % de *C. glareolus*.

Trois périodes à densités de campagnols distinctes ont été étudiées. Pendant de faibles densités de *M. arvalis* et de *C. glareolus*, le régime du renard était constitué à

48 % de *M. arvalis*, 4 % de *C. glareolus* et 31 % d'*A. terrestris*. Pendant de fortes densités de *C. glareolus* et de faibles densités de *M. arvalis*, le régime du renard comportait 43 % de *M. arvalis*, 20 % *C. glareolus* et pas du tout d'*A. terrestris*. Enfin, pendant de fortes densités de *M. arvalis* et de *C. glareolus*, 63 % des rongeurs consommés étaient des *M. arvalis*, 6 % des *C. glareolus* et 5 % des *A. terrestris*.

Ces résultats semblent indiquer une préférence marquée du renard pour *M. arvalis* et ce, quelle que soit sa densité. *C. glareolus* n'est consommé de manière relativement importante que lorsque ses densités sont fortes, alors qu'*A. terrestris* est plus consommé quand tous les autres rongeurs ont des densités faibles. Ceci s'explique peut-être par le fait que ce dernier est nettement plus gros que les deux premiers, et donc, à ce titre, plus intéressant à chasser pour le renard pendant ces périodes de rareté de proies. On constate cependant que des diminutions d'abondance d'*A. terrestris* entraînent une diminution de sa consommation par le renard.

C'est dans le Jura suisse que Weber et Aubry (1993) ont, à leur tour, abordé la prédation du renard sur *A. terrestris*. Dans ces zones montagneuses qui connaissent des pullulations d'*A. terrestris*, 1213 fèces ont été analysées. Dans ce contexte spécifique d'habitat prairial optimal pour ce rongeur, A. terrestris constitue 87 % des rongeurs consommés et 54 % de toute la nourriture ingérée. Il existe une corrélation entre les variations de densité d'*A. terrestris* et la consommation qu'en fait le renard. Le constat est que, dans cette région, très peu de rongeurs peuvent servir de proies alternatives. Cet état de fait pourrait expliquer la spécialisation du renard sur A. terrestris. La situation relevée ici illustre cependant un comportement vulpin différent des observations menées en Lorraine.

Hansson (2002b) insiste sur l'aspect sélectif de la prédation du renard. Les Campagnols des champs (*M. arvalis*) sont des proies faciles pour la plupart des prédateurs et notamment pour le renard (MacDonald, 1977). A titre de comparaison, le Campagnol roussâtre (*C. glareolus*) serait plus difficile à chasser et semble moins apprécié. Il est tout de même présent dans le régime des renards. Delattre et *al*. évoquaient déjà en 1985 la préférence de prédation du renard pour *M. arvalis*. Cette espèce a, en effet, une activité de surface beaucoup plus importante qu'*A. terrestris*, et serait donc plus facile à chasser.

Selon Giraudoux et *al*. (2002), les relations proie-prédateur sont influencées par l'espèce de rongeur dominante dans le paysage. Dans le Doubs, six espèces de campagnols différents ont été identifiées et quatre ont été identifiées comme porteuses d'*E. multilocularis*. Les espèces susceptibles d'héberger le parasite sont présentes dans pratiquement tous les habitats du paysage local. La figure 33 illustre les comportements de prédation du renard dans un site du Doubs.

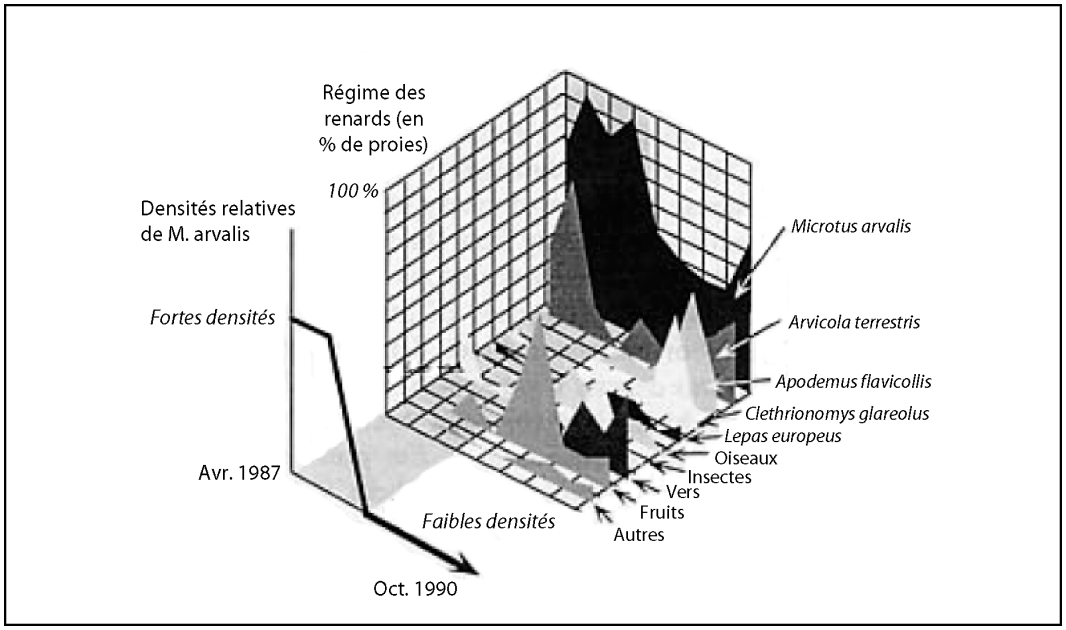


Figure 33 : Variations du régime du renard en fonction des variations de densités de Microtus arvalis sur le site du Souillot, dans le département du Doubs (d'après Giraudoux, 1991).

L'observation de la figure 33 montre une préférence du renard pour la consommation de *M. Arvalis*. *A. terrestris*, *Apodemus flavicollis* et *C. glareolus* entrent également régulièrement dans le régime du renard. Sur le site du Souillot, *M. arvalis* constitue la proie dominante et ce, quelle que soit sa densité (Giraudoux, 1991). Cette figure illustre également l'opportunisme du renard, qui diversifie nettement son régime pendant les périodes de faible densité de ses proies de prédilection (ici, *M. Arvalis*).

Raoul (2001a) signale qu'en cas de baisse de la proportion de prairies dans le paysage, *A. terrestris* tend à disparaître alors que *M. arvalis* atteint encore des densités supérieures à 100 individus par hectare. Sur les plateaux, c'est *A. terrestris* qui domine en termes de biomasse disponible. La question reste de savoir si c'est la biomasse de rongeurs présente qui nous intéresse ou la préférence de prédation du renard. En fait, plus la prédation intervient souvent (sur de petites proies par exemple), plus le cycle a de chances de se réaliser. Si l'on poursuit ce raisonnement, c'est le nombre d'individus, plus que la biomasse de campagnols disponible, qui pourrait s'avérer être le facteur déterminant.

Raoul répond partiellement à notre questionnement en croisant la densité relative des proies et le pourcentage de leur occurrence dans le régime du renard. Alors que la relation est linéaire pour *A. terrestris* (plus ce campagnol est présent, plus le renard en mange), elle est plus marquée par la prédation importante du renard pour *M. arvalis* (il en consomme beaucoup, même quand ses densités sont faibles). Cela semble à nouveau

indiquer une préférence marquée du renard pour *A. terrestris* qui le recherche spécifiquement quand il est présent. Dans le cas d'*A. terrestris*, le renard ne fait preuve que d'opportunisme.

L'importance de la préférence des renards pour une proie s'illustre encore dans un contexte épidémiologique totalement différent. Sur l'île d'Hokkaido, au Japon, Konno et *al*. (2003) confirment que *Clethrionomys rufocanus* est l'hôte intermédiaire le plus important pour le cycle du parasite. Cette espèce est fréquente à la fois dans les zones ouvertes et dans les zones boisées. Sa particularité principale reste qu'il est préféré en prédation par le renard (Kaneko et *al*., 1998), un peu à l'instar de *M. Arvalis* en France et en Europe. Ce constat semble confirmer la possibilité d'établissement du cycle parasitaire d'*E. multilocularis* dans des contextes paysagers très différents si les espèces de rongeurs présentes le permettent.

Le plus important ne semble pas être la diversité ou la densité de tous les campagnols présents dans le domaine de vie du renard mais bien la présence en densités suffisantes de proies de prédilection pour le renard. La nature de ces proies peut varier selon les contextes régionaux (comme l'atteste l'exemple précédent), et des micro-foyers sont susceptibles d'entretenir localement un cycle complet et relativement stable.

Raoul (2001a) élargit le champ de ces conclusions à la prise en compte globale des facteurs épidémiologiques principaux. « De cette mise en relation entre (i) l'influence des caractéristiques paysagères sur les variations de biomasse des proies, (ii) leur consommation par le renard, et (iii) le niveau d'infestation chez le renard, découle la notion de paysage à risque pour la contamination de l'environnement par *E. multilocularis*. Nous avons démontré que l'infestation vulpine d'*E. multilocularis* était déterminée en grande partie par les caractéristiques paysagères. »

L'inventaire des processus qui jouent un rôle dans le cycle de vie du ténia échinocoque ne serait pas complet si nous n'évoquions pas le phénomène de l'implantation des renards en milieu périurbain et urbain.

Les renards urbains

Dans une publication récente, Deplazes et *al*. (2004b) évoquent l'urbanisation d'*E. multilocularis* en Europe. Celle-ci est imputable en partie à l'augmentation des densités de population de renard en milieu urbain. Ce phénomène est préoccupant en ce qui concerne le cycle de transmission d'*E. multilocularis* aux populations humaines et ce, d'autant plus qu'un cycle synanthropique a été identifié comme fonctionnant avec les chiens domestiques comme hôtes définitifs (Craig et *al*., 2000). Dans cette situation, les chiens prennent la place du renard en tant qu'hôte définitif et introduisent le parasite au plus près de la population humaine. Néanmoins, la contamination des chiens

intervient certainement parallèlement à des dynamiques conjointes du cycle sauvage en ville. Actuellement, les renards sont présents dans la quasi-totalité des zones urbaines et leurs densités dépassent parfois celles des renards ruraux. En Suisse, le renard est très répandu en milieu urbain, y compris dans les grandes villes comme Zürich. L'habitat des renards urbains est très limité en terme d'étendue du domaine vital avec des maximums de l'ordre de 40 hectares.

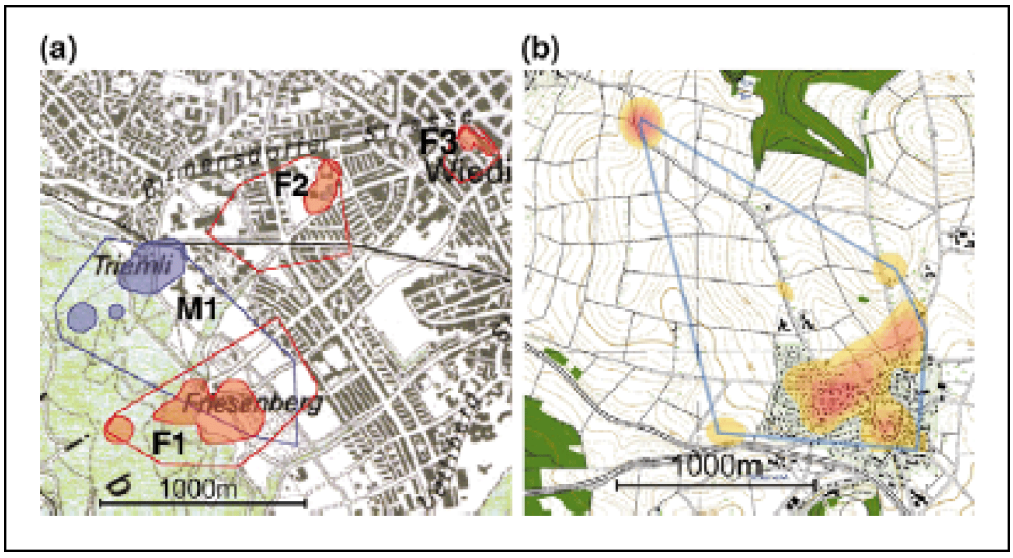


Figure 34 : Domaines vitaux de renard. (a) : en zone périurbaine (Zürich). (b) : en zone rurale (Jura souabe (Allemagne))(d'après Deplazes et al., 2004).

La figure 34 illustre deux phénomènes distincts mais liés aux activités humaines. Les renards de l'exemple (a) vivent en périphérie immédiate (M1 et F1) ou complètement à l'intérieur de la zone urbaine (F2 et F3). Ces deux derniers individus se sont totalement affranchis des éléments ruraux et semblent trouver suffisamment de nourriture en milieu urbain. Les individus M1 et F1 se situent en zone périurbaine, à l'interface de zones rurales et de zones habitées. Il est probable que ces individus utilisent les zones périurbaines pour la prospection de nourriture. Un comportement de ce type a été clairement identifié dans l'exemple (b). Les relevés de présence de ce renard attestent de son utilisation de l'espace rural comme site de repos, et de la prospection alimentaire qu'il exerce dans le village qui est inclus dans son domaine vital.

Ce type de comportement peut avoir deux implications majeures. Tout d'abord, nous l'avons vu, les renards ayant établi leur domaine vital a proximité immédiate de zones peuplées contribuent à la dispersion des œufs d'*E. multilocularis* dans l'environnement proche des hommes. Cela peut conduire à la contamination de jardins potagers et de pelouses privées et, incidemment, à la contamination d'animaux

domestiques tels que le chien ou le chat. Il est également possible de formuler une seconde hypothèse liée à l'utilisation de l'espace par ces renards. Dans certaines zones rurales qui connaissent une agriculture intensive ne laissant pas de place aux prairies, les bordures de champs mais aussi les jardins privés et publics peuvent constituer les seules zones favorables à certains campagnols, tel *M. arvalis*, que le renard chasse préférentiellement. Dans l'éventualité d'un tel scénario, la persistance du cycle d'*E. multilocularis* pourrait être assurée, très localement, dans des paysages ruraux où le risque de contamination était considéré, *a priori*, comme défavorable au parasite. Nous reviendrons sur cette hypothèse.

Deplazes et *al*. (2004b) insistent sur le fait que les renards se nourrissent de plus en plus à des sources d'origine humaine et ceci est constaté dans les zones périurbaines, mais aussi dans les villages. Ces renards de villages et de petites villes sont à surveiller plus particulièrement car ils peuvent se contaminer dans les champs environnants et répandre les œufs dans les zones habitées. Le contraire est également envisageable, comme nous venons de l'évoquer. Dans les secteurs périurbains de Zürich, l'analyse de fèces et de rongeurs a démontré la présence des deux stades du parasite (œufs et larves), autres que celui hébergé par le renard, et donc la pérennité possible du cycle parasitaire, comme l'illustre la figure 35. Les prévalences enregistrées chez les rongeurs ont été, en moyenne, de 9,1 % chez *A. terrestris*, de 2,4 % chez *C. glareolus*, et de 12 % chez les rats musqués.

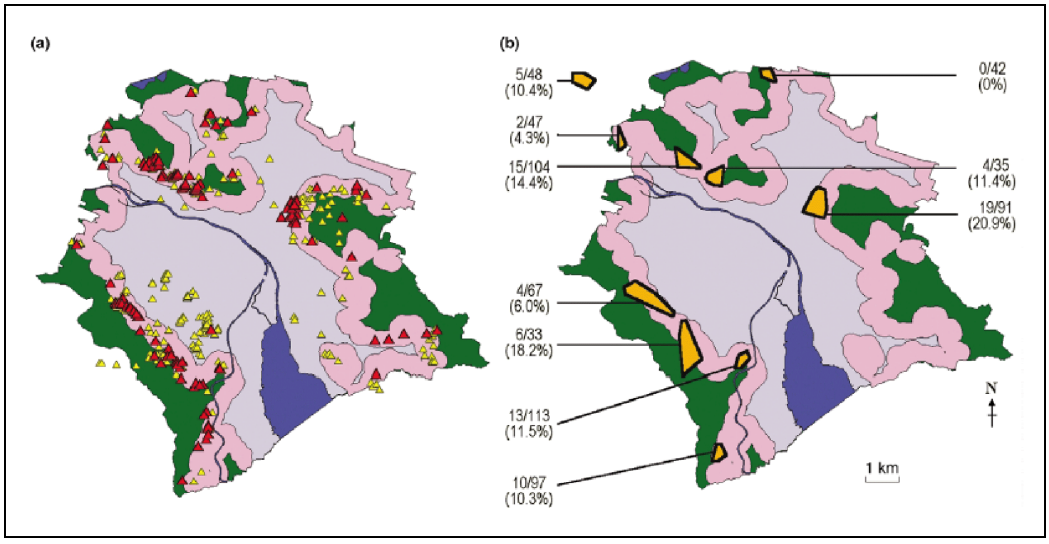


Figure 35 : E. multilocularis dans les environs de Zürich. *(a) : fèces de renards : positifs (en rouge) et négatifs (en jaune). (b) : prévalence du parasite chez A. terrestris dans dix sites d'étude. Légende : bleu : réseau hydrographique ; vert : zones périphériques forestières et agricoles ; rose : zones périurbaines ; mauve : zones urbaines (d'après Deplazes et al., 2004b adapté de Stieger et al., 2002).*

La possibilité d'établissement d'un cycle synanthropique a été explorée. Des analyses réalisées sur des chiens et des chats de régions densément peuplées en Suisse ont révélé des prévalences de 0,3 % pour les chiens et de 0,4 % pour les chats (Deplazes et *al*., 1999). Une région rurale de Suisse occidentale a, en revanche, permis d'identifier 7 % de positifs chez 86 chiens et 3 % chez 33 chats (Gottstein et *al*., 2001). D'autres travaux conduits sur des zones clairement urbaines à Zürich (Hofer et *al*., 2000) ont démontré de fortes prévalences, à la fois chez les renards et chez *A. terrestris*, dans un parc urbain de Zürich. Le parasite peut donc compléter son cycle en milieu urbain.

La figure 36 illustre de manière exhaustive les différents facteurs qui entrent en compte dans l'établissement du cycle de transmission d'*Echinococcus multilocularis* selon le degré d'urbanisation du paysage, ainsi que la variation de ces facteurs dans l'espace.

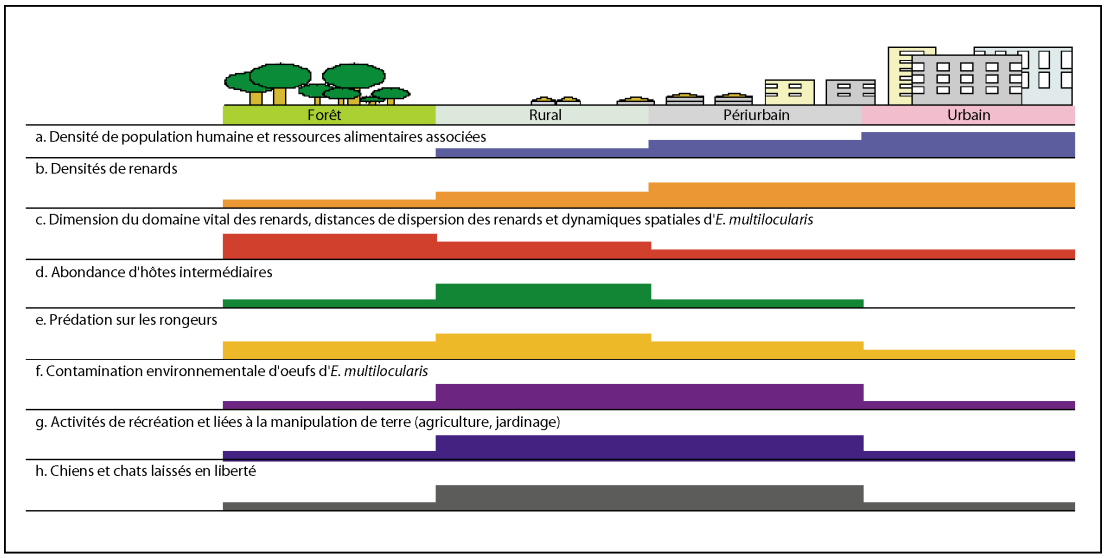


Figure 36 : Facteurs associés au cycle urbain et périurbain d'Echinococcus multilocularis et à la pression d'infestation des œufs du parasite.

L'impact des différents facteurs en fonction de chaque milieu est représenté schématiquement par des barres d'amplitude (d'après Deplazes et al., 2004).

Le facteur (a) traduit l'augmentation logique de la population humaine et des ressources alimentaires qu'elle génère le long d'un gradient d'urbanisation croissante. Les densités de renard (b) suivent une tendance similaire qui s'explique notamment par la diminution de la taille des domaines vitaux en milieu urbain. Ceci est aussi exprimé par le facteur (c) qui intègre en plus les faibles distances de dispersion des renards dans les zones habitées. L'abondance des hôtes intermédiaires est supposée maximale en milieu rural hors forêt. Elle décroît avec l'urbanisation. La prédation des renards sur les rongeurs (e) suit presque la même tendance, mais la représentation faite ici intègre la

préférence des renards pour ce type de proies. Les zones rurales et périurbaines, offrant à la fois des rongeurs en abondance et des renards en fortes densités, sont jugées (f) comme les plus intensément contaminées par les œufs d'*E. multilocularis*. C'est aussi sur ces zones que s'exercent l'essentiel des activités humaines « à risques » (g) et que les chiens et les chats sont le plus susceptibles de s'infester en chassant des rongeurs contaminés (h).

Ces nouvelles dimensions épidémiologiques constatées en Europe, et notamment en Suisse, posent de manière aiguë la question du risque sanitaire lié à *E. multilocularis*.

Nous l'avons constaté, chacune des étapes du cycle parasitaire, et chacun des hôtes qui y sont associés, jouent un rôle dans l'apparition et l'intensité des dynamiques de transmission d'*E. multilocularis*. La connaissance approfondie des facteurs influençant le cycle parasitaire est nécessaire à la formulation et à l'exploration d'hypothèses. Elle permet de cibler les travaux conduits mais ne doit pas remplacer le caractère exploratoire que l'analyse des données se doit de conserver pour ne pas occulter des paramètres inattendus. La mise en place de ces analyses nécessite l'établissement d'un protocole de recherche adapté, réaliste et validé de sorte que les résultats qui en sont issus soient à la fois compréhensibles et raisonnablement fiables.

3.3 Approche inductive

L'analyse de données ponctuelles en écologie et en épidémiologie peut être conduite de diverses manières. La nature même des données influe sur le protocole adopté. Il arrive que ces données enregistrent en chaque point l'intensité de présence de l'agent pathogène recherché. Dans le cas d'*E. multilocularis*, cela peut, par exemple, être évalué par le nombre de parasites adultes présents dans l'intestin des renards. Le cas le plus fréquent reste cependant des données de type présence/absence qui attestent uniquement du fait que le parasite a, ou n'a pas, été identifié en ce point, sans indication de la charge parasitaire estimée. La base de données du programme français est du type présence/absence et nous renseigne plus précisément sur la présence d'ADN d'*E. multilocularis* dans chaque échantillon de fèces récolté sur le terrain.

Deux démarches d'analyse peuvent être appliquées à ce type de données. Elles n'ont pas le même objectif. La première vise uniquement à identifier les paramètres qui dissocient au mieux les échantillons négatifs des échantillons positifs. La seconde a également pour objectif l'identification de paramètres explicatifs, mais a pour but premier l'établissement de prévisions d'apparition de l'agent pathogène recherché.

Commençons par la première de ces démarches. Elle consiste à associer une série de variables à chaque point de données et à explorer systématiquement, par des tests tels que le test du khi-deux par exemple, dans l'objectif de révéler des différences

significatives entre les échantillons positifs et les échantillons négatifs. C'est le protocole qu'ont adopté Staubach et *al*. (2001) dans un article que nous avons déjà évoqué. Dans leur approche de la répartition géographique d'*Anopheles gambiae*, vecteur de la malaria, Bayoh et *al*. (2001) ont également commencé par explorer les relations entre la présence de cette espèce et certaines variables environnementales, selon ces méthodes.

La seconde démarche pratiquée régulièrement est tournée vers la prédiction de la présence de l'agent pathogène. Cette dimension est cruciale en épidémiologie spatiale car elle permet d'étendre les conclusions issues d'un jeu de données à la totalité d'un espace. L'objectif de cette démarche est d'identifier des zones à forte probabilité de présence de l'agent pathogène dans le but final, après validation sur le terrain, d'une transmission de ces informations en tant qu'aide à la décision dans la gestion des risques sanitaires. L'application de ces méthodes nécessite cependant que des précautions soient prises quant à la fiabilité de la prévision et à l'étendue spatiale sur laquelle cette prévision peut s'appliquer.

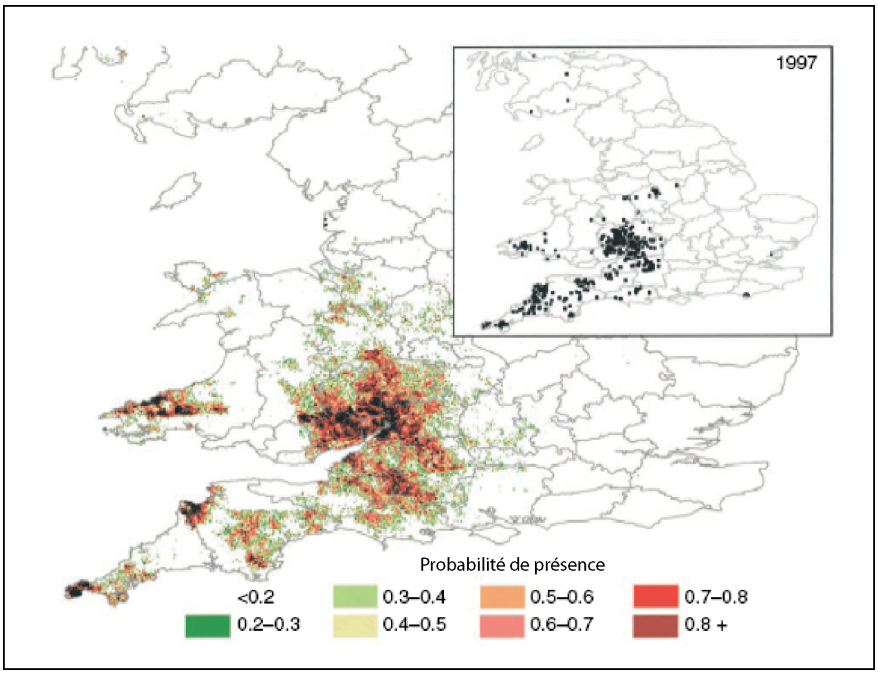


Figure 37 : Données de présence (en encart) et carte de prévision de présence de la tuberculose bovine au Royaume-Uni (d'après Wint et al., 2002).

Dans leurs travaux sur la tuberculose bovine au Royaume-Uni, Wint et *al*. (2002) ont utilisé la régression logistique binaire. Cette méthode leur permet d'identifier les variables ayant le plus fort potentiel de discrimination entre les échantillons positifs et les échantillons négatifs. Le modèle de régression logistique qui en est issu attribue à chaque échantillon un score de probabilité de présence de l'agent pathogène d'intérêt.

L'application des paramètres de ce modèle à la totalité de l'espace d'étude permet d'obtenir une image globale du risque de présence attendu (figure 37).

Brooker et *al*. (2002) rappellent que les modèles de prévision d'occurrence et de distribution d'un agent pathogène sont souvent issus de méthodes de régression logistique binaire. La performance de ces modèles est évaluée en comparant la validité des prévisions avec de nouvelles observations collectées sur le terrain. De plus, un seuil de probabilité doit être choisi pour définir le caractère à risque ou sans risque de différentes observations. Une méthode existe pour définir ce seuil, c'est la méthode ROC (Receiver-Operator Characteristic)(Metz, 1978), qui consiste à obtenir une visualisation du comportement du modèle, et permet de comprendre précisément les conséquences du choix du seuil. La courbe ROC s'obtient en mettant en regard, pour chaque valeur de seuil, la sensibilité (le pourcentage d'échantillons positifs correctement classés) et la spécificité (le pourcentage d'échantillons négatifs correctement classés)(Greiner et *al*., 2000). L'aire sous la courbe, définie comme l'AUC (Area Under Curve), donne une estimation de la performance du modèle. Plus cette valeur est proche de 1, plus le modèle discrimine nettement et de manière satisfaisante entre les positifs et les négatifs de l'échantillon, entre l'occurrence et l'absence du phénomène étudié (Pearce et Ferrier, 2000)(figure 38).

Nous venons d'évoquer une méthode possible d'évaluation de la performance de modèles de régression logistique binaire. La question de l'étendue à laquelle ces modèles peuvent être appliqués reste en suspens. Dans leurs travaux sur la schistosomiase en Afrique, Brooker et *al*. (2001) ont développé un modèle de régression logistique pour identifier les variables environnementales qui jouent un rôle dans les modes d'infection. Le croisement de ce modèle avec une carte des zones écologiques de l'Afrique a permis de montrer que la capacité de prédiction du modèle était contingente à son application dans des conditions environnementales et écologiques équivalentes. Il est donc envisageable d'étendre le modèle à la totalité de la zone écologique homogène au sein de laquelle il a été développé. Ce constat est essentiel. En effet, sur une zone d'étude telle que celle du programme français d'épidémiosurveillance d'*E. multilocularis*, plusieurs contextes paysagers distincts sont présents et nécessitent d'être traités comme tels. Brooker et *al*. concluent en rappelant que la régression logistique binaire ne permet pas d'identifier des foyers très localisés, mais apporte toutefois une description de zones potentiellement à risques. Il existe également un fort intérêt dans la détermination de zones *a priori* défavorables à l'établissement des facteurs de risque.

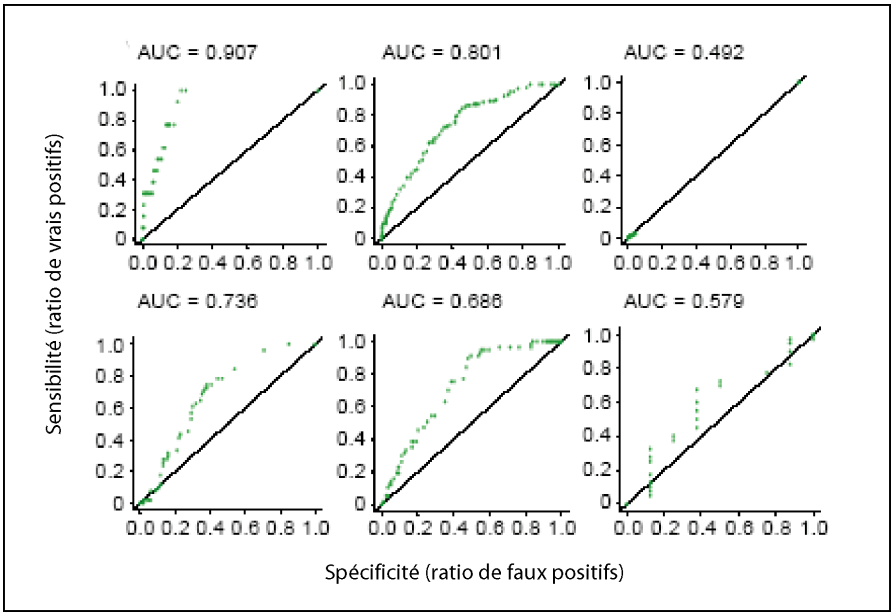


Figure 38 : Exemples de courbes ROC et de valeurs d'AUC appliquées à la prévision de la schistosomiase au Cameroun et en Tanzanie ***(d'après Brooker et al., 2002). Une AUC entre 0,5 et 0,7 indique un mauvais potentiel de discrimination ; une AUC de 0,7 à 0,9 indique un potentiel raisonnable ; et une valeur supérieure à 0,9 indique un bon potentiel. A titre d'exemple, une valeur de 0,9 indique qu'avec le modèle testé, un échantillon positif pris au hasard aura une probabilité de 90 % d'être prédit comme tel.***

Conclusion

La grande diversité des paramètres qui entrent en compte dans la définition du risque épidémiologique lié à *E. multilocularis* donne un aperçu de la complexité des phénomènes considérés. Par ailleurs, nous avons mis en évidence la dimension profondément multiscalaire des diverses composantes qui forment le risque. La tâche envisagée nécessite donc une approche objective et fragmentée des processus. Nous avons vu qu'il est possible de décrire spécifiquement chaque étape du cycle parasitaire. Les travaux menés en biologie, en écologie et en écologie du paysage nous fournissent de précieuses indications et nous permettent d'orienter nos recherches. L'analyse des données à notre disposition nous offre la possibilité d'intégrer, de tester et d'exploiter ces hypothèses en les appliquant à des cas concrets. Pour ce faire, de nombreuses méthodes sont à notre disposition.

Cette panoplie d'outils, issue de l'écologie du paysage, de l'épidémiologie spatiale, de la statistique exploratoire multidimensionnelle, nous ouvre un vaste champ d'investigation. La mise en œuvre de ces méthodes nécessite cependant que les variables explicatives qui leur sont nécessaires soient pertinentes et précises. Ceci est largement dépendant des données spatiales disponibles et des traitements qui leur sont

appliqués. La cartographie du risque sanitaire, produit du processus complet d'acquisition et d'analyse des données, mérite également que ses propriétés soient définies. Les SIG se prêtent à la mise en place de ces étapes qui s'inscrivent en amont et en aval de l'analyse des donnés. Ce sont ces aspects que nous allons évoquer maintenant.

Chapitre 2

Un Système d'Information Epidémiologique ?

Les Systèmes d'Information Géographique (SIG) connaissent un fort développement dans de nombreux métiers et de nombreuses disciplines, y compris la géographie. Cet essor a sans doute été freiné par une prise en main délicate, et par la difficulté de concevoir un système d'information comme autre chose qu'un outil logiciel : sans données, sans méthodes, sans acteurs et surtout sans problématique et sans formalisation des relations entre toutes ses composantes, un système d'information est plus sûrement voué à l'échec qu'à la réussite.

Les problématiques de l'écologie spatiale ont amené les chercheurs à utiliser ces systèmes. Pfeiffer et Hugh-Jones (2002) illustrent le rôle important que les SIG sont amenés à jouer dans les approches épidémiologiques des zoonoses. Ils permettent notamment d'aborder la distribution spatiale des facteurs de risque. Les écologues reconnaissent l'importance de l'espace en écologie théorique et vont jusqu'à qualifier la dimension spatiale de « dernière frontière » (Kareiva, 1994).

Nous détaillerons ici les ressources existantes en SIG. Il nous a semblé important de signaler le potentiel, mais aussi les limites, de ces systèmes en matière de gestion des données, d'analyse spatiale et de cartographie. Nous évoquerons en outre, au fil de ces considérations, les points importants relatifs à l'établissement de ce que nous pourrions appeler un « système d'information épidémiologique ».

1 Des outils de diagnostic spatial

1.1 Les Systèmes d'Information Géographique

Sous de nombreux aspects, le développement de l'informatique, et notamment des logiciels SIG, a profondément transformé les méthodes de travail et d'appréhension des problématiques spatiales en géographie. Depuis longtemps déjà, la discipline a mis en œuvre des méthodes de superposition manuelle de cartes ou de calques, préfigurant ce que seraient les « couches » d'informations. Ces approches, associées au développement de l'informatique, ont participé à l'émergence des SIG au cours des années 70 (Steinitz et *al*., 1976) Le développement massif de sources d'information spatiale, par des technologies telles que la télédétection, a conduit au développement d'outils dédiés à l'exploitation de cette information. En 1990, Tomlin donne cette définition des SIG : « Un système d'information géographique est utilisé pour préparer, présenter et interpréter des faits intervenant à la surface du globe. Une définition plus étroite est souvent donnée. Un SIG est issu de l'association d'un ordinateur et d'un logiciel conçus pour l'acquisition, la mise à jour et l'utilisation de données cartographiques. »

On distingue souvent quatre ou cinq familles de fonctions dans les SIG : acquérir, archiver, accéder, afficher, analyser (les « 5a » (Longley et *al*., 2001)). On peut imaginer ces fonctions comme des étapes successives dans la conduite d'un projet, bien que la pratique infirme ce bel ordre : par exemple, il faut archiver le résultat des analyses, afficher pour acquérir, ou structurer l'analyse pour définir les pré-requis d'acquisition. Dans une démarche de recherche comme la notre, le SIG prend en charge la gestion des données, il assiste fortement les restitutions cartographiques, mais c'est surtout l'analyse spatiale qui est au cœur du travail : superpositions, voisinages, distances, densités etc…

En pratique, un espace est décrit par des piles d'informations présentées sous forme de couches thématiques (figure 39), ces couches ayant des relations spatiales internes (une lisière sépare une prairie d'une forêt) et externes (l'échantillon collecté se trouve dans une prairie). Selon le type d'information, on préférera des représentations de type vectoriel (entités ponctuelles, linéaires ou surfaciques décrites par des attributs) ou de type matriciel, souvent appelé raster, et par simplification d'images (espace découpé en cellules élémentaires figurant des quantités ou qualités variables dans l'espace).

L'analyse passe par la mise en relation horizontale et verticale de ces informations, et permet de produire de nouvelles informations : dans notre cas, il s'agira d'une évaluation du risque. Les exemples foisonnent au-delà de la géographie : foresterie, transport, criminalité, archéologie prédictive, dynamiques de

peuplement, diffusion des innovations. L'écologie du paysage et l'épidémiologie spatiale s'ajoutent à la liste (Clarke et *al*., 1996 ; Robinson, 2000 ; Brooker et Michael, 2000 ; Hay et *al*. 2000b).

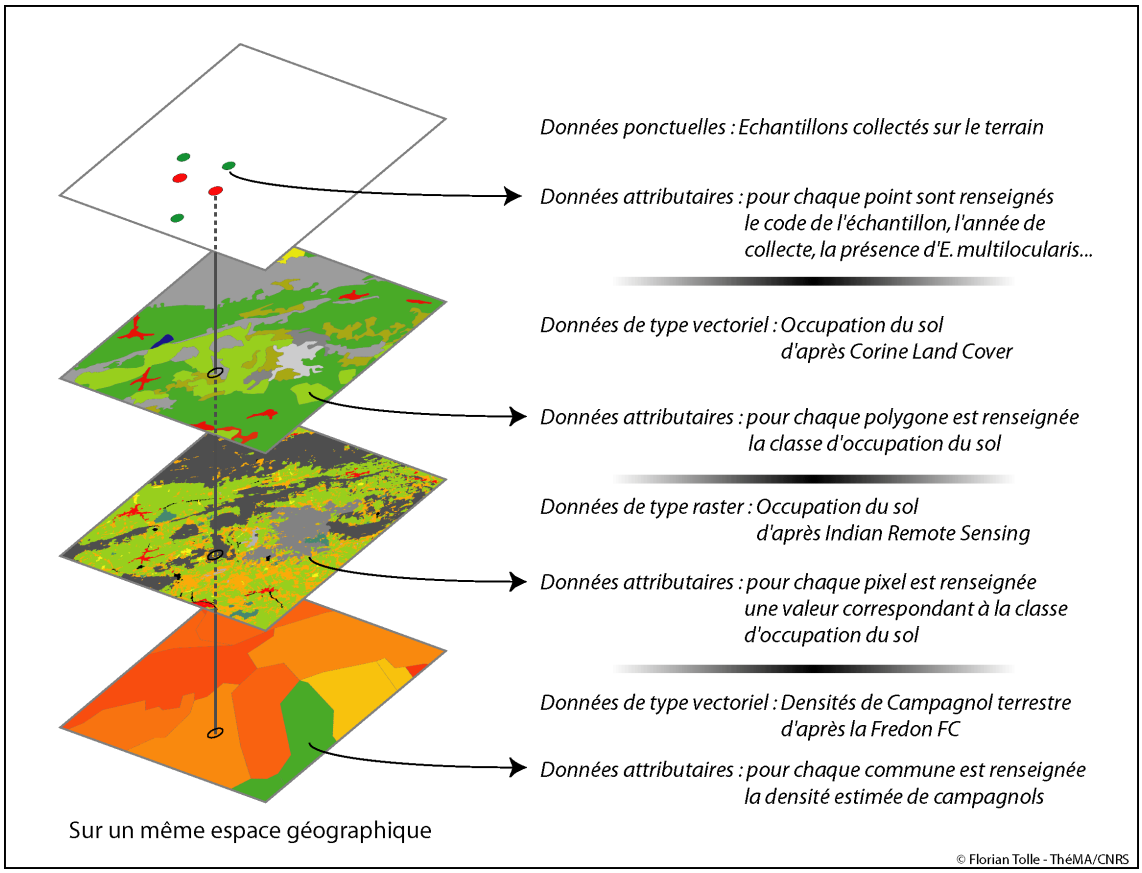


Figure 39 : Différents types de données spatiales et les attributs qui y sont associés.

Dans leur travail de modélisation du risque épidémiologique lié à l'échinococcose alvéolaire en Chine, Danson et *al*. (2002) soulignent que l'interaction entre SIG, écologie du paysage et épidémiologie ouvre des perspectives encore très peu exploitées. C'est l'exploration de ce potentiel que nous essayons de réaliser dans ce travail. Nous l'avons vu, l'écologie du paysage s'applique à de nombreuses thématiques de recherche. L'application centrale de l'écologie du paysage reste néanmoins la mise en évidence d'éventuelles relations entre le paysage et les processus écologiques. L'épidémiologie spatiale ajoute la dimension de santé publique à ces approches et utilise les SIG pour mettre en relation l'espace, l'environnement et la maladie (Gesler, 1986). Formellement, la première étape d'un projet passe par la modélisation du problème étudié de relations entre phénomènes et processus. Pour ne pas alourdir le propos, nous choisissons toutefois de conserver l'ordre « acquisition, affichage, analyse » pour exposer simplement notre démarche.

1.2 Acquisition, spécificité et utilisation des données

Nous évoquerons ici les données qui ont été nécessaires à ce travail de thèse. Leur grande variété d'origine, de nature et d'échelle donne une vision large des sources et des types de données des SIG. Tout d'abord, les données qui ont été générées dans le cadre du programme français d'épidémiosurveillance sont de type ponctuel. A chaque échantillon correspondent des coordonnées géographiques et des attributs, codés et organisés en table attributaire.

Le paysage sera décrit à partir de l'occupation du sol. Pour l'Europe et la France, nous avons retenu la base de données Corine land Cover, mise à disposition grâce à un partenariat avec l'IFEN (Institut Français de l'Environnement, 1996) et l'Agence Européenne de l'Environnement. Cette base de données est de type vecteur, organisée en polygones correspondant à des classes d'occupation du sol. Le type des analyses envisagées sur ces données nous a conduit à les convertir en données de type raster. Corine Land Cover possède une nomenclature hiérarchisée en trois niveaux. Le premier niveau comporte cinq grandes classes : (i) les territoires artificialisés, (ii) les territoires agricoles, (iii) les forêts et milieux semi-naturels, (iv) les zones humides, et (v) les surfaces en eau. Le troisième niveau correspond au niveau de description le plus précis selon le standard européen. Il se décompose en 44 classes d'occupation du sol, présentées dans l'annexe 1.

Pour le Doubs, nous avons eu l'opportunité d'utiliser une couche raster d'occupation du sol, établie par classification d'une image IRS – LISS de l'automne 1997 (J.C. Foltête). Dix classes ont été reconnues. Elles incluent les forêts, les prairies, les cultures, les zones humides et les zones bâties, nécessaires à notre analyse. La résolution des cellules est de 25 mètres.

Dans le Doubs, nous avons pu mobiliser une information sur les densités de Campagnol terrestre grâce aux résultats du travail de terrain réalisé par les agents de la FREDON Franche-Comté (Fédération Régionale de Défense contre les Organismes Nuisibles) depuis une quinzaine d'années. Ces densités sont estimées au niveau communal. Cette maille ne permet pas de relier directement la relation entre paysage et densité de campagnols, mais elle a trouvé son utilité pour la validation de nos modèles. D'autres données à l'échelle de la commune nous ont été fournies. Il s'agit des communes de diagnostic des cas humains d'échinococcose alvéolaire en France issus du registre FrancEchino.

Le développement conjoint des SIG et d'internet facilite la diffusion des données spatiales, gratuites ou non. Nous avons utilisé cette opportunité pour nous procurer des données climatiques : il s'agit des ressources de la Climatic Research Unit au Royaume-Uni (http://cru.uea.ac.uk). Leur résolution est faible (10 arc-minutes) mais

compatible avec une définition des limites d'extension du parasite en Europe. Cette basse résolution nous a également permis de proposer un modèle à deux échelles intégrant les grands gradients climatiques et la variabilité paysagère locale. Le tableau 6 illustre les différents types de données qui ont été utilisées dans notre travail.

Description	Type	Source	Etendue	Resolution ou unité minimale
Echantillons de fèces	Ponctuel	Programme français de veille sanitaire	France (nord et est)	/
Occupation des sols	Vecteur	European Environment Agency - IFEN	France et Europe	25 ha
Occupation des sols	Raster	IRS - ThéMA	Département du Doubs	25 m
Densités de Campagnol terreste	Vecteur	FREDON FC	Doubs (sud et est)	Commune
Données climatiques (température, précipitations)	Ponctuel	Climatic Research Institute	Europe	10 arc-minutes

Tableau 6 : Les données utilisées dans le cadre de ce travail.

L'ensemble des données utilisées, ainsi que les traitements qui leur ont été appliqués, dessinent les contours d'une intégration globale des facteurs entrant en compte dans la définition du potentiel de risque de présence d'*E. multilocularis* dans l'environnement. L'intégration et l'actualisation permanente de ces sources d'information spatiale en SIG forment l'armature de ce que nous appellerons un système d'information épidémiologique. La mise en place d'un tel outil est une étape importante dans la compréhension et la gestion du risque sanitaire lié à l'échinococcose alvéolaire.

Ces données forment le socle d'entrée de nos analyses. Les méthodes varieront selon le type et l'échelle des données d'origine, mais l'objectif reste le même : créer une nouvelle information et extraire des indices répondant aux questions posées.

1.3 Traitements

La structuration et l'analyse des données en SIG peuvent revêtir des formes très diverses. De manière générale, l'analyse spatiale correspond à « la possibilité d'utiliser des données spatiales sous différentes formes et d'en extraire une nouvelle signification » (Bailey, 1994). Ainsi, la transformation des données initiales dans l'objectif d'obtenir des indications sur un phénomène connu ou attendu relève de l'analyse spatiale et ce, dès les formes les plus simples d'analyse.

Une forme élémentaire d'analyse consiste à superposer deux couches thématiques. Il est ainsi possible, par exemple, d'associer des données d'occupation du sol à des relevés ponctuels de présence du renard, pour obtenir des informations sur son utilisation de l'espace (Gehring et Swihart, 2003). Une autre méthode classique consiste à calculer la plus courte distance d'un point à un autre. Cette distance peut être calculée à vol d'oiseau, ou suivant des critères de coût ou de temps. Notre approche des distances demeurera simple, notre objectif étant de caractériser la composition ou la configuration de l'occupation du sol autour de points centraux : nous utiliserons donc principalement des cercles de taille croissante, en distance euclidienne. Le problème délicat sera plutôt de déterminer des critères de configuration ou des niveaux d'échelle pertinents.

Nous utiliserons largement les méthodes de fenêtres mobiles, propres à l'analyse contextuelle, souvent appelée analyse focale. La figure 40 illustre le principe de ces fenêtres : pour une forme (cercle, carré, anneau) et une taille (rayon, côté) données, le calcul consiste à rapporter au centre de la fenêtre une information dérivée de l'ensemble des données contenues dans cette fenêtre. Les opérateurs peuvent varier (somme, minimum, diversité, etc…), ainsi que la part accordée au voisinage, qui par exemple décroîtra de façon non linéaire en fonction de la distance au centre, dans le cas d'un lissage gaussien. Ces méthodes sont couramment employées en écologie du paysage, mais aussi en imagerie. Le SIG est ici à la convergence de plusieurs disciplines. Notons toutefois que c'est la représentation raster qui se prête le mieux à ce genre d'exercice.

La combinaison de données est souvent réalisée par l'algèbre de carte. Les opérateurs mathématiques ou logiques appliqués aux couches thématiques permettent de les regrouper sous forme synthétique. On peut, par exemple, chercher à identifier les habitats favorables au Rat musqué. L'espèce étant liée aux cours et plans d'eau, une première couche pourra être constituée en appliquant une zone tampon à ces zones. La multiplication de cette couche avec une couche d'occupation du sol permettra de connaître la nature des sols aux abords de ces zones. Enfin, une reclassification des habitats prairiaux favorables à l'espèce aboutira à une cartographie précise des zones prairiales situées à proximité immédiate de cours et

plans d'eau, et donc réputées aptes à accueillir le Rat musqué. Il s'agit d'un modèle d'évaluation multicritère booléen. Des modèles moins rigides permettent d'estimer l'aptitude suivant un gradient allant du moins apte au plus apte : on parlera alors d'évaluation multicritère pondérée.

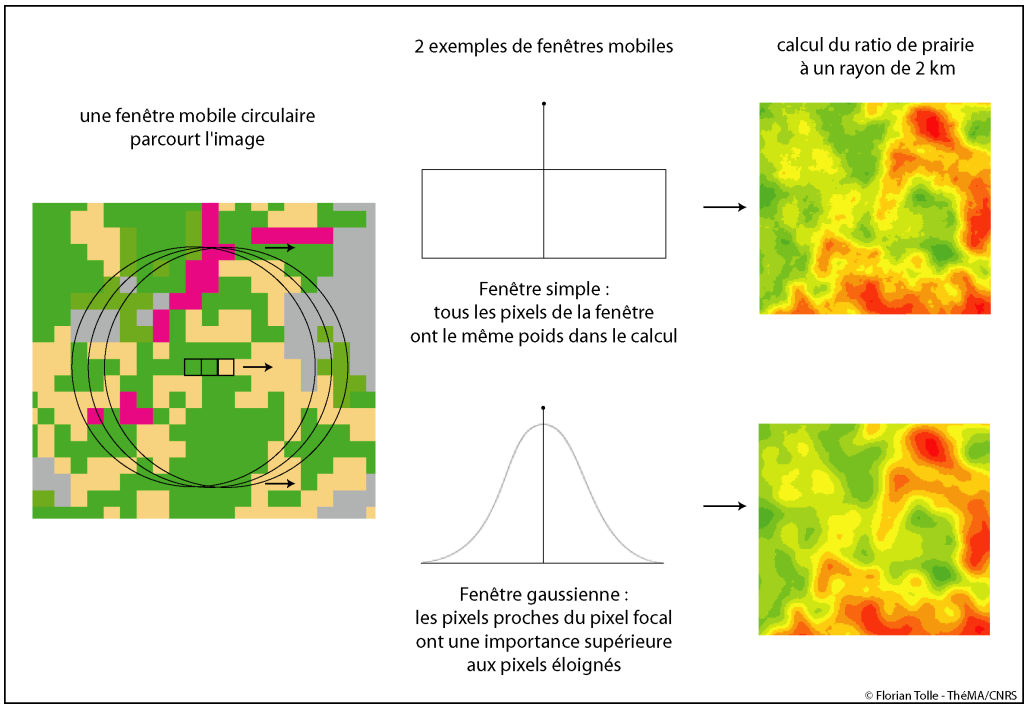


Figure 40 : Le principe des fenêtres mobiles.

Les méthodes présentées ici forment la base de notre travail en SIG. Les logiciels courant n'offrent cependant pas toujours les fonctionnalités nécessaires aux travaux de recherche envisagés. Pour aller plus loin en analyse spatiale, il est donc indispensable d'associer des outils d'analyse statistique spécifiquement adaptés à la problématique. Les ponts entre les SIG et ces outils sont aujourd'hui en place, même si leur mise en interaction requiert encore bien souvent quelques étapes intermédiaires. Nous évoquerons ces outils étape par étape ultérieurement.

2 La cartographie du risque sanitaire

2.1 Méthodes

La représentation cartographique de résultats en épidémiologie pose plusieurs questions. Tout d'abord, il s'agit de définir ce qu'on cherche à faire apparaître. Il est possible que le but recherché soit uniquement l'identification de la présence ou de

l'absence d'un agent pathogène. Dans cette éventualité, une carte de l'étendue spatiale présumée du processus d'intérêt peut être suffisante. Il n'en reste pas moins que l'établissement de cette carte peut s'avérer très délicat si les données disponibles sont lacunaires ou couvrent imparfaitement l'espace d'intérêt. Dans le cas différent d'une situation de présence reconnue de l'agent pathogène, l'objectif peut être de quantifier l'intensité de sa présence sur la zone d'étude. Dans ce cas on cherche à mettre en évidence d'éventuels foyers de la maladie et, en regard, à qualifier d'autres régions comme moins concernées par le phénomène. Là encore, la nature et la qualité des données disponibles conditionnent la précision et la validité des résultats cartographiques qui en sont dérivés. Enfin, et c'est le propre de l'épidémiologie spatiale, l'objectif principal est de mettre en regard la présence et/ou l'intensité du processus responsable de la pathologie avec les populations humaines vulnérables : il s'agit des espaces où le risque d'infection est significatif, voire critique.

Dans une étude portant sur la malaria en Afrique de l'Ouest, Kleinschmidt et *al*. (2001) ont croisé les cartes de prévisions de prévalence de malaria avec une carte de densité de population de manière à identifier la proportion de population présumée à risques dans les diverses régions de la zone d'étude. Dans leurs travaux sur la tuberculose bovine, Wint et *al*. (2002) étudient le risque d'infection chez le bétail et évoquent la notion d'aires potentiellement à risques. Les résultats d'analyses menées sur des régions d'endémie ont permis d'identifier des facteurs de risque qui sont présents dans des régions où l'agent pathogène est absent. Cette concordance incite à considérer ces espaces comme des zones vulnérables et à surveiller plus particulièrement. La mise en place de cartes de risque potentiel offre un outil d'évaluation de l'éventuelle persistance et de l'intensité du phénomène épidémiologique dans le cas de son apparition.

La multiplicité des facteurs qui entrent en compte dans la modélisation d'un phénomène épidémiologique rend cet exercice délicat. Dès lors, il semble logique de procéder par étapes en désagrégeant les différentes composantes du système épidémiologique en entités plus aisément manipulables et compréhensibles. Dans le cas d'*E. multilocularis*, il est envisageable de dissocier l'étude des hôtes intermédiaires, des hôtes définitifs, des facteurs propices à la survie des œufs, et du risque pour la population humaine. Une approche ainsi fragmentée offre l'avantage d'une meilleure lisibilité et évite, en outre, l'accumulation d'erreurs éventuelles pouvant intervenir dans une approche plus globale. Il n'en reste pas moins qu'une modélisation globale du risque épidémiologique est un objectif vers lequel il est important de tendre, en veillant toutefois à garder le recul nécessaire à son interprétation objective. Il est possible de proposer des scénarios intégrant diverses hypothèses. Nous pourrons, par exemple, établir un modèle global favorisant le rôle joué par les hôtes intermédiaires. La primauté peut aussi être donnée aux hôtes

définitifs ou aux facteurs conditionnant la survie des œufs du parasite. Il est même envisageable que seuls les comportements humains influent sur le risque de transmission du parasite.

Dans la conclusion de son travail de thèse, Raoul (2001a) évoque plusieurs points fondamentaux : « Les résultats de nos travaux, et les propositions de surveillance qui en découlent, associent la prévalence vulpine à la composition du paysage. Ce constat devrait nous amener à repenser les modes de restitution de résultats portant sur la prévalence vulpine d'*E. multilocularis* et sur leur représentation cartographique. En effet, jusqu'à maintenant, toutes les publications et rapports font état de prévalences vulpines par unité administrative (pays, région ou département). Or, ce découpage n'est plus pertinent car il cache une diversité dans les modalités de transmission du parasite. Dès lors, la mise en relation de telles valeurs de prévalence vulpine avec des valeurs de prévalence humaine aboutira forcément à une impasse. La description du contexte écologique devrait maintenant accompagner toute présentation de mesure de prévalence ou d'infestation vulpine. » Si l'étendue et la nature des données limitent toujours les choix en matière d'analyse spatiale, nous nous sommes efforcés, dans notre travail, de considérer les processus écologiques comme inscrits dans un contexte paysager et non dans une unité administrative. Du particulier au général, la cartographie est un outil indispensable à la restitution de résultats, quelle que soit leur nature. Cet outil a de nombreux avantages, il a aussi des limites.

2.2 Apports et limites

La cartographie du risque sanitaire nécessite que de grandes précautions soient prises à la fois lors de la réalisation et lors de l'interprétation. Dans bien des cas, il n'est pas approprié de représenter le risque à une échelle trop grande. Au contraire, c'est sous la forme de gradients, de foyers, de grandes tendances, et sur de grands espaces, que les phénomènes épidémiologiques sont le mieux cartographiés. Ce constat est cependant lié à la nature des données utilisées le plus couramment en épidémiologie. La plupart des études de terrain s'établissent à l'échelle d'un pays, ou d'une région, et ne permettent pas, localement, une pression d'échantillonnage suffisante pour envisager des analyses plus fines. De plus, on peut s'interroger sur l'opportunité d'une analyse plus précise. En effet, si l'on considère le cas d'*E. multilocularis*, la présence d'une zone sans échantillons contaminés à quelques kilomètres d'un échantillon porteur de traces du parasite n'implique pas nécessairement que cette zone est indemne, ou sera amenée à le rester. Du point de vue écologique, dans ce cas de figure, il n'est pas plus possible de conclure que le contexte écologique et paysager de la zone sans parasite identifié est défavorable à *E. multilocularis*. La détermination de tendances nécessite un nombre d'échantillons

minimum qui n'est disponible, la plupart du temps, que réparti sur des espaces relativement vastes.

Hansson (2002c) tente de définir directement un lien entre les populations d'hôtes d'*E. multilocularis* et le niveau de risque pour les populations humaines. Il identifie quatre niveaux principaux : (i) un risque continu dans les zones ayant des fortes densités permanentes de rongeurs. Ces conditions sont plus souvent réunies dans les bâtiments, les villages, où les rongeurs des genres Mus et Rattus (souris et rats essentiellement) se nourrissent de déchets divers. La présence de chiens ou de renards urbains est un autre facteur nécessaire, (ii) un risque fort avec de fortes densités de rongeurs prolongées. A. terrestris semble être un hôte jouant un rôle très important en Europe et en Asie, (iii) un risque moyen quand les pics de pullulation sont faibles et plus espacés dans le temps. Les populations de renards s'adaptent numériquement à ces épisodes et sont donc moins importantes également, (iv) un risque faible quand les populations de rongeurs sont constamment faibles comme c'est le cas dans la plupart des forêts tempérées. Ces hypothèses de risque sont à considérer même si on le constate, une simplification trop grande peut conduire à une interprétation partielle ou insuffisante des facteurs de risque.

Pour Kitron (2000), les cartes de risques peuvent avoir deux objectifs communs ou distincts : (i) l'identification de différences dans les systèmes épidémiologiques, et (ii) la détermination de caractères généraux au sein de ces systèmes. Dans le premier cas, on cherche à comprendre les paramètres qui conditionnent l'intensité d'un processus épidémiologique par rapport à la situation constatée dans d'autres systèmes connaissant une intensité moins importante. Dans le second cas, on cherche principalement à identifier des constantes communes à tous les foyers identifiés.

Dans leurs travaux sur la maladie de Lyme aux Etats-Unis, Brownstein et *al*. (2003) ont construit une carte de prédiction de la répartition d'une espèce de tique, *Ixodes scapularis*, dans le pays. Les auteurs évoquent plusieurs points incontournables en matière de modélisation de processus écologiques et épidémiologiques. Tout d'abord, ils soulignent le fait que des zones présumées impropres à la présence de tiques peuvent connaître des introductions ponctuelles mais ne pas permettre la persistance locale du cycle. Ces zones serviraient donc de zones frontières où le vecteur de la maladie n'est susceptible de s'installer que provisoirement. En revanche, les zones identifiées comme présentant un caractère favorable à l'établissement de tiques, mais n'ayant pas encore de populations identifiées, sont à surveiller plus particulièrement. On retrouve ici la notion de risque potentiel qu'il est important de conserver à l'esprit dans toute approche de phénomènes pouvant connaître des fluctuations spatiales et temporelles, comme c'est très fréquemment le cas en épidémiologie.

Par ailleurs, Brownstein et *al*. ont validé leur modèle en effectuant, sur le terrain, de nouveaux relevés visant à en évaluer la pertinence. Cette démarche de validation est indispensable. En effet, elle constitue le moyen le plus efficace d'attester la performance d'un modèle. D'autres méthodes existent. Ainsi, il est courant de n'effectuer les analyses conduisant à l'établissement du modèle que sur la moitié des échantillons disponibles. Le modèle est ensuite validé en le testant avec le reste des données.

La phase de validation fait partie intégrante d'un travail de modélisation en épidémiologie spatiale. Les cartes établies lors de ces études sont amenées à servir de support à l'aide à la décision, et de base à l'estimation de l'intensité d'un phénomène.

Conclusion

Les logiciels SIG offrent une palette d'outils puissants au service de l'acquisition, la gestion et l'analyse des données spatiales. Les traitements qui peuvent être appliqués à ce type de données forment l'ossature d'une démarche visant à établir un diagnostic spatialisé portant sur des espaces définis, appréhendés à plusieurs niveaux d'échelle. L'articulation de ces fonctionnalités pour l'étude des composantes propres au développement, à la propagation et à la transmission d'un agent pathogène, peut être envisagée comme formant un Système d'Information Epidémiologique. La souplesse d'un tel dispositif permet qu'il soit progressivement enrichi de nouvelles données, quelle que soit leur nature (nouveaux échantillons mais aussi indicateurs paysagers, sources de données spatiales plus précises…).

Une des forces de ce type d'outil réside également dans la production cartographique de résultats. Celle-ci peut s'adapter immédiatement aux demandes en terme de représentation et d'échelle. La cartographie du risque sanitaire donne à voir les processus et les facteurs de risque identifiés. Elle constitue en cela une source d'informations à laquelle les décideurs et les praticiens font appel de plus en plus couramment. L'intégration d'hypothèses à composante spatiale forme la première étape du processus d'analyse du risque. Nous allons maintenant aborder les pistes qui ont été explorées dans l'étude d'*E. multilocularis* et de ses hôtes.

Chapitre 3

Quand les Systèmes d'Information Géographique organisent la battue

Les possibilités offertes par les SIG et l'analyse spatiale permettent d'envisager une description et une évaluation détaillée de processus écologiques et épidémiologiques. Les données spatiales, en tant que base de travail, définissent les limites des approches possibles. A ce sujet, Raoul et *al*. (2003b) estiment que « les données disponibles sur la distribution spatiale du parasite chez le renard, et ses variations, tant à l'échelle française qu'à l'échelle européenne, sont pour l'instant très lacunaires. Dès lors, aucune estimation du risque à grande échelle, ni de plan d'action contre le parasite, ne sont aisés. » Pourtant, les objectifs principaux du programme français de veille sanitaire sont : (i) cartographier la distribution spatiale du parasite chez le renard, et (ii) modéliser cette distribution sur la base de facteurs paysagers.

Dans son travail de thèse, Raoul (2001a) évoquait déjà les perspectives offertes dans la modélisation spatiale du risque lié à *E. multilocularis* : « La modélisation de l'infestation vulpine à échelle nationale devra prendre en compte en premier lieu l'effet combiné des facteurs suivants :

(i) isothermes et isohyètes : pour mesurer les gradients nord-sud et est-ouest de dégradation de réalisation du cycle.

(ii) composition et structure du paysage : pour leur influence sur les dynamiques de population d'hôtes intermédiaires. Ces paramètres sont accessibles avec Corine Land Cover ou par analyse d'images satellitales si une résolution plus fine est

nécessaire (avec Corine Land Cover, les éléments linéaires de moins de 100 mètres de large ne sont pas inclus, ni les unités d'une surface inférieure à 25 hectares).

(iii) altitude : comme le montrent nos résultats, même si le pourcentage de prairie permanente en plaine est égal à celui de la haute-chaîne, seul A. terrestris est présent à des niveaux détectables dans ce dernier secteur écologique, et la transmission du parasite y est plus intense. »

En nous fondant sur ces conclusions, nous avons procédé à l'exploration de diverses pistes dans la modélisation spatiale. L'intégration spatiale d'hypothèses écologiques et paysagères est intervenue dès l'origine du programme français d'épidémiosurveillance, avec l'élaboration d'un indice prairial de référence.

1 Des hypothèses aux indices

1.1 L'indice prairial

La collaboration entre l'Université de Franche-Comté (Laboratoire de Géographie ThéMA et Laboratoire de Biologie Environnementale), l'ERZ et l'AFSSA dans le cadre de l'établissement du programme français a suscité le besoin d'un protocole d'échantillonnage cohérent et scientifiquement justifié. La connaissance du cycle parasitaire, ainsi que les nombreux travaux ayant été conduits sur le sujet, ont incité les acteurs du réseau scientifique à axer leur approche du problème sur l'évaluation du paysage comme composition favorisant l'établissement de fortes densités de rongeurs favorables à *E. multilocularis*.

Giraudoux et *al*. (1996) ont mis en évidence le fait que les variables paysagères déterminent le risque de longues périodes de fortes densités de campagnols. A son tour, Hansson (2002c) rappelle que les paysages à risques pour *E. multilocularis* peuvent être évalués en fonction des dynamiques de population de rongeurs, de l'abondance des renards et de leur régime alimentaire. Dans un article publié en 2003, Giraudoux et *al*. font le lien entre ces considérations et l'hypothèse Rompa développée par Lidicker (1985 ; 2000). Cette hypothèse est en effet susceptible d'apporter des éléments de compréhension de l'influence des caractéristiques paysagères sur le risque de maladie zoonotique chez les rongeurs.

Lidicker (1995) évoque les différences existant, dans le paysage, entre des patchs optimaux, qui jouent le rôle de source, et d'autres, sub-optimaux ou marginaux, qui agissent comme des puits sur les populations. Cela va dans le sens d'un gradient entre les différents types de patchs et d'une transition entre les paysages très

favorables et les paysages très répulsifs pour une population de campagnols (Pulliam, 1988). Par ailleurs, les espèces de micromammifères sont sensibles à l'étendue spatiale d'habitat optimal au sein du paysage. Dans une tentative de résumer les aspects fonctionnels de ces dynamiques dans un modèle global, Lidicker propose ce qu'il nomme le modèle ROMPA : Ratio of Optimal to Marginal Area (ratio de surface d'habitat optimal par rapport à la surface d'habitat marginal (défavorable)). Ostfeld (1992) ajoute au modèle Rompa l'importance de la qualité de la matrice paysagère. Selon cette hypothèse, une différence marquée entre l'habitat optimal et la matrice environnante conduit à une plus grande stabilité des densités de populations de rongeurs.

En 2000, Lidicker ajoute à son modèle la dimension liée à la pression de prédation. Il est important de faire la distinction entre prédateurs spécialistes et généralistes (Andersson et Erlinge, 1977 ; Hanski et *al*., 1991). Les prédateurs généralistes ont tendance à se nourrir sur des proies très diverses et à se déplacer beaucoup plus au sein des paysages. Les prédateurs spécialistes, au contraire, ont tendance à fréquenter le même habitat que leur proie principale. Les généralistes ont un effet stabilisateur sur les populations de rongeurs dans le sens où ils tendent à se nourrir exclusivement d'une espèce quand celle-ci est présente à de fortes densités, puis à la délaisser progressivement pour d'autres proies quand les densités diminuent. En cela, les généralistes jouent un rôle de régulateur dans les dynamiques de population de leurs proies. La figure 41 offre une synthèse du modèle Rompa et de l'influence présumée du paysage et des prédateurs sur l'évolution temporelle des populations de rongeurs. On constate qu'un Rompa faible tend à impliquer une stabilité des populations de rongeurs, quelle que soit la nature de la prédation. A l'inverse, les Rompa moyens et forts s'accompagnent d'une plus grande instabilité des populations, et laissent apparaître des pics de pullulations intervenant à des intervalles plus ou moins réguliers.

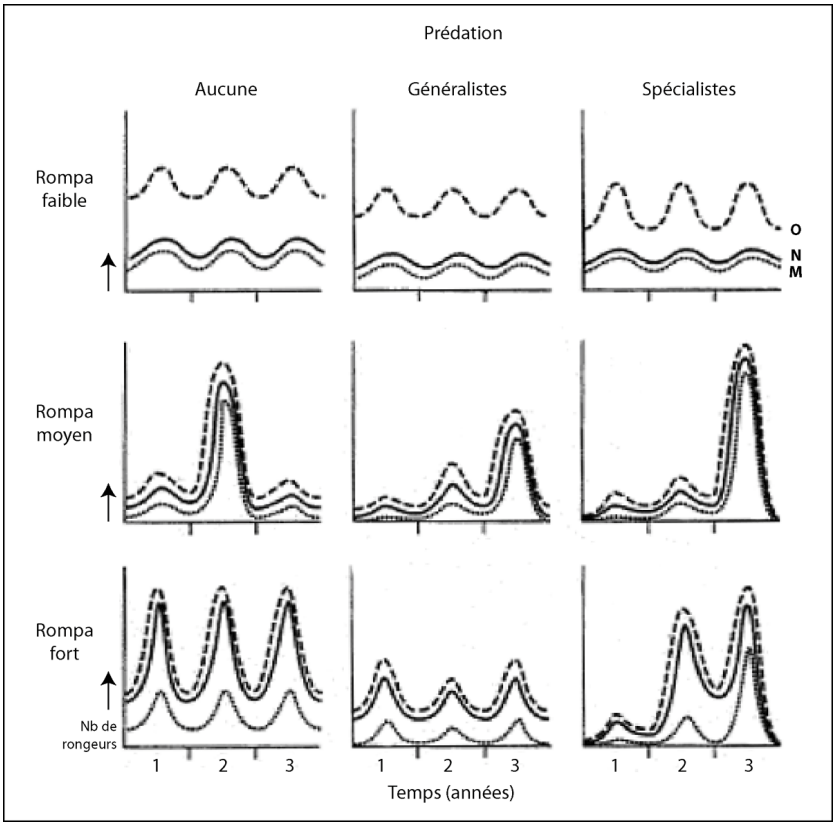


Figure 41 : Le modèle Rompa : ***représentation des variations temporelles des dynamiques de populations de rongeurs en fonction des prédateurs et de la qualité de l'habitat (O = nombre de rongeurs dans les patchs optimaux ; M = nombre de rongeurs dans les patchs marginaux ; N = nombre moyen de rongeurs moyen dans le paysage)(d'après Lidicker, 2000).***

L'hypothèse Rompa a servi de base à l'élaboration de l'indice prairial. L'objectif premier de cet indice est d'obtenir une cartographie des paysages prairiaux. En effet, la proportion de prairies dans les paysages est supposée jouer un rôle déterminant sur les dynamiques de population du Campagnol terrestre et du Campagnol des champs. En pratique, la base de données Corine Land Cover a été utilisée. Quatre classes focales ont été retenues en fonction de leur caractère présumé favorable aux espèces de rongeurs : les prairies (classe clc 231), les pelouses et pâturages naturels (classe clc 321), les systèmes culturaux et parcellaires complexes (classe clc 242) et les territoires principalement occupés par l'agriculture avec présence de végétation naturelle importante (classe clc 243). Pour chaque classe d'occupation du sol, une image binaire a été créée par extraction des pixels de la classe. Une analyse en fenêtre mobile circulaire a ensuite été réalisée pour obtenir le ratio de superficie de la classe dans l'environnement de chaque pixel de l'image. Ce ratio a été calculé consécutivement pour les quatre classes et à deux diamètres distincts de trois et quinze kilomètres. Le premier diamètre correspond à une échelle locale

d'appréhension du paysage. Le second vise à apporter une nuance biscalaire au modèle en intégrant les caractéristiques régionales du paysage.

Un ratio pondéré a ensuite été réalisé comme suit :

RP = Ratio 231 + Ratio 321 + ½ Ratio 242 + ½ Ratio 243

Les classes 242 et 243 sont pondérées à 50 % étant donné le caractère mixte de ces classes. Ce ratio pondéré est également calculé aux deux diamètres retenus. Enfin, le ratio final est calculé comme étant :

RF = (2 x RP3km + RP15km)/3

Cette dernière étape donne un poids majoritaire à l'aspect local de l'indice prairial, reflétant ainsi l'échelle à laquelle interviennent les processus écologiques. La figure 42 reprend les étapes successives de constitution de l'indice.

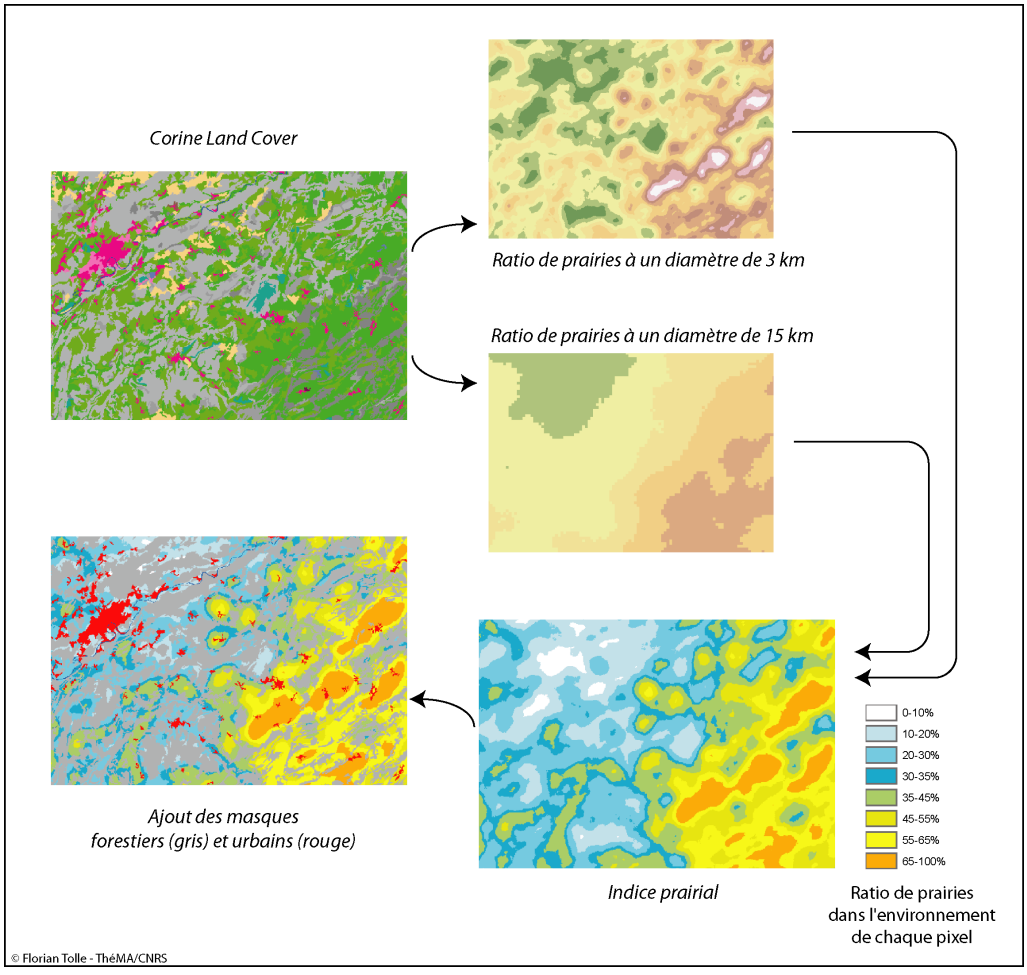


Figure 42 : Le schéma d'élaboration de l'indice prairial.

Nous avons évoqué, dans le premier chapitre de la première partie, l'utilisation qui a été faite de l'indice prairial dans le programme français de veille sanitaire sur *E. multilocularis*. Divers travaux épidémiologiques menés dans le Doubs (Giraudoux et *al*., 1997 par exemple) ont démontré l'importance des prairies dans les dynamiques locales de transmission du parasite. Dans le cadre du programme de cartographie d'*E. multilocularis* en France, le seuil de 35 % de prairies a été retenu comme séparant les zones à haut risque (>35 %) des zones à bas risque (<35 %). Raoul (2001a) signale que « le seuil de 35 % de prairie dans le paysage a été choisi *a priori*. » Il en donne ensuite l'explication : « Ce seuil a été retenu arbitrairement car c'est dans les cantons du Doubs dont le pourcentage de prairie permanente sur la surface totale est supérieur à 35 % que la prévalence humaine est statistiquement plus élevée.»

L'indice prairial a progressivement été étendu à l'ensemble de la France (figure 10). Nous superposons dans la figure 43 l'indice prairial et les résultats actuels du programme de collecte.

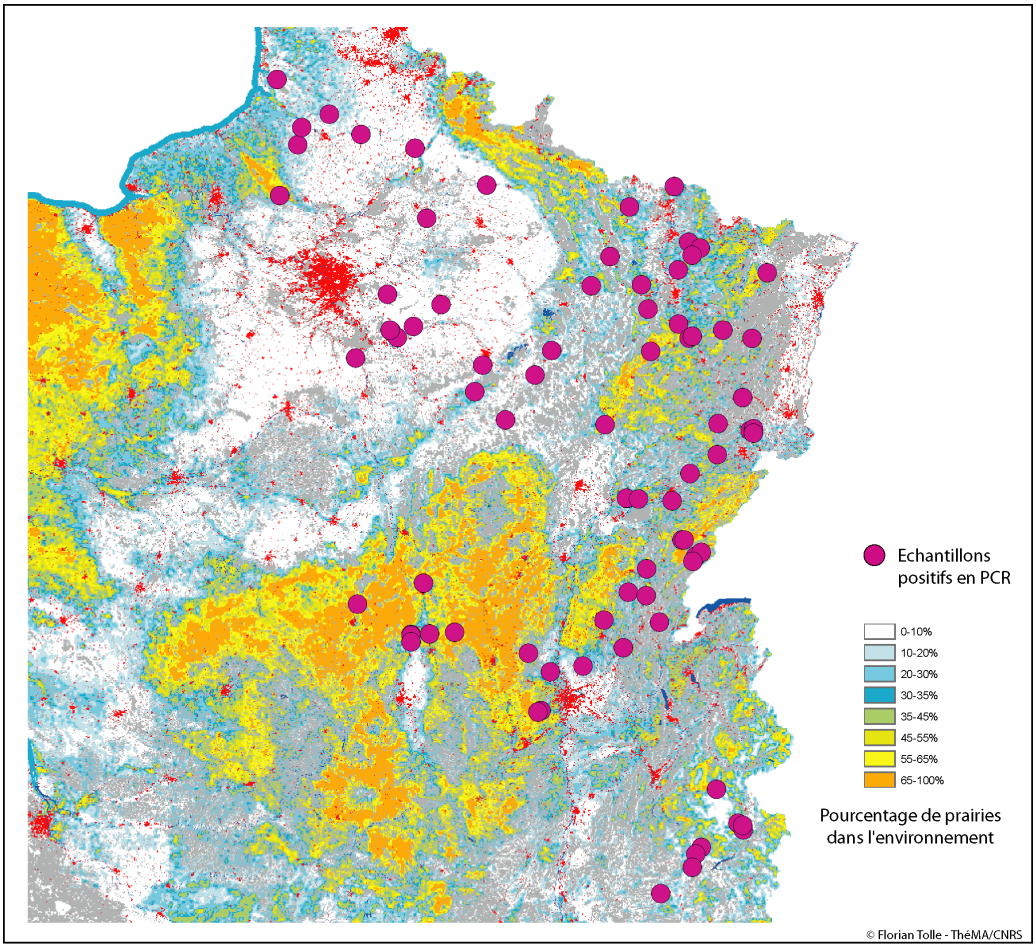


Figure 43 : Indice prairial et données de présence d'E. multilocularis.

A première vue, l'indice prairial ne semble pas être lié à la présence du parasite dans l'environnement. En effet, des zones n'ayant pratiquement pas de paysages prairiaux (sud-est du Bassin Parisien par exemple) ont révélé la présence d'*E. multilocularis* (Seine-et-Marne). Ce constat implique plusieurs remarques. Tout d'abord, l'extension à la zone d'étude française d'un modèle semblant fonctionnel dans le Doubs n'est peut-être pas appropriée. La littérature évoque l'existence possible de micro-foyers de présence de rongeurs au sein desquels le cycle est susceptible d'être actif. Si l'on se base sur cette hypothèse, il est tout à fait envisageable que les données ayant servi à la constitution de l'indice prairial (Corine Land Cover) ne permettent pas de faire apparaître ces foyers intervenant sur des patchs très restreints dans l'espace. Enfin, on ne peut exclure l'éventualité que, dans des contextes paysagers distincts, d'autres micromammifères que *M. arvalis* et *A. terrestris* endossent le rôle d'hôtes intermédiaires et permettent la persistance du cycle dans des contextes paysagers divers. C'est cette dernière hypothèse que nous allons maintenant explorer de manière plus fine.

1.2 De nouveaux indices

Dans leurs travaux publiés en 1996, Giraudoux et *al*. rappellent que la majeure partie des rongeurs sont susceptibles d'être physiologiquement capables de constituer des hôtes intermédiaires pour *E. multilocularis* (Rausch, 1986). Toutefois, ils soulignent que la question reste de savoir s'ils sont tous de bons hôtes fonctionnels dans la transmission, du point de vue écologique. Delattre et *al*. (1992) ont montré l'importance des prairies sur les dynamiques de population de *M. arvalis* et d'*A. terrestris*. En outre, ces deux rongeurs sont identifiés comme étant des hôtes jouant un rôle clé dans le cycle de transmission d'*E. multilocularis*. Nous l'avons vu, pendant les épisodes de pullulation de ces deux espèces, les renards ont tendance à se spécialiser sur ces proies. Quand les densités baissent, le nombre de renards peut également baisser (réponse numérique), et/ou la prédation peut se reporter sur d'autres rongeurs et d'autres sources de nourriture (réponse fonctionnelle). Giraudoux et *al*. concluent leur article en formulant l'hypothèse que le risque de transmission à l'homme est davantage dépendant des dynamiques de population d'une ou deux espèces connaissant des périodes de forte densité que du nombre d'espèces qui restent continuellement à des densités moyennes ou basses.

Les premiers résultats du programme français semblent indiquer une présence parasitaire beaucoup plus étendue que ce qui était connu jusqu'alors. Il semble donc que des phénomènes épidémiologiques sont susceptibles d'intervenir dans des contextes écologiques et paysagers qui diffèrent de ceux classiquement connus en zone de haute endémie. On ne peut exclure l'éventualité du rôle d'espèces autres que *M. arvalis* et *A. terrestris*.

Selon Giraudoux et *al*. (2003), plus de 40 espèces de rongeurs sont susceptibles d'héberger le parasite (Thompson et Limbery, 1995). Cependant, les prévalences sont souvent très faibles (<1%) (Roberts et Aubert, 1995). Viel et *al*. (1999) rapportent que six espèces de micromammifères ont été trouvées infectées par *E. multilocularis* en France : *Microtus arvalis*, *Microtus subterraneus*, *Clethrionomys glareolus*, *Arvicola terrestris*, *Ondatra zibethicus* (Rat musqué) et *Mus musculus* (Souris domestique). Giraudoux et *al*. signalent également *Microtus agrestis* comme ayant été trouvé infecté.

En nous appuyant sur les bases élaborées dans la constitution de l'indice prairial, nous avons cherché à générer un indice reflétant le caractère favorable du paysage en fonction des connaissances établies sur l'utilisation de l'espace par les espèces d'hôtes intermédiaires. Dans un souci d'exhaustivité, nous avons conduit cette démarche sur onze espèces de la sous-famille des Arvicolinés. Seuls les très rares Campagnol de Savi et Campagnol des neiges ont été laissés hors de l'étude, ainsi que la Souris domestique (*Mus musculus*). Dans un premier temps, nous avons cherché à cartographier la répartition spatiale des paysages propices à chaque espèce. Le second objectif de la démarche a visé à identifier les principales communautés de campagnols. En outre, nous avons cherché à faire ressortir les espèces les plus fréquentes dans le paysage local de manière à intégrer l'opportunisme alimentaire des renards.

Les onze espèces ayant fait l'objet de cette démarche sont :

le Campagnol amphibie (*Arvicola sapidus*)

le Campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*)

le Campagnol des champs (*Microtus arvalis*)

le Campagnol agreste (*Microtus agrestis*)

le Campagnol souterrain (*Microtus subterraneus*)

le Campagnol de Fatio (*Microtus multiplex*)

le Campagnol de Gerbe (*Microtus gerbei*)

le Campagnol basque (*Microtus lusitanicus*)

le Campagnol provençal (*Microtus duodecimcostatus*)

le Campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*)

le Rat musqué (*Ondatra zibethicus*)

Des cartes de répartition de ces espèces existent. Nous nous sommes basés sur les cartes disponibles dans l'ouvrage de Le Louarn et Quéré (2003), *Les Rongeurs de France*. Dans un premier temps, il a été nécessaire de convertir ces cartes en données utilisables en SIG. Pour ce faire, nous avons évalué la taille de maille du quadrillage utilisé par Le Louarn et Quéré à approximativement 50 kilomètres. Nous avons donc généré une grille de points espacés de 50 kilomètres couvrant la totalité du territoire français. Pour chaque point de présence du Campagnol d'intérêt, la table attributaire de la grille a été renseignée en 1 (présence du campagnol) ou en 0 (absence du campagnol). Une fois ce travail effectué, une simple conversion de la grille de points en un raster de résolution 50 kilomètres nous a permis d'obtenir une couche thématique correspondant à la répartition spatiale du Campagnol. L'application d'un masque des frontières françaises vient achever le processus. La figure 44 illustre ce protocole.

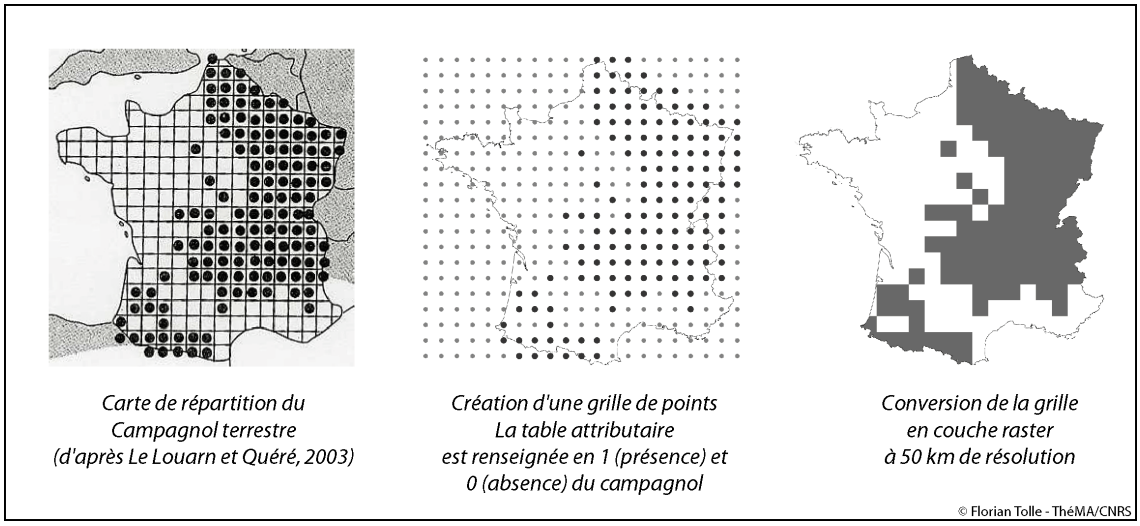


Figure 44 : Protocole de numérisation d'une carte de répartition de campagnol.

Cette démarche a été appliquée à chacune des onze espèces. La figure 45 montre le résultat de cette étape.

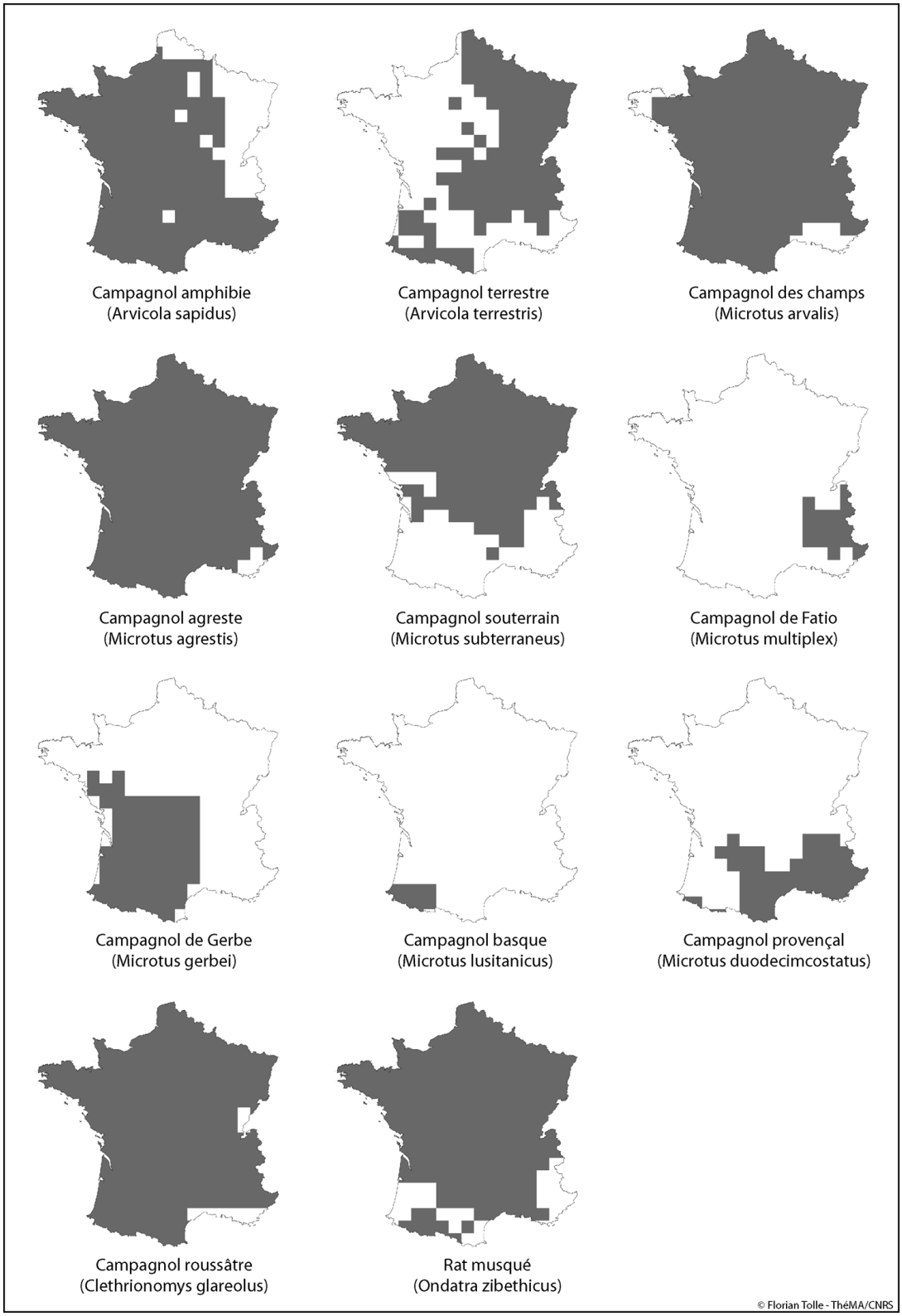


Figure 45 : La carte de répartition propre à chacune des onze espèces d'intérêt en France.

La répartition générale des onze espèces étant intégrée sur SIG, nous avons procédé à l'intégration des variables paysagères propices à chacune d'elle. Pour cela, il a fallu établir, en nous basant à nouveau sur l'ouvrage de Le Louarn et Quéré, les types d'habitat fréquentés par chaque espèce. Pour chacune, le tableau 7 fait la synthèse des habitats favorables et des variables paysagères qui ont été retenues dans l'analyse.

Espèce	Habitats caractéristiques	Variables paysagères retenues (d'après Corine Land Cover)
Campagnol amphibie (Arvicola sapidus)	Rives des ruisseaux, mares…	Terrains agricoles ou naturels en rives de cours et plans d'eau
Campagnol terrestre (Arvicola terrestris)	Prairies, vergers, quelques cultures	100 % des classes prairies, verger et mixte (CLC 222, 231, 242, 243 et 321) 10 % de la classe cultures (CLC 211)
Campagnol des champs (Microtus arvalis)	Prairies, vergers, quelques cultures	100 % des classes prairies, verger et mixte (CLC 222, 231, 242, 243 et 321) 10 % de la classe cultures (CLC 211)
Campagnol agreste (Microtus agrestis)	Forêts, bocages, prairies, quelques cultures	100 % des classes forestières (CLC 311, 312 et 313) 100 % des classes mixtes (CLC 242 et 243) 50 % des classes prairies (CLC 231 et 321) 10 % de la classe cultures (CLC 211)
Campagnol souterrain (Microtus subterraneus)	Prairies, vergers, forêts claires	100 % des classes prairies, verger et mixte (CLC 222, 231, 242, 243 et 321) 50 % des classes forestières (CLC 311, 312 et 313)
Campagnol de Fatio (Microtus multiplex)	Prairies, vergers	100 % des classes prairies, verger et mixte (CLC 222, 231, 242, 243 et 321)
Campagnol de Gerbe (Microtus gerbei)	Prairies, bocages, quelques cultures	100 % des classes prairies (CLC 231 et 321) 50 % des classes mixtes (CLC 242 et 243) 10 % de la classe cultures (CLC 211)
Campagnol basque (Microtus lusitanicus)	Prairies, bocages	100 % des classes prairies (CLC 231 et 321) 100 % des classes mixtes (CLC 242 et 243)
Campagnol provençal (Microtus duodecimcostatus)	Vergers, cultures maraîchères, prairies	100 % des classes mixtes (CLC 242 et 243) 100 % de la classe vergers (CLC 222) 50 % des classes prairies (CLC 231 et 321)
Campagnol roussâtre (Clethrionomys glareolus)	Forêts	100 % des classes forestières (CLC 311, 312 et 313) 50 % des classes mixtes (CLC 242 et 243)
Rat musqué (Ondatra zibethicus)	Rives de ruisseaux, mares	Terrains agricoles ou naturels en rives de cours et plans d'eau

Tableau 7 : Habitats favorables aux espèces d'Arvicolinés et variables paysagères utilisées dans la modélisation.

Les variables paysagères ont été calculées d'après Corine Land Cover. Le ratio de chaque variable a été calculé dans un rayon de 1,5 kilomètres par fenêtre mobile sur la totalité de l'espace. La valeur du rayon a été choisie de manière à ne représenter que les caractéristiques locales du paysage. L'hypothèse qui sous-tend ce choix est celle d'une utilisation du paysage par les campagnols sur des espaces très restreints. En outre, ce choix correspondait à l'échelle d'analyse définie comme la plus importante dans le calcul de l'indice prairial. La combinaison des variables paysagères a permis d'élaborer un indice propre à chaque espèce. Cet indice a bien entendu été restreint à la zone de répartition connue de l'espèce élaborée à l'étape précédente. La figure 46 illustre les étapes propres à la constitution de cet indice pour le Campagnol terrestre.

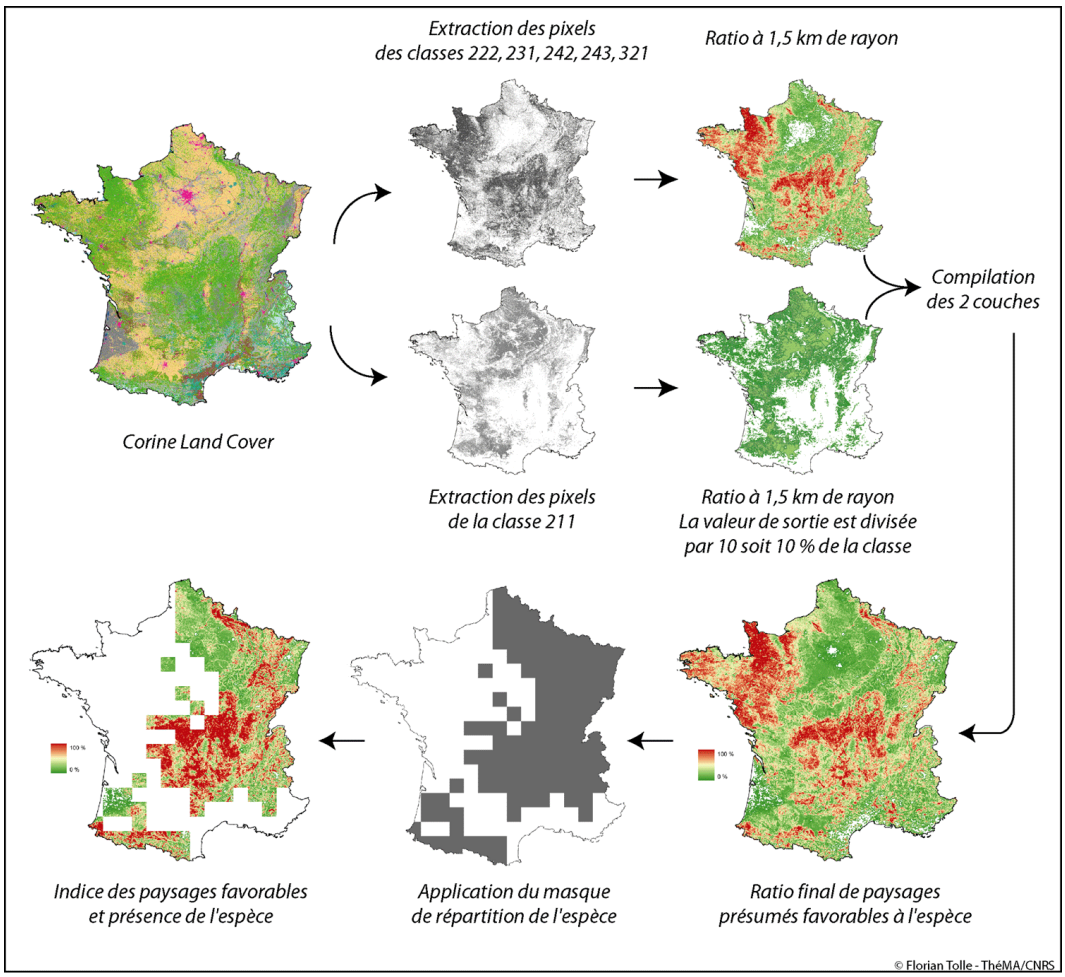


Figure 46 : Illustration du protocole de constitution de l'indice de présence potentielle du Campagnol terrestre.

Deux espèces ont nécessité la mise en place d'un protocole particulier. En effet, la répartition du Campagnol amphibie et du Rat musqué est liée aux cours et aux

plans d'eau. Nous avons donc eu recours à une couche vectorielle du réseau hydrographique français dérivée d'après la base Route 500 de l'IGN. Les plans d'eau ont été extraits de Corine Land Cover en format vecteur également. L'application d'une zone tampon à ces deux couches nous a ensuite permis d'élaborer un indice pour ces deux espèces, selon un protocole proche de celui utilisé pour les autres campagnols. La figure 47 illustre les étapes de création de ces indices à travers l'exemple du Rat musqué.

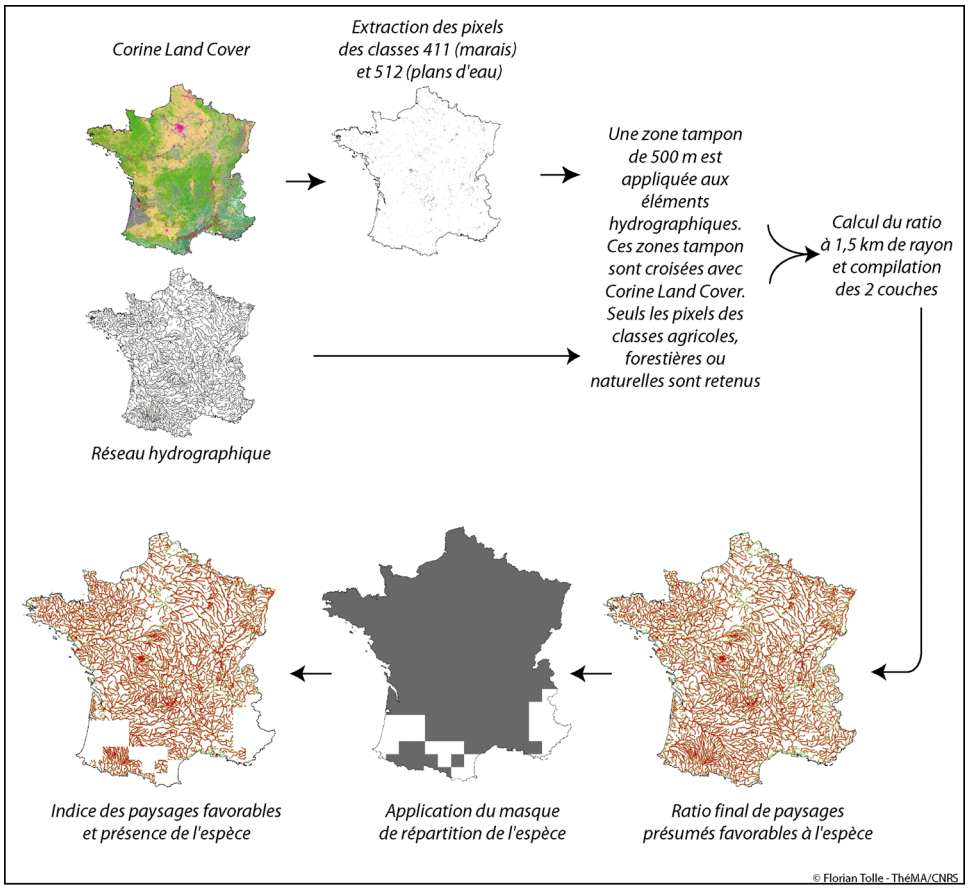


Figure 47 : Illustration du protocole de constitution de l'indice de présence potentielle du Rat musqué.

L'une ou l'autre de ces démarches a été appliquée à chacune des onze espèces. La figure 48 montre le résultat de cette étape.

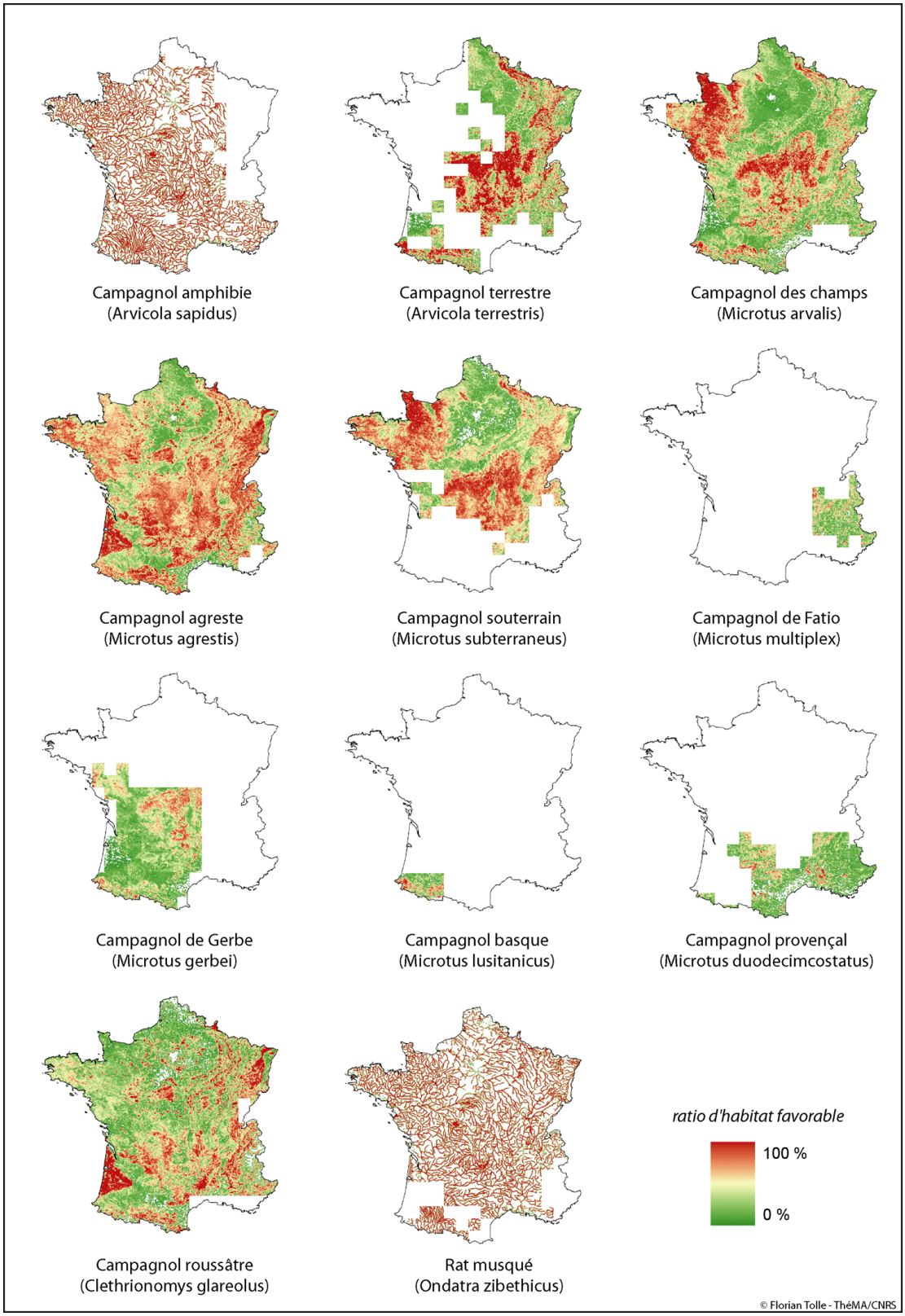


Figure 48 : Les 11 indices de présence potentielle des espèces d'intérêt.

La constitution d'indices spécifiques à chaque espèce a constitué une première étape importante dans le processus de compréhension de l'établissement des relations proies-prédateurs. Ces relations conditionnent la transmission du parasite par la chasse exercée par les renards (hôtes définitifs) sur les rongeurs (hôtes intermédiaires potentiels). Nous avons cherché à approfondir cette approche.

L'idée de « richesse » d'habitat en tout point de l'espace peut aisément être obtenue en additionnant les onze couches thématiques des espèces et en divisant le total par onze. Ce simple exercice d'algèbre de carte donne un aperçu des zones au sein desquelles le paysage est favorable aux campagnols en général. Le résultat exprime la capacité de l'espace à héberger plusieurs espèces de campagnols : c'est la richesse en espèces qui est représentée. Toutefois, cette approche n'offre pas d'éclairage particulier sur les relations écologiques entre les rongeurs et leurs prédateurs, phénomènes qui jouent un grand rôle dans la transmission du parasite.

Pour aller plus loin, nous avons donc cherché à intégrer les connaissances disponibles sur les facteurs qui influencent ces phénomènes. Ainsi, les préférences de prédation des renards ont leur importance. L'abondance d'une espèce importe peu si elle n'est pas consommée par les renards. Le plus ou moins grand succès de chasse des renards joue aussi un rôle. Les rongeurs forestiers sont connus comme difficiles à chasser car peu accessibles. Enfin, les densités moyennes de campagnols sont susceptibles d'influer sur la prédation. Ici, l'hypothèse est que les campagnols les plus rares seront moins régulièrement chassés que ceux qui connaissent des populations plus importantes, même si celles-ci revêtent un caractère épisodique. Ces divers facteurs nous ont conduit à attribuer à chaque espèce de l'étude un coefficient de pondération visant à refléter la plus ou moins grande éventualité, pour chaque espèce, d'intervenir dans le cycle parasitaire d'*E. multilocularis*. Le tableau 8 synthétise cette étape.

Espèce	Facteurs considérés	Coefficient de pondération associé
Campagnol amphibie (Arvicola sapidus)	Densités moyennes à faibles Habitat spécifique Pas de prédation signalée par le renard Pas identifié porteur d'*E. multilocularis*	**1**
Campagnol terrestre (Arvicola terrestris)	Densités connaissant des pics de pullulation Habitat courant Prédation intense par le renard Identifié porteur d'*E. multilocularis*	**10**
Campagnol des champs (Microtus arvalis)	Densités connaissant des pics de pullulation Habitat courant Prédation intense par le renard Identifié porteur d'*E. multilocularis*	**10**
Campagnol agreste (Microtus agrestis)	Densités connaissant des fluctuations importantes Habitat courant Prédation connue par le renard mais chasse difficile Identifié porteur d'*E. multilocularis*	**5**
Campagnol souterrain (Microtus subterraneus)	Densités moyennes à faibles Habitat courant Prédation connue par le renard mais chasse difficile Identifié porteur d'*E. multilocularis*	**2**
Campagnol de Fatio (Microtus multiplex)	Densités moyennes à faibles Habitat limité Pas de prédation signalée par le renard Pas identifié porteur d'*E. multilocularis*	**2**
Campagnol de Gerbe (Microtus gerbei)	Densités moyennes à faibles Habitat courant Pas de prédation signalée par le renard Pas identifié porteur d'*E. multilocularis*	**2**
Campagnol basque (Microtus lusitanicus)	Densités moyennes à faibles Habitat courant Pas de prédation signalée par le renard Pas identifié porteur d'*E. multilocularis*	**2**
Campagnol provençal (Microtus duodecimcostatus)	Densités moyennes Habitat limité Pas de prédation signalée par le renard Pas identifié porteur d'*E. multiloculari*	**2**
Campagnol roussâtre (Clethrionomys glareolus)	Densités moyennes à faibles Habitat courant Prédation connue par le renard mais chasse difficile Identifié porteur d'*E. multilocularis*	**2**
Rat musqué (Ondatra zibethicus)	Densités moyennes à faibles Habitat spécifique Prédation connue par le renard Identifié porteur d'*E. multilocularis*	**1**

Tableau 8 : Les facteurs liés à chaque espèce et les coefficients de pondération sélectionnés.

L'application de ces coefficients aux couches de chaque espèce nous a permis de calculer un indice de présence présumée d'espèces présentes fortement dans le paysage, susceptibles d'être chassées par le renard, et donc susceptibles de contribuer au cycle parasitaire. La figure 49 représente cet indice.

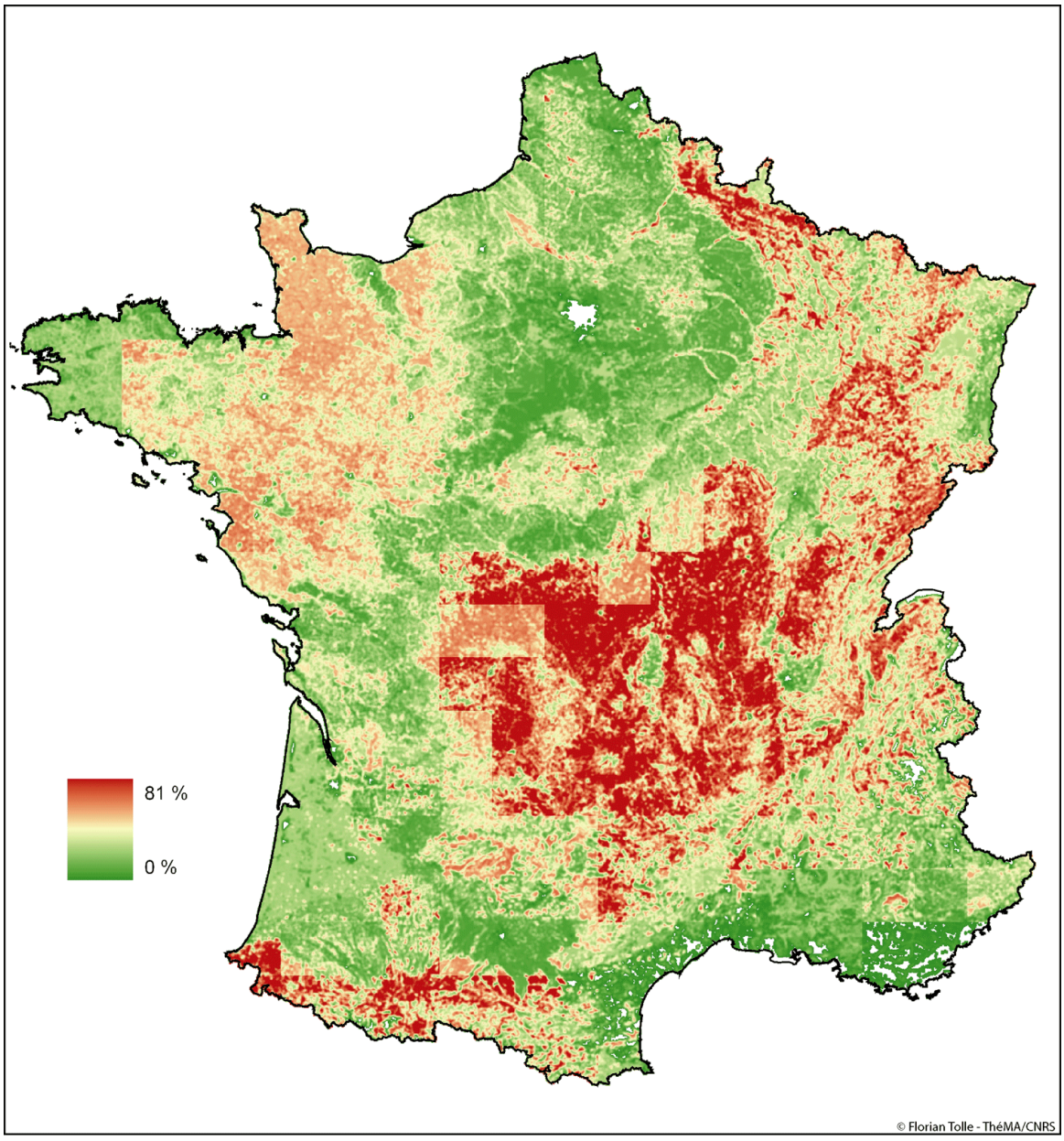


Figure 49 : Indice de présence présumée d'espèces de rongeurs favorables au cycle de transmission d'E. multilocularis.

On constate sur cette carte un effet de calque qui lui confère son aspect carré par endroits. Cet effet n'affecte pas la dynamique générale qui est maintenue. L'observation de cette carte révèle un fort potentiel de présence de rongeurs dans le

Massif Central, dans le nord-est de la France, et dans les pyrénées. Les deux premières régions mentionnées ici sont classiquement reconnues comme des zones d'endémie d'*E. multilocularis*. Pour continuer dans notre logique d'identification des potentiels locaux de prédation des renards, l'identification systématique des espèces dominantes dans le paysage a été réalisée. L'objectif de cette opération est d'intégrer le caractère opportuniste du renard qui consommera plus intensément les espèces les plus présentes, les autres paramètres liés à la chasse venant d'être intégrés dans l'étape précédente.

Le logiciel SIG ArcGis offre une fonction permettant d'obtenir le rang d'une couche thématique par rapport aux autres couches. Cette fonction permet donc d'identifier les pixels pour lesquels les valeurs de la couche focale sont les plus élevées par rapport aux autres couches. Sur les pixels ainsi identifiés, la couche focale possède la valeur la plus élevée. Nous avons procédé de manière systématique, sur la France, à l'identification, parmi les onze espèces, des trois espèces ayant l'indice le plus fort. Ce processus renseigne donc sur les trois espèces présumées les plus courantes en chaque point de l'espace. Pour chaque espèce, trois couches thématiques sont issues de ce processus de classement selon que sa présence est supposée tenir le premier, le deuxième ou le troisième rang par rapport aux autres espèces. Nous avons procédé à l'addition de ces trois couches pour ne garder comme information que la présence attendue en proportions notables de l'espèce.

Ce protocole visait à l'identification des espèces de rongeurs présumées dominantes dans le paysage, en fonction des habitats disponibles et intégrant à la fois les caractéristiques écologiques liées à la prédation des renards, et les caractéristiques épidémiologiques liées à *E. multilocularis*. Dans l'objectif de dresser une cartographie efficace de ce protocole, nous avons procédé à une ultime étape pour obtenir une représentation synthétique des communautés de campagnols présumés dominants dans le paysage.

Nous avons à notre disposition onze couches binaires représentant les zones où chaque espèce a été identifiée comme présumée présente et localement dominante par rapport aux autres espèces. L'extraction automatique des divers assemblages d'espèces dominantes a été conduite en attribuant, à chaque couche correspondant à une espèce, une valeur entière unique. Le choix de ces valeurs a été soigneusement défini pour que chaque combinaison possible des onze espèces n'aboutisse, par multiplication, qu'à une valeur unique. Ce principe est illustré dans la figure 50.

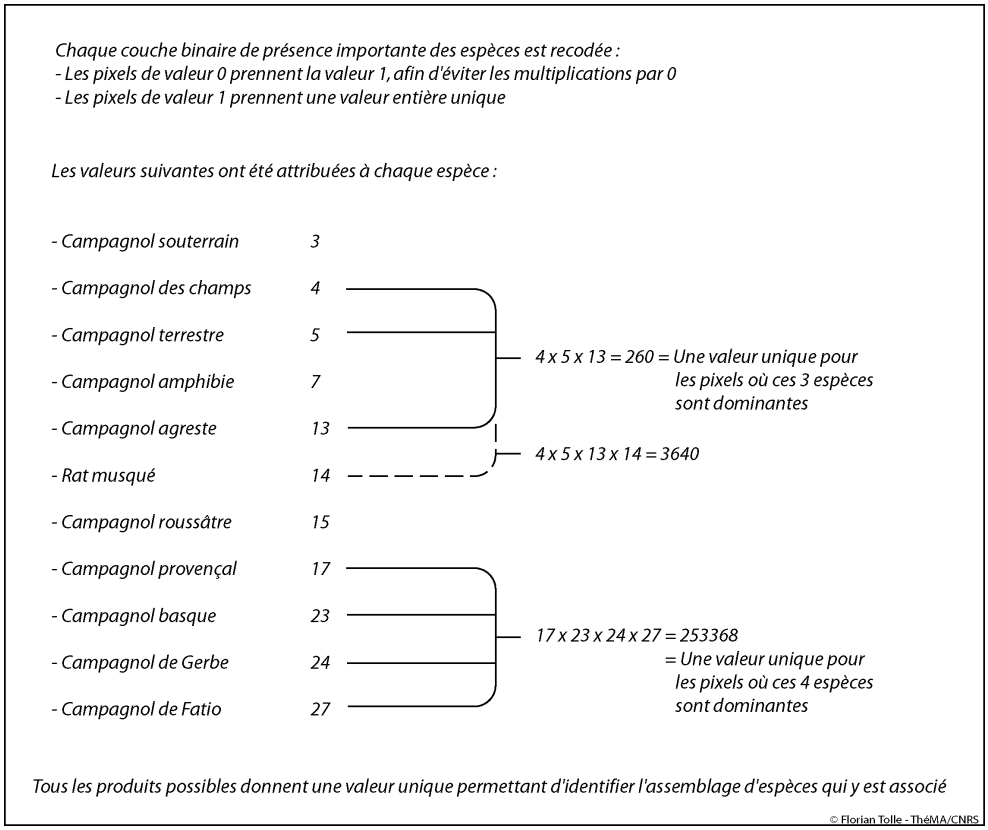


Figure 50 : Méthode d'identification d'assemblages uniques.

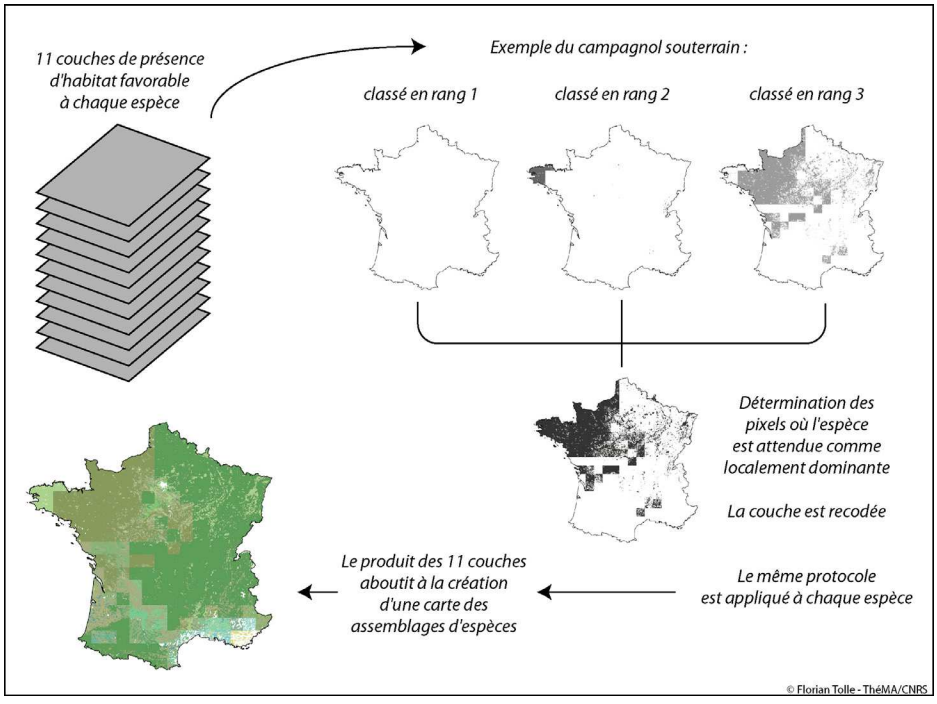


Figure 51 : Comment identifier les assemblages d'espèces par l'algèbre de carte.

En appliquant ce principe, il est possible de connaître les couches ayant contribué à la valeur de sortie, et donc les espèces fortement présentes simultanément. Le calcul final a donc consisté en la multiplication des onze couches thématiques, et la couche de sortie offre une lecture interprétable des différentes communautés de rongeurs attendues en France. La figure 51 synthétise cette démarche.

La couche issue de ce produit a logiquement révélé un grand nombre d'assemblages d'espèces. Nous avons limité l'interprétation de ces assemblages à ceux qui s'appliquent à plus de 15 000 pixels, ce qui correspond, pour la France, à une superficie minimale de 937,5 km². A l'issue de cette première sélection, 19 assemblages d'espèces de rongeurs couvrent une grande partie du territoire et la majorité de la zone d'étude actuelle du programme français. La figure 52 est le résultat de cette dernière étape. Pour une plus grande clarté, la légende est rappelée dans le tableau 9.

MD	Microtus duodecimcostatus Campagnol provençal
MA+MAg	Microtus arvalis et Microtus agrestis Campagnol des champs et Campagnol agreste
MA+MAg+MS	Microtus arvalis, Microtus agrestis et Microtus subterraneus Campagnol des champs, Campagnol agreste et Campagnol souterrain
MAg+CG	Microtus agrestis et Clethrionomys glareolus Campagnol agreste et Campagnol roussâtre
MAg+MD	Microtus agrestis et Microtus duodecimcostatus Campagnol agreste et Campagnol provençal
MA+AT+MAg	Micrtous arvalis, Arvicola terrestris et Microtus agrestis Campagnol des champs, Campagnol terrestre et Campagnol agreste
MA+MAg+AS	Microtus arvalis, Microtus agrestis et Arvicola sapidus Campagnol des champs, Campagnol agreste et Campagnol amphibie
MAg+MS+CG	Microtus agrestis, Microtus subterraneus et Clethrionomys glareolus Campagnol agreste, Campagnol souterrain et Campagnol roussâtre
MA+MAg+CG	Microtus arvalis, Microtus agrestis et Clethrionomys glareolus Campagnol des champs, Campagnol agreste et Campagnol roussâtre
MA+MAg+MD	Microtus arvalis, Microtus agrestis et Microtus duodecimcostatus Campagnol des champs, Campagnol agreste et Campagnol provençal
AT+MAg+CG	Arvicola terrestris, Microtus agrestis et Clethrionomys glareolus Campagnol terrestre, Campagnol agreste et Campagnol roussâtre
MA+CG+MD	Microtus arvalis, Clethrionomys glareolus et Microtus duodecimcostatus Campagnol des champs, Campagnol roussâtre et Campagnol provençal
MA+MAg+ML	Microtus arvalis, Microtus agrestis et Microtus lusitanicus Campagnol des champs, Campagnol agreste et Campagnol basque
MA+MAg+MG	Microtus arvalis, Microtus agrestis et Microtus gerbei Campagnol des champs, Campagnol agreste et Campagnol de Gerbe
MAg+AS+OZ	Microtus agrestis, Arvicola sapidus et Ondatra zibethicus Campagnol agreste, Campagnol amphibie et Rat musqué
MAg+CG+AS	Microtus agrestis, Clethrionomys glareolus et Arvicola sapidus Campagnol agreste, Campagnol roussâtre et Campagnol amphibie
MA+MAg+MD	Microtus arvalis, Microtus agrestis et Microtus duodecimcostatus Campagnol des champs, Campagnol agreste et Campagnol provençal
MAg+MD+AS	Microtus agrestis et Microtus duodecimcostatus Arvicola sapidus Campagnol agreste et Campagnol provençal et Campagnol amphibie
MAg+CG+MD	Microtus agrestis, Clethrionomys glareolus et Microtus duodecimcostatus Campagnol agreste, Campagnol roussâtre et Campagnol provençal

Tableau 9 : Détail des assemblages identifiés.

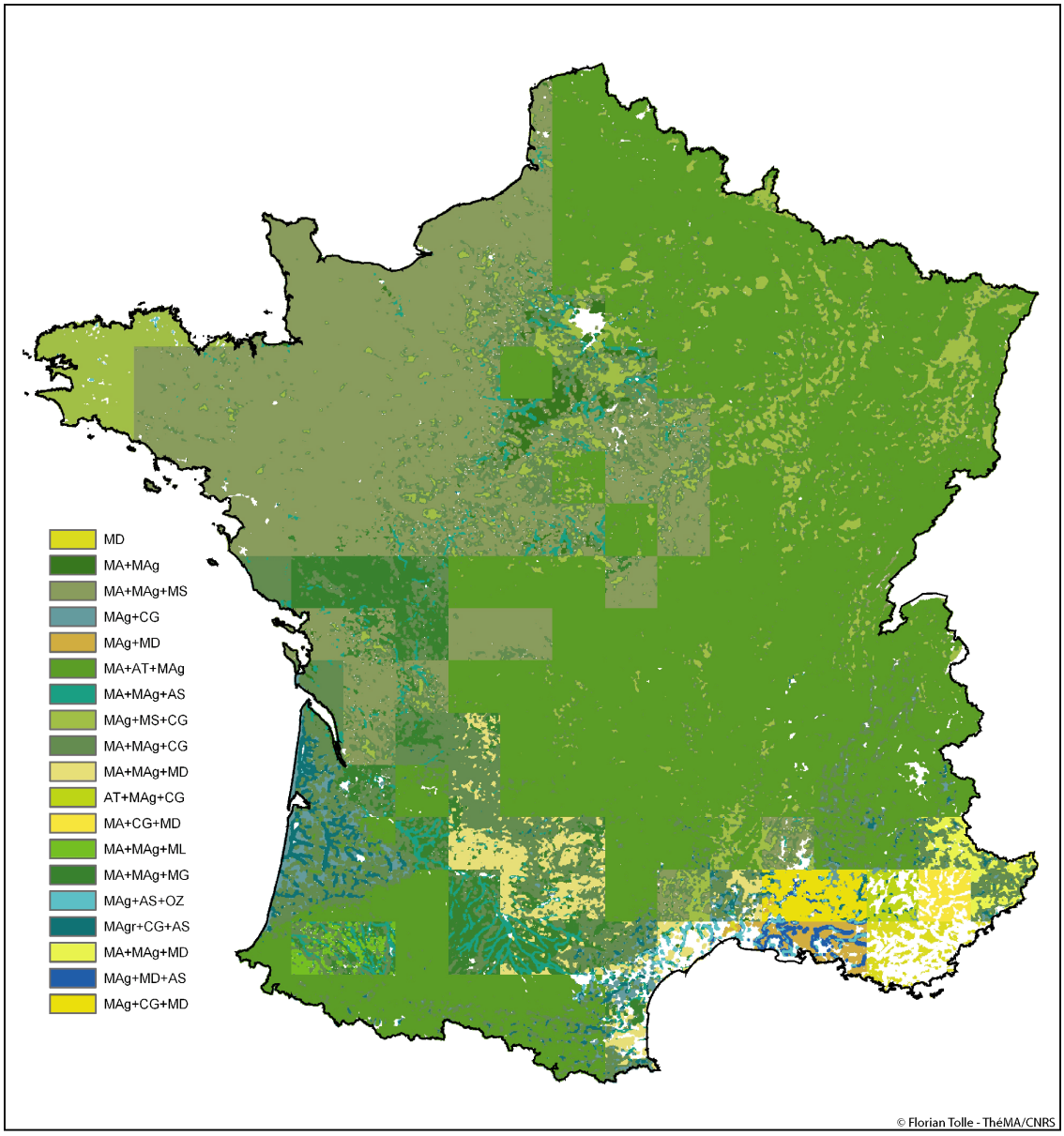


Figure 52 : Les assemblages d'espèces de rongeurs en France.

Nous avons cherché à valider notre démarche en intégrant des données de régimes alimentaires de renards issues de publications. La zone d'étude des travaux d'Artois et Stahl (1987) est centrée sur la commune de Barisey-la-Côte (Meurthe-et-Moselle). Les auteurs y ont identifié le Campagnol terrestre, le Campagnol des champs, le Campagnol agreste et le Campagnol roussâtre. Le régime alimentaire des renards fait état d'une consommation d'espèces du genre *Microtus* (sans distinction), d'*A. terrestris* (Campagnol terrestre) et de *C. glareolus* (Campagnol roussâtre). Les assemblages, issus de notre approche, identifiés sur la zone sont l'assemblage Campagnol terrestre, Campagnol des champs et Campagnol agreste pour la zone non boisée, et l'assemblage Campagnol roussâtre, Campagnol agreste et Campagnol

souterrain pour la zone boisée. La concordance semble satisfaisante et le renard ne semble consommer que des espèces identifiées comme présentes de manière importante. D'autres études de régime alimentaire de renard ont été menées en Franche-Comté par Raoul (2001a). L'exemple de la commune d'Amancey révèle une prédation importante sur le Campagnol terrestre et sur les espèces du genre *Microtus*. L'assemblage identifié sur cette commune est composé de Campagnol terrestre, de Campagnol des champs et de Campagnol agreste. Là encore, la caractérisation semble adaptée. Un plus grand nombre de régions de contrôle serait néanmoins nécessaire à une validation plus poussée de notre démarche. Ces exemples semblent cependant confirmer la consistance de l'approche et son intérêt.

La carte de la figure 52 appelle des commentaires. Tout d'abord, il est frappant de constater qu'un nombre relativement faible d'assemblages d'espèces permet de couvrir une grande partie du territoire français. Comme on pouvait s'y attendre étant donné le protocole de constitution de cette carte, *M. arvalis* et *A. terrestris* sont fortement représentés dans le nord et l'est de la France mais aussi dans les Pyrénées, ce qui était peut-être moins attendu. Dans le nord-ouest du pays, c'est *M. arvalis* qui semble, en l'absence d'*A. terrestris*, le plus largement répandu. Enfin le sud-ouest et le sud-est de la France présentent des assemblages plus originaux et montrent une grande diversité dans les espèces dominant localement.

L'atout principal de cette carte réside dans le fait qu'elle ne fait pas apparaître les densités pures de rongeurs, mais elle donne une interprétation graphique des espèces dominantes dans le paysage, indépendamment de leur densité. Pratiquement, cela signifie que dans un paysage globalement peu propice aux campagnols, notre carte permet d'identifier les espèces les plus représentées. Ainsi, des espèces comme *M. arvalis* et *A. terrestris*, dont le rôle dans le cycle d'*E. multilocularis* est reconnu, peuvent être les plus représentées dans des contextes où le paysage ne leur est pas clairement favorable. Ce raisonnement s'inscrit dans l'idée de l'existence potentielle de foyers localisés au sein desquels la prédation des renards s'exerce préférentiellement sur quelques espèces, et où le cycle est actif. Les assemblages identifiés ont été retenus comme variables explicatives et inclus dans les analyses réalisées sur les données collectées sur le terrain.

Nous sommes entrés ici dans une première tentative d'intégration spatiale d'hypothèses écologiques et paysagères. Plusieurs autres pistes ont été explorées. Toutefois, il est important d'évoquer maintenant le travail de préparation des diverses données disponibles, travail qui a constitué une base d'analyse sur laquelle les approches développées se sont fondées.

2 Une base d'analyse

2.1 Mode de calcul des indices paysagers

La mise en relation des données issues du programme français avec les variables paysagères a nécessité le calcul d'indices spécifiques. Les SIG courants ne permettent pas directement ce type de calcul. De plus, étant donné le caractère exploratoire de notre démarche, il était important de pouvoir disposer d'un maximum de descripteurs paysagers susceptibles d'être intégrés comme variables dans les analyses statistiques subséquentes. Le logiciel libre Fragstats (McGarigal et *al.*, 2002) constitue une référence reconnue en matière de calcul d'indices paysagers. Ce logiciel regroupe tous les indices de composition et de configuration les plus courants et fonctionne en mode raster.

Il offre ainsi un outil appréciable mais ne propose pas de fonctionnalité qui permettent de calculer rapidement des indices paysagers dans le voisinage de données ponctuelles. Pour y remédier, les indices présents dans Fragstats ont été reprogrammés dans une interface rapide et simple à utiliser. Ce travail de développement a été réalisé au laboratoire ThéMA par Jean-Christophe Foltête. C'est ce logiciel que nous avons utilisé pour la constitution des variables associées aux échantillons de fèces récoltés en France. En sortie, ce programme fournit un fichier au sein duquel, pour chaque identifiant d'échantillon, sont associés les indices paysagers calculés au rayon défini par l'utilisateur. La figure 53 reprend en détail les étapes nécessaires à l'obtention de cette précieuse source d'information.

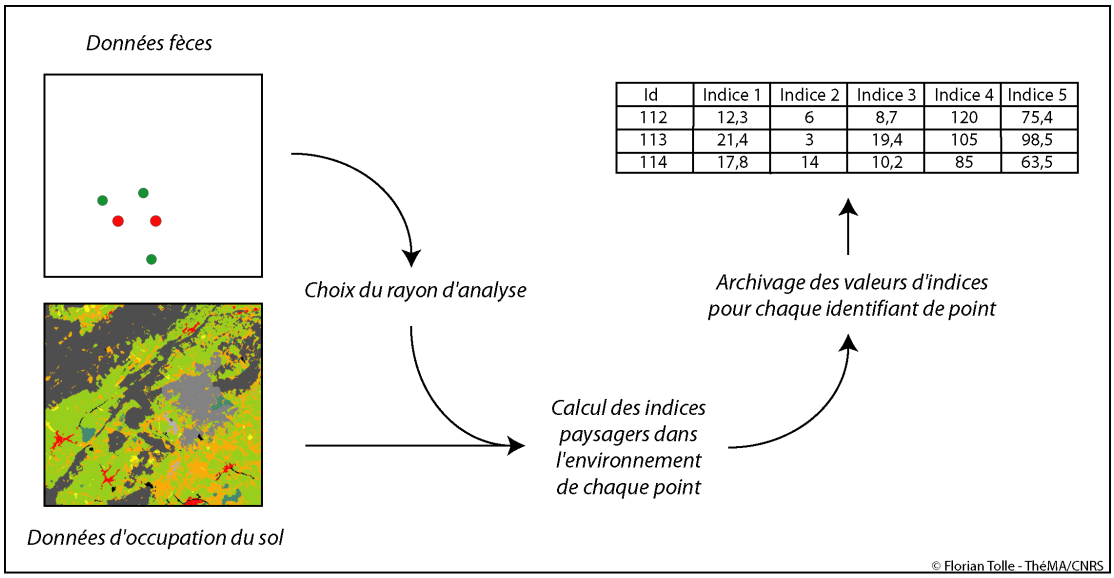


Figure 53 : Protocole de calcul des indices paysagers dans l'environnement des points de données.

Les données issues de ce protocole ont constitué l'armature des analyses statistiques qui ont été menées. D'autres sources de données ont été intégrées comme variables potentiellement importantes. Leur intégration a nécessité une préparation préalable.

2.2 Mise en forme de variables complémentaires

Les données sur les densités de Campagnol terrestre dans le Doubs sont disponibles à la commune et évaluées chaque année depuis 15 ans par la FREDON FC. Si chaque année peut être considérée spécifiquement, nous avons fait le choix de considérer la moyenne de ces 15 années. Ce choix a pour objectif l'identification de communes potentiellement propices au campagnol. Le calcul de moyenne révèle ainsi les communes connaissant les plus fortes densités d'*A. terrestris* et ce, de manière répétée (figure 54).

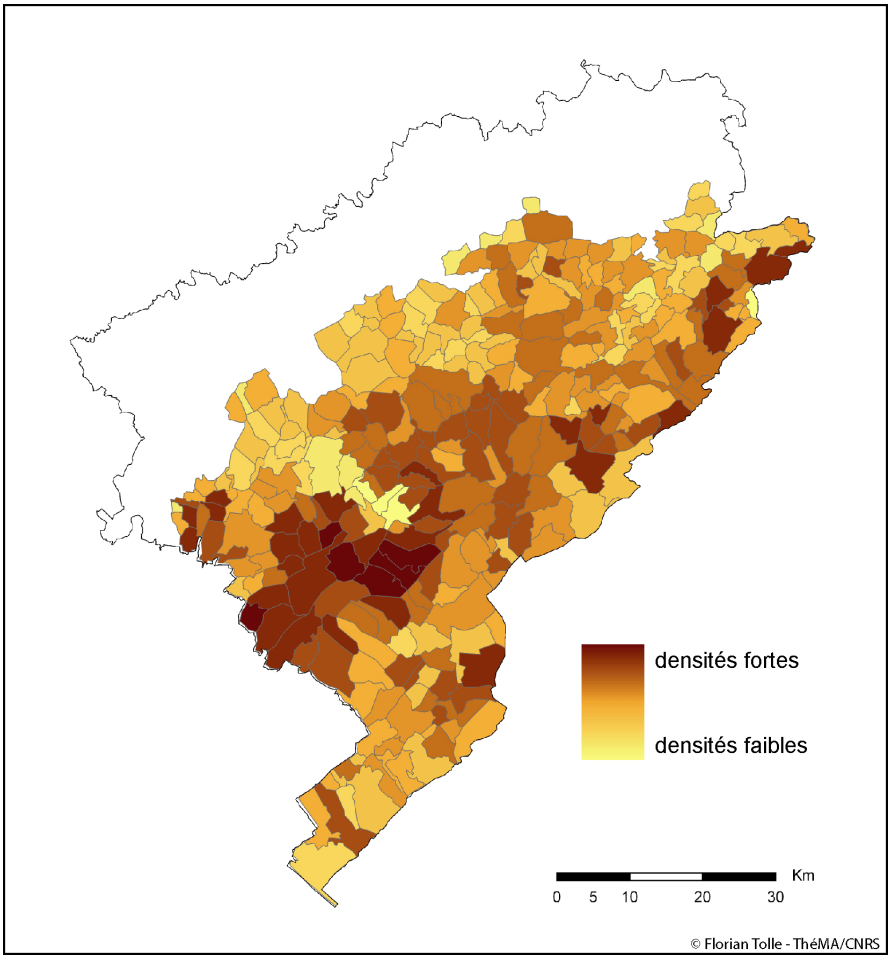


Figure 54 : Densités moyennes sur 15 ans de Campagnol terrestre sur les plateaux et la haute-chaîne du Doubs (données FREDON FC).

Une de nos hypothèses est que le paysage des communes connaissant de fortes moyennes de densité possède éventuellement des caractéristiques propices à l'établissement de ces densités. Ce facteur a été intégré aux modèles constitués à l'échelle du département du Doubs.

L'intégration de données climatiques a également nécessité un traitement préalable. Les données de la Climatic Research Unit sont téléchargeables gratuitement (New et *al*., 2002 ; http://www.cru.uea.ac.uk/). Elles se présentent sous forme de tableaux bruts, chaque variable climatique faisant l'objet d'un tableau. Chaque ligne du tableau correspond aux caractéristiques d'un point de la grille de données. Les colonnes renseignent successivement la latitude, la longitude puis les valeurs de la variable mois par mois. Les valeurs mensuelles ont été établies sur les bases d'une moyenne de relevés effectués entre 1961 et 1990. Plusieurs indices climatiques sont disponibles. Notre attention s'est portée sur la température moyenne, les précipitations et le nombre de jours humides. En outre, nous avons retenu le mois de juillet comme indicateur d'un maximum des températures moyennes et d'un minimum des précipitations moyennes. Ce choix nous a semblé approprié à la description de facteurs importants pour la survie des œufs du parasite dans l'environnement. Les températures sont exprimées en degrés Celsius, les précipitations en millimètres et le nombre de jours humides correspond à la moyenne du nombre de jours ayant connu des relevés de précipitation supérieurs à 0,1 millimètres dans le mois. La figure 55 illustre les trois variables que nous avons retenues.

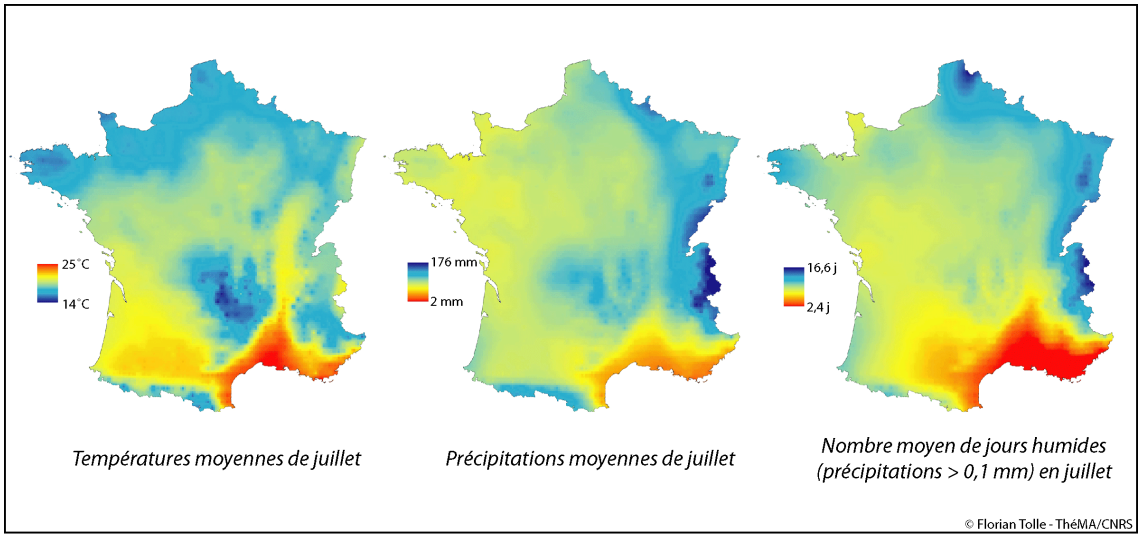


Figure 55 : Variables climatiques retenues comme ayant une influence potentielle sur le cycle parasitaire (données CRU).

Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons donné un aperçu des possibilités offertes par les SIG en matière d'acquisition, de structuration et de traitements de données spatiales. Appliqués à des données d'occupation du sol, les outils de l'information géographique permettent de générer des indices adaptés au phénomène d'étude. En amont du programme français de veille sanitaire, l'indice prairial a eu pour objectif d'identifier les zones prairiales présumées favorables aux espèces de campagnols pour lesquelles ces zones constituent un habitat favorable. L'intégration de l'hypothèse Rompa dans la phase de conception de cet indice ajoute les paramètres de prédation au modèle. Les premiers résultats du programme français nous ont incité à définir de nouveaux indices, dans le but de dresser un bilan plus exhaustif des hôtes intermédiaires disponibles à la prédation par les renards, hôtes définitifs, à l'échelle de la France. Cette approche nous a conduit à identifier des assemblages d'espèces dominantes, données supposées importantes pour l'établissement du cycle parasitaire et pour les dynamiques de transmission d'*E. multilocularis*.

La création d'indices et de variables est une étape préalable indispensable à l'établissement d'un protocole d'analyse des données écologiques et épidémiologiques mises à notre disposition. Le croisement d'hypothèses paysagères avec les données de terrain a nécessité le calcul d'indices paysagers de composition et de configuration. Nous avons évoqué ici les méthodes employées pour obtenir un éventail de variables descriptives qui seront utilisées par la suite. De même, la préparation des données climatiques a été exposée de manière à ce que la constitution des variables d'origine soit clairement définie et puisse servir de référence au cours de l'exposé des résultats et des analyses qui en ont été dérivées.

CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE

Les méthodes et les outils évoqués nous ont permis de poser les jalons d'une approche spatiale du risque épidémiologique lié à *E. multilocularis*. Les sources disponibles font état d'un grand nombre de processus écologiques et de caractéristiques biogéographiques propres au parasite et à ses hôtes, mais ne fournissent que rarement une traduction spatiale de ces processus. Pourtant, les méthodes existent et les travaux menés sur d'autres zoonoses, telles que la malaria, forment un corps méthodologique qu'il nous appartient d'adapter aux facteurs propres au cycle du ténia échinocoque. La question de l'échelle des processus, mais aussi des données spatiales, a été abordée le plus directement possible, et des éléments de réponse à cette problématique, récurrente en écologie du paysage, ont été formulés.

Le Système d'Information d'Epidémiologique que nous avons mis en place constitue la base à partir de laquelle deux stratégies d'analyse ont pu être établies. La première de ces stratégies, basée sur les caractéristiques paysagères et climatiques, vise à aborder le paysage de manière systématique en tant que récepteur du risque épidémiologique. La seconde stratégie s'attache, de manière plus pragmatique peut-être, à ne considérer le paysage et ses caractéristiques que dans l'environnement des données collectées sur le terrain. Cette seconde stratégie offre peut-être la base la plus solide et n'interdit pas l'extrapolation des conclusions à la totalité de la zone d'étude.

L'organisation des données et l'inventaire des facteurs ayant un rôle à jouer dans la compréhension et la description du cycle parasitaire d'*E. multilocularis* constituent une base de travail sur laquelle nous pouvons construire notre raisonnement et tester les méthodes envisagées. Le caractère multiscalaire des rapports des hôtes du

parasite à l'espace, ainsi que la diversité des données spatiales à notre disposition, nous ont conduit à aborder successivement trois échelles. Ces échelles, bien qu'appréhendées séparément, se nourrissent mutuellement et apportent un éclairage sur la totalité des dynamiques du cycle parasitaire. La partie suivante expose les résultats de cette démarche.

TROISIÈME PARTIE

RÉSULTATS ET DISCUSSION : CONTEXTES PAYSAGERS ET DÉTECTION D'ESPACES VULNÉRABLES À DIFFÉRENTES ÉCHELLES

INTRODUCTION DE LA TROISIÈME PARTIE

L'analyse exploratoire des interactions présumées entre le paysage et *E. multilocularis* nous ont amené à nous poser plusieurs questions. Tout d'abord, à quelle échelle convient-il d'aborder les données paysagères liées à un phénomène épidémiologique ? Ensuite, comment déterminer les variables paysagères les plus aptes à expliquer le ou les processus écologiques ? Enfin, dans quelle mesure la variabilité spatiale des paysages doit-elle être intégrée dans la recherche de facteurs de risque ? A trois niveaux d'échelle distincts, nous avons procédé à l'exploration des composantes du cycle parasitaire et des contextes paysagers au sein desquels il s'établit.

Dans le département du Doubs tout d'abord, nous avons cherché à ouvrir le plus largement possible les champs de la description ouverts par l'écologie du paysage. Dans une zone connue comme endémique pour *E. multilocularis*, nous avons abordé l'échelle des paysages en cherchant à maximiser la variabilité de l'environnement des points d'analyse en fonction de leur composition. Cette étape nous a conduit à déterminer trois échelles locales emboîtées pour lesquelles nous avons généré des modèles de régression logistique. La cartographie des indices résultant de ces modèles donne à lire le risque sur la totalité du territoire. Enfin, le croisement de ces couches thématiques avec le bâti et l'habitat humain offre un premier aperçu du risque potentiel lié au parasite.

Dans le second chapitre, c'est à l'échelle de la France que la répartition géographique du parasite est abordée. L'apparente homogénéité de la localisation des échantillons sur la zone d'étude nous a amenés à constituer une typologie des paysages au sein desquels *E. multilocularis* a été identifié. Cette typologie biscalaire a conduit à la hiérarchisation des paysages en fonction de leur caractère favorable au

parasite. Là encore, la représentation cartographique des différents types paysagers offre un éclairage nouveau sur la présence du parasite à l'échelle du pays.

C'est enfin à l'échelle de l'Europe que la situation parasitaire est évoquée. Les connaissances sur les modalités de survie des œufs du parasite, couplées aux données climatiques dérivées pour la totalité du continent, ont permis de proposer une limite méridionale théorique à l'extension d'*E. multilocularis* à l'échelle du continent. Les perspectives d'extension à cette échelle des méthodes développées dans le Doubs et en France sont finalement discutées. Nous proposerons alors des développements complémentaires.

Chapitre 1

Un foyer d'endémie : le cas du Doubs

La présence d'*E. multilocularis* dans le Doubs a fait l'objet de nombreux travaux. Nous l'avons vu, le département concentre, à lui seul, un grand nombre des cas humains diagnostiqués en France. Chez les hôtes intermédiaires et définitifs, la présence du parasite a été attestée et de forts taux de prévalence ont été déterminés chez les populations vulpines. Dans le Doubs, Giraudoux et *al*. (1996) considèrent que les variables paysagères conditionnent les prévalences humaines, toutes conditions climatiques égales par ailleurs.

Dans ce chapitre, nous avons fait le choix de nous placer dans un contexte d'endémie connu, dans l'optique de chercher des facteurs paysagers pouvant expliquer la répartition spatiale des échantillons contaminés. Ces facteurs peuvent être considérés comme favorables à la présence du cycle parasitaire et à la survie des œufs d'*E. multilocularis*. En outre, la cartographie de ces indicateurs peut permettre d'identifier des foyers potentiels présumés favorables au parasite.

Dans un premier temps, nous avons abordé le paysage environnant les points d'échantillonnage du Doubs sous l'angle de la composition paysagère, avec pour objectif principal d'identifier des niveaux d'échelle pertinents. Nous avons ensuite intégré un grand nombre de variables paysagères et climatiques dans une analyse en régression logistique binaire qui a conduit à l'établissement de trois modèles. Ces modèles ont fait l'objet d'une représentation cartographique dont les résultats sont commentés et discutés.

1 Approche exploratoire des niveaux d'échelle paysagers

1.1 Vecteurs de composition et spécificité paysagère

Dans le département du Doubs, la base de données est constituée de 175 échantillons dont neuf ont révélé la présence d'ADN parasitaire (figure 56).

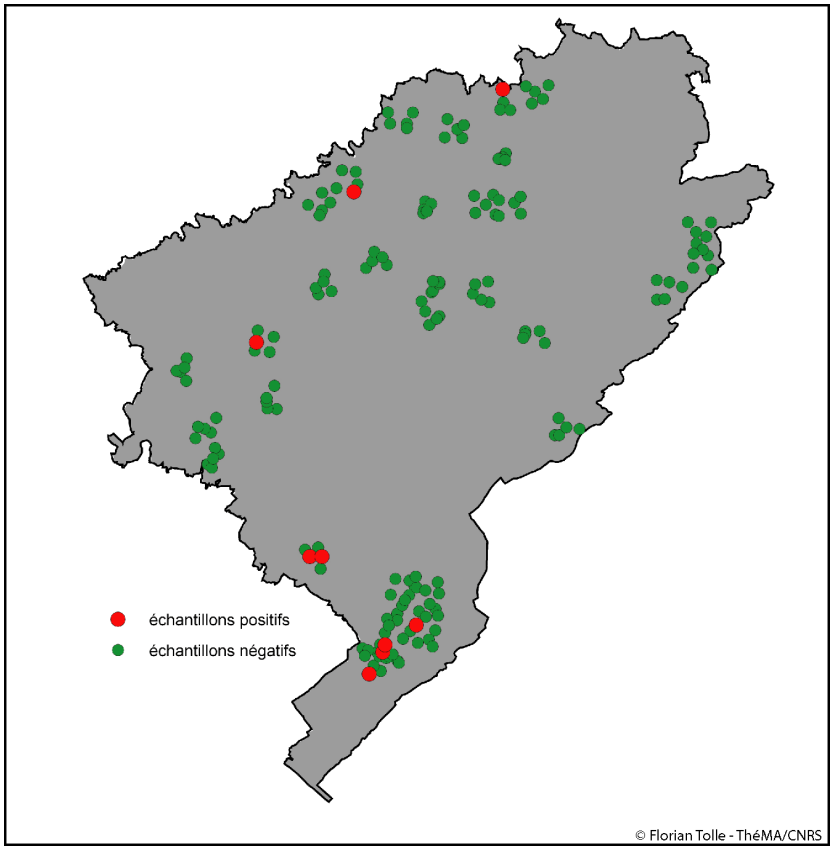


Figure 56 : Localisation des échantillons dans le département du Doubs (Données ERZ – AFSSA).

Les contextes paysagers de chaque échantillon peuvent être décrits en fonction de la composition du voisinage des points. La fréquence relative de chaque classe d'occupation du sol se caractérise sous l'expression d'un « vecteur de composition », tel qu'il est utilisé en imagerie (Wharton, 1982 ; Rogala, 1982). Ce vecteur s'exprime pour chaque point P d'une image à c nombre de classes d'occupation du sol, sous la forme $X_P = (d_1,d_2,\ldots,dc)$.

Pour observer les variations existant dans les paysages fréquentés par les renards, il est nécessaire de se munir d'une méthode de comparaison des vecteurs de composition ainsi générés. La distance entre deux vecteurs de composition peut s'exprimer grâce à la métrique de Manhattan. Cette métrique permet de caractériser la distance entre deux histogrammes, ici définis par les vecteurs de composition. La

distance entre le vecteur X_P et un autre vecteur X_s défini par (k_1,k_2,…,kc) peut se formuler ainsi :

$$d(Xp, Xs) = \sum_{i=1}^{p} |d_i - k_i|$$

D'autres métriques existent (Kolmogorov, Cramer…) mais c'est la distance de Manhattan qui est la plus couramment utilisée dans les comparaisons de vecteurs de composition (Wharton, 1982). Elle offre l'avantage d'être simple et relativement facile à interpréter. Les valeurs générées par la métrique de Manhattan s'échelonnent sur l'intervalle [0;2]. La valeur maximale indique des vecteurs nettement disjoints alors qu'une valeur proche de 0 illustre des histogrammes de composition très proches.

Les vecteurs de composition ont été utilisés dans la recherche exploratoire de niveaux d'échelle pertinents dans le Doubs. Pour cela, nous avons repris une méthode développée par Foltête et *al*. (2002) visant à la reconnaissance exploratoire d'habitats d'oiseaux à partir de données d'occurrence d'espèces et d'images satellitaires. Dans ce travail, les auteurs comparent les vecteurs de composition associés aux occurrences d'oiseaux, à des vecteurs générés autour de points tirés au hasard issus d'un échantillonnage aléatoire stratifié. Des analyses radiales sont effectuées autour des points de référence et des points aléatoires. La méthode consiste à chercher s'il existe un minimum local pour un critère de spécificité du paysage propre aux points où l'espèce a été observée. Ce descripteur, correspondant ici à l'histogramme de fréquence des niveaux de gris, est calculé depuis chaque point d'observation à chaque rayon. Il est ainsi possible de caractériser le paysage dans le voisinage des points de l'espèce en calculant le descripteur moyen des valeurs obtenues pour ces points. Ce descripteur global est noté, pour un rayon *k* :

$$t_k = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n} t_{ik}$$

avec *tik* le descripteur local de chaque point au rayon *k*.

La variabilité de ce paysage moyen est ensuite évaluée en fonction de la distance de Manhattan. Cette distance d est introduite dans la variabilité *vk* de la façon suivante :

$$v_k = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n} d(t_{ik}, t_k)$$

La variabilité *vk* est donc ici évaluée, pour chaque rayon *k*, en fonction la distance de Manhattan moyenne séparant les points de présence de la référence donnée par le descripteur global. Une faible valeur de *v* reflète une homogénéité marquée des paysages autour des points. Cependant, Foltête et *al*. soulignent que les valeurs de ν ne sont pas comparables à des rayons d'analyse distincts. Les valeurs de

v ont, en effet, tendance à décroître avec l'augmentation de la fenêtre de calcul. Cela s'explique par le fait que, quand k augmente, l'environnement des points tend progressivement à intégrer la totalité des éléments présents et ce, à leur ratio moyen. Pour remédier à ce biais, les auteurs proposent d'effectuer le rapport entre la variabilité moyenne des points et la variabilité totale de la zone d'étude calculée à partir de point tirés au hasard. La variabilité totale, notée *w*, permet donc de prendre en compte l'uniformisation progressive du paysage avec l'augmentation du rayon de fenêtre. Le rapport *u* est alors formulé comme suit :

$$u_k = \frac{v_k}{w_k}$$

Ce rapport supprime ainsi l'« effet de support » lié au voisinage croissant et offre donc l'opportunité d'explorer de manière radiale les différences éventuelles entre la référence « paysage des oiseaux » et la valeur moyenne de la zone.

Le rapport *u* s'interprète de la manière suivante :

- plus *u* est faible, plus le paysage des points de référence est différent du paysage global

- une valeur de *u* inférieure à 1 indique une plus faible variabilité des paysages des points concernés que du paysage global.

- enfin, les minimums locaux de *u* indiquent, pour les rayons auxquels ils correspondent, une échelle privilégiée.

L'application de cette méthode dans le cas des données sur la présence d'Echinococcus multilocularis dans le Doubs nous a conduit à adapter la démarche proposée. Nous avons tout d'abord utilisé une classification d'image satellitaire par types d'occupation du sol sur le département. Sur cette image, nous avons masqué les zones urbaines et les plans d'eau dont la présence n'est pas supposée jouer un rôle dans la caractérisation des paysages autour des points de données. Renards et rongeurs ne sont en effet pas des mammifères aquatiques et s'établissent, *a priori*, dans les zones naturelles. Les trois classes forestières ont, par ailleurs, été regroupées en une seule, de manière à ce que la variabilité des types de boisement sur le département n'interfère pas dans l'expression de la variabilité globale des paysages. Les vecteurs de composition ont donc été calculés sur une image comportant cinq classes d'occupation du sol : cultures, prairies, zones mixtes, forêt et zones humides. Les zones mixtes sont définies dans cette classification comme les zones agricoles complexes regroupant les lisières de forêt, les zones en déprise, les friches, les bosquets et les réseaux de haies.

En outre, étant donné que nous avions à notre disposition des données de présence et d'absence (échantillons positifs et échantillons négatifs), c'est la totalité des points qui a été utilisée dans le calcul de la variabilité globale (*w*). La variabilité des paysages des échantillons positifs n'est donc pas mise en regard de la variabilité de l'image à partir de points aléatoires, mais elle est comparée à la variabilité de la totalité des échantillons disponibles, ce qui donne au rapport u ainsi calculé une signification plus nettement affirmée. Le rapport *u* a été calculé à un voisinage croissant allant de 1 à 400 pixels (soit de 25 à 10 000 mètres de rayon sur une image à 25 mètres de résolution). Les résultats (figure 57) indiquent des valeurs inférieures à 1 pour les voisinages supérieurs à 15 pixels.

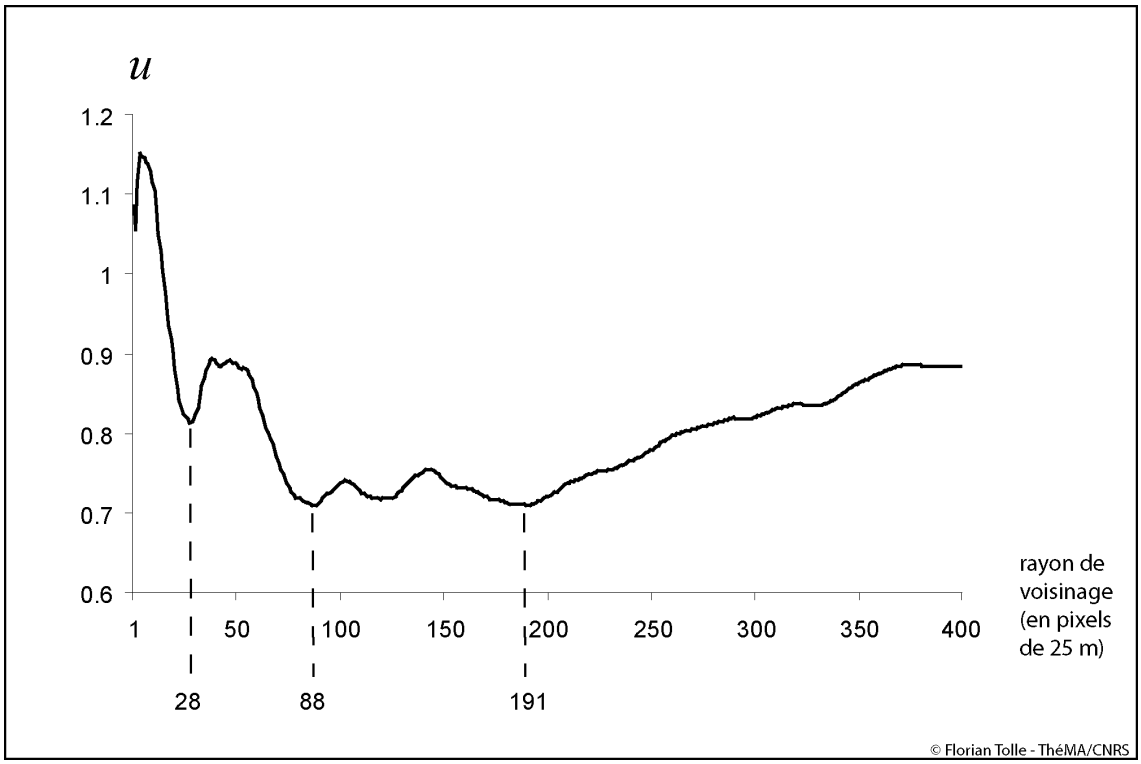


Figure 57 : Le rapport u calculé sur les données du Doubs. Les valeurs remarquables sont signalées.

Un premier minimum local est identifiable avec un rayon de 28 pixels soit 700 mètres. Un second minimum, plus marqué intervient à un rayon de 88 pixels, soit 2200 mètres. Enfin, un dernier minimum est notable à un rayon de 191 pixels, soit 4775 mètres. Ces trois rayons peuvent être retenus comme correspondant à des niveaux d'échelle auxquels les paysages des échantillons positifs se distinguent le plus nettement des paysages de la totalité des échantillons. C'est à ces échelles que la composition du paysage dans l'environnement des fèces contaminées est le plus clairement différente de celle de la totalité des fèces disponibles.

1.2 Les paysages d'*E. multilocularis*

Les possibilités offertes par le rapport *u* vont au-delà de cette dimension de reconnaissance d'échelles. Il est possible d'enregistrer les valeurs moyennes de *v* et de *w* correspondant à un rayon présumé pertinent. La représentation des histogrammes de composition permet d'obtenir une comparaison entre le vecteur moyen des points positifs et celui de tous les points. La figure 58 offre une lecture directe des différences existant entre les deux groupes d'échantillons, aux trois échelles retenues précédemment.

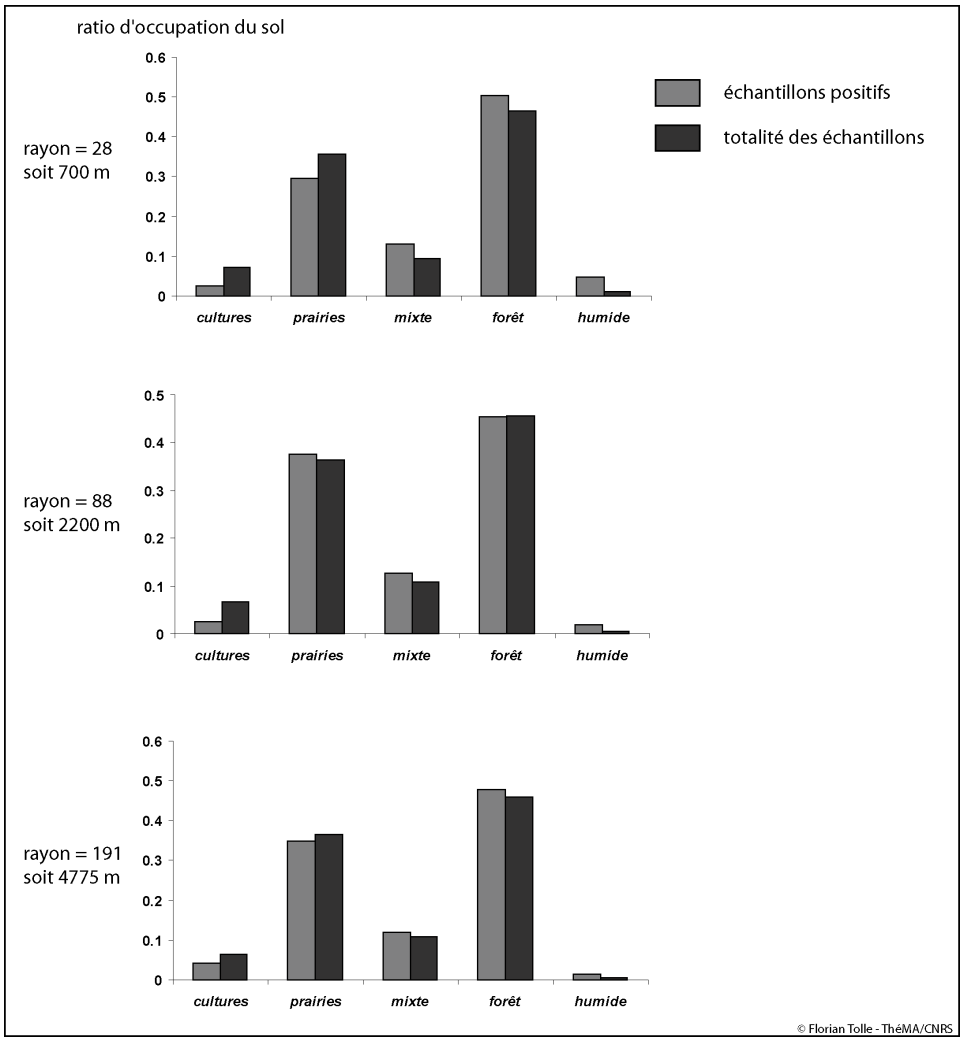


Figure 58 : Vecteurs de composition moyens des échantillons positifs et de tous les échantillons calculés aux trois rayons retenus.

Un premier constat est que la prairie et la forêt sont prégnantes dans les paysages des échantillons. Ces deux classes constituent, pour chaque rayon, plus de 70 % de l'occupation du sol. Aux trois voisinages considérés, les zones de cultures sont moins représentées dans le paysage des échantillons positifs, ce qui pouvait être attendu du point de vue écologique en raison des faibles densités de campagnols enregistrées

dans ces zones. Les zones mixtes et les zones humides sont, au contraire, systématiquement sur-représentées dans le voisinage des fèces contaminées. Les classes de prairie et de forêt ne présentent pas de tendance affirmée aux trois échelles, ce qui est plutôt inattendu en ce qui concerne le taux de prairies. À un rayon d'analyse de 700 mètres, les prairies sont même présentes en proportion plus faible dans l'environnement des échantillons positifs. C'est à l'échelle la plus fine que les contrastes entre références positives et négatives sont logiquement les plus marqués.

La proportion plus importante de zones humides dans le voisinage des échantillons positifs est une donnée intéressante. Nous avons vu en effet que l'humidité joue un rôle important dans la conservation des œufs dans l'environnement. Cependant, dans le cas des zones humides comme dans le cas des prairies, il convient de garder en mémoire le faible nombre de positifs disponibles, ce qui implique un poids important de chaque point dans les calculs et peut générer des biais dans le cas de points ayant des caractéristiques spécifiques affirmées.

La cartographie de la distance de Manhattan calculée par rapport aux échantillons positifs pris comme référence donne un aperçu des zones ayant des caractéristiques paysagères proches de celles des échantillons contaminés. Ce type de carte a été réalisé aux trois rayons retenus (700 mètres, 2200 mètres et 4775 mètres)(figures 59, 60 et 61).

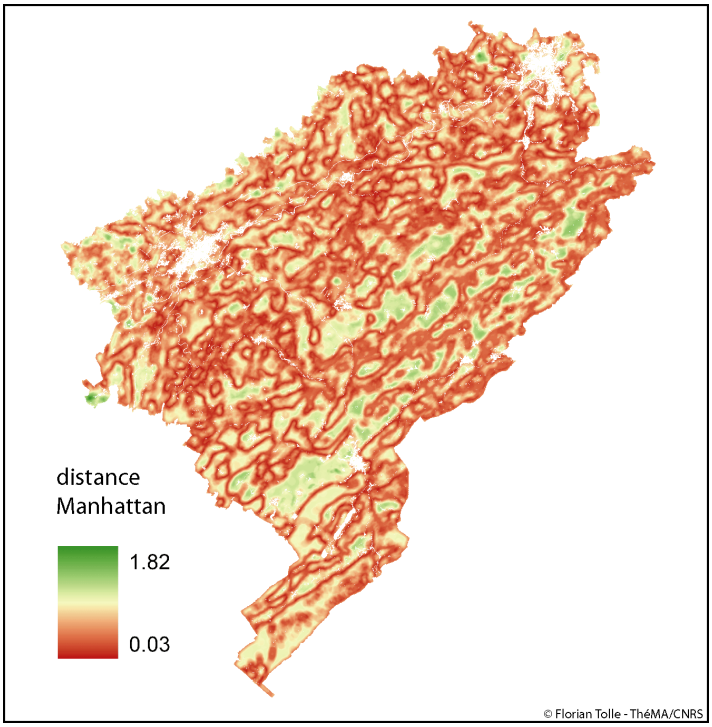


Figure 59 : Carte des distances de Manhattan au vecteur de composition moyen des échantillons positifs à un voisinage de 700 mètres.

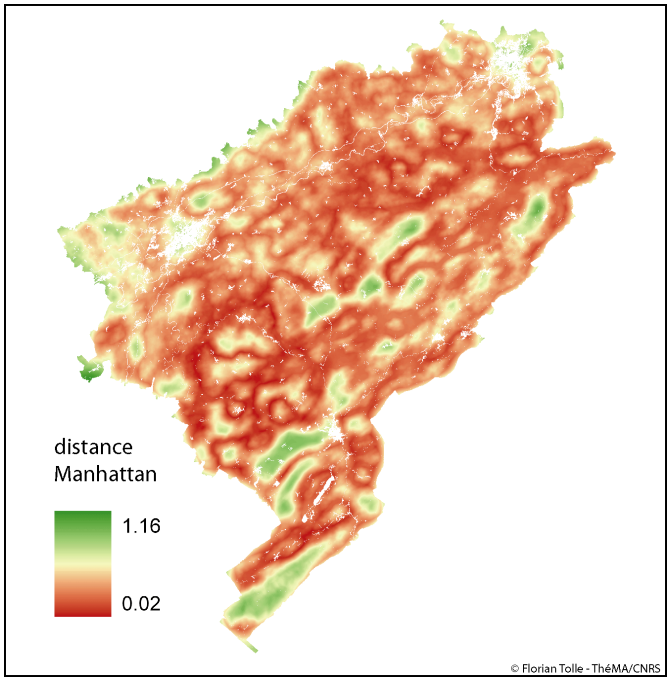


Figure 60 : Carte des distances de Manhattan au vecteur de composition moyen des échantillons positifs à un voisinage de 2200 mètres.

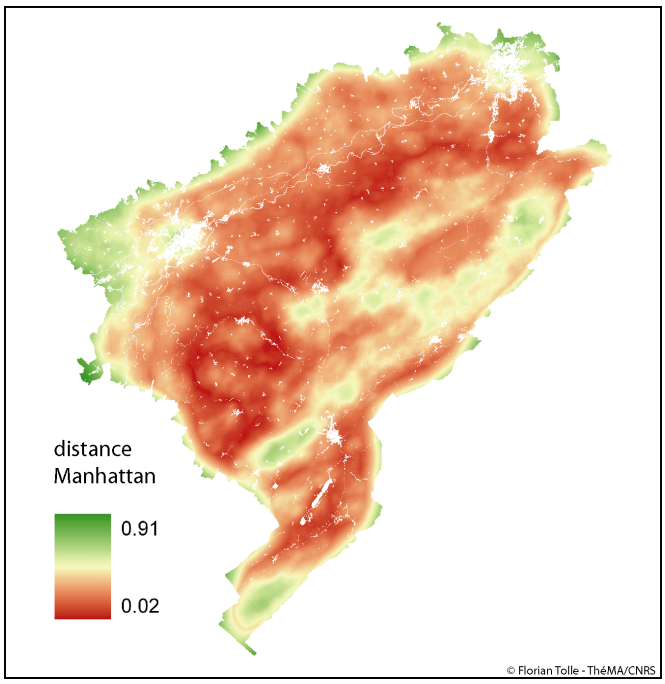


Figure 61 : Carte des distances de Manhattan au vecteur de composition moyen des échantillons positifs à un voisinage de 4775 mètres.

L'interprétation de ce type de cartes est délicate. À un voisinage de 700 mètres, ce sont les lisières de forêt qui semblent ressortir comme étant les plus proches des caractéristiques des échantillons positifs. C'est à cette échelle que les distances des vecteurs de composition à la référence des échantillons positifs sont les plus nettes

avec des valeurs atteignant 1,82. À 2200 mètres de rayon, les contours s'estompent et les zones identifiables ne laissent plus apparaître nettement que les forêts et les openfields. Enfin, à 4775 mètres, c'est la zone du premier plateau qui semble ressortir le plus clairement. On peut cependant relever le fait que les grands ensembles classiques de description du Doubs apparaissent également assez nettement. Signalons encore à cette échelle un effet de bord lié au rayon de calcul.

Ces représentations illustrent le potentiel lié à ce type d'approche. Le moyen le plus efficace de valider une telle méthode serait de procéder à une nouvelle collecte de données visant à valider les hypothèses émises. L'atout principal de la méthode exposée ici réside peut-être dans l'approche exploratoire systématique du problème de l'échelle des phénomènes écologiques. Bien sûr, l'échelle à laquelle les paysages sont les plus nettement distincts ne correspond pas nécessairement au niveau de perception qu'auront les espèces de leur environnement. Il n'en reste pas moins qu'il est possible, grâce à ces outils, d'aborder les différences existant entre les paysages à des échelles où celles-ci prennent une signification maximale au regard du problème posé.

2 Identification d'indices paysagers favorables au parasite

2.1 Vers un modèle prédictif

La démarche retenue jusqu'à présent s'est basée sur la composition paysagère dans l'objectif premier d'identifier les niveaux d'échelle auxquels les paysages des échantillons positifs se distinguent le plus nettement des paysages de la totalité des échantillons. Il s'agit maintenant de tester, à ces échelles, un grand nombre d'indicateurs paysagers de composition et de configuration, de manière à préciser, le cas échéant, les particularités paysagères propres aux échantillons positifs.

La régression logistique binaire a été retenue pour l'analyse des relations entre le caractère positif ou négatif des échantillons, et les variables paysagères qui ont été générées. La régression logistique binaire offre l'avantage d'être peu contrainte par la distribution initiale des variables explicatives. Ce type de régression a pour but de décrire les liaisons entre une variable binaire (dans notre cas, la présence d'œufs du parasite dans l'échantillon) et un ensemble de variables dont la capacité de d'explication est supposée. Les méthodes liées à cette forme particulière de régression sont devenues courantes dans le domaine de la recherche médicale où l'on cherche classiquement à expliquer les différences entre une population d'individus malades et une population d'individus sains. En régression logistique, c'est la probabilité pour un individu d'appartenir à l'une ou l'autre des catégories de la variable dépendante qui est recherchée.

Le postulat de départ est donc que la probabilité qu'un individu a d'être classé comme positif (y = 1) dépend des valeurs des variables explicatives (x_1, x_2, …, x_p).

Ainsi, la probabilité $\pi(x)$ estimée par le modèle logistique est notée :

$\pi(x) = P(y = 1 \mid x)$

$\pi(x)$ est comprise entre 0 et 1.

La fonction, appelée Logit, est exprimée sous la forme :

$$F(\pi(x)) = \log \frac{\pi(x)}{1 - \pi(x)}$$

où $\frac{\pi(x)}{1 - \pi(x)}$ exprime le ratio de la probabilité de réalisation de l'événement « positif » par la probabilité de réalisation de l'événement « négatif ».

L'analyse statistique par régression logistique binaire a été conduite avec l'aide du logiciel SPSS. Les variables sont toutes introduites à la première itération. A chaque étape, la variable la moins significative est retirée du modèle et le modèle est testé à nouveau jusqu'à ce que toutes les variables restantes soient significatives ou, le cas échéant, jusqu'à l'élimination de toutes les variables. La matrice de confusion propre à chaque modèle est générée simultanément en fonction de la valeur de césure précisée par l'utilisateur. Cette matrice renseigne sur la sensibilité et la spécificité des modèles et sur leur performance globale. Il est possible, pour un modèle donné, d'enregistrer les valeurs de la probabilité calculée pour chaque individu. La prédiction de l'individu en positif ou en négatif dépend ensuite du choix d'une valeur de seuil séparant les deux groupes d'observations. Cette valeur de césure entre la prédiction en positif ou en négatif des échantillons est définie par l'utilisateur. Nous verrons par la suite comment optimiser cette valeur grâce aux courbes ROC utilisées pour l'évaluation des modèles.

Les variables d'entrée de la régression logistique binaire ont été regroupées en trois catégories. Tout d'abord, un grand nombre d'indices paysagers ont été calculés aux trois échelles identifiées précédemment. Ces indices ont été dérivés pour chaque classe d'occupation du sol et, le cas échéant, pour le paysage dans sa globalité. Dans le tableau 10, les codes C (classe) et L (landscape : paysage) du logiciels Fragstats indiquent les indices retenus. Les variables climatiques de température, de précipitations et de nombre de jours humides en juillet ont également été dérivées pour chaque point. Enfin, l'altitude a été intégrée comme variable explicative. Les données de densité de Campagnol terrestre n'étant disponibles que pour une partie du département, un modèle spécifique a été testé avec les échantillons couverts par ces données. Cette variable n'est cependant pas apparue significative dans le modèle

testé. Le tableau 10 résume la totalité des variables introduites dans les différents modèles.

Variables	Code Fragstats	Description	Unité
Pourcentage du paysage	C4	Proportion du paysage occupée par la classe paysagère	Pourcentage
Nombre de patchs	C5 et L5	Nombre de patchs de la classe paysagère ou du paysage	Entiers sans limite
Longueur de bordures	C7 et L7	Longueur de bordures de la classe paysagère ou du paysage	Mètres
Indice de plus grand patch	C10 et L10	Indice de plus grand patch de la classe paysagère ou du paysage	Pourcentage
Superficie moyenne des patchs	C11 et L11	Superficie moyenne de la classe paysagère ou du paysage	Hectares
Indice d'auto-adjacence	C114 et L114	Pourcentage de contacts de pixels de même classe Une valeur proche de 0 indique une forte hétérogénéité Une valeur proche de 100 indique une forte homogénéité	Pourcentage
Indice d'interspection	C117 et L117	Entropie des contacts entre patchs Une valeur proche de 0 indique des contacts limités à quelques classes Une valeur proche de 100 indique des contacts maximaux entre toutes les classes	Pourcentage
Richesse	L124	Nombre de classes paysagères présentes dans le paysage	Entiers sans limite
Richesse relative	L126	Pourcentage de classes présentes par rapport au nombre total de classes dans l'image	Pourcentage
Indice d'entropie de Shannon	L130	L'indice approche 0 quand un faible nombre de classes sont représentées et quand une des classes domine L'indice approche 1 quand un maximum de classes sont représentées et quand leur proportion est égale	Entre 0 et 1
Fréquence de contacts	/	Pourcentage de contacts entre deux classes paysagères par rapport au total des contacts du paysage	Pourcentage
Température en juillet	/	Température moyenne enregistrée en juillet	Degrés Celsius
Précipitations en juillet	/	Précipitations enregistrées en juillet	Millimètres
Nombre de jours humides en juillet	/	Nombre moyen de jours ayant connu une précipitation supérieure à 0,1 mm	Jours
Altitude	/	Altitude exprimée par rapport au niveau de la mer	Mètres

Tableau 10 : Les variables introduites dans la régression logistique binaire des données du Doubs (les équations relatives aux indices paysagers sont détaillées dans l'annexe 2).

L'analyse par régression logistique binaire a permis d'élaborer un modèle prédictif aux trois niveaux d'échelles retenus. Nous présenterons ici successivement les résultats de ces modèles.

Le modèle généré à partir de variables paysagères calculées à un rayon de 700 mètres a donné les résultats suivants :

variables	B	σ	Wald	p.	e^B
nombre de patchs de sols humides	0.0499	0.0231	4.6836	0.0305	1.0512
indice du plus grand patch de zones humides	0.1055	0.0431	5.9848	0.0144	1.1113
indice d'interspection global	-0.1329	0.0598	4.9440	0.0262	0.8756
indice d'interspection des patchs de prairie	0.1340	0.0603	4.9315	0.0264	1.1434
fréquence de contacts entre zones mixtes et forêt	0.0622	0.0182	11.6429	0.0006	1.0642
constante	-8.6241	2.5702	11.2591	0.0008	0.0002

Tableau 11 : Caractéristiques du modèle de régression logistique binaire au premier niveau d'échelle (R = 700 m).

Les résultats s'interprètent de la manière suivante. Le coefficient **B** est le coefficient estimé pour chacune des variables. L'**écart-type** (**σ**) de ce coefficient est renseigné dans la colonne suivante. La statistique de **Wald** correspond au rapport entre la valeur de B et l'écart-type de B élevé au carré. La significativité (**p.**) de la statistique de Wald est exprimée dans la colonne suivante. Enfin, le coefficient de probabilité correspond à l'exponentielle de B notée $\mathbf{e^B}$.

Ce dernier coefficient nous renseigne sur le rôle joué par chaque variable dans la prédiction. Des valeurs de e^B supérieures à 1 indiquent qu'une augmentation des valeurs de la variable entraîne une augmentation de la probabilité de prédiction en positif des échantillons. Au contraire, des valeurs de e^B inférieures à 1 indiquent des variables qui augmentent la probabilité de prédiction en positif de l'échantillon quand leurs valeurs baissent.

Dans ce premier modèle sur les données du Doubs à 700 mètres de rayon, seul l'indice d'interspection global a une valeur de e^B inférieure à 1. Les quatre autres variables agissent positivement sur la prédiction en positif des échantillons. C'est l'indice d'interspection des prairies qui joue le rôle le plus net avec une valeur de e^B à 1,14. Il est cependant important de noter que la fréquence de contact entre les zones mixtes et la forêt entre également en compte, ainsi que le nombre de patchs et l'indice de plus grand patch de sols humides. Une valeur de césure de 0,01 est nécessaire à la prédiction en positif de la totalité des vrais positifs. Cette valeur correspond à une performance globale du modèle de 44,3 % de prévision correcte. Nous reviendrons sur l'interprétation de ces résultats.

Le modèle généré à partir de variables paysagères calculées à un rayon de 2200 mètres a donné les résultats suivants :

variables	B	σ	Wald	p.	e^B
indice d'auto-adjacence des zones mixtes	-0.2213	0.0823	7.2352	0.0071	0.8015
indice d'auto-adjacence des forêt de feuillus	-0.0777	0.0289	7.2322	0.0072	0.9252
fréquence de contact entre prairies et zones mixtes	0.2294	0.0756	9.2103	0.0024	1.2579
fréquence de contact entre zones mixtes et forêts	0.1954	0.0631	9.5913	0.0020	1.2158
constante	-3.8289	2.3429	2.6708	0.1022	0.0217

Tableau 12 : Caractéristiques du modèle de régression logistique binaire au second niveau d'échelle (R = 2200 m).

À cette échelle, ce sont la fréquence de contact entre les prairies et les zones mixtes, et la fréquence de contact entre les zones mixtes et la forêt qui agissent le plus fortement sur la prédiction. Le pourcentage d'auto-adjacence des zones mixtes et des forêts de feuillus entre aussi en compte, mais ces deux variables agissent négativement sur la probabilité d'affectation en positif des individus. Une valeur de césure de 0,05 est nécessaire à la prédiction en positif de la totalité des vrais positifs. Cette valeur correspond à une performance globale du modèle de 85,1 % de prévision correcte.

Le modèle généré à partir de variables paysagères calculées à un rayon de 4775 mètres a donné les résultats suivants :

variables	B	σ	Wald	p.	e^B
nombre global de patchs	-0.2348	0.0788	8.8827	0.0029	0.7907
nombre de patchs de zones mixtes	0.2071	0.0724	8.1728	0.0043	1.2301
fréquence de contact entre zones mixtes et zones humides	0.0724	0.0378	3.6713	0.0554	1.0751
fréquence de contact entre zones humides et forêts	-0.0805	0.0344	5.4653	0.0194	0.9226
constante	-3.7206	1.8676	3.9689	0.0463	0.0242

Tableau 13 : Caractéristiques du modèle de régression logistique binaire au premier niveau d'échelle (R = 4775 m).

À ce dernier niveau d'échelle, ce sont le nombre de patchs de zones mixtes qui semblent expliquer le plus nettement la positivité des échantillons. La fréquence de contact entre les zones mixtes et les zones humides entre aussi en jeu. En regard, le nombre global de patchs dans le paysage et la fréquence de contact entre les zones humides et la forêt sont des variables qui prennent un rôle limitant. Une valeur de césure de 0,04 est nécessaire à la prédiction en positif de la totalité des vrais positifs. Cette valeur correspond à une performance globale du modèle de 73 % de prévision correcte.

Les variables identifiées à ces trois niveaux d'échelle permettent d'ébaucher des hypothèses quant aux facteurs paysagers qui entrent en jeu dans les processus épidémiologiques. Tout d'abord, la récurrence d'indices liés aux zones mixtes et aux zones humides peut laisser penser que ces classes paysagères et leurs agencements ont une influence sur une ou plusieurs étapes du cycle parasitaire. Si leur importance est confirmée, elles pourraient être considérées comme des indicateurs de risque présumé. La fréquence de contact entre classes d'occupation du sol semble également être un type de descripteur intéressant. Ce constat peut être interprété

comme le reflet de l'importance des configurations paysagères, et plus spécifiquement des zones de lisière entre classes d'occupation du sol. La fréquence de contact entre zones mixtes et forêt se retrouve aux deux premiers niveaux d'échelle, ce qui semble indiquer une relation privilégiée entre la répartition spatiale des échantillons positifs et les valeurs de cet indice.

Sur le plan écologique, les zones où cet indice est élevé correspondent à des espaces qui présentent une occupation du sol composite. La forêt est généralement considérée comme un habitat refuge pour les renards. Les zones mixtes s'apparentent plus à des zones de transition telles que des lisières de forêt peu entretenues, des terres agricoles en déprise ou encore des friches. Ces espaces complexes peuvent accueillir des populations de campagnols et offrent diverses sources de nourriture et des conditions d'habitat présumées favorables aux renards. La présence plus marquée du parasite dans ce type de configuration paysagère pourrait s'expliquer par un couvert végétal globalement plus important favorisant la conservation du matériel contaminant et la pérennité du cycle parasitaire.

Au niveau d'échelle local, les zones humides semblent également être liées à la contamination des échantillons. Il est intéressant de constater, dans un premier temps, que cette classe d'occupation du sol est plutôt rare sur le département. Les paramètres liés à la survie des œufs du parasite, évoqués précédemment, sont habituellement réunis dans les zones humides. L'apparition de cette classe dans les modèles de prévision à l'échelle locale pourrait être le reflet d'une corrélation entre la présence de zones humides et la contamination du paysage par le parasite. Cette hypothèse, issue d'un modèle généré sans *a priori* et cohérent du point de vue écologique, pourra faire l'objet de collectes ciblées dans le but d'une validation éventuelle.

Mais revenons pour l'heure aux résultats de ces modèles et à l'évaluation des performances de prédiction des modèles élaborés.

2.2 Evaluation des performances des modèles

Nous l'avons vu, la sensibilité et la spécificité d'un modèle offrent une lecture immédiate de ses performances selon une valeur de césure prédéfinie. Le choix de cette valeur de césure mérite que l'on s'y attarde. Dans un cas de figure comme le notre, où le nombre d'échantillons positifs par rapport au total est faible, des valeurs de césure fortes entraînent généralement une faible sensibilité, c'est-à-dire une faible capacité de prédiction des positifs (mais une forte spécificité). La figure 62 donne un exemple de deux matrices de confusion issues du même modèle selon deux valeurs de césure différentes.

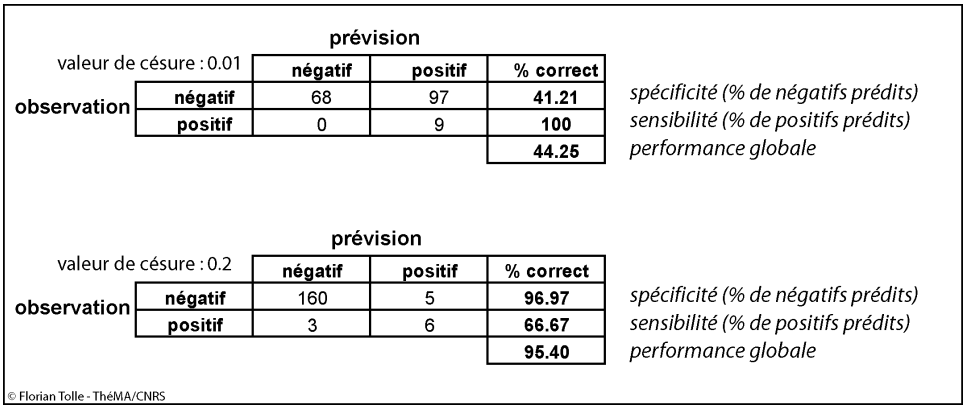


Figure 62 : Matrices de confusion associées au modèle établi pour un rayon de 700 mètres.

Le choix de l'opérateur est important. Plusieurs objectifs peuvent être envisagés, nécessitant une approche différente des critères de sensibilité et de spécificité. Dans un premier cas de figure, l'accent peut être mis sur les échantillons négatifs, et il peut être impératif de ne pas obtenir de faux positifs. Dans ce cas, la spécificité sera privilégiée. Dans le cas de figure inverse, on peut chercher à prédire la totalité des échantillons positifs et ce, quel que soit le nombre de faux positifs que cela engendre. C'est la sensibilité qui sera alors favorisée. Dans la problématique qui nous intéresse ici, cette approche peut sembler intéressante. En effet, la variabilité temporelle du parasite, ainsi que les méthodes d'analyse utilisées en laboratoire, ont pu conduire à ne pas repérer le parasite dans des zones où il est, ou a été, présent, et où les caractéristiques paysagères et écologiques sont réunies pour que le cycle parasitaire soit actif.

Dans cette optique, la prévision d'échantillons en faux positifs peut éventuellement mettre en évidence des foyers potentiels dont les caractéristiques paysagères sont proches des vrais positifs bien que le parasite n'y ait pas été formellement trouvé. Une troisième alternative existe, qui vise à établir une valeur de césure permettant d'obtenir le meilleur compromis entre la prédiction du maximum de vrais positifs et le nombre de faux positifs. Cette dernière option équivaut en fait à ne conserver que les vrais positifs les mieux expliqués par le modèle.

L'évolution du rapport entre la sensibilité et la spécificité, en fonction des valeurs de césure possibles, peut se représenter sous forme de courbe appelée courbe ROC (Receiver-Operating Characteristic)(Metz, 1978). Ce mode de représentation offre un moyen d'estimation des performances d'un modèle de régression logistique binaire, ainsi qu'un outil d'aide au choix de valeurs de césure offrant un compromis raisonnable entre sensibilité et spécificité. Rappelons ici que la courbe ROC exprime le rapport entre la sensibilité (pourcentage d'échantillons positifs correctement prédits par le modèle), et la spécificité (pourcentage d'échantillons négatifs correctement prédits)(Greiner et *al*., 2000). L'indicateur classiquement associé à la

courbe ROC est l'aire sous la courbe, ou AUC (Area Under Curve). La valeur maximale théorique de l'AUC est de 1, valeur correspondant à une discrimination parfaite du modèle (sensibilité de 100 % et spécificité de 100 %) entre les échantillons positifs et les échantillons négatifs du modèle (Pearce et Ferrier, 2000).

Pour chacun des trois modèles élaborés à partir des données du Doubs, les valeurs de spécificité et de sensibilité ont été calculées selon des valeurs de césure croissantes avec, pour limite, la valeur n'offrant plus de prédiction en positif. Ces tables nous ont permis de tracer, pour chaque modèle, la courbe ROC et d'en calculer l'« aire sous la courbe » (AUC)(figure 63).

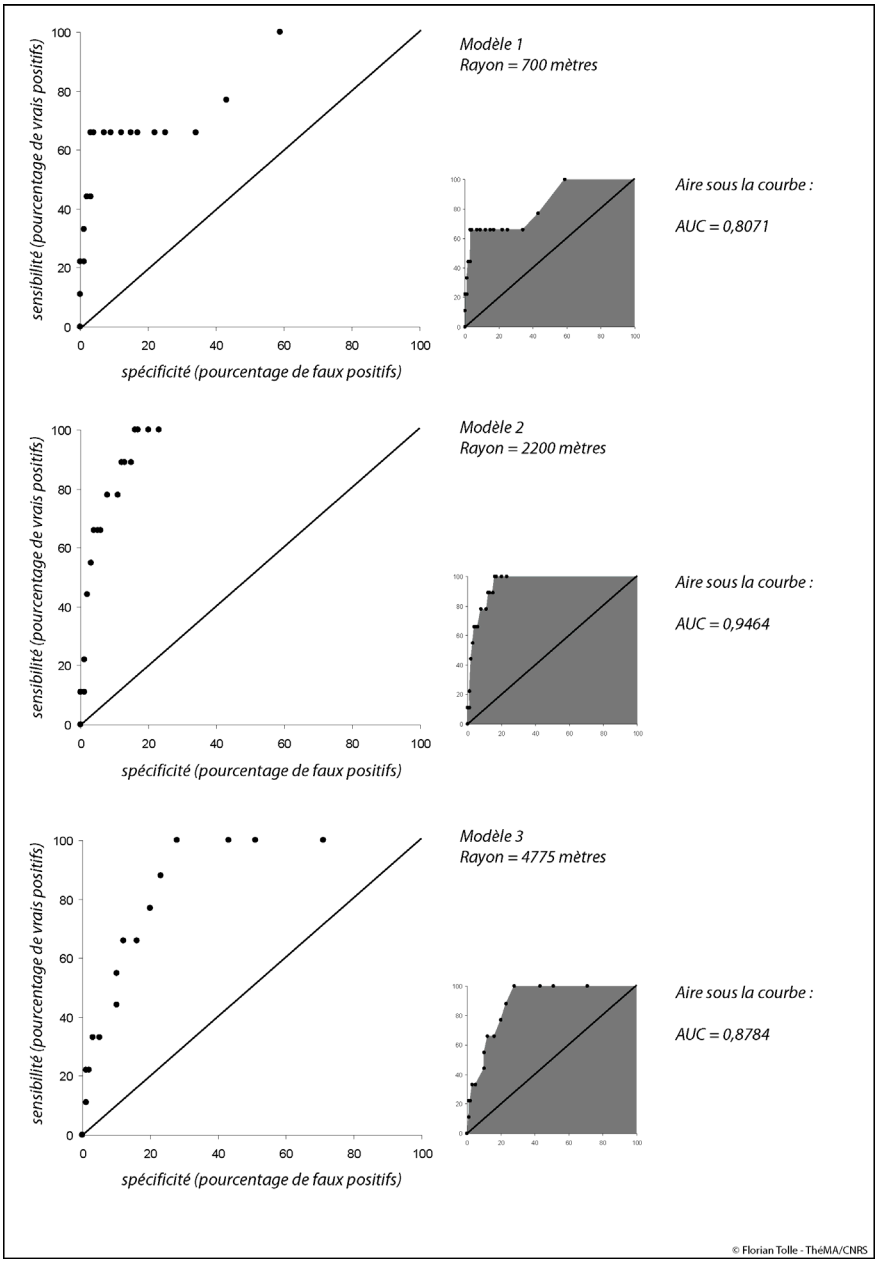


Figure 63 : Courbes ROC et AUC des trois modèles du Doubs. La droite diagonale représente le seuil en dessous duquel le modèle prédit moins bien que le hasard.

Le tableau 14 fait la synthèse des AUC calculées ainsi que des valeurs de césures retenues et des sensibilités et spécificités associées.

	AUC	valeur de césure correspondant à une sensibilité de 100 %	spécificité associée	performance globale du modèle	valeur de césure correspondant à un bon compromis entre sensibilité et spécificité	sensibilité associée	spécificité associée	performance globale du modèle
modèle 1 (700m)	0,8071	0,01	41,21 %	44,25 %	0,2	66,66 %	96,97 %	95,40 %
modèle 2 (2200m)	0,9464	0,05	84,24 %	85,05 %	0,3	66,66 %	96,36 %	94,83 %
modèle 3 (4775m)	0,8784	0,04	71,51 %	72,98 %	0,08	66,66%	87,88 %	86,78 %

Tableau 14 : AUC et valeurs de césure retenues pour la spatialisation des résultats.

Les valeurs d'AUC obtenues dans la figure 63 indiquent une capacité de discrimination raisonnable pour les modèles à 700 et 4775 mètres (AUC comprise entre 0,7 et 0,9)(Brooker et *al*., 2002) et une bonne capacité de discrimination pour le modèle à 2200 mètres. (AUC supérieure à 0,9). A titre d'exemple, la valeur d'AUC de 0,94 du modèle à 2200 mètres indique qu'un échantillon positif tiré au hasard aura 94 % de chances d'être prédit comme tel par le modèle.

L'analyse des résultats du tableau 14 confirme une meilleure performance du modèle à 2200 mètres. C'est en effet ce modèle qui offre la meilleure qualité de prédiction globale pour une sensibilité de 100 %. En pratique, ce modèle permet de prédire correctement tous les échantillons positifs tout en conservant une spécificité de 84,24 %. Le modèle à 4775 mètres offre également, pour une sensibilité de 100 %, une performance satisfaisante mais clairement inférieure au modèle précédent. Aux valeurs de césure correspondant à un bon compromis (ici permettant de prédire 6 des 9 échantillons positifs), les deux premiers modèles sont les plus performants.

Les valeurs de probabilité attribuées à chaque échantillon par les modèles peuvent être représentées spatialement. De même, la prédiction des échantillons en fonction des différentes valeurs de césure retenues offre un outil d'interprétation spatiale de la répartition attendue des échantillons contaminés. La figure 64 illustre ces différents modes de représentation pour les valeurs de probabilité issues du modèle au premier niveau d'échelle (700 mètres).

On constate ici que la valeur de césure permettant de prédire tous les vrais positifs (0,01) est peu satisfaisante en raison du grand nombre de faux positifs qu'elle implique. En revanche, la valeur de césure de compromis offre la possibilité de prédire correctement six des neuf échantillons positifs tout en limitant nettement le nombre de faux positifs. Cette valeur de 0,2 sera retenue.

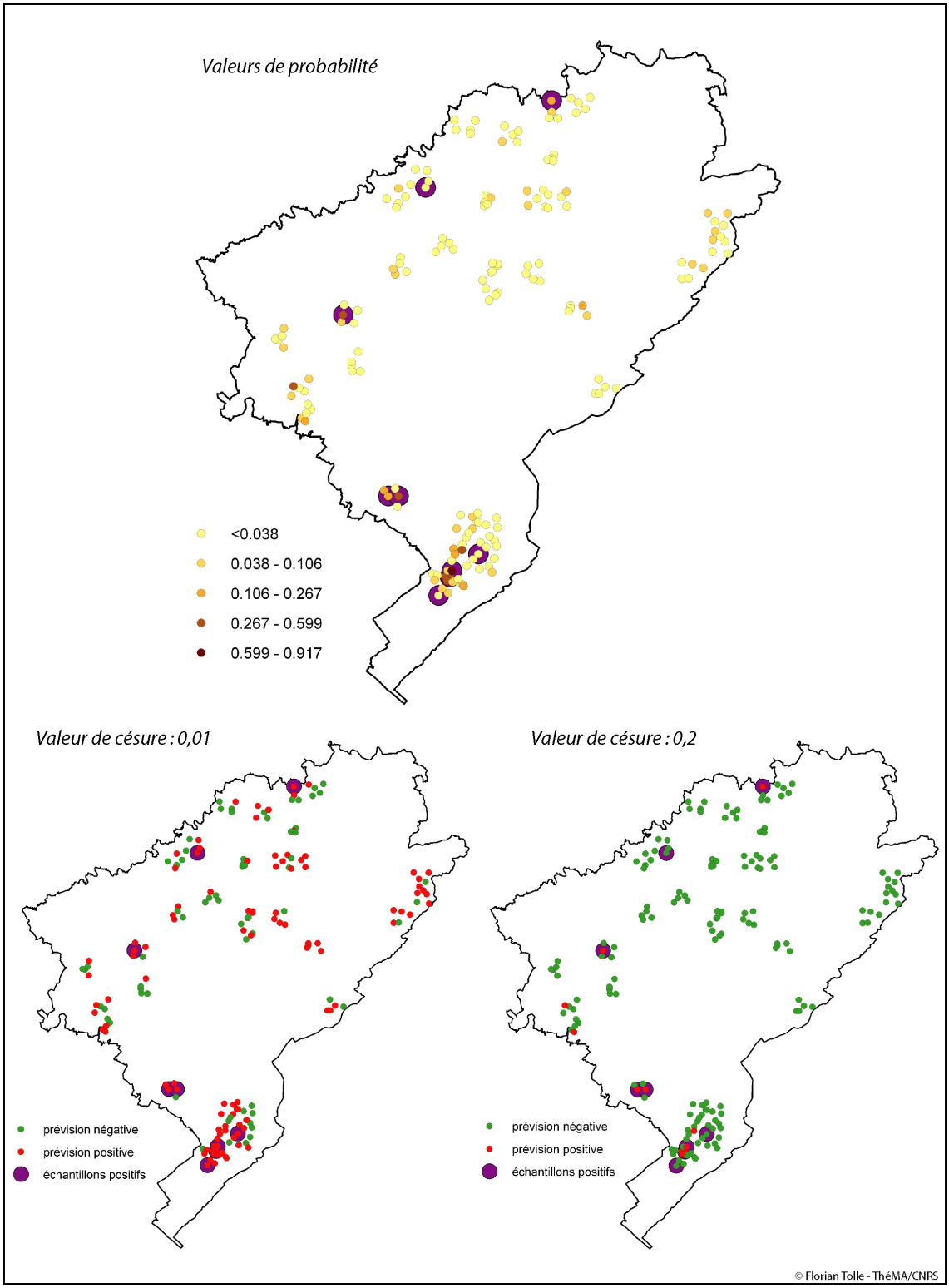


Figure 64 : Probabilités associées aux échantillons et classement en fonction des valeurs de césure retenues pour le premier modèle (R = 700 m). Les ronds violets représentent les vrais positifs.

La figure 65 illustre les valeurs de probabilité issues du modèle au second niveau d'échelle (2200 mètres) ainsi que la prédiction des échantillons en fonction de la valeur de césure retenue.

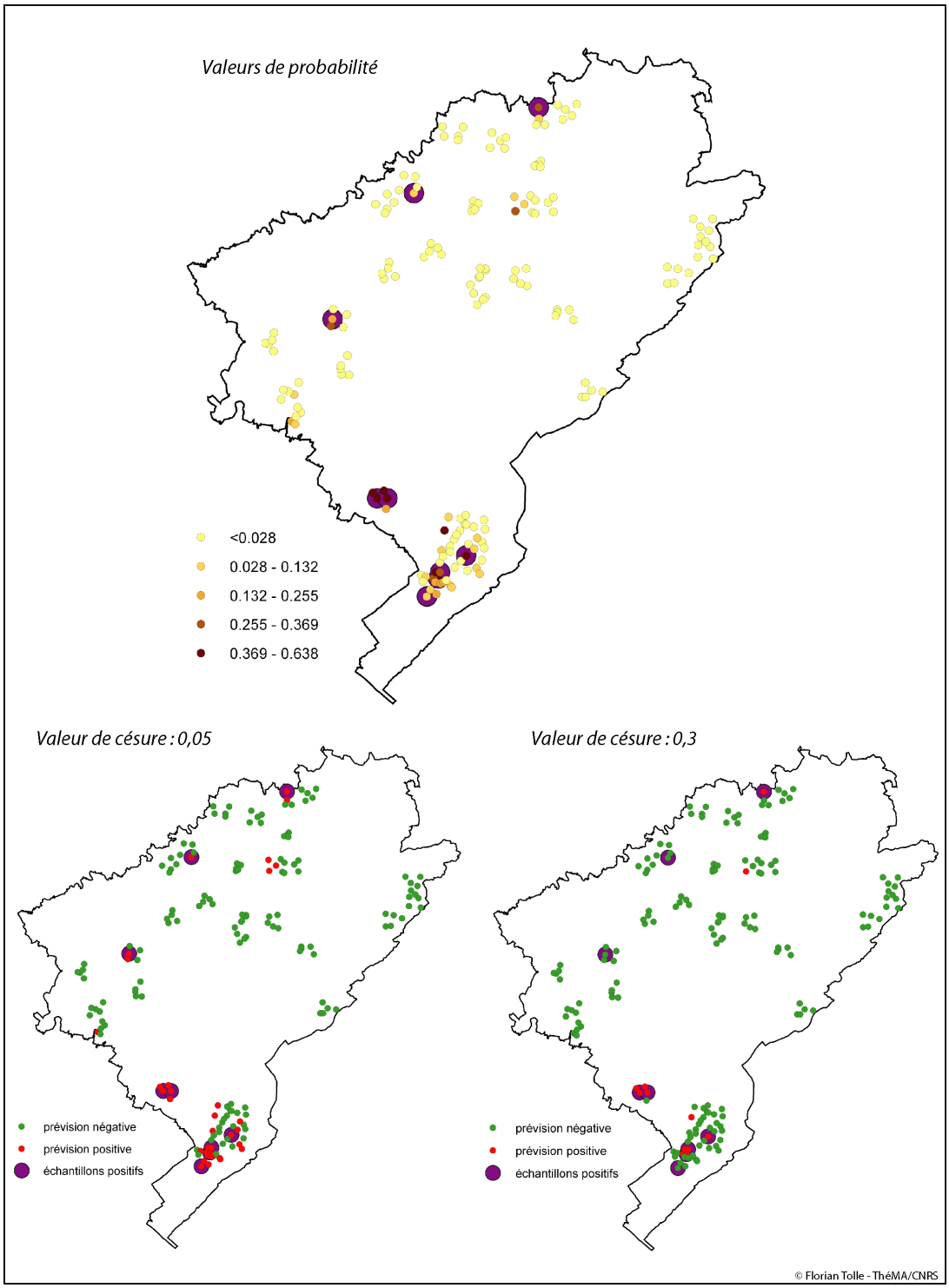


Figure 65 : Probabilités associées aux échantillons et classement en fonction des valeurs de césure retenues pour le second modèle (R = 2200 mètres). Les ronds violets représentent les vrais positifs.

Ce deuxième niveau d'échelle semble offrir une meilleure précision de prédiction. La valeur de césure de 0,05 permet de prévoir tous les vrais positifs avec un nombre relativement restreint de faux positifs. Ces derniers sont, en outre, spatialement circonscrits à des zones nettement définies. Ainsi, un foyer principal semble apparaître dans le sud du département. Les échantillons positifs du nord du département sont soit seuls prédits comme tels, soit ils s'inscrivent dans un foyer local. Il est à noter également, dans le nord du département, un petit groupe de trois échantillons négatifs prédits comme positifs par le modèle. Ce type de groupe peut être assimilé à une zone où les indices paysagers associés aux échantillons positifs sont présents, mais où le parasite n'a pas été identifié. C'est ici l'idée de potentiel de risque que nous cherchons à mettre en lumière, en insistant sur le fait que le parasite a pu se trouver ponctuellement dans ce type de zone, ou qu'il est susceptible de pouvoir y être rencontré à l'avenir.

Une seconde valeur de césure visant à limiter le nombre de faux positifs à cette échelle a été fixée à 0,3. Cette valeur permet encore de prédire six des neuf échantillons positifs. Le foyer du sud du Doubs reste encore visible ainsi que l'échantillon positif du nord du département qui est ici seul prédit comme tel, et un des échantillons du groupe de trois prédits comme positifs avec la valeur de césure inférieure.

La figure 66 illustre les valeurs de probabilité issues du modèle au dernier niveau d'échelle (4775 mètres) ainsi que la prédiction des échantillons en fonction de la valeur de césure retenue.

Au plus large rayon d'analyse, une valeur de césure de 0,04 est nécessaire à la prédiction de tous les vrais positifs. Cette valeur ne permet pas une grande spécificité, mais les faux positifs générés par le modèle restent agglomérés en noyaux, ce qui peut mettre en évidence de nouveaux foyers potentiels pour la présence parasitaire. Ces noyaux se retrouvent partiellement à la valeur de césure qui offre le meilleur compromis entre sensibilité et spécificité (0,08). Le foyer du sud du département est toujours nettement visible, ainsi que deux des foyers potentiels du nord.

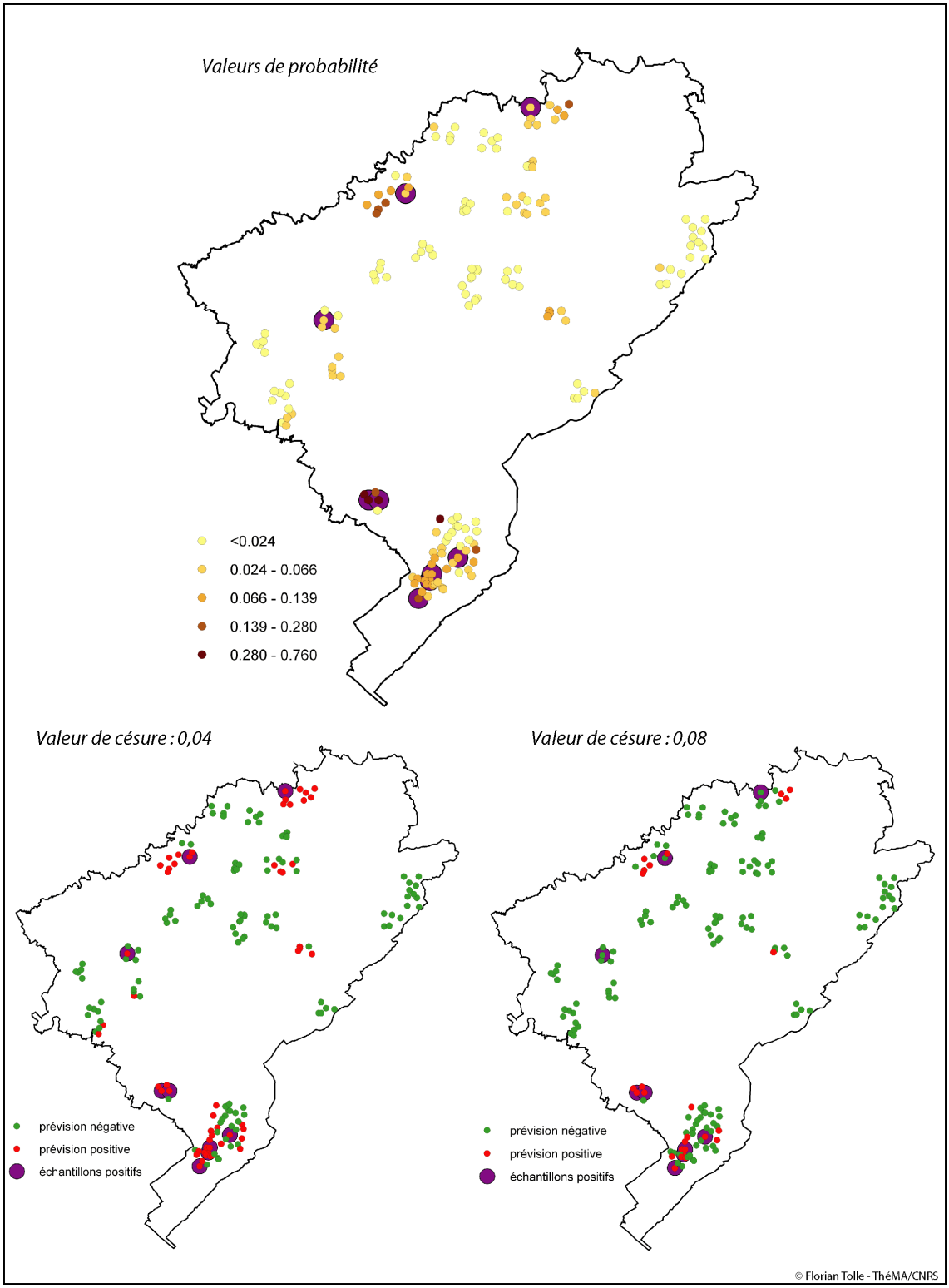


Figure 66 : Probabilités associées aux échantillons et classement en fonction des valeurs de césures retenues pour le dernier modèle (R = 4775 mètres). Les ronds violets représentent les vrais positifs.

L'apparition de foyers de risque potentiel, à partir des données du Doubs, est un premier résultat qui nous a encouragé à aller plus loin dans l'exploitation de ces modèles. Comme nous l'avons vu avec la représentation cartographique des distances de Manhattan, il est toujours intéressant d'essayer d'extrapoler à l'ensemble d'une espace les conclusions issues d'analyses menées sur des données ponctuelles. C'est ce que nous avons cherché à réaliser en représentant sur l'ensemble du département du Doubs les indices paysagers identifiés dans cette partie.

3 Représentation du potentiel paysager

3.1 Représentation spatiale des facteurs paysagers

Les facteurs paysagers identifiés peuvent être calculés en tout point de l'espace. Les trois modèles élaborés précédemment ont ainsi fait l'objet d'une généralisation spatiale des facteurs les composant. Par souci de gain de temps et de rapidité de calcul, une grille de points régulière, à maille de 500 mètres, a été générée de manière à couvrir la totalité du département. Cette grille comporte 20 023 points. Les indices paysagers propres aux modèles ont été calculés en chaque point, aux échelles correspondantes. Une interpolation a ensuite abouti à la création de couches pour chaque variable paysagère. Les figures 67, 68 et 69 illustrent le résultat de cette phase pour chaque modèle.

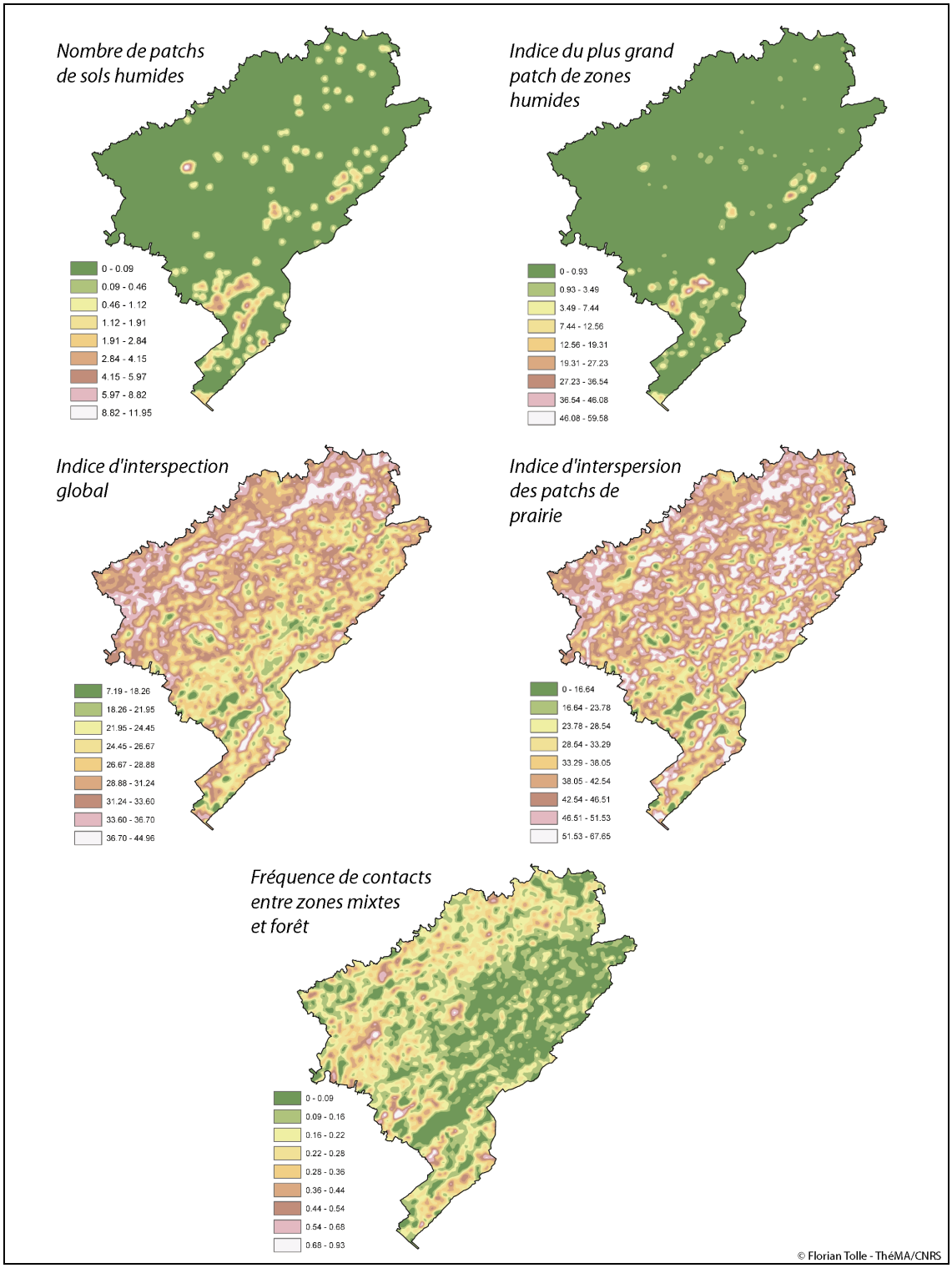


Figure 67 : Indices paysagers ayant servi à l'élaboration du modèle au premier niveau d'échelle (R = 700 mètres).

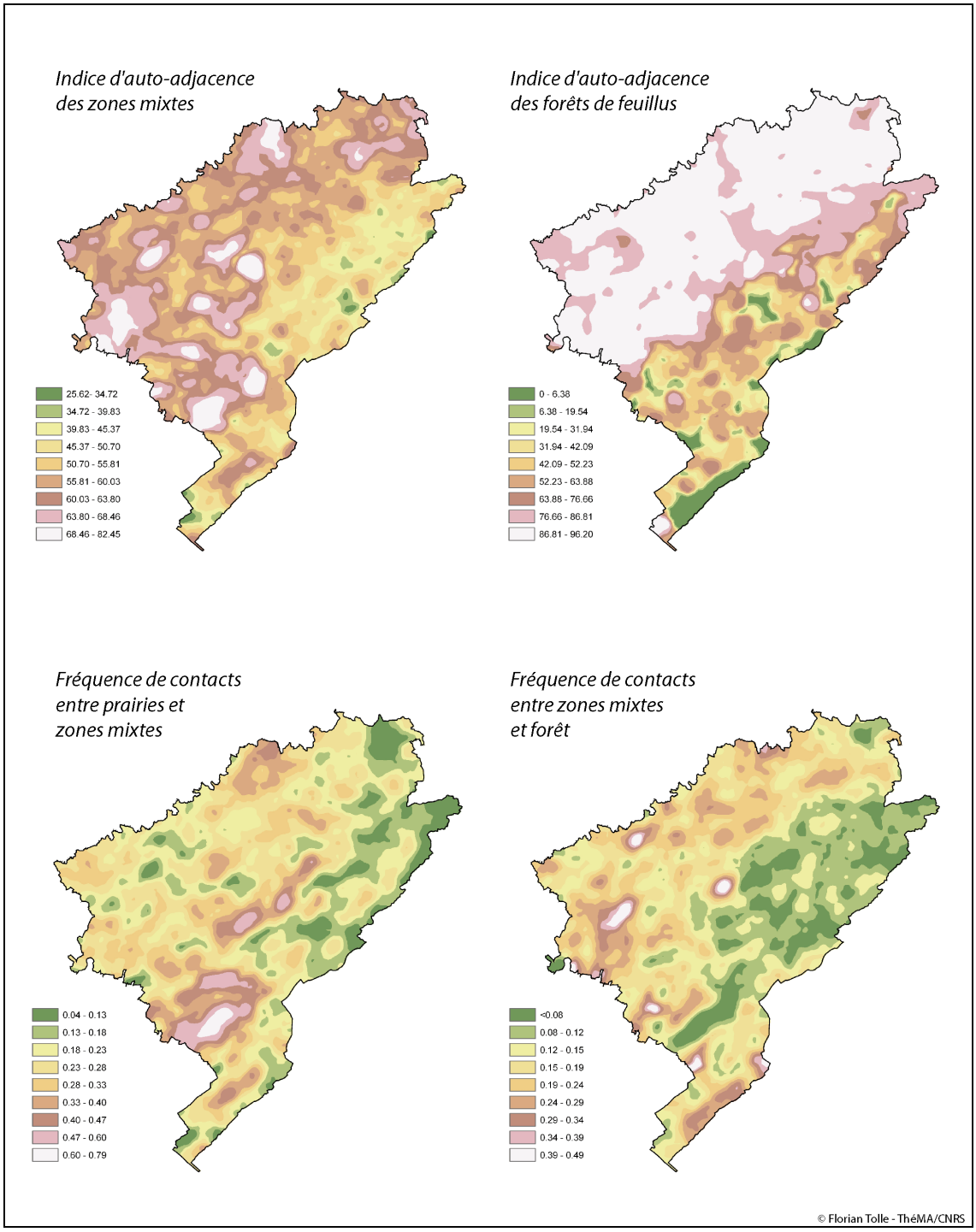


Figure 68 : Indices paysagers ayant servi à l'élaboration du modèle au second niveau d'échelle (R = 2200 mètres).

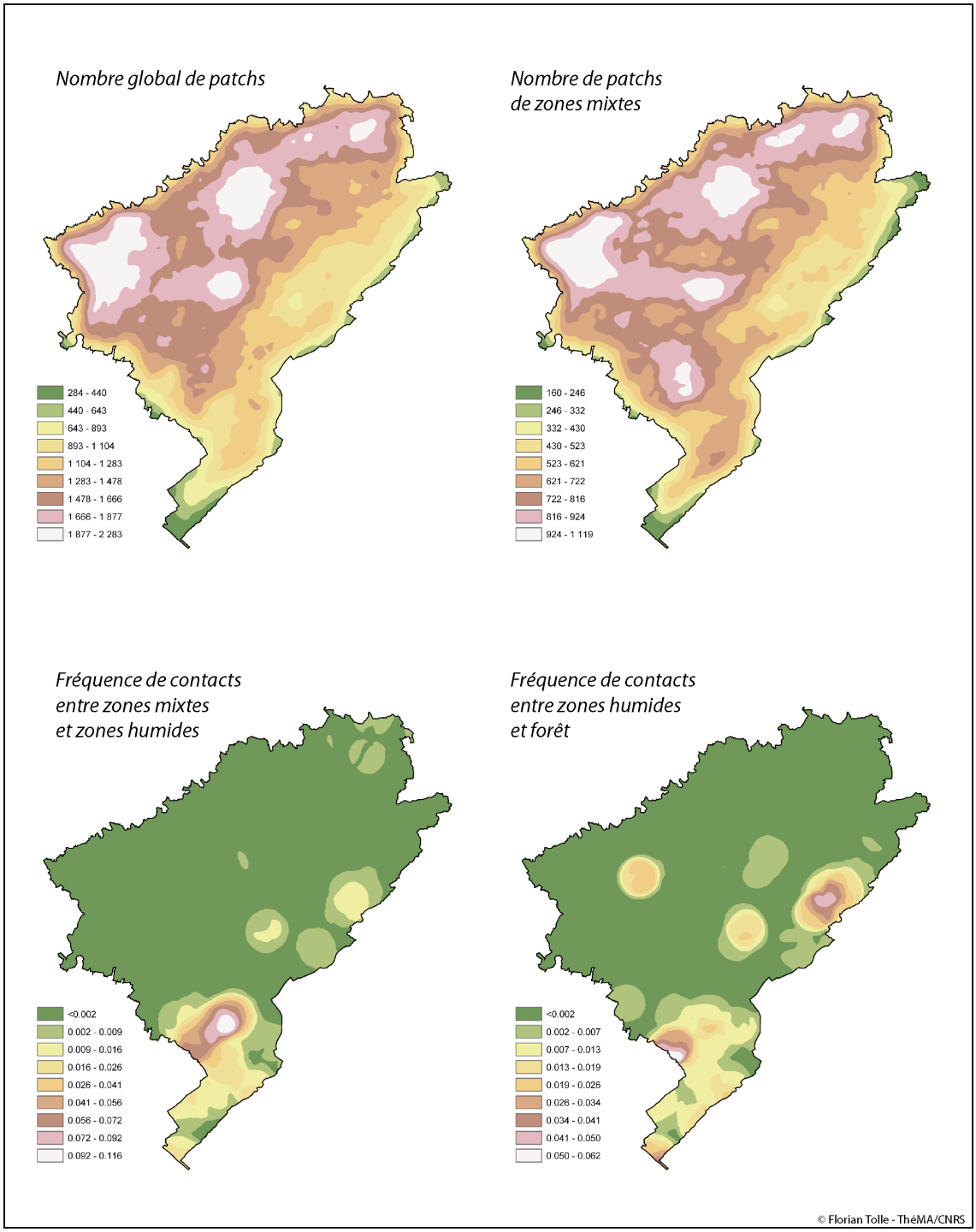


Figure 69 : Indices paysagers ayant servi à l'élaboration du modèle au troisième niveau d'échelle (R = 4775 mètres).

On constate sur ces figures le faible nombre de zones humides sur le département qui engendre une répartition par noyaux localisés des indices qui y sont liés. Les autres indices représentés affichent des spécificités propres dont la représentation compilée offrira une vision globale des modèles de régression logistique dont ils constituent les éléments.

3.2 Vulnérabilité paysagère et exposition au risque

Les indices obtenus ci avant n'offrent qu'une vision partielle des facteurs présumés favorables à la présence du parasite dans l'environnement. Dès lors, nous nous sommes posés la question de la compilation de ces indices. Les coefficients issus de la régression logistique nous renseignent à la fois sur le poids éventuel à attribuer aux variables paysagères, et sur leur influence, négative ou positive, sur la prédiction de présence du parasite. La première étape nécessaire à la mise en conjonction des variables retenues a été une normalisation des indices. En effet, les indices peuvent être exprimés dans des unités distinctes qui ne les rendent pas directement comparables. Nous avons donc procédé, pour chaque indice, à un ré-échantillonnage régulier en 10 classes couvrant l'étendue des données. Ainsi, des valeurs fortes de deux indices distincts sont toutes deux recodées avec la valeur de 10. Les variables agissant négativement sur la prévision de présence du parasite ont été recodées de manière similaire mais en attribuant, cette fois, la valeur de 10 aux valeurs les plus faibles.

Cette normalisation réalisée, nous avons effectué une multiplication des couches de chaque modèle en leur attribuant le poids donné par le coefficient e^B calculé pour chaque variable. Cette pondération vise naturellement à inclure toute la précision du coefficient e^B dans la modélisation spatiale des indices paysagers. Nous avons ainsi obtenu une carte des zones où les valeurs des différentes variables entrant dans le modèle ont des valeurs fortes. En outre, la multiplication a pour effet d'accentuer les zones où des valeurs fortes de chaque indice se superposent. Cette propriété permet de visualiser plus aisément les espaces où les facteurs de risque présumé s'additionnent et donc, où la présence du parasite est attendue. Cette démarche a été appliquée aux trois modèles élaborés (figures 70, 71 et 72).

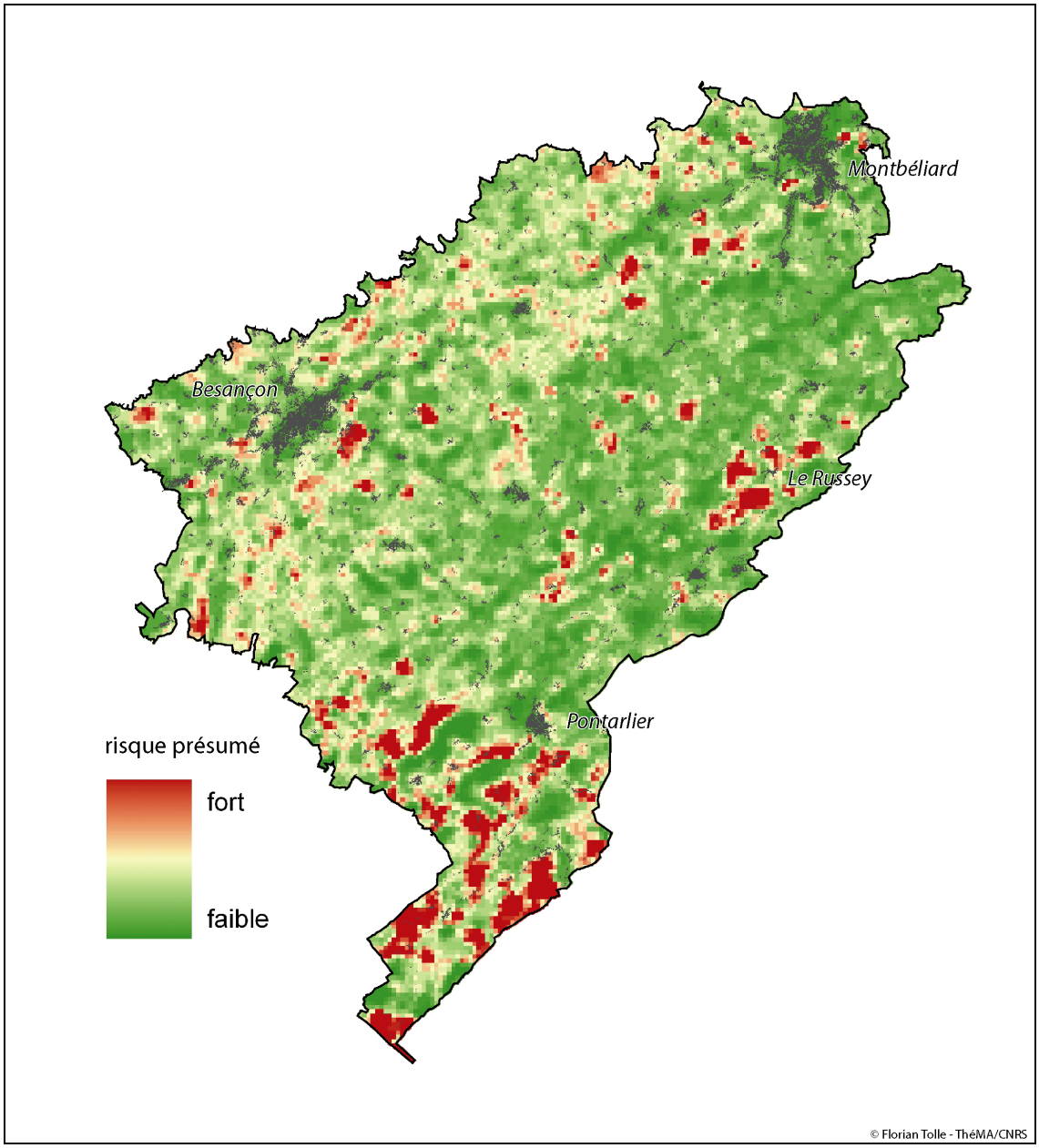


Figure 70 : Représentation spatiale des indices de risque de présence du parasite pour le modèle à 700 mètres. Un masque des zones urbaines est figuré en gris.

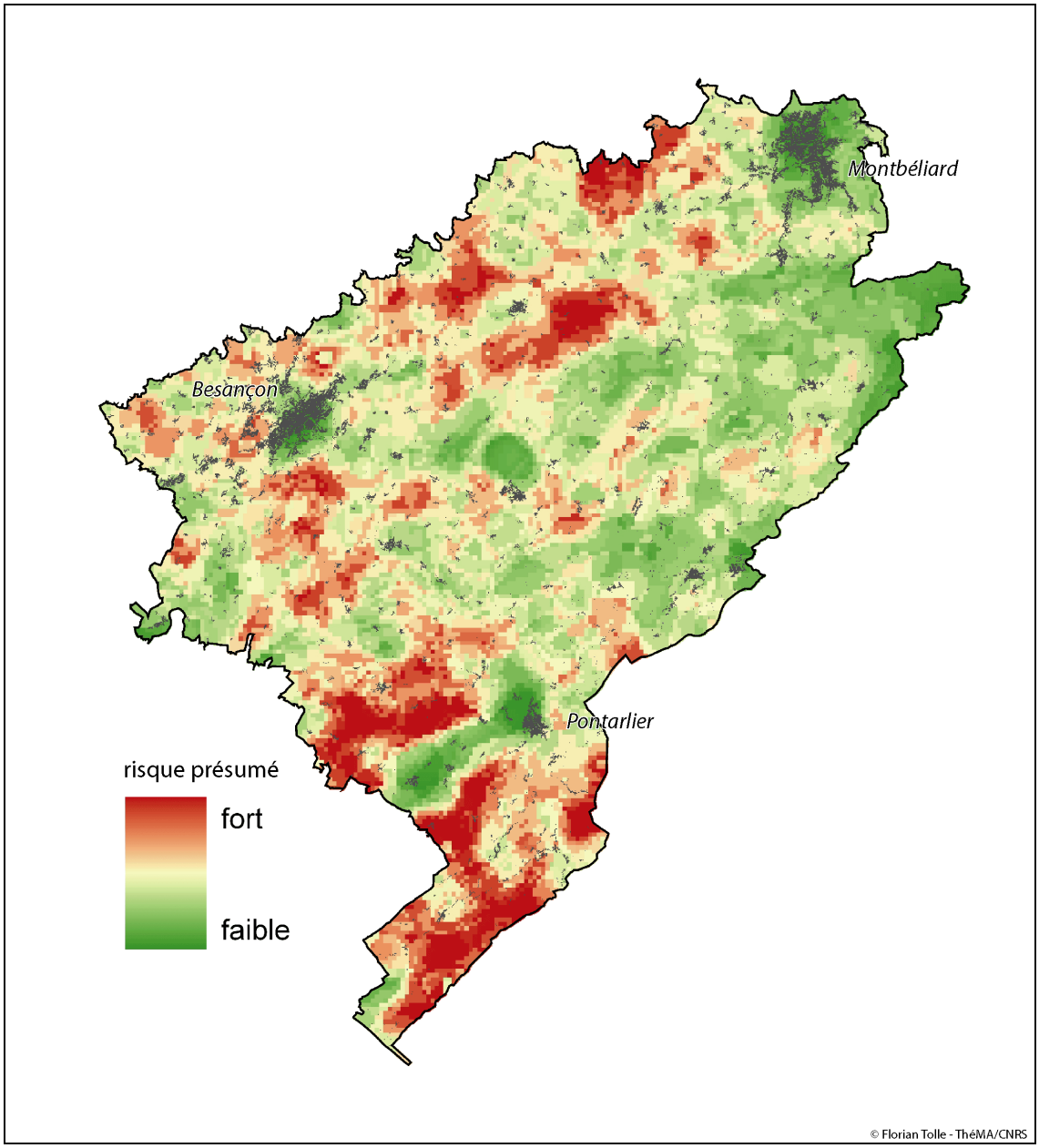


Figure 71 : Représentation spatiale des indices de risque de présence du parasite pour le modèle à 2200 mètres. Un masque des zones urbaines est figuré en gris.

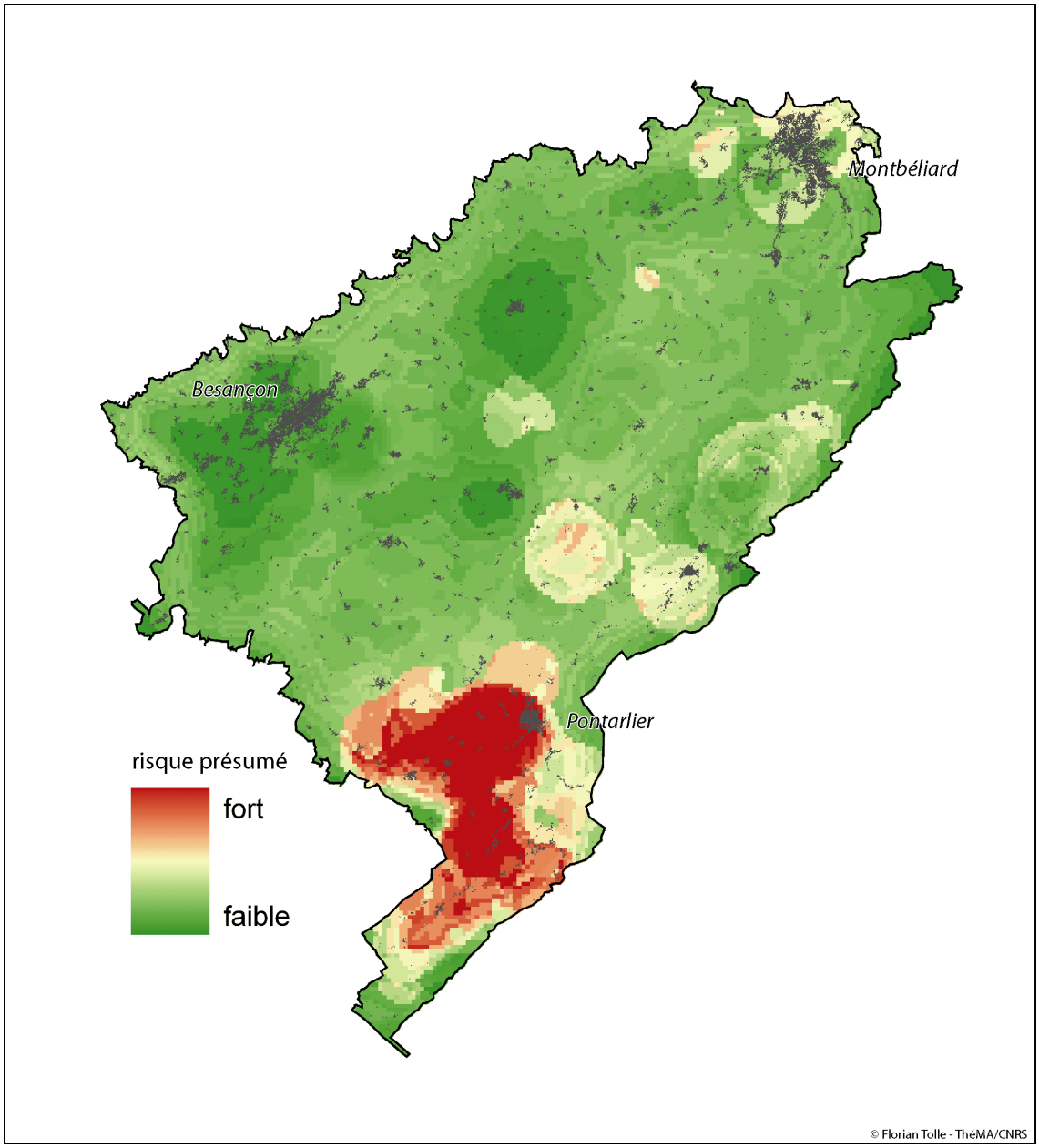


Figure 72 : Représentation spatiale des indices de risque de présence du parasite pour le modèle à 4775 mètres. Un masque des zones urbaines est figuré en gris.

Cette première visualisation des facteurs de risque présumé de présence du parasite dans l'environnement laisse apparaître plusieurs tendances. Tout d'abord, la distinction entre le Bas-Pays, au nord-ouest d'une ligne Besançon – Montbéliard, et les plateaux n'apparaît pas comme jouant un rôle prépondérant. Ainsi, la présence de grandes parcelles de prairies sur les plateaux du massif n'apparaissent pas comme des éléments structurants de la répartition du parasite dans le paysage. Ce constat était attendu puisque les prairies ne sont que peu représentées dans les indices identifiés par les modèles de régression. Le modèle à 700 mètres se caractérise par des noyaux répartis sur la totalité du territoire du département. Toutefois, ces foyers

semblent plus concentrés au sud de Pontarlier. Une autre zone des seconds plateaux, située vers le bourg du Russey, peut également être signalée comme foyer potentiel. Le modèle à 2200 mètres laisse apparaître plusieurs foyers relativement nets. Le sud de Pontarlier en constitue à nouveau un, mais l'ouest de cette ville apparaît également. Au nord du département, trois autres foyers semblent se dessiner alors que la zone du Russey est, à cette échelle, peu identifiable. À 4775 mètres enfin, l'échelle d'analyse plus grossière ne laisse plus apparaître qu'un vaste foyer dans le sud du Doubs.

Un développement supplémentaire est envisageable dans la continuité de cette approche. Il nous a semblé intéressant de compiler, par addition simple, les couches issues des trois modèles (figure 73). La pondération par les valeurs d'AUC de chaque modèle n'a pas été intégrée à ce stade étant donné la proximité des valeurs. La compilation des trois modèles se base sur l'hypothèse que la récurrence d'un risque présumé de présence du parasite à trois échelles distinctes indique une persistance multiscalaire de facteurs favorables.

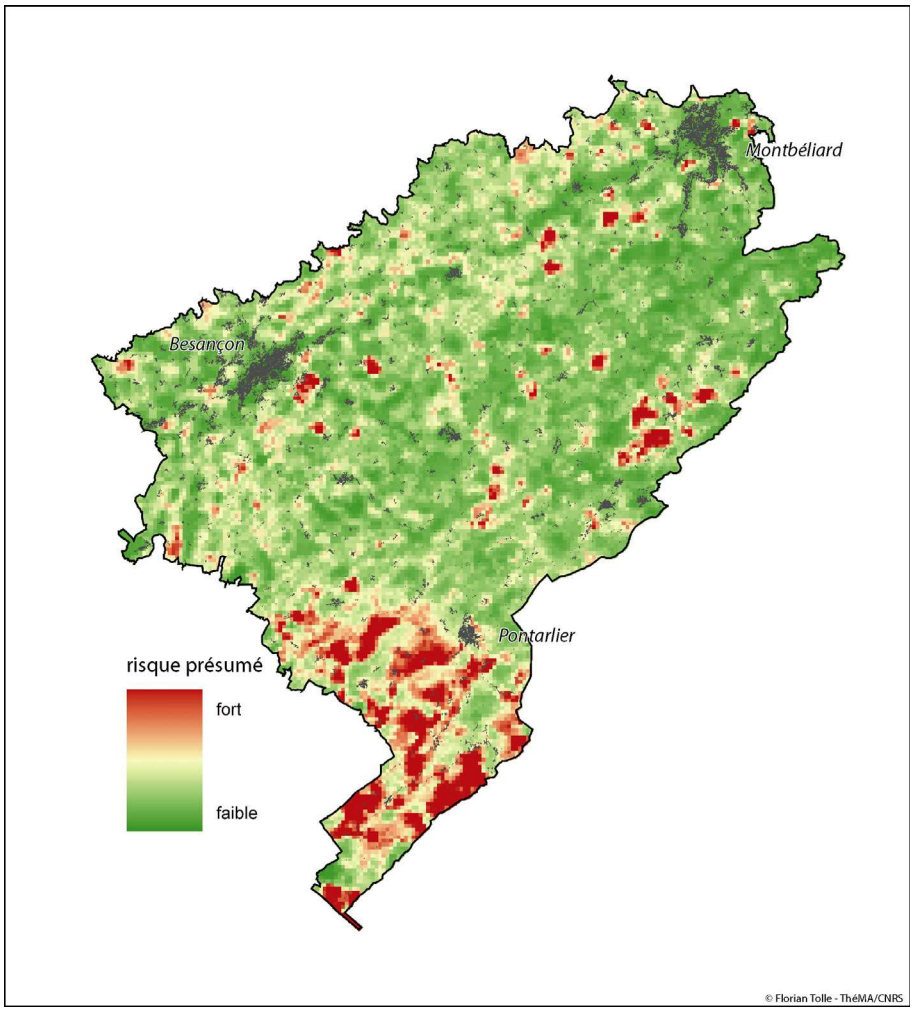


Figure 73 : Synthèse des indices de risque à trois échelles. Un masque des zones urbaines est figuré en gris.

La figure 73 met à nouveau en évidence le sud du département, ce qui confirme l'intérêt présumé de cette zone. Le foyer secondaire du Russey reste clairement visible également. On constate sur le reste du département des « points chauds » localisés dont la pertinence sera à confirmer. Globalement, seul le nord-est du Doubs semble moins concerné par les facteurs de risque. La confirmation d'un risque atténué dans cette zone pourrait en faire une référence pour comparaison avec des foyers de risque fort. L'intégration de la dimension humaine du risque épidémiologique a constitué la suite logique de cette étape de travail.

4 Aléa parasitaire et vulnérabilité humaine

4.1 Intégrer la dimension humaine du risque

Pour aller plus loin dans l'évaluation du risque lié à la présence d'*E. multilocularis* dans l'environnement, nous avons ensuite cherché à croiser les cartes de risque de présence du parasite avec les zones de vie de la population humaine. Nous avons évoqué précédemment le fait que la grande mobilité et la diversité des activités humaines rendent l'évaluation précise du risque de contamination humaine relativement illusoire. Toutefois, il nous a semblé intéressant de croiser les cartes produites à l'étape précédente avec un indice reflétant l'occupation humaine de zones ayant des contacts importants avec les espaces naturels. Le scénario qui peut ainsi être mis en avant est celui de renards infectés établis à proximité de zones habitées, et susceptibles de contaminer les jardins potagers ou, indirectement, les animaux domestiques des habitants.

L'indice qui a été retenu est la fréquence de contact entre la classe urbaine et les classes d'occupation du sol prises en compte dans la régression logistique. La fréquence de contact nous renseigne à la fois sur la présence de zones urbaines ou périurbaines, et sur l'interpénétration entre ces zones et les territoires naturels qui les jouxtent. Une forte fréquence de contact nous donne ici un aperçu de la fragmentation des zones habitées et de leurs plus ou moins grandes interactions avec le paysage environnant. La figure 74 représente cet indice sur le département.

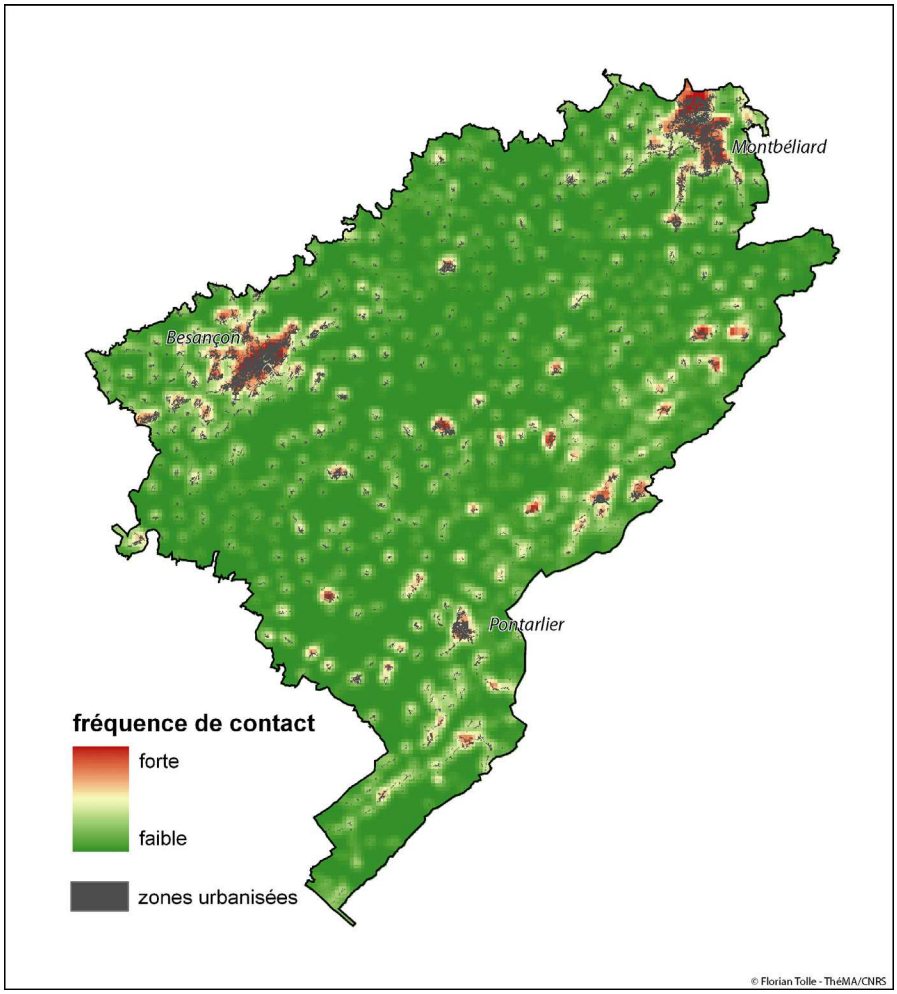


Figure 74 : Fréquence de contact entre la classe urbaine et les classes d'occupation du sol des espaces naturels.

Nous avons ensuite réalisé une multiplication de cette couche avec les couches de risque présumé. Ce procédé conserve la lisibilité des principaux foyers où le risque est estimé comme élevé et ce, même si la population y est faible. Le postulat est ici que la population humaine, bien qu'en effectifs limités, est fortement exposée au risque. En contraste, des zones où le risque estimé est moyen mais où la fréquence de contact avec les zones urbaines est forte, seront accentuées. Les figures 75, 76 et 77 illustrent cette étape pour les trois modèles du Doubs.

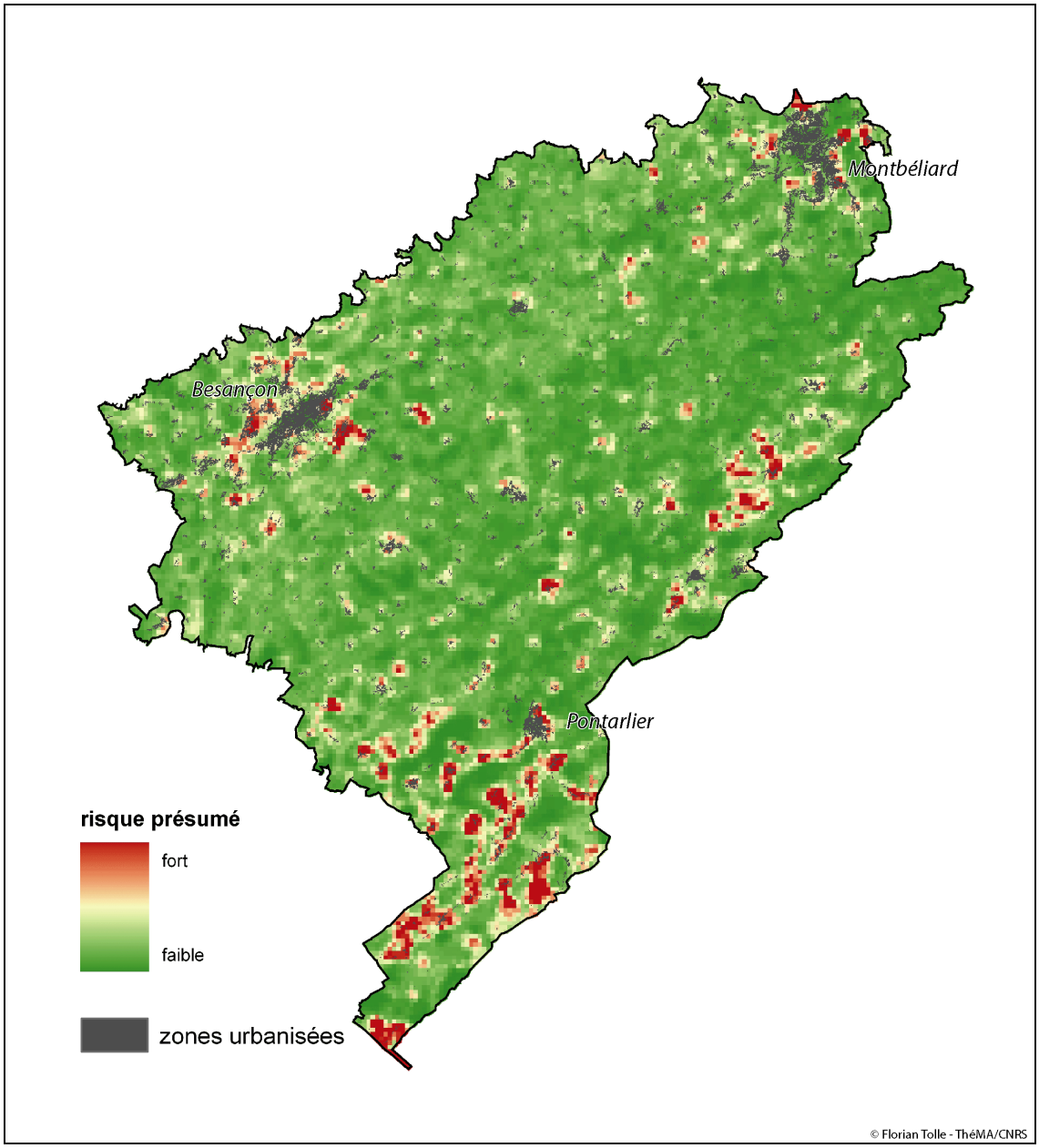


Figure 75 : Risque présumé de présence du parasite à proximité de zones urbanisées au premier niveau d'échelle (R = 700 mètres).

A cette échelle, le risque semble à nouveau plus important dans le sud du département, notamment au sud de Pontarlier. À l'est, la zone du Russey est encore nettement visible. Les alentours de Montbéliard et de Besançon sont aussi concernés avec peut-être une tendance plus marquée pour cette dernière.

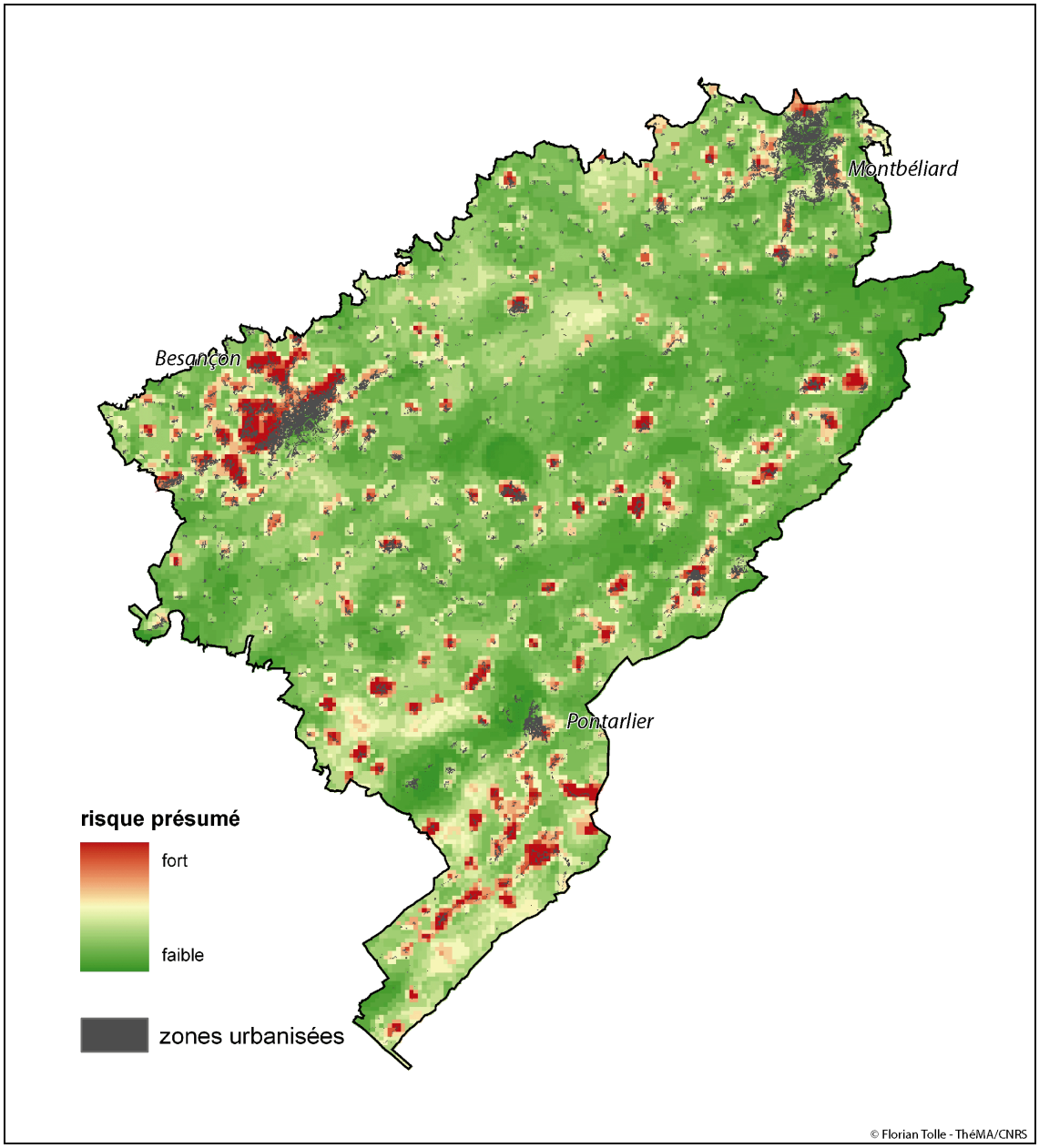


Figure 76 : Risque présumé de présence du parasite à proximité de zones urbanisées au second niveau d'échelle (R = 2200 mètres).

Le risque présumé à cette échelle semble plus largement réparti. Les environs de Besançon ressortent encore plus nettement qu'à l'échelle précédente, reflet d'un risque présumé moyen associé à de fortes valeurs de la fréquence de contact entre zones urbaines et zones naturelles. Il semble également que les villes et bourgs des seconds plateaux à l'est et au sud du département sont plus nettement concernés.

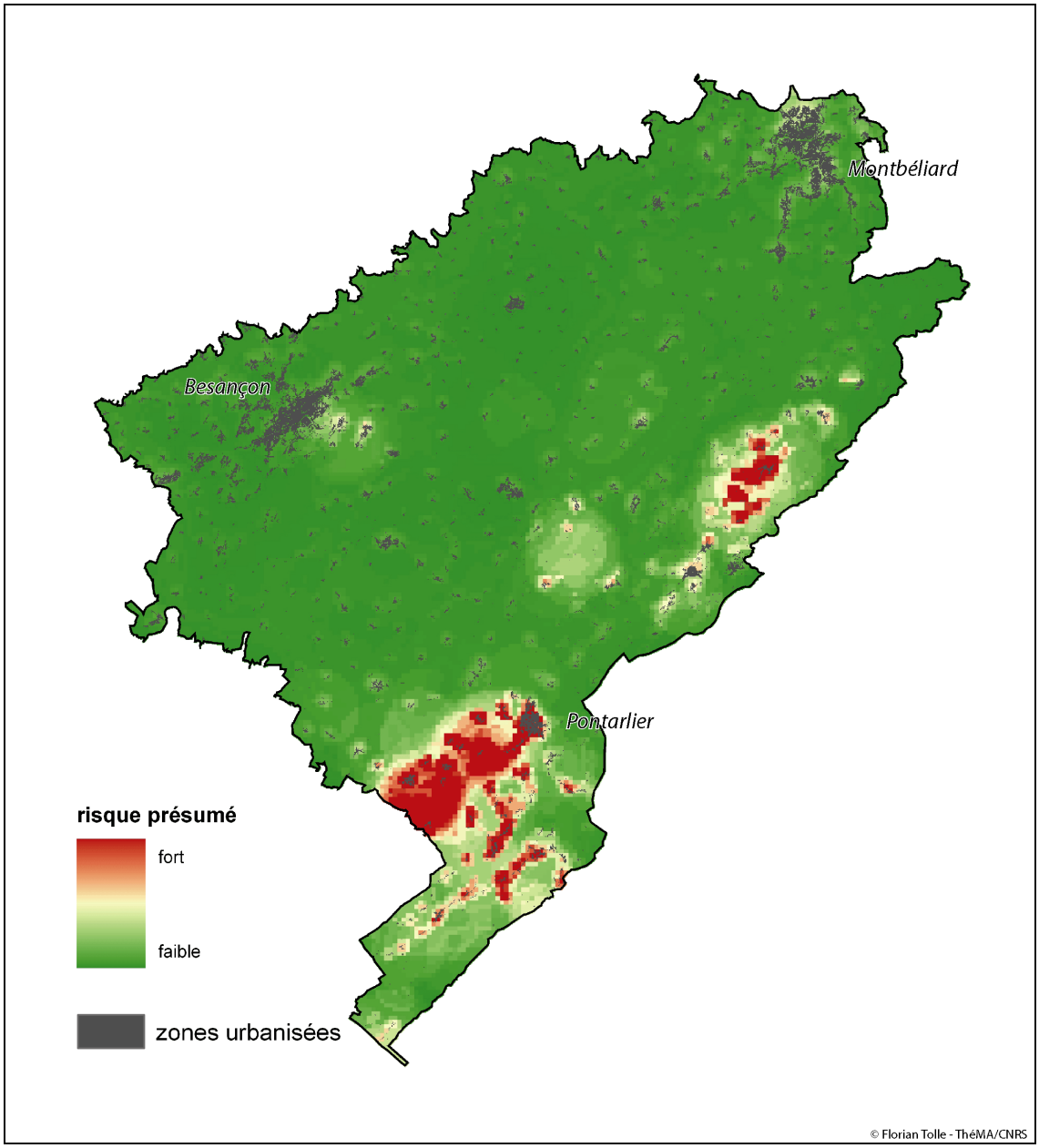


Figure 77 : Risque présumé de présence du parasite à proximité de zones urbanisées au troisième niveau d'échelle (R = 4775 mètres).

Cette dernière échelle est plus délicate à associer à la proximité des zones habitées, étant donné l'échelle à laquelle les facteurs de risque ont été appréhendés. A cette échelle, seules les zones du Russey et du sud du département ressortent encore, semblant confirmer l'intérêt qui devrait leur être accordé.

La dernière étape réalisée a été la compilation multiscalaire des couches de risque présumé présentées ci-dessus (figure 78). Cette carte confirme le risque associé aux deux foyers principaux mentionnés précédemment dans le sud et l'est du département. Toutefois, les concentrations de population des agglomérations de Besançon et de Montbéliard, conjuguées à des indices de risque paysager moyens,

mettent les zones périurbaines de ces deux villes en relief également. Une étude des facteurs de risque dans les environs de Pontarlier est actuellement en cours. Les résultats de ce travail pourront venir étayer ou infirmer les présomptions de risque présentées ici.

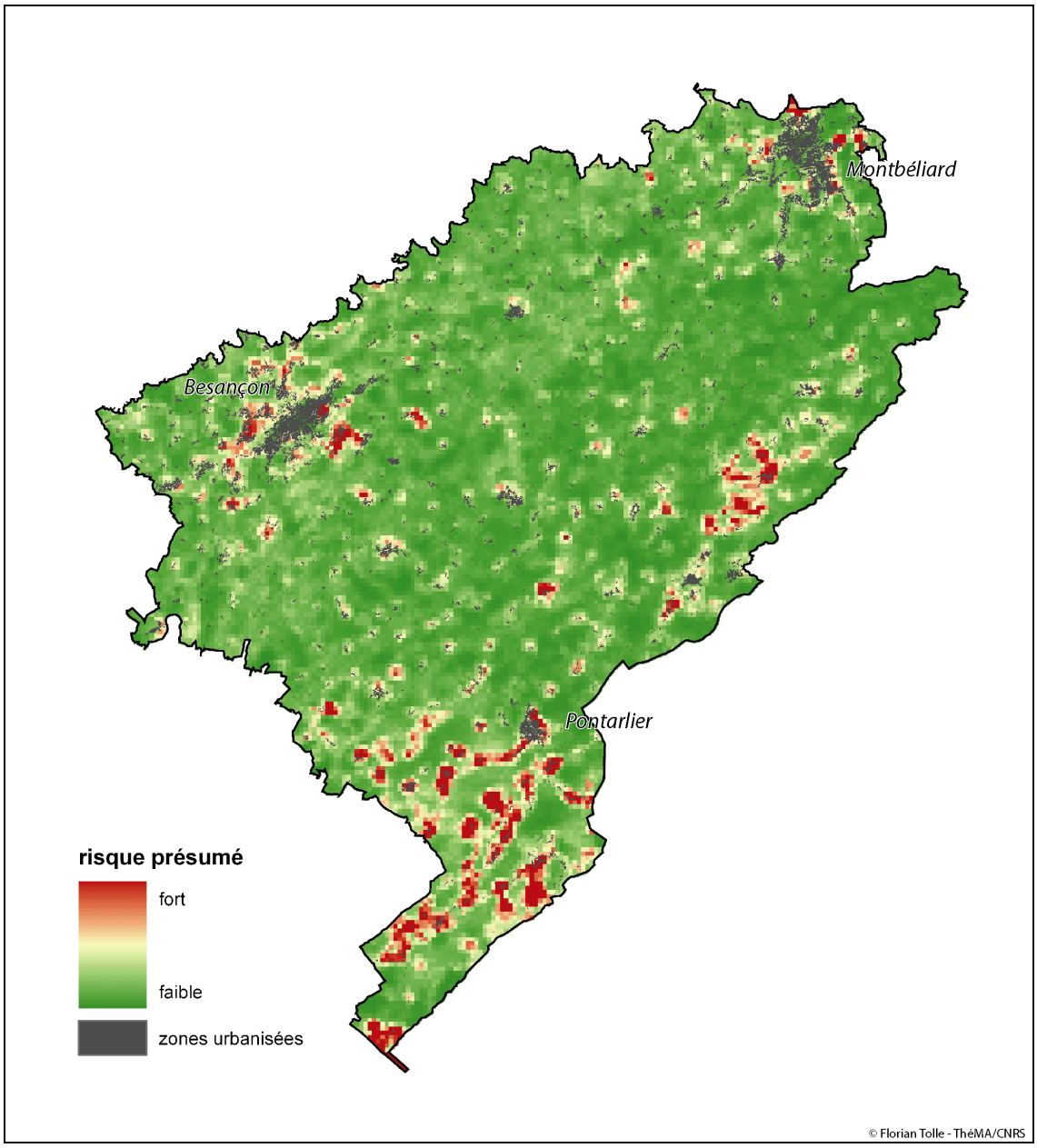


Figure 78 : Synthèse à trois échelles du risque présumé de présence du parasite à proximité de zones urbanisées.

4.2 Perspectives et validation

Les résultats présentés ici n'ont encore qu'une valeur expérimentale. La variabilité des contextes paysagers, écologiques et épidémiologiques ne peut nous inciter qu'à la prudence. Néanmoins, ces résultats peuvent être considérés comme

encourageants dans le sens où (i) leur interprétation écologique est possible et relativement cohérente avec les paramètres connus comme entrant en compte dans l'établissement du cycle parasitaire, et (ii) ils laissent apparaître des foyers bien identifiés et aux caractéristiques précises. Un des atouts de notre approche réside certainement dans le fait que les modèles élaborés l'ont été à partir des données. De plus, nous n'avons pas cherché à fixer de limites dans les échelles d'appréhension des phénomènes ou dans les descripteurs utilisés. Cette approche exploratoire nous permet de faire apparaître des tendances naturelles suggérées par les données et donc, par les processus écologiques qui les conditionnent.

Pour autant, nous ne prétendons pas avoir utilisé un jeu de données exempt de problèmes d'échantillonnage ou d'autocorrélation spatiale. Un plus grand nombre de données, et surtout d'échantillons positifs, nous aurait sans doute permis d'obtenir des résultats plus robustes et plus facilement généralisables. Cela nous aurait également permis de construire nos modèles sur un sous-échantillon de la base de données que nous aurions cherché à valider avec les données restantes.

Les échantillons à notre disposition pour le département du Doubs correspondent à une prévalence fécale de 5,14 %, chiffre très nettement inférieur aux prévalences vulpines constatées dans la région qui peuvent atteindre les 60 %. Ce décalage entraîne une moindre précision des travaux d'analyse menés et une plus grande incertitude dans le rôle exact joué par les variables paysagères identifiées comme importantes. Avec un jeu plus grand de données sur des zones suffisamment compactes, il serait possible d'utiliser les techniques de bootstrap qui permettent une plus grande fiabilité des résultats, par analyse sur une partie des échantillons et validation sur le reste des données. Dans notre cas, chaque point a beaucoup d'importance et influe beaucoup sur les résultats de la régression. Toutefois, la collecte, le géoréférencement et l'analyse en laboratoire des échantillons représente un très important travail dont nous avons pu bénéficier.

La confirmation des hypothèses testées ici nécessiterait la collecte de nouveaux échantillons dans les zones attendues comme à risques. Ces données pourraient à nouveau être introduites dans les modèles pour en préciser la portée.

Conclusion

La démarche proposée dans ce chapitre est entièrement basée sur une analyse exploratoire des données. L'objectif principal de cette approche est de ne pas restreindre arbitrairement la richesse des informations que peuvent receler les indices dérivés à partir des échantillons. Pour autant, à chaque étape de la méthode développée, le parallèle est établi entre les connaissances issues du dire expert et les

hypothèses issues de l'analyse spatiale des échantillons. Ce contrôle permanent ne limite en rien la portée des résultats proposés mais fournit un cadre d'interprétation basé sur des savoirs développés dans plusieurs disciplines.

La nature des modèles proposés semble indiquer que la configuration des paysages joue un rôle non négligeable dans les processus épidémiologiques. Le caractère fonctionnel lié à la fréquence de contacts entre classes est clairement ressorti. Sur le plan de l'occupation du sol, ce sont les zones mixtes et les zones humides qui viennent de manière récurrente dans les modèles prédictifs. Cela nous amène à reconsidérer différemment les conditions présumées optimales à la transmission du parasite.

Les modèles multiscalaires constitués ont permis d'établir une cartographie raisonnée du risque de présence parasitaire dans les paysages du Doubs, zone d'endémie connue. Le Doubs n'est cependant qu'un des départements échantillonnés dans le cadre du programme français. Voyons maintenant les méthodes avec lesquelles il est possible d'aborder ce jeu de données associé à l'espace beaucoup plus vaste et hétérogène que constitue le territoire français.

Chapitre 2

A l'échelle de la France : un parasite ubiquiste, et des différences de potentiel

Rappelons que le programme français d'épidémiosurveillance est actuellement en cours de réalisation. La collecte et l'analyse d'échantillons de fèces de renards a constitué la phase de travail la plus importante jusqu'à présent, portant jusqu'à présent sur un large tiers nord-est de la France. L'objectif premier de la démarche entreprise est d'identifier les limites d'extension d'*E. multilocularis* dans le pays, limites esquissées de façon théorique à l'origine du projet. Mais cette base de données n'a pas pour but unique la confirmation de la présence du parasite. Elle constitue le socle sur lequel des analyses visant à identifier des foyers d'endémie du parasite peuvent être construites. Elle permet également d'appréhender les paysages où *E. multilocularis* est présent de manière descriptive et exploratoire.

La grande variété des contextes paysagers identifiés dans l'environnement des 82 échantillons positifs nous a conduit à adopter une approche par échelles emboîtées. Le manque apparent de tendance dans la composition des paysages de ces échantillons nous a incité à redéfinir l'espace d'étude en types homogènes du point de vue de l'occupation du sol en partant de Corine Land Cover. Le problème de l'échelle à laquelle il est préférable de traiter ces types paysagers a été envisagé sous l'angle des nuées dynamiques floues. Les outils qui y sont associés nous ont, en outre, permis d'optimiser le nombre de types, et de représenter ces types de manière continue sur la totalité de la zone d'étude et de la France.

La répartition des échantillons au sein de la typologie offre un éclairage nouveau sur les liens potentiels entre paysage et présence d'*E. multilocularis*. La typologie paysagère a également servi de base à une estimation spatiale du risque de présence parasitaire. Ces résultats, ainsi que la pertinence de leur extension à l'ensemble français, sont discutés à la fin de ce chapitre.

1 Intégration de la diversité des contextes paysagers

1.1 Un constat global

La base de données française couvre des régions aux caractéristiques paysagères très hétérogènes. Les hypothèses écologiques émises sur le fonctionnement du cycle parasitaire indiquent une corrélation présumée entre l'occupation des sols et l'intensité de la présence parasitaire dans l'environnement. C'est selon ce postulat que l'indice prairial a été conçu à l'origine du programme d'épidémiosurveillance. La répartition des échantillons positifs sur la zone d'étude ne laisse pas apparaître de foyers clairement définis (figure 43). L'hypothèse prairiale ne semblant pas satisfaisante à l'échelle de la France, nous avons donc cherché à caractériser les contextes paysagers au sein desquels le parasite a été identifié.

Dans un premier temps, notre approche a visé à identifier des spécificités propres à la composition des paysages des échantillons positifs. Le tableau 15 résume les statistiques descriptives associées à la composition des paysages des positifs à deux niveaux d'échelle (zones tampon (buffers) de 5000 et 2000 mètres de rayon). Les classes présentant, à l'échelle la plus fine, un maximum inférieur à 2 % ont été exclues. Les classes agricoles mixtes (clc 242 et 243) et les classe de forêt (clc 311, 312 et 313) ont été regroupées. En effet, ces types désignent des modes d'occupation du sol très proches du point de vue de l'habitat des hôtes, et leur séparation entraînerait plus de bruit que d'information dans notre analyse.

rayon = 5000m				rayon = 2000m			
classes clc	maximum	moyenne	écart-type	classes clc	maximum	moyenne	écart-type
clc 112	12.12%	2.13%	2.22%	clc 112	11.82%	2.02%	2.68%
clc 121	2.40%	0.19%	0.40%	clc 121	4.76%	0.23%	0.76%
clc 122	1.61%	0.07%	0.27%	clc 122	4.45%	0.09%	0.57%
clc 124	3.51%	0.13%	0.55%	clc 124	9.28%	0.11%	1.02%
clc 131	6.13%	0.15%	0.70%	clc 131	14.74%	0.24%	1.65%
clc 142	0.56%	0.03%	0.10%	clc 142	2.16%	0.04%	0.25%
cultures	82.88%	27.87%	25.81%	cultures	89.83%	28.98%	28.02%
clc 221	36.65%	0.60%	4.11%	clc 221	48.60%	0.69%	5.38%
clc 222	2.08%	0.16%	0.46%	clc 222	4.96%	0.09%	0.62%
prairies	60.64%	16.76%	15.96%	prairies	79.54%	17.82%	19.60%
mixte	53.58%	15.77%	13.44%	mixte	59.72%	18.04%	16.15%
forêt	69.78%	29.89%	18.19%	forêt	77.00%	25.37%	20.93%
clc 321	42.57%	2.33%	6.52%	clc 321	62.26%	3.02%	10.40%
clc 322	14.47%	0.86%	2.10%	clc 322	28.53%	1.24%	4.53%
clc 324	6.83%	0.57%	1.57%	clc 324	13.91%	0.58%	2.02%
clc 332	26.87%	1.03%	4.42%	clc 332	23.76%	0.74%	3.38%
clc 333	19.48%	0.42%	2.32%	clc 333	12.39%	0.30%	1.92%
clc 411	2.78%	0.16%	0.47%	clc 411	3.68%	0.07%	0.46%
clc 412	1.90%	0.05%	0.23%	clc 412	4.45%	0.07%	0.51%
clc 511	3.90%	0.11%	0.52%	clc 511	3.62%	0.07%	0.46%
clc 512	11.14%	0.50%	1.52%	clc 512	4.57%	0.17%	0.73%

Tableau 15 : Description des classes d'occupation du sol des échantillons positifs (n = 82).

L'observation de ces résultats montre que les échantillons positifs se relient à un nombre très restreint de classes d'occupation du sol. Aux deux échelles présentées, il s'agit des cultures, des prairies, des zones agricoles mixtes et des forêts. Ces classes représentent également près de 90 % de l'occupation du sol en France. Néanmoins, les maximums atteints par d'autres classes laissent penser que certains échantillons connaissent des contextes singuliers. Les classes clc 321 (prairies naturelles) et clc 221 (vignobles) présentent notamment des maximums importants malgré leur moyenne faible. Au rayon de 5000 mètres, il est important de signaler que cinq des échantillons positifs ne présentent pas de prairies ni de prairies naturelles dans leur environnement. Pour trois de ces échantillons, les valeurs des zones agricoles mixtes sont également nulles ce qui indique une absence complète, sur une zone de 78 km², de classes complètement ou partiellement prairiales. Ces échantillons sont issus de zones dominées par les cultures et proviennent notamment de Seine-et-Marne.

La représentation, des paysages des échantillons positifs présentant les valeurs maximales pour les classes d'occupation du sol les plus fréquentes, illustre les situations paysagères extrêmes pouvant être rencontrées dans l'environnement des échantillons contaminés (figure 79).

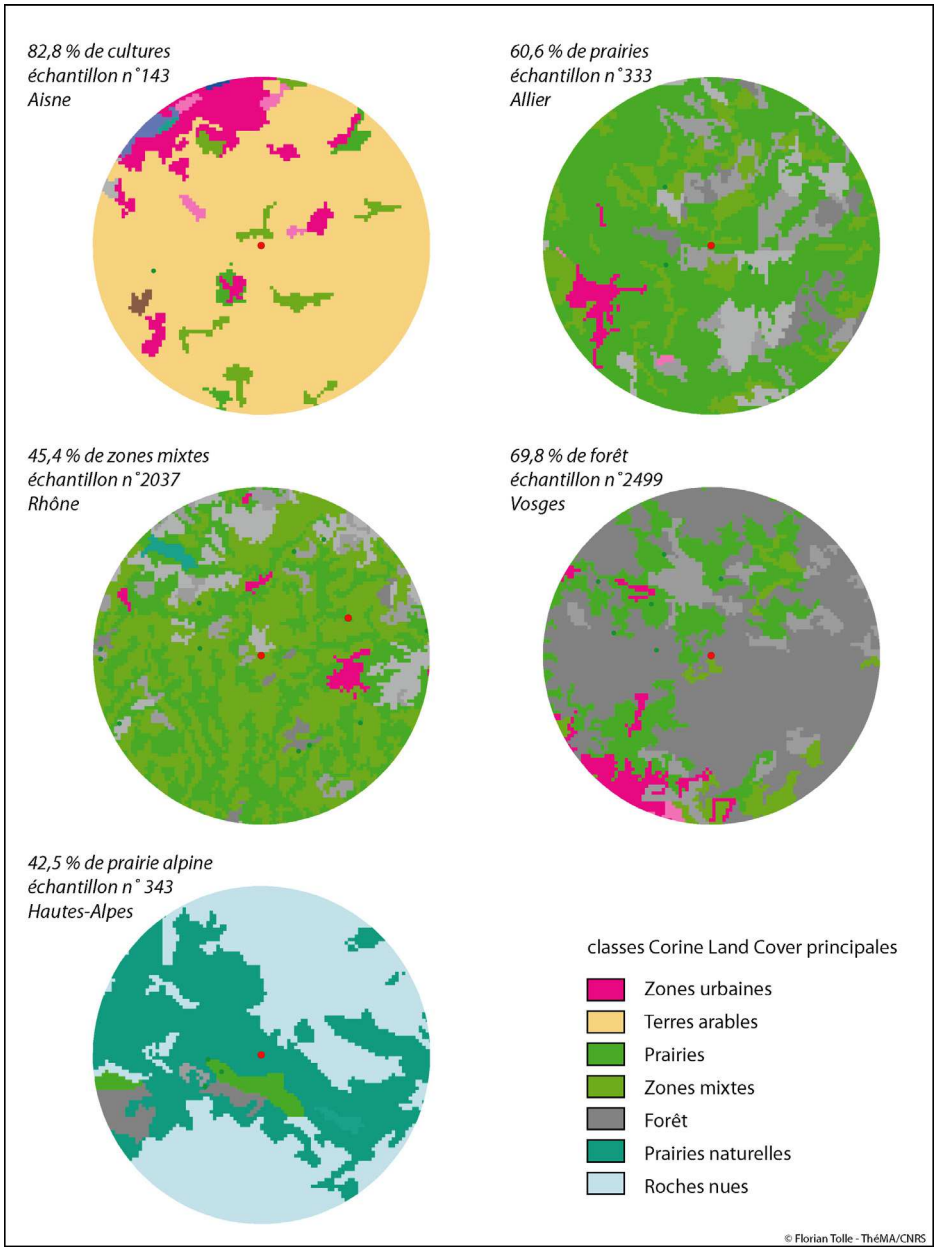


Figure 79 : Exemples d'échantillons positifs dominés par une classe d'occupation du sol (rayon = 5000 mètres).

Ce premier aperçu ne fait pas apparaître de tendance marquée dans la répartition des échantillons positifs. On constate, cependant, qu'un grand nombre de classes d'occupation du sol ne sont pratiquement pas représentées dans l'environnement des points. Dans l'optique d'une identification des différents contextes paysagers au sein desquels le parasite a été identifié, il nous a semblé important de choisir les classes d'occupation du sol susceptibles d'être représentatives de la matrice paysagère propre à chaque point de données. Pour ce faire, il est nécessaire de réduire au maximum le nombre de classes utilisées pour distinguer les différents contextes, sans pour autant simplifier exagérément l'information disponible.

1.2 Le choix des éléments de description

Comme nous l'avons déjà évoqué précédemment, la composition paysagère (part relative, en superficie, de chaque type d'occupation du sol) constitue un moyen de description simple du paysage. La nature de l'occupation des sols dans l'environnement des points de données peut être considérée comme un indicateur de premier ordre des phénomènes écologiques qui s'y déroulent. Afin de repérer les classes paysagères les plus significatives, nous avons effectué une classification ascendante hiérarchique (CAH) sur les variables calculées au rayon de 5000 mètres. Toutes les classes d'occupation du sol ayant un maximum différent de 0 ont été entrées dans l'analyse. Les classes de mixte et de forêt ont été regroupées comme pour le tableau 15. La figure 80 illustre le dendrogramme issu de cette analyse.

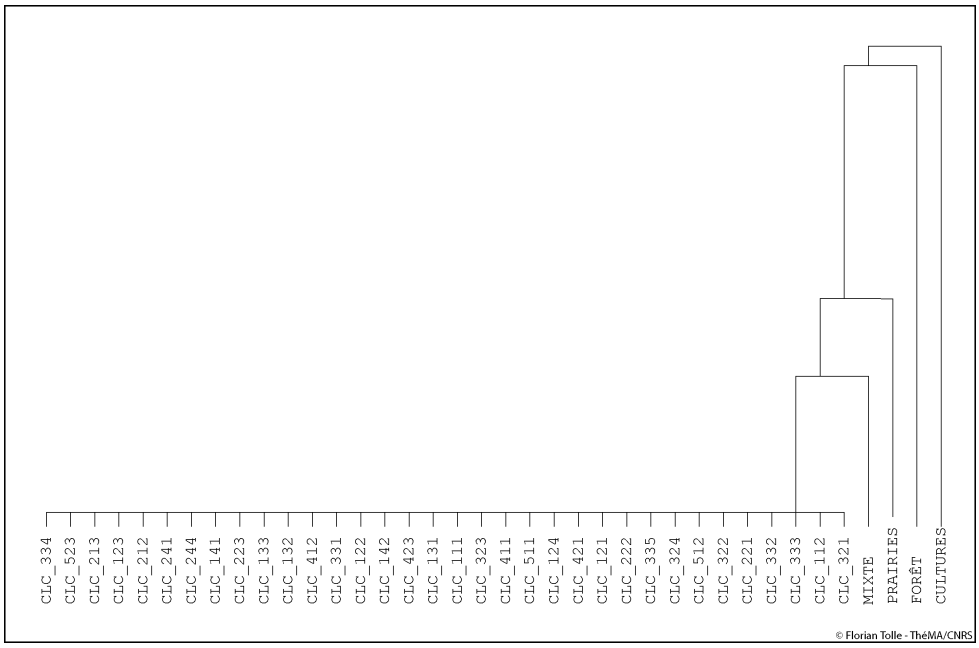


Figure 80 : Dendrogramme issu de la classification hiérarchique ascendante appliquée aux classes d'occupation du sol des échantillons positifs.

L'arbre hiérarchique obtenu offre une structure très déséquilibrée avec un agglomérat indistinct et des classes monovariées. Quatre variables se rangent d'une façon nette : les cultures, les forêts, les prairies et les zones mixtes. Les autres variables se regroupent dans une classe particulièrement hétérogène. L'observation précise des données nous a conduit à retenir également la classe correspondant aux prairies naturelles (clc 321). Cette classe caractérise en effet un contexte paysager spécifique rencontré en altitude, et il nous a semblé important de la conserver pour la suite des travaux menés. Les cinq variables ainsi présumées pertinentes ont fait l'objet d'une analyse en composantes principales (ACP). L'objectif de cette étape est d'identifier d'éventuelles corrélations entre ces variables qui pourraient en rendre certaines superflues. La figure 81 illustre la répartition des cinq variables dans le plan

des deux premiers axes factoriels issus de l'ACP. La variable cultures est nettement distincte des autres mais toutes semblent confirmer, par leur dispersion dans le plan des deux premières composantes, leur intérêt propre.

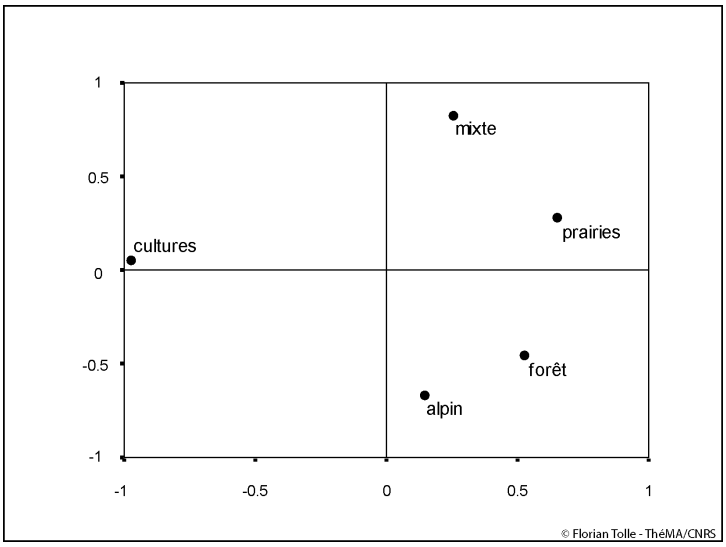


Figure 81 : Représentation des variables dans le plan des composantes principales.

Les analyses conduites sur les données nous ont donc amené à sélectionner comme variables significatives cinq classes d'occupation du sol (tableau 16).

variable d'occupation du sol	classes Corine Land Cover	description Corine Land Cover
cultures	clc 211	terres arables hors périmètres d'irrigation
prairies	clc 231	prairies
mixte	clc 242, clc 243	systèmes culturaux et parcellaires complexes territoires principalement occupés par l'agriculture avec présence de végétation naturelle importante
forêt	clc 311, clc 312, clc 313	forêts de feuillus forêts de conifères forêts mélangées
prairies naturelles	clc 321	pelouses et pâturages naturels

Tableau 16 : Les variables paysagères retenues.

Les variables paysagères ainsi retenues ont servi de base à l'établissement d'une typologie visant à obtenir une répartition des échantillons positifs selon des critères paysagers raisonnés et quantifiables.

2 Une typologie paysagère

2.1 Les nuées dynamiques floues : outil d'exploration et de décision

La question de l'échelle d'analyse du paysage des échantillons s'est à nouveau posée. L'approche développée pour le département du Doubs n'était pas directement envisageable ici, étant donnée la grande diversité des paysages couverts, qui aurait entraîné un « bruit » trop important dans le calcul de l'indice u. Nous avons donc cherché une autre méthode d'estimation d'une échelle optimale. L'objectif de cette démarche consistait à limiter cette diversité de paysages en établissant une typologie à partir des seuls contextes où le parasite est rencontré. De manière plus générale, c'est la totalité des échantillons récoltés, représentatifs des divers contextes propices à l'établissement de renards, que nous avons cherché à relier à des types paysagers clairement définis.

Les nuées dynamiques floues, ou *fuzzy k-means*, offrent plusieurs avantages que nous avons mis à profit. Contrairement aux nuées dynamiques classiques, qui affectent chaque individu de l'échantillon à une seule classe, les *fuzzy k-means* autorisent une classification partielle des individus dans plusieurs classes. Cette propriété permet de prendre en compte les zones de transition entre classes où les individus sont susceptibles d'appartenir à plus d'une classe. Dans le cas d'une classification partielle d'un individu, un vecteur de classification renseigne sur la proximité de l'individu aux différentes classes existantes. La somme de ces coefficients est toujours égale à 1. Formellement, la fonction liée aux *fuzzy k-means* se note comme suit (Bezdek, 1981) :

$$J(\mathbf{M},\mathbf{C}) = \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{k} m_{ij}^{\phi} d_{ij}^{2}$$

fonction répartissant un jeu de données {x1,x2, …x_n} en *k* classes avec :

$$\sum_{j=1}^{k} m_{ij} = 1 \qquad \text{i} = 1,2,\ldots,n$$

$$\sum_{i=1}^{n} m_{ij} > 0 \qquad \text{j} = 1,2,\ldots,k$$

$$m_{ij} \in \{0,1\}$$

et avec ϕ correspondant au paramètre de flou qui détermine le degré de flou (fuzziness) de la classification ; et *d* correspondant à la métrique appliquée aux variables. La fonction *J* regroupe la matrice de classification **M** et les centroïdes **C** des classes.

Un des atouts des *fuzzy k-means* réside dans les possibilités d'évaluation des performances des modèles. Ainsi, Roubens (1982) définit deux indicateurs visant à déterminer le nombre de classes optimal pour un jeu de données. Tout d'abord,

l'indice de performance de la classification floue (Fuzziness Performance Index ou FPI) mesure le degré de recouvrement des classes. Les valeurs du FPI s'échelonnent entre 0 et 1. Une valeur proche de 1 indique un niveau élevé de recouvrement des classes, alors qu'une valeur proche de 0 est le reflet d'une classification plus nette. Le FPI se note comme suit :

$$\mathrm{FPI} = 1 - \frac{kF - 1}{k - 1}$$

avec F comme coefficient de partition :

$$F = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{k} m_{ij}^2$$

et *k* comme nombre de classes.

L'indice modifié d'entropie de la partition (Modified Partition Entropy ou MPE) fournit une estimation du ratio de désorganisation associé à un nombre de classes spécifié. Les valeurs du MPE sont également comprises entre 0 et 1. Des valeurs proches de 0 indiquent une bonne organisation au sein des classes, alors qu'une valeur proche de 1 est associée à une forte désorganisation. Le MPE se formule ainsi :

$$\mathrm{MPE} = \frac{H}{\log k}$$

avec H pour l'entropie :

$$H = -\frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{k} m_{ij} \times \log(m_{ij})$$

En pratique, le calcul des indices FPI et MPE, pour une partition d'un même jeu de données en un certain nombre de classes, permet d'identifier le nombre de classes offrant un compromis optimal de séparation des individus en classes clairement identifiées et nettement différentes. Cela s'effectue en cherchant le minimum commun aux deux indices donnant une lecture du nombre de classes qui partagent au mieux l'échantillon.

Les indices FPI et MPE offrent aussi la possibilité de comparer la qualité de la classification établie pour des jeux de données décrits par les mêmes variables, ou encore, comme nous l'avons expérimenté, de comparer la qualité de classement pour des valeurs de variables distinctes et, plus spécifiquement, à des rayons d'échelle différents dans le cas qui nous occupe.

Les variables paysagères retenues pour effectuer la classification ont donc été calculées dans le périmètre de buffers à des rayons croissants de 3000 à 10 000 mètres, avec un pas de 1000 mètres. Dans l'optique d'une classification offrant une description globale du paysage des échantillons, les rayons inférieurs à 3000 mètres

n'ont pas été retenus. Le logiciel Fuzme (pour Fuzzy means ; Minasny et McBratney, 2002) a été utilisé pour classer les échantillons (figure 82).

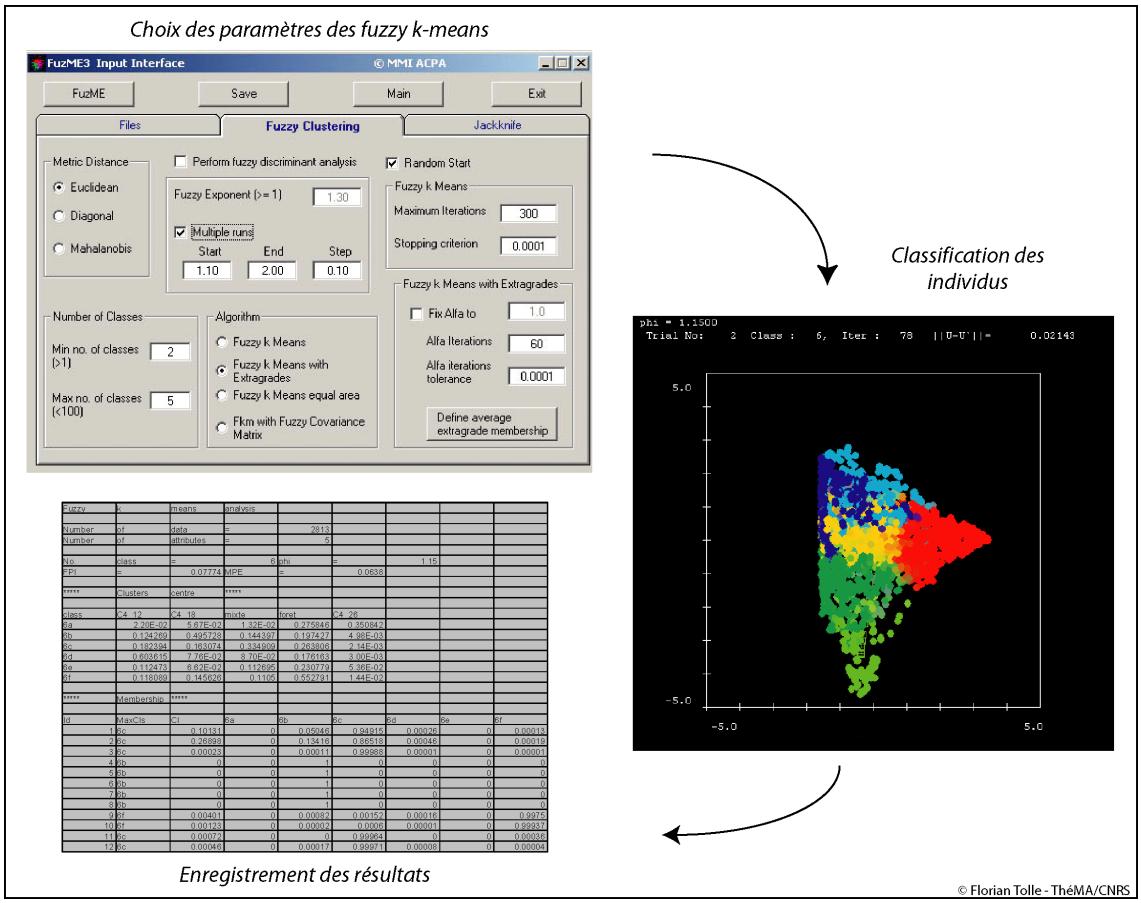


Figure 82 : Fuzme : interface de paramétrage, nuage de points et tableau de sortie.

La classification s'est effectuée sur la distance de Mahalanobis associée aux variables. Cette métrique offre l'avantage de prendre en compte la variété des distributions des variables. La métrique de Mahalanobis consiste à transformer les variables de sorte que leur moyenne soit de 0 et leur variance de 1 (McBratney et Moore, 1985). Pour chaque rayon, les partitions allant de 2 à 10 classes ont été testées et les valeurs de FPI et de MPE enregistrées. La figure 83 illustre les résultats du FPI. Les courbes associées aux rayons supérieurs à 6000 mètres ne sont pas représentées ici pour des raisons de lisibilité (ne pas accumuler trop de courbes sur un même graphique) et surtout parce qu'elles sont apparues systématiquement moins performantes que les autres.

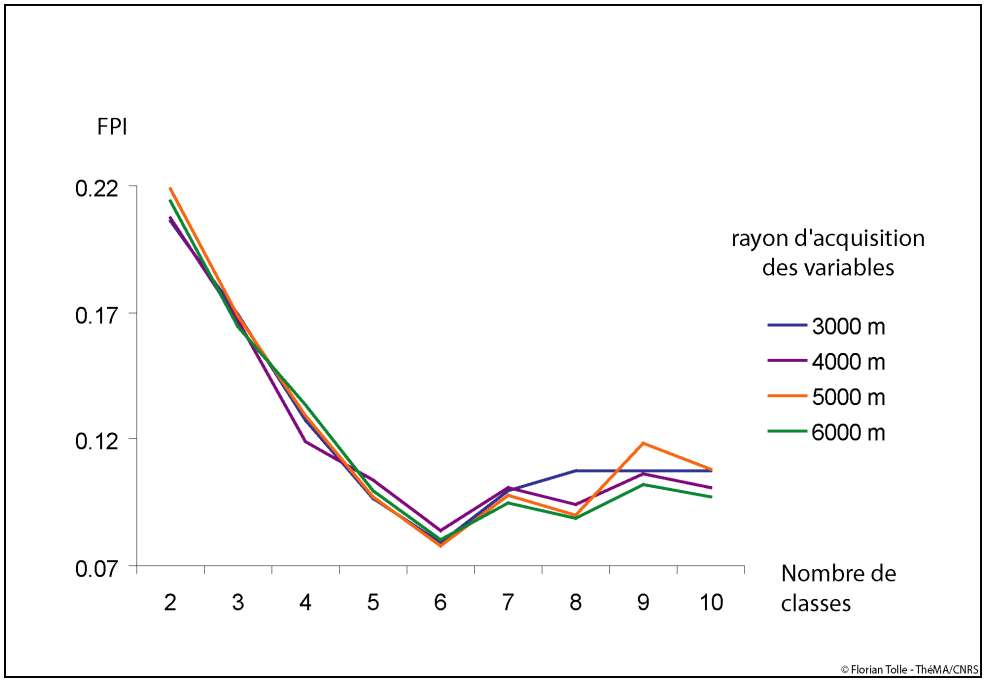


Figure 83 : Indice de performance de la classification floue (FPI) pour quatre rayons d'analyse distincts.

De manière similaire, le MPE a été calculé (figure 84).

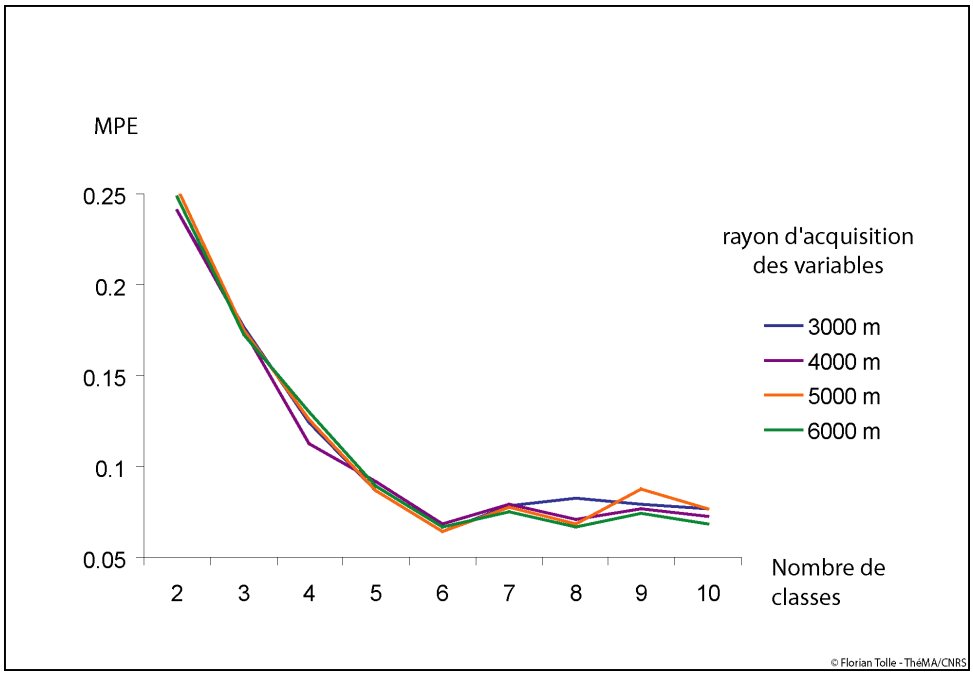


Figure 84 : Indice modifié d'entropie de la partition (MPE) pour quatre rayons d'analyse distincts.

En abscisse figure le nombre de classes testées, en ordonnées les résultats de FPI et de MPE (le plus faible étant le meilleur), et les courbes indiquent les valeurs atteintes pour différents rayons de voisinage testés. L'analyse de l'évolution de ces

deux indices en fonction du nombre de classes révèle clairement une partition optimale en 6 classes. Il est également notable que les variations dans les valeurs de FPI et de MPE ne sont pas très importantes, ce qui tend à indiquer une grande stabilité de classification. Une observation précise de la partition en 6 classes semble indiquer une qualité de classement légèrement supérieure pour le rayon de 5000 mètres. Ce rayon pourra donc être retenu pour effectuer la partition. La figure 85 isole les deux indices associés à ce niveau d'échelle.

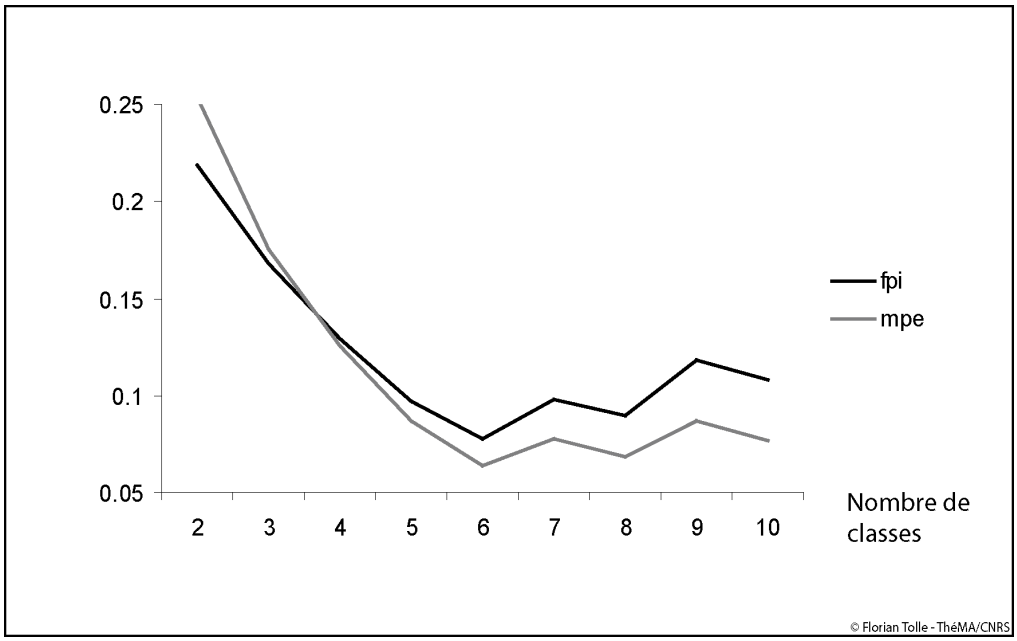


Figure 85 : FPI et MPE associés aux variables paysagères calculées au rayon de 5000 mètres.

Comme nous venons de le voir, les *fuzzy k-means* nous ont permis de déterminer le nombre de classes qu'il convient de dériver des données de composition des paysages autour des échantillons. En outre, nous avons pu mettre en évidence l'existence d'un rayon d'analyse optimal. Nous avons ainsi évolué de manière raisonnée vers l'établissement d'une typologie des contextes paysagers des fèces collectées.

2.2 Une typologie globale

L'application de l'algorithme des nuées dynamiques floues aux données françaises (positives et négatives) a conduit à l'établissement de 6 types paysagers ayant des caractéristiques propres et définis par les centres de classes issus du calcul. La figure 86 donne une vision synthétique de ces 6 classes.

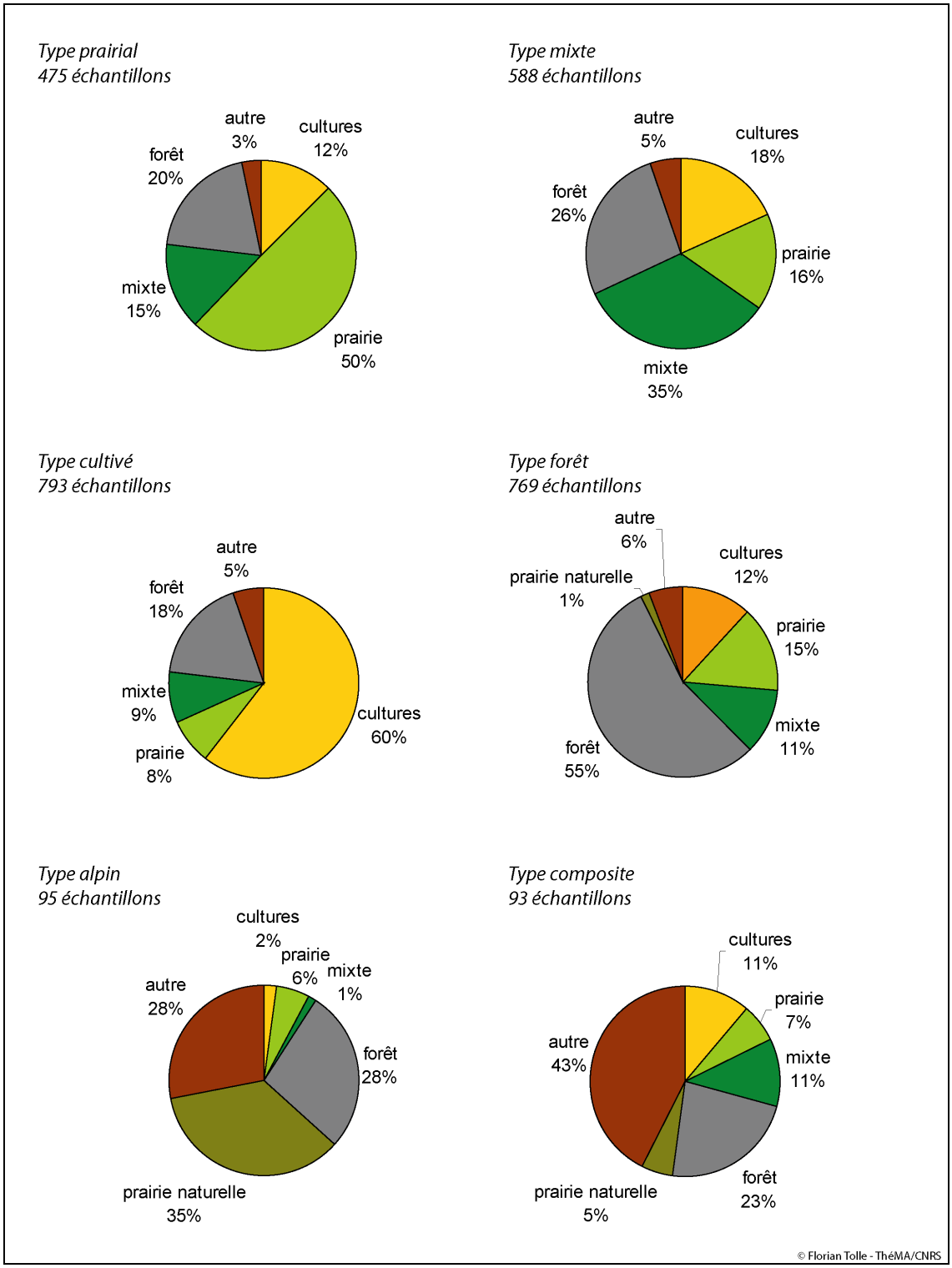


Figure 86 : Caractéristiques paysagères des centres des 6 classes issus de la classification par nuées dynamiques floues à partir de données de composition paysagère calculées à 5000 mètres de rayon.

La répartition des échantillons dans les 6 classes ainsi définies est illustrée par la figure 87. On retrouve ici certains ensembles comme le Bassin Parisien ou les zones

prairiales et forestières de l'Est. Ce type de représentation n'offre cependant pas une lecture facile. Le continuum spatial n'est pas restitué et l'imbrication graphique des points ne permet pas de faire ressortir des ensembles clairs. Ces difficultés seront levées ultérieurement par une généralisation spatiale de la classification.

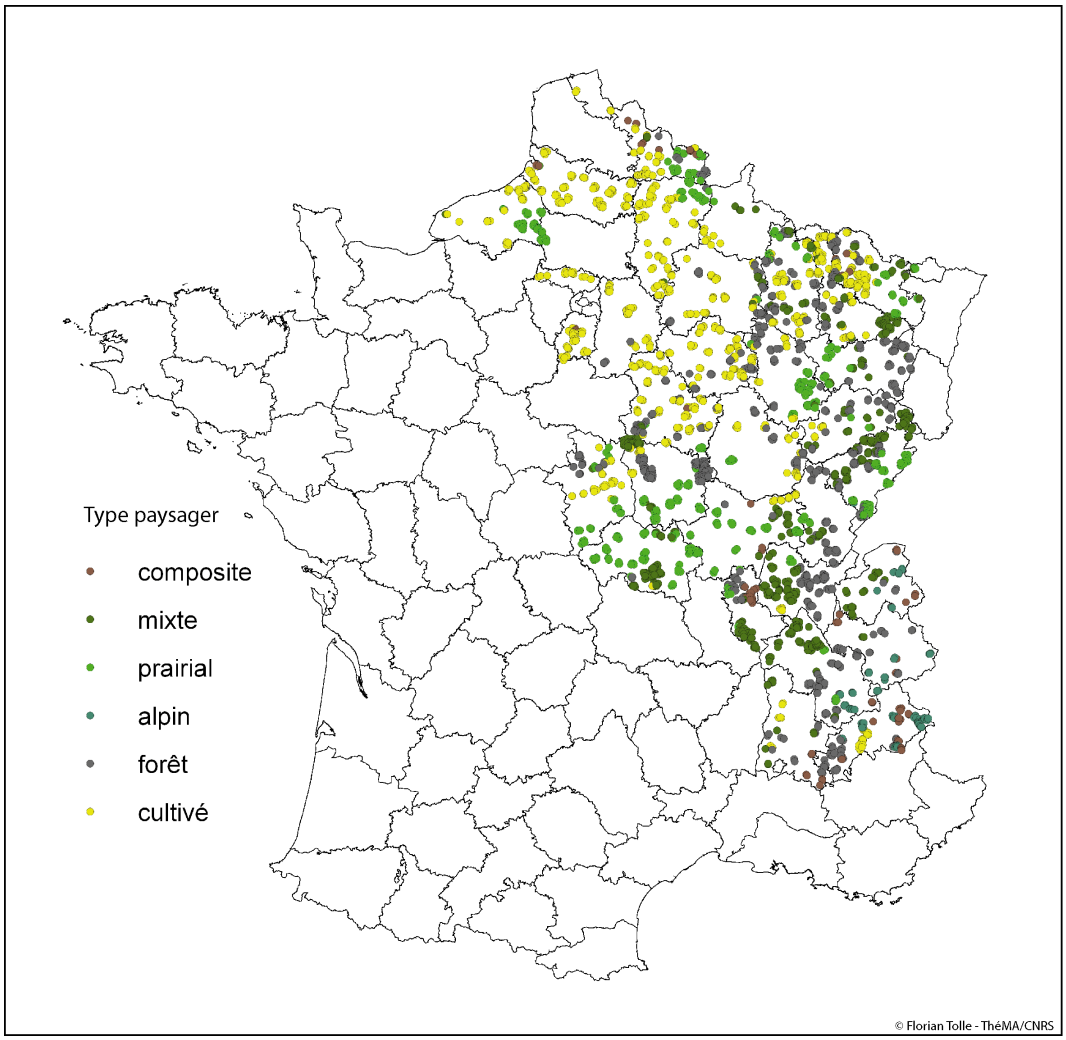


Figure 87 : Répartition des échantillons dans les 6 types paysagers.

À l'échelle retenue pour l'établissement de la typologie paysagère des échantillons, c'est la classe d'occupation du sol dominante qui définit le plus clairement chaque type. Cette classe représente l'élément dominant dans le paysage et donc, au sens de l'écologie du paysage, la matrice des types constitués. Trois types sont définis par une matrice bien caractérisée. Ils sont respectivement dominés par les cultures, les prairies et la forêt. Les trois autres types sont plus complexes à définir. Le type marqué par le poste « agricole mixte » n'offre pas d'élément paysager clairement dominant mais comporte cependant une majorité relative d'espaces complexes et hétérogènes. La définition même de la classe mixte dans Corine Land Cover tend à appuyer ce constat.

Le type marqué par les prairies naturelles correspond plus précisément aux prairies d'altitude des zones montagneuses, notamment dans les Alpes. Là encore, la classe d'occupation du sol distinctive de ce type, qualifié d'alpin, ne s'impose pas totalement dans le paysage puisqu'elle se combine avec d'autres classes. Ici, les classes composant le poste « autre » sont les classes d'occupation du sol qui n'ont pas été introduites dans le classement en nuées dynamiques. Ces classes sont peu représentées globalement mais sont, là encore, spécifiques aux paysages alpins comme, par exemple, les roches nues ou même les glaciers. Le type alpin offre donc un contexte bien identifié et clairement défini par la typologie.

Le dernier type est qualifié de composite. Il a pour particularité de ne pas avoir de dominance marquée et de présenter une proportion notable de classes définies comme Autre. Ce type correspond, en quelque sorte, aux échantillons ne rentrant dans aucune des catégories définies précédemment. Concrètement, les échantillons appartenant à ce type sont situés dans des contextes paysagers où une classe rare par ailleurs est ponctuellement présente en proportions importantes. Cela peut être le cas de paysages de vignes comme nous le verrons. Cela peut aussi être dû à la présence d'une proportion importante de zones urbaines ou artificialisées dans l'environnement du point.

Le tableau 17, reprenant la typologie paysagère ainsi construite, montre comment les échantillons s'y distribuent.

type	effectif	nombre de positifs	prévalence	limite inférieure IC 95 %	limite supérieure IC 95 %
prairial	475	12	2.52%	1.11	3.94
mixte	588	17	2.89%	1.53	4.25
cultivé	793	26	3.28%	2.03	4.52
forêt	769	22	2.86%	1.68	4.04
alpin	95	2	2.10%	0	5.04
composite	93	3	3.22%	0	6.88

Tableau 17 : Répartition des échantillons, prévalence et intervalle de confiance (IC) de la prévalence des échantillons positifs dans les six classes de la typologie.

Le premier constat est que les positifs s'inscrivent dans tous les types paysagers. Les différences nettes existant entre les types ne semblent pas affecter la répartition géographique d'*E. multilocularis*. Contrairement à ce qui était attendu sur la base des hypothèses écologiques formulées, les prévalences relatives calculées sur chaque type ne font pas apparaître de discrimination significative. De manière surprenante, c'est même le type cultivé qui présente la prévalence la plus élevée. On constate, en outre, que les prévalences restent relativement modérées pour tous les types. Le type alpin et le type composite ne comportent respectivement que deux et trois positifs, ce

qui nous incite à les traiter spécifiquement et à ne pas les inclure directement dans la suite de notre démarche.

Pour obtenir une vision globale de la répartition des paysages des points d'échantillonnage, nous avons mis en place un nouveau modèle matriciel, à la maille de deux kilomètres, qui couvre la totalité de la zone d'étude. Pour chacune des cellules de cette grille, les variables de composition paysagère ont été calculées. Les centres des classes, issus de la classification des données fèces, ont ensuite servi de référence pour l'affectation des cellules aux types paysagers existants. Ainsi, chaque point de l'espace est affecté à un type paysager en fonction de l'occupation du sol qui le caractérise. La conversion en un raster à deux kilomètres de résolution nous a permis d'obtenir une représentation continue des paysages de la zone d'étude (figure 88).

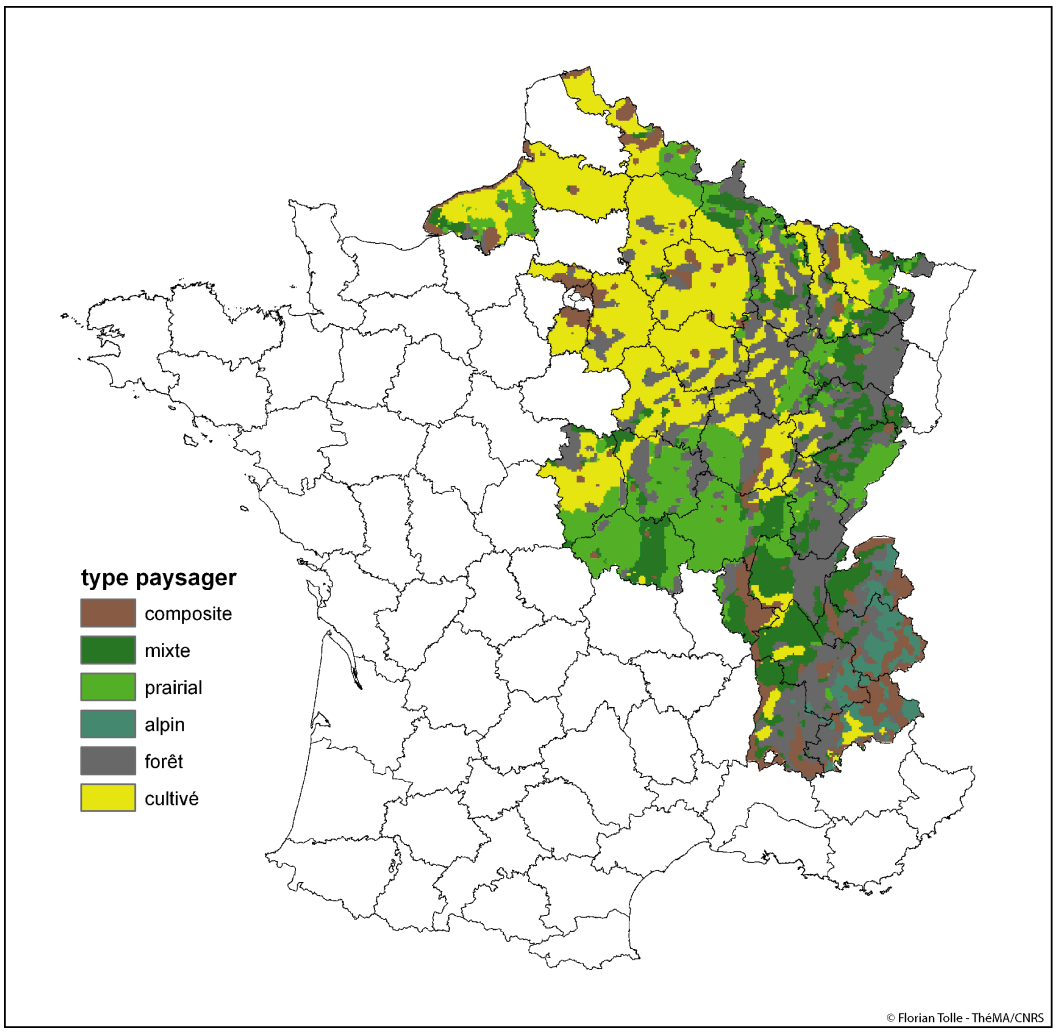


Figure 88 : Représentation spatiale continue de la typologie paysagère.

Il nous a ensuite semblé intéressant d'élargir à l'ensemble du territoire français la typologie élaborée dans le but d'obtenir une représentation des potentiels paysagers

(figure 89) . Cette démarche est discutable dans le sens où elle ne prend pas directement en compte les variations climatiques. De plus, elle consiste à élargir à la totalité de la France des types définis uniquement sur un tiers nord du pays. La variabilité spatiale des communautés de campagnols et des densités de renards n'est donc pas non plus intégrée. Le principal biais réside peut-être dans le fait que la plus grande partie du sud-est de la France est rangé dans le type Composite qui correspond dans ce cas à des éléments de la nomenclature largement présents dans ces zones, notamment les vignes et les vergers. En revanche, les principaux traits du paysage français ressortent clairement de cette carte. Par exemple, la forêt des Landes se reconnaît aisément par sa forme triangulaire dans le sud-ouest. Au nord, les grandes zones d'agriculture intensive du Bassin Parisien apparaissent nettement. Les zones prairiales de Normandie et du Massif Central ressortent également. De même, l'urbanisation littorale bretonne, la singularité du couloir rhodanien ou la coupure discontinue du val de Loire sont bien mis en évidence.

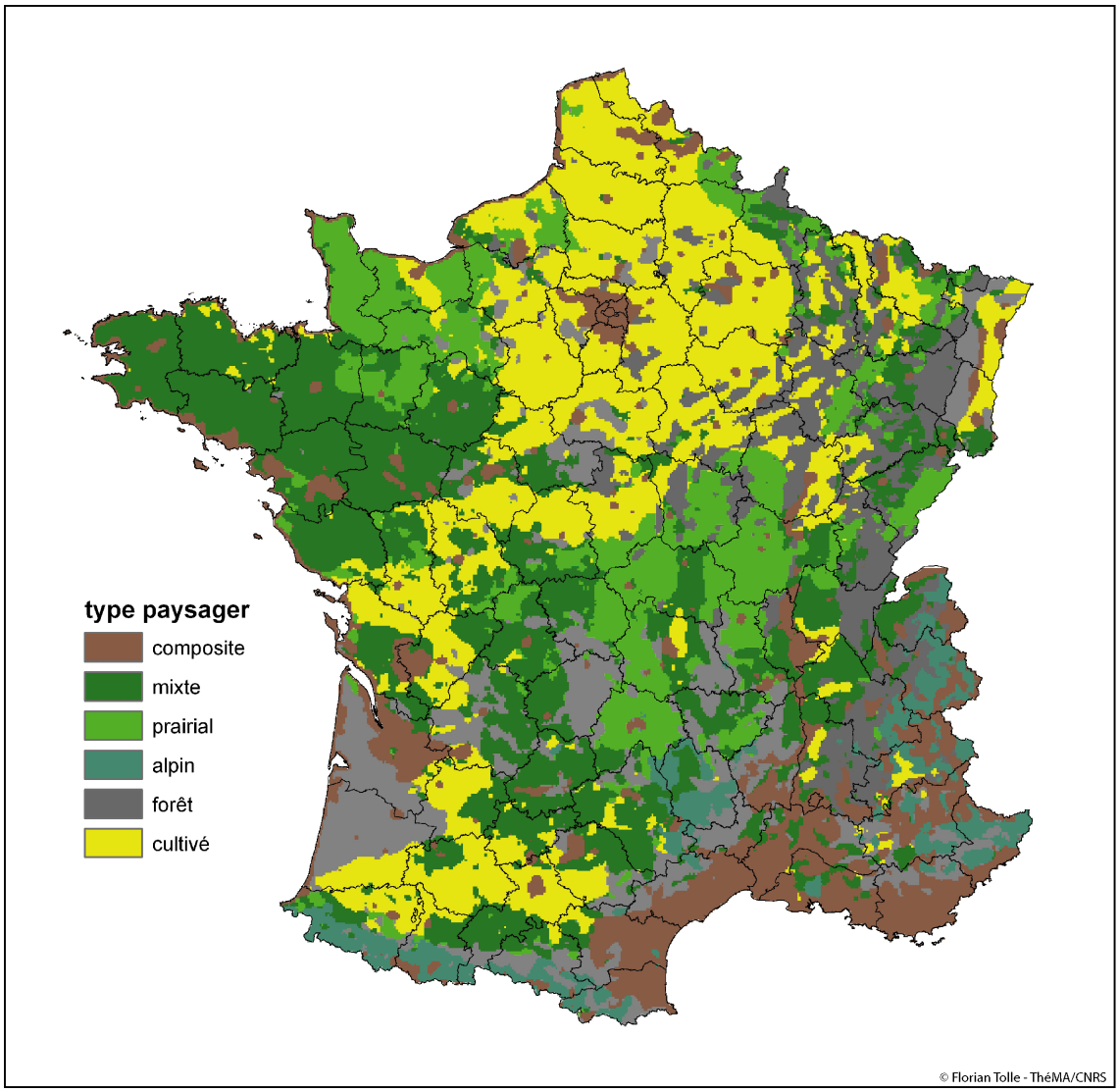


Figure 89 : Typologie paysagère étendue à la France.

La qualité de classement des pixels de la carte peut être représentée visuellement grâce à l'indice de confusion assigné par les nuées dynamiques floues à chaque point de la grille utilisée (figure 90). L'indice de confusion correspond au ratio de la classe d'allocation dominante sur la classe d'allocation secondaire. Un indice de confusion fort indique une mauvaise capacité de classification du pixel dans un seul type. Ce sont principalement les zones de transition entre types paysagers qui apparaissent ici comme difficilement classées. Ces zones correspondent aux limites existant dans les paysages. On retrouve par exemple les rebords du vignoble alsacien ou le contour de l'agglomération d'Amiens. Globalement, les valeurs d'indice de confusion sont plutôt satisfaisantes à l'exception de quelques zones moins bien définies comme le Pays de Caux, au nord de Rouen, ou le Boulonnais.

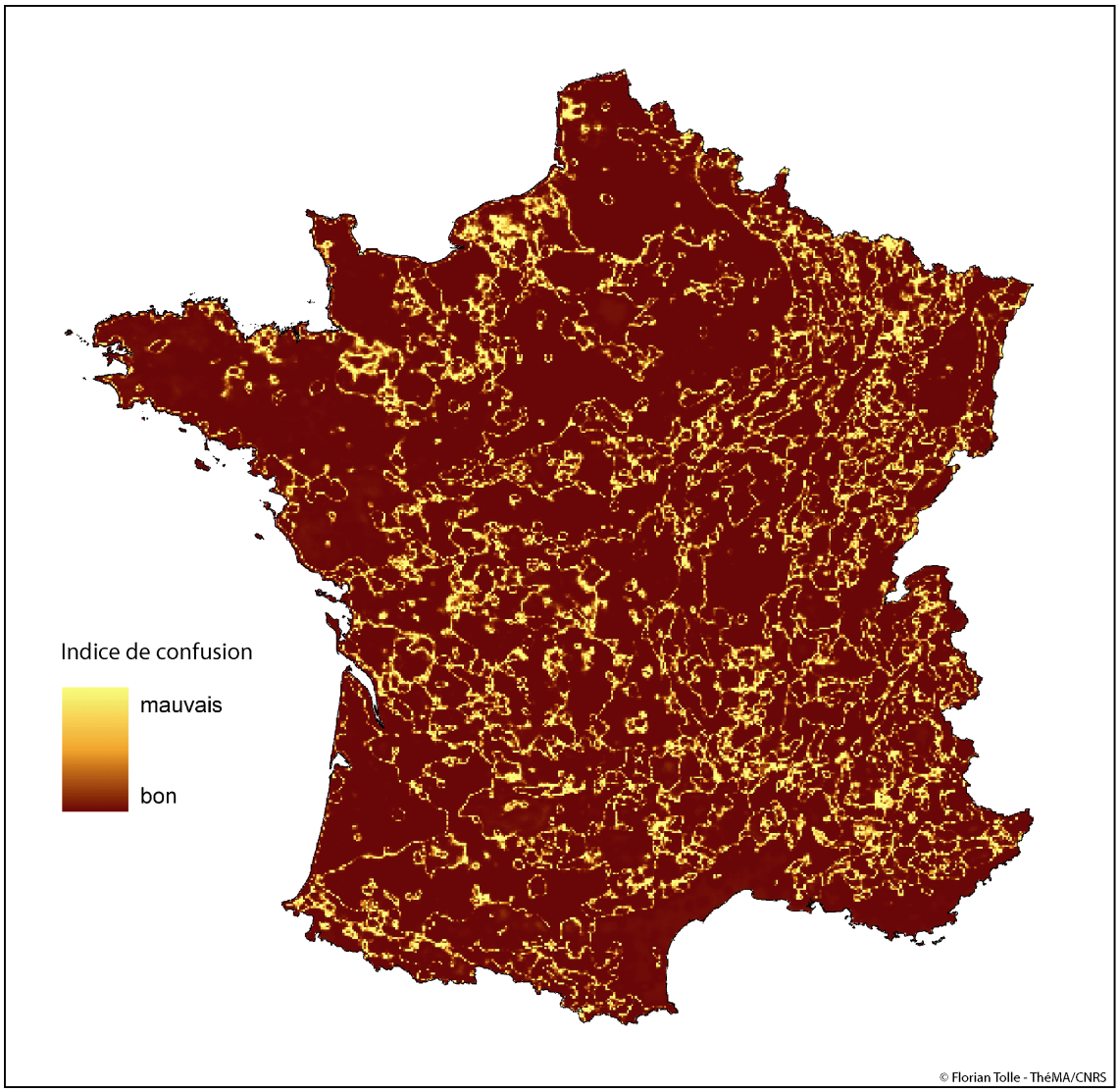


Figure 90 : Indice de confusion de la classification des pixels.

Cette extension de la classification à l'ensemble du territoire français servira par la suite à donner une vision globale des potentiels de risque attendus dans les

paysages. Mais revenons pour l'instant à la description des paysages des échantillons.

2.3 Des contextes singuliers

La répartition des échantillons positifs dans les différents types déterminés à une échelle de 5000 mètres ne nous a pas permis de confirmer l'hypothèse de répartition privilégiée du parasite en fonction du paysage. Ceci peut s'expliquer par une réelle homogénéité de la répartition du parasite dans la zone d'étude. Mais cela peut aussi être lié à l'échelle à laquelle les types paysagers ont été décrits. Si le premier niveau de typologie décrit précédemment nous apporte une description de la matrice paysagère dans laquelle les échantillons ont été récoltés, il est possible que les éléments paysagers liés à la répartition du parasite dans l'environnement interviennent à des niveaux d'échelle plus fins.

Nous avons donc procédé à l'établissement d'un deuxième niveau de typologie pour quatre des types de premier niveau : le type cultivé, le type prairial, le type forêt et le type mixte. Pour chaque type, nous créons des sous-types, identifiés en suivant un protocole similaire à celui utilisé au premier niveau. Seules quatre variables paysagères ont été retenues pour le second niveau de typologie : les cultures, les forêts, les prairies et les zones mixtes. Ce choix est lié à la nature des types de premier niveau retenus.

Le second niveau d'échelle a été spécifié indépendamment pour chaque type en fonction des valeurs de FPI et de MPE systématiquement recalculés pour déterminer, à chaque étape, le nombre de classes et le rayon de recherche optimums. Ces indices ont été calculés par buffers allant de 1000 à 4500 mètres de rayon et par pas de 500 mètres. Les résultats ont mis en évidence des seconds niveaux d'analyse variant entre 2000 et 3000 mètres de rayon. Les valeurs de FPI et de MPE ont également servi à l'identification du nombre de sous-types optimal qui s'est avéré être cinq dans chaque cas (les graphiques correspondants sont détaillés dans l'annexe 3)(tableau 18).

type	nombre de sous-types optimal	rayon optimal
cultivé	5	3000 m
prairial	5	2000 m
forêt	5	2500 m
mixte	5	3000 m

Tableau 18 : Paramètres de la sous-typologie

Les seconds niveaux d'échelle sont révélateurs des structures paysagères propres à chaque type. Le poids des grands openfields se retrouve dans l'échelle large des

sous-types du type cultivé (3000 m). Les sous-types du type mixte présentent la même échelle mais ceci est certainement imputable au fait que la variabilité de ces structures paysagères est intégrée par Corine Land Cover comme nous l'avons évoqué. Les sous-types du type prairial s'appliquent à l'échelle la plus fine, révélant peut-être le caractère souvent morcelé des zones de prairie.

La typologie de second niveau du type cultivé s'est donc appliquée à un rayon d'analyse de 3000 mètres.. Elle a abouti à la caractérisation de cinq sous-types décrits dans la figure 91.

Chacun des sous-types est nommé en fonction de son type d'origine et des caractéristiques propres au deuxième niveau de typologie. On obtient donc pour le type cultivé :

le sous-type cultivé dominant, caractérisé par une forte proportion de cultures aux deux niveaux de la typologie.

le sous-type cultivé + forêt, dominé au premier niveau par les cultures mais présentant localement une proportion importante de forêt.

le sous-type cultivé + mixte, dominé au premier niveau par les cultures mais présentant localement une proportion notable de mixte.

le sous-type cultivé + prairie, dominé au premier niveau par les cultures mais présentant localement une proportion notable de prairies.

le sous-type cultivé composite, dominé au premier niveau par les cultures mais présentant localement une proportion notable de classes d'occupation du sol non incluses dans la typologie.

Les trois autres types de premier niveau retenus ont été traités selon le même mode. La typologie de second niveau du type prairial s'est appliquée à un rayon d'analyse de 2000 mètres. Celle du type forêt s'est appliquée à un rayon d'analyse de 2500 mètres. Enfin, celle du type mixte s'est appliquée à un rayon d'analyse de 3000 mètres.

Les figures 92, 93 et 94 illustrent les sous-types issus de cette étape.

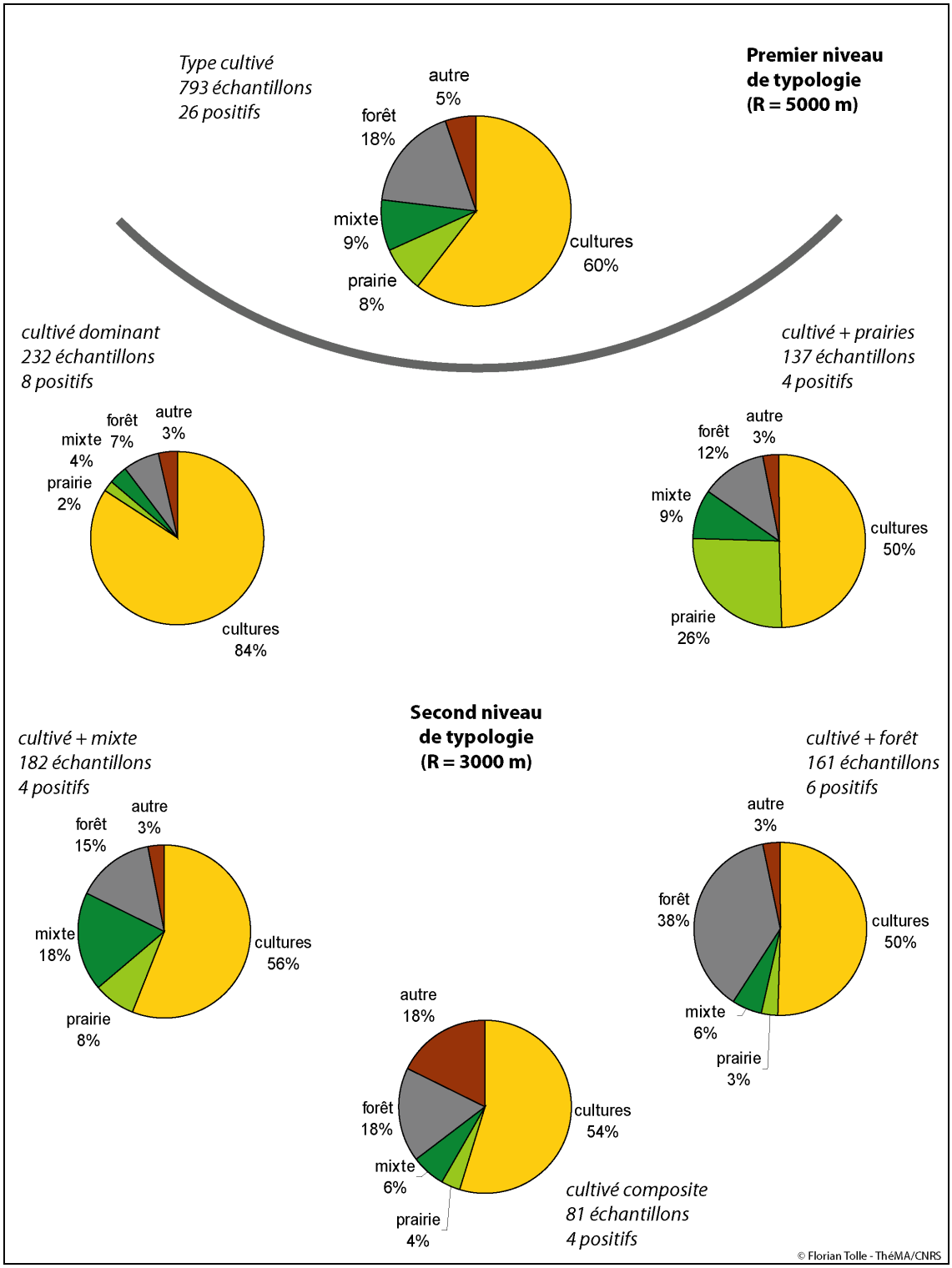


Figure 91 : Sous-types dérivés du type cultivé.

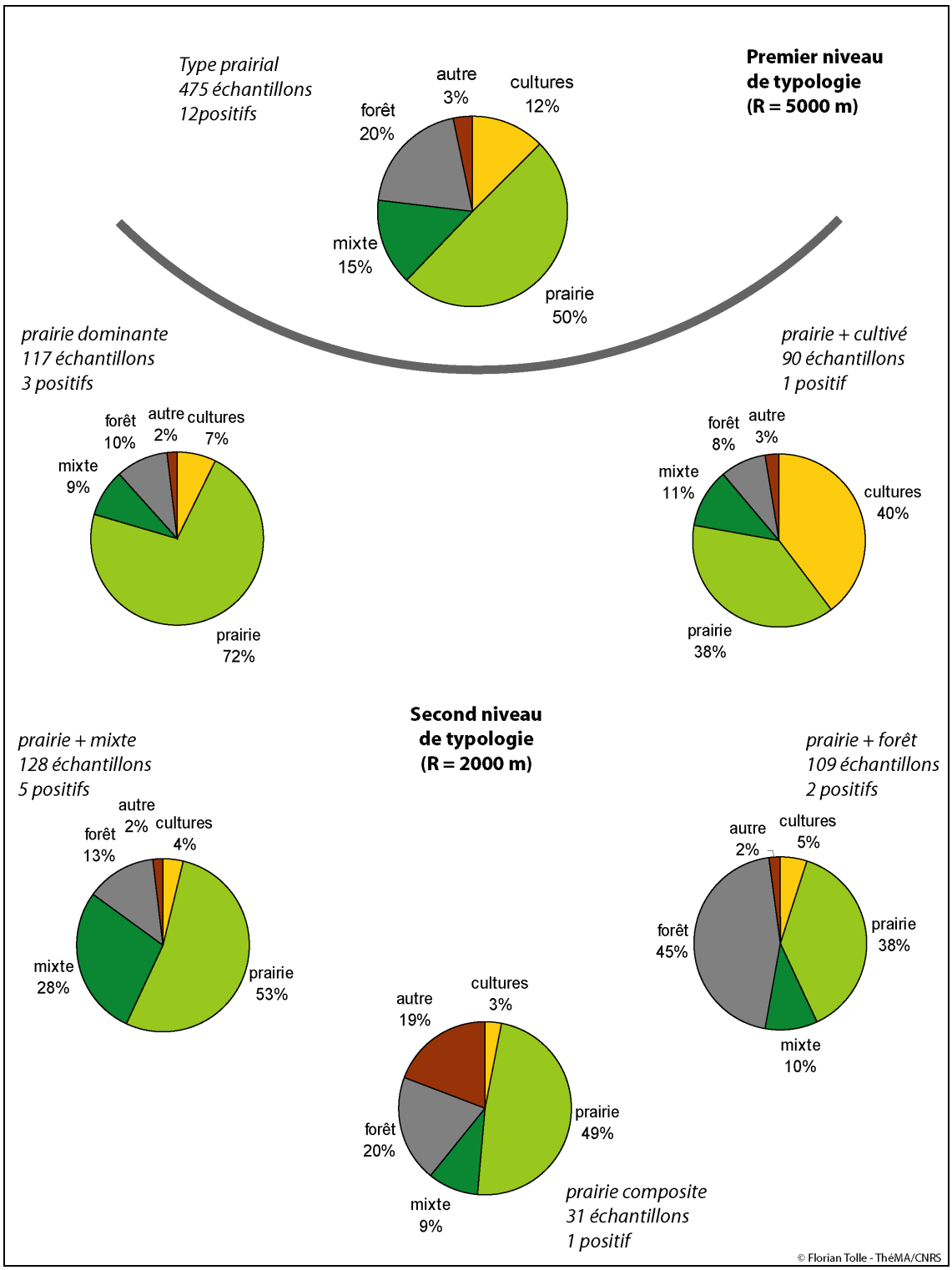


Figure 92 : Sous-types dérivés du type prairial.

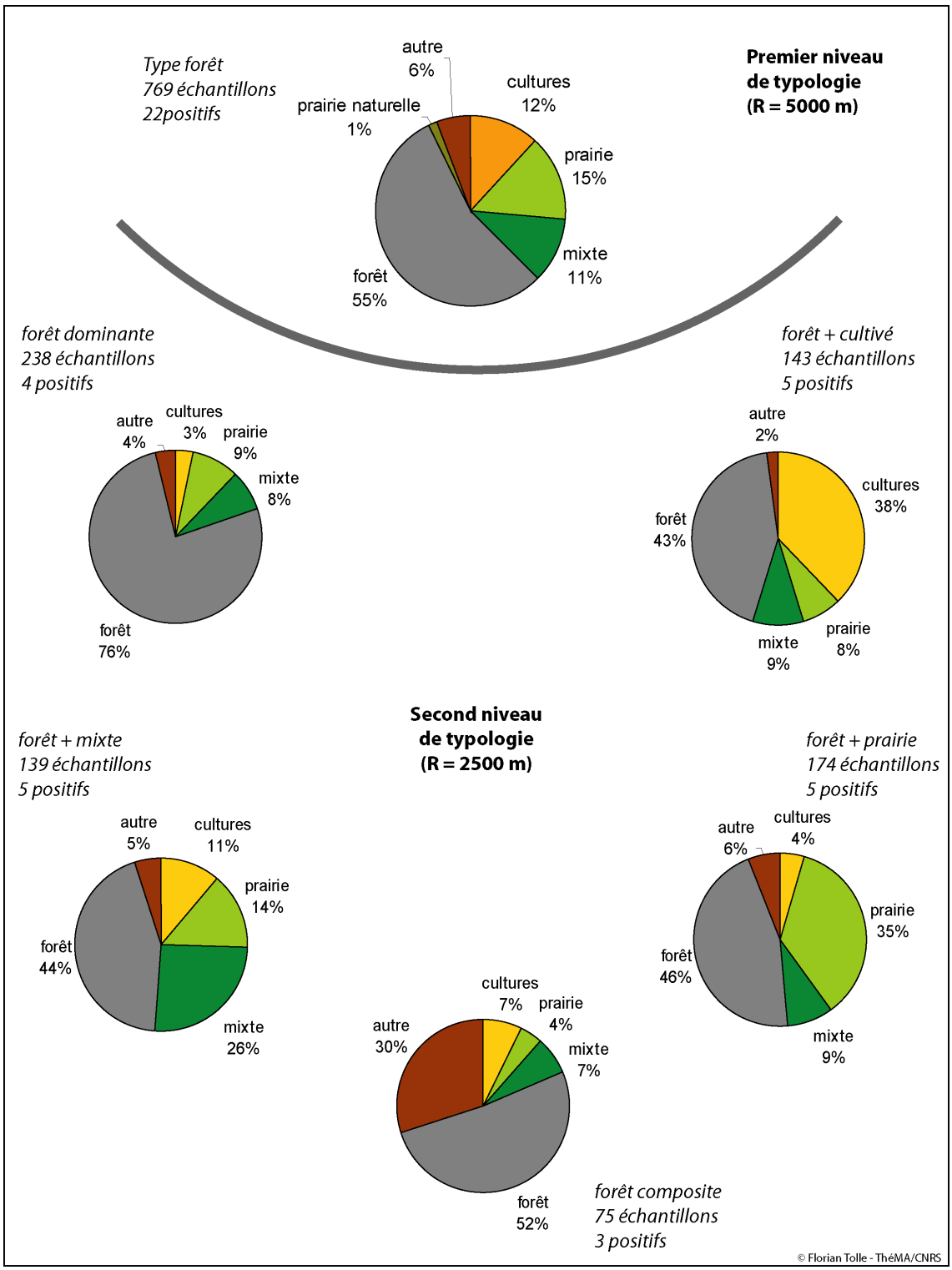


Figure 93 : Sous-types dérivés du type forêt.

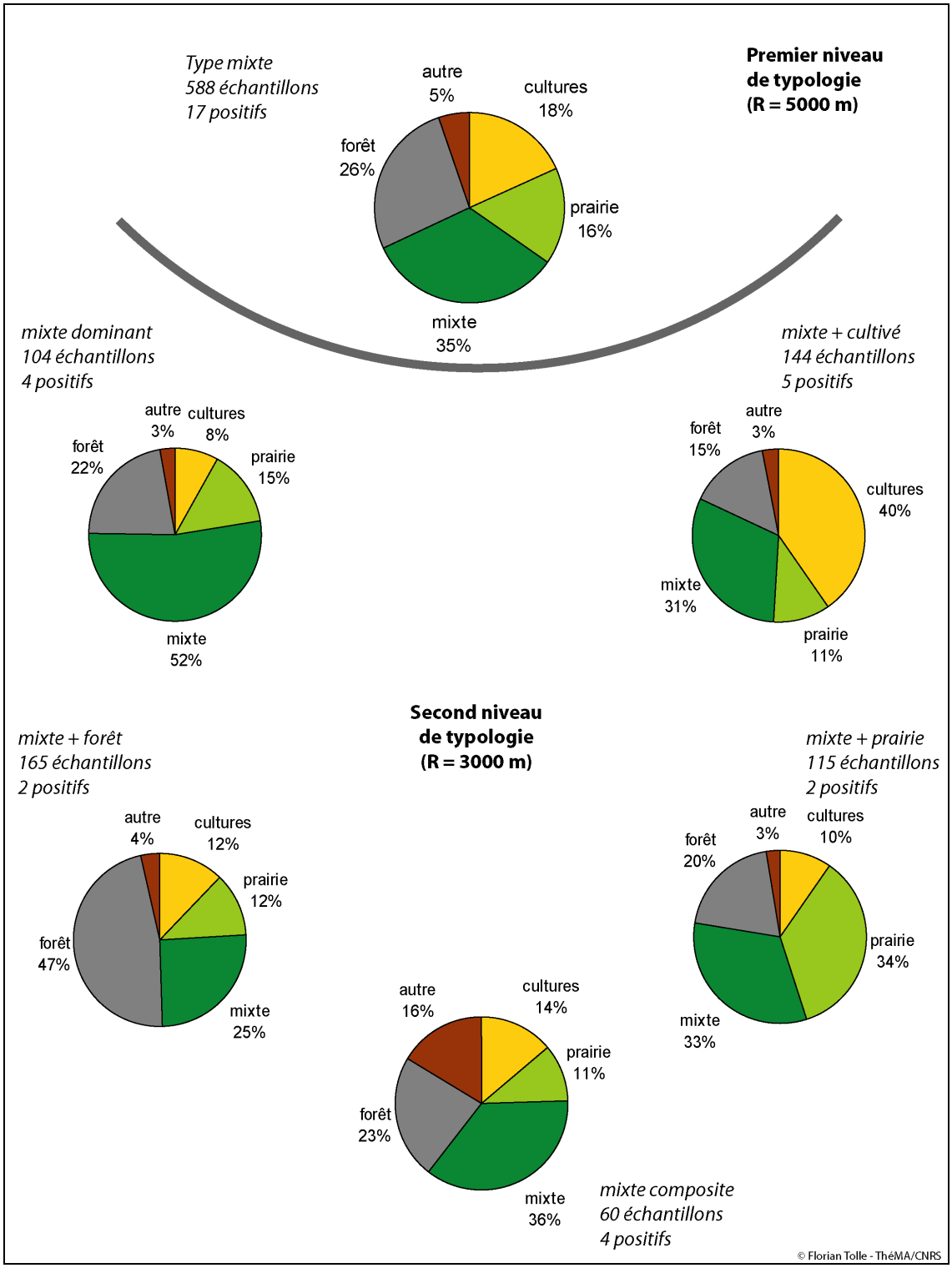


Figure 94 : Sous-types dérivés du type mixte.

Vingt sous-types aux caractères paysagers clairement définis ont ainsi été déterminés. Les échantillons positifs ont à nouveau été répartis dans chacun de ces sous-types (tableau 19).

type	sous-type	effectif	nombre de positifs	prévalence	limite inférieure IC 95 %	limite supérieure IC 95 %
cultivé	*cultivé + prairie*	137	4	2.92%	0.06	5.77
	cultivé + mixte	182	4	2.20%	0.04	4.35
	cultivé dominant	232	8	3.45%	1.08	5.81
	cultivé + forêt	161	6	3.72%	0.77	6.68
	cultivé composite	81	4	4.94%	0.11	9.76
prairial	*prairie + cultivé*	90	1	1.11%	0	3.31
	prairie dominante	117	3	2.56%	0	5.47
	prairie composite	31	1	3.22%	0	9.81
	prairie + mixte	128	5	3.90%	0.5	7.3
	prairie + forêt	109	2	1.83%	0	4.39
forêt	*forêt + cultivé*	143	5	3.49%	0.45	6.54
	forêt + prairie	174	5	2.87%	0.36	5.38
	forêt dominante	238	4	1.68%	0.03	3.32
	forêt + mixte	139	5	3.59%	0.46	6.73
	forêt composite	75	3	4%	0	8.53
mixte	*mixte composite*	60	4	6.66%	0.16	13.16
	mixte dominant	104	4	3.84%	0.08	7.6
	mixte + prairie	115	2	1.74%	0	4.16
	mixte + forêt	165	2	1.21%	0	2.89
	mixte + cultivé	144	5	3.47%	0.44	6.49

Tableau 19 : Répartition, prévalence et intervalle de confiance (IC) de la prévalence des échantillons positifs dans la typologie de second niveau.

L'introduction d'un deuxième niveau de typologie aboutit à la description des paysages en fonction (i) de leur contexte général (premier niveau) et (ii) de leurs spécificités locales (second niveau). Là encore, on constate une répartition des échantillons positifs sur tous les sous-types sans exception. Cela semble confirmer la capacité d'adaptation du parasite et de ses hôtes. Dans tous les contextes présents dans la zone d'étude, *E. multilocularis* a été identifié. Ce constat est important du point de vue écologique car il met en évidence la pluralité des contextes paysagers propices à la transmission du parasite. Sur le plan épidémiologique, ces résultats indiquent que le cycle peut-être fonctionnel dans des espaces où il n'était pas attendu *a priori*. Ainsi, le sous-type cultivé dominant, présumé pauvre en habitat pour les campagnols, regroupe 8 des 82 échantillons positifs récoltés, ce qui en fait le contexte paysager où le maximum d'échantillons positifs ont été ramassés.

L'hypothèse du taux de prairies dans l'environnement ne semble pas affecter la répartition des fèces positives dans les paysages. On constate néanmoins que chacun des sous-types définis comporte une proportion de prairies, même faible. On peut ici évoquer à nouveau l'hypothèse de foyers de campagnols sur lesquels s'exercerait

préférentiellement la prédation des renards. En revanche, l'hypothèse d'une migration ponctuelle de renards en provenance de zones de haute endémie, selon le modèle « source-sink » déjà évoqué, semble peu probable. En effet, l'éloignement géographique des échantillons positifs indique certainement des foyers locaux, bien que les distances de migration des renards sont potentiellement suffisantes pour relier les différents foyers. Ceci est d'autant plus plausible qu'aucun contexte paysager ne ressort nettement comme source de prévalences plus marquées. C'est au contraire une répartition très large dans les différents paysages qui semble apparaître.

Sur le plan épidémiologique, une plus forte densité d'échantillonnage permettrait peut-être d'identifier des zones à plus forte prévalence, comme de nombreux travaux en écologie ont pu en identifier. Nous l'avons évoqué, le risque sanitaire dépend plus de la pression d'infestation des hôtes définitifs que de la simple présence du parasite. Les données à notre disposition ne permettent pas de mettre directement en évidence la prévalence réelle chez les renards. Elles nous offrent néanmoins la possibilité d'identifier les contextes où le parasite a connu une succession de facteurs favorables à sa présence dans les fèces récoltées. Cette dimension est importante en elle-même.

S'il est délicat de donner une estimation des foyers de contamination présumés, la faculté d'adaptation d'*E. multilocularis* démontrée ici laisse penser que le parasite a la capacité de combler les espaces défavorables séparant les zones où il se maintient le plus facilement. Cette hypothèse est importante car elle pourrait expliquer la progression supposée du parasite à travers le continent européen.

Comme le montre le tableau 19, la prévalence calculée pour chaque sous-type varie de 1,1 % à 6,66 %. Les intervalles de confiance de la moyenne ont été calculés pour chaque sous-type. Le nombre de positifs et l'effectif des sous-types figurent également dans ce tableau. Ces éléments offrent l'opportunité de hiérarchiser, de spatialiser puis de représenter par la carte la relation entre paysage et *E. multilocularis*.

3 Hiérarchiser et spatialiser le risque

3.1 L'aléa sur la zone d'étude

Le second niveau de typologie a été spatialisé et étendu à l'ensemble français selon un protocole similaire à celui du premier niveau. Les cellules ont été attribuées à chaque sous-type dans la limite d'extension définie au premier niveau de la typologie, ainsi que le présente la figure 95. Les types composite et alpin, qui n'ont pas fait l'objet d'une classification de deuxième niveau, ne son pas représentés. La sous-typologie de chaque type est détaillée en annexe 4.

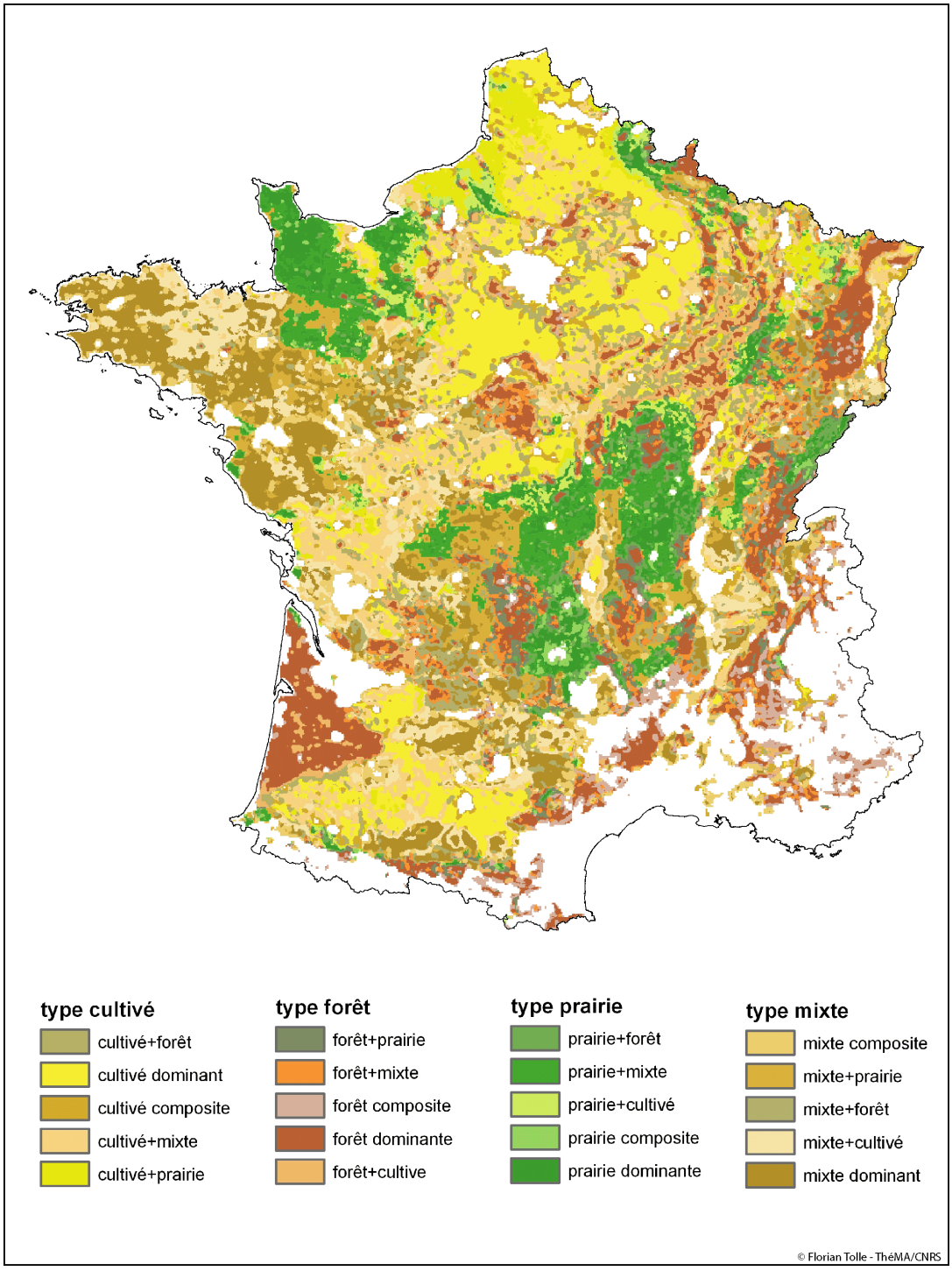


Figure 95 : Le second niveau de typologie.

L'interprétation de la figure 95 n'est pas aisée : on retrouve certes de grands ensembles (Bassin Parisien) mais d'autres régions sont plutôt marquées par la variabilité spatiale des contextes paysagers. En outre, le rapport entre le tableau 19 (prévalences par sous-types) et cette carte n'est pas directement interprétable. et n'offre pas de lecture directe des paysages où le parasite a été identifié le plus fréquemment. Nous avons donc classé les sous-types paysagers par ordre croissant

en fonction de leur prévalence (tableau 20). Le type alpin du premier niveau a été intégré à cette hiérarchisation étant donné la grande spécificité des paysages qu'il représente et les faibles superficies concernées. En revanche, le type composite du premier niveau, trop hétéroclite et peu représentatif des échantillons récoltés, n'a pas été retenu.

type	sous-type	effectif	nombre de positifs	prévalence	limite inférieure IC 95 %	limite supérieure IC 95 %
prairial	*prairie + cultivé*	90	1	**1.11%**	0	3.31
mixte	*mixte + forêt*	165	2	**1.21%**	0	2.89
forêt	*forêt dominante*	238	4	**1.68%**	0.03	3.32
mixte	*mixte + prairie*	115	2	**1.74%**	0	4.16
prairial	*prairie + forêt*	109	2	**1.83%**	0	4.39
alpin	*alpin*	95	2	**2.10%**	0	5.04
cultivé	*cultivé + mixte*	182	4	**2.20%**	0.04	4.35
prairial	*prairie dominante*	117	3	**2.56%**	0	5.47
forêt	*forêt + prairie*	174	5	**2.87%**	0.36	5.38
cultivé	*cultivé + prairie*	137	4	**2.92%**	0.06	5.77
prairial	*prairie composite*	31	1	**3.22%**	0	9.81
cultivé	*cultivé dominant*	232	8	**3.45%**	1.08	5.81
mixte	*mixte + cultivé*	144	5	**3.47%**	0.44	6.49
forêt	*forêt + cultivé*	143	5	**3.49%**	0.45	6.54
forêt	*forêt + mixte*	139	5	**3.59%**	0.46	6.73
cultivé	*cultivé + forêt*	161	6	**3.72%**	0.77	6.68
mixte	*mixte dominant*	104	4	**3.84%**	0.08	7.6
prairial	*prairie + mixte*	128	5	**3.90%**	0.5	7.3
forêt	*forêt composite*	75	3	**4%**	0	8.53
cultivé	*cultivé composite*	81	4	**4.94%**	0.11	9.76
mixte	*mixte composite*	60	4	**6.66%**	0.16	13.16

Tableau 20 : Sous-types paysagers ordonnés par prévalence croissante (les couleurs reprennent la partition du premier niveau)

Le tableau 20 ne permet pas d'identifier une tendance claire dans la hiérarchie des sous-types paysagers. On constate cependant que les trois sous-types aux prévalences les plus fortes correspondent à des sous-types composites. Ces sous-types se caractérisent par une proportion notable de classes d'occupation du sol différentes de celles incluses dans l'établissement de la typologie. Nous nous sommes donc intéressé aux spécificités propres à ces sous-types composites. Dans le cas des deux sous-types présentant la plus forte prévalence, on constate une proportion relativement importante de tissu urbain discontinu (6,85 % pour le sous-type mixte composite et 7,09 % pour le sous-type cultivé composite). Plus globalement, la proportion des territoires artificialisés (classes clc 111 à clc 142) s'élève respectivement à 9,72 % et 9,98 %. On peut qualifier d'hétérogènes les paysages associés à ces sous-types. Ils correspondent à des renards fréquentant des espaces aux ressources variées et vivant à proximité des habitations.

Le sous-type forêt composite présente une plus faible proportion de territoires artificialisés. Celle-ci est toutefois similaire à celle observée pour les autres sous-types. En revanche, il présente des pourcentages élevés de classes d'occupation du sol rarement rencontrées par ailleurs. Ainsi, la végétation arbustive en mutation (clc 324) et les landes et broussailles (clc 322) représentent respectivement 6,12 % et 4,96 % des paysages de ce sous-type. Ce sous-type correspond, là encore, à des espaces plutôt hétérogènes, et souvent en mutation. Le point commun entre les trois cas que nous venons d'évoquer pourrait être le caractère non-agricole d'une proportion du paysage. Cela pourrait impliquer d'une part une diversité de ressources favorables à de fortes densités de renard et, d'autre part, la présence d'habitats favorables aux campagnols (jardins, friches…). La conjonction de ces facteurs pourrait être à l'origine d'une plus grande fonctionnalité du cycle parasitaire dans ce genre de paysage.

De manière générale, les sous-types présentés ne s'ordonnent pas préférentiellement en fonction de leur type d'origine, pas plus qu'ils ne le font en fonction de la variable paysagère caractérisant leur sous-type. La figure 96 illustre le tableau 20 par le graphique.

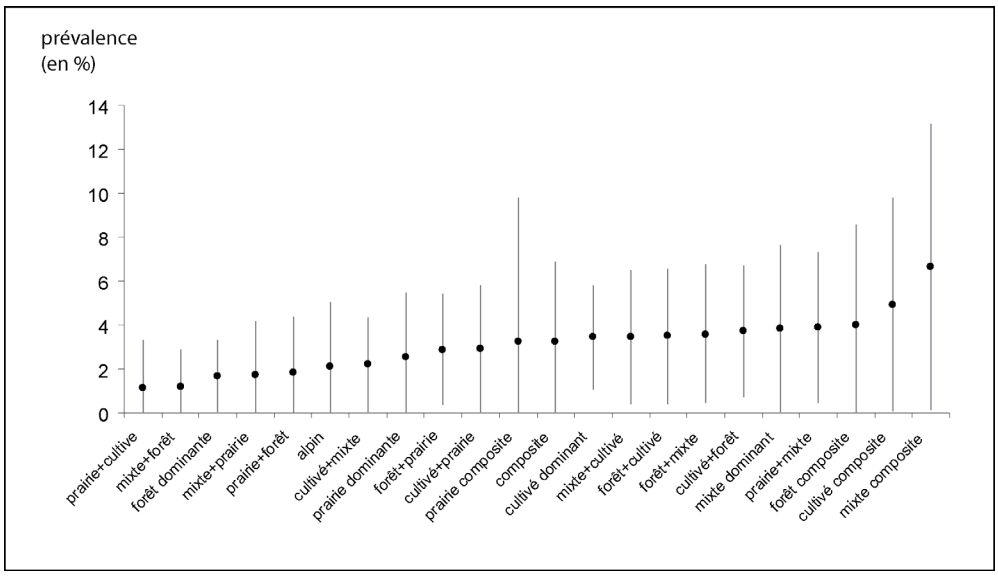


Figure 96 : Prévalences et intervalles de confiance de la moyenne des sous-types paysagers. Les points indiquent la valeur de prévalence, les traits montrent l'étendue de l'intervalle de confiance.

L'observation de la figure 96 révèle l'étendue des intervalles de confiance de la moyenne des sous-types. Huit d'entre eux ont une limite inférieure à zéro. Seuls certains sous-types semblent offrir une moyenne relativement fiable. Parmi ceux-ci, le sous-type cultivé dominant apparaît à nouveau comme offrant une prévalence relativement significative, conjuguée à un intervalle de confiance restreint.

La représentation de cette hiérarchie des sous-types paysagers sur la totalité de l'espace français nous offre une vision globale des paysages présumés à risque (figure 97).

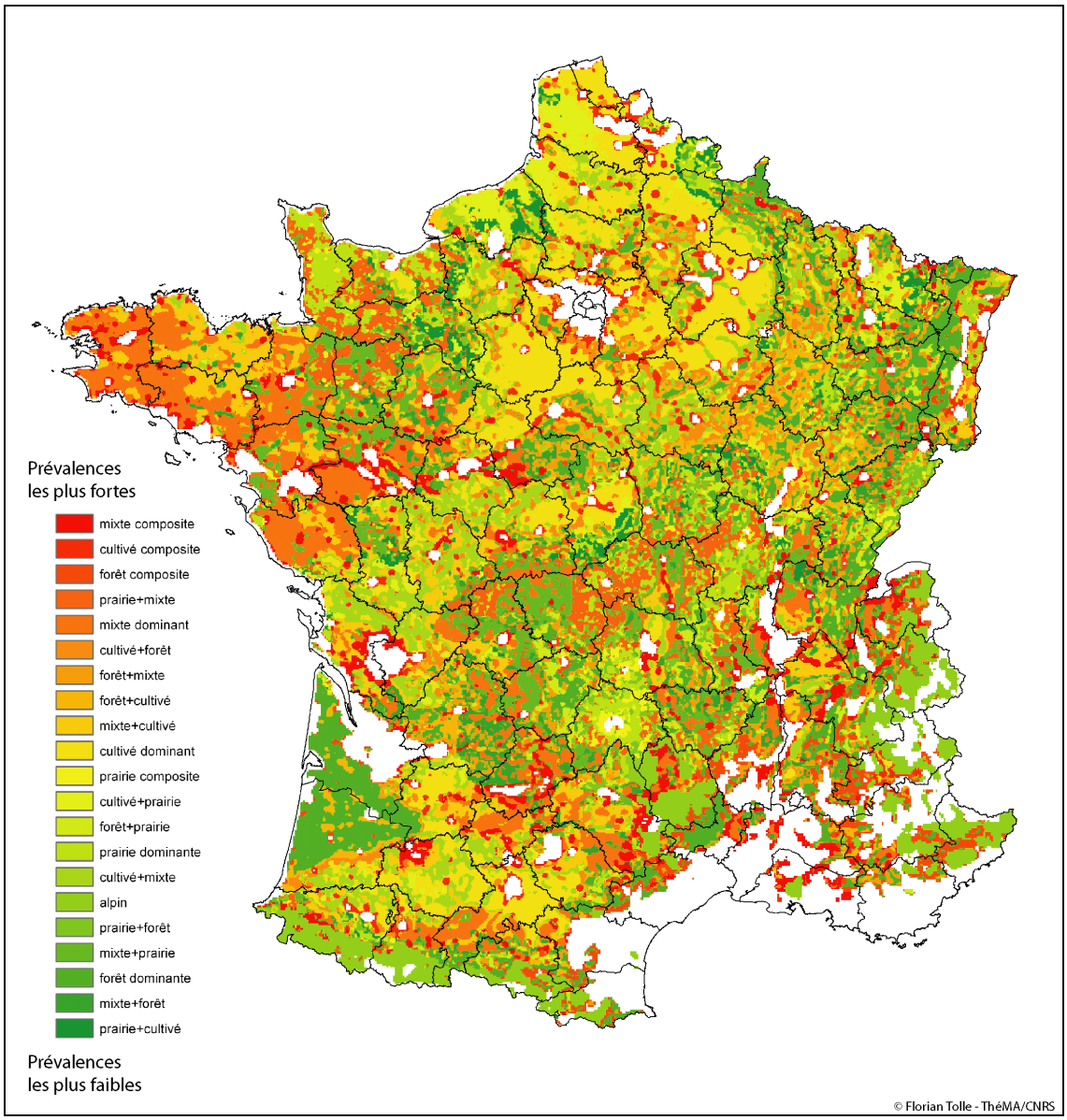


Figure 97 : Sous-types paysagers et présence parasitaire présumée à l'échelle de la France.

La figure 97 appelle plusieurs commentaires. Tout d'abord, aucun foyer clairement délimité ne se dessine sur cette carte. Seules la péninsule bretonne et la basse Loire peuvent éventuellement être mentionnées. Ces zones n'ont pas été échantillonnées, on ne peut donc pas affirmer qu'elles sont un foyer de haute endémie. Elles sont, en revanche, un foyer potentiel qui pourrait être révélé par une enquête appropriée et/ou une extension de la zone d'endémie. Sur le reste de l'espace, on remarque des transitions brusques entre des paysages présumés

favorables et des paysages qui le sont moins. Ceux-ci sont fréquemment contigus et les changements de contexte sont marqués. La prévalence potentielle sera peut-être moyenne à l'échelle régionale, mais des petits foyers locaux sont bien identifiés en prévalence potentielle maximale. Rappelons toutefois ici que des échantillons positifs ont été confirmés dans chacun de ces sous-types paysagers, et donc que même les paysages représentés en vert sont susceptibles d'accueillir le cycle parasitaire. Les zones signalées comme présumées à risques sont régulièrement rencontrées aux abords des zones composites. Les marges des grandes agglomérations sont ainsi partiellement mises en avant. A l'inverse, la forêt massive, ou en association simple avec un type agricole, semble constituer le seul facteur d'abaissement des prévalences (Vosges, Landes, Corrèze).

Visualiser cette hiérarchie des contextes paysagers et la répartition des échantillons positifs peut se faire par une cartographie sur des zones plus restreintes, donc à plus grande échelle. C'est ce que propose la figure 98, centrée sur le département du Doubs.

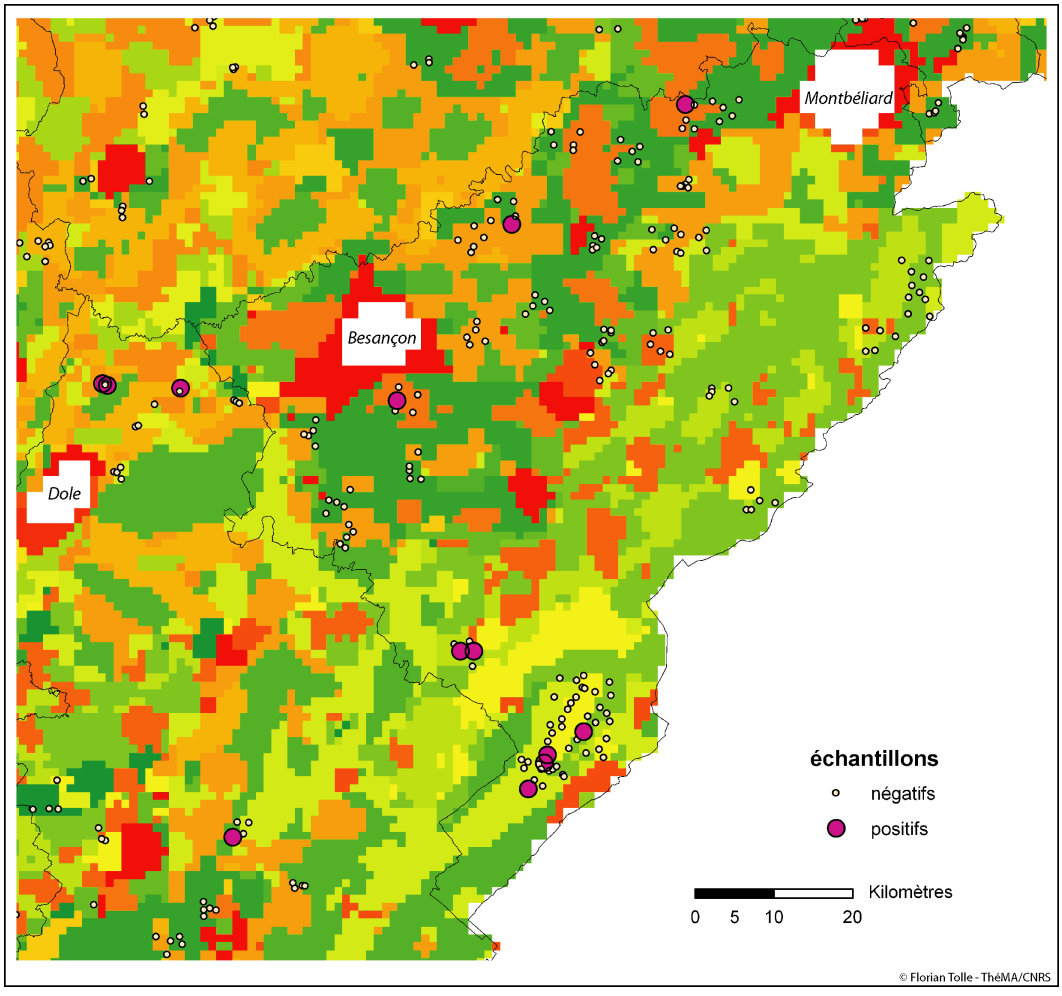


Figure 98 : Présomption de risque et présence du parasite, agrandissement sur le Doubs.

Les échantillons positifs visibles sur cette carte semblent principalement associés à des zones présumées comme favorables au parasite. Seuls les échantillons du sud du département du Doubs sont moins clairement associés à des contextes paysagers attendus comme à risques. Cela s'explique peut-être par le fait que le système de grands vaux et monts du Jura ne se retrouvent pas fréquemment en France et n'ont donc pas été associés avec une prévalence élevée.

La figure 99 est centrée sur le département de la Seine-et-Marne. Ce département, au contexte globalement dominé par les cultures, révèle une structure paysagère moins homogène que le premier niveau de typologie aurait pu le laisser supposer.

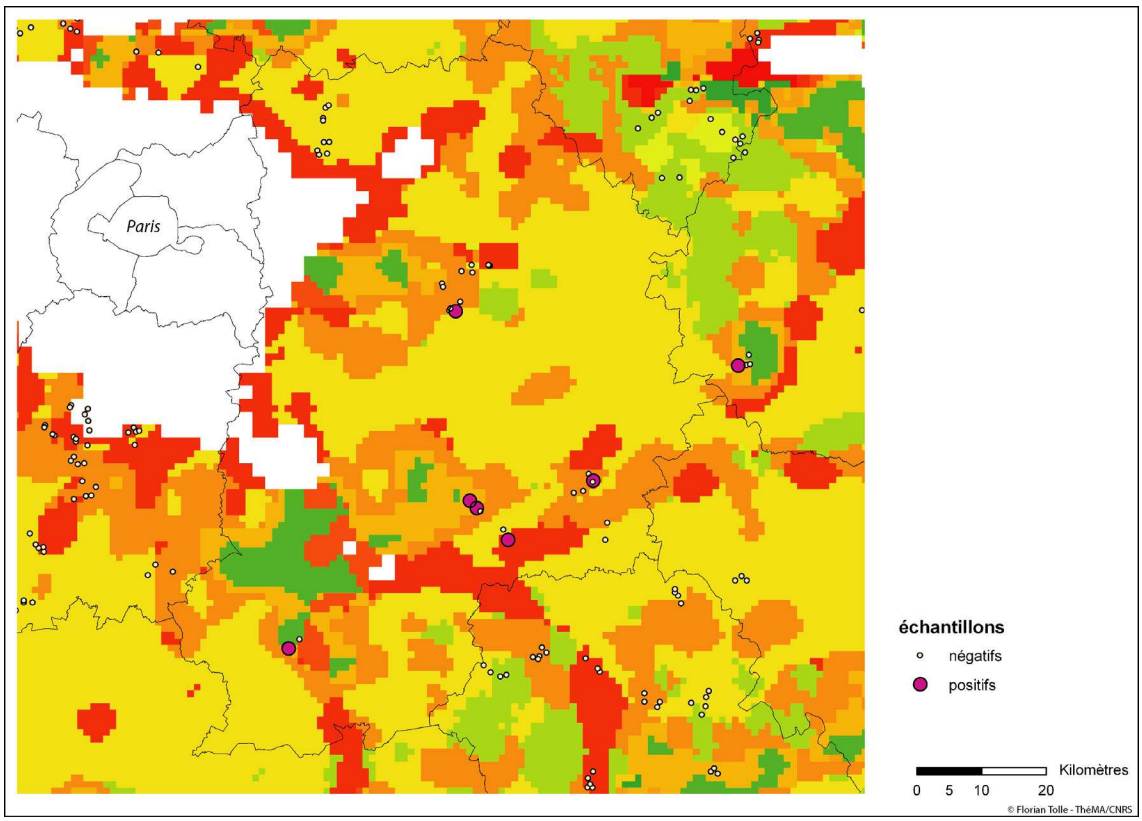


Figure 99 : Présomption de risque et présence du parasite, agrandissement sur la Seine-et-Marne.

Les sept échantillons positifs visibles sur la carte sont nettement associés aux sous-types paysagers présumés les plus favorables. La matrice paysagère, représentée ici en jaune, correspond au sous-type cultivé dominant qui présente un risque attendu moyen. Cependant, ici, la présence parasitaire semble corrélée à des paysages plus spécifiques et plus complexes, portant sur des espaces restreints. La région représentée ici n'était pas attendue comme *a priori* favorable au parasite. C'est un des intérêts de la méthode exploratoire que nous avons mise en place. Elle permet de replacer les occurrences du parasite dans des contextes paysagers particuliers et clairement identifiables dans l'espace.

3.2 Paysage et potentiel en France

Comme nous l'avons vu, les échantillons positifs sont répartis sur la totalité du territoire échantillonné. La prévalence estimée sur la totalité de cette zone est donc de 2,9 % (intervalle de confiance à 95 % de la moyenne : 2,3-3,5). La présence du parasite est ainsi confirmée sur toute la zone d'étude, y compris dans des régions où sa présence n'avait jamais été attestée. Sur l'ensemble français, les limites d'extension du parasite ne semblent pas atteintes à l'heure actuelle, et c'est la poursuite du programme d'échantillonnage qui permettra éventuellement de la déterminer. Les nouvelles régions où le parasite a été trouvé peuvent être considérées comme susceptibles de permettre la survie de ses hôtes en nombre suffisant pour le maintien du cycle, et notamment pour la survie des œufs dans l'environnement.

Il est difficile d'évaluer si cette nouvelle situation épidémiologique peut-être imputée à une réelle extension de la zoonose en France, ou si c'est le fait d'avoir cherché spécifiquement et de manière systématique le parasite qui a conduit à mettre en lumière une situation préexistante. Le faible nombre de cas humains recensés dans les zones nouvellement identifiées, ainsi que le manque d'information sur la maladie, peuvent avoir entraîné la non-détection du parasite alors qu'il était déjà présent. Faute de données de référence, il est impossible d'évaluer l'évolution temporelle de la présence du parasite et d'attester son émergence potentielle en France. Toutefois, la répartition homogène des échantillons sur toute la zone, qui couvre des foyers d'endémie connus, incite à poser la question de la prévalence précise dans ces zones, ainsi que la question de la détection des cas humains qui pourraient être nettement plus nombreux que le nombre actuellement recensé.

La grande diversité des paysages au sein desquels le parasite a été identifié peut être interprétée à différents niveaux. Tout d'abord, cela peut signifier que les conditions favorables d'interaction entre hôtes du parasite sont plus largement répandues que ne le laisse prévoir notre hypothèse de départ. En effet, les premiers résultats présentés ici indiquent que les populations de renards et de campagnols sont présentes en nombre suffisant sur toute la zone échantillonnée, et dans tous les contextes identifiés. La réalisation du cycle parasitaire serait donc nettement moins contrainte par les densités d'hôtes qu'il n'était présumé jusqu'à présent. Notamment, la densité d'hôtes intermédiaires ne semble pas jouer un rôle crucial dans la persistance du cycle. Cela ne remet pas en cause l'hypothèse selon laquelle de fortes densités de campagnols entraînent de fortes prévalences vulpines, mais cela illustre le fait que le parasite peut établir son cycle dans des contextes très différents, et même ceux supposés peu favorables. L'hypothèse d'un cycle fonctionnant localement sur de petites communautés de campagnols, concentrées dans des habitats de petites superficies, peut ainsi être formulée. Dans ce cas précis, le problème lié à la source de description de l'occupation du sol peut s'avérer aigu. En effet, la taille

minimale des unités paysagères décrites dans Corine Land Cover peut tout à fait conduire à ignorer ces zones restreintes où le cycle est susceptible de s'établir. Typiquement, les lisières de champs ou les espaces verts ne seront pas représentés dans Corine Land Cover. De même, certaines cultures comme la luzerne sont favorables à certains campagnols, comme le Campagnol terrestre, mais sont classées sans distinction en tant que cultures dans Corine Land Cover. Toutefois, Corine Land Cover offre un outil de caractérisation du contexte de vie des hôtes qui semble ici confirmer la multiplicité des scénarios favorables à l'établissement conjoint de populations d'hôtes intermédiaires et définitifs.

L'approche exposée ici offre un aperçu de la répartition des œufs d'*E. multilocularis* dans les paysages. Cette approche s'est construite progressivement à partir des données disponibles. Elle offre l'avantage de ne pas être figée. Il est, en effet, possible d'intégrer de nouveaux échantillons dans la typologie et ce, aux deux niveaux exposés. Maintenant que les paysages ont été caractérisés précisément pour la plus grande partie du territoire français, les nouvelles données viendront s'inscrire dans les sous-types correspondants à l'espace où elles ont été collectées. Elles alimenteront ainsi les statistiques de prévalence et permettront de confirmer, d'affiner ou de modifier la hiérarchie identifiée actuellement. L'identification du parasite à plusieurs reprises dans un sous-type paysager précis conduirait à une augmentation de la prévalence relative de ce contexte, et donc à sa prise en considération plus nette dans la typologie et la représentation du risque de présence parasitaire. L'extension de l'échantillonnage aux zones composites, notamment celles du midi, pourrait, toutefois, demander un retour sur les typologies paysagères.

L'étendue couverte par la campagne d'échantillonnage française et la nature des données d'occupation du sol à notre disposition nous ont conduit à n'aborder les contextes paysagers à l'échelle de la France qu'à partir de la composition des paysages. Pourtant, nous l'avons vu dans le cas du Doubs, il est probable que la configuration des paysages entre également en compte. Il est tout à fait envisageable d'aller plus loin dans l'analyse paysagère et d'appliquer aux données françaises les méthodes de régression logistique évoquées au chapitre précédent. Pour ce faire, il semble cependant nécessaire de disposer d'autres données spatiales, couvrant les espaces d'intérêt à une échelle plus fine. Cette phase pourrait se concentrer sur certaines régions qui offrent des situations épidémiologiques jusque là insoupçonnées. Le cas des échantillons positifs récoltés en Seine-et-Marne pourrait faire l'objet d'une étude spécifique telle que celle conduite dans le Doubs. Celle-ci pourrait se doubler d'une prospection sur le terrain visant à préciser les habitats d'hôtes intermédiaires sur la zone concernée, ainsi que les modes d'utilisation de l'espace par les renards.

Conclusion

La présence d'échantillons positifs sur l'ensemble de la zone d'étude du programme français d'épidémiosurveillance nous a conduit à caractériser les contextes paysagers en fonction de la composition de l'environnement local des échantillons. L'analyse exploratoire des paysages rencontrés dans les environs des fèces positives nous a conduit à retenir cinq variables paysagères principales. Les nuées dynamiques floues nous ont ensuite amené à définir un rayon d'analyse cohérent, ainsi qu'un nombre de types optimal. Ce protocole, fondé sur l'observation, permet de conduire une exploration indépendante des résultats publiés par ailleurs, ou du dire expert. Ces deux approches se complètent et, in fine, doivent s'enrichir l'une l'autre.

Un premier niveau de typologie a ainsi abouti à la caractérisation de six types paysagers au rayon d'analyse de 5000 mètres. La répartition des échantillons positifs dans ces types n'a pas révélé de différences probantes entre les types, excepté pour deux types marginaux où ceux-ci étaient moins représentés. Quatre des six types de premier niveau ont fait l'objet d'une nouvelle typologie à une échelle plus fine. Ce second niveau d'échelle a été déterminé spécifiquement pour chaque type selon la méthode utilisée pour la première étape. Les vingt sous-types paysagers issus de ce second niveau de partition, ainsi que le type alpin de premier niveau, ont été hiérarchisés en fonction de leur prévalence.

La représentation ordonnée, en fonction de la prévalence, des sous-types paysagers à l'échelle de la France n'a pas permis d'identifier de grandes régions particulières, à l'exception peut-être d'une zone à plus fort potentiel à l'ouest, et de quelques entités à faible potentiel dans les grands secteurs forestiers. En revanche, une multitude de petits foyers apparaissent à travers l'ensemble français. Le constat montre donc la grande dispersion des paysages présumés favorables au parasite. Plus précisément, le parasite se rencontre dans tous les types paysagers spécifiés ici, ce qui montre une fois encore, que (i) les hôtes nécessaires au cycle parasitaire sont susceptibles d'être présents dans la totalité des contextes paysagers identifiés, et que (ii) les densités d'hôtes n'influent pas, ou peu, sur l'établissement du cycle parasitaire dans un paysage donné. Cette dernière considération n'est valable que pour la présence d'E multilocularis, et non pour la charge parasitaire attendue qui est plus certainement liée aux densités d'hôtes intermédiaires et définitifs.

L'extension à l'ensemble français de la typologie des contextes, et son interprétation par les valeurs de prévalence associées, ne sont écologiquement recevables que dans l'hypothèse du maintien à des niveaux suffisants des populations

d'hôtes, et de conditions climatiques homogènes. C'est à l'échelle de l'Europe que les contraintes climatiques sont maintenant évoquées.

Chapitre 3

A l'échelle de l'espace européen, et la France en Europe : le facteur climatique

Les méthodes et les outils appliqués aux deux niveaux d'échelle évoqués dans les chapitres précédents sont susceptibles d'être appliqués à d'autres jeux de données similaires. Les données sur lesquelles travaillent les différents acteurs du réseau européen EchinoRisk sont le plus souvent associées à des unités administratives. Ce manque de précision quant à la localisation des données est parfois compensé par le grand nombre de données disponibles, qui permet d'identifier plus facilement d'éventuels foyers. Néanmoins, nous l'avons évoqué, le caractère spatialement discontinu et techniquement hétéroclite des données épidémiologiques européennes nous incitera certainement à considérer les analyses à mettre en œuvre pays par pays, ce qui sera l'objet de travaux ultérieurs.

A l'échelle du continent, et dans l'état d'avancement du programme EchinoRisk, il nous a paru pertinent d'examiner, en premier lieu, la répartition des conditions climatiques entrant dans le cycle parasitaire. Nous l'avons vu, ces conditions ont une grande influence sur la survie des œufs du parasite dans l'environnement (Veit et *al*., 1994). La dessiccation et la chaleur entraînent une destruction rapide de l'agent pathogène responsable de l'échinococcose alvéolaire.

Ces paramètres ont été intégrés en climatologie sous la forme d'indices xérothermiques. Les données de température et d'humidité à notre disposition nous ont permis de définir les zones connaissant une sécheresse au mois de juillet en Europe. Nous avons ensuite apporté des éléments de discussion quant à l'opportunité

d'assimiler ces zones à une limite théorique d'extension du parasite. Puis nous avons reporté notre attention sur l'espace français, en comparant les résultats d'échantillonnage et les limites xérothermiques. Enfin, nous avons tenté d'associer les prévalences estimées par le paysage et les conditions climatiques dans un modèle multicritère.

La situation épidémiologique actuelle en Europe est finalement rappelée et actualisée, et les perspectives de recherche qui feront suite à nos travaux sont exposées.

1 Vers une limite méridionale d'extension parasitaire

1.1 Caractéristiques climatiques et intégration d'hypothèses écologiques

Les caractéristiques du cycle parasitaire d'*E. multilocularis* font que seul le stade libre de son développement est directement dépendant des conditions climatiques. De fait, le parasite peut « passer l'été » dans l'organisme des hôtes, et plus spécifiquement dans celui des campagnols, qui peuvent s'infester avant la saison la plus sèche et vivre jusqu'à l'automne. Le climat est également susceptible d'influer sur les hôtes du parasite. Si le renard ne semble pas sensible aux variations climatiques, nous avons vu dans le troisième chapitre de la deuxième partie (figure 52) que les communautés de campagnols sont différentes dans la partie sud-est de la France où règne un climat méditerranéen. Cela s'explique essentiellement par l'influence du climat sur l'occupation du sol qui, à son tour, conditionne l'établissement des communautés de micromammifères.

Il est donc probable que les conditions climatiques influent à la fois sur les hôtes intermédiaires du parasite et sur la survie des œufs du parasite dans l'environnement. Dans l'éventualité de conditions climatiques défavorables relativement restreintes dans le temps, on peut émettre l'hypothèse que la pérennité du cycle parasitaire ne sera pas remise en cause et ce, grâce au temps nécessaire à chacun des stades du parasite au sein des hôtes. Néanmoins, dans le scénario de conditions climatiques fortement défavorables pendant des périodes plus longues, on peut postuler qu'elles altèrent le cycle parasitaire local au point de constituer la limite d'extension d'*E. multilocularis*.

1.2 Des indices reflétant les contraintes du milieu

Les caractéristiques liées à la survie des œufs du parasite nous ont conduit à chercher, dans les travaux menés en climatologie, des indices susceptibles de prendre

en compte à la fois les paramètres de température et d'humidité. Deux indices principaux ont retenu notre attention : l'indice de Gaussen et l'indice de Birot. Ces indices sont dits xérothermiques car ils décrivent à la fois l'humidité et la température de l'air.

Gaussen propose un indice permettant de qualifier un mois comme sec. Un mois est considéré comme tel quand le rapport Précipitations (en millimètres) / Température (en degrés Celsius) est inférieur à 2. L'indice de Birot intègre le nombre de jours de pluie dans le mois pour définir $\frac{n.p}{t}$ avec n pour le nombre de jours de pluie, p pour les précipitations et t pour la température mensuelle moyenne (Péguy, 1970). Birot qualifie d'arides les mois où l'indice est inférieur à 10. L'indice de Birot offre l'avantage d'intégrer la fréquence des pluies. En effet, des pluies répétées, même faibles, au cours des mois chauds, peuvent favoriser la survie des œufs du parasite. A l'inverse, des précipitations plus importantes mais plus espacées dans le temps peuvent induire la destruction des œufs.

Comme nous l'avons vu, nous avions à notre disposition les données nécessaires à l'établissement de ces indices à l'échelle de l'Europe. L'algèbre de carte nous a permis de calculer les valeurs des indices de Gaussen et de Birot. Un simple seuillage des valeurs obtenues, en fonction des références données par les auteurs de ces indices, nous donne une vue des zones à considérer comme sèches et chaudes au mois de juillet (figures 100 et 101).

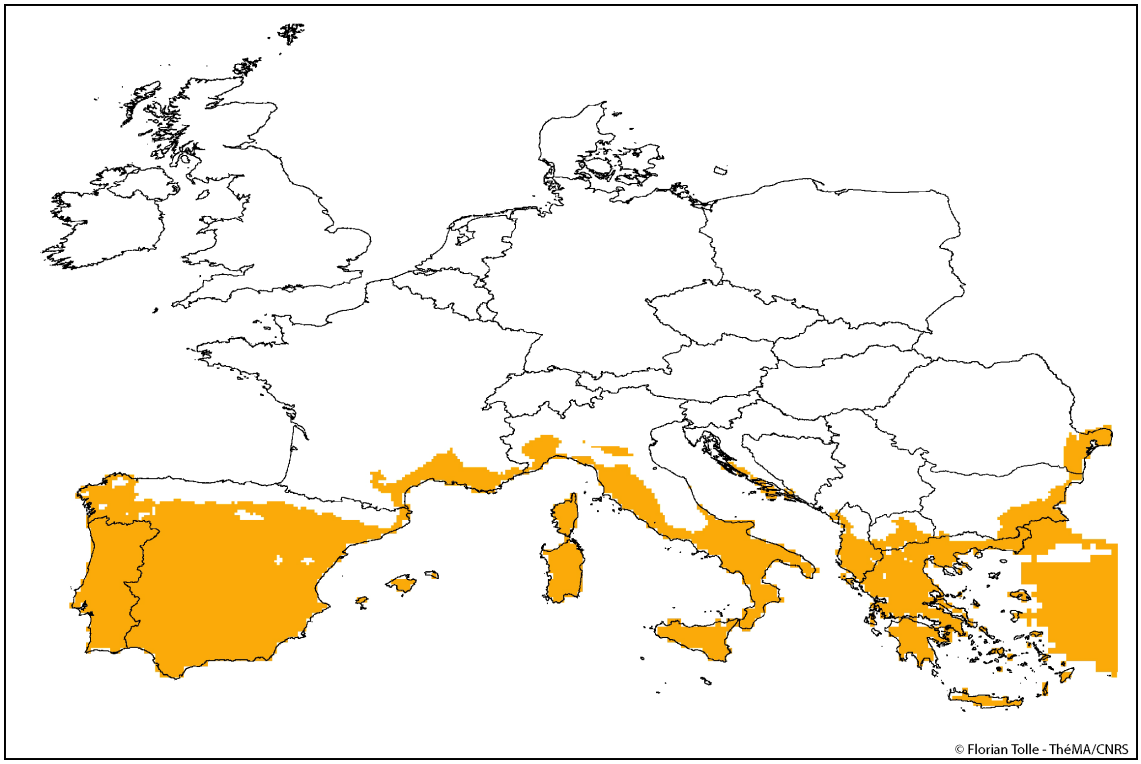


Figure 100 : Indice xérothermique de Gaussen en Europe.

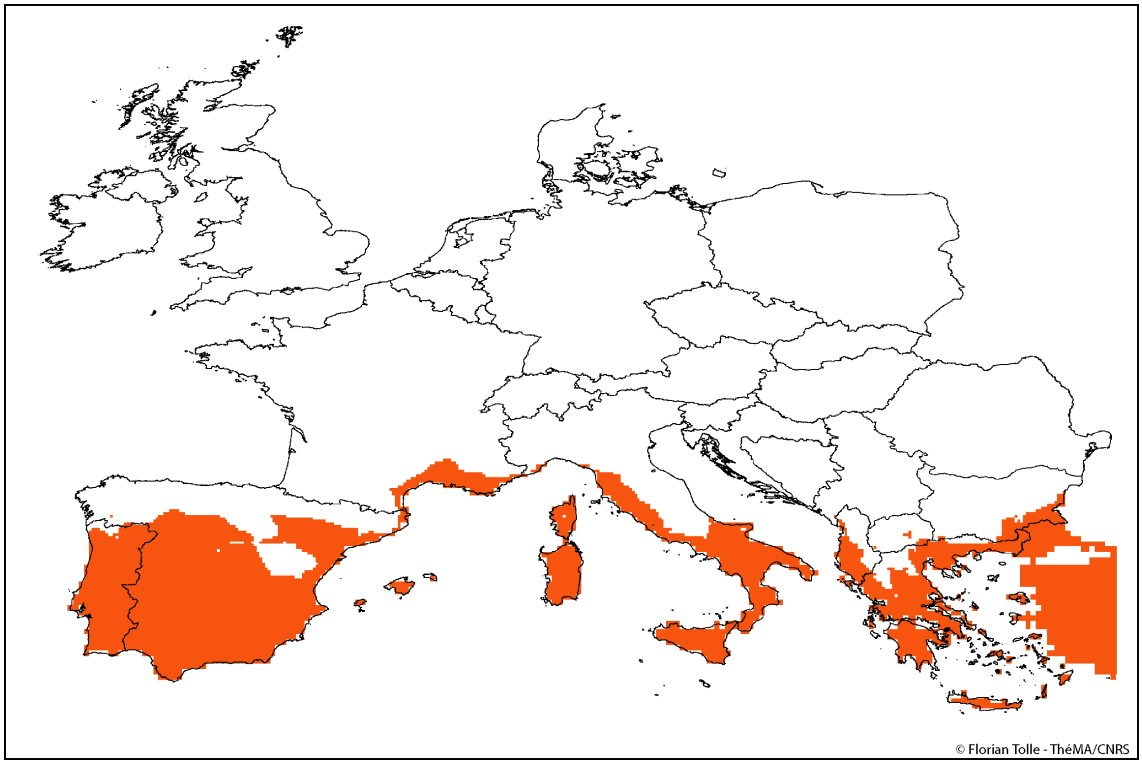


Figure 101 : Indice xérothermique de Birot en Europe.

On constate ici que l'indice de Birot offre une délimitation un peu plus stricte des zones xérothermiques. Ces deux indices mettent en évidence les régions connaissant un climat de type méditerranéen en Europe. Si l'on retient les seuils associés aux indices de Gaussen et de Birot pour définir la limite d'extension du parasite à l'échelle du continent, plusieurs constats s'imposent. Tout d'abord, la péninsule ibérique ne semble pas offrir de conditions climatiques favorables. De même, le sud de l'Italie et la Grèce ne semblent pas permettre la persistance du cycle parasitaire. En France, c'est le sud-est du pays, au climat méditerranéen affirmé, qui ressort nettement. A l'heure actuelle, les données épidémiologiques recensées en Europe n'ont pas été collectées dans ces zones, à l'exception de quelques échantillons en France. Une absence systématique du parasite dans ces régions permettrait de valider la pertinence de l'approche développée en y étendant la zone échantillonnée, à des fins de vérification.

En France, quatre échantillons récoltés dans le sud-ouest de la Drôme se situent dans une zone considérée comme défavorable en fonction de l'indice de Gaussen (figure 102). Ces quatre échantillons sont négatifs. Cela n'est toutefois pas suffisant pour confirmer l'hypothèse climatique émise précédemment.

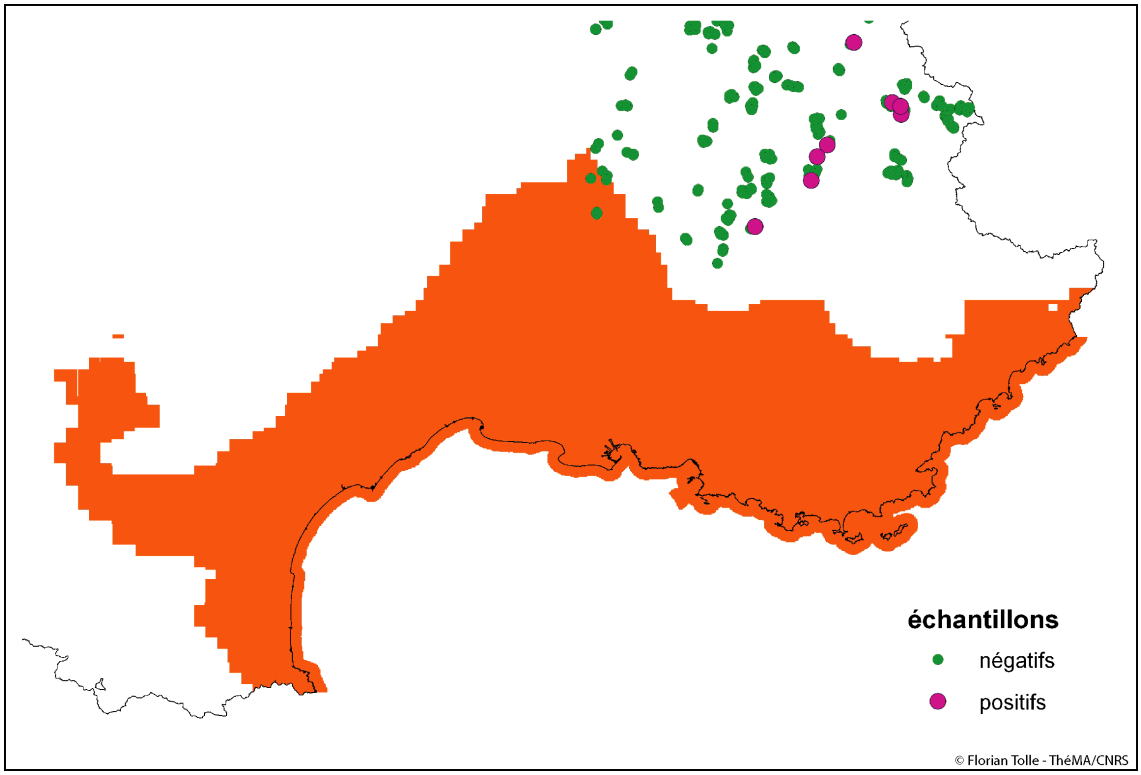


Figure 102 : Indice de Gaussen et échantillons de fèces dans le sud-est de la France.

L'échantillon positif le plus méridional de la base de données française se situe également dans le département de la Drôme. Il a été récolté dans le sud-est du département, dans la zone de la montagne de Lure, et n'entre pas dans la zone présumée défavorable au parasite. Dans ce cas précis, le relief contribue à la limite des indices xérothermiques. Rappelons que le relief est pris en compte dans l'interpolation des données climatiques que nous utilisons.

Dans l'optique d'intégrer de manière synthétique les différentes composantes du cycle parasitaire, il peut sembler opportun d'appliquer à la carte de risque potentiel proposée au chapitre précédent un masque visant à exclure les zones climatiques présumées défavorables. Si l'on retient les limites suggérées par le seuil de l'indice le plus strict, en l'occurrence l'indice de Birot, on obtient une carte intégrant contextes paysagers et contraintes climatiques (figure 103).

Cette carte ne diffère pas foncièrement de la carte des contextes paysagers (figure 97). Cela s'explique par la spécificité des paysages de la zone méditerranéenne qui, n'étant pas représentés dans l'environnement des données fèces récoltées, n'apparaissaient pas dans la typologie réalisée. Les liens entre climat et occupation du sol s'illustrent donc, dans notre cas, par des similitudes importantes entre paysages méditerranéens et indices xérothermiques. Cette redondance offre

cependant l'avantage d'étayer le raisonnement développé dans le chapitre précédent et d'en valider les résultats.

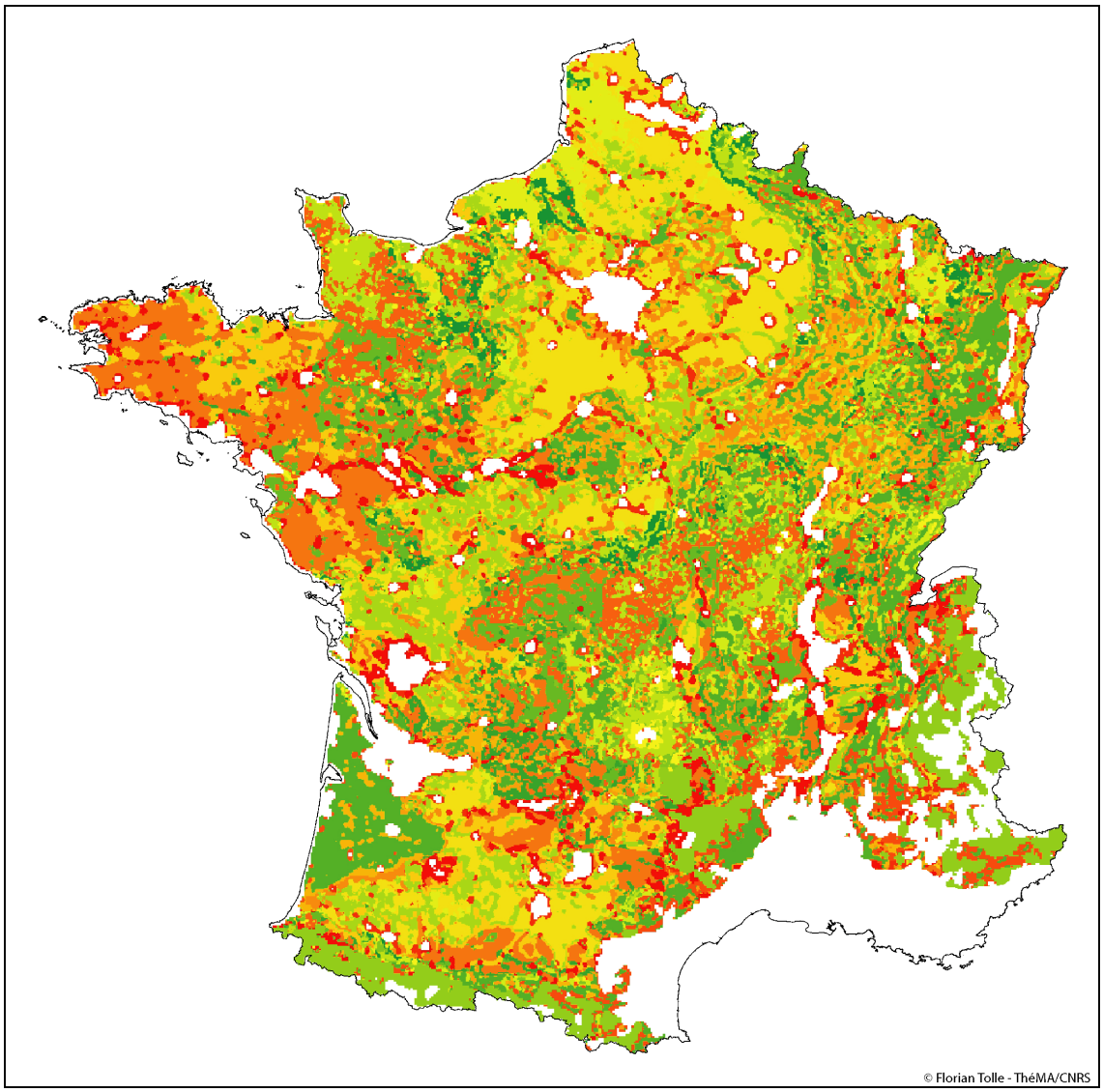


Figure 103 : Risque paysager, zones complexes et xérothermiques exclues.

On peut s'interroger sur le seuil xérothermique le plus pertinent à prendre en compte : (i) la valeur minimale de l'indice pour tous les points échantillonnés, ou (ii) la valeur de l'indice pour le point positif le plus au sud. La différence ne porte que sur une petite marge, qui correspond, à peu de choses près, au seuil 2 proposé par Gaussen.

1.3 Vers un modèle multicritère

A ce stade, nous disposons de deux indicateurs sur la présence potentielle du parasite : (i) les prévalences potentielles indiquées par les contextes paysagers, et (ii)

l'humidité plus ou moins forte en période chaude, déclinée sur l'ensemble du territoire par les indices xérothermiques (figure 104).

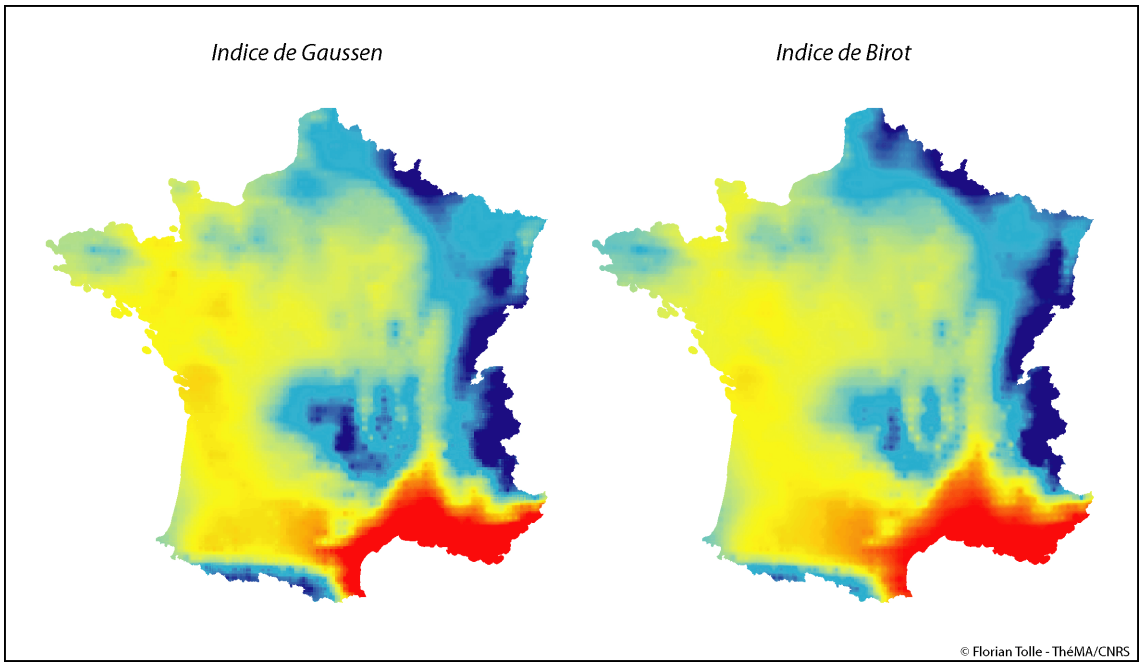


Figure 104 : Représentation continue des indices de Gaussen et de Birot en France.

Il peut donc être intéressant d'associer ces deux indicateurs pour créer un modèle synthétique. Cette entreprise est fort exploratoire, puisque nous ne savons pas précisément si le facteur humidité d'été joue un rôle déterminant dans le développement du parasite. Du moins peut-on présumer qu'au-delà du seuil déterminé ci-avant, il existe un gradient reliant développement parasitaire et humidité estivale.

Nous développons cette approche par la méthode d'évaluation multicritère classique, procédant par combinaison linéaire des facteurs dérivés des indicateurs de base. Chaque indicateur est normalisé sur une étendue constante (par exemple [0 – 100]), représentant une progression du moins favorable au plus favorable. Les facteurs entrent ensuite ensemble dans une combinaison linéaire. Habituellement, des poids différents sont affectés à chaque facteur en fonction de sa contribution estimée. En l'absence de références précises, nous considérons que les deux facteurs sont de poids égal.

L'aptitude à l'accueil du parasite (AAP) est donc calculée de la façon suivante :

AAP = facteur de prévalence potentielle paysagère * 0,5 + facteur d'humidité * 0,5

Avec :

Facteur de prévalence potentielle paysagère = (Risque paysager – 1,11) * 18

Facteur d'humidité = (indice de Gaussen – 0,47) * 15,45

(les constantes reflètent l'étalement de chaque critère sur l'intervalle [0 – 100].)

Les zones sèches (indice de Gaussen) et les zones de paysage complexe sont surimposées à la carte finale (figure 105).

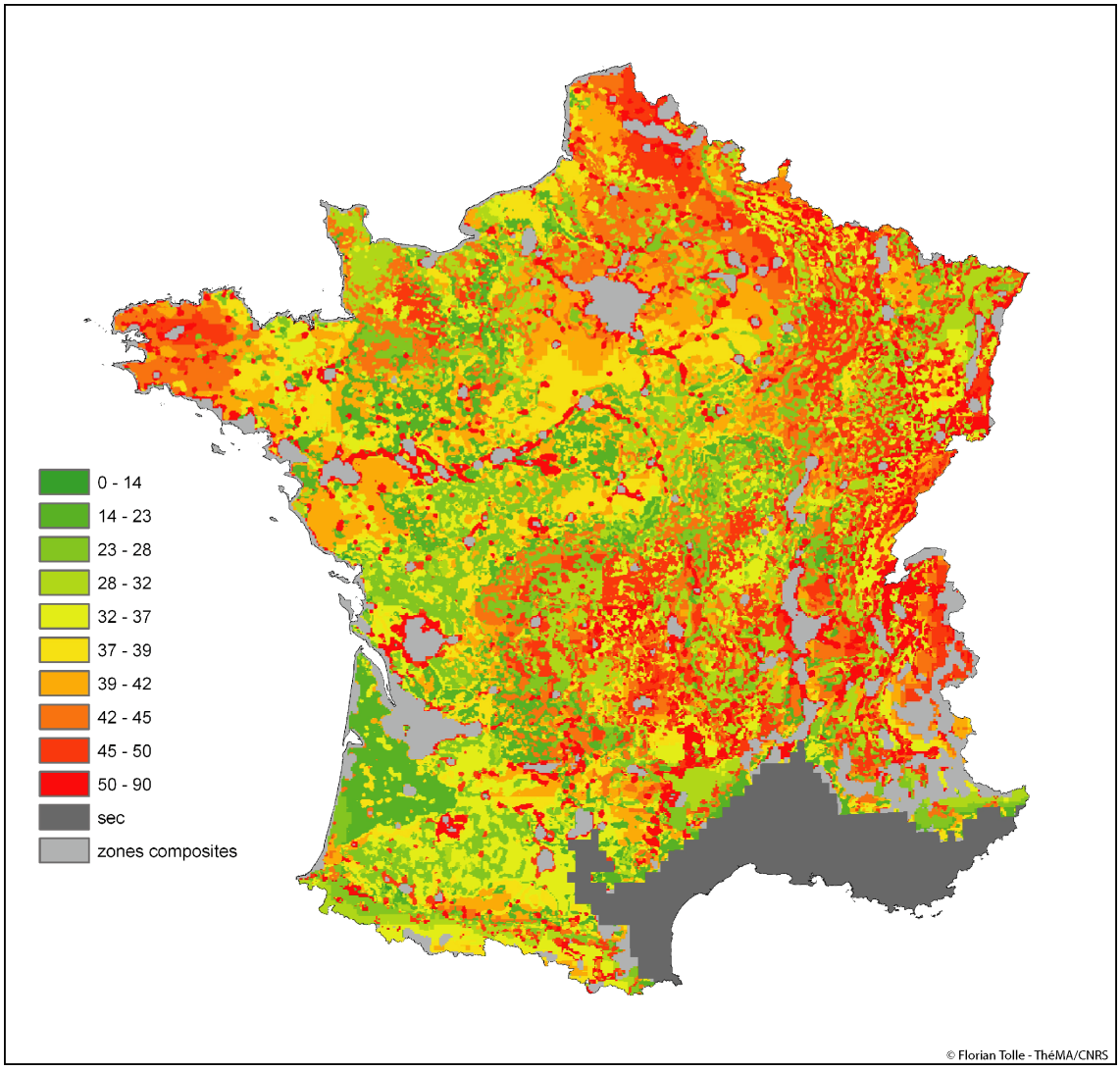


Figure 105 : Evaluation multicritère. Aptitude pour l'accueil du parasite, intégrant facteurs paysagers et climatiques. Les classes sont découpées par déciles, avec une gradation de l'aptitude sur une échelle de 1 à 100.

La carte obtenue montre une répartition bien différente de celle du « risque paysager », avec un basculement ouest-est global (ouest atténué, est renforcé), conformément à l'opposition océanique –continental de l'indice de Gaussen.

A l'est, la synthèse fait repasser en « fort potentiel » les zones identifiées à risque paysager moyen, qui s'agrègent aux quelques points forts préalablement identifiés sur ces secteurs. On voit ainsi ressortir nettement le second plateau et les monts du Jura, les côtes lorraines, la périphérie vosgienne, les Alpes du Nord et le cœur du Massif Central. Le nord du Bassin Parisien ressort également à fort potentiel. Le centre du Bassin, ou la périphérie parisienne, sont encore plus clairement en potentiel moyen. Du côté ouest, deux régions demeurent en valeurs hautes, schématiquement le Finistère et le Calvados. Globalement, le potentiel est très atténué, à l'exception de quelques points à l'exemple de la périphérie de Rennes, ou de la ligne singulière de la Loire. Le sud-ouest diffère peu dans cette représentation ou dans celle de la figure 103. Il est vrai que, dans cette région, l'indice xérothermique est marqué par des valeurs intermédiaires de.

Cette synthèse correspond peut-être plus à l'image attendue au départ du programme français, qui a focalisé son attention sur le tiers nord-est du pays et le Massif Central, suspectés de plus forte endémie. Elle conserve néanmoins les surprises des deux régions à l'ouest, de la périphérie parisienne et de quelques « points chauds ». Elle n'est qu'un modèle à confirmer, mais son intérêt réside au moins dans la prise en compte de deux critères très différents et correspondant à des échelles très contrastées, allant des quelques kilomètres des indicateurs paysagers, aux centaines de kilomètres des gradients climatiques.

En Europe, les indices xérothermiques constituent un outil simple d'identification des régions pouvant être considérées comme écologiquement défavorables à l'établissement du cycle parasitaire d'*E. multilocularis*. La validité de ces limites potentielles pourra être confirmée ou affinée par l'analyse d'échantillons provenant de zones ainsi mises en évidence. Cette validation aura d'autant plus de poids qu'elle sera effectuée à proximité immédiate de régions où le parasite est présent. En France, le département de la Drôme semble approprié à ce type de protocole. Nous l'avons vu, un échantillon positif a confirmé la présence du parasite à proximité de la limite théorique d'extension. En outre, la présence de zones de transition rapides entre montagnes, où le parasite a été identifié, et vallées, où il n'est pas attendu, se prête à l'établissement de collectes d'échantillons par transect qui pourraient confirmer le rôle des facteurs climatiques sur l'extension méridionale d'*E. multilocularis*.

Nous l'avons vu à l'échelle de la France, la faculté d'adaptation du parasite et de ses hôtes à une grande variété de contextes paysagers rend difficile la prévision de la

présence parasitaire. L'intégration de l'humidité dans les modèles et la proposition d'une limite méridionale théorique d'extension du parasite contribuent, cependant, à définir les espaces au sein desquels le parasite est attendu. L'incidence d'une zoonose sur un espace peut se définir selon trois critères principaux : la présence, la prévalence et l'absence du parasite. Ce sont ces trois dimensions que nous avons cherché à prendre en considération au fil de notre raisonnement. Les travaux menés sur *E. multilocularis* en Europe contribuent à l'actualisation régulière des données sur le parasite. A notre tour, nous dressons maintenant un bilan des connaissances actuelles sur l'extension de la zoonose.

2 Perspectives européennes

2.1 *E. multilocularis* à l'échelle du continent

Les travaux conduits dans le cadre du programme EchinoRisk ont permis de confirmer ou d'infirmer la présence du parasite dans de nombreuses régions (figure 7). La figure 106 dresse le bilan de la présence d'*E. multilocularis* en Europe en fonction des connaissances disponibles en 1990 et en 2000 (Torgerson et Budke, 2003).

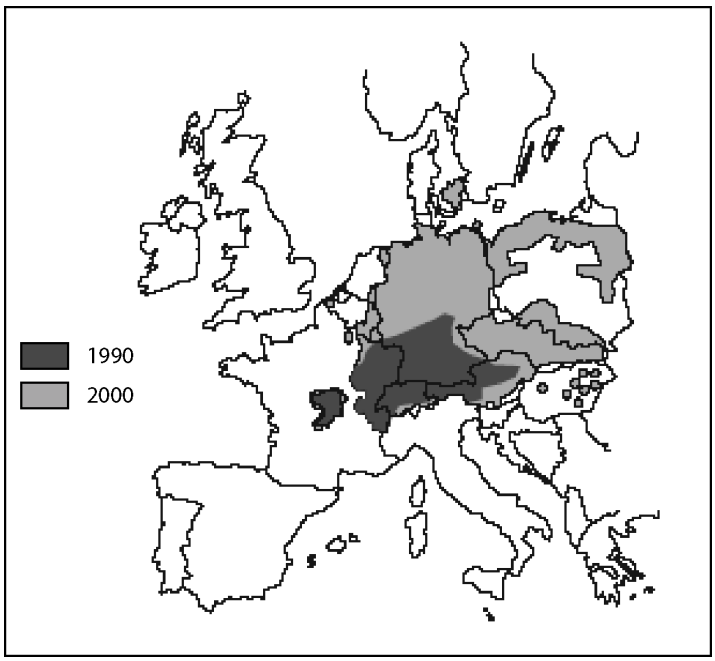


Figure 106 : Extension présumée d'E. multilocularis en Europe en 1990 et en 2000 (Source : Torgerson et Budke (2003) d'après Eckert et al. (2000) et Romig (2002)).

Eckert et Deplazes (1999) confirment que le nombre de pays au sein desquels le parasite a été localisé n'a cessé d'augmenter. Alors qu'à la fin des années 80, il n'était connu que dans quatre pays européens, en 1999, dix pays étaient dénombrés. Depuis cette date, de nouveaux pays sont venus s'ajouter à la liste, comme l'illustre la figure 106.

Dans l'est de l'Europe, les travaux de Miterpakova et *al*. (2003) en Slovaquie ont démontré, sur la période 2000-2002, des prévalences vulpines de l'ordre de 30 % alors que le parasite n'était pas connu sur le territoire slovaque avant 1999 (Dubinsky et *al*., 1999). En 2002, le parasite venait d'être identifié en Hongrie dans les régions frontalières de la Slovaquie (Sréter et *al*., 2003). En République Tchèque, Martinek et *al*. (2001) ont déterminé des prévalences vulpines pouvant atteindre 63 % dans l'ouest du pays entre 1997 et 1999.

En Pologne, la présence d'*E. multilocularis* est documentée depuis 1995 (Malczewski et *al*., 1995), notamment dans la région de Gdansk au nord du pays. Cependant, l'échinococcose alvéolaire identifiée chez seize patients polonais dénote d'une présence ancienne du parasite sur ce territoire. Il semble que c'est le manque de recherche spécifique du parasite qui a conduit à ignorer sa présence jusqu'à une période récente.

Aux Pays-Bas, Van der Giessen et *al*. (2004) ont constaté une prévalence vulpine de 9,4 % dans une zone frontalière avec l'Allemagne. La présence du parasite dans le pays est connue depuis 1998. En Belgique, deux études confirment la présence du parasite dans la majeure partie du pays. Losson et *al*. (2003) font état d'une prévalence de 20 % dans le sud du pays. La distribution du parasite y est beaucoup plus importante que celle qui était attendue. Dans le nord par contre, Vervaeke et *al*. (2003) signalent des prévalences encore faibles mais une situation préoccupante.

Récemment, Manfredi et *al*. (2002) ont rapporté le premier cas d'infestation vulpine dans une zone frontalière avec l'Autriche.

Au Royaume-Uni, Smith et *al*. (2003) ont effectué un dépistage chez 588 renards provenant de nombreuses régions du pays et n'ont pas identifié le parasite. Ce travail a permis de confirmer la situation actuelle d'absence du parasite en Grande-Bretagne et pourra servir de référence en cas d'arrivée d'*E. multilocularis*.

Ces travaux de recherche, ainsi que les résultats du programme français, nous ont conduit à proposer une actualisation de la carte de répartition d'*E. multilocularis* en Europe (figure 107). Outre de petites extensions en Italie du nord, en Slovaquie, en Hongrie et en Pologne, c'est la France et la Belgique qui sont concernées par les maximums d'extension, marquant un déplacement soutenu vers l'ouest…ou une meilleure enquête spatiale.

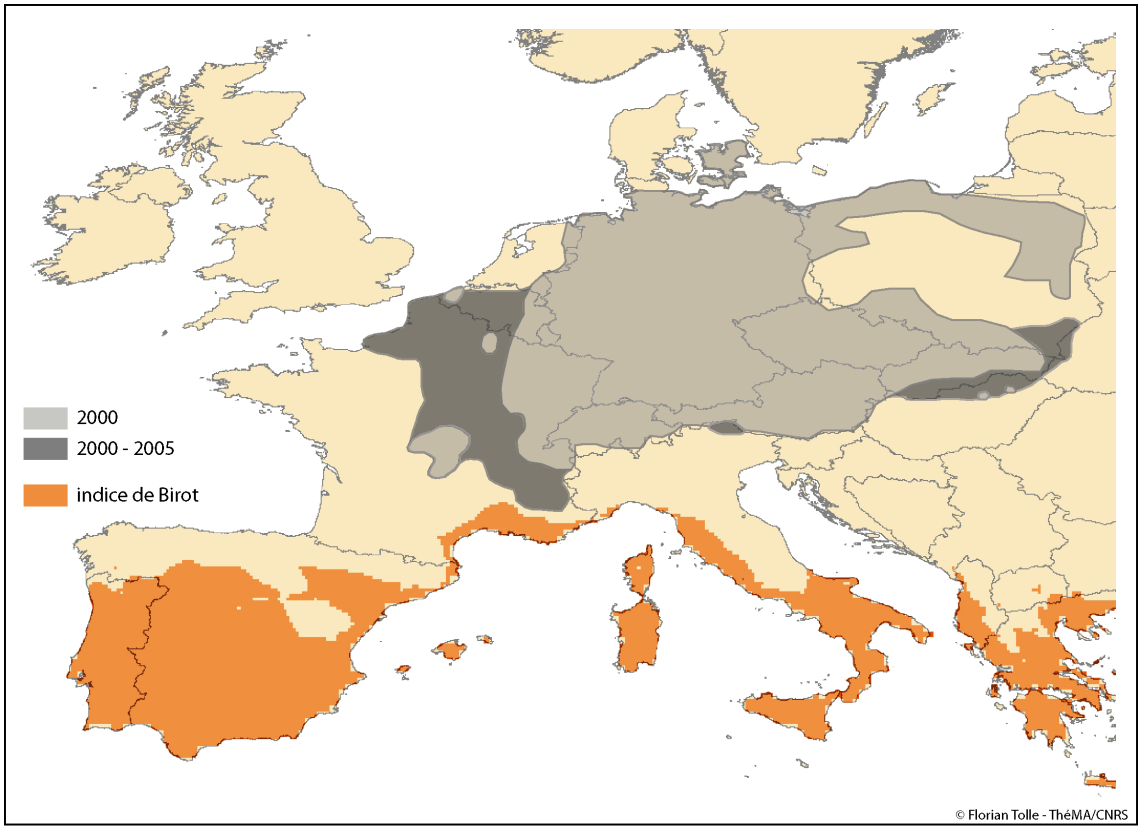


Figure 107 : Extension présumée d'E. multilocularis en Europe en 2005.

Les conclusions ébauchées ici, et les résultats de l'analyse paysagère menée à l'échelle de la France, semblent montrer que le parasite responsable de l'échinococcose alvéolaire ne connaît que peu de facteurs limitant sur le plan spatial et sur le plan écologique. Ce constat, bien que déroutant, nous incite à pousser plus loin les méthodes développées et à prospecter de nouvelles pistes de recherche.

2.2 Développements futurs et horizons de recherche

Les méthodes développées dans le Doubs et en France ne s'appliquent pas directement aux données disponibles dans les autres pays du programme EchinoRisk. Néanmoins, il est envisageable d'adapter ces outils pour qu'ils prennent en compte des données récoltées à la commune ou au canton, comme c'est fréquemment le cas. L'utilisation des centroïdes des unités administratives peut permettre d'appliquer les techniques radiales d'exploration de l'hétérogénéité des paysages que nous avons présentées, à quelques changements d'échelle près. Les indices paysagers destinés à la régression logistique binaire peuvent être calculés pour chaque unité de surface minimale de la base de données et ainsi être testés. En pratique, les données d'occupation du sol de Corine Land Cover sont disponibles pour la totalité des pays participants. D'autres sources de données, comme les variables climatiques, sont également disponibles à l'échelle européenne. Enfin, les laboratoires ont

généralement à leur disposition des données propres qui peuvent être incluses dans le travail d'analyse.

Des collaborations sont actuellement en cours dans l'objectif de développer ces méthodes, notamment avec les laboratoires tchèques et autrichiens du programme européen. Les connaissances de terrain et les approches développées localement dans chacun de ces laboratoires, mais aussi dans le reste des pays participants à EchinoRisk, engendrent une dynamique de recherche qui ne se dément pas à chaque réunion du programme. À l'échelle du continent, la diversité des contextes paysagers où *E. multilocularis* a été identifié pose encore de nombreuses questions quant aux facteurs favorisant sa persistance dans l'environnement et son développement au sein des hôtes. La tâche est d'ampleur et le programme de travail nécessaire à sa mise en œuvre est ambitieux.

Dans le cadre d'EchinoRisk, des cartes de l'indice prairial ont été transmises à chacun des pays participants. Dans une logique similaire, il serait envisageable d'établir, pour chaque pays en faisant la demande, un bilan des espèces d'hôtes intermédiaires présentes, selon le protocole développé dans le troisième chapitre de la deuxième partie. De même, l'utilisation des indices paysagers pour la détermination de régions présumées à risques peut être transposée dans chaque pays. Nous l'avons également évoqué, la typologie des paysages présumés favorables à la présence parasitaire ne pourra que bénéficier de l'apport d'informations liées à des jeux de données nouveaux.

A une échelle locale, les problèmes posés par les renards contaminés en milieu urbain pourront également être abordés sous l'angle de l'écologie du paysage. Cette thématique est d'autant plus intéressante qu'elle se situe à l'interface immédiate de la faune sauvage et de la population, de l'aléa et de la vulnérabilité humaine. La définition du potentiel des paysages à accueillir les hôtes intermédiaires du parasite dans ces zones urbaines et périurbaines pourrait aider à comprendre les modes d'infestation des renards dans ces milieux spécifiques et donc les facteurs de risque associés.

Conclusion

A l'échelle européenne, les contextes paysagers connaissent une grande variabilité. Du sud de l'Italie à la Pologne, les conditions de vie auxquelles sont soumis le parasite et ses hôtes ne sont pas homogènes. La caractérisation des paysages favorables au parasite nécessite l'analyse conjointe de données écologiques et spatiales dans chaque région prospectée. Ce couple n'est pas encore parfaitement réalisé. En revanche, le rôle des facteurs climatiques sur le cycle parasitaire

d'*E. multilocularis* peut être appréhendé globalement. La représentation des indices xérothermiques à l'échelle du continent nous a permis de matérialiser la limite méridionale théorique d'extension du parasite. Au sud de cette limite, les conditions de température et d'humidité rendent les régions concernées potentiellement inaptes au maintien du cycle parasitaire. En France, le croisement entre les données climatiques et la typologie paysagère constitue un premier pas vers l'intégration globale des multiples facteurs entrant en jeu dans la vie d'*E. multilocularis* et de ses hôtes. Il relativise le rôle du paysage et des échelles locales, et fournit un point de vue synthétique sur la prégnance potentielle du parasite.

L'évolution constante des connaissances sur la répartition du parasite en Europe nous a conduit à en dresser un nouveau bilan. Les résultats français s'inscrivent dans ce travail de description et contribuent à préciser les contours d'une répartition dont les limites ne semblent pas encore avoir été atteintes. Les multiples facettes du risque épidémiologique lié à *E. multilocularis* laissent envisager de nombreuses pistes de recherche que nous n'avons fait qu'évoquer ici.

CONCLUSION DE LA TROISIEME PARTIE

Au cours de cette troisième partie, nous avons abordé les différentes composantes du risque épidémiologique lié à *E. multilocularis* à trois échelles spatiales distinctes. Chacune de ces échelles implique un mode d'appréhension des paysages spécifique. A travers ces échelles, ce sont diverses dimensions du risque sanitaire qui sont également abordées. A l'échelle du département du Doubs, nous avons appréhendé le paysage dans toute la richesse des informations spatiales qu'il recèle. Cette approche, résolument exploratoire, visait à relier les phénomènes écologiques aux facteurs paysagers susceptibles de les expliquer. Les résultats obtenus nous ont incité à mettre en regard le risque présumé de présence parasitaire et la répartition de la population. Une nouvelle campagne d'échantillonnage permettrait de valider ou d'affiner les hypothèses émises. L'utilisation de méthodes similaires dans un contexte paysager nettement distinct serait ensuite à envisager. Ceci pourrait permettre de valider les hypothèses émises dans un premier temps ou, au contraire, de montrer que des paysages différents ont une influence différente sur la répartition du parasite dans l'espace.

En France, nous avons mis en évidence le fait que le parasite se retrouve dans tous les contextes paysagers fréquentés par les renards. Ce constat est valable pour le large tiers nord-est du pays actuellement couvert par le programme français. Il s'appuie également sur les conclusions de nos travaux sur les hôtes intermédiaires. L'effectif restreint d'échantillons positifs en France ne nous permet pas d'obtenir une grande robustesse dans la hiérarchie des paysages au sein desquels le parasite a été localisé. La force de cette démarche réside dans la fiabilité des analyses biologiques des échantillons, qui nous permettent d'affirmer que le parasite est présent quand un échantillon est attesté positif. Le fait que ces échantillons aient été identifiés dans tous les contextes paysagers définis apporte une dimension nouvelle à l'ampleur du

phénomène à l'échelle du pays. Toutefois, les différences de prévalence observées selon les contextes ont permis de proposer une première carte de risque.

Alors même qu'*E. multilocularis* s'est avéré présent sur un territoire nettement plus vaste que ce qui était précédemment connu, nous avons proposé une méthode de détermination d'une limite théorique d'extension du cycle parasitaire à l'échelle de l'Europe. Cette méthode, basée sur les caractéristiques physiologiques des œufs du parasite, nous a conduit à définir une limite méridionale d'extension en fonction de la xérothermie du climat. Nous intégrons ici les facteurs d'humidité et de température qui entraînent la destruction de l'agent pathogène dans l'environnement. La limite ébauchée ici devra être validée selon des protocoles que nous avons évoqué. Nous avons proposé un modèle multicritère qui intègre les indicateurs paysagers et climatiques dans une synthèse, réduite au territoire français. Les résultats présentés à l'échelle de la France, les travaux du programme EchinoRisk et d'autres chercheurs à travers l'Europe, ainsi que la limite théorique d'extension du parasite, nous ont permis de proposer un nouveau bilan de l'extension connue et probable d'*E. multilocularis* en 2005. Cette nouvelle carte s'inscrit dans la continuité des travaux proposés par divers auteurs depuis deux décennies. Elle confirme l'augmentation de la zone d'incidence du parasite sur le continent européen. Cette expansion peut être le reflet d'une émergence de la zoonose, mais il est tout aussi plausible qu'elle n'illustre qu'une situation jusqu'alors ignorée. Quoi qu'il en soit, elle offre une vision globale de la dispersion du parasite en Europe et contribue à une meilleure connaissance des espaces concernés par les questions épidémiologiques qui y sont liées.

La complexité du cycle parasitaire et des contraintes qu'il subit nous a conduit à l'aborder sous différents angles. Les rapports parasite-hôtes-paysages ne peuvent pas se réduire à un seul schéma dominant mais démontrent, au contraire, une variété importante. L'échelle de ces rapports est certainement une des clés de compréhension des dynamiques de transmission du parasite dans le paysage. En tant que géographe, nous avons proposé plusieurs méthodes d'appréhension des niveaux d'échelle pour accompagner ces recherches :

les hôtes du parasite perçoivent le paysage à des échelles propres à leur espèce. Nous avons tenté de les préciser, au niveau local, par analyse radiale de variabilité.

la composition des paysages varie dans l'espace. Nous avons relié cette variation à des échelles déterminées par analyses en nuées dynamiques floues sur un rayon de voisinage croissant.

les gradients climatiques ont été abordés à l'échelle européenne, faisant ressortir la sécheresse estivale méditerranéenne, et l'opposition océanique-continentale heurtée par l'effet des reliefs. Sur la France, nous avons proposé une intégration des

facteurs climatiques et paysagers, dont les échelles différentes contribuent à une évaluation synthétique.

Les techniques de la géographie quantitative et de l'écologie du paysage permettent d'intégrer résolument la dimension spatiale dans les questions de risque sanitaire. Les méthodes et outils mis en œuvre dans ce type d'approche ne doivent pas occulter les dimensions écologiques mais doivent, là encore, intégrer les connaissances biologiques et épidémiologiques nécessairement associées à un travail pluridisciplinaire concerté.

CONCLUSION GENERALE

La dimension spatiale des risques sanitaires implique la mise en place de collaborations pluridisciplinaires au sein desquelles la géographie a beaucoup à apporter. La géographie quantitative, l'épidémiologie spatiale et l'écologie du paysage concourent à l'analyse et à la compréhension de phénomènes dont la complexité n'avait souvent été abordée que de façon partielle. Le dialogue qui s'instaure ainsi entre divers champs de la recherche sont une des motivations qui nous ont amené à nous intéresser aux relations entre les paysages et le parasite responsable de l'échinococcose alvéolaire. Nous avons utilisé les marques laissées par les renards comme indicateurs primaires de présence du parasite dans l'espace, en conservant comme fil conducteur que ce parasite affecte également les populations humaines, et que son développement peut être largement relié au paysage produit par les activités humaines. En cela, notre travail s'inscrit pleinement à l'interface entre nature et société. Cette démarche nous a conduit à intégrer des concepts propres à la biologie, à l'écologie, à la biogéographie… Il nous a fallu assimiler les différences de vocabulaire entre disciplines, des différences de représentations entre chercheurs et parfois même des barrières de langage au sein du programme européen EchinoRisk. Toutefois, nous en prenons conscience aujourd'hui, ces obstacles ont été autant de remises en cause qui, au final, ont participé positivement à notre parcours de recherche.

Exploration, modèles explicatifs et extensions prédictives

Le risque associé à la présence des œufs d'*E. multilocularis* dans l'environnement peut être appréhendé à chacune des étapes du cycle de vie du parasite. Le paysage conditionne les pratiques et emprises spatiales des hôtes intermédiaires et des hôtes définitifs, et participe donc à la dispersion des œufs par ces derniers. Notre première approche a consisté à nous munir d'outils de description des paysages. Ainsi, les indices utilisés en écologie du paysage ont permis d'intégrer la composition et la configuration des contextes d'habitat des hôtes du parasite, d'après des matrices d'occupation du sol dérivées de l'imagerie satellitaire. C'est

dans le cas du foyer d'endémie du Doubs que cette démarche a été poussée le plus avant. Les méthodes de régression logistique binaire ont donné des performances encourageantes pour expliquer la répartition du parasite par la conjonction de compositions paysagères. Par généralisation appliquée au continuum spatial, ces modèles ont permis de repérer, ou de prédire, différents foyers favorables à une installation potentielle du parasite.

Sur l'espace français, les localisations du parasite ont été confrontées à des indicateurs de composition du paysage, élaborés sur SIG d'après l'inventaire européen Corine Land Cover. Une analyse par nuées dynamiques floues a permis de construire une typologie des paysages habités par le parasite. Cette approche visait à détecter d'éventuels contextes de prédilection pour l'établissement du cycle parasitaire. Au final, elle a révélé la grande diversité des zones contaminées. Les prévalences constatées dans chacun des types paysagers ne se sont pas pour autant avérées homogènes. La représentation ordonnée de ces disparités a abouti à une cartographie des paysages présumés à risque sur l'espace français.

La contrainte climatique a été abordée à l'échelle de l'Europe. Les indices xérothermiques définissent la limite d'extension méridionale potentielle. Sur la France, la combinaison, par évaluation multicritère, de la typologie paysagère et d'un indice d'humidité a permis d'apporter un nouvel éclairage sur la répartition potentielle du parasite.

Echelles des processus, échelles des paysages

Dès l'origine de notre travail, la question de l'échelle s'est posée. Nous avons intégré les aspects scalaires à chaque étape de notre raisonnement. La recherche d'échelles pertinentes est en effet un préalable au travail sur des contextes paysagers, et ces échelles conditionnent la portée et la validité des conclusions de la recherche. Il eût été possible de contourner l'obstacle en nous appuyant sur des connaissances bien établies et documentées, mais elles font le plus souvent défaut. Notre approche locale sur le département du Doubs utilise l'analyse radiale de la variabilité des paysages dans l'environnement de points d'échantillonnage épidémiologique. Au niveau français, ce sont deux indices d'évaluation de la performance de classement des échantillons qui nous ont guidés dans le choix des niveaux d'échelle utilisés pour les deux étapes de la typologie des paysages. La question scalaire ainsi traitée, les analyses spatiales menées par la suite se sont appuyées sur une base argumentée.

Vers une définition du risque sanitaire lié à l'échinococcose alvéolaire

La définition du risque, dans le cas qui nous a intéressés, peut être appréhendée de plusieurs façons. L'essentiel de notre travail a porté sur la détermination d'espaces potentiellement favorables au parasite et à la survie de ses œufs, agents pathogènes

de la maladie. Cette démarche a consisté à mettre en évidence les contextes paysagers au sein desquels les œufs du parasite ont été le plus fréquemment identifiés. Les connaissances disponibles sur les modes d'utilisation de l'espace par les hôtes du parasite, campagnols et renards, nous ont permis d'envisager une approche raisonnée des facteurs écologiques et spatiaux présidant aux interactions hôtes-paysage. Le postulat était ici que ces espèces perçoivent leur environnement de manière fonctionnelle et répondent à leurs besoins selon des modes connus.

La description de la vulnérabilité humaine est beaucoup plus délicate à appréhender du fait de la diversité des comportements possibles, et de la grande mobilité des hommes dans leur espace. Dans le Doubs, nous avons néanmoins proposé une approche associant le risque potentiel estimé d'après le paysage et l'habitat humain. Nous avons fait l'hypothèse réductrice d'une présence parasitaire dans l'environnement des lieux de résidence. Le travail réalisé dans le cadre du registre humain français de l'échinococcose alvéolaire pourra peut-être apporter des précisions sur les espaces d'interaction entre aléa et vulnérabilité, thématique qui relève du développement durable.

De nouveaux horizons de recherche

Nous avons développé des méthodes de modélisation multiscalaire pour asseoir, sur des bases expérimentalement fondées, la relation paysage-processus. Les programmes nationaux et internationaux de recherche et de veille sanitaire prennent en compte les localisations, ce qui devrait amener à un renforcement de l'analyse des composantes spatiales de ces risques. Le système d'information épidémiologique dont nous avons posé les bases constitue à la fois un outil de gestion des données spatiales récoltées, et une base de travail ouverte sur l'analyse exploratoire et la modélisation des différentes dimensions du risque.

Au cours de notre travail de recherche, certaines pistes se sont dessinées. Nous nous sommes délibérément concentrés sur les hypothèses les plus prometteuses tout en nous attachant à poser les jalons d'une démarche destinée à s'inscrire dans le temps. De nombreux horizons de recherche sont cependant apparus et constitueront, autant que possible, les développements futurs de nos travaux. Nous n'en présenterons ici qu'une partie.

Nous l'avons vu, l'intégration de tous les paramètres du cycle parasitaire dans un modèle synthétique n'est pas encore tout à fait à l'ordre du jour. Il serait cependant envisageable d'aborder cette complexité sur des espaces restreints. A cette échelle, il est raisonnable d'espérer obtenir des données de prévalence chez les deux types d'hôtes, des données de densité de ces hôtes, des données d'occupation du sol adaptées au problème, et des données micro-climatiques précises. L'utilisation de l'espace par les hôtes, et notamment par les renards, pourrait être implémentée dans

un système multi-agents de manière à modéliser la dispersion du parasite dans l'environnement. Ce système permettrait de simuler des scénarios en fonction de contextes paysagers distincts, et de niveaux d'endémie variés. La variabilité temporelle des dynamiques de population d'hôtes et de la présence du parasite dans l'environnement devrait être intégrée à ce travail. Les systèmes multi-agents n'excluent pas pour autant des approches multi-niveaux, qui seront vraisemblablement nécessaires pour prendre en compte les différentes échelles propres à la diffusion du parasite.

Dans une perspective proche, nous souhaitons relever le défi de l'adaptation des méthodes présentées ici aux données recueillies par les acteurs du programme européen EchinoRisk. La première étape de cette démarche consistera certainement à diffuser le plus largement possible nos résultats au sein du réseau européen. Les collaborations déjà établies se renforceront ensuite en fonction des besoins de chaque pays intéressé et s'orienteront vraisemblablement vers des développements en géostatistique, pour affiner la prévision spatiale. Dans le cas de l'échinococcose alvéolaire, le problème de la contamination humaine nous amènera à nous pencher sur de nouveaux espaces. Certaines régions de Chine connaissent notamment de très fortes prévalences humaines, et il serait intéressant d'y transposer les bases d'analyse proposées pour les contextes paysagers européens.

Notre travail dans le cadre du programme français et du programme européen s'est construit au cours de ces trois années. Il continue au rythme des développements que chacun apporte et qui font la richesse de ces réseaux. Les résultats de notre recherche ont mis en relief l'importance des dimensions spatiales et paysagères dans une problématique de risque sanitaire. A nous maintenant de valoriser ce bagage méthodologique dans les collaborations que nous espérons pour le futur, celles d'un géographe à part entière et ouvert aux autres disciplines.

BIBLIOGRAPHIE

Tous les ouvrages indexés dans cette bibliographie ne sont pas appelés dans le texte, mais ont contribué à la construction de ce travail.

Addicott J.F., Aho J.M., Antolin M.F., Padilla D.P., Richardson J.S. et Soluk D.A. (1987) Ecological neighbourhoods: scaling environmental patterns. *Oikos*. 49, 340-346.

Ahern J. (1999) Spatial concepts, planning strategies, and future scenarios: a framework method for integrating landscape ecology and landscape planning. In J.M. Klopatek et R.H. Gardner (eds.). Landscape ecological analysis. Springer-Verlag. New York. 175-201.

Allen T.F.H. et Starr T.B. (1982) *Hierarchy. Perspectives for ecological complexity*. The University of Chicago Press. Chicago.

Anderson P.K. (1970) Ecology structure and gene flow in small mammals. *Symp. Zool. Soc. London*. 26, 299-325.

Andersson M. et Erlinge S. (1977) Influence of predation on rodent populations. *Oikos*. 29, 591-597.

Artois M. (1985) Utilisation de l'espace et du temps chez le renard (*Vulpes vulpes*) et le chat forestier (*Felis silvestris*) en Lorraine. *Gibier Faune Sauvage*. 3, 33-57.

Artois M. (1989) Le renard roux (*Vulpes vulpes Linnaeus*, 1758). In : Encyclopédie des carnivores de France. M. Artois et P. Delattre (eds.). SFEPM. Nort/Erdre. 90 p.

Artois M. et Stahl P. (1987) Absence of dietary response in the fox (*Vulpes vulpes*) to variations in the abundance of rodents in Lorraine. In Transactions of the XVIIIth Congress of the international union of game biologists. Krakow.

Aubert M., Jacquier P., Artois M., Barrat J.M. et Basile A.M. (1987) Le portage d'*Echinococcus multilocularis* par le renard (*Vulpes vulpes*) en Lorraine. Conséquences sur la contamination humaine. *Recueil médical et vétérinaire*. 163(10), 839-843.

Bailey T.A. (1994) Review of statistical spatial analysis in geographical information systems. In S. Fortheringham et P. Rogerson (eds.) *Spatial analysis and GIS*. Taylor and Francis. London.

Baker W.L. et Cai Y. (1992) The r.le programs for multiscale analysis of landscape structure using the GRASS geographical information system. *Landscape Ecology*. 7(4), 291-302.

Barrett G.W. et Peles J.D. (1994) Optimizing habitat fragmentation – an agrolandscape perspective. *Landscape and Urban Planning*. 28(1), 99-105.

Baudry J. et Baudry-Burel F. (1982) La mesure de la diversité spatiale : Utilisation dans les évaluations d'impact. *Acta Oecologica Applicata*. 3, 177-190.

Bayoh M.N., Thomas C.J. et Lindsay S.W. (2001) Mapping distributions of chromosomal forms of Anopheles gambiae in West Africa using climate data. *Med. and vet. entomology*. 15, 267-274.

Beroutchachvili N. et Radvanyi J. (1978) La structure vertical des géosystèmes. *Rev. Géogr. Des Pyrénées et du Sud-Ouest*. 49, 181-198.

Berque A. (1990) *Médiance. De milieux en paysages*. Paris. Belin.

Bethier K., Foltête J.-C., Prieur B. et Cosson J.-F. (2003) Utilisation des analyses radiales pour quantifier l'échelle locale du paysage. Application à l'étude de la dynamique spatio-temporelle du campagnol terrestre. 6èmes rencontres de Théo Quant. Besançon.

Bertrand G. (1975) Pour une histoire écologique de la France Rurale. In : *Histoire de la France Rurale*. Le Seuil. Paris. 1, 34-113.

Bertrand G. (1978) Le paysage entre la nature et la société. *RGPSO*. 49, 239-258.

Bertrand C. et G. (1992) La géographie et les sciences de la nature. In *Encyclopédie de Géographie*. Economica.

Bezdek J.C. (1981) *Pattern recognition with fuzzy objective function algorithms*. Plenum Press. New York. 256 p.

Boose E.R., Foster D.R. et Fluet M. (1994) Hurricane impacts to tropical and temperate forest landscapes. *Ecological Monographs*. 64(4), 369-400.

Boyer C. (2004) Identification des zones à risque de contamination humaine par *Echinococcus* multilocularis, par l'étude des hôtes porteurs : renards roux (*Vulpes vulpes*) et campagnols des champs et terrestre (*Microtus arvalis* et *Arvicola terrestris*). Application sur l'agglomération d'Annemasse (Haute-Savoie). Mémoire pour l'obtention du Diplôme d'Agronomie Approfondie. Rennes. 47 p.

Bretagne S., Guillou J.P., Morand M. et Houin R. (1993) Detection of *Echinococcus multilocularis* DNA in fox faeces using DNA amplification. *Parasitology*. 106, 193-199.

Brooker S. et Michael E. (2000) The potential of geographical information systems and remote sensing in the epidemiology and control of human helminth infections. *Advances in parasitology*. 47, 247-288.

Brooker S., Hay S.I., Issae W., Hall A., Kihamia C.M., Lwambo N., Wint W., Rogers D.J. et Bundy D. (2001) Predicting the distribution of urinary schistosomiasis in Tanzania using satellite sensor data. *Tropical medicine and international health*. 6(12), 998-1007.

Brooker S., Hay S.I. et Bundy D. (2002) Tools from ecology: useful for evaluating infection risk models? *Trends in parasitology*. 18(2), 70-74.

Brossard T. (1991) Pratique des paysages en baie du roi et sa région (Svalbard). Thèse de doctorat d'état. Annales Littéraires de l'Université de Franche-Comté. n°428. Les Belles Lettres. Paris. Volume 31. 397 p.

Brossard T. et Wieber J.C. (1984) Le paysage : trois définitions, un mode d'analyse et de cartographie. *L'espace géographique*. 1, 5-12.

Brotel G. (1989) Helminthoses intestinales du renard roux (*Vulpes vulpes*) : à propos de 110 autopsies dans l'Isère. Contribution à l'étude épidémiologique de l'échinococcose alvéolaire. Thèse vétérinaire. Lyon. 113 p.

Brown A.L. et Litvaitis J.A. (1995) Habitat features associated with predation of New England cottontails: what scale is appropriate? *Canadian journal of zoology*. 73, 1005-1011.

Brownstein J.S., Holford T.R. et Fish D. (2003) A climate-based model predicts the spatial distribution of the Lyme disease vector *Ixodes scapularis* in the United States. *Environmental Health Perspectives*. 111(9), 1152-1157.

Burel F. et Baudry J. (1990) Structural dynamic of a hedgerow network landscape in Brittany France. *Landscape ecology*. 4, 197-210.

Burel F. et Baudry J. (1999) *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Tec&Doc. Paris. 359 p.

Burke I.C., Schimel D.S., Yonker C.M., Parton W.J., Joyce L.A. et Lauenroth W.K. (1990) Regional modeling of grassland biogeochemistry using GIS. *Landscape Ecology*. 4, 45-54.

Burrough P.A., Wilson J.P., van Gaans P.F.M. et Hansen A.J. (2001) Fuzzy k-means classification of topo-climatic data as an aid to forest mapping in the Greater Yellowstone Area, USA. *Landscape ecology*. 16, 523-546.

Butet A. et Leroux A. (2001) Effects of agriculture development on vole dynamics and conservation of Montagu's harrier in western French wetlands. *Biological conservation*. 100, 289-295.

Cale P. et Hobbs R.J. (1994) Landscape heterogeneity indices: problems of scale and applicability, with particular reference to animal habitat description. *Pacific Conservation Biology*. 1, 183-193.

Calmès R. (1991) La lente refonte structurelle des exploitations agricoles. In : Le développement régional rural en Europe. Université de Caen.

Cavallini P. et Lovari S. (1991) Environmental factors influencing the use of habitat in the red fox *Vulpes vulpes*. *J. Zool. Lond*. 223, 323-339.

Chardon C. (1994) Etude intégrée de la vulnérabilité de la ville de Manizales (Colombie) aux risques naturels. *Revue de Géographie Alpine*. 82(4), 97-111.

Chautan M., Pontier D. et Artois M. (2000) Role of rabies in recent demographic changes in Red fox (*Vulpes vulpes*) populations in Europe. *Mammalia*. 64(4), 391-410.

Clarke K.C., McLafferty S.L. et Tempalski B.J. (1996) On epidemiology and geographic information systems: a review and discussion of future directions. *Emerging infectious diseases*. 2(2), 85-92.

Clergeau P., Mandon-Dalger I. et Georger S. (2002) Mise en place d'une gestion intégrée d'un oiseau ravageur des cultures à la Réunion. *Ingénieries*. 30, 71-80.

Combes C. (1995) *Interactions durables. Ecologie et évolution du parasitisme*. Masson. Paris. 524 p.

Commission of the European Communities (1992) CORINE Land Cover Project – Technical Guide. EUR 12585. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities.

Conraths F.J., Staubach C. et Tackmann K. (2003) Statistics and sample design in epidemiological studies of *Echinococcus multilocularis* in fox populations. *Acta tropica*. 85, 183-189.

Costamagna A., Menalled F. et Landis D. (2004) Host density influences parasitism of the armyworm *Pseudaletia unipuncta* in agricultural landscapes. *Basic and applied ecology*. 5, 347-355.

Coughenor M.B. et Ellis J.E. (1993) Landscape and climatic control of woody vegetation in a dry tropical ecosystem – Turkana district, Kenya. *Journal of Biogeography*. 20(4), 383-398.

Cowles H.C. (1899) The ecological relations of the vegetation of the sand dunes of Lake Michigan. *Botanical gazette*. 27, 95-117, 167-202, 281-308, 361-391.

Craig P.S., Deshan L., McPherson C.N.L., Dazhong S., Reynold D., Barnish G., Gottstein B. et Zhirong W. (1992) A large focus of alveolar echinococcosis in central China. *The Lancet*. 340. 826-831.

Craig P.S., Giraudoux P., Shi D., Bartholomot B., Barnish G., Delattre P., Queré J.P., Harraga S., Bao G., Wang Y., Lu F., Ito A. et Vuitton D.A. (2000) An epidemiological and ecological study of human alveolar echinococcosis transmission in south Gansu, China. *Acta Tropica*. 77, 167-177.

Craig P.S., Rogan M.T. et Campos-Ponce M. (2003) Echinococcosis: disease, detection and transmission. *Parasitology*. 127, 5-20.

Cringoli G., Taddei R., Rinaldi L., Veneziano V., Musella V., Cascone C., Sibilio G. et Malone J.B. (2004) Use of remote sensing and geographical information systems to identify environmental features that influence the distribution of paramphistomosis in sheep from the southern Italian Apennines. *Veterinary parasitology*. 122, 15-26.

Crumley C.L. et Marquardt W.H. (eds)(1987) *Regional dynamics. Burgundian landscapes in historical perspective*. Academic Press. INC. San Diego.

Curran P.J., Atkinson P.M., Foody G.M. et Milton E.J. (2000) Linking remote sensing, land cover and disease. *Adv. Parasit*. 47, 37-81.

Danson F.M., Craig P.S., Man W., Shi D., Pleydell D., et Giraudoux P. (2002) Satellite remote sensing and geographical information systems for risk modelling of alveolar Echinococcosis. In: P. Craig et Z. Pawlowski (eds.), Cestode Zoonoses: Echinococcosis and Cysticercosis an Emergent and Global Problem. IOS Press. Amsterdam.

Danson F.M., Graham A.J., Pleydell D.R.J., Campos-Ponce M., Giraudoux P. et Craig P.S. (2003) Multi-scale spatial analysis of human alveolar echinococcosis risk in China. *Parasitology*. 127, 133-141.

Danson F.M., Craig P.S., Man W., Shi D. et Giraudoux P. (2004) Landscape dynamics and risk modelling of human alveolar Echinococcosis. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*. 70(3), 359-366.

Dauphiné A. (2001) *Risques et Catastrophes. Observer, Spatialiser, Comprendre, Gérer*. Armand Colin. Paris. 288 p.

Debuf J.M. (1987) Contribution à l'étude du renard urbain en région parisienne. Thèse vétérinaire. Alfort. 78 p.

Delattre P., Pascal M. et Damange J.P. (1985) Vers une stratégie d'étude épidémiologique de l'échinococcose alvéolaire. A propos de cas d'infestation observés chez *Microtus arvalis* dans le Doubs. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*. 60(4), 386-405.

Delattre O., Pascal M., Le Pesteur M.H., Giraudoux P. et Damange J.P. (1988) Caractéristiques écologiques et épidémiologiques de l'*Echinococcus multilocularis* au cours d'un cycle complet des populations d'un hôte intermédiaire (*Microtus arvalis*). *Canadian journal of zoology*. 66(12), 2740-2750.

Delattre P., Giraudoux P. et Pascal M. (1991) L'échinococcose alvéolaire. *La Recherche*. 22(230), 294-303.

Delattre P., Giraudoux P., Baudry J., Musard P., Toussaint M., Truchetet D., Stahl P., Poule M.L., Artois M., Damange J.P., et Quéré J.P. (1992) Land use patterns and types of common vole (*Microtus arvalis*) population kinetics. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 39, 153-169.

Delattre P., De Sousa B., Fichet-Calvet E., Quéré J.-P. et Giraudoux P. (1999) Vole outbreaks in a landscape context: evidence from a six year study of *Microtus arvalis*. *Landscape ecology*. 14, 401-412.

Deplazes P. et Eckert J. (1988) Untersuchungen zu Infektionen des Hundes mit Taenia hydatigena. *Schweiz. Arch. Tierheilk*. 128, 289-306.

Deplazes P., Gottstein B., Eckert J., Jenkins D.J., Ewald D. et Jimenez-Palacios S. (1992) Detection of *Echinococcus* coproantigens by enzyme-linked immunosorbent assay in dogs, dingoes and foxes. *Parasitology research*. 78, 303-308.

Deplazes P., Alther P, Tanner I., Thompson R.C.A. et Eckert J. (1999) *Echinococcus multilocularis* coproantigen detection by enzyme-linked immunosorbent assay in fox, dog and cat populations. *J. Parasitol*. 85, 115-121.

Deplazes P., Gloor S., Steiger C. et Hegglin D. (2002) Urban transmission of *Echinococcus* multilocularis. In : P. Craig et Z. Pawlowski (eds.), Cestode Zoonoses: Echinococcosis and Cysticercosis an Emergent and Global Problem. IOS Press. Amsterdam. 287-297.

Deplazes P., Thompson R.C.A., Torgerson P., Hobbs R.P. et Kapel C.M.O. (2004) Infectivity, development and reproduction of *Echinococcus multilocularis* in foxes, raccoon dogs, dogs and cats. Proceeding of the XXVI International Congress of Hydatidology (CDRom).

Deplazes P., Hegglin D., Gloor S. et Romig T. (2004b) Wilderness in the city: the urbanization of *Echinococcus* multilocularis. *Trends in parasitology*. 20(2), 77-84.

D'Ercole R. (1994) Les vulnérabilités des sociétés et des espaces urbanisés : concepts, typologie, modes d'analyse. *Revue de Géographie Alpine*. 82(4), 87-96.

Dérioz P., Neboit-Guilhot R. et Renard J. (1996) Des paysages ruraux fragiles et des paysages en mutation. In : *Les français dans leur environnement*. Nathan. Paris. 145-181.

Dinkel A., von Nickisch-Rosenegk M., Bilger B., Merli M., Lucius R. et Romig T. (1998) Detection of *Echinococcus multilocularis* in the definitive host: coprodiagnosis by PCR as an alternative to necropsy. *Journal of clinical microbiology*. 36(7), 1871-1976.

Direction Générale de la Santé (2004) L'échinococcose alvéolaire. Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable, INVS, AFSSA, INRA, MSA, CHU Besançon, Université de Franche-Comté.

Dubinsky P., Svobodova V., Turcekova L., Literak I., Martinek K., Reiterova K., Kolarova L., Klimes J. et Mrlik V. (1999) *Echinococcus multilocularis* in Slovak Republic: the first record in red foxes (*Vulpes vulpes*). *Helminthologia*. 36, 105-110.

Duhamel R., Quéré J.-P., Delattre P. et Giraudoux P. (2000) Landscape effects on the population dynamics of the fossorial form of the water vole (*Arvicola terrestris sherman*). *Landscape ecology*. 15, 89-98.

Dunning J.B., Danielson B.J. et Pulliam H.R. (1992) Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*. 65, 169-175.

EchinoRisk (2005) Final Report to the European Commission.

Eckert J. et Deplazes P. (1999) Alveolar echinococcosis in humans: the current situation in central Europe and the need for countermeasures. *Parasitology today*. 15, 315-319.

Eckert J., Conraths F.J. et Tackmann K. (2000) Echinococcosis: an emerging or re-emerging zoonosis? *International Journal for Parasitology*. 30, 1283-1294.

Eckert J., Schantz P.M., Gasser R.B., Torgerson P.R., Bessonov A.S., Mosvessian S.O., Thakur A., Grimm F. et Nikogossian M.A. (2001) Geographic distribution and prevalence. In: J. Eckert, M.A. Gemmell, F.X. Meslin et Z.S. Pawlowski (eds.), WHO/OIE Manual on Echinococcosis in humans and animals: a public health problem of global concern, OIE/WHO, Paris, 100-142.

EurEchinoReg (1999) EurEchinoReg: European Network for Concerted Surveillance of Alveolar Echinococcosis. European Commission.

Ewald D. (1993) Prävalenz von *Echinococcus multilocularis* bei rotfüchsen (*Vulpes vulpes L.*) in der Nord-, Ost- und Südschweiz sowie im Fürstentum Liechtenstein. Diss., Phil. II, University of Zürich. 1-110.

Ewald F. (1996) *Histoire de l'Etat-Providence : Les origines de la solidarité*. Grasset. Paris.

Fisher P.F. (1991) Spatial data sources and data problems. In D.J. Maguire, M.F. Goodchild et D.W. Rhind (eds). *Geographical Information Systems: Principles and Applications*. Vol. 1. Longman. 175-189.

Foltête J.C., Monteil C. et Deconchat M. (2002) Habitat animal et image numérique : méthode de reconnaissance exploratoire appliquée à des occurrences d'espèces. Actes des 6èmes journées Cassini. 187-206.

Forman R.T.T. (1995) *Land Mosaics. The ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press. Cambridge. 632 p.

Forman R.T.T. et Godron M. (1981) Patches and structural components for a landscape ecology. *Bioscience*. 31, 733-740.

Forman R.T.T. et Godron M. (1986) *Landscape ecology*. John Wiley and sons. New York.

Fridgen J.J., Fraisse C.W., Kitchen N.R. et Sudduth K.A. (2000) Delineation and analysis of site-specific management zones. Proceedings of the second International Conference on Geospatial Information in Agriculture and Forestry. Lake Buena Vista, Florida.

Gardner R.H., O'Neill R.V. et Turner M.G. (1993) Ecological implications of landscape fragmentation. In S.T.A. Pickett and M.G. McDonnell (eds.), *Humans as components of ecosystems: subtle human effects and ecology of population areas*. Springer Verlag. New York. 208-226.

Gehring T. M. et Swihart R. K. (2003) Body size, niche breadth, and ecologically scaled responses to habitat fragmentation: mammalian predators in an agricultural landscape. *Biological Conservation*. 109, 283-295.

Gemmell M.A. et Lawson J.R. (1986) Epidemiology and control of the hydatid disease. In R.C.A. Thompson (eds.) *The biology of Echinococcus and hydatid disease*. Allen and Unwin. London. 189-216.

Gesler W. (1986) The uses of spatial analysis in medical geography: a review. *Soc. Sci. med*. 23, 963-973.

Giraudoux P. (1991) Utilisation de l'espace par les hôtes du ténia multiloculaire (*Echinococcus* multilocularis) : conséquences épidémiologiques. Thèse de Doctorat, Université de Bourgogne. 106 p.

Giraudoux P., Vuitton D.A., Bresson-Hadni S., Craig P., Bartholomot B., Barnish G., Laplante J.J., Zhong S.D., Wang Y.H. et Lenys D. (1996) Mass screening and epidemiology of Alveolar echinococcosis in France, Western Europe, and in Gansu, Central China: from epidemiology towards transmission ecology. In: J. Ito et N. Sato (eds.), *Alveolar echinococcosis: strategy for eradication of alveolar echinococcosis of the liver*, Fuji Shoin, Sapporo 060, Japan. 197-211.

Giraudoux P., Delattre P., Habert M., Queré J.P., Deblay S., Defaut R., Duhamel R., Moissenet M.F., Salvi D. et Truchetet D. (1997) Population dynamics of fossorial water vole (*Arvicola terrestris scherman*): a land usage and landscape perspective. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 66, 47-60.

Giraudoux P., Quéré J.P., Delattre P., Bao G., Wang X., Shi D., Vuitton D.A. et Craig P.S. (1998) Distribution of small mammals along a deforestation gradient in southern Gansu, central China. *Acta Theriologica*. 43(4), 349-362.

Giraudoux P., Raoul F., Bardonnet K., Vuillaume P., Tourneux F., Cliquet F., Delattre P. et Vuitton D.-A. (2001) Alveolar echinococcosis: characteristics of a possible emergence and new perspectives in epidemiosurveillance. *Méd. Mal. Infect*. 31, suppl.2 247-256.

Giraudoux P., Delattre P., Takahashi K., Raoul F., Quéré J.-P., Craig P. et Vuitton D. (2002) Transmission ecology of *Echinococcus multilocularis* in wildlife: what can be learned from comparative studies and multi-scale approaches. In: P. Craig et Z. Pawlowski (eds.), *Cestode Zoonoses : Echinococcosis and Cysticercosis an Emergent and Global Problem*. IOS Press. Amsterdam. 251-266.

Giraudoux P., Craig P.S., Delattre P., Bao G., Bartholomot B., Harraga S., Quéré J.P., Raoul F., Wang Y., Shi D. et Vuitton D.A. (2003) Interactions between landscape changes and host communities can regulate *Echinococcus multilocularis* transmission. *Parasitology*. 127, 121-131.

Giraudoux P., Pleydell D., Raoul F., Quéré J.-P., Wang Q., Yang Y., Vuitton D., Qiu J., Yang W. et Craig P.S. (in press) Transmission ecology of *Echinoccocus multilocularis*: what are the ranges of parasite stability among various host communities in China? *Parasitology International*.

Gloor S., Bontadina F., Hegglin D., Deplazes P. et Breitenmoser U. (2001) The rise of urban fox population in Switzerland. *Mamm. Biol*. 66, 155-164.

Golley F.B. (1989) Paradigm shift. Editorial comment. *Landscape ecology*. 3(2), 65-66.

Gorsevski P.V., Gessler P.E. et Jankowski P. (2003) Integrating a fuzzy k-means classification and a Bayesian approach for spatial prediction of landslide hazard. *Journal of geographical systems*. 5, 223-251.

Goszczynski J. (1974) Studies on the food of foxes. *Acta theriol*. 19, 1-18.

Gottstein B., Saucy F., Deplazes P., Reichen J., Demierre G., Busato A., Zuercher C. et Pugin P. (2001) Is high prevalence of *Echinococcus multilocularis* in wild and domestic animals associated with disease incidence in humans? *Emerging Infectious Diseases*. 7(3), 408-412.

Gough M.C. et Rushton S.P. (2000) Application of GIS-modelling to mustelid landscape ecology. *Mammal Rev*. 30, 197-216.

Graham A.J., Danson F.M., Giraudoux P. et Craig P.S. (2004) Ecological epidemiology: landscape metrics and human alveolar echinococcosis. *Acta tropica*. 91, 267-278.

Greiner M., Pfeiffer D. et Smith R.D. (2000) Principles and practical application of the receiver-operating characteristic analysis for diagnostic tests. *Prev. Vet. Med*. 45, 23-41.

Grémy F. (2001) Dangers, risques, sécurité sanitaire et principe de précaution : les mots et leur sens. In *La Santé au Risque du Marché. Incertitudes à l'aube du XXIème siècle*. J.-D. Rainhorn et M.-J. Burnier (dir.). IUED. Genève. 175-197.

Grisot L. (1990) Contribution à l'étude de l'échinococcose multiloculaire dans le Doubs. Thèse vétérinaire. Ecole Nationale Vétérinaire. Lyon. 136 p.

Gupta R., Jay D. et Jain R. (2003) Geographic information systems for the study and control of infectious diseases. Map India Conference.

Gustafson E. (1998) Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? *Ecosystems*. 1, 143-156.

Haines-Young R., Green D.R. et Cousins S. (1993) *Landscape Ecology and Geographic Information Systems*. Taylor and Francis. London.

Haines-Young R. et Chopping M. (1996) Quantifying landscape structure: a review of landscape indices and their application to forested landscapes. *Progress in physical Geography*. 20, 418-445.

Hall F.G., Strebel D.E. et Sellers P.J. (1988) Linking knowledge among spatial and temporal scales: vegetation, atmosphere, climate and remote sensing. *Landscape Ecology*. 2, 3-22.

Handschumacher P., Hervé J.-P. et Hébrard G. (1992) Des aménagements hydro-agricoles dans la vallée du fleuve Sénégal ou le risque de maladies hydriques en milieu sahélien. In Sécheresse et Santé. Sciences et changements planétaire. *Sécheresse*. 3(4), 219-226.

Hansen F., Tackmann K., Jeltsch F., Wissel C. et Thulke H.-H. (2003) Controlling *Echinococcus multilocularis* – Ecological implications of field trials. *Preventive veterinary medicine*. 60, 91-105.

Hansen F., Jeltsch F., Tackmann K., Staubach C. et Thulke H.-H. (2004) Processes leading to a spatial aggregation of *Echinococcus multilocularis* in its natural intermediate host *Microtus arvalis*. *International journal for parasitology*. 34, 37-44.

Hanski I. (1998) Metapopulation dynamics. *Nature*. 396(5), 41-49.

Hanski I., Hansson L. et Hentonnen H. (1991) Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle. *J. Anim. Ecol*. 60, 353-367.

Hanski I. et Simberloff D. (1997) The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. In I. Hanski et M. Gilpin (eds.) *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*. 5-26. Academic Press. San Diego.

Hansson L. (1977) Spatial dynamics of field voles *Microtus agrestis* in heterogeneous landscapes. *Oikos*. 29, 539-544.

Hansson L. (2002a) Mammal movements and foraging at remnant woodlands inside coniferous forest landscapes. *Forest Ecology and Management*. 160, 109-114.

Hansson L. (2002b) Dynamics and trophic interactions of small rodents: landscape or regional effects on spatial variation. *Oecologia*. 130, 259-266.

Hansson L. (2002c) Rodent dynamics, population regulation and predation in changeable landscapes: importance for *Echinococcus* transmission. In: P. Craig et Z. Pawlowski (eds.), *Cestode Zoonoses : Echinococcosis and Cysticercosis an Emergent and Global Problem*. IOS Press. Amsterdam. 267-285.

Hartigan J.A. et Wong M.A. (1979). A k-means clustering algorithm. *Applied Statistics*. 28, 100-108.

Harvey D.W. (1968) Pattern, process, and the scale problem in geographical research. *Transactions of the Institute of British Geographers*. 45, 71-78.

Hay S.I., Omumbo J.A., Craig M.H., Snow R.W. (2000a) Earth observation, geographic information systems and *Plasmodium falciparum* malaria in sub-Saharan Africa. *Adv. Parasitology*. 47, 173-215.

Hay S.I., Randolph S.E. et Rogers D.J. (eds.) (2000b) *Remote sensing and geographical information systems in epidemiology*. Academic press. London.

Hay S.I., Guerra C.A., Tatem A.J., Noor A.M. et Snow R.W. (2004) The global distribution and population at risk of malaria: past, present and future. *The Lancet. Infectious diseases*. 4, 327-336.

He H.S., DeZonia B.E. et Mladdenoff D.J. (2000) An aggregation index (AI) to quantify spatial patterns of landscapes. *Landscape Ecology*. 15, 591-601.

Hofer S., Gloor S., Müller U., Mathis A., Hegglin D. et Deplazes P. (2000) High prevalence of *Echinococcus multilocularis* in urban red foxes (*Vulpes vulpes*) and voles (*Arvicola terrestris*) in the city of Zürich, Switzerland. *Parasitology*. 120, 135-142.

Holt R.D. (1996) Food webs in space: an island biogeographic perspective. In G.A. Polis et K.O. Winemiller (eds.) *Food webs – Integration of patterns and dynamics*. Chapman et Hall. 313-323.

Hubert-Moy L. (2004) Occupation du sol et télédétection: de l'inventaire à la modélisation prédictive. Mémoire d'habilitation à diriger des recherches. Université de Rennes 2 – Haute Bretagne.

Hubert-Moy L. et Houet T. (2004) Etude diagnostique de l'évolution de l'utilisation des sols sur 3 sous-bassins versant du Blavet. Rapport final « Volet prospective SAGE BLAVET ». 95 p.

Husson J.-P. et Marochini E. (1997) Les remembrements agricoles entre économie et écologie. *Norois*. 173(44).

Hutchinson G.E. (1971) Banquet address: scale effects in ecology. In: *Spatial patterns and statistical distribution*, pp. xvii-xxii. Statistical Ecology series, Vol.1. G.P. Patil, E.C. Pielou et W.E. Waters (eds.). Pennsylvania State University Press, University Park.

Institut Français de l'Environnement (1996) Corine Land Cover : un nouvel outil au service de l'environnement et de la gestion de l'espace. Actes du colloque Corine Land Cover France. Orléans.

Iida H. (1969) Epidemiology of multilocular echinococcosis in Hokkaido, Japan. Hokkaido Institute of Public Health. Sapporo. 7-15.

Johnson A.L. (1990) Analyzing spatial and temporal phenomena using geographical information systems: a review of ecological applications. *Landscape Ecology*. 4, 31-43.

Johnson A.R., Milne B.T., Wiens J.A. et Crist T.O. (1992) Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology*. 7, 63-75.

Johnston C.A., Datenbeck N.E., Bonde J.P. et Niemi G.J. (1988) Geographic information systems for cumulative impact assessment. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*. 54, 1609-1615.

Jost J.-P. et Jost Y.-C. (2005) *Le renard. Aspect, comportement, urbanisation*. Cabédita. Yens sur Morges. 156 p.

Kaneko Y., Nakata K., Saitoh T., Stenseth N. et Bjornstad O. (1998) The biology of the vole Clethrionomys rufocanus: a review. *Researches on population ecology*. 40, 21-37.

Kareiva P. (1994) Space: the final frontier for ecological theory. *Ecology*. 75, 1.

Kareiva P. et Wennergren U. (1995) Connecting landscape pattern to ecosystem and population processes. *Nature*. 373, 299-302.

Kern P., Bardonnet K., Renner E., Auer H., Pawlowski Z., Ammann R.W., Vuitton D.A., Kern P. et European Echinococcosis Registry (2003) European Echinococcosis Registry: Human alveolar echinococcosis, Europe, 1982-2000. *Emerging infectious diseases*. 9(3), 343-349.

Kitron U. (1998) Landscape ecology and epidemiology of vector-borne diseases: tools for spatial analysis. *Journal of Medical Entomology*. 35(4), 435-445.

Kitron U. (2000) Risk maps: Transmission and burden of vector-borne diseases. *Parasitology today*. 16(8), 324-325.

Kleinschmidt I., Omumbo J., Briet O., Van de Giessen N., Sogoba N., Kumasenu Mensah N., Windmeijer P., Moussa M. et Teuscher T. (2001) An empirical malaria distribution map for West Africa. *Tropical Medicine and International Health*. 6(10), 779-786.

Koestler A. (1967) *The ghost in the machine*. Macmillan. New York.

Kolarova L. (1999) *Echinococcus* multilocularis: new epidemiological insights in Central and Eastern Europe. *Helminthologia*. 36, 193-200.

Konno K., Oku Y. et Tamashiro H. (2003) Prevention of alveolar echinococcosis – Ecosystem and risk management perspectives in Japan. *Acta tropica*. 89, 33-40.

Kozakiewicz M., Gortat T., Kozakiewicz A. et Barkowska M. (1999) Effects of habitat fragmentation on four rodent species in a Polish farm landscape. *Landscape Ecology*. 14, 391-400.

Laffly D. (1995) Evolutions et potentiels de l'espace comtois : recherche de méthodes par la télédétection. Thèse de doctorat, Université de Franche-Comté. 371 p.

Lamarque S., Lucot E. et Badot P.M. (2003) Distribution spatiale du radiocésium et transfert sol-plante dans des écosystèmes forestiers faiblement contaminés. In : *Evaluation des risques environnementaux pour une gestion durable des espaces*. Cemagref. Antony. 175-180.

Lausch A. et Herzong F. (2002) Applicability of landscape metrics for the monitoring of landscape change: issues of scale, resolution and interpretability. *Ecological indicators*. 2, 3-15.

Lebart L., Morineau A. et Piron M. (2000) *Statistique exploratoire multidimensionnelle*. Dunod. Paris. 439 p.

Lecomte J. (1990) Réflexions sur la naturalité. In Courrier de l'environnement de l'INRA. 37.

Le Louarn H. et Quéré J.P. (2003) *Les rongeurs de France. Faunistique et biologie*. INRA. Paris. 260 p.

Levin S.A. (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*. 73(6), 1943-1967.

Levins R. (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am*. 15, 237-240.

Li H. et Reynolds J.F. (1994) A simulation experiment to quantify spatial heterogeneity in categorical maps. *Ecology*. 75, 2446-55.

Li H. et Reynolds J.F. (1995) On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*. 73, 280-284.

Li H. et Wu J. (2004) Use and misuse of landscape indices. *Landscape Ecology*. 19, 389-399.

Lidicker W.Z. (1985) Population structuring as a factor in understanding microtine cycles. *Acta zoological Fennica*. 173, 23-27.

Lidicker W.Z. (1995) The landscape concept: something old, something new. In: *Landscape Approaches to Mammalian Ecology and Conservation*. W.Z. Lidicker (ed.). University of Minnesota Press.

Lidicker W.Z. (2000) A food web/landscape interaction model for microtine rodent density cycles. *Oikos*. 91, 435-445.

Lidicker W.Z. et Koenig W.D. (1996) Responses of terrestrial vertebrates to habitat edges and corridors. In D.R. McCullough (ed.) *Metapopulations and wildlife conservation*. Island press. Washington. 85-109.

Liebhold A.M. et Gurevitch J. (2002) Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. *Ecography*. 25, 553-557.

Lindgren E., Talleklint L. et Polfeldt T. (2000) Impact of climatic change on the northern latitude limit and population density of the disease-transmitting European tick *Ixodes ricinus*. *Environ. Health Perspect*. 108, 119-123.

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

Longley A., Goodchild M., Maguire D. et Rhind D. (2001) *Geographic information systems and science*. Wiley. Chichester. 454 p.

Losson B., Kervyn T., Detry J., Pastoret P.-P., Mignon B. et Brochier B. (2003) Prevalence of *Echinococcus multilocularis* in the red fox (*Vulpes vulpes*) in southern Belgium. *Veterinary Parasitology*. 117, 23-28.

Lucherini M. et Lovari S. (1996) Habitat richness affects home range size in the red fox *Vulpes vulpes*. *Behavioural processes*. 36, 103-106.

Lucius R. et Bilger B. (1995) *Echinococcus* multilocularis: increased awareness or spreading of a parasite? *Parasitology today*. 11, 430-434.

Macdonald D.W. (1977) On food preferences in the red fox. *Mammal review*. 7, 7-23.

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

Maehr D.S., Deason J.P. (2002) Wide-ranging carnivores and development permits: constructing a multi-scale model to evaluate impacts on the Florida panther. *Clean Techn. Environ*. Policy. 3, 398-406.

Malczewski A., Rocki B., Ramisz B. et Eckert J. (1995) *Echinococcus multilocularis* (Cestoda), the causative agent of alveolar echinococcosis in humans: first record in Poland. *J. Parasitol*. 81, 318-321.

Manfredi M.T., Genchi C., Deplazes P., Trevisiol K. et Fraquelli C. (2002) *Echinococcus multilocularis* infection in red foxes in Italy. *Veterinary record*. 150(24), 757.

Martinek K., Kolarova L. et Cerveny J. (2001) *Echinococcus multilocularis* in carnivores from Klatovy district of the Czech Republic. *J. Helminthol*. 75, 61-66.

Mathis A., Deplazes P. et Eckert J. (1996) An improved test system for PCR-based specific detection of *Echinococcus multilocularis* eggs. *Journal of helminthology*. 70(3), 219-222.

May R.M. et Nowak M.A. (1994) Superinfection, metapopulation dynamics, and the evolution of diversity. *J. Theor. Biol*. 170, 95-114.

McCollin D. (1993) Avian distribution patterns in a fragmented wooded landscape (North Humberside, UK) – the role of between-patch and within-patch structure. *Global Ecology and Biogeography Letters*. 3(2), 48-62.

McGarigal K. et McComb W.C. (1995) Relationships betweens landscape structure and breeding birds in the Oregon Coast Range. *Ecol. Monogr*. 65, 235-260.

McGarigal K., Cushman S.A., Neel M.C. et Ene E. (2002) FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for categorical maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available at the following web site: www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html

McLaughlin S.P. (1994) Floristic plant geography – the classification of floristic areas and floristic elements. *Progress in Physical Geography*. 18(2), 185-208.

Meeus J. (1990) The transformation of agricultural landscapes in western Europe. *Milieu*. 6, 225-236.

Meeus J., Wijermans M. et Vroom M. (1990) Agricultural landscapes in Europe and their transformation. *Landscape and urban planning*. 18, 289-352.

Meia J.-S. (1994) Organisation sociale d'une population de renards en milieu montagnard. Thèse de doctorat. Université de Neuchâtel. 208 p.

Meia J.-S. (2003) *Le renard. Description, comportement, vie sociale, mythologie, observation…* Delachaux et Niestlé. Paris. 180 p.

Menalled F.D., Marino P.C., Gage S.H. et Landis D.A. (1999) Does agricultural landscape structure affect parasitism and parasitoid diversity ? *Ecol. Appl*. 9, 634-641.

Ménard B. (2002) Questions de géographie de la santé. *L'Espace Géographique*. 3, 264-275.

Mestrallet E. (1992) Contribution à l'étude du parasitisme du renard roux dans la région Midi-Pyrénées : étude des helminthes intestinaux. Thèse vétérinaire. Toulouse. 128 p.

Metz C.E. (1978) Basic principles of ROC analysis. *Semin. Nucl. Med*. 8, 283-298.

Millan de la Pena N., Butet A., Delettre Y., Paillat G., Morant P., Le Du L. et Burel F. (2003) Response of small mammal community to changes in western French agricultural landscapes. *Landscape ecology*. 18, 265-278.

Milne B.T. (1991) Heterogeneity as a multiscale characteristic of landscapes. In: J. Kolasa and T.A. Pickett. *Ecological heterogeneity*. Springer Verlag. New York. 69-84.

Minasny B., McBratney A.B. (2002) FuzME version 3.0, Australian Centre for Precision Agriculture. The University of Sydney. Australie. http://www.usyd.edu.au/su/agric/acpa

Miterpakova M., Dubinsky P., Reiterova K., Machkova N. Varady M. et Snabel V. (2003) Spatial and temporal analysis of the *Echinococcus multilocularis* occurrence in the Slovak Republic. *Helminthologia*. 40(4), 217-226.

Monnier P., Cliquet F., Aubert M. et Bretagne S. (1996) Improvement of a polymerase chain reaction assay for the detection of *Echinococcus multilocularis* DNA in faecal samples of foxes. *Veterinary parasitology*. 67, 185-195.

Moriniaux V. (2003) L'ère du risque? In *Les risques*. V. Moriniaux (dir.). Editions du Temps. Nantes. 5-8.

New M., Lister D., Hulme M. et Makin I. (2002) A high-resolution data set of surface climate over global land areas. *Climate Research*. 21, 1-25.

November V. (2002) *Les Territoires du Risque*. Peter Lang. Bern. 331 p.

Observatoire Régional de l'Environnement (2003) Du renard au pissenlit, l'échinoqui ? Du pissenlit au campagnol, l'échinoquoi ? L'échinococcose vue de Franche-Comté. Conseil Régional de Franche-Comté, MSA, INRA, Université de Franche-Comté. Besançon.

O'Neill R.V., Krummel J.R., Gardner R.H., Sugihara G., Jackson B., DeAngelis D.L., Milne B.T., Turner M.G., Zygmunt B., Christensen S.W., Dale V.H. et Graham R.L. (1988) Indices of landscape pattern. *Landscape Ecology*. 1, 153-162.

O'Neill R.V. (1989) Perspectives in hierarchy and scale. In: J. Roughgarden, R.M. May and S.A. Levin. *Perspectives in ecological theory*. Princeton University Press. Princeton. 140-156.

O'Riordan T. (1986) Coping with environmental hazards. In R.W. Kates et I. Burton (eds.) *Geography, Resources and Environment*, vol.II. Themes from the work of Gilbert F. White. University of Chicago Press. Chicago. 272-309.

Ostfeld R.S. (1992) Small-mammal herbivores in a patchy environment: individual strategies and population responses. In M.D. Hunter, T. Ohgushi et P.W. Price (eds.) *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. Academic Press. London. 43-74.

Paris F. (1983) Systèmes d'occupation de l'espace et onchocercose : foyer de la Bourgouriba Volta Noire. In *De l'Epidémiologie à la Géographie Humaine*. J.-P. Doumenge (dir.). Ceget-CNRS. Talence. 259-269.

Pawlowski Z.S., Eckert J., Vuitton D.A., Ammann R.W., Kern P., Craig P.S., Dar K.F., De Rosa F., Filice C., Gottstein B., Grimm F., Macpherson C.N.L., Sato N., Todorov T., Uchino J., von Sinner W. et Wen H. (2001) Echinococcosis in humans: clinical aspects, diagnosis and treatment. WHO/OIE Manual on Echinococcosis in humans and animals, pp. 20-66 (Chapter 2).

Pearce J. et Ferrier S. (2000) Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecol. Model*. 133, 225-245.

Péguy C.-P. (1970) *Précis de climatologie*. Masson. Paris. 468 p.

Perault D.R. et Lomolino M.V. (2000) Corridors and mammal community structure across a fragmented, old-growth forest landscape. *Ecological monographs*. 70, 401-422.

Pétavy A.F. et Deblock S. (1983) Connaissance du foyer auvergnat d'échinococcose alvéolaire : recherche de l'hôte intermédiaire, description des lésions. *Ann. Parasitol. Hum. Comp*. 58, 439-453.

Pétavy A.F., Deblock S. et Gilot B. (1984) Mise en évidence de la larve du Ténia multiloculaire chez deux campagnols (*Microtus arvalis* et *Clethrionomys glareolus*) dans le foyer d'échinococcose alvéolaire du Massif Central (France). *Acad. Sci. Paris*. 299, 735-737.

Pétavy A.F., Tenora F., Deblock S. et Sergent V. (2000) *Echinococcus multilocularis* in domestic cats in France. A potential risk factor for alveolar hydatid disease contamination in humans. *Veterinary Parasitology*. 87, 151-156.

Pfeiffer D.U. et Hugh-Jones M. (2002) Geographical information systems as a tool in epidemiological assessment and wildlife disease management. *Rev. sci. tech. Off. Int. Epiz*. 21(1), 91-102.

Picheral H. (1984) La géographie de la santé. In *Concepts de la Géographie*. A.S. Bailly (dir.). Masson. Paris. 173-180.

Pickett S.T.A. et Cadenasso M.L. (1995) Landscape ecology: spatial heterogeneity in ecological systems. *Science*. 269, 331-334.

Pigeon P. (1994) *Ville et Environnement*. Economica. Paris.

Pleydell D.R.J., Raoul F., Tourneux F., Danson F.M., Graham A.J., Craig P.S. et Giraudoux P. (2004) Modelling the spatial distribution of *Echinococcus multilocularis* infection in foxes. *Acta tropica*. 91, 253-265.

Pochon A. (1998) Les champs du possible. Plaidoyer pour une agriculture durable. Syris. Paris. 239 p.

Pulliam H.R. (1988) Sources, sinks and population regulation. *Am. Nat*. 132, 652-661.

Quattrochi D.A. et Pelletier R.E. (1991) Remote sensing for analysis of landscapes: an introduction. In M.G. Turner et R.H. Gardner (eds) *Quantitative Methods in Landscape Ecology*. Springer Verlag. New York. 51-76.

Raoul F. (2001a) Ecologie de la transmission d'*Echinococcus multilocularis* chez le renard dans l'Est de la France : dépendance au paysage et relation proie-prédateur. Thèse de doctorat. Université de Franche-Comté. Besançon. 164 pp.

Raoul F., Deplazes P., Nonaka N., Piarroux R., Vuitton D.A. et Giraudoux P. (2001b) Assessment of the epidemiological status of *Echinococcus multilocularis* in foxes in France using ELISA coprotests on fox faeces collected in the field. *International Journal for Parasitology*. 31, 1579-1588.

Raoul F., Defaut R., Michelat D., Montadert M., Pepin D., Quéré J.P., Tissot B., Delattre P., Giraudoux P. (2001c) Landscape effects on the population dynamics of small mammal communities: a preliminary analysis of prey-resources variations. *Revue d'Ecologie – La Terre et la Vie*. 56, 339-352.

Raoul F., Michelat D., Ordinaire M., Décoté Y., Aubert M., Delattre P., Deplazes P. et Giraudoux P. (2003a) *Echinococcus* multilocularis: secondary poisoning of fox population during a vole outbreak reduces environmental contamination in a high endemicity area. *International journal for parasitology*. 33, 945-954.

Raoul F., Tourneux F.-P., Combes B., Cliquet F. et Giraudoux P. (2003b) Le paysage : un indicateur pour l'évaluation du risque spatial de transmission de l'échinocoque alvéolaire. In : *Evaluation des risques environnementaux pour une gestion durable des espaces*. Cemagref. Antony. 175-180.

Rausch R.L. (1986) Life-cycle patterns and geographic distribution of *Echinococcus* species. In R.C.A. Thompson (Eds.) *The biology of Echinococcus and hydatid disease*. Georges Allen and Unwin. London. 44-80.

Rémy G. (1988) Paysages et milieux épidémiologiques dans l'espace ivoiro-burkinabé : étude de géographie des principales maladies transmissibles. Thèse d'Etat (éd. Abrégée). Ceget-CNRS. Talence. 265 p.

Renard J. (2002) *Les mutations des campagnes. Paysages et structures agraires dans le monde*. Armand Colin. Paris. 221 p.

Richard J.F. (1975) Paysages, écosystèmes, environnement : une approche géographique. *L'espace géographique*. 2, 81-92.

Richards T., Croner C., Rushton G., Brown C. et Fowler L. (1999) Geographic information systems and public health: mapping the future. *Public health reports*. 114, 359-373.

Richomme C. (2002) Etude du renard roux, *Vulpes vulpes*, dans la ville de Nantes : régime alimentaire et helminthologie intestinale. Thèse vétérinaire. Nantes. 89 p.

Ricklefs R.E. et Miller G.L. (1999) *Ecology*. Freeman. New York. 822 p.

Riitters K.H., O'Neill R.V., Hunsaker C.T., Wickham J.D., Yankee D.H., Timmins S.P., Jones K.B. et Jackson B.L. (1995) A factor analysis of landscape pattern and structure metrics. *Landscape Ecology*. 10, 23-40.

Robbez-Masson J.-M., Foltête J.-C., Cabello L. et Flitti M. (1999) Prise en compte du contexte spatial dans l'instrumentation de la notion de paysage. *Revue internationale de géomatique*. 2, 173-195.

Roberts M.G. et Aubert M.F.A. (1995) A model for the control of *Echinococcus multilocularis* in France. *Veterinary Parasitology*. 56, 67-74.

Robinson T.P. (2000) Spatial statistics and geographical information systems in epidemiology and public health. *Adv. parasitol*. 47, 81-128.

Rogala J.P. (1982) Approche numérique de l'espace agricole. Analyse de l'hétérogénéité et de la structure des unités cartographiques. Thèse de doctorat, IGA, INA PG, Grignon, 224 p.

Rogers D.J. et Randolph S. E. (2000) The global spread of malaria in a future, warmer world. *Science*. 289, 1763-1766.

Rogers D.J., Randolph S.E., Snow R.W. et Hay S.I. (2002) Satellite imagery in the study and forecast of malaria. *Nature*. 415, 710-715.

Romig T., Bilger B., Dinkel A., Merli M. et Mackenstedt U. (1999a) *Echinococcus multilocularis* in animal hosts: new data from western Europe. *Helmintologia*. 36 (3), 185-191.

Romig T., Kratzer W., Kimmig P., Frosch M., Gaus W., Flegel W., Gottstein B., Lucius R., Beckh K. et Kern P. (1999b) An epidemiologic survey of human alveolar echinococcosis in southwestern Germany. *Am. J. Trop. Med. Hyg*. 61(4), 566-573.

Romig T. for EurEchinoReg (2002) Spread of *Echinococcus multilocularis* in Europe? In: P. Craig et Z. Pawlowski (eds.), *Cestode Zoonoses : Echinococcosis and Cysticercosis an Emergent and Global Problem*. IOS Press. Amsterdam. 65-80.

Rosselot P. (1985) Contribution à l'étude épidémiologique de l'échinococcose alvéolaire dans les départements de Haute-Savoie et du Rhône. Thèse de Pharmacie. Lyon. 105 p.

Roubens M. (1982) Fuzzy clustering algorithms and their cluster validity. *European journal of operational research*. 10, 841-847.

Rougerie G. et Beroutchachvili N. (1991) *Géosystèmes et paysages*. Armand Colin. Paris. 302 p.

Sakashita M., Sakai H., Kohno H., Ooi Y., Oku Y., Yagi K., Ito M. et Kamiya M. (1995) Detection of *Echinococcus multilocularis* coproantigens in experimentally infected dogs using murine monoclonal antibody against adult worms. *Japanese journal of parasitology*. 44(5), 413-420.

Saunders D.A., Hobbs R.J. et Margules C.R. (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation – a review. *Conservation biology*. 5, 18-32.

Schelling U., Frank W., Will R., Romig T. et Lucius R. (1997) Chemotherapy with praziquantel has the potential to reduce the prevalence of *Echinococcus multilocularis* in wild foxes (*Vulpes vulpes*). *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*. 91, 79-86.

Schmitt M., Saucy F., Wyborn S. et Gottstein B. (1997) Befall von Schermaüsen (*Arvicola terrestris*) mit metazestoden von *Echinococcus multilocularis* im kanton Freiburg (Schweiz). *Schweizer Arch. Tierheilkd*. 139, 84-93.

Schumaker N.H. (1996) Using landscape indices to predict habitat connectivity. *Ecology*. 77(4), 1210-1225.

Sigaud F. (2003) L'échinococcose alvéolaire en milieu urbain : Définition d'une stratégie d'étude au travers de l'exemple de l'agglomération d'Annemasse. Thèse vétérinaire. Université Lyon I. 108 p.

Slifko T.R., Smith H.V. et Rose J.B. (2000) Emerging parasite zoonoses associated with water and food. *International journal for parasitology*. 30, 1379-1393.

Smith G.C., Gangadharan B., Taylor Z., Laurenson M.K., Bradshaw H., Hide G., Hughes J.M., Dinkel A., Romig T. et Craig P.S. (2003) Prevalence of zoonotic important parasites in the red fox (Vulpes vulpes) in Great Britain. *Veterinary parasitology*. 118, 133-142.

Sorre M. (1933) Complexes pathogènes et géographie médicale. *Annales de Géographie*. 42(235), 1-18.

Sréter T., Szell Z., Egyed Z. et Varga I. (2003) *Echinococcus multilocularis*: an emerging pathogen in Hungary and central eastern Europe. Emerging infectious diseases. 9(3).

Staubach C., Thulke H.-H., Tackmann K., Hugh-Jones M. et Conraths F. (2001) Geographic information system-aided analysis of factors associated with the spatial distribution of *Echinococcus multilocularis* infections in foxes. *Am. J. Trop. Med. Hyg*. 65(6), 943-948.

Steinitz C., Parker P. et Jordan L. (1976) Hand-drawn overlays: their history and prospective use. *Landscape architecture*. 66, 444-455.

Stieger C., Hegglin D., Schwarzenbach G., Mathis A. et Deplazes P. (2002) Spatial and temporal aspects of urban transmission of *Echinococcus* multilocularis. *Parasitology*. 124, 631-640.

Stone K.H. (1968) Scale, scale, scale. *Economic geography*. 44, 94.

Tackmann K., Löschner U., Mix H., Staubach C., Thulke H.H. et Conraths F.J. (1998) Spatial distribution patterns of *Echinococcus multilocularis* (Leuckart 1863)(Cestoda: Cyclophyllidea: Taeniidae) among red foxes in an endemic focus in Brandenburg (Germany). *Epidemiol. Infect*. 120, 101-109.

Thies C., Steffan-Dewenter I. et Tscharntke T. (2003) Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos*. 101, 18-25.

Thompson R.C.A. et Lymbery A.J. (eds.) (1995) *Echinococcus and hydatid disease*. CAB International. Wallingford. Oxford.

Thompson R.C.A. et McManus D.P. (2001) *Aetiology: parasite and life-cycles*. WHO/OIE Manual on echinococcosis in humans and animals. 1-19.

Tolle F., Foltête J.-C., Combes B., Cliquet F., Giraudoux P. et Tourneux F.P. (2005) Le choix de descripteurs paysagers en tant qu'indicateurs d'un risque épidémiologique. Le cas d*'Echinococcus multilocularis*. 7èmes rencontres de Théo Quant, nouvelles approches en géographie théorique et quantitative. Besançon.

Tolle F., Pleydell D., Combes B., Cliquet F., Piarroux M., Giraudoux P. et Tourneux F.P. (2005) Identification of environmental risk factors for the presence of *Echinococcus multilocularis*. 14th European colloquium on theoretical and quantitative geography. Tomar, Portugal.

Tomlin C.D. (1990) *Geographic information systems and cartographic modelling*. Prentice-hall. Englewood cliffs.

Torgerson P.R. et Budke C.M. (2003) Echinococcosis – an international public health challenge. *Research in Veterinary Science*. 74, 191-202.

Torgerson P.R., Williams D.H. et Abo-Sheahada M.N. (1998) Modelling the prevalence of *Echinococcus* and Taenia species in small ruminants of different ages in northern Jordan. *Vet. Parasitol*. 79, 35-51.

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

Tricart J. (1965) *Principes et méthodes de la géomorphologie*. Masson. Paris.

Troll C. (1939) Luftbildplan und okologische Bodenforschung. *Zeitschraft der gesellschaft fur erdkunde zu Berlin*. 241-298.

Tsukada H. (1997) A division between foraging range and territory related to food distribution in the red fox. *J. Ethol*. 15, 27-37.

Turner M.G. (1989) Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Ann. Rev. Ecol. Syst*. 20, 171-197.

Turner M.G. et Gardner R.H. (1991) *Quantitative methods in landscape ecology*. Springer Verlag. New York.

Turner M.G., Romme W.H., Gardner R.H., O'Neill R.V., et Kratz T.K. (1993) A revised concept of landscape equilibrium: disturbance and stability on scaled landscapes. *Landscape Ecology*. 8(3), 213-227.

Turner M.G., Gardner R.H. et O'Neill R.V. (2001) *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer-Verlag. New York.

Turner II B.L., Clarck W.C., Kates R.W., Richards J.F., Mathews J.T. et Meyer W. (1990) *The earth as transformed by human action.* Cambridge University Press. Cambridge. 713 p.

Turner II B.L. et Meyer W. (1994) Global land-use and land-cover change: an overview. In W.B. Meyer et B.L. Turner II (eds.) *Changes in land use and land cover: a global perspective*. University press. Cambridge. 3-10.

Urban D.L., O'Neill R.V. et Shugart H.H. (1987) Landscape ecology. *Bioscience*. 37, 119-127.

Van der Giessen J., Rombout Y. et Teunis P. (2004) Base line prevalence and spatial distribution of *Echinococcus multilocularis* in a newly recognized endemic area in the Netherlands. *Veterinary parasitology*. 119, 27-35.

Veit P., Bilger B., Schad V., Schäfer J., Frank W. et Lucius R. (1994) Influence of environmental factors on the infectivity of *Echinococcus multilocularis* eggs. *Parasitology*. 110, 79-86.

Verhasselt Y. (1992) Medical geography and ecosystems. Atti del Quarto Seminario Internationale di Geografia Medica. 17-22.

Vervaeke M., Dorny P., Vercammen F., Geerts S., Brandt J., Van den Berge K. et Verhagen R. (2003) *Echinococcus multilocularis* (Cestoda, Taeniidae) in red foxes (*Vulpes vulpes*) in northern Belgium. *Veterinary parasitology*. 115, 257-263.

Veyret Y. (2001) *Géo-environnement*. Armand Colin. Paris. 186 p.

Viel J.F., Giraudoux P., Arbial V. et Bresson-Hadni S. (1999) Water vole (*Arvicola terrestris*) density as risk factor for human alveolar echinococcosis. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 61(4), 559-565.

Vigneron E. (1995) La géographie de la santé : un agenda qui se précise. *Espace, Populations, Sociétés*. 1, 31-41.

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

Vos C.C., Verboom J., Opdam P.F.M., Ter Braak C.J.F. (2001) Toward ecologically scaled landscape indices. *American naturalist*. 157, 24-41.

Voss R.F. (1988) Fractals in nature: from characterization to simulation. In: H.-O. Peitgen and D. Saupe. *The science of Fractal images*. Springer Verlag. New York. 21-70.

Vuitton D.A., Bresson-Hadni S., Liance M., Meyer J.P., Giraudoux P. et Lenys D. (1990) L'échinococcose alvéolaire humaine : hasard épidémiologique ou fatalité immunologique ? *Gastroentérologie clinique et biologique*. 14, 124-130.

Vuitton D.A., Zhou H., Bresson-Hadni S., Wang Q., Piarroux M., Raoul F. et Giraudoux P. (2003) Epidemiology of alveolar echinococcosis with particular reference to China and Europe. *Parasitology*. 127, S87-S107 (special issue).

Wang Q., Vuitton D.A., Qiu J., Giraudoux P., Xiao Y., Schantz P.M., Raoul F., Li T., Yang W. et Craig P.S. (2004) Fenced pasture: a possible risk factor for human alveolar echinococcosis in Tibetan pastoralist communities of Sichuan, China. *Acta tropica*. 90, 285-293.

Weber J.-M., et Aubry S. (1993) Predation by foxes, *Vulpes vulpes*, on the fossorial form of the water vole, *Arvicola terrestris scherman*, in western Switzerland. *Journal Zoological of London*. 229, 553-559.

Wharton S.W. (1982) A contextual classification method for recognizing land use patterns in high resolution remotely sensed data. *Pattern Recognition*. 15(4), 317-324.

Wiegand T., Molony K.A., Naves J. et Knauer F. (1999) Finding the missing link between landscape structure and population dynamics: a spatially explicit perspective. *Am. Nat*. 154, 605-627.

Wiens J.A. (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional ecology*. 3, 385-397.

Wiens J.A. et Milne B.T. (1989) Scaling of landscapes in landscape ecology, or landscape ecology from a beetles' perspective. *Landscape ecology*. 3, 87-96.

Wint G. R., Robinson T. P., Bourn D. M., Durr P. A., Hay S. I., Randolph S. E. et Rogers D. J. (2002) Mapping bovine tuberculosis in Great Britain using environmental data. *Trends in Microbiology*. 10(10), 441-444.

With K.A. (1994) Using fractal analysis to assess how species perceive landscape structure. *Landscape Ecology*. 9(1), 25-36.

With K.A. et King A.W. (1999) Extinction thresholds for species in fractal landscapes. *Conservation Biology*. 13, 314-326.

Withers M.A. et Meentemeyer V. (1999) Concepts of scale in landscape ecology. In J.M. Klopatek et R.H. Gardner (eds). *Landscape Ecological Analysis*. Springer Verlag. New York. 205-252.

Wu J. (1999) Hierarchy and scaling: extrapolating information along a scaling ladder. *Canadian journal of remote sensing*. 25, 367-380.

Zollner P.A. et Lima S.L. (1997) Landscape-level perceptual abilities in white-footed mice – perceptual range and the detection of forested habitat. *Oikos*. 80, 51-60.

ANNEXES

Annexe 1 : Nomenclature de la base de données Corine Land Cover

Annexe 2 : Formulation détaillée des indices paysagers ayant servi à l'établissement de la régression logistique binaire

Annexe 3 : Graphiques des indices FPI et MPE des quatre types de premier niveau sélectionnés

Annexe 4 : Détail des sous-types paysagers du second niveau de typologie

ANNEXE 1

Nomenclature de la base de données Corine Land Cover

1. Territoires artificialisés

1.1. Zones urbanisées
clc 1.1.1. Tissu urbain continu
clc 1.1.2. Tissu urbain discontinu

1.2. Zones industrielles ou commerciales et réseaux de communication
clc 1.2.1. Zones industrielles et commerciales
clc 1.2.2. Réseaux routier et ferroviaire et espaces associés
clc 1.2.3. Zones portuaires
clc 1.2.4. Aéroports

1.3. Mines, décharges et chantiers
clc 1.3.1. Extraction de matériaux
clc 1.3.2. Décharges
clc 1.3.3. Chantiers

1.4. Espaces verts artificialisés, non agricoles
clc 1.4.1. Espaces verts urbains
clc 1.4.2. Equipements sportifs et de loisirs

2. Territoires agricoles

2.1. Terres arables
clc 2.1.1. Terres arables hors périmètres d'irrigation
clc 2.1.2. Périmètres irrigués en permanence
clc 2.1.3. Rizières

2.2. Cultures permanentes
clc 2.2.1. Vignobles
clc 2.2.2. Vergers et petits fruits
clc 2.2.3. Oliveraies

2.3. Prairies
clc 2.3.1. Prairies

2.4. Zones agricoles hétérogènes
clc 2.4.1. Cultures annuelles associées aux cultures permanentes
clc 2.4.2. Systèmes culturaux et parcellaires complexes
clc 2.4.3. Territoires principalement occupés par l'agriculture, avec présence de végétation naturelle importante
clc 2.4.4. Territoires agro-forestiers

3. Forêts et milieux semi-naturels

3.1. Forêts
clc 3.1.1. Forêts de feuillus
clc 3.1.2. Forêts de conifères
clc 3.1.3. Forêts mélangées

3.2. Milieux à végétation arbustive et/ou herbacée
clc 3.2.1. Pelouses et pâturages naturels
clc 3.2.2. Landes et broussailles
clc 3.2.3. Végétation sclérophylle
clc 3.2.4. Forêt et végétation arbustive en mutation

3.3. Espaces ouverts, sans ou avec peu de végétation
clc 3.3.1. Plages, dunes et sable
clc 3.3.2. Roches nues
clc 3.3.3. Végétation clairsemée
clc 3.3.4. Zones incendiées
clc 3.3.5. Glaciers et neiges éternelles

4. Zones humides

4.1. Zones humides intérieures
clc 4.1.1. Marais intérieurs
clc 4.1.2. Tourbières

4.2. Zones humides maritimes
clc 4.2.1. Marais maritimes
clc 4.2.2. Marais salants
clc 4.2.3. Zones intertidales

5. Surfaces en eau

5.1. Eaux continentales
clc 5.1.1. Cours et voies d'eau
clc 5.1.2. Plans d'eau

5.2. Eaux maritimes
clc 5.2.1. Lagunes littorales
clc 5.2.2. Estuaires
clc 5.2.3. Mers et océans

ANNEXE 2

Formulation détaillée des indices paysagers ayant servi à l'établissement de la régression logistique binaire (d'après Fragstats)

Pourcentage du paysage :

$$\frac{\sum_{j=1}^{n} a_{ij}}{A} (100)$$

avec aij la superficie du patch ij
et A la superficie totale du paysage.

Longueur de bordures :

$$\sum_{k=1}^{m} e_{ik}$$

avec eik la longueur totale de bordures impliquant la classe i dans le paysage.

Indice de plus grand patch :

$$\frac{\max_{j=1}^{n}(a_{ij})}{A} (100)$$

avec aij la superficie du patch ij
et A la superficie totale du paysage.

Superficie moyenne des patchs :

$$\frac{\sum_{j=1}^{n} x_{ij}}{n_i}$$

avec xij la superficie du patch ij.

Indice d'auto-adjacence :

$$\left(\frac{g_{ii}}{\sum_{k=1}^{m} g_{ik}}\right)(100)$$

avec gii l'auto-adjacence des pixels de la classe i
et gik l'adjacence entre pixels des classes i et k.

Indice d'interspection :

$$\frac{-\sum_{k=1}^{m}\left[\left(\frac{e_{ik}}{\sum_{k=1}^{m} e_{ik}}\right)\ln\left(\frac{e_{ik}}{\sum_{k=1}^{m} e_{ik}}\right)\right]}{\ln(m-1)}(100)$$

avec eik la longueur de bordures totale entre les classes i et k
et m le nombre de classes présentes dans le paysage.

Richesse relative :

$$\frac{m}{m_{max}}(100)$$

avec m le nombre de classes présentes dans le paysage.

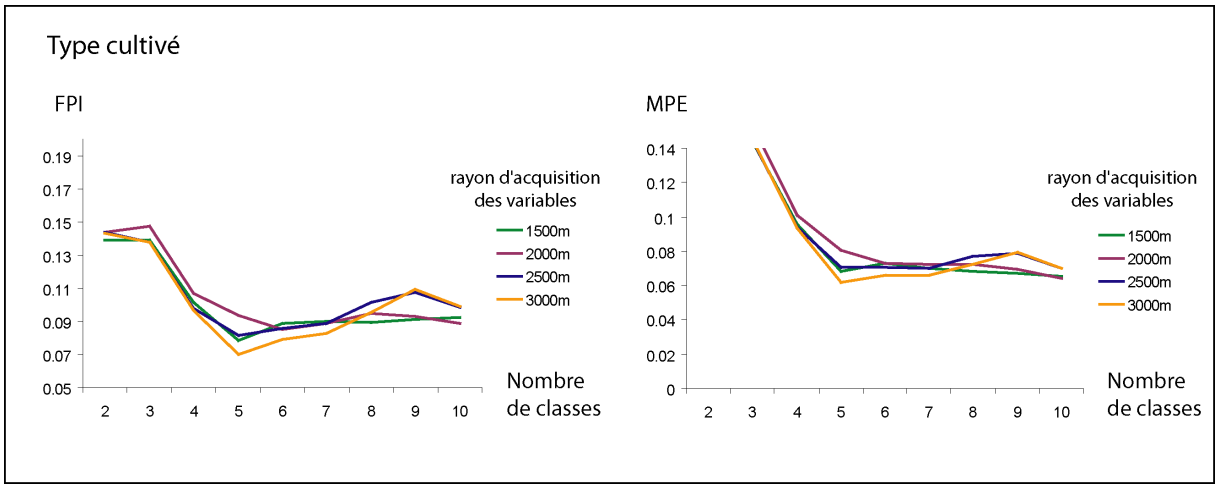
Indice d'entropie de Shannon

$$\frac{-\sum_{i=1}^{m}(P_i * \ln P_i)}{\ln m}$$

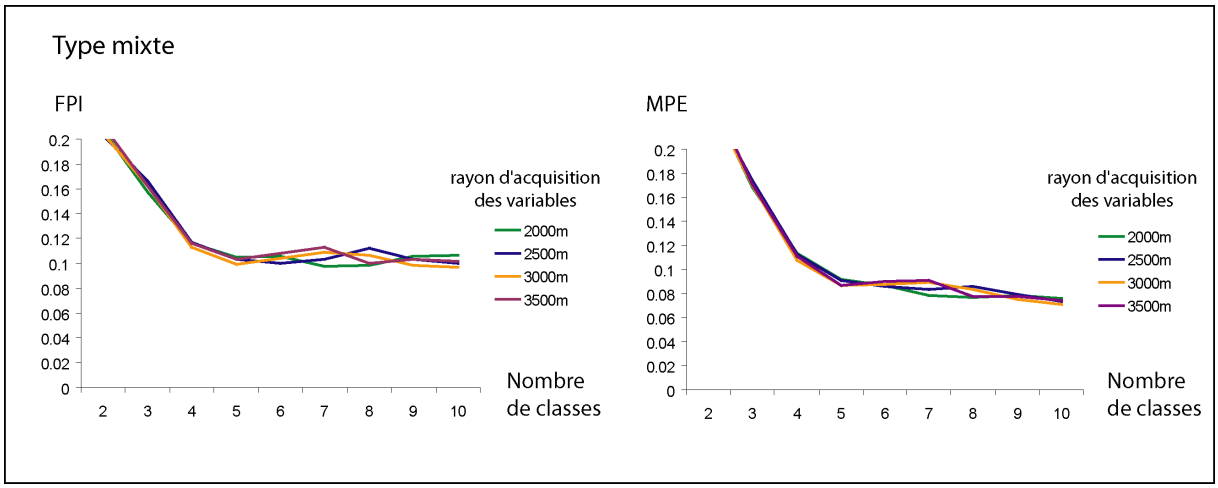
avec Pi la proportion du paysage occupée par la classe i
et m le nombre de classes présentes dans le paysage.

ANNEXE 3

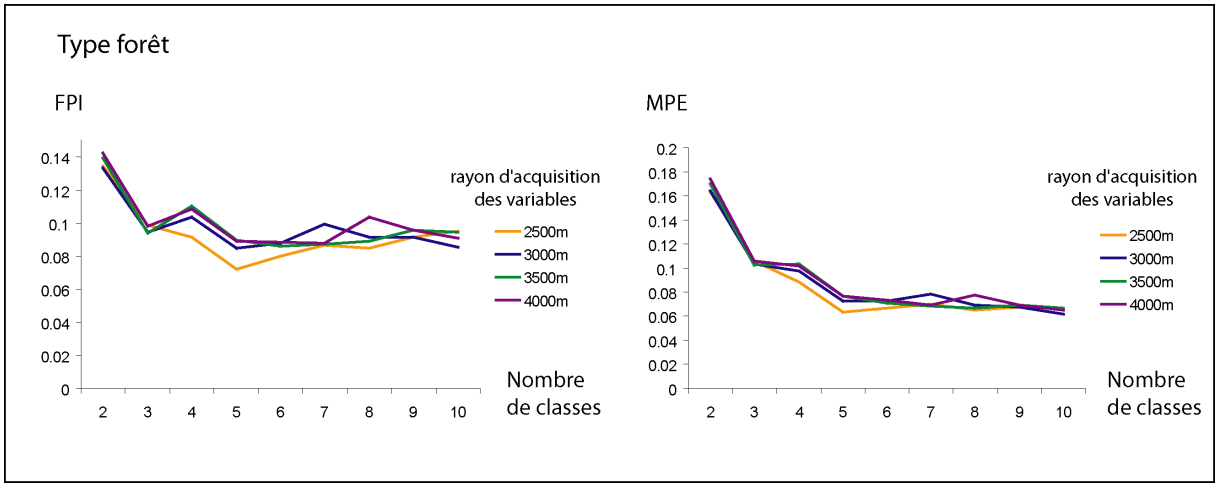
Graphiques des indices FPI et MPE des quatre types de premier niveau sélectionnés



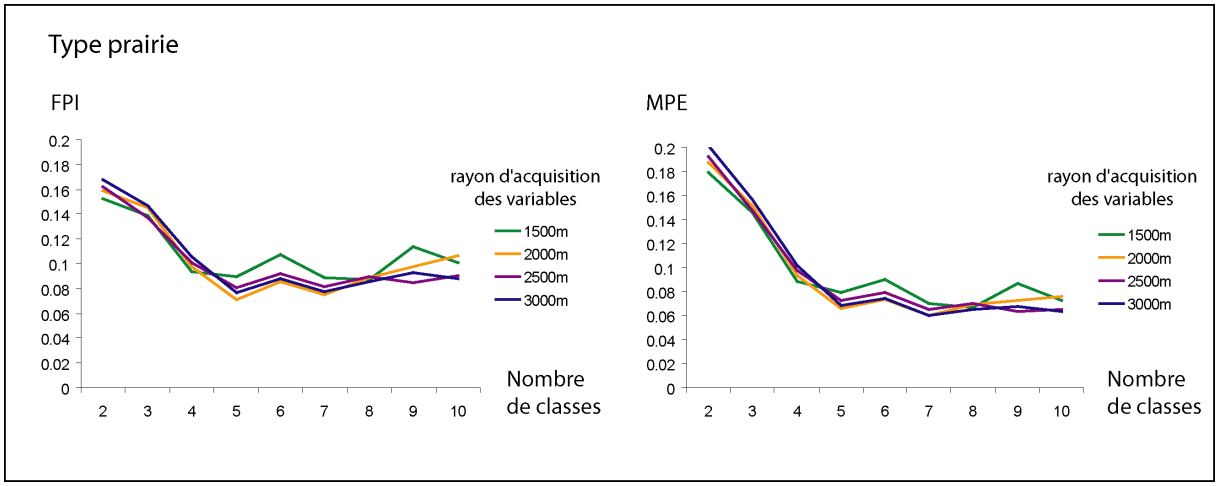
L'échelle de 3000 m a été retenue pour la sous-typologie du type cultivé.



L'échelle de 3000 m a été retenue pour la sous-typologie du type mixte.



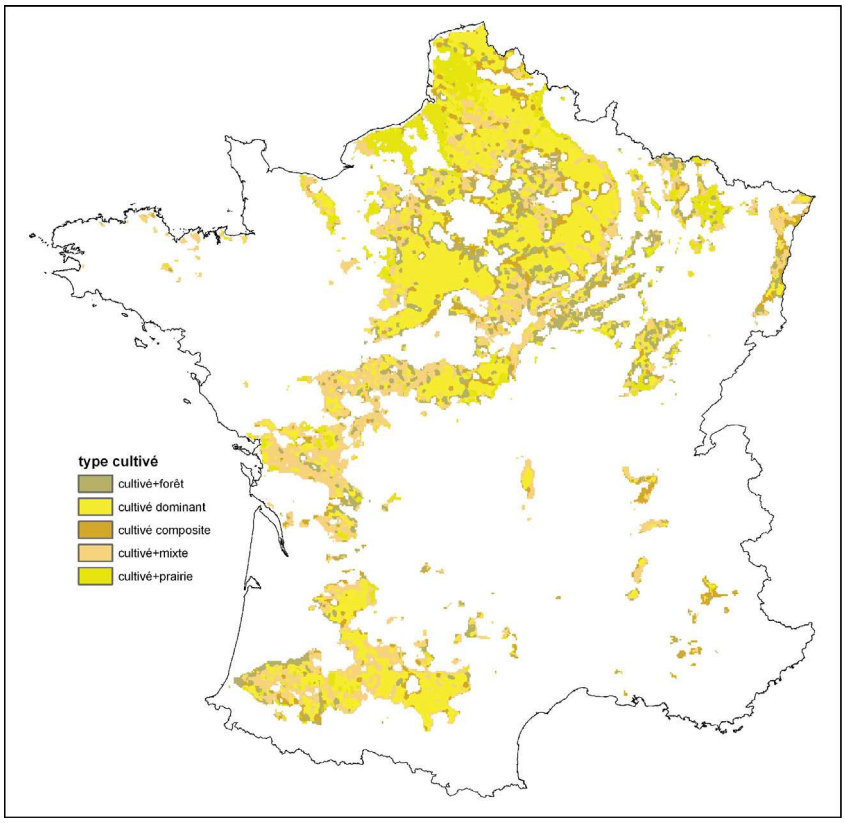
L'échelle de 2500 m a été retenue pour la sous-typologie du type forêt.

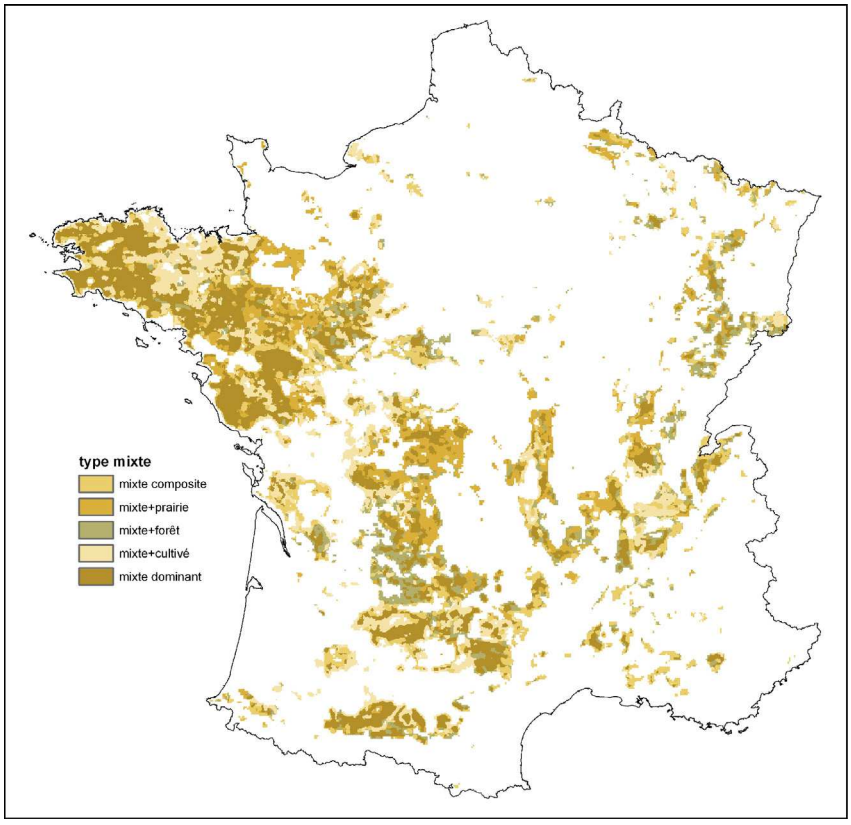


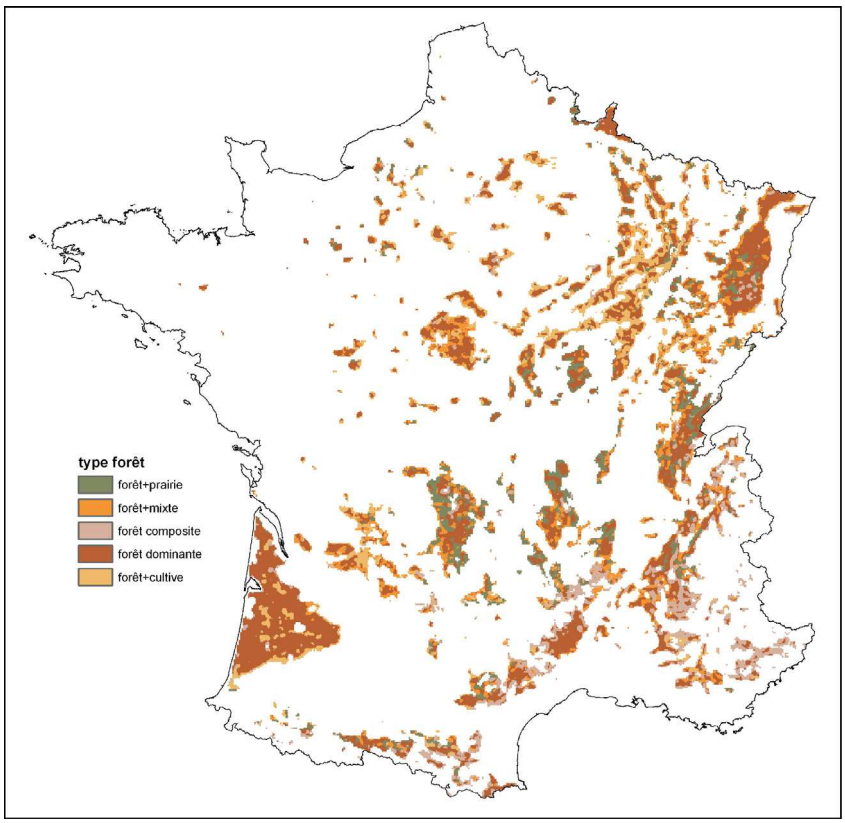
L'échelle de 2000 m a été retenue pour la sous-typologie du type prairie.

ANNEXE 4

Représentation cartographique des 4 types ayant fait l'objet d'une sous-typologie






type forêt
forêt+prairie
forêt+mixte
forêt composite
forêt dominante
forêt+cultive

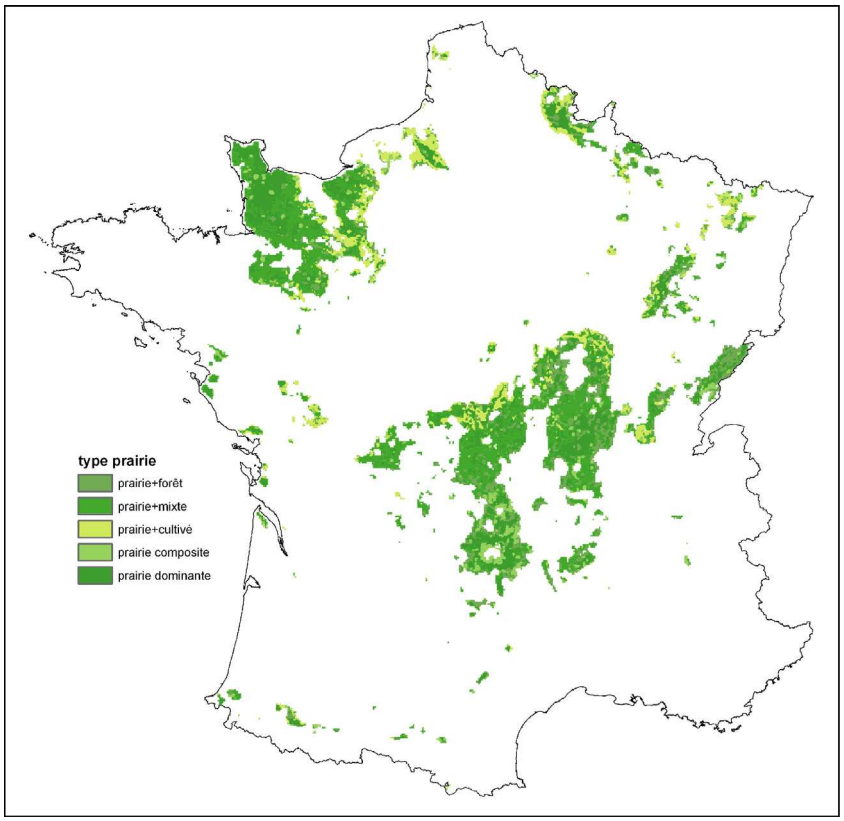

type prairie
prairie+forêt
prairie+mixte
prairie+cultivé
prairie composite
prairie dominante

TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Les premiers résultats du programme français par département. 48
Tableau 2 : Les trois catégories d'éléments paysagers et quelques exemples d'indices paysagers qui leurs sont associés. 73
Tableau 3 : Les principaux thèmes de recherche dans Landscape Ecology. 78
Tableau 4 : Données paysagères et abondance relative de micromammifères dans douze sites de l'ouest de la France. 130
Tableau 5 : Dimension des domaines vitaux de renards étudiés par radiopistage. 135
Tableau 6 : Les données utilisées dans le cadre de ce travail. 156
Tableau 7 : Habitats favorables aux espèces d'Arvicolinés et variables paysagères utilisées dans la modélisation. 173
Tableau 8 : Les facteurs liés à chaque espèce et les coefficients de pondération sélectionnés. 178
Tableau 9 : Détail des assemblages identifiés. 182
Tableau 10 : Les variables introduites dans la régression logistique binaire des données du Doubs. 205
Tableau 11 : Caractéristiques du modèle de régression logistique binaire au premier niveau d'échelle (R = 700 m). 205
Tableau 12 : Caractéristiques du modèle de régression logistique binaire au second niveau d'échelle (R = 2200 m). 206
Tableau 13 : Caractéristiques du modèle de régression logistique binaire au premier niveau d'échelle (R = 4775 m). 207
Tableau 14 : AUC et valeurs de césure retenues pour la spatialisation des résultats. 211
Tableau 15 : Description des classes d'occupation du sol des échantillons positifs. 235
Tableau 16 : Les variables paysagères retenues 238
Tableau 17 : Répartition des échantillons, prévalence et intervalle de confiance (IC) de la prévalence des échantillons positifs dans les six classes de la typologie. 246
Tableau 18 : Paramètres de la sous-typologie 250
Tableau 19 : Répartition, prévalence et intervalle de confiance (IC) de la prévalence des échantillons positifs dans la typologie de second niveau. 256
Tableau 20 : Sous-types paysagers ordonnés par prévalence croissante 259

TABLE DES FIGURES

Figure 1 : Ver adulte d'*Echinococcus multilocularis*.....18
Figure 2 : Le cycle sylvatique, ou sauvage, d'*Echinococcus multilocularis*.....19
Figure 3 : Le cycle parasitaire d'*Echinococcus multilocularis* et les contraintes auxquelles ses différents stades et leurs hôtes sont soumis. 21
Figure 4 : L'augmentation des indices de chasse de renard en Europe.....24
Figure 5 : Evolution de la distribution géographique d'*Echinococcus multilocularis* en Europe entre 1990 et 1999. 27
Figure 6 : Les cas humains diagnostiqués en France entre 1982 et 2005.....31
Figure 7 : *Echinococcus multilocularis* en Europe. 37
Figure 8 : Les départements couverts par le programme français d'épidémiosurveillance d'*Echinococcus multilocularis*.....39
Figure 9 : La carte d'indice prairial du département du Puy-de Dôme. 41
Figure 10 : L'indice prairial en France. 42
Figure 11 : Le kit de ramassage des échantillons et son utilisation sur le terrain.....43
Figure 12 : Du plan d'échantillonnage aux résultats d'analyse laboratoire. 45
Figure 13 : Présentation type de la base de données française.....46
Figure 14 : Localisation géographique des échantillons du programme français. 47
Figure 15 : Le polysystème paysager.....51
Figure 16 : Processus impliqués dans la distribution spatiale des espèces animales.....59
Figure 17 : L'hétérogénéité spatiale des paysages. 61
Figure 18 : Le cadre systémique proposé par Ahern pour la décision en écologie du paysage. 63
Figure 19 : La prime à l'herbe, un facteur de réorganisation de l'espace agricole.....67
Figure 20 : Le remembrement rural en France.....68
Figure 21 : Des symptômes paysagers multiscalaires. 71
Figure 22 : Composition et configuration du paysage. 72
Figure 23 : L'étendue et la résolution spatiale. 76
Figure 24 : Une courbe d'isorisque et deux exemples. 82
Figure 25 : Des vulnérabilités multiscalaires. 92
Figure 26 : Exemples de cartographie thématique appliquée en écologie et en épidémiologie. 97
Figure 27 : Diagramme de la perception du risque. 99
Figure 28 : Les terrains d'étude : trois échelles d'appréhension des processus. 109
Figure 29 : Classification ascendante hiérarchique et classification par nuées dynamiques. 118
Figure 30 : Trois types de données spatiales représentant un même espace. 121
Figure 31 : Facteurs associés au cycle de transmission d'*E. multilocularis* en Europe de l'Ouest. ...124

Figure 32 : Modèle des facteurs qui affectent la stabilité spatio-temporelle de la transmission d'*E. multilocularis*. 126
Figure 33 : Variations du régime du renard en fonction des variations de densités de *Microtus arvalis* sur le site du Souillot, dans le département du Doubs. 142
Figure 34 : Domaines vitaux de renard. 144
Figure 35 : *E. multilocularis* dans les environs de Zürich.. 145
Figure 36 : Facteurs associés au cycle urbain et périurbain d'*Echinococcus multilocularis* et à la pression d'infestation des œufs du parasite. 146
Figure 37 : Données de présence et carte de prévision de présence de la tuberculose bovine au Royaume-Uni. 148
Figure 38 : Exemples de courbes ROC et de valeurs d'AUC appliquées à la prévision de la schistosomiase au Cameroun et en Tanzanie. 150
Figure 39 : Différents types de données spatiales et les attributs qui y sont associés. 154
Figure 40 : Le principe des fenêtres mobiles. 158
Figure 41 : Le modèle Rompa : représentation des variations temporelles des dynamiques de populations de rongeurs en fonction des prédateurs et de la qualité de l'habitat. 166
Figure 42 : Le schéma d'élaboration de l'indice prairial. 167
Figure 43 : Indice prairial et données de présence d'*E. multilocularis*. 168
Figure 44 : Protocole de numérisation d'une carte de répartition de campagnol. 171
Figure 45 : La carte de répartition propre à chacune des onze espèces d'intérêt en France. 172
Figure 46 : Illustration du protocole de constitution de l'indice de présence potentielle du Campagnol terrestre. 174
Figure 47 : Protocole de constitution de l'indice de présence potentielle du Rat musqué. 175
Figure 48 : Les 11 indices de présence potentielle des espèces d'intérêt. 176
Figure 49 : Indice de présence présumée d'espèces de rongeurs favorables au cycle de transmission d'*E. multilocularis*. 179
Figure 50 : Méthode d'identification d'assemblages uniques. 181
Figure 51 : Comment identifier les assemblages d'espèces par l'algèbre de carte. 181
Figure 52 : Les assemblages d'espèces de rongeurs en France. 183
Figure 53 : Protocole de calcul des indices paysagers dans l'environnement des points de données. 185
Figure 54 : Densités moyennes sur 15 ans de Campagnol terrestre sur les plateaux et la haute-chaîne du Doubs. 186
Figure 55 : Variables climatiques retenues comme ayant une influence potentielle sur le cycle parasitaire. 187
Figure 56 : Localisation des échantillons dans le département du Doubs. 196
Figure 57 : Le rapport u calculé sur les données du Doubs. 199
Figure 58 : Vecteurs de composition moyens des échantillons positifs et de tous les échantillons calculés aux trois rayons retenus. 200
Figure 59 : Carte des distances de Manhattan au vecteur de composition moyen des échantillons positifs à un voisinage de 700 mètres. 201
Figure 60 : Carte des distances de Manhattan au vecteur de composition moyen des échantillons positifs à un voisinage de 2200 mètres. 200
Figure 61 : Carte des distances de Manhattan au vecteur de composition moyen des échantillons positifs à un voisinage de 4775 mètres. 202
Figure 62 : Matrices de confusion associées au modèle établi pour un rayon de 700 mètres. 209
Figure 63 : Courbes ROC et AUC des trois modèles du Doubs. 210

Figure 64 : Probabilités associées aux échantillons et classement en fonction des valeurs de césure retenues pour le premier modèle (R = 700 m). 212
Figure 65 : Probabilités associées aux échantillons et classement en fonction des valeurs de césure retenues pour le second modèle (R = 2200 mètres). 213
Figure 66 : Probabilités associées aux échantillons et classement en fonction des valeurs de césures retenues pour le dernier modèle (R = 4775 mètres). 215
Figure 67 : Indices paysagers ayant servi à l'élaboration du modèle au premier niveau d'échelle (R = 700 mètres). 217
Figure 68 : Indices paysagers ayant servi à l'élaboration du modèle au second niveau d'échelle (R = 2200 mètres). 218
Figure 69 : Indices paysagers ayant servi à l'élaboration du modèle au troisième niveau d'échelle (R = 4775 mètres). 219
Figure 70 : Représentation spatiale des indices de risque de présence du parasite pour le modèle à 700 mètres. 221
Figure 71 : Représentation spatiale des indices de risque de présence du parasite pour le modèle à 2200 mètres. 222
Figure 72 : Représentation spatiale des indices de risque de présence du parasite pour le modèle à 4775 mètres. 223
Figure 73 : Synthèse des indices de risque à trois échelles. 224
Figure 74 : Fréquence de contact entre la classe urbaine et les classes d'occupation du sol des espaces naturels. 226
Figure 75 : Risque présumé de présence du parasite à proximité de zones urbanisées au premier niveau d'échelle (R = 700 mètres). 227
Figure 76 : Risque présumé de présence du parasite à proximité de zones urbanisées au second niveau d'échelle (R = 2200 mètres). 228
Figure 77 : Risque présumé de présence du parasite à proximité de zones urbanisées au troisième niveau d'échelle (R = 4775 mètres). 229
Figure 78 : Synthèse à trois échelles du risque présumé de présence du parasite à proximité de zones urbanisées. 230
Figure 79 : Exemples d'échantillons positifs dominés par une classe d'occupation du sol (rayon = 5000 mètres). 236
Figure 80 : Dendrogramme issu de la classification hiérarchique ascendante appliquée aux classes d'occupation du sol des échantillons positifs. 237
Figure 81 : Représentation des variables dans le plan des composantes principales. 238
Figure 82 : Fuzme : interface de paramétrage, nuage de points et tableau de sortie. 241
Figure 83 : Indice de performance de la classification floue (FPI) pour quatre rayons d'analyse distincts. 242
Figure 84 : Indice modifié d'entropie de la partition (MPE) pour quatre rayons d'analyse distincts. 242
Figure 85 : FPI et MPE associés aux variables paysagères calculées au rayon de 5000 mètres. 243
Figure 86 : Caractéristiques paysagères des centres des 6 classes issus de la classification 244
Figure 87 : Répartition des échantillons dans les 6 types paysagers. 245
Figure 88 : Représentation spatiale continue de la typologie paysagère. 247
Figure 89 : Typologie paysagère étendue à la France. 248
Figure 90 : Indice de confusion de la classification des pixels. 249
Figure 91 : Sous-types dérivés du type cultivé. 251
Figure 92 : Sous-types dérivés du type prairial. 253
Figure 93 : Sous-types dérivés du type forêt. 254

Figure 94 : Sous-types dérivés du type mixte. 255
Figure 95 : Le second niveau de typologie. 258
Figure 96 : Prévalences et intervalles de confiance de la moyenne des sous-types paysagers. 260
Figure 97 : Sous-types paysagers et présence parasitaire présumée à l'échelle de la France. 261
Figure 98 : Présomption de risque et présence du parasite, agrandissement sur le Doubs. 262
Figure 99 : Présomption de risque et présence du parasite, agrandissement sur la Seine-et-Marne. . 263
Figure 100 : Indice xérothermique de Gaussen en Europe. 270
Figure 101 : Indice xérothermique de Birot en Europe. 271
Figure 102 : Indice de Gaussen et échantillons de fèces dans le sud-est de la France. 272
Figure 103 : Risque paysager, zones complexes et xérothermiques exclues. 273
Figure 104 : Représentation continue des indices de Gaussen et de Birot en France. 274
Figure 105 : Evaluation multicritère*E.* Aptitude pour l'accueil du parasite, intégrant facteurs paysagers et climatiques..... 275
Figure 106 : Extension présumée d'*E. multilocularis* en Europe en 1990 et en 2000. 277
Figure 107 : Extension présumée d'*E. multilocularis* en Europe en 2005..... 279

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION GENERALE 7

PREMIÈRE PARTIE
PROBLEMATIQUE ET CONTEXTE : UNE APPROCHE SPATIALE
D'UN RISQUE SANITAIRE 13

INTRODUCTION DE LA PREMIERE PARTIE 15

Chapitre 1
L'échinococcose alvéolaire et ses enjeux de santé publique 17

1. *Echinococcus multilocularis* 18
1.1. Le parasite et son cycle de vie 18
1.2. Présence du parasite dans l'environnement 21
1.3. Variabilité spatiale et temporelle du parasite et des populations d'hôtes 22
1.4. *Echinococcus multilocularis* en France et en Europe 26
1.5. Extension de la zoonose à l'échelle de la planète 28

2. L'échinococcose alvéolaire humaine, un risque sanitaire 28
2.1. Pathologie et prévalence 28
2.2. Modes de contamination 32
2.3. Une attente sociale qui nécessite information et veille sanitaire 34

3. Espaces d'investigation : le dispositif d'épidémiosurveillance 36
3.1. A l'échelon européen : EchinoRisk 36
3.2. En France : un programme ambitieux 38
3.3. Une base de données spatialisée 39

4. La place du géographe 49
4.1. L'émergence de problématiques spatialisées 49
4.2. Des concepts géographiques 50
4.3. Sur la piste d'*Echinococcus multilocularis* 54

Chapitre 2
L'écologie des paysages, mosaïque disciplinaire 57

1. Pour une écologie du paysage 58
1.1. Histoire d'une émergence 58

1.2. Des concepts fondateurs 60
1.3. Un vaste champ d'applications 63

2. Dimension paysagère d'un fait parasitaire 64
2.1. A la rencontre des échelles spatiales et temporelles : homme et parasite comme producteurs et consommateurs du paysage 64
2.2. Des contextes en mutation 65
2.3. Des symptômes paysagers ? 69

3. Des outils d'analyse aux champs d'application multiples 71
3.1. Les indices paysagers 71
3.2. Les données spatiales et leur production 74
3.3. Les champs du possible 77

Chapitre 3
Vers une approche spatiale d'un risque sanitaire 80

1. Le risque et la cindynique 81
1.1. De l'aléa à la vulnérabilité : géographie du risque 81
1.2. La cindynique sanitaire 83
1.3. Le risque paysager 85

2. Perception et évaluation du risque 87
2.1. Risques perçus, risques vécus 87
2.2. Le filtre de rencontre : des comportements à l'origine du risque sanitaire ? 89
2.3. Des vulnérabilités multiscalaires 89
2.4. Evolution du risque épidémiologique 92

3. Le diagnostic spatial : un atout pour comprendre, une arme pour lutter 94
3.1. Au chevet du paysage 94
3.2. La carte, expression des flux, reflet des processus 96
3.3. Vers des actions ciblées et motivées 97

CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE 101

DEUXIEME PARTIE
FORMALISATION D'UNE APPROCHE :
LE PAYSAGE, LE RENARD, LE PARASITE ET LES SYSTEMES D'INFORMATION GEOGRAPHIQUE 103

INTRODUCTION DE LA DEUXIEME PARTIE 105

Chapitre 1
Paysage, hôtes et parasite : le système épidémiologique d'Echinococcus multilocularis 107

1. Les contextes paysagers 108
1.1. Terrains d'étude 108
1.2. Méthodes descriptives 113
1.3. Classification et typologie des paysages 116

2. Détermination de l'influence des niveaux d'échelle d'analyse 118

2.1. De l'échelle d'appréhension des phénomènes… 118
2.2. …à l'influence de l'échelle des données spatiales 121

3. Des paysages à risque potentiel 123
3.1. La spécificité scalaire 123
3.2. Approche déductive 123
3.3. Approche inductive 147

Chapitre 2
Un Système d'Information Epidémiologique ? 152

1. Des outils de diagnostic spatial 153
1.1. Les Systèmes d'Information Géographique 153
1.2. Acquisition, spécificité et utilisation des données 155
1.3. Traitements 157

2. La cartographie du risque sanitaire 158
2.1. Méthodes 158
2.2. Apports et limites 160

Chapitre 3
Quand les Systèmes d'Information Géographique organisent la battue 163

1. Des hypothèses aux indices 164
1.1. L'indice prairial 164
1.2. De nouveaux indices 169

2. Une base d'analyse 185
2.1. Mode de calcul des indices paysagers 185
2.2. Mise en forme de variables complémentaires 186

CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE 189

TROISIEME PARTIE
RESULTATS ET DISCUSSION : CONTEXTES PAYSAGERS ET DETECTION D'ESPACES VULNERABLES A DIFFERENTES ECHELLES 191

INTRODUCTION DE LA TROISIEME PARTIE 193

Chapitre 1
Un foyer d'endémie : le cas du Doubs 195

1. Approche exploratoire des niveaux d'échelle paysagers 196
1.1. Vecteurs de composition et spécificité paysagère 196
1.2. Les paysages d'*Echinococcus multilocularis* 200

2. Identification d'indices paysagers favorables au parasite 203
2.1. Vers un modèle prédictif 203
2.2. Evaluation des performances des modèles 208

3. Représentation du potentiel paysager 216
3.1. Représentation spatiale des facteurs paysagers 216

3.2. Vulnérabilité paysagère et exposition au risque 220
4. Aléa parasitaire et vulnérabilité humaine 225
4.1. Intégrer la dimension humaine du risque 225
4.2. Perspectives et validation 230

Chapitre 2
A l'échelle de la France : un parasite ubiquiste, et des différences de potentiel 233
1. Intégration de la diversité des contextes paysagers 234
1.1. Un constat global 234
1.2. Le choix des éléments de description 237
2. Une typologie paysagère 239
2.1. Les nuées dynamiques floues : outil d'exploration et de décision 239
2.2. Une typologie globale 243
2.3. Des contextes singuliers 250
3. Hiérarchiser et spatialiser le risque 257
3.1. L'aléa sur la zone d'étude 257
3.2. Paysage et potentiel en France 264

Chapitre 3
A l'échelle de l'espace européen, et la France en Europe : le facteur climatique 268
1. Vers une limite méridionale d'extension parasitaire 269
1.1. Caractéristiques climatiques et intégration d'hypothèses écologiques 269
1.2. Des indices reflétant les contraintes du milieu 269
1.3. Vers un modèle multicritère 273
2. Perspectives européennes 277
2.1. *Echinococcus multilocularis* à l'échelle du continent 277
2.2. Développements futurs et horizons de recherche 279

CONCLUSION DE LA TROISIEME PARTIE 282

CONCLUSION GENERALE 285

BIBLIOGRAPHIE 291

ANNEXES 311

TABLE DES TABLEAUX 321

TABLE DES FIGURES 323

TABLE DES MATIERES 329

Paysage et risque sanitaire
Le cas de l'échinococcose alvéolaire, approche multiscalaire

Résumé

Echinococcus multilocularis est un parasite responsable chez l'homme d'une maladie grave : l'échinococcose alvéolaire. Les œufs du parasite, agent pathogène, sont présents dans les fèces de renard et peuvent survivre plusieurs mois dans l'environnement. Le risque épidémiologique lié à la maladie a conduit, en France et en Europe, à la mise en place de programmes d'épidémiosurveillance. Ils ont permis de collecter des échantillons géoréférencés dont la contamination éventuelle a été testée. Cette base de données a servi au développement sur SIG d'un protocole de recherche de descripteurs paysagers présumés indicateurs du potentiel de risque.

Trois échelles ont successivement été abordées. Dans le Doubs, département situé en zone de haute endémie, une analyse en régression logistique binaire a permis l'identification d'indices paysagers associés aux zones présentant des échantillons positifs. La qualité des modèles prédictifs générés a été testée par la méthode des courbes ROC. La représentation cartographique des facteurs paysagers présumés à risque a conduit à identifier des zones potentiellement favorables à l'établissement du cycle parasitaire. Pour l'ensemble français, les nuées dynamiques floues ont été utilisées pour le choix de niveaux d'échelle pertinents. Une typologie des paysages environnant les échantillons collectés a été conduite. La prévalence de chaque type paysager ainsi défini a été calculée. Les paysages ont été représentés en fonction de leur susceptibilité présumée à accueillir le cycle parasitaire. Enfin, à l'échelle européenne, les données climatiques ont permis la délimitation d'une limite méridionale théorique d'extension du parasite. Ces résultats montrent les possibilités offertes par les outils d'analyse spatiale et de modélisation dans les problématiques de risque sanitaire.

Mots-clés : Paysage, risque sanitaire, environnement, SIG, écologie du paysage, épidémiologie, régression logistique binaire, nuées dynamiques floues, *Echinococcus multilocularis*, échinococcose alvéolaire.

Landscape and health risks. A multiscale approach of alveolar echinococcosis

Abstract

Echinococcus multilocularis is a parasite of public health importance causing the fatal zoonotic disease alveolar echinococcosis. The parasite's eggs are dispersed in the environment through the fox faeces. Epidemiological issues associated with the disease led to the monitoring of the endemic status in foxes in France and in Europe. Fox faeces collected in the field were tested for the presence of the parasite and assembled in a georeferenced database. GIS-assisted analysis investigated relationships between landscape characteristics and potential risk.

Three scale levels were successively explored. In the french Doubs département located in a high endemicity area, binary logistic regression has been used. Landscape indices associated with the presence of positive samples have been identified. The accuracy of the predictive models has been explored using the ROC curves methods. The mapping of landscape factors allowed for the delineation of areas potentially at risk for the parasite's presence. In France, fuzzy k-means have been used to assess optimal scale levels. A typology of landscapes surrounding collected samples has been conducted. The precise prevalence of each landscape type has then been computed. A global map has been established based on the expected susceptibility of the landscape to the parasite's life cycle. At the european scale, climatic data has been introduced and a potential southern limit of extension of the parasite has been determined. These results show the possibilities associated with spatial analysis and modelling tools in health risks issues.

Keywords: Landscape, health risks, environment, GIS, landscape ecology, epidemiology, binary logistic regression, fuzzy k-means, *Echinococcus multilocularis*, alveolar echinococcosis.