
Le choix de descripteurs paysagers en tant qu'indicateurs d'un risque épidémiologique

Le cas d'Echinococcus multilocularis

Florian TOLLE : *ThéMA UMR 6049 CNRS - Université de Franche-Comté,*
E-mail : florian.tolle@univ-fcomte.fr

Jean-Christophe FOLTETE : *ThéMA UMR 6049 CNRS - Université de Franche-Comté,*
E-mail : jean-christophe.foltete@univ-fcomte.fr

Benoît COMBES : *Entente Rage et Zoonoses, Malzéville*

Florence CLIQUET : *Agence Française de Sécurité Sanitaire des Aliments, Malzéville*

Patrick GIRAUDOUX : *Biologie environnementale EA3184 usc INRA, Université de Franche-Comté*
E-mail : patrick.giraudoux@univ-fcomte.fr

François-Pierre TOURNEUX : *ThéMA UMR 6049 CNRS - Université de Franche-Comté,*
E-mail : francois.tourneux@univ-fcomte.fr

RESUME : *Echinococcus multilocularis (Em) est un parasite responsable chez l'homme d'une maladie grave : l'échinococcose alvéolaire. La contamination humaine peut se produire par ingestion accidentelle d'œufs du parasite. Un programme européen d'épidémiologie, EchinoRisk, est actuellement en cours. En France, ce programme, mené conjointement par l'ERZ (Entente interdépartementale de lutte contre la Rage et autres Zoonoses), l'AFSSA (Agence Française de Sécurité Sanitaire des Aliments) et l'Université de Franche-Comté (UFC - unités de recherche Laboratoire de Biologie Environnementale et ThéMA), a permis jusqu'à présent de collecter 5 820 échantillons localisés de fèces de renards. À ce jour, 1 445 échantillons ont été analysés parmi lesquels 53 ont révélé la présence du parasite. Cette base de données spatialisée a permis de développer sur SIG un protocole de recherche des indicateurs paysagers propices à la présence du cycle parasitaire dans l'environnement, à la suite des travaux de plusieurs équipes d'écologie du paysage. La description de la composition et de la configuration des paysages constitue une étape nécessaire à la compréhension des facteurs de risque. En effet, le paysage conditionne l'utilisation de l'espace par le renard mais aussi la continuité du cycle sylvatique d'Em. Ces paramètres, en influant sur la charge parasitaire dans l'environnement, jouent un rôle dans le risque de contamination. Deux niveaux d'échelle ont été choisis pour définir une typologie des contextes paysagers au sein desquels le parasite est présent. Le calcul de la prévalence de chaque type paysager nous a conduits à hiérarchiser la vulnérabilité attendue dans les 17 cas identifiés. Cette gradation dans le risque a ensuite été représentée spatialement et étendue à l'ensemble du territoire français, permettant ainsi d'évaluer en tout point de l'espace la capacité théorique du paysage à héberger le cycle parasitaire. Une collecte de terrain ciblée sur les zones présumées à risque sur le plan épidémiologique pourrait permettre de valider les hypothèses écologiques et géographiques.*

ABSTRACT: *Echinococcus multilocularis (Em) is a parasite responsible for a severe human disease: Alveolar echinococcosis. Human infection happens by accidental ingestion of parasite eggs. A European parasite survey program, EchinoRisk, is currently in progress. In France, this program is led in a joint effort from the ERZ (Interdepartmental Office for Rabies and other Zoonoses Control), the AFSSA (French Food Sanitary and Safety Agency) and the University of Franche-Comté (departments of Environmental biology and ThéMA). So far 5820 georeferenced fox faeces samples have been collected. To this day, 1445 samples have been analysed and 53 appeared positive to the presence of the parasite. This geodatabase led us to use a GIS in order to identify landscape indices favourable to the parasite's environmental cycle. The description of landscape's composition and configuration is a necessary step to a better understanding of risk factors. Landscape is a factor in the way foxes use their territory but landscape is also playing a key role in the continuity of the natural parasite cycle. These parameters have an influence on the parasite's charge in the environment and therefore have an influence on the contamination risk. Two scale levels have been chosen to create a typology of the different landscape contexts in which the parasite is found. The prevalence in each landscape type led us to classify the 17 identified types from high to low expected vulnerability. Each type has subsequently been mapped and extended to the entire French territory. This allows us to evaluate in each area of the map the theoretical capacity that the landscape holds to host the parasite cycle. A new field survey focusing on high-risk areas could help validate geographical and ecological hypothesis.*

MOTS-CLES : *descripteurs paysagers, risque épidémiologique, Echinococcus multilocularis, analyse de contexte, SIG.*

KEYWORDS: *landscape indices, epidemiological risk, Echinococcus multilocularis, context analysis, GIS.*

Introduction

Echinococcus multilocularis (*Em*) est un parasite responsable chez l'homme d'une maladie grave : l'échinococcose alvéolaire. La contamination humaine peut se produire par ingestion accidentelle d'œufs du parasite. Ces œufs sont répandus dans l'environnement par les renards mais aussi, bien que plus rarement, par les chiens et les chats. Les animaux véhiculant la forme adulte du parasite dans leur intestin évacuent les œufs avec leurs déjections. Dans l'environnement, ces œufs peuvent se retrouver sur des végétaux souillés. C'est en ingérant ces œufs que les micromammifères (principalement Campagnol terrestre et Campagnol des champs), hôtes intermédiaires de l'échinocoque, se contaminent et développent la forme larvaire du parasite. Enfin, c'est la prédation des hôtes définitifs sur les campagnols qui boucle le cycle et permet au parasite d'atteindre le stade adulte. La présence commune des deux hôtes est donc indispensable à la présence d'*Em*. Dans l'environnement, les œufs du parasite peuvent survivre pendant une période allant jusqu'à 8 mois (Veit *et al.*, 1994) quand les conditions de température et d'humidité sont optimales. En effet, une température trop élevée ou une sécheresse excessive entraînent la mort des œufs. La dépendance au paysage des populations d'hôtes intermédiaires (Raoul *et al.*, 2001) et l'influence du paysage sur l'infestation vulpine (Raoul, 2001) ont été abordées en zone d'endémie (Franche-Comté).

Un programme européen d'épidémiosurveillance, EchinoRisk, est actuellement en cours. En France, ce programme, mené conjointement par l'ERZ (Entente interdépartementale de lutte contre la Rage et autres Zoonoses), l'AFSSA (Agence Française de Sécurité Sanitaire des Aliments) et l'Université de Franche-Comté (UFC), a permis jusqu'à présent de collecter 5 325 échantillons localisés de fèces de renards dans 37 départements du nord et de l'est de la France. Dans l'optique d'une évaluation du risque épidémiologique, la caractérisation des paysages au sein desquels le parasite est présent semble décisive. Cette description implique de faire des choix dans les niveaux d'échelle abordés ainsi que dans les indices paysagers de composition et de configuration les plus pertinents à employer. Les facteurs identifiés dans cette démarche devraient permettre d'identifier et de quantifier la vulnérabilité des paysages à l'aléa que constitue la présence du parasite. Une fois cette vulnérabilité déterminée, il restera nécessaire d'intégrer les autres composantes du risque épidémiologique que constituent la présence des hôtes, le caractère favorable des conditions climatiques et bien entendu la présence d'humains et leur utilisation de l'espace.

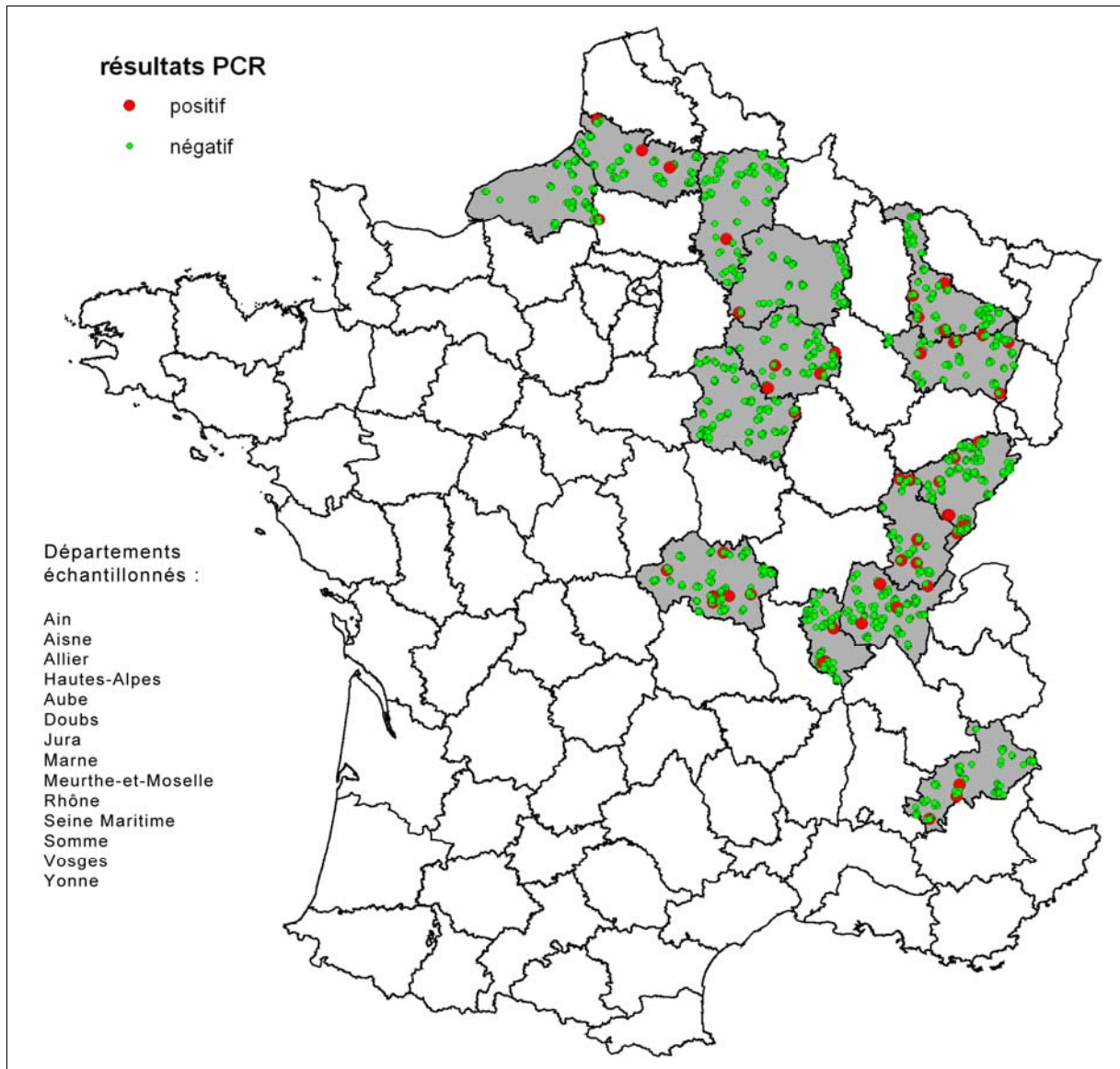


Figure 1 : zone d'étude et résultats PCR (Polymerase Chain Reaction)

Matériel et méthodes

Le protocole de collecte des crottes de renard impliquait le ramassage de 5 fèces dans des placettes de 16 km² (4 km par 4 km) tirées au hasard dans chaque département, hors zones urbaines. Un test de détection d'antigènes parasitaires ELISA a été mené sur 3 237 fèces. Ce test a permis de classer les échantillons comme étant positifs, douteux ou négatifs. L'analyse par PCR (Polymerase Chain Reaction), technique permettant d'identifier l'ADN du parasite, a été réalisée sur les positifs et douteux ELISA de manière à valider le diagnostic. À la suite des PCR, 53 échantillons ont révélé la présence du parasite. Au total, les données utilisables pour l'analyse subséquente sont au nombre de 1 445 dont 53 positifs (figure 1). Étant donné l'étendue de la zone couverte par le programme de collecte (environ 220 000 km²), la base de données d'occupation du sol la plus accessible s'est avérée être la base européenne CORINE Land Cover (CLC). Le caractère de l'étude envisagée nous a conduits à utiliser le format raster à une résolution de 100 m. Deux niveaux d'échelle ont été choisis pour appréhender la problématique du risque de présence du parasite dans le paysage. Le contexte global au sein duquel les renards sont susceptibles de se déplacer, même épisodiquement, ou de se disperser (en cas de surpopulation) a été appréhendé à un rayon de 4500 m (soit 64 km²) constituant un premier niveau d'échelle. En France, le domaine de vie des renards ne dépasse que rarement 10 km² (Artois, 1987 ; Meia, 2003). Ainsi, quelle que soit la densité de population de renard, l'étendue ou la forme de son domaine vital, son âge et son sexe, l'espace utilisé par un renard sera toujours circonscrit dans la zone définie par ce premier niveau d'échelle. Dans un second temps, le paysage tel qu'il est utilisé par les renards a été abordé à un rayon de 1500 m (figure 2). Ce rayon correspond à une superficie de 7 km² ce qui est considéré comme étant légèrement supérieur à l'espace de vie moyen des

renards en France (Meia, 1994). Staubach dans son étude dans le Brandebourg en Allemagne a choisi un rayon d'analyse unique de 2500 m (Staubach *et al.*, 2001) sur la base d'études télémétriques du domaine de vie des renards menées dans cette région.

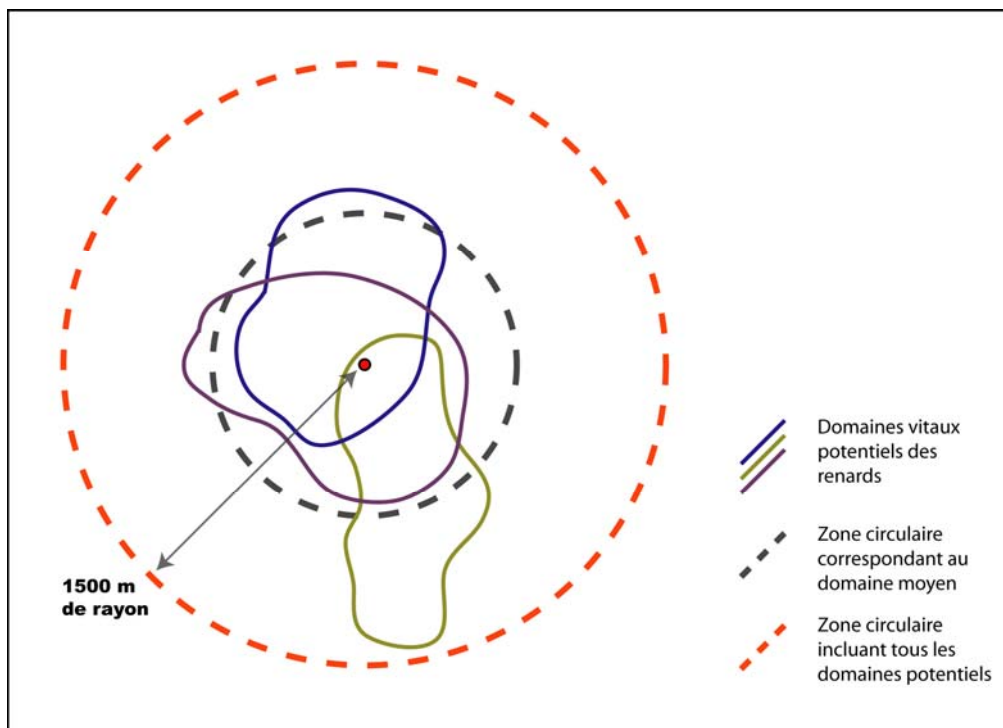


Figure 2 : le choix du second niveau d'échelle

Dans le voisinage de chaque relevé, le paysage peut être caractérisé de diverses façons, si on se réfère aux recensements des indices paysagers utilisés en écologie du paysage (MacGarigal *et al.*, 2002 ; Gustafson, 1998). Pour distinguer les principaux contextes paysagers, la notion de composition est en principe suffisante : il s'agit donc de calculer la fréquence relative de chaque classe d'occupation du sol dans la surface de voisinage. Cette caractérisation s'exprime sous l'expression du « vecteur de composition » utilisée en imagerie (Wharton, 1982 ; Rogala, 1982). Les fréquences des classes d'occupation du sol constituent les variables statistiques sur lesquelles porte l'analyse.

Une stratification spatiale des échantillons a été effectuée de manière à établir une typologie emboîtée des différents contextes paysagers au sein desquels le parasite est présent. L'objectif de cette stratification est de limiter les biais liés à la diversité des paysages couverts par le programme français. Il apparaît déterminant de prendre en compte la diversité des situations épidémiologiques qui peuvent être considérées comme ayant conditionné la présence du parasite. La caractérisation de types paysagers au sein desquels le parasite est identifié fréquemment peut permettre de déterminer les paysages présumés à risque mais aussi, le cas échéant, les paysages où le parasite est systématiquement absent. Une analyse en composante principale réalisée sur les classes 2 et 3 du niveau 1 de la classification CLC (respectivement Territoires agricoles et Forêts et milieux semi-naturels) a permis l'identification des variables les plus structurantes. Les variables paysagères retenues sont les cultures, les prairies, les territoires mixtes, les forêts et les prairies alpines (figure 3).

variable d'occupation du sol	classes Corine Land Cover	dénomination Corine Land Cover
cultures (C)	211	terres arables hors périmètres d'irrigation
prairies (P)	231	prairies
mixte (M)	242, 243	systèmes culturaux et parcellaires complexes territoires principalement occupés par l'agriculture avec présence de végétation naturelle importante
forêt (F)	311, 312, 313	forêt de feuillus forêts de conifères forêts mélangées
prairie alpine (PA)	321	pelouses et pâturages naturels

Figure 3 : les variables paysagères retenues

Ces variables ont été utilisées pour classer les échantillons au premier niveau à 4500 m de rayon par l'algorithme des nuées dynamiques (méthode des k-means) (Hartigan et Wong, 1979).

Résultats

5 types paysagers distincts ont été identifiés selon la variable paysagère dominante. Les types Forêt, Prairial, Mixte, Cultivé et Prairial alpin ont ainsi été élaborés (figure 4).

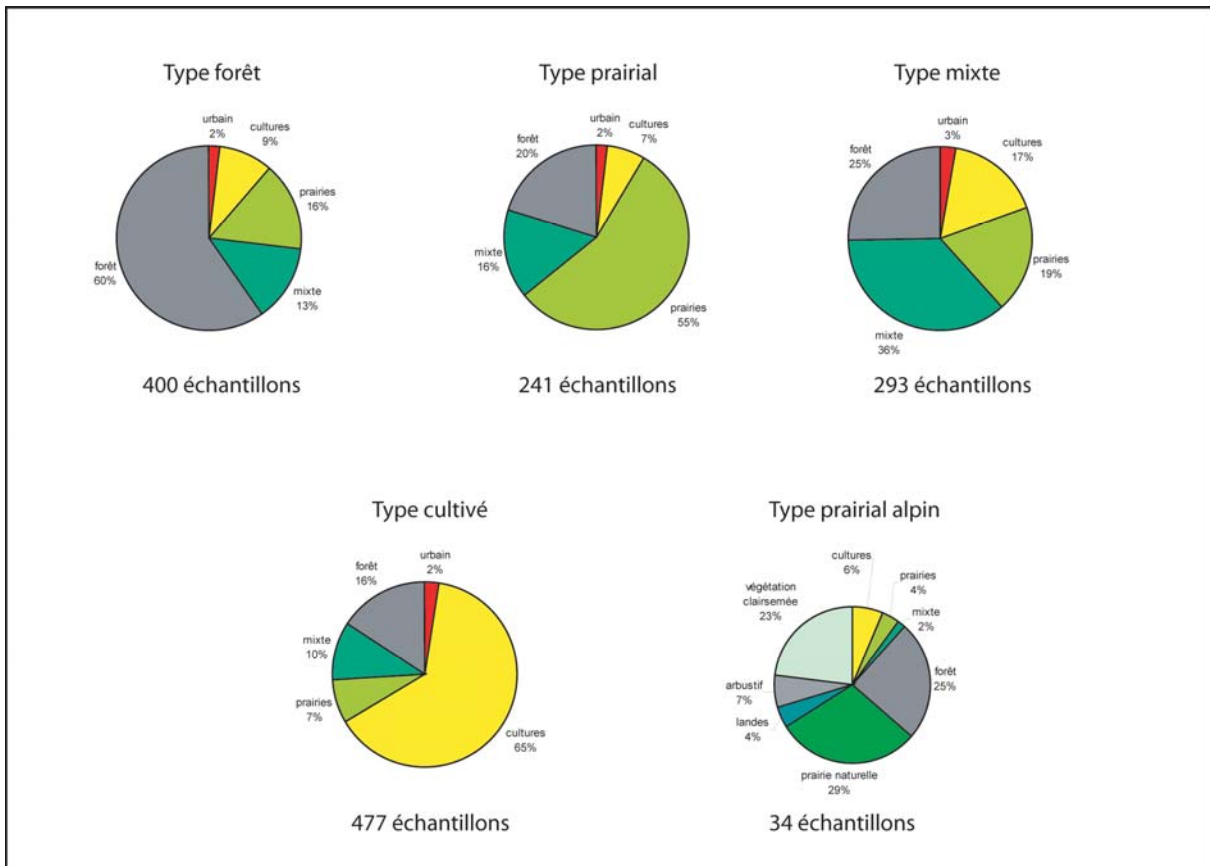


Figure 4 : les 5 types paysagers de premier niveau (rayon = 4 500 m)

Les variables Cultures, Prairies, Mixte et Forêt ont ensuite servi à l'établissement du deuxième niveau de classification au sein de chaque type paysager excepté le type Prairial Alpin qui comportait peu d'individus (n = 34) suite à la première classification. Ce type correspond en fait à un contexte paysager particulier rencontré uniquement en altitude. Pour chacun des autres types, 4 sous-types ont été identifiés conduisant, si nous prenons l'exemple du type Prairial, à l'établissement d'un type dominé par la prairie au premier niveau mais comportant une part importante de cultures au deuxième niveau (sous-type identifié comme Prairie + Cultures), d'un second sous-type ayant une part importante de forêt au deuxième niveau (sous-type Prairie + Forêt), d'un troisième sous-type révélant une proportion importante de mixte (sous-type Prairie + Mixte) et enfin d'un sous-type « Prairial pur » dominé par la prairie aux deux niveaux d'analyse. Cette démarche, répétée pour chacun des types, a conduit à l'établissement de 17 sous-types paysagers distincts.

La typologie établie aux deux niveaux d'échelle a permis d'identifier les caractéristiques des différents contextes paysagers au sein desquels le parasite est présent (figure 5).

type	sous-type	prévalence	nombre de positifs	effectif par sous-type	IC limite inférieure	IC limite supérieure
prairial	prairie+cultures	0	0	25	0	0
forêt	forêt+prairie	1,1	1	91	0	3,28
mixte	mixte+forêt	1,3	1	76	0	3,94
forêt	forêt+cultures	1,45	1	69	0	4,34
prairial	prairial pur	1,8	1	54	0	5,57
cultivé	cultures+prairie	2,3	2	86	0	5,58
cultivé	cultivé pur	2,74	4	146	0,06	5,42
alpin	alpin	2,9	1	34	0	8,93
forêt	forêt pure	3,2	5	156	0,4	6
cultivé	cultures+forêt	3,6	3	84	0	7,62
mixte	mixte+cultivé	4,1	3	72	0	8,9
cultivé	cultures+mixte	4,3	7	161	1,16	7,53
mixte	mixte pur	5,3	4	76	0,1	10
mixte	mixte+prairie	5,8	4	69	0,14	11
forêt	forêt+mixte	5,95	5	84	0,78	11
prairial	prairie+mixte	6,6	6	91	1,4	12
prairial	prairie+forêt	7,04	5	71	0,94	13

moyenne : 3,5% n = 53 n = 1445 IC : Intervalle de Confiance de la moyenne

Figure 5 : typologie paysagère

Le premier constat est que l'on rencontre le parasite dans tous les sous-types paysagers établis, sauf dans le type prairie et cultures. Pour chaque sous-type, la prévalence d'*Echinococcus multilocularis* a été exprimée par le calcul du pourcentage de positifs ainsi que par l'expression de l'intervalle de confiance de la moyenne. Les sous-types ont ensuite été classés par prévalence croissante dans l'optique d'obtenir une hiérarchie de la vulnérabilité paysagère attendue dans chaque cas. Un premier constat semble révéler l'importance des prairies. Une présence notable de prairie est en effet remarquable dans 3 des 4 sous-types paysagers ayant le plus fort taux de positifs. Néanmoins, on constate que c'est au premier niveau (4500 m de rayon) que ce type d'occupation du sol semble influencer le plus sur la prévalence. La classe mixte est aussi surreprésentée dans les plus fortes prévalences rencontrées. Cette classe apparaît dans 6 des 7 sous-types paysagers au sein desquels le parasite est le plus présent. Écologiquement, le fait que les sous-types « purs », c'est-à-dire fortement dominés par un type d'occupation du sol, n'apparaissent que dans les prévalences plus faibles (à l'exception du sous-type Mixte pur mais qui est lui déjà défini par des classes CLC regroupant des éléments paysagers disparates) semble cohérent. Une trop grande uniformité du paysage pourrait ne pas permettre aux renards de trouver à la fois des zones propices à leur fournir abri pendant leurs périodes de repos et des habitats favorables au développement de leurs proies. Cette configuration pourrait ainsi limiter leur densité. Le sous-type comportant la plus forte prévalence est quant à lui défini comme inscrit dans un paysage dominé par la prairie mais offrant localement une part importante de forêt. Le contexte paysager décrit par ce sous-type correspond aux zones d'endémie connues telles qu'elles ont pu être décrites sur les plateaux du Doubs (Giraudoux *et al.*, 2002). La diversité des sous-types paysagers ayant une prévalence importante semble par contre illustrer la diversité des contextes paysagers susceptibles d'héberger le cycle parasitaire. Cela peut s'interpréter de deux manières différentes. Soit le cycle de vie du parasite peut se maintenir dans des conditions moins optimales que celles liées aux pullulations des populations de micromammifères telles qu'un fort taux de prairies dans l'environnement (Giraudoux *et al.*, 1997). Soit la base de données d'occupation du sol (CLC) utilisée ne permet pas de mettre en relief des phénomènes épidémiologiques qui interviendraient à des échelles très fines. Il serait par exemple envisageable

que des petites parcelles de prairies ou de friches (classées sous CLC en tant que mixte) permettent d'entretenir des populations de campagnols suffisantes pour pérenniser le cycle naturel d'*Em*.

La détermination d'environnements paysagers présumés vulnérables à l'échinocoque nous a permis d'envisager une représentation spatiale des paysages à risque. Dans un premier temps, un calcul du pourcentage de chacune des 5 classes d'occupation du sol du premier niveau a été effectué par fenêtre mobile sur l'ensemble du territoire (à l'exception de 3 départements hors zone d'étude manquants au moment de l'analyse). Ces couches ont ensuite été seuillées en fonction des caractéristiques de chaque type issues de l'analyse effectuée en nuées dynamiques. Dans chaque cas, les seuils ont été choisis inférieurs à la moyenne du type de manière à intégrer la totalité des échantillons du type. Ce protocole a permis d'élargir à la totalité de l'espace les caractéristiques des types identifiés d'après les données, conduisant à une représentation spatiale systématique des zones de composition paysagère identique. Certaines zones ne correspondant à aucun des 5 types et ne correspondant donc pas aux contextes rencontrés dans le cadre de la campagne d'échantillonnage n'apparaissent pas.

Dans un second temps, le calcul de proportion d'occupation du sol par fenêtre mobile a été mené au rayon de 1500 m. À nouveau, les 4 sous-types de chaque type ont été identifiés spatialement selon le même protocole. Graphiquement, l'application d'une palette croissante en fonction de la prévalence de chaque sous-type permet de faire apparaître des zones présumées à risques (figure 6).

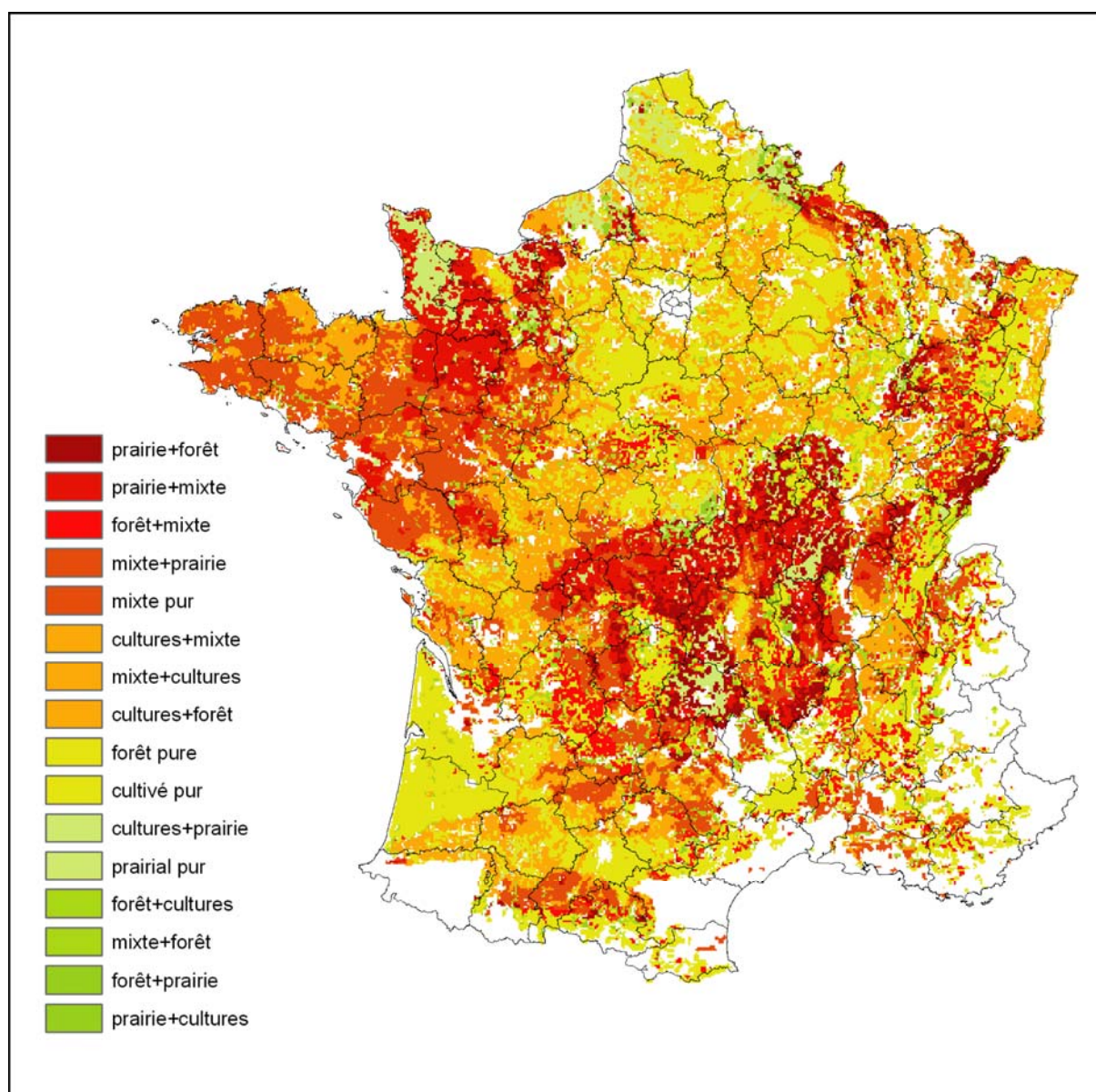


Figure 6 : sous-types paysagers hiérarchisés en fonction de la vulnérabilité attendue

La carte des paysages à risque potentiel apparaît comme cohérente avec les foyers d'endémie connus en Lorraine, Franche-Comté et dans le Massif Central. Elle apporte cependant une plus grande précision dans la délimitation des paysages ayant une vulnérabilité potentielle au parasite, toutes autres conditions égales par ailleurs. Ce niveau de précision et la validité de la prévision pourront être validés et affinés avec l'ajout des nouvelles données collectées dans le cadre du programme français. Ces données pourront aussi être croisées avec les données humaines du registre FrancEchino qui recense depuis 1982 les cas humains diagnostiqués.

Discussion

La base de données spatialisée constituée grâce au travail conjoint de l'UFC, de l'ERZ et de l'AFSSA a révélé un faible nombre d'échantillons positifs. Seuls 3,66 % des fèces récoltés se sont révélés positifs en PCR (53/1 445). Nous avons donc choisi d'appréhender le risque épidémiologique sous l'angle du potentiel qu'un paysage peut avoir pour le maintien du cycle parasitaire d'*Echinococcus multilocularis*. Les œufs d'*Em* constituent le contaminant et, pour que la contamination soit possible, ces œufs doivent être présents dans l'environnement et ingérés. Notre objectif principal a été d'établir une typologie des paysages au sein desquels la campagne de collecte s'est déroulée. Le postulat principal est qu'un paysage où ont été ramassés des échantillons positifs peut être décrit pour ensuite identifier les contextes paysagers analogues sur un plus vaste territoire. Cette démarche est limitée par un certain nombre de facteurs. Tout d'abord, l'extension des zones à risque paysager attendu hors des départements échantillonnés pose problème. En effet, les types paysagers définis sur la zone d'étude sont basés sur les données de cette zone uniquement. Étendre la représentation spatiale de ces paysages au-delà de la zone considérée équivaut à admettre que la répartition du parasite et les facteurs qui conditionnent sa présence ou son absence restent homogènes. Ceci n'est en tout état de cause pas le cas. Tout d'abord pour des raisons climatiques. Les œufs du parasite ne survivent pas à des périodes de sécheresse trop longues ou à des épisodes de chaleur trop élevée. Le climat à l'échelle de la France ne peut pas être considéré comme homogène et sera à considérer pour pondérer les prévisions de risque. D'autre part, la question des hôtes nécessaires au cycle se pose. Si *Vulpes vulpes*, le renard roux, est recensé dans la majeure partie des habitats disponibles en France, sa densité peut varier en fonction de facteurs anthropiques (chasse, piégeage...) ou non (maladies...). La distribution, la densité instantanée et le régime démographique des hôtes intermédiaires sont eux aussi variables à cette échelle : ainsi, l'extension géographique des campagnols (terrestres et des champs) connaît-elle des limites notamment à l'ouest (Finistère) et au sud-est de la France. Ceci sera à intégrer également dans une étude plus exhaustive des phénomènes qui entrent en jeu dans le cycle de vie d'*Em*.

Les niveaux d'échelle choisis l'ont été de manière à garder une certaine cohérence écologique dans l'analyse des données. La question de l'échelle devra être abordée de manière moins partielle en essayant de faire ressortir les échelles paysagères qui permettent de distinguer le plus nettement les facteurs influant sur la positivité des échantillons. De même, il semble nécessaire et important d'ajouter à l'analyse d'autres descripteurs du paysage, notamment ceux concernant la configuration des paysages par l'intermédiaire d'indices paysagers tels que la superficie moyenne des classes d'occupation du sol, la dominance mais aussi la fréquence des contacts entre classes. Ces paramètres pourront ensuite être intégrés dans des modèles de régression logistique binaire qui devraient permettre d'identifier les plus importants d'entre eux sur le plan épidémiologique.

Au final, quand les paramètres biogéographiques et climatiques auront été intégrés, la représentation des paysages présumés vulnérables à l'échinocoque nécessitera d'être validée par de nouvelles campagnes d'échantillonnage sur le terrain qui pourront être ciblées sur les zones identifiées comme à risques.

Conclusion

La base de données sur *Echinococcus multilocularis* nous a permis de développer une typologie des paysages au sein desquels le parasite a été identifié. Le calcul de la prévalence parasitaire dans chacun de ces types nous a conduits à hiérarchiser les paysages en fonction de leur vulnérabilité présumée au cycle parasitaire. Cette démarche nous a permis d'élaborer une première carte des zones à risque sur l'ensemble du territoire français. Ces résultats nécessiteront toutefois la prise en compte de facteurs climatiques et biogéographiques qui jouent un rôle essentiel dans la pérennité de la présence du parasite sur le territoire. Une approche plus fine nécessiterait l'utilisation d'autres sources d'information spatiale (image satellite à haute résolution spatiale) et l'intégration d'autres paramètres susceptibles de jouer un rôle dans l'écologie du parasite et de ses hôtes tels que les indices paysagers descripteurs de la configuration du paysage. La régression logistique binaire devrait permettre de mettre en lumière certains processus intervenant dans la vulnérabilité des paysages et donc dans le risque sanitaire.

Remerciements :

Déborah Gottscheck, Stéphanie Favier et Frantz Catarelli à l'ERZ pour la coordination du programme de collecte de fèces. Denis Augot et Franck Boué à l'AFSSA pour le travail d'analyse en PCR des échantillons. Projet soutenu par le contrat Européen "Eurechinorisk" QLK-2-CT-2001-01995 "Risk assessment and prevention of Alveolar Echinococcosis".

Bibliographie

- ARTOIS M., 1987, « *Vulpes vulpes* » in *Atlas des Mammifères Sauvages de France*, Secrétariat Faune et Flore, Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères.
- Commission of the European Communities, 1992, *CORINE Land Cover Project – Technical Guide*, EUR 12585, Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities.
- GIRAUDOUX P., DELATTRE P., HABERT M., QUÉRÉ J.P., DEBLAY S., DEFAUT R., DUHAMEL R., MOISSENET M.F., SALVI D., TRUCHETET D., 1997, "Population dynamics of fossorial water vole (*Arvicola terrestris* Scherman): a land use and landscape perspective", *Agriculture ecosystems & environment*: 66, pp. 47-60.
- GIRAUDOUX P., DELATTRE P., TAKAHASHI K., RAOUL F., QUÉRÉ J.-P., CRAIG P., VUITTON D., 2002, "Transmission ecology of *Echinococcus multilocularis* in wildlife : what can be learned from comparative studies and multi-scale approaches?", in *Cestode zoonoses : an emergent and global problem*, NATO Sciences Series, IOS press, Amsterdam, pp. 251-262.
- GUSTAFSON E. J., 1998, "Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art?", *Ecosystems*, vol. 1, pp. 143-156.
- HARTIGAN J.A., WONG M.A., 1979, "A k-means clustering algorithm". *Applied Statistics*, 28 (1979), pp. 100-108.
- McGARIGAL K., CUSHMAN S. A., NEEL M. C., ENE E., 2002, *FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps*. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst.
Available at the following web site: www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html
- MEIA J.S., 1994, *Organisation sociale d'une population de renards (*Vulpes vulpes*) en milieu montagnard*, Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel, 208 p.
- MEIA J.S., 2003, *Le Renard : description, comportement, vie sociale, mythologie, observations*, Delachaux et Niestlé, Lausanne, 180 p.
- RAOUL F., DEFAUT R., MICHELAT D., MONTADERT M., PEPIN D., QUERE J.P., TISSOT B., DELATTRE P., GIRAUDOUX P., 2001, "Landscape effects on the population dynamics of small mammal communities: a preliminary analysis of prey-resources variations", *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 56, pp. 339-352.
- RAOUL F., 2001, *Ecologie de la transmission d'Echinococcus multilocularis chez le renard dans l'est de la France : dépendance au paysage et relation proie-prédateur ?* Thèse de doctorat. Université de Franche-Comté, 164 p.
- ROGALA J.P., 1982, *Approche numérique de l'espace agricole. Analyse de l'hétérogénéité et de la structure des unités cartographiques*, Thèse de doctorat, IGA, INA PG, Grignon, 224 p.
- STAUBACH C., THULKE H.-H., TACKMANN K., HUGH-JONES M., CONRATHS F., 2001, "Geographic information system-aided analysis of factors associated with the spatial distribution of *Echinococcus multilocularis* infections of foxes", *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 65 (6), pp. 943-948.
- VEIT P., BILGER B., SCHAD V., SCHÄFER J., FRANK W., LUCIUS R.; 1994, "Influence of environmental factors on the infectivity of *Echinococcus multilocularis* eggs", *Parasitology*, 110, pp. 101-109.
- WHARTON S.W., 1982, "A contextual classification method for recognizing land use patterns in high resolution remotely sensed data", *Pattern Recognition*, vol. 15, n° 4, pp. 317-324.