



ENJEUX SCIENCES

FAUNE SAUVAGE, BIODIVERSITÉ ET SANTÉ, QUELS DÉFIS ?

SERGE MORAND, FRANÇOIS MOUTOU,
CÉLINE RICHOMME, COORD.

éditions
Quæ

FAUNE SAUVAGE,
BIODIVERSITÉ ET SANTÉ,
QUELS DÉFIS ?

FAUNE SAUVAGE, BIODIVERSITÉ ET SANTÉ, QUELS DÉFIS ?

SERGE MORAND, FRANÇOIS MOUTOU, CÉLINE RICHOMME,
COORDINATEURS

Éditions Quæ
RD 10
78026 Versailles Cedex

© Éditions Quæ, 2014
ISBN : 978-2-7592-2203-2

Le code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique. Toute reproduction, partielle ou totale, du présent ouvrage est interdite sans autorisation des éditeurs ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, 75006 Paris.

Sommaire

Remerciements	6
Préface.....	7
Avant-propos : biodiversité et santé animale... quel rapport ?	15

BIODIVERSITÉ, ÉCOLOGIE ET MALADIES INFECTIEUSES

Quels sont les effets de la biodiversité sur les maladies parasitaires ?	21
La vie des parasites.....	21
Amplification <i>versus</i> dilution	24
Les limites de l'effet de dilution	26
Les modifications de la biodiversité.....	28
Autres perspectives liant biodiversité et maladies parasitaires	29
La diversité génétique des hôtes et la transmission de maladies infectieuses... ..	30
Conclusion	30

Quel est l'impact des espèces introduites sur l'émergence de maladies ?	31
Comment circulent les agents pathogènes suite à l'introduction d'une espèce hôte ?.....	32
Conséquences des introductions d'hôtes sur le contrôle des maladies	36
Conclusion	37

Peut-on parler d'une écologie de la transmission des agents pathogènes ?	39
Une distribution spatiale hétérogène	40
Prédation, régime alimentaire et transmission	41
Densité de l'hôte définitif et transmission	45
Conclusion	47

QUAND LES ANIMAUX PRENNENT SOIN DE LEUR SANTÉ

À quoi servent les parasites ?	51
Les parasites, un remède contre les maladies ?.....	51
Les parasites, « clés de voûte » des communautés ?	52
Les parasites, agents de stabilité écologique ?	53
Les parasites, une explication au sexe ?.....	54
Les parasites, catalyseurs de spéciation ?	56
Conclusion	58



Que sait-on de la résistance et de la tolérance aux agents pathogènes chez les animaux sauvages ?	59
Quand se défendre coûte	60
Résister aux parasites	61
Tolérer les parasites	62
Quand tolérer permet de mieux résister aux parasites	64
Implications pour la santé animale et humaine	64
Conclusion	65
Les animaux sauvages se traitent-ils aux antibiotiques naturels ?	67
La fourmi des bois : un exemple de médication collective	68
Effet de la substance sur les pathogènes	69
Effet de la substance sur les animaux qui l'utilisent	69
Un choix actif ?	70
Un comportement prophylactique ou curatif ?	72
Une diminution des coûts de la résistance ?	72
Conclusion	73
Les animaux pratiquent-ils la médecine par les plantes ?	75
Agents pathogènes des grands singes et automédication	76
Modèles d'exploration chez les ruminants domestiques	81
Conclusion	85

TRAITEMENTS MÉDICAUX ET PHYTOSANITAIRES, ET SANTÉ DE LA FAUNE SAUVAGE

Les traitements pesticides ont-ils un impact sur la santé de la faune sauvage ?	89
Comment mettre en évidence les effets des pesticides sur les animaux sauvages ?	90
Comment estimer les effets aigus des pesticides sur la santé de la faune sauvage ?	93
Conclusion	98
Les animaux sauvages détectent-ils les bactéries antibiorésistantes dans l'environnement ?	99
Les animaux sauvages, des réservoirs de bactéries antibiorésistantes ?	99
Les animaux sauvages, marqueurs de la présence de bactéries antibiorésistantes	102
Conclusion	103
Les vautours peuvent-ils devenir sentinelles ?	105
Le déclin des vautours en Inde	106
Des intoxications en cascade dans les Pyrénées françaises	108
Écotoxicologie des grands nécrophages de France : le réseau Vigilance Poison	109
Conclusion	111

Comment les pesticides attaquent-ils les pollinisateurs ?	113
Pesticides et contamination des matrices apicoles.....	114
Effets des pesticides sur les abeilles.....	115
Effets cocktail des pesticides.....	117
Effets synergiques des pesticides et des agents infectieux.....	118
Conclusion et perspectives.....	119

SANTÉ ANIMALE ET SOCIÉTÉS HUMAINES

Quels questionnements sanitaires en milieu urbain ?	123
L'intrusion en zone urbaine de dangers d'origine animale ou végétale.....	123
La prolifération en ville des espèces animales et végétales commensales.....	128
Conclusion	133
Comment la santé de la faune sauvage est-elle perçue ?	135
Perceptions de la faune sauvage et de la relation homme-nature	136
La faune résistante aux pathogènes ?.....	138
La faune sauvage, un réservoir de maladies du bétail ?.....	140
<i>One Health</i> et la notion de santé environnementale	141
Conclusion	142
Quels services rendus par les écosystèmes ?	145
L'émergence des services écosystémiques.....	146
Quels services en lien avec la biodiversité et la santé de la faune sauvage ? ...	148
Qu'est-ce qu'un service écosystémique de régulation des maladies ?	149
Quelle méthode de construction des services écosystémiques de régulation des maladies ?	150
Conclusion : une stratégie gagnant-gagnant ou la nécessité de compromis ? ...	153
Conclusion : vers une nouvelle écologie de la santé	155
Crise de la biodiversité et crises sanitaires	156
Réconcilier humains et non-humains par une nouvelle écologie de la santé.....	157
Bibliographie	159
Glossaire	183
Liste des auteurs	187

Remerciements

Nous tenons à remercier les organisateurs du congrès Wildlife Disease Association 2012 *Convergence in Wildlife Health* (Lyon, juillet 2012), qui ont permis la tenue d'un atelier « Biodiversité et santé animale ». Nous remercions tout particulièrement Marc Artois et Emmanuelle Gilot-Fromont pour nous avoir donné l'impulsion de cette journée de rencontres scientifiques, d'échanges et de discussions.

La qualité des présentations données à l'occasion de cet atelier nous a encouragés à proposer aux Éditions Quæ cet ouvrage, qui restitue les principaux thèmes abordés et quelques nouveaux, mais toujours à l'interface entre biodiversité et santé animale. Nous remercions les contributrices et les contributeurs des chapitres pour leurs réponses positives à nos diverses sollicitations, mais aussi et surtout pour la qualité et l'originalité de leurs textes.

Nous remercions tout particulièrement Michel Gauthier-Clerc pour sa contribution à l'organisation de l'atelier en 2012 et à la genèse du présent ouvrage.

Enfin, nous remercions l'éditeur de nous avoir fait confiance.

Préface

En ces temps où l'on parle beaucoup de biodiversité, l'étude longtemps négligée des relations entre organismes hôtes et parasites — ces derniers incluant les procaryotes et les virus — prend désormais son essor, ce que justifient les questions de santé publique, mais aussi de bien-être animal, et fait émerger de nombreuses questions parmi lesquelles : quelle est la nature des relations entre niveaux de biodiversité (spécifique ou génétique) et transmission de maladies parasitaires ? Qu'en est-il de la spécificité parasitaire, quand on connaît l'immense variation génétique et phénotypique des organismes ? Les variations de biodiversité peuvent-elles avoir des effets de dilution ou au contraire d'amplification sur les transmissions et les infections parasitaires ? Ces dernières seraient-elles moins fréquentes quand une biodiversité élevée limite les contacts entre espèces compétentes ? Autrement dit, la conservation de la biodiversité aurait-elle des effets positifs en matière de santé publique ? Le parasitisme a-t-il toujours et partout des effets négatifs sur les organismes hôtes ou se peut-il qu'il leur soit parfois bénéfique ? Quelles sont les conséquences sur l'état sanitaire de la faune sauvage, mais aussi des populations humaines, de l'usage des biocides de synthèse ? De manière encore plus fondamentale, quel rôle les parasites jouent-ils dans l'évolution, la mise en place et la configuration éco-évolutive des systèmes vivants ? Ce livre illustre opportunément les avancées faites dans ces différents domaines, même si bien des questions demeurent encore sans réponse et que d'autres surgissent du fait des changements que subit le monde incertain dans lequel nous vivons.

Que les parasites fassent du mal aux organismes qu'ils attaquent, personne n'en doute puisqu'ils prélèvent aux dépens de leurs hôtes de quoi se nourrir et se perpétuer. C'est le côté sombre de Janus, divinité à deux faces de la mythologie romaine. Pour se défendre contre ces agressions, ou à tout le moins les tolérer, d'innombrables mécanismes ont été sélectionnés : défenses comportementales mais surtout physiologiques qu'explore



l'immuno-écologie. Cette discipline en plein essor vise à comprendre la complexité des mécanismes immunitaires dans ses implications écologiques et évolutives, en particulier les compromis entre coûts et bénéfices générés par les systèmes de défense et de tolérance. Dans la course aux armements que se livrent hôtes et pathogènes, les parades inventées foisonnent, y compris des traitements antibiotiques naturels qui témoignent parfois des ruses de l'évolution. Certes, l'automédication pourrait avoir une connotation quelque peu panglossienne si on appliquait le mot chaque fois qu'un animal se sent mieux après avoir brouté telle ou telle herbe, mais on trouve chez les insectes d'étonnants cas d'automédication, tels ces papillons monarques qui, lorsqu'ils sont infectés par des protozoaires parasites qu'ils transmettent à leurs descendants, prennent bien soin de pondre leurs œufs sur des plantes toxiques qui réduisent la croissance du pathogène. C'est une fois encore les insectes sociaux qui nous surprendront le plus par cet exemple spectaculaire de médication collective, forme remarquable d'immunité sociale qui coûte moins cher que l'activation d'un système immunitaire classique : certaines fourmis enfouissent par centaines des boulettes de résine dans leurs fourmilières aux fins de médication collective, la résine inhibant la croissance des colonies bactériennes et fongiques, promptes à se développer dans l'atmosphère confinée de cet habitat souterrain.

Comme on pouvait s'y attendre, le cas des espèces envahissantes est particulièrement préoccupant en raison de leur rôle potentiel dans l'émergence ou la réémergence de pathologies. Le risque est grand de voir réédités des cas semblables à ces tristes exemples que furent l'éradication de tant d'espèces d'oiseaux endémiques de l'archipel d'Hawaï à la suite de l'introduction accidentelle de la malaria aviaire, ou encore la mort à travers le continent africain de millions de bovidés domestiques et sauvages qui furent victimes de la peste bovine introduite au XIX^e siècle avec des bovidés domestiques. On pourrait multiplier de tels exemples dont certains démontrent une fois de plus le danger que font courir les espèces introduites aux organismes autochtones, pouvant parfois soulever des problèmes de santé publique. C'est le cas des tamias de Sibérie, réservoirs de borréliose humaine (maladie de Lyme)

qui constituent des petites populations férales en France, ou celui du virus *monkeypox* aux États-Unis qui, par l'intermédiaire des rongeurs d'Afrique introduits comme animaux de compagnie, infectent les chiens de prairie qui contaminent à leur tour les humains, ou encore cette épée de Damoclès que fait courir sur les canidés la résurgence de la rage qui s'est adaptée au chien viverrin, nouvel hôte indésirable en Europe. S'il est possible que les espèces introduites qui ont laissé derrière elles une partie de leur fardeau parasitaire investissent moins dans l'immunité, on peut craindre en revanche que leur caractère conquérant qui a fait leur succès les avantage pour transmettre les agents pathogènes déjà présents, en favorise de nouveaux, amplifie leur circulation, ou suscite des mélanges inédits d'agents infectieux générateurs de nouvelles maladies. Mais il se peut aussi que des organismes introduits soient réfractaires aux cycles parasitaires d'organismes autochtones, comme le montre l'exemple de poissons introduits de Polynésie française dans les eaux des îles Hawaï dont les stocks avaient été épuisés par surpêche. Décidément, la mondialisation des échanges n'en finit pas de réserver des surprises, tout n'étant pas partout et toujours négatif. Les parasites jouant un rôle déterminant dans la structuration et le fonctionnement des réseaux trophiques, qu'en est-il d'une éventuelle réorganisation de ces réseaux par les parasites allochtones ? Vaste sujet à peu près totalement inexploré mais d'autant plus intéressant qu'il semble bien que les parasites puissent modifier les réseaux par des changements topologiques et des modifications des traits phénotypiques des hôtes.

Mais les parasites peuvent aussi faire du bien — c'est la face positive de Janus — si bien qu'on ne peut éluder cette question : à quoi peuvent-ils bien servir ? La question peut paraître sans objet puisque, constituant près de la moitié des espèces vivantes, les parasites jouent un rôle tellement structurant qu'on ne peut imaginer ce que serait le monde sans eux. Certains aspects positifs peuvent paraître anecdotiques, voire idiosyncratiques, tels ces chevesnes parasités par des vers acanthocéphales en meilleure forme que les individus sains parce que moins sensibles à l'accumulation de métaux lourds. D'autres le sont moins : sait-on que certaines maladies auto-immunes comme le diabète, la maladie



de Crohn ou la sclérose en plaques sont moins fréquentes chez les populations soumises à de nombreuses parasitoses ? Dans le contexte d'une médecine darwinienne en émergence dans les pays industrialisés, le tout-aseptisé commence à céder le pas à des comportements plus nuancés. On parle même d'une thérapie helminthique consistant à ingurgiter des vers ou leurs œufs ou d'une nouvelle forme d'hygiène qui ménage l'écosystème de la peau si l'on évite de se laver trop souvent.

À côté de ces aspects portant sur la santé immédiate des organismes, on sait depuis longtemps que les parasites peuvent jouer un rôle régulateur par leurs fonctions densité-dépendantes, ce qu'illustrent les relations cycliques entre nématodes parasites et populations de Lagopèdes d'Écosse. Est-il vrai aussi, comme le propose l'hypothèse d'un effet de dilution, qu'une biodiversité élevée diminuerait les risques de transmission des pathogènes, ce qui serait à ajouter à l'impressionnante liste des services écosystémiques fournis par la biodiversité ? Ce serait trop beau et un peu simpliste car il semble bien, comme le suggèrent les cycles complexes de transmission de l'échinococcose alvéolaire, zoonose rare mais potentiellement mortelle chez l'homme, que les modalités de transmission sont fonction d'attributs « communautés-spécifiques », donc propres à chaque assortiment d'espèces. De fait, la forte variabilité constatée de la prévalence du parasite chez le renard, hôte définitif du parasite, est indépendante des variations de richesse des communautés d'hôtes intermédiaires (micromammifères) qui, pratiquement tous, présentent une remarquable homogénéité dans leur distribution.

De manière encore plus radicale, plus existentielle pourrait-on dire, on a quelque raison de penser que le paradoxe du sexe pourrait être résolu s'il est vrai que, comme l'ont brillamment proposé William Hamilton et John Maynard-Smith, le maintien, la dominance, puis l'exclusivité de formes sexuées chez des espèces à mode de reproduction initialement mixte s'établissent par des mécanismes de sélection fréquence-dépendante négative dans les systèmes hôtes-parasites. Les parasites seraient alors à l'origine de la reproduction sexuée qui permettrait aux hôtes d'échapper à leurs parasites grâce au renouvellement par la reproduction sexuée de combinaisons génétiques toujours nouvelles.

Au final, abandonnant une posture manichéenne consistant à opposer le mal que font les parasites au bien qu'ils peuvent apporter, ne vaudrait-il pas mieux les considérer tels qu'ils sont, composantes ontologiquement constitutives des communautés vivantes ? Leurs fonctions de médiateurs des exclusions mais aussi des coexistences sont désormais bien connues depuis les expériences de Park sur les *Tribolium*, celles qui démontrent les mécanismes de coexistence d'*Anolis* sur de petites îles des Caraïbes, ou encore l'hypothèse de Daniel Janzen et de Joseph Connell qui stipule que les parasites végétaux contrôlent la structure des peuplements d'arbres dans les forêts tropicales et garantissent leur richesse spécifique par des mécanismes de densité-dépendance qui laissent le soin aux parasites d'éliminer préférentiellement les jeunes plantules quand leur densité atteint un certain seuil. Et que dire enfin de ces parasites manipulateurs qui, tel un chef d'orchestre animant ses marionnettes, bricolent à leur avantage le comportement et la physiologie de leurs hôtes ?

Enfin, ce livre montre comment et pourquoi la dimension sociétale des interactions hôtes-parasites est devenue un point majeur des relations qu'entretiennent les sociétés humaines avec la biodiversité, étant entendu que la forme que prennent ces relations est singulière à chaque société, comme le reconnaît l'ethnozoologie. Les leçons tirées des grandes crises récentes de santé humaine et animale amènent à associer les risques encourus par la faune sauvage à ceux que cette même faune peut faire courir aux autres, considérant l'ensemble des acteurs de ces jeux complexes comme un tout indissociable. Dans cette perspective, les objectifs de gestion sont aujourd'hui d'équilibrer les impacts sur les différents compartiments des écosystèmes. À cet égard, l'initiative *One Health* est prometteuse dans la mesure où les actions et politiques de gestion cherchent à développer une « santé environnementale » associant le vivant humain, le vivant non-humain et leur environnement dans une logique de « santé pour tous ». La santé des écosystèmes, parfois aussi appelée « bien-être environnemental », devient alors une option privilégiée d'une biologie de la conservation qui ne repose plus seulement sur la lutte contre la perte des habitats naturels et l'extinction des espèces, mais considère désormais tout ce qui



peut affecter la santé des écosystèmes et promouvoir le bien-être de leurs composantes vivantes. Dans cette logique, la lutte contre les épizooties et les pandémies passe par le renforcement de la conservation de la faune sauvage, ce que propose l'initiative « Un monde, une seule santé » (*One World, One Health*) qui met en exergue l'interdépendance entre santé humaine et conservation des écosystèmes. Pour épouser la rhétorique actuelle sur les services écosystémiques, popularisée par le Millennium Ecosystem Assessment, la meilleure façon de préserver ces services de manière durable est certainement d'adhérer à cette initiative de la World Conservation Society, qui relie dans sa charte des objectifs de préservation de la biodiversité, de santé humaine et de santé animale. Nul ne peut prétendre qu'un monde sans parasites serait plus sain car il serait tellement différent que nous ne pouvons même pas imaginer ce qu'il serait. S'il est vrai que la disparition des parasites les plus virulents restera toujours un objectif prioritaire et indiscutable, dans bien des cas, l'option consistant à favoriser la tolérance et la résistance des hôtes à leurs parasites est de loin préférable à l'administration des thérapies « dures » faisant appel à des antibiotiques, vaccins et pesticides. Il suffit pour s'en convaincre de constater les ravages qu'inflige à ce service écosystémique fondamental qu'est la pollinisation le déversement dans le milieu naturel d'une infinité de molécules nocives ou létales, parmi lesquelles les néonicotinoïdes, d'introduction récente, provoquent des hécatombes chez les abeilles. Ou encore l'effondrement de ce service millénaire d'assainissement qu'assuraient les grands vautours en Inde avant que leurs effectifs soient décimés par ce produit vétérinaire qu'est le diclofénac, entraînant, outre des coûts d'assainissement prohibitifs, la résurgence de maladies comme le botulisme et la rage. Quant à l'invasion de l'environnement par des bactéries antibiorésistantes que l'on trouve aujourd'hui presque partout, y compris dans les régions arctiques et antarctiques les plus reculées, c'est assurément une pollution antibiotique.

On le voit, ce livre ouvre de multiples perspectives et champs de réflexion sur les relations entre biodiversité et santé des écosystèmes, mais aussi sur les pratiques qu'il convient d'adopter pour conserver le tissu vivant des écosystèmes, lequel englobe

les fardeaux parasitaires des espèces. En ces temps d'incertitude sur les trajectoires écologiques et évolutives des systèmes vivants, une veille sanitaire s'impose de toute évidence non pas seulement pour « améliorer la santé » des organismes, mais plutôt pour conserver les conditions de leur libre évolution.

Jacques Blondel
Directeur de recherche émérite au CNRS

Avant-propos : biodiversité et santé animale... quel rapport ?

Le présent ouvrage fait suite à un atelier consacré au thème de ce livre, tenu à l'occasion de la première conférence jointe de la Wildlife Disease Association et de sa section européenne, à Lyon en 2012.

Le thème intrigue car il peut prêter à confusion ou faire polémique et confronte des approches disciplinaires habituellement éloignées. Les premières lignes de cet avant-propos répondent à la préoccupation académique de définir le sujet puis en retracent la genèse depuis les années 1970. À cette époque en effet, la rage du renard en se propageant en Europe soulevait pour la première fois la question du rapport entre la diversité des espèces de faune sauvage et la santé publique.

La question de la « santé animale » est-elle pertinente en recherche ? La santé, « état complet de bien-être physique, mental et social » (préambule à la Constitution de l'OMS en 1946), est un concept anthropocentré. À ma connaissance, il n'y a pas de définition écologique de la santé. En 1974, au moment de choisir mon sujet de thèse, les écologues ne s'intéressaient pas à la morbidité, ni à la mortalité des animaux. « La santé », comme démarche d'étude, à l'époque ne s'intéressait à l'écologie que par ses aspects pathogéniques : les microbes tuent, les animaux les portent et nous les transmettent. Pour les pastoriens le microbe était le mal, et le mot synonyme d'agent pathogène. Les maladies animales étaient des ennemis à combattre, et tuer l'animal malade permettait de sauver la vie de l'humain qui devait le manger (éradication de la tuberculose bovine, de la brucellose...).

Le mot « biodiversité » est apparu entre le lancement du programme *Man and Biosphere* de l'Unesco en 1971 et le Sommet de Rio en 1992. La biodiversité est une notion descriptive et fonctionnelle, à laquelle l'écologie politique a conféré une valeur sociale. Protéger la nature, c'est protéger la « nature humaine »,



l'humanité, comme l'écrit le précurseur Romain Gary dans *Les racines du ciel* en 1956. Le *Printemps silencieux* de Rachel Carson (1962) faisait le lien : notre prospérité pollue la faune. Beaucoup plus tard, la perturbation des systèmes écologiques dévoilait les « liaisons dangereuses » et mortifères entre l'humanisation des écosystèmes et la propagation des maladies (Macdonald, 1996).

L'apparition du Sida à un moment où le monde se voyait débarrassé du fléau des maladies infectieuses grâce aux antibiotiques a fait surgir un angoissant fantasme : les maladies infectieuses dérivent de notre zoophilie ! Les zoonoses sont la source des maladies émergentes (Taylor *et al.*, 2001, repris et amplifié par Jones *et al.*, 2008 ; lire en contrepoint Gualde, 2006).

Les études réalisées pour atteindre les Objectifs du Millénaire pour le développement (ONU, New York, 2000) nous mettent face à une urgence : où trouver les protéines qui nourriront les humains au XXI^e siècle (Chivian et Bernstein, 2008) ? Si on vide les océans de leurs poissons, si on cannibalise les primates, si on chasse les chauves-souris, si on engraisse les rats dans les palmeraies à huile, notre santé s'améliorera-t-elle vraiment ?

Le développement soutenable serait la solution. Imaginons un cycle agro-écologique vertueux : on cultive du riz, on nettoie les rizières avec des canards qui les fertilisent, on mange les canards et le riz ! Protéines et céréales produites dans un système durable. Seul problème : la grippe aviaire que véhiculent et transmettent les canards...

Au fait, pourquoi la rage ne persiste-t-elle pas dans les parcs nationaux africains ? Le chien, meilleur ami de l'homme civilisé, lui transmet la rage, la leishmaniose et l'hydatidose ; bien adapté au mode de vie pavillonnaire, le chat de compagnie répand sur la planète le toxoplasme qui déboussole les baleines et empoisonne les loutres de mer.

Alors que le féminisme bouleverse les sociétés occidentales, le parasitisme est analysé par les écologues comme une « fonction » qui relie les êtres vivants, les femelles sont un moteur de l'évolution en choisissant d'être fécondées par les mâles qui résistent aux parasites, plus attractifs. Les interactions hôtes-parasites sont soutenables (Combes, 1995), l'écologie devient microbienne...