

Le loup est de retour : Une nouvelle sentinelle sensible réintègre le cycle de *Trichinella* dans les Alpes occidentales



Article

Wolf Is Back: A Novel Sensitive Sentinel Rejoins the *Trichinella* Cycle in the Western Alps

Carlos Martínez-Carrasco ¹, Barbara Moroni ^{2,*}, Anna García-Garrigós ¹, Serena Robetto ³, Emanuele Carella ^{2,*}, Simona Zoppi ², Paolo Tizzani ⁴, Moisés González ^{1,5}, Riccardo Orusa ³ and Luca Rossi ⁴

¹ Departamento de Sanidad Animal, Facultad de Veterinaria, Campus de Excelencia Internacional Regional "Campus Mare Nostrum", Universidad de Murcia, 30100 Murcia, Spain

² Istituto Zooprofilattico Sperimentale di Piemonte, Liguria e Valle d'Aosta, Via Bologna 148, 10154 Torino, Italy

³ Istituto Zooprofilattico Sperimentale di Piemonte, Liguria e Valle d'Aosta, Centro di Referenza Nazionale Malattie Animali Selvatici (CERMAS), Località Amerigue 7G, 11020 Quart, Italy

⁴ Department of Veterinary Sciences, University of Turin, Largo Paolo Braccini 2, 10095 Grugliasco, Italy

⁵ Departamento de Sanidad Animal, Grupo de Investigación en Sanidad Animal y Zoonosis (GISAZ), Universidad de Córdoba, 14014 Córdoba, Spain

* Correspondence: barbara.moroni@izsto.it (B.M.); emanuele.carella@izsto.it (E.C.)

Résumé

Trichinella est un parasite d'origine alimentaire dont les réservoirs fauniques sont représentés par des carnivores et des omnivores ayant un comportement de prédateur et de charognard. L'objectif de la présente étude était d'étudier l'occurrence de l'infection à *Trichinella* chez les loups gris (*Canis lupus*) qui ont recolonisé les Alpes occidentales à partir de la fin du siècle dernier, et de discuter du rôle épidémiologique joué par ce prédateur de premier plan dans les premières phases de son retour. Durant la période 2017-2022, des échantillons de diaphragme ont été obtenus sur 130 individus collectés dans le cadre d'une enquête sur la mortalité des loups. Des larves de *Trichinella* ont été retrouvées chez 15 loups (11,53%) avec une intensité parasitaire de 11,74 larves par gramme. *Trichinella britovi* était la seule espèce identifiée. Il s'agit de la première étude de prévalence de *Trichinella* chez des loups recolonisant les Alpes. Les résultats suggèrent que, dans ce biotope particulier, le loup a réintégré le cycle de *Trichinella* et a le potentiel de jouer un rôle de plus en plus important en tant qu'hôte de maintenance. Les arguments en faveur et à l'encontre de cette perspective sont discutés et les lacunes en matière de connaissances sont mises en évidence. La biomasse larvaire de *Trichinella* calculée dans la population estimée de loups errant dans le nord-ouest de l'Italie servira de valeur de référence pour explorer les changements possibles dans l'importance relative des loups en tant que réservoir de *Trichinella* au sein de la communauté régionale de carnivores. Enfin, les loups qui recolonisent les Alpes apparaissent déjà comme des sentinelles sensibles pour surveiller le risque de transmission zoonotique de *Trichinella* par de la viande de sanglier infectée.

1. INTRODUCTION

Trichinella spp. est un complexe de **nématodes zoonotiques** qui peut provoquer des épidémies affectant les mangeurs de viande à l'échelle mondiale. La taxonomie récente de *Trichinella* comprend dix espèces et trois génotypes supplémentaires, englobant une vaste gamme d'hôtes de plus de 100 espèces animales, dont une majorité de mammifères, mais aussi des oiseaux et des reptiles [1]. Tous les taxons se caractérisent par un cycle de vie direct soutenu régionalement par un ou plusieurs hôtes de maintenance, généralement des

carnivores sauvages et/ou des omnivores au comportement prédateur et charognard, y compris les porcs sauvages et domestiques, entre autres [2]. Comme on le sait, le porc représente une source commune de trichinellose humaine (ci-après « trichinellose »), alors qu'un « hôte-relais » (un hôte que l'homme consommera plus fréquemment qu'un carnivore) est nécessaire pour justifier un risque zoonotique appréciable à partir de sources sauvages [3, 4]. En Europe, ce risque est le plus souvent associé à la consommation de viande de sanglier et de produits à base de viande crus ou insuffisamment cuits [5].

Le loup gris (*Canis lupus*) est un grand carnivore qui présente un intérêt remarquable en termes de conservation. Il a notoirement disparu de vastes zones de son aire de répartition paléarctique entre le 18^{ème} et le début du 20^{ème} siècle. Au cours des dernières décennies, cependant, les populations de loups éparses qui ont survécu en Europe augmentent à nouveau en nombre et se répandent dans plusieurs pays, grâce à un ensemble de circonstances favorables (par exemple, l'abondance des proies ongulées sauvages) renforcées par des politiques de conservation efficaces mises en œuvre depuis la seconde moitié du 20^{ème} siècle [6]. En ce qui concerne les Alpes, aucun loup n'était présent depuis les années 1920-1930, lorsque même la partie la plus occidentale de ces montagnes (correspondant finalement à notre zone d'étude) a été débarrassée des derniers survivants. Cependant, depuis la dernière décennie du 20^{ème} siècle, les loups migrant de la péninsule Italienne ont commencé à recoloniser les Alpes occidentales des deux côtés de la frontière Franco-Italienne, et une nouvelle population reproductrice s'y est rétablie avec succès au cours des 20 dernières années [7]. Selon des estimations récentes, un minimum de 946 loups (IC 95% : 822-1099) et 104 meutes reproductrices sont aujourd'hui réputés présents en Italie du Nord, sur 41 600 km², et le renforcement de cette population dans les Alpes centrales et orientales est en cours [8]. Il existe un large consensus sur le fait que la croissance des populations de proies ongulées, en termes d'abondance et de diversité, a été l'un des principaux moteurs du rétablissement du loup dans les Alpes. Cependant, s'il est incontestable que les ruminants sauvages et les sangliers représentent les principales proies du loup dans toute l'Europe [9, 10], des carnivores apparaissent également dans plusieurs études sur le régime alimentaire, notamment le renard roux (*Vulpes vulpes*), le chien (*Canis familiaris*) et le chacal doré (*Canis aureus*) [11]. En outre, des comportements cannibales (par exemple, le charognage total ou partiel de congénères, ou la consommation d'un loup tué sur la scène d'un conflit intragilde) ont été rapportés, bien que souvent insuffisamment documentés [12]. Toutes ces caractéristiques font du loup un hôte sentinelle approprié pour surveiller la circulation de plusieurs génotypes/espèces de *Trichinella* [13, 14], et un candidat à un rôle éco-épidémiologique substantiel en tant qu'hôte de maintien de *Trichinella*.

Par définition, les mammifères carnivores sont des sentinelles de *Trichinella*. Ils fournissent des informations essentielles de première ligne sur la présence ou l'absence de ces pathogènes au niveau régional et sur le risque d'infection des hôtes-relais [15, 16]. Ces informations peuvent à leur tour contribuer à la prévention des foyers de trichinellose humaine d'origine sylvatique et à l'optimisation de l'utilisation des ressources [17]. Des études ont montré que la déclaration d'un foyer de trichinellose dû à *T. britovi* dans n'importe quel pays d'Europe n'implique pas, dans ce pays particulier, un risque diffus qu'un hôte-relais, par exemple des sangliers chassés, puisse héberger des larves de *Trichinella*. En Italie, par exemple, la surveillance de milliers de renards roux, le principal hôte de maintenance reconnu de *T. britovi*, suggère que ce risque est concentré dans les zones montagneuses et qu'il est nul dans les

zones de plaine et de colline dans l'ensemble du pays [18]. En outre, la surveillance à long terme de la faune sauvage dans les Alpes Italiennes a mis en évidence un déclin progressif, encore largement inexpliqué, de la prévalence de *T. britovi*, ainsi qu'un passage régional d'un statut hyperendémique à un statut faiblement endémique de cette infection chez les renards sur une période de 50 ans [19, 20].

Dans ce cadre, en tant que carnivores au sommet de la chaîne alimentaire, les loups peuvent offrir des informations complémentaires aux enquêtes traditionnelles basées sur les mésocarnivores [21, 22]. De plus, dans le contexte mentionné de l'augmentation de l'abondance des loups à l'échelle continentale, le nombre croissant de carcasses de loups (par exemple, celles provenant de collisions routières) disponibles à des fins de diagnostic peut représenter une opportunité d'étudier la circulation de *Trichinella* spp. au niveau de la faune Européenne et, par conséquent, de disposer d'une espèce indicatrice pour évaluer les aspects épidémiologiques de cette zoonose. En Europe, l'infection à *Trichinella* chez les loups a fait l'objet de plusieurs études, la plupart d'entre elles ayant été réalisées au cours des deux premières décennies de ce siècle (voir le Tableau 1 pour plus de détails sur la taille de l'échantillon, l'origine, les agents typés, la prévalence et l'intensité des larves musculaires).

Tableau 1. Études de prévalence et d'intensité de l'infection par *Trichinella* spp. chez le loup gris (*Canis lupus*) en Europe. Les études dont la taille de l'échantillon était limitée (≤ 15 loups) et/ou qui ne faisaient pas état de l'identification des larves musculaires de *Trichinella* au niveau de l'espèce n'ont pas été incluses

Country	Reference	Wolf Population (*)	Sample Size	Prevalence (%)	<i>Trichinella</i> spp.	LPG Mean (Range)	Period
Spain	[23]	NW Iberian peninsula	47	12.8	Tb	(0.3–5.75)	1996–1999
Italy	[24]	Italian peninsula	48	19.0	Tb	NA	1987–1993
Italy	[25]	Italian peninsula	25	28.0	Tb	NA	1991–1993
Italy	[18]	Italian peninsula	81	30.9	Tb	NA	1985–1995
Italy	[26]	Italian peninsula	67	8.9	Tb	NA	2008–2011
Italy	[13]	Italian peninsula	218	27.1	Tb	24.3 (0.2–250)	2004–2014
Italy	[27]	Italian peninsula	213	27.7	Tb	NA	2015–2020
Croatia	[21]	Dinaric–Balkan	67	31.0	Tb, Ts	7.6 (0.3–45.9)	1996–2007
Serbia	[16]	Dinaric–Balkan	116	46.5	Tb, Ts	11.4 (0.95–76)	2006–2013
Romania	[28]	Carpathian	35	31.0	Tb	11.3 (0.1–34)	2000–2005
Poland	[22]	Carpathian	21	54.5	Tb	3.75 (0.009–27)	1999–2015
Latvia	[17]	Baltic	23	100.0	Tb	3.2 (0.1–41.8)	2010–2014
Estonia	[29]	Baltic	24	75.0	Tn, Tb	NA	1992–1996
Estonia	[30]	Baltic	34	79.4	Tn, Tb	(0.01–44.9)	1992–1999
Finland	[31]	Karelian	18	33.0	Tn, Tb	2.9 (0.4–5)	1996–1998
Finland	[32]	Karelian	102	39.2	Tn, Tb, Ts	3.6 (0.18–57.5)	1999–2005
Finland	[32]	Karelian	85	34.1	Tn, Tb, Ts	NA	2011–2013
Sweden	[33]	Scandinavian	197	5.6	Tn, Tb	NA	2014–2019

(*) = according to Adamec et al. [34] Tb = *T. britovi*; Tn = *T. nativa*; Ts = *T. spiralis*. LPG = larvae per gram of muscle. NA = not available.

Il est intéressant de noter que l'infection a été trouvée dans toutes les populations de loups et tous les pays étudiés, avec une prévalence allant de 3,8 à 100%, et une intensité parasitaire allant de 0,009 à 250 larves par gramme (LPG). Quatre espèces de *Trichinella* étaient impliquées (*T. britovi*, *T. spiralis*, *T. nativa* et *T. pseudospiralis*), avec une distribution

septentrionale attendue de *T. nativa* (en Scandinavie, dans les pays Baltes et en Russie) et une distribution plus large de *T. britovi*, englobant les pays d'Europe méridionale, centrale et orientale jusqu'à la Finlande méridionale. *T. spiralis* chez les loups a été signalé moins fréquemment et limité à la Finlande [35], aux Balkans centraux [14], à la Croatie [21] et à l'Allemagne [36], mais jamais à l'Italie. En ce qui concerne *T. pseudospiralis*, un seul cas a été décrit chez des loups Européens, en particulier en Italie centrale [37].

Profitant d'un nombre remarquable de nécropsies que nous avons réalisées pour surveiller les causes naturelles et humaines de mortalités dans la population croissante de loups en Italie du Nord, cette étude vise à : (i) étudier la prévalence de l'infection par *Trichinella* spp. chez ces loups ; (ii) discuter si et comment le retour de ce grand prédateur, après des décennies de disparition, peut modifier le faible statut endémique actuel de *T. britovi* parmi la communauté de carnivores dans cet écosystème de montagne renouvelé. En arrière-plan, il existe un risque putatif que les opportunités accrues de charognage de carnivores infectés par les sangliers puissent entraîner une prévalence plus élevée de *Trichinella* chez cet **hôte-relais** majeur, et que le risque de transmission à l'homme par l'intermédiaire des sangliers puisse augmenter en conséquence.

2. MATERIELS ET METHODES

2.1. Zone d'étude

L'étude a été réalisée dans la partie occidentale des Alpes Italiennes, un arc montagneux ouvert sur l'est, qui englobe les parties sud et ouest de deux régions administratives, le Piémont et la Vallée d'Aoste. La zone d'étude couvre 20 552 km² et comprend les provinces de Turin, de Cuneo et d'Aoste. L'altitude varie de 350 à 4 800 m environ, de la zone mésoméditerranéenne à la zone d'altitude nival. Bien qu'influencé par le réchauffement climatique, le climat peut encore être défini comme froid en hiver et frais en été, avec des températures moyennes au fond des vallées de -5°C à 4°C en janvier et de 15°C à 24°C en juillet. En hiver, la quasi-totalité des précipitations au-dessus de 1500 m se fait sous forme de neige, et la couverture neigeuse peut durer à 2000 m de la mi-novembre au mois de mai [38].

Dans la zone d'étude, les loups partagent leur habitat avec diverses populations d'ongulés sauvages, notamment le bouquetin des Alpes (*Capra ibex*), le chamois du Nord (*Rupicapra rupicapra*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le sanglier et le mouflon d'Europe (*Ovis aries musimon*), une espèce exotique. Le bétail est également présent, principalement sous la forme de troupeaux transhumants autorisés à paître sur les pâturages Alpains de fin mai à octobre. Outre le loup, la communauté des mammifères carnivores de la zone d'étude est composée du renard roux, de loin le mésocarnivore le plus abondant, du blaireau (*Meles meles*), de la fouine (*Martes foina*), de la martre des pins (*Martes martes*), de la fouine (*Mustela erminea*) et de la belette (*Mustela nivalis*) (<http://www.sistemapiemonte.it/cms/privati/territorio/servizi/549-banche-dati-naturalistiche/2867-fauna/> consulté le 9 janvier 2023). En ce qui concerne les autres canidés, les chiens sauvages sont peu fréquents et le chacal doré (*C. aureus*) a été observé sporadiquement ces dernières années.

2.2. Échantillonnage des loups

L'étude a été menée de 2017 à 2022. Les carcasses de loups ont été collectées par des agents de conservation de la faune appartenant à plusieurs institutions partenaires du projet LIFE-WolfAlps financé par l'UE (<https://www.lifewolfalps.eu/> consulté le 9 janvier 2023), généralement en réponse à une alerte lancée par des citoyens. Toutes les carcasses ont été stockées à -20°C et transportées dans des sacs en plastique jusqu'à la salle de nécropsie du département des sciences vétérinaires de l'université de Turin, en Italie, où elles ont été traitées. Lors de l'autopsie, l'origine, le sexe, l'âge, le poids et la cause finale de la mort de chaque loup ont été enregistrés sur des formulaires individuels. L'âge des animaux a été estimé à partir de la dentition et des niveaux d'usure des dents [39], et les loups ont été classés dans les trois classes suivantes : juvéniles (<12 mois), yearlings (12 à 24 mois) et adultes (>24 mois).

2.3. Analyse en laboratoire et estimation de la biomasse larvaire...

3. RESULTATS

Un total de 130 loups de différentes classes d'âge (adultes, yearlings et juvéniles) et de sexe (femelles et mâles) ont été pris en compte (Tableau 2). Parmi ces loups, 60 provenaient de la province de Cuneo, 37 de Torino et 33 d'Aoste.

Tableau 2. Distribution des *Trichinella* spp. échantillonnées chez les loups par sexe et classes d'âge. Les juvéniles sont des individus <12 mois, les yearlings entre 12 et 24 mois, les adultes >24 mois

Sex	Adults (>24 Months)	Yearlings (12–24 Months)	Juveniles (<12 Months)	%
Males	33	12	22	51.53
Females	29	12	21	48.47
Total	62	25	43	

Des larves de *Trichinella* spp. ont été détectées chez 15 des 130 loups (11,53% ; 95% CI 7,12-18,17), originaires des provinces de Turin et de Cuneo, mais pas de la vallée d'Aoste (Figure 1). Les loups positifs sont listés dans le Tableau 3.

La **prévalence** ne diffère pas en fonction du sexe ou de la classe d'âge, alors qu'une variation de la **ligne de démarcation** en fonction de l'origine des loups a été trouvée ($p = 0,054$). Neuf isolats ont été identifiés comme étant *T. britovi* par le Centre international de référence pour *Trichinella* (Rome, Italie), tandis que six n'ont pas pu faire l'objet d'un typage moléculaire en raison d'un échantillonnage et d'une conservation défectueux. L'intensité de l'infection par *Trichinella* variait entre 0,8 et 45 LPG avec une moyenne de $11,74 \pm 11,16$ LPG et une médiane de 8,9 LPG (voir le Tableau 3 pour les données brutes individuelles). Sur la base des paramètres et des formules explicités dans le matériel et les méthodes, (i) le nombre médian estimé de larves musculaires dans la carcasse des loups positifs à *Trichinella* était de 36 116 LPG ; (ii) les loups habitant la zone d'étude en 2020-2021 étaient supposés héberger un nombre total de 2681 152 larves de *Trichinella*.

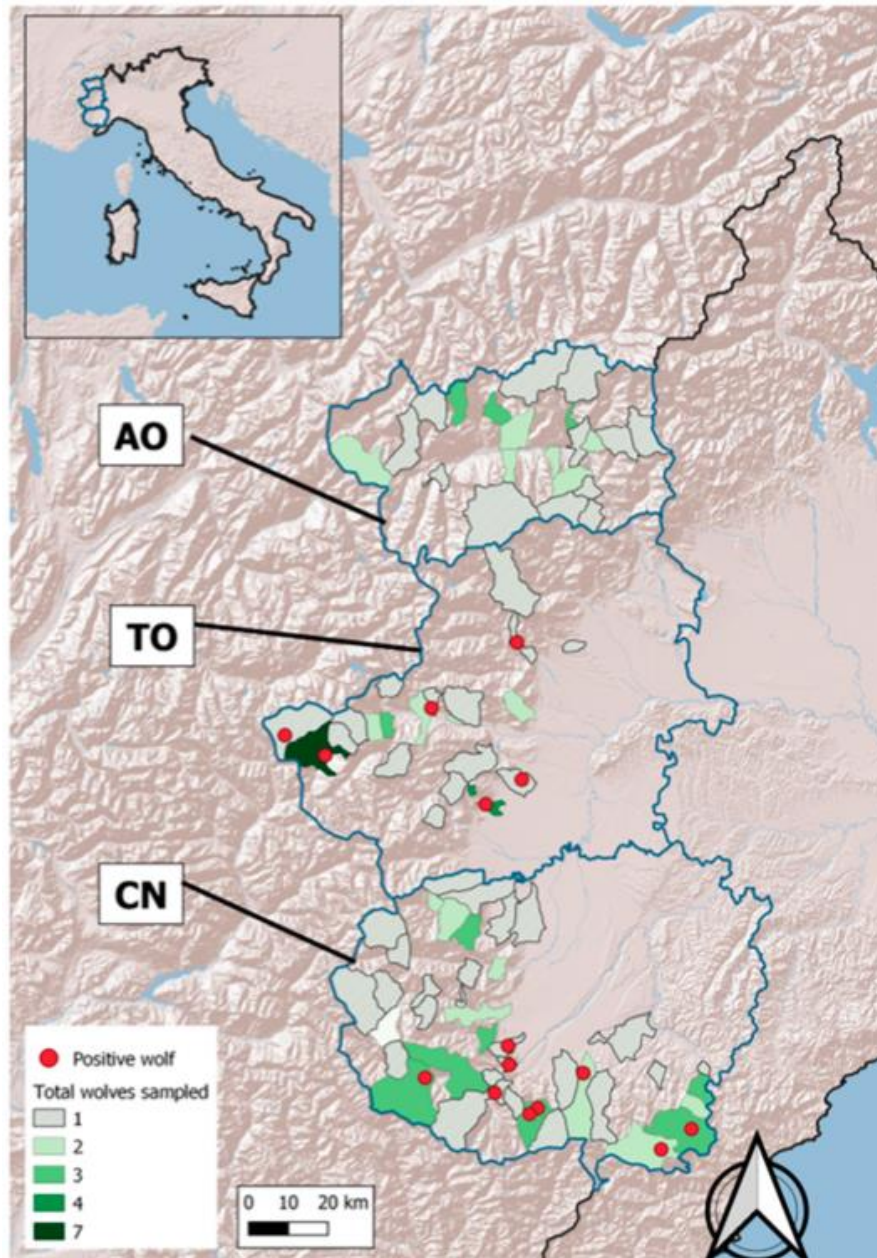


Figure 1. Carte de la zone d'étude et de sa localisation par rapport à l'Italie. Les lignes continues bleues délimitent les limites des trois provinces où les loups testés ont été obtenus : Aoste, Turin et Cuneo (du nord au sud). Tous les individus *Trichinella* positifs (points rouges) ont été retrouvés dans les Alpes (Zones en relief sur la carte)

4. DISCUSSION

Les résultats de notre enquête, basés sur un échantillon de grande taille, montrent que les loups recolonisant les Alpes sont exposés à l'infection par *T. britovi* et peuvent donc contribuer au maintien et à la propagation de ce parasite zoonotique. Ceci est en accord avec d'autres études similaires sur les loups en Italie [13,18,27], à l'exception d'un seul cas d'infection mixte par *T. britovi* et *T. pseudospiralis* [37]. Dans d'autres pays Européens, il a été démontré que les loups hébergeaient *T. britovi* [16,17,21,28,43] et, dans une moindre mesure, *T. nativa* [29-31,35], qui est répandu dans les hautes latitudes. En ce qui concerne les autres taxons, *T. spiralis* a été rarement signalé en Croatie [21], en Finlande [35], dans les Balkans centraux [14] et en Allemagne [36].

Tableau 3. Données individuelles relatives à 15 loups originaires des Alpes occidentales italiennes, testés positifs à *Trichinella* spp. lors d'un test de digestion artificielle d'échantillons de diaphragme conformément aux règlements de la Commission Européenne (CE) n° 1375/2015 et 2022/1418

Wolf Number	Year	Sex	Age Class	Body Mass (Kg)	Municipality (Province)	Cause of Death	LPG	Total Estimated Number of Larvae
1	2017	F	J	21.1	Monastero di Lanzo (TO)	Intraguild killing	5.0	18,770
2	2017	M	Y	27	Frossasco (TO)	Road collision	0.9	4571
3	2018	M	A	31	Oulx (TO)	Train collision	8.9	51,907
4	2017	F	Y	25.2	Bardonecchia (TO)	Intraguild killing	10.7	49,973
5	2018	M	Y	26.2	Vernante (CN)	Train collision	7.0	34,505
6	2018	F	A	29.9	Roccasparvera (CN)	Road collision	11.5	61,176
7	2019	F	A	27.5	Piossasco (TO)	Illegal shot	5.5	26,909
8	2021	F	J	19	Vernante (CN)	Road collision	6.2	20,958
9	2021	M	A	35.6	Garessio (CN)	Road collision	13.7	91,759
10	2021	M	A	29.5	Ormea (CN)	Road collision	7.8	43,291
11	2021	F	J	11.4	Chiusa Pesio (CN)	Intraguild killing	26.8	54,356
12	2022	F	A	14	Chianocco (TO)	Starvation	14.5	36,116
13	2022	F	J	17	Vinadio (CN)	Road collision	11.8	35,689
14	2022	F	Y	25.5	Bernezzo (CN)	Road collision	0.8	3629
15	2022	F	J	17.5	Valdieri (CN)	Intraguild killing	45.0	140,108

F: female; M: male; J = juvenile; Y = yearling; A = adult. TO = Torino; CN = Cuneo.

A notre connaissance, la prévalence de *Trichinella* dans cette étude (11,53%) est parmi les plus faibles rapportées chez les loups en Europe (voir Tableau 1). En particulier, la plupart des études ont trouvé une prévalence de plus de 30%, voire beaucoup plus élevée, allant jusqu'à 60-97%, comme en Russie occidentale [29,44], en Estonie [30] et en Lettonie [45]. Nous ne pouvons pas exclure que, dans une certaine mesure, la prévalence que nous avons trouvée puisse être sous-estimée, étant donné que seuls des échantillons de diaphragme ont été prélevés, et que les échantillons de muscle ont été conservés à -20°C dans certains cas pendant plus de deux semaines, avec une altération possible des caractéristiques de sédimentation des larves. Alors que les sites de prédilection de *Trichinella* n'ont pas été déterminés avec précision chez les loups, il existe une abondante littérature sur l'utilisation préférable d'autres échantillons de muscles (par exemple, le membre antérieur et les muscles tibiaux) pour l'étude de la prévalence de ces parasites chez les renards et d'autres carnivores sauvages [46-48]. Lors de précédentes études similaires en Italie, la prévalence variait entre 8,9 et 30,9%, avec des points chauds dans les régions centrales de la péninsule, où les loups n'ont jamais disparu [13,27,37]. La faible prévalence de *Trichinella* chez les loups dans cette étude est parallèle à la faible prévalence chez les renards roux sympatriques, le carnivore sauvage le plus abondant et le principal hôte de maintenance de *Trichinella* en Italie [49]. Il convient de noter que la prévalence de *Trichinella* spp. chez les renards dans notre zone d'étude, qui atteignait 40% à la fin des années cinquante du siècle dernier [19], a considérablement diminué au cours des dernières décennies du siècle dernier [50] et se situe actuellement entre 0 et 3,5% [20,51,52]. Il n'est pas surprenant que la prévalence de *Trichinella* trouvée chez les loups dans cette étude soit plus élevée, probablement en raison du rang de prédateur supérieur et de l'espérance de vie plus longue des loups par rapport aux renards. Plusieurs études sur *Trichinella* spp. parmi les carnivores sauvages en Europe ont également rapporté une prévalence plus élevée de *Trichinella* spp. chez les loups et d'autres grands carnivores (par exemple, le lynx Eurasien, *Lynx lynx*) par rapport aux mésocarnivores

sympatriques [13,16,31,43]. Un exemple extrême est l'étude menée par Pozio et al. [29] en Russie occidentale, où la prévalence de *Trichinella* (principalement *T. nativa*) chez les loups et les renards sympatriques était respectivement de 97,5 et 48,3%. En Italie centrale, la prévalence de *T. britovi* était de 27 à 31% chez les loups et de 4 à 5% chez les renards sympatriques [13,18]. En ce qui concerne le lynx Eurasien, une étude de Frey et al [53] dans les Alpes Suisses a montré que la prévalence de *T. britovi* était également remarquablement plus élevée que chez les renards sympatriques (27,3 et 1,6%, respectivement).

Les résultats de cette étude et d'autres études similaires indiquent clairement que le loup joue un rôle de sentinelle, car l'échantillonnage de *Trichinella* chez ce prédateur supérieur s'est avéré être un moyen efficace d'estimer le risque de transmission zoonotique suite à la consommation de sangliers crus ou insuffisamment cuits provenant des mêmes zones [13]. Il est intéressant de noter que les deux seuls foyers de trichinellose sylvatique humaine enregistrés dans le nord-ouest de l'Italie, tous deux consécutifs à la consommation de viande de sanglier infectée par *T. britovi* [54,55], se sont produits dans les vallées alpines des provinces de Turin et de Cuneo, où des loups positifs à *Trichinella* ont également été trouvés dans le cadre de la présente étude. La surveillance de ces pathogènes zoonotiques, centrée sur le loup est aujourd'hui facilitée par les réseaux existants visant à la conservation de cette espèce de carnivore en Europe, qui génèrent un flux remarquable de carcasses de loups vers des institutions vétérinaires accréditées en vue de surveiller les causes naturelles et anthropogéniques de la mort, et d'optimiser la collecte d'échantillons biologiques à des fins diverses [56-58].

En ce qui concerne le rôle épidémiologique joué par le loup dans le cycle de *Trichinella* en Italie et en Europe, l'importance réelle de ce prédateur supérieur dans le maintien de *T. britovi* fait l'objet d'un débat ouvert [13,21]. Certains pensent que, pour persister de manière endémique, *T. britovi* (et tout autre taxon sylvatique de *Trichinella*) a besoin d'une chaîne écologique composée de multiples carnivores hôtes interdépendants [59]. Dans ces conditions, l'enrichissement de la communauté carnivore par un prédateur de premier plan (par exemple, le retour du loup dans les Alpes) a le potentiel de générer de nouvelles interactions intraguildes [60-63] et de nouvelles opportunités de cannibalisme, de nécrophages et de prédation interspécifiques [64,65], entraînant finalement une augmentation de la prévalence de *Trichinella* et de la biomasse larvaire, comme cela s'est produit en Finlande après la colonisation par un autre canidé, le chien viverrin (*Nyctereutes procyonoides*), qui n'est pas indigène [35]. Une **deuxième hypothèse** est que les renards, l'hôte de *Trichinella* le plus étudié, seraient capables de maintenir la circulation de *T. britovi* indépendamment de la présence d'autres carnivores infectés, principalement par le cannibalisme, également appelé nécrophage intraspécifique [52]. Un élément soutenant l'hypothèse centrée sur le renard est la tendance à la baisse de *Trichinella* chez les renards dans le nord de l'Italie, qui ne s'est pas inversée depuis que les loups sont revenus sur le devant de la scène. D'autre part, comme Badagliacca et al [27], nous estimons que la biomasse larvaire de *Trichinella* hébergée par les loups environ un quart de siècle après leur retour est de l'ordre d'environ 2,5 millions de larves, ce qui n'est donc pas négligeable. De futures études similaires axées sur les loups et les renards sympatriques sont justifiées pour surveiller les tendances et les éventuels changements dans l'importance épidémiologique relative de l'un et l'autre hôte dans les Alpes. Les données de biomasse larvaire de *Trichinella* de cette étude serviront de référence pour la comparaison.

Alors qu'en Europe de l'Est et du Nord, on attribue sans ambiguïté au loup un rôle majeur dans le maintien du statut endémique de l'infection à *Trichinella* [14, 16, 17, 21, 22, 28, 29, 44, 45], il n'en va pas nécessairement de même en Europe du Sud, où le retour de ce carnivore n'a apparemment pas inversé la tendance à la baisse à long terme de *T. britovi* chez le renard roux, l'hôte de maintenance le plus représentatif de ce taxon à l'échelle régionale, comme on l'avait anticipé. La contribution moins évidente que les loups recolonisant les Alpes semblent offrir au maintien et à la propagation de *T. britovi*, du moins à l'heure actuelle, peut être attribuée à l'un ou à une combinaison de plusieurs facteurs, y compris : (i) le temps relativement court depuis que les loups ont rétabli des meutes reproductrices dans la zone d'étude ; (ii) le faible nombre annuel de carcasses de loups infectieux jusqu'à présent disponibles pour d'autres charognards, encore réduit par l'enlèvement intensif des carcasses à des fins de surveillance ; (iii) la réticence possible des loups à l'égard du cannibalisme, un comportement trophique qui a été peu étudié et, par conséquent, rarement documenté et quantifié [11], mis à part quelques exceptions dues à l'homme, par exemple, la présence d'animaux de compagnie et de chiens, lorsque des carcasses de loups sont jetées à plusieurs reprises comme appâts pour faciliter l'abattage d'autres loups [44]. Le dernier scénario est peu probable dans les Alpes puisque le loup est une espèce protégée dans l'Union Européenne et en Suisse ; pour cette raison, les carcasses de loups sont mises à la disposition des centres de diagnostic vétérinaire ou d'autres institutions scientifiques, même lorsque l'abattage est autorisé pour atténuer la déprédation du bétail [66] ; (iv) la réticence possible d'autres hôtes de maintenance de *Trichinella*, en particulier les renards, à se nourrir de carcasses de loups, une question négligée bien qu'intrigante d'un point de vue épidémiologique. Des travaux expérimentaux antérieurs sur des modèles autres que les carcasses de loups ont montré que les renards évitent ou retardent la consommation de carcasses de mésocarnivores [67, 68], y compris de congénères ; (v) la mortalité jusqu'à présent limitée due à l'agressivité intra-spécifique, un comportement dépendant de la densité qui, à son tour, pourrait favoriser le cannibalisme. On s'attend à ce que l'agressivité intraspécifique augmente dans un avenir proche parallèlement à l'accroissement de la taille des populations de loups Alpins, comme cela s'est produit en Amérique du Nord dans des conditions démographiques similaires [69] ; (vi) l'influence du changement climatique, dont le signal est plus fort dans les systèmes montagneux du monde entier [70], impliquant une dégradation plus rapide des carcasses par les invertébrés nécrophiles [71] et, en hiver, une espérance de vie plus courte des larves de *Trichinella* en raison de la rareté des précipitations neigeuses et de la disparition consécutive de l'effet protecteur du subnivium [72]. Ceci, à son tour, pourrait réduire la fenêtre temporelle pour une transmission efficace de *Trichinella* par la consommation intraspécifique et interspécifique de carcasses de loups infectés.

Sur la base de tout ce qui précède, une piste de recherche future pourrait être d'étudier expérimentalement le comportement des loups vis-à-vis des carcasses de congénères, de renards et même éventuellement d'autres carnivores (par exemple, les mustélidés) réputés de moindre importance épidémiologique pour le maintien du cycle sylvatique de *T. britovi* en Europe. Parallèlement, la surveillance de l'infection par *Trichinella* dans la population de loups en expansion dans les Alpes et dans d'autres zones de recolonisation par les loups devrait se poursuivre dans le temps afin de définir les tendances possibles de la prévalence et de l'intensité, suggérant éventuellement une contribution croissante des loups au maintien et à la propagation de *T. britovi* dans un contexte où le parasite a été capable de se maintenir chez

les renards pendant plusieurs décennies, voire plusieurs siècles, après la disparition par l'homme de tout prédateur supérieur.

5. CONCLUSIONS

C'est la première fois que *T. britovi* est signalé chez les loups dans les Alpes Italiennes. Nos résultats suggèrent que ce prédateur du sommet de la chaîne, qui a connu une expansion spectaculaire de sa population depuis quelques décennies, mérite l'attention en tant que nouvel hôte possible de *T. britovi* dans les Alpes. Les données de cette étude contribueront à quantifier de manière dynamique le risque zoonotique dans un scénario épidémiologique changeant caractérisé par une grande diversité et une grande abondance de carnivores et d'omnivores sauvages.