

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE LYON

Année 2005 – Thèse n°52

**ECOLOGIE PARASITAIRE D'*ECHINOCOCCUS MULTILOCULARIS*
ET AUTRES HELMINTHES DU SYSTEME RENARD ROUX – RONGEURS
EN MILIEUX URBAIN ET PERI-URBAIN :**

IMPLICATIONS ZONOTIQUES DANS LE CANTON DE GENEVE, SUISSE

THESE

Présentée à l'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD – LYON I
(Médecine – Pharmacie)
et soutenue publiquement le 24 mai 2005
pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

par

Leslie A. Reperant
Née le 11 avril 1980
à Annecy



DEPARTEMENTS ET CORPS ENSEIGNANT DE L'ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE LYON

Directeur : Stéphane Martinot

Au 1^{er} janvier 2005

DEPARTEMENT	PREX	PRI	PR2	MC	Contractuel, Associé, IPAC et ISPV	AERC	Chargés de consultations et d'enseignement
<u>DEPART SANTE PUBLIQUE VETERINAIRE</u> Microbiologie, Immunologie, Pathologie Générale Pathologie Infectieuse Parasitologie et Maladies parasitaires Qualité et Sécurité des Aliments Législation & Jurisprudence Bio-Mathématiques	Y. RICHARD		A. LACHERETZ M. ARTOIS	V. GUERIN-FAUBLEE 90% A. KODJO D. GRETZEL J. VIALARD			
	MC. CHAUVÉ	G. BOURDOISEAU G. CHANTEGRELET	P. DEMONT C. VERZONI A. LACHERETZ	MP. CALLAIT-CARDINAL L. ZENNER A. GONTHIER P. SABATIER ML. DELIGNETTE 80% K. CHALVET-MONFRAY	S. COLARDELLE ISPV		
<u>DEPART DES ANIMAUX DE COMPAGNIE</u> Anatomie Chirurgie et Anesthésiologie Anatomie Pathologique/Dermatologie-Cancérologie/Hématologie Médecine interne Imagerie médicale		E. CHATELAIN JP. GENEVOIS JP. MAGNOL C. FOURNEL JL.CADORE	T. ROGER D. FAU E. VIGUIER D. REMY C. FLEURY	S. SAWAYA T. MARCHAL L. CHABANNE F. PONCE E. CAUVIN	R. DA ROCHA CARARO G. CHANOIT S. JUNOT K. PORTIER C. DECOSNE-JUNOT D. WATRELOT-VIREUX P. BELLI D. PIN M. HUGONNARD J. SONET MCC MCC MCC MCC MCC MCA MCA MCC MCC	C. CAROZZO	K. BENREDOUANE N. GAY I. GOUJON I. BUBLOT C. GALET C. ESCRIOU F. DURIEUX
		M. FRANK F. BADINAND P. BEZILLE	M. RACHAIL-BRETIN T. ALOGNINOUBA	P. LETERME D. GRANCHER L. ALVES DE OLIVEIRA G. EGRON-MORAND S. BUFF P. GUERIN R. FRIKHA MA. ARCANGIOLI D. LEGRAND		L. MOUNIER	
<u>DEPART SCIENCES BIOLOGIQUES</u> Physiologie/Thérapeutique Biophysique/Biochimie Génétique et Biologie Moléculaire Pharmacie/Toxicologie/Législation du médicament Langues	R. BOIVIN	F. GARNIER G. KECK	E. BENOIT F. GRAIN P. JAUSSAUD P. BERNY	JJ. THIEBAULT JM. BONNET-GARIN 90% T. BURONFOSSE V. LAMBERTI	C. FARMER R. SULLIVAN IPAC IPAC		
		JL. CADORE O. LEPAGE	C. FLEURY	A. LEBLOND A. BENAMOU-SMITH			
<u>DEPART HIPPIQUE</u> Pathologie équine Clinique équine Expertise nécropsique							

A Monsieur le Professeur François Peyron
Professeur à la Faculté de Médecine de Lyon
Président du Jury

A Madame le Professeur Marie-Pierre Callait-Cardinal
Maître de Conférence à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon
Premier Assesseur

A Monsieur le Professeur Marc Artois
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon
Second Assesseur

Je vous présente mes hommages respectueux et mes remerciements sincères.

REMERCIEMENTS

Mes premières pensées vont au commencement des choses et je ne peux que remercier pour chaque jour de ma vie, mes parents et leurs enseignements de tous les instants. Merci de m'avoir élevée dans la foi et la confiance en mes rêves, dans le respect des valeurs que vous m'avez inculquées.

Je remercie ma famille de m'avoir accompagnée et de m'accompagner encore et toujours, en pensée ou en personne, quels que soient l'endroit, le pays, le continent où le vent me porte.

Vous m'avez enseigné à donner le meilleur de moi-même, chaque minute, chaque jour, dans chaque tâche entreprise. Je m'y efforcerai jusqu'au bout.

Mon chemin s'est tracé au fil de rencontres inestimables. Ma plus profonde et respectueuse gratitude va au Professeur Marc Artois pour avoir guidé mes premiers pas dans le monde extraordinaire de l'investigation épidémiologique des maladies de la faune sauvage.

Vous m'avez fait découvrir mon autre famille, mon autre maison, mes nouveaux rêves.

Puis tout a commencé en Suisse. Je remercie Claude Fischer – *le maître de stage absolu* – et Jean-Marc Weber – *le chef vénéré* – pour m'avoir fait connaître le terrain, la capture des renards, la télémétrie, le travail de recherche.

Du terrain aux congrès, vous m'avez permis de goûter au monde de la recherche. Grâce à vous, je suis tombée dedans quand j'étais petite !

Lors de ces deux années dédiées à la thèse, j'ai eu la chance de rencontrer des personnes extraordinaires qui sont aujourd'hui plus que des collègues, qui sont devenues des amis.

Je présente ma plus profonde sympathie et mes remerciements les plus sincères à toute l'équipe de l'Institut de Parasitologie de Zürich (IPZ) et notamment le Professeur Peter Deplazes et Dr Daniel Hegglin pour leur accueil inoubliable et leur précieux encadrement.

Vous m'avez initiée au travail scientifique au sein d'une équipe formidable. Vous m'avez appris à raisonner, à garder un esprit ouvert mais critique face aux résultats.

Le travail de terrain a été illuminé grâce à la présence toujours joyeuse et l'aide toujours précieuse de Vincent Bersot et Fanny Rohr. Le travail de dissection n'aurait été agréable sans l'aide et la présence de Lucy Köhler. Le travail de laboratoire n'aurait été aussi fascinant sans l'encadrement d'Isabelle Tanner. Grand merci à Orane Woelfle pour les analyses GIS.

Enfin, la vie à Jussy n'aurait été aussi grandiose sans l'accueil et le soutien du corps des gardes faune de Genève, le SFPNP (Service de la Faune, de la Protection de la Nature et du Paysage).

Je souhaite également faire part de ma profonde reconnaissance au G.E.E.F.S.M. (Groupe d'Etude sur l'Eco-pathologie de la Faune Sauvage de Montagne) et à tous ses membres qui m'ont accueillie depuis 2001 lors de ses colloques annuels, ainsi qu'à la W.D.A. (Wildlife Disease Association), et qui m'ont apporté perspectives, conseils et oreilles attentives.

Vous nourrissez mes rêves.

Enfin, je ne peux que remercier *Henry David Thoreau* et *Ralph Waldo Emerson* de m'inspirer chaque jour :

Puissiez-vous inspirer des générations et des générations encore.

"Go confidently in the direction of your dreams! Live the life you've imagined." ~ *Henry David Thoreau*

"If you have built castles in the air, your work need not be lost, that is where they should be. Now put foundations under them." ~ *Henry David Thoreau*

"If a man does not keep pace with his companions, perhaps it is because he hears a different drummer. Let him step to the music he hears, however measured or far away." ~ *Henry David Thoreau*

"Do not go where the path may lead. Go instead where there is no path and leave a trail." ~ *Ralph Waldo Emerson*

"There is more day to dawn. The sun is but a morning star." ~ *Henry David Thoreau*

Ce stage a reçu le soutien financier de la région Rhône-Alpes et de la Direction Générale de l'Education et de la Recherche.

Ce travail a reçu le soutien financier de l'Office Fédéral Suisse pour l'Education et la Science (EU FAIR Projet CT97-3515 / BBW Nr. 97.0586) et de la Commission Européenne (Projet Echinorisk, Contrat QLK2-CT-2001-01995).

PUBLICATIONS

Reperant L.A. and Deplazes P., accepté. Cluster of *Capillaria hepatica* infections in non-commensal rodents from the canton of Geneva, Switzerland. *Parasitology Research*.

Fischer C., **Reperant L.A.**, Weber J.-M., Hegglin D., and Deplazes P., soumis. *Echinococcus multilocularis* infestations of rural, residential and urban foxes (*Vulpes vulpes*) in the canton of Geneva, Switzerland. *Parasite*.

MANUSCRITS EN PREPARATION

Reperant L.A., Hegglin D., and Deplazes P., manuscrit. Larval helminth infections of rural, residential and urban wild rodents from Geneva, Switzerland.

Reperant L.A., Fischer C., Hegglin D., Weber J.-M., and Deplazes P., manuscrit. Effects of urbanization on the epizootiology of intestinal helminths of red foxes (*Vulpes vulpes*) from Geneva, Switzerland.

PRESENTATIONS DANS DES COLLOQUES

Reperant L.A., Hegglin D., Fischer C., Deplazes P., 2005 (prep.). Urban transmission of zoonotic parasites in the city of Geneva, Switzerland. 20th International Conference of the World Association for the Advancement of Veterinary Parasitology, 16-20 octobre 2005, Christchurch, Nouvelle-Zélande.

Reperant L.A., Fischer C., Hegglin D., Weber J.-M., Deplazes P., 2004. Helminths of the red fox-wild rodent predator-prey system and effects of urbanization. 6th European Wildlife Disease Association Conference, 8-12 septembre 2004, Uppsala, Suède.

Reperant L.A., Fischer C., Weber J.-M., Deplazes P., 2003. The impact of urbanization on the intestinal parasitic community of red foxes (*Vulpes vulpes*) in the canton of Geneva, Switzerland. 52nd Wildlife Disease Association Conference, 11-14 août 2003, Saskatoon, Saskatchewan, Canada.

Reperant L.A., Fischer C., Weber J.-M., Deplazes P., 2003. Influence du degré d'urbanisation sur la communauté parasitaire intestinale du renard roux (*Vulpes vulpes*) dans le canton de Genève. 21^{ème} Colloque International du G.E.E.F.S.M. (Groupe d'Etude sur l'Eco-pathologie de la Faune Sauvage de Montagne), 6-8 juin 2003, Sampeyre, Italie. Premier prix au concours étudiant du G.E.E.F.S.M.

Fischer C., **Reperant L.A.**, Ochs H., Weber J.-M., Deplazes P., 2003. Relations in the presence of various parasites in the red fox (*Vulpes vulpes*) in Geneva. Congrès des Sociétés Suisses de Microbiologie (SSM), Maladies Infectieuses (SSID) et Médecine Tropicale et Parasitologie (SSTMP), 6-7 mars 2003, Kongresszentrum Basel, Suisse.

Reperant L.A., Fischer C., Weber J.-M., Deplazes P., 2002. Distribution patterns of taeniids in red foxes (*Vulpes vulpes*) along an increasing gradient of urbanization in Geneva, Switzerland – Preliminary results. Defenders of Wildlife Carnivores 2002, 17-20 novembre 2002, Monterey, Californie, USA.

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS	7
LISTE DES PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS SUR LE SUJET	9
RESUME	13
ABSTRACT	15
INTRODUCTION GENERALE ET PROBLEMATIQUE	17
A. L'augmentation des populations de renards roux (<i>Vulpes vulpes</i>) et le phénomène de renard urbain...	17
B. La menace parasitaire: <i>Echinococcus multilocularis</i>	17
C. L'autre menace parasitaire: <i>Toxocara canis</i>	19
D. L'écologie parasitaire ou écologie de la transmission	20
TERRAIN D'ETUDE	21
PARTIE I : INFLUENCE DE L'URBANISATION SUR L'EPIZOOTIOLOGIE DES PRINCIPAUX HELMINTHES DU RENARD ROUX EN FONCTION DE LEUR CYCLE BIOLOGIQUE	25
A. Introduction.....	25
B. Matériel et Méthodes.....	28
➤ Echantillonnage des renards roux	28
➤ Analyses parasitaires	29
➤ Analyses statistiques	29
C. Résultats	30
➤ Population d'échantillonnage de renards roux	30
➤ Communauté parasitaire intestinale	30
➤ Helminthes strictement monoxènes.....	32
➤ Helminthes non-strictement monoxènes	32
➤ Helminthes dixènes	34
D. Discussion	39
➤ Communauté parasitaire intestinale des renards genevois	39
➤ Influence de l'urbanisation.....	40
➤ Influences saisonnières et liées à l'âge.....	41
➤ Implications zoonotiques	42
PARTIE II : SCHEMATISATION DES HYPOTHESES LIEES A L'URBANISATION DE L'HABITAT 43	
A. Situation supposée en milieu rural	44
B. Hypothèse 1 liée à l'hôte définitif : prédation et domaine vital	45
C. Hypothèse 2 liée aux hôtes intermédiaires/paraténiques : distribution spatiale et densités relatives	46
D. Schéma général en milieu urbain	47

PARTIE III: CESTODOSES ET TOXOCAROSE LARVAIRES DES RONGEURS EN MILIEUX URBAIN ET PERI-URBAIN	51
A. Introduction.....	51
B. Matériel et Méthodes.....	53
➤ Choix des sites et piégeage des rongeurs	53
➤ Nécropsies et analyses parasitaires	55
➤ Analyses statistiques	55
C. Résultats.....	56
➤ Population d'échantillonnage de rongeurs et variations spatiales et temporelles du succès de capture	56
➤ Analyse paysagère.....	59
➤ Helminthes larvaires.....	60
➤ Echinococcose alvéolaire	61
➤ Autres cestodoses larvaires	63
➤ Toxocarose larvaire – sérologie	65
D. Discussion	69
➤ Communauté de rongeurs en milieux urbain et péri-urbain	69
➤ Echinococcose alvéolaire	70
➤ Autres cestodoses larvaires	72
➤ Toxocarose larvaire – sérologie	73
E. Confrontation des données rongeurs aux hypothèses présentées en deuxième partie	74
➤ Proposition schématique concernant l'écologie de la transmission d' <i>Echinococcus multilocularis</i> en ville de Genève.....	75
➤ Proposition schématique concernant l'écologie de la transmission de <i>Toxocara canis</i> en ville de Genève	76
 CONCLUSIONS GENERALES : IMPLICATIONS ZONOTIQUES DANS LE CANTON DE GENEVE	77
A. La menace parasitaire : <i>Echinococcus multilocularis</i> à Genève	77
B. L'autre menace parasitaire : <i>Toxocara canis</i> à Genève.....	80
 CONCLUSIONS GENERALES : PERSPECTIVES	83
 REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	87
 LISTE DES TABLEAUX	93
 LISTE DES FIGURES.....	95
 LISTE DES ANNEXES.....	97
 ANNEXES	99

RESUME

Les populations vulpines sont en augmentation en Europe, et ont récemment colonisé les villes et les grandes métropoles du continent. Le renard roux (*Vulpes vulpes*), ce petit canidé aux allures discrètes et agiles, est un modèle d'adaptation. Habituellement décrit comme animal solitaire et territorial chassant le campagnol, le renard en ville, ou renard urbain comme on l'appelle aujourd'hui, vit davantage en groupe et se nourrit essentiellement de ressources d'origine humaine. Le renard semble apporter un peu de nature aux citadins ; il n'en apporte pas moins ses parasites.

Le renard roux est l'hôte définitif du cestode *Echinococcus multilocularis*. Cet helminthe, principalement inféodé au système prédateur-proie renard roux – rongeurs en Europe, est l'agent étiologique de l'échinococcose alvéolaire, gravissime chez l'homme. Le nématode *Toxocara canis* est un autre helminthe zoonotique d'importance majeure présent chez le renard roux. Il est responsable de syndromes *larva migrans* chez l'homme, particulièrement dangereux chez l'enfant.

Nous avons réalisé une étude parasitologique chez le renard roux (helminthes intestinaux) et les rongeurs non-commensaux (helminthes larvaires) dans le canton de Genève, en Suisse. Le canton a été subdivisé en trois zones d'urbanisation différentes (zones rurale, résidentielle et urbaine) afin d'étudier l'effet du degré d'urbanisation de l'habitat sur l'épizootiologie des helminthes du système renard – rongeurs, dans le but d'évaluer les implications zoonotiques de la présence de renards roux en ville de Genève.

Les principaux helminthes de la communauté parasitaire intestinale de 267 renards roux collectés dans le canton de Genève étaient les nématodes *Uncinaria stenocephala* (prévalence de 79%), *Toxocara canis* (30%) et *Toxascaris leonina* (30%), et les cestodes *Echinococcus multilocularis* (46%) et *Taenia* spp. (41%). Ont également été retrouvés le nématode *Trichuris vulpis* (prévalence de 9%), et les cestodes *Mesocestoides* spp. (6%) et *Dipylidium* spp. (2%). Enfin, des trématodes non identifiés au niveau spécifique, étaient présents dans 11% des renards. Afin d'évaluer le rôle de la présence d'hôtes intermédiaires ou paraténiques rongeurs dans les cycles biologiques de ces helminthes, dans les variations de prévalence en fonction du degré d'urbanisation de l'habitat, nous avons classé les principaux helminthes en helminthe strictement monoxène (*U. stenocephala*), helminthes non-strictement monoxènes (*T. canis* et *T. leonina*) et helminthes dixènes (*E. multilocularis* et *Taenia* spp.) et analysé les variations de prévalence de ces groupes par la méthode des régressions logistiques. Alors que la prévalence de l'helminthe strictement monoxène *U. stenocephala* ne variait pas avec le degré d'urbanisation de l'habitat, les prévalences des helminthes non-strictement monoxènes et dixènes diminuaient de manière significative de la zone rurale vers la zone urbaine. Après analyse distincte par espèce, les prévalences de *T. leonina*, d'*E. multilocularis* et de *Taenia* spp. diminuaient de 50%, 52% et 51% respectivement en milieu rural à 5%, 31% et 23% respectivement en milieu urbain. Seul l'intensité d'infestation d'*E. multilocularis* diminuait également avec l'augmentation du degré d'urbanisation, pouvant refléter une contamination moindre de l'environnement urbain par les œufs du cestode zoonotique. La prévalence de *T. canis* restait quant à elle stable le long du gradient croissant d'urbanisation. L'importance chez cette espèce parasite, des transmissions prénatale et néonatale pourrait l'expliquer.

La distribution spatiale des populations viables d'hôtes intermédiaires ou paraténiques, les variations dans la composition de la communauté de rongeurs et les variations du taux de

prédation du renard, en fonction du degré d'urbanisation de l'habitat sont susceptibles de conduire à la diminution des prévalences des parasites hétéroxènes chez l'hôte définitif renard roux, en milieu urbain.

Six-cent soixante quatre rongeurs d'espèces non-commensales (466 *Arvicola terrestris scherman*, 35 *Microtus arvalis*, 58 *Clethrionomys glareolus*, 99 *Apodemus flavicollis* et 6 *A. sylvaticus*) ont été capturés dans les trois zones d'urbanisation précédemment évoquées, puis autopsiés. Le succès de capture des espèces *A. terrestris* et *A. flavicollis* ne variait pas avec le degré de l'urbanisation. Au contraire, le succès de capture des espèces *M. arvalis* et *C. glareolus* diminuait significativement de la zone rurale vers la zone urbaine. Une première analyse paysagère a révélé une diminution marquée de la surface d'habitats favorables à l'établissement de populations de rongeurs avec l'augmentation du degré d'urbanisation. Les métacestodes ont été recherchés macroscopiquement. *E. multilocularis* a été recherché par PCR lorsque les lésions mesuraient moins de 2 mm. Cinq espèces de métacestodes ont été retrouvées : *E. multilocularis* (prévalence de 7%, 9% et 10% chez *A. terrestris*, *M. arvalis* et *C. glareolus* respectivement), *Taenia taeniaeformis* (prévalence de 33%, 17%, 5% et 8% chez *A. terrestris*, *M. arvalis*, *C. glareolus* et *A. flavicollis* respectivement), *T. crassiceps* (prévalence de 3%, 3% et 1% chez *A. terrestris*, *M. arvalis* et *A. flavicollis* respectivement), *T. martis martis* (prévalence de 2% chez *A. flavicollis*) et *Mesocestoides* spp. (prévalence de 3% chez *M. arvalis*). L'exposition des rongeurs aux nématodes *Toxocara* spp. a été recherchée sérologiquement par test ELISA et la séroprévalence atteignait 7%, 9%, 5% et 5% chez *A. terrestris*, *M. arvalis*, *C. glareolus* et *A. flavicollis* respectivement. *E. multilocularis*, *T. taeniaeformis*, *T. crassiceps* et *Toxocara* spp. étaient présents en milieux rural, résidentiel et urbain. Une analyse des variations de prévalence ou séroprévalence par la méthode des régressions logistiques a été effectuée sur l'échantillon d'*A. terrestris*. Seule la séroprévalence de *Toxocara* spp. variait significativement avec le degré d'urbanisation de l'habitat. Elle était supérieure en milieu urbain (13%) par rapport aux milieux rural et résidentiel (5% et 3% respectivement). Nous avons cependant pu mettre en évidence par analyse spatiale, un foyer d'échinococcose alvéolaire centré sur la zone résidentielle proche de la rive droite du lac Léman. Un foyer de taeniasis à *T. crassiceps* ciblé sur la conurbation genevoise s'est également révélé significatif.

Un cycle urbain d'*E. multilocularis* a pu être mis en évidence en plein cœur de la ville de Genève. Cependant, le milieu urbain semblait rarement offrir des conditions environnementales favorables à l'établissement du cycle. Un foyer d'échinococcose alvéolaire chez les rongeurs était centré en zone résidentielle. Le risque d'infestation de l'homme en zone résidentielle (ou péri-urbaine) est particulièrement important. Cette zone à l'interface des milieux rural et urbain est intensément utilisée aussi bien par le renard roux, les rongeurs hôtes intermédiaires et les carnivores domestiques que par l'homme (zone pavillonnaire, de détente et de loisirs). Le risque d'exposition y est ainsi particulièrement élevé.

Au contraire, le risque d'exposition aux nématodes *Toxocara* spp. semblait maximal en zone urbaine. La forte densité des hôtes définitifs renards mais également carnivores domestiques pourrait être à l'origine des séroprévalences élevées retrouvées à Genève, chez les rongeurs hôtes paraténiques.

Mots-Clés : *Echinococcus multilocularis*, *Toxocara*, métacestode, renard roux, campagnol, rongeur, milieu urbain, zoonose

ABSTRACT

Populations of red foxes (*Vulpes vulpes*) are increasing throughout Europe and have recently colonized cities on the continent. The red fox is a very adaptable, swift, and unobtrusive canid. Usually described as solitary and territorial, preying on voles in meadows, the red fox living in cities, or urban fox as it is called nowadays, lives in small groups and relies essentially on anthropogenic food resources. The red fox seems to offer a taste of nature to city dwellers; it also brings along its parasites.

The red fox is the definitive host of the cestode *Echinococcus multilocularis*. This helminth is mainly bonded to the red fox – wild rodent predator-prey system in Europe, and responsible for highly pathogenic alveolar echinococcosis in humans. The nematode *Toxocara canis* is another zoonotic helminth of public health concern occurring in the red fox. It is responsible for *larva migrans* syndromes in humans, particularly severe in children.

We performed a parasitological survey in red foxes (intestinal helminths) and non-commensal rodents (larval helminths) from the canton of Geneva, Switzerland. The canton was subdivided into three zones of different level of urbanization (rural, residential and urban areas) to study the effect of the level of urbanization of the habitat on the epizootiology of helminths of the red fox – wild rodents system to evaluate the zoonotic implications of the presence of red foxes in the city of Geneva.

Main helminths of the intestinal parasite community of 267 red foxes collected in the canton of Geneva were the nematodes *Uncinaria stenocephala* (prevalence of 79%), *Toxocara canis* (30%), and *Toxascaris leonina* (30%), and the cestodes *Echinococcus multilocularis* (46%) and *Taenia* spp. (41%). The nematode *Trichuris vulpis* (prevalence of 9%) and the cestodes *Mesocestoides* spp. (6%) and *Dipylidium* spp. (2%) were also found. Lastly, trematodes not further identified were present in 11% of red foxes. In order to assess the role of the occurrence of rodent intermediate or paratenic hosts in the biological cycles of these parasites, in the variations of prevalence along urbanisation, main helminths were categorized within a monoxenous helminth group (*U. stenocephala*), a non-strictly monoxenous helminth group (*T. canis* et *T. leonina*) and a dixenous helminth group (*E. multilocularis* et *Taenia* spp.). We analysed variations in prevalence of these three groups using logistic regressions. Whereas the prevalence of the monoxenous helminth *U. stenocephala* did not vary with the level of urbanisation of the habitat, prevalence of non-strictly monoxenous and dixenous helminths significantly decreased from rural to urban area. After a separate analysis, prevalence of *T. leonina*, *E. multilocularis* and *Taenia* spp. decreased from 50%, 52% and 51% respectively in the rural area to 5%, 31% and 23% respectively in the urban area. A concurrent decrease in the intensity of infection was found only for *E. multilocularis*, suggesting a lower contamination of the urban environment by the eggs of this zoonotic cestode. On the other hand, prevalence of *T. canis* remained stable along the increasing gradient of urbanization. The importance of prenatal and lactogenic transmissions was discussed.

Spatial distribution of sustainable intermediate or paratenic host populations, variations in the composition of the rodent community, and variations in the predation rate of foxes on rodents, with regards to the level of urbanization of the habitat, are likely to result in the diminution of prevalence of heteroxenous helminths in the definitive host in the urban area.

Six hundred and sixty-four rodents of 5 non-commensal species (466 *Arvicola terrestris scherman*, 35 *Microtus arvalis*, 58 *Clethrionomys glareolus*, 99 *Apodemus flavicollis* and 6 *A. sylvaticus*) were trapped in the three zones of different level of urbanization described above, and necropsied. The capture success of *A. terrestris* and *A. flavicollis* did not vary with the level of urbanization of the habitat. On the other hand, the capture success of *M. arvalis* and *C. glareolus* significantly decreased from rural to urban area. A landscape analysis evidenced a decrease of suitable habitats to the establishment of rodent populations with the increase of the level of urbanization. Infestations with metacestodes were investigated macroscopically. *E. multilocularis* was investigated using PCR when lesions smaller than 2 mm were observed. Five metacestode species were discovered: *E. multilocularis* (prevalence of 7%, 9% and 10% in *A. terrestris*, *M. arvalis* and *C. glareolus* respectively), *Taenia taeniaeformis* (prevalence of 33%, 17%, 5% and 8% in *A. terrestris*, *M. arvalis*, *C. glareolus* and *A. flavicollis* respectively), *T. crassiceps* (prevalence of 3%, 3% and 1% in *A. terrestris*, *M. arvalis* and *A. flavicollis* respectively), *T. martis martis* (prevalence of 2% in *A. flavicollis*) and *Mesocestoides* spp. (prevalence of 3% in *M. arvalis*). The exposure of rodents to the nematodes *Toxocara* spp. was investigated serologically using an ELISA test and the seroprevalence reached 7%, 9%, 5% and 5% in *A. terrestris*, *M. arvalis*, *C. glareolus* et *A. flavicollis* respectively. *E. multilocularis*, *T. taeniaeformis*, *T. crassiceps* and *Toxocara* spp. were found in rural, residential and urban areas. The analysis of the variations of prevalence or seroprevalence in *A. terrestris* was performed using logistic regression. Only the seroprevalence of *Toxocara* spp. differed between the three zones of different level of urbanization. Seroprevalence of *Toxocara* spp. was higher in the urban area (13%) compared to the rural and residential areas (5% et 3% respectively). We could nevertheless evidence after spatial analysis, a cluster of alveolar echinococcosis in rodents centred on the residential area along the western shore of Lake Geneva. A cluster of taeniasis due to *T. crassiceps* was also found significant when focused on Geneva.

An urban cycle of *E. multilocularis* was evidenced within the centre of the city of Geneva. However, the environmental characteristics of the urban area seemed rarely suitable to the establishment of the cycle. A cluster of alveolar echinococcosis in rodents was centred on the northern residential area. The infestation risk for humans in the residential (or peri-urban) area is of special concern. This area located at the interface of rural and urban habitats is intensively used by the red fox, the rodent intermediate hosts, the domestic carnivores as well as by humans. The exposure risk is therefore particularly high.

On the other hand, the exposure risk to the nematodes *Toxocara* spp. appeared to be maximal in the urban area. The high density of definitive hosts, including red foxes but also domestic carnivores could possibly maintain high prevalence rates in rodent paratenic hosts as observed in Geneva.

Keywords : *Echinococcus multilocularis*, *Toxocara*, metacestode, red fox, vole, rodent, urban habitat, zoonosis

INTRODUCTION GENERALE ET PROBLEMATIQUE

A. L'augmentation des populations de renards roux (*Vulpes vulpes*) et le phénomène de renard urbain

Les populations vulpines de nombreux pays d'Europe occidentale suivent une tendance notable à l'augmentation, notamment depuis l'éradication de la rage qui touchait l'Europe continentale depuis les années 1950 (Chautan *et al.* 2000, Gloor *et al.* 2001, Wandeler *et al.* 2003). En Suisse, l'augmentation des populations de renards coïncide avec la fin de l'épizootie, et débuta en 1985 (Gloor *et al.* 2001). Cette tendance à l'augmentation est cependant présente également en Grande-Bretagne, pays non concerné par la rage vulpine. Dans certains pays, l'augmentation des populations de renards semblent même s'être amorcée bien avant la disparition du virus mortel (Chautan *et al.* 2000), et les populations atteignent aujourd'hui des densités supérieures à celles observées avant l'épizootie (Meia 2003). Plusieurs facteurs et changements opérés ces dernières décennies semblent expliquer ce phénomène, les plus importants correspondant à l'éradication de la rage dans les pays concernés grâce à la mise en place de campagnes de vaccination (Chautan *et al.* 2000), ainsi que différentes actions humaines (déboisement, pratique de techniques agricoles favorables aux rongeurs) modifiant l'habitat et/ou contribuant à développer un environnement particulièrement favorable au renard roux (Meia 2003).

L'augmentation des populations vulpines s'accompagne en Europe continentale, d'une apparition du phénomène de renard urbain, connu en Grande-Bretagne depuis les années 1930 (Harris et Rayner 1986c). Depuis une vingtaine d'années, les grandes métropoles du continent sont colonisées par le carnivore (Chautan *et al.* 2000, Gloor *et al.* 2001). En Suisse, les renards urbains ont été observés dans 28 des 30 villes de plus de 20 000 habitants, dont Genève (Gloor *et al.* 2001). Grâce à des ressources alimentaires substantielles et un environnement riche, les renards urbains présentent des comportements spécifiques, tels que des domaines vitaux limités et une organisation sociale conduisant à des densités supérieures à celles observées en milieu rural (Macdonald et Newdick 1982, Harris et Rayner 1986a, Harris et Trehwella 1988, Adkins et Scott 1998). Ce phénomène contribue certainement à l'augmentation globale des populations de renards précédemment évoquée (Chautan *et al.* 2000).

L'augmentation des populations de renards et leur plus grande proximité avec l'homme posent des problèmes de santé publique et différents auteurs discutent des conséquences d'une nouvelle épizootie de rage, notamment en milieu anthropisé (Saunders *et al.* 1997, Chautan *et al.* 2000, Suppo *et al.* 2000). La présence chez le renard roux de macro-parasites zoonotiques particulièrement pathogènes amène également à considérer cette nouvelle dynamique de population vulpine.

B. La menace parasitaire: *Echinococcus multilocularis*

Le cestode *Echinococcus multilocularis*, agent étiologique de l'échinococcose alvéolaire chez l'homme, est un des helminthes zoonotiques les plus pathogènes (Giraudoux *et al.* 2001, Vuitton *et al.* 2003, Eckert et Deplazes 2004). L'atteinte hépatique causée par la forme larvaire d'*E. multilocularis* est rare (0,02 à 1,4 cas pour 100 000 habitants en Europe, Eckert *et al.* 2001c), mais gravissime, rappelant une prolifération pseudo-tumorale qui peut éventuellement atteindre des organes adjacents ou "métastaser" dans des localisations plus

éloignées, telles que poumons, encéphale ou muscle cardiaque (Eckert et Deplazes 2004). Non traitée, elle conduit à la mort (Ammann et Eckert 1996). Gottstein (1992) observe que 56% à 94% des cas d'échinococcose alvéolaire déclarés mais non traités sont fatals, et le taux de létalité atteint 10% à 14% quand le diagnostic et le traitement sont précoces. La durée d'incubation est variable et généralement longue, rapportée de 5 à 15 ans (Ammann et Eckert 1996). Les signes cliniques (jaunisse, hépatomégalie, douleurs abdominales) sont tardifs et apparaissent après une atteinte importante du foie, rendant cette maladie d'autant plus pernicieuse.

E. multilocularis est un cestode dixène. En Europe, la forme adulte parasite l'intestin grêle de carnivores sauvages, principalement le renard roux lors du cycle dit sylvatique. Les carnivores domestiques (chiens, *Canis lupus domesticus* et chats, *Felis catus*) sont des hôtes définitifs potentiels (cycle synanthropique), mais à un degré bien moindre cependant (Deplazes *et al.* 1999, Eckert *et al.* 2001b, 2001c, Gottstein *et al.* 2001). Les œufs sont disséminés dans l'environnement avec les fèces des carnivores infestés. Ils peuvent survivre et rester infestants plusieurs mois – voire des années – dans des conditions de température basse et d'humidité élevée (Veit *et al.* 1995). De nombreuses espèces de petits mammifères, notamment rongeurs, sont hôtes intermédiaires, les principaux étant de la famille des Arvicolidae et des Cricetidae (Rausch 1995). En Europe centrale, le campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*) et le campagnol des champs (*Microtus arvalis*) sont les espèces de rongeurs principalement impliquées dans le cycle biologique d'*E. multilocularis* (Eckert *et al.* 2001b). Après ingestion des œufs, les métacestodes atteignent le foie des rongeurs et s'y développent. La lésion est envahissante, nécrosante et pseudo-cancéreuse. Les vésicules larvaires ne sont pas délimitées par une coque fibro-conjonctive au contraire du kyste hydatique dû à *Echinococcus granulosus*, et tendent à infiltrer la totalité du parenchyme hépatique. La contamination des carnivores résulte de la prédation et de l'ingestion d'une proie parasitée. Les humains s'infestent après l'ingestion d'œufs présents dans l'environnement au même titre que les hôtes intermédiaires, mais perdus pour le cycle, ils sont qualifiés d'hôtes aberrants ou accidentels. Le renard roux est considéré en Europe centrale, comme l'hôte définitif principal de ce parasite et principal responsable de la contamination de l'environnement par les œufs du cestode zoonotique (Deplazes *et al.* 1999).

E. multilocularis est présent exclusivement dans l'hémisphère nord, de l'Amérique du Nord à l'Eurasie, et préférentiellement inféodé aux zones climatiques de type continental et montagnard (Eckert *et al.* 2001c). Il y a une vingtaine d'années, en Europe centrale, la zone d'endémie du parasite touchait quatre pays (l'Allemagne, l'Autriche, la France, et la Suisse). Depuis la fin des années 1990, le parasite a été identifié chez le renard roux, dans dix nouveaux pays : la Belgique, le Danemark, le Liechtenstein, le Luxembourg, les Pays-Bas, la Pologne, la République Tchèque et la Slovaquie (lit. in Eckert *et al.* 2001c) ainsi que très récemment l'Italie et la Hongrie (Manfredi *et al.* 2002, Sreter *et al.* 2004b). S'agit-il d'une réelle extension de l'aire de répartition du parasite, ou d'une meilleure détection de ce dernier (amélioration des techniques de dépistage et de diagnostic, recherche active du parasite, etc.)? Le débat n'est pas clos (Lucius et Bilger 1995, Deplazes *et al.* 1999, Eckert *et al.* 2000, Giraudoux *et al.* 2001).

Les recherches conduites ces toutes dernières années tendent cependant à confirmer l'expansion du parasite et l'émergence de cette zoonose en Europe (Vuitton *et al.* 2003). Malgré une stabilité de l'incidence des cas humains d'échinococcose alvéolaire rapportée en Europe centrale depuis plusieurs décennies (Eckert et Deplazes 1999, Kern *et al.* 2003), des cas autochtones ont été diagnostiqués dans des pays hors de la zone endémique historique

depuis la fin des années 1990, en Belgique, en Pologne et au Liechtenstein (Eckert et Deplazes 1999, Kern *et al.* 2003) et récemment en Slovaquie (Kincekova *et al.* 2001) et en Hongrie (Sreter *et al.* 2004a). De tels cas échappaient-ils auparavant au diagnostic ? La question demeure (Eckert *et al.* 2000). Une augmentation des cas de téniasis échinococcique est néanmoins effective et documentée chez le renard roux, en France (Giraudoux *et al.* 2001, Raoul 2001) et en Allemagne (Romig *et al.* 1999), indiquant une augmentation de la biomasse parasitaire (ou abondance) d'*E. multilocularis* et par conséquent de la contamination de l'environnement. En raison de la durée d'incubation particulièrement longue, l'augmentation de la pression d'infestation et du risque d'exposition ne conduirait à une augmentation des cas humains que dans les années ou décennies à venir (Giraudoux *et al.* 2001, Deplazes *et al.* 2004). Nous observons en effet une modification spatiale de la contamination de l'environnement, avec l'apparition des renards urbains parasités par le cestode zoonotique dans plusieurs villes européennes (Deplazes *et al.* 2002, Deplazes *et al.* 2004). Actuellement, et d'après des études cas/témoins rétrospectives, les agriculteurs sont considérés comme les personnes ayant un risque plus élevé de développer l'échinococcose alvéolaire (Kern *et al.* 2004). Deplazes *et al.* (2004) soulignent néanmoins le risque d'une contamination de l'environnement maximale en zone péri-urbaine (ou résidentielle), à l'interface des habitats rural et urbain. En raison de l'utilisation intensive de cette interface par le public (pavillons résidentiels, parcs et zones de loisirs), le risque d'exposition y est élevé et pourrait conduire à une émergence de cas humains dans les populations concernées.

C. L'autre menace parasitaire: *Toxocara canis*

Cet autre helminthe zoonotique, agent étiologique (avec *T. cati* parasite du chat) de la toxocarose chez l'homme, est responsable de syndromes *larva migrans* (oculaire et viscéral). Après contamination orale, les migrations larvaires peuvent conduire le parasite dans divers organes (l'œil, l'encéphale, le foie ou les poumons principalement) et provoquer des lésions oculaires, neurologiques, hépatiques ou pulmonaires parfois graves et irréversibles (Magnaval *et al.* 1998). Les cas humains n'étant pas déclarés, il est difficile de connaître l'incidence de cette affection zoonotique. Considérée comme relativement rare au début des années cinquante, l'atteinte par des larves erratiques de *Toxocara* spp. semble être aujourd'hui l'helminthiase humaine la plus commune dans les pays industrialisés en rapport avec la grande prévalence des parasitoses imaginales chez nos carnivores domestiques (Overgaaauw 1997, Magnaval *et al.* 1998).

T. canis est un nématode de la famille des ascaris, parasitant les canidés domestiques et sauvages. Il est fréquemment retrouvé chez le chien et le renard roux en Europe, atteignant des prévalences élevées dans ces deux espèces (Richards *et al.* 1993, Overgaaauw et Boersema 1998, Hofer *et al.* 2000, Luty 2001, Habluetzel *et al.* 2003, Smith *et al.* 2003). Le chien domestique est cependant classiquement considéré comme la source principale de contamination pour l'homme, qui s'infeste à partir de l'environnement après ingestion d'œufs larvés infestants (Magnaval *et al.* 1998). La prévention de cette zoonose essentiellement tellurique repose donc actuellement sur l'hygiène d'une part, et la vermifugation régulière des carnivores domestiques d'autre part. Cependant, la présence d'un réservoir sauvage interfère grandement avec ces méthodes de prévention. La vermifugation est en effet ciblée sur l'hôte domestique et n'intervient pas sur le cycle parasitaire entretenu dans le réservoir sauvage. Epe *et al.* (1999) ont montré que les isolats de *T. canis* présents chez le chien domestique et le renard roux étaient génétiquement identiques. Les transmissions expérimentales réalisées chez ces deux espèces par les différents isolats se sont révélées probantes et non distinguables, indiquant qu'il faut considérer le renard roux comme un réservoir sauvage éventuellement

source de *T. canis* pour le chien domestique. Richards *et al.* (1993) soulignaient déjà l'importance du renard en tant que réservoir sauvage, notamment en milieu urbain.

Plusieurs particularités du cycle biologique de *T. canis* sont à noter. Ce nématode est un parasite monoxène transmis directement à l'hôte canidé (adulte) après une phase exogène de deux semaines généralement, si les conditions sont favorables. D'autre part, les juvéniles sont infestés principalement *in utero* ou via le lait maternel. Enfin, des hôtes paraténiques rongeurs peuvent également intervenir dans son cycle biologique. Les œufs larvés infestants peuvent contaminer un rongeur chez qui une migration larvaire ne conduit à aucun développement mais à une survie prolongée du parasite. Les larves entrent en diapause dans divers tissus, jusqu'à la prédation et l'ingestion du rongeur parasité par un canidé. L'homme se contamine au même titre que le rongeur paraténique. La réalisation d'un cycle direct, la possibilité de transmissions prénatale et néonatale, et la présence accessoire d'hôtes paraténiques ont des conséquences importantes sur l'épizootiologie du parasite. Un cycle direct conduit à considérer la biomasse parasitaire (ou abondance) de *T. canis* dépendante et positivement corrélée à la taille de la population hôte, et plus précisément à sa densité (Dobson 1990 *in* Arneberg *et al.* 1998). La taille et les dynamiques de populations des deux espèces hôtes principales de *T. canis* en Europe (le chien domestique et le renard roux) sont d'importants facteurs à prendre en compte dans l'étude et le contrôle de ce nématode zoonotique. En outre, ces canidés interviennent dans le cycle parasitaire dès leurs premières semaines de vie et la prévalence est généralement supérieure chez les jeunes animaux (Richards *et al.* 1993, Willingham *et al.* 1996, Luty 2001, Habluetzel *et al.* 2003). La présence d'hôtes paraténiques est également non négligeable. Les études expérimentales effectuées chez la souris domestique (*Mus musculus*) ont démontré la survie des larves jusqu'à plus de 100 jours (Bardon *et al.* 1994, Havasiova-Reiterova *et al.* 1995, Good *et al.* 2001). Les rongeurs constituent ainsi un compartiment réservoir supplémentaire dans le cycle biologique de *T. canis*, interférant avec les méthodes de contrôle appliquées à l'hôte définitif.

D. L'écologie parasitaire ou écologie de la transmission

Une définition de l'écologie de la transmission a été proposée par Raoul (2001):

"Déterminer et analyser quels sont les facteurs qui modulent la transmission d'un parasite au sein d'un SPH [Système Parasite-Hôte], tant dans sa composante temporelle que spatiale."

Cette définition est basée sur la conception de filtres définis par Combes (1995), représentant les pré-requis de l'interaction durable entre le parasite et son hôte (Figure 1).

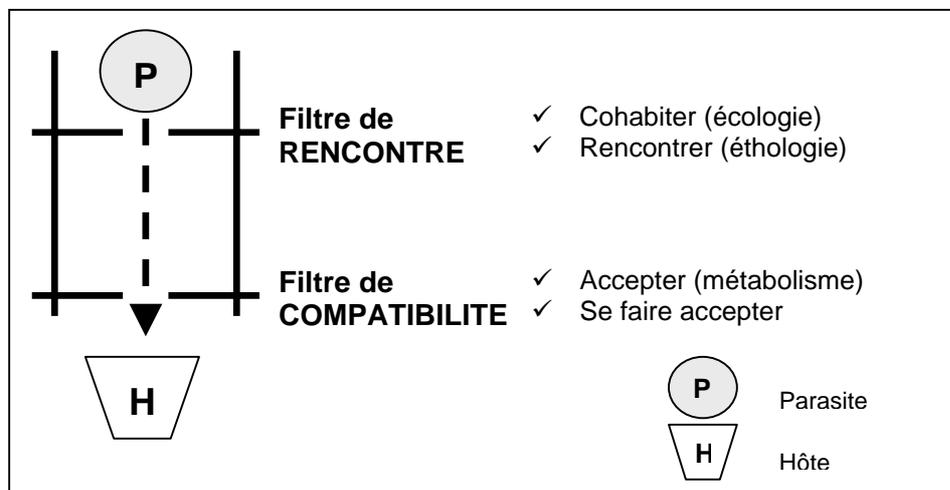


Figure 1. Les filtres de rencontre et de compatibilité dans un système parasite-hôte, d'après Combes (1995)

Le filtre de rencontre est ouvert lorsque le parasite et un hôte potentiel cohabitent et interfèrent dans un même habitat. Il correspond au risque d'exposition, définissant la probabilité de contact entre le pathogène et son hôte. Le filtre de compatibilité définit les adaptations physiologiques des parasites et de leurs hôtes. Il correspond *sensu stricto* à l'interaction durable.

Les résultats présentés ici se réfèrent exclusivement au filtre de rencontre et contribuent à enrichir les connaissances dans le domaine de l'écologie de la transmission (ou écologie parasitaire) d'*Echinococcus multilocularis* et des autres principaux helminthes du système prédateur – proie renard roux – rongeurs en milieux urbain et péri-urbain. Nous avons envisagé une étude de la communauté parasitaire dominante (ensemble des espèces principales d'helminthes) de ce système, afin de comparer les effets de l'urbanisation de l'habitat sur l'épizootiologie des différentes espèces parasites, en fonction de leur cycle biologique et notamment de la présence ou absence d'hôtes intermédiaires ou paraténiques rongeurs. Nous nous intéressons ainsi essentiellement à une composante spatiale de la transmission de ces helminthes.

L'objectif principal de ce travail est de mettre en évidence une éventuelle influence du degré d'urbanisation de l'habitat sur l'intensité des cycles parasites en fonction de la présence d'hôtes intermédiaires ou paraténiques. Nous envisageons une influence négative de l'urbanisation sur le cycle des parasites dixènes nécessitant un hôte intermédiaire rongeur plutôt favorisé en milieu rural. Au contraire, aucune influence de l'urbanisation n'est prédite dans le cas d'helminthes monoxènes. Nous supposons ici que le milieu urbain présente des conditions environnementales localement aptes à permettre la survie des stades parasites libres. Un schéma intermédiaire est attendu dans le cas des helminthes non-strictement monoxènes faisant intervenir des hôtes paraténiques rongeurs.

TERRAIN D'ETUDE

Le canton de Genève est situé à l'extrême ouest de la Suisse. L'altitude varie entre 350 et 450 mètres et le climat est tempéré, sous influence méditerranéenne. Les pluies annuelles atteignent 900 mm et les températures moyennes avoisinent les 12°C. L'humidité relative moyenne est de 75% (Annuaire statistique du canton de Genève, 2003).

La Suisse est située au cœur de la zone d'endémie d'*Echinococcus multilocularis* en Europe centrale. Le parasite est rapporté dans 21 des 23 cantons, principalement au nord des Alpes, et en particulier au nord-est et au nord-ouest (Eckert *et al.* 2001c). Les prévalences retrouvées chez le renard roux sont en général élevées. D'après les résultats d'une étude préliminaire effectuée dans le canton de Genève (Reperant *et al.* 2002), la prévalence d'*E. multilocularis* chez les renards dépassait 40%, et atteignait localement en milieu rural 64%, indiquant une situation de forte endémicité. D'autre part, des renards parasités par le cestode étaient retrouvés jusque dans la ville de Genève.

Le canton est très urbanisé et compte 400 000 habitants sur une surface de 240 km². Plus de 84% des habitants vivent dans l'agglomération de Genève, située au centre du canton, autour de l'extrémité ouest du Lac Léman qui se déverse dans le Rhône. Trois zones d'urbanisation ont été définies en fonction de la densité humaine sur une unité de surface de base de 100 mètres de côté. Leurs contours ont été lissés grâce à la méthode Kernel adaptative

(Silverman 1986 ; Figure 2). La zone rurale compte moins de 40 habitants/km². Elle représente 51% de la surface totale du canton. L'agriculture y domine, et notamment les cultures céréalières et vignobles genevois. Les forêts représentent moins de 10% du canton et les prairies permanentes, moins de 19%. La densité humaine en zone résidentielle est comprise entre 40 et 220 habitants/km². Cette zone se situe principalement le long des rives du Lac Léman et ceinture la ville de Genève, sur une largeur comprise entre 200 et 2000 mètres. Constituée de quartiers pavillonnaires et de petites communes, elle représente 26% de la surface totale du canton. La zone urbaine (23% de la surface totale) est constituée par la conurbation de Genève et la ville de Versoix, sur la rive droite du Lac à l'extrême nord du canton. La densité humaine maximale atteint dans cette zone 3790 habitants/km².

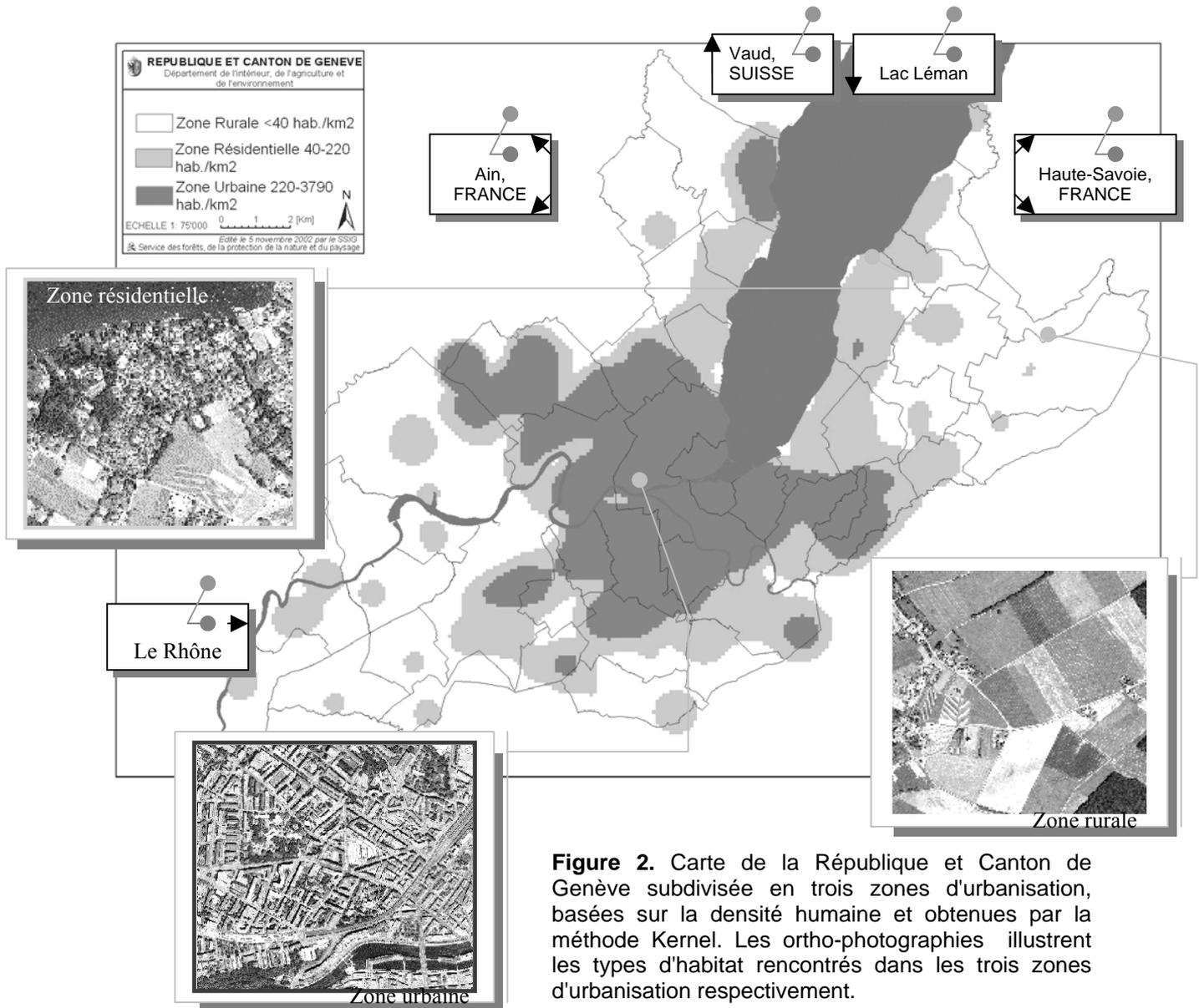
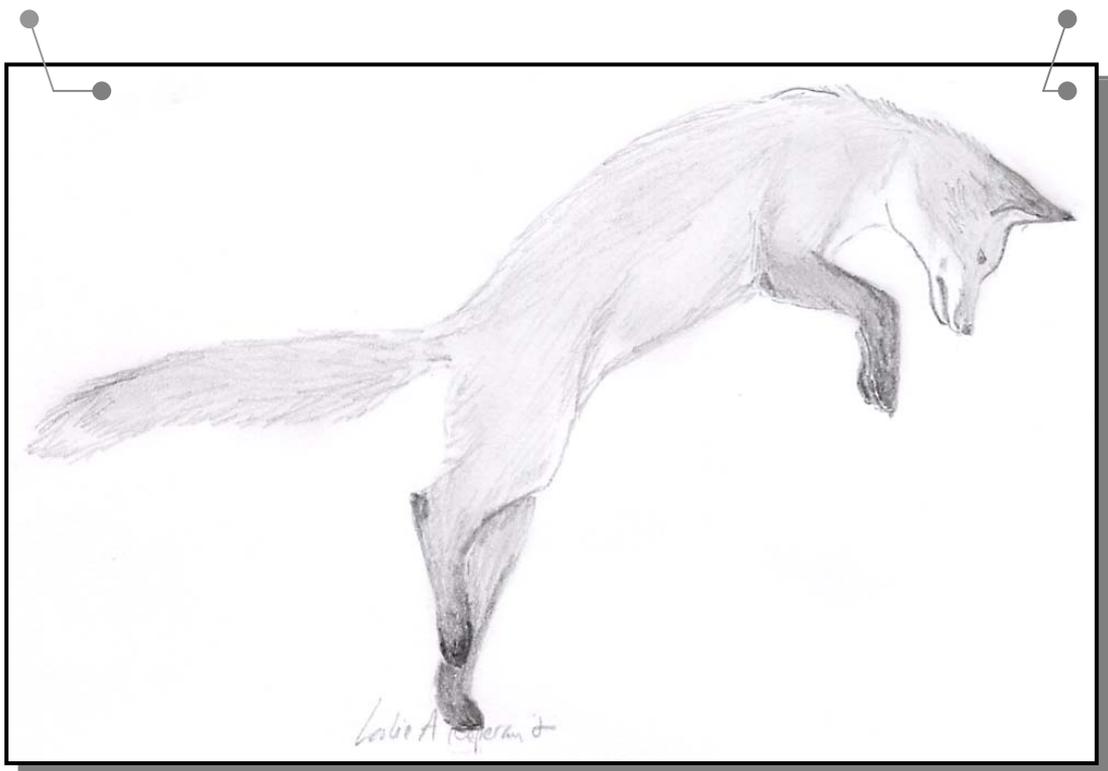


Figure 2. Carte de la République et Canton de Genève subdivisée en trois zones d'urbanisation, basées sur la densité humaine et obtenues par la méthode Kernel. Les ortho-photographies illustrent les types d'habitat rencontrés dans les trois zones d'urbanisation respectivement.



Le degré d'urbanisation de l'habitat influence-t'il les taux d'infestation parasitaire chez les hôtes renards roux, en fonction du cycle biologique et notamment de la présence d'hôtes intermédiaires ou paraténiques ?

PARTIE I : INFLUENCE DE L'URBANISATION SUR L'ÉPIZOOTIOLOGIE DES PRINCIPAUX HELMINTHES DU RENARD ROUX EN FONCTION DE LEUR CYCLE BIOLOGIQUE

A. Introduction

Nous l'avons vu, le renard roux est une espèce florissante aussi bien dans les campagnes européennes que dans ses grandes métropoles. Il est aujourd'hui un des carnivores sauvages les plus répandus et les plus abondants de la planète (Artois 1989, Macdonald et Barrett 1993). Symbole de la ruse, ce petit canidé des plus opportunistes, à l'allure agile et discrète s'adapte dans les environnements anthropisés de nos villes et semble apporter avec lui un peu de nature aux citadins. Il n'en apporte pas moins ses parasites. L'écologie parasitaire se reposant sur l'écologie des hôtes, étudions plus en détail l'écologie du renard des champs et du renard des villes.

➤ Abondance, densité et structure sociale

Classiquement – ou plutôt historiquement, le renard est connu pour être un animal solitaire et territorial. Deux territoires peuvent se chevaucher mais jamais au niveau des zones de repos diurnes. Le marquage sonore et olfactif des limites du domaine vital est fréquent et tout intrus est éconduit rapidement. Les voisins se tolèrent et on observe une mise en place rapide de la relation dominant-dominé dans l'éventualité d'une rencontre. Ce type de comportement social est rencontré dans les habitats peu favorables tels que zones de haute montagne et les grands massifs forestiers où les ressources alimentaires sont pauvres. La densité est alors de un renard pour 500 ha environ. Dans les Highlands Ecossais, il a été rapporté un renard pour 10 km² (Meia 2003).

L'unité sociale de base du renard est le couple et sa portée. Le partage du domaine vital entre les deux reproducteurs est alors total. Il est généralement assez vaste, principalement en milieu rural avec des ressources alimentaires variées mais plus ou moins abondantes. La densité est en moyenne de 1 renard pour 100 ha. La dispersion est entreprise par la majorité des jeunes et les distances parcourues sont longues (Meia 2003). Cette situation correspond au milieu montagnard suisse, avec une densité de deux individus adultes au km² (100 ha), et de trois individus au km² lorsque l'on y inclut les subadultes et les juvéniles (Meia 1994).

Il existe enfin une structure sociale plus complexe correspondant à l'existence plus ou moins permanente d'un groupe spatial. Le domaine vital est partagé par un groupe de renards, composés d'un couple α (individus dominants) et de une à quatre femelles β (individus dominés). Les mâles β sont rarement évoqués. Les animaux restent solitaires dans leurs activités et les relations en cas de rencontre sont basées sur la hiérarchie, classiquement décrite chez les canidés. Les milieux concernés sont les zones urbaines et péri-urbaines car les ressources alimentaires y sont accessibles, abondantes et constantes. Tous les secteurs de la ville peuvent être colonisés par les renards urbains. Leur préférence est cependant marquée pour les quartiers résidentiels et maisons individuelles avec jardins, ainsi que les bois et les espaces verts (Macdonald 1985, Saunders *et al.* 1997). Le domaine vital est plus réduit que précédemment et les densités bien supérieures, atteignant jusqu'à 16 individus au km² (Meia

2003). La dispersion affecte la quasi-totalité des mâles mais peu de femelles et les distances parcourues sont courtes (Harris et Trehwella 1988, Meia 2003). La reproduction est généralement limitée au couple reproducteur. Les femelles β (dites « helpers ») contribuent à l'élevage de la portée.

➤ Régime alimentaire

Parallèlement à la grande adaptabilité du renard face à son environnement, cet animal présente un régime alimentaire des plus variés. Les proies les plus régulièrement citées sont le lapin (*Oryctolagus cuniculus*), essentiellement en milieu méditerranéen, mais aussi en Suède, en Irlande et en Ecosse et les Microtidae, dans les régions où les lapins sont absents. Retrouvés de façon plus irrégulière dans le temps et dans l'espace, on note les oiseaux, les invertébrés (lombrics *Lumbricus terrestris* et apparentés principalement, ainsi que Coléoptères, Orthoptères ou Lépidoptères) et les végétaux (fruits) pendant la belle saison (Artois 1989, Macdonald et Barrett 1993, Lovari *et al.* 1994, Meia 2003). Les charognes et les détritiques d'origine humaine sont essentiellement consommés en hiver (Artois 1989, Macdonald et Barrett 1993). Dans les villes, les renards urbains présentent un régime alimentaire constitué majoritairement de détritiques d'origine humaine provenant davantage de mangeoires à oiseaux et de tas de compost disposés dans les jardins privés que des poubelles à proprement parlé. Le second item alimentaire correspond au lombric et apparentés. On retrouve ensuite micromammifères, fruits, oiseaux, lapins et insectes (Macdonald 1985).

Il faut cependant remarquer que le renard présente, malgré son opportunisme alimentaire, des préférences notamment au niveau des petits rongeurs (Macdonald 1977, Artois 1989). Dans nos pays, le genre *Microtus* (campagnol des champs : *M. arvalis*) et le genre *Arvicola* (campagnol terrestre : *A. terrestris*) sont chassés de manière prédominante par rapport aux genres *Clethrionomys* (campagnol roussâtre : *C. glareolus*) et *Apodemus* (*A. sylvaticus* et *A. flavicollis* : mulots sylvestre et à collier). Quelle que soit l'abondance des différentes espèces de rongeurs, le renard chasse essentiellement ceux des milieux ouverts (*M. arvalis* et *A. terrestris*). Leur quantité ingérée est toujours importante même si l'espèce est rare, et elle augmente parallèlement à l'abondance des proies (Artois *et al.* 1989). En Suisse, *A. terrestris* est considéré comme une des proies principales quand il est abondant (Weber et Aubry 1993).

➤ Données genevoises

Une étude est actuellement en cours dans le canton de Genève portant sur une épizootie de gale sarcoptique touchant la population vulpine depuis 1996, et les modifications comportementales qui en résultent (Fischer, thèse de doctorat en cours). Les résultats d'une première analyse des domaines vitaux, indices de population et régime alimentaire tendent à suivre le schéma précédent en fonction de l'urbanisation de l'habitat.

L'urbanisation et les activités humaines influent sur l'abondance et les comportements vulpins. Ces variations conduisent-elles à des variations de la prévalence des principaux helminthes intestinaux du renard roux, en fonction de la présence ou de l'absence d'hôtes intermédiaires ou paraténiques rongeurs dans les cycles biologiques ?

Plusieurs études récentes ont déterminé la communauté parasitaire intestinale du renard roux en milieu rural (Gortazar *et al.* 1998, Criado-Fornelio *et al.*, 2000, Smith *et al.* 2003) ou en milieu urbain (Richards *et al.* 1993, 1995, Willingham *et al.* 1996, Hofer *et al.* 2000) en Europe (Tableau 1).

Tableau 1. Principales espèces de la communauté parasitaire intestinale du renard roux en Europe (d'après études récentes citées ci-dessus) ; les trématodes sont exclus.

		Prévalence (%)					
Références :		Richards <i>et al.</i> 1995	Willingham <i>et al.</i> 1996	Gortazar <i>et al.</i> 1998	Criado-Fornelio <i>et al.</i> 2000	Hofer <i>et al.</i> 2000	Smith <i>et al.</i> 2003
		N=843	N=21	N=81	N=67	N=388	N=588
Nématodes	<i>Uncinaria stenocephala</i>	68,0	85,7	30,9	58,2	66,8	41,3
	<i>Toxocara canis</i>	55,9	81,0	6,2	4,4	47,4	61,6
	<i>Toxascaris leonina</i>	1,5	-	66,7	52,2	-	0,3
	<i>Trichuris vulpis</i>	0,5	-	12,3	38,8	-	0,3
Cestodes	<i>Echinococcus multilocularis</i>	-	-	-	-	44,3	-
				4,9**			
	<i>Taenia</i> spp.	2,5*	38,1	1,2***	1,5**	16,5	20,7
		13,8**		3,7****			
	<i>Mesocestoides</i> spp.	-	23,8	71,6	2,9	4,4	-
<i>Dipylidium</i> spp.	3,8	-	1,2	-	0,5	0,7	

N : nombre de renards analysés

* *Taenia hydatigena*

** *Taenia pisiformis*

*** *Taenia multiceps*

**** *Tania polyacantha*

La transmission urbaine d'*Echinococcus multilocularis* inquiète particulièrement, étant données la forte pathogénicité et l'émergence potentielle de ce cestode, retrouvé aujourd'hui chez le renard urbain dans plusieurs villes européennes (Deplazes *et al.* 2002, Deplazes *et al.* 2004, Eckert et Deplazes 2004). La présence d'un cycle urbain a été mise en évidence pour la première fois dans la ville de Zürich en Suisse (Hofer *et al.* 2000, Stieger *et al.* 2002). La prévalence d'*E. multilocularis* chez les renards roux était plus faible dans la ville-même par rapport aux zones péri-urbaine et rurale adjacentes (Hofer *et al.* 2000). Stieger *et al.* (2002) ont confirmé une pression d'infestation plus faible en milieu urbain, après avoir étudié la distribution spatiale des coproantigènes anti-*E. multilocularis* dans des échantillons fécaux vulpins provenant de la zone urbaine et de la zone adjacente définie par Hofer *et al.* (2000). De la même manière, la zone périphérique entourant la partie centrale de la ville de Sapporo au Japon était considérée comme la plus favorable au cycle biologique d'*E. multilocularis*, les échantillons fécaux positifs aux coproantigènes étant situés majoritairement dans cette zone (Tsukada *et al.* 2000). Enfin, les études préliminaires effectuées à Genève et dans la ville frontalière française d'Annemasse suggéraient également une diminution de l'abondance d'*E. multilocularis* dans les zones urbanisées comparées aux zones rurales adjacentes (Reperant *et al.* 2002, Sigaud 2003).

D'un autre côté, plusieurs études ont mis en évidence un niveau de contamination du sol par les œufs de *Toxocara canis* plus élevé en milieu urbain par rapport au milieu rural ou

péri-urbain (Mizgajska, 1997; Giacometti *et al.*, 2000; Misgajska, 2001). Cette contamination plus élevée du sol urbain pourrait être liée à une densité supérieure de la population de chiens domestiques en ville (Mizgajska, 1997). Habluetzel *et al.* (2003) rapportent également une contamination substantielle de l'environnement urbain dans la région de Marche en Italie. Néanmoins, ils notent une plus forte prévalence de *T. canis* chez le chien en milieu rural. De la même manière en Grande-Bretagne, les renardes du milieu rural étaient plus fréquemment infestées par *T. canis* que les renardes du milieu urbain (Richards *et al.*, 1995).

Afin d'étudier les variations de l'intensité des cycles biologiques des parasites liés au renard roux en fonction du degré d'urbanisation de l'habitat et afin d'évaluer le rôle des hôtes intermédiaires ou paraténiques rongeurs dans ces variations, nous avons effectué dans un premier temps une étude parasitologique chez le renard roux provenant des milieux rural, résidentiel et urbain du canton de Genève en Suisse, et dans un deuxième temps une étude parasitologique chez les rongeurs non-commensaux impliqués dans les cycles parasitaires, et provenant de ces mêmes milieux. En première partie, nous comparons les variations des taux d'infestations des helminthes strictement monoxènes, helminthes monoxènes faisant intervenir des hôtes paraténiques rongeurs (non-strictement monoxènes) et helminthes dixènes chez le renard roux, le long d'un gradient croissant d'urbanisation.

Cette première partie correspond à une première analyse des résultats, basée sur différents groupes d'helminthes définis en fonction de la présence ou de l'absence d'hôtes rongeurs dans leur cycle biologique. Les résultats présentés ici nous ont permis de tester nos hypothèses de travail concernant l'influence du degré d'urbanisation de l'habitat sur l'intensité des cycles parasitaires en fonction de la présence d'hôtes intermédiaires ou paraténiques rongeurs. Une analyse plus approfondie et effectuée sur chacune des espèces parasites prise séparément est ainsi en cours à l'Institut de Parasitologie de l'Université de Zürich (IPZ), afin de compléter et détailler ces premiers résultats.

B. Matériel et Méthodes

➤ Echantillonnage des renards roux

La chasse est interdite dans le canton de Genève depuis 1974, et seuls les gardes faune cantonaux sont autorisés à opérer des tirs de régulation ou sanitaires sur la faune sauvage. Actuellement aucune politique de régulation des renards n'est conduite dans le canton. Seuls les animaux blessés ou malades sont abattus.

Les renards roux trouvés morts sur la voie publique ou chez des particuliers ont été récoltés et conservés à -20°C , après avoir été identifiés et localisés sur une carte ou grâce à un GPS. La cause de la mort a été rapportée lorsqu'elle était identifiable. Les animaux ont été sexés et pesés avant la congélation. Lors des dissections, le statut reproducteur de l'animal a été défini. Deux classes d'âge ont été définies lors de cette étude. Tout animal de moins de un an a été considéré comme juvénile, et son âge en mois estimé par rapport à la date de récolte et en supposant la naissance des renardeaux au 1^{er} avril (Wandeler 1976). Les animaux de plus d'un an ont été considérés adultes. Une radiographie de la mâchoire a permis de différencier les juvéniles des adultes, à partir de l'analyse de la profondeur relative de la pulpe dentaire de la canine inférieure (Kappeler 1995). Enfin, l'âge des adultes a été déterminé plus précisément par comptage des anneaux annuels du cément de la canine inférieure (Grue et Jensen 1979).

➤ Analyses parasitaires

Le tractus digestif (du pylore à l'anus) a été collecté et placé à -80°C pendant 4 jours au moins, suivant les mesures de précaution décrite par Eckert *et al.* (2001a). Après décongélation, chaque intestin a été coupé transversalement en cinq portions de longueur équivalente. La méthode SCT (*Intestinal Sedimentation and Counting Technique*) a été effectuée d'après Rausch, Fay et Williamson (1990) et suivant les modifications décrites par Hofer *et al.* (2000 ; cf. annexe 3).

L'identification des espèces a été basée sur les caractères morphologiques, à partir de 10 individus supposés appartenir à une même espèce ou à un même clade* lorsque la charge parasitaire (pour ce clade) était supérieure à 10. Si moins de 10 individus parasitaient un renard, tous les spécimens étaient soumis à identification. L'identification d'*E. multilocularis* était basée sur les caractères morphologiques typiques (Thompson 1995). Lorsque seuls des stages juvéniles étaient présents, et en particulier des scolexes, l'identification d'*E. multilocularis* était confirmée par PCR (Bretagne *et al.* 1993). Les espèces de *Taenia* spp. ont été identifiées selon la longueur et la forme des crochets du rostre (Verster 1969). Lorsque aucun crochet n'était retrouvé, la catégorie *Taenia* spp. a été notée après observation des proglottis typiques de *Taenia* spp. renfermant des œufs de taeniidés. L'identification des ascaris était basée sur les caractéristiques morphologiques d'après Mozgovoï (1968).

➤ Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées avec SPSS®-PC version 11.5 et Statview® version 5.0.1.

La prévalence se réfère au nombre d'individus parasités par rapport au nombre total d'individus. Les intervalles exacts de confiance, calculés à partir de la loi Binomiale (Clopper et Pearson, 1934) ont été indiqués pour chaque prévalence.

L'agrégation parasitaire a été mesurée suivant Elliott (1977) par l'estimation du moment corrigé de k :

$$k = (x^2 - S^2/N) / (S^2 - x)$$

avec x : abondance parasitaire moyenne, S^2 : variance de l'abondance parasitaire, et N : taille de l'échantillon.

La régression logistique (par la méthode *Likelihood Ratio* notée LR ci-après) a été utilisée afin de tester l'effet de l'année, de la saison (hiver : décembre à février, printemps : mars à mai, été : juin à août, automne : septembre à novembre), de la zone d'urbanisation, de la classe d'âge et du sexe sur la prévalence des principaux helminthes strictement monoxènes, helminthes non-strictement monoxènes et helminthes dixènes (regroupés pour cette première analyse). L'interaction 'âge-saison' a été incluse dans les modèles initiaux, les différences saisonnières pouvant être étroitement liées à la structure d'âge de la population. Des analyses complémentaires sur les différences de prévalence des helminthes au sein des groupes précédemment définis ont été effectuées en utilisant le test du Chi-deux (χ^2). Le test du Chi-deux a été appliqué afin de comparer les âge-ratio et sexe-ratio des renards entre les saisons et entre les zones d'urbanisation.

* espèces phylogénétiquement proches, appartenant à un groupe monophylétique (constitué d'un ancêtre commun et tous ses descendants).

Les distributions des charges parasitaires ne suivant pas la loi Normale, nous avons utilisé des tests non paramétriques afin d'analyser les variations d'intensité d'infestation. Les tests de Mann-Whitney et de Kruskal-Wallis ont permis de comparer les intensités d'infestation entre les classes d'âge et de sexe, et entre les saisons et les zones d'urbanisation.

Les différences ont été considérées significatives quand $p \leq 0,05$.

C. Résultats

➤ Population d'échantillonnage de renards roux

De 1998 à 2003, 454 renards roux ont été trouvés morts dans le canton de Genève, et 267 animaux ont pu être analysés. La mortalité était principalement due à des collisions avec des véhicules (plus de 75% des cas). L'âge et le sexe ont pu être déterminés pour 253 animaux, distribués selon le sexe en 137 mâles et 116 femelles, et selon l'âge en 134 juvéniles et 119 adultes (Tableau 2).

Tableau 2. Nombre de renards analysés par classe d'âge et de sexe en fonction des saisons et de la zone d'urbanisation

	Juvéniles		Adultes	
	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles
Hiver	14	14	12	20
Printemps	14	13	17	23
Eté	16	22	8	5
Automne	13	15	13	13
Zone rurale	18	27	24	28
Zone résidentielle	25	25	15	21
Zone urbaine	14	15	12	13

En été, les juvéniles étaient plus nombreux que les adultes (N=38 et N=13 respectivement, $\chi^2=5,1$, $p=0,023$). Un total de 104 carcasses a été collecté en milieu rural, 88 en zone résidentielle, et 62 en zone urbaine. Aucune différence significative de l'âge-ratio (juvéniles/adultes) ou du sexe-ratio (mâles/femelles) n'a été détectée entre les trois zones d'urbanisation.

➤ Communauté parasitaire intestinale

Sur les 267 renards collectés, 253 (95,1%) étaient infestés par des helminthes intestinaux appartenant à la classe des nématodes, des cestodes ou des trématodes (Tableau 3). Trente renards (11,2%) étaient parasités par des trématodes. Une identification spécifique des trématodes n'ayant pas été entreprise, nous ne nous attarderons pas sur ces parasites.

Les nématodes correspondaient à la classe parasitaire la plus fréquemment représentée, avec notamment l'ankylostome *Uncinaria stenocephala* avec une prévalence de 79,0%, les ascaris (*Toxocara canis* et *Toxascaris leonina*) avec une prévalence combinée de 73,8%, et *Trichuris vulpis* retrouvés chez 23 renards (8,6%). Aucun spécimen d'*Ankylostoma caninum* ni de *Toxocara cati* n'a été retrouvé.

Parce que des double-infestations par *T. canis* et *T. leonina* étaient diagnostiquées chez environ un tiers des renards lorsque huit ascaris ou plus étaient soumis à identification, nous n'avons pu déterminer qu'une prévalence minimale pour ces deux espèces. En effet, chez les individus fortement infestés par des ascaris, l'identification de 10 spécimens parasites pouvait ne pas permettre de détecter un portage simultané de *T. canis* et de *T. leonina*. Les prévalences minimales se réfèrent ainsi aux cas d'infestation par *T. canis* ou *T. leonina* effectivement diagnostiqués. Un minimum de 30,0% (IC : 24%-36%) des renards collectés étaient infestés par *Toxocara canis* et un minimum de 30,3% (IC : 25%-36%) par *Toxascaris leonina*. Par ailleurs, les spécimens d'ascaris prélevés chez 48 renards n'ont pu être identifiés au niveau spécifique.

Les cestodes étaient représentés par *Echinococcus multilocularis* (prévalence de 45,7%), *Taenia* spp. (40,8%), *Mesocestoides* spp. (6,4%) et *Dipylidium* spp. (1,9%). En raison du délais entre la mort et la récolte des renards, les crochets des *Taenia* spp. étaient absents. L'identification spécifique n'était par conséquent pas applicable.

Les distributions parasites étaient typiquement agrégées ($k < 1$), avec la plupart des animaux infestés par de faibles charges parasites (Tableau 3).

La charge parasite d'*E. multilocularis* variait de 1 à 120 020 parasites par animal. Près de la moitié des renards parasités l'était par moins de 100 vers. Nous avons retrouvé plus de 1 000 échinocoques chez 26 renards seulement (moins de 10%). Cinq renards souffrant d'infestations massives (plus de 55 000 vers) hébergeaient près de 76% de la biomasse totale.

Tableau 3. Prévalence et intensité d'infestation des helminthes intestinaux retrouvés chez 267 renards roux, dans le canton de Genève

	n	P (%)	IC (%)	\hat{i}	ET	I	r	t	k
<i>U. stenocephala</i>	211	79,0	73,6-83,8	14,4	23,1	6,3	1-141	3048	0,392
Ascaris*	197	73,8	68,1-79,0	23,4	38,2	10	1-306	4606	0,376
<i>Trichuris vulpis</i>	23	8,6	5,5-12,6	2,6	4	1,7	1-20	59	0,460
<i>E. multilocularis</i>	122	45,7	39,6-51,9	4845,6	18863,4	108,3	1-120020	591168	0,058
<i>Taenia</i> spp.	109	40,8	34,9-47,0	14,7	25,2	5,3	1-187	1599	0,338
<i>Mesocestoides</i> spp.	17	6,4	3,8-10,0	24,3	38,4	7,1	1-143	413	0,348
<i>Dipylidium</i> spp.	5	1,9	0,6-4,3	2,8	3,5	1,8	1-9	14	0,574
Trématodes \square	30	11,2	7,7-15,7	4,9	6,3	2,6	1-23	147	-

* *Toxocara canis* (30.0%) and *Toxascaris leonina* (30.3%) - voir le texte

\square Aucun spécimen d'*Alaria alata* n'a été retrouvé ; identification spécifique non réalisée

n : nombres de renards infestés ; P : prévalence ; IC : intervalle de confiance exact ; \hat{i} : intensité moyenne arithmétique ; ET : écart-type ; I : intensité moyenne géométrique ; r : étendue ; t : nombre total de parasites ; k : agrégation (estimation du moment corrigé de k)

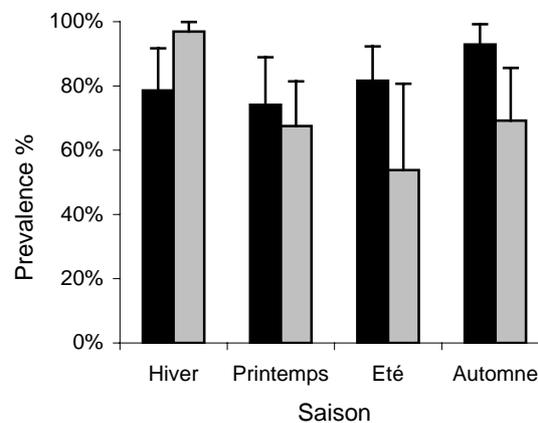
Les helminthes dominants ont été regroupés et classés en helminthes strictement monoxènes (l'ankylostome *Uncinaria stenocephala*), en helminthes non-strictement monoxènes faisant intervenir des hôtes paraténiques rongeurs dans leur cycle biologique (les ascaris *T. canis* et *T. leonina*), et en helminthes dixènes (les cestodes *E. multilocularis* et *Taenia* spp.). *T. vulpis*, *Mesocestoides* spp. et *Dipylidium* spp. sont considérés comme des helminthes satellites et ne seront pas étudiés par la suite.

➤ Helminthes strictement monoxènes

Le modèle final de régression logistique décrivant les variations de prévalence du nématode strictement monoxène *Uncinaria stenocephala* ($\chi^2=20,8$; $df=7$; $p=0,004$) incluait la classe d'âge (LR=4,4 ; $p=0,035$), la saison (LR=16,0 ; $p=0,001$) et leur interaction (LR=12,0 ; $p=0,008$) en tant que variables significatives.

Les juvéniles étaient plus fréquemment infestés que les adultes (prévalence de 81,8% ; IC : 74%-88% et 75,6% ; IC : 67%-83% respectivement). *U. stenocephala* a été retrouvé chez des renardeaux d'un mois et demi. La prévalence chez les renards juvéniles augmentait régulièrement du printemps (74,1% ; IC : 54%-89%) à l'automne (92,9% ; IC : 76%-99%) alors que la prévalence chez les renards adultes était maximale en hiver (96,9% ; IC : 84%-100% ; Figure 3).

Figure 3. Prévalence d'*Uncinaria stenocephala* chez les renards juvéniles (noirs) et adultes (gris) au long des saisons (représenté avec l'intervalle de confiance supérieur exact)



Aucune variation de l'intensité d'infestation n'a été détectée entre les classes d'âge ou de sexe, entre les saisons ou entre les zones d'urbanisation.

➤ Helminthes non-strictement monoxènes

La zone d'urbanisation était l'unique variable ayant un effet significatif sur la prévalence des helminthes non-strictement monoxènes faisant intervenir des hôtes paraténiques rongeurs dans leur cycle biologique (*T. canis* et *T. leonina* ; modèle : $\chi^2=9,5$; $df=2$; $p=0,009$). La prévalence diminuait de 80,6% en milieu rural à 58,1% en milieu urbain (Tableau 4). Aucune diminution parallèle de la charge parasitaire n'a été détectée.

Tableau 4. Prévalence et intensité d'infestation des helminthes intestinaux dominants en zones rurale, résidentielle et urbaine, dans le canton de Genève

	n	P (%)	IC (%)	î	ET	I	r	t
<i>Uncinaria stenocephala</i>								
Zone rurale	80	77,7	68,4-85,3	14,1	22,4	6,1	1-108	1129
Zone résidentielle	74	84,1	74,8-91,0	12,4	17,6	6,2	1-99	916
Zone urbaine	45	72,6	59,8-83,1	19,6	32,7	7,2	1-141	880
Ascaris*								
Zone rurale	83	80,6	71,6-87,7	25,8	39,3	12,9	1-306	2140
Zone résidentielle	66	75,0	64,6-83,6	25,8	46,2	8,8	1-250	1703
Zone urbaine	36	58,1	44,8-70,5	17,1	20,1	8,5	1-83	617
<i>Echinococcus multilocularis</i>								
Zone rurale	54	52,4	42,4-62,4	5680,8	21002,9	130,5	1-120020	306761
Zone résidentielle	43	48,9	38,1-59,8	6408,9	21274,0	157,4	1-104000	275585
Zone urbaine	19	30,6	19,6-43,7	389,0	1036,1	28,6	1-4218	7391
<i>Taenia</i> spp.								
Zone rurale	53	51,5	41,4-61,4	13	19,2	5,2	1-88	690
Zone résidentielle	37	42,0	31,6-53,0	16,2	32,6	5,2	1-187	598
Zone urbaine	19	22,6	12,9-35,0	16,4	24,7	5,7	1-100	311

* Prévalence combinée de *Toxocara canis* et *Toxascaris leonina*

n : nombres de renards infestés ; P : prévalence ; IC : intervalle de confiance exact ; î : intensité moyenne arithmétique ; ET : écart-type ; I : intensité moyenne géométrique ; r : étendue ; t : nombre total de parasites

Après analyse distincte des prévalences des deux espèces d'ascaris, il s'est révélé que la prévalence de *T. leonina* subissait une diminution marquée le long du gradient croissant d'urbanisation ($\chi^2=40,8$; $p<0,0001$), alors qu'aucune diminution n'a pu être mise en évidence pour la prévalence de *T. canis*. En zone rurale, 50,5% (IC : 40%-60%) et 29,1% (IC : 21%-39%) étaient infestés par *T. leonina* et *T. canis* respectivement. La prévalence de *T. leonina* diminuait pour atteindre 4,8% (IC : 1%-13%) en zone urbaine. En revanche la prévalence de *T. canis* restait stable avec le degré de l'urbanisation (Tableau 5).

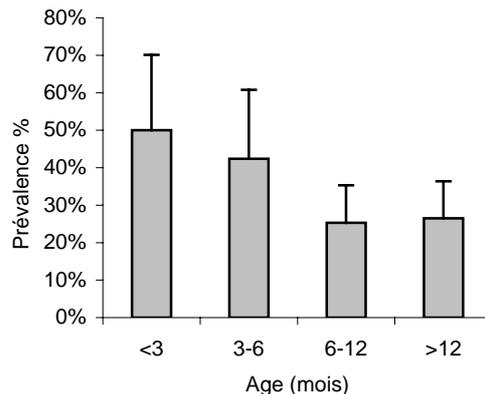
Tableau 5. Prévalence minimale de *Toxocara canis* et de *Toxascaris leonina* en zones rurale, résidentielle et urbaine

	n	P (%)	IC (%)
<i>Toxocara canis</i>			
Zone rurale	30	29,1	20,6-38,9
Zone résidentielle	28	31,8	22,3-42,6
Zone urbaine	18	29,0	18,2-41,9
<i>Toxascaris leonina</i>			
Zone rurale	52	50,5	40,5-60,5
Zone résidentielle	21	23,9	15,4-34,1
Zone urbaine	3	4,8	1,0-13,5

n : nombres de renards infestés ; P : prévalence ; IC : intervalle de confiance exact

D'autre part, des différences significatives des prévalences des deux espèces d'ascaris analysées séparément ont été mises en évidence en fonction de la classe d'âge. Les renards âgés de moins de 6 mois étaient plus fréquemment infestés par *T. canis* (prévalence de 45,8% ; IC : 33%-59%) que les animaux plus âgés (prévalence de 25,9% ; IC : 20%-33% ; $\chi^2=5,2$; $p=0,003$; Figure 4). Un renardeau âgé de moins d'un mois (collecté fin avril) était parasité par le nématode.

Figure 4. Prévalence minimale de *Toxocara canis* en relation avec l'âge (représenté avec l'intervalle de confiance exact supérieur)



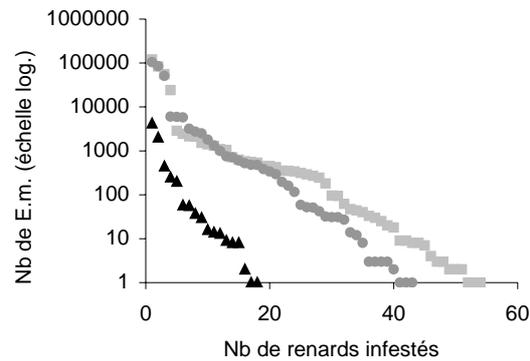
Au contraire, les renards adultes étaient plus fréquemment infestés par *T. leonina* (prévalence de 39,0% ; IC : 30%-48%) que les juvéniles (prévalence de 24,8% ; IC : 18%-33% ; $\chi^2=5,9$; $p=0,015$). Les renardeaux les plus jeunes infestés par ce parasite avaient deux mois et demi.

➤ Helminthes dixènes

Un modèle hautement significatif de régression logistique a permis de décrire les variations de prévalence des helminthes dixènes (*E. multilocularis* et *Taenia* spp.) chez les renards roux genevois ($\chi^2=31,7$; $df=6$; $p<0,0001$). Il incluait la zone d'urbanisation (LR=18,8 ; $p<0,0001$), la classe d'âge (LR=4,0 ; $p=0,044$) et la saison (LR=7,9 ; $p=0,048$) en tant que variables significatives. La prévalence des cestodes dixènes diminuait de 74,8% (IC : 65%-83%) en milieu rural à 60,2% (IC : 49%-70%) en milieu résidentiel, et à 41,9% (IC : 29%-55%) en milieu urbain. Les juvéniles étaient plus fréquemment parasités que les adultes (prévalence de 65,9% ; IC : 57%-74% et 55,5% ; IC : 46%-65% respectivement). Enfin, la prévalence saisonnière était minimale au printemps (50,7% ; IC : 38%-63%) comparée aux autres saisons (prévalence moyenne de 65,9% ; IC : 59%-73%).

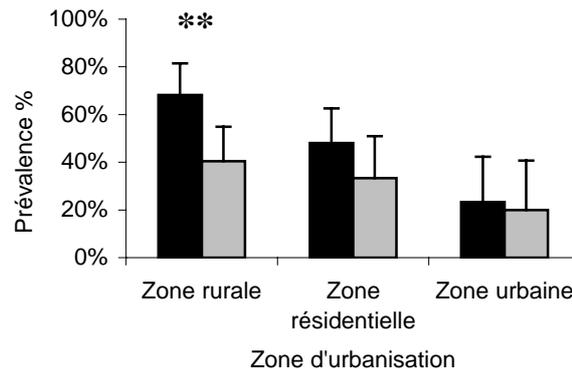
Une diminution similaire de la prévalence le long du degré croissant d'urbanisation a été détectée pour chaque genre constituant ce groupe après analyse distincte et utilisation du test Chi-deux. La prévalence d'*E. multilocularis* et de *Taenia* spp. diminuait de 52,4% et 51,5% respectivement en milieu rural à 30,6% et 22,6% en milieu urbain ($\chi^2=7,4$; $p=0,006$ et $\chi^2=13,4$; $p=0,0003$ respectivement ; Tableau 4). Une diminution parallèle de l'intensité d'infestation a de plus été détectée pour *E. multilocularis* entre les zones rural et urbaine ($Z=-2,0$; $p=0,043$) et entre les zones résidentielle et urbaine ($Z=-2,1$; $p=0,035$; Figure 5).

Figure 5. Distribution de la charge parasitaire d'*Echinococcus multilocularis* (E.m.) en zone rurale (carrés gris-clair), en zone résidentielle (cercles gris-foncé) et en zone urbaine (triangles noirs)



Les juvéniles étaient plus fréquemment infestés par *Taenia* spp. que les adultes ($\chi^2=5,7$; $p=0,017$). Cette différence entre les classes d'âge restait cependant significative en milieu rural uniquement (prévalence de 68,2% ; IC : 52%-81% et 40,4% ; IC : 27%-55% respectivement ; $\chi^2=7,4$; $p=0,0065$; Figure 6).

Figure 6. Prévalence des *Taenia* spp. chez les renards juvéniles (noirs) et adultes (gris) en zones rurale, résidentielle et urbaine (représenté avec l'intervalle de confiance supérieur exact)



De la même manière, les juvéniles étaient plus lourdement infestés par *E. multilocularis* que les adultes en milieu rural uniquement ($Z=-3,2$; $p=0,0014$). Les premières infestations par *Taenia* spp. et *E. multilocularis* relatives à l'âge ont été diagnostiquées chez des renardeaux d'un mois et d'un mois et demi respectivement.

En revanche, aucune variation saisonnière de leur prévalence respective ne s'est révélée significative, bien que les renards collectés en été étaient plus lourdement infestés par *E. multilocularis* que les renards collectés en hiver ($Z=-2,2$; $p=0,031$).

D. Discussion

➤ Communauté parasitaire intestinale des renards genevois

Des nématodes, cestodes et trématodes ont été retrouvés lors de la nécropsie de 267 renards roux provenant du canton de Genève, en Suisse. Comme lors d'autres études parasitologiques réalisées chez le renard roux en Europe de l'ouest et centrale (Richards *et al.* 1995, Gortazar *et al.* 1998, Criado-Fornelio *et al.* 2000, Smith *et al.* 2003, Willingham *et al.* 2003), les nématodes représentaient la classe la plus prévalente. L'ankylostome *Uncinaria stenocephala*, les ascaris *Toxocara canis* et *Toxascaris leonina*, et les taeniés *Echinococcus multilocularis* et *Taenia* spp. représentaient les helminthes dominants de la communauté parasitaire intestinale.

Les études parasitologiques récentes réalisées chez le renard roux en Europe révèlent une grande variation de la prévalence des deux espèces d'ascaris parasitant cette espèce, en fonction de la situation géographique du pays où ont été entreprises ces études (Tableau 7). Nous pouvons remarquer que la prévalence de *T. leonina* semble augmenter du nord vers le sud, alors que l'inverse semble vrai pour la prévalence de *T. canis*. Ainsi, en France limitrophe et en région genevoise, les deux espèces atteignent des prévalences intermédiaires.

Tableau 7. Prévalence de *Toxascaris leonina* et de *Toxocara canis* chez le renard roux dans différents pays Européens

	<i>n</i>	<i>Toxascaris leonina</i> (%)	<i>Toxocara canis</i> (%)	Référence
Allemagne	3573	3	32	Loos-Frank et Zeyhle 1982
Allemagne	397	11	33	Ballek <i>et al.</i> 1992
Danemark	68	0	81	Willingham <i>et al.</i> 1996
Espagne	81	67	6	Gortazar <i>et al.</i> 1998
Espagne	67	52	4	Criado-Fornelio <i>et al.</i> 2000
France	69	33	27	Petavy et Deblock 1980
France	150	10	44	Petavy <i>et al.</i> 1990
Grande-Bretagne	843	1.5	56	Richards <i>et al.</i> 1995
Grande-Bretagne	588	0.3	62	Smith <i>et al.</i> 2003
Pologne	92	-	16	Luty 2001
Slovaquie	57	-	7	Dubinsky <i>et al.</i> 1995
Suisse	388	0	47	Hofer <i>et al.</i> 2000
Suisse	267	30*	30*	Présente étude

* prévalences minimales

n : nombre de renards analysés

Les taeniés étaient particulièrement fréquents chez les renards genevois. La zone rurale du canton de Genève est intensivement utilisée pour l'agriculture et les vignobles, et n'a pas de production significative liée au bétail. Les espèces de *Taenia* spp. qui ont le plus de chances d'être observées dans notre terrain d'étude correspondent donc aux espèces faisant intervenir des hôtes intermédiaires principalement rongeurs ou lagomorphes dans leurs cycles biologiques (c à d. *T. crassiceps*, *T. polyacantha*, *T. taeniaeformis*, et *T. pisiformis* ; Jones et Pybus 2001).

E. multilocularis était présent chez 46% des renards collectés, indiquant un foyer de forte prévalence situé dans la zone endémique majeure d'Europe centrale (Fischer *et al.*, soumis). Des études effectuées en Haute-Savoie limitrophe concluent également sur une forte endémicité dans la région, avec des prévalences comprises entre 22% et 47% dans le département (Contat 1984, Rosselot 1985, Prost 1988, Petavy *et al.* 1990). Cette situation a récemment été confirmée dans la région frontalière d'Annemasse par Sigaud (2003).

Prost (1988) souligne l'importance du paysage dans les variations de la prévalence d'*E. multilocularis* et conclue que la zone collinéenne-montagnarde intermédiaire est particulièrement favorable au parasite. Dans le massif du Jura, Raoul (2001) rapporte une prévalence significativement plus élevée dans les zones d'altitude supérieure à 400 mètres (prévalence comprise entre 59% et 64%) par rapport à la plaine (altitude comprise entre 200 et 400 m, prévalence de 20%). Une forte activité de labour en plaine, potentiellement défavorable au cycle biologique d'*E. multilocularis* pourrait être à l'origine de ces disparités, et la proportion de prairies permanentes semble constituer un facteur explicatif particulièrement bien corrélé au risque d'infestation (Viel *et al.* 1999, Raoul 2001).

La situation rencontrée dans le canton de Genève semble cependant indiquer que ce petit canton de plaine, particulièrement marqué par une utilisation humaine intense (de l'agriculture intensive à la forte urbanisation de l'habitat, et avec moins de 19% de prairies permanentes) reste fortement contaminé par le cestode zoonotique.

➤ Influence de l'urbanisation

Nous n'avons pas mis en évidence d'influence significative du degré d'urbanisation de l'habitat sur la prévalence ou l'intensité d'infestation du nématode strictement monoxène *U. stenocephala*. Le principal mode d'infestation des renards est certainement l'ingestion des larves III libres présentes dans le milieu extérieur (Richards *et al.* 1995), comme il est décrit chez le chien domestique.

L'abondance des macroparasites transmis directement est supposée positivement corrélée à la densité de population des hôtes et cette relation a été mise en évidence pour les nématodes de la famille des strongylidés (Arneberg *et al.*, 1998). Nous n'avons pas mis en évidence d'influence significative du degré d'urbanisation de l'habitat sur la prévalence de ce nématode, cependant une forte prévalence était retrouvée en zone résidentielle, qui est préférentiellement utilisée par le renard roux en raison de la disponibilité en ressources alimentaires d'origine humaine et en zones de repos diurnes (Harris et Rayner 1986a, 1986b, 1986c, Adkins et Stott 1998, Contesse *et al.* 2004).

Au contraire, la prévalence des helminthes dixènes et non-strictement monoxènes diminuait significativement de la zone rurale vers la zone urbaine. La diminution de la prévalence avec l'augmentation du degré d'urbanisation de l'habitat était vérifiée pour les cestodes *E. multilocularis* et *Taenia* spp. et pour le nématode *T. leonina*, alors que la prévalence de *T. canis* restait stable.

Une diminution de la prévalence d'*E. multilocularis* chez les renards roux ou une diminution du taux de fèces positifs au coproantigène avec l'urbanisation a également été détectée à Zürich (Hofer *et al.* 2000, Stieger *et al.* 2002) et à Stuttgart (T. Romig non publié, cité par Deplazes *et al.* 2004). Richards *et al.* (1995) rapportent également une diminution de la prévalence de *T. pisiformis* avec l'urbanisation, chez les renards roux en Grande-Bretagne.

La présence d'hôtes intermédiaires ou paraténiques dans les cycles parasitaires de ces helminthes, l'intensité de leur prédation par les renards hôtes définitifs et leur distribution spatiale hétérogène en fonction du degré d'urbanisation de l'habitat pourraient expliquer les variations de prévalence décrites précédemment. Les relations prédateur-proie entre l'hôte définitif (renard roux – ou chien domestique) et les hôtes intermédiaires ou paraténiques (principalement rongeurs non-commensaux) sont susceptibles de représenter un facteur déterminant dans l'épizootiologie de ces parasites.

La distribution spatiale hétérogène des hôtes définitifs et intermédiaires est considérée comme une caractéristique particulière de l'épidémiologie d'*E. multilocularis* (Eckert and Deplazes 2004). De plus, Hofer *et al.* (2000) ont suggéré que le taux de prédation réduit des renards urbains sur les rongeurs puisse être à l'origine de la diminution de prévalence observée à Zürich. Enfin, au Japon, les zones boisées et forêts, qui représentent l'habitat optimal des rongeurs du genre *Clethrionomys*, principalement impliqué dans l'épizootiologie d'*E. multilocularis* sur l'île d'Hokkaido, étaient rares dans la partie centrale de la ville de Sapporo, où peu d'échantillons fécaux positifs ont été retrouvés (Tsukada *et al.* 2000).

Une diminution concomitante de l'intensité d'infestation a été détectée pour *E. multilocularis*, indiquant éventuellement une contamination plus faible des sites infestés urbains. Ceci pourrait être lié à une survie moindre de la forme libre du parasite en milieu urbain, où les conditions environnementales favorables, et notamment des conditions d'humidité élevée et de températures basses (Veit *et al.*, 1995), sont probablement rarement rencontrées.

Les différences dans les cycles des deux nématodes *T. leonina* et *T. canis* pourraient être responsables de la différence observée dans les variations de leur prévalence le long du gradient croissant d'urbanisation. *T. leonina* et *T. canis* sont des nématodes transmis directement et potentiellement retrouvés chez des rongeurs hôtes paraténiques. Mais contrairement à *T. leonina*, *T. canis* peut être transmis aux fœtus *in utero* ou aux canidés nouveau-nés via le lait maternel. Le renardeau le plus jeune de notre échantillon, collecté fin avril, était infesté par *T. canis*. Les renardeaux âgés de moins de 6 mois étaient plus fréquemment parasités que les animaux plus âgés. Une différence similaire liée à l'âge a été mise en évidence chez le chien domestique (Luty 2001, Habluetzel *et al.* 2003) et chez le renard roux (Richards *et al.* 1993, Willingham *et al.* 1996, Luty 2001), reflétant l'importance des transmissions prénatale et néonatale dans l'épizootiologie de ce parasite chez les canidés (Burke et Roberson 1985a, 1985b). Au contraire, les renards adultes étaient plus fréquemment infestés par *T. leonina* probablement en raison d'une probabilité de contact avec le parasite augmentant avec l'âge. L'importance des hôtes paraténiques apparaît plus grande pour *T. leonina* et pourrait expliquer, au moins partiellement, la diminution marquée de la prévalence de ce parasite de la zone rurale vers la zone urbaine. En revanche, les transmissions prénatale et néonatale de *T. canis* semblent représenter des voies de transmission significatives chez le renard roux.

➤ Influences saisonnières et liées à l'âge

La densité de la population de renards pourrait être responsable des variations saisonnières observées lors de cette étude pour *U. stenocephala*. La prévalence chez les juvéniles augmentait régulièrement du printemps à l'automne, qui correspond à la période entre les naissances et la dispersion et pendant laquelle la densité de renards roux est la plus élevée (Meia 2003). De un à plus de cent spécimens d'*U. stenocephala* ont été retrouvés chez des renardeaux d'un mois et demi de notre échantillon, éventuellement en raison d'une forte

contamination de l'environnement des terriers de reproduction comme le suggèrent Richards *et al.* (1995). Le taux d'infestation maximal chez les adultes était décrit en hiver. La raison n'en est pas claire et pourrait être liée aux perturbations sociales ayant lieu lors de la saison de reproduction.

Des variations saisonnières de la prévalence des helminthes dixènes ont également été trouvées chez les renards genevois. Comme l'interaction 'âge-saison' n'a pas été incluse dans le modèle final de régression logistique, ces variations seraient probablement liées à la structure d'âge de la population. Les juvéniles étaient plus fréquemment infestés par *Taenia* spp. et plus lourdement parasités par *E. multilocularis* que les adultes, probablement en raison d'une immunité acquise avec l'âge (Wilson *et al.* 2002). Cependant, plus l'environnement était urbanisé et moins cette différence liée à l'âge était perceptible. Elle était significative en milieu rural uniquement. La prévalence des taenidés diminuait avec l'urbanisation, ce qui indique que les chances d'infestation par ces parasites étaient réduites en zone urbaine. Par conséquent, la probabilité de primo-infestation des renards urbains adultes était plus grande qu'en zone rurale et la probabilité de développer une immunité pendant la première année de vie plus faible. Ce phénomène est connu sous le nom de *peak shift* (Wilson *et al.* 2002). Les renards urbains juvéniles et adultes parasités par *E. multilocularis* peuvent ainsi être considérés comme contamineurs équivalents de l'habitat anthropisé de la conurbation genevoise. Ce résultat est important dans le cadre de campagne de vermifugation des renards en milieu urbain, qui devrait alors être ciblée sur la population vulpine entière.

➤ Implications zoonotiques

E. multilocularis et *T. canis* sont présents chez les renards urbains de la ville de Genève, conduisant à un risque d'exposition particulier pour l'homme. L'abondance d'*E. multilocularis* diminuait des zones rurale et résidentielle vers la zone urbaine, suggérant une pression d'infestation inférieure dans la ville de Genève. Il est cependant à noter que la zone rurale et la zone résidentielle semblaient se comporter de façon similaire (prévalence et intensité d'infestation vulpine similaires) conduisant à une intensité du cycle biologique comparable dans ces deux zones. La zone résidentielle (ou péri-urbaine), qui représente l'interface entre les milieux rural et urbain est ainsi considérée comme l'habitat présentant un risque d'exposition à *E. multilocularis* maximal pour l'homme, en raison de son utilisation intensive par les renards roux et par l'homme et ses carnivores domestiques (Deplazes *et al.* 2004).

D'un autre côté, aucune influence significative du degré d'urbanisation de l'habitat n'a été mise en évidence pour la prévalence de *T. canis*, indiquant une pression d'infestation pour les renards similaire entre les zones rurale, résidentielle et urbaine du canton de Genève. Alors que la distribution spatiale des rongeurs hôtes intermédiaires semble déterminante dans l'épizootiologie des helminthes dixènes, l'influence de la présence de rongeurs hôtes paraténiques dans le cycle de *T. canis* sur la prévalence de ce parasite n'était pas détectable chez le renard roux à Genève. Les transmissions prénatale, néonatale et directe semblent maintenir le cycle biologique de ce nématode à un niveau élevé, indépendamment du degré d'urbanisation de l'habitat. Les fortes contaminations en milieu urbain ont été imputées à des densités plus élevées de chiens domestiques (Mizgajska 1997). Nous avons néanmoins retrouvé ce parasite zoonotique à des prévalences et intensités d'infestation élevées aussi bien chez les renards juvéniles qu'adultes, en zones rurale, résidentielle et urbaine. Ainsi, le rôle de réservoir joué par les renards roux ruraux et urbains est non négligeable et devrait être pris en compte lors de toute tentative de contrôle de ce nématode.

PARTIE II : SCHEMATISATION DES HYPOTHESES LIEES A L'URBANISATION DE L'HABITAT

La distribution spatiale des populations viables d'hôtes intermédiaires, les variations dans la composition de la communauté de rongeurs et les variations du taux de prédation du renard liées à l'urbanisation sont susceptibles de conduire à la diminution des prévalences des parasites hétéroxènes chez l'hôte définitif renard roux.

Schématisons dans cette deuxième partie nos hypothèses de travail aux vues des résultats présentés précédemment. Dans une troisième partie, nous chercherons à vérifier ces hypothèses grâce à une étude parasitologique chez les rongeurs non-commensaux hôtes intermédiaires ou paraténiques.

Les hôtes intermédiaires d'*E. multilocularis* incluent les campagnols des milieux ouverts et notamment le campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*) et le campagnol des champs (*Microtus arvalis*), considérés comme particulièrement importants dans la maintenance du cycle biologique de ce parasite en Europe centrale (Eckert *et al.*, 2001b). Les campagnols des milieux ouverts ainsi que le campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) et les mulots (*Apodemus* spp.) sont les principaux hôtes intermédiaires des espèces de *Taenia* spp. faisant intervenir des rongeurs dans leurs cycles biologiques (Jones et Pybus, 2001). Enfin, Dubinsky *et al.* (1995) ont déterminé la prévalence de l'infestation larvaire due à *Toxocara canis* chez une variété d'espèce de petits mammifères, et ont mis en évidence une prévalence non négative chez le campagnol des champs, le campagnol roussâtre et plusieurs espèces de mulots notamment. La distribution spatiale et les densités relatives des diverses espèces de rongeurs impliqués dans les cycles parasitaires sont susceptibles de conduire à des variations dans la composition de la communauté de rongeurs en fonction du degré d'urbanisation de l'habitat. Ces variations peuvent à leur tour être à l'origine des différences de prévalence parasitaire chez les renards roux des milieux rural et urbain. Dans le cas d'*E. multilocularis*, les espèces de rongeurs synanthropiques et commensales présentes en milieu urbain (par ex. *Mus musculus* et *Rattus* spp.) représentent des hôtes moins favorables que les espèces hautement sensibles faisant partie de la communauté de rongeurs du milieu rural (notamment *A. terrestris* et *M. arvalis*).

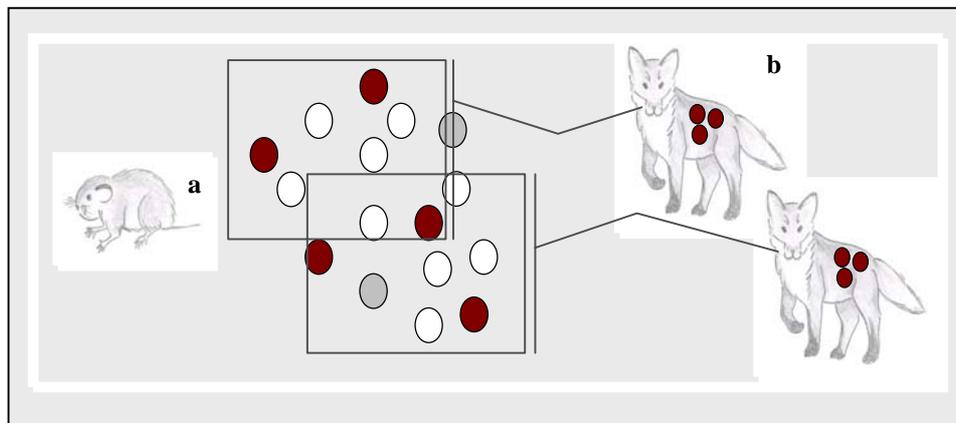
Les renards roux sont des prédateurs généralistes, se nourrissant d'une grande variété de ressources alimentaires. Ils sont également opportunistes, se nourrissant des ressources les plus accessibles et abondantes (Artois, 1989). En Europe de l'ouest, les petits mammifères (notamment les campagnols des milieux ouverts), les oiseaux et les fruits sont les principaux items du régime alimentaire du renard roux en milieu rural et naturel (Artois 1989, Weber et Aubry 1993, Ferrari et Weber 1995). En Suisse occidentale, la forme fouisseuse du campagnol terrestre (*A. terrestris scherman*) était chassée de manière préférentielle avec une corrélation positive significative entre la disponibilité de ce rongeur et sa consommation par le renard roux (Weber et Aubry 1993). En zone urbaine, la prédation sur les mammifères et les oiseaux est au contraire réduite, et les renards se nourrissent principalement de déchets d'origine humaine et d'invertébrés (Doncaster *et al.*, 1990; Contesse *et al.*, 2004).

Une réduction du taux de prédation des renards urbains sur les espèces hôtes intermédiaires et/ou la prédation des renards urbains sur des proies alternatives moins susceptibles de jouer le rôle d'hôte intermédiaire pourraient vraisemblablement expliquer une diminution des taux d'exposition aux helminthes hétéroxènes.

A. Situation supposée en milieu rural

L'intensité des cycles parasitaires hétéroxènes (dixènes et non-strictement monoxènes en l'occurrence) est directement dépendante de l'intensité des relations prédateur-proie entre les hôtes définitifs et intermédiaires. En milieu rural, le système renard roux – rongeurs non-commensaux rencontre des conditions environnementales particulièrement favorables. Les populations de rongeurs sont distribuées de manière homogène dans le milieu et les renards présentent un taux de prédation et des domaines vitaux de valeur moyenne, classiquement décrite chez cette espèce.

Figure 7. Situation de référence (milieu rural)



Légendes

a : hôte intermédiaire ou paraténique rongeur

b : hôte définitif renard roux – l'intensité d'infestation par un helminthe hétéroxène est représentée par ●.

○ : sous-population d'hôtes intermédiaires ou paraténiques non infestée par un helminthe hétéroxène

● : sous-population d'hôtes intermédiaires ou paraténiques parasitée par un helminthe hétéroxène

● (grey) : sous-population de rongeurs non hôtes intermédiaires ou paraténiques (peu sensibles ; e.g. *Rattus* sp.)



: représente un domaine vital vulpin ; chaque sous-population de rongeurs présente à l'intérieur de ce territoire est chassée par le renard roux occupant ce domaine vital

Situation de référence en milieu rural

Domaine vital vulpin de grande taille.

Taux de prédation des renards roux sur les rongeurs élevé.

Méta-population de rongeurs homogène et régulièrement distribuée dans l'habitat.

Les deux renards occupant les deux domaines vitaux schématisés sont parasités par l'helminthe hétéroxène.

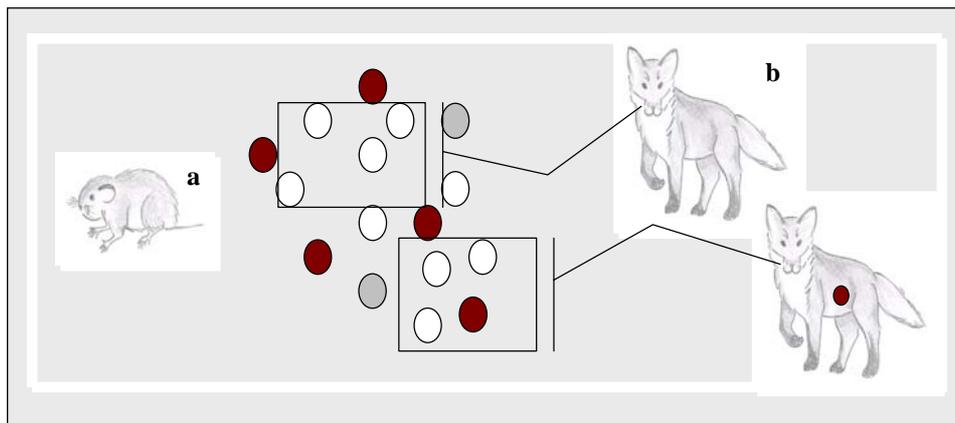
Prévalence de référence: $\frac{2}{2}$

Intensité d'infestation de référence: 3

B. Hypothèse 1 liée à l'hôte définitif : prédation et domaine vital

Plusieurs variables peuvent influencer sur l'intensité des relations prédateur-proie. Notre première hypothèse repose sur les variations liées au prédateur hôte définitif, le renard roux. Le taux de prédation du renard sur les rongeurs non-commensaux peut diminuer si d'autres ressources alimentaires plus accessibles et plus abondantes caractérisent le nouveau milieu. Un tel habitat, présentant des ressources alimentaires accessibles et abondantes peut également conduire à une réduction de la taille du domaine vital vulpin.

Figure 8. Hypothèse 1 liée à la prédation et à la taille des domaines vitaux des renards



Légendes

a : hôte intermédiaire ou paraténique rongeur

b : hôte définitif renard roux – l'intensité d'infestation par un helminthe hétéroxène est représentée par ●.

○ : sous-population d'hôtes intermédiaires ou paraténiques non infestée par un helminthe hétéroxène

● : sous-population d'hôtes intermédiaires ou paraténiques parasitée par un helminthe hétéroxène

● : sous-population de rongeurs non hôtes intermédiaires ou paraténiques (peu sensibles ; e.g. *Rattus* sp.)



: représente un domaine vital vulpin ; chaque sous-population de rongeurs présente à l'intérieur de ce territoire est chassée par le renard roux occupant ce domaine vital

Hypothèse 1.

Domaine vital vulpin de taille réduite.

Taux de prédation des renards roux sur les rongeurs faible.

Méta-population de rongeurs homogène et régulièrement distribuée dans l'habitat.

Un seul des deux renards occupant les deux domaines vitaux schématisés est parasité par l'helminthe hétéroxène.

Prévalence en hypothèse 1.: 1/2

→ diminution de la prévalence

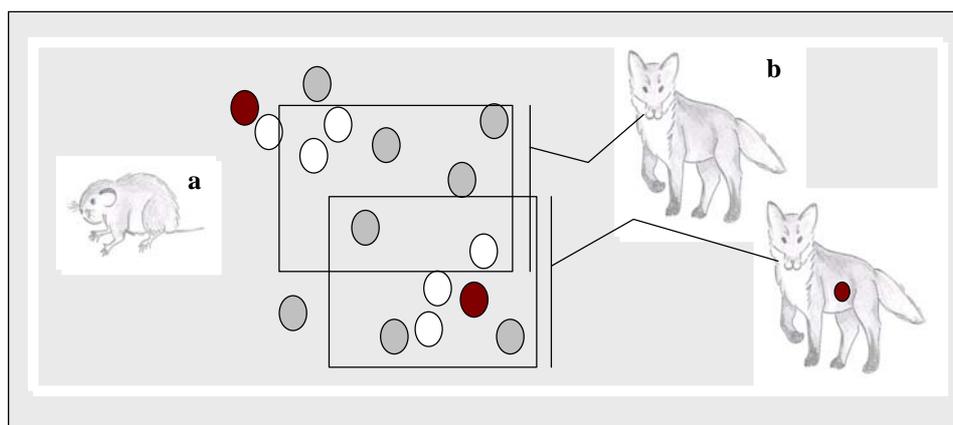
Intensité d'infestation en hypothèse 1.: 1

→ diminution de l'intensité d'infestation

C. Hypothèse 2 liée aux hôtes intermédiaires/paraténiques : distribution spatiale et densités relatives

Notre seconde hypothèse repose sur les variations liées aux proies hôtes intermédiaires ou paraténiques, les rongeurs. Le milieu peut présenter des caractéristiques environnementales défavorables pour certaines espèces de rongeurs (en l'occurrence, rongeurs non-commensaux) et favorables pour certaines autres (rongeurs commensaux). Ainsi, la composition de la communauté de rongeurs varie au niveau des densités relatives des différentes espèces.

Figure 9. Hypothèse 2 liée à la distribution spatiale et aux densités relatives des rongeurs



Légendes

a : hôte intermédiaire ou paraténique rongeur

b : hôte définitif renard roux – l'intensité d'infestation par un helminthe hétéroxène est représentée par ●.

○ : sous-population d'hôtes intermédiaires ou paraténiques non infestée par un helminthe hétéroxène

● : sous-population d'hôtes intermédiaires ou paraténiques parasitée par un helminthe hétéroxène

● : sous-population de rongeurs non hôtes intermédiaires ou paraténiques (peu sensibles ; e.g. *Rattus* sp.)



: représente un domaine vital vulpin ; chaque sous-population de rongeurs présente à l'intérieur de ce territoire est chassée par le renard roux occupant ce domaine vital

Hypothèse 2.

Domaine vital vulpin de grande taille.

Taux de prédation des renards roux sur les rongeurs élevé.

Méta-population de rongeurs non hôtes intermédiaires ou paraténiques homogène et régulièrement distribuée dans l'habitat.

Méta-population de rongeurs hôtes intermédiaires ou paraténiques hétérogène (patchy distribution – distribution spatiale en patches).

La densité (réelle ou relative) des rongeurs hôtes intermédiaires ou paraténiques est plus faible qu'en milieu rural de référence et la densité (réelle ou relative) des rongeurs non hôtes intermédiaires ou paraténiques est supérieure.

Un seul des deux renards occupant les deux domaines vitaux schématisés est parasité par l'helminthe hétéroxène.

Prévalence en hypothèse 2.: 1/2

→ diminution de la prévalence

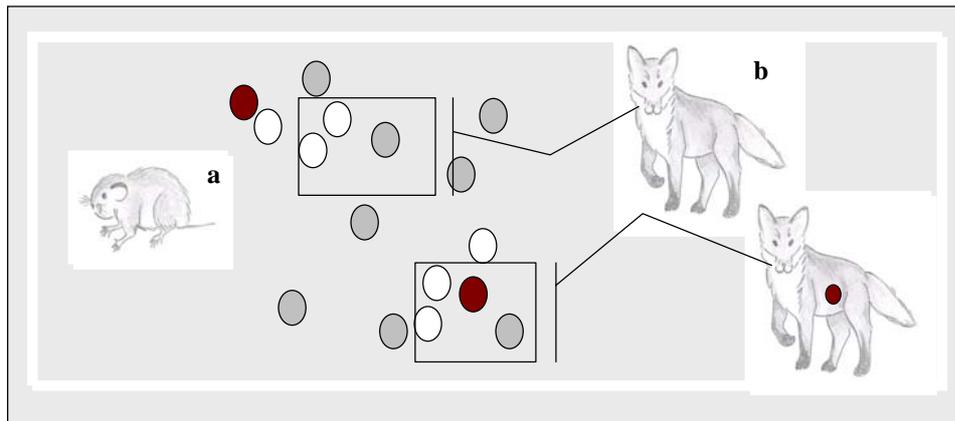
Intensité d'infestation en hypothèse 2.: 1

→ diminution de l'intensité d'infestation

D. Schéma général en milieu urbain

Les figures précédentes nous ont permis d'analyser les différents scénarios possibles en distinguant le scénario lié à l'hôte définitif et le scénario lié aux hôtes intermédiaires ou paraténiques. Ce dernier schéma représente les deux hypothèses de manière conjointe reflétant probablement davantage la situation réelle rencontrée en milieu urbain.

Figure 10. Situation hypothétique en milieu urbain



Légendes

a : hôte intermédiaire ou paraténique rongeur

b : hôte définitif renard roux – l'intensité d'infestation par un helminthe hétéroxène est représentée par ●.

○ : sous-population d'hôtes intermédiaires ou paraténiques non infestée par un helminthe hétéroxène

● : sous-population d'hôtes intermédiaires ou paraténiques parasitée par un helminthe hétéroxène

● : sous-population de rongeurs non hôtes intermédiaires ou paraténiques (peu sensibles ; e.g. *Rattus* sp.)



: représente un domaine vital vulpin ; chaque sous-population de rongeurs présente à l'intérieur de ce territoire est chassée par le renard roux occupant ce domaine vital

Situation hypothétique en milieu urbain

Domaine vital vulpin de taille réduite.

Taux de prédation des renards roux sur les rongeurs faible.

Méta-population de rongeurs non hôtes intermédiaires ou paraténiques homogène et régulièrement distribuée dans l'habitat.

Méta-population de rongeurs hôtes intermédiaires ou paraténiques hétérogène (*patchy distribution* – distribution spatiale en patches).

La densité (réelle ou relative) des rongeurs hôtes intermédiaires ou paraténiques est plus faible qu'en milieu rural de référence et la densité (réelle ou relative) des rongeurs non hôtes intermédiaires ou paraténiques est supérieure.

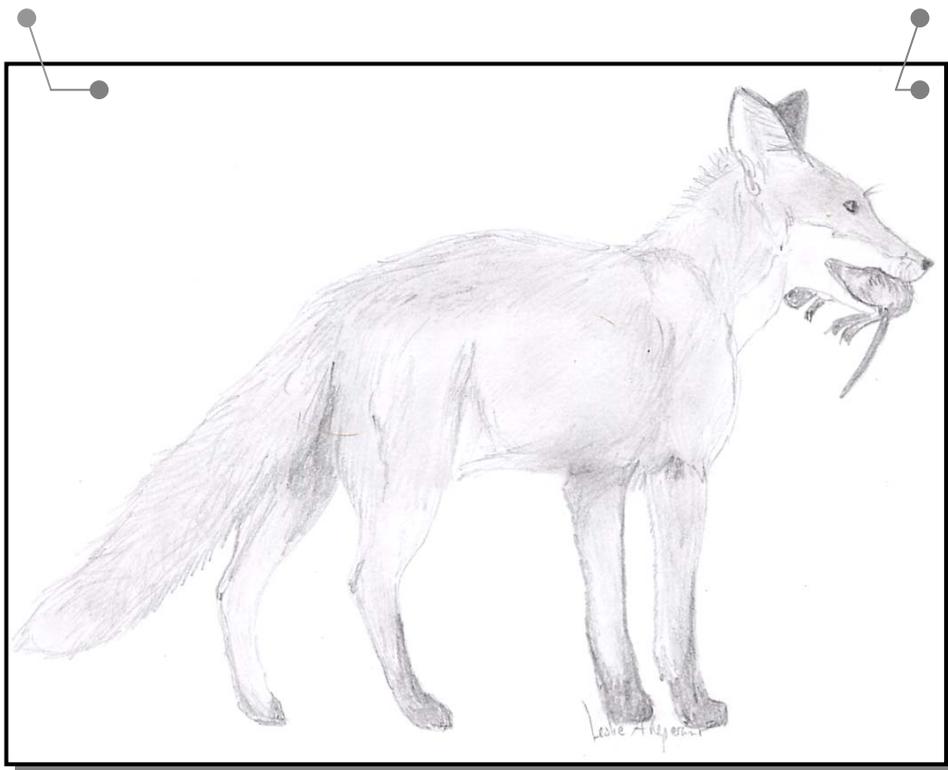
Un seul des deux renards occupant les deux domaines vitaux schématisés est parasité par l'helminthe hétéroxène.

Prévalence en milieu urbain: 1/2

→ diminution de la prévalence

Intensité d'infestation en milieu urbain: 1

→ diminution de l'intensité d'infestation



*Les cycles biologiques hétéroxènes sont-ils effectivement complétés en milieu urbain ?
Observe-t-on des variations similaires des taux d'infestation chez les rongeurs hôtes
intermédiaires ou paraténiques en fonction du degré d'urbanisation de l'habitat ?*

PARTIE III : CESTODOSES ET TOXOCAROSE LARVAIRES DES RONGEURS EN MILIEUX URBAIN ET PERI-URBAIN

A. Introduction

L'abondance parasitaire des différentes espèces retrouvées chez les renards roux conditionne le degré de contamination de l'environnement. Pour les espèces dixènes notamment, nous avons mis en évidence des variations de cette abondance en fonction de l'urbanisation de l'habitat, se traduisant par des variations de prévalence et/ou d'intensité d'infestation chez le renard. Le risque d'infestation des hôtes intermédiaires et aberrants dépend du degré de contamination de l'environnement et du risque d'exposition aux stades infestants des parasites. Etudions à présent les taux d'infestation de ces parasites chez les principaux rongeurs non-commensaux hôtes intermédiaires ou paraténiques, en tant qu'indicateurs du risque d'infestation.

Le canton de Genève fait partie de la région du Plateau Suisse située entre les chaînes montagneuses du Jura au nord et des Alpes au sud. Les principales espèces de rongeurs non-commensales présentes dans cette région de plaine sont la forme fouisseuse du campagnol terrestre *Arvicola terrestris scherman*, le campagnol des champs *Microtus arvalis*, le campagnol agreste *M. agrestis*, le campagnol roussâtre *Clethrionomys glareolus*, le mulot sylvestre *Apodemus sylvaticus*, et le mulot à collier *A. flavicollis* (Hausser *et al.* 1995).

Nous l'avons vu, les campagnols des milieux ouverts et notamment le campagnol terrestre et le campagnol des champs sont hôtes intermédiaires d'importance significative dans le cycle biologique d'*E. multilocularis* (Eckert *et al.* 2001b). Les prévalences rapportées chez ces deux espèces sont néanmoins généralement faibles (moins de 1%, Eckert 1998). Cependant, les données suggèrent une distribution spatiale hétérogène en patch des rongeurs infestés (Eckert *et al.* 2001b). Une prévalence de 39% (11/28) a été mise en évidence chez le campagnol terrestre dans une région hautement endémique dans le canton de Fribourg (Gottstein *et al.* 1996). A Zürich, les prévalences locales atteignaient 20% (19/91) chez le campagnol terrestre (Stieger *et al.* 2002). Le campagnol roussâtre peut également jouer le rôle d'hôte intermédiaire pour ce cestode. A Zürich, il était cependant significativement moins fréquemment infesté que le campagnol terrestre (Stieger *et al.* 2002). Les Muridae sont également moins fréquemment infestés que les Arvicolidae. La souris domestique (*Mus musculus*) et le surmulot (*Rattus norvegicus*) peuvent occasionnellement entrer le cycle biologique mais les mulots (*A. sylvaticus* et *A. flavicollis*) semblent réfractaires et non sensibles au parasite.

De nombreuses études expérimentales ont rapporté la sensibilité de la souris domestique vis-à-vis du nématode *T. canis* (Bardon *et al.* 1994, Havasiova-Reiterova *et al.* 1995, Good *et al.* 2001). Cependant, peu de données ont été publiées sur la présence de ce parasite dans les espèces de rongeurs sauvages. Dubinsky *et al.* (1995) ont évalué la séroprévalence de *T. canis* chez une variété de petits mammifères et plusieurs espèces de rongeurs se sont révélées exposées au parasite dont la souris domestique, le campagnol des champs, le campagnol roussâtre, le mulot sylvestre et le mulot à collier.

Etudions rapidement l'écologie des principaux rongeurs non-commensaux potentiellement hôtes intermédiaires ou paraténiques des cestodes et nématodes retrouvés chez les renards genevois. D'après Hausser et al. (1995).

Le campagnol terrestre (*A. terrestris*) et le campagnol des champs (*M. arvalis*) occupent un habitat similaire, ouvert, et notamment les prairies permanentes et pâturages. Ces deux espèces peuvent également coloniser les vergers et certaines cultures. Cependant, les labours réguliers détruisent les galeries creusées par ces espèces et leur sont par conséquent défavorables. Le campagnol agreste (*M. agrestis*) préfère un milieu humide au couvert végétal dense, voire un milieu fermé. On le retrouve fréquemment dans les marécages. Le campagnol roussâtre est un habitant des milieux fermés, tels que bois, bosquets et lisières. Les habitats les plus favorables sont les endroits ombragés et humides offrant une épaisse strate herbacée et une strate arbustive peu dense. Les mulots fréquentent des habitats similaires à ceux habités par le campagnol roussâtre. Le mulot sylvestre est cependant particulièrement anthropophile et il est fréquemment retrouvé dans des milieux semi-ouverts et lisières (parcs et jardins). Le mulot à collier pénètre davantage les forêts fermées, ayant un sous-bois dense.

Les campagnols des milieux ouverts occupent essentiellement un réseau de galeries et de chambres souterraines. Le campagnol terrestre ne se déplace que très rarement en surface. Le domaine vital s'étale sur une surface de 100 à 200 m² et l'organisation sociale de cette espèce varie en fonction de la densité de population. La terre évacuée lors du creusement des galeries forme des monticules ou « taupinières » distinguables de celles dues aux taupes (*Talpa europaea*) par leur forme, disposition et consistance (Giraudoux *et al.* 1995). Les campagnols des champs et agrestes se déplacent quant à eux fréquemment en surface. La terre évacuée des galeries est dispersée aux orifices d'évacuation et des coulées relient les différents orifices de sortie. Les femelles occupent des domaines vitaux de l'ordre de 200 à 400 m² et les mâles de 1200 à 1500 m². L'organisation sociale est également fonction de la densité de population chez ces espèces.

Les campagnols roussâtres (*C. glareolus*) et les mulots (*Apodemus* spp.) sont des rongeurs de surface nocturnes. Particulièrement habiles, les mulots grimpent fréquemment aux arbres et se déplacent très rapidement. En cas de danger, ils fuient en effectuant une série de bonds. Les surfaces exploitées par le campagnol roussâtre dépendent de la saison, de l'âge et du sexe et sont comprises entre 700 et 1700 m². Les domaines vitaux des mulots sont généralement supérieurs à ceux des campagnols et atteignent sur le Plateau Suisse une moyenne de 2000 m².

Ces différentes espèces suivent une dynamique de population cyclique annuelle conduisant à des densités minimales au printemps dues à une forte mortalité hivernale et à des densités maximales en fin d'été et en automne, les périodes de reproduction ayant essentiellement lieu durant la belle saison. Les campagnols terrestres peuvent néanmoins ne présenter qu'une courte pause dans leur cycle reproducteur si les conditions hivernales restent favorables. Les campagnols suivent également une dynamique de population cyclique pluriannuelle qui se superpose à la précédente. En Suisse, seules les populations de campagnol terrestre présentent des périodes de pullulation, tous les 6 ans en moyenne, avec des densités atteignant les 1000 individus à l'hectare. Les pullulations périodiques des campagnols du genre *Microtus* spp. sont particulièrement marquées dans les pays nordiques mais rarement observées en Suisse.

B. Matériel et Méthodes

➤ Choix des sites et piégeage des rongeurs

Nous avons restreint la zone d'étude des taux d'infestation des rongeurs à la moitié est du canton pour des raisons logistiques. Dans chaque zone d'urbanisation, nous avons sélectionné au hasard 5 sites de piégeage parmi le pool de sites potentiellement favorables aux rongeurs (les parkings bétonnés étaient ainsi évités), définis comme tels à partir d'une carte de couverture végétale du territoire genevois et d'ortho-photographies couvrant 1 km² et présentant un ou plusieurs types d'habitat favorable aux rongeurs. Les sites de piégeage ont été définis comme étant d'une surface minimale de 500 mètres sur 500 mètres et présentant une variété d'habitats incluant au minimum une zone de milieu de type ouvert (prairie, jardin, jardin potager, bordure en herbe, le long des cultures par exemple) et une zone de milieu de type fermé (bois, forêt, bosquet, haie). Après le repérage d'un site potentiel sur la carte, celui-ci était prospecté afin de relever les éventuels indices de présence des rongeurs ciblés par l'étude (monticules de terre, orifices de galeries, fèces).

Nous avons également subdivisé notre zone d'étude en une partie au nord du Rhône et correspondant à la rive droite du Lac Léman, et une partie au sud du Rhône, correspondant à la rive gauche (référées ultérieurement par 'zones géographiques nord et sud'). L'actuelle épizootie de gale sarcoptique vulpine est la principale motivation qui nous a suggéré de répartir les sites de piégeage de rongeurs entre ces deux zones. La zone située au nord du Rhône, le long de la rive droite du Léman est exempte de gale sarcoptique vulpine depuis 1996. Au contraire, les renards roux de la partie sud du Canton subissent l'épizootie depuis 1997. Récemment, le front de gale sarcoptique a traversé la rivière de l'Arve et a dramatiquement réduit les populations de renards situés sur la rive gauche du Léman (Fischer, comm. pers.). Nous avons réparti les sites de piégeage entre ces deux zones (9 au sud du Rhône et 6 au nord), afin de mettre en évidence un éventuel lien entre la densité vulpine et les taux d'infestation chez les rongeurs (Figure 11).

Une première analyse paysagère de base nous a permis d'établir un pourcentage d'habitat favorable par zone d'urbanisation. A partir de la carte de couverture du sol genevois, issue du Système d'Information Géographique du Territoire Genevois, nous avons établi la liste des habitats potentiellement favorables à l'établissement de populations de rongeurs des milieux ouverts d'une part, et des rongeurs des milieux fermés d'autre part. Nous avons ensuite calculé un pourcentage d'habitat favorable pour ces deux catégories de rongeurs par zone d'urbanisation. Les catégories d'habitat définies comme favorables aux rongeurs des milieux ouverts sont les grandes cultures, les vignes, les vergers, les pépinières, les jardins, les prairies de plaine, les prairies boisées et les lisières. Les catégories d'habitat définies comme favorables aux rongeurs des milieux fermés sont les vergers, les pépinières, les jardins, les prairies boisées, les lisières et les forêts.

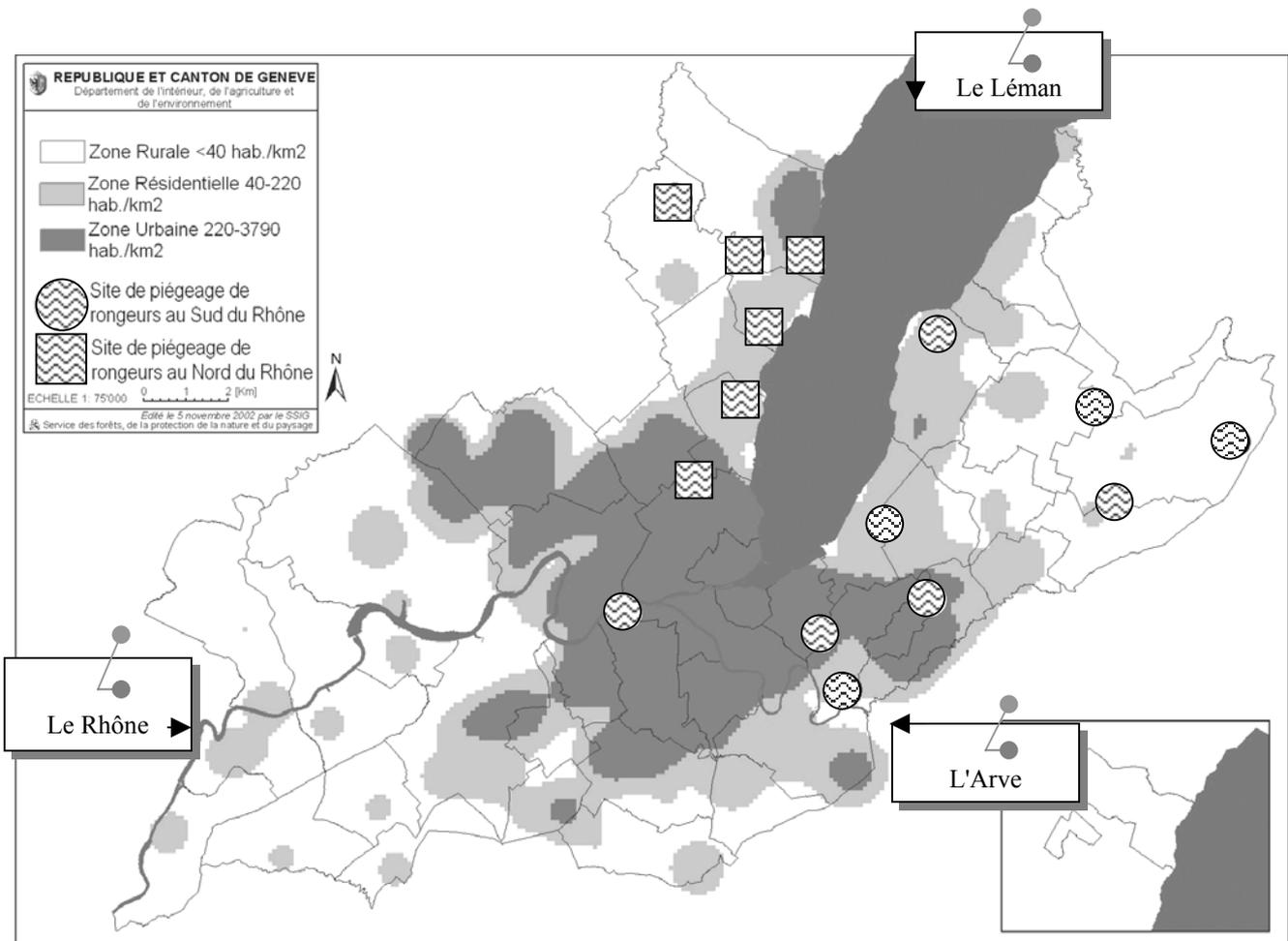


Figure 11. Zone d'étude avec sites de piégeage des rongeurs, soit 5 sites par zone d'urbanisation, dont 6 sites au nord du Rhône (exempt de gale sarcoptique depuis 1996) et 9 sites au sud (le front de gale sarcoptique a franchi l'Arve en 2003)

Les rongeurs des milieux fermés (*C. glareolus*, *Apodemus* spp.) étaient piégés à l'aide de 70 pièges Longworth (Penlon Ltd, Oxon, GB), gracieusement fournis par le Muséum d'Histoire Naturelle de la ville de Coire. Il s'agit de pièges non létaux. Les animaux d'espèces cibles capturés étaient euthanasiés. Une ou deux lignes (en fonction de la surface piègeable) étaient mises en place en fin de journée, pour deux nuits successives. Les pièges, espacés de 2 mètres, étaient placés en des lieux appropriés favorisant la capture des espèces cibles (Gurnell et Langbein 1982). Ils étaient relevés en début de matinée. Les rongeurs des milieux ouverts (*A. terrestris*, *Microtus* spp.) étaient capturés à l'aide de 34 pièges létaux Topcat (TOPCAT GmbH, Wintersingen, CH) appartenant à l'Institut de Parasitologie de l'Université de Zürich (IPZ). Ceux-ci étaient placés en grille de façon à optimiser le succès de capture, à l'intérieur des galeries préalablement repérées à l'aide d'une sonde. Ils étaient laissés en place 36 heures, et tendus en journée sur une période totale de 10 à 12 heures. La nuit, nous les laissions bloqués en position ouverte. Ils étaient relevés toutes les 2 à 4 heures. Un relevé systématique des coordonnées géographiques, des caractéristiques de l'habitat piégé et des conditions météorologiques, de température et d'humidité en début, milieu et fin de journée était effectué.

Deux sessions de capture des rongeurs des milieux ouverts ont été réalisées, à l'automne (octobre et novembre 2003) et au printemps (avril et mai 2004). La pause dans le cycle reproducteur du campagnol terrestre pouvant être très courte, notamment dans le canton

de Genève aux hivers généralement peu rigoureux, les chances de capture de cette espèce au printemps étaient particulièrement favorables. Une seule session de capture des rongeurs de milieux fermés à été réalisée en automne, leurs populations étant à leur minimum au printemps.

Les rongeurs capturés étaient identifiés par un numéro unique indiquant le lieu de capture. L'espèce était identifiée suivant MacDonald et Barrett (1993). Ils étaient placés dans des sachets individuels et conservés congelés à -20°C à Jussy (GE) jusqu'à la dissection.

➤ **Nécropsies et analyses parasitaires**

Les rongeurs congelés étaient transportés à l'IPZ à la fin de chaque session de capture. L'espèce était confirmée et le poids et le sexe de l'animal relevés avant la dissection.. Deux classes d'âge ont été définies pour chaque espèce (exceptée *A. sylvaticus*). Pour chaque espèce, la classe subadulte correspondait aux animaux dont le poids était inférieur d'au moins un écart-type à la moyenne pondérale, calculée à partir de l'échantillon collecté. Le poids de la carcasse (éviscérée) a été rapporté pour les campagnols terrestres, afin de préciser l'état des animaux sans prendre en compte le poids hautement variable des viscères

La présence de parasites externes et de lésions cutanées était précisée. Une dissection standard sous hotte a été effectuée. Le poids de la rate, des reins, des testicules, et de la carcasse éviscérée était systématiquement relevé pour l'espèce *A. terrestris*. Le poids du foie était rapporté pour toutes les espèces retrouvées. Le foie, la rate, la tête de l'animal ainsi qu'un échantillon de sang prélevé dans le cœur ou la cavité thoracique ont été conservés à -20°C . Les cavités thoracique et abdominale étaient attentivement examinées et tout parasite était soigneusement prélevé pour identification et conservé à -20°C . Après la pesée, le foie était attentivement examiné. La présence de lésions de grosse taille immédiatement visibles à l'œil nu était notée et tout parasite était prélevé pour identification. Les lésions de taille minimale étaient repérées par transparence grâce à une source lumineuse, après avoir placé le foie dans un sachet plastique transparent, et rapportées.

Les métacestodes prélevés étaient identifiés après l'observation des crochets sous microscope optique (Verster 1969). *E. multilocularis* était identifié soit macroscopiquement d'après les caractères morphologiques de l'espèce (Thompson 1995) soit par PCR. Le nombre de protoscolexes d'*E. multilocularis* parasitant les animaux présentant des lésions macroscopiques de plus de 2 mm était estimé suivant la méthode décrite en annexe 4. Les lésions non identifiables étaient prélevées et soumises à un protocole PCR utilisant la paire de primers EM-H15 [5'-CCATATTACAACAATATTCCTATC-3'] et EM-H17 [5'-GTGAGTGATTCTTGTTAGGGGAAG-3'] (suivant Dinkel *et al.* 1998 ; cf. annexe 5) afin de diagnostiquer les cas d'échinococcose alvéolaire précoces ou avortés. Enfin, l'exposition au nématode *Toxocara* spp. a été recherchée sérologiquement par l'utilisation d'un test ELISA utilisant l'antigène TES *Toxocara Excretory Secretory Antigen* (cf. annexe 6).

➤ **Analyses statistiques**

Les analyses statistiques ont été réalisées avec SPSS[®]-PC version 11.5 et Statview[®] version 5.0.1.

La prévalence se réfère au nombre d'individus parasités rapporté au nombre total d'individus. Les intervalles exacts de confiance, calculés à partir de la loi Binomiale (Clopper et Pearson, 1934) ont été indiqués pour chaque prévalence.

Le test du Chi-deux (χ^2) a été appliqué afin de comparer le sexe-ratio des rongeurs entre les saisons, les zones géographiques et les zones d'urbanisation. Le test du Student et le test ANOVA ont été utilisés afin de comparer les distributions de poids entre les saisons, les zones géographiques et les zones d'urbanisation. Le succès de capture est défini par espèce et par site de piégeage par le nombre de capture par rapport au nombre de nuits-pièges ou heures-pièges employées. L'intervalle de confiance à 95% a été calculé suivant la formule:

$$IC\ 95\% = 1.96 [(p(1-p)) / N]^{1/2}, \text{ avec } p=\text{prévalence et } N=\text{taille de l'échantillon.}$$

Le test du Chi-deux (χ^2) a été utilisé afin d'évaluer les variations du succès de capture en fonction de la saison, de la zone géographique et de la zone d'urbanisation.

La régression logistique (par la méthode *Likelihood Ratio* LR) a été utilisée afin de tester l'effet de la saison (printemps: avril-mai, automne: octobre-novembre), de la zone d'urbanisation, de la zone géographique, du poids de la carcasse éviscérée et du sexe sur la prévalence ou séro-prévalence des principaux helminthes larvaires retrouvés chez le campagnol terrestre. La variable 'poids' a été préférée à la variable 'classe d'âge' étant donné que cette dernière était définie à partir de la première. Afin de mettre en évidence d'éventuelles associations positives ou négatives entre les cestodes larvaires retrouvés, la prévalence de chaque espèce de métacestode a également été incluse dans les modèles initiaux de ces derniers.

Une analyse spatiale a été effectuée pour les principaux helminthes larvaires retrouvés, grâce au logiciel SatScan® v.4.0.3 (Kuldorff *et al.* 2003) afin de repérer les foyers d'infestation suivant le modèle de Poisson, et en incluant l'espèce de rongeur et la classe d'âge de chaque individu en tant que co-variables d'ajustement (Kuldorff 1997).

Les différences ont été considérées significatives quand $p \leq 0,05$.

C. Résultats

➤ Population d'échantillonnage de rongeurs et variations spatiales et temporelles du succès de capture

Nous avons capturé 664 rongeurs de cinq espèces non-commensales : le campagnol terrestre *A. terrestris* (N=466), le campagnol des champs *M. arvalis* (N=35), le campagnol roussâtre *C. glareolus* (N=58), le mulot à collier *A. flavicollis* (N=99) et le mulot sylvestre *A. sylvaticus* (N=6 ; Tableau 9). Deux classes d'âge ont été définies pour chaque espèce en fonction d'un poids limite égal à la moyenne pondérale moins l'écart-type (Tableau 8). Les mulots sylvestres pesaient tous plus de 15 g et ont été considérés comme adultes.

Tableau 8. Classes d'âge définies pour chaque espèce (exceptée *Apodemus sylvaticus*) en fonction du poids individuel

	Poids moyen (g)	ET	Poids limite entre les classes subadulte et adulte (g)
<i>Arvicola terrestris</i>	68,4	22,2	46,5
<i>Microtus arvalis</i>	24,3	7,1	17,0
<i>Clethrionomys glareolus</i>	20,4	3,8	16,5
<i>Apodemus flavicollis</i>	25,8	7,2	19,0

ET : Ecart-type

Tableau 9. Espèces de rongeurs capturées à l'automne 2003 et au printemps 2004 ; détail des âge- et sexe-ratio

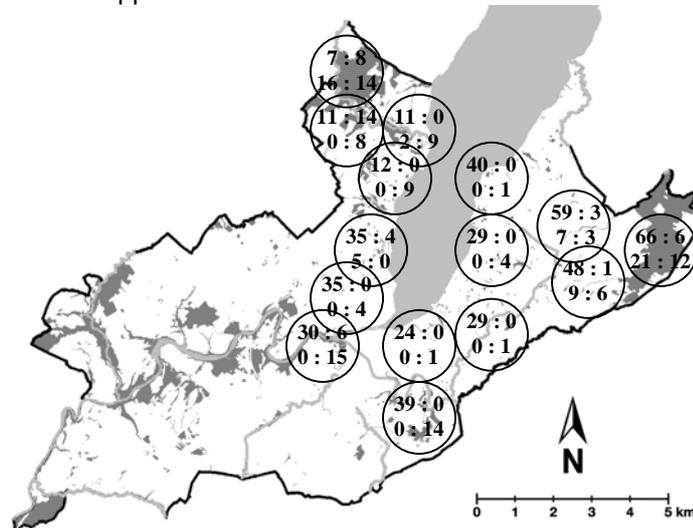
		Automne	Printemps
Rongeurs non-commensauxx des milieux ouverts	Campagnol terrestre <i>Arvicola terrestris</i>		
	Femelles subadultes	14	26
	Mâles subadultes	24	22
	Femelles adultes	106	92
	Mâles adultes	92	90
	Campagnol des champs <i>Microtus arvalis</i>		
	Femelles subadultes	0	4
	Mâles subadultes	0	1
Rongeurs non-commensauxx des milieux fermés	Femelles adultes	4	10
	Mâles adultes	6	10
	Campagnol roussâtre <i>Clethrionomys glareolus</i>		
	Femelles subadultes	5	-
	Mâles subadultes	0	-
	Femelles adultes	25	-
	Mâles adultes	27	-
	Mulot à collier <i>Apodemus flavicollis</i>		
	Femelles subadultes	7	-
	Mâles subadultes	10	-
	Femelles adultes	35	-
	Mâles adultes	53	-
Mulot sylvestre <i>Apodemus sylvaticus</i>			
Femelles subadultes	0	-	
Mâles subadultes	0	-	
Femelles adultes	3	-	
Mâles adultes	3	-	

Nous n'avons pas mis en évidence de différence significative dans le succès de capture du campagnol terrestre et du campagnol des champs en fonction de la saison. Pour chaque espèce, les échantillons saisonniers ont donc été regroupés.

La Figure 12 présente le nombre total d'animaux piégés par espèce et par site sur les deux sessions de piégeage. L'effort de piégeage ne variait pas entre les différents sites dans les deux types de milieux ciblés.

Figure 12. Nombre total d'animaux piégés par espèce et par site. Les sessions de piégeage automnale et printanière ont été regroupées pour les espèces des milieux ouverts.

(a : b) Milieu ouvert : a : *Arvicola terrestris*, b : *Microtus arvalis* ; milieu fermé : c : *Clethrionomys glareolus*, d : *Apodemus* spp.



Une diminution significative du succès de capture du campagnol des champs et du campagnol roussâtre a été détectée de la zone rurale vers la zone urbaine ($H=12,7$; $p=0,0017$ et $H=6,9$; $p=0,0315$, respectivement ; Figure 13). Au contraire, aucune différence significative n'est apparue pour le succès de capture du campagnol terrestre et du mulot à collier. Enfin, une différence significative dans le succès de capture du campagnol terrestre a été trouvée entre les zones géographiques nord et sud ($Z=-2,2$; $p=0,0249$). Nous avons capturé significativement moins de campagnols terrestres en zone nord (Figure 14).

Figure 13. Succès de capture en fonction de la zone d'urbanisation (représenté avec l'intervalle de confiance supérieur à 95%) ; zone rurale (blanc), zone résidentielle (gris), zone urbaine (noir).

13. a- Succès de capture des espèces des milieux fermés en fonction de la zone d'urbanisation.

13. b- Succès de capture des espèces des milieux ouverts en fonction de la zone d'urbanisation

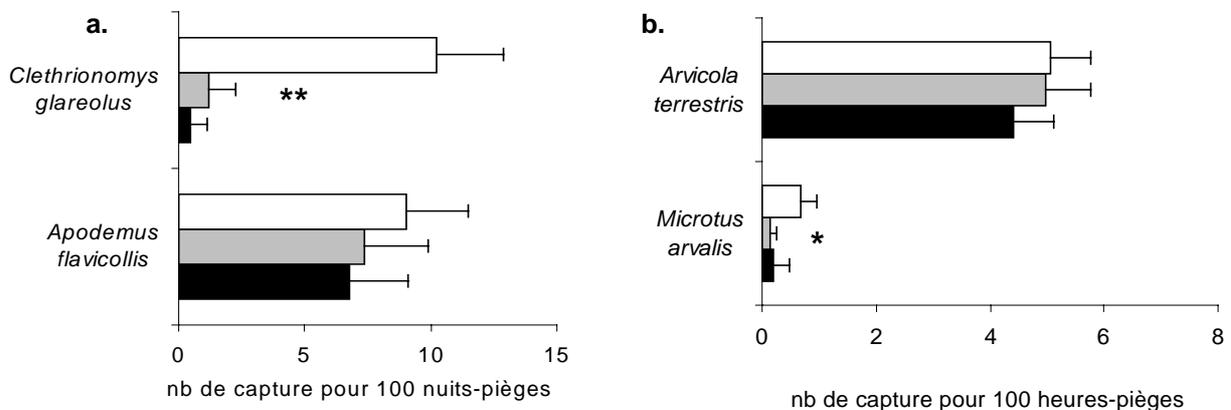
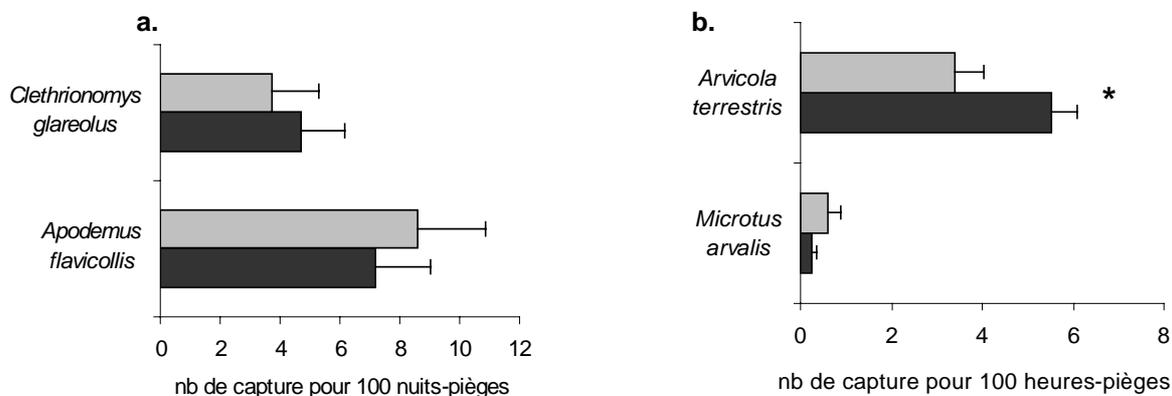


Figure 14. Succès de capture en fonction de la zone géographique (représenté avec l'intervalle de confiance supérieur à 95%) ; zone nord (gris), zone sud (noir)

14. a- Succès de capture des espèces des milieux fermés en fonction de la zone géographique
14. b- Succès de capture des espèces des milieux ouverts en fonction de la zone géographique



Le sexe-ratio des échantillons de campagnols terrestres et de campagnols des champs ne présentait aucune différence significative entre les saisons. Nous avons néanmoins mis en évidence une différence pondérale significative pour les campagnols terrestres. Les campagnols terrestres capturés au printemps étaient significativement plus lourds que les campagnols terrestres capturés à l'automne (71,1g ; ET=25,4 ; et 65,8g ; ET=18,1 respectivement ; $t=-2,6$; $p=0,0094$).

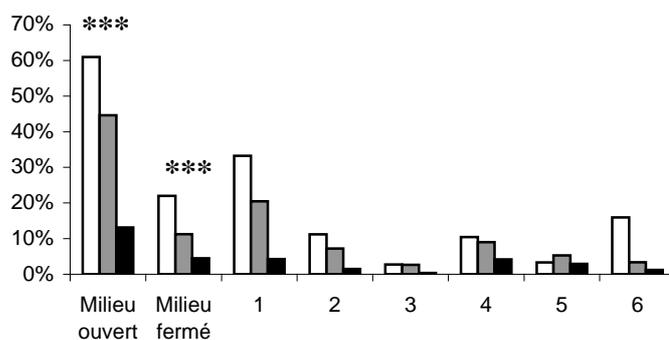
Le sexe-ratio ne différait pour aucune espèce entre les trois zones d'urbanisation ou entre les deux zones géographiques ni à l'automne, ni au printemps.

➤ Analyse paysagère

Une première analyse paysagère de base nous a permis de définir le pourcentage d'habitat favorable à l'établissement de populations de rongeurs des milieux ouverts et des milieux fermés en fonction de la zone d'urbanisation (Figure 15).

La surface des habitats de type ouvert, favorables à l'établissement de populations de rongeurs non-commensaux diminuait significativement de la zone rurale (7606 ha) vers la zone résidentielle (2888 ha), vers la zone urbaine (754 ha ; $\chi^2=49,9$; $p<0,0001$). De manière similaire, la surface des habitats favorables de type fermé diminuait de 2744 ha en zone rurale à 730 ha en zone résidentielle, à 258 ha en zone urbaine ($\chi^2=15,2$; $p=0,0005$).

Figure 15. Pourcentage de la surface des habitats favorables à l'établissement de populations de rongeurs non-commensaux par rapport à la surface des zones d'urbanisation rurale (blanc), résidentielle (gris) et urbaine (noir). Le milieu ouvert comprend les catégories 1 à 5 ; le milieu fermé comprend les catégories 3, 5 et 6. 1 : grandes cultures ; 2 : vignes ; 3 : vergers, pépinières et jardins ; 4 : prairies de plaine ; 5 : prairies boisées et lisières ; 6 : forêts.



➤ **Helminthes larvaires**

Cinq métacestodes ont été retrouvés: *Echinococcus multilocularis*, *Taenia taeniaeformis*, *T. crassiceps*, *T. martis martis* et *Mesocestoides* spp. parasitant 4 des 5 espèces de rongeurs capturés (Tableau 10). Deux espèces de métacestodes parasitaient de manière concomitante 27 rongeurs (26 campagnols terrestres et 1 campagnol des champs). Une seule espèce parasite était retrouvée chez 170 rongeurs. Enfin, 40 rongeurs étaient séropositifs contre *Toxocara* spp. Les 6 mulots sylvestres analysés ne présentaient aucune helminthiase.

Tableau 10. Helminthes larvaires présents chez les 5 espèces de rongeurs capturés

	<i>n</i>	p	IC	r
<i>Echinococcus multilocularis</i>				
<i>Arvicola terrestris</i>	31	6,7%	5%-9%	6850-30710
<i>Microtus arvalis</i>	3	8,6%	2%-23%	-
<i>Clethrionomys glareolus</i>	6	10,3%	4%-21%	-
<i>Apodemus flavicollis</i>	0	0,0%	0%-4%	-
<i>Apodemus sylvaticus</i> ☒	0	-	-	-
<i>Taenia taeniaeformis</i>				
<i>Arvicola terrestris</i>	153	32,9%	29%-37%	1-11
<i>Microtus arvalis</i>	6	17,1%	7%-34%	1
<i>Clethrionomys glareolus</i>	3	5,2%	1%-14%	1
<i>Apodemus flavicollis</i>	8	8,1%	4%-15%	1-6
<i>Apodemus sylvaticus</i> ☒	0	-	-	-
<i>Taenia crassiceps</i>				
<i>Arvicola terrestris</i>	12	2,6%	1%-4%	5-5000
<i>Microtus arvalis</i>	1	2,9%	0,1%-15%	5
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0	0,0%	0%-6%	-
<i>Apodemus flavicollis</i>	1	1,0%	0%-5%	5
<i>Apodemus sylvaticus</i> ☒	0	-	-	-
<i>Taenia martis martis</i>				
<i>Arvicola terrestris</i>	0	0,0%	0%-1%	-
<i>Microtus arvalis</i>	0	0,0%	0%-10%	-
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0	0,0%	0%-6%	-
<i>Apodemus flavicollis</i>	2	1,9%	0,2%-7%	1-2
<i>Apodemus sylvaticus</i> ☒	0	-	-	-
<i>Mesocestoides</i> spp.				
<i>Arvicola terrestris</i>	0	0,0%	0%-1%	-
<i>Microtus arvalis</i>	1	2,9%	0,1%-15%	4
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0	0,0%	0%-6%	-
<i>Apodemus flavicollis</i>	0	0,0%	0%-4%	-
<i>Apodemus sylvaticus</i> ☒	0	-	-	-
<i>Toxocara</i> spp.*				
<i>Arvicola terrestris</i>	31	6,7%	5%-9%	-
<i>Microtus arvalis</i>	3	9,4%	2%-25%	-
<i>Clethrionomys glareolus</i>	2	4,7%	1%-16%	-
<i>Apodemus flavicollis</i>	4	4,7%	1%-12%	-
<i>Apodemus sylvaticus</i> ☒	0	-	-	-

☒ Seulement 6 mulots sylvestres ont été capturés (prévalence non calculée)

* Sérodiagnostic effectué sur 620 échantillons sanguins (460 *A. terrestris*, 32 *M. arvalis*, 43 *C. glareolus*, 85 *A. flavicollis* et 5 *A. sylvaticus*) ; utilisation de l'antigène TES

n : nombre d'animaux infestés ; *p* : prévalence ; IC : intervalle de confiance exact ; *r* : étendue

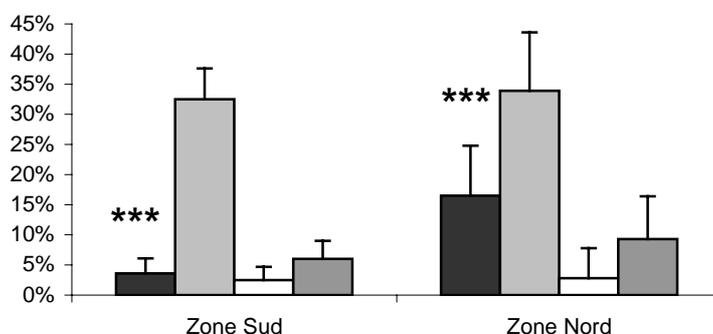
➤ Echinococcose alvéolaire

Des lésions non identifiables prélevées sur 88 foies provenant de 72 campagnols terrestres, 9 campagnols roussâtres, 4 campagnols des champs et 3 mulots à colliers ont été analysées par PCR. De ces lésions, 29 se sont révélées positives à *E. multilocularis* chez le campagnol terrestre, 6 chez le campagnol roussâtre et 3 chez le campagnol des champs. Aucun mulot n'était infesté par le métacestode (IC : 0%-4%). Les prévalences chez les campagnols terrestres, roussâtres et des champs étaient de 6,7% (IC : 5%-9%), 10,3% (IC : 4%-21%) et 8,6% (IC : 2%-23%) respectivement (Tableau 10). Seulement deux animaux de l'espèce *A. terrestris* (une femelle adulte de 83 g et un mâle adulte de 89 g capturés au printemps en zone résidentielle nord) ont été retrouvés parasités par des kystes fertiles contenant 6 850 et 30 710 protoscolexes d'*E. multilocularis* respectivement.

Un modèle hautement significatif a été trouvé pour expliquer les variations de prévalence d'*E. multilocularis* chez le campagnol terrestre ($\chi^2=35,8$; $df=3$; $p<0,0001$). Les variables 'zone géographique' (LR=21,8 ; $p<0,0001$), 'poids de la carcasse' (LR=5,7 ; $p=0,017$), et 'prévalence de *Taenia taeniaeformis*' (LR=4,8 ; $p=0,027$) avaient une influence significative sur la prévalence de ce métacestode.

La prévalence d'*E. multilocularis* chez le campagnol terrestre a été retrouvée supérieure en zone nord (16,5% ; IC : 10%-25%) par rapport à la zone sud (3,6% ; IC : 2%-6% ; Figure 16).

Figure 16. Prévalence et séroprévalence des principales helminthiases chez 466 campagnols terrestres (*A. terrestris*) en fonction de la zone géographique (prévalence d'*E. multilocularis* : noir, de *T. taeniaeformis* : gris clair, de *T. crassiceps* : blanc ; séroprévalence de *Toxocara* spp. : gris foncé). Représenté avec l'intervalle de confiance exact supérieur



Aucun des 86 subadultes capturés n'était infesté par *E. multilocularis*. La carcasse éviscérée des campagnols infestés était significativement plus lourde que celle des animaux non infestés (Tableau 11).

Tableau 11. Poids moyen des carcasses éviscérées des campagnols terrestres (*A. terrestris*) infestés et non infestés par les principaux helminthes larvaires

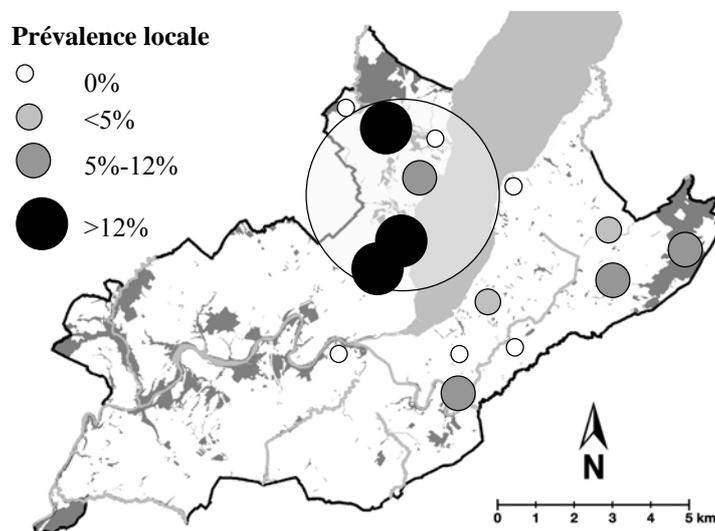
	<i>Echinococcus multilocularis</i>	<i>Taenia taeniaeformis</i>	<i>Taenia crassiceps</i>	<i>Toxocara</i> spp.*
Campagnols non infestés	n=433	n=311	n=452	n=427
Poids moyen (g)	46,5	42,8	46,7	46,8
ET	15,7	15,7	15,5	15,2
Campagnols infestés	n=31	n=153	n=12	n=31
Poids moyen (g)	54,4	55,7	60,9	56,8
ET	9,2	10,9	10,2	10,4

* Sérodiagnostic

Nous avons mis en évidence une association positive entre la prévalence d'*E. multilocularis* et la prévalence de *T. taeniaeformis*. La prévalence du premier métacestode était significativement plus élevée chez les animaux parasités par le deuxième (prévalence de 12,4% ; IC : 8%-19%) que chez les animaux non parasités (3,8% ; IC : 2%-7%). Treize campagnols terrestres parasités par un unique cysticerque, cinq parasités par 2 cysticerques et un parasité par 3 cysticerques, présentaient des lésions positives à *E. multilocularis*. Un des deux campagnols terrestres infestés par des protoscolexes fertiles d'*E. multilocularis* était parasité par un cysticerque de *T. taeniaeformis*.

Nous avons capturé des rongeurs parasités par *E. multilocularis* dans un seul des cinq sites situés en zone urbaine, et dans quatre des cinq sites situés en zone rurale et en zone résidentielle. Cependant, aucune différence significative de la prévalence en fonction de la zone d'urbanisation n'a été détectée. Un foyer d'infestation d'un rayon de 3,7 km, constitué de deux sites urbains, de deux sites résidentiels et d'un site rural tous situés en zone nord s'est néanmoins révélé significatif (LR=6,4 ; p=0,009 ; Figure 17).

Figure 17. Foyer d'échinococcose alvéolaire chez les rongeurs capturés dans le canton de Genève (N=664) localisé en zone nord (sites de piégeage représentés par les cercles pleins et foyer d'infestation représenté par le cercle translucide). Les prévalences locales sont rapportées sur l'échantillon de campagnols terrestres (*A. terrestris*) uniquement.



➤ Autres cestodoses larvaires

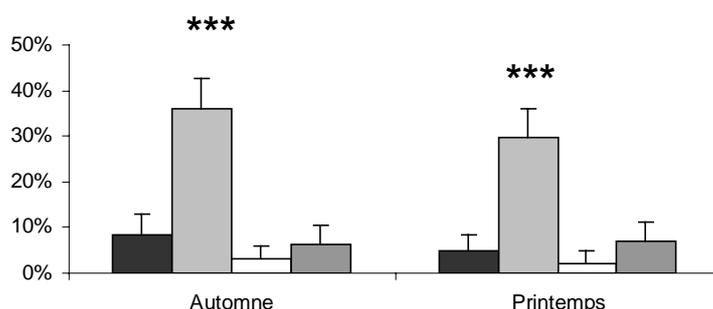
Quatre autres espèces de métacestodes ont été retrouvées lors des nécropsies. Quatre spécimens de *Mesocestoides* spp. parasitaient les cavités pleurale et abdominale d'un campagnol des champs femelle adulte capturé en zone urbaine au printemps. Deux mulots à collier ont été retrouvés parasités par *T. martis martis*. Deux spécimens de ce parasite ont été retrouvés chez une femelle adulte capturée en milieu rural et un spécimen chez un mâle adulte capturé en milieu résidentiel.

Quatorze et 170 rongeurs étaient infestés par *T. crassiceps* et *T. taeniaeformis* respectivement. Six campagnols terrestres et un campagnol des champs étaient parasités par les deux espèces. Jusqu'à 11 kystes dus à *T. taeniaeformis*, de 2 mm à plus d'1 cm de diamètre étaient retrouvés logés dans le parenchyme hépatique des rongeurs. Les campagnols terrestres étaient significativement plus fréquemment infestés que les campagnols des champs ($\chi^2=3,7$; $p=0,05$), les campagnols roussâtres ($\chi^2=18,9$; $p<0,0001$) et les mulots à collier ($\chi^2=24,5$; $p<0,0001$). Les cysticerques dus à *T. crassiceps* étaient majoritairement sous-cutanés en région axillaire, ou pleuraux. Les prévalences respectives chez les différentes espèces de rongeurs sont rapportées dans le Tableau 10. Des modèles de régression logistique significatifs ont été trouvés pour ces deux espèces chez le campagnol terrestres ($\chi^2=26,6$; $df=5$; $p<0,0001$ et $\chi^2=11,3$; $df=1$; $p=0,001$ pour *T. taeniaeformis* et *T. crassiceps* respectivement).

Les variables 'saison' (LR=12,1 ; $p<0,0001$), 'poids de la carcasse' (LR=84,1 ; $p<0,0001$) et 'prévalence d'*E. multilocularis*' (LR=4,6 ; $p=0,031$) influencent significativement sur la prévalence de *T. taeniaeformis*.

Les animaux capturés à l'automne étaient plus fréquemment infestés par *T. taeniaeformis* (prévalence de 36,0% ; IC : 30%-42%) que les animaux capturés au printemps (prévalence de 29,6%, IC : 24%-36% ; Figure 18).

Figure 18. Prévalence et séroprévalence des principales helminthiases chez 466 campagnols terrestres (*A. terrestris*) en fonction de la saison (prévalence d'*E. multilocularis* : noir, de *T. taeniaeformis* : gris clair, de *T. crassiceps* : blanc ; séroprévalence de *Toxocara* spp. : gris foncé). Représenté avec l'intervalle de confiance exact supérieur



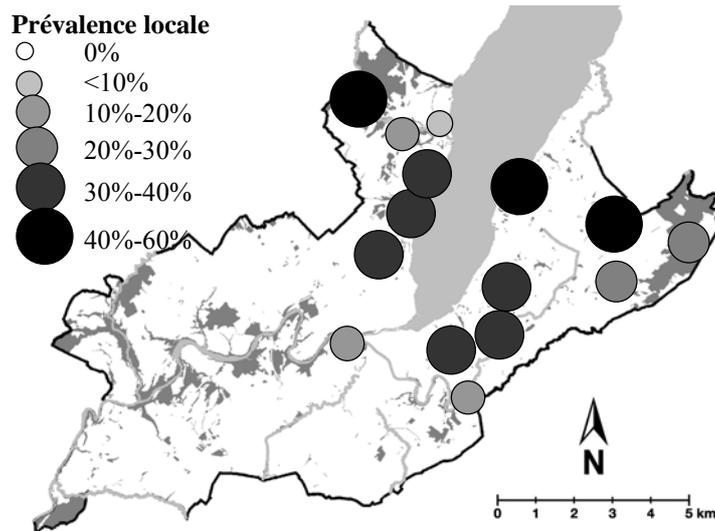
Seulement deux subadultes femelles capturées en zone rurale à l'automne étaient parasitées par un unique spécimen de *T. taeniaeformis*. La carcasse des animaux infestés était plus lourde que celle des animaux non infestés (Tableau 11).

Le modèle expliquant la prévalence de *T. crassiceps* incluait comme unique variable significative, le poids de la carcasse éviscérée (LR=11,3, $p=0,001$). Aucun subadulte n'était

infesté par ce métacestode et le poids de la carcasse des animaux infestés était supérieur à celui des animaux non infestés (Tableau 11).

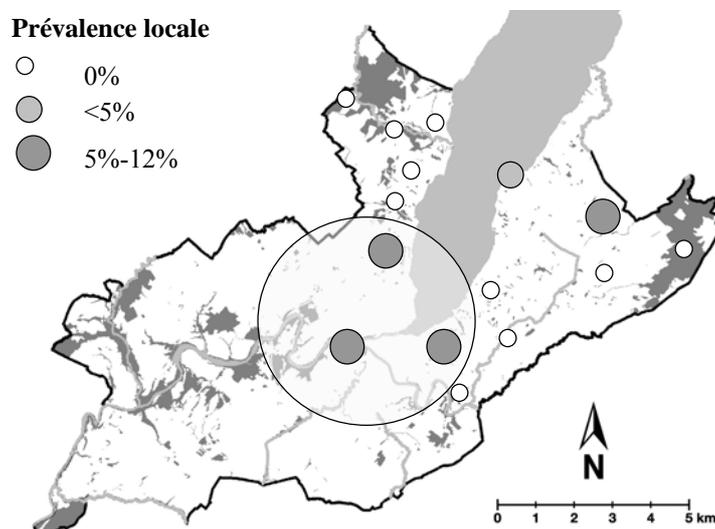
Nous avons capturé des rongeurs infestés par *T. taeniaeformis* dans les 15 sites de piégeage. L'analyse spatiale n'a révélé aucun foyer d'infestation significatif pour ce parasite. Les prévalences locales chez le campagnol terrestre variaient de moins de 10% à plus de 50% (Figure 19).

Figure 19. Distribution spatiale du parasite *Taenia taeniaeformis* chez les campagnols terrestres (*A. terrestris*) capturés dans le canton de Genève (N=466 ; sites de piégeage représentés par les cercles pleins).



T. crassiceps a été retrouvé chez des rongeurs provenant de trois sites urbains, un site résidentiel et trois sites ruraux. Un foyer d'infestation d'un rayon de 2,85 km ciblé sur la conurbation de Genève était significatif (LR=2,3 ; p=0,049 ; Figure 20).

Figure 20. Foyer d'infestation à *Taenia crassiceps* chez les rongeurs capturés dans le canton de Genève (N=664) ciblé sur la conurbation genevoise (sites de piégeage représentés par les cercles pleins et foyer d'infestation représenté par le cercle translucide). Les prévalences locales sont rapportées sur l'échantillon de campagnols terrestres (*A. terrestris*) uniquement.



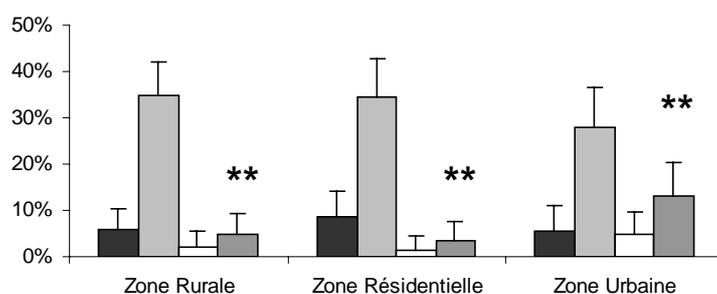
➤ Toxocarose larvaire – sérologie

Une réaction ELISA positive était retrouvée chez 40 des 620 échantillons sanguins analysés (Tableau 10). Un modèle de régression logistique hautement significatif ($\chi^2=27,9$; $df=3$; $p<0,0001$) incluait les variables 'poids de la carcasse' (LR=16,9 ; $p<0,0001$) et 'zone d'urbanisation' (LR=14,3 ; $p=0,001$) en tant que variables significatives.

Un seul campagnol terrestre subadulte capturé à l'automne en zone urbaine était séropositif. Le poids de la carcasse éviscérée des animaux séropositifs était plus élevé que celui des animaux séronégatifs (Tableau 11).

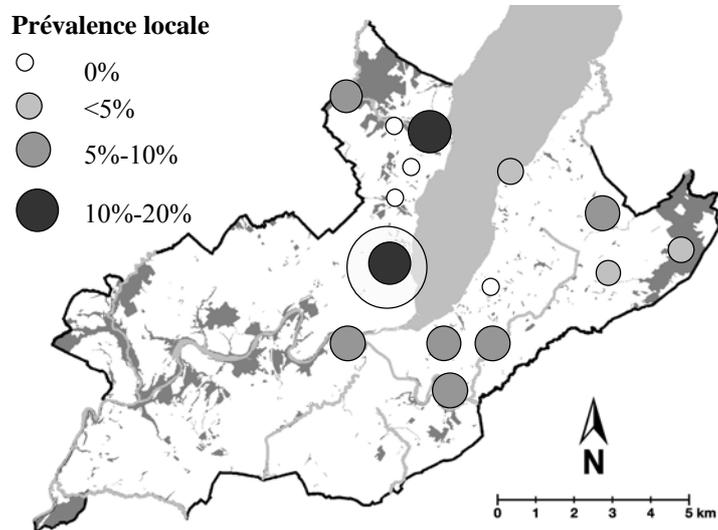
Une séroprévalence significativement supérieure était retrouvée en zone urbaine (13,2%, CI : 8%-20%) par rapport aux zones rurale (5,0%, CI : 2%-9%) et résidentielle (3,3%, CI : 1%-8% ; Figure 21).

Figure 21. Prévalence et séroprévalence des principales helminthiases chez 466 campagnols terrestres (*A. terrestris*) en fonction de la zone d'urbanisation (prévalence d'*E. multilocularis* : noir, de *T. taeniaeformis* : gris clair, de *T. crassiceps* : blanc ; séroprévalence de *Toxocara* spp. : gris foncé). Représenté avec l'intervalle de confiance exact supérieur.



En effet, quatre des cinq sites urbains (localisés dans la conurbation genevoise), ainsi qu'un site résidentiel proche urbain et quatre sites ruraux présentaient des prévalences locales chez le campagnol terrestre comprises entre 2% et 20%. L'analyse spatiale a pu mettre en évidence un foyer d'infestation significatif ciblé sur la conurbation genevoise, au niveau du site urbain de 'Grand-Morillon' (LR=3.8, $p=0.014$; Figure 22).

Figure 22. Foyer d'infestation (sérologique) à *Toxocara* spp. chez les rongeurs capturés dans le canton de Genève (N=664) ciblé sur la conurbation genevoise (sites de piégeage représentés par les cercles pleins et foyer d'infestation représenté par le cercle translucide). Les séroprévalences locales sont rapportées sur l'échantillon de campagnols terrestres (*A. terrestris*) uniquement.



La prévalence locale sur ce site était maximale par rapport aux autres sites de piégeage et atteignait 20% (7/35).

Modèles et variables significatives	'Saison'	'Zone géographique'	'Zone d'urbanisation'	'Poids carcasse'	'Sexe'	'Prévalence d'un autre métacestode'	Analyse spatiale	
<i>Echinococcus multilocularis</i> 'zone géographique' 'poids carcasse' 'prévalence de <i>T. taeniaeformis</i> ' $\chi^2=35,8$; $df=3$; $p<0,0001$	-			-	-			
	$\chi^2=26,6$; $df=5$; $p<0,0001$		-		-	-	$LR=4,8$; $p=0,027$	
	$\chi^2=11,3$; $df=1$; $p=0,001$	-	-		$LR=84,1$; $p<0,0001$	-	$LR=4,6$; $p=0,031$	
<i>Taenia taeniaeformis</i> 'saison' 'poids carcasse' 'prévalence d' <i>E. multilocularis</i> ' $\chi^2=11,3$; $df=1$; $p=0,001$	-	-		$LR=11,3$; $p=0,001$	-	-		
	$\chi^2=27,9$; $df=3$; $p<0,0001$	-	-		$LR=16,9$; $p<0,0001$	-		
<i>Toxocara</i> spp. 'zone d'urbanisation' $\chi^2=27,9$; $df=3$; $p<0,0001$	-	-		$LR=14,3$; $p=0,001$	-	-		

Tableau 12. Tableau récapitulatif des résultats présentés en troisième partie.

D. Discussion

➤ Communauté de rongeurs en milieux urbain et péri-urbain

Nous avons capturé un total de 664 rongeurs d'espèces non-commensales en 10 semaines de piégeage. Le campagnol terrestre était l'espèce la plus abondante. Au contraire, le campagnol des champs était peu fréquent. Dans le Jura suisse, les campagnols du genre *Microtus* étaient rarement capturés et rarement retrouvés dans les analyses alimentaires effectuées chez le renard roux (Weber et Aubry 1993, Ferrari et Weber 1995, Weber 1996). En revanche, *Microtus* spp. était le genre prédominant la communauté de rongeurs dans le nord-est de la France en Lorraine (Artois *et al.* 1989) et en Franche-Comté (lit. in Raoul 2001). La forme fouisseuse du campagnol terrestre est vraisemblablement l'espèce dominante des milieux ouverts dans notre région d'étude.

Seulement six mulots sylvestres ont été capturés. Le mulot à collier semble dominer les milieux fermés genevois. Un piégeage ciblé sur les parcs et jardins auraient peut-être permis de capturer davantage de mulots sylvestres, étant une espèce particulièrement anthropophile (Hausse *et al.* 1995). Cinq des six mulots sylvestres ont en effet été capturés en zone résidentielle.

Le campagnol roussâtre était significativement moins fréquemment piégé en zone urbaine qu'en zone rurale. Il s'agit d'une espèce ayant des exigences environnementales particulières et notamment une préférence pour un milieu fermé présentant une importante couverture ou végétation au sol (Ashby 1967, Flowerdew *et al.* 1977). Les bois et forêts présents en zone résidentielle et en zone urbaine sont de très faible surface et généralement entretenus. Leur sol est dégagé et sans litière importante. Les principaux domaines forestiers non fragmentés du canton se situent en zone rurale (et correspondent aux deux sites présentant le meilleur succès de capture pour cette espèce, cf. Figure 12). L'habitat plus naturel caractérisant ces domaines forestiers, et notamment la présence de ronces et de branchages au sol, favorise ainsi vraisemblablement cette espèce.

Le campagnol terrestre et le mulot à collier étaient piégés de manière similaire en zones rurale, résidentielle et urbaine. Leur succès de capture n'était pas influencé par le degré d'urbanisation de l'habitat. Contrairement au genre *Clethrionomys*, le genre *Apodemus* ne présente pas de préférence pour des habitats au couvert végétal au sol important (Ashby 1967). Les milieux fermés échantillonnés en zones résidentielle et urbaine semblent présenter des caractéristiques suffisantes pour permettre l'établissement significative de cette espèce. *A. flavicollis* était également fréquemment capturé en milieu suburbain en Slovaquie (Dubinsky *et al.* 1995). Il était en revanche surprenant de capturer des campagnols terrestres avec une efficacité similaire dans les trois zones d'urbanisation.

Delattre *et al.* (1996) ont décrit une diminution systématique de l'abondance des campagnols des champs des milieux ouverts vers les villages. Les villages constituent vraisemblablement des puits de dispersion. La présence de prédateurs domestiques et commensaux généralistes associés aux villages (dont le chat domestique, la fouine *Martes foina*, et le renard roux) pourrait expliquer cette diminution notable d'abondance (Delattre *et al.* 1999). En Amérique du Nord, l'urbanisation avait un effet négatif significatif sur la communauté de rongeurs des milieux ouverts avec un succès de capture maximal dans un habitat urbanisé à moins de 10% (Bock *et al.* 2002). Ces auteurs expliquent également ces résultats par la présence en milieu urbanisé, de prédateurs domestiques et commensaux. Nos résultats concernant le succès de capture du campagnol des champs corroborent ainsi ceux

précédemment évoqués, avec une diminution significative du succès de capture avec l'urbanisation. Il est néanmoins difficile d'expliquer la différence observée entre les succès de capture des campagnols des champs et des campagnols terrestres le long du degré croissant d'urbanisation de l'habitat. La forme fouisseuse du campagnol terrestre semble s'être particulièrement adaptée à l'environnement intensivement cultivé ou hautement urbanisé du canton de Genève, du moins lorsqu'une surface de milieu favorable (site d'habitat optimal) suffisante est présente.

Le succès de capture du campagnol terrestre différait entre les zones géographiques nord et sud. Nous avons capturé significativement moins de campagnols terrestres en zone nord. On ne peut exclure qu'une différence dans la qualité de l'environnement entre les deux rives soit à l'origine de ces variations. Par ailleurs, les populations de renards roux en zone sud ont récemment été grandement réduites par une épizootie de gale sarcoptique (Fischer, comm. pers.). Ainsi, une densité de renards plus élevée en zone nord pourrait éventuellement réduire la densité de ce rongeur dans cette zone (Lidicker 2000).

Les variations saisonnières du poids des campagnols terrestres reflètent la dynamique de population annuelle de cette espèce. Les campagnols capturés au printemps étaient plus lourds, indiquant une population plus âgée. Les animaux présents au printemps sont en effet ceux ayant survécu à l'hiver. La saison de reproduction débutant, la proportion de subadultes est encore réduite.

➤ **Echinococcose alvéolaire**

La prévalence globale retrouvée chez les trois espèces sensibles (campagnol terrestre *A. terrestris*, campagnol des champs *M. arvalis* et campagnol roussâtre *C. glareolus*) est particulièrement élevée dans le canton de Genève (7%, 9% et 10% respectivement). Le rôle du campagnol roussâtre dans le cycle biologique d'*E. multilocularis* y est significatif et équivalent à ceux des principaux hôtes intermédiaires, le campagnol terrestre et le campagnol des champs, contrairement à ce qui est classiquement rapporté (Eckert *et al.* 2001b, Stieger *et al.* 2002). Les deux principaux massifs forestiers de notre zone d'étude constituent vraisemblablement des zones de refuge pour le renard roux, entraînant une contamination de l'environnement non négligeable et une exposition de ce rongeur des milieux fermés à l'échinocoque.

La prévalence d'*E. multilocularis* augmentait significativement avec le poids des campagnols terrestres reflétant une augmentation de la probabilité d'exposition au parasite avec l'âge. Une relation similaire a été mise en évidence entre la prévalence de *T. taeniaeformis*, de *T. crassiceps* et la séroprévalence de *Toxocara* spp., et le poids de la carcasse éviscérée des campagnols. Aucune prévalence (ou séroprévalence) n'était cependant retrouvée supérieure au printemps lorsque les animaux sont les plus vieux (et les plus lourds). Nous pouvons néanmoins noter que les deux campagnols infestés par des protoscolexes fertiles d'*E. multilocularis* ont été capturés au printemps.

Viel et al. (1999) ont mis en évidence une influence de la densité des rongeurs (Arvicolidae et notamment A. terrestris) sur la prévalence des cas humains d'échinococcose alvéolaire dans le Doubs en France. La présence de campagnol terrestre jusqu'en milieu hautement urbanisé pourrait permettre l'établissement du cycle biologique d'Echinococcus multilocularis jusqu'en ville et représenter un facteur de risque de l'échinococcose alvéolaire à Genève.

Des campagnols terrestres infestés par *E. multilocularis* ont été retrouvés principalement en zones rurale et résidentielle mais également dans un site de la zone urbaine (7 infestés sur 35 individus capturés) indiquant l'établissement du cycle biologique de ce parasite dans la conurbation de Genève. Nous n'avons pas mis en évidence d'influence significative du degré d'urbanisation de l'habitat sur la prévalence de l'échinococcose chez les campagnols terrestres. L'analyse spatiale a cependant révélé un foyer d'infestation localisé en zone nord et centré sur la zone résidentielle, où deux campagnols terrestres parasités par des protoscolexes fertiles ont été capturés. Il a récemment été démontré que la contamination de l'environnement par les œufs d'*E. multilocularis* était positivement corrélée à la densité du renard roux hôte définitif (Raoul *et al.* 2003). La présence des renards est particulièrement favorisée en zone résidentielle (ou péri-urbaine) par des ressources alimentaires d'origine anthropique abondantes et constantes (Doncaster *et al.* 1990, Contesse *et al.* 2004). De plus, l'absence de gale sarcoptique vulpine en zone nord conduit à une densité supérieure de renards roux sur la rive droite (Fischer, comm. pers.). Ces densités vulpines élevées peuvent ainsi être à l'origine du foyer d'infestation observé chez les rongeurs hôtes intermédiaires dans cette région.

Bien que nous n'ayons pas mis en évidence de diminution de la prévalence de l'échinococcose chez les campagnols terrestres avec l'urbanisation, la disparition en zone urbaine de deux hôtes intermédiaires importants, le campagnol des champs et le campagnol roussâtre (révélée pas la diminution significative de leur succès de capture) pourrait représenter un frein au cycle biologique d'E. multilocularis dans la conurbation genevoise et entraîner la diminution de l'abondance de ce parasite en milieu urbain. D'autre part, l'analyse paysagère indique une diminution notable de la surface d'habitat favorable aux rongeurs non-commensaux avec l'urbanisation, et donc une réduction probable de la taille des populations d'hôtes intermédiaires susceptibles de maintenir le cycle du cestode zoonotique en ville de Genève.

Une proportion d'un site urbain sur cinq était contaminée par le cestode zoonotique, contrairement à quatre sur cinq en zones rurale et résidentielle, indiquant que le milieu urbain est peu favorable à son cycle biologique, même si l'établissement de populations viables d'hôtes intermédiaires y est possible. Hansen *et al.* (2003) ont développé des modèles de simulation afin d'identifier les mécanismes responsables de la distribution spatiale hétérogène des hôtes intermédiaires infestés par *E. multilocularis*. Ils ont formulé cinq hypothèses : la distribution spatiale hétérogène des hôtes intermédiaires infestés résulte de a) l'agrégation des parasites chez les renards roux ; b) la vulnérabilité des hôtes intermédiaires parasités ; c) la distribution spatiale hétérogène (en patch) des hôtes intermédiaires ; d) le marquage sélectif des renards roux par leurs fèces ; e) les caractéristiques du paysage. Seul le dernier scénario s'est révélé robuste et conforme aux données empiriques après variation des paramètres du modèle. La majorité des œufs du taenidé ne survivait pas aux conditions environnementales. Seules certaines zones adéquates pour la survie des œufs (c à d. présentant des conditions de température basse et d'humidité élevée, Veit *et al.* 1995) entraînaient l'infestation d'hôtes intermédiaires. Il en résultait une distribution spatiale hétérogène des rongeurs infestés et des

taux d'infestation chez les hôtes définitifs et intermédiaires comparables à ceux observés sur le terrain. Ce modèle supporte les résultats de l'analyse par Système d'Information Géographique de la distribution spatiale des renards infestés par *E. multilocularis* réalisée par Staubach *et al.* (2001). Les renards infestés étaient plus souvent retrouvés à proximité de rivières et ils étaient notamment associés à des zones ayant un index d'humidité élevé.

Les conditions environnementales rencontrées en ville de Genève sont vraisemblablement à l'origine de la diminution de l'abondance d'E. multilocularis, reflétée par une diminution de la prévalence et de l'intensité d'infestation chez les renards roux. Ainsi, des conditions de température et d'humidité relative adéquates pour la survie des œufs de ce parasite n'ont probablement été respectées que dans un seul des cinq sites urbains. Dans ce site, la prévalence chez le campagnol terrestre ne différait cependant pas des prévalences observées en zones résidentielle ou rurale adjacentes.

➤ **Autres cestodoses larvaires**

T. taeniaeformis était particulièrement prévalent sur l'ensemble du terrain d'étude indiquant une présence marquée de son hôte définitif, le chat domestique. Les sites localisés en zone résidentielle le long des rives du Lac Léman étaient particulièrement contaminés pouvant suggérer une population importante de chats domestiques ayant accès au milieu extérieur et aux rongeurs dans cette zone. *T. taeniaeformis* était plus fréquemment retrouvé chez le campagnol terrestre par rapport aux autres espèces, suggérant une relation prédateur-proie privilégiée entre le chat et ce rongeur. Les chats domestiques sortent et chassent moins en hivers (Weber et Dailly 1998) et contaminent ainsi moins intensément l'environnement pendant la saison froide, ce qui pourrait être à l'origine de la prévalence retrouvée significativement inférieure au printemps par rapport à l'automne.

Nous avons mis en évidence une association positive entre la prévalence d'*E. multilocularis* et de *T. taeniaeformis*. La haute spécificité de la PCR employée vis-à-vis d'*E. multilocularis* (Eckert et Deplazes 2001) permet de rejeter l'hypothèse de réactions croisées entre ces deux métacestodes. Ces derniers exploitent un même hôte intermédiaire mais des hôtes définitifs différents. *T. taeniaeformis* est un helminthe intestinal des félinés principalement, quoique retrouvé de manière sporadique chez le renard roux (*spillover* ; Jones et Pybus 2001). Il est supposé exister un conflit d'intérêt entre deux parasites exploitant un même hôte intermédiaire mais des hôtes définitifs différents, pouvant conduire à une association négative (Outreman *et al.* 2002). Cependant, l'effet de l'atteinte hépatique causée par ces deux métacestodes pourrait entraîner des réactions délétères similaires chez l'hôte parasité, favorisant sa prédation, et donc la transmission de ces cestodes. La « manipulation » de l'hôte intermédiaire par l'un ou l'autre des parasites (ou « facilitation » défini par Combes, 1995) aurait ainsi un effet bénéfique pour les deux espèces pouvant expliquer une association au contraire positive.

Bien que la prévalence de *T. crassiceps* ne différait pas de manière significative entre les trois zones d'urbanisation, l'analyse spatiale a mis en évidence un foyer d'infestation ciblé sur la ville de Genève. Trois des quatre sites urbains situés dans la conurbation genevoise étaient contaminés. *T. crassiceps* est un parasite des canidés sauvages et domestiques. Fréquent chez le chien (Jones et Pybus 2001), la contamination substantielle de la ville de Genève pourrait être associée à la forte densité de carnivores domestiques en milieu urbain.

➤ **Toxocarose larvaire – sérologie**

Nous avons mis en évidence une augmentation significative de la séroprévalence de Toxocara spp. avec le degré d'urbanisation de l'habitat.

La séroprévalence de *Toxocara* spp. chez le campagnol terrestre était significativement supérieure en zone urbaine, indiquant une contamination de l'environnement urbanisé supérieure à celle de l'environnement rural. Plusieurs auteurs rapportent une contamination du sol par les œufs de *Toxocara* spp. supérieure en milieu urbain (Mizgajska 1997, Giacometti *et al.* 2000, Misgajska 2001). La séroprévalence de *Toxocara* spp. chez les rongeurs capturés en milieu rural et urbain en Slovaquie ne différait pas de manière significative. En revanche, davantage de larves de *Toxocara canis* étaient retrouvées chez les rongeurs capturés en milieu urbain (Dubinsky *et al.* 1995). Les rongeurs joueraient par conséquent un rôle probable de réservoirs dans le cycle de *T. canis*, jusqu'en milieu fortement urbanisé (Dubinsky *et al.* 1995, Habluetzel *et al.* 2003).

Le rôle des carnivores domestiques dans la contamination du milieu urbain a été souligné par Mizgajska (1997). Les espaces verts sont en effet peu nombreux en ville et intensément utilisés par les citadins entraînant une grande concentration de chiens domestiques. Par ailleurs, en Slovaquie, 75% des chiens errants capturés en ville étaient parasités par le nématode (Dubinsky *et al.* 1995). *Toxocara cati* est également fréquemment retrouvé chez le chat domestique (Dubinsky *et al.* 1995, Luty 1998) et son importance dans l'épidémiologie de la toxocarose humaine a longtemps été sous-estimée (Fisher 2003).

*L'abondance des parasites transmis directement est supposée corrélée à la densité des hôtes (Dobson 1990 in Arneberg *et al.* 1998). Les fortes densités de carnivores domestiques mais également de renards roux (présentant une forte prévalence de *T. canis* à Genève – cf. Partie I) en milieu urbain pourraient ainsi être responsables de la plus forte contamination du sol urbain par les œufs de ces nématodes zoonotiques, reflétée par une séroprévalence supérieure chez les campagnols terrestres observée en ville de Genève.*

Il faut néanmoins noter que la sérologie utilisant l'antigène TES de *Toxocara canis* n'est pas spécifique de l'espèce et reconnaît également les réponses immunitaires dirigées contre *Toxocara cati*. Elle indique le degré d'exposition aux parasites du genre *Toxocara* spp. et non une infestation effective des animaux séropositifs. D'autre part, aucune étude expérimentale n'a testé la sensibilité et la spécificité de cette sérologie chez les rongeurs d'espèces non-commensales. Les résultats obtenus lors de la présente étude sont donc à traiter avec précaution.

E. Confrontation des données rongeurs aux hypothèses présentées en deuxième partie

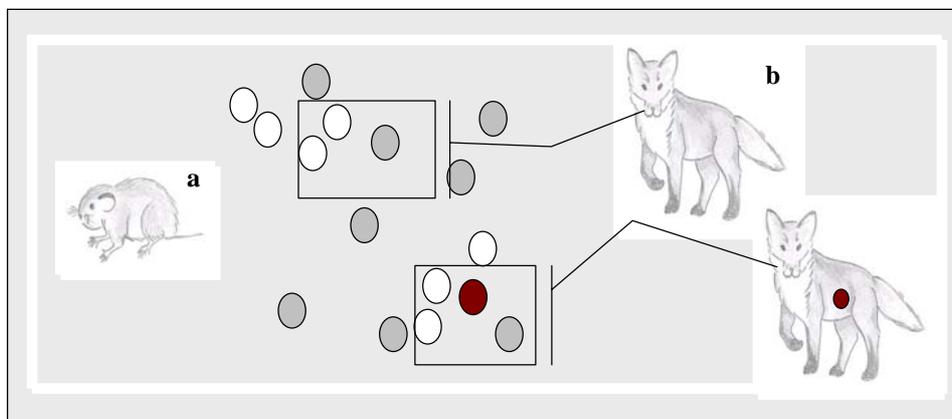
Les résultats présentés ici nous permettent de situer les deux principaux helminthes zoonotiques présents au sein du système renard roux – rongeurs non-commensaux par rapport aux hypothèses décrites en deuxième partie.

D'un côté, *E. multilocularis* semble moins présent en ville de Genève par rapport au milieu rural. Nous observons une diminution de la prévalence et de l'intensité d'infestation de ce parasite chez le renard avec l'augmentation du degré d'urbanisation de l'habitat, indiquant une diminution de l'abondance du parasite dans l'environnement urbain. Bien qu'une diminution de prévalence similaire n'ait pu être mise en évidence chez les rongeurs, un seul site urbain des cinq échantillonnés permettait l'établissement du cycle parasitaire. Ce résultat tend à confirmer la situation hypothétique en milieu urbain présentée en deuxième partie.

D'un autre côté, l'abondance de *T. canis* reflétée par les prévalence et intensité d'infestation chez les renards roux ne diminuait pas avec l'urbanisation. Au contraire, nous observons une augmentation de la séroprévalence chez les rongeurs, indiquant vraisemblablement une augmentation de l'exposition des hôtes paraténiques à *Toxocara* spp. en ville de Genève, éventuellement corrélée à une augmentation de la pression d'infestation. En suivant le mode schématique utilisé jusqu'ici, ces résultats nous permettent de définir une nouvelle hypothèse de travail pour ce(s) nématode(s).

➤ **Proposition schématique concernant l'écologie de la transmission d'*Echinococcus multilocularis* en ville de Genève**

Figure 23. Ecologie de la transmission d'*Echinococcus multilocularis* au sein du système prédateur-proie renard roux-rongeurs en ville de Genève



Légendes

a : hôte intermédiaire rongeur

b : hôte définitif renard roux – l'intensité d'infestation par *E. multilocularis* est représentée par ●.

○ : sous-population d'hôtes intermédiaires non infestée par *E. multilocularis*

● : sous-population d'hôtes intermédiaires parasitée par *E. multilocularis*

● (grey) : sous-population de rongeurs non hôtes intermédiaires (peu sensibles ; e.g. *Rattus* sp.)



: représente un domaine vital vulpin ; chaque sous-population de rongeurs présente à l'intérieur de ce territoire est chassée par le renard roux occupant ce domaine vital

Ecologie de la transmission d'*Echinococcus multilocularis* en milieu urbain

Domaine vital vulpin de taille réduite.

Taux de prédation des renards roux sur les rongeurs faible.

Méta-population de rongeurs non hôtes intermédiaires homogène et régulièrement distribuée dans l'habitat.

Méta-population de rongeurs hôtes intermédiaires hétérogène (*patchy distribution* – distribution spatiale en patchs).

Sites urbains favorables à l'établissement d'une population viable d'hôtes intermédiaires rarement favorables à la survie des œufs d'*E. multilocularis*.

La densité (réelle ou relative) des rongeurs hôtes intermédiaires est plus faible qu'en milieu rural de référence et la densité (réelle ou relative) des rongeurs non hôtes intermédiaires est supérieure.

*Peu de sites urbains favorables à l'établissement de populations d'hôtes intermédiaires présentent des conditions environnementales (température basse, humidité relative élevée) nécessaires à la survie des œufs d'*E. multilocularis*.*

*Un seul des deux renards occupant les deux domaines vitaux schématisés est parasité par *E. multilocularis*.*

Prévalence vulpine en milieu urbain: 1/2

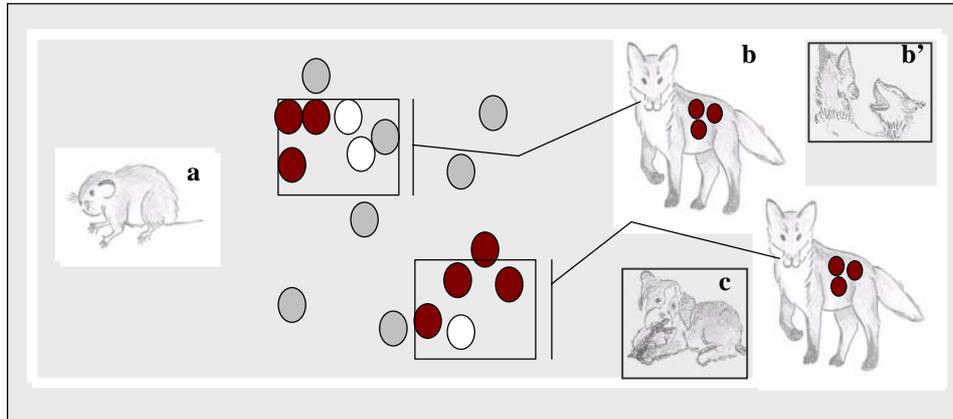
→ diminution de la prévalence

Intensité d'infestation vulpine en milieu urbain: 1

→ diminution de l'intensité d'infestation

➤ **Proposition schématique concernant l'écologie de la transmission de *Toxocara canis* en ville de Genève**

Figure 24. Ecologie de la transmission de *Toxocara canis* au sein du système prédateur-proie renard roux-rongeurs en ville de Genève*



Légendes

a : hôte paraténique rongeur

b : hôte définitif renard roux (densité supérieure par rapport au milieu rural – cadre **b'**) – l'intensité d'infestation par *Toxocara canis* est représentée par ●.

c : hôte définitif chien domestique

○ : sous-population d'hôtes paraténiques non infestée par *T. canis*

● : sous-population d'hôtes paraténiques parasitée par *T. canis*

● (grey) : sous-population de rongeurs non hôtes paraténiques (peu sensibles ; e.g. *Rattus* sp.)



: représente un domaine vital vulpin ; chaque sous-population de rongeurs présente à l'intérieur de ce territoire est chassée par le renard roux occupant ce domaine vital

Ecologie de la transmission de *Toxocara canis* en milieu urbain

Domaine vital vulpin de taille réduite.

Taux de prédation des renards roux sur les rongeurs faible.

Méta-population de rongeurs non hôtes paraténiques homogène et régulièrement distribuée dans l'habitat.

Méta-population de rongeurs hôtes paraténiques hétérogène (*patchy distribution* – distribution spatiale en patches).

Prévalence de *Toxocara canis* chez les hôtes paraténiques supérieure en milieu urbain en raison d'une forte densité d'hôtes définitifs infestés (dont le chien domestique).

La densité (réelle ou relative) des rongeurs hôtes paraténiques est plus faible qu'en milieu rural de référence et la densité (réelle ou relative) des rongeurs non hôtes paraténiques est supérieure.

Des densités élevées d'hôtes définitifs infestés maintiennent des taux d'infestation élevés dans les sous-populations de rongeurs hôtes paraténiques.

*Les deux renards occupant les deux domaines vitaux schématisés sont parasités par *Toxocara canis*.*

Prévalence vulpine en milieu urbain: $\frac{2}{2}$

→ stabilité de la prévalence

Intensité d'infestation vulpine en milieu urbain: 3

→ stabilité de l'intensité d'infestation

* En supposant une augmentation de la prévalence de *Toxocara canis* chez les rongeurs hôtes paraténiques avec le degré d'urbanisation parallèle à l'augmentation mise en évidence par la sérologie.

NB : le cycle est également entretenu de manière directe (transmissions verticale et horizontale) – non représenté ici.

CONCLUSIONS GENERALES : IMPLICATIONS ZONOTIQUES DANS LE CANTON DE GENEVE

Deux parasites zoonotiques particulièrement pathogènes exploitant le système prédateur – proie renard roux – rongeurs sont présents dans le canton de Genève jusqu'en milieu hautement urbanisé.

A. La menace parasitaire : *Echinococcus multilocularis* à Genève

En Europe centrale, *E. multilocularis* est un cestode dixène présent au stade adulte chez le renard roux principalement et au stade larvaire chez une variété de rongeurs, notamment les Arvicolidae. Il atteint accidentellement l'homme qualifié d'hôte aberrant et cause chez lui une affection hépatique gravissime, l'échinococcose alvéolaire. L'étude épidémiologique de 267 renards roux a permis de mettre en évidence le caractère hautement endémique du canton de Genève situé en plein cœur de la zone d'endémie d'Europe centrale. Malgré une forte emprise humaine sur l'environnement rural et urbain de ce petit canton, le parasite s'y est établi jusqu'au milieu hautement anthropisé de la conurbation genevoise, où des campagnols hôtes intermédiaires ont été retrouvés infestés.

La diminution de la prévalence de ce cestode avec l'urbanisation chez le renard hôte définitif laissait à présager de l'importance des relations proie-prédateur en fonction du degré d'urbanisation de l'habitat dans l'épizootologie du parasite. Bien que nous n'ayons pas mis en évidence de diminution similaire de la prévalence d'*E. multilocularis* chez les rongeurs hôtes intermédiaires, le milieu urbain semble moins favorable à l'établissement de son cycle biologique, et plusieurs raisons sont possibles. Les populations viables d'hôtes intermédiaires sont plus rares et distribuées de manière hétérogène (en patches) en milieu urbain. De plus, la prédation des renards sur les rongeurs est réduite en ville (Doncaster *et al.* 1990, Contesse *et al.* 2004). Enfin, les conditions environnementales du milieu urbain sont rarement adéquates pour la survie des œufs de ce cestode, particulièrement sensibles aux températures élevées et taux d'humidité relative faibles (Veit *et al.* 1995). En effet, seul le modèle proposé par Hansen *et al.* (2003) intégrant les caractéristiques environnementales du paysage a permis d'expliquer de manière robuste et conforme aux données empiriques, la distribution spatiale hétérogènes des hôtes intermédiaires infestés par *E. multilocularis*.

A Genève, un site urbain sur cinq était contaminé par le cestode. En revanche, la prévalence locale d'*E. multilocularis* chez les campagnols terrestres capturés sur ce site était élevée (7/35) et équivalente aux prévalences locales des sites contaminés ruraux et résidentiels adjacents, reflétant une pression d'infestation non négligeable sur ce site urbain. Le cycle urbain d'*E. multilocularis* a été mis en évidence pour la première fois à Zürich en zone bordure de la ville (Stieger *et al.* 2002). Notre étude confirme la présence d'un cycle urbain en milieu hautement urbanisé, cette fois-ci en plein cœur de la conurbation de Genève.

L'étude du taux d'infestation des rongeurs hôtes intermédiaires a permis de localiser un foyer d'infestation sur la rive droite du Lac Léman, centré sur la zone résidentielle. Alors que de récentes études rétrospectives indiquent que le métier d'agriculteur est le facteur de risque prédominant dans l'épidémiologie de l'échinococcose alvéolaire (Kerns *et al.* 2004), la zone résidentielle ou péri-urbaine, à l'interface des milieux rural et urbain semble particulièrement à risque en terme de pression d'infestation (Deplazes *et al.* 2004).

La Figure 25 présente les principaux facteurs à prendre en compte lors de l'estimation du risque d'exposition de l'homme à *E. multilocularis* en fonction du degré d'urbanisation de l'habitat.

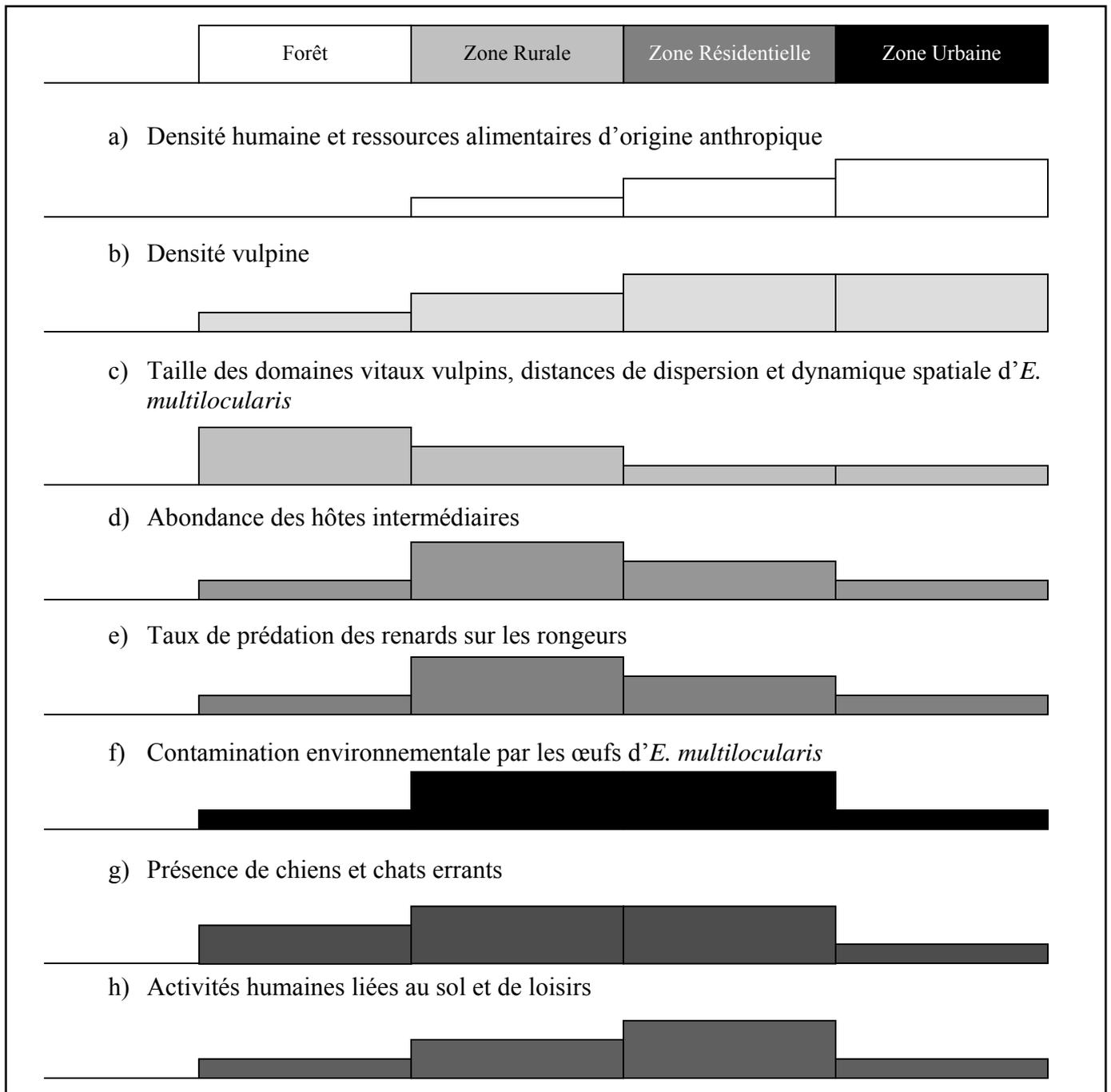


Figure 25. Principaux facteurs influençant le cycle d'*Echinococcus multilocularis* et la pression d'infestation par ses œufs en fonction du degré d'urbanisation de l'habitat (d'après Deplazes et al. 2004, modifié et adapté à la situation genevoise) :

L'impact relatif des différents facteurs en fonction du degré d'urbanisation est représenté par la largeur des barres.

(a). La densité de population humaine augmente de la zone rurale vers la zone urbaine ; l'abondance de ressources alimentaires d'origine anthropique est directement liée à la densité humaine (Contesse et al. 2004).

- (b). Les densités vulpines sont supérieures en zones résidentielle et urbaine en rapport avec la disponibilité des ressources alimentaires d'origine anthropique (Doncaster *et al.* 1990, Contesse *et al.* 2004).
- (c). La taille des domaines vitaux et les distances de dispersion sont inversement corrélées à la densité vulpine (Harris et Trehwella 1988). Le comportement spatial limité des renards urbains limite également la dynamique spatiale d'*E. multilocularis* car l'hôte définitif est bien plus mobile que les hôtes intermédiaires.
- (d). L'abondance des hôtes intermédiaires diminue avec l'urbanisation en raison de la disparition d'habitat favorable. Elle reste élevée en zones rurale et résidentielle. Des sites favorables à l'établissement de rongeurs des milieux ouverts, principaux hôtes intermédiaires d'*E. multilocularis* sont néanmoins présents en ville de Genève.
- (e). La prédation des renards sur les rongeurs est maximale en milieu rural ouvert et faible en forêt. Elle diminue avec l'urbanisation de l'habitat et la présence croissante de ressources alimentaires d'origine anthropique (Doncaster *et al.* 1990, Contesse *et al.* 2004).
- (f). La contamination de l'environnement est ainsi maximale en zone rurale et résidentielle, en rapport avec les densités de renards roux et de rongeurs. Ces zones offrent également des conditions environnementales adéquates pour la survie des œufs d'*E. multilocularis*.
- (g). La présence de chiens et chats laissés libres en zones rurale et résidentielle résulte en un risque d'infestation élevé et représente par conséquent un risque d'exposition supplémentaire pour l'homme.
- (h). Le risque d'exposition aux œufs du cestode est maximal en zone résidentielle (activité de loisirs, culture maraîchère familiale).

La zone résidentielle du canton de Genève présente des conditions favorables à l'établissement significatif du cycle d'Echinococcus multilocularis, particulièrement en zone nord où les densités vulpines sont actuellement les plus élevées. Le risque d'exposition pour l'homme y est élevé, notamment en raison d'une utilisation particulière de la zone péri-urbaine en tant que zone résidentielle, de loisirs et de détente.

*La présence marquée de carnivores domestiques laissés libres en milieu extérieur dans cette zone (chats domestiques, chiens errants et en promenade) représentent en outre un facteur de risque supplémentaire. Ces animaux ont ainsi accès aux rongeurs parasités par E. multilocularis et peuvent devenir source d'infestation pour l'homme. Bien que les prévalences rapportées chez ces espèces soient généralement faibles et inférieures à celles observées chez le renard roux (Eckert *et al.* 2001b, 2001c), les contacts fréquents entre l'homme et ses carnivores domestiques leur confèrent un rôle potentiel non négligeable dans la transmission de cet helminthe zoonotique (Deplazes *et al.* 2004).*

B. L'autre menace parasitaire : *Toxocara canis* à Genève

Contrairement à *E. multilocularis* inféodé au cycle sylvatique exploitant le système prédateur – proie renard roux – rongeurs, le nématode *T. canis* est un parasite fréquent du chien domestique. La forme larvaire de ce nématode est responsable de syndromes *larva migrans* chez l'homme qui peuvent être particulièrement graves et notamment chez l'enfant. Bien que le chien domestique est considéré comme source principale du parasite, le renard roux et les rongeurs hôtes paraténiques représentent également d'importants réservoirs sauvages (Richards *et al.* 1993, Dubinsky *et al.* 1995, Habluetzel *et al.* 2003). De fortes quantités d'œufs sont excrétées dans les fèces de renards infestés expérimentalement (Richards et Lewis 2001). La plus forte charge ayant été retrouvée dans un échantillon fécal provenant d'un renard adulte, ces derniers sont impliqués de manière significative dans la dissémination des œufs et la contamination de l'environnement, même si la prévalence est classiquement plus élevée chez les renardeaux de moins de 6 mois (Richards et Lewis 2001).

La prévalence minimale de 30% chez les renards genevois est élevée. Celle-ci ne diminuait pas avec l'urbanisation. La séroprévalence de *Toxocara* spp. chez le campagnol terrestre augmentait en revanche avec l'urbanisation indiquant une exposition et/ou une contamination maximale en ville de Genève. La densité des hôtes définitifs (carnivores domestiques et renards roux) dans les espaces verts favorables à l'établissement de populations viables d'hôtes paraténiques rongeurs en milieu urbain est vraisemblablement supérieure à celle observée en zones rurale et résidentielle et à l'origine des forts taux d'infestation mis en évidence chez les rongeurs.

La Figure 25 identifiant les principaux facteurs influençant le cycle d'*E. multilocularis* et la pression d'infestation par ses œufs en fonction du degré d'urbanisation de l'habitat a été reprise et adaptée afin d'évaluer leur nature et leur importance dans l'épizootologie de *T. canis* et dans la pression d'infestation en fonction du degré d'urbanisation de l'habitat (Figure 26).

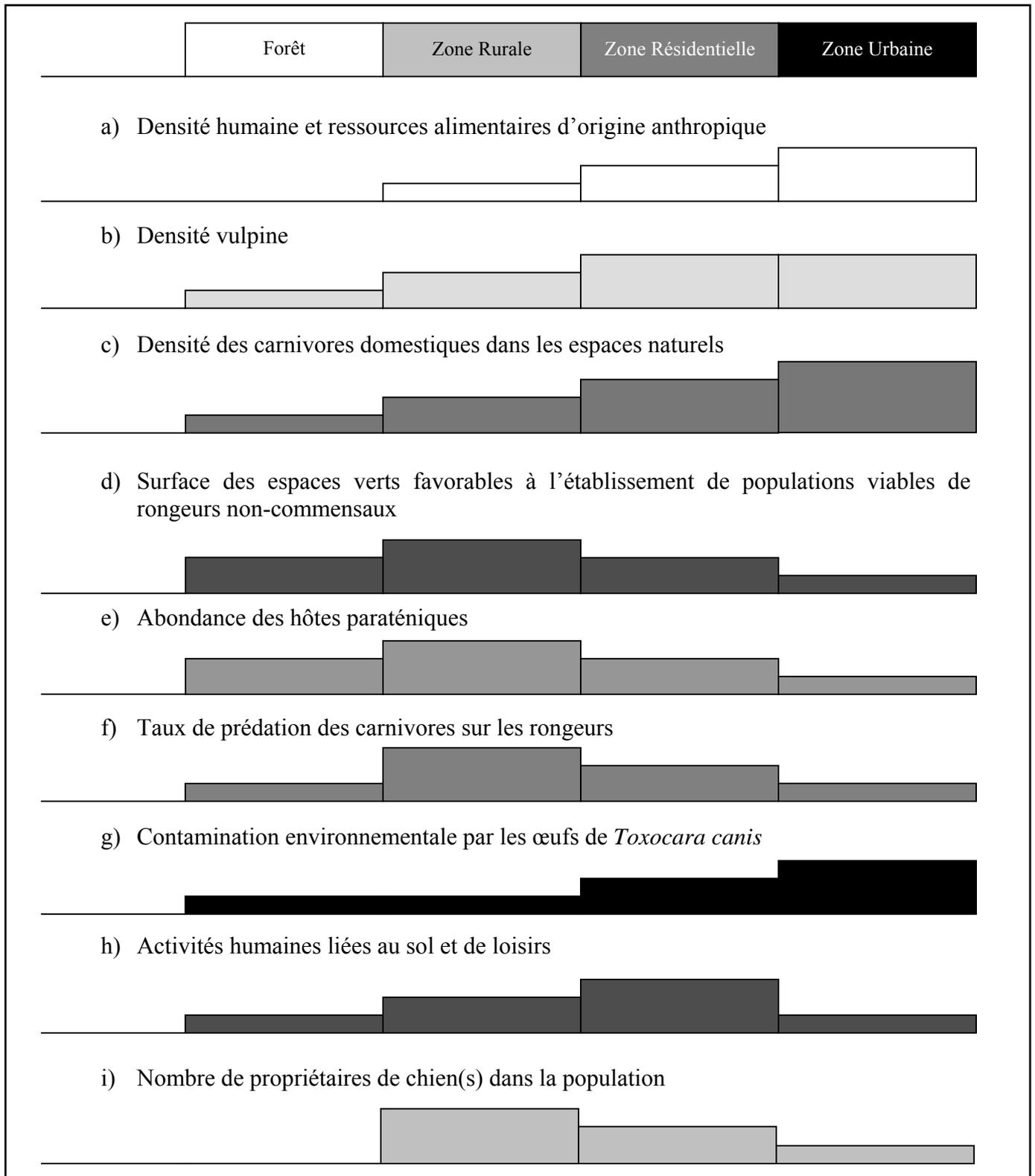


Figure 26. Principaux facteurs influençant le cycle de *Toxocara canis* et la pression d'infestation par ses œufs en fonction du degré d'urbanisation de l'habitat :

Les densités des carnivores domestiques et sauvages sont maximales en zones résidentielles et urbaines (b., c.). L'abondance des rongeurs non-commensaux hôtes paraténiques diminue avec l'urbanisation (e.), parallèlement à la surface d'habitat favorable (d.). Les espaces verts urbains sont peu nombreux mais présentent une intensité de contamination maximale (g.) liée à la densité élevée des carnivores domestiques et sauvages. En revanche, les espaces verts des milieux rural et

résidentiel sont intensément utilisés par la population humaine (activités familiales et de loisirs ; h.). Un risque d'exposition humaine (probabilité de contact) conséquent est donc attendu en milieu péri-urbain à l'interface des zones rurale et hautement urbanisée, en raison de leur utilisation intensive par l'homme, ainsi que dans les espaces verts de la ville, en raison de leur contamination importante par les œufs de *T. canis*.

*Il est néanmoins important de noter que contrairement à notre prédiction, la séroprévalence de *T. canis* chez l'homme est généralement rapportée supérieure en milieu rural par rapport au milieu urbain (Hermann et al. 1985, Glickman et al. 1987, Havasiova et al. 1993, Dubinsky et al. 1995, Holland et al. 1995). En raison d'une plus grande proportion de propriétaires de chien(s) en zone rurale (i., Figure 26), Wolfe et Wright (2003) considèrent ainsi que le contact direct avec les chiens domestiques, dont 1/4 présentait des œufs de *T. canis* dans le pelage, représente une voie de contamination plus importante que la voie tellurique.*

La situation en ville de Genève reste néanmoins particulièrement remarquable de part l'importance des réservoirs sauvages renard et rongeurs jusqu'en milieu hautement urbanisé.

CONCLUSIONS GENERALES : PERSPECTIVES

La présente étude nous a permis de prendre une photographie de la situation épidémiologique et de l'écologie parasitaire des parasites du système prédateur – proie renard roux – rongeurs non-commensaux. Nous avons centré nos investigations sur une composante spatiale de leur transmission en laissant de côté la dynamique temporelle. Or, celle-ci est capitale dans l'épizootologie de ces parasites. En effet, les densités du renard roux hôte définitif et des rongeurs hôtes intermédiaires, notamment Arvicolidae ne sont vraisemblablement pas constantes dans le canton de Genève. L'épizootie de gale sarcoptique a en outre des conséquences marquées sur la dynamique de population de renards et responsable de changements démographiques et comportementaux non négligeables (C. Fischer, comm. pers.). De nouvelles questions se posent donc.

Les populations de campagnols terrestres subissent-elles des fluctuations périodiques dans le canton de Genève ?

Les populations urbaines de campagnol terrestres sont-elles stables dans le temps ?

*Le repeuplement vulpin de la zone sud dont la population est actuellement décimée par l'épizootie de gale sarcoptique conduira-t'il à une augmentation de l'abondance d'*Echinococcus multilocularis* dans cette région ?*

De plus, la complexité des cycles biologiques des parasites de ce système rend son investigation complète et détaillée très difficile. Notre étude s'est restreinte au système sylvatique renard roux – rongeurs non-commensaux. Or, nous l'avons vu, le rôle des carnivores domestiques n'est pas négligeable. De même, les rongeurs commensaux (la souris domestique *Mus musculus* et/ou les rats *Rattus* spp.) peuvent entrer le cycle biologique de ces helminthes et leur importance en ville doit être évaluée.

*Quels sont les taux d'infestation des principaux helminthes du système sylvatique étudié chez les carnivores domestiques et notamment *Echinococcus multilocularis* et *Toxocara canis* ?*

Quelle place tiennent les rongeurs d'espèces commensales dans l'épizootologie de ces helminthes, notamment en milieu urbain ?

Les faits rapportés dans ce mémoire soulèvent ainsi davantage de questions qu'ils n'apportent de réponses.

« *Tout ce que je sais, c'est que je ne sais rien.* » ~ Socrate

CONCLUSION

Le renard roux est l'hôte de plusieurs parasites potentiellement pathogènes pour l'homme ou ses animaux domestiques, dont les helminthes *Echinococcus multilocularis* responsable de l'échinococcose alvéolaire et *Toxocara canis* responsable de syndromes *larva migrans* chez l'homme. Une lutte efficace contre ces maladies non négligeables pour la santé publique doit reposer sur une meilleure connaissance écologique et épidémiologique de ces parasites dans tous les compartiments de leurs cycles biologiques, c'est-à-dire dans les différents hôtes définitifs, intermédiaires ou paraténiques ainsi que dans le milieu extérieur. La complexité des cycles parasitaires rend néanmoins ces études difficiles.

Nous avons pu mettre en évidence la présence du cycle complet d'*E. multilocularis* en milieu particulièrement urbanisé de la ville de Genève, prouvant l'importance du niveau de perception employé lors d'une investigation épidémiologique. En effet, bien que le milieu urbain soit globalement peu favorable au cycle biologique de ce cestode zoonotique (échelle sectorielle, n x 10 km), certains sites ou habitats rencontrés en son sein peuvent permettre l'établissement du cycle parasitaire, en raison de conditions environnementales localement favorables au parasite (échelle du biotope, n x 1 km). Au contraire, la situation mise en évidence ici pour *Toxocara* spp. semble indiquer une place particulière de la ville de Genève dans l'épizootologie de ces nématodes, avec une contamination qui apparaît maximale dans l'environnement urbain, reflétée par une prévalence maximale chez les rongeurs de cette zone. Le milieu urbanisé, avec en particulier le milieu situé à l'interface des zones rurale et urbaine, représente ainsi une zone à risque notable pour l'homme en raison d'une forte utilisation du milieu par ce dernier (zones pavillonnaire et de loisirs) et par ses carnivores domestiques, relais potentiels dans la transmission de ces zoonoses.

Le Professeur responsable
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon



Vu : Le Directeur
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon



Le Président de la thèse

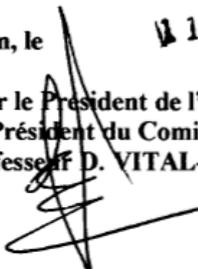



Vu et permis d'imprimer

Lyon, le

1 MAI 2005

Pour le Président de l'Université,
Le Président du Comité de Coordination des Etudes Médicales,
Professeur D. VITAL-DURAND




REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adkins, C.A. & Stott, P.** (1998). Home ranges, movements and habitat associations of red foxes *Vulpes vulpes* in suburban Toronto, Ontario, Canada. *Journal of Zoology London* **244**, 335-346.
- Ammann R.W. & Eckert J.** (1996). Cestodes: Echinococcus. In Parasitic Diseases of the Liver and the Intestines: Gastroenterology Clinics of North America, W. B. Saunders Company, Philadelphia. p 655-689.
- Arneberg, P., Skorping, A., Grenfell, B & Read, A.F.** (1998). Host density as determinants of abundance in parasite community. *Proceedings of the Royal Society of London, B., Biological Sciences* **265**, 1283-1289.
- Artois, M.** (1989). Le renard roux (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758). *Encyclopédie des Carnivores de France* **3**, SFEPM, 90 pp.
- Artois, M., Stahl, P., Leger, F., Morvan, P. & Barbillon, E.** (1989). Prédation des rongeurs par le renard roux (*Vulpes vulpes*) en Lorraine. *Gibier Faune Sauvage* **6**, 279-294.
- Ashby, K.R.** (1967). Studies of the ecology of field mice and voles (*Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus*, and *Microtus arvalis*) in Houghall Wood, Durham. *Journal of Zoology, London* **152**, 389-513.
- Ballek, D., Takla, M., Ising-Volmer, S. & Stoye, M.** (1992). [The helminth fauna of red foxes (*Vulpes vulpes* LINNE, 1758) in Nordessen and Ostwestphalen. 2. Nematodes. *Deutsche Tierärztliche Wochenschrift* **101**, 322-326.
- Bardon, R., Cuellar, C. & Guillen, J.L.** (1994). Larval distribution of *Toxocara canis* in BALB/c mice at nine weeks and one year post-inoculation. *Journal of Helminthology* **68**, 359-360.
- Bock, C. E., Vierling, K.T., Haire, S.L., Boone, J.D. & Merkle, W.W.** (2002). Patterns of rodent abundance on open-space grasslands in relation to suburban edges. *Conservation Biology* **16**, 1653-1658.
- Bretagne, S., Guillou, J., Morand, M. & Houin, R.** (1993). Detection of *Echinococcus multilocularis* DNA in fox faeces using DNA amplification. *Parasitology* **106**, 193-199.
- Burke, T.M. & Roberson, E.L.** (1985a). Prenatal and lactational transmission of *Toxocara canis* and *Ancylostoma caninum*. Experimental infection of the bitch before pregnancy. *International Journal of Parasitology* **15**: 71-75.
- Burke, T.M. & Roberson, E.L.** (1985b). Prenatal and lactational transmission of *Toxocara canis* and *Ancylostoma caninum*. Experimental infection of the bitch at mid-pregnancy and at parturition. *International Journal of Parasitology* **15**: 485-490.
- Chautan, M., Pontier, D. & Artois M.** (2000). Role of rabies in recent demographic changes in red fox (*Vulpes vulpes*) populations in Europe. *Mammalia* **64**, 391-410.
- Clopper, C.J. & Pearson, E.S.** (1934) The use of confidence or fiducial limits illustrated in the case of the binomial. *Biometrika* **26**, 404-413.
- Combes, C.** (1995). Interactions durables. Ecologie et évolution du parasitisme. Editions Masson. Paris. 508 pp.
- Contat, F.** (1984). Contribution à l'étude épidémiologique de l'échinococcose alvéolaire en Haute-Savoie. Etude histologique des lésions. Thèse de Doctorat Vétérinaire (DVM), Lyon, 190 pp.
- Contesse, P., Hegglin, D., Gloor, S., Bontadina, F. & Deplazes P.** (2004). The diet of urban foxes (*Vulpes vulpes*) and the availability of anthropogenic food in the city of Zürich, Switzerland. *Mammalian Biology* **69**, 81-95.
- Criado-Fornelio, A., Gutierrez-Garcia, L., Rodriguez-Caabeiro, F., Reus-Garcia, E., Roldan-Soriano, M.A. & Diaz-Sanchez, M.A.** (2000). A parasitological survey of wild red foxes (*Vulpes vulpes*) from the province of Guadalajara, Spain. *Veterinary Parasitology* **92**, 245-251.
- Delattre, P., Giraudoux, P., Baudry, J., Quéré, J.P. & Fichet, E.** (1996). Effect of landscape structure on Common Vole (*Microtus arvalis*) distribution and abundance at several space scales. *Landscape Ecology* **11**, 279-288.
- Delattre, P., De Sousa, B., Fichet-Calvet, E., Quere, J.P. & Giraudoux P.** (1999). Vole outbreaks in a landscape context: evidence from a six year study of *Microtus arvalis*. *Landscape Ecology* **14**, 401-412.
- Deplazes, P., & Eckert, J.** (2001) Veterinary aspects of alveolar echinococcosis – a zoonosis of public health significance. *Veterinary Parasitology* **98**, 65-87.

- Deplazes, P., Alther, P., Tanner, I., Thompson, R.C.A. & Eckert, J.** (1999). *Echinococcus multilocularis* coproantigen detection by enzyme-linked immunosorbent assay in fox, dog, and cat populations. *Journal of Parasitology* **85**, 115-121.
- Deplazes, P., Gloor, S., Stieger, C. & Heggin, D.** (2002). Urban transmission of *Echinococcus multilocularis*. In *Cestode Zoonoses: Echinococcosis and Cysticercosis*, (ed. Craig, P. and Pawlowski, Z.), pp.287-297. IOS Press.
- Deplazes, P., Heggin, D., Gloor, S. & Romig, T.** (2004). Wilderness in the city: the urbanization of *Echinococcus multilocularis*. *Trends in Parasitology* **20**, 77-84.
- Dinkel, A., von Nickisch-Rosenegk, M., Bilger, B., Merli, M., Lucius, R. & Romig, T.** (1998). Detection of *Echinococcus multilocularis* in the definitive host: coprodiagnosis by PCR as an alternative to necropsy. *Journal of Clinical Microbiology* **36**, 1871-1876.
- Doncaster, C.P., Dickman, C.R. & MacDonald, D.W.** (1990). Feeding ecology of red foxes (*Vulpes vulpes*) in the city of Oxford, England. *Journal of Mammalogy* **71**, 188-194.
- Dubinsky, P., Havasiova-Reiterova, K., Petko, B., Hovorka, I. & Tomasovicova, O.** (1995). Role of small mammals in the epidemiology of toxocariasis. *Parasitology* **110**, 187-193.
- Eckert, J.** 1998 *Echinococcus multilocularis, Echinococcus oligarthrus and Echinococcus vogeli*. In *Zoonoses : biology, clinical practice, and public health control* (Palmer, L.S.S.R. & Simpson, D.I.H. Eds.). Oxford: Oxford University Press, Oxford medical publications.
- Eckert, J. & Deplazes, P.** (1999). Alveolar echinococcosis in Humans: the current situation in Central Europe and the need for countermeasures. *Parasitology Today* **15**, 315-319.
- Eckert, J. & Deplazes, P.** (2001). Immunological and molecular techniques for diagnosing the *Echinococcus multilocularis* infection in definitive and intermediate hosts. *Acta Parasitologica* **46**, 1-7.
- Eckert, J. & Deplazes, P.** (2004). Biological, epidemiological, and clinical aspects of Echinococcosis, a zoonosis of increasing concern. *Clinical Microbiology Reviews* **17**, 107-135.
- Eckert, J., Conraths, F.J. & Tackmann, K.** (2000). Echinococcosis: an emerging or re-emerging zoonosis? *International Journal for Parasitology* **30**, 1283-1294.
- Eckert, J., Gottstein, B., Heath, D. & Liu, F.J.** (2001a). Prevention of echinococcosis in humans and safety precautions, *WHO OIE Manual on echinococcosis in humans and animals*, (Eckert, J., Gemmell, M.A., Meslin, F. & Pawlowski, Z. Eds), pp 238-247. World Organization for Animal Health, Paris.
- Eckert, J., Rausch, R.L., Gemmell, M.A., Giraudoux, P., Kamiya, M., Liu, F.J., Schantz, P.M. & Romig, T.** (2001b). Epidemiology of *Echinococcus multilocularis, Echinococcus vogeli*, and *Echinococcus oligarthrus*. In *WHO OIE Manual on echinococcosis in humans and animals*, (Eckert, J., Gemmell, M.A., Meslin, F. & Pawlowski, Z. Eds), pp. 164-194. World Organization for Animal Health, Paris.
- Eckert, J., Schantz, P.M., Gasser, R.B., Torgeson, P.R., Bessonov, A.S., Movsessian, S.O., Thakur, A., Grimm, F. & Nikogossian, M.A.** (2001c). Geographic distribution and prevalence. In *WHO OIE Manual on echinococcosis in humans and animals*, (Eckert, J., Gemmell, M.A., Meslin, F. & Pawlowski, Z. Eds), pp. 100-142. World Organization for Animal Health, Paris.
- Elliot, J.M.** (1977) Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates, *Freshwater Biological Association on Scientific Publication*, **25**, 144 pp.
- Epe, C., Meuwissen, M., Stoye, M. & Schnieder, T.** (1999). Transmission trials, ITS2-PCR and RAPD-PCR show identity of *Toxocara canis* isolates from red fox and dog. *Veterinary Parasitology* **84**, 101-112.
- Ferrari, N. & Weber, J.M.** (1995). Influence of the abundance of food resources on the feeding habits of the red fox, *Vulpes vulpes*, in western Switzerland. *Journal of Zoology, London* **236**, 117-129.
- Fischer, C., Reperant, L., Weber, J.-M., Ochs, H. & Deplazes, P.** (2003). Relation in the presence of various parasites in the red fox (*Vulpes vulpes*) in Geneva. *Swiss Medical Weekly* **133**, 61.
- Fisher, M.** (2003). *Toxocara cati*: an underestimated zoonotic agent. *Trends in Parasitology* **19**, 167-170.
- Flowerdew, J.R., Hall, S.J.G. & Brown, J.C.** (1977). Small rodents, their habitats, and the effects of flooding at Wicken Fen, Cambridgeshire. *Journal of Zoology, London* **182**, 323-342.

- Giacometti, A., Cirioni, O., Fortuna, M., Osimati, P., Antonicelli, L., Del Prete, M.S., Riva, A., D'Errico, M.M., Petrelli, E. & Scalise, G. (2000). Environmental and serological evidence for the presence of toxocarasis in the urban area of Ancona, Italy. *European Journal of Epidemiology* **16**, 1023-1026.
- Giraudoux, P., Pradier, B., Delattre, P., Deblay, S. Salvi, D. & Defaut, R. (1995). Estimation of water vole abundance by using surface indices. *Acta Theriologica* **40**, 77-96.
- Giraudoux, P., Raoul, F., Bardonnnet, K., Vuillaume, P., Tourneux, F., Cliquet, F., Delattre, P. & Vuitton, D.A. (2001). Alveolar echinococcosis: characteristics of a possible emergence and new perspectives in epidemiosurveillance, *Médecine des Maladies Infectieuses*, **31** (suppl. 2), 247-256.
- Glickman, L., Magnaval, J.F., Domanski, L., Shofer, F. Lauria, S.,Gottstein, B. & Brocher, B. (1987) Visceral larval migrans in French adults: a new disease syndrome? *American Journal of Epidemiology* **125**, 1019-1034.
- Gloor, S., Bontadina, F., Hegglin, D., Deplazes P. & Breitenmoser, U. (2001). The rise of urban fox population in Switzerland. *Mammalian Biology* **66**, 155-164.
- Good, B., Holland, C.V. & Stafford, P. (2001). The influence of inoculum size and time post-infection on the number and position of *Toxocara canis* larvae recovered from the brains of outbred CD1 mice. *Journal of Helminthology* **75**, 175-181.
- Gortazar, C., Villafuerte, R., Lucientes, J. & Fernandez-de-Luco, D. (1998). Habitat related differences in helminth parasites of red foxes in the Ebro valley. *Veterinary Parasitology* **80**, 75-81.
- Gottstein, B. (1992). *Echinococcus multilocularis* infection: Immunology and immunodiagnosis. *Adv. Parasitol.* **31**, 321-380.
- Gottstein, B., Saucy, F., Wyss, C., Siegenthaler, M., Jacquier, P., Schmitt, M., Brossard, M. & Demierre, G. (1996). Investigation on a Swiss area highly endemic for *Echinococcus multilocularis*., *Applied Parasitology* **37**, 129-136.
- Gottstein, B., Saucy, F., Deplazes, P., Reichen, J., Demierre, G., Busato, A., Zuercher, C. & Pugin, P. (2001) Is high prevalence of *Echinococcus multilocularis* in wild and domestic animals associated with disease incidence in Humans? *Emerging Infectious Diseases* **7**, 408-412.
- Grue, H. & Jensen, B. (1979) Review of the formation of incremental lines in tooth of terrestrial mammals. *Danish Review on Game Biology* **11**, 1-48.
- Gurnell, J. & Langbein, J. (1982). Effects of trap position on the capture of woodland species. *Notes from the Mammal Society* **46**, 289-292.
- Habluetzel, A., Traldi, G., Ruggieri, S., Attili, A.R., Scuppa, P., Marchetti, R., Menghini, G. & Esposito, F. (2003). An estimation of *Toxocara canis* prevalence in dogs, environmental egg contamination and risk of human infection in the Marche region of Italy. *Veterinary Parasitology* **113**, 243-252.
- Hansen, F., Tackmann, K., Jeltsch, F., Wissel, C. & Thulke, H.H. (2003) Controlling *Echinococcus multilocularis* – ecological implications of field trials. *Preventive Veterinary Medicine* **60**, 91-105.
- Harris, S. & Rayner, J.M.V. (1986a). Urban fox (*Vulpes vulpes*) population estimates and habitat requirements in several British cities. *Journal of Animal Ecology* **55**, 575-591.
- Harris, S. & Rayner, J.M.V. (1986b). Models for predicting urban fox (*Vulpes vulpes*) numbers in British cities and their application for rabies control. *Journal of Animal Ecology* **55**, 593-603.
- Harris, S. & Rayner, J.M.V. (1986c). A discriminant analysis of the current distribution of urban foxes (*Vulpes vulpes*) in Britain. *Journal of Animal Ecology* **55**, 605-611.
- Harris, S. & Trehwella, W.J. (1988). An analysis of some of the factors affecting dispersal in an urban fox (*Vulpes vulpes*) population. *Journal of Applied Ecology* **25**, 409-422.
- Hausser, J. et coll. (1995) Mammifères de la Suisse, répartition, biologie, écologie. Mémoires Académie Suisse des Sciences. Birkhäuser Verlag, Basel Boston Berlin, 501 pp.
- Havasiova, K., Dubinsky, P. & Stefancikova, A. (1993) A seroepidemiological study of human *Toxocara* infection in the Slovak Republic. *Journal of Helminthology* **67**, 260-267.
- Havasiova-Reitoreva, K., Tomasovicova, O. & Dubinsky, P. (1995). Effect of various dose of infective *Toxocara canis* and *Toxocara cati* eggs on the humoral response and distribution of larvae in mice. *Parasitology Research* **81**, 13-17.

- Herrmann, N., Glickman, L., Schantz, P., Weston, M. & Domanski, L.** (1985) Seroprevalence of zoonotic toxocarosis in the United States: 1971-1973. *American Journal of Epidemiology* **122**, 890-896.
- Hofer, S., Gloor, S., Müller, U., Mathis, A., Hegglin, D. & Deplazes, P.** (2000). High prevalence of *Echinococcus multilocularis* in urban red foxes (*Vulpes vulpes*) and voles (*Arvicola terrestris*) in the city of Zürich, Switzerland. *Parasitology* **120**, 135-142.
- Holland, C.V., O’Lorcain, P., Taylor, M. and Kelly, A.** (1995) Seroepidemiology of toxocarosis in school children. *Parasitology* **110**, 535-545.
- Jones, A. & Pybus, M.J.** (2001). Taeniasis and echinococcosis. In *Parasitic Diseases of Wild Mammals, 2nd Edition* (Samuel, W.M., Pybus, M.J. & Kocan, A.A. eds.), pp 150-192. Manson Publishing / The Veterinary Press.
- Kappeler, A.** (1985) Untersuchung zur Altersbestimmung und zur Altersstruktur verschiedener Stichproben aus Rotfuchs-Populationen (*Vulpes vulpes* L.) in der Schweiz. Thèse de Diplôme. Université de Berne.
- Kern, P., Bardonnnet, K., Renner, E., Auer, H., Pawlowski, Z., Ammann, R.W., Vuitton, D.A., Kern, P., & European Echinococcosis Registry.** (2003). European echinococcosis registry: human alveolar echinococcosis, Europe, 1982-2000. *Emerging Infectious Diseases* **9**, 343-349.
- Kern, P., Ammon, A., Kron, M., Sinn, G., Sander, S., Petersen, L.R., Gaus, W. & Kern, P.** (2004). Risk factors for alveolar echinococcosis in humans. *Emerging Infectious Diseases* **10**, 2088-2093.
- Kincekova, J., Auer, H., Reiterova, K., Dubinsky, P., Szilagyiova, M., Lauko, L et al.** (2001). [The first case of autochthonous human alveolar echinococcosis in the Slovak Republic (case report)]. *Mitt. Österr. Ges. Tropenmed. Parasitol.* **23**: 33-38.
- Kulldorff, M.** (1997). A spatial scan statistic. *Communications in Statistics: Theory and Methods* **26**, 1481-1496.
- Kulldorff, M.** and Information Management Services, Inc. (2003). SaTScan v4.0: Software for the spatial and space-time scan statistics. <http://www.satscan.org/>. Page consultée le 9 mai 2005.
- Lidicker, W. Z. J.** (2000). A food web/landscape interaction model for microtine rodent density cycles. *Oikos* **91**, 435-445.
- Loos-Frank, B. & Zeyhle, E.** (1982). The intestinal helminths of the red fox and some other carnivores in southwest Germany. *Z Parasitenkd* **67**, 99-113.
- Lucius, R. & Bilger, B.** (1995) *Echinococcus multilocularis* in Germany: increased awareness or spreading of a parasite? *Parasitology Today* **11**, 430-434.
- Luty, T.** (2001). Prevalence of species of *Toxocara* in dogs, cats and red foxes from the Poznan region, Poland. *Journal of helminthology* **75**, 153-156.
- MacDonald, D.W.** (1985). Ecologie des renards urbains. *Pasteur et la rage, Informations techniques des services vétérinaires*, 109-S-113-S.
- MacDonald, D.W. & Newdick, M.T.** (1982). The distribution and ecology of foxes, *Vulpes vulpes* (L.), in urban areas. In *Urban ecology: Proceedings of the second European ecological symposium* (ed. Bornkamm, R. and Seeward, M.R.D.). Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- MacDonald, D.W. & Barrett, P.** (1993). Guide complet des mammifères de France et d’Europe. Editions Delachaux et Niestlé, 304 pp.
- Magnaval, J.F., Glickman, L.T. & Dorchies, P.** (1998). Toxocarose. In *Epidémiologie des Maladies Parasitaires, Tome 2, Helminthoses*, (Ripert, C, Pajot, F.X., Touratier, L., Magnaval, J.F., Dorchies, P., Glickman, L.T., Brasseur, P. and Angot, V. Eds.), pp 527-551. Editions Médicales Internationales.
- Manfredi, M.T., Genchi, C., Deplazes, P., Trevisiol, K. & Fraquelli, C.** (2002). *Echinococcus multilocularis* infection in red foxes in Italy. *The Veterinary Record* **150**, 757.
- Meia, J.S.** (1994). Organisation sociale d’un population de renards en milieu montagnard. Thèse de Doctorat. Université de Neuchâtel, 208 pp.
- Meia, J.S.** (2003). Le renard. Editions Delachaux et Niestlé, 180 pp.
- Mizgajska, H.** (1997). The role of some environmental factors in the contamination of soil with *Toxocara* spp. and other geohelminth eggs. *Parasitology International* **46**, 67-72.

- Mizgajka, H.** (2001). Eggs of *Toxocara* spp. in the environment and their public health implications. *Journal of Helminthology* **75**, 147-151.
- Mozgovoi, A.A.** (1968). Ascaridata of animals and man and the diseases caused by them. Essentials of Nematodology. K. I. Skrjabin. Jerusalem, Israel Program for Scientific Translations. II Part 1: p. 390.
- Outreman, Y., Bollache, L., Plaistow, S. & Cézilly, F.** (2002). Patterns of intermediate host use and levels of association between two conflicting manipulative parasites. *International Journal for Parasitology* **32**, 15-20.
- Overgaauw, P.A.** (1997). Aspects of *Toxocara* epidemiology: human toxocarosis. *Critical Review in Microbiology* **23**, 215-231.
- Overgaauw, P.A. & Boersema, J.H.** (1998). Nematode infections in dog breeding kennels in The Netherlands, with special reference to *Toxocara*. *The Veterinary Quarterly*, **20**, 12-15.
- Petavy, A.F. & Deblock, S.** (1980). Helminths of the common fox (*Vulpes vulpes* L.) from the massif central (France). *Annales de parasitologie Humaine et Comparée* **55**, 379-391.
- Petavy, A.F., Deblock, S. & Prost, C.** (1990). Epidemiology of alveolar echinococcosis in France. 1. Intestinal helminths in the red fox (*Vulpes vulpes* L.) from Haute-Savoie. *Annales de parasitologie Humaine et Comparée* **65**, 22-27.
- Prost, C.** (1988). Aspects zoonotiques de l'échinococcose multiloculaire. Dépistage des sources d'infestation en Haute-Savoie. Thèse de Doctorat Vétérinaire (DVM), Lyon, 130 pp.
- Raoul, F.** (2001). Ecologie de la transmission d'*Echinococcus multilocularis* chez le renard dans l'est de la France : dépendance au paysage et à la relation proie-prédateur ? Thèse de Doctorat, Université de Franche-Comté, 164pp.
- Raoul, F., Michelat, D., Ordinaire, M., Decote, Y., Aubert, M., Delattre, P., Deplazes, P. & 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.
- Rausch, R.L.** (1995). Life cycle patterns and geographic distribution of *Echinococcus* species. In *Echinococcus and Hydatid Disease* (ed. Thompson, R. C. A. and Lymbery, A.J.), pp. 89-134. CAB International, Wallingford, Oxon, UK.
- Rausch, R.L., Fay, F.H. & Williamson, F.S.L.** (1990). The ecology of *Echinococcus multilocularis* (Cestoda: Taeniidae) on St Lawrence Island, Alaska. II. Helminth population in the definitive host. *Annales de parasitologie Humaine et Comparée* **65**, 131-140.
- Reperant L.A., Fischer C., Weber J.-M., Deplazes P.** (2002). Distribution patterns of taeniids in red foxes (*Vulpes vulpes*) along an increasing gradient of urbanization in Geneva, Switzerland – Preliminary results. *Defenders of Wildlife* (Eds), *Carnivores 2002*, 17-20 novembre 2002, Monterey, CA, USA.
- Richards, D.T. & Lewis, J.W.** (2001). Fecundity and egg output by *Toxocara canis* in the red fox, *Vulpes vulpes*. *Journal of Helminthology* **75**, 157-164.
- Richards, D.T., Harris, S. & Lewis, J.W.** (1993). Epidemiology of *Toxocara canis* in red foxes (*Vulpes vulpes*) from urban areas of Bristol. *Parasitology* **107**, 167-173.
- Richards, D.T., Harris, S. & Lewis, J.W.** (1995). Epidemiological studies on intestinal helminths parasites of rural and urban red foxes (*Vulpes vulpes*) in the United Kingdom. *Veterinary Parasitology* **59**, 39-51.
- Romig T, Bilger, B., Dinkel, A., Merli, M. & Mackenstedt, U.** (1999). *Echinococcus multilocularis* in animal hosts: new data from western Europe. *Helminthologia* **36**, 185-191.
- Rosselot, P.** (1985). Contribution à l'étude épidémiologique de l'échinococcose alvéolaire dans les départements de Haute-Savoie et du Rhône. Thèse de Pharmacie, Lyon, 105 pp.
- Saunders, G., White, P.C.L. & Harris, S.** (1997). Habitat utilisation by urban foxes (*Vulpes vulpes*) and the implications for rabies control. *Mammalia* **61**, 497-510.
- Sigaud, F.** (2003). L'échinococcose alvéolaire en milieu urbain: définition d'une stratégie d'étude au travers de l'exemple de l'agglomération d'Annemasse. Thèse de Doctorat Vétérinaire (DVM), Lyon, 108 pp.
- Silverman, B.W.** (1986). Density estimation for statistics and data analysis. Chapman and Hall Eds, London, England, 175 pp.

- Smith, G.C., Gangadharan, B., Taylor, Z., Laurenson, M.K., Bradshaw, H., Hide, G., Hughes, J.M., Dinkel, A., Romig, T. & Craig, P.S.** (2003). Prevalence of zoonotic important parasites in the red fox (*Vulpes vulpes*) in Great Britain. *Veterinary Parasitology* **118**, 133-142.
- Sreter T., Szell, Z. & Varga I.** (2004a). [Human alveolar echinococcosis: an emerging zoonosis in Hungary and Europe.] *Orv Hetil* **145**, 1655-1663.
- Sreter T., Szell, Z., Sreter-Lancz, Z. & Varga I.** (2004b). *Echinococcus multilocularis* in northern Hungary. *Emerging Infectious Diseases* **10**, 1344-1346.
- Staubach, C., Thulke, H.H., Tackmann, K., Hugh-Jones, M. & Conraths, F.J.** (2001). Geographic information system-aided analysis of factors associated with the spatial distribution of *Echinococcus multilocularis* infections of foxes. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **65**, 943-948.
- Stieger, C., Heggin, D., Schwarzenbach, G., Mathis, A. & Deplazes, P.** (2002). Spatial and temporal aspects of urban transmission of *Echinococcus multilocularis*. *Parasitology* **124**, 631-640.
- Suppo, C., Naulin, J.M., Langlais, M. & Artois, M.** (2000). A modelling approach to vaccination and contraception programmes for rabies control in fox populations. *Proceedings of the Royal Society of London, B., Biological Sciences* **267**, 1575-1582.
- Thompson, R.C.A.** (1995). Biology and systematics of *Echinococcus*. In *Echinococcus and Hydatid Disease*, (Thompson, R.C.A. & Lymbery, A.J. Eds.) pp. 1-50. CAB International, Wallingford, Oxon, UK.
- Tsukada, H., Morishima, Y., Nonaka, N., Oku, Y. & Kamiya M.** (2000). Preliminary study of the role of red foxes in *Echinococcus multilocularis* transmission in the urban area of Sapporo, Japan. *Parasitology* **120**, 423-428.
- Veit, P., Bilger, B., Schad, V., Schäfer, J., Frank, W. & Lucius, R.** (1995). Influence of environmental factors on the infective *Echinococcus multilocularis* eggs. *Parasitology* **110**, 79-86.
- Verster, A.** (1969). A taxonomic revision of the genus *Taenia* Linnaeus, 1758 S. STR.. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research, Pretoria* **36**, 3-58.
- Viel, J.F., Giraudoux, P., Abrial, V. & 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.
- Vuitton, D. A., Zhou, H, Bresson-Hadni, S., Wang, Q., Piarroux, M., Raoul, F. & Giraudoux, P.** (2003). Epidemiology of alveolar echinococcosis with particular reference to China and Europe. *Parasitology* **127** (Suppl.) S87-S107.
- Wandeler, A.I.** (1976). Altersbestimmung bei Füchsen. *Revue Suisse de Zoologie* **83**, 956-963.
- Wandeler, P., Funk, S.M., Largiader, C.R., Gloor, S. & Breitenmoser, U.** (2003). The city-fox phenomenon: genetic consequences of a recent colonization of urban habitat. *Molecular Ecology* **12**, 647-656.
- Weber, J.M.** (1996). Food selection by adult red foxes *Vulpes vulpes* during a water vole decline. *Wildlife Biology* **2**, 283-288.
- Weber J.M. & Aubry, S.** (1993). Predation by foxes, *Vulpes vulpes*, on the fossorial form of the water vole, *Arvicola terrestris scherman*, in western Switzerland. *Journal of Zoology, London* **229**, 553-559.
- Weber, J.M. & Dailly, L.** (1998). Food habits and ranging behaviour of a group of farm cats (*Felis catus*) in a swiss mountain area. *Journal of Zoology, London* **245**, 234-237.
- Willingham, A.L., Ockens, N.W., Kapel, C.M.O. & Monrad, J.** (1996). A helminthological survey of wild red foxes (*Vulpes vulpes*) from the metropolitan area of Copenhagen. *Journal of Helminthology* **70**, 259-263.
- Wilson, K., Bjornstad, O.N., Dobson, A.P., Merler, S., Pogliayen, G., Randolph, S.E., Read, A.F. & Skorping, A.** (2002). Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and processes. In *The Ecology of Wildlife Diseases*, (Hudson, P.J., Rizzoli, A., Grenfell, B.T., Heesterbeek H. & Dobson A.P. Eds.), pp. 6-44. Oxford University Press Biology.
- Wolfe, A. & Wright, I.P.** (2003). Human toxocariasis and direct contact with dogs. *The Veterinary Record* **152**, 419-422.

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Principales espèces de la communauté parasitaire intestinale du renard roux en Europe (d'après études récentes citées ci-dessus) ; les trématodes sont exclus.....	27
Tableau 2. Nombre de renards analysés par classe d'âge et de sexe en fonction des saisons et de la zone d'urbanisation.....	30
Tableau 3. Prévalence et intensité d'infestation des helminthes intestinaux retrouvés chez 267 renards roux, dans le canton de Genève	31
Tableau 4. Prévalence et intensité d'infestation des helminthes intestinaux dominants en zones rurale, résidentielle et urbaine, dans le canton de Genève.....	33
Tableau 5. Prévalence minimale de <i>Toxocara canis</i> et de <i>Toxascaris leonina</i> en zones rurale, résidentielle et urbaine.....	33
Tableau 6. Tableau récapitulatif des résultats présentés en première partie.....	37
Tableau 7. Prévalence de <i>Toxascaris leonina</i> et de <i>Toxocara canis</i> chez le renard roux dans différents pays Européens.....	39
Tableau 8. Classes d'âge définies pour chaque espèce (exceptée <i>Apodemus sylvaticus</i>) en fonction du poids individuel	56
Tableau 9. Espèces de rongeurs capturées à l'automne 2003 et au printemps 2004 ; détail des âge- et sexe-ratio	57
Tableau 10. Helminthes larvaires présents chez les 5 espèces de rongeurs capturés	60
Tableau 11. Poids moyen des carcasses éviscérées des campagnols terrestres (<i>A. terrestris</i>) infestés et non infestés par les principaux helminthes larvaires.....	62
Tableau 12. Tableau récapitulatif des résultats présentés en troisième partie.....	67

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Les filtres de rencontre et de compatibilité dans un système parasite-hôte, d'après Combes (1995).....	20
Figure 2. Carte de la République et Canton de Genève subdivisée en trois zones d'urbanisation, basées sur la densité humaine et obtenues par la méthode Kernel. Les ortho-photographies illustrent les types d'habitat rencontrés dans les trois zones d'urbanisation respectivement.....	22
Figure 3. Prévalence d' <i>Uncinaria stenocephala</i> chez les renards juvéniles (noirs) et adultes (gris) au long des saisons (représenté avec l'intervalle de confiance supérieur exact).....	32
Figure 4. Prévalence minimale de <i>Toxocara canis</i> en relation avec l'âge (représenté avec l'intervalle de confiance exact supérieur).....	34
Figure 5. Distribution de la charge parasitaire d' <i>Echinococcus multilocularis</i> (E.m.) en zone rurale (carrés gris-clair), en zone résidentielle (cercles gris-foncé) et en zone urbaine (triangles noirs).....	35
Figure 6. Prévalence des <i>Taenia</i> spp. chez les renards juvéniles (noirs) et adultes (gris) en zones rurale, résidentielle et urbaine (représenté avec l'intervalle de confiance supérieur exact).....	35
Figure 7. Situation de référence (milieu rural).....	44
Figure 8. Hypothèse 1 liée à la prédation et à la taille des domaines vitaux des renards.....	45
Figure 9. Hypothèse 2 liée à la distribution spatiale et aux densités relatives des rongeurs.....	46
Figure 10. Situation hypothétique en milieu urbain.....	47
Figure 11. Zone d'étude avec sites de piégeage des rongeurs, soit 5 sites par zone d'urbanisation, dont 6 sites au nord du Rhône (exempt de gale sarcoptique depuis 1996) et 9 sites au sud (le front de gale sarcoptique a franchi l'Arve en 2003).....	54
Figure 12. Nombre total d'animaux piégés par espèce et par site. Les sessions de piégeage automnale et printanière ont été regroupées pour les espèces des milieux ouverts.....	58
Figure 13. Succès de capture en fonction de la zone d'urbanisation (représenté avec l'intervalle de confiance supérieur à 95%) ; zone rurale (blanc), zone résidentielle (gris), zone urbaine (noir).....	58
Figure 14. Succès de capture en fonction de la zone géographique (représenté avec l'intervalle de confiance supérieur à 95%) ; zone nord (gris), zone sud (noir).....	59
Figure 15. Pourcentage de la surface des habitats favorables à l'établissement de populations de rongeurs non-commensaux par rapport à la surface des zones d'urbanisation rurale (blanc), résidentielle (gris) et urbaine (noir). Le milieu ouvert comprend les catégories 1 à 5 ; le milieu fermé comprend les catégories 5 et 6. 1 : grandes cultures ; 2 : vignes ; 3 : vergers, pépinières et jardins ; 4 : prairies de plaine ; 5 : prairies boisées et lisières ; 6 : forêts.....	59
Figure 16. Prévalence et séroprévalence des principales helminthiases chez 466 campagnols terrestres (<i>A. terrestris</i>) en fonction de la zone géographique (prévalence d' <i>E. multilocularis</i> : noir, de <i>T. taeniaeformis</i> : gris clair, de <i>T. crassiceps</i> : blanc ; séroprévalence de <i>Toxocara</i> spp. : gris foncé). Représenté avec l'intervalle de confiance exact supérieur.....	61
Figure 17. Foyer d'échinococcose alvéolaire chez les rongeurs capturés dans le canton de Genève (N=664) localisé en zone nord (sites de piégeage représentés par les cercles pleins et foyer d'infestation représenté par le cercle translucide). Les prévalences locales sont rapportées sur l'échantillon de campagnols terrestres (<i>A. terrestris</i>) uniquement.....	62

Figure 18. Prévalence et séoprévalence des principales helminthiases chez 466 campagnols terrestres (<i>A. terrestris</i>) en fonction de la saison (prévalence d' <i>E. multilocularis</i> : noir, de <i>T. taeniaeformis</i> : gris clair, de <i>T. crassiceps</i> : blanc ; séoprévalence de <i>Toxocara</i> spp. : gris foncé). Représenté avec l'intervalle de confiance exact supérieur.....	63
Figure 19. Distribution spatiale du parasite <i>Taenia taeniaeformis</i> chez les campagnols terrestres (<i>A. terrestris</i>) capturés dans le canton de Genève (N=466 ; sites de piégeage représentés par les cercles pleins).	64
Figure 20. Foyer d'infestation à <i>Taenia crassiceps</i> chez les rongeurs capturés dans le canton de Genève (N=664) ciblé sur la conurbation genevoise (sites de piégeage représentés par les cercles pleins et foyer d'infestation représenté par le cercle translucide). Les prévalences locales sont rapportées sur l'échantillon de campagnols terrestres (<i>A. terrestris</i>) uniquement.....	64
Figure 21. Prévalence et séoprévalence des principales helminthiases chez 466 campagnols terrestres (<i>A. terrestris</i>) en fonction de la zone d'urbanisation (prévalence d' <i>E. multilocularis</i> : noir, de <i>T. taeniaeformis</i> : gris clair, de <i>T. crassiceps</i> : blanc ; séoprévalence de <i>Toxocara</i> spp. : gris foncé). Représenté avec l'intervalle de confiance exact supérieur.	65
Figure 22. Foyer d'infestation (sérologique) à <i>Toxocara</i> spp. chez les rongeurs capturés dans le canton de Genève (N=664) ciblé sur la conurbation genevoise (sites de piégeage représentés par les cercles pleins et foyer d'infestation représenté par le cercle translucide). Les séoprévalences locales sont rapportées sur l'échantillon de campagnols terrestres (<i>A. terrestris</i>) uniquement.	66
Figure 23. Ecologie de la transmission d' <i>Echinococcus multilocularis</i> au sein du système prédateur-proie renard roux-rongeurs en ville de Genève	75
Figure 24. Ecologie de la transmission de <i>Toxocara canis</i> au sein du système prédateur-proie renard roux-rongeurs en ville de Genève	76
Figure 25. Principaux facteurs influençant le cycle d' <i>Echinococcus multilocularis</i> et la pression d'infestation par ses œufs en fonction du degré d'urbanisation de l'habitat (d'après Deplazes et al. 2004, modifié et adapté à la situation genevoise) :.....	78
Figure 26. Principaux facteurs influençant le cycle de <i>Toxocara canis</i> et la pression d'infestation par ses œufs en fonction du degré d'urbanisation de l'habitat.....	81

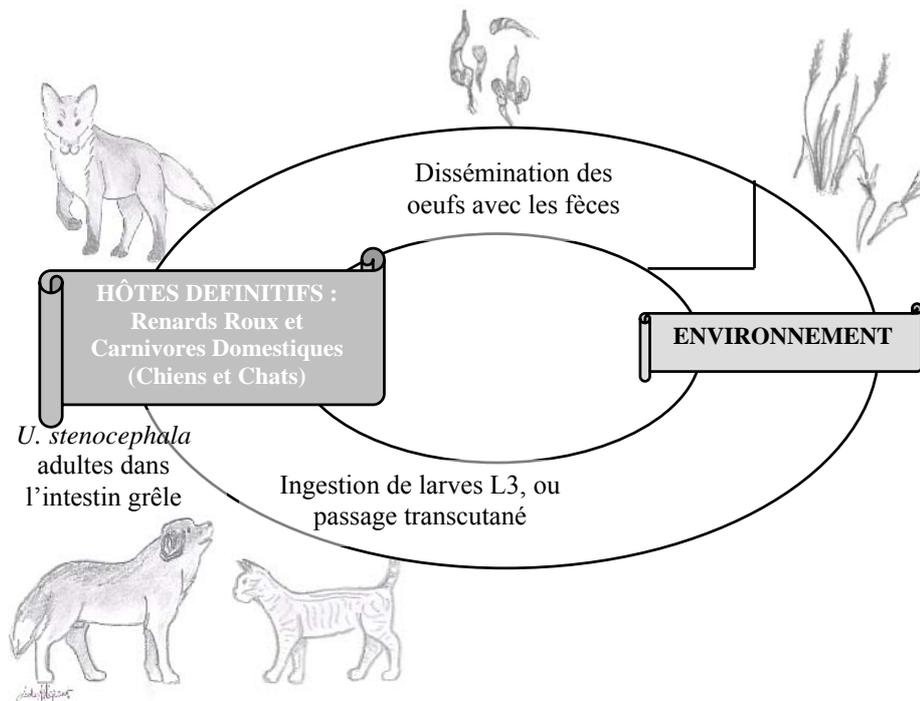
LISTE DES ANNEXES

Annexe 1. Cycles parasitaires des principaux helminthes du système prédateur-proie renard roux-rongeurs.....	99
Annexe 2. Clés d'identification des helminthes zoonotiques et apparentés du système prédateur-proie renard roux-rongeurs.....	101
Annexe 3. Méthode SCT : <i>Intestinal Sedimentation and Counting Technique</i>	102
Annexe 4. Estimation du nombre de protoscolexes chez les rongeurs parasités par <i>Echinococcus multilocularis</i>	102
Annexe 5. Protocole PCR <i>Echinococcus multilocularis</i> EM-H15 et EM-H17	103
Annexe 6. Protocole ELISA <i>Toxocara canis</i> TES	104

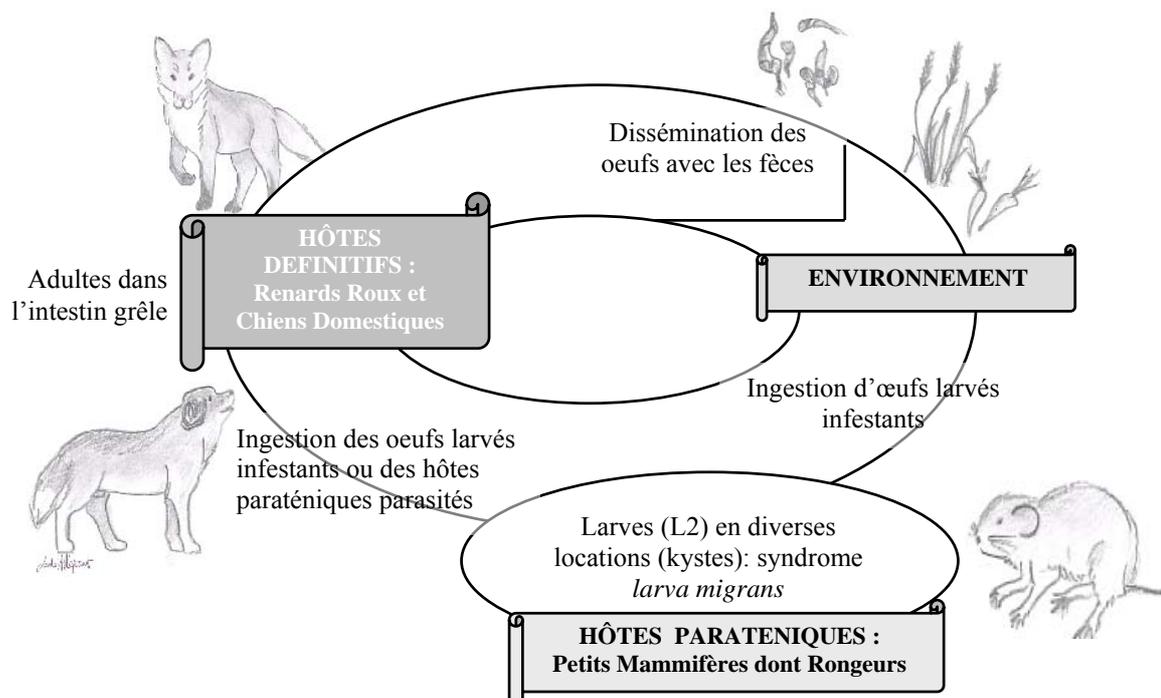
ANNEXES

Annexe 1. Cycles parasites des principaux helminthes du système prédateur-proie renard roux-rongeurs.

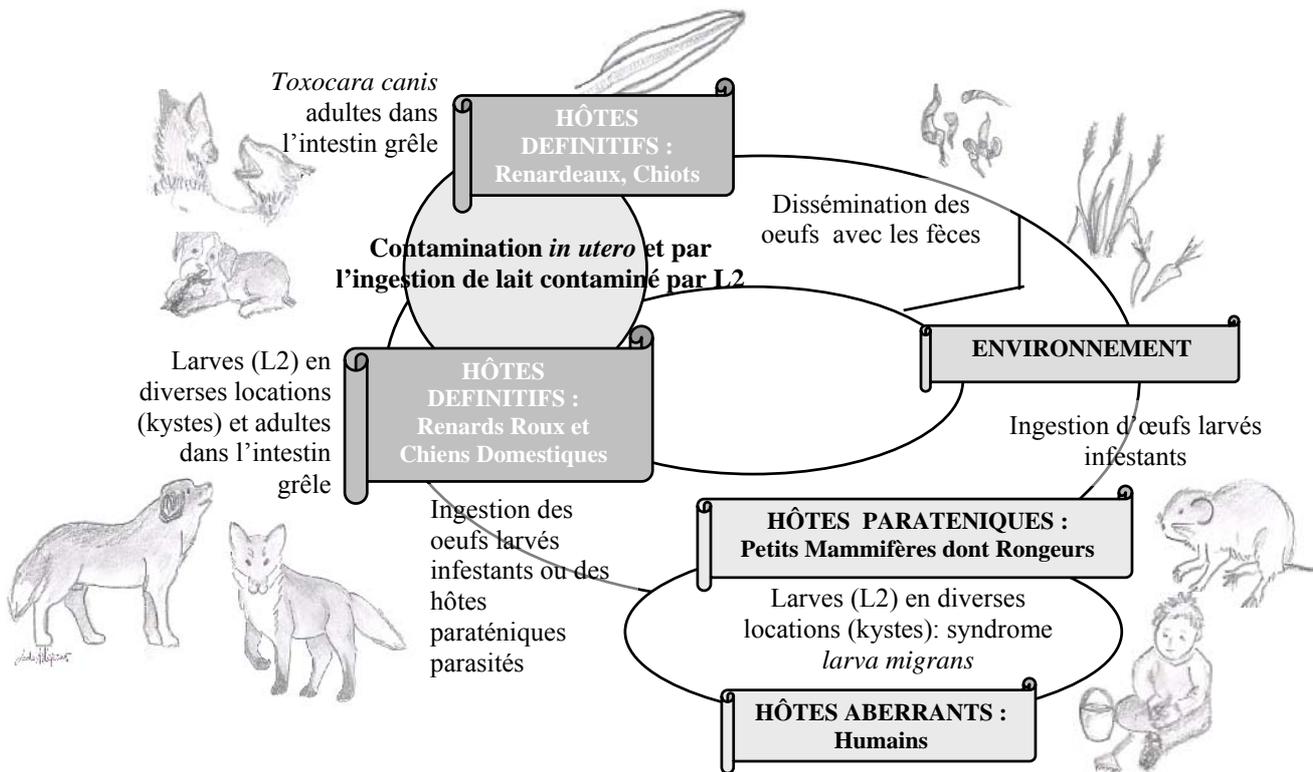
1a. Cycle biologique monoxène de *Uncinaria stenocephala*.



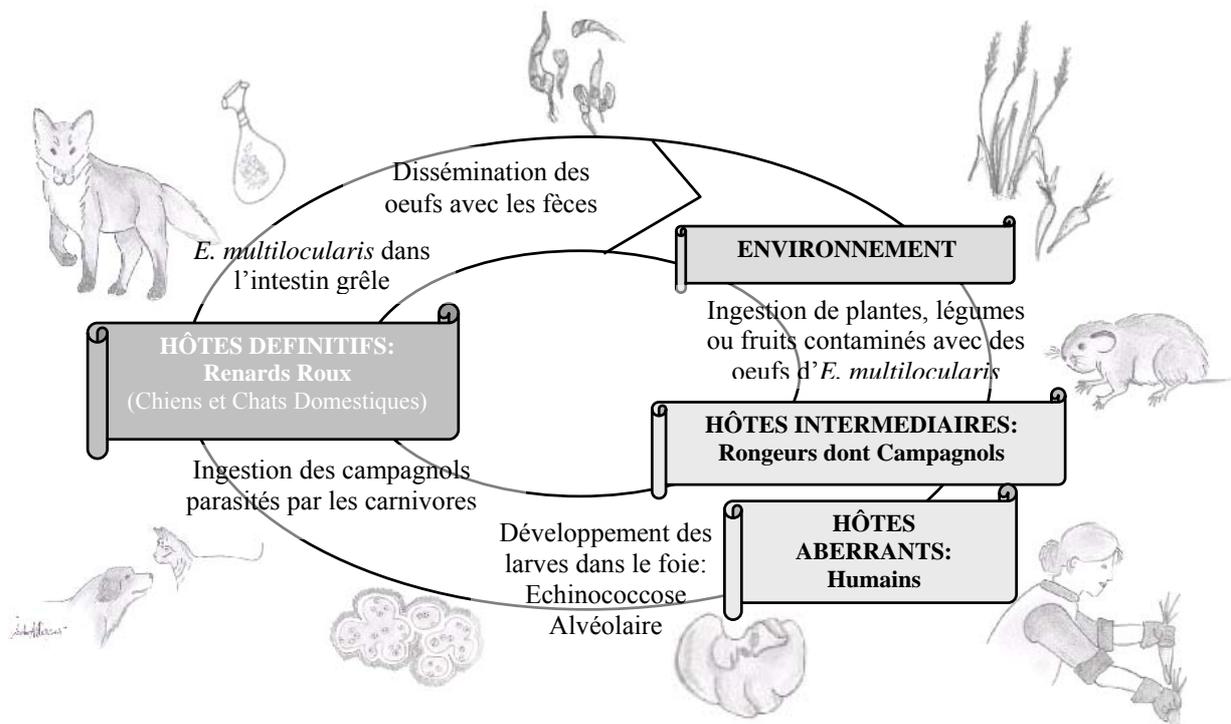
1b. Cycle biologique non-strictement monoxène de *Toxascaris leonina*.



1c. Cycle biologique non-strictement monoxène de *Toxocara canis*. Particularités des transmissions pré- et néo-natales.



1d. Cycle biologique dixène d'*Echinococcus multilocularis* (modèle dixène).



Annexe 2. Clés d'identification des helminthes zoonotiques et apparentés du système prédateur-proie renard roux-rongeurs.

2a. Nématodes : *Toxocara canis* et *Toxascaris leonina*

Espèces	<i>Toxocara canis</i>	<i>Toxascaris leonina</i>
Ailes céphaliques	Longues, étroites et lancéolées	
Ecartements des stries cuticulaires	16-22 µm	6-12 µm
Mâles		
Longueur	5-10 cm	2-6 cm
Appendice digitiforme	Oui	Non
Spicules	Ailés	Non ailés
Femelles		
Longueur	9-18 cm	6-10 cm
Circonvolutions utérines	Toute la longueur du corps	Entre la vulve et l'extrémité postérieure
Situation de la vulve	Quart antérieur du corps	Tiers antérieur du corps
Œufs		
Coque	Finement alvéolée	Epaisse et unie
Diamètre	75-80 µm	75-85 µm

2b. Cestodes : *Echinococcus multilocularis* et *Taenia* spp.

Espèces	<i>Echinococcus multilocularis</i>	<i>Taenia</i> spp.
Longueur	1,2-4,5 mm	Long jusqu'à plusieurs mètres
Nombre de segments	2-6	Nombreux
Utérus	Peu ou pas de branches latérales	Nombreuses branches latérales
Ratio partie antérieure du strobile / segment gravide	1:0,31-0,80	-

Annexe 3. Méthode SCT : *Intestinal Sedimentation and Counting Technique*

1. L'intestin est décongelé à température ambiante.
2. Il est étalé sur un support papier, puis disposé en zig-zag et incisé en cinq portions de longueur équivalente.
3. Chaque segment est incisé longitudinalement.
4. Les matières non digérées sont éliminées et les macroparasites prélevés pour identification et estimation de leurs charges parasitaires.
5. Chaque segment intestinal est plongé dans un flacon contenant 1 litre de solution physiologique NaCl 9% ; une fois le flacon refermé, celui-ci est vigoureusement secoué quelques secondes.
6. Le segment intestinal est récupéré et la paroi est pressée entre le pouce et l'index afin de décrocher la muqueuse et les éventuels parasites dans le flacon.
7. Après un temps de sédimentation de 15 minutes, le surnageant est décanté et le flacon est à nouveau rempli de solution physiologique.
8. Cette procédure est répétée 2 à 6 fois jusqu'à ce que le surnageant soit clair.
9. Le culot est observé par portion de 5 à 10 ml dans des boîtes de Petri (9x9 cm, Falcon®, Lincoln Park, NJ, USA) sous microscope (grossissement x120).
10. La totalité du culot est examinée si moins de 100 échinococcoques sont retrouvés. Si plus de 100 échinococcoques sont retrouvés, la charge parasitaire est estimée à partir de l'échantillon examiné.

Annexe 4. Estimation du nombre de protoscolexes chez les rongeurs parasités par *Echinococcus multilocularis*

1. Pour chaque foie, les échinocoques contenant des protoscolexes sont prélevés, coupés en petits morceaux, écrasés et lavés avec une solution de PBS au travers un tamis (maille de 1 mm).
2. Trois fractions de 100 µl contenant les protoscolexes ainsi filtrés sont examinées sous microscope (x120) et les protoscolexes sont comptés.
3. Le nombre de protoscolexes total est estimé à partir de la moyenne obtenue et rapportée au volume filtré total.

Annexe 5. Protocole PCR *Echinococcus multilocularis* EM-H15 et EM-H17

Primers : EM-H15 [5'-CCATATTACAACAATATTCCTATC-3']
 EM-H17 [5'-GTGAGTGATTCTTGTTAGGGGAAG-3']

1. Extraction ADN :
 - a. digestion des échantillons (maximum 0,3 g) par protéinase K à 56°C pendant 6 à 12 heures. (900 µg de protéinase K ; 0,5 ml de solution de tris-HCl à 10 mM – pH=7,5, d'EDTA à 10 mM, de NaCl à 50 mM, de sulfate de sodium 2% et de dithiothreitol à 20 mM)
 - b. extraction de l'ADN (phenol-chloroform-isoamyl à 25:24:1 et chloroform-isoamyl)
 - c. précipitation de l'ADN avec 3 M d'acétate de sodium à 1:10 (pH=4,8) et éthanol à 2:1 à – 20°C.
 - d. séchage et re-suspension du précipitat dans 100 µl d'eau distillée
2. 10 µl d'ADN sont ajoutés à une solution constituée de tris-HCl à 20 mM (pH=8,5), de sulfate d'ammonium à 16 mM, de chlorure de magnésium à 0,2 mM et de chlorure de potassium à 50 mM, de chaque désoxynucléoside triphosphate à une concentration de 0,2 mM, de 40 pmol de chaque primer et de 2U de *Taq* polymérase.
3. Pour éviter l'évaporation, 55 µl d'huile minérale sont rajoutés.
4. 50 cycles incluant une dénaturation de 60 s à 93°C, suivi de 90 s à 55°C et d'une période d'élongation de 120 s à 73°C sont effectués.
5. Après amplification, 10 µl du produit de la PCR sont visualisés en gel d'agarose (1,5%) contenant 1 µg de bromide d'éthidium par ml.

Annexe 6. Protocole ELISA *Toxocara canis* TES

Solution de rinçage des plaques de microtitration (sérum physiologique) : 45 g de NaCl, 15 ml Tween20 et 5 l d'eau distillée

Solution tampon 2 : 1 l de PBS 1x, 3 ml Tween20, 200 mg/l de NaN_3 et 20 mg de rouge phénol

Solution tampon 3 : 0,1 M NaHCO_3 , 0,1 M Na_2CO_3 , et 1 M MgCl_2 à 1mM (pH=9,8)

Solution stop : 3 M NaOH

Deux contrôles positifs et négatifs par plaque.

1. Les plaques de microtitration (96 cupules) sont préalablement lavés au sérum physiologique (solution de rinçage, répété 5 fois) puis saturées au PBS.
2. Dilution des échantillons sanguins : après centrifugation (13 000 tours pendant 5 min), les échantillons sont dilués dans une solution tampon à base de PBS (tampon 2) à 1:200
3. Après avoir disposé 100 μl de chaque échantillon dilué dans les cupules, les plaques sont placées à 37°C pendant 1h30.
4. Le conjugat (immunoglobulines polyvalents de souris) est préparé par dilution à 1:500 dans la solution tampon à base de PBS (tampon 2).
5. Après avoir rincé les plaques cinq fois (solution de rinçage), 100 μl de conjugat sont disposés dans les cupules et les plaques sont mises à incuber à 37°C pendant 1h30.
6. Le substrat est préparé par dilution à 1 mg/ml de 104 phosphatase dans la solution tampon 3.
7. Après avoir rincé les plaques cinq fois (solution de rinçage), 100 μl de substrat sont disposés dans les cupules et les plaques sont mises à incuber à 37°C pendant 30 min.
8. 50 μl de solution stop sont déposés dans les cupules.
9. Les plaques sont lues à une longueur d'onde de 405 nm afin de déterminer la densité optique de chaque cupule.

REPERANT LESLIE A.

ÉCOLOGIE PARASITAIRE D'*ECHINOCOCCUS MULTILOCULARIS* ET AUTRES HELMINTHES DU SYSTÈME RENARD ROUX – RONGEURS EN MILIEUX URBAIN ET PÉRI-URBAIN : IMPLICATIONS ZOONOTIQUES DANS LE CANTON DE GENÈVE, SUISSE.

Parasite ecology of Echinococcus multilocularis and other helminths of the red fox – wild rodents system in urban and peri-urban habitat: zoonotic implications in the canton of Geneva, Switzerland.

Thèse Vétérinaire : Lyon , le 24 mai 2005.

RESUME :

Le renard roux (*Vulpes vulpes*) est l'hôte de plusieurs parasites à caractère zoonotique, dont le cestode *Echinococcus multilocularis* responsable de l'échinococcose alvéolaire gravissime chez l'homme, et le nématode *Toxocara canis* responsable de syndromes *larva migrans* sévères notamment chez l'enfant. Depuis une vingtaine d'années, les populations vulpines sont en augmentation en Europe, et colonisent les villes et les grandes métropoles du continent, résultant en un risque pour la santé publique. Afin d'étudier l'épizootologie des helminthes présents au sein du système prédateur-proie renard roux – rongeurs en milieu urbain, nous avons réalisé une étude parasitologique chez le renard roux (helminthes intestinaux) et chez les rongeurs non-commensaux (helminthes larvaires) dans le canton de Genève, en Suisse. Le canton a été subdivisé en trois zones de degré d'urbanisation différente et les variations de prévalence des parasites ont été analysées. Les prévalences du nématode non-strictement monoxène *Toxascaris leonina* et des cestodes dixènes *E. multilocularis* et *Taenia* spp. chez le renard roux diminuaient significativement de la zone rurale (prévalence de 50%, 52% et 51% respectivement) vers la zone urbaine (5%, 31% et 23% respectivement). *Toxocara canis* était présent chez 30% des renards et la prévalence ne variait pas avec le degré d'urbanisation de l'habitat. Une diminution de l'intensité d'infestation a également été observée pour le cestode *E. multilocularis*, pouvant refléter une diminution de la contamination de l'environnement urbain. Chez le campagnol terrestre *Arvicola terrestris*, la prévalence d'*E. multilocularis* était similaire en milieux rural (prévalence de 6%), résidentiel (8%) et urbain (5%). Au contraire, la séroprévalence de *Toxocara* spp. augmentait significativement des zones rurale et résidentielle (séroprévalence de 5% et 3% respectivement) vers la zone urbaine (séroprévalence de 13%). Cette étude a permis de mettre en évidence un cycle urbain d'*E. multilocularis* au cœur de la ville de Genève. D'autre part, une analyse spatiale a permis de détecter un foyer d'échinococcose alvéolaire chez les rongeurs centré en zone résidentielle. La zone résidentielle, à l'interface des milieux rural et urbain présente un risque d'exposition important en rapport avec l'utilisation intensive de cette interface par le renard roux, les rongeurs hôtes intermédiaires, les carnivores domestiques et l'homme. En revanche, le risque d'exposition aux nématodes *Toxocara* spp. est apparu maximal en zone urbaine. La forte densité des hôtes définitifs, renards roux mais également carnivores domestiques en ville pourrait expliquer les séroprévalences élevées retrouvées chez les rongeurs à Genève.

ABSTRACT:

The red fox (*Vulpes vulpes*) is host of a number of zoonotic parasites, including the cestode *Echinococcus multilocularis* responsible for highly pathogenic alveolar echinococcosis, and the nematode *Toxocara canis* responsible for *larva migrans* syndromes, particularly severe in children. Since the past twenty years, red fox populations are increasing in Europe and have colonized cities on the continent, resulting in public health concerns. To study the epizootiology of helminths of the red fox – wild rodents predator-prey system in urban habitat, we performed a parasitological survey in the red fox (intestinal helminths) and in non-commensal rodents (larval helminths) from the canton of Geneva, Switzerland. The canton was subdivided into three zones of different level of urbanization and variations in prevalence were analysed. Prevalences of the non-strictly monoxenous nematode *Toxascaris leonina* and of the dixenous cestodes *E. multilocularis* and *Taenia* spp. in red foxes significantly decreased from rural area (prevalence of 50%, 52% and 51% respectively) to urban area (5%, 31% and 23% respectively). *Toxocara canis* was recovered in 30% of foxes and its prevalence did not vary with the level of urbanization of the habitat. A decrease in the intensity of infestation was additionally found for the cestode *E. multilocularis*, suggesting a lower contamination of the urban environment. In the water vole *Arvicola terrestris*, the prevalence of *E. multilocularis* was similar in rural (prevalence of 6%), residential (8%) and urban (5%) habitats. On the other hand, the seroprevalence of *Toxocara* spp. significantly increased from rural and residential areas (seroprevalence of 5% and 3% respectively) to urban area (seroprevalence of 13%). This study evidenced an urban cycle of *E. multilocularis* within the city of Geneva. Furthermore, a spatial analysis detected a cluster of alveolar echinococcosis in rodents centred on the northern residential area. The residential area, at the interface of rural and urban habitats is an area of noticeable exposure risk, with regards to the intensive use of this interface by the red fox, the rodent intermediate hosts, the domestic carnivores as well as by humans. On the other hand, the exposure risk to the nematodes *Toxocara* spp. appeared to be maximal in the urban area. The high density of definitive hosts, including red foxes but also domestic carnivores in the city could result in high seroprevalences as found in rodents from Geneva.

MOTS-CLES : *Echinococcus multilocularis*, *Toxocara*, métacestode, renard roux, campagnol, rongeur, milieu urbain, zoonose

KEYWORDS: *Echinococcus multilocularis*, *Toxocara*, metacestode, red fox, vole, rodent, urban habitat, zoonosis

JURY :	Président :	Monsieur le Professeur François Peyron
	1er Assesseur :	Madame le Professeur Marie-Pierre Callait-Cardinal
	2ème Assesseur :	Monsieur le Professeur Marc Artois

DATE DE SOUTENANCE : le 24 mai 2005

ADRESSE DE L'AUTEUR : Leslie A Reperant, 40 chemin du Clos Berthet, 74320 Sevrier, France