

LA NOTION DE RÉSERVOIR DE MALADIE TRANSMISSIBLE

Bernard Toma¹, Barbara Dufour¹ et Philippe Dorchies²

RÉSUMÉ

Chaque maladie transmissible possède un réservoir, que l'on peut définir comme « *une entité assurant dans les conditions naturelles la conservation de son agent en tant qu'espèce et sa mise à disposition de sujets réceptifs* ». Dans cet article, après une analyse de publications parues au cours de la dernière décennie, cette définition est proposée, commentée, et la diversité des situations rencontrées en pathologie humaine ou animale est illustrée d'exemples. Pour certaines maladies, notamment celles qui n'affectent qu'une seule espèce, la fonction de réservoir est relativement simple. Pour beaucoup d'autres, en particulier à hôtes multiples, elle peut être complexe, différente dans le temps, dans l'espace et en fonction de la présence et de la densité des populations réceptives. La connaissance des composantes d'un tel réservoir complexe est capitale pour définir des mesures de lutte efficaces contre ces maladies transmissibles.

Mots-clés : réservoir, maladie transmissible, faune sauvage, vecteur.

SUMMARY

For each transmissible disease, one reservoir exists. It can be defined as "*an entity which, under natural conditions, ensures the preservation of the causative agent as a species and its availability to receptive subjects*". This article reviews papers on the subject published in the last decade and offers comments on that definition. Based on a number of examples in human and animal diseases, the diversity of potential situations is illustrated. For certain diseases, primarily those affecting a single species, the reservoir concept is relatively easy to grasp. By contrast, for many others, particularly those affecting numerous hosts, it becomes more complex since one has to consider the distribution in time and space, as well as the presence and density of receptive hosts. The proper understanding of the components in such a complex reservoir is critical to decide on appropriate control measures.

Keywords: Reservoir, Transmissible disease, Maintenance host, Maintenance population.



Savoir comment les agents pathogènes biologiques peuvent persister au sein des populations qu'ils infectent ou infestent est un enjeu majeur de la lutte contre les maladies transmissibles animales et humaines. Comprendre et utiliser correctement la notion de « réservoir » est donc un élément

fondamental de l'épidémiologie des maladies transmissibles.

D'après Ahsford [2003], la première utilisation, en langue anglaise, du terme « *reservoir* » dans un contexte médical remonterait à 1937 et de l'expression « *reservoir host* », à 1913.

* Reçu le 30 octobre 2013, accepté le 25 novembre 2013

¹ Ecole vétérinaire d'Alfort, 94700 Maisons-Alfort

² Ecole vétérinaire de Toulouse, 31076 Toulouse

En langue française, le concept de réservoir dans un contexte médical est apparu quelques décennies plus tôt [Steinfeld et Toma, 2013].

Comme pour beaucoup de concepts, il existe des définitions et des acceptions un peu différentes dans la littérature scientifique pour cette notion essentielle en épidémiologie, de réservoir d'agent pathogène biologique.

Il est alors tentant de faire une analyse de publications récentes sur ce sujet, de présenter la définition proposée en l'éclairant par des commentaires, d'illustrer la diversité des situations rencontrées et d'en tirer les conséquences pratiques pour la maîtrise de maladies.

I - ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE

De nombreuses publications ont porté sur la notion de réservoir d'agent pathogène biologique. Nous nous limiterons à des publications de la dernière décennie.

- En 2002, Haydon *et al.* ont présenté leur conception qui se singularise par la référence à une « population cible » (*target population*). Pour eux, un réservoir est « un ou plusieurs environnements ou populations épidémiologiquement liées dans le(s)quel(s) l'agent pathogène peut se maintenir en permanence et à partir du(es)quel(s) l'infection est transmise à la population cible définie ».

Ils rappellent tout d'abord, en les commentant, des conceptions ou définitions antérieures. Ainsi, ils indiquent que des définitions ont souvent stipulé que l'agent biologique n'était pas pathogène pour l'espèce hôte réservoir et qu'ils considèrent que cette conception est erronée. Effectivement, un réservoir idéal serait une espèce particulièrement réceptive mais non sensible, capable donc de s'infecter facilement, de multiplier intensément l'agent infectieux sans en souffrir ni, *a fortiori*, en mourir et de le transmettre facilement (directement, indirectement ou par l'intermédiaire d'un vecteur). De tels réservoirs existent (par exemple des rongeurs pour le virus de la chorioméningite lymphocytaire ou des arénavirus), mais l'absence de sensibilité ne peut pas être exigée pour la définition d'un réservoir.

Haydon *et al.* rappellent aussi la définition donnée par Ahsford [1997] pour un réservoir : « système écologique dans lequel l'agent infectieux survit indéfiniment » et signalent qu'elle diffère de la leur par l'absence de référence à une population cible.

La population cible, ou population d'intérêt, est l'un des nombreux concepts utilisés par Haydon *et al.* pour la mise en place de la notion de réservoir d'une maladie à hôtes multiples.

On trouve également l'abondante terminologie jugée nécessaire par ces auteurs :

- Les « populations non cibles » (*nontarget populations*) ;
- La notion de « taille critique d'une communauté » (*critical community size*), c'est-à-dire la taille minimale d'une population isolée, au sein de laquelle un agent pathogène peut persister indéfiniment. Dans les populations réceptives, de taille supérieure à la taille critique, qualifiées par Haydon *et al.* de « populations de conservation » (*maintenance populations*), l'agent pathogène peut persister. Au contraire, dans des populations réceptives de taille inférieure à la taille critique, qualifiées de « populations ne permettant pas la conservation » (*non maintenance populations*), l'agent pathogène ne peut pas persister ;
- La notion de « communauté de conservation » (*maintenance community*), définie, dans un système complexe, comme un ensemble de populations, chacune ne permettant pas la conservation, au sein duquel l'agent pathogène circule ;
- Une population cible peut être « population cible de conservation » (*maintenance target population*) ou « population cible ne permettant pas la conservation » (*non maintenance target population*)....

La notion de réservoir est différenciée de celle de « population de conservation » et de celle de « communauté de conservation ». Ainsi, pour Haydon *et al.*, un réservoir peut être composé d'une « population de conservation » et d'un ensemble de « populations ne permettant pas la conservation » (c'est-à-dire d'une « communauté de conservation »). Dans ce cas, les efforts de lutte dirigés vers la composante d'un réservoir ne permettant pas la conservation risquent fort d'être inefficaces si la composante de conservation demeure non maîtrisée.

- Quelques mois plus tard, Ahsford [2003], dans une lettre à *Emerging Infectious Diseases*, a souligné les différences entre « sa » définition du réservoir d'infection et celle de Haydon *et al.*

Il rappelle la définition proposée pour un hôte non nécessaire à la conservation de la population d'un agent pathogène, à savoir « *incidental host* » ou hôte occasionnel et celle relative à un hôte occasionnel transmettant un agent pathogène d'un réservoir à un autre hôte occasionnel qu'il dénomme « hôte de liaison » (*liaison host*).

Pour lui, il est important de distinguer les hôtes de liaison des hôtes réservoirs, dont ils ne font pas partie.

La seconde objection d'Ahsford est que de nombreux agents pathogènes biologiques dépendent de la présence de plusieurs espèces

hôtes pour leur conservation et que de tels hôtes constituent collectivement une partie du système du réservoir, même si aucune d'elles n'est un réservoir à part entière.

Ahsford considère que sa définition est plus générale que celle de Haydon *et al.* : pour lui, il existe un seul réservoir pour un agent pathogène dans une région donnée. Celle de Haydon *et al.* est davantage fondée sur des considérations pratiques : le réservoir pour une espèce cible peut ne pas être le même que celui pour une autre espèce cible de la même région.

Enfin, il attire l'attention sur la nécessité de ne pas faire de confusion entre trois expressions : réservoir, réservoir d'infection et hôte réservoir. Sur ce point précis, il est facile de suivre Ashford pour la distinction nécessaire entre « réservoir » et « hôte réservoir », un réservoir pouvant être composé de plusieurs hôtes réservoirs ou, au contraire, seulement d'hôtes non réservoirs ou, enfin, d'une association des deux catégories. En revanche, il est plus difficile de saisir la distinction qu'il fait entre « réservoir » et « réservoir d'infection ».

- En 2005, Fenton et Pedersen, tout en tenant compte de la conception de Haydon *et al.*, ont présenté un schéma simple des relations possibles entre un hôte réservoir (hôte 1) et un autre hôte (hôte 2), fondé sur la valeur du R_0 , taux de reproduction de base d'une maladie. L'encadré 1 en rappelle les bases.

Encadré 1

Taux de reproduction de base et taux de reproduction effective

Pour une maladie transmissible, la fréquence de transmission est un facteur important de sa « santé ». Par analogie avec une population, humaine ou animale, pour laquelle le taux de reproduction permet d'avoir un indicateur de son développement (exemple : le taux de fécondité dans l'espèce humaine), le taux de reproduction de base pour une maladie, appelé R_0 , c'est-à-dire le nombre de sujets contaminés par un sujet atteint, au sein d'une population entièrement réceptive, conditionne sa forme épidémiologique (endémie ou enzootie, épidémie ou épizootie, voire pandémie ou panzootie) ainsi que, localement, sa survie.

Sans entrer dans trop de détails à propos du R_0 , rappelons tout d'abord que l'on peut distinguer un $R_{0 \text{ inter-sujets}}$ (pour les personnes, les animaux sauvages et les animaux domestiques) et un $R_{0 \text{ inter-troupeaux}}$ (pour les animaux de rente vivant en troupeaux dans des élevages). Pour une espèce animale de rente et une maladie transmissible donnée, il existe certainement un lien entre le $R_{0 \text{ inter-sujets}}$ et le $R_{0 \text{ inter-troupeaux}}$ (plus la maladie est transmissible entre animaux, plus elle a de chances de l'être entre troupeaux), mais la relation n'est pas forcément tout simplement proportionnelle. De plus, pour une maladie donnée, le $R_{0 \text{ inter-sujets}}$ n'est pas unique et fixe.

.../..

.../..

Il dépend de la situation, des conditions locales, notamment de la densité de la population réceptive, la transmission étant facilitée par une forte densité de population, quelle que soit l'espèce.

La notion de R_0 est facile à comprendre : un R_0 supérieur à 1 correspond à une maladie qui se développe et ce d'autant plus que le R_0 est grand. Un R_0 inférieur à 1 correspond à une maladie qui, dans une région donnée, à un moment donné, si rien ne change, ne peut pas se développer et va disparaître (dans cette région).

Dans un pays donné, le R_0 d'une maladie peut être différent d'une région à l'autre.

On conçoit ainsi que l'on puisse exprimer pour une maladie donnée une valeur moyenne de R_0 , située quelque part au sein d'une fourchette pouvant être assez large.

Différentes méthodes permettent d'estimer le R_0 d'une maladie donnée dans une situation donnée (population, temps, espace), mais, notamment pour des espèces animales sauvages, l'estimation des R_0 est très difficile.

La complexité s'accroît en distinguant le $R_{0 \text{ intra-espèce}}$ et les $R_{0 \text{ inter-espèces}}$! Pour une maladie pouvant se transmettre entre plusieurs espèces animales sauvages (et avec une (ou des) espèce(s) domestique(s)), on peut définir un $R_{0 \text{ intra-espèce}}$ au sein de chaque espèce animale et deux R_0 entre chaque couple d'espèces (un dans un sens et un dans l'autre sens). Dans cette situation complexe, pour l'activité de l'agent pathogène (et de la maladie correspondante), l'estimation des $R_{0 \text{ inter-espèces}}$ permet d'identifier l'espèce source et de privilégier la lutte contre cette espèce.

A côté du R_0 on peut définir un taux de reproduction effective (R_E) pour chaque maladie transmissible, correspondant au taux de reproduction non plus dans une population entièrement réceptive, mais dans une population déjà atteinte, en y incluant les effets des actions de lutte menées par l'Homme. La notion de réservoir se définit dans les conditions naturelles et, par conséquent, est en rapport avec le R_E mais en dehors des actions de l'Homme. Le R_E est fonction du R_0 mais lui est inférieur (la proportion de sujets réceptifs étant plus faible dans une population déjà atteinte que dans une population vierge) et il fluctue dans une population donnée en fonction de la proportion de sujets réceptifs exposés. Ainsi, si une maladie, dans un contexte donné (population, temps, espace) a un R_0 de l'ordre de 1,2 (donc, dans une population entièrement réceptive) et si, à un moment donné, 50 % de la population réceptive est devenue résistante (par immunité post-infectieuse ou post-vaccinale), son R_E devient : $R_0 \times 0,5 = 0,6$ car un sujet contaminé sur deux ne multipliera pas l'agent pathogène et ne le transmettra pas. Dans ces conditions, si la population est fermée, la maladie aura tendance à s'éteindre, sauf introduction (naissance, importation...) de nombreux sujets réceptifs. Le R_E diminue d'autant plus que la proportion de sujets de la population réceptive devenue résistante est élevée. Dans cet exemple, proportion de sujets résistants : 80 % ; $R_E = 1,2 \times 0,2 = 0,24$

Fenton et Pedersen ont pris en compte le R_0 d'une part, entre une espèce réservoir et une autre espèce hôte ($R_{0 \text{ 1-2}}$), d'autre part, au sein de cette dernière ($R_{0 \text{ 2-2}}$).

Comme le montre la figure 1, quatre situations, et autant de termes différents, peuvent être distinguées en fonction des combinaisons entre ces taux de reproduction de base (inter-espèces et intra-espèce 2).

Dans ce cas, la faible valeur du R_0 entre les deux espèces conduit à une rareté d'apparition de cas chez l'espèce hôte 2. Chez cette espèce, la faible valeur du R_0 intra-espèce 2 ($R_{0 \text{ 2-2}} < 1$) ne permet pas une transmission au sein de cette espèce qui se conduit comme un cul-de-sac épidémiologique.

Fenton et Pedersen recommandent de limiter l'usage du terme anglais de « *spillover* » (hôte occasionnel) à ce genre de situation correspondant

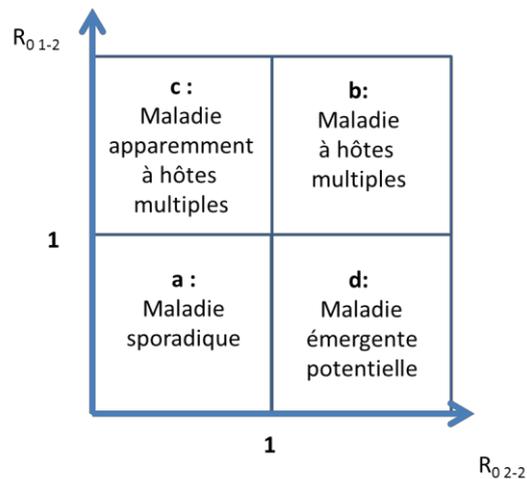
à des cas rares, en cul-de-sac épidémiologique, résultant de la transmission occasionnelle d'un agent pathogène biologique à partir d'un réservoir. Ces auteurs donnent l'exemple de la fièvre à virus West-Nile chez l'Homme pour illustrer cette situation.

Il est possible de faire remarquer, à propos de cette catégorie, que le schéma de Fenton et Pedersen se fonde sur une notion de « tout ou rien » pour le R_0 , sans les nuances que l'on rencontre inévitablement dans les conditions naturelles ; en effet, pour le $R_{0 \text{ 2-2}}$, ces auteurs ne prennent que deux valeurs, d'une part, la valeur 0, ce qui correspond à un cul-de-sac épidémiologique, d'autre part, une valeur élevée, permettant la transmission de la maladie au sein de l'espèce hôte 2. Il est sans doute souhaitable de nuancer cette distinction abrupte et d'admettre que, pour un hôte occasionnel (*spillover*), le R_0

puisse parfois être nul, ce qui correspond à un cul-de-sac épidémiologique (*dead-end host*), mais parfois ne pas l'être, sans pour autant être élevé ($R_{0\ 2-2} < 1$). Il est possible d'illustrer ces situations

aussi bien de R_0 nul (par exemple, la maladie d'Aujeszky chez le chien, le chat ou les bovins) que de R_0 faible (par exemple, la rage vulpine chez le chien).

Figure 1
Représentation schématique des quatre situations potentielles en fonction de la valeur du taux de reproduction de base, d'une part, entre une espèce réservoir et une autre espèce hôte ($R_{0\ 1-2}$), d'autre part, au sein de cette dernière ($R_{0\ 2-2}$) [d'après Fenton et Pedersen, 2005]



Première situation : $R_{0\ 1-2}$ et $R_{0\ 2-2}$ faibles ; a sur la figure 1

Deuxième situation : $R_{0\ 1-2}$ et $R_{0\ 2-2}$ élevés : b sur la figure 1

Le $R_{0\ 1-2}$ élevé est responsable de contaminations fréquentes de l'espèce hôte 2 et le $R_{0\ 2-2}$ élevé assure la transmission au sein de cette dernière.

L'espèce hôte 2 peut, dans ces conditions, jouer un rôle de réservoir. Il s'agit d'une « maladie à hôtes (et réservoirs) multiples ».

Fenton et Pedersen illustrent cette situation par l'exemple de la brucellose dans le parc national Yellowstone (Etats-Unis) où cette infection peut être entretenue de façon enzootique indépendamment par les populations de bovins, de bisons et d'élan.

Troisième situation : $R_{0\ 1-2}$ élevé, $R_{0\ 2-2}$ faible : c sur la figure 1

Le $R_{0\ 1-2}$ élevé entraîne fréquemment l'apparition de cas chez l'espèce hôte 2. Cependant, la faiblesse du $R_{0\ 2-2}$ limite la transmission au sein de cette espèce. La maladie sévit régulièrement au sein de cette espèce (à cause du $R_{0\ 1-2}$ élevé), mais les cas ne s'y multiplient pas (à cause du $R_{0\ 2-2}$ faible) et, en l'absence du réservoir (hôte 1), la maladie disparaît chez l'hôte 2. Cette espèce n'est pas un réservoir

de la maladie, mais un hôte occasionnel, même si des cas y sont souvent observés.

Fenton et Pedersen proposent de qualifier cette situation de « maladie apparemment à hôtes multiples ».

Ils citent la rage chez le chacal en Afrique comme exemple pour illustrer cette situation : cette maladie ne peut pas s'auto-entretenir chez le chacal, en l'absence du réservoir canin.

Quatrième situation : $R_{0\ 1-2}$ faible et $R_{0\ 2-2}$ élevé : d sur la figure 1

Dans ce cas, l'espèce hôte 2 est rarement exposée ; les cas introduits dans cette espèce sont donc rares.

Cependant, la valeur élevée du $R_{0\ 2-2}$ risque de conduire à une multiplication des cas dans cette espèce, sauf si des mesures destinées à éviter cette multiplication sont appliquées.

Cette situation correspond à une « maladie infectieuse émergente potentielle » pour l'espèce 2.

Le SIDA est un exemple cité par les auteurs, avec l'émergence des virus HIV-1 et HIV-2 chez l'Homme à partir de contaminations accidentelles de l'Homme par le SIV (Simian Immunodeficiency Virus), mais, dans ce cas, l'émergence a été

pleinement réussie puisqu'ayant abouti à une pandémie.

- En 2011, Nugent, tenant compte des publications citées ci-dessus, a pris l'exemple de la tuberculose à *Myc. bovis* en Nouvelle-Zélande pour illustrer les difficultés rencontrées dans la lutte contre une maladie à hôtes sauvages multiples. Dans cet exemple, le phalanger renard est le principal réservoir sauvage ; le porc sauvage, bien que non espèce réservoir (malgré une prévalence très élevée de l'infection, parce qu'il est bien plus souvent récepteur de l'agent pathogène qu'émetteur), participe à la circulation de la bactérie par amplification à partir du phalanger renard et par infection réverse (*spillback*) de cette espèce, à grande distance ; le cerf, en raison de sa longévité, participe à la conservation de la bactérie pendant de longues périodes et est la

cause de résurgences très tardives ; le furet intervient aussi comme hôte occasionnel ou source d'infection réverse.

Pour les maladies à hôtes sauvages multiples, Nugent souligne l'incertitude sur le statut de chacune des espèces réceptives car « *il est impossible de savoir qui infecte qui* ». Cette incertitude conduit à l'application de mesures de lutte vis-à-vis non seulement d'espèce(s) capable(s) d'assurer très probablement la fonction de réservoir, mais également vis-à-vis d'autres espèces, hôtes occasionnels mais pouvant participer à la circulation de l'agent pathogène dans l'espace et au cours du temps.

Lorsque ces mesures de lutte reposent sur la diminution de la densité de population, elles peuvent ainsi conduire à un abattage excessif, à cause de l'incertitude sur le juste niveau nécessaire.

II - DÉFINITION PROPOSÉE

En tenant compte des définitions disponibles dans la littérature scientifique, notamment celles présentes dans les articles analysés ci-dessus, et de réflexions personnelles il est possible de proposer une définition d'un réservoir d'agent pathogène biologique et d'en commenter chacun des termes.

Par analogie avec un réservoir d'eau, qui assure la conservation de l'eau au cours du temps et sa fourniture aux usagers, le réservoir d'un agent pathogène biologique pourrait donc être défini comme une :

« Entité assurant dans les conditions naturelles la conservation d'un agent pathogène biologique en tant qu'espèce et sa mise à disposition de sujets réceptifs ».

- « Entité... » : ce terme peut paraître bien vague. Il est, néanmoins, pertinent car il permet de couvrir la grande diversité des situations rencontrées avec les différentes infections et infestations, tant humaines qu'animales (ou végétales). En effet, la conservation d'un agent pathogène biologique et sa transmission à des sujets réceptifs peuvent être assurées de façons très diverses :
 - **Par des éléments abiotiques**, comme le sol ou, d'une manière très générale, le milieu

extérieur (en particulier, pour des formes très résistantes comme les spores bactériennes) ; par exemple, le sol est réservoir pour l'agent de la fièvre charbonneuse (cf. figure 2, A). Dans le cas des champignons, les spores infectieuses survivent dans le milieu extérieur, mais elles peuvent aussi évoluer et subir une reproduction sexuée. Par exemple, pour des *Microsporum*, agents de la teigne, le milieu extérieur permet la survie des spores mais aussi leur reproduction sexuée, ce qui aboutit à une augmentation considérable du risque d'infection. Le sol est également indispensable à l'évolution de parasites à cycle direct, c'est-à-dire sans hôte intermédiaire, ascarides, strongles ou coccidies : l'élément parasitaire, œuf ou oocyste, éliminé par l'individu infesté ne devient infestant qu'après un séjour plus ou moins long dans le milieu extérieur, dans des conditions définies d'aération et d'humidité, facteurs statiques autorisant l'évolution, et de température, facteur dynamique réglant la rapidité de l'évolution ;

Figure 2

Exemples de quelques types de réservoirs de maladies transmissibles

Dans chaque schéma, chaque symbole différent correspond à une espèce différente.

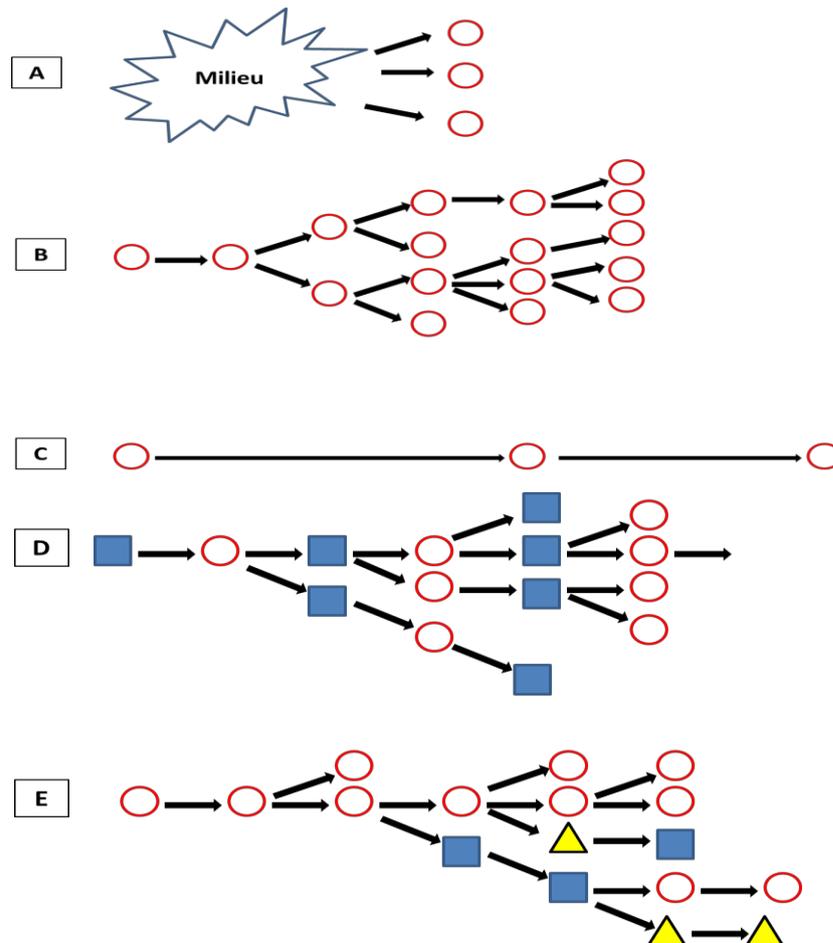
A : Environnement ; exemple : fièvre charbonneuse...

B : Une seule espèce, avec brève durée de transmission par sujet ; exemples : fièvre aphteuse, grippe...

C : Une seule espèce, avec longue durée de portage ; exemple : chorio-méningite lymphocytaire...

D : Deux (ou plusieurs) espèces nécessaires ; exemples : nombreuses parasitoses, arboviroses...

E : Plusieurs espèces, dans la même région ; exemples : brucellose, rage...



- **Par des organismes vivants, d'une seule espèce**, humaine, animale ou végétale ; par exemple, l'espèce bovine constituait le réservoir de la peste bovine, le porc est réservoir de la peste porcine classique, de la maladie d'Aujeszky, etc. Ou, de façon indispensable ou facultative, par *deux ou plusieurs espèces* agissant en alternance ou simultanément ; par exemple, de nombreuses arboviroses exigent pour la conservation du virus une intervention alternée d'une ou plusieurs espèces de vertébrés et d'une ou plusieurs espèces

d'arthropodes vecteurs. Il en est de même pour de nombreuses parasitoses pour lesquelles le cycle épidémiologique de base exige plusieurs hôtes différents (hôtes intermédiaire et hôte définitif). L'hôte intermédiaire permet l'évolution de l'agent pathogène jusqu'à un stade le rendant infestant pour l'hôte dit définitif. Le passage par l'hôte intermédiaire est obligatoire et conditionne la survie du parasite. Pour de telles parasitoses, le réservoir est donc constitué par le couple espèce hôte intermédiaire/espèce hôte définitif.

L'intervention d'espèces différentes est parfois facultative : c'est le cas de certaines bactérioses et viroses multi-hôtes ; pour des parasitoses, le passage par certains hôtes est facultatif : ils sont considérés comme des hôtes paraténiques dont l'inclusion dans le cycle évolutif n'est pas obligatoire, contrairement aux hôtes intermédiaires.

Le terme « entité » est donc sans doute le moins mauvais pour couvrir cette diversité de situations et de mécanismes permettant de remplir la fonction de réservoir d'un agent pathogène biologique.

- « ...dans les conditions naturelles... » : la notion de réservoir se définit dans les conditions naturelles d'évolution (de vie) d'une maladie et non pas dans des situations modifiées par des actions humaines de prévention ou d'élimination d'une maladie. Bien sûr, l'Homme peut intervenir et, par différentes actions (médicales, sanitaires...), modifier les caractéristiques de l'environnement ou la réceptivité des sujets, en vue de supprimer un réservoir. La suppression d'un réservoir grâce à des actions humaines de lutte ne modifie en rien la pertinence de l'appellation de réservoir. Ainsi, ce n'est pas parce que la rage canine a été éradiquée de nombreux pays d'Europe occidentale et centrale que le chien n'est pas pour autant le réservoir « universel » de cette maladie.
- « ...assurant...la conservation... » : il s'agit là de l'essence même de la fonction de réservoir : ce qui compte, pour un réservoir, est la notion de durée, par opposition à une « source » qui peut, à certains moments, se tarir naturellement. La conservation de l'agent peut se faire par un même support ou sujet pendant de très longues périodes (des décennies pour la spore de *B. anthracis* dans le sol ou pour un herpès virus chez une personne infectée) ; au contraire, elle peut être assurée grâce à une rotation très rapide de l'agent au sein de différents sujets d'une même (ou de plusieurs) espèce(s) réceptive(s), chacun ne le « conservant » que pendant quelques jours : c'est ce mécanisme qui assure la conservation des bactéries et virus entraînant une maladie aiguë, avec excrétion massive de l'agent après une incubation courte (les virus grippaux, par exemple). Tous les intermédiaires entre ces deux exemples extrêmes peuvent être rencontrés. On peut se poser la question de savoir si la conservation d'un agent pathogène

biologique dans des conditions naturelles définies (population, temps, espace) doit être illimitée ou non pour que l'utilisation du terme de réservoir soit possible et pertinente. Il peut paraître excessif d'exiger une conservation illimitée de l'agent pathogène biologique pour autoriser l'emploi du concept de réservoir. En effet, comme l'a bien souligné Charles Nicolle dans son ouvrage *Naissance, vie et mort des maladies infectieuses* [1930], toute maladie transmissible évolue au cours du temps. Dans les conditions naturelles d'une région donnée (population, temps, espace), en dehors de toute action menée par l'Homme, des modifications peuvent survenir (par exemple, diminution de la densité de population réceptive), suffisantes pour altérer, de façon définitive pour la région, ou seulement temporaire, la capacité de conservation d'un agent par une espèce réceptive. Il est donc souhaitable d'admettre que la fonction de réservoir assurée par une espèce puisse disparaître d'une région donnée, dans les conditions naturelles, sans remise en cause de l'appellation de réservoir pendant la période au cours de laquelle elle a été (réellement, à part entière) assurée. La question qui se pose alors est de savoir quelle devrait être la durée minimale de conservation d'un agent pathogène biologique par une entité pour que le terme de réservoir puisse lui être appliqué. La réponse est délicate et difficilement consensuelle. Il faut tout d'abord s'assurer que la conservation n'est pas conditionnée par la présence de l'agent chez une autre espèce. Pour déterminer une durée minimale nécessaire, on peut utiliser comme terme de référence une unité liée soit à l'observateur, c'est-à-dire l'Homme, et il s'agirait alors de décennies, soit au réservoir (abiotique ou vivant) ce qui conduirait à des valeurs variables pour les êtres vivants en fonction de leur longévité allant de quelques jours (pour des arthropodes) à des siècles (pour des arbres). « ...en tant qu'espèce ... » : la notion de réservoir d'agent pathogène biologique se situe au sein du domaine de la conservation d'espèces. Pour un certain nombre d'espèces animales et/ou végétales, se pose la question de leur survie, parfois de façon aiguë et préoccupante. Pour les agents pathogènes, la question est posée de façon très différente, l'objectif à atteindre étant non pas la conservation mais la suppression des maladies (humaines, animales, végétales). Il n'en demeure pas moins que pour atteindre cet

objectif légitime de santé (humaine, animale, végétale), il est capital de connaître les caractéristiques de l'entité qui assure la conservation de l'« espèce » de l'agent responsable. La question du réservoir d'un agent pathogène biologique est donc à prendre en compte au plan de son espèce toute entière et non pas d'une souche donnée, d'un type, sous-type, variant ou autres subdivisions au sein de l'espèce.

- « ...sa mise à disposition... » : la transmission de l'agent pathogène à des sujets réceptifs à partir du réservoir peut être assurée soit par le réservoir lui-même, soit par différents mécanismes indépendants du réservoir. Dans le premier cas, l'agent pathogène émis par le réservoir entre en contact directement (morsure, allaitement, coït, transmission verticale...) ou indirectement (par l'intermédiaire de différents supports) avec les sujets réceptifs. Dans le second cas, l'agent pathogène n'est pas transmis par le réservoir, il est simplement « mis à disposition » et ce sont différents mécanismes (indépendants du réservoir) qui le transmettent : accession en surface, par exemple par les vers de terre ou des travaux de drainage, etc. pour les spores de *B. anthracis* enfouies dans le sol et pour les larves de nématodes parasites d'animaux hébergées par les lombrics ; récupération dans le sang de sujets virémiques par des arthropodes hématophages. Dans le cas des cestodoses (par exemple, *Taenia saginata* et *T. solium*), la larve (métacestode) reste profondément enfouie dans les muscles (respectivement des bovins et du porc) et c'est leur consommation par l'Homme ou les carnivores qui permet la transmission et l'achèvement du cycle évolutif.

Il ne suffit donc pas qu'une espèce soit très sensible et capable de reproduire intensément l'agent pathogène pour qu'elle constitue un réservoir : ainsi, par exemple, les espèces animales autres que le porc, réceptives au virus de la maladie d'Aujeszky (chien, chat, bovins), en meurent rapidement sans excréter le virus, et ainsi ne participent pas à la fonction de réservoir de cette maladie car elles ne mettent pas le virus à disposition de sujets réceptifs.

- « ...de sujets réceptifs... » : pour de nombreux agents pathogènes biologiques, la conservation est assurée grâce à leur rotation (rapide) entre différents sujets d'une même espèce (ou de plusieurs) réceptif(s) qui, chacun, ne l'héberge

(et participe à leur reproduction) que pendant quelques jours. Dans ce cas, la fonction de réservoir exige pour exister qu'il y ait un nombre suffisant de sujets réceptifs, faute de quoi la chaîne de transmission serait interrompue : l'introduction d'un agent pathogène biologique dans un milieu fermé ne comprenant qu'une population réceptive limitée (petite île par exemple) pourrait ne pas conduire à son implantation après l'évolution d'une épidémie ou d'une épizootie.

La taille minimale d'une population réceptive nécessaire à l'installation d'une fonction de réservoir dans un milieu fermé dépend à la fois du R_E et de la durée moyenne de vie de l'espèce réceptive : plus le R_E est élevé (qui est dépendant du R_0), plus la taille d'une telle population doit être importante. En effet, plus le nombre de sujets réceptifs atteints à partir d'un cas (définition du R_0) est élevé, plus le R_E est élevé ; et donc plus le nombre de sujets réceptifs disponibles doit être élevé afin de permettre la poursuite de la chaîne de production/transmission. Par ailleurs, plus la durée de vie moyenne des sujets de l'espèce réceptive est brève, plus leur nombre doit être élevé pour que l'agent pathogène biologique continue à disposer de sujets pouvant assurer sa reproduction et sa transmission, que la maladie conduise à la mort de la plupart des sujets atteints ou à l'installation d'un état d'immunité.

Pour d'autres agents pathogènes, la conservation peut être assurée par un mécanisme tout à fait différent, chez des sujets réceptifs, mais non sensibles, porteurs chroniques de l'agent et capables de le transmettre à leur descendance (le virus de la chorio-méningite lymphocytaire chez la souris, des hantavirus chez des rongeurs sauvages, les agents de la toxoplasmose, de la néosporose, etc.) (cf. figure 2, C). Ces modalités sont constatées avec les ascarides du genre *Toxocara* transmis par voie placentaire par la chienne, par voie lactée chez la chatte et la vache. Les animaux adultes immunisés à la suite des infestations subies au cours des premières semaines de la vie hébergent des larves infestantes inhibées dans leurs tissus. Au 41^{ème} jour de la gestation chez la chienne, les larves de *T. canis* se « réveillent » et passent chez les fœtus qui naîtront infectés. La vache porteuse de *T. vitulorum* se comporte en hôte intermédiaire chez laquelle les œufs infestants vont permettre l'éclosion de larves qui vont s'accumuler dans les poumons et quitter cet organe au moment du début de la lactation. C'est aussi le cas des strongyloïdes.

Il s'agit là sans doute du processus le plus abouti de la fonction de réservoir, les sujets porteurs n'étant aucunement perturbés par l'agent pathogène et le transmettant verticalement au cours des générations.

Ainsi, trois conditions au moins sont nécessaires

pour qu'une espèce puisse jouer le rôle de réservoir d'une maladie transmissible (cf. encadré 2).

Des exemples permettent d'illustrer la diversité rencontrée au sein des réservoirs d'agents pathogènes biologiques.

Encadré 2

Conditions nécessaires (mais pas forcément suffisantes*) pour qu'une espèce joue un rôle de réservoir d'une maladie transmissible

- 1) Réceptivité : multiplication ou développement de l'agent pathogène
- 2) Transmission : « active », par les sujets atteints, ou « passive », par d'autres mécanismes
- 3) Nombre suffisant de sujets : pour permettre la rotation de l'agent pathogène

*Ces conditions ne sont pas suffisantes si le cycle épidémiologique de transmission de la maladie nécessite l'intervention d'hôtes de deux ou plusieurs espèces ; exemples : nombreuses parasitoses, nombreuses arboviroses, etc.

III - DIVERSITÉ DES RÉSERVOIRS

L'illustration de la diversité des réservoirs d'agents pathogènes biologiques conduit à évoquer, tout d'abord, les difficultés pour déterminer précisément la nature du réservoir d'un agent pathogène pour plusieurs espèces, puis, à prendre des exemples de complexité croissante, en relation avec le cycle épidémiologique de base des maladies correspondantes.

1. DIFFICULTÉS D'IDENTIFICATION D'UN RÉSERVOIR

Pour une maladie multi-hôtes, l'identification du ou des réservoir(s) est souvent difficile. En effet, il ne suffit pas d'apporter la preuve, par isolement de l'agent pathogène, mise en évidence de ses composants, ou détection des témoins de son passage, de la réceptivité d'une espèce pour pouvoir la considérer comme le réservoir de cet agent pathogène. A la limite, pour une maladie multi-hôtes, c'est la maîtrise de la maladie chez l'un de ces hôtes, accompagnée de la persistance de la maladie dans la région, qui permet de conclure que cette espèce ne jouait pas le rôle de réservoir ou, du moins, le rôle d'unique réservoir.

L'identification du véritable réservoir est parfois très tardive. Un premier exemple pour illustrer

cette affirmation est le cow-pox ou variole bovine. Les bovins ont été considérés pendant des siècles comme l'espèce hôte de ce poxvirus capable de protéger l'Homme contre la variole humaine. Ce n'est qu'à la fin du 20^{ème} siècle que des cas ont été identifiés chez le chat, puis chez des rongeurs sauvages qui sont, en fait, le véritable réservoir de ce poxvirus [Bennett *et al.*, 1997].

Un deuxième exemple est celui de la maladie d'Aujeszky [Toma, 2013a]. Très logiquement, la maladie a d'abord été identifiée chez des espèces présentant une expression clinique spectaculaire (prurit démentiel) pathognomonique et évoluant rapidement vers la mort (bovins, chien...). Ce n'est que plusieurs décennies plus tard que la fréquence de l'infection du porc domestique et son rôle de réservoir ont été reconnus. Et il a fallu attendre quelques décennies de plus pour s'apercevoir du rôle semblable joué par le porc sauvage et le sanglier qui, dans divers pays, demeurent à l'heure actuelle le seul réservoir de cette maladie.

Pour certaines maladies, le réservoir est encore (ou a été longtemps) inconnu.

Pour le SRAS, maladie humaine qui a émergé en 2002 et qui a été maîtrisée grâce aux mesures de lutte appliquées en concertation internationale, le

réservoir semble être constitué par des chiroptères, avec relais par la mangouste.

La question se pose de façon aiguë dans l'actualité pour la nouvelle maladie respiratoire humaine à coronavirus (MERS-CoV), apparue en 2012 dans la péninsule arabe. Des coronavirus très proches de celui isolé chez des personnes atteintes de cette nouvelle zoonose émergente circulent dans des populations de chiroptères de différents pays, mais le lien direct avec l'Homme ou par l'intermédiaire d'une autre espèce animale n'a pas encore été établi, même si les dromadaires sont soupçonnés, compte tenu de résultats sérologiques. Tout laisse à penser, pour le moment, que cette maladie nouvellement identifiée atteint l'Homme comme hôte accidentel et que son réservoir animal reste à identifier.

Pour d'autres maladies humaines, l'existence d'espèce animale réceptive pouvant participer à la fonction de réservoir demeure hypothétique. Il en est ainsi, par exemple, pour la dengue, l'infection à virus Chikungunya, etc.

Il en est de même pour des maladies d'animaux domestiques : le zèbre est soupçonné d'être le réservoir de la peste équine, le mouton, du coryza gangréneux...

2. EXEMPLES DE RÉSERVOIRS

Le cycle épidémiologique (au niveau des individus) d'une maladie transmissible peut être très différent d'une maladie à l'autre et aller du plus élémentaire au plus complexe, avec un continuum entre ces deux extrêmes : le plus simple est celui d'une maladie ne touchant qu'une seule espèce et se transmettant directement d'un sujet atteint à un sujet réceptif. Le plus complexe est celui d'un agent pathogène exigeant pour sa reproduction un passage par plusieurs hôtes. Cette diversité constatée au plan individuel des sujets intervenant dans la reproduction des agents pathogènes se retrouve, très logiquement, au plan général de la conservation de l'espèce de l'agent pathogène, avec, pour une maladie à cycle épidémiologique monospécifique, un réservoir unique et, pour une maladie à cycle épidémiologique complexe multi-hôtes, un réservoir lui-même multi-hôtes, dans une même région, au même moment, ou différent en fonction des régions, au même moment, ou enfin évolutif au cours du temps dans une même région.

a. Pour certaines maladies, l'agent pathogène semble n'affecter qu'une seule espèce et, dans

ce cas, la fonction de réservoir est assurée par cette espèce grâce à la rotation de l'agent pathogène en son sein (cf. figure 2, B). L'unique espèce hôte constitue alors le réservoir « universel » de l'agent pathogène correspondant.

De nombreux exemples peuvent être fournis, tant pour l'Homme que pour les animaux :

Pour l'Homme : coqueluche, lèpre, rougeole, varicelle, oreillons, herpès simplex, poliomyélite, oxyures (*Oxyuris vermicularis*), certains schistosomes (*Schistosoma haematobium*), etc.

Pour des espèces animales :

Bovins : leucose bovine enzootique, *Haemonchus placei*, *Ostertagia ostertagi*, etc.

Cheval : artérite à virus, anémie infectieuse des équidés, *Parascaris equorum*, *Oxyuris equi*, etc.

Porc : gastro-entérite transmissible, les strongles, les coccidies, etc.

b. Pour d'autres maladies, la fonction de réservoir est assurée par l'interaction, très souvent écologiquement déterminée, entre **deux (ou plusieurs) espèces**, les unes se nourrissant des autres (cf. figure 2, D) :

Pour l'Homme, des arboviroses sans espèces animale vertébrée réceptive connue, le typhus épidémique, de nombreuses parasitoses zoonotiques, etc.

Pour l'animal : Porc : la peste porcine africaine (phacochère et ornithodores)...

Dans certains cas, la fonction de réservoir peut être assurée par une espèce de vertébré et plusieurs espèces d'arthropodes, dans la même région ou dans des régions différentes (paludisme humain).

c. Pour certaines maladies, plusieurs espèces peuvent servir d'hôtes mais **une seule** assure la fonction de réservoir.

Il en est ainsi par exemple de la maladie d'Aujeszky. Le réservoir en est assuré par l'espèce porcine, aussi bien domestique (porc d'élevage) que sauvage (sanglier, porc marron et leurs différents croisements), alors que les diverses autres espèces réceptives (bovins, petits ruminants, chien, chat, etc.) ne sont que des hôtes occasionnels, ne participant pas à la

transmission du virus. Le porc (dans ses versions domestique et sauvage) peut être considéré comme le réservoir unique, « universel », de la maladie d'Aujesky, maladie à hôtes multiples [Toma, 2013].

- d. Pour d'autres maladies multi-hôtes, **plusieurs espèces** peuvent, simultanément ou successivement, ou dans des régions différentes, assurer la fonction de réservoir. De nombreuses maladies ont un spectre zoologique d'espèces réceptives très large, y compris certaines zoonoses. Pour ce type de maladies, il est possible d'avoir une espèce hôte réservoir « universel » et/ou une (des) espèce(s) réservoir(s) « localisée(s) » (cf. figure 2, E).

De nombreux exemples pourraient être pris pour illustrer les réservoirs de maladies multi-hôtes.

Un premier exemple est celui de la rage. L'espèce animale que l'on peut considérer comme réservoir universel de cette maladie est le chien. Mais, dans diverses régions du monde, différentes espèces animales sauvages peuvent également jouer ce rôle, indépendamment du chien : le renard roux (*Vulpes vulpes*) dans l'est de l'Europe, le vampire roux (*Desmodus rotundus*) en Amérique centrale et du sud, la petite mangouste indienne (*Herpestes auropunctatus*) dans les Caraïbes, etc.

Un deuxième exemple est celui de la tuberculose à *M. bovis*. Comme pour la rage, il existe un réservoir universel de cette maladie, l'espèce bovine. Diverses espèces sauvages peuvent également jouer ce rôle à part entière : le possum ou phalanger renard (*Trichosurus vulpecula*) en Nouvelle-Zélande, le cerf à queue blanche (*Odocoileus virginianus*) au Michigan (Etats-Unis), le buffle africain (*Syncerus caffer*) en Afrique du sud, le blaireau européen (*Meles meles*) en Angleterre et en Irlande. D'autres espèces ne peuvent jouer ce rôle que si leur densité de

population est très élevée : le cerf (*Cervus elaphus*), le grand koudou (*Tragelaphus strepsiceros*), le phacochère (*Phacochoerus aethiopicus*), le furet (*Mustela putorius*) et le sanglier (*Sus scrofa*) [Nugent, 2011].

Un autre exemple d'actualité est la trichinose qui circule entre le porc, le rat, les carnivores et l'homme. De même, pour l'hydatidose les hôtes intermédiaires herbivores ou omnivores sont nombreux ; l'Homme est l'un d'eux : il est habituellement un impasse parasitaire sauf chez les Turkanas du Kenya qui exposent leurs morts à la consommation des chiens et autres chacals...

3. POUR UNE MALADIE MULTI-HÔTES

Dans une région donnée, la fonction de réservoir peut **évoluer au cours du temps**. Pour prendre l'exemple de la tuberculose à *M. bovis* en France, l'espèce réservoir universelle (les bovins) peut, dans certaines régions, contaminer une ou plusieurs espèces sauvages (blaireau, sanglier, cerf...) qui participent ensuite à la conservation et à la transmission de l'agent pathogène de diverses façons en fonction de leur réceptivité, de leur longévité, de leur densité de population, de leur mode de contamination, de leur comportement alimentaire, etc. Dans un tel système multi-hôtes sauvages, la fonction de réservoir peut, en dehors des actions de lutte organisées par l'Homme, être assurée indépendamment par une ou plusieurs de ces espèces, mais également dépendre de leurs interactions sans que l'une d'elles, à elle seule, joue ce rôle. Bien sûr, la lutte organisée par l'Homme peut réduire, voire supprimer cette fonction de réservoir, mais il paraît probable que, dans les conditions naturelles, c'est-à-dire en l'absence d'interventions humaines, dans diverses régions de France, les conditions soient réunies pour que cette fonction soit assurée par une espèce sauvage ou par l'interaction de plusieurs espèces sauvages.

IV - CONSÉQUENCES PRATIQUES DES CONNAISSANCES SUR LES RÉSERVOIRS

Cette étude des réservoirs d'agents pathogènes biologiques révèle que, dans les conditions naturelles, **chaque maladie transmissible possède (au moins) un réservoir** qui assure sa pérennité. Grâce aux actions de lutte menées par l'Homme, cette pérennité peut être menacée, supprimée

localement, voire au plan mondial, ce qui n'a été réalisé pour l'instant que pour deux maladies virales, la variole humaine et la peste bovine. Compte tenu de l'importance du rôle joué par le réservoir dans la vie d'une maladie, on comprend l'intérêt de la connaissance de l'identité et du

fonctionnement de ce(s) réservoir(s) pour l'efficacité des mesures de lutte entreprises tant au plan national qu'international.

- Pour une maladie, lorsqu'il n'existe qu'une **seule espèce réservoir** et qu'elle est identifiée, les mesures prioritaires de lutte doivent logiquement être ciblées sur cette espèce, que l'objectif à atteindre soit l'éradication de la maladie ou simplement sa maîtrise. Cette situation est celle de nombreuses maladies humaines, n'atteignant que cette espèce, et elle est illustrée par le succès de l'éradication de la première maladie transmissible au plan mondial : la variole humaine.

La situation est la même pour quelques maladies animales, mais la réceptivité pour un même agent pathogène d'espèces domestiques et d'espèces sauvages zoologiquement proches réduit beaucoup cette éventualité. Pour de nombreuses maladies, spécifiques des animaux ou zoonotiques, la réceptivité d'espèces sauvages fait de certaines de ces espèces un réservoir avéré ou potentiel de ces maladies dans les conditions naturelles.

Dans des situations de réservoir monospécifique, domestique ou sauvage, l'association de mesures sanitaires et médicales ciblées (mais non exclusives) sur le réservoir et correctement appliquées permet la maîtrise, voire l'éradication nationale ou régionale des maladies correspondantes. On peut citer comme exemples démonstratifs, en Europe de l'ouest, la rage canine pour un réservoir domestique et la rage vulpine pour un réservoir sauvage.

Certes, lorsque le réservoir monospécifique est sauvage, le succès est plus difficile à atteindre, plus coûteux et plus incertain que pour la même maladie à réservoir domestique, dans le même pays ou dans un autre pays. L'exemple de la maladie d'Aujeszky permet d'illustrer cette assertion. Il a été long et coûteux de maîtriser la maladie d'Aujeszky dans son réservoir domestique (porcin) en France, mais il n'est guère envisageable de proposer son éradication du réservoir sauvage (sanglier).

- La situation est un peu plus complexe et nécessite des moyens plus importants lorsque le réservoir est assuré indépendamment par **deux ou plusieurs espèces domestiques** (la

brucellose des petits ruminants par exemple, l'infection par certains sérovars de salmonelles...). Pour des réservoirs impliquant l'indispensable intervention alternée de deux espèces, comme dans de nombreuses parasitoses, l'action sur l'une d'elles peut suffire : ainsi, à la fin du siècle dernier, les Etats-Unis ont éliminé la babésiose bovine en supprimant la tique vectrice de cette maladie.

Pour la plupart des maladies atteignant des animaux domestiques, le réservoir domestique est connu. Pour beaucoup d'entre elles, un réservoir sauvage, avéré ou potentiel, n'est que soupçonné et incertain.

- L'existence possible d'un ou de plusieurs réservoirs **sauvages inconnus ou incertains** complexifie beaucoup l'organisation de la lutte. Les mesures de lutte contre un (des) réservoir(s) sauvage(s) sont toujours plus complexes que celles dirigées contre un (des) réservoir(s) domestique(s). Si la vaccination peut, dans certains cas, être utilisée (par exemple, contre la rage vulpine ou contre la peste porcine classique en Europe), la mise au point de vaccins spécifiques des espèces visées, ayant si possible une administration par voie orale, et la distribution de ce vaccin dans la nature rendent difficile l'emploi de cet outil. L'abattage sanitaire, couramment pratiqué en production domestique, ne peut, sauf exception notable (dans des massifs clos comme la forêt de Brotonne-Mauny), pas être total et il faut donc miser sur le fait que la réduction de densité de population de(s) l'espèce(s) réservoir(s) pourrait amener le R_E de la maladie considérée à une valeur inférieure à 1, permettant ainsi l'extinction naturelle de la maladie. Le plus souvent, pour être efficace, il est indispensable de coupler les deux types de mesures (vaccination et abattage sanitaire), comme ce fut le cas dans le processus d'éradication de la rage vulpine en Europe.

L'existence de réservoirs sauvages peut être révélée par l'apparition de foyer(s) chez les animaux domestiques, voire chez l'Homme pour les zoonoses. C'est ce qui s'est passé récemment en France pour la découverte du foyer de brucellose à *B. melitensis* chez le bouquetin dans le massif du Bargy en France, troisième étape de la séquence partant de cas index humains et passant par l'identification ultérieure d'un foyer bovin.

La France est aux prises, depuis quelques années, avec une situation semblable, très dangereuse, pour la tuberculose à *M. bovis*. Comme déjà dit plus haut, les conditions de densité de population et de concentration occasionnelle d'espèces sauvages (sanglier, cerf, blaireau...) se prêtent très probablement à l'installation dans certaines régions d'un réservoir sauvage de cette mycobactérie. Des informations, comme le taux de prévalence de l'infection ainsi que la localisation des lésions sur les animaux infectés, permettent de faire des hypothèses, notamment sur le mode de contamination de ces animaux et sur le risque (et la voie) d'excrétion qu'ils représentent. Ces hypothèses doivent être vérifiées par l'évolution de la situation en fonction des mesures de réduction des populations mises en œuvre.

Les actions de lutte décidées tiennent compte, dans une certaine mesure, de ces hypothèses. Ainsi, pour la forêt de Brotonne-Mauny, les hypothèses ont été d'une probabilité élevée de la fonction de réservoir par le cerf et d'une probabilité faible par le sanglier. La conséquence a été de viser un objectif de suppression totale de la population de cerfs dans la zone infectée et de limitation de la population de sangliers. Après atteinte de ces objectifs et poursuite de la

surveillance étroite, ce n'est qu'après plusieurs années sans constatation d'animal sauvage infecté qu'il sera possible de conclure que les hypothèses initiales étaient pertinentes ou, en cas de maintien de l'infection, qu'elles ne l'étaient pas.

Cet exemple monte donc l'inéluctabilité d'avoir à faire un « pari » sur le rôle présumé des espèces sauvages réceptives présentes dans une région infectée, pour décider du niveau respectif de réduction de ces populations à appliquer, en l'attente d'une solution vaccinale.

Une réduction maximale des populations sauvages jouant le rôle de réservoir ne peut, en effet, pas être envisagée systématiquement à la fois parce qu'elle peut entraîner une levée massive de boucliers des défenseurs de la nature (c'est ce qui se passe actuellement en Grande-Bretagne pour le blaireau réservoir de *M. bovis*) et parce qu'elle risquerait d'être contre-productive, notamment sur les déplacements de populations sauvages.

Pour cette maladie chronique, la solution vaccinale, outre les difficultés et le coût, n'est pas une panacée car inefficace sur des animaux déjà infectés et partiellement efficace sur ceux exposés ultérieurement.

V - CONCLUSION

Chaque maladie transmissible possède un (des) réservoir(s) de son agent pathogène.

De nombreuses maladies animales ou zoonotiques disposent de plusieurs espèces animales hôtes, domestiques et/ou sauvages, assurant ou capables d'assurer, dans certaines conditions, la fonction de réservoir.

Des décennies de lutte contre les plus importantes d'entre elles ont permis à beaucoup de pays développés d'en maîtriser le réservoir domestique. Parallèlement à ces succès, on a progressivement reconnu l'importance, ou identifié l'existence, de réservoirs sauvages qui constituent une menace

permanente pour les animaux domestiques et pour l'Homme.

Cette situation implique de réaliser des études épidémiologiques orientées vers des espèces sauvages afin de mieux connaître le rôle de chacune d'elles dans la conservation et la circulation des agents pathogènes correspondants, ainsi que de cibler vers elles des actions de prévention et de lutte. Ces dernières portent sur la réduction de la densité de population des espèces constituant le réservoir sauvage et sur la mise au point, puis l'emploi à large échelle, de vaccins actifs, inoffensifs et d'emploi commode chez ces espèces.

BIBLIOGRAPHIE

- Ashford R.W. - What it takes to be a reservoir host. *Belgian Journal of Zoology*, 1997, **127**, 85-90.
- Ashford R.W. - When is a reservoir not a reservoir? *Emerg. Infect. Dis.*, 2003, **9**(11), 1495-1496.
- Bennett M., Crouch A.J., Begon M. *et al.* - Cowpox in British voles and mice. *J. Comp. Path.*, 1997, **116**, 35-44.
- Fenton A., Pedersen A.B. - Community epidemiology framework for classifying disease threats. *Emerg. Infect. Dis.*, 2005, **11**(12), 1815-1821.
- Haydon D.T., Cleaveland S., Taylor L. H., Laurenson M.K. - Identifying reservoirs of infection: a conceptual and practical challenge. *Emerg. Infect. Dis.*, 2002, **8**(12), 1468-1473.
- Nugent G. - Maintenance, spillover and spillback transmission of bovine tuberculosis in multi-host wildlife complexes: A New Zealand case study. *Vet. Microbiol.*, 2011, **151**, 34-42.
- Steinfeld N. et Toma B. - Origines de la notion de réservoir en épidémiologie. *Bulletin de la SFHMSV*, (soumis), 2013.
- Toma B. - Le réservoir de la maladie d'Aujeszky. *Épidémiol. et santé anim.*, 2013, **63**, 141-162.



Remerciements

À Didier Boisseleau, Gilles Brucker, Didier Calavas et Viviane Hénaux pour leurs commentaires et suggestions à la suite de leur lecture du projet d'article.