

Pullulation de rongeurs, agriculture et santé publique

Pierre Delattre, Jean-Marc Duplantier, Élisabeth Fichet-Calvet, Patrick Giraudoux et le Réseau « Populations-Paysages » et Centre collaborateur pour la prévention et le traitement des échinococcoses humaines

Les populations de rongeurs ont en commun avec l'homme un grand nombre d'agents de maladies et de parasites. Elles partagent également avec lui la plupart des habitats terrestres, qu'ils soient urbains (rats et souris), agricoles (campagnols et mulots), forestiers (loirs et lérots), désertiques (gerbilles et gerboises), voire aquatiques (rats musqués et ragondins).

Interactions hommes-rongeurs

Les occasions d'interactions entre les humains et les rongeurs sont nombreuses et constantes. Elles ont des conséquences qui concernent les dégâts aux récoltes, sur

le bétail ou stockées, la transmission d'organismes pathogènes, mais également la conservation de la biodiversité et de la faune sauvage. Nous traiterons ici des deux premiers points, du point de vue du biologiste des populations, dont le rôle est de comprendre les mécanismes en cause. D'autres points de vue devraient être intégrés, notamment ceux des vétérinaires, des épidémiologistes, des médecins et des aménageurs entre autres, avec lesquels nous avons souvent collaboré et qui contribuent à guider nos travaux.

De nombreuses modifications des systèmes de culture et des méthodes d'aménagement de l'espace rural ont eu lieu spécialement au cours du demi-siècle écoulé avec des conséquences plus ou moins dommageables en matière de rongeurs. Dans le présent article nous avons ciblé plus particulièrement des cas qui font actuellement problème ou qui sont susceptibles de le faire à l'avenir.

Les risques inhérents aux interactions hommes rongeurs augmentent parallèlement à la densité des rongeurs (nombre d'individus par unité de surface), avec leur diversité spécifique (nombre d'espèces différentes dans un écosystème) et avec la proximité des humains ou des cultures. Pour une espèce donnée, un accroissement inhabituel des densités de population résulte de ce que de nombreux individus colonisent, au moins temporairement, des habitats nouveaux, cultures et habitats humains notamment. En se rapprochant de l'homme les rongeurs l'exposent au contact direct de parasites communs dont

la diversité et le nombre varient parallèlement à l'abondance et à la diversité spécifique des peuplements-hôtes. Les occasions de contact augmentent également lorsque les humains, modifiant leurs comportements ou développant des activités nouvelles, se rapprochent des rongeurs. Elles augmentent encore lorsqu'un accroissement de la diversité spécifique a pour conséquence la mise en contact d'espèces autrefois séparées et la création de « couples d'espèces à risque » (= association d'un rongeur résistant à une maladie avec un rongeur sensible et disséminateur en raison de son haut potentiel de reproduction et/ou de son mode de vie au contact de l'homme). Dans le cas particulier de parasites dont la transmission à l'homme est indirecte (parasites hétéroxènes caractérisés par un cycle à plusieurs hôtes, intermédiaires et définitifs, dans lesquels il assure successivement son développement larvaire et sa maturation sexuelle), les risques sont modulés par les capacités de déplacement des vecteurs qui en assurent le relais vers l'homme (tiques, moustiques, prédateurs mammaliens ou rapaces, etc.). Dans tous les cas de figure, l'espace et les échelles de perception distinguées pour délimiter cet espace constituent pour le biologiste des populations des notions omniprésentes. Elles s'ajoutent à la notion de temps, également incontournable dans l'analyse des divers types de cycles, l'ensemble de ces notions s'exprimant dans la question : « Comment varient les structures spatiales et temporelles des peuplements de rongeurs ? »

P. Delattre : Unité « Écoéthologie des rongeurs » (INRA), Université de Montpellier II, ISEM, UMR 5554, CC 64, 34095 Montpellier cedex 05, France.

J.-M. Duplantier : ORSTOM, Programme RAMSE, BP 434, Antananarivo, Madagascar.

É. Fichet-Calvet : Liverpool School of Tropical Medicine, Department of Parasitology, Pembroke Place, Liverpool L35QA, Grande-Bretagne.

P. Giraudoux : Université de Bourgogne, Laboratoire d'écologie, BP400, 21011 Dijon cedex, France.

Tirés à part : P. Delattre

Modifications de milieu et pullulations

Typologie des modifications environnementales

Un des premiers constats établis montre que, dans des conditions d'environnement diversifié, différentes contraintes naturelles s'exercent sur les populations de rongeurs et en maintiennent les densités à des niveaux suffisamment faibles pour que les nuisances occasionnées soient tolérables ou rapidement jugulées. Dans certaines circonstances cependant, l'effet des facteurs de régulation naturelle devient insuffisant et laisse s'exprimer le potentiel de reproduction, toujours considérable, des rongeurs. De véritables pullulations se manifestent alors qui restent souvent ponctuelles et peuvent être rapidement maîtrisées. Elles prennent cependant parfois un caractère périodique et les manifestations cycliques qui en résultent sont alors rapidement insup-

portables. Dans les cas extrêmes, leur caractère devient chronique et justifie une lutte incessante et coûteuse.

Dans les trois types de pullulations distinguées (ponctuelle, périodique ou chronique) (figure 1), des modifications plus ou moins importantes de milieu accompagnent ou précèdent la mise en place du phénomène. Pour l'essentiel trois types de modifications environnementales sont concernés ; celles qui résultent de l'extension d'un habitat favorable à une espèce, celles qui résultent d'une homogénéisation des milieux, avec ou sans extension d'habitats favorables, par modification importante de la structure des paysages et celles qui résultent de la création brutale d'habitats favorables à des espèces déjà présentes ou à des espèces à grandes capacités d'adaptation et de colonisation. De nombreux exemples d'apparitions de phases de pullulation de rongeurs en réponse à chacun des trois types de modifications peuvent être évoqués.

Premièrement, l'extension d'un habitat favorable à une espèce : il s'agit dans la plupart des cas de l'augmentation de surfaces dévolues à un type de culture. Ainsi, en Europe occidentale et centrale

(France, Suisse, Allemagne), l'augmentation des surfaces herbagères des zones de moyenne montagne a créé des situations très favorables à un campagnol prairial, le campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*). Des cycles d'abondance s'y développent tous les 4 à 6 ans [1] et semblent s'être amplifiés en pullulations au cours des années 60 [2]. Les dégâts causés à chaque occasion (photo 1) concernent à présent plusieurs dizaines de milliers d'hectares. La recrudescence, dans ces régions, d'une maladie parasitaire liée à un ténia commun à l'homme et à ce campagnol (l'échinococcose alvéolaire) pourrait, entre autres, résulter de l'augmentation des surfaces concernées par ces pullulations. En Scandinavie les pullulations périodiques d'un campagnol forestier (le campagnol roussâtre, *Clethrionomys glareolus*) surviennent à un rythme voisin de 4 ans [3]. Elles apparaissent dans des écosystèmes boisés soumis à une gestion extensive [4]. L'observation régulière des parcelles touchées a permis de montrer que les pullulations diffusent sur une échelle régionale à partir d'épicentres localisés [5]. Des épisodes de gale à *Sarcoptes scabiei*, qui touchent le renard (*Vulpes vulpes*) et l'homme, accompagnent et suivent les vagues de pullulations de ce campagnol [6].

Deuxièmement, la modification de la structuration des milieux : il s'agit assez souvent de situations consécutives à des remembrements (suppression de haies et bosquets) ou à des processus de déprise ou de jachère agricoles. En Europe, dans les régions de plaine à dominance de cultures pérennes herbacées (luzernes, ray grass, prairies permanentes...), les opérations de remembrement ont créé des situations très favorables aux populations du campagnol des champs (*Microtus arvalis*). Ses pullulations se manifestent, dans les cas extrêmes, tous les 2 ou 3 ans et ont des répercussions importantes sur le fonctionnement des écosystèmes concernés. À Madagascar, la déforestation de l'île, suivie de sa mise en culture, a permis au rat noir (*Rattus rattus*), probablement présent depuis deux millénaires, de coloniser la totalité de l'île, de s'implanter dans tous les milieux et de concurrencer les rongeurs endémiques dont la plupart des espèces ont à présent disparu [7]. Le rat noir est devenu à la fois un ravageur permanent des cultures, des denrées stockées et le réservoir de la peste. Sur les hauts plateaux, la peste est endémique depuis plus de 80 ans et plus de 200 cas humains sont officiellement

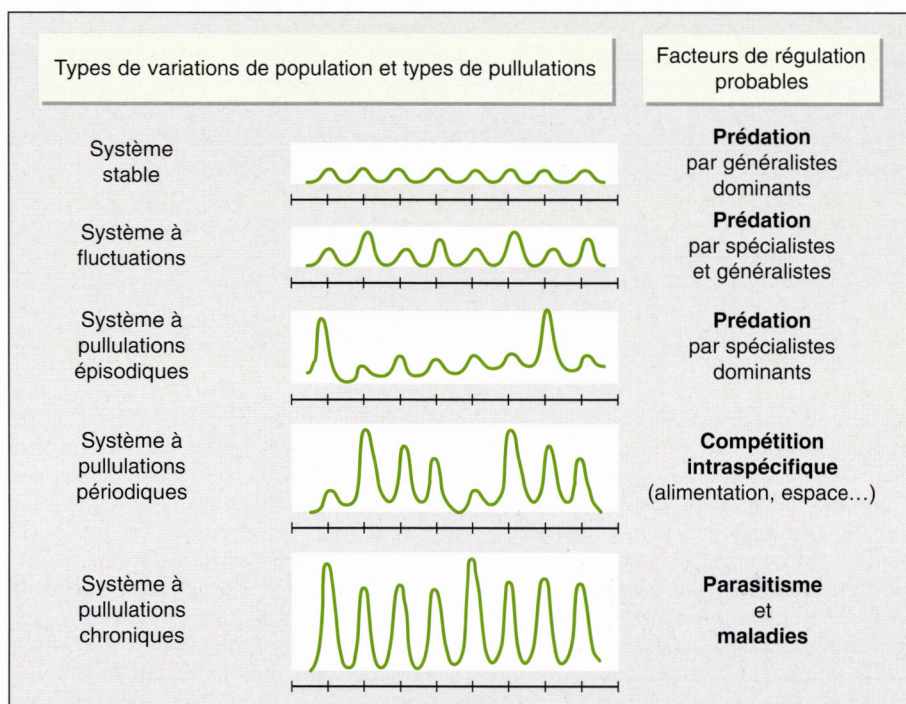


Figure 1. Diversité des dynamiques de populations de campagnols et des facteurs probables de régulation.

Figure 1. Diversity of vole population dynamics patterns and probable regulation factors.



Photo 1. État des prairies des plateaux de moyenne montagne en Franche-Comté, avant (A) et après (B) passage d'une pullulation de campagnols terrestres (*Arvicola terrestris*) (cliché P. Delattre).

Photo 1. Grasslands in the medium altitude plateaus of Franche-Comté before (A) and after (B) a water vole (*Arvicola terrestris*) outbreak.

répertoriés chaque année. Au Maghreb, la mise en place de réseaux de digues crée des situations favorables à différentes espèces désertiques (gerboises, gerbilles...), d'une part, en augmentant leurs taux de survie pendant les périodes de faibles densités et, d'autre part, en facilitant la recolonisation rapide des habitats favorables pendant les phases de croissance, généralement consécutives à des épisodes climatiques favorables. En Tunisie la construction de digues de retenue des eaux de précipitation a permis la fixation d'une végétation très favorable au développement des populations du rat des sables (*Psammomys obesus*) (photo 2), excellent réservoir de la

leishmaniose cutanée. Par ailleurs, les levées de terre, qui matérialisent les limites de parcelles, de vergers ou de cultures maraichères, par exemple, sont souvent plantées de figuiers de Barbarie (*Opuntia* sp.) (photo 3) qui constituent un refuge pour plusieurs espèces de gerbilles et de mériones. L'ampleur des pullulations de ces espèces peut être considérable ; au Maroc des pullulations de la mérione de Shaw (*Meriones shawi*) ont justifié des luttes à grande échelle portant sur plus d'un million d'hectares [8]. **Troisièmement**, la création d'habitats favorables à une espèce. Ils correspondent assez fréquemment à la mise en culture de milieux irrigués ou drainés, ou à

des modifications climatiques importantes. Au Sénégal, l'action conjuguée de la sécheresse (depuis les années 70) et de la déforestation a fait disparaître une espèce arboricole mais fait apparaître simultanément trois espèces désertiques, deux gerbilles (*Gerbillus henleyi* et *G. pyramidum*) et une gerboise (*Jaculus jaculus*) [9]. Un autre gerbillidé (*Desmodilliscus braueri*) a étendu son aire de répartition d'une centaine de kilomètres vers le sud entre les années 70 et 90 [10]. La sécheresse a aussi permis à une tique, vivant dans les terriers de rongeurs, d'étendre considérablement son aire de répartition et a entraîné l'apparition de cas humains de borréliose (fièvre récur-

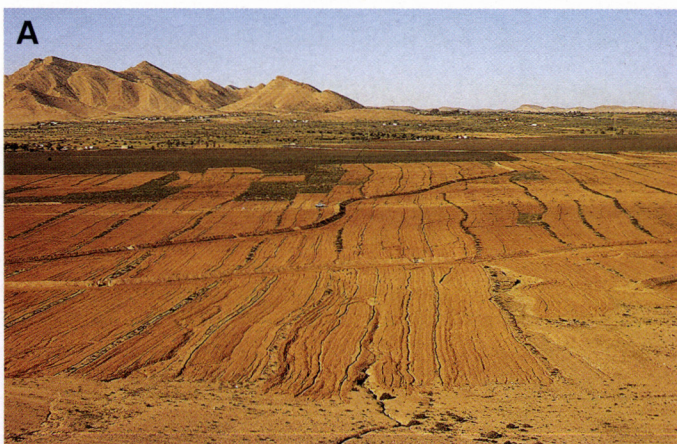


Photo 2. Zone de cultures (A) et de digues (B) favorables au développement des populations du rat des sables (*Psammomys obesus*) (Garat Annjila, Tunisie) (cliché E. Fichet).

Photo 2. Agricultural areas (A) and bonds (B) favourable to the development of fat sand rat populations (*Psammomys obesus*) (Garat Annjila, Tunisia).



Photo 3. Limites de parcelles plantées de figuiers de Barbarie (*Opuntia* sp.), favorables au développement des populations de gerbilles et de mériones (Tunisie) (cliché E. Fichet).

Photo 3. Prickly pear (*Opuntia* sp.) hedges favourable to the development of gerbil and merion populations (Tunisia).

rente) dans des zones où la maladie était inconnue jusqu'alors [11]. Dans la vallée du fleuve Sénégal, la mise en service de barrages a conduit progressivement au remplacement d'une agriculture traditionnelle, fondée sur le rythme crue-décue, par un système de cultures irriguées. Cette évolution a favorisé l'expansion de deux rongeurs, le rat du Nil (*Arvicanthis niloticus*) et le rat à mamelles multiples (*Mastomys huberti*). L'envahissement des zones nouvellement mises en culture est quasiment immédiat (moins de 4 mois) et l'aire de répartition de l'une des espèces (*M. huberti*) s'est accrue de plus de 100 km vers l'amont du fleuve en moins de 5 ans (entre 1986 et 1990). Grâce à la disponibilité constante de nourriture la reproduction des rongeurs, autrefois saisonnière, est devenue permanente, ainsi que le risque de pullulation et de transmission de maladies (voir développement ci-après) [12]. En Europe, la création des polders a offert aux campagnols des champs (*M. arvalis*) des conditions très favorables qui sont à l'origine de pullulations chroniques et de pics records de densité de populations pour cette espèce (localement plusieurs milliers d'individus par hectare) [13-16]. L'intensité et la fréquence des pullulations ont diminué parallèlement à la progressive hétérogénéisation des espaces cultivés, résultant de la diversification progressive des cultures et de l'établissement de divers réseaux (routes, haies, canaux). Ces exemples montrent que, quel que soit le type de modifications des habitats, deux facteurs, associés aux paysages, sont toujours mis en cause ; il s'agit soit d'une augmentation de la proportion d'un habitat favorable à une espèce (le ratio de cet habitat dans l'environnement global dépasse un seuil, propre à chaque

espèce, qui déclenche des processus menant à une pullulation), soit d'une augmentation de la connectivité entre les parcelles, ou taches, d'habitats favorables. Dans la plupart des cas il est probable que les deux facteurs interviennent simultanément avec pour conséquence de favoriser, d'une part, le succès de reproduction des rongeurs et, d'autre part, les processus de dispersion et de colonisation populationnels.

Nous nous proposons, à partir de l'exemple concret des pullulations de campagnols prairiaux en France, de montrer comment se mettent généralement en place les phénomènes de pullulation et de préciser les connaissances nécessaires pour aménager la lutte. Des exemples pris sous d'autres latitudes montreraient l'universalité du phénomène.

Genèse et développement des pullulations de campagnols prairiaux

L'exemple de deux campagnols prairiaux, le campagnol des champs (*M. arvalis*) et le campagnol terrestre (*A. terrestris*) qui développent fréquemment en Europe des pullulations de grande ampleur, est abondamment documenté [1, 17-19]. Il illustre les conséquences des modifications majeures des paysages et souligne les différences entre deux espèces, même lorsque celles-ci partagent le même habitat.

Le campagnol des champs, la plus petite des deux espèces, pèse en moyenne une vingtaine de grammes et s'installe, en colonies souvent denses, dans tous les milieux herbacés. Bien que terricole, il réalise une grande partie de ses activités en surface, où il se nourrit, et signe sa présence par un grand nombre d'indices tels que des terriers, des galeries de surfa-

ce sous les végétaux, des plantes coupées, des fèces (photo 4).

Le campagnol terrestre est de taille moyenne et d'un poids voisin de 100 g. Il est également inféodé aux milieux herbacés, mais son activité est presque exclusivement souterraine. Ses seuls signes de présence consistent en tumulus de terre, sortes de taupinières qui résultent de l'excavation des galeries souterraines (photo 5). Ces dernières servent à la fois de gîtes et de moyens d'accès aux organes souterrains, racines et rhizomes, dont il se nourrit presque exclusivement. Lorsque la part des milieux herbacés, dans la matrice paysagère, augmente au-delà d'un seuil proche de 50 %, les mécanismes qui président au développement des pullulations du campagnol des champs se mettent rapidement en place. Cette valeur est atteinte dans de nombreuses régions de plaine, en Europe occidentale et centrale. La forme en S de la courbe qui évalue le risque de pullulation pour cette espèce (figure 2A) atteste du changement brutal qui s'opère aux alentours de ce point de rupture. Ce seuil n'est généralement validé que pour une échelle spatiale relativement vaste, au moins celle d'un secteur de plusieurs dizaines de km². À des échelles plus réduites (celle d'une commune, par exemple), des facteurs associés à la structure du paysage (éléments structurants tels que des réseaux de haies, des mosaïques boisées, des murets) diminuent considérablement le risque de pullulation, comme l'atteste la comparaison de données issues d'une zone bocagère, riche en éléments boisés, et d'une zone ouverte qui lui est contiguë (figure 3). Dans cet exemple la quasi-totalité des prairies du bocage échappe à la pullulation qui sévit avec une grande intensité dans les prairies de l'« openfield » (paysage ouvert) voisin.

Diffusion des pullulations à une échelle régionale

Chez le campagnol terrestre, la proportion des milieux herbacés qui déclenche régulièrement des pullulations est proche de 85 % (figure 2B). Elle ne s'observe donc que dans des régions à vocation presque exclusivement herbagère (en France, il s'agit des zones de moyenne montagne telles que la Franche-Comté, la Savoie, l'Auvergne) (figure 3) où les dégâts ont motivé, pendant plusieurs



Photo 4. Campagnol des champs (*Microtus arvalis*) (A) et indices de présence de l'espèce (B) (clichés P. Delattre).

Photo 4. Common Vole (*Microtus arvalis*) (A) and presence of indices of this species (B).

dizaines d'années, l'action des services chargés de la mise au point des luttes contre ce ravageur [20]. Cette permanence dans le suivi des observations a permis de révéler un phénomène très curieux de diffusion des pullulations, à une échelle régionale et avec une périodicité régulière de 6 ans (figure 4).

En Franche-Comté l'observation répétée de ce phénomène, au cours de plusieurs cycles successifs [20], montre que dans l'espace régional où se déplace, à un moment ou à un autre, la pullulation, certaines zones situées sur les plateaux centraux sont davantage touchées que la moyenne. Au cours de chaque cycle les pullulations y durent 2 années, voire dans les cas extrêmes 3 ou 4 années successives, contre une seule saison dans la plupart des autres lieux. Ces zones sont par ailleurs les points de départ réguliers

de véritables vagues de pullulation qui se déroulent à partir d'elles vers les plateaux inférieurs et supérieurs, jusqu'à des zones dont les caractéristiques paysagères sont, en théorie, peu aptes à favoriser le développement de fortes densités de population. Dans les cas les plus extrêmes, les vagues de pullulation gagnent les plaines où l'espèce, bien que constamment présente, ne développe de fortes populations que dans ces circonstances et dans les situations géographiques les plus proches des zones de pullulation [3].

Hypothèses explicatives des pullulations

Par comparaison des modes de fonctionnement des populations, observés dans des paysages différents et développant ou

non des fluctuations importantes, nous sommes parvenus, avec d'autres auteurs, à conclure que les facteurs qui peuvent expliquer ces variations temporelles et spatiales de population sont de nature externes, non climatiques, à savoir la prédation et les maladies parasitaires au sens large [18, 19]. Dans un écosystème hétérogène, offrant des possibilités d'habitats, d'abris et de relais pour une faune prédatrice diversifiée, les amplitudes des variations de populations sont toujours plus faibles que dans des systèmes plus homogènes, même à proximité des foyers de démarrage des pullulations. Dans les régions à vocation herbagère l'intensification de l'agriculture a fortement diminué cette hétérogénéité. Elle s'est traduite, dans certaines communes, par une ouverture excessive du milieu, liée à la suppression des haies et des bosquets, et par l'extension des cultures prairiales et fourragères pérennes au détriment des cultures annuelles. Les communes où débutent les pullulations présentent environ deux fois plus de milieux ouverts et deux fois moins de milieux boisés que les communes où les pullulations diffusent simplement (figure 5). Leur hétérogénéité, mesurée par le nombre et la longueur d'éléments structurant les milieux (réseaux de haies, de voies de communications, murets...), est par ailleurs significativement plus faible dans les communes de démarrage des pullulations pour les trois types paysagers distingués. Ces modifications ont des répercussions profondes sur les variations de la composition des communau-



Photo 5. Indices de présence du campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*) (cliché P. Delattre).

Photo 5. Presence indices of water vole (*Arvicola terrestris*).

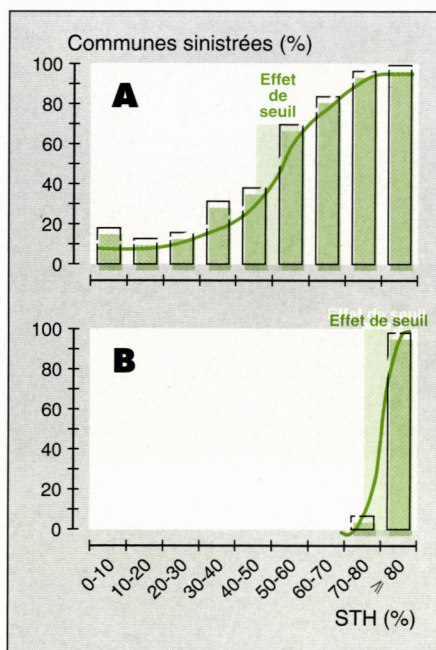


Figure 2. Proportion de communes touchées par les pullulations de campagnols des champs (*Microtus arvalis*) et de campagnols terrestres (*Arvicola terrestris*) en fonction d'un rapport STH/SAU croissant. **A.** Côte-d'Or, 1988 ; **B.** Puy-de-Dôme, 1985-1993. STH = surface toujours en herbe, SAU = surface agricole utile (d'après Delattre *et al.* [17]).

Figure 2. A. Percentage of municipalities in Côte-d'Or affected by common vole (*Microtus arvalis*) outbreaks in 1988 and STH/SAU ratio (STH = permanent grassland area, SAU = farmland area). **B.** Percentage of municipalities in Puy-de-Dôme affected by water vole (*Arvicola terrestris*) outbreaks between 1985 and 1993 and STH/SAU ratio.

tés prédatrices. Elles se manifestent en particulier par des changements périodiques dans la dominance de certains types de prédateurs. Les prédateurs de type opportuniste (parfois désignés sous le terme de « généralistes », qui se nourrissent et se reproduisent avec une grande diversité de proies), dont l'influence régulatrice sur les populations de proies a été vérifiée [21, 22], cèdent régulièrement la place à des espèces spécialistes (dont le succès de reproduction est essentiellement déterminé par la disponibilité d'un seul type de proie) qui, dans le cas présent, sont la belette et l'hermine (photo 6). Ces espèces, moins exigeantes quant aux conditions d'habitat, sont par ailleurs très performantes dans la capture des rongeurs. Avec le concours probable d'une grande diversité de parasites [23], elles provoqueraient leur extinction locale, à l'échelle de nombreuses parcelles, et en abaisseraient les densités de population à des niveaux très faibles, à l'échelle

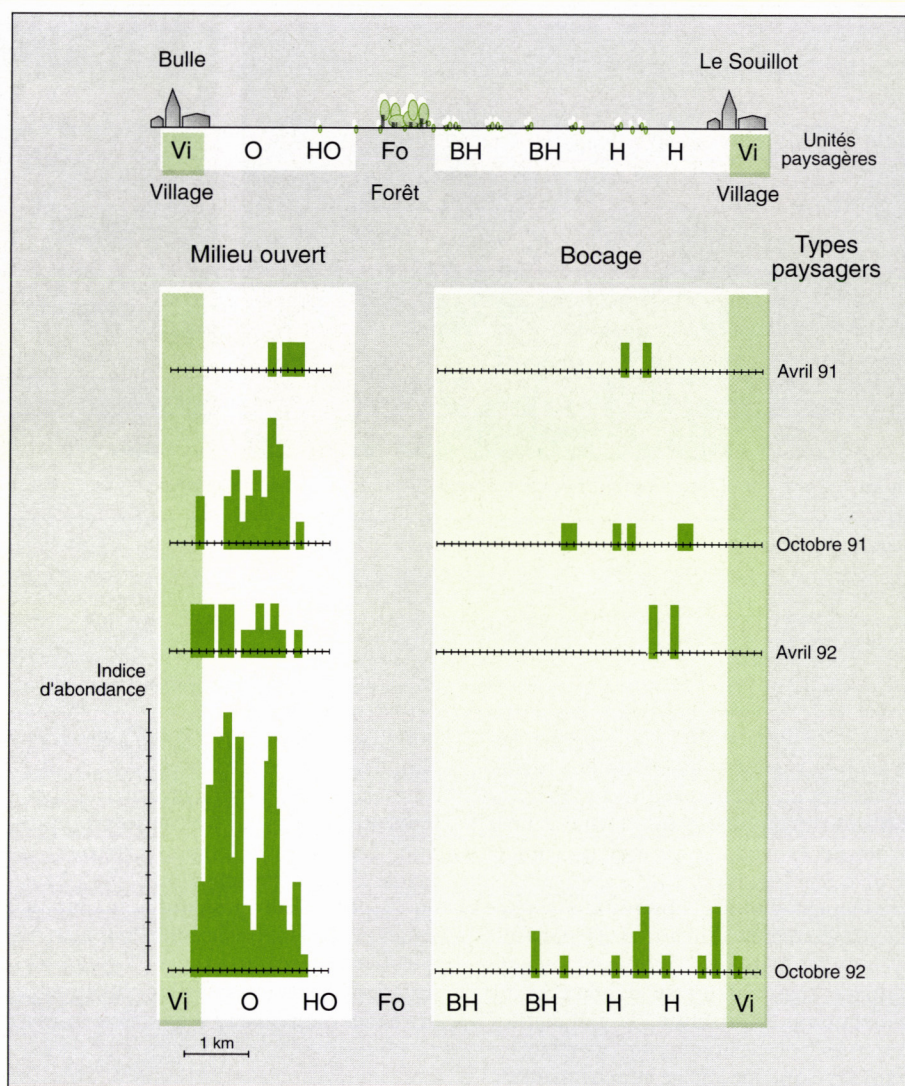


Figure 3. Comparaison de l'amplitude des pullulations du campagnol des champs (*Microtus arvalis*) en zone ouverte (partie gauche du graphique) et en zone bocagère (partie droite), Vi = village ; O = openfield ; HO, BH and H = réseau bocager ; B = haies + bois + forêt (d'après Delattre *et al.* [18]).

Figure 3. Comparison of density fluctuations of common voles (*Microtus arvalis*) between open fields (left side) and hedgerow networks (right side) (Vi = village ; O = open field ; HO, BH and H = hedgerow network ; B = hedge + wood + forest).

sectorielle. Dans cette situation et pour ces systèmes où les biomasses de rongeurs sont habituellement dominantes, la faible disponibilité relative des proies de remplacement (gallinacés, lagomorphes, etc.) ne permet pas aux prédateurs généralistes de se maintenir sur place. Une diminution importante de leurs effectifs accompagne celle des prédateurs spécialistes et laisse libre cours au formidable potentiel de reproduction que représentent les quelques colonies de campagnols qui survivent au cœur des milieux les

plus ouverts. Deux saisons de reproduction (soit environ 18 mois) permettent à quelques survivants d'engendrer une descendance suffisante pour recoloniser et infester la totalité des milieux prairiaux disponibles dans un secteur. Un mode de fonctionnement des populations très fluctuant se met alors en place, qui se traduit par une augmentation graduelle de la durée des pullulations par cycle d'abondance. En Franche-Comté, les pullulations, encore rares et épisodiques au début du siècle, se sont manifestées

dans un plus grand nombre de secteurs à partir des années 60, époque qui coïncide avec une restructuration accélérée et profonde du paysage dans cette région (figure 6). Leur fréquence, leur amplitude et les surfaces concernées ont apparemment augmenté jusqu'à nos jours et motivent à présent régulièrement la mise en place de systèmes d'avertissements agricoles et de campagnes de luttes collectives sur de grandes surfaces [20, 24].

Rongeurs et santé publique

Pullulations et épidémies

Les cas de pullulation chronique répertoriés pour la plus petite des deux espèces prairiales (*M. arvalis*) concernent toujours des écosystèmes très ouverts ou très peu structurés ; les polders vendéens, par exemple [13] ou hollandais [15, 25], les agrosystèmes allemands [16, 26], bulgares [27] ou polonais [28, 29]. Dans les agro-écosystèmes franc-comtois, encore relativement hétérogènes, les pullulations

Figure 5. Comparaison de la composition et de la structure paysagère des communes où débutent régulièrement les pullulations de campagnols terrestres (*Arvicola terrestris*) avec celles des communes où les pullulations diffusent plus tardivement, plus brièvement et avec moins d'ampleur (d'après Duhamel et al. [61]).

Figure 5. Comparison of landscape composition and structure between municipalities where water vole (*Arvicola terrestris*) outbreaks often start and municipalities where outbreaks occur later, more briefly and are less important.

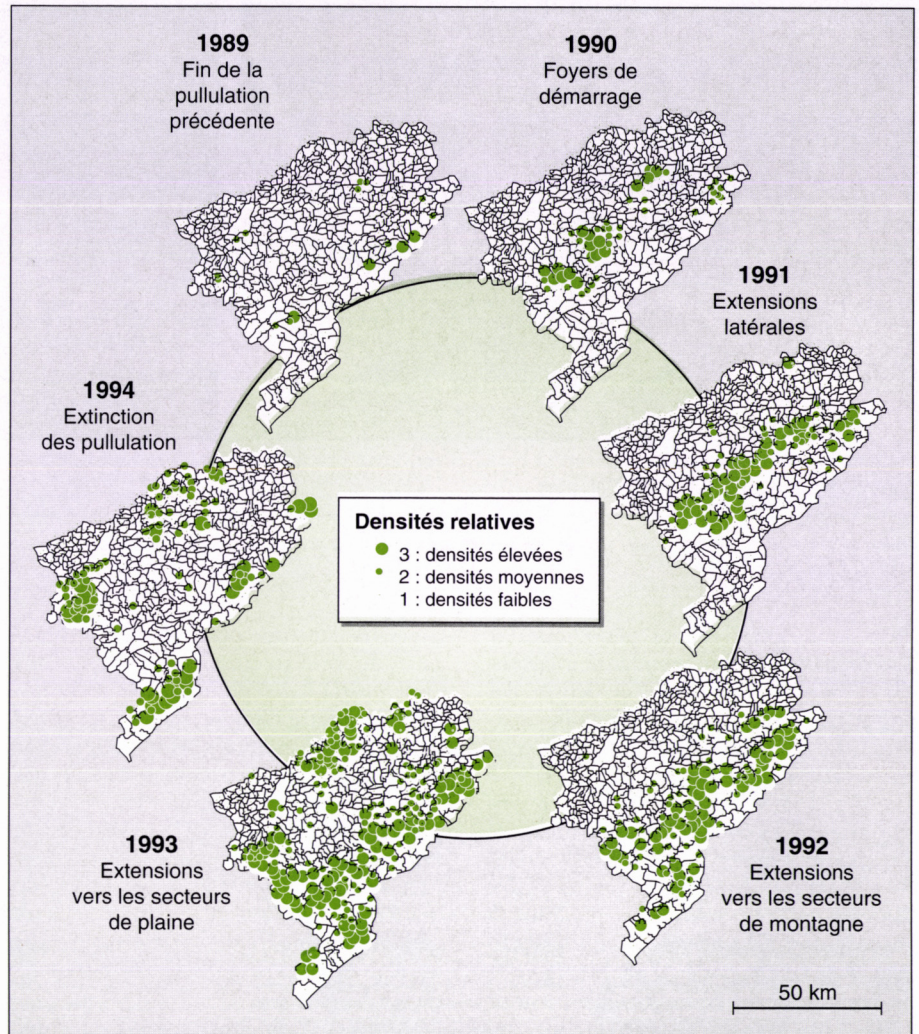


Figure 4. Diffusion des pullulations de campagnols terrestres (*Arvicola terrestris*) en Franche-Comté (France) au cours d'un cycle de 6 ans (d'après Giraudoux et al. [2]).

Figure 4. Spreading of water vole (*Arvicola terrestris*) outbreaks in Franche-Comté (France) during a 6 year cycle.

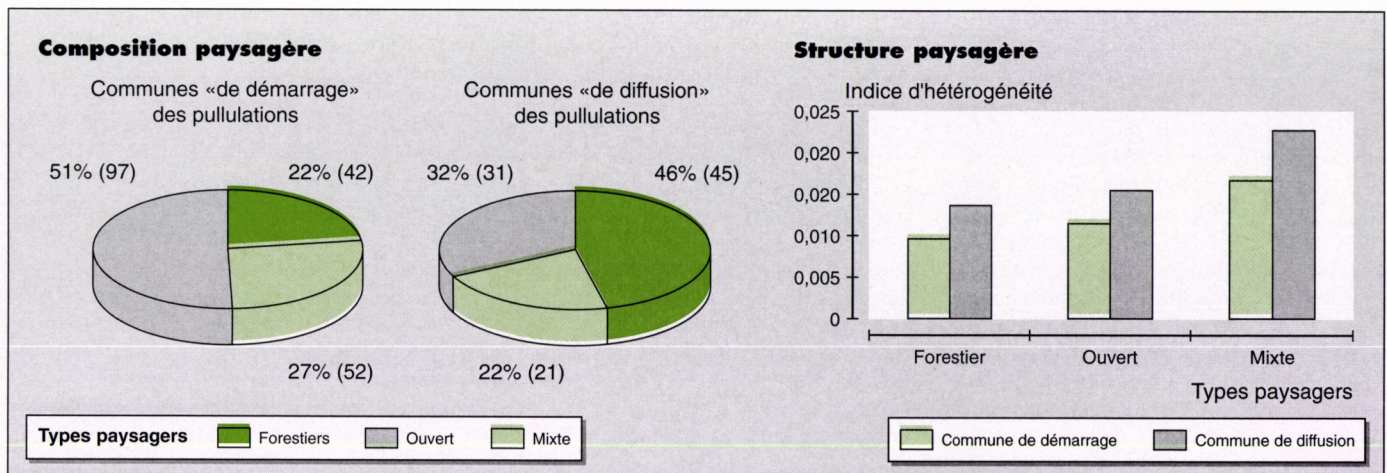




Photo 6. Belette (*Mustela nivalis*) (A) et hermine (*Mustela erminea*) (B) ; prédateurs spécialistes responsables de la déstabilisation des populations de campagnols (cliché P. Delattre).

Photo 6. Weasel (*Mustela nivalis*) (A) and stoat (*Mustela erminea*) (B) ; specialized predators responsible for the destabilization of vole populations.

de ce campagnol restent périodiques et s'accompagnent d'une tendance à la synchronisation des variations de densité des populations de rongeurs de taille analogue. Le campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) par exemple, bien que forestier, voit ses populations varier synchroniquement avec celles du campagnol des champs (figure 7). La même tendance s'exprime, bien qu'à un moindre degré, pour les populations du mulot à gorge jaune (*Apodemus flavicollis*). On peut dans ce cas parler d'une dynamique d'ensemble de la communauté des rongeurs du système agro-sylvicole, « guidée » par les variations d'abondance de l'espèce prairiale dominante. Il est probable que ce patron est commun à toutes les petites régions agricoles dominées par la prairie permanente. Des études sont en cours pour savoir si ce modèle explique par exemple la recrudescence de dégâts dans les plantations forestières du nord-est de la France, dégâts régulièrement signalés par le Service de santé des forêts. Il est également possible que ces dégâts soient provoqués par une extension des milieux favorables au campagnol agreste (*Microtus agrestis*), due aux orientations techniques sylvicoles actuelles. On notera que ce quart nord-est de la France, régulièrement touché par les pullulations de campagnols prairiaux et par celles de rongeurs forestiers, est également marqué depuis quelques dizaines d'années par des épidémies régulières de fièvre hémorragique à syndrome rénal dont les réservoirs sont des rongeurs forestiers (figure 8). L'abondance simultanée de plusieurs espèces de

rongeurs constitue probablement un facteur de renforcement important des cycles parasites pour tous les parasites dont le spectre d'hôtes est large. En Russie [30] on a montré que la présence de deux espèces de rongeurs occupant des niches écologiques différentes, le campagnol des champs (*M. arvalis*) et le campagnol d'Ondrias (*M. rossiaemeridionalis*), accroît la stabilité des foyers de tularémie. Les zones d'endémie de cette maladie se superposent étroitement avec les régions où les deux espèces vivent en sympathie.

Dans l'est de la France, les cycles des deux campagnols prairiaux, de tailles différentes, sont fréquemment décalés (figure 9) et offrent, de manière analogue, un réservoir d'hôtes et de proies quasi permanent aux communautés locales de parasites et de prédateurs. Ces conditions sont très favorables au développement des ténias dont le cycle passe nécessairement par un rongeur (hôte intermédiaire) et par un prédateur (hôte définitif). Actuellement, le ténia échinocoque (*Echinococcus multilocularis*), transmis à l'homme par le renard ou le chien, et qui cause une maladie parasitaire redoutable, l'échinococcose alvéolaire, semble étendre son aire de distribution en Europe où de nouvelles régions sont touchées par la zoonose (Pologne, nord et est de l'Allemagne) [31]. Qui plus est, la prévalence chez le renard dépasse 70 % dans le Bade-Wurtemberg, dans des zones où elle n'atteignait que 20 à 40 % une trentaine d'années auparavant [32]. En Franche-Comté, en Lorraine et en Alsace, la prévalence humaine de l'échinococ-

cose alvéolaire augmente apparemment depuis un demi-siècle [33] (figure 10). Les statistiques disponibles traduisent sans doute une meilleure performance des services de santé à détecter et à identifier ce parasite. Cependant, les zones d'hyperendémie (comme par exemple en Franche-Comté) sont toujours situées dans des paysages générateurs de pullulations de campagnols importantes. Les déplacements des renards, dont un pourcentage toujours élevé de la population est porteur de la forme adulte du parasite, sont probablement eux-mêmes influencés par la diffusion, à l'échelle régionale, des pullulations de rongeurs. La permanence de la maladie sur l'ensemble des plateaux de la Franche-Comté est attribuée à l'abondance simultanée de plusieurs espèces de rongeurs et aux déplacements actifs des renards d'une zone de pullulation à l'autre [34, 35]. Les cas humains, observés épisodiquement dans les zones de plaine, s'expliqueraient par la dispersion des renards au gré de la diffusion des pullulations de rongeurs.

En Chine centrale, des prévalences humaines extrêmement élevées (de l'ordre de 15 %) ont été détectées pour ce parasite dans une région du Gansu, située à l'est des plateaux tibétains du Qinghai [36, 37]. Les communautés de paysans, qui ont récemment colonisé ces régions situées entre 2 300 et 3 000 mètres d'altitude, ont complètement transformé le paysage forestier originel pour y implanter leurs cultures et y élever leurs troupeaux. La mise en place du cycle parasite peut être reconstituée de la manière suivante : la déforestation progressive, à

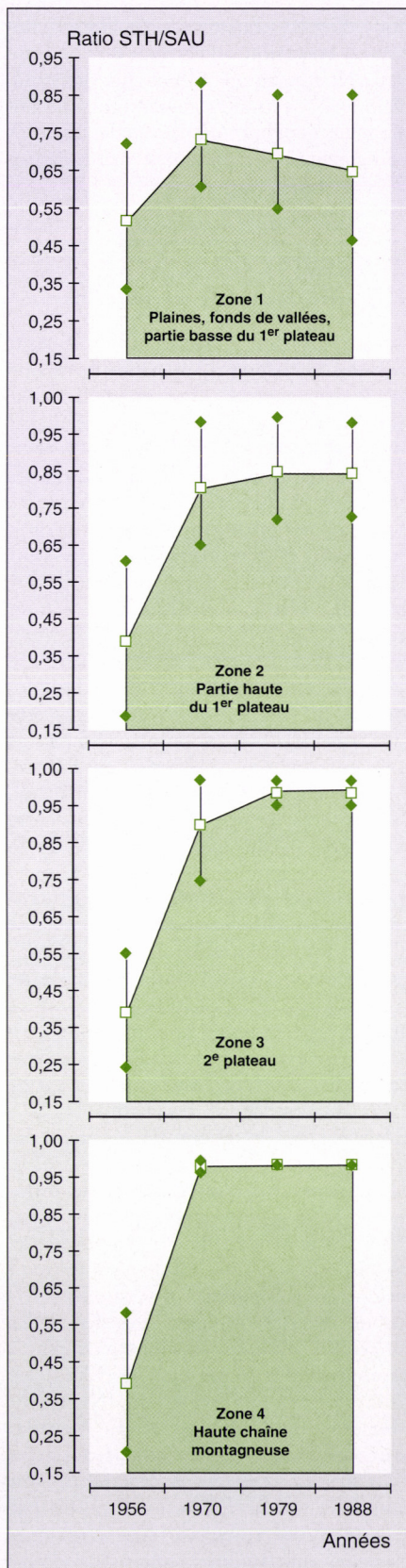


Figure 6. Évolution de la composition paysagère des différentes zones de plateaux de la Franche-Comté, de 1956 à 1990 : augmentation globale des surfaces toujours en herbe, mesurée par le ratio STH/SAU : surface toujours en herbe/surface agricole utile (d'après Giraudoux *et al.* [2]).

Figure 6. Land-use changes in the different plateaus of Franche-Comté from 1956 to 1990 : global increase in permanent grassland measured by the « permanent grassland/farmland area » ratio.

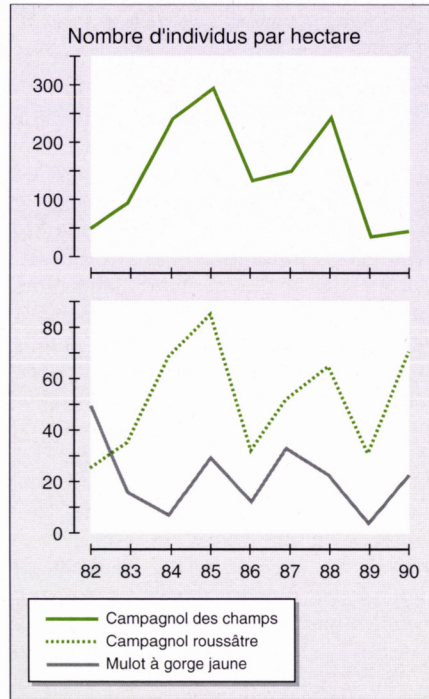


Figure 7. Synchronisation des variations de densité des populations de campagnols roussâtres (*Clethrionomys glareolus*) et de mulots à gorge jaune (*Apodemus flavicollis*) avec celles de campagnols des champs (*Microtus arvalis*) en Franche-Comté, de 1982 à 1990 (d'après Giraudoux *et al.* [19]).

Figure 7. Synchronicity of variations in population densities between bank voles (*Clethrionomys glareolus*), yellow-necked field mice (*Apodemus flavicollis*) and common voles (*Microtus arvalis*) in Franche-Comté, from 1982 to 1990.

présent quasiment achevée, a fait place, il y a une vingtaine d'années, à un paysage dominé par des landes arbustives. Ces landes sont l'habitat privilégié du campagnol nordique (*Microtus limnophilus*) [37], très proche du campagnol des champs et, comme lui, excellent hôte du ténia échinocoque [38]. Elles forment encore actuellement des étendues continues, directement connectées aux villages

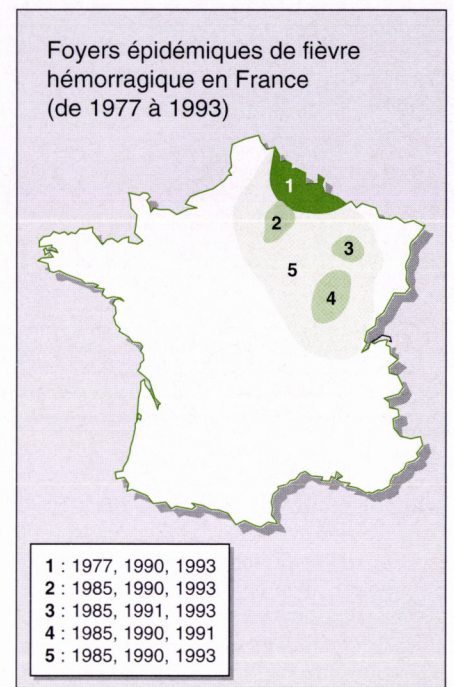


Figure 8. Distribution des foyers de fièvres hémorragiques dues à l'hantavirus *Puumala* en France, de 1977 à 1993. La France a été le siège de plusieurs épidémies de fièvres hémorragiques avec syndrome rénal, dues surtout à un hantavirus, nommé *Puumala*, dont le réservoir est le campagnol roussâtre. La zone 1 a été la plus touchée, avec 195 malades, la zone 5 la moins touchée avec 51 cas (d'après Le Guenno [42]).

Figure 8. Distribution of haemorrhagic fever foci with renal syndrome (*Puumala* virus) in France from 1977 to 1993. Several epidemics of hemorrhagic fever have occurred in France, mainly due to *Puumala* hantavirus whose reservoir is the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). Zone 1 was the most affected, with 195 human cases, and zone 5 was the least affected, with 51 cases.

(photo 7A). Landes, renards et campagnols ont servi de trait d'union entre un cycle parasitaire sauvage et un cycle rural établi avec les chiens domestiques. Cette structure paysagère, liée aux capacités du campagnol à développer des pullulations quand son biotope optimal atteint un ratio élevé, a de toute évidence amplifié périodiquement les flux parasitaires circulant vers l'homme il y a une dizaine d'années et expliquent les prévalences actuelles exceptionnellement élevées (le développement du parasite chez l'homme est de 5 à 15 ans). Actuellement, la transformation progressive des landes en cultures et en pacages herbacés a morcelé le paysage et a diminué de façon conséquente les risques de pullulation du campagnol (photo 7B). La connaissance des

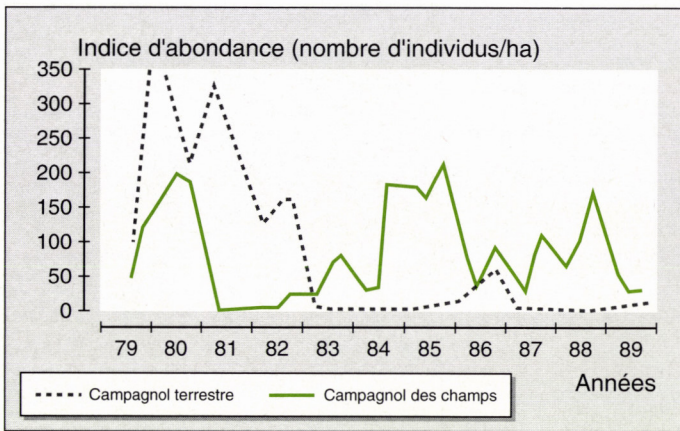


Figure 9. Fluctuations des populations de campagnols des champs (*Microtus arvalis*) et de campagnols terrestres (*Arvicola terrestris*) en Franche-Comté, de 1979 à 1989 (Delattre *et al.*, non publié).

Figure 9. Fluctuations in common vole (*Microtus arvalis*) and water vole (*Arvicola terrestris*) populations in Franche-Comté from 1979 to 1989.

tions d'espèces sauvages peut l'être également à l'occasion de l'arrivée de l'homme et de ses rongeurs commensaux dans une région où n'existaient auparavant que des rongeurs endémiques. Les maladies dites « émergentes » répondent fréquemment à ce dernier scénario.

Rongeurs, virus et maladies émergentes

La plupart des régions du globe sont exposées au risque d'apparition soudaine ou de recrudescence d'une maladie parasitaire transmise par les rongeurs. Dans plusieurs des foyers de fièvre hémorragique à syndrome rénal, en France, les flambées parasitaires qui touchent les populations humaines sont toujours brutales. Les réservoirs habituels sont des mulots et des campagnols qui hébergent des virus, identifiés en 1976 et nommés hantavirus, du nom de la rivière Hantaan en Corée où ils ont été détectés pour la première fois dans les années 50. Le Guenno [42] rapporte que, de 1977 à nos jours, 513 cas humains ont été répertoriés en France, dont 510 cas autochtones. Parmi eux, 505 infections ont eu lieu dans cette seule région du quart nord-est de la France. Les années 1992 et 1993, marquées par la plus forte épidémie avec 192 cas, coïncident avec la pullulation la plus forte de toutes les espèces de rongeurs depuis 1939. Dans l'ensemble de cette région, les poussées épidémiques ont une périodicité apparente de 2 à 3 ans, égale à la périodicité, la plus couramment observée, des cycles d'abondance du campagnol des champs [17]. Gonzalez [43] a inventorié les flambées épidémiques et les manifestations isolées de plusieurs virus responsables de différentes fièvres hémorragiques. Du virus *Ebola*, fortement médiatisé et pour lequel on suspecte au Zaïre le rôle d'un écureuil ou d'une chauve-souris [44], aux hantavirus de diverses origines, l'excellence des rongeurs à servir de réservoirs n'est plus à démontrer. En Amérique du Nord, les souches *Sin nombre*, du Nouveau Mexique, du Colorado et du Nevada, sont véhiculées par la souris à pattes blanches (*Peromyscus maniculatus*). En Europe la souche *Puumula* est portée par le campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) et le mulot à collier (*Apodemus flavicollis*). En Asie, la souche *Hantaan* est portée par le mulot rayé (*Apodemus agrarius*).

rôles respectifs du chien et du renard dans la transmission de la maladie est, par ailleurs, à présent bien perçue par la population. Une épidémie de maladie de Carré a anéanti la population de chiens au début des années 90, laquelle, depuis, n'a volontairement pas été renouvelée. De plus, du fait probable de la pression anthropique, la population de renards a considérablement diminué. Ces circonstances affectant les deux vecteurs ont apparemment « tari » le flux parasitaire circulant vers l'homme.

La notion de mise en contact d'espèces réservoirs sauvages avec d'autres espèces, domestiques, commensales, ou temporairement proches de l'homme, mérite d'être soulignée. Elle intervient en effet dans le fonctionnement de nombreux cycles parasitaires touchant épisodiquement l'homme. L'exemple le plus connu historiquement est celui des rongeurs des steppes et des déserts (marmottes et gerbilles) qui sont, en Asie centrale, des réservoirs de la peste, dont la propagation

à l'homme est assurée par les populations sauvages et anthropophiles du rat noir (*R. rattus*) [39]. En Afrique du Sud c'est un gerbilliné (*Tatera brantsi*) qui en est le principal réservoir, mais c'est un rat à mamelles multiples (*Mastomys natalensis*) qui fait le lien avec les populations humaines *via* les rongeurs commensaux [40]. Au Sénégal la leishmaniose cutanée fournit un exemple comparable. Le réservoir permanent de cette maladie transmissible à l'homme est un rongeur sauvage (une gerbille, *Tatera gambiana*). Un des rats à mamelles multiples (*Mastomys erythroleucus*) et le rat du Nil (*Arvicanthus niloticus*), dont les populations sont fluctuantes et plus proches de l'homme, en sont cependant les propagateurs les plus actifs lors de leurs pullulations [41]. Déforestation et colonisation de zones récemment défrichées comptent parmi les facteurs les plus souvent évoqués lors de l'apparition de maladies. Elles montrent que le contact qui est souvent établi à l'occasion des pullula-

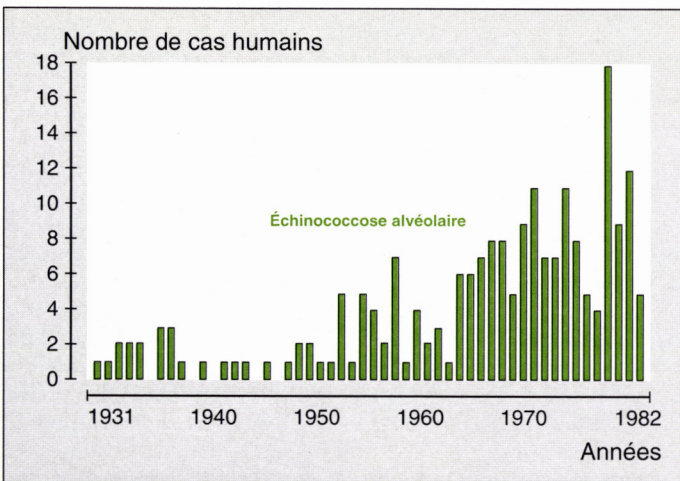


Figure 10. Nombre de cas humains identifiés d'échinococcose alvéolaire en France, de 1931 à 1982 (d'après Houin et Liance [33]).

Figure 10. Number of human alveolar echinococcosis cases in France from 1931 to 1982.



Photo 7. Paysages du Haut-Gansu (Comté de Ximsi, Chine) : zone de déforestation récente (A) et ancienne (B) (cliché P. Delattre).

Photo 7. Mountainous southern Gansu landscapes (Zhang County, China) : recently deforested area (A) and older deforested area (B).

En Amérique du Sud plusieurs espèces de rongeurs servent également d'hôtes à un autre groupe de virus, de la famille des arénavirus et également responsables de fièvres hémorragiques. Il s'agit notamment du rat des cotonniers (*Sigmodon alstoni*) et des souris vespérales (*Callomys musculinus*, *C. laucha*, et *C. callosus*) qui sont les réservoirs respectifs des souches *Guanarito* au Venezuela, *Junin* en Argentine et *Machupo* en Bolivie. En Afrique de l'Ouest et en Afrique centrale, plusieurs espèces de rats à mamelles multiples (*Mastomys* sp.) seraient également impliquées dans la transmission du virus de la fièvre de Lassa, filovirus proche de la souche *Ebola*. Cette cohabitation régulière « rongeurs-virus » amène à établir des parallèles entre la phylogénie des arénavirus et l'histoire évolutive des rongeurs [45, 46]. Les gradients de relation génétique entre les différentes souches virales d'une part, leur répartition géographique, limitée et liée à celle des hôtes réservoirs d'autre part, laissent penser qu'il y a eu coévolution entre virus et rongeurs. La diversité et la répartition des virus s'expliquent par celles des rongeurs qui leur sont associés [47]. D'où l'importance d'une analyse simultanée des rôles relatifs de l'écologie et de l'évolution dans l'émergence des maladies infectieuses. Mieux comprendre comment l'action de l'homme joue sur l'équilibre « virus-hôte naturel » constitue en effet actuellement un des défis à relever pour prévenir l'apparition de ces maladies virales.

Comment raisonner la lutte contre les rongeurs ?

Connaissance et communication de la connaissance devraient être les deux points d'orgue de la lutte contre l'ensemble des maladies parasitaires communes à l'homme et aux rongeurs. Plusieurs exemples relatifs à des parasites dont les cycles sont à présent bien connus nous rappellent à cette évidence. Le cas de la leishmaniose cutanée, maladie parasitaire encore appelée « Bouton d'Orient » et provoquée par *Leishmania major*, est tout à fait révélateur de l'importance du second point évoqué. Cette maladie, dont les réservoirs les plus communs sont des gerbilles (des genres *Rhombomys*, *Meriones* et *Psammomys*), reste très répandue du Maroc au Pakistan [48]. En Tunisie 52 000 cas ont été dépistés par recensement passif (consultations ou dispensaires) depuis 1982 (Ben Ismaïl, communication personnelle). Une étude tunisienne sur le rôle des femmes dans la prévention et la gestion de la leishmaniose cutanée [49] a révélé que la population a une bonne connaissance de la maladie et de sa transmission par le « moustique » (il s'agit en fait d'un insecte piqueur, un phlébotome), mais méconnaît complètement le réservoir-hôte. Lorsqu'on l'informe que le coupable, au demeurant très sympathique, est le rat des sables (*Psammomys obesus*), elle refuse de le croire. Cet animal constitue en effet pour les villageois une

source alimentaire occasionnelle. De plus, il ne cause aucune nuisance apparente puisqu'il se nourrit presque exclusivement de chénopodiacées, plantes halophiles non cultivées et ne poussant que sur des terrains humides et salés [50, 51]. Une prise de conscience plus grande du risque lié à la présence du rongeur et quelques mesures simples participeraient pourtant rapidement à résoudre le problème : destruction des zones halophiles à proximité des fortes concentrations humaines et/ou plantations de filaos (du type *Casuarina* sp., déjà expérimentées à Sidi Bouzid ; Ben Ismaïl et Abdouli, communication personnelle) (photo 8) ou d'acacias (du type *Acacia cyanophylla*, déjà expérimentées à Sidi Saad et Kairouan) [52]. Ces mesures permettraient de faire disparaître les chénopodiacées qui permettent au rongeur de se multiplier et éloigneraient en pratique le réservoir, ainsi que son vecteur, le phlébotome, qui trouve un milieu propice à son développement dans les terriers du rongeur. En Ouzbékistan et au Turkménistan, le repérage aérien des colonies de la grande gerbille (*Rhombomys opimus*) a permis le ciblage de la lutte chimique et d'opérations de labours qui ont fortement réduit l'incidence de la leishmaniose cutanée [48]. Dans d'autres régions du Maghreb, un autre rongeur (la mérione de Shaw, *Meriones shawi*) intervient dans le cycle de cette maladie. Les mesures de contrôle prises contre ce rongeur devraient préconiser des aménagements de milieu tels que la destruction des buttes à jujubier (*Ziziphus lotus*) et le transfert des décharges et dépôts

d'ordures à l'extérieur des palmeraies [53].

Le manque de communication entre les services de santé et la population se traduit par une faible participation de cette dernière. L'effort d'information est donc indispensable. Il est aussi requis vers les responsables des projets d'aménagement à chaque occasion où la promotion d'une culture, ou d'une plantation, peut concourir soit à en rapprocher les populations des habitats humains, soit à amplifier les variations de population d'un rongeur-réservoir, notamment, comme nous l'avons vu dans les exemples précédents, par une diminution excessive de l'hétérogénéité des écosystèmes. Les projets de développement des cultures d'atriplex, incités dans le passé par des financements des Nations unies [54], doivent par exemple prendre en compte les risques associés au développement du *Psammomys*. Les corrélations observées au Sénégal, entre les densités de rongeurs du genre *Mastomys* et la fréquence des cas de leishmaniose cutanée [41, 55], nous rappellent l'attention qui doit être portée constamment aux évolutions de ces populations. L'état des connaissances doit par ailleurs être constamment révisé et même accru. Les difficultés à mettre au point les réactifs nécessaires à l'identification des maladies virales transmises par les rongeurs constituent encore des freins puissants au développement des recherches épidémiologiques les concernant. Dans d'autres cas c'est le fonctionnement des cycles parasitaires lui-même qui diffère d'une souche parasitaire à l'autre, ou en fonction de circonstances locales difficiles à appréhender, et qui oblige à adapter les méthodes de lutte ou de prévention. Le cycle de la bilharziose intestinale tel qu'il est classiquement connu peut être assez facilement interrompu si des mesures prophylactiques limitant l'accès aux eaux stagnantes sont prises. Aux Antilles, en dépit de l'infestation du rat noir par les bilharzies [56], des mesures de prévention efficaces ont pu être prises car le rôle du rat dans l'épidémiologie de la maladie restait anecdotique, comparé à celui joué par l'homme. Au Sénégal, la mise en place de barrages a entraîné l'apparition d'une épidémie de schistosomose intestinale très importante. Les premiers cas humains ont été observés en 1988. Dès 1990, des rongeurs infestés étaient signalés. Des expériences en captivité [57] ont montré que le rat du Nil (*A. niloticus*) et le rat à mamelles multiples (*M. huberti*) pouvaient

Summary

Environmental modifications and rodent outbreaks: impact on agriculture and public health

P. Delattre, J.-M. Duplantier, É. Fichet-Calvet, P. Giraudoux

Man shares crops and a number of parasites with rodents. Every environmental modification and change in human activities can lead to an increased risk of rodent outbreaks. Some biological processes that determine rodent populations and outbreaks are now better known (Figure 1). This concerns three kinds of environmental modification: (i) those resulting from the extension of habitats favourable to some species, (ii) those resulting from landscape homogenization (with or without extension of favourable habitats), (iii) those resulting from the creation of new habitats favourable to species already present or to species with a high adaptive capacity and high colonization potential. Several examples of rodent outbreaks due to such modifications are reported. Outbreaks of grassland rodents in France illustrate the effects of land composition at different scales. This provides a framework for assessing outbreak risks at the regional scale (Figure 2). At a more local scale, e.g. the commune, heterogeneity due to hedgerow networks or woody mosaics significantly decreases the extent of density variations (Figure 3). Furthermore, landscape homogenization induces greater extension of outbreaks (Figures 4, 5 and 6). Some rodent species are cyclical. In grassland landscapes of Franche-Comté, in eastern France, these cycles last 3-4 years for the common vole, and 5-6 years for the fossorial water vole. Density variations for forest rodents of similar size in this region show a synchronicity trend with respect to grassland rodent cycles (Figure 7). In northeastern France, outbreaks of forest rodents induce regular epidemics of haemorrhagic fever with renal syndrome (Figure 8). Suitable studies should be carried out to check whether these epidemic outbreaks are linked with grassland rodent dynamics, as already demonstrated in the Franche-Comté grassland landscape. Moreover, the time-lag between the cycles of common vole and of fossorial water vole (two species of different size) provides favourable conditions for maintaining and reinforcing the transmission of Echinococcus multilocularis (Figure 9). The larval stage of this cestode causes a disease that is lethal to humans, and its emergence in Europe is currently being discussed (Figure 10).

Understanding the patterns and biological processes involved enabled a first evaluation of the impact of management and planning. However, these general patterns must be adapted to local conditions which often have unique characteristics. For efficient rodent control, information has to be obtained at several spatiotemporal scales, and at different levels of biological complexity (e.g. communities, populations, individuals).

Cooperation between population biologists, parasitologists and epidemiologists is necessary. However, "population biologists have historically left zoonosis studies to physicians and public health specialists. The dramatic surge of infectious diseases urgently calls for transdisciplinary cooperations involving population biologists" [47].

Efficient control of factors that facilitate transmission of rodent-borne diseases also needs educational programmes targeting exposed human populations. Scientific cooperation and education require the maintenance of research centres and universities closely connected with services in charge of development and pest control. However, a lack of interest in research on rodent pests in temperate countries has led to accelerated crumbling of departments of rodent biology, often set up in agricultural universities and research centres. This situation is currently very detrimental to fundamental research aimed at enhancing rodent control in public health and agriculture situations worldwide, especially in tropical and Mediterranean countries where rodents and rodent-borne diseases are still causing severe damage.

Cahiers Agricultures 1998 ; 7 : 285-98.

être des hôtes définitifs pour le schistosome. Cependant la faible prévalence observée en nature et surtout la baisse régulière et significative de cette prévalence chez

les rongeurs, au fur et à mesure que l'on s'éloigne des habitations, montrent que le rôle des rongeurs est à l'heure actuelle négligeable. Néanmoins l'augmentation



Photo 8. Plantations de filaos (*Casuarina* sp.) et labours de parcelles expérimentales mises en place dans la lutte contre le rat des sables (*Psammomys obesus*) en Tunisie (cliché E. Fichet).

Photo 8. Filaos (*Casuarina* sp.) plantations and experimental ploughed lands used to control fat sand rat populations (*Psammomys obesus*) in Tunisia.

régulière des prévalences et des charges parasitaires au cours des 3 années du suivi des populations, ainsi que l'extension spatiale de la maladie chez les rongeurs pendant cette même période (Duplantier et Sene, à paraître) doivent faire envisager la possibilité de la réalisation d'un cycle sauvage, ce qui compliquerait sérieusement la tâche des aménageurs. Au Brésil, des prévalences très élevées de bilharzies ont ainsi été observées chez les rongeurs sauvages dans de nombreux foyers [58] et obligent déjà à modifier les méthodes de lutte. Les observations récentes de Silva et Andrade [59] font apparaître des prévalences de 47 % chez les rongeurs, dans des foyers à prévalence humaine faible (3,3 %), et illustrent bien les risques que peuvent engendrer certaines espèces de rongeurs et l'adaptation rapide des parasites à de nouvelles espèces. Ce constat interpelle en particulier sur l'importance de la prise en compte précoce des particularités locales et des différences potentielles entre systèmes, naturels ou modifiés, dans tous les cas où des modifications ou aménagements des milieux sont envisagés.

Conclusion

La détermination des facteurs de risque de transmission d'agents de maladies humaines par les rongeurs doit prendre en compte les caractéristiques propres à chaque zone, à chaque population de rongeurs et à chaque type d'activité humaine : activités agricoles ou forestières, élevage, chasse, tourisme, etc. La coopération entre biologistes des populations et chercheurs des différents domaines associés à la lutte contre les maladies parasitaires est nécessaire. Diffé-

rentes raisons la mettent cependant sérieusement à l'épreuve. D'une part « les biologistes des populations ont historiquement abandonné l'étude des zoonoses aux médecins et aux spécialistes de la Santé Publique. La résurgence dramatique des maladies infectieuses place au premier plan le besoin urgent de collaboration entre ces disciplines » [47]. Par ailleurs, le constat de différents experts OMS, réunis récemment à Genève, établit la faiblesse des effectifs et la carence extrême des compétences en rodontologie en Europe [60]. Un appel à reconstituer des équipes structurées a été lancé à cette occasion, en particulier en direction des pays méditerranéens très concernés par les modifications de milieu et par les problèmes parasitaires induits par les rongeurs.

Parmi les propositions faites simultanément à cet appel on note la nécessité :

- d'adapter les méthodes d'estimation des populations de rongeurs aux conditions locales et de les concevoir de telle façon que les comparaisons d'une étude à l'autre soient facilitées ;
- d'engager les études à différents niveaux de perception (de la région à la parcelle) et d'organisation (études populationnelles autant qu'individuelles) ;
- d'appuyer les recherches sur des approches systémiques prenant en compte les concepts de l'écologie des paysages et accordant une attention particulière à l'importance des relations « proie-prédateur » ;
- d'envisager le développement de la lutte contre les rongeurs dans ce contexte écosystémique.

Le désintérêt porté actuellement aux dégâts de rongeurs dans les pays tempérés conduit à un effritement accéléré des équipes de rodontologues, jusqu'alors traditionnellement développées dans les secteurs agronomiques de ces pays. Cette

situation est à court terme très pénalisante pour l'acquisition de connaissances fondamentales utilisables dans la lutte contre les rongeurs, à la fois dans le domaine de la santé publique, mais aussi de l'agriculture, pour tous les pays, notamment tropicaux et méditerranéens, où ces problèmes se posent encore avec acuité ■

Références

1. Saucy F. Density dependence in time series of the fossorial form of the water vole, *Arvicola terrestris*. *Oikos* 1994 ; 74 : 381-92.
2. Giraudoux P, Delattre P, Habert M, et al. Population dynamics of the fossorial form of the water vole (*Arvicola terrestris* Scherman) : a land usage and landscape perspective. *Agriculture Ecosystems and Environment* 1997 ; 66 : 47-60.
3. Hansson L, Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents : the importance of latitude and snow cover. *Oecologia* 1985 ; 67 : 394-402.
4. Larsson TB. Small rodent abundance in relation to reforestation measures and natural habitat variables in Northern Sweden. *OEPP Bull* 1977 ; 7 : 397-409.
5. Teivainen T. Abundance and distribution of vole damage in Finland in 1983/1984. *Metsäntutkimuslaitoksen Tiedonantoja* 1984 ; 160 : 1-12.
6. Lindström ER, Andren H, Angelstam P. Disease reveals the predator ; sarcoptic mange, red fox predation and prey populations. *Ecology* 1994 ; 75 : 1042-9.
7. Goodman SM. Rattus on Madagascar and the dilemma of protecting the endemic rodent fauna. *Conserv Biol* 1995 : 450-3.
8. Giban J. Luttes à grande échelle, contraintes et difficultés. *OEPP Bull* 1977 ; 7 : 519-21.
9. Duplantier JM, Granjon L, Ba K. Découverte de trois espèces de rongeurs nouvelles pour le Sénégal : un indicateur supplémentaire de la désertification dans le nord du pays. *Mammalia* 1991 ; 55 : 313-5.
10. Duplantier J. Les petits rongeurs indicateurs des modifications du climat, des milieux et des pratiques agricoles dans la vallée du fleuve Sénégal. Actes du colloque : *Eau et Santé dans les contextes du développement*, Dakar, novembre 1994.
11. Trape JF, Godeluck B, Diatta G, et al. The spread of tick-borne borreliosis in West Africa and its relation to sub-saharan drought. *Am J Trop Med Hyg* 1996 ; 54 : 289-93.
12. Duplantier JM, Granjon L, Ba K. Répartition biogéographique des petits rongeurs au Sénégal. *Rev Zool Afr* 1997 ; 111 : 17-26.
13. Spitz F. Les fluctuations de population chez *Microtus arvalis* Pallas, dans les polders de la baie de l'Aiguillon (Vendée). *C R Acad Sc Paris* 1963 ; 257 : 3491-4.
14. Spitz F. Le campagnol des champs en France ; caractères biologiques et démographiques, prévisions de ses pullulations. Colloque FNGPC. *Protection des cultures et des denrées contre les vertébrés* 1976 : 66-78.
15. Jobsen J. Plagues of *Microtus arvalis* in grassland areas in the Netherlands. *OEPP Bull* 1988 ; 18 : 271-6.

16. Lauenstein G. On the influence of some agricultural measures on the abundance of the Common Vole (*Microtus arvalis* Pall.) on grasslands. *Gesunde Pflanzent* 1986 ; 38 : 569-79.
17. Delattre P, Giraudoux P, Baudry J, et al. Land use patterns and types of common vole (*Microtus arvalis*) population kinetics. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 1992 ; 39 : 153-69.
18. Delattre P, Giraudoux P, Baudry J, Quéré JP, Fichet E. Effect of landscape structure on common vole (*Microtus arvalis*) distribution and abundance at several space scales. *Landscape Ecology* 1996 ; 11 : 279-88.
19. Giraudoux P, Delattre P, Quéré JP, Damanje JP. Structure and kinetic of rodent populations, in a region under agricultural land abandonment. *Acta Oecologica* 1994 ; 15 : 385-400.
20. Habert M. Prédiction des risques de dégâts du campagnol terrestre et réseaux d'observations. *La Défense des Végétaux* 1987 ; 248 p.
21. Andersson M, Erlinge S. Influence of predation on rodent populations. *Oikos* 1977 ; 29 : 591-7.
22. Erlinge S, Göransson G, Hansson L, et al. Predation as a regulating factor on small rodent populations in southern Sweden. *Oikos* 1983 ; 40 : 36-52.
23. Lochmiller RL. Immunocompetence and animal population regulation. *Oikos* 1996 ; 76 : 594-602.
24. Habert M. Fonctionnement des réseaux d'alerte et évolution des densités du campagnol terrestre en France. *OEPP Bull* 1988 ; 3 : 423-7.
25. Jonkers D, Van Wijngaarden A. Continental vole plagues may still occur. *Landbouwkundig Tijdschrift* 1975 ; 87 : 157-9.
26. Frank F. The causality of microtine cycles in Germany. *J Wildlife Manag* 1957 ; 21 : 113-21.
27. Babich N, Gerasimov S, Yakolev A. The influence of the anticoagulant control measures on the population structure in the common vole (*Microtus arvalis* Pallas). *Mammalia* 1993 ; 57 : 621.
28. Adamczewska-Andrzejewska K, Bujalska G, Mackin-Rogalska R. The dynamics of a rodent community in Agroecoenosis. *Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences, Série Sciences Biologiques* 1979 ; 27 : 723-9.
29. Ryszkowski L, Myllymaki A. Outbreaks of *Microtus arvalis* and microtine rodents in Central and Eastern Europe. *Ecol Bull* 1975 ; 19 : 57-64.
30. Dobrokhotov B, Baranovskii P, Demidova T. Peculiarities of habitat distribution of the sibling species ; *Microtus arvalis* and *Microtus rossiaemerdionalis* (Rodentia, Microtinae), and their role in natural tularemia foci of field meadow type. *Zoological Zhurnal* 1985 ; 64 : 269-75.
31. Malczewski A, Rocki B, Ramisz A, Eckert J. *Echinococcus multilocularis* (Cestoda), the causative agent of alveolar echinococcosis in humans : first record in Poland. *J Parasitol* 1995 ; 81 : 318-21.
32. Lucius R, Bilger B. *Echinococcus multilocularis* in Germany : increased awareness or spreading of a parasite ? *Parasitol Today* 1995 ; 11 : 430-4.
33. Houin R, Liance M. L'échinococcose alvéolaire en France. *Bull Epidémiol Heb* 1983 : 45.
34. Delattre P, Giraudoux P, Pascal M. L'échinococcose alvéolaire. *La Recherche* 1991 ; 230 : 294-303.
35. Giraudoux P. *Utilisation de l'espace par les hôtes du ténia multiloculaire* (*Echinococcus multilocularis*) : conséquences épidémiologiques. Thèse de doctorat. Université de Dijon, Ecologie, 1991 ; 107 p.
36. Craig PS, Deshan L, Macpherson CNL, et al. A large focus of alveolar echinococcosis in central China. *Lancet* 1992 ; 340 : 826-31.
37. Giraudoux P, Vuitton D, Bresson-Hadni A, et al. Mass screening and epidemiology of alveolar echinococcosis in France, Western Europe and in Gansu, Central China ; from epidemiology towards transmission ecology. In : Ito J, Sato N, eds. *Alveolar echinococcosis ; strategy for eradication of alveolar echinococcosis of the liver*. Sapporo 060, Japan : Fuji Shoin, 1996 : 197-211.
38. Rausch RL. Life-cycle patterns and geographic distribution of *Echinococcus* species. In : Thomson RCA, Lymbery AJ, eds. *Echinococcus and hydatid disease*. Oxon : CAB International, Wallingford, 1995 : 89-134.
39. Pollitzer R. Plague. *WHO Monograph* 1954, series n° 22.
40. Isaacson M. The ecology of *Praomys (Mastomys) natalensis* in Southern Africa. *Bull OMS/WHO* 1975 ; 52 : 629-36.
41. Desjeux P, Dedet JP. Écologie d'un foyer de leishmaniose cutanée dans la région de Thiès (Sénégal, Afrique de l'Ouest) : 7. Synthèse épidémiologique après cinq années d'observations et hypothèse de fonctionnement. *Bull Soc Pathol Exot* 1982 ; 75 : 620-30.
42. Le Guenno B. Les nouveaux virus. *Pour la Science* 1995 ; 212 : 36-44.
43. Gonzales JP. Des virus, des rongeurs et des fièvres. *ORSTOM Actu* 1995 ; 47 : 23-31.
44. Swanepoel R, Leman PA, Burt FJ, Zachariades NA, Brooks LEO, Zaki SR, Peters CJ. Experimental inoculation of plants and animals by Ebola virus. *Emerg Infect Dis* 1996 ; 2 : 321-5.
45. Gonzales JP, McCormick JB. Essai sur un modèle de coévolution entre arénavirus et rongeurs. *Mammalia* 1986 ; 50 : 425-38.
46. Gonzales JP, Vidal P. Ebola : les arcanes d'un virus mortel. *ORSTOM Actu* 1996 ; 49 : 16-21.
47. Schrag SJ, Wiener P. Emerging infectious diseases ; what are the relative roles of ecology and evolution ? *Trends Ecol Evol* 1995 ; 10 : 319-24.
48. OMS. Lutte contre les leishmanioses. Genève : OMS, *Série de Rapports techniques* 1990 ; 178 p.
49. TDR News. Se prémunir de la leishmaniose grâce à l'éducation pour la santé. *TDR News* 1995 ; 47 : 1-2.
50. Kam M, Degen A. Efficiency of use of Saltbush (*Atriplex halimus*) for growth by fat sand rats (*Psammomys obsesus*). *J Mammalogy* 1989 ; 70 : 485-93.
51. Zaïme A, Gauthier JY. Comparaison des régimes alimentaires de trois espèces sympatriques de Gerbillidae en milieu saharien, au Maroc. *Rev Ecol (Terre et Vie)* 1989 ; 44 : 153-63.
52. Ben Ismail R. Méthodes de contrôle des rongeurs en particulier dans le cadre de la lutte contre les leishmanioses. In : *WHO Meeting on rodent ecology, population dynamics and surveillance technology in Mediterranean countries*. Genève, avril 1992 ; 6 p.
53. Rioux JA, Meriones shawi. In : *WHO Meeting on rodent ecology, population dynamics and surveillance technology in Mediterranean countries*. Genève, avril 1992 ; 2 p.
54. Francllet A, Le Houérou HN. Les Atriplex en Tunisie et en Afrique du Nord. VII : Protection des formations naturelles et des plantations. *FAO, Rome, Rapport Technique* 1971 ; 7 : 86-93.
55. Duplantier JM. Les maladies transmissibles à l'homme, associées aux genres *Arvicanthis* et *Mastomys* (Rongeurs, Muridés). In : *WHO Meeting on rodent ecology, population dynamics and surveillance technology in Mediterranean countries*. Genève, avril 1992 ; 3 p.
56. Combes C, Léger N, Golvan YJ. Le rôle du rat dans la dynamique de l'endémie schistosomienne en Guadeloupe. *C R Acad Sc Paris* 1975 ; 281 : 1059-61.
57. Sene M. *Étude de la schistosomiase intestinale à Schistosoma mansoni chez les rongeurs sauvages de Richard-Toll (Sénégal) : suivi de l'infestation naturelle et transmission expérimentale*. Thèse de 3^e cycle. Université Cheik Anta Diop, Dakar, 1994 ; 87 p.
58. Rey L. Non human vertebrate hosts of *Schistosoma mansoni* and schistosomiasis transmission in Brazil. *Res Rev Parasitol* 1993 ; 53 : 13-25.
59. Silva TMC, Andrade ZA. Infecção de roedores silvestres pelo *Schistosoma mansoni*. *Mémoire. Inst. Oswaldo Cruz*, 1989 ; 84 : 227-35.
60. OMS. Recommendations of rodent consultative group. In : *WHO Meeting on rodent ecology, population dynamics and surveillance technology in Mediterranean countries*. Genève, 1992 ; 2 p.
61. Duhamel R. *Influence des caractéristiques paysagères sur la distribution spatiale et la cinétique des populations du campagnol terrestre (Arvicola terrestris Scherman)*. DEA Évolution et Écologie. Montpellier, 1994 ; 23 p.

Résumé

L'homme partage avec les rongeurs ses récoltes ainsi que de nombreux parasites. Chaque modification de milieu, chaque changement d'activité constituent autant d'occasions d'augmenter les risques liés à la présence des rongeurs. Certains des mécanismes biologiques, qui président aux contrôles de leurs populations, sont à présent identifiés ; leur connaissance permet une première évaluation des niveaux de risque et de l'impact de certains aménagements. Chaque système présente cependant des caractéristiques locales qui modulent l'expression de ces règles générales. La lutte contre les rongeurs et leurs nuisances passe donc nécessairement par l'obtention de connaissances à plusieurs échelles d'espace, de temps et d'organisation biologique, qui permettent l'adaptation aux contextes locaux. Elle passe également par le transfert des connaissances aux populations humaines qui sont exposées aux risques. Cette double condition ne peut être satisfaite que par le maintien de structures de recherches performantes, en relation directe avec les services d'application de la lutte.