



HAL
open science

Ecologie des transferts de contaminants dans les réseaux trophiques: application à *Echinococcus multilocularis* et aux éléments trace métalliques

Francis Raoul

► To cite this version:

Francis Raoul. Ecologie des transferts de contaminants dans les réseaux trophiques: application à *Echinococcus multilocularis* et aux éléments trace métalliques. Biodiversité et Ecologie. Université de Franche-Comté, 2013. tel-00952370

HAL Id: tel-00952370

<https://theses.hal.science/tel-00952370>

Submitted on 27 Feb 2014

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.

Habilitation à Diriger des Recherches

Université de Franche-Comté
Ecole Doctorale Franche-Comté – Bourgogne
« Environnements – Santé »

Francis RAOUL
Né le 06/11/1973 à Vesoul (70)

UMR 6249 CNRS Chrono-environnement
Université de Franche-Comté

Ecologie des transferts de contaminants dans les réseaux trophiques : application à *Echinococcus multilocularis* et aux éléments trace métalliques

Soutenue le 25 juin 2013 à Besançon devant la commission d'examen :

| | | |
|----------------------|--|------------|
| Hervé FRITZ | Directeur de Recherches, CNRS Lyon | Rapporteur |
| Jean-François GUEGAN | Directeur de Recherches, IRD Montpellier Professeur à l'EHESP | Rapporteur |
| Serge MORAND | Directeur de Recherches, CNRS Montpellier | Rapporteur |
| Thierry CAQUET | Directeur de Recherches, INRA Rennes | Examineur |
| Peter DEPLAZES | Professeur, Université de Zurich | Examineur |
| Jean-Marc DUPLANTIER | Chargé de Recherches, IRD Montpellier | Examineur |
| Patrick GIRAUDOUX | Professeur, Université de Franche-Comté | Examineur |

Propos liminaire

« La seule certitude que j'ai c'est d'être dans le doute »

P. Desproges

J'ai légèrement détourné la figure de style qui consiste à se baser sur une citation d'un scientifique ou d'un penseur reconnu pour débiter un tel ouvrage. En effet, j'ai choisi cette phrase d'un célèbre humoriste car elle me paraît trouver résonance dans trois situations :

Premièrement, et puisque l'exercice de l'HDR consiste à retracer son cheminement scientifique personnel depuis la thèse, elle correspond assez bien à un état d'esprit qui me caractérise. En effet, mon itinéraire scientifique est résolument de nature pluridisciplinaire, conjuguant des concepts et des outils empruntés à l'écologie du paysage, la biologie des populations, la parasitologie, l'immunologie, et depuis peu à l'écotoxicologie. Si stimulant intellectuellement que ce cheminement soit, si enrichissant qu'il puisse être de par les rencontres auxquelles il conduit, si profitable qu'il puisse être pour aborder des questions scientifiques, il me laisse parfois dans une sensation de doute ou d'imperfection quant au travail réalisé et à sa valorisation. En effet, bien que la pluridisciplinarité soit affirmée comme une priorité d'un grand nombre d'organismes de recherche, elle n'en constitue pas moins une prise de risque au niveau individuel dans ce monde scientifique très compétitif où le nombre de publications et les indicateurs bibliométriques s'imposent comme les critères de la qualité des travaux de recherche et de leur financement : elle nécessite un effort permanent de repositionnement de ses compétences et savoirs dans un corpus scientifique plus large.

Deuxièmement, en tant qu'enseignant, je pense que le doute et le questionnement constructifs par rapport à des observations, des faits et des constats sont des attitudes que nous devons transmettre aux étudiants, quels que soient leur orientation et leur niveau dans le cursus universitaire. Il me semble que c'est la voie qui permet de progresser dans l'acquisition d'une attitude scientifique, profitable tant dans le domaine de la recherche scientifique que dans les nombreux domaines de l'application.

Troisièmement, j'ai toujours préféré la posture intellectuelle de l'autodérision et de l'humour à celle qui consiste à se prendre au sérieux, même si le métier requiert beaucoup de sérieux dans sa pratique. Je crois que la première posture est source d'ouverture et que la seconde amène inéluctablement à une certaine sclérose intellectuelle. A ma connaissance l'humour n'a jamais nuit à la qualité du travail et des relations humaines. Dans mon parcours professionnel j'ai côtoyé, et je continue à les côtoyer, beaucoup de personnes qui en sont des témoins vivants. Quant aux autres ...

Remerciements

Depuis ma thèse démarrée en 1998 j'ai côtoyé de nombreux collègues, en France et à l'étranger, et je leur suis redevable à tous de m'avoir, à un titre ou un autre, guidé, inspiré, soutenu, aidé et motivé au cours de mon parcours professionnel. Ce travail est finalement un peu le leur, et c'est le moment de leur exprimer ma très profonde gratitude.

Même si j'en oublierai forcément quelques-uns (et je les prie de bien vouloir m'en excuser) je vais tout de même citer : J.C. Foltête et coll. (UMR Théma, Besançon), J.P. Quéré, J.F. Cosson et coll. (CBGP, Montpellier), C. Tougard (ISEM, Montpellier), F. Pompanon (LECA Grenoble), M.L. Poulle (CERFE, Reims), F. Boué et coll. (ANSES Nancy), P. Craig et coll. (Cestode Zoonoses Research Group, Univ. Salford), A. Ito et coll. (Asahikawa Medical University, Asahikawa), P. Deplazes et coll. (Institute of Parasitology, Zurich), T. Romig (Laboratory of Parasitology, Hohenheim), Z. Wang et coll. (East China Normal University, Shanghai), T. Li et coll. (Sichuan CDC, Chengdu), H. Wen et coll. (Xinjiang Medical College, Urumqi), Y. Yang (Ningxia Medical College, Xining) et Dominique Vuitton, retraitée passionnée très active. L'ensemble des collègues de l'UMR Chrono-environnement (et du Laboratoire de Biologie Environnementale avant 2008), chercheurs, ingénieurs, techniciens et secrétaires, forment un environnement de travail très chaleureux et stimulant, indispensable à l'exercice quotidien de mon travail. Je ne les citerai pas nommément mais je les remercie tous très fort. Une mention spéciale pour l'équipe de Direction de l'UMR, avec laquelle je me suis lancé dans une nouvelle aventure depuis 2012. Je remercie aussi tous les étudiants en Master et Thèse que j'ai encadrés, et je leur souhaite bonne route. J'ai une pensée émue à la mémoire de Pierre Delattre, scientifique si inspiré et personne si attachante.

J'ai travaillé en partenariat très agréable et constructif avec des organisations professionnelles et des administrations, et je leur adresse mes vifs remerciements : Entente de Lutte Interdépartementale contre les Zoonoses (B. Combes et coll.), Service de protection des végétaux (D. Truchetet et coll.), Fédération de défense contre les organismes nuisibles (G. Couval et coll.), les Laboratoires vétérinaires départementaux de Franche-Comté (N. Woronoff-Rehn, P. Le Hong et coll.), les Services de garderie de l'ONCFS de Franche-Comté...

Je remercie très sincèrement Hervé Fritz, Jean-François Guégan et Serge Morand de m'avoir fait l'honneur d'accepter la charge de rapporteurs de ce mémoire, ainsi que Peter Deplazes, Thierry Caquet, Jean-Marc Duplantier et Patrick Giraudoux d'avoir participé au jury.

Le mot de la fin revient naturellement à ma famille, Catherine et Juliette, dont la présence à mes côtés est essentielle. Merci de tout cœur.

Sommaire

| | | |
|-------|--|----|
| 1. | Curriculum vitae | 5 |
| 1.1 | Diplômes universitaires | 6 |
| 1.2 | Fonctions et expériences professionnelles | 6 |
| 1.3 | Recherche : responsabilités, expertise | 7 |
| 1.4 | Gestion de contrats de recherche, organisation de colloques scientifiques | 8 |
| 1.5 | Encadrement et co-encadrement de stages de master 2, de thèses et de post-doctorats | 10 |
| 1.6 | Enseignement : activités et responsabilités | 12 |
| 2. | Liste des travaux | 14 |
| 2.1 | Articles dans des revues internationales à comité de lecture (ISI) | 15 |
| 2.2 | Articles dans des revues nationales à comité de lecture | 19 |
| 2.3 | Chapitres de livres | 19 |
| 2.4 | Conférences sur invitation personnelle | 20 |
| 2.5 | Communications à des colloques internationaux et nationaux avec sélection sur résumés (synthèse) | 21 |
| 2.6 | Communications diverses (vulgarisation scientifique) | 23 |
| 3. | Approche générale, concepts et questionnements | 24 |
| 3.1 | Positionnement scientifique des travaux | 25 |
| 3.2 | Problématiques, questions et réseau de collaborations | 27 |
| 4. | Synthèse des travaux de recherche | 32 |
| 4.1 | Relations entre paysage, habitat et distribution spatiale et structure des assemblages de micromammifères ? | 33 |
| 4.1.1 | Relations habitats/assemblages au niveau de perception paysager | 34 |
| 4.1.2 | Prédiction spatiale des assemblages au niveau de perception régional | 44 |
| 4.2 | Quelle est la réponse alimentaire (réponse fonctionnelle) des prédateurs aux variations de disponibilité de la ressource alimentaire ? | 46 |
| 4.2.1 | Réponse alimentaire du renard roux dans deux contextes paysagers | 47 |
| 4.2.2 | Effraie des clochers (<i>Tyto alba</i>) : écologie de la prédation en zone de moyenne montagne en Franche-Comté et en palmeraie en Indonésie | 51 |
| 4.3 | Facteurs biologiques et écologiques impliqués dans le cycle sauvage d' <i>E. multilocularis</i> à différentes échelles spatiale et temporelle | 53 |
| 4.3.1 | Caractérisation des systèmes de transmission de l'échinococcose alvéolaire en Chine | 55 |
| 4.3.2 | Modélisation spatiale de la contamination des populations de renard par <i>E. multilocularis</i> | 57 |
| 4.3.3 | Densités de proies hôtes intermédiaires et transmission d' <i>E. multilocularis</i> | 58 |
| 4.3.4 | Traits d'histoires de vie, niveau de densité des populations de renard et transmission d' <i>E. multilocularis</i> | 59 |
| 4.3.5 | Analyse de mécanismes au niveau de perception local : distribution des fèces et comportement spatial des hôtes intermédiaires | 61 |
| 4.3.6 | Contrôle du cycle parasitaire en contexte urbain | 66 |

| | | |
|-------|--|----|
| 4.4 | Régime alimentaire et exposition des micromammifères par voie trophique sur des sites contaminés en éléments trace métalliques (ETM) | 67 |
| 4.4.1 | Exposition des micromammifères aux ETM | 70 |
| 4.4.2 | Vers une meilleure connaissance des réseaux trophiques : analyse du régime alimentaire des micromammifères par approche moléculaire | 75 |
| 5. | Bilan, programmes en cours et perspectives | 79 |
| 5.1 | Quel chercheur suis-je ? | 80 |
| 5.2 | Quelle a été ma contribution scientifique au domaine ? | 81 |
| 5.3 | Quel avenir pour mes recherches ? | 85 |
| 5.3.1 | Biodiversité des ressources, régime alimentaire et transfert d'ETM chez les micromammifères | 85 |
| 5.3.2 | Ecologie de la prédation chez les vertébrés | 86 |
| 5.3.3 | Ecologie de la transmission d' <i>E. multilocularis</i> | 87 |
| 5.3.4 | Méthodes et modèles mathématiques pour l'étude du transfert de contaminants dans les réseaux trophiques | 88 |
| 6. | Références bibliographiques | 90 |

1. Curriculum vitae

| | |
|----------------------------------|--|
| Prénoms et Nom | Francis, Maurice, Jean-Marie RAOUL |
| NUMEN | 03S0424099HQE |
| Date et lieu de naissance | 06/11/1973 à Vesoul (70) |
| Nationalité | Française |
| Situation de famille | Marié, une fille |
| Adresse personnelle | 70190 Les Fontenis |
| Etablissement actuel | Laboratoire Chrono-environnement UMR UFC/CNRS 6249 usc INRA Université de Franche-Comté F - 25030 Besançon Cedex Email: francis.raoul@univ-fcomte.fr Téléphone: +33 (0) 381 665 736 Fax: +33 (0) 381 665 797 |

1.1 *Diplômes universitaires*

Tableau 1. – Diplômes universitaires.

| <i>Année</i> | <i>Niveau</i> | <i>Institution</i> | <i>Discipline</i> |
|--------------|-----------------------|----------------------------------|----------------------|
| 1991 | Baccalauréat | Université de Franche-Comté | Biologie et géologie |
| 1994 | Licence | Université de Bourgogne | Sciences naturelles |
| 1995 | Maîtrise | Université de Bourgogne | Ecologie |
| 1996 | Diplôme universitaire | Université de Franche-Comté | Immunologie |
| 1997 | DEA | Université de Paris-Val de Marne | Parasitologie |
| 2001 | Doctorat | Université de Franche-Comté | Ecologie |

1.2 *Fonctions et expériences professionnelles*

| | |
|---------|---|
| 2004- | Maître de conférences, Université de Franche-Comté. |
| 2001-04 | Chargé de mission dans le cadre d'un programme scientifique international – <i>Transmission ecology of Echinococcus multilocularis in China (TransECh)- (National Institutes of Health - National Science Fondation, USA)</i> . Besançon. |
| 1998-01 | Chargé de mission dans le cadre d'un programme scientifique européen – <i>Alveolar Echinococcosis emergence as a consequence of fox density increase (task 4 du programme FAIR CT97-3515)-</i> , pour la mise en place d'un |

protocole d'épidémiologie de l'échinococcose alvéolaire à échelle européenne. Besançon.

Titulaire de la Prime d'encadrement doctoral et de recherche, puis de la Prime d'excellence scientifique, depuis 2006.

Qualification aux fonctions de Maître de Conférences, section CNU n°67 et section CNU n°68 en 2002.

1.3 Recherche : responsabilités, expertise

□ Responsabilités administratives

2013-16 Responsable du projet d'envergure « Observatoire des Relations Ecosystèmes-Anthropisation-Santé » (mise en place d'un système de gestion de bases de données), Université de Franche-Comté (250 000€ sur 4 ans).

2012 - ... Directeur-adjoint de l'UMR 6249 UFC/CNRS Chrono-environnement en charge du thème « Environnement-Santé », constitutif avec le thème « Terre-Climats-Sociétés » de l'UMR 6249 UFC/CNRS Chrono-environnement dans le contrat quinquennal 2012-2016.

2012- ... Membre élu du Conseil de l'Observatoire des Sciences de l'Univers Terre-Homme-Environnement-Temps-Astronomie (OSU THETA) depuis mars 2012.

2001-04 Représentant des doctorants et post-doctorants au Conseil de laboratoire du Laboratoire de Biologie Environnementale de 2001 à 2004.

□ Invitation à l'étranger

Invitation en février 2012 au Laboratoire de Parasitologie de l'*Asahikawa Medical University* (Hokkaido, Japon, Pr. A. Ito) dans le cadre du programme *Eco-epidemiology of Taeniasis/Cysticercosis in Yajiang county, Sichuan, China* de la *Japanese Foundation for the Promotion of Science*.

Invitation en janvier 2003 au Laboratoire de Parasitologie de l'Université d'Hokkaido au Japon (*Department of Disease Control, Graduate School of Veterinary Medicine, Dr Nonaka*), dans le cadre du programme d'invitation des scientifiques étrangers de la *Japan Health Sciences Foundation*. Cette collaboration a débouché sur une publication avec le Dr Nonaka (Raoul et al. 2003) et l'obtention d'une bourse du Collège Doctoral Franco-Japonais, qui a permis à un étudiant vétérinaire de la *Graduate School of Veterinary Medicine* de venir effectuer un stage de 4 mois au Laboratoire de Biologie Environnementale (décembre 2003-mars 2004).

□ Expertise de projets scientifiques

Projet ANR "*Jeune Chercheuse et Jeune Chercheur*" 2010

Projet CIBLE Région Rhône-Alpes 2009

□ Expertise de publications scientifiques

Relectures régulières d'articles pour les journaux *PLoS ONE, Emerging Infectious Diseases, Parasites & Vectors, Parasitology, Mammalian Biology, Terre et Vie – Revue d'Ecologie, Mammalia, Ecoscience, Estonian Journal of Ecology, European Journal of Wildlife Research*

□ Expertise au sein d'instances consultatives

Membre du Conseil Scientifique du Conservatoire d'Espaces Naturels de Bourgogne depuis 2012

Participation à l'atelier de réflexion «Urgence environnementale – écotecnologies» du Groupe d'expertise «Chine» dans le cadre de la Stratégie Nationale de Recherche et d'Innovation (SNRI) du Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche. 2009-2010

Membre du Conseil Scientifique et Technique de l'Entente de Lutte Interdépartementale contre les Zoonoses (<http://www.e-l-i-z.com/home/>) Malzéville (54) depuis 2010

□ Participation à des commissions de recrutement

Université de Franche-Comté: MCF « Systèmes sols-plantes-microorganismes ». 2013

Université de Franche-Comté: Chaire d'excellence CNRS-Université « Biomathématiques biostatistiques des relations environnement et santé ». 2010

Université Paul-Cézanne (Aix-Marseille 3): Chaire d'excellence CNRS-Université « Dynamique des populations de vertébrés terrestres ». 2010

1.4 *Gestion de contrats de recherche, organisation de colloques scientifiques*

En parallèle des aspects purement scientifiques, je participe à la gestion administrative et comptable des contrats de recherche listés ci-dessous, en relation avec les services financiers et comptables de l'UFR ST, de la Présidence de l'Université et les administrations et institutions concernées (ADEME, MAE, et laboratoires co-contractants pour les programmes internationaux). Ces activités consistent principalement en une discussion en amont du montage des projets pour les aspects financiers, un suivi régulier des dépenses, un travail commun lors des bilans financiers à rendre aux financeurs, la coordination de la rédaction des rapports d'activité scientifique ... Par ailleurs j'ai participé à l'organisation des manifestations liées à ces programmes de recherche: ateliers internationaux dans le cadre des programmes EchinoRisk (financement UE, 10 pays) et Transech (financement NIH-NSF, 6 pays): Besançon (2003, 2004), Arc-et-Senans (2002).

□ Contrats de recherche obtenus en tant que responsable ou co-rédacteur de la demande

Tableau 2. – Contrats de recherche en tant que responsable ou co-rédacteur.

| <i>Période</i> | <i>Financier(s)</i> | <i>Programme</i> |
|----------------|--|---|
| 2012-14 | Conseil Régional Nord-Pas de Calais-Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité / ADEME (APP Biodiversité) | Influence de la biodiversité sur les transferts de contaminants dans les réseaux trophiques (184 000€, responsable) |

| | | |
|---------|--|--|
| 2011-12 | CNRS (Projets exploratoires pluridisciplinaires inter-instituts, PEPII) | Simulation et Identifiabilité de Modèles en Ecologie : relation prédateur-proie et transmission d' <i>Echinococcus multilocularis</i> (16 000€, co-rédacteur, resp : A. Perasso) |
| 2008-11 | ADEME | Evaluation du risque environnemental sur un site contaminé par l'arsenic : apports de l'identification et de la quantification des items alimentaires de micromammifères" (71 600€, co-responsable avec R. Scheifler) |
| 2007-08 | MAE (Programme de recherches avancées franco-chinois) | Ecologie des territoires et pratiques pastorales et agricoles en Chine centrale : conséquences sur la biodiversité des petits mammifères (13 645€, responsable) |
| 2009-13 | ANR (APP CES) | Impacts des rodenticides anticoagulants sur les écosystèmes – adaptations des populations de rongeurs cibles et effets sur leurs prédateurs (RODENT, co-rédacteur, resp : M. Coeurdassier) |
| 2005-09 | ANR/ADEME | Biodisponibilité, transferts et effets des éléments trace métalliques dans des réseaux trophiques terrestres : changements d'échelle spatiale et de niveau d'organisation biologique (STARTT, co-rédacteur ; resp : R. Scheifler, A. de Vaufleury) |

Par ailleurs, dans le cadre de ma thèse, de mes activités post-doctorales et après mon recrutement en tant que MCF, j'ai été et suis encore impliqué dans un certain nombre de programmes de recherche internationaux :

□ Implication dans des programmes de recherche

Tableau 3. – Programmes de recherche auxquels j'ai participé.

| Période | Financier(s) | Programme |
|---------|--|--|
| 2009-11 | Japanese Foundation for the Promotion of Science | Eco-epidemiology of Taeniasis/Cysticercosis in Yajiang county, Sichuan, China (mission de consultance) |
| 2001-08 | National Science Foundation-NIH, USA | Transmission ecology of <i>Echinococcus multilocularis</i> in China (TransECh), (appel d'offre Ecology of Infectious Diseases) |
| 2001-03 | Europe | Risk assessment and prevention of alveolar echinococcosis (EchinoRisk) (QLRT-2000-01995; programme Quality of Life and Management of Living Resources) |
| 1998-01 | Europe | Alveolar Echinococcosis emergence as a consequence of fox density increase (FAIR CT97-3515). |
| 1997-98 | Europe | European Network for Concerted Surveillance of Alveolar Echinococcosis (EurEchinoReg) » (DG V) |

□ Organisation de symposiums et de sessions dans des colloques nationaux et internationaux

Membre du comité d'organisation du Symposium international « Innovation for the Management of Echinococcosis », Besançon 2014

Co-organisateur du symposium “Landscape ecology, infectious diseases and toxicant transfers in a changing world” du 8th International Association for Landscape Ecology World Congress, August 18-23, 2011, Beijing, China.

Chairman de la session « *E. multilocularis and the environment* » du XXI^e International Congress of Hydatidology, Nairobi, Kenya, 2004.

Autre manifestations : Membre du Comité d'organisation : Colloque de la Société Française de Limnologie, Besançon (2004) ; Colloque « Prairies d'altitudes et pullulations de campagnols, pratiques de lutte et enjeux environnementaux », Besançon (2000) ; 7^e journées françaises de l'Association Internationale d'Ecologie du Paysage, Besançon (1998).

1.5 *Encadrement et co-encadrement de stages de master 2, de thèses et de post-doctorats*

Le Tableau 4 présente les stages encadrés ou co-encadrés de façon proche (encadrement régulier de stagiaires de Masters 1 Ecologie depuis 1998, en moyenne 1 par an et de Licence Professionnelle Gestion des Milieux Naturels; non cités ici)

Tableau 4. – Encadrements d'étudiants.

| <i>Période</i> | <i>Type</i> | <i>Sujet / Encadrement / Placement</i> |
|----------------|-----------------------------------|---|
| 2011-14 | Thèse | A. Verwilghen. Contribution des prédateurs à la lutte intégrée contre les rongeurs : cas d'étude dans des palmeraies en Indonésie. Encadrement 30% (HDR : P. Giraudoux 70%) |
| 2011-12 | M2 | G. Halliez. Comptages nocturnes et monitoring de la faune sauvage dans le Doubs: de l'observation aux modèles environnementaux. Encadrement 30% (HDR : P. Giraudoux 70%) |
| | | Thèse UFC 2012-2015 |
| 2010-11 | M1 (stage recherche 6 mois) | M.A. Rabillard. Estimation of age structure of the Malaysian wood rat <i>Rattus tiomanicus</i> population in oil palm plantations from osteometric measurements in Indonesia (Sumatra). Encadrement 50% (HDR : P. Giraudoux 10%, A. Verwilghen 40%) |
| | | Master 2 IEGB, Montpellier. |
| 2010-11 | M2 | L. Mouzon. Etude de la distribution d' <i>Echinococcus multilocularis</i> en Franche-Comté. Encadrement 20% (HDR : P. Giraudoux 20%, F. Grenouillet 30%, J. Knapp 30%) |
| | | Recherche d'emploi |
| 2009-13 | Thèse | S. Drouhot. Evaluation du risque lié aux transferts d'ETM dans les réseaux trophiques : apports de l'identification et de la quantification des items alimentaires de micromammifères. Encadrement 40% (HDR : P. Giraudoux 10%, R. Scheifler 40%, N. Capelli 10%) |
| 2009-13 | Thèse | M. Jacquot. Rôle du paysage et des relations proies-prédateurs dans le transfert des rodenticides anticoagulants vers les populations de renards. Encadrement 10% (HDR : P. Giraudoux 45%, M. Coeurdassier 45%) |
| 2009-10 | M2 | A.S. Prudent. Variations spatiale et temporelle de la contamination en ETMs de l'alimentation du mulot sylvestre sur un site pollué. Encadrement 50% (HDR : P. Giraudoux 10%, R. Scheifler 40%) |

| | | |
|---------|----------|--|
| | | CDD 1 an analyses chimiques, puis voyage à l'étranger. |
| 2009-10 | M2 | L. Mauchamp. Relations spatiales et dynamiques entre la végétation et les communautés de micromammifères dans les paysages sylvo-pastoraux. Encadrement 20% (HDR : F. Gillet 60%, P. Giraudoux 20%) Thèse UFC 2010-2013 |
| 2008-09 | M2 | S. Drouhot. Apport de la biologie moléculaire à l'identification des items alimentaires de micromammifères exposés à un environnement pollué par l'arsenic. Encadrement 40% (HDR : P. Giraudoux 20%, R. Scheifler 40%) Thèse UFC 2009-2013 |
| 2004-08 | Post-doc | D. Pleydell. Modélisation spatio-temporelle de la transmission d' <i>E. multilocularis</i> . Chargé de Recherche INRA, UMR CMAEE |
| 2005-09 | Thèse | A. Vaniscotte. Éléments d'écologie de la transmission d' <i>Echinococcus multilocularis</i> en Chine (Sichuan). Modélisation des distributions spatiales des communautés et populations des hôtes : des données de terrain aux prédictions. Encadrement 40% (HDR : P. Giraudoux 40%, D. Pleydell 20%) Soutenance 30/11/09. Contrat post-doctoral Department of Arctic and Marine Biology, University of Tromsø, Norvège |
| 2003-06 | Thèse | M.H. Guislain. Etude à différentes fenêtres de perception, des facteurs impliqués dans la transmission d' <i>Echinococcus multilocularis</i> , parasite responsable d'une maladie émergente : l'échinococcose alvéolaire. Encadrement 30% (HDR : P. Giraudoux 30%, ML. Poulle 40%) Soutenance 14/12/06. Chargée d'études en CDI au Conservatoire des Sites Naturels de Picardie (1/04/08) |

□ Participation à des comités de pilotage de thèse

Clémentine Fritsch. *Utilisation intégrée de bioindicateurs pour la surveillance des sols et des écosystèmes terrestres*. Univ. Franche-Comté. Soutenance mai 2010

Thomas Quintaine. *Ecologie de la transmission d'Echinococcus multilocularis: identification des milieux propices et modélisation de l'effet du comportement de l'hôte définitif, Vulpes vulpes*. CERFE/Université de Reims. Soutenance sept. 2010

Wang Qian. *Socio-economical and eco-epidemiological aspects of alveolar echinococcosis in Tibetan pastoralist communities in P.R.China*. Univ. Franche-Comté/Sichuan Center for Diseases Control and Prevention (Chine). Soutenance mars 2004

1.6 Enseignement : activités et responsabilités

□ Responsabilités administratives

Membre du bureau du Département d'enseignement Sciences de la Vie depuis 2007, et membre du Comité de pilotage du Master 2 ECoS (Ecosystèmes, Contaminants, Santé) : réflexion sur les orientations pédagogiques des filières d'enseignement.

Responsable depuis 2000 des salles informatique d'enseignement (locaux Place Leclerc) : gestion de la maintenance des postes informatiques en relation avec le service informatique de l'UFR ST.

□ Responsabilité d'unités d'enseignement en Licence et Master

DESS Management du territoire vers un développement durable : UE Aménagement des territoires urbains (2003-2004) | IUP Génie du Territoire et de l'Environnement : UE Biostatistiques (2003-2004) | L3 parcours Biochimie Biologie Cellulaire et Physiologie: UE Réponse des organismes aux facteurs de l'environnement (2005-2007) | L3 parcours Biologie Ecologie: UE Biologie numérique (2004-) | L3 Pro spécialité Métiers du diagnostic, de la gestion et de la protection des milieux naturels (MINA): UE Enjeux de la biodiversité (2009-) | M1 spécialité Vie-Terre, Environnement, Santé, Société, parcours Ecosystèmes et Environnement: UE Ecologie numérique (2004-2008), UE Ecologie des populations et communautés (2004-2008), UE Processus et méthodes spatiales en écologie (2004-), UE Gestion des populations et biologie de la conservation (2004-) | M2 spécialité Vie-Terre, Environnement, Santé, Société: UE Anglais scientifique / Enjeux de la recherche (2008-).

□ Nature des enseignements

Depuis 1996-1997 où j'ai commencé des enseignements en tant que vacataire à l'Université de Bourgogne jusqu'à l'année 2010-2011, j'ai assuré un total de 2203 heures présentes. La majorité de ces heures correspond à des enseignements d'écologie et de biostatistiques. La Figure 1 présente la ventilation des heures en fonction de la nature des enseignements (CM, TD, TP) et du type de filière : académique (Licence, Masters 1 et 2 recherche) et professionnalisante (IUP, Licence Professionnelle, Master 2 Professionnel).

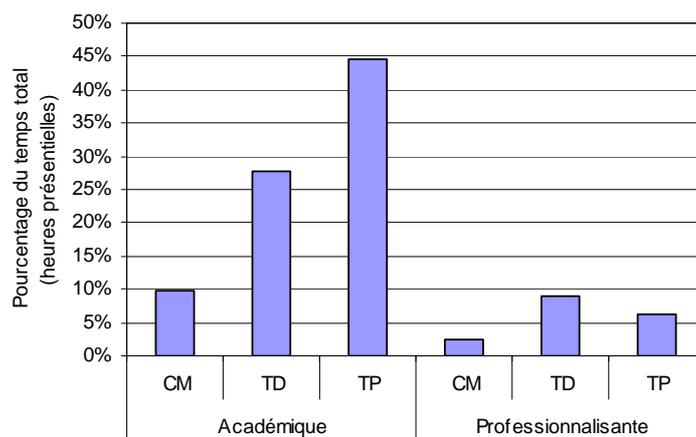


Figure 1. – Nature et filières des enseignements.

□ **Formation extra-universitaire**

Stage de l'Atelier Technique des Espaces Naturels (ATEN) du MEDAD intitulé Gestion des Petits Mammifères. Thème de l'intervention: « Stratégies d'échantillonnage. Mesure et comparaison de l'abondance, de la richesse, et de la diversité », Villar d'Arène, 2007, 2011. (<http://formaltis.espaces-naturels.fr/formaltis/portal.session.fiche.do?id=61>)

□ **Participation à des jurys de fin de formation**

Membre du jury du Master 2 VTESS/ECoS depuis 2009

Mémoire Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE) - J.M. Boucher (2007) : « Mise en évidence d'*Echinococcus multilocularis* chez ses hôtes définitifs : limites des techniques de diagnostic actuelles ».

Mémoire d'ingénieur ISARA - V. Raton (2004) « L'Echinococcose alvéolaire en milieu urbain : Mise en place d'une étude épidémiologique sur la ville de Pontarlier ».

2. Liste des travaux

2.1 *Articles dans des revues internationales à comité de lecture (ISI)*

Articles en révision, soumis et en préparation

- Raoul, F.**, Li, T.Y., Sako, Y., Chen, X., Long, C., Yanagida, T., Wu, Y., Nakao, M., Okamoto, M., Craig, P.S., Giraudoux, P. and Ito, A. (submitted). Advances in diagnosis and spatial analysis of cysticercosis and taeniasis. *Parasitology*.
- Said-Ali, Z., Knapp, J., Grenouillet, F., Bresson-Hadni, S., Vuitton, D.A., **Raoul, F.**, Richou, C., Millon, L., Giraudoux, P., and FrancEchino Network (submitted). Detecting nested clusters of human alveolar echinococcosis in France, 1982-2011. *Parasitology*.
- Jacquot, M., Coeurdassier, M., Couval, G., Renaude, R., Pleydell, D., Truchetet, D., **Raoul, F.**, and Giraudoux, P. (in revision). Using Long-term Monitoring of Red Fox Populations to Assess Changes in Rodent Control practices. *Journal of Applied Ecology*.
- Drouhot, S., **Raoul, F.**, Crini, N., Tougard, C., Prudent, A.S., Druart, C., Rieffel, D., Lambert, J.C., Tête, N., Giraudoux, P., et al. (in prep). Responses of wild small mammals to arsenic pollution in a partially remediated mining site in Southern France.
- Wang, Z.W., **Raoul, F.**, Jiang, W., and Wang, X.M. (in prep). Food habits and the spatial distribution of carnivore: a study on the spatial relationship between pikas (*Ochotona curzoniae*) and Tibetan foxes (*Vulpes ferrilata*).
- Verwilghen, A., Rabillard, M.A., Chaval, Y., Rieffel, D., Sinaga, M.H., Caliman, J.P., Giraudoux, P., and **Raoul, F.** (in prep). Relative age determination of *Rattus tiomanicus* using allometric measurements.
- Fritsch, C., Vaniscotte, A., **Raoul, F.**, Giraudoux, P., Coeurdassier, M., and Scheifler, R. (in prep). Interactions between landscape and soil pollution shape small mammal communities.
- Knapp, J., Millon, L., Mouzon, L., Umhang, G., **Raoul, F.**, Said-Ali, Z., Combes, B., Comte, S., Grenouillet, F., and Giraudoux, P. (in prep). Real time PCR to assess the environmental contamination of *Echinococcus multilocularis* from red fox faeces.
- Vaniscotte, A., **Raoul, F.**, Randin, C., Pleydell, D.R.J., and Giraudoux, P. (in prep). From field trapping data to regional predictive mapping of small mammals assemblage in Sichuan province, China.

Articles publiés et sous presse

- ACL 1. – Giraudoux, P., **Raoul, F.**, Afonso, E., Ziadinov, I., Yang, Y.R., Li, L., Li, T.Y., Quéré, J.P., Feng, X.H., Wang, Q., Wen, H., Ito, A., Craig, P.S. (2013). Transmission ecosystems of *Echinococcus multilocularis* in China and Central Asia. *Parasitology* in press.
- ACL 2. – Comte, S., Raton, V., **Raoul, F.**, Hegglin, D., Giraudoux, P., Deplazes, P., Favier, S., Gottschek, D., Umhang, G., Boué, F., Combes, B. (2013). Fox baiting against *Echinococcus multilocularis*: contrasted achievements among two medium size cities. *Preventive Veterinary Medicine* in press.
- ACL 3. – Giraudoux, P., **Raoul, F.**, Pleydell, D., Li, T., Han, X., Qiu, J., Xie, Y., Wang, H., Ito, A., and Craig, P.S. (2013). Drivers of *Echinococcus multilocularis*

Transmission in China: Small Mammal Diversity, Landscape or Climate? *PLoS Neglected Tropical Diseases* 7, e2045.

- ACL 4. – Combes, B., Comte, S., Raton, V., **Raoul, F.**, Boué, F., Umhang, G., Favier, S., Dunoyer, C., Woronoff, N., and Giraudoux, P. (2012). Westward Spread of *Echinococcus multilocularis* in Foxes, France, 2005–2010. *Emerging Infectious Diseases* 18, 2059–2062.
- ACL 5. – Nkouawa, A., Y. Sako, T. Li, X. Chen, M. Nakao, T. Yanagida, M. Okamoto, P. Giraudoux, **F. Raoul**, K. Nakaya, N. Xiao, J. Qiu, D. Qiu, P. S. Craig and A. Ito (2012). A loop-mediated isothermal amplification method for a differential identification of *Taenia* tapeworms from human: Application to a field survey. *Parasitology International* 61(4): s723-5.
- ACL 6. – Li, T.Y., A. Ito, X. Chen, C. Long, M. Okamoto, **F. Raoul**, P. Giraudoux, T. Yanagida, M. Nakao, Y. Sako, N. Xiao and P. S. Craig (2012). Usefulness of pumpkin seeds combined with areca nut extract in community-based treatment of human taeniasis in northwest Sichuan Province, China. *Acta Tropica* 124(2): 152-7.
- ACL 7. – Vuitton D.A., Wang Q., Zhou H.X., **Raoul F.**, Knapp J., Bresson-Hadni S., Wen H. & Giraudoux P. (2011). A historical view of alveolar echinococcosis, 160 years after the discovery of the first case in humans: part 1. What have we learnt on the distribution of the disease and on its parasitic agent? *Chinese Medical Journal*, 124, 2943-2953.
- ACL 8. – Vaniscotte, A., **F. Raoul**, M. L. Poulle, T. Romig, A. Dinkel, K. Takahashi, M. H. Guislain, J. Moss, Li, T.Y., Q. Wang, J. Qiu, P. S. Craig and P. Giraudoux (2011). Role of dog behaviour and environmental faecal contamination in transmission of *Echinococcus multilocularis* in Tibetan communities. *Parasitology* 138, 1316–1329.
- ACL 9. – Fritsch, C., M. Coeurdassier, P. Giraudoux, **F. Raoul**, F. Douay, D. Rieffel, A. de Vaufleury and R. Scheifler (2011). Spatially explicit analysis of metal transfer to biota: influence of soil contamination and landscape. *PLoS ONE* 6(5): e20682. doi:10.1371/journal.pone.0020682.
- ACL 10. – Riojas-López, M., E. Mellink, **F. Raoul**, J. Luevano, A. Vaniscotte and P. Giraudoux (2011). Landscape partitioning by nocturnal rodents assemblages in the Llanos de Ojuelos, in Mexico's Central High Plateau. *Diversity and Distributions* 17: 739-747.
- ACL 11. – Wang, Q., **F. Raoul**, C. Budke, P. Craig, Y. F. Xiao, D. A. Vuitton, M. Campos-Ponce, D. C. Qiu, D. Pleydell and P. Giraudoux (2010). Grass height and transmission ecology of *Echinococcus multilocularis* in Tibetan communities, China. *Chinese Medical Journal* 123(1): 61-67.
- ACL 12. – Fritsch, C., R. P. Cosson, M. Coeurdassier, **F. Raoul**, P. Giraudoux, N. Crini, A. de Vaufleury and R. Scheifler (2010a). Responses of wild small mammals to a pollution gradient: Host factors influence metal and metallothionein levels. *Environmental Pollution* 158(3): 827-840.
- ACL 13. – Fritsch, C., P. Giraudoux, M. Coeurdassier, F. Douay, **F. Raoul**, C. Pruvot, C. Waterlot, A. de Vaufleury and R. Scheifler (2010b). Spatial distribution of metals in smelter-impacted soils of woody habitats: influence of landscape and soil properties, and risk for wildlife. *Chemosphere* 81: 141-155.

- ACL 14. – Bernard, N., D. Michelat, **F. Raoul**, J. P. Quéré, P. Delattre and P. Giraudoux (2010). Dietary response of Barn owls (*Tyto alba*) to large variations in *Microtus arvalis* and *Arvicola terrestris* prey populations. *Canadian Journal of Zoology* 88(4): 416-426.
- ACL 15. – **Raoul, F.**, P. Deplazes, D. Rieffel, J. C. Lambert and P. Giraudoux (2010). Predator dietary response to prey density variation and consequences for cestode transmission. *Oecologia* 164: 129-139.
- ACL 16. – Vaniscotte, A., D. Pleydell, **F. Raoul**, J. P. Quéré, N. Bernard, M. Coeurdassier, P. Delattre, K. Takahashi, L. Tiaoying, J. C. Weidmann and P. Giraudoux (2009). Modelling and spatial discrimination of small mammal assemblages: an example from western Sichuan (China). *Ecological Modelling* 220: 1218-1231.
- ACL 17. – Quéré, J.-P., **F. Raoul**, V. Aniskin, M.-C. Durette-Desset and P. Giraudoux (2009). Original biological and ecological data on the endemic Chinese jumping mouse *Eozapus setchuanus* (Pousargues, 1896). *Mammalian Biology* 74: 507-513.
- ACL 18. – Knapp, J., J. M. Bart, P. Giraudoux, M. L. Glowatzki, I. Breyer, **F. Raoul**, P. Deplazes, G. Duscher, K. Martinek, P. Dubinsky, M. H. Guislain, F. Cliquet, T. Romig, A. Malczewski, B. Gottstein and R. Piarroux (2009). Genetic-diversity of the cestode *Echinococcus multilocularis* in red foxes at a continental scale in Europe. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 3(6): e452. doi:10.1371/journal.pntd.0000452
- ACL 19. – Giraudoux, P., **F. Raoul**, D. Pleydell and P. S. Craig (2008a). Multidisciplinary studies, systems approaches and parasite eco-epidemiology: Something old, something new. *Parasite* 15(3): 469-476.
- ACL 20. – Giraudoux, P., **F. Raoul**, F. Boue, B. Combes, R. Piarroux, S. Bresson-Hadni and D. A. Vuitton (2008b). Geography of alveolar echinococcosis. *Bulletin De L'Académie Nationale De Médecine* 192(6): 1119-1125.
- ACL 21. – Guislain, M. H., **F. Raoul**, P. Giraudoux, M. E. Terrier, G. Froment, H. Ferte and M. L. Poulle (2008). Ecological and biological factors involved in the transmission of *Echinococcus multilocularis* in the French Ardennes. *Journal of Helminthology* 82(2): 143-151.
- ACL 22. – Knapp, J., M. H. Guislain, J. M. Bart, **F. Raoul**, B. Gottstein, P. Giraudoux and R. Piarroux (2008). Genetic diversity of *Echinococcus multilocularis* on a local scale. *Infection Genetics and Evolution* 8(3): 367-373.
- ACL 23. – Pleydell, D. R. J., Y. R. Yang, F. M. Danson, **F. Raoul**, P. S. Craig, D. P. McManus, D. A. Vuitton, Q. Wang and P. Giraudoux (2008). Landscape composition and spatial prediction of alveolar echinococcosis in southern Ningxia, China. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 2(9).
- ACL 24. – **Raoul, F.**, D. Pleydell, J.-P. Quéré, A. Vaniscotte, D. Rieffel, K. Takahashi, N. Bernard, J. Wang, T. Dobigny, K. E. Galbreath and P. Giraudoux (2008). Small-mammal assemblage response to deforestation and afforestation in central China. *Mammalia* 72: 320-332.
- ACL 25. – Giraudoux, P., H. X. Zhou, J. P. Quéré, **F. Raoul**, P. Delattre, V. Volobouev, T. Deforet, A. Ito, W. Mamuti, R. Scheifler and P. S. Craig (2008a). Small mammal assemblages and habitat distribution in the northern Junggar Basin, Xinjiang, China: a pilot survey. *Mammalia* 72(4): 309-319.

- ACL 26. – Guislain, M. H., **F. Raoul**, M. L. Poulle and P. Giraudoux (2007). Fox faeces and vole distribution on a local range: Ecological data in a parasitological perspective for *Echinococcus multilocularis*. *Parasite* 14(4): 299-308.
- ACL 27. – Wang, Q., Y. F. Xiao, D. A. Vuitton, P. M. Schantz, **F. Raoul**, C. Budke, M. Campos-Ponce, P. S. Craig and P. Giraudoux (2007). Impact of overgrazing on the transmission of *Echinococcus multilocularis* in Tibetan pastoral communities of Sichuan Province, China. *Chinese Medical Journal* 120(3): 237-242.
- ACL 28. – **Raoul, F.**, J. P. Quéré, D. Rieffel, N. Bernard, K. Takahashi, R. Scheifler, A. Ito, O. Wang, J. Qiu, W. Yang, P. S. Craig and P. Giraudoux (2006). Distribution of small mammals in a pastoral landscape of the Tibetan plateaus (Western Sichuan, China) and relationship with grazing practices. *Mammalia* 70(3-4): 214-225.
- ACL 29. – Wang, Q., D. A. Vuitton, Y. F. Xiao, C. M. Budke, M. Campos-Ponce, P. M. Schantz, **F. Raoul**, W. Yang, P. S. Craig and P. Giraudoux (2006a). Pasture types and *Echinococcus multilocularis*, Tibetan communities. *Emerging Infectious Diseases* 12(6): 1008-1010.
- ACL 30. – Wang, Q., Q. Jiamin, Y. Wen, P. M. Schantz, **F. Raoul**, P. S. Craig, P. Giraudoux and D. A. Vuitton (2006b). Socioeconomic and behavior risk factors of human alveolar echinococcosis in Tibetan communities in Sichuan, People's Republic of China. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 74(5): 856-862.
- ACL 31. – Giraudoux, P., D. Pleydell, **F. Raoul**, J. P. Quéré, Q. Wang, Y. R. Yang, D. A. Vuitton, J. M. Qiu, W. Yang and P. S. Craig (2006). Transmission ecology of *Echinococcus multilocularis*: What are the ranges of parasite stability among various host communities in China? *Parasitology International* 55: S237-S246.
- ACL 32. – Magnaval, J. F., C. Boucher, B. Morassin, **F. Raoul**, C. Duranton, P. Jacquiet, P. Giraudoux, D. A. Vuitton and R. Piarroux (2004). Epidemiology of alveolar echinococcosis in southern Cantal, Auvergne region, France. *Journal of Helminthology* 78(3): 237-242.
- ACL 33. – Pleydell, D. R. J., **F. Raoul**, F. Tourneux, F. M. Danson, A. J. Graham, P. S. Craig and P. Giraudoux (2004). Modelling the spatial distribution of *Echinococcus multilocularis* infection in foxes. *Acta Tropica* 91(3): 253-265.
- ACL 34. – Wang, Q., D. A. Vuitton, J. M. Qiu, P. Giraudoux, Y. F. Xiao, P. M. Schantz, **F. Raoul**, T. Y. Li, W. Yang and P. S. Craig (2004). Fenced pasture: a possible risk factor for human alveolar echinococcosis in Tibetan pastoralist communities of Sichuan, China. *Acta Tropica* 90(3): 285-293.
- ACL 35. – Vuitton, D. A., H. Zhou, S. Bresson-Hadni, Q. Wang, M. Piarroux, **F. Raoul** and P. Giraudoux (2003). Epidemiology of alveolar echinococcosis with particular reference to China and Europe. *Parasitology* 127: S87-S107.
- ACL 36. – Giraudoux, P., P. S. Craig, P. Delattre, G. Bao, B. Bartholomot, S. Harraga, J. P. Quéré, **F. Raoul**, Y. Wang, D. Shi and D. A. Vuitton (2003). Interactions between landscape changes and host communities can regulate *Echinococcus multilocularis* transmission. *Parasitology* 127: S121-S131.
- ACL 37. – Abbasi, I., A. Branzburg, M. Campos-Ponce, S. K. A. Hafez, **F. Raoul**, P. S. Craig and J. Hamburger (2003). Copro-diagnosis of *Echinococcus granulosus* infection in dogs by amplification of a newly identified repeated DNA sequence. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 69(3): 324-330.

- ACL 38. – **Raoul, F.**, D. Michelat, M. Ordinaire, Y. Decote, M. Aubert, P. Delattre, P. Deplazes and P. Giraudoux (2003). *Echinococcus multilocularis*: secondary poisoning of fox population during a vole outbreak reduces environmental contamination in a high endemicity area. *International Journal for Parasitology* 33(9): 945-954.
- ACL 39. – **Raoul, F.**, P. Deplazes, N. Nonaka, R. Piarroux, D. A. Vuitton and P. Giraudoux (2001a). 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(14): 1579-1588.
- ACL 40. – **Raoul, F.**, R. Defaut, D. Michelat, M. Montadert, D. Pepin, J. P. Quéré, B. Tissot, P. Delattre and P. Giraudoux (2001b). Landscape effects on the population dynamics of small mammal communities: A preliminary analysis of prey-resource variations. *Revue D'Ecologie-La Terre Et La Vie* 56(4): 339-352.
- ACL 41. – Giraudoux, P., **F. Raoul**, K. Bardonnnet, P. Vuillaume, F. Tourneux, F. Cliquet, P. Delattre and D. A. Vuitton (2001). Alveolar echinococcosis: characteristics of a possible emergence and new perspectives in epidemiosurveillance. *Medecine Et Maladies Infectieuses* 31: 247S-256S.
- ACL 42. – Zhou, H. X., S. X. Chai, P. S. Craig, P. Delattre, J. P. Quéré, **F. Raoul**, D. A. Vuitton, H. Wen and P. Giraudoux (2000). Epidemiology of alveolar echinococcosis in Xinjiang Uygur autonomous region, China: a preliminary analysis. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* 94(7): 715-729.
- ACL 43. – Quéré, J. P., **F. Raoul**, P. Giraudoux and P. Delattre (2000). An index method of estimating relative population densities of the common vole (*Microtus arvalis*) at landscape scale. *Revue D'Ecologie-La Terre Et La Vie* 55(1): 25-32.

2.2 *Articles dans des revues nationales à comité de lecture*

- Michelat, D., T. Déforêt, B. Frochot, P. Giraudoux, **F. Raoul**, J. N. Resch, G. Magnon and M. Sauret (2012). Réhabilitation de la rivière Dugeon et des zones humides limitrophes : impact sur les oiseaux nicheurs. *Alauda* 80(2): 101-116.

2.3 *Chapitres de livres*

- Ch 1. – Giraudoux, P. and **F. Raoul** (2010). Ecologie du paysage, perturbations anthropogéniques et transmission de l'échinocoque alvéolaire. In Ecologie de la Santé et Biodiversité. M. Gauthier-Clerc and F. Thomas Eds, De Boeck: p. 211-226.
- Ch 2. – Delattre, P., J.-P. Damange, **F. Raoul** and P. Giraudoux (2009). Prédation. In Le campagnol terrestre: prévention et contrôle des populations. P. Delattre and P. Giraudoux Eds, QUAE: 248.
- Ch 3. – Giraudoux, P., N. Charbonnel, J. Deter, J.-F. Cosson, Y. Chaval and **F. Raoul** (2009). Maladies transmissibles à l'homme. In Le campagnol terrestre: prévention et contrôle des populations. P. Delattre and P. Giraudoux Eds, QUAE: 248.

- Ch 4. – **Raoul, F.**, C. Chandosné, R. Defaut, C. Morin, J.-C. Weidmann and P. Giraudoux (2009). Monitoring des proies et de la population de prédateurs. In Le campagnol terrestre: prévention et contrôle des populations. P. Delattre and P. Giraudoux Eds, QUAE: 248.
- Ch 5. – Pleydell, D. R. J., **F. Raoul**, A. Vaniscotte, P. S. Craig and P. Giraudoux (2006). Towards understanding the impacts of environmental variation on *Echinococcus multilocularis* transmission. In Micromammals and Macroparasites: from Evolutionary Ecology to Management. Morand S, Krasnov B R, Poulin R Eds, 545-564.
- Ch 6. – Giraudoux, P., P. Delattre, K. Takahashi, **F. Raoul**, J. P. Quere, P. Craig and D. Vuitton (2002). Transmission ecology of *Echinococcus multilocularis* in wildlife: what can be learned from comparative studies and multiscale approaches? Cestode Zoonoses: Echinococcosis and Cysticercosis - an Emergent and Global Problem, NATO Science series. 341: 251-266.

2.4 *Conférences sur invitation personnelle*

- Raoul F., Giraudoux P. Tiaoying L. 2012. Taeniasis/cysticercosis in farmer communities of Western Sichuan, China: a spatial study. International Symposium for Cestode Zoonosis Control - Cooperation, Opportunity and Challenge. Shanghai.
- Raoul F., Giraudoux P. 2012. Paysage, diversité et écologie des hôtes, et transmission de l'échinocoque alvéolaire. Workshop « Biodiversité et santé animale » de la 61st Wildlife Disease Association Conference, Lyon.
- Raoul F., B. Aimé B., Lambert JC., Giraudoux P. 2006. Comportement alimentaire du renard roux et conséquences sur le niveau de contamination par le cestode *Echinococcus multilocularis*. Colloque de la Société Française d'Ecologie Comportementale. Boult-aux-Bois

2.5 *Communications à des colloques internationaux et nationaux avec sélection sur résumés (synthèse)*

| Année | Nom colloque | Ville, Pays | National / International | Nb. comm. | Premier auteur |
|-------|---|---------------------|--------------------------|-----------|----------------|
| 2013 | SETAC Europe 23d Annual Meeting | Glasgow, UK | Intern. | 1 | non |
| 2012 | SETAC Europe 22d Annual Meeting | Berlin, Allemagne | Intern. | 2 | non |
| 2012 | International Symposium for Cestode Zoonosis Control - Cooperation, Opportunity and Challenge | Shanghai, Chine | Intern. | 2 | oui (1/2) |
| 2011 | 60 th Wildlife Disease Association annual international meeting | Québec, Canada | Intern. | 1 | non |
| 2011 | 24 th World Congress of Hydatidology | Urumqi, Chine | Intern. | 3 | non |
| 2011 | 8 th World Congress of the International Association for Landscape Ecology | Beijing, Chine | Intern. | 4 | oui (1/4) |
| 2011 | 6 th European Congress of Mammalogy | Paris | Intern. | 1 | non |
| 2011 | SETAC Europe 21th Annual Meeting | Milan, Italie | Intern. | 2 | non |
| 2010 | SETAC Europe 20th Annual Meeting | Séville, Espagne | Intern. | 2 | non |
| 2010 | Epidemiology of alveolar echinococcosis in Europe | Nancy, France | Intern. | 2 | non |
| 2010 | Joint International Tropical Medecine Meeting | Bangkok, Thaïlande | Intern. | 1 | non |
| 2009 | European International Association for Landscape Ecology Conference | Salzburg, Autriche | Intern. | 4 | non |
| 2009 | SETAC Europe 19th Annual Meeting | Goteborg, Suède | Intern. | 1 | non |
| 2008 | XVIIth International Congress for Tropical Medicine and Malaria | Jeju, Corée du Nord | Intern. | 1 | non |
| 2008 | SETAC Europe 18th Annual Meeting | Warzaw, Pologne | Intern. | 1 | non |
| 2008 | 10th European Multicolloquium of Parasitology | Paris, France | Intern. | 3 | oui (1/3) |
| 2008 | CONSOIL | Milan, Italie | Intern. | 1 | non |
| 2007 | 21th congress of the Pacific science association | Okinawa, Japon | Intern. | 1 | non |
| 2006 | Colloque International de Géomatique et d'Analyse Spatiale | Strasbourg, France | Intern. | 1 | non |
| 2005 | XXVIIth Congress of the International Union of Game | Hannover, Allemagne | Intern. | 1 | non |

| Biologists | | | | | |
|------------|---|------------------------|---------|---|-----------|
| 2004 | XXIst International Congress of Hydatidology | Nairobi, Kenya | Intern. | 9 | oui (2/9) |
| 2003 | International Helminthological Symposium | Stara Lesna, Slovaquie | Intern. | 1 | non |
| 2001 | XXth International Congress of Hydatidology | Kusadaci, Turquie | Intern. | 2 | oui (1/2) |
| 2000 | NATO Advanced Research Workshop "Cestode zoonoses: an emergent and global problem". | Poznan, Pologne | Intern. | 1 | non |
| 2000 | Risques majeurs: perception, globalisation et management. 5e colloque transfrontalier CLUSE | Genève, Suisse | Intern. | 1 | non |
| 1999 | Colloque International du Réseau des Instituts Pasteur et Instituts associés | Paris, France | Intern. | 1 | non |
| 1997 | XVIII International Congress of Hydatidology | Lisbonne, Portugal | Intern. | 2 | oui (1/2) |
| 1996 | Colloque International de Parasitologie | Pont-à-Mousson, France | Intern. | 1 | non |
| 2011 | Congrès conjoint Société française de mycologie médicale, Société française de parasitologie, Groupement des protistologues de langue française | Strasbourg | Nat. | 1 | non |
| 2011 | Colloque 2011 de la société française d'écotoxicologie fondamentale et appliquée | Paris | Nat. | 1 | non |
| 2005 | Congrès de la Société Française de Parasitologie | Besançon, France | Nat. | 2 | oui (1/2) |
| 2003 | Spring Meeting of the British Society of Parasitology | Salford, UK | Nat. | 1 | non |
| 2003 | IX Journées françaises de IALE | Gap, France | Nat. | 1 | oui |
| 2002 | Spring Meeting of the British Society of Parasitology | Salford, UK | Nat. | 3 | oui (1/3) |
| 2001 | 10e colloque sur le contrôle épidémiologique des maladies infectieuses (CEMI) | Paris, France | Nat. | 1 | non |
| 2001 | Congrès de la Société Française de Parasitologie | Versailles, France | Nat. | 1 | oui |
| 1999 | Congrès de la Société Française de Parasitologie | Strasbourg, France | Nat. | 1 | non |

2.6 Communications diverses (vulgarisation scientifique)

Ministère de la Santé, Ministère de l'Agriculture, Université de Franche-Comté, Mutualité Sociale Agricole. 2004. L'échinococcose alvéolaire (due au parasite *Echinococcus multilocularis*). (Plaquette d'information sur l'échinococcose alvéolaire).

Maison de la réserve de Remoray, Mutualité Sociale Agricole de Franche-Comté, Observatoire Régional de l'Environnement, Université de Franche-Comté (LBE-INRA, SERF). 2002. Du renard au pissenlit, l'échinoqui ? Du pissenlit au renard, l'échinoqui ? L'échinococcose alvéolaire vue de Franche-Comté. Observatoire Régional de l'Environnement, Conseil Régional de Franche-Comté. (Document d'information grand public sur l'échinococcose alvéolaire), 11p.

Déforêt, T., Faucoup, L., Raoul, F., Scheifler, R., Weidman, J.C., Callier-Benest, C., André, M., Tissot, J., Kraft, T., Hymond, F., Lamboley, P., Desparins, J.P. 1998. Educ'Haie (plaquette de d'information sur la haie). DIREN Franche-Comté.

Raoul, F., Giraudoux, P., Vuitton, D. 1997. Qu'est-ce que l'échinococcose alvéolaire ? L'Officiel de la chasse en Haute-Saône, 9 : 2-4.

3. Approche générale, concepts et questionnements

3.1 *Positionnement scientifique des travaux*

Au cours de ces 50 dernières années, l'homme a généré des modifications au niveau des écosystèmes de manière plus rapide et extensive que sur aucune autre période de l'histoire pour satisfaire une demande croissante d'une large gamme de ressources (alimentaires, forestières, minières ...). Le *Millenium Ecosystem Assessment* des Nations-Unies souligne que ces modifications, alliées aux changements climatiques en cours, ont pour conséquences une réduction globale de la biodiversité, des perturbations dans la régulation, le fonctionnement et l'équilibre des écosystèmes naturels ou semi-naturels, et une diminution des services d'origine écosystémique (épuration de l'eau, recyclage de la matière organique, régulation des maladies...). Il est maintenant établi que les changements anthropiques d'utilisation des terres (déforestation, irrigation, agriculture ...), la diminution de la biodiversité animale et les changements climatiques sont autant de facteurs qui, seuls ou en combinaison, sont à la base de modifications de l'équilibre des écosystèmes qui peuvent contrôler l'émergence de maladies infectieuses dans les populations animales et humaines, et leur patterns de transmission (Patz et al., 2004, Lafferty, 2009, Keesing et al., 2010,...). De plus, bien que le niveau mondial d'émission de certains polluants ait baissé depuis quelques années suite aux législations mises en place, les contaminants chimiques de nature (éléments traces métalliques, polluants organiques persistants, radionucléides, polluants dits émergents tels que les nanoparticules ...) et d'origine (industrie, agriculture, production et utilisation de l'énergie ...) diverses sont encore largement introduits dans les écosystèmes. Les impacts écosystémiques et les coûts en termes de santé publique liés à ces évolutions, largement sous-documentés, ont motivé la communauté scientifique internationale à consentir un effort de recherche durable, comme en témoignent les appels d'offre internationaux, européens et français (« Santé-environnement » du 7^{ème} Programme Cadre de Recherche et Développement, directive REACH, Water Framework ...), ainsi que les orientations des institutions internationales (Organisation mondiale de la santé, SETAC, US EPA...).

Le rôle de la biodiversité dans les processus régissant le fonctionnement des écosystèmes est source d'une intense activité scientifique (Loreau et al., 2006). Pour mieux comprendre les relations entre biodiversité et fonctionnement, il semble nécessaire d'intégrer la complexité des écosystèmes et des réseaux trophiques : diversité horizontale (diversité dans chaque niveau trophique) et diversité verticale (nombre de niveaux trophiques, longueur des chaînes alimentaires, degré de spécialisation alimentaire...). Depuis quelques années, l'hypothèse de dilution (*dilution effect hypothesis*) rencontre un écho important dans la littérature scientifique (Pongsiri et al., 2009, Ostfeld, 2009, Keesing et al., 2010, Johnson and Thieltges, 2010...). Cette hypothèse, développée principalement à partir d'études sur les maladies à vecteurs arthropodes, postule qu'une perte de biodiversité entraîne une augmentation de la transmission des pathogènes, par le biais de modification des abondances et/ou du comportement et/ou de la physiologie des hôtes et des vecteurs. Ainsi, un écosystème hébergeant une biodiversité importante serait le gage d'un plus faible niveau de transmission des pathogènes. Le caractère général de cette hypothèse, complétant ainsi la liste des services écosystémiques rendus par la biodiversité, est cependant sérieusement remis en question récemment. Sarah Randolph et A. Dobson (2012) soulignent que la dilution ou au contraire l'amplification de la transmission sont dépendantes non de la richesse ou diversité des communautés en tant que telles (une valeur numérique) mais bien de l'identité, des traits d'histoire de vie, des espèces en présence, donc du « caractère » des communautés considérées, chaque cas étant un cas particulier. De même, Roche et al. (2012, 2013), sur la base d'une modélisation d'un système SIR de pathogènes transmis par contact direct, prenant en compte la complexité des communautés d'hôtes (abondance, démographie, susceptibilité) et de leurs interactions (taux de contact), concluent que la diversité d'une communauté

d'hôtes influence positivement l'abondance totale d'individus infectieux et négativement la proportion de ces mêmes individus. Aussi, le taux de contact inter-spécifique, et dans une moindre mesure la connectivité topologique du réseau modélisé, déterminent, de façon non linéaire avec un effet de seuil, l'intensité de la transmission (Roche et al., 2012). Ainsi, les mécanismes liant la biodiversité à la transmission de pathogènes doivent être considérés à différents niveaux d'organisation, du génome au paysage, et prendre en compte la complexité des interactions entre espèces (Thomas et al., 2005).

Ces considérations sur le rôle de la biodiversité sont à placer dans le contexte plus général de l'effet des changements globaux, et notamment paysagers, sur la transmission de pathogènes. Ainsi, Jonathan Patz (2004) a mis en avant le concept de « *unhealthy landscapes* » : des changements paysagers d'origine anthropiques peuvent aboutir, par le biais de cascades complexes -et souvent interdépendantes- de facteurs liés à la biodiversité mais aussi aux comportements humains, à des déterminants socio-économiques ..., à modifier la transmission de pathogènes à l'homme. Ainsi, des paysages seraient plus à risque que d'autres de ce point de vue. Les approches paysagères semblent pertinentes en ce qu'elles permettent d'intégrer la hiérarchie d'expression des facteurs de régulation et de leurs effets dans l'espace et dans le temps aux différentes échelles pertinentes. De nombreuses études épidémiologiques sont venues apporter des éléments confortant cette vision (voir la synthèse de Van den Bossche et al. (2010) sur la trypanosomose bovine en Afrique sub-saharienne, pour ne citer qu'un seul exemple), sous-tendant alors l'émergence d'une nouvelle discipline (ou sous-discipline, c'est selon) appelée « écologie de la santé », accompagnée de la création de nouvelles revues scientifique comme *Ecohealth* en 2004. Toutefois, les études empiriques explorant de façon détaillée une large gamme de déterminants biologiques et physiques du système global de transmission du pathogène sont extrêmement rares. Spencer Hall (2010) explore de façon remarquable pourquoi les Daphnies *Daphnia dentifera* sont plus parasitées par le champignon *Metschnikowia bicuspidata* dans des lacs avec une configuration particulière (forme en U du bassin) en testant 7 hypothèses liées à la productivité du système, à la circulation des masses d'eau, à la prédation par les poissons, et aux mécanismes de dilution. Il est important de noter que la plupart des études dans ce domaine sont entreprises sur les maladies infectieuses à transmission vectorielle ou directe d'origine virale, bactérienne, ou « protozoale », probablement car elles constituent la principale cause de mortalité dans le monde (ex. paludisme) et sont l'objet d'émergences ou réémergences, souvent médiatisées (ex. SRAS, virus *West Nile*), préoccupant ainsi les autorités sanitaires nationales (voir par exemple le rapport du Haut Conseil de la Santé Publique, (Leport and Guégan, 2011)). Conséquemment, les parasites à cycle de vie complexe (comme les trématodes, cestodes, nématodes, acanthocéphales...), impliquant souvent plusieurs hôtes pour l'accomplissement de leur cycle de vie, n'ont pas encore été l'objet d'un investissement recherche aussi important de la communauté scientifique internationale (Johnson and Thieltges, 2010).

L'évaluation des facteurs écologiques et environnementaux responsables des variations de transfert des polluants dans les écosystèmes est un enjeu majeur en écotoxicologie, notamment quand on cherche à en prédire les effets sur la santé de ces écosystèmes. Il est maintenant acquis que l'exposition des organismes varie dans l'espace en raison des variations spatiales de la contamination des sols, de la disponibilité chimique des polluants, des habitats et paysages, de facteurs intrinsèques, comportementaux, liés à l'utilisation de l'espace par les organismes cibles, et des relations trophiques au sein des chaînes alimentaires (Peakall and Burger, 2003, Smith et al., 2007). Ainsi, les modèles les plus récents permettant d'évaluer les risques encourus par des vertébrés vivant dans des habitats contaminés sont des modèles spatialement explicites d'exposition (Kooistra et al., 2005, Sala et al., 2010, Schipper et al., 2012). Ces modèles simulent l'utilisation de l'environnement par un organisme en

sélectionnant, parmi un paysage hétérogène, des zones de nourrissage. Le calcul des expositions prédites pour chacune des zones du paysage est basé, entre autres, sur des variables comme la concentration en ETMs des items alimentaires consommés (plantes et invertébrés, vertébrés également pour les *top predators*), et la quantité de chaque item consommé par l'organisme cible. Cependant, en raison des difficultés techniques liées à l'identification des items alimentaires et à leur quantification, ces variables sont tirées d'analyses de régimes alimentaires issues de la littérature (parfois anciennes et ne concernant pas la zone biogéographique considérée). La comparaison des prédictions des modèles avec les concentrations réellement observées fait ressortir que la gamme de variation des concentrations prédites ne représente que quelques dizaines de pourcents de la variation réellement observée sur le terrain (Schipper et al., 2012). Ceci amène à penser que les valeurs issues de la bibliographie utilisées dans les modèles ne traduisent pas suffisamment la variabilité naturelle observée sur le terrain, notamment en ce qui concerne le régime alimentaire des organismes cible et la concentration dans les items consommés. Plus globalement, les mécanismes sous-jacents aux effets paysagers sur l'exposition des organismes restent pour l'instant très peu explorés.

3.2 Problématiques, questions et réseau de collaborations

Les travaux présentés dans ce mémoire sont le fruit d'une approche systémique, éco-épidémiologique, de la transmission de contaminants biologiques et chimiques dans les réseaux trophiques et des mécanismes écologiques qui y président.

La première problématique étudiée (première par son ancienneté dans mon parcours et par la quantité de productions scientifiques en découlant) est relative au cycle sauvage du cestode *Echinococcus multilocularis*, qui implique des micromammifères et des carnivores en tant que, respectivement, hôtes intermédiaires et définitifs. Ce parasite présente les caractéristiques biologiques et écologiques suivantes (Eckert and Deplazes, 2004): (i) stade adulte présent dans l'intestin de carnivores (quelques espèces de canidés et de félidés), à durée de vie de 3 à 6 mois et avec une période prépatente d'environ 30 jours, (ii) stade libre (œufs) émis *via* les fèces des carnivores, peu résistant aux conditions de sécheresse et de chaleur élevées, (iii) stade larvaire présent chez une grande diversité d'espèces de rongeurs et de lagomorphes, (iv) transmission du parasite de l'hôte intermédiaire à l'hôte définitif par prédation. La prévalence du parasite chez les hôtes définitifs et intermédiaires, ainsi que la distribution des effectifs chez les hôtes définitifs, sont très variables et agrégatives. Ce parasite est décrit depuis quelques années comme étant en émergence au niveau mondial (Davidson et al., 2012). Ma contribution a consisté à documenter, à des niveaux de perception spatiaux allant de la région à la parcelle, les interactions entre paysage et structure et dynamique des communautés et populations de micromammifères, la réponse alimentaire des prédateurs aux variations de disponibilité de la ressource alimentaire (les micromammifères en l'occurrence), et les conséquences de ces facteurs, ainsi que d'autres facteurs liés à certains traits d'histoire de vie des hôtes, dans les mécanismes de transmission de ce parasite.

Le transfert de contaminants chimiques organiques et inorganiques dans les réseaux trophiques terrestres (du sol aux top-prédateurs, en passant par la végétation) est assuré en grande partie par voie trophique et peut donc être considéré comme un révélateur d'un ensemble de processus complexes liant les différents niveaux trophiques impliqués, parmi lesquels la productivité / diversité de la végétation, les variations spatiales et temporelles d'abondance, de structure de population (âge, sex-ratio...) et de régime alimentaire des différents protagonistes... Cet ensemble constitue la seconde problématique sur laquelle j'ai

plus récemment développé des recherches, qui consistent à comprendre les mécanismes qui modulent l'exposition des micromammifères aux éléments trace métalliques (ETM) par voie trophique, notamment à travers l'analyse des variations spatiales et temporelles de régime alimentaire.

De façon connexe, je me suis aussi intéressé à la prédation de l'effraie des clochers (*Tyto alba*) dans deux contextes: les plateaux du Haut-Doubs, en Franche-Comté, et les plantations de palmier à huile en Indonésie. Les modèles et les contextes sont très différents et sans lien *a priori* avec les problématiques « échinococcose » et « contaminants chimiques » évoquées ci-dessus mais j'y vois une façon d'améliorer le corpus de connaissances sur la réponse d'un prédateur aux variations de densité de ses proies, qui est un mécanisme clé impliqué dans le transfert trophique de contaminants.

Une action de recherche, que je définirai comme un enchaînement d'évènements allant de la formulation d'une question scientifique à la valorisation scientifique des résultats en passant par des étapes de prise de données sur le terrain ou en laboratoire, d'analyses en laboratoire et d'analyses des données, est la résultante d'au moins trois éléments : une action de recherche précédente débouchant sur de nouvelles idées, une opportunité de collaboration, un financement. Ces trois éléments doivent se conjuguer à un moment donné pour qu'aboutisse une action de recherche. Les travaux synthétisés ici sont issus principalement de mon parcours post-thèse, de thèses de doctorats et de post-doctorats que j'ai co-encadrés, ainsi que de collaborations lors de programmes de recherche. Ils correspondent donc à plusieurs actions de recherche réalisées de façon plus ou moins superposées dans le temps, au hasard de la conjonction des trois éléments listés ci-dessus. A la manière de fils de laine de différentes couleurs tricotés patiemment pour donner au final un pull, les différentes actions de recherche dans lesquelles j'ai été impliqué finissent par constituer un ensemble que j'espère cohérent et dont on peut tirer une certaine valeur ajoutée. Il m'a semblé dès lors plus pertinent de présenter au lecteur le pull plutôt que les fils de laine séparés : au risque d'être peu explicite sur la progression thèse/post-thèse que l'on attend dans ce genre d'exercice, j'ai fait le choix de partir des questionnements scientifiques auxquels j'ai apporté des éléments de réponse. Je m'efforcerai toutefois, dans chaque partie, de préciser dans quelles circonstances les résultats ont été obtenus. J'ai fait aussi un certain nombre de choix quant aux actions de recherche présentées. Si toutes ont contribué à former le chercheur que je suis, mon investissement n'y a pas toujours été le même en terme de définition des questions scientifiques, d'implication sur le terrain et dans la restitution. Je ne développerai donc principalement que celles dans lesquelles mon investissement a été central : les masters d'Anne-Sophie Prudent et de Séverine Drouhot, les thèses de Marie-Hélène Guislain, Amélie Vaniscotte, Séverine Drouhot et Aude Verwilghen, le post-doctorat de David Pleydell.

Ce mémoire sera donc structuré en quatre chapitres présentant des résultats déjà acquis (dont la très grande majorité ont fait l'objet de publications scientifiques) : (i) relations entre paysage et distribution spatiale, dynamique temporelle des populations et structure des assemblages de micromammifères, (ii) réponse alimentaire de prédateurs aux variations de densité des proies, (iii) facteurs biologiques et écologiques impliqués dans la transmission d'*E. multilocularis*, (iv) régime alimentaire et exposition des micromammifères par voie trophique aux éléments trace métalliques. Je finirai par une synthèse de ces résultats utile à la compréhension des perspectives de recherche que je compte développer dans le court et moyen terme.

L'essentiel des travaux d'après thèse ont été conduits dans le cadre de deux programmes (au sens le plus étendu) de recherches principaux :

- Ecologie de la transmission d'*Echinococcus multilocularis* en France et en Chine. Ces travaux ont bénéficié de financements de la *National Science Foundation-National Institutes of Health* des USA (appel d'offre *Ecology of Infectious Diseases*, programme *Transmission ecology of Echinococcus multilocularis in China-TransECh*) et ont été pilotés par les Prs Patrick Giraudoux (UMR Chrono-environnement) et Philip Craig (University of Salford, UK) (cf. sous-chapitre 1.4). Ce programme de recherche à dimension internationale visait à décrire par un modèle général les relations entre perturbation humaine des écosystèmes et transmission d'une zoonose helminthique, l'échinococcose alvéolaire, en Chine centrale et de l'Ouest. Il s'est déroulé sur la période 2001-2008 et a permis le financement de mon post-doc, de celui de David Pleydell (2004-2008) et de la thèse d'Amélie Vaniscotte (2005-2009). L'arrivée de David et d'Amélie dans notre groupe de recherche a été notamment l'occasion de développements poussés en modélisation statistique, avec une forte composante spatiale, des assemblages de micromammifères et de la distribution de la contamination des hôtes. Ils sont tous deux issus de formation en biologie mais ont acquis une curiosité et un goût prononcés pour explorer sans appréhension et sans tabou les arcanes de la modélisation statistique, tout en restant conscients de la nécessité d'allers-retours constants entre biologie et statistiques. Cette période de collaboration a été des plus stimulantes. D'autres travaux présentés ici sont issus de la thèse de Marie-Hélène Guislain, financée par Conseil Régional de Champagne-Ardenne, la Délégation Départementale à la Recherche et aux Technologies et la Communauté de Communes de l'Argonne Ardennaise. Cette thèse est le fruit d'une rencontre avec Marie-Lazarine Poulle, du Centre de Recherche et de Formation en Ecoéthologie de la Communauté de Communes de l'Argonne Ardennaise (le 2C2A-CERFE), qui a assuré le co-encadrement. Mon implication dans le conseil scientifique et technique de l'Entente de Lutte Interdépartementale contre les Zoonoses, établissement interdépartemental en charge de l'information et de la lutte contre les zoonoses (<http://www.e-l-i-z.com/home/>), m'a amené à contribuer à des protocoles visant à évaluer l'efficacité de campagnes vermifugation des renards pour le contrôle de la transmission d'*E. multilocularis* en contexte urbain.
- Ecologie de la transmission d'éléments trace métalliques (ETM) dans les réseaux trophiques terrestres. Ceci constitue ce qu'il convient d'appeler un « rebond thématique ». Des recherches en écotoxicologie sont conduites depuis de nombreuses années, dans le cadre de programmes nationaux et internationaux, par des collègues de l'UMR Chrono-environnement (Renaud Scheifler, Michaël Coeurdassier, Annette de Vaufleury notamment). Ces recherches ont pendant longtemps été orientées sur la compréhension des transferts et des effets des ETM et polluants organiques dans des conditions contrôlées en laboratoire (eau, sol, végétation, gastéropodes, insectes). Depuis quelques années, les collègues souhaitent aborder la complexité des mécanismes de transfert et d'effet des contaminants dans des écosystèmes naturels et à des niveaux de perception paysagers. Dès lors, considérant l'expérience que j'avais acquise sur l'analyse des mécanismes de transmission parasitaire dans un réseau trophique, il nous a semblé scientifiquement pertinent d'associer nos compétences respectives pour aborder ces problématiques. Cette collaboration s'articule autour de deux sites contaminés aux ETM : l'ancienne fonderie de plomb de Metaleurop (Nord-Pas de Calais) et la zone d'extraction de minerai aurifère de Salsigne (site de la Combe-du-Saut, Aude). L'ANR, l'ADEME et le Conseil Régional Nord-Pas de Calais ont financé les travaux de recherche sur ces sites depuis 2006 (cf sous-chapitre 1.4). Ma place dans le dispositif a consisté à encadrer Anne-Sophie Prudent (master) et Séverine Drouhot (master puis thèse).

D'autres actions, plus récentes, ne s'inscrivent pas dans les deux programmes de recherche ci-dessus. Il s'agit notamment de l'étude :

- de la contribution des prédateurs (chouette effraie, petits carnivores) à la lutte intégrée contre les rongeurs en contexte de plantation de palmier à huile en Indonésie. Cette problématique appliquée visant au contrôle intégré d'une « peste agricole » fait l'objet de la thèse d'Aude Verwilghen, Ingénieur au CIRAD à Montpellier.
- des communautés de vertébrés (dont les micromammifères) dans des paysages agropastoraux des hauts plateaux centraux du Mexique (Llanos de Ojuelos) dans le cadre d'une collaboration avec Monica Riojas-López et Eric Mellink, deux collègues mexicains venus en sabbatique dans l'UMR Chrono-environnement en 2010 pour dynamiser leurs recherches en écologie du paysage.

Le Tableau 5 présente de façon synthétique le réseau national et international dans lequel j'évolue depuis ma thèse. Ces collaborations ont été développées dans le cadre de programmes de recherches nationaux et internationaux et ont pour la plupart donné lieu à des co-publications (revues à comité de lecture et chapitres d'ouvrages). Sur les 43 publications dans des revues internationales à comité de lecture (cf. 2.1), 30 sont en co-autorat avec des collègues étrangers.

Tableau 5. – Réseau de collaborations nationales et internationales.

| <i>Laboratoire, institution</i> | <i>Chercheur(s)</i> | <i>Nature collaboration</i> | <i>Publication(s) ACL et Ch.</i> |
|--|----------------------------------|---|--|
| Sichuan Center for Disease Control (Chine) | Dr Q. Wang, Dr. Qiu J, Dr. T. Li | Eco-épidémiologie | ACL : 3, 5, 6, 8, 11, 16, 23, 27, 28, 29, 30, 31, 34, 35 |
| East China Normal University of Shanghai (Chine) | Pr. X. Wang, Dr. Z. Wang | Biologie de la conservation | En préparation |
| Xinjiang Medical College (Chine) | Pr. H. Wen, Pr H. Zhou | Epidémiologie | ACL : 1, 7, 25, 35, 42 |
| Laboratory of Parasitology, Hokkaido Univ. (Japon) | Dr. Nonaka | Copro-diagnostic | ACL: 39 |
| Department of Parasitology, Asahikawa Medical College (Japon) | Pr. A. Ito | Eco-épidémiologie | ACL : 1, 3, 5, 6, 25, 28, 42 |
| Hokkaido Institute of Public Health (Japon) | Dr. K. Takahashi | Biologie des populations | ACL : 16, 24 Ch : 6 |
| Institut of Parasitology, Zürich Univ. (Suisse) | Pr. P. Deplazes | Copro-diagnostic | ACL: 2, 15, 38, 39 |
| Department of Biological Sciences, Salford Univ. (UK) | Pr. P. Craig, Pr. M. Danson | Eco-épidémiologie, copro- diagnostic, télédétection, géographie | ACL : 1, 3, 5, 6, 8, 19, 25, 27, 28, 29, 30, 31, 33, 34, 36, 37 Ch : 5, 6 |
| Department of Parasitology, Univ. Hohenheim (Allemagne) | Dr. T. Romig | Copro-diagnostic | ACL: 8 |
| Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Univ. Guadalajara (Mexique) | Dr. M. Riojas-Lopez | Biologie des populations | ACL : 10 |

| | | | |
|--|--|--|---|
| Departamento de Biología de la Conservación du Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (Mexique) | Dr. E. Mellink | Biologie des populations | ACL : 10 |
| Institut des Sciences de l'Evolution (Montpellier) | Dr. C. Tougard | Biologie moléculaire | En préparation |
| Laboratoire d'écologie alpine (Grenoble) | Dr. F. Pompanon | Analyse moléculaire des réseaux trophiques | En préparation |
| Agence Française de Sécurité Sanitaire des Aliments, Laboratoire d'Etude et de Recherche sur la Rage et la Pathologie des Animaux Sauvages (Nancy) | Dr. F. Cliquet, Dr. F. Boué | Eco-épidémiologie, copro-diagnostic | ACL : 2, 4, 18, 20, 41 |
| Centre de Biologie et Gestion des Populations (Montpellier) | Dr. P. Delattre, J.P. Quéré, Dr. JF Cosson | Biologie des populations | ACL : 1, 14, 16, 17, 24, 25, 28, 31, 36, 38, 40, 42, 43 Ch : 2, 3, 6 |
| Laboratoire de Géographie THÉMA – UMR 6049 CNRS/Univ. F.-Comté (Besançon) | Pr. J.C. Foltête, Dr. F.P. Tourneux | Géographie | ACL : 33 |
| Centre de Recherche et de Formation en Eco-éthologie, Univ. Reims (Reims) | Dr. M.L. Poulle | Biologie des populations, écologie comportement animal | ACL : 8, 21, 26 |

4. Synthèse des travaux de recherche

4.1 Relations entre paysage, habitat et distribution spatiale et structure des assemblages de micromammifères ?

La littérature scientifique internationale, notamment à travers les écoles nord-américaine et scandinave qui font autorité depuis plusieurs décennies, fournit beaucoup de cas d'étude qui traitent de la dynamique de population de certaines espèces de micromammifères et de la structuration des communautés de micromammifères en lien avec des variables paysagères et/ou environnementales mesurées à différentes étendues et grains spatiaux (voir par exemple Silva et al., 2005, Fischer et al., 2011). Classiquement, dans le premier cas de figure, les différentes phases démographiques et/ou les différents types de cinétiques sont analysés à la lumière de paramètres populationnels (structure en âge, en sexe ...) ou environnementaux (paysage, climat, communauté de prédateurs...). La longue durée des séries temporelles, plusieurs décennies, est très souvent un facteur déterminant dans la compréhension des patterns démographiques. Dans le deuxième cas, des paramètres classiques de structure des communautés comme la diversité et la richesse, ainsi que les succès de capture des espèces, sont modélisés en fonction de variables environnementales (type d'habitat et/ou niveau de fragmentation de ces habitats, types paysagers, saisons, pratiques agricoles ou forestières...), ou des analyses multivariées mettent en relation les espèces de la communauté avec les variables environnementales.

Ainsi, on pourrait nous objecter que la nature des travaux abordés dans ce chapitre n'est pas d'une originalité flagrante. Toutefois, deux arguments me semblent justifier leur intérêt, le premier eu égard à la problématique d'étude du transfert de contaminants aux étendues spatiales en question, le second de manière plus globale : (i) la nécessaire description de la communauté d'hôtes qui véhicule potentiellement ces contaminants pour éclairer la compréhension des déterminants écologiques de la transmission (à ce titre, un exemple d'utilisation de ces résultats dans le contexte chinois sera présenté dans le sous-chapitre 4.3.1), (ii) les questionnements méthodologiques abordés : comment définir des assemblages d'espèces, et comment prédire au mieux leur distribution spatiale ? Sur ce dernier point, la littérature scientifique est pour l'instant peu abondante, probablement en raison d'obstacles méthodologiques conséquents, alors qu'il s'agit d'enjeux importants en écologie des communautés et en biologie de la conservation.

4.1.1 Relations habitats/assemblages au niveau de perception paysager

4.1.1.1 Avancée méthodologique dans la définition des assemblages d'espèces

Je définirai ici un assemblage comme un groupe d'espèces taxonomiquement et géographiquement proches¹. Toutes les études visant à analyser les variations spatiales de la richesse ou de la diversité d'un assemblage d'espèces -quelque soit le taxon et quelque soit la finalité de l'étude- reposent sur un échantillonnage de ces espèces dans un certain nombre de points de prélèvement/observation distribués spatialement dans un certain nombre d'habitats définis *a priori*, soit sur la base d'une analyse paysagère préalable soit sur la base d'un avis d'expert sur le terrain. La question fondamentale qui suit est : les assemblages observés, en termes de composition et de densité relative des différentes espèces, dans ces habitats définis *a priori* sont-ils semblables ou non ? Dit autrement, doit-on, et si oui comment, regrouper tout ou partie de ces habitats sur la base d'une similitude dans les abondances relatives des espèces pour définir les assemblages (cf. Figure 2) ? En effet, des habitats définis *a priori* peuvent être similaires en termes de composition et de densité relative en espèces et par conséquent redondants dans l'information paysagère qu'ils fournissent pour expliquer la variabilité des densités relatives des espèces dans la zone d'étude considérée.

¹ N'ayant pas le goût pour les débats sémantiques sans fin sur le bien-fondé de tel ou tel nom pour définir tel ou tel concept, je prie par avance le lecteur de bien vouloir m'excuser pour ce qui pourrait être pris comme une cavalerie mais qui n'est dicté que par le souci d'être explicite dans les termes utilisés.

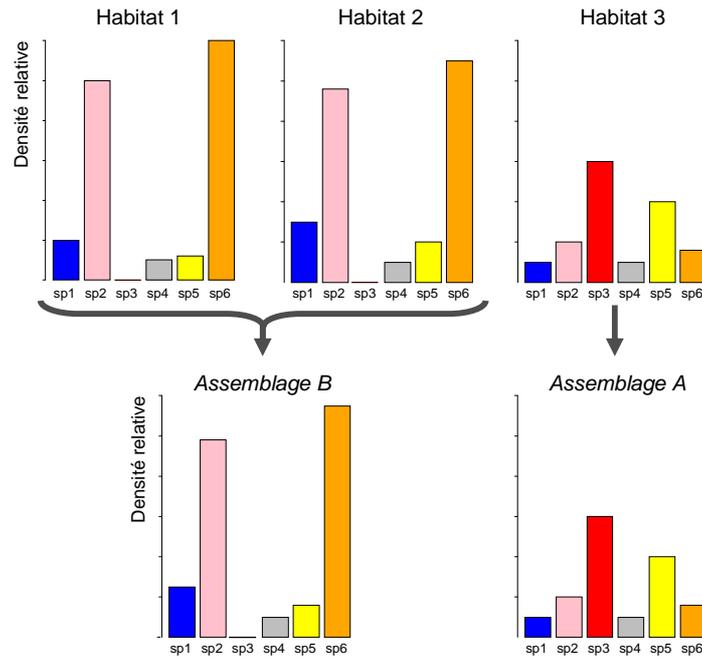


Figure 2. – Schéma explicatif du regroupement d’habitats pour définir des assemblages. Dans cet exemple fictif, les distributions jointes de densités relatives des espèces dans les habitats 1 et 2 amènent à considérer un seul assemblage.

Nous avons abordé la question du « comment faire » durant la thèse d’Amélie Vaniscotte et le post-doctorat de David Pleydell, en analysant les réponses des assemblages de micromammifères aux modifications paysagères dans la province chinoise du Ningxia (Raoul et al., 2008). Dans ces zones biogéographiques, la grande diversité des habitats et la forte richesse taxonomique des micromammifères (Smith and Xie, 2008) rendent nécessaire une méthode objective et reproductible de définition d’assemblages d’espèces. En effet, la plupart des auteurs (y compris nous avant la publication de Raoul et al. (2008)) résolvent ce genre de problème : (i) en utilisant des méthodes de classification automatique ou d’ordination en espace réduit, mais dans ce cas la définition de groupes d’espèces ou d’habitats est liée à un choix arbitraire de seuil de similarité ou à une délimitation arbitraire d’une « patate » sur un plan factoriel, ou (ii) par des statistiques univariées comparant chaque habitat espèce par espèce, faisant ainsi fi de toute notion d’interaction entre espèces, ou (iii) de façon totalement arbitraire sur la base d’un jugement « expert ».

La stratégie d’échantillonnage employée était de type stratifiée préférentielle : les habitats étaient définis sur le terrain de façon catégorielle (qualitative) en appréciant *a priori* la capacité de chaque habitat à héberger un assemblage différent, et échantillonnés pour être *in fine* le plus représentatif possible de la diversité des paysages tout en incluant des habitats de superficie restreinte mais pouvant présenter un intérêt particulier quant au risque de transmission du parasite (par exemple des banquettes herbeuses de champs cultivés, habitat spatialement restreint mais favorable à certaines espèces de *Microtus*, hôte intermédiaire important).

La méthode de classification des points d’échantillonnage a été basée sur la modélisation des succès de capture des espèces en fonction des classes d’habitats définies *a priori* (Raoul et al., 2008). Un modèle linéaire généralisé ayant une fonction de lien multinomiale a été utilisé. En effet, pour chaque piège (unité statistique), la probabilité de capturer une espèce suit une loi multinomiale puisque une seule des k espèces présentes dans l’environnement du piège peut être capturée. Les covariables considérées dans le modèle sont alors les classes d’habitats

définies *a priori* et possiblement des variables liées au protocole d'échantillonnage et qui peuvent influencer le succès de capture (type de piège, nuit de capture ...). La réponse d'une espèce est conditionnée non seulement par les covariables mais également par les réponses des autres espèces ; ainsi les réponses des espèces sont relatives les unes par rapport aux autres. La définition des assemblages a consisté à regrouper les habitats partageant les espèces. Cela a été effectué en regroupant deux à deux les données de captures des classes d'habitats, donnant alors de nouveaux modèles. À chaque itération ou combinaison de classes, les paramètres du modèle multinomial ont été ré-estimés et un nouveau Critère d'Information d'Akaike a été calculé (AICnouveau). Ce dernier a été ensuite comparé à l'AIC du modèle original (AICoriginal) par le calcul de leur différence ($\delta AIC = AIC_{nouveau} - AIC_{original}$), un δAIC négatif indiquant alors que le regroupement des classes a apporté de l'information, c'est-à-dire que les différences observées dans les réponses des espèces entre les deux classes d'habitats ne correspondent pas à une réponse fonctionnelle du point de vue des assemblages de micromammifères. Le regroupement est alors conservé et considéré comme une nouvelle classe d'habitats (une super-classe) et comme variable explicative du modèle. La procédure de regroupement des classes est réitérée jusqu'à l'obtention du modèle le plus parcimonieux (AICc minimal). Une nouvelle classification des habitats est ainsi obtenue et chaque classe composite correspond à l'habitat d'un assemblage ainsi qu'à une distribution unique de probabilités d'occurrence des espèces.

Cette procédure a été appliquée sur les données obtenues sur les plateaux loessiques du Ningxia, où les micromammifères ont été échantillonnés en juillet 2003 dans 8 habitats représentatifs d'un gradient de déforestation et d'un gradient de reforestation. L'échantillonnage a été réalisé avec 2 types de pièges pour tenir compte de la gamme de taille des espèces allant de 5-10 grammes pour les insectivores à plus de 150 grammes pour certaines espèces de cricetidés : des pièges tapettes classiques en bois (4,5 x 9 cm) et des pièges tapette métalliques de grosse taille (9 x 15 cm). 265 individus appartenant à 16 espèces ont été capturés. Le meilleur modèle pour expliquer la variabilité des probabilités de capture des espèces était celui incluant le type de piège utilisé et l'habitat. La procédure de regroupement des habitats a abouti à la création de 5 assemblages après 3 itérations (Figure 3), chacun de ces assemblages différant des autres en termes de distributions jointes des probabilités de capture des espèces (cf. paragraphe 4.1.1.2).

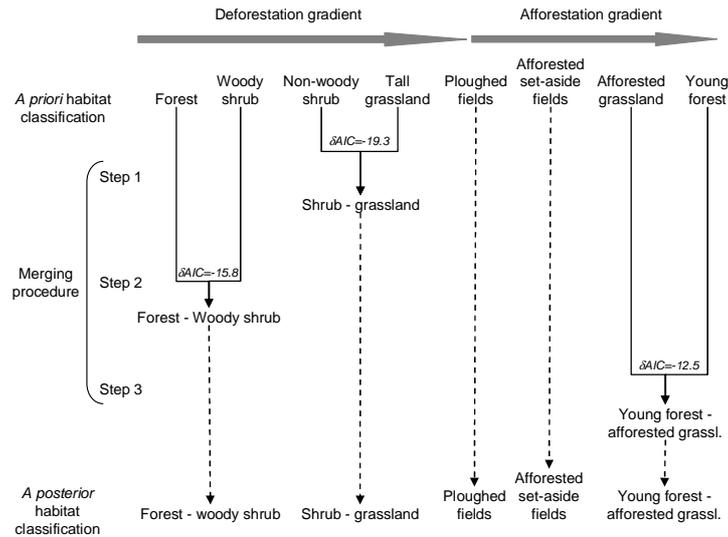


Figure 3. – Diagramme de la procédure de reclassification des habitats définis *a priori* dans le Ningxia le long des gradients de déforestation et de reforestation. Les 5 classes définies *in fine* sont distinctes en termes de distributions jointes des probabilités de capture des espèces de micromammifères, définissant ainsi 5 assemblages. Les ΔAIC rendent compte du gain d'information de chaque regroupement (d'après Raoul et al. 2008).

Cette procédure statistique automatisée a donné lieu à des regroupements d'habitats qui nous semblaient cohérents par rapport à la position de ces habitats le long des gradients de déforestation et de reforestation : la forêt avec le premier stade de déforestation (« woody shrub »), le stade plus avancé de déforestation (« non-woody shrub ») avec les prairies herbacées et à graminées (« tall grasslands »), puis les anciens pâturages très récemment replantés d'arbres (« afforested grasslands ») avec le stade le plus avancé de reforestation, correspondant aux anciennes terrasses agricoles (« young forest ») (Figure 4).

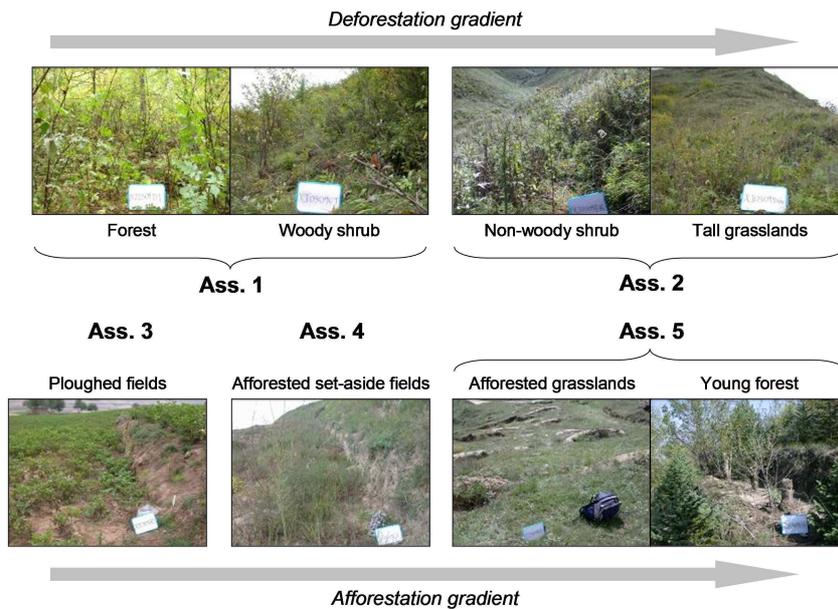


Figure 4. – Illustration du regroupement d'habitats dans le Ningxia pour la définition d'assemblages de micromammifères.

Cette méthode a été par la suite appliquée à la définition d'assemblages d'espèces de micromammifères dans deux autres contextes paysagers et biogéographiques : les contreforts Est du plateau tibétain en Chine pour la thèse d'Amélie Vaniscotte (Vaniscotte et al., 2009¹) et les hauts plateaux centraux du Mexique (Llanos de Ojuelos) (Riojas-López et al., 2011). Sur les contreforts du plateau Tibétain, dans l'Ouest du Sichuan, deux sites séparés de 100 km environ ont été échantillonnés : Rangtang, paysage à dominante de prairies et de zones buissonnantes entre 3350 et 3900 m d'altitude et Maerkang, paysage dominé par la forêt entre 2950 et 4100 m d'altitude. Au Mexique, les assemblages ont été échantillonnés sur un haut plateau semi-aride situé entre 1800 et 2300 m d'altitude, zone de prairie et de plantations de *nopaleras* (cactus du genre *Opuntia*). Les caractéristiques et résultats principaux de ces études sont résumés dans le Tableau 6.

Tableau 6. – Définition d'assemblages de micromammifères sur les contreforts du plateau Tibétain et sur les hauts-plateaux Mexicains.

| Site | Pression d'échant. (nuits.pièges) | Saison, année | Nb. Indiv. Espèces | Nb. habitats <i>a priori</i> | Nb. assemblages <i>in fine</i> | Caractéristiques principales des regroupements |
|-------------------|-----------------------------------|---------------|----------------------|------------------------------|--------------------------------|--|
| Maerkang | 4603 | Eté 2005 | 83 14 | 18 | 4 | Regroupement de 7 habitats soumis à une forte influence humaine (zones buissonnantes en proximité de cultures, anciennes cultures ...), de 8 habitats principalement forestiers ou buissonnants, et de 2 types de forêt de bouleau. |
| Rangtang | 3492 | Eté 2004 | 90 5 | 12 | 4 | Regroupement de 4 habitats cultivés et contigus aux cultures, de 3 habitats buissonnants et forestiers d'altitude et de pente, de 2 habitats prairiaux de fond de vallée avec les jardins individuels et un habitat mixte regroupant conifères et buissons de saule. |
| Llanos de Ojuelos | 3440 | Print. 2008 | 458 20 | 11 | 7 | Regroupements de 2 habitats buissonnants (<i>Acacia</i> , <i>Mimosa</i>), de 3 habitats de nopalera, et de 2 habitats prairiaux. |

Regard critique sur la méthode.

Dans chacune des situations étudiées (Ningxia et Sichuan en Chine, Mexique), les regroupements d'habitats avaient globalement du sens d'un point de vue écologique, soit par rapport à leurs caractéristiques habitationnelles (structure de la végétation similaire), soit par rapport à leur proximité spatiale (par exemple les habitats en forte proximité des cultures) ou « écologique » (sur un gradient écologique comme la déforestation). Cette méthodologie peut donc s'avérer utile pour définir des assemblages de micromammifères dans des contextes

¹ Les publications pour lesquelles je suis co-auteur sont soulignées.

écologiques variés. Cette cohérence globale ne doit pourtant pas occulter quelques incohérences ponctuelles observées, comme par exemple le regroupement d'habitats prairiaux et forestiers à Rangtang. Ces incohérences apparentes peuvent avoir deux origines non exclusives et qui sont liées à la caractéristique de cette méthode de regroupement, basée sur la similarité entre les probabilités de captures jointes d'un ensemble d'espèces. La première réside dans le faible effectif et/ou le faible nombre d'espèces dans les habitats regroupés de façon non cohérente : ils sont regroupés car leur similarité est basée principalement sur l'absence d'un grand nombre d'espèces. La seconde tient à une caractéristique intrinsèque d'un certain nombre d'espèces de micromammifères : la dynamique spatio-temporelle. En effet, certaines espèces sont connues pour avoir des dynamiques de population cycliques, induisant parfois des phénomènes de vague voyageuse (voir par exemple les travaux sur le campagnol terrestre *Arvicola terrestris*, (Giraudoux et al., 1997, Duhamel et al., 2000)). Toutes les études citées ci-dessus ne sont que des échantillonnages temporellement ponctuels qui ne peuvent donc capter, si elles existent, de telles variations démographiques. Ainsi, la mesure de la structure d'une communauté dans un habitat donné, en termes de densités relatives des espèces, peut radicalement changer selon la période du cycle démographique de(s) espèce(s) cyclique(s). La procédure de classification peut alors aboutir à des regroupements d'habitats différents selon les phases du(des) cycle(s) démographique(s). Dans ce cas, on peut imaginer qu'en période de très basse densité dans plusieurs habitats, des regroupements incohérents aient lieu.

Les assemblages définis en Chine et au Mexique doivent donc être considérés avec le recul nécessaire, d'autant plus que certains espèces potentiellement cycliques ont été échantillonnées (par exemple *Microtus limnophilus* ou *Ochotona cansus* dans le Sichuan). Il apparaît donc ici clairement qu'un suivi sur le moyen terme, englobant au moins un cycle démographique complet, serait nécessaire pour une définition « stabilisée » des assemblages.

4.1.1.2 Relations entre pratiques sylvo-agro-pastorales, habitats et assemblages

L'objectif général de ces travaux est de documenter la distribution spatiale des espèces et des assemblages de micromammifères en relation avec l'organisation des paysages telle que façonnée par les pratiques agricoles, forestières et pastorales¹. Le terrain d'étude principal a été la Chine: l'Est du plateau Tibétain, incluant ses contreforts (province du Sichuan), et le Sud du plateau lœssique (province du Ningxia). Nous avons aussi abordé cette problématique dans les Ardennes françaises.

Dans chaque site nous avons échantillonné les micromammifères la plupart du temps avec des méthodes standardisées : piégeage standard en ligne avec des pièges tapette petits et grands complété par des transects paysagers (pour le détail des méthodes voir Quéré et al. (2000), Giraudoux et al. (1995), Raoul et al. (2001a)). En complément, des individus ont été récoltés par le biais d'échantillonnages non standardisés, par exemple dans les habitations : pièges tapette ou d'autres types non disposés en ligne ou laissés moins de 3 nuits, individus apportés par des personnes Nous avons analysé les données récoltées dans le Ningxia (Raoul et al., 2008) et sur les contreforts du plateau Tibétain (Vaniscotte et al., 2009) en définissant des

¹ Les campagnes d'échantillonnage dans différentes zones du centre de la Chine ont aussi été l'occasion d'obtenir des données originales sur certaines espèces assez peu connues et figurant sur la liste de l'IUCN. C'est le cas d'*Eozapus setchuanus*, un *Dipodidae* endémique du centre de la Chine et listé en 1996 comme « Vulnérable » à cause d'une menace de destruction et de dégradation de son habitat : nous avons publié une note apportant des données biologiques et écologiques originales sur cette espèce (Quéré et al., 2009). Le classement de 2008 la range maintenant dans la catégorie « Préoccupation mineure ».

assemblages sur la base de la méthode exposée au paragraphe précédent. Celles récoltées sur le plateau Tibétain (Raoul et al., 2006) et dans les Ardennes (Guislain et al., 2007) ont été analysées antérieurement à la mise au point de cette méthode, donc selon une modalité plus classique, en comparant séparément les densités de chaque espèce entre les différents habitats.

□ Paysage pastoral du plateau Tibétain

L'Est du plateau tibétain est une zone de haute altitude dominée par l'élevage de yaks, au-delà de la limite altitudinale de la forêt (> 4000 m), où le climat ne permet pas la culture céréalière. La réforme de la politique pastorale depuis les années 50 en Chine a entraîné une sédentarisation bien plus grande des éleveurs et une collectivisation de certaines pâtures. Ces dernières, du fait notamment de la baisse de mobilité des troupeaux et de l'augmentation de la population humaine, sont l'objet d'une dégradation intense par surpâturage. Le paysage caractéristique qui en résulte est donc organisé schématiquement selon le principe suivant : des prairies plus ou moins dégradées, plus ou moins humides, avec quelques patches de buissons bas de Potentille (*Potentilla fruticosa*) en fond de vallée et sur les bas de pentes ; des surfaces plus grandes de buissons bas de Potentille et de Saule (*Salix lindleyana*) et des zones pentues de roche nue dans les hauts de pente et sur les sommets (Figure 5). Le système de transhumance entre des pâtures d'hiver et d'été persiste encore. Les micromammifères ont été échantillonnés dans 15 habitats situés dans les pâtures d'hiver. La richesse spécifique était de 6 espèces (3 *Arvicolinae*, 2 *Ochotonidea*, 1 *Cricetinae*). Les résultats suggèrent que les espèces rencontrées réagissent de façon contrastée à la pression de pâturage. La Figure 6 montre la distribution des espèces principales (dont la biomasse domine dans le paysage) en fonction du gradient de pâturage : le hamster *Cricetulus kamensis* et les lagomorphes du genre *Ochotona* préfèrent les prairies modérément à fortement dégradées, à l'inverse du campagnol *Microtus limnophilus* qui n'est rencontré que dans les pâtures clos, à végétation haute, et les zones buissonnantes (Raoul et al., 2006). Cette sélection de l'habitat est probablement à mettre en relation avec les préférences alimentaires des espèces et leur stratégie de défense anti-prédateur. Dans leurs habitats optimaux, respectivement les prairies surpâturées et les prairies encloses, les deux espèces d'*Ochotona* et *Microtus limnophilus* peuvent présenter des densités très élevées pendant les phases de pullulation, d'un niveau voisin de ce qu'on peut observer dans le Haut-Doubs avec les pullulations de campagnol des champs et terrestre (avec toute la prudence requise pour cette comparaison d'espèces différentes dans des habitats différents).



Figure 5. – Paysage caractéristique de l'Est du plateau Tibétain.

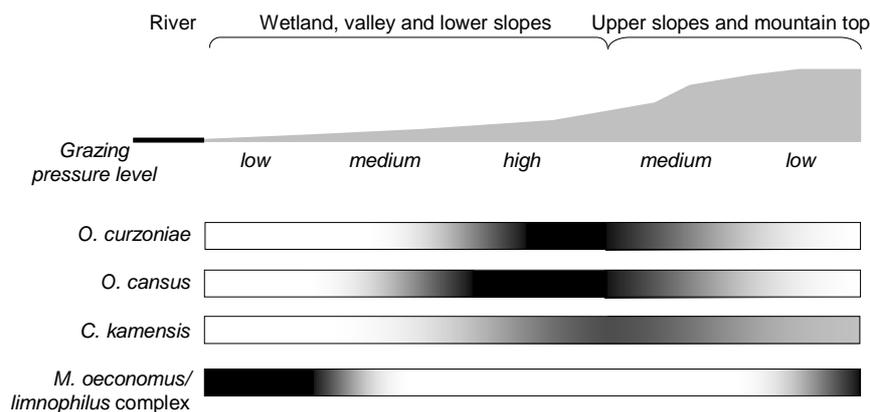


Figure 6. – Assemblage schématique des principales espèces de micromammifères dans les zones de pâturage de l’Est du plateau tibétain (Serxu) en fonction du niveau de pâturage (Raoul et al 2006).

Plus le grisé est intense plus la densité relative est grande.

□ Paysage des contreforts montagneux Est du plateau Tibétain

Cette région présente des paysages assez hétérogènes, avec des associations en proportions variables de forêts (conifères, feuillus, mixte), prairies, zones buissonnantes (dont d’anciennes terrasses agricoles), cultures et villages (Figure 7). Bien que moins importante que dans d’autres régions de la Chine, l’exploitation forestière a été drastiquement et brusquement réduite ces dernières décennies (on peut encore voir localement des grumes laissées à l’abandon, probablement suite à un arrêt brutal) pour laisser place à des programmes de reforestation. Nous avons échantillonné deux sites distants d’une centaine de kilomètres : Rangtang, paysage à dominante de prairies et de zones buissonnantes, en 2004, et Maerkang, paysage dominé par la forêt, en 2005 (Vaniscotte et al., 2009).



Figure 7. – Paysages caractéristiques des contreforts Est du plateau Tibétain.

Dans les 2 sites, le succès de capture total était globalement faible : 2,18% (173 individus pour un effort de capture de 7912 nuits.pièges) *versus* plus de 5% sur le plateau, pour les *Arvicolinae* et les *Cricetinea*. Quinze espèces ont été piégées. Comme évoqué ci-dessous, quatre assemblages ont été déterminés dans chacun des 2 sites. Il serait fastidieux de détailler chacun des assemblages, c’est pourquoi je résumerai les points les plus notables : (i) Les *Murinae Apodemus peninsulae* et *Niviventer confucianus* dominaient les assemblages soumis à une forte influence anthropique (anciennes terrasses cultivées, bordures de cultures, jardins, prairies en proximité de village ...), (ii) Deux habitats n’ont pas été regroupés avec d’autres, définissant deux assemblages à eux seuls: les cultures à Maerkang et les prairies encloses à

Rangtang, avec respectivement *Micromys minutus* et *Microtus limnophilus* comme espèces dominantes, (iii) *Ochotona cansus* était l'espèce caractéristique des assemblages de forêts de Rhododendron et de zones buissonnantes de bord de ruisseau de pente.

□ Paysage agricole du plateau lœssique

Sur le plateau lœssique du sud Ningxia la déforestation et l'intensification agricole, initiées depuis quelques siècles, ont atteint leur maximum durant la période du Grand Bond en avant (1958-1961), laissant des paysages où quelques lambeaux forestiers, avec leurs habitats buissonnants associés, sont noyés dans une matrice agricole largement dominante (Figure 8). Face aux conséquences environnementales et écologiques désastreuses de la déforestation (perte de sols, érosion de la biodiversité...), les autorités chinoises ont réagi en mettant en place dans les années 90 sur de larges surfaces des politiques incitatives fortes de reforestation, par conversion de pâtures et de parcelles agricoles.



Figure 8. – Paysage caractéristique du Sud du plateau lœssique, Ningxia (chaque petite « cuvette » contient un jeune plant d'arbre).

Nous avons décrit les assemblages de micromammifères dans des habitats représentatifs de gradients de déforestation et de reforestation (cf. paragraphe 4.1.1.1). Seize espèces ont été capturées pour un total de 265 individus, 60% des captures appartenant à la sous-famille des *Cricetinae* (*Cricetulus longicaudatus* et *Tscherskia triton*). L'analyse fait ressortir 5 assemblages différents qui se répartissent le long des gradients de déforestation et de reforestation. Schématiquement, la diversité des assemblages (indice de Simpson) est la plus forte dans les forêts secondaires et les habitats déforestés, la plus faible dans les habitats qui sont en cours de reforestation, et intermédiaire dans les cultures. La Figure 9 illustre la composition de deux assemblages contrastés : les forêts secondaires les moins dégradées vs. les stades les plus âgés de reforestation (15 ans environ). Ce dernier assemblage, faiblement diversifié, est très largement dominé par le hamster *Cricetulus longicaudatus*, connu pour être un ravageur de cultures aux capacités d'adaptation très larges. L'assemblage forestier, quant à lui, est plus diversifié et contient deux espèces qui lui sont strictement inféodées : *Eothenomys sp.*, et *Sorex cylindricauda* (des analyses de raréfaction suggèrent que ce dernier assemblage présente la richesse spécifique la plus élevée de tous les assemblages).

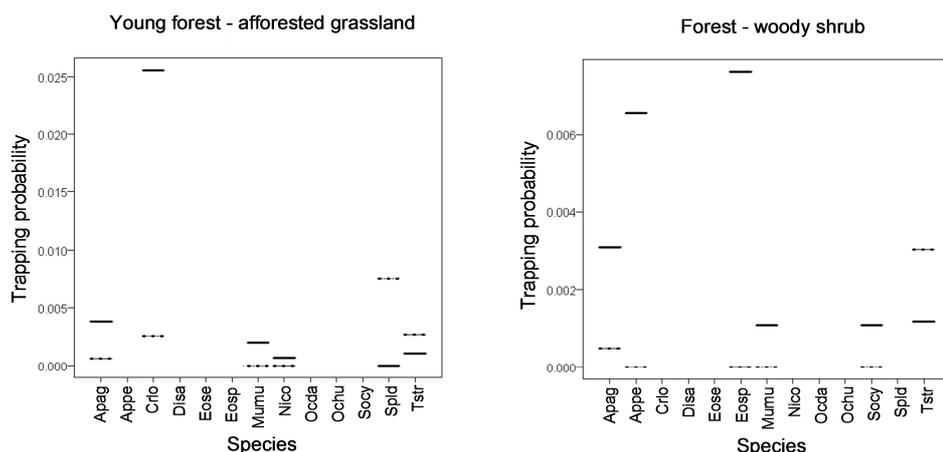


Figure 9. – Prédications des probabilités de capture des espèces de micromammifères dans deux assemblages du Ningxia (les forêts secondaires les moins dégradées à droite, stades les plus âgés de reforestation à gauche). Lignes continues: petites tapettes; lignes pointillées: grosses tapettes; pas de ligne: espèce non présente dans l'assemblage. Apag: *Apodemus agrarius*; Appe: *Apodemus peninsulae*; Crlo: *Cricetulus longicaudatus*; Disa: *Dipus sagitta*; Eose: *Eozapus setchuanus*; Eosp: *Eothenomys* sp.; Mumu: *Mus musculus*; Nico: *Niviventer confucianus*; Ocda: *Ochotona dauurica*; Ochu: *Ochotona huangensis*; Socy: *Sorex cylindricauda*; Spld: *Spermophilus alashanicus/dauricus*; Tstr: *Tscherskia triton* (d'après Vaniscotte et al. 2009).

□ Paysage agro-pastoral des Ardennes

Lors de la thèse de Marie-Hélène Guislain nous avons analysé les facteurs qui contrôlent les densités relatives de campagnol terrestre *Arvicola terrestris* et de campagnol des champs/agreste *Microtus arvalis/agrestis* (ces 2 espèces de *Microtus* ne peuvent pas être distinguées avec certitude par la méthode des transects indiciaires) à une échelle paysagère dans un paysage rural des Ardennes, de mars 2004 à octobre 2005 (Guislain et al., 2007). Huit habitats ont été échantillonnés : forêt, labours, pâtures, prairies, lisières basses (même hauteur que végétation adjacente), lisières moyennes (0.5 à 2 m), haies (plus de 2 m), talus de routes. Un modèle binomial négatif suggère que les densités de ces deux espèces dépendent des mois et des habitats, mais que les différences entre habitats varient selon les mois (interaction statistique). De plus, les variables « précipitations » et « site d'étude » sont aussi, respectivement, explicatives des densités de campagnol des champs/agreste et de campagnol terrestre. La Figure 10 illustre les prédictions du meilleur modèle explicatif des densités de campagnol des champs/agreste en fonction des habitats et des mois : les densités sont globalement plus élevées en décembre, et les habitats les plus favorables sont les prairies, talus et lisières de végétation de taille moyenne.

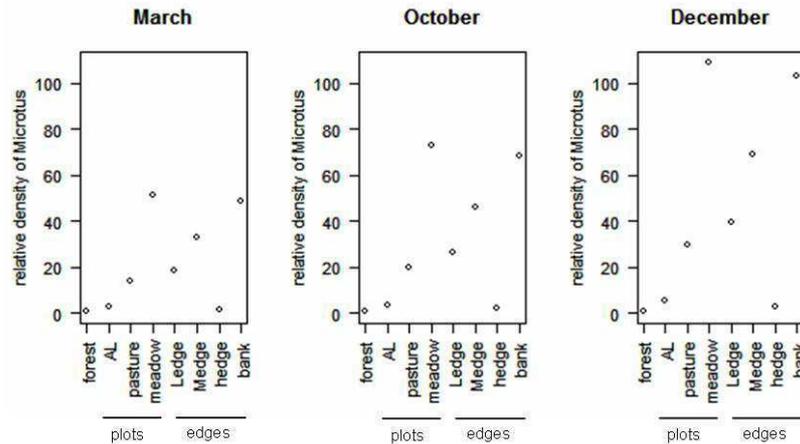


Figure 10. – Prédiction du meilleur modèle explicatif des densités relatives de campagnol des champs/agreste (% d'intervalles positifs) dans les Ardennes par saison et par habitat (d'après [Guislain et al. 2007](#)).

4.1.2 Prédiction spatiale des assemblages au niveau de perception régional

Un des enjeux majeurs en écologie des communautés et en biologie de la conservation, notamment, est d'être en mesure de prédire la distribution spatiale des assemblages d'espèces sur des espaces plus larges que les sites échantillonnés. Une étape préliminaire indispensable est de tester si les différents assemblages identifiés sur le terrain peuvent être discriminés à l'aide de sources de données issues de télédétection et d'imagerie satellitale. Dans le cadre de ses travaux de thèse, Amélie Vaniscotte a développé et comparé des modèles statistiques permettant de mettre en relation des assemblages de micromammifères dans les deux sites d'étude des contreforts du plateau Tibétain (Rangtang et Maerkang) avec des variables environnementales issues de télédétection (Vaniscotte et al., 2009). L'objectif était de tester si ces variables expliquaient la distribution des assemblages dans chaque site (échelle locale) et si elles pouvaient discriminer les 2 sites sur la base de la localisation des lignes de pièges (échelle régionale). Quelle que soit l'échelle considérée et le site : (i) la non-linéarité de la réponse des assemblages aux gradients environnementaux était prédite avec le moins d'erreurs par la méthode de régression MARS (*Multiple Adaptive Regression Spline*), comparée à une régression logistique multinomiale et aux méthodes d'analyse discriminantes linéaires et mixtes ; (ii) l'altitude et la bande Landsat ETM 7 (qui correspond au « middle infra-red » et est souvent utilisée pour décrire l'humidité de la végétation) étaient, dans l'ordre, les deux variables avec les pourcentages indépendants de contribution à la variance les plus importants. La Figure 11 illustre, pour exemple, les probabilités d'occurrence prédites de 3 assemblages dans le site de Rangtang le long des 4 variables les plus discriminantes sur ce site : altitude, pente, végétation (NDVI), bande Landsat ETM 7.

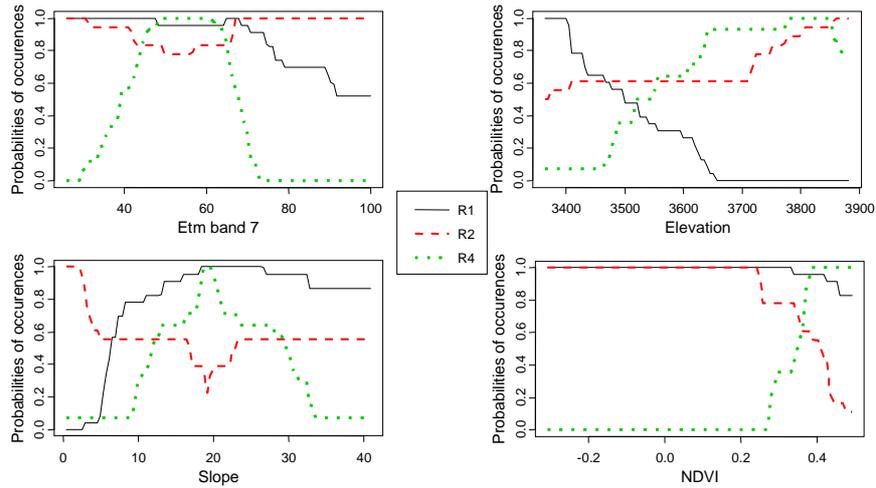


Figure 11. – Probabilités d’occurrence de 3 assemblages de micromammifères à Rangtang (Chine) le long de 4 variables environnementales mesurées par satellite : bande ETM7, altitude, pente, NDVI (d’après Vaniscotte et al. 2009).

Notons qu’il s’agit là d’une approche de « data mining », servant à décrire les patterns dans les données. En effet, les variables ETM7 et NDVI améliorent certes la discrimination des assemblages mais il nous est impossible, en l’état, de savoir quelles sont les caractéristiques des habitats décrites par ces variables et encore moins les processus et mécanismes biologiques et écologiques à l’œuvre.

Dans un second temps, les performances des modèles locaux (un modèle $assemblages=f(variables\ environnementales)$ pour chaque site) et d’un modèle régional (un seul modèle incluant l’ensemble des assemblages des 2 sites) pour prédire la distribution spatiale des assemblages ont été comparées. Pour des raisons de taille d’échantillon et de gradient biogéographique, seul le modèle régional s’est avéré approprié (Vaniscotte et al., in prep¹).

¹ Les articles en préparation et soumis sont listés au sous-chapitre 2.1

4.2 *Quelle est la réponse alimentaire (réponse fonctionnelle) des prédateurs aux variations de disponibilité de la ressource alimentaire ?*

La bibliographie internationale regorge de publications traitant du régime alimentaire d'une large gamme de prédateurs vertébrés et invertébrés dans des contextes biogéographiques et écologiques variés (voir par exemple Taylor, 1994, Dell'Arte et al., 2007, Diaz-Ruiz et al., 2013...). De ces études ressortent des tendances générales ou des particularités locales du régime alimentaire des espèces, mais elles n'abordent que rarement la réponse fonctionnelle des prédateurs. La réponse fonctionnelle se définit comme le taux de capture d'une proie, par unité de temps, en réponse aux variations de sa densité (Holling, 1959). Le taux de capture par unité de temps étant en général difficilement accessible quand on travaille sur des modèles vertébrés et/ou en nature, les auteurs quantifient plutôt le régime alimentaire par une mesure de fréquence d'occurrence ou de pourcentage (en nombre ou en volume) des items consommés. Il convient alors de parler de réponse alimentaire et non fonctionnelle. Plusieurs explications peuvent être avancées pour expliquer ce manque d'études de terrain décrivant des réponses fonctionnelles ou alimentaires. Mon interprétation personnelle est que: (i) elles nécessitent de suivre en parallèle le régime alimentaire des espèces concernées et la disponibilité de la (des) ressource(s) alimentaire(s) à des niveaux de densité contrastés, ce qui représente un effort de terrain accru et un enjeu méthodologique, (ii) le nombre de données à récolter est important pour permettre de vérifier avec une puissance statistique satisfaisante l'ajustement des données aux différents types de réponse (Type I, II et III), (iii) la réponse numérique des prédateurs (variation de leur densité en réponse à celle des proies) suscite plus d'attrait car directement valorisable dans des problématiques de conservation des espèces ou de gestion cynégétique. Les nombreuses approches de modélisation mathématique, bien que très stimulantes intellectuellement dans les pistes de réflexion qu'elles ouvrent, ne sont que rarement confrontées à des données de terrain pour vérifier leurs limites de validité (voir par exemple Hauzy et al. (2010), de Villemereuil and Lopez-Sepulcre (2011) pour une validation avec des données expérimentales).

Quand on souhaite comprendre les mécanismes de transfert de pathogènes ou de parasites dans les réseaux trophiques, la connaissance de la réponse fonctionnelle des différents protagonistes, qu'ils soient prédateurs ou non, me semble capitale. En effet, par exemple, deux hôtes -un prédateur et une proie- physiologiquement aptes à développer un parasite peuvent parfaitement occuper les mêmes habitats au même moment mais sans que le parasite passe de l'un à l'autre simplement parce, quel que soit la densité de l'hôte, celui-ci ne sera que très peu consommé par le prédateur. Autre exemple : un prédateur peut se détourner de sa proie, usuellement très consommée quand elle atteint une forte densité et qui est par ailleurs un bon hôte, simplement parce qu'une seconde proie atteint une densité qui amène le prédateur à s'orienter vers elle car plus profitable énergétiquement ou plus accessible. Si cette seconde proie n'est pas un bon hôte alors la transmission du parasite peut diminuer. On aborde ici deux concepts qui sont dépendants mais qui n'ont, à ma connaissance, jamais été explorés ensemble : le concept d'interaction entre espèces dans le choix alimentaire d'une troisième, largement ignoré dans la littérature (à de très rares exceptions comme par exemple la très belle étude de Smout et al. (2010) sur le busard Saint-Martin) et le concept relatif aux hypothèses de dilution/amplification, plutôt à la mode en ce moment. J'aurai l'occasion d'y revenir plus loin.

4.2.1 Réponse alimentaire du renard roux dans deux contextes paysagers

Nous avons documenté la réponse fonctionnelle pour le système renard roux / micromammifères (*A. terrestris* et *M. arvalis*) en Franche-Comté et, durant la thèse M.H. Guislain, dans les Ardennes, la première zone étant caractérisée par des pullulations fréquentes du campagnol des champs et du campagnol terrestre et la seconde par des densités comparativement plus basses et stables (Tableau 7). L'effort d'échantillonnage, la durée des suivis et la surface des sites étaient toutefois assez différentes. En Franche-Comté, 10 sites

d'étude d'une surface moyenne de 85 km² ont été suivis durant 5 hivers consécutifs de 1996 à 2000, pour un total de 1252 fèces récoltés sur le terrain, alors que dans les Ardennes un seul site d'étude de 900 km² a été suivi de mars 2004 à octobre 2005 (5 sessions) pour un total de 144 fèces. Le site d'étude des Ardennes était composé de 60% de terres agricoles (composées à 46% de cultures et 53% de surfaces toujours en herbe), et de 35% de forêt. En Franche-Comté, la composition des sites était très variable (terres agricoles et forêt en moyenne à 51% et 39%) mais la part de surfaces toujours en herbe sur la surface agricole était en moyenne de 71%, ce qui est une caractéristique des paysages à fort risque de pullulation de campagnols de prairies (Giraudoux et al., 1997, Delattre et al., 1999). Dans les deux cas, les densités relatives des micromammifères ont été estimées par transects indiciaires et le régime alimentaire déterminé par identification visuelle des macrorestes (Guislain et al., 2008, Raoul et al., 2010).

Tableau 7. – Comparaison des amplitudes des densités relatives d'*A. terrestris* et de *Microtus sp.* entre les zones d'étude des Ardennes et de Franche-Comté. Les densités relatives des deux zones sont exprimées sur une même échelle (contrairement aux deux publications initiales) : proportion d'intervalles de transects positifs pondérée par la proportion d'habitat prairial.

| Espèces | Ardennes | Franche-Comté |
|----------------------|-----------------|-----------------|
| <i>Microtus sp.</i> | 0,0104 - 0,0340 | 0,0001 - 0,1410 |
| <i>A. terrestris</i> | 0,0006 - 0,0083 | 0,0000 - 0,5240 |

Les caractéristiques générales du régime alimentaire du renard sur les deux zones d'étude sont données dans le Tableau 8. Bien que les caractéristiques écologiques des sites soient assez différentes, il est frappant de remarquer que les fréquences d'occurrence des rongeurs en général, et de *Microtus sp.*, sont très similaires. Des restes de rongeurs sont détectés dans environ la moitié des fèces récoltés sur le terrain, ce qui souligne l'importance de cette ressource alimentaire quel que soit le site. Les fruits représentent aussi une ressource importante. Une différence notable concerne le campagnol terrestre, très peu consommé dans les Ardennes et présent dans plus de 20% des fèces en Franche-Comté (ce pourcentage moyen cache toutefois de fortes disparités entre sites en Franche-Comté, voir ci-dessous). Une des conclusions que l'on peut tirer de ces statistiques descriptives sommaires, concernant l'importance des micromammifères dans le régime alimentaire du renard, est que, en Franche-Comté *A. terrestris* et *Microtus sp.* sont les deux principales ressources du renard, alors que seule cette dernière espèce est consommée de façon dominante dans les Ardennes.

Tableau 8. – Comparaison des fréquences d'occurrence des principaux items alimentaires du renard entre les Ardennes et la Franche-Comté. (Effectifs de fèces : 1252 en Franche-Comté, 144 dans les Ardennes). * dont 24% indéterminés. D'après Guislain et al. (2008) et Raoul et al. (2010).

| Items alimentaires | Ardennes | Franche-Comté |
|----------------------------|----------|---------------|
| Rongeurs | 48,6%* | 49,4% |
| <i>Microtus sp.</i> | 32,6% | 32,1% |
| <i>Arvicola terrestris</i> | 2,8% | 21,5% |
| <i>Apodemus sp.</i> | 5,5% | 2,9% |

| | | |
|---------------------|-------|-------|
| <i>M. glareolus</i> | 4,2% | 1,7% |
| Oiseaux | 12,5% | 7,2% |
| Fruits | 43,7% | 23,3% |

Sur le jeu de données franc-comtois plusieurs modèles ont été ajustés pour relier la densité relative de l'espèce sur le terrain à son occurrence dans le régime alimentaire du renard : nul (suggérant une absence de relation), linéaire (équivalent au Type I de Holling, 1959), asymptotique (Type II : augmentation de la consommation suivie d'un plateau), logistique (Type III : similaire au Type II pour les hautes densités mais avec un effet de seuil à basse densité à partir duquel le taux de consommation du prédateur augmente rapidement). Les données suggèrent que la réponse alimentaire du renard varie selon l'espèce (Figure 12). Le meilleur modèle pour *Microtus sp.* est le modèle nul, suggérant une absence de réponse. Le taux de consommation peut être en effet important dès les basses densités. Cette absence de réponse pourrait être attribuée à une préférence alimentaire et/ou à une bonne accessibilité pour le renard. Le meilleur modèle pour *A. terrestris* est le modèle logistique ($R^2=0.600$), caractéristique d'un comportement opportuniste : à très basse densité l'espèce n'est quasiment pas consommée, probablement en raison d'une part de son mode de vie très souterrain et d'autre part de la disponibilité d'autres ressources alimentaire (*Microtus sp.*, fruits, ...); très vite cependant cette espèce (dont le poids varie entre 80 et 150 grammes vs. 20-50 grammes pour le campagnol des champs) devient probablement suffisamment profitable pour que le renard se focalise dessus, jusqu'à un plateau situé autour d'une fréquence d'occurrence de 40%.

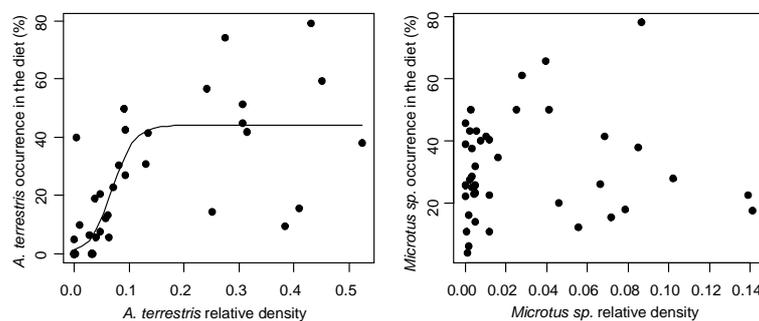


Figure 12. – Réponse alimentaire du renard roux (occurrence de l'espèce dans le régime) aux variations de densité de campagnol terrestre (gauche) et de campagnol des champs (droite) en Franche-Comté (d'après Raoul et al. 2010).

Le fait que ces deux espèces proies exploitent le même habitat, à savoir la prairie, amène à se questionner sur une éventuelle interaction entre ces espèces dans le choix alimentaire du renard. Ainsi, par exemple, il est probable que la prise de décision d'un renard qui exploite une prairie vis-à-vis d'*A. terrestris* diffère selon que la densité de *Microtus* est très élevée ou très basse. En appliquant un GLM avec une fonction de lien logistique nous avons montré que l'occurrence d'*A. terrestris* dans le régime était la mieux prédite en considérant la densité de cette espèce mais aussi celle de *Microtus sp.* et l'interaction entre ces deux espèces. Le modèle nul reste toujours le meilleur modèle pour expliquer l'occurrence de *Microtus sp.* dans le régime. La Figure 13 présente une grille de prédiction du modèle explicatif de l'occurrence d'*A. terrestris* dans le régime alimentaire. Ce modèle nous révèle deux phénomènes : (i) l'augmentation de la fréquence d'occurrence d'*A. terrestris* en fonction de la densité de *Microtus sp.* et, (ii) l'augmentation plus faible de l'occurrence d'*A. terrestris* en fonction de sa densité quand la densité de *Microtus sp.* est élevée.

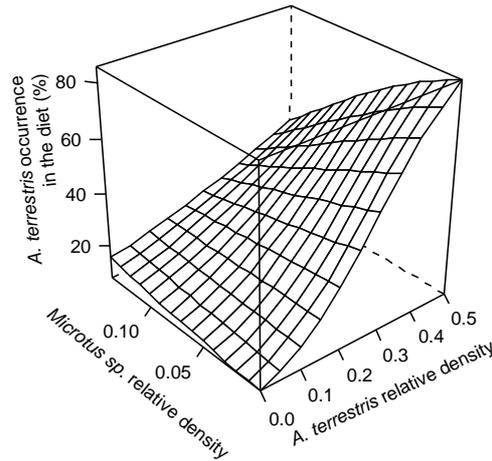


Figure 13. – Grille de prédiction du modèle liant la fréquence d'occurrence du campagnol terrestre dans le régime alimentaire du renard roux aux variations de densité de campagnol terrestre et de campagnol des champs en Franche-Comté (d'après Raoul et al. 2010). Les points de données ne sont pas présentés pour faciliter la visualisation du modèle.

Ces résultats soulignent la grande complexité de la réponse alimentaire d'un prédateur dans un contexte de choix entre plusieurs espèces dont certaines peuvent présenter des densités importantes et des cycles de pullulation. Le modèle linéaire généralisé utilisé pour explorer ces interactions est un « retour en arrière » par rapport aux différents modèles non-linéaires évalués ci-dessus pour tester les relations simples entre l'occurrence des espèces dans le régime et leur densité sur le terrain (modèles de Holling). Ceci est simplement dû à mon incapacité technique à appliquer une procédure de sélection de modèle incluant de façon conjointe des covariables non-linéaires (modèles de Holling) et leurs interactions potentielles. Franchir cet obstacle méthodologique sera probablement source d'une meilleure compréhension de ces mécanismes complexes de réponse alimentaire. Dans les Ardennes, le jeu de données plus réduit est moins propice à une modélisation poussée. Contrairement à la situation franc-comtoise, la consommation du campagnol terrestre est toujours très faible et indépendante de sa densité sur le terrain, alors que la consommation du campagnol des champs est reliée à sa densité (Guislain et al., 2008, Figure 14).

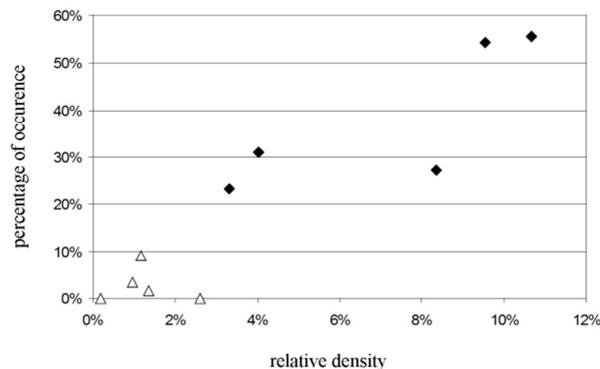


Figure 14. – Relations entre les densités relatives de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris* et le pourcentage d'occurrence de ces espèces dans les fèces de renard collectés sur le terrain dans les Ardennes. Δ = *A. terrestris*; ◆ = *Microtus sp.* (d'après Guislain et al. 2008).

4.2.2 Effraie des clochers (*Tyto alba*) : écologie de la prédation en zone de moyenne montagne en Franche-Comté et en palmeraie en Indonésie

L'effraie des clochers fait partie des modèles vertébrés dont le régime alimentaire est très largement étudié de par le monde mais, tout comme pour le renard roux, peu d'études confrontent des données de régime alimentaire à la disponibilité des proies sur le terrain. J'ai eu l'occasion d'être associé à la réflexion sur, et à la publication d'une analyse de données de régime alimentaire d'effraie des clochers obtenues dans une zone d'étude du Haut-Doubs (canton de Levier) qui est un contexte écologique propice aux cycles de pullulation de campagnol terrestre et de campagnol des champs (deux pullulations sont observées durant la période d'étude) (Bernard et al., 2010). Il est très remarquable de noter que ces données de régime alimentaire, ainsi que les densités des espèces proies obtenues dans le même temps, ont été collectées pendant 8 ans sur trois sites (Levier, Chapelle d'Huin et Le Souillot) par Dominique Michelat, naturaliste amateur passionné. Cette valorisation scientifique de données acquises par le monde naturaliste et associatif me paraît une excellente chose dans le sens où elle permet de mettre à disposition de la communauté scientifique un corpus de connaissances que cette dernière n'a pas forcément les moyens (en termes de compétences, de budget approprié ou de temps) d'acquérir. Les proies dominantes en termes d'occurrence dans le régime sur les trois sites d'étude sont les musaraignes du genre *Sorex*, le campagnol des champs et le campagnol terrestre mais seules ces deux dernières, eu égard à leur poids nettement supérieur aux musaraignes, dominent le régime en termes de biomasse ingérée. L'analyse des interactions entre campagnol des champs et terrestre dans le choix alimentaire vis-à-vis de ces deux espèces suggère une grande complexité des mécanismes de prédation dans ce système où ces deux proies principales sont cycliques. En effet, les proportions de ces deux espèces dans le régime de l'effraie sont modélisées au mieux par une combinaison de leur densité relative sur le terrain, de la densité relative de l'autre espèce et par l'interaction statistique entre ces espèces. De plus, les coefficients des modèles diffèrent entre les trois sites.

La comparaison des réponses alimentaires du renard aux variations de densité des proies principales entre les situations franc-comtoise et ardennaise, ainsi que l'analyse de la réponse alimentaire de l'effraie des clochers, illustrent bien que cette réponse est complexe, spécifique de l'espèce proie considérée, dépendante du contexte écologique et de la disponibilité des autres proies. Le qualificatif d'opportuniste –ie prédatant une proie en proportion de sa disponibilité sur le terrain-, très souvent appliqué au renard, ne semble trouver sa justification que partiellement, tout au moins pour certaines espèces dans certains contextes (par exemple *Microtus sp.* dans les Ardennes). On voit donc que toute tentative de généralisation ou de transposition de résultats de réponse alimentaire dans d'autres contextes que ceux où ils ont été obtenus conduirait très probablement à des interprétations erronées.

La thèse d'Aude Verwilghen, dont le terrain d'étude est sur l'île de Sumatra en Indonésie, a pour objectif de comprendre dans quelle mesure le paysage et les pratiques culturelles impactent la structure trophique et spatiale des communautés de proies et prédateurs en plantation de palmier à huile. Ce travail s'inscrit dans un contexte de lutte intégrée dans le sens où certains producteurs d'huile de palme cherchent à réduire l'utilisation d'anticoagulants pour la lutte contre les dégâts dus aux rats sur les fruits, en favorisant notamment la prédation par l'effraie des clochers *via* l'installation de nichoirs dans les plantations. Un des objectifs de la thèse est de pouvoir comparer la structure d'âge des proies consommées par l'effraie à celle de la population disponible sur le terrain et d'en tirer des indications quant à une éventuelle prédation sélective. Ceci peut se faire en se basant sur des mesures d'ossements disponibles dans les pelotes dont il faut évaluer le niveau de corrélation au poids sec du cristallin, qui est considéré comme un des plus fiables indicateurs de l'âge

relatif des mammifères ; c'est cette première étape qui a été réalisée. Les résultats de piégeage indiquent une très large dominance de *Rattus sp.* dans les plantations de Riau (100% des 86 individus génétiquement séquencés dans la plantation de Libo sont référés à *Rattus tiomanicus*) versus une communauté beaucoup plus diversifiée en habitat forestier périphérique, incluant au moins 4 genres (*Maxomys sp.*, *Sundamys sp.*, *Callosciurus sp.*, *Tupaia sp.*). Un résultat marquant est que les crânes de *Rattus* ne sont disponibles que dans moins de 30% des pelotes, ce qui rend l'utilisation des crânes pour estimer l'âge des proies finalement assez peu pertinente. Pour contourner cet obstacle nous avons comparé, chez *Rattus tiomanicus*, un modèle de prédiction du poids de cristallin basé sur l'ensemble des paramètres ostéométriques (crâne, mâchoire, fémur), à un modèle basé uniquement sur la longueur du fémur, os qui est présent dans plus de 80% des pelotes (Verwilghen et al., in prep). Le Tableau 9 montre que l'utilisation du fémur pour prédire l'âge relatif de *Rattus tiomanicus* s'avère presque aussi efficace que l'utilisation de l'ensemble des mesures ostéométriques théoriquement possibles. Cela fait donc du fémur un paramètre de choix, mais uniquement dans les situations où il y a une très forte probabilité que *Rattus tiomanicus* soit la proie quasi-exclusive de l'effraie des clochers, ce qui est le cas à Libo.

Tableau 9. – Comparaison de la performance de modèles pour la prédiction du poids de cristallin de *Rattus tiomanicus* en plantation de palmier à huile en Indonésie. ELW: Eye Lens Weight. Rmse: root mean square error. Short Femur: femur length excluding the cartilage of the distal epiphysis, L2: mandible height, L5: jaw height, LD: diastema length, BP: palate breadth (d'après Verwilghen et al. in prep).

| Explanatory variables | Best combination of variables and associated equation | AIC | R ² | Rmse |
|-----------------------------|--|--------|----------------|------|
| Short femur | $ELW = (2.806 \text{ Short femur}) - 20.705$ | 458.04 | 0.859 | 4.14 |
| 15 osteometric measurements | $ELW = (0.8263 L2 - 2.4834 L5 + 0.7125 LD + 2.6186 BP + 4.4933 \text{ Upper incisor} + 5.5058 \text{ Lower incisor} + 1.2114 \text{ Short femur}) - 17.1739$ | 422.05 | 0.865 | 3.78 |

4.3 Facteurs biologiques et écologiques impliqués dans le cycle sauvage d'E. multilocularis à différentes échelles spatiale et temporelle

Echinococcus multilocularis est actuellement considéré comme étant en émergence au niveau mondial pour un certain nombre de raisons : (i) des cas humains et vulpins sont diagnostiqués dans des régions ou pays considérés jusqu'à peu comme non endémiques (les Pays-Bas, le Nord de l'Allemagne, l'Ouest de la France ... (Davidson et al., 2012), (ii) le parasite semble établir, depuis quelques décennies seulement, un cycle de vie pérenne en contexte urbain et péri-urbain, traduisant la colonisation d'un nouvel environnement (Deplazes et al., 2004), (iii) dans les régions où les données le permettent, on note une augmentation de la prévalence du parasite dans les populations de renard sur une à deux décennies (Franche-Comté, Sud de l'Allemagne, (Combes et al., 2012, Davidson et al., 2012). Il est probable que la description de cas vulpins dans de supposées nouvelles zones d'endémie puisse trouver son origine dans une meilleure attention portée à ce parasite « discret » dans les populations de renard (ces derniers n'en souffrent pas, *a contrario* de la galle ou la rage, et le parasite adulte de petite taille peut passer facilement inaperçu lors d'un diagnostic non spécifique rapide). Il n'en reste pas moins que l'établissement du parasite dans de nouveaux environnements et son augmentation dans certaines populations de renard, constituant ainsi une nouvelle donne éco-épidémiologique, sont très probablement le reflet de modifications en cours dans l'écologie de ses hôtes. Si de nombreuses études font état de la prévalence du parasite dans telle ou telle population de renard, chien ou hôte intermédiaire, trop peu fournissent des données relatives à l'écologie des hôtes en lien avec la transmission, qui permettraient alors de comprendre les patterns observés. J'interprète cette lacune par le manque de scientifiques écologues et biologistes des populations intéressés à une réelle intégration des concepts d'écologie, dans une approche systémique, pour analyser les mécanismes de transmission de ce parasite. Il existe malgré tout des exceptions notables comme les travaux de P. Deplazes et D. Hegglin en Suisse (Univ. de Zurich), de T. Romig en Allemagne (Univ. Hohenheim), de K. Takahashi au Japon (Institut de Santé Publique d'Hokkaido), et de P. Giraudoux (Univ. Franche-Comté). Ces travaux basés sur des approches écologiques ne se sont pourtant traduits que par un petit nombre de publications, certes très pertinentes. Une des raisons est probablement qu'ils nécessitent un effort de terrain conséquent, souvent sur plusieurs années.

Les travaux résumés ci-dessous cherchent à documenter certains mécanismes impliqués dans la transmission du parasite chez le renard, principalement, et chez le chien, en France (Franche-Comté et Ardennes) et en Chine. Ils sont présentés selon une décroissance des niveaux de perception : (i) continental, avec la caractérisation des systèmes de transmission en Chine, (ii) régional, avec une modélisation des patterns de variation spatiale de la contamination des fèces de renard en Franche-Comté, (iii) local, par une analyse de la distribution spatiale des fèces dans différents contextes. Les résultats exposés dans les chapitres précédents, relatifs à la prédation du renard et aux relations entre paysage et population de micromammifères, sont réinvestis pour éclairer les patterns de contamination observés.

La nouvelle donne épidémiologique évoquée plus haut a amené les autorités de santé publique de différents pays à déployer des protocoles de prévention pour limiter la contamination humaine. Parmi les différentes options, la vermifugation des renards par la molécule praziquantel (Droncit®, Bayer Vital GmbH, Leverkusen-Bayerwerk, Germany) a montré une certaine efficacité en contexte rural en Allemagne (Koenig et al., 2008) et dans quelques grandes agglomérations comme Zürich (Hegglin and Deplazes, 2008), où la superposition des fortes densités humaines à des populations de renards contaminés représente une situation à risque très élevé (Deplazes et al., 2004). L'Entente de Lutte Interdépartementale contre les Zoonoses a mis en place de 2006 à 2009 un protocole de vermifugation dans les villes de Pontarlier et d'Annemasse, qui représentent des villes de taille moyenne dans lesquelles un tel protocole n'avait jamais été évalué. L'UMR Chrono-environnement a participé à la mise en

place du protocole, à l'analyse des données et à leur valorisation scientifique. C'est l'objet du dernier sous-chapitre.

4.3.1 Caractérisation des systèmes de transmission de l'échinococcose alvéolaire en Chine¹

Les résultats obtenus sur les communautés de micromammifères en Chine (cf sous-chapitre 4.1.1.2) ont été mis à profit par Patrick Giraudoux dans deux publications de synthèse récentes visant à comprendre et caractériser les différents systèmes de transmission de l'échinococcose alvéolaire à l'échelle de la Chine, et de l'Est du Kirgizstan ([Giraudoux et al., 2013a, 2013b](#)). L'idée principale est de comprendre quels facteurs sont responsables de la distribution discontinue des cas humains, à l'intérieur de laquelle des zones de très forte prévalence, pouvant aller localement jusqu'à 15% des personnes contaminées, sont observées. Cette distribution couvre le centre et l'Est du plateau tibétain et ses contreforts Est (jusqu'au Sud du Ningxia), les régions montagneuses du Nord et de l'Ouest du Xinjiang (Altaï et Tien Shan), et l'Heilongjiang (Figure 15). L'étude publiée dans *PLoS Neglected Tropical Diseases* était aussi l'occasion de mettre à l'épreuve l'hypothèse de relation entre biodiversité des hôtes et transmission d'un pathogène pour un modèle de pathogène à cycle de transmission complexe. A échelle continentale, les résultats ne montrent pas de lien évident entre biodiversité des micromammifères, estimée à partir de l'atlas des mammifères de Chine (Smith and Xie, 2008), et distribution de la maladie (Figure 15), ceci même en ne considérant dans l'analyse que les espèces décrites comme hôtes intermédiaires ([Giraudoux et al., 2013b](#)).

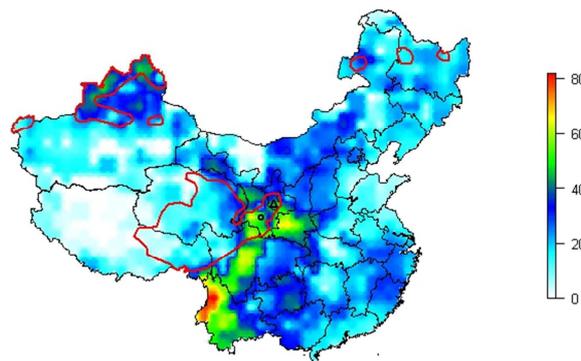


Figure 15. – Biodiversité des petits mammifères non-volants et distribution de l'échinococcose alvéolaire humaine en Chine (contours rouges). La barre verticale représente le nombre d'espèces de petits mammifères (d'après [Giraudoux et al. 2013b](#)).

Par contre, la distribution de la maladie se superpose assez bien avec la combinaison de 2 classes paysagères obtenues via la base de données Global Land Cover 2000 : prairies (*meadows*) et prairies alpines et sub-alpines (*alpine and sub-alpine meadows*). Dans l'Est du plateau tibétain, ces catégories correspondent globalement aux prairies décrites plus haut comme étant favorables, sous certaines conditions liées au régime de pâturage des yaks, aux pullulations d'*Ochotona sp.* et de *Microtus limnophilus*. Dans ces zones, la prévalence

¹ Les travaux en Chine sur l'échinococcose alvéolaire ont été menés depuis 1998 au moins avec le Pr. Akira Ito, de l'Université Médicale d'Asahikawa, au Japon. Cette longue et fructueuse collaboration a incité Akira à proposer à Patrick Giraudoux et moi-même, à la frontière de la collaboration scientifique et du *consulting*, une participation à ses travaux qui concernent la transmission de la cysticercose sur les contreforts du plateau Tibétain. Le cycle du *Taenia solium*, et des autres taeniidae présents, n'implique pas la faune sauvage ; il s'agit donc d'une « aventure » en marge de mes activités scientifiques principales. Elle a néanmoins conduit à la participation à plusieurs productions scientifiques ([Li et al., 2012](#), [Nkouawa et al., 2012](#)), dont la rédaction d'un article de synthèse (Raoul et al., submitted).

d'échinococcose alvéolaire humaine est d'environ 6% en moyenne, constituant ainsi la plus vaste zone de très haute endémie (Li et al., 2005). Plus à l'Est, sur les contreforts du plateau tibétain où le paysage est plus hétérogène, associant prairies, forêts, landes buissonnantes et cultures, la communauté de micromammifères est plus diversifiée que sur le plateau (cf. ci-dessus les résultats pour Maerkang et Rangtang) et aucune situation de pullulation n'est observée. Là, les prévalences humaines d'échinococcose alvéolaire sont de 1,5% en moyenne. Ainsi, il semble bien que l'interaction établie en France entre paysage, dynamique de population des hôtes intermédiaire et contamination humaine (Giraudoux et al., 2003) soit aussi valable en Chine, dans un contexte biogéographique et socio-économique différent : des « hotspots » de contamination humaine sont observés là où la configuration paysagère résulte dans l'extension d'habitats favorables au développement de pullulations d'une ou plusieurs espèces d'hôtes intermédiaires (sous condition de facteurs climatiques favorable à la survie du stade libre du parasite). Parmi les mécanismes supposés à l'œuvre dans cette chaîne d'évènements, ceux relatifs à la prédation par les carnivores, qui ont été investigués en Franche-Comté, sont exposés plus loin (cf sous-chapitre 4.3.3). Partant de ce postulat sur la relation « espèces pullulantes-contamination élevée », il est tentant de définir alors des systèmes de transmission correspondant à des ensembles géographiques où la transmission y est prédite plus intense, en se basant sur la distribution géographique des espèces susceptibles de pulluler. C'est ce qui a été fait dans l'article de *Parasitology* (Giraudoux et al., 2013a) (Figure 16), dans lequel quatre systèmes de transmission ont été définis, avec à chaque fois une espèce « porte-drapeau » correspondante (adaptation à l'éco-épidémiologie d'un concept de biologie de la conservation servant ainsi à désigner des espèces qui peuvent signaler un écosystème à risque pour la transmission) : (i) l'Est du plateau tibétain, avec *Ochotona curzoniae*, (ii) l'Altaï, les Tien Shan et le Pamir, avec *Ellobius tancrei*, (iii) la Mongolie Intérieure et l'Est de la Mongolie avec *Lasiopodomys brandtii*, et (iv) le Sud du Gansu et le Sud du Ningxia avec *Eospalax fontanierii*. Notons que dans chaque cas d'autres espèces peuvent bien sûr être impliquées dans la transmission. Le fonctionnement du cycle dans le Sud Ningxia est encore l'objet de spéculations qui demandent à être confirmées car il semblerait que ce soit le seul système au monde reposant sur un cycle impliquant des espèces de micromammifères non arvicolinés et uniquement le chien (les populations de renard ayant été décimées depuis plusieurs décennies suite à des campagnes d'empoisonnement de rongeurs dans les cultures).

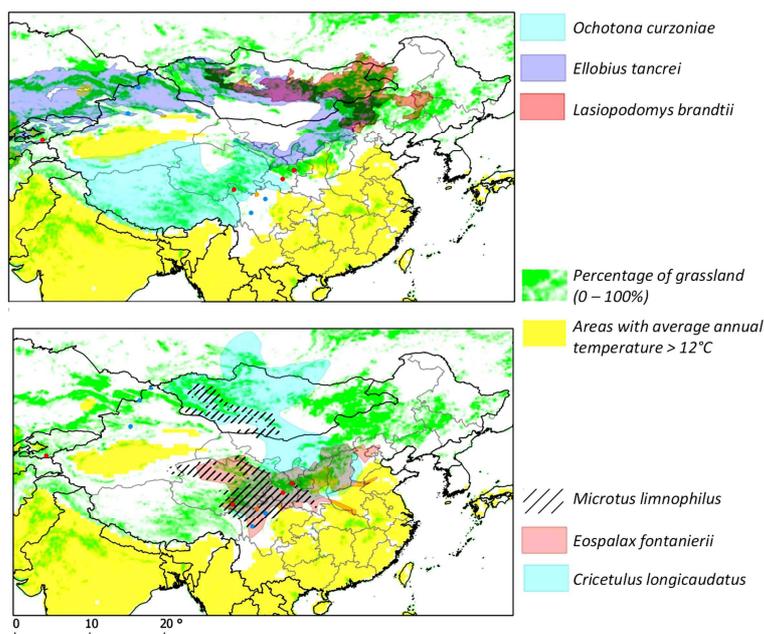


Figure 16. – Couverture de prairies et distribution géographique des espèces « porte-drapeau », ie indiquant un écosystème à risque pour la transmission de l'échinococcose alvéolaire, en Chine (d'après Giraudoux et al. 2013a).

4.3.2 Modélisation spatiale de la contamination des populations de renard par *E. multilocularis*

Une partie du post-doctorat de David Pleydell a consisté à revisiter certaines données acquises pendant ma thèse de doctorat, à savoir celles traitant de la contamination des renards par *E. multilocularis*, telle que mesurée sur des fèces récoltés sur le terrain par le test ELISA développé dans le cadre de ma thèse, dans 11 sites d'étude franc-comtois (Figure 17). L'objectif était de modéliser les tendances spatiales du niveau de coproantigènes dans les fèces par krigage avec une hypothèse forte : prendre en compte la proportion de prairie permanente, habitat favorable aux hôtes intermédiaires, dans le paysage de chaque site d'étude devrait permettre d'améliorer le modèle (Pleydell et al., 2004).

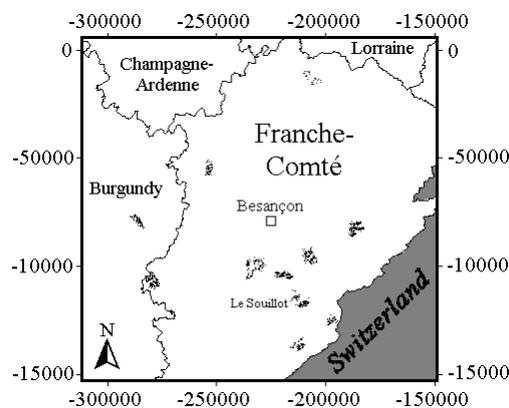


Figure 17. – Distribution des sites de collectes de fèces de renard dans l'Est de la France (d'après Pleydell et al. 2004).

Dix-sept modèles ont été comparés sur la base de leur AIC, de leur taux d'erreur de prédiction issu d'une procédure de validation croisée (*Residual Mean Square Error*), et de la corrélation

entre valeurs observées et valeurs prédites : des modèles basés sur les coordonnées géographiques, des modèles basés sur le ratio de prairie permanente dans l'environnement, des modèles combinant ces deux types de variables. Les résultats principaux de cette analyse, ainsi que les interprétations quant aux facteurs biologiques et écologiques impliqués dans la transmission du parasite sont ([Pleydell et al., 2004](#)):

- (i) le modèle de krigage qui présente la plus faible erreur de prédiction est le modèle basé uniquement sur le ratio de prairie permanente. Ceci confirme l'importance des habitats prairiaux à échelle régionale dans les mécanismes de transmission chez le renard, suggérant un rôle important des proies hôtes intermédiaires qui y sont inféodées (campagnol des champs et terrestre).
- (ii) le modèle de krigage retenu, bien que meilleur que le modèle nul, n'explique que 8,6% de la variation de la contamination des fèces. Un certain nombre d'autres facteurs opèrent donc à cette échelle spatiale dans le contrôle de la transmission.
- (iii) le meilleur modèle variographique (modélisant l'autocorrélation spatiale des valeurs de densité optique ELISA) indique un très fort effet pépite et une majorité de l'autocorrélation spatiale se situant à moins de 675 mètres. On peut en déduire que la contamination des fèces est très variable à une échelle micro-locale (quelques centaines de mètres carrés) et que les phénomènes opérant à une échelle très locale (de l'ordre d'une taille de domaine vital de renard) ont un rôle majeur dans le contrôle du niveau de contamination.

Dans les sous-chapitres 4.3.3 et 4.3.4 nous avons exploré certaines pistes pour apporter des éléments de compréhension de cette variabilité observée dans la contamination des fèces de renard à différentes échelles : les effets du niveau de densité des proies hôtes intermédiaires et des populations de renard, ainsi que des paramètres liés aux traits d'histoire de vie des populations de renard. Le sous-chapitre 4.3.5 relate des aspects comportementaux des deux hôtes définitifs principaux (le renard et le chien) qui déterminent la distribution des fèces, donc de la contamination, à échelle locale (en France pour le renard et en Chine pour le chien).

4.3.3 Densités de proies hôtes intermédiaires et transmission d'*E. multilocularis*

Dans cette zone d'étude franc-comtoise, nous avons pu mettre en relation la densité des proies principales (campagnol des champs/agreste et campagnol terrestre) avec le niveau de contamination des renards mesuré sur des fèces récoltés sur le terrain ([Raoul et al., 2010](#)). Dans chaque site et pour chaque session de collecte, la valeur médiane des densités optiques obtenues par copro-test ELISA était calculée, représentant le niveau médian de contamination de l'environnement. Comme pour la mise en relation de la densité des espèces avec leur consommation par le renard (cf. 4.2.1), plusieurs modèles ont été ajustés pour relier la densité sur le terrain au niveau de contamination des fèces récoltés sur le terrain : nul, linéaire, asymptotique et logistique. La relation entre densité relative des deux espèces proies hôtes intermédiaires et la contamination des fèces est de forme asymptotique (Figure 18), suggérant une réponse non-linéaire : augmentation rapide de la contamination dès les basses densités puis saturation (probablement attribuable en partie à des phénomènes d'immunité acquise). Les valeurs de R^2 des modèles asymptotiques sont 0.664 et 0.527 pour *A. terrestris* et *Microtus sp.*, respectivement.

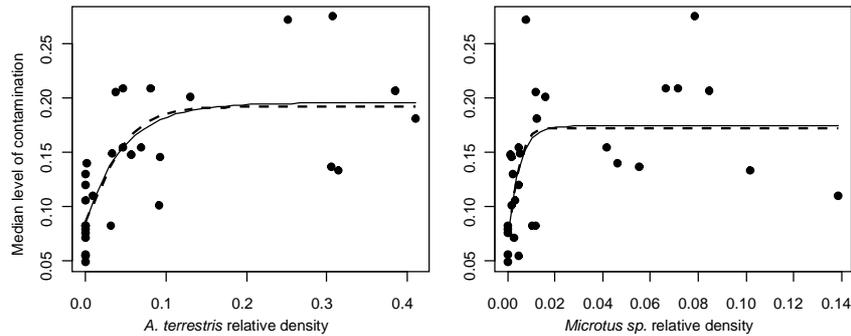


Figure 18. – Niveau médian de contamination des fèces de renard roux par *E. multilocularis* et densités d'*A. terrestris* (gauche) et de *Microtus sp.* (droite) en Franche-Comté. Les modèles asymptotiques (trait plein) et logistiques (trait pointillé) ont un AIC équivalent mais le principe de parcimonie et la forme de la courbe de prédiction suggèrent bien une relation asymptotique (d'après Raoul et al. 2010).

Ces résultats originaux montrent que la réponse en termes de transfert de contaminant ne peut pas être simplement déduite de la réponse alimentaire du prédateur (voir paragraphe 4.2.1).

4.3.4 Traits d'histoires de vie, niveau de densité des populations de renard et transmission d'*E. multilocularis*

Lors de la thèse de M.H. Guislain nous avons analysé plusieurs facteurs susceptibles d'intervenir dans le contrôle de la prévalence et de la charge parasitaire du parasite dans une population de renard du sud des Ardennes : le sexe, l'âge, le statut de santé et nutritif, l'année de récolte, la saison (Guislain et al., 2008). La prévalence globale est de 53% ; le Tableau 10 présente les prévalences calculées selon les modalités des différentes variables explicatives. La charge parasitaire, assez classiquement, est très variable –de 2 à 74000 vers- et hautement agrégative, avec 7,6% des renards hébergeant 72% de la biomasse parasitaire. Le meilleur modèle pour expliquer la prévalence, ainsi que la charge parasitaire, est le modèle nul. Ainsi, dans ce contexte du sud des Ardennes, nous ne montrons pas d'effet de traits d'histoire de vie comme l'âge, le sexe et le statut de santé, ni de paramètres temporels/écologiques comme l'année et la saison.

Tableau 10. – Prévalence d'*E. multilocularis* chez le renard dans les Ardennes en fonction du sexe, de l'âge, du statut sanitaire, de l'année et de la saison (d'après Guislain et al. 2008).

| | Number of foxes | Number of infected foxes | Prevalence (%) | 95% Confidence Interval |
|-----------|--------------------|-----------------------------|-------------------|----------------------------|
| Male | 76 | 39 | 51.30 | 40.84 – 61.70 |
| Female | 73 | 40 | 54.80 | 47.7 – 69.28 |
| 0-6month | 16 | 9 | 56.25 | 35.43 – 75.35 |
| 7-24month | 97 | 51 | 52.58 | 43.19 – 61.82 |
| 2-5years | 29 | 17 | 58.62 | 42.26 – 73.55 |
| >5years | 8 | 2 | 25.00 | 8.52 – 52.65 |
| Healthy | 73 | 38 | 52.06 | 41.37 – 62.60 |
| Weaken | 54 | 31 | 57.41 | 45.03 – 69.08 |
| Sick | 20 | 9 | 45.00 | 27.20 – 63.95 |
| unknown | 2 | 1 | - | - |

| | | | | |
|-----------|-----|----|-------|---------------|
| 2001-2003 | 50 | 23 | 46.00 | 33.66 – 58.75 |
| 2004 | 63 | 34 | 53.97 | 42.49 – 65.12 |
| 2005 | 36 | 22 | 61.11 | 46.22 – 74.49 |
| Winter | 71 | 37 | 52.11 | 41.29 – 62.78 |
| Spring | 28 | 15 | 53.57 | 37.18 – 69.35 |
| Autumn | 15 | 7 | 46.67 | 26.59 – 67.71 |
| Summer | 35 | 20 | 57.14 | 42.11 – 71.17 |
| Total | 149 | 79 | 53.02 | 45.35 – 60.59 |

La prévalence moyenne de 53% représente un niveau de contamination élevé, comparable à celui d'une zone d'endémie ancienne du parasite comme la Franche-Comté (Raoul et al., 2001b). Comme nous l'avons évoqué plus haut, un des facteurs avancés pour expliquer les fortes prévalences en Franche-Comté est la survenue régulière de hautes densités de campagnols prairiaux, ce qui n'est pas le cas dans la zone d'étude des Ardennes (Tableau 7, page 47) où la composition et la structure du paysage n'y sont pas favorables. Un facteur autre que la densité d'hôtes intermédiaires est donc à l'origine de cette prévalence élevée. La densité de renard, estimée par la méthode de *distance-sampling* de 2003 à 2006 en janvier et février, varie de 3 à 4 individus/km². A ma connaissance, aucune donnée de densité de renard obtenue par cette méthode n'est disponible sur les sites d'étude franc-comtois, à titre de comparaison. Toutefois, Ruet et al. (2003) donnent des estimations de densité de renard obtenues par *distance-sampling* en janvier et février sur 12 sites d'un grand quart nord-est de la France : les valeurs s'échelonnent entre 0,39 et 3,81 individus/km², et seuls trois sites enregistrent des densités supérieures à 3 individus/km². Il semble donc que la situation Ardennaise corresponde, tout au moins durant la période d'étude, à une zone de très fortes densités de renard. Il est alors probable qu'une telle densité élevée de l'hôte définitif principal concoure à intensifier la circulation du parasite dans la zone considérée. Cette hypothèse d'un contrôle du niveau de transmission du parasite par la densité de l'hôte définitif est confortée par les résultats que nous avons obtenus dans le Doubs. La population locale du site du Souillot, suivie par comptages nocturnes de 1989 à 2000, a subi un déclin rapide et très prononcé, conduisant à sa quasi-extinction, suite à l'utilisation massive de bromadiolone (rodenticide anticoagulant) dans le cadre de la lutte contre les pullulations de campagnol terrestre (Raoul et al., 2003). La Figure 19 présente l'évolution des indices kilométriques d'abondance du renard -IKA, nombre d'individus/10 km parcourus- et de l'utilisation de bromadiolone sur le site (Figure 19a), l'évolution de la contamination par *E. multilocularis* telle que mesurée par test ELISA dans les fèces récoltés sur le terrain (Figure 19b), et l'évolution des biomasses des populations des deux hôtes intermédiaires principaux, le campagnol des champs et le campagnol terrestre (Figure 19c) (d'après Raoul et al. (2003)).

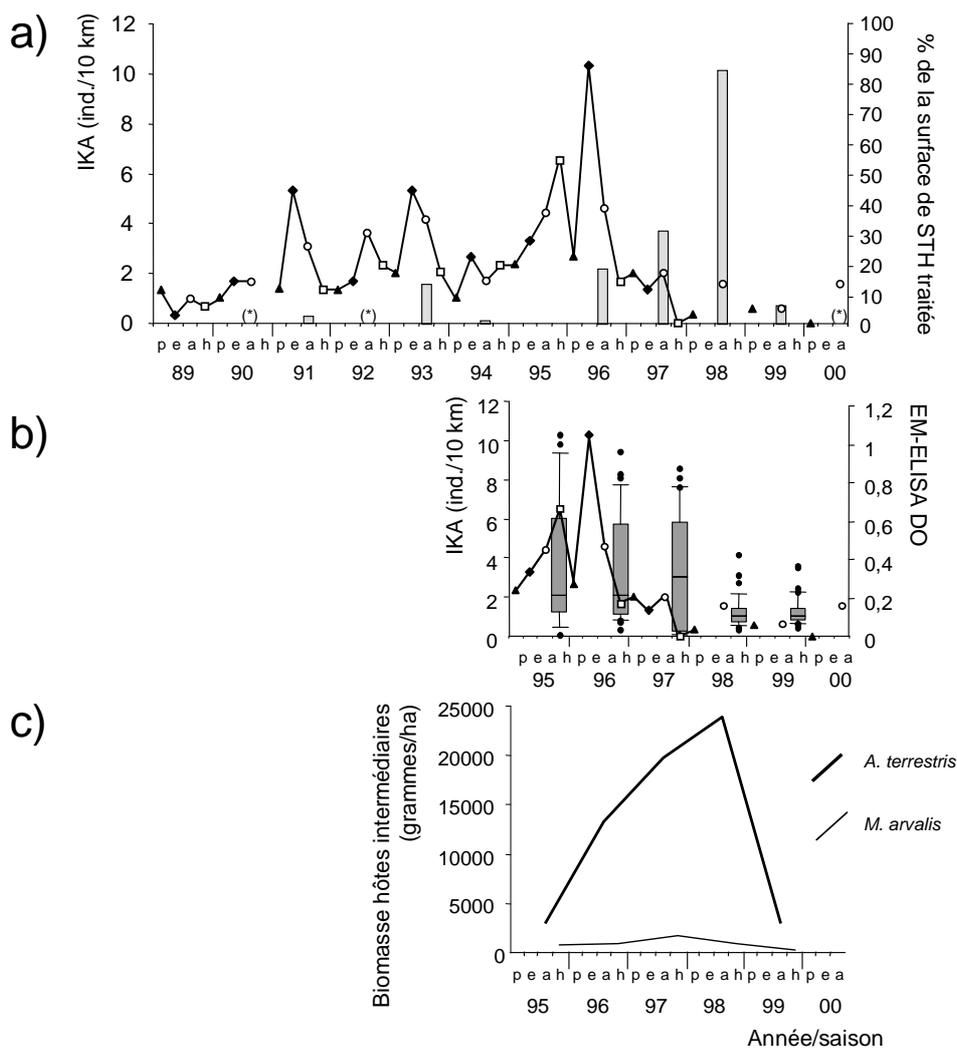


Figure 19. – Site du Souillot, Haut-Doubs, France : a) Indices kilométriques d'abondance du renard -IKA, nombre d'individus/10 km parcourus- et utilisation de bromadiolone, b) Evolution de la contamination par *E. multilocularis* telle que mesurée par test ELISA dans les fèces récoltés sur le terrain, c) Evolution des biomasses d'*A. terrestris* et *Microtus arvalis* (d'après Raoul et al. (2003)).

On constate que le déclin de la population est initié en 1997, quand environ 30% de la surface de la zone d'étude est traitée à la bromadiolone, et que la population atteint un niveau très bas en 1998, niveau qui se maintient jusqu'en 2000. La contamination de la population par le parasite décline en 1998 pour rester à un bas niveau en 1999 (ce niveau de distribution des densités optiques ELISA est comparable à celui observé en zone de basse endémie). Le déclin de la contamination en 1998 est observé alors que la population de campagnol terrestre atteint son maximum, avec une biomasse de près de 25 kg à l'hectare de paysage, ce qui va à l'encontre des résultats présentés ci-dessus sur la réponse de la contamination aux densités d'hôtes intermédiaires (cf 4.3.3).

4.3.5 Analyse de mécanismes au niveau de perception local : distribution des fèces et comportement spatial des hôtes intermédiaires

Dans la zone d'étude ardennaise, nous avons exploré plusieurs facteurs prédictifs de la densité des fèces de renard, à échelle locale: le site d'étude (pour tester une éventuelle variation spatiale à l'échelle de la zone), le mois, les précipitations et la température, le type d'habitat,

les densités relatives de *Microtus sp.* et d'*A. terrestris* (Guislain et al., 2007). Les densités relatives des rongeurs et des fèces ont été évaluées par transects indiciaires au cours de 5 sessions de mars 2004 à octobre 2005, dans 5 secteurs d'étude. 145 fèces ont été échantillonnées. Le meilleur modèle pour décrire l'abondance relative des fèces est celui retenant les variables « site », « mois », « pluie », et « habitat » (Guislain et al., 2007). La Figure 20 présente les prédictions de ce modèle et nous indique que la densité relative de fèces, donc indirectement la pression de contamination de l'environnement, diffère entre sites, est plus élevée en mars qu'en automne et en hiver, et plus élevée dans les lisières, puis les bordure de route puis les haies, que dans l'intérieur des patches d'habitats.

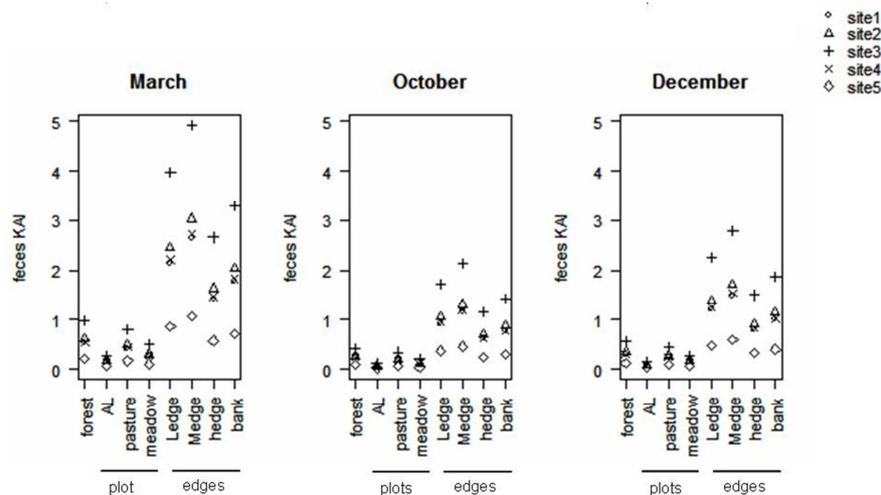


Figure 20. – Prédications du modèle explicatif de la distribution des fèces dans les Ardennes (d'après Guislain et al. 2007).

Une des limites de ce travail réside dans le fait que le parasite n'a été détecté (par copro-test ELISA confirmé par PCR) que dans 6 fèces sur les 145 collectées, ce qui ne nous a pas permis d'entreprendre une modélisation de la distribution de la contamination de l'environnement *via* les fèces, ce qui aurait été intéressant pour comprendre plus avant les mécanismes de transmission. Le faible effectif de fèces récoltées et/ou la faible sensibilité des méthodes de diagnostic employées à l'époque sont probablement à l'origine de cette limite. Si l'on croise ces résultats avec ceux présentés au sous-chapitre 4.1.1.2 sur la distribution des campagnols en fonction des habitats, et que l'on suppose que la fraction de fèces contaminés par *E. multilocularis* est indépendante de l'habitat, on peut alors spéculer sur le ou les habitats au sein desquels la transmission du parasite est la plus active. En l'occurrence, les talus et les lisières de végétation de moyenne hauteur sont les habitats dans lesquels se conjuguent des fortes densités de fèces et de micromammifères hôtes intermédiaires (les autres habitats présentent soit de fortes densités de fèces, soit de micromammifères mais jamais les deux ensemble). Ainsi, si les conditions microclimatiques y sont favorables à la survie des œufs du parasite, ces deux habitats pourraient représenter des zones, au sein de ce paysage ardennais, d'une transmission plus intense du parasite entre le renard et les hôtes intermédiaires.

Le chien est identifié comme un facteur de risque pour la contamination humaine dans un grand nombre de zones d'endémie, dont la Chine où la prévalence du parasite chez cette espèce peut dépasser 10% (Wang et al., 2006a). Durant la thèse d'Amélie Vaniscotte, nous avons quantifié, dans et aux alentours de quatre villages situés sur l'Est du plateau Tibétain, la distribution spatiale des fèces de chien et de renard tibétain (*Vulpes ferrilata*) (Vaniscotte et al., 2011). Un total de trente-trois quadrats d'une surface d'un hectare chacun ont été prospectés pour le dénombrement exhaustif des fèces ; seule une fraction de l'effectif total était ensuite récoltée (voir Figure 21 pour l'exemple d'un dispositif d'échantillonnage des

fèces dans un village). L'identification de « l'émetteur » du fèces ainsi que le diagnostic parasitaire d'*E. multilocularis* ont été assurés par une PCR en temps réel développée récemment par nos collègues de l'Université d'Hohenheim, en Allemagne (Anke Dinkel & Co, (Dinkel et al. 2011)). En complément nous avons, de façon préliminaire, acquis des données sur l'utilisation de l'espace par les chiens la nuit en les équipant de colliers GPS (modèle WildTrax, Bluesky Telemetry) : un des objectifs était de quantifier le niveau de recouvrement entre l'aire d'activité des chiens et la répartition spatiale des colonies d'hôtes intermédiaires estimée par transects indiciaires (*Ochotona sp.*, *Microtus sp.* et *Cricetulus kamensis*).

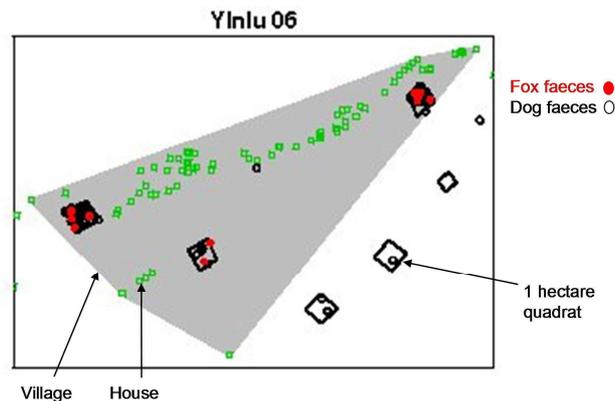


Figure 21. – Exemple de dispositif d'échantillonnage de fèces de carnivores dans un village du plateau Tibétain. Zone grisée : limite du village, carrés verts : maisons, grands carrés noirs : quadrats de récolte de fèces, petits cercles rouges et noirs : fèces de renard et chien, respectivement (d'après Vaniscotte et al. 2011).

14% des 284 fèces collectés sont attribués au renard, le reste au chien. Ceci indique que, malgré la forte population de chiens dans ce type de village (les habitants sont bouddhistes et en grande majorité éleveurs, donc le chien tient une place très importante) les renards y font des visites et contribuent à la contamination de cet environnement. La prévalence d'*E. multilocularis* dans les fèces est respectivement de 22,5% et 15,4% pour les chiens et les renards (différence non significative, $p(\text{Chi}^2)=0,81$), et aucune différence de prévalence n'est observée entre l'intérieur et l'extérieur des villages. La distribution spatiale des fèces est très hautement agrégative, avec un indice d'agrégation global (rapport entre la variance et la moyenne des effectifs par quadrat) s'élevant à 142,5. Aucune différence de densité de fèces par hectare n'est détectée entre les différents villages, entre l'intérieur et l'extérieur du village, et entre les années de suivi (2006 et 2007). Par contre, on observe une décroissance globale de la densité de fèces en fonction de la distance aux maisons, avec une densité maximale à environ 50 mètres des maisons et toujours inférieure à 14 fèces/ha dès qu'on s'éloigne de plus de 200 mètres des habitations (Figure 22a).

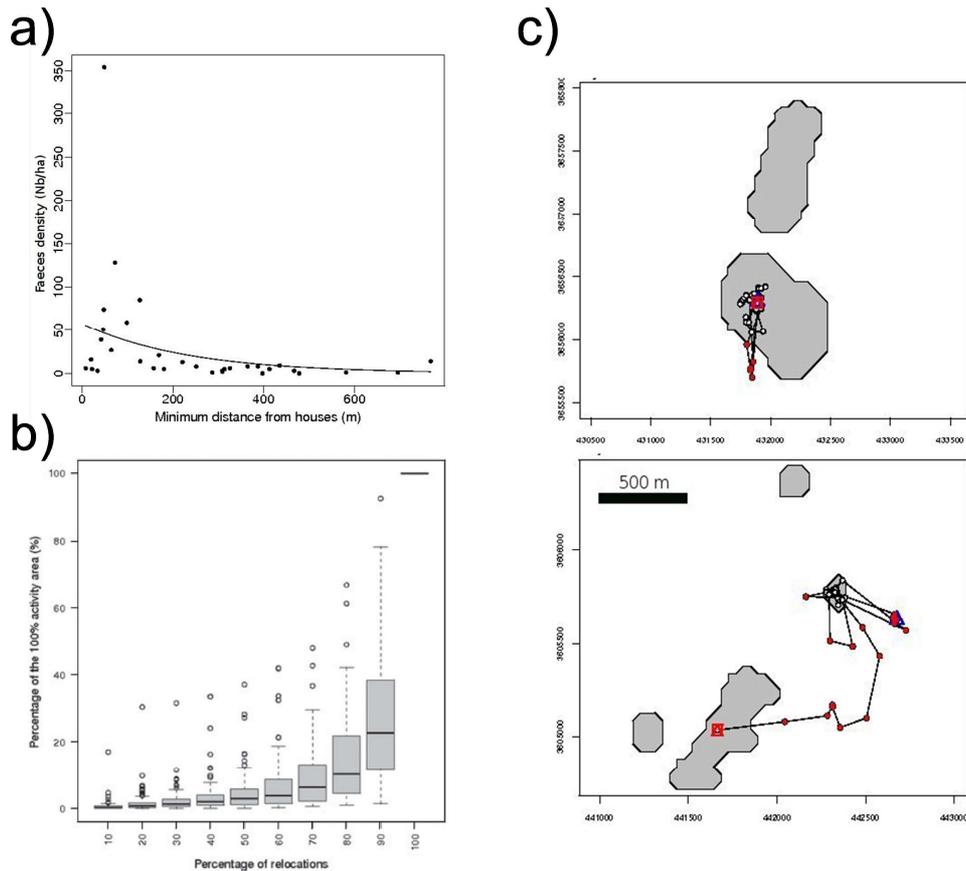


Figure 22. – a) Distribution de la densité de fèces de chiens en fonction de la distance aux maisons, b) Proportion de la surface des Polygones Minimum Convexes (PMC) en fonction du nombre de localisations incluses dans l'estimation de la surface des PMC, c) Deux exemples de trajectoires (lignes noires) de chiens en référence à la zone d'activité de la population de chiens dans le village (polygones gris) (d'après [Vaniscotte et al. 2011](#)).

L'analyse des 96 « nuits-chien » (la majorité des chiens n'ayant été suivis qu'une nuit durant) a permis de proposer quelques caractéristiques du comportement spatial des chiens dans cet environnement :

- (i) La majorité des localisations GPS, donc de la surface utilisée par les chiens, sont agrégées dans un espace restreint : par exemple, inclure 80% des localisations aboutit à une surface médiane correspondant à 10% de la surface totale d'activité, telle que définie par le polygone minimum convexe incluant toutes les localisations de tous les chiens (Figure 22b). Ceci sous-tend qu'une minorité de localisations définit la majeure partie de la surface totale d'activité de la population.
- (ii) 50% des chiens ont une aire d'activité principale (i.e. incluant 80% de leurs localisations) de moins de 0,16 hectare et s'éloignent au maximum de 36 mètres de leur lieu d'attache en parcourant 150 mètres. A l'opposé, entre 1 et 4 chiens par village ont un comportement « explorateur » qui les amène, contrairement à leurs collègues plus sédentaires, à effectuer des trajets pouvant les éloigner de plus de 500 mètres de leur point d'attache (Figure 22c). Les zones parcourues en dehors de l'aire d'activité principale

de chaque chien (*core area*) sont qualifiées d'aires d'excursion (*excursive area*).

- (iii) Globalement, les densités relatives de micromammifères dans les aires d'excursion sont plus élevées que dans l'aire d'activité « normale » de la population de chien (Tableau 11).

Il est donc assez probable que les comportements d'excursion des chiens soient motivés par une présence plus importante de micromammifères à l'extérieur des villages. Les travaux menés avec les collègues chinois du CDC du Sichuan ont montré que la prévalence d'*E. multilocularis* chez les chiens dans cette zone d'étude, estimée en moyenne à 14,8% entre 2001 et 2007 (Wang et al., 2010), est reliée positivement (i) à la densité relative de micromammifères dans les pâtures non closes (Wang et al., 2006b), c'est-à-dire celles mises en commun dans lesquelles l'on constate un fort niveau de surpâturage et des densités d'*Ochotona sp.* très élevées (voir sous-chapitre 4.1.1.2), (ii) au nombre de chiens observés divagant librement dans un rayon de 200 mètres autour de la maison du chien positif (Wang et al., 2010). De plus, la charge parasitaire moyenne détectée (39,64 vers, écart-type=352,73) est reliée positivement à l'abondance relative d'*Ochotona sp.* (Wang et al., 2010). Sur 97 fèces de chiens analysés provenant de 3 villages de la zone d'étude, la présence de restes attribuables à des micromammifères est observée dans 28 fèces (*versus* 79 pour des restes provenant de grands mammifères, (Wang et al., 2010)). Par contre, la piètre qualité du matériel osseux retrouvé ne permet en général pas une identification précise ; seules des dents d'*Ochotona sp.* ayant été retrouvées dans 1 fèces.

Tableau 11. – Densité relative des micromammifères dans les zones d'activité des populations de chiens et les zones d'excursion sur le plateau Tibétain. Les intervalles de confiance sont donnés entre parenthèses. (a) Effort d'échantillonnage (nb d'intervalles de transects entre parenthèses); (b) Pourcentages d'intervalles positifs de transects (d'après Vaniscotte et al. 2011).

| | Population activity area | | Excursive area | Risk ratios |
|------------|---------------------------|-------------------|------------------|---------------|
| | Nb transects ^a | % Sm ^b | % Sm | |
| Jiefan 07 | 11 (356) | 22.9 (17.6-29.2) | 56.5 (52.2-60.7) | 1.8 (1.5-2.2) |
| Mengsha 07 | 8 (133) | 6.7 (4.0-10.8) | 46.1 (39.8-52.4) | 1.4 (1.2-1.7) |
| Qiwu 07 | 4 (110) | 2.9 (0.2-17.1) | 25.8 (21.8-30.3) | 1.5 (1.3-1.8) |
| Yiniu 07 | 5 (185) | 36.8 (26.9-47.9) | 29.3 (25.4-33.4) | 2.0 (1.7-2.4) |
| Yiniu 06 | 7 (163) | 9.4 (3.9-19.9) | 15.5 (13.3-17.9) | 2.1 (1.8-2.4) |
| Qiwu 06 | 7 (423) | 36.4 (21.0-54.9) | 39 (36.0-42.1) | 2.0 (1.7-2.3) |

Nous avons donc un contexte épidémiologique local où la très grande majorité des fèces contaminant l'environnement péri-domestique des villages est émise par des chiens, en très grande partie à moins de 200 mètres des habitations où la contamination humaine serait alors à haut risque. De plus, les chiens contribuent sans doute assez peu à la contamination des micromammifères hors des villages étant donné qu'ils défèquent loin des zones de forte densité de ces derniers. Il est pour l'instant difficile de savoir formellement si la contamination des chiens a lieu principalement lors de leurs excursions sur les zones de forte densité d'*Ochotona*, *via* un cycle sauvage entretenu principalement par les renards tibétains,

où s'ils se contaminent aussi dans les alentours proches du village *via* un cycle péri-domestique entretenu principalement par les chiens eux-mêmes. Cette deuxième solution sous-entendrait l'existence de populations de micromammifères contaminés et prédatés par les chiens à proximité des maisons.

4.3.6 Contrôle du cycle parasitaire en contexte urbain

Le protocole de vermifugation à Annemasse et Pontarlier a été mené de façon similaire : les appâts ont été distribués à la main dans 33 carrés de 1 x 1 km à raison de 40 appâts/carré et 5 fois par an (janvier, mars, juin, août, septembre) (Comte et al., 2013). Un dispositif de prise de photos automatique a permis de montrer que le renard était responsable de la consommation de 40% des appâts, et que le taux global de consommation après 14 jours (durée d'efficacité du praziquantel) était très bon, mais plus élevé en contexte suburbain que strictement urbain (78.9% vs. 93.4%). La contamination de l'environnement a été évaluée *via* la détection des antigènes parasitaires (test ELISA) dans les fèces de renard récoltés sur le terrain dans la zone traitée et dans une zone contrôle située à la périphérie de la ville. A Annemasse, la prévalence printanière en zone traitée a diminué de façon significative suite à la mise en place des traitements, passant de 13,3% à 2,2% (Figure 23) alors qu'à Pontarlier la prévalence n'a pas diminué et à continuer à fluctuer de manière synchrone à celle observée dans la zone témoin. La forte résilience du parasite dans la zone urbaine de Pontarlier peut trouver son origine dans des flux de renards importants entre la zone urbaine et la zone rurale alentours (les renards se contaminent à l'extérieur de la ville et contaminent cette dernière lors de leurs incursions), et/ou dans une densité élevée de renards (les populations y sont en augmentation) et/ou dans une forte densité d'hôtes intermédiaires. Quoi qu'il en soit, le traitement au praziquantel à Pontarlier n'était pas adapté au contexte épidémiologique local.

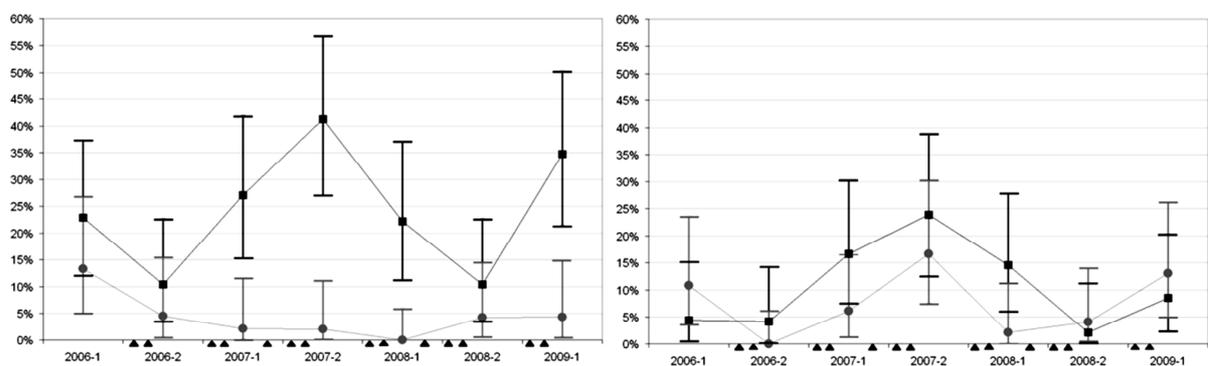


Figure 23. – Prévalence d'*E. multilocularis* dans des fèces de renard à Annemasse (gauche) et Pontarlier (droite). Points gris: zone traitée au praziquantel, carrés noirs: zone contrôle ; les barres d'erreur sont représentées. Les triangles noirs sous les graphiques représentent les périodes de vermifugation (d'après Comte et al. 2013).

4.4 Régime alimentaire et exposition des micromammifères par voie trophique sur des sites contaminés en éléments trace métalliques (ETM)

Les deux sites d'étude sur lesquels nous avons développé ces thématiques sont les environs de l'ancienne fonderie de plomb Metaleurop Nord, dans le Nord – Pas de Calais (dénommé « Metaleurop » par commodité par la suite), et la zone d'extraction de minerai aurifère de La Combe-du-Saut, près de la mine de Salsigne dans l'Aude (« Salsigne »). Chacun de ces sites est complété par une zone témoin la plus proche géographiquement et écologiquement possible.

Le site de Metaleurop fait l'objet, depuis quelques années avant le démantèlement de l'usine en 2003, de suivis de la contamination des sols agricoles et urbains par l'ISA de Lille, complétés depuis 2006 par les travaux de notre équipe sur la contamination des sols d'habitats ligneux, des micromammifères, invertébrés et merles (Fritsch et al., 2010, 2011), avec Clémentine Fritsch comme principale cheville ouvrière durant sa thèse. La zone d'étude telle que définie en 2006 est un rectangle de 40 km² divisé en 160 mailles de 500 m de côté dont la dominante paysagère a été caractérisée par analyse multivariée de données de photos aériennes et de CORINE Land Cover (Figure 24a). En effet, la prise en compte des dimensions spatiale et paysagère dans la compréhension des mécanismes de transferts et d'effets d'ETM constitue l'originalité forte des travaux de notre groupe de recherche. Voici quelques une des conclusions de ces travaux qui ont servi de cadre de réflexion aux études développées dans ce chapitre :

- Une grande hétérogénéité de la contamination des sols d'habitats ligneux en plomb et cadmium, avec des valeurs maximum atteignant plus de 2 000 et 40 000 mg kg⁻¹ MS en cadmium (Cd, Figure 24a) et plomb (Pb), respectivement, et une décroissance des concentrations en s'éloignant du site de l'ancienne usine. Il en va de même pour la bioaccumulation dans les micromammifères et les invertébrés.
- La dominante paysagère des mailles (agricole, urbaine, forestière et de bosquets/friches), quand elle est incluse dans des modèles explicatifs de la concentration dans les sols et dans les tissus des micromammifères au côté de variables comme la distance à la source de contamination, la direction des vents, les caractéristiques/contamination des sols et les traits d'histoire de vie des espèce ..., améliore ces modèles, même si le pouvoir explicatif est assez faible. Ainsi, par exemple, le paysage influence significativement le niveau moyen de bioaccumulation de Pb et Cd chez le campagnol roussâtre ainsi que la pente de la relation entre cette bioaccumulation et les teneurs dans les sols (Figure 24b).
- L'échelle spatiale pour laquelle la relation entre le niveau de bioaccumulation dans les organes des micromammifères et les concentrations totales d'ETM des sols (par opposition aux concentrations extractibles) est la plus élevée diffère selon les ETM, les espèces et le contexte paysager.

On peut donc s'aventurer à penser que l'exposition des individus, majoritaire par la voie trophique (par le régime alimentaire et l'ingestion de sol) en ce qui concerne les ETM, est partiellement modulée, à Metaleurop, par le contexte paysager dans lequel ils évoluent et est à mettre en lien avec la superficie des domaines vitaux des espèces. De plus, qui dit « voie trophique » dit nécessairement « régime alimentaire » ; comprendre les mécanismes de transmission dans un réseau trophique requiert donc de déterminer, et quantifier si possible, le régime alimentaire des différentes espèces cibles. Ce sont donc ces deux aspects, niveau d'exposition des individus *via* le bol alimentaire ingéré et détermination du régime alimentaire, que j'ai commencé à investiguer au cours des Masters d'Anne-Sophie Prudent et de Séverine Drouhot et de la thèse de cette dernière, à la fois sur le site de Metaleurop et de Salsigne, en prêtant une attention particulière aux aspects spatiaux et paysagers.

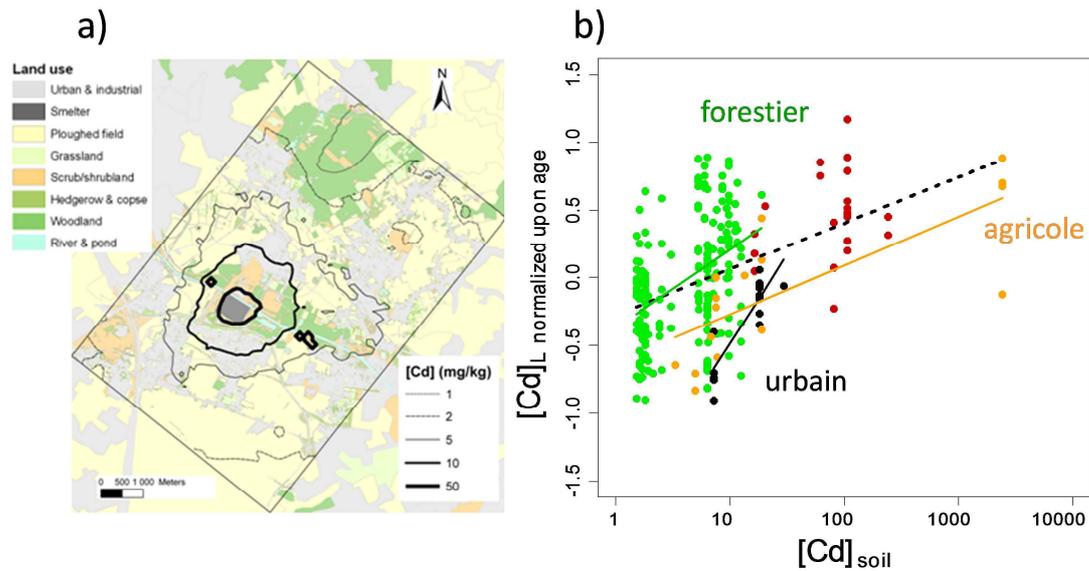


Figure 24. – a) Courbes d'iso-concentration (concentration totales) de cadmium prédites dans les sols à Metaleurop ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ DW), b) Relation entre la concentration de cadmium dans les sols et la concentration dans le foie (normalisée par l'âge) chez le campagnol roussâtre ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ DW) par type paysager (vert : forestier, noir : urbain, orange : agricole, rouge : buissonnant) (d'après [Fritsch et al. 2011](#)).

Les travaux sur le site de Salsigne ont débuté postérieurement à, et sous l'impulsion de ceux sur Metaleurop. Le site de Salsigne, de taille plus modeste que Metaleurop (environ 4 km²), a subi d'importants travaux de remédiation et de réhabilitation suite à l'arrêt de l'exploitation de la mine en 2004 (Figure 25). Ces travaux ont consisté principalement en de l'excavation de sols, de l'immobilisation chimique par grenaille d'acier, et/ou de la phytostabilisation des sols par ensemencement d'assemblages de plantes locales pour éviter les envols de poussière (voir www.difpolmine.org pour plus de détails). Toutefois, certains secteurs de la zone contaminée n'ont pas fait l'objet de remédiation ; le site de Salsigne est donc, en l'état actuel, une mosaïque très hétérogène, tant du point de vue habitationnel (du sol nu jusqu'au bosquet de pins), que de la contamination des sols en Arsenic (As), pour laquelle nous avons montré des contrastes très abrupts allant de 100 à presque 18 000 mg kg⁻¹ MS d'As en quelques dizaines de mètres (Figure 25c). Etant donné la taille restreinte de ce site, les travaux réalisés n'ont pas de réelle dimension paysagère, au sens où on l'entend sur Metaleurop. Ils auront permis toutefois de progresser sur les techniques de détermination du régime alimentaire et d'alimenter la réflexion sur les conséquences de la mobilité des individus au sein d'un paysage très hétérogène (artificialisé/déstructuré) sur leur exposition aux ETM. Un des objectifs de la thèse de Séverine Drouhot sur ce site est d'évaluer dans quelle mesure les opérations de remédiation auront contribué à limiter l'exposition des micromammifères à l'arsenic.

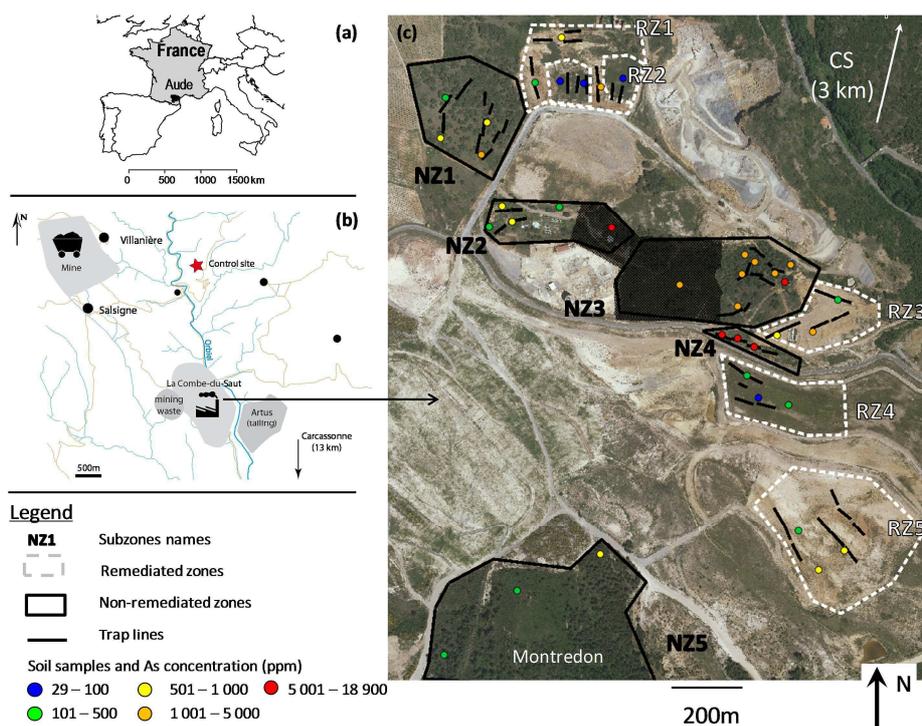


Figure 25. – a) Localisation du site de Salsigne, b) Localisation de l'ancienne mine et du site d'extraction de La Combe-du-Saut, c) Localisation des échantillons de sols et des lignes de pièges de micromammifères. Le site contrôle (CS) est situé à 3 km au Nord-Est. (d'après Drouhot et al. in prep).

4.4.1 Exposition des micromammifères aux ETM

Nous avons évalué l'exposition des micromammifères aux ETM par voie trophique en quantifiant ces derniers dans les contenus stomacaux principalement, ainsi que dans quelques échantillons de fèces de façon à progresser dans la mise au point d'un panel d'outils non létaux pour l'écotoxicologie. Nous avons ensuite cherché à savoir, quand les données étaient disponibles, si ces concentrations pouvaient être mises en relation avec (i) les concentrations dans les sols environnants, (ii) le contexte paysager, (iii) la saison de capture.

Une caractéristique notable est la très forte variabilité interindividuelle de la contamination des contenus stomacaux. Par exemple, pour le mulot sylvestre *Apodemus sylvaticus* les valeurs s'échelonnent de 0,02 à 2900 ppm de Pb et de 0,01 à 148 ppm de Cd à Metaleurop, et de 0,06 à 1668 ppm d'As à Salsigne. De plus, des différences interspécifiques de contamination des bols alimentaires sont observables à Metaleurop, à niveau de contamination des sols et saison équivalent (voir Figure 26), avec la musaraigne carrelet/couronnée *Sorex araneus/coronatus* présentant un bol alimentaire plus contaminé que le mulot sylvestre et le campagnol roussâtre *Myodes glareolus*.

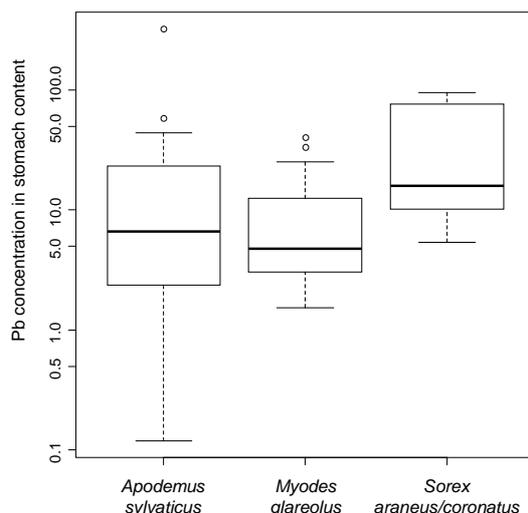


Figure 26. – Concentration en plomb des contenus stomacaux de mulot sylvestre (*A. sylvaticus*), campagnol roussâtre (*M. glareolus*) et musaraigne carrellet/couronnée (*S. araneus/coronatus*) à Metaleurop au printemps 2007.

Aussi, la contamination des contenus stomacaux de mulot sylvestre en Pb et Cd à Metaleurop, et en As à Salsigne (Drouhot et al. in prep), est plus élevée au printemps qu'à l'automne (Figure 27).

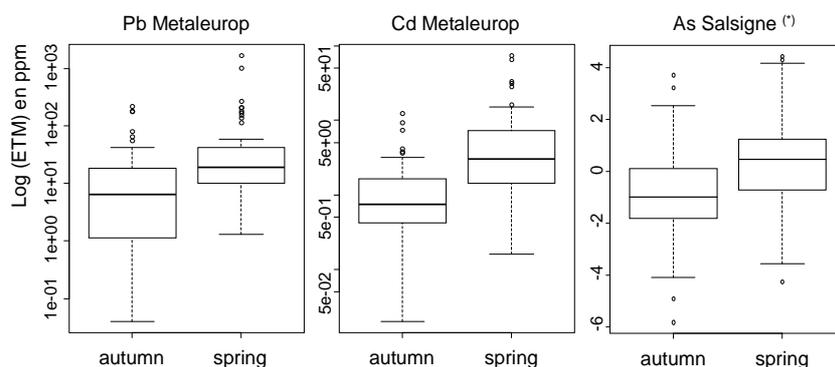


Figure 27. – Concentration en plomb, cadmium et arsenic des contenus stomacaux de mulot sylvestre à Metaleurop et Salsigne. (*) : graphique basé sur les résidus d'un modèle incluant l'âge, le sexe, et le traitement de remédiation.

Le Tableau 12 résume les résultats principaux obtenus à Metaleurop sur les relations entre la contamination des contenus stomacaux et les concentrations totales d'ETM dans les sols mesurées au niveau des lignes de piège dans lesquelles ont été prélevés les individus.

Tableau 12. – Relations entre concentrations totales d’ETM dans les sols et concentration dans les contenus stomacaux de micromammifères à Metaleurop. r_s corrélation non paramétrique de Spearman. CS : contenu stomacal, F : Fèces, NE: non évalué.

| | Tissus | Cd | Pb | Zn |
|--|---------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| <i>Apodemus sylvaticus</i> (aut. 2006) | CS (n=261) | $p=0.058$ | $R^2=0.080,$ $p<0.001$ | $R^2=0.085,$ $p<0.001$ |
| | F | NE | NE | NE |
| <i>Myodes glareolus</i> (prin. 2007) | CS (n=13) | NE | $r_s=0.941,$ $p<0.001$ | $r_s=0.807,$ $p<0.001$ |
| | F (n=10) | NE | $r_s=0.899,$ $p<0.001$ | $r_s=0.929,$ $p<0.001$ |
| <i>Sorex araneus</i> <i>/coronatus</i> (prin. 2007) | CS (n=14) | $r_s=0.547,$ $p=0.043$ | $r_s=0.755,$ $p=0.002$ | $p=0.225$ |
| | F (n=24) | $r_s=0.518,$ $p=0.010$ | $r_s=0.558,$ $p=0.005$ | $p=0.289$ |

Il est certain que les effectifs de campagnol roussâtre et de musaraigne carrelet/couronnée sont très faibles et que l’interprétation des résultats devra être confirmée (ou infirmée) par l’analyse d’un plus grand jeu de données, mais on peut toutefois se risquer sur quelques pistes :

- (i) Quelque soit l’ETM, l’espèce et le tissus analysé, la relation, quand elle est significative, est positive, et ceci au printemps comme à l’automne. Le bol alimentaire semble donc être un intégrateur du milieu environnant en termes de contamination.
- (ii) Contrairement à la situation pour le mulot sylvestre et le campagnol roussâtre, la contamination des contenus stomacaux de la musaraigne carrelet/couronnée en Zn ne suit pas celle de l’environnement. Des caractéristiques physiologiques et métaboliques particulières liées à cet ETM essentiel, donc souvent régulé par les organismes, peuvent en être à l’origine.
- (iii) Le Pb est l’ETM évalué pour lequel la relation est significative pour les 3 espèces. Si je rends les conditions identiques pour comparer le mulot sylvestre et la musaraigne carrelet/couronnée (en réduisant le jeu de données à la même saison et aux mêmes trois mailles), le coefficient de corrélation de Spearman pour le mulot sylvestre, égal à 0.285 n’est pas significativement différent de 0 ($p=0.133$). La corrélation pour cette espèce ne devient donc significative que si l’effectif est très élevé et que l’on a une « bonne » puissance statistique, alors que la corrélation est très significative pour la musaraigne avec de faibles effectifs ($r_s=0.755, p=0.002$). Il semble donc que la contamination des contenus stomacaux de la musaraigne soit un bon reflet de celle des sols telle que mesurée au niveau des lignes de piège, contrairement au mulot. On peut interpréter cette différence entre espèces par le fait que le domaine vital du mulot étant largement plus élevé que celui de la musaraigne, la contamination de son bol alimentaire n’est que très faiblement

dépendante de la contamination du sol à proximité immédiate de la ligne de piège. Il semble en aller de même pour le Zn.

A Salsigne les lignes de pièges n'étant pas systématiquement doublées par un prélèvement de sol, nous avons donc mis en parallèle la variabilité de la contamination en As des sols et celle des contenus stomacaux du mulot sylvestre, l'espèce la plus répandue sur le site, dans les différentes zones (Drouhot et al. in prep.) (Figure 28).

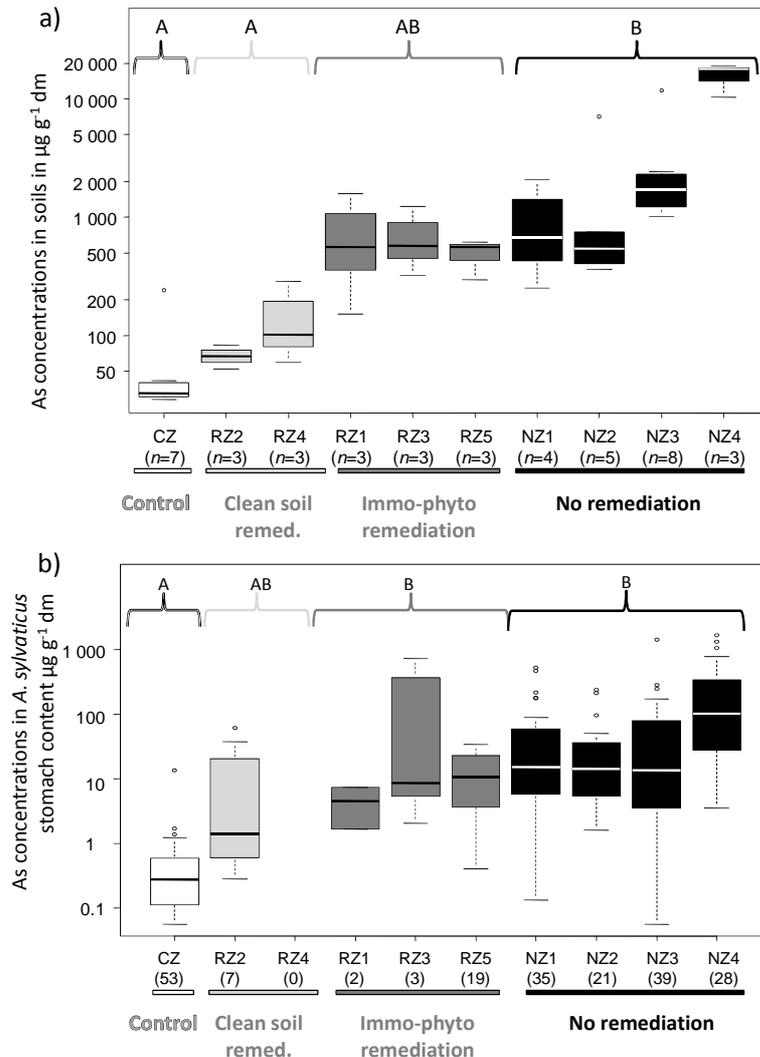


Figure 28. – Concentration en arsenic dans les sols (a) et dans les contenus stomacaux de mulot sylvestre (b) à Salsigne sur le site d'extraction (dans les zones ayant subi ou non des traitements de remédiation) et dans la zone contrôle. Les lettres différentes indiquent des différences entre traitements (d'après Drouhot et al. in prep.).

Schématiquement, les groupes de zones des quatre traitements (1 contrôle et 3 types de remédiation) s'ordonnent selon un niveau de contamination des sols croissant : zone contrôle, zones remédiées par ajout de sol propre, zones remédiées par immobilisation/phytostabilisation, zone non remédiées. Par contre, le pattern est différent quand on analyse la contamination des contenus stomacaux, avec 2 groupes : les contenus stomacaux dans la zone contrôle présentent un niveau de contamination significativement plus faible que ceux de l'ensemble de la zone contaminée. Pour cette dernière, même si les 3

traitements ne diffèrent significativement pas entre eux, des « hotspots » locaux sont observés (par exemple la zone NZ4, qui est un talus de bord de route non dépollué). Cette déconnexion entre la contamination du sol et celle du bol alimentaire est probablement à mettre sur le compte croisé de l'extrême hétérogénéité spatiale de la contamination des sols à petite échelle et de la grande taille du domaine vital du mulot sylvestre : un individu piégé dans une des zones remédiées par ajout de sol propre pourra s'être nourri ailleurs dans un secteur très contaminé.

Un des résultats les plus stimulants concerne l'effet du contexte paysager¹ dans lequel évolue le mulot sylvestre à Metaleurop sur la contamination des contenus stomacaux. La Figure 29 montre cette contamination en Pb et Zn (aucun effet n'est détecté pour le Cd) en fonction de la dominante paysagère, à l'automne 2006, en éliminant statistiquement l'effet de la contamination des sols (voir ci-dessus). Ainsi, à contamination des sols égale, la contamination des contenus stomacaux en Zn et Pb est plus forte dans un contexte paysager de buissons et friches.

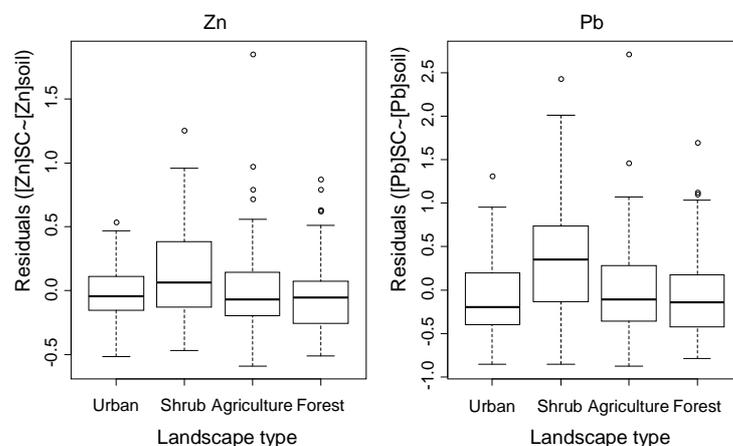


Figure 29. – Concentration en plomb et zinc des contenus stomacaux de mulot sylvestre à Metaleurop au printemps 2006 en fonction du contexte paysager (les valeurs de concentration sont normalisées par rapport à celles des sols).

Ces analyses, qui seront à confirmer en analysant un jeu de données plus étoffé notamment pour le campagnol roussâtre et la musaraigne carret/couronnée (ou un autre insectivore) suggèrent :

- (i) Des différences interspécifiques d'exposition aux ETM, une forte variabilité interindividuelle sur des zones similaires, et un effet du contexte paysager. Il semble donc important de mieux comprendre les raisons de cette variabilité de l'exposition en décrivant la structure locale de ces réseaux trophiques² *via* la détermination du régime alimentaire des espèces et de sa variabilité saisonnière, interspécifique et paysagère.
- (ii) Une nécessaire prise en compte de la dimension spatiale dans la compréhension de l'exposition des individus : l'échelle pertinente pour relier la contamination du contenu stomacal à celle de l'environnement, ou à la disponibilité des items alimentaires, n'est très probablement pas la même pour le mulot sylvestre que pour

¹ Les rôles du contexte paysager et de la biodiversité sont documentés par des données empiriques dans le domaine parasitologique mais restent pour l'instant assez peu explorés dans le domaine de la transmission de contaminants chimiques.

² D'autres facteurs peuvent aussi expliquer cette variabilité de l'exposition aux ETM, comme par exemple les caractéristiques physico-chimiques des sols qui affectent la mobilité et la biodisponibilité des ETM.

la musaraigne carrelet/couronnée étant donné les différences de taille de domaine vital.

4.4.2 Vers une meilleure connaissance des réseaux trophiques : analyse du régime alimentaire des micromammifères par approche moléculaire

L'approche classiquement utilisée depuis 50 ans pour déterminer le régime alimentaire des micromammifères -et des mammifères en général- consiste à identifier les restes alimentaires présents dans le tractus digestif ou dans les fèces (Martin et al., 2000) *via* des techniques histologiques de coloration des tissus, et des techniques de microscopie. La taille des fragments alimentaires retrouvés pour les micromammifères, souvent inférieure au millimètre, ne rend la tentative de leur identification efficace et précise que si l'on dispose de spécialistes de la morphologie des taxons animaux et végétaux en présence et/ou d'une collection de référence de tissus préparés. L'ampleur de la tâche pour établir cette collection peut être colossale car il est judicieux de disposer de la majorité des taxons animaux et végétaux des zones échantillonnées (en espérant qu'ils soient consommés par les micromammifères étudiés), et de préparer différents organes caractérisés par des formes microscopiques différentes (feuille, racine ...). Ainsi, bien qu'elles aient été appliquées avec succès (voir par exemple Abt and Bock (1998), Lantova and Lanta (2009)), la lourdeur de ces approches les a rendues maintenant quasiment obsolètes, d'autant plus que des méthodes alternatives moléculaires basées sur la détection de l'ADN des items consommés se sont développées depuis environ deux décennies (Symondson, 2002, King et al., 2008, Pompanon et al., 2012). Ces méthodes ont naturellement évolué au cours du temps, selon trois stades successifs permettant une analyse de plus en plus poussée de la diversité du régime alimentaire (Pompanon et al., 2012) : (1) l'amplification d'ADN en utilisant des amorces spécifiques à tel ou tel espèce/genre, (2) l'amplification d'ADN en utilisant des amorces génériques ou orientées sur un groupe taxonomique ciblé, puis ensuite le clonage et le séquençage des produits de PCR, (iii) l'amplification d'ADN en utilisant des amorces universelles puis le séquençage de nouvelle génération (NGS), qui « lit » de façon massive les séquences ciblées d'ADN sans avoir à passer par la lourde étape de clonage. L'identification des produits amplifiés se fait ensuite par comparaison avec des séquences disponibles sur des bases de données accessibles sur le Web (par exemple GeneBank) ou avec une collection de référence faite à dessein. C'est l'approche de *metabarcoding* (Valentini et al., 2009), développée par analogie avec la lecture du code barre d'un produit qui livre une quantité d'informations sur ce produit, le code barre dans notre cas étant constitué par « l'empilement » de millions de séquences ADN qui diffèrent entre elles de quelques paires de bases. Les premières techniques moléculaires développées ne sont cependant pas obsolètes car elles peuvent être combinées à du NGS pour, si besoin, faire un focus sur tel ou tel taxon si l'approche NGS ne se révèle pas suffisamment précise (pour une analyse détaillée des stratégies d'analyses moléculaires en matière de régime alimentaire, de leurs avantages et limites, se référer à la synthèse éclairante de Pompanon et al. (2012)).

Avec Renaud Scheifler, collègue écotoxicologue intéressé aux approches écologiques, nous avons décidé en 2007-2008 de nous lancer dans l'étude du régime alimentaire des micromammifères sur les sites contaminés que nous suivions (Metaleurop puis Salsigne). Les premiers essais ont été effectués lors des TER (stages de Master 1) de Séverine Drouhot et Anne-Sophie Prudent en adaptant des techniques microscopiques « ancestrales ». Devant les limitations inhérentes à ces protocoles (lourdeur, faible spécificité pour les items végétaux), nous avons tissé des liens avec des collègues molécularistes comme Christelle Tougard (ISEM) et Nicolas Capelli (UMR Chrono-environnement), puis par la suite François Pompanon (LECA Grenoble), pour nous focaliser sur les méthodes moléculaires durant le

Master 2 et la thèse de S. Drouhot. Partie de protocoles basés sur le classique clonage d'amplicons, Séverine utilisera par la suite le séquençage de nouvelle génération.

Même si l'avenir des études de régime alimentaire réside très certainement dans les méthodes moléculaires il me semble tout de même intéressant d'avoir conscience de l'information que peuvent apporter les méthodes microscopiques classiques. Anne-Sophie Prudent a quantifié l'abondance relative des items alimentaires de 42 musaraignes carrelet/couronnée capturées sur 3 mailles du site de Metaleurop. Pour les arthropodes, il est parfois possible de poser le diagnostic jusqu'à la famille (Figure 30a). Il est difficilement contestable qu'il existe beaucoup de biais dans cette quantification au niveau individuel. On peut toutefois penser que ces biais restent relativement constants pour chaque catégorie alimentaire (vers de terre, insectes, mollusques...) et que donc on peut s'autoriser des comparaisons de situations pour chacune des catégories. Ainsi, par exemple, l'abondance relative des insectes dans le régime alimentaire de la musaraigne carrelet/couronnée est moins élevée au printemps qu'à l'automne alors que c'est la situation inverse pour les vers de terre (Figure 30b et c).

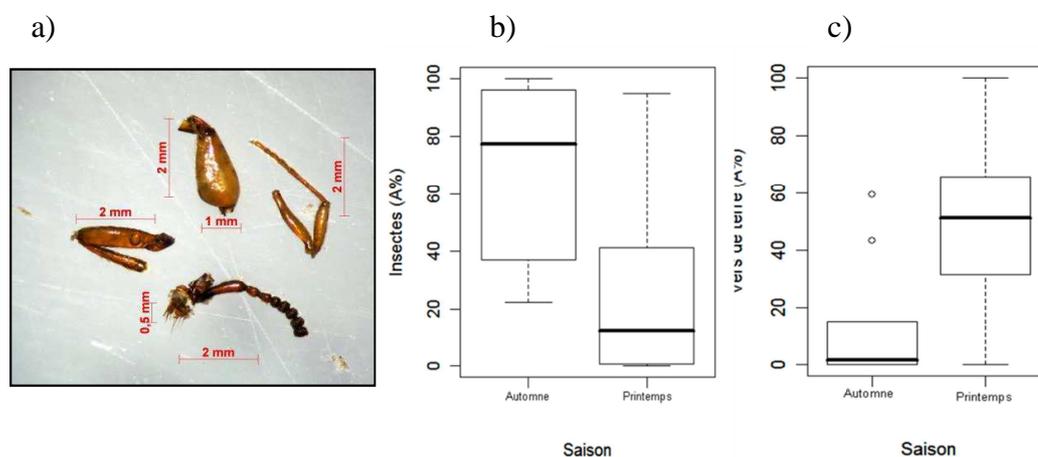


Figure 30. – Régime alimentaire de la musaraigne carrelet/couronnée à Metaleurop, automne 2006 et printemps 2007. a) Fragments d'Hyménoptère Formicidae. B) et c) Abondance relative en pourcentage (A%) des insectes et vers de terre: $A\%$ de l'item $i = (S_i / S) \times 100$, avec S_i = surface totale des fragments de l'item i , et S = surface totale des fragments pris en compte.

Dans le cadre de la thèse de Séverine Drouhot, l'échantillon analysé provenant du site de Salsigne se composait de 84 contenus stomacaux et 19 fèces de mulot sylvestre (l'espèce la plus répandue sur le site), 5 contenus stomacaux de campagnol des champs et de souris à queue courte (*Mus spretus*) et 2 contenus stomacaux de musaraigne musette (*Crocidura russula*). Les échantillons de mulot sylvestre proviennent de l'ensemble des zones (contrôle, remédiation) et l'effectif de contenus stomacaux est presque équilibré entre le printemps et l'automne (46 vs. 38). Dans chaque échantillon l'ADN a été amplifié avec 3 paires d'amorces qui sont jugées adaptées à la diversité potentielle du régime alimentaire de ces espèces : amorces universelles pour les plantes (gène chloroplastique), amorces pour les vers de terre et amorces pour les mollusques et arthropodes (gène mitochondrial 16S). Le séquençage a été réalisé avec le HiSeq2000 (Illumina). Au moment où j'écris ce manuscrit, les résultats subissent tout juste un premier traitement bio-informatique ; les analyses et interprétations données ici sont donc très préliminaires. Le concept de *Molecular Operational Taxonomic Unit* (MOTU, Blaxter et al. (2005)) a été proposé dans la lignée du développement des techniques de *barcoding* moléculaire. Il s'agit de contourner le fait que parmi les séquences génétiques issues d'une analyse d'échantillons environnementaux (prélèvements de sols, d'eau ... ou de contenus stomacaux) par *barcoding* certaines peuvent être assignées à des

taxons connus et d'autre non. Dans ce dernier cas, ces séquences peuvent appartenir à des taxons non référencés dans les banques de données (par exemple GeneBank) car on ne dispose pas des séquences génétiques ou alors à des taxons non encore décrits. Nous reprendrons donc ce concept souple pour décrire nos résultats. Le Tableau 13 donne un descriptif sommaire, toutes espèces de micromammifères confondus, du degré d'assignation taxonomique, qui se révèle assez fin. En effet, entre 35% (mollusques/arthropodes) et 100% (vers de terre) des MOTU sont assignés à l'espèce, ce qui est inespéré lorsqu'on travaille avec des méthodes microscopiques classiques.

Tableau 13. – Description de la richesse et de l'assignation taxonomique des items alimentaires de micromammifères à Salsigne déterminés par séquençage de nouvelle génération (pourcentage d'homologie avec les séquences de référence de Genebank supérieur ou égal à 95%). MOTU : *Molecular Operational Taxonomic Unit*.^(*) : Assignation taxonomique la plus fine

| Amorces | Nb. total de séquences | Nb. total de MOTU | Nb. de MOTU assignés à l'espèce ^(*) | Nb. de MOTU assignés au genre ^(*) | Nb. de MOTU assignés à la famille ^(*) |
|----------------------------|------------------------|-------------------|--|--|--|
| Végétales | 25 394 505 | 56 | 28 | 8 | 10 |
| Mollusques/ arthropodes | 56 221 844 | 45 | 16 | 3 | 2 |
| Vers de terre | 13 950 035 | 4 | 4 | 0 | 0 |

La Figure 31 donne un aperçu de la richesse et de la diversité des items alimentaires par individu chez le mulot sylvestre dans les différentes zones échantillonnées et par saison. On voit apparaître des différences saisonnières marquées dans la zone témoin et les secteurs non remédiés (donc les habitats peu impactés par une intervention humaine), avec une richesse et une diversité plus importantes au printemps, *versus* la zone remédiée avec ajout de sol propre dans laquelle aucun contraste saisonnier n'est semble-t-il observable (dans cette zone récemment remédiée la végétation est pauvre et le couvert végétal très faible).

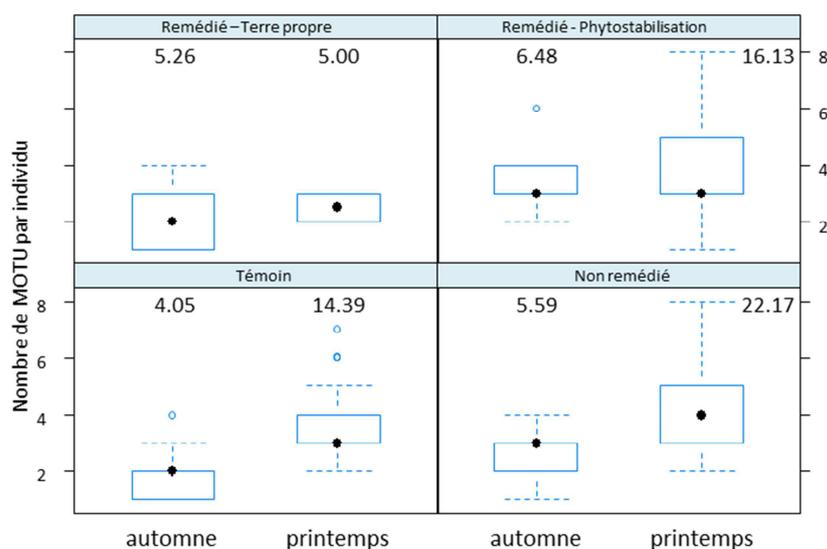


Figure 31. – Richesse et diversité du régime alimentaire du mulot sylvestre à Salsigne (déterminé par séquençage de nouvelle génération) en fonction du type de zone (témoïn, remédiation) et de la saison. L'indice de diversité de Simpson est donné en haut des boîtes à moustache. MOTU : *Molecular Operational Taxonomic Unit*.

Il reste encore un travail important d'analyse de ces résultats : (i) en prenant en compte l'identité des espèces consommées, leurs traits d'histoire de vie, notamment eu égard à leur capacité de bioaccumulation d'arsenic quand celle-ci est connue, (ii) en les mettant en relation avec la contamination en arsenic des contenus stomacaux et des organes des micromammifères, et avec les inventaires de végétation réalisés sur place. On distingue toutefois clairement le potentiel très prometteur de ces techniques pour décrire finement et quantifier les réseaux trophiques, même si pour l'instant le nombre de séquences obtenues pour chaque MOTU dans chaque échantillon ne peut pas être considéré comme proportionnel à la quantité des items ingérés. En effet, cette quantité de séquences dépend fortement des conditions initiales de la PCR qui va « accrocher » plus ou moins fortement, donc amplifier plus ou moins grandement, telle ou telle séquence (Pompanon et al., 2012). Aussi, dans une optique de développement de test non létaux, nous chercherons à comparer l'information obtenue par les contenus stomacaux et par les fèces (complémentarité ou redondance des taxons identifiés).

5. Bilan, programmes en cours et perspectives

Je vais maintenant tenter de répondre à trois questions qu'il convient de se poser à ce stade de la rédaction de l'Habilitation à Diriger des Recherches, et donc à ce stade de la carrière d'un enseignant-chercheur (je passerai sous silence l'aspect enseignement, car il est sans objet ici, bien qu'à mon avis ces questions, transposées à l'enseignement, sont tout aussi pertinentes) : Quel chercheur suis-je ? Quelle a été ma contribution scientifique au domaine ? Quel avenir pour mes recherches ? J'avoue honnêtement ne pas pouvoir apporter de réponses très tranchées et définitives à chacune de ces questions mais juste des réflexions.

5.1 *Quel chercheur suis-je ?*

Une réponse simpliste à cette question pourrait être trouvée dans mon cursus universitaire, centré autour de la biologie et de l'écologie, mais avec un diplôme de parasitologie (DEA) et d'immunologie (DU). J'apporterai une autre réponse à cette question en ayant un recul sur les domaines dans lesquels j'ai publié, suivant le principe qui veut que l'on existe par ce que l'on produit. Je considérerai ici l'ensemble des publications que j'ai écrites et co-écrites, donc dépassant le strict cadre des travaux présentés dans ce mémoire. Voici les catégories du *Web of Science* auxquelles ces publications sont rattachées, par ordre décroissant du nombre de publications : Parasitologie, Médecine tropicale, Zoologie, Maladies infectieuses, Ecologie, Santé publique, environnementale et professionnelle, Médecine interne générale, Sciences environnementales, Sciences multidisciplinaires, Biodiversité et conservation, Immunologie. Même s'il est admis que ces catégories restent très larges et imprécises, elles donnent quand même une idée des domaines dans lesquels j'ai publié. Dois-je alors considérer que j'ai une activité de recherche pluridisciplinaire/interdisciplinaire/transdisciplinaire, ou que je fais preuve de dispersion thématique ? Il appartiendra aussi au lecteur de ce mémoire d'en juger. La pluridisciplinarité est maintenant très à la mode, et énormément de laboratoires de recherche revendiquent cette étiquette¹, tant et si bien que, en étant un peu provocateur, le spécialiste devient suspect de renfermement. Sans rentrer dans un exposé de sémantique, dont je serais d'ailleurs incapable, le gradient pluridisciplinarité – interdisciplinarité – transdisciplinarité reflète un gradient allant de la simple juxtaposition de disciplines autour d'un problème à une modification réciproque des disciplines aboutissant à des questionnements scientifiques nouveaux. Je me considère d'abord comme un écologue intéressé à comprendre le fonctionnement des réseaux trophiques, ensuite comme un écologue cherchant à réinvestir ces connaissances dans l'analyse des mécanismes de transmission de contaminants chimiques et biologiques. Je situe donc mes recherches dans un contexte pluridisciplinaire certain, en témoignent par exemple les activités en Chine où je côtoie médecins, parasitologues, géographes.... Quant à savoir si mes recherches conduisent à des modifications profondes d'approches et à une émergence d'une discipline nouvelle, il me semble évident que ce n'est pas le cas. Le décalage entre la perception que j'ai de mon profil de chercheur (écologue) et les catégories disciplinaires dans lesquelles je publie le plus (parasitologie, médecine) peut s'expliquer de plusieurs façons. La relative plus grande facilité à mobiliser des financements sur des thématiques étiquetées « santé publique » ou « contamination des écosystèmes » via des agences nationales ou internationales (NIH, ADEME, Europe, ...) en est une. Mais cette situation entraîne à mes yeux une inévitable dispersion thématique, tout au moins un nécessaire investissement d'énergie dans plusieurs disciplines, alors forcément peu ou mal approfondies.

¹ Je me permets ici, avec ma courte expérience de Directeur-Adjoint de l'UMR Chrono-environnement, une parenthèse sur la pluridisciplinarité : l'évaluation de l'UMR par l'AERES à laquelle j'ai contribué m'a fait réaliser que, même si les choses progressent, les structures institutionnelles n'ont pas encore trouvé les bons outils pour mesurer et évaluer la pluridisciplinarité dans la recherche...

5.2 *Quelle a été ma contribution scientifique au domaine ?*

Voilà une question bien difficile car elle pose la question de l'originalité des travaux dans le contexte international et m'oblige à une analyse individuelle alors que mon travail s'inscrit, par essence, dans une dynamique de groupe sans laquelle ce mémoire n'existerait tout simplement pas. Le corpus de données le plus large que « j'ai » acquis est relatif à l'écologie de la transmission d'*E. multilocularis* ; c'est donc principalement sur cette problématique que je peux apporter un éclairage sur mon apport.

Ma contribution est placée sous le sceau d'une démarche intégrative, comparative, écologique et éco-épidémiologique du transfert d'un parasite dans les écosystèmes terrestres. En ce sens, elle s'inscrit, très modestement, dans la lignée des approches de J.A. Rioux sur la leishmaniose et la peste (Rioux et al., 1990), de P. Hudson sur les lagopèdes et leurs pathogènes (Hudson et al. 2002), de R. Ostfeld sur la Borréliose de Lyme (Ostfeld et al., 2008)..., qui cherchent à comprendre les relations entre le fonctionnement des populations, communautés et écosystèmes et le transfert et les effets de pathogènes. La Figure 32a dépeint, de façon très simplificatrice, la complexité du réseau trophique terrestre que l'on rencontre classiquement dans l'Est de la France. Le niveau taxonomique assigné aux « boîtes » est très variable (certaines « boîtes » font l'objet de regroupements très larges), adapté à la problématique, et les flèches représentant les liens trophiques ne sont pas exhaustifs et ne représentent pas l'intensité des liens ni leurs variations temporelles. Moyennant quelques changements d'espèces, ce réseau trophique -en tout cas sa structure globale avec les prédateurs, les micromammifères, les invertébrés ...- est relativement facilement adaptable à d'autres situations biogéographiques comme le Sud de la France et la Chine. C'est le fonctionnement d'une petite partie de ce complexe que j'ai essayé de décrire à travers mes travaux pour comprendre notamment les mécanismes de transmission d'*E. multilocularis*. Ainsi, la figure Figure 32b isole les différents protagonistes potentiellement impliqués dans le cycle parasitaire (les communautés de micromammifères hôtes intermédiaires et de carnivores hôtes définitifs) ainsi que les voies de transmission du parasite et résume les apports principaux des travaux présentés.

Il me semble qu'une contribution inédite réside dans le fait d'avoir « décortiqué » le système de transmission en France et d'avoir ainsi suggéré l'existence d'au moins deux mécanismes de contrôle du niveau de transmission du parasite chez le renard, l'un guidé principalement par les variations de densité des hôtes intermédiaires (Raoul et al., 2010) et l'autre par les variations de densité de l'hôte définitif (renard, (Raoul et al., 2003)). Nous avons été témoins du passage du premier mécanisme au second lors de la chute drastique des densités de renard dans le Haut-Doubs en 1996-1997, qui a précédé la chute du niveau de contamination des renards alors que les densités d'hôtes intermédiaires étaient au plus haut en 1998. Il est certain que nous manquons de données de terrain pour établir de façon claire les conditions dans lesquelles ces deux mécanismes opèrent ensemble ou passent de l'un à l'autre. Ce résultat souligne, au passage, l'importance des suivis long-terme de terrain pour être capables d'extraire du bruit de fond inhérent à tout système des patterns relatifs aux mécanismes d'intérêt.

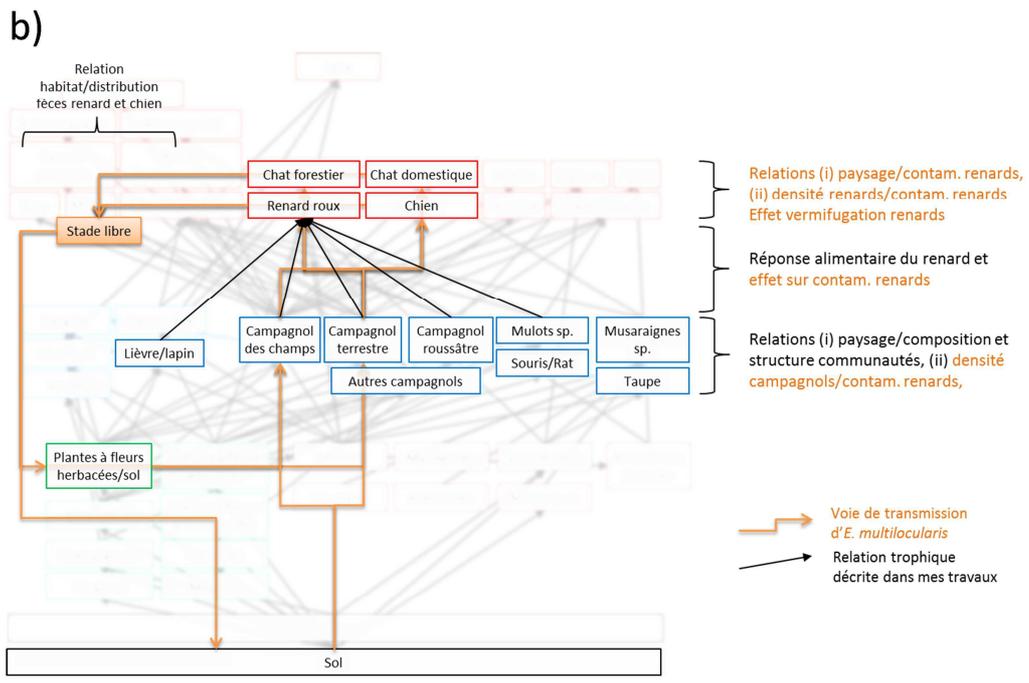
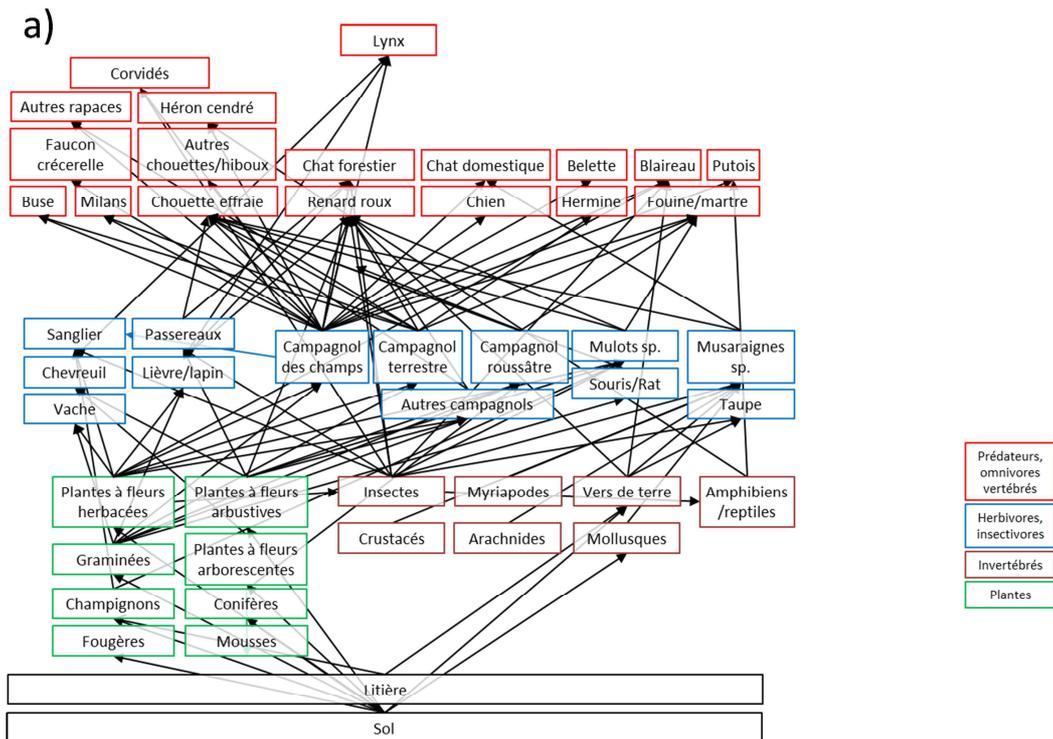


Figure 32. – a) Réseau trophique terrestre schématisé simplifié, caractéristique de la plupart des écosystèmes de l’Est de la France, avec la désignation de quelques relations trophiques ; b) Différents protagonistes impliqués dans la transmission d’*E. multilocularis*, et synthèse des apports scientifiques des travaux présentés dans ce mémoire.

Si l’augmentation de la prévalence du parasite dans de nombreuses populations de renard en Europe est concomitante de l’augmentation quasi-généralisée des populations de renard, aucune étude factuelle, éliminant d’autres facteurs susceptibles d’agir sur le cycle parasitaire

(paysage...), n'est disponible pour démontrer le rôle de la densité de renard sur le niveau de contamination des populations de renard, limitant ainsi la comparaison avec nos données.

De nos résultats ressortent aussi l'importance de considérer la non-linéarité dans les mécanismes de transmission trophique (en témoignent les relations asymptotiques entre densité des hôtes intermédiaires et contamination des populations de renard), et le découplage entre patterns de réponse alimentaire et de réponse parasitaire chez le prédateur-hôte (ici le renard). De cette dernière constatation découle alors le fait qu'on ne peut pas, sur la simple analyse de la relation prédateur-proie, prédire quelles seront les conséquences en termes d'intensité de la transmission. A ma connaissance de tels mécanismes n'ont jamais été démontrés pour *E. multilocularis*. Seules les études de Hegglin et al. (2007) et Robardet et al. (2008) ont comparé la prévalence parasitaire chez le renard avec l'occurrence des hôtes intermédiaires dans le régime et les densités de micromammifères dans 3 situations sur un gradient allant d'un contexte urbain à un contexte rural, ce qui n'autorise pas une analyse fine de la réponse alimentaire couplée à la réponse parasitaire. Il me paraît maintenant intéressant d'aller plus loin dans l'analyse des mécanismes de réponse alimentaire du prédateur en incluant une réelle analyse des interactions dans le choix des proies dans un système où existent plusieurs proies hôtes intermédiaires principales (comme c'est le cas en Franche-Comté avec les campagnols terrestres et des champs, mais aussi en Chine sur le plateau Tibétain avec les différentes espèces d'*Ochotona* et de *Microtus*), en prenant en compte les différentes formes possibles de réponse fonctionnelle (Type I, II et III), et d'en comprendre les résultats en terme de transmission. C'était un aspect limitant dans le travail que j'ai mené. Nous en reparlerons dans les perspectives (cf. ci-dessous).

La littérature scientifique en langue anglaise sur les relations entre utilisation de l'espace et structure et composition des assemblages de micromammifères en Chine est globalement assez peu fournie, surtout si l'on considère la grande richesse de ce taxon et la diversité des situations biogéographiques rencontrées (Smith and Xie, 2008). Beaucoup d'études ont une approche mono-spécifique et se focalisent sur les espèces « peste », ou « à problème », c'est-à-dire ayant une incidence économique car occasionnant des dégâts aux prairies, aux cultures, aux stocks de denrées (voir par exemple Chen et al. (1982))... Nous avons apporté des éléments de compréhension de l'organisation des assemblages en réponse aux contraintes anthropiques dominantes sur les paysages actuels du centre de la Chine: la pression de pâturage et la gestion forestière. Un des résultats clé est que l'extension de l'habitat optimal d'*Ochotona curzoniae* et *Cricetulus kamensis* (prairies dégradées) et de *Microtus limnophilus* (prairies de bonne qualité) sur le plateau Tibétain rend possible des pullulations, avec des périodes de très forte densité. Cette situation produit un terrain favorable à une transmission accrue d'*E. multilocularis* à l'homme, donnant lieu à des prévalences humaines parmi les plus hautes au monde (Li et al., 2005). Nous avons analysé une des « courroies de transmission » possibles entre ces deux compartiments (homme et hôtes intermédiaires) : des chiens, en densité importante dans les villages, contaminent l'environnement proche des habitations avec leurs fèces, distribuées en concentration élevée et contenant les œufs du parasite pour plus de 20% d'entre elles. Ces chiens se contaminent très probablement en consommant des micromammifères présents dans les prairies environnant les villages. La mauvaise qualité du matériel osseux retrouvé dans les fèces de chien a fortement limité l'identification des proies : les méthodes moléculaires évoquées par ailleurs dans ce document sont maintenant à même de lever ce verrou technique. Si le rôle du renard tibétain dans l'entretien du cycle sauvage du parasite est incontestable, l'interaction avec le cycle péri-domestique auquel contribue le chien reste une question totalement ouverte. Il faut mentionner que dans cette situation de l'Est du plateau tibétain les densités d'hôtes définitifs, tant le renard tibétain que le chien, ne sont pas limitantes pour la transmission. Ces résultats sur le fonctionnement global du cycle

parasitaire dans cette partie de la Chine sont à mettre en parallèle avec, et viennent renforcer, le modèle développé en Franche-Comté depuis les années 80 qui est basé sur une influence forte du contexte paysager. L'extension de prairies permanentes sur la zone des plateaux est favorable au développement de pullulations de campagnols des champs et terrestres (Giraudoux et al., 1997, Delattre et al., 1999), et l'incidence de l'échinococcose alvéolaire humaine (Viel et al., 1999), ainsi que le pourcentage de renards contaminés (Raoul et al., 2010) ont été reliés au risque de pullulation des hôtes intermédiaires. Le rôle du chien dans la contamination de l'environnement et les modalités de sa contamination par consommation des hôtes intermédiaires restent encore à élucider. Le premier point est un des objectifs de la thèse de Zeinaba Said-Ali, doctorante à Chrono-environnement. La définition des assemblages dans les différentes situations en Chine reste toutefois assez fragile dans le sens où elle ne repose que sur un échantillonnage ponctuel qui n'intègre donc pas la variabilité saisonnière et pluriannuelle qui peut modifier la perception de la structure des assemblages. Ainsi, la procédure de classification pour la définition d'assemblages que nous avons proposés devrait-elle être appliquée à des jeux de données intégrant cette variabilité temporelle. Conséquemment, les modèles spatiaux de prédiction des assemblages sur la base de variables environnementales n'en seront que plus réalistes et pertinents. Pour des raisons logistiques évidentes, et pour assurer une transmission des savoirs et compétences, il serait nécessaire d'avoir un relais d'équipes chinoises formées à l'écologie des communautés et à l'échantillonnage de terrain qui puisse assurer sur place les suivis adéquats. Ce n'est pour l'instant pas le cas, à l'exception du groupe de Wang Zhenghuan de l'East China Normal University à Shanghai, spécialiste de biologie de la conservation, qui s'intéresse à l'écologie du renard tibétain et donc à ses proies potentielles.

Enfin, et même si les résultats ne sont pour l'instant que très préliminairement analysés, l'analyse du régime alimentaire des micromammifères par biologie moléculaire me paraît prometteuse à au moins deux titres. Le premier concerne bien évidemment une meilleure compréhension des voies d'exposition des animaux par les ETM, en identifiant avec une grande précision les items alimentaires réellement consommés (Preziosi and Pastorok, 2008). Très peu d'études de terrain mettent en relation les variations observées du régime alimentaire d'une espèce cible avec les patterns d'exposition et d'accumulation d'ETM. En se basant sur la comparaison des signatures isotopiques du carbone et de l'azote du mulot sylvestre, du campagnol roussâtre et du campagnol des champs avec celles de proies potentielles, van den Brink et al. (2011) en déduisent les régimes alimentaires de ces deux espèces et établissent des corrélations entre la concentration en cadmium dans les reins et les teneurs en δN et δC , donc le régime alimentaire. En utilisant la même technique isotopique, Morrissey et al. (2010) montrent un changement du régime alimentaire des femelles de deux espèces de cincle (*Cinclus cinclus* et *Cinclus mexicanus*) durant la période de ponte, et relient ce changement à une augmentation de la concentration de mercure, de DDT et de PCB dans les œufs. Le niveau taxonomique des items alimentaires dans ces deux études reste toutefois assez grossier (« *grass vegetative* », « *grass seed* », « *earthworm* »... dans le premier cas, et « *coleoptera* », « *plecoptera* », « *trichoptera* »... dans le second cas), et le régime alimentaire n'est déduit que par analogie entre signatures isotopiques. Les analyses moléculaires sont probablement à même de lever ces obstacles. Le second aspect, non déconnecté du premier, a trait à une question d'écologie plus fondamentale qui concerne la réponse alimentaire aux variations de disponibilité de l'offre alimentaire chez les micromammifères : qu'en est-il exactement des variations du régime alimentaire des micromammifères en réponse aux variations spatiales et temporelles de la disponibilité des végétaux et invertébrés ? Schipper et al. (2012) démontrent l'importance de ces mécanismes dans l'exposition de la chevêche d'Athéna au cadmium.

5.3 *Quel avenir pour mes recherches ?*

Mes perspectives de recherche à moyen et long terme s'inscrivent dans la compréhension du fonctionnement des réseaux trophiques, tels que sommairement décrits par exemple dans la Figure 32, pour, mais pas nécessairement exclusivement, éclairer les mécanismes de transfert de contaminants biologiques et chimiques. Le lecteur aura sans doute compris que je souhaite renforcer la collaboration avec des spécialistes des nouvelles techniques de biologie moléculaire pour l'analyse des régimes alimentaires (F. Pompanon, C. Tougard), mais aussi pour le diagnostic parasitaire quantitatif, et la détection de génotypes parasitaires, dans la problématique de transmission d'*E. multilocularis* (J. Knapp). J'attacherai beaucoup d'importance à continuer à m'impliquer dans l'acquisition de données de terrain, tellement nécessaires pour tester et valider hypothèses et questionnements. Le suivi à moyen et long terme des systèmes étudiés, même s'il s'avère compliqué par la difficulté de mobiliser, sur le moyen et long terme, des fonds et du personnel en capacité d'assurer les opérations de terrain et de laboratoire, me semble indispensable. Enfin, un nouvel univers s'est ouvert à moi par le biais de la rencontre avec Antoine Perasso, mathématicien recruté dans l'UMR Chrono-environnement en 2010 : la modélisation mathématique. Même si mes compétences mathématiques restent désespérantes, la collaboration avec Antoine, et Clémentine Fritsch de l'UMR Chrono-environnement, est prometteuse car elle nous permettra d'explorer un certain nombre de pistes sur des questions restant en suspens.

5.3.1 Biodiversité des ressources, régime alimentaire et transfert d'ETM chez les micromammifères

Cet axe de recherche est actuellement en émergence dans le cadre de la thèse de Séverine Drouhot mentionnée ci-dessus (programme Salsigne financé par l'ADEME) et du programme Biotroph, financé par le Conseil Régional du Nord-Pas de Calais (appel d'offre conjoint avec la Fondation pour la recherche sur la biodiversité) et l'ADEME (2012-2014) et qui concerne le site d'étude de Metaleurop. Sur ce site, sept zones (mailles de 500 x 500m), incluant un site témoin, ont été échantillonnées, à l'automne et au printemps, selon (i) un gradient paysager (donc un gradient supposé de biodiversité des ressources) à niveau de contamination des sols comparable, et (ii) un gradient de contamination des sols, à paysage comparable, donc niveau de ressource supposé comparable. Le printemps et l'automne sont choisis car représentatifs de deux situations contrastées en terme de disponibilité des principales ressources alimentaires, avec démarrage de la végétation et quasi-absence d'insectes au début du printemps. Ces zones ont déjà fait l'objet d'analyses des teneurs en ETMs dans les sols et d'une description paysagère globale (Fritsch et al., 2010), ainsi que de dosages d'ETMs dans les micromammifères (Fritsch et al., 2011). Dans chacune des zones, des inventaires de végétation et d'invertébrés ont été réalisés en 2012 par le Centre régional de phytosociologie agréé Conservatoire Botanique National de Bailleul et l'Observatoire Régional des Invertébrés de Franche-Comté. Les analyses de 12575 individus de l'entomofaune volante et de 2299 individus de l'entomofaune marcheuse capturés au printemps ont abouti à identifier respectivement 80 et 82 taxons (l'identification des prélèvements d'automne est en cours). Un total de 352 espèces de plantes vasculaires et de 50 espèces de bryophytes ont été aussi identifiées, et 37 types de végétation (8 arborescents, 7 arbustifs et 22 herbacés) ont été cartographiés sur les 7 zones. Sur chacune de ces zones nous déterminerons le régime alimentaire des micromammifères capturés (mulot sylvestre principalement) selon les méthodes présentées plus haut. Sur ces zones, une collaboration avec Clémentine Fritsch et Nico van den Brink (Centre de recherche Alterra à Wageningen au Pays-Bas), apportera un éclairage complémentaire avec la détermination des rapports isotopiques chez les micromammifères et dans les items alimentaires principaux.

Il s'agira ensuite de produire une analyse croisée détaillée, en prenant en compte la dimension spatiale et temporelle : (i) de la diversité des ressources alimentaires végétales et animales, (ii) du régime alimentaire des micromammifères déterminé par biologie moléculaire (permettant une vision instantanée des items consommés) et par isotopes stables (permettant une vue plus intégrative dans le temps de la consommation), (iii) de la variation de la contamination des contenus stomacaux, reflétant l'exposition des individus, (iv) de la variation de l'accumulation des ETM dans les tissus, intégratrice de l'exposition sur le long terme. La comparaison des résultats obtenus sur le mulot sylvestre (l'espèce dominante dans les deux cas) à Metaleurop et à Salsigne, donc dans deux contextes écologiques et biogéographiques différents, sera probablement riche en enseignements sur l'écologie trophique de cette espèce largement répandue dans les écosystèmes européens et sur les mécanismes de transfert des ETM chez cette espèce.

Eve Afonso, collègue de l'UMR Chrono-environnement, développe depuis quelques temps des recherches sur les interactions entre pollution et parasitisme, à la fois sur mulot sylvestre à Metaleurop et sur le petit rhinolophe en Franche-Comté. Des discussions récentes nous ont fait envisager l'application de séquençage de nouvelle génération pour un diagnostic parasitaire « global » des individus piégés à Metaleurop. Cette composante importante dans la structuration des communautés pourrait alors compléter utilement le corpus de connaissances acquises sur Metaleurop et permettre de tester des hypothèses innovantes sur les relations entre régime alimentaire, pollution et parasitisme.

Par ailleurs, des analyses en cours de publication par Clémentine Fritsch, auxquelles je suis associé, cherchent à évaluer, sur Metaleurop, s'il existe des interactions entre niveau de perturbation des paysages et pollution aux ETM (donc deux stressseurs environnementaux) pour expliquer la composition et la structure des communautés de micromammifères (Fritsch et al., in prep). A cette occasion, la méthode de classification des habitats pour la définition de communautés présentée ci-dessus a été réinvestie. Les résultats suggèrent des réponses complexes, non linéaires, de l'organisation des communautés sur le gradient de pollution, spécifiques des différents paysages, et avec le mulot sylvestre qui tend à devenir l'espèce largement dominante quand le niveau de pollution devient important.

5.3.2 Ecologie de la prédation chez les vertébrés

La thèse d'Aude Verwilghen a pour objectif global de comprendre dans quelle mesure le paysage et les pratiques culturelles impactent la structure trophique et spatiale des communautés de proies et prédateurs en plantation de palmier à huile. Il s'agira principalement de comparer deux systèmes de plantations : Riau, où la lutte rodenticide dans les plantations est abandonnée depuis plus de 10 ans et où les dégâts semblent supportables économiquement, *versus* Bangka, où le traitement rodenticide est intensif et les dégâts importants. Le travail de collecte de données sur le terrain est maintenant achevé et l'ensemble des prélèvements et données sont en cours d'analyse de laboratoire et/ou statistique. Plus de 6000 pelotes de chouette effraie ont été récoltées, couvrant les différentes plantations, et environ 2500 pelotes ont été disséquées. Respectivement 477 et 3200 km de transects pédestres et comptages au phare en véhicule ont été réalisés sur 3 ans, permettant la récolte de 880 fèces et l'observation de 265 carnivores sauvages (voir Figure 33 pour un exemple). L'objectif est de comparer les communautés de prédateurs et les distributions spatiales intra-plantations des différentes espèces (mammifères et effraie des clochers) et d'analyser les variations spatiales de leur régime alimentaire.

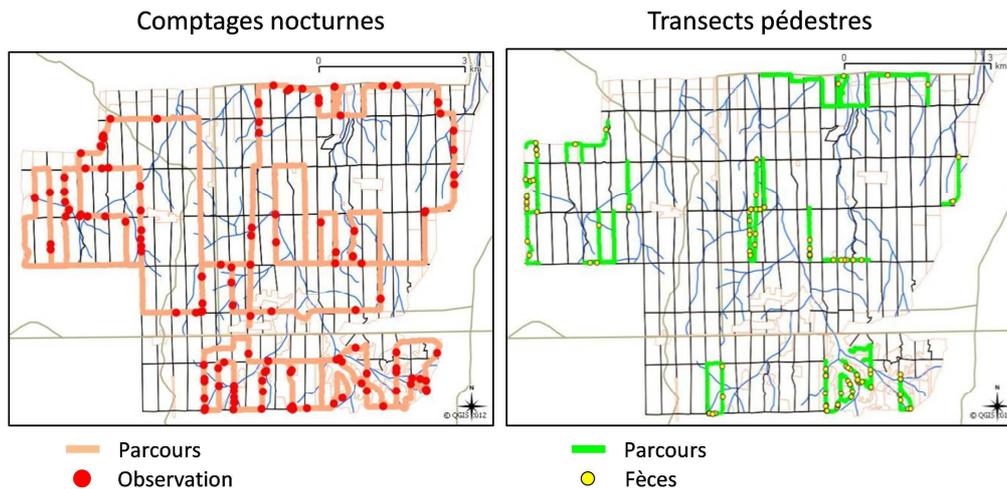


Figure 33. – Exemple de cartographie de résultats de comptages nocturnes et de transects pédestres pour l'évaluation de la distribution de prédateurs dans la plantation de palmier à huile de Libo (province de Riau, Indonésie)

Une collaboration avec Wang Zhenghuan, biologiste de la conservation à l'East China Normal University de Shanghai impliqué dans le programme NIH-NSF sur l'écologie de la transmission d'*E. multilocularis* sur le plateau Tibétain, nous a conduit à décrypter les interactions entre le renard tibétain (*Vulpes ferrilata*) et le lagomorphe *Ochotona curzoniae*, dont on a vu ci-dessus qu'il présentait des biomasses importantes dans ces écosystèmes. Une publication est en fin de rédaction (Wang et al., in prep) qui décrit le régime alimentaire du renard tibétain (77% des fèces de renard collectées contiennent des restes d'*Ochotona spp.*) et l'utilisation de l'espace par ce prédateur en relation avec la distribution spatiale de sa proie favorite.

Enfin, je suis dans l'équipe d'encadrement de la thèse de Guillaume Halliez, dirigée par Patrick Giraudoux et François Renault (Fédération de Chasse du Doubs) dans le cadre d'un financement CIFRE. Le travail de Guillaume consiste à établir des modèles spatio-temporels adaptés à détecter des changements démographiques des populations de vertébrés suivies par comptages nocturnes pluriannuels dans le Doubs (renard et lièvre d'Europe principalement) et en Haute-Romanche. L'idée étant de définir si possible des zones géographiques présentant des patterns semblables, et de relier ces patterns à des paramètres environnementaux. Un objectif ambitieux est d'étudier dans quelle mesure la pression de prédation de la communauté de prédateurs est liée aux phases démographiques du campagnol terrestre dans les zones de pullulation, et de quantifier alors les effets du report de prédation durant les phases de déclin du campagnol sur les populations de lièvres par l'utilisation de leurres.

5.3.3 Ecologie de la transmission d'*E. multilocularis*

Je participe à l'encadrement de Zeinaba Said-Ali, doctorante à Chrono-environnement sous la responsabilité de Jenny Knapp, Frédéric Grenouillet et Patrick Giraudoux. La thèse vise à comprendre les variations spatiales et temporelles de la distribution des cas humains d'échinococcose alvéolaire à l'échelle française, en se basant sur le registre français des cas humains géré à Besançon par le Centre Collaborateur OMS. Zeinaba a décrit un emboîtement niché, multi-scalaire, d'agrégats de cas humains, en partant d'un niveau de perception national à un niveau départemental (Said-Ali et al., submitted). D'autre part, elle contribue, avec Jenny Knapp, au développement d'une copro-PCR quantitative (qPCR) qui va permettre une estimation indirecte de la charge parasitaire de l'hôte définitif ayant émis les fèces, donc une estimation quantitative de la contamination de l'environnement (Knapp et al., in prep). Des

premiers essais dans et autour d'un village du Haut-Doubs, dans le cadre de la thèse de Zeinaba, sont encourageants car le pourcentage de fèces prélevés sur le terrain contaminés est raisonnablement similaire à la prévalence parasitaire attendue chez le renard dans cette région (les copro-PCR développées auparavant, pour des raisons tenant probablement à la présence d'inhibiteurs dans les prélèvements, faisaient toujours état de prévalence parasitaire très faible en regard de ce qui était attendu, limitant donc forcément les comparaisons et les interprétations). Ces nouveaux diagnostics parasitaires quantitatifs, associés au développement récent de tests moléculaires qui autorisent une détermination fine des génotypes parasitaires (Knapp et al., 2012), et donc de leur distribution spatiale à une échelle fine, et de tests permettant une identification de l'hôte ayant émis les fèces, laissent entrevoir des perspectives très prometteuses quant à l'analyse de la circulation du parasite à des échelles locales, jusqu'alors assez peu explorées. Il devrait être possible, par exemple, de préciser : (i) dans quelle mesure les cycles parasitaires entretenus par le chien et le renard, sur un gradient allant de situations urbaines à rurales, sont interconnectés (génotypes partagés ou non), (ii) le caractère méta-populationnel et la structuration spatiale de la circulation du parasite (par exemple, à l'échelle des plateaux du massif jurassien, existe-t-il un seul foyer de circulation, ou plusieurs, et, dans le second cas, sont-ils affectés par les dynamiques de population des hôtes intermédiaires ?).

De plus, je participe à un programme de recherche international (UK, France, Chine, Suisse, Japon) dirigé par le Pr Philip Craig de la *School of Environment and Life Sciences* de l'Université de Salford (UK). Ce programme, intitulé « *Multi-species transmission of Echinococcus on the Tibetan Plateau* » est financé par le Wellcome Trust sur la période 2011-2014, et l'Université de Franche-Comté en est le *co-investigator* (Pr Patrick Giraudoux et coll.). Il vise d'une part à mesurer l'impact des campagnes de vermifugation des populations de chiens *via* le suivi de la ré-infection par *E. multilocularis* et *E. granulosus* (responsable du kyste hydatique), et d'autre part à évaluer le rôle respectif du renard et du chien dans le maintien du cycle parasitaire péri-domestique (une problématique d'intérêt général, cf. ci-dessus pour la situation en France).

5.3.4 Méthodes et modèles mathématiques pour l'étude du transfert de contaminants dans les réseaux trophiques

L'arrivée récente dans l'UMR Chrono-environnement d'Antoine Perasso, mathématicien passionné par les applications en biologie, a rapidement donné lieu à des discussions enjouées sur les possibilités de modélisation des interactions proies-prédateurs et du cycle d'*E. multilocularis*. Dans le cadre d'un projet financé par le CNRS obtenu par Antoine (appel à projets pluridisciplinaires PEP2), un premier modèle mathématique déterministe traitant de la dynamique des relations entre le renard et les deux proies micromammifères, et prenant en compte la forme des réponses alimentaires évaluées sur la base des modèles statistiques publiés en 2010 (Raoul et al., 2010), a déjà été élaboré par les membres de l'équipe (incluant F. Chouly et U. Razafison du Laboratoire de Mathématique de Besançon) et a fait l'objet d'un travail en stage de Master en mathématiques. Avec Clémentine Fritsch, nous allons développer cette collaboration (un sujet de thèse a été déposé en avril 2013 à l'école doctorale Franche-Comté – Bourgogne) avec comme ambition d'élargir la problématique en incluant le transfert de contaminants aux micromammifères (ETM et césium 137), de façon à bâtir des modèles mathématiques dynamiques de transmissions de contaminants qui ont comme caractéristique commune d'être transmis en totalité ou en grande partie par voie trophique (prédation, herbivorie) entre différents niveaux des réseaux trophiques. En effet, les discussions soulevées par les chercheurs de l'équipe, biomathématiciens et écologues, ont fait émerger le constat que les dynamiques étudiées dans le domaine de l'écotoxicologie, bien que différant des dynamiques éco-épidémiologiques du point de vue biologique, peuvent être

décrites mathématiquement par une classe de modèles sensiblement identiques. Nous voulons donc élargir le spectre d'applicabilité de modèles dynamiques issus de l'éco-épidémiologie à des applications en écotoxicologie. Les données biologiques acquises dans les différents programmes présentés dans ce mémoire seront bien évidemment utilisés pour construire et participer à la validation des modélisations mathématiques. Les objectifs opérationnels du projet de thèse seront :

- De modéliser, analyser, simuler et interpréter la dynamique de transmission d'*E. multilocularis* au sein des populations de rongeurs et du renard. Ce sera alors l'occasion d'explorer la balance entre le contrôle du cycle par les densités d'hôtes intermédiaires et par les densités de l'hôte définitif.
- D'étudier l'adaptabilité du modèle dynamique relatif à *E. multilocularis* pour le transfert de contaminants inorganiques (Cd, ¹³⁷Cs, Pb) dans les réseaux trophiques incluant des micromammifères.
- D'explorer les conséquences des interactions dans le choix des items alimentaires par le renard ou les micromammifères sur le transfert des contaminants.
- De prédire ensuite les modifications du transfert des contaminants sur la base de scénarios impliquant diverses perturbations anthropiques : vermifugation et/ou destruction des populations de renard pour le contrôle du parasite, diminution de la biodiversité des ressources alimentaires des micromammifères par simplification des écosystèmes...

6. Références bibliographiques

- Abt, K.F., and Bock, W.F. (1998). Seasonal variations of diet composition in farmland field mice *Apodemus* spp. and bank voles *Clethrionomys glareolus*. *Acta Theriologica* 43, 379–389.
- Bernard, N., Michelat, D., Raoul, F., Quéré, J.P., Delattre, P., and Giraudoux, P. (2010). Dietary response of Barn owls (*Tyto alba*) to large variations in *Microtus arvalis* and *Arvicola terrestris* prey populations. *Canadian Journal of Zoology* 88, 416–426.
- Blaxter, M., Mann, J., Chapman, T., Thomas, F., Whitton, C., Floyd, R., and Abebe, E. (2005). Defining operational taxonomic units using DNA barcode data. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 360, 1935–1943.
- Van den Bossche, P., de la Rocque, S., Hendrickx, G., and Bouyer, J. (2010). A changing environment and the epidemiology of tsetse-transmitted livestock trypanosomiasis. *Trends in Parasitology* 26, 236–243.
- Van den Brink, N.W., Lammertsma, D.R., Dimmers, W.J., and Boerwinkel, M.C. (2011). Cadmium Accumulation in Small Mammals: Species Traits, Soil Properties, and Spatial Habitat Use. *Environmental Science & Technology* 45, 7497–7502.
- Chen, J.C., Yao, Z.Y., and Liao, C.H. (1982). Report on the damage caused by rodent pest in the grassland of South Gansu, China. *Chinese Journal of Zoology* 3, 25.
- Combes, B., Comte, S., Raton, V., Raoul, F., Boué, F., Umhang, G., Favier, S., Dunoyer, C., Woronoff, N., and Giraudoux, P. (2012). Westward Spread of *Echinococcus multilocularis* in Foxes, France, 2005–2010. *Emerging Infectious Diseases* 18, 2059–2062.
- Comte, S., Raton, V., Raoul, F., Hegglin, D., Giraudoux, P., Deplazes, P., Favier, S., Gottschek, D., Umhang, G., Boué, F., et al. (2013). Fox baiting against *Echinococcus multilocularis*: contrasted achievements among two medium size cities. *Preventive Veterinary Medicine* *in press*.
- Davidson, R.K., Romig, T., Jenkins, E., Tryland, M., and Robertson, L.J. (2012). The impact of globalisation on the distribution of *Echinococcus multilocularis*. *Trends in Parasitology*. 28, 239–247.
- Delattre, P., De Sousa, B., Fichet, E., Quéré, J.P., and Giraudoux, P. (1999). Vole outbreaks in a landscape context: evidence from a six year study of *Microtus arvalis*. *Landscape Ecology* 14, 401–412.
- Dell'Arte, G.L., Laaksonen, T., Norrdahl, K., and Korpimäki, E. (2007). Variation in the diet composition of a generalist predator, the red fox, in relation to season and density of main prey. *Acta Oecologica* 31, 276–281.
- Deplazes, P., Hegglin, D., Gloor, S., and Romig, T. (2004). Wilderness in the city: the urbanization of *Echinococcus multilocularis*. *Trends in Parasitology* 20, 77–84.
- Diaz-Ruiz, F., Delibes-Mateos, M., Luis Garcia-Moreno, J., Maria Lopez-Martin, J., Ferreira, C., and Ferreras, P. (2013). Biogeographical patterns in the diet of an opportunistic predator: the red fox *Vulpes vulpes* in the Iberian Peninsula. *Mammal Review* 43, 59–70.
- Dinkel, A., Kern, S., Brinker, A., Oehme, R., Vaniscotte, A., Giraudoux, P., Mackenstedt, U., and Romig, T. (2011). A real-time multiplex-nested PCR system for coprological diagnosis of *Echinococcus multilocularis* and host species. *Parasitology Research* 109, 493–498.
- Duhamel, R., Quéré, J.P., Delattre, P., and 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.
- Eckert, J., and Deplazes, P. (2004). Biological, epidemiological, and clinical aspects of echinococcosis, a zoonosis of increasing concern. *Clinical Microbiology Review* 17, 107–135.

- Fischer, C., Thies, C., and Tschardtke, T. (2011). Small mammals in agricultural landscapes: Opposing responses to farming practices and landscape complexity. *Biological Conservation* 144, 1130–1136.
- Fritsch, C., Giraudoux, P., Coeurdassier, M., Douay, F., Raoul, F., Pruvot, C., Waterlot, C., de Vaufleury, A., and Scheifler, R. (2010). Spatial distribution of metals in smelter-impacted soils of woody habitats: influence of landscape and soil properties, and risk for wildlife. *Chemosphere* 81, 141–155.
- Fritsch, C., Coeurdassier, M., Giraudoux, P., Raoul, F., Douay, F., Rieffel, D., de Vaufleury, A., and Scheifler, R. (2011). Spatially explicit analysis of metal transfer to biota: influence of soil contamination and landscape. *PLoS ONE* 6, e20682. doi:10.1371/journal.pone.0020682.
- Giraudoux, P., Pradier, B., Delattre, P., Deblay, S., Salvi, D., and Defaut, R. (1995). Estimation of water vole abundance by using surface indices. *Acta Theriologica* 40, 77–96.
- Giraudoux, P., Delattre, P., Habert, M., Quere, J.P., Deblay, S., Defaut, R., Duhamel, R., Moissenet, M.F., Salvi, D., and 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., Craig, P.S., Delattre, P., Bao, G., Bartholomot, B., Harraga, S., Quere, J.P., Raoul, F., Wang, Y., Shi, D., et al. (2003). Interactions between landscape changes and host communities can regulate *Echinococcus multilocularis* transmission. *Parasitology* 127, S121–S131.
- Giraudoux, P., Raoul, F., Afonso, E., Ziadinov, I., Yang, Y.R., Li, L., Li, T.Y., Quéré, J.P., Feng, X.H., Wang, Q., et al. (2013a). Transmission ecosystems of *Echinococcus multilocularis* in China and Central Asia. *Parasitology in press*.
- Giraudoux, P., Raoul, F., Pleydell, D., Li, T., Han, X., Qiu, J., Xie, Y., Wang, H., Ito, A., and Craig, P.S. (2013b). Drivers of *Echinococcus multilocularis* Transmission in China: Small Mammal Diversity, Landscape or Climate? *PLoS Neglected Tropical Diseases* 7, e2045.
- Guislain, M.H., Raoul, F., Poulle, M.L., and Giraudoux, P. (2007). Fox faeces and vole distribution on a local range: Ecological data in a parasitological perspective for *Echinococcus multilocularis*. *Parasite-Journal De La Societe Francaise De Parasitologie* 14, 299–308.
- Guislain, M.H., Raoul, F., Giraudoux, P., Terrier, M.E., Froment, G., Ferte, H., and Poulle, M.L. (2008). Ecological and biological factors involved in the transmission of *Echinococcus multilocularis* in the French Ardennes. *Journal of Helminthology* 82, 143–151.
- Hall, S.R., Smyth, R., Becker, C.R., Duffy, M.A., Knight, C.J., MacIntyre, S., Tessier, A.J., and Caceres, C.E. (2010). Why Are Daphnia in Some Lakes Sicker? Disease Ecology, Habitat Structure, and the Plankton. *Bioscience* 60, 363–375.
- Hauzy, C., Tully, T., Spataro, T., Paul, G., and Arditi, R. (2010). Spatial heterogeneity and functional response: an experiment in microcosms with varying obstacle densities. *Oecologia* 163, 625–636.
- Heggin, D., and Deplazes, P. (2008). Control strategy for *Echinococcus multilocularis*. *Emerging Infectious Diseases* 14, 1626–1628.
- Heggin, D., Bontadina, F., Contesse, P., Gloor, S., and Deplazes, P. (2007). Plasticity of predation behaviour as a putative driving force for parasite life-cycle dynamics: The case of urban foxes and *Echinococcus multilocularis* tapeworm. *Functional Ecology* 21, 552–560.
- Holling, C. (1959). The functional components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *Canadian Entomologist* 91, 293–320.
- Hudson, P., Rizzoli, A., Grenfell, B., Heesterbeek, H., Dobson, A. (2002). *The Ecology of Wildlife Diseases* (Oxford University Press, USA).

- Johnson, P.T.J., and Thielges, D.W. (2010). Diversity, decoys and the dilution effect: how ecological communities affect disease risk. *Journal of Experimental Biology* 213, 961–970.
- Keesing, F., Belden, L.K., Daszak, P., Dobson, A., Harvell, C.D., Holt, R.D., Hudson, P., Jolles, A., Jones, K.E., Mitchell, C.E., et al. (2010). Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *Nature* 468, 647–652.
- King, R.A., Read, D.S., Traugott, M., and Symondson, W.O.C. (2008). Molecular analysis of predation: a review of best practice for DNA-based approaches. *Molecular Ecology* 17, 947–963.
- Knapp, J., Staebler, S., Bart, J.M., Stien, A., Yoccoz, N.G., Droegermueller, C., Gottstein, B., and Deplazes, P. (2012). *Echinococcus multilocularis* in Svalbard, Norway: Microsatellite genotyping to investigate the origin of a highly focal contamination. *Infection Genetics and Evolution* 12, 1270–1274.
- Koenig, A., Romig, T., Janko, C., Hildenbrand, R., Holzhofer, E., Kotulski, Y., Ludt, C., Merli, M., Eggenhofer, S., Thoma, D., et al. (2008). Integrated-baiting concept against *Echinococcus multilocularis* in foxes is successful in southern Bavaria, Germany. *European Journal of Wildlife Research* 54, 439–447.
- Kooistra, L., Huijbregts, M. a. J., Ragas, A.M.J., Wehrens, R., and Leuven, R. (2005). Spatial variability and uncertainty in ecological risk assessment: A case study on the potential risk of cadmium for the little owl in a Dutch river flood plain. *Environmental Science and Technology* 39, 2177–2187.
- Lafferty, K.D. (2009). The ecology of climate change and infectious diseases. *Ecology* 90, 888–900.
- Lantova, P., and Lanta, V. (2009). Food selection in *Microtus arvalis*: the role of plant functional traits. *Ecological Research* 24, 831–838.
- Leport, C., and Guégan, J.F. (sous la direction de) (2011). Les maladies infectieuses émergentes: état de la situation et perspectives (La documentation Française).
- Li, T., Ito, A., Chen, X., Long, C., Okamoto, M., Raoul, F., Giraudoux, P., Yanagida, T., Nakao, M., Sako, Y., et al. (2012). Usefulness of pumpkin seeds combined with areca nut extract in community-based treatment of human taeniasis in northwest Sichuan Province, China. *Acta Tropica* 124, 152–157.
- Li, T.Y., Qiu, J.M., Yang, W., Craig, P.S., Chen, X.W., Xiao, N., Ito, A., Giraudoux, P., Wulamu, M., Yu, W., et al. (2005). Echinococcosis in Tibetan populations, Western Sichuan Province, China. *Emerging Infectious Diseases* 11, 1866–1873.
- Loreau, M., Naeem, S., and Inchausti, P. (2006). Biodiversity and ecosystem functioning. Synthesis and perspectives. (Oxford University Press).
- Martin, R., Pine, R., and DeBlase, A. (2000). A Manual of Mammalogy with Keys to Families of the World (McGraw-Hill Science).
- Morrissey, C.A., Elliott, J.E., and Ormerod, S.J. (2010). Diet shifts during egg laying: Implications for measuring contaminants in bird eggs. *Environmental Pollution* 158, 447–454.
- Nkouawa, A., Sako, Y., Li, T., Chen, X., Nakao, M., Yanagida, T., Okamoto, M., Giraudoux, P., Raoul, F., Nakaya, K., et al. (2012). A loop-mediated isothermal amplification method for a differential identification of *Taenia* tapeworms from human: Application to a field survey. *Parasitology International* 61, 723–725.
- Ostfeld, R.S. (2009). Biodiversity loss and the rise of zoonotic pathogens. *Clinical Microbiology and Infection* 15, 40–43.
- Ostfeld, R.S., Keesing, F., and Eviner, V.T. (2008). Infectious disease ecology. Effects of ecosystems in disease ecology and of disease on ecosystems (Princeton University Press).

- Patz, J.A., Daszak, P., Tabor, G.M., Aguirre, A.A., Pearl, M., Epstein, J., Wolfe, N.D., Kilpatrick, A.M., Foufopoulos, J., Molyneux, D., et al. (2004). Unhealthy landscapes: Policy recommendations on land use change and infectious disease emergence. *Environmental Health Perspectives* 112, 1092–1098.
- Peakall, D., and Burger, J. (2003). Methodologies for assessing exposure to metals: speciation, bioavailability of metals, and ecological host factors. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 56, 110–121.
- Pleydell, D.R.J., Raoul, F., Tourneux, F., Danson, F.M., Graham, A.J., Craig, P.S., and Giraudoux, P. (2004). Modelling the spatial distribution of *Echinococcus multilocularis* infection in foxes. *Acta Tropica* 91, 253–265.
- Pompanon, F., Deagle, B.E., Symondson, W.O.C., Brown, D.S., Jarman, S.N., and Taberlet, P. (2012). Who is eating what: diet assessment using next generation sequencing. *Molecular Ecology* 21, 1931–1950.
- Pongsiri, M.J., Roman, J., Ezenwa, V.O., Goldberg, T.L., Koren, H.S., Newbold, S.C., Ostfeld, R.S., Pattanayak, S.K., and Salkeld, D.J. (2009). Biodiversity Loss Affects Global Disease Ecology. *Bioscience* 59, 945–954.
- Preziosi, D.V., and Pastorok, R.A. (2008). Ecological food web analysis for chemical risk assessment. *Science of the Total Environment* 406, 491–502.
- Quéré, J.P., Raoul, F., Giraudoux, P., and Delattre, P. (2000). An index method of estimating relative population densities of the common vole (*Microtus arvalis*) at landscape scale. *Revue D Ecologie-La Terre Et La Vie* 55, 25–32.
- Quéré, J.-P., Raoul, F., Aniskin, V., Durette-Desset, M.-C., and Giraudoux, P. (2009). Original biological and ecological data on the endemic Chinese jumping mouse *Eozapus setchuanus* (Pousargues, 1896). *Mammalian Biology* 74, 507–513.
- Randolph, S.E., and Dobson, A.D.M. (2012). Pangloss revisited: a critique of the dilution effect and the biodiversity-buffers-disease paradigm. *Parasitology* 139, 847–863.
- Raoul, F., Defaut, R., Michelat, D., Montadert, M., Pepin, D., Quere, J.P., Tissot, B., Delattre, P., and Giraudoux, P. (2001a). Landscape effects on the population dynamics of small mammal communities: A preliminary analysis of prey-resource variations. *Revue D Ecologie-La Terre Et La Vie* 56, 339–352.
- Raoul, F., Deplazes, P., Nonaka, N., Piarroux, R., Vuitton, D.A., and 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., Michelat, D., Ordinaire, M., Décoté, Y., Aubert, M., Delattre, P., Deplazes, P., and Giraudoux, P. (2003). *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., Quéré, J.P., Rieffel, D., Bernard, N., Takahashi, K., Scheifler, R., Ito, A., Wang, O., Qiu, J., Yang, W., et al. (2006). Distribution of small mammals in a pastoral landscape of the Tibetan plateaus (Western Sichuan, China) and relationship with grazing practices. *Mammalia* 70, 214–225.
- Raoul, F., Pleydell, D., Quere, J.P., Vaniscotte, A., Rieffel, D., Takahashi, K., Bernard, N., Wang, J.L., Dobigny, T., Galbreath, K.E., et al. (2008). Small-mammal assemblage response to deforestation and afforestation in central China. *Mammalia* 72, 320–332.
- Raoul, F., Deplazes, P., Rieffel, D., Lambert, J.C., and Giraudoux, P. (2010). Predator dietary response to prey density variation and consequences for cestode transmission. *Oecologia* 164, 129–139.

- Riojas-López, M., Mellink, E., Raoul, F., Luevano, J., Vaniscotte, A., and Giraudoux, P. (2011). Landscape partitioning by nocturnal rodents assemblages in the Llanos de Ojuelos, in Mexico's Central High Plateau. *Diversity and Distributions* 17, 739–747.
- Rioux, J.A., Dereure, J., and Perières, J. (1990). Approche écologique du « risque épidémiologique ». L'exemple des leishmanioses. *Bulletin D'écologie* 21, 1–9.
- Robardet, E., Giraudoux, P., Caillot, C., Boue, F., Cliquet, F., Augot, D., and Barrat, J. (2008). Infection of foxes by *Echinococcus multilocularis* in urban and suburban areas of Nancy, France: Influence of feeding habits and environment. *Parasite-J. Soc. Fr. Parasitol.* 15, 77–85.
- Roche, B., Dobson, A.P., Guegan, J.-F., and Rohani, P. (2012). Linking community and disease ecology: the impact of biodiversity on pathogen transmission. *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.* 367, 2807–2813.
- Roche, B., Rohani, P., Dobson, A.P., and Guegan, J.-F. (2013). The Impact of Community Organization on Vector-Borne Pathogens. *American Naturalist* 181, 1–11.
- Ruette, S., Stahl, P., and Albaret, M. (2003). Applying distance-sampling methods to spotlight counts of red foxes. *Journal of Applied Ecology* 40, 32–43.
- Sala, S., Cavalli, M., and Vighi, M. (2010). Spatially explicit method for ecotoxicological risk assessment of pesticides for birds. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 73, 213–221.
- Schipper, A.M., Wijnhoven, S., Baveco, H., and van den Brink, N.W. (2012). Contaminant exposure in relation to spatio-temporal variation in diet composition: A case study of the little owl (*Athene noctua*). *Environmental Pollution* 163, 109–116.
- Silva, M., Hartling, L., and Opps, S.B. (2005). Small mammals in agricultural landscapes of Prince Edward Island (Canada): Effects of habitat characteristics at three different spatial scales. *Biological Conservation* 126, 556–568.
- Smith, A., and Xie, Y. (2008). *A Guide to the Mammals of China* (Princeton University Press).
- Smith, P.N., Cobb, G.P., Godard-Coding, C., Hoff, D., McMurry, S.T., Rainwater, T.R., and Reynolds, K.D. (2007). Contaminant exposure in terrestrial vertebrates. *Environmental Pollution* 150, 41–64.
- Smout, S., Asseburg, C., Matthiopoulos, J., Fernandez, C., Redpath, S., Thirgood, S., and Harwood, J. (2010). The Functional Response of a Generalist Predator. *Plos One* 5.
- Symondson, W.O.C. (2002). Molecular identification of prey in predator diets. *Molecular Ecology* 11, 627–641.
- Taylor, I. (1994). *Barn Owls. Predator-prey relationships and conservation* (Cambridge: Cambridge University Press).
- Thomas, F., Renaud, F., and Guegan, J.-F. (2005). *Parasitism and Ecosystems* (Oxford University Press).
- Valentini, A., Pompanon, F., and Taberlet, P. (2009). DNA barcoding for ecologists. *Trends in Ecology & Evolution* 24, 110–117.
- Vaniscotte, A., Pleydell, D., Raoul, F., Quéré, J.P., Bernard, N., Coeurdassier, M., Delattre, P., Takahashi, K., Tiaoying, L., Weidmann, J.C., et al. (2009). Modelling and spatial discrimination of small mammal assemblages: an example from western Sichuan (China). *Ecological Modelling* 220, 1218–1231.
- Vaniscotte, A., Raoul, F., Poulle, M.L., Romig, T., Dinkel, A., Takahashi, K., Guislain, M.H., Moss, J., Li, T.Y., Wang, Q., et al. (2011). Role of dog behaviour and environmental faecal contamination in transmission of *Echinococcus multilocularis* in Tibetan communities. *Parasitology* 138, 1316–1329.

- Viel, J.F., Giraudoux, P., Abrial, V., and Bresson-Hadni, S. (1999). Water vole (*Arvicola terrestris scherman*) density as risk factor for human alveolar echinococcosis. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 61, 559–565.
- De Villemereuil, P.B., and Lopez-Sepulcre, A. (2011). Consumer functional responses under intra- and inter-specific interference competition. *Ecological Modeling* 222, 419–426.
- Wang, Q., Jiamin, Q., Wen, Y., Schantz, P.M., Raoul, F., Craig, P.S., Giraudoux, P., and Vuitton, D.A. (2006a). Socioeconomic and behavior risk factors of human alveolar echinococcosis in Tibetan communities in Sichuan, People's Republic of China. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 74, 856–862.
- Wang, Q., Vuitton, D.A., Xiao, Y.F., Budke, C.M., Campos-Ponce, M., Schantz, P.M., Raoul, F., Yang, W., Craig, P.S., and Giraudoux, P. (2006b). Pasture types and *Echinococcus multilocularis*, Tibetan communities. *Emerging Infectious Diseases* 12, 1008–1010.
- Wang, Q., Raoul, F., Budke, C., Craig, P., Xiao, Y.F., Vuitton, D.A., Campos-Ponce, M., Qiu, D.C., Pleydell, D., and Giraudoux, P. (2010). Grass height and transmission ecology of *Echinococcus multilocularis* in Tibetan communities, China. *Chinese Medical Journal* 123, 61–67.