

Cahier spécial

Vers une écologie de la santé

Olivier Plantard est chargé de recherche dans l'Unité biologie, épidémiologie et analyse de risque en santé animale de l'INRA - Oniris, à Nantes.

Laurent Huber est directeur de recherche dans l'Unité mixte de recherche INRA - AgroParisTech Environnement et grandes cultures, à Grignon.

Jean-François Guégan est directeur de recherche à l'Institut de recherche pour le développement UMR 5290, à Montpellier.

La santé est soumise à divers aléas, notamment climatiques. Pour gérer la santé de demain, il est urgent de concevoir des modèles intégrant les variables du climat et les caractéristiques des écosystèmes où se développent et se propagent les maladies.

Climat et santé sont liés. La santé humaine, mais aussi la santé végétale ou la santé animale sont soumises à la saisonnalité. Si le climat change, la saisonnalité des maladies devrait également évoluer. Dès lors, se pose la question des conséquences sanitaires du changement climatique. Sont-elles toujours négatives, comme certains articles ou reportages alarmistes le laissent penser ? La situation est complexe, donc forcément plus nuancée. Certes, des événements météorologiques extrêmes, tels que les canicules, les inondations ou les tempêtes violentes, se feront plus intenses et plus fréquents dans les années à venir, et pourraient entraîner une hausse de la mortalité et une baisse de l'efficacité des systèmes sanitaires.

Néanmoins, cet impact reste difficile à estimer, car on ne sait pas prévoir la fréquence de ces événements qui resteront rares. Une autre conséquence attendue du changement climatique sur la santé concerne la modification des risques environnementaux, via une exposition accrue aux rayonnements ultraviolets ou à des polluants atmosphériques, tels que l'ozone. Certains effets seront néfastes, mais d'autres pourraient se révéler positifs en faisant

disparaître, par endroits, des virus, des bactéries ou des champignons parasites. Là encore, l'impact général, peu étudié, demeure incertain.

Déclenchement des épidémies

Depuis une vingtaine d'années, les recherches concernant les conséquences sanitaires du changement climatique ont porté principalement sur les maladies infectieuses, du fait de la multiplicité des facteurs intervenant dans le déclenchement d'une épidémie et de l'intérêt que les écologues, entomologistes et zoologues manifestent pour ce sujet.

Comme nous l'avons souligné, les systèmes sont complexes, car ils présentent de nombreuses interactions. Commençons par des systèmes biologiques simples, où deux espèces en interaction, l'hôte et l'agent pathogène, évoluent dans un écosystème naturel. Simplifions encore en considérant les hôtes dont la température corporelle n'est pas régulée – à l'instar des plantes, insectes, reptiles ou poissons –, et qui sont, par conséquent, très sensibles aux conditions météorologiques ambiantes et à leur évolution.

Dans le cas de l'encre du chêne, maladie infectieuse due à un champignon parasite, le réchauffe-

ment climatique semble bien responsable de la progression de cette maladie chez certaines espèces d'arbres, par exemple le chêne rouge d'Amérique et le chêne pédonculé. Au moyen de simulations numériques, permettant de modéliser la survie hivernale de l'agent pathogène en fonction de la température de son microhabitat (le phloème des arbres infectés, c'est-à-dire le tissu qui conduit un type de sève), des chercheurs de l'INRA et de Météo-France ont établi que ce champignon devrait se déplacer progressivement vers l'Est de la France, entraînant un accroissement du potentiel d'expansion de cette maladie sur la majorité du territoire d'ici la fin du XXI^e siècle.

Au contraire, d'autres travaux ont mis au jour une influence favorable du changement climatique sur la santé des plantes. C'est le cas d'une étude réalisée en 2010 (projet Climator) sur trois maladies affectant des cultures annuelles : la septoriose du blé, la rouille brune du blé et le botrytis de la vigne – causées par des champignons pathogènes également. Des modèles numériques prenant en compte l'évolution de la température et du taux d'humidité de l'air ont permis d'estimer la durée au cours de laquelle de l'eau est présente à la surface des feuilles de blé, notamment. En effet, l'infection par le micro-organisme responsable de la maladie de la rouille brune requiert la présence d'eau liquide sur les feuilles pendant une durée minimale qui dépend de la température.

Pour les régions de Dijon et de Colmar, les simulations indiquent que la durée des périodes où l'infection sévit devrait diminuer d'environ 30 pour cent d'ici la fin du siècle, ce qui conduirait à une baisse des risques d'infection du blé par les spores de la rouille brune. Toutefois, pour connaître précisément la durée des infections, il faudrait considérer aussi l'influence du changement climatique sur la dynamique des cultures, ainsi que l'avancée prévisible des dates de semis, ce qui n'a pas encore été réalisé. Même si ces travaux préliminaires sont encourageants, ils

demandent à être confortés et élargis à d'autres maladies fongiques dont souffrent les cultures.

Citons maintenant un exemple chez l'animal, l'huître de Virginie, implantée sur les côtes atlantiques d'Amérique du Nord. Son évolution confirme le lien simple et direct entre le changement climatique et le développement d'une épidémie. Ainsi, l'élévation de la température des eaux de surface a favorisé la survie hivernale d'un parasite responsable d'une maladie infectieuse, la perkinsose : depuis la fin des années 1940, l'aire de répartition de cette maladie a progressé de plus de 500 kilomètres vers le Nord.

Le rôle de la température

En termes d'impact du changement climatique, les experts s'accordent à dire que les variations de température joueront un rôle important sur le développement des maladies infectieuses. En influant sur le métabolisme des parasites et des organismes hôtes, ces variations conditionnent les vitesses de développement et, par conséquent, interviennent sur l'expansion ou la diminution des aires de répartition.

La température est plus facile à utiliser que d'autres variables physiques pour tester des scénarios de changement climatique. Cette variable d'état ne dépend pas de l'étendue du



Les campagnes de vaccination contre la grippe, qui touche plusieurs millions de Français chaque hiver, ont permis de diminuer notablement le nombre de décès de personnes fragiles.

Le paradoxe de la mortalité hivernale

En France, la canicule de 2003 a entraîné la mort d'environ 15 000 personnes, sans compter ses conséquences sur les écosystèmes et les infrastructures. Malgré cet épisode, le taux de mortalité dans les régions tempérées de l'hémisphère Nord est beaucoup plus élevé en hiver que durant tout autre saison.

Or, selon une étude réalisée en 2012 par Patrick Kinney et ses collègues de l'Université Columbia, à New York, le changement climatique ne devrait pas entraîner une baisse importante de la mortalité hivernale. Dans un contexte de hausse globale des températures, cette mortalité hivernale pourrait même augmenter au sein des populations qui vivent dans les pays chauds. Pour expliquer ces effets encore mal compris, on évoque, tour à tour, des complications cardio-vasculaires, mais aussi inflammatoires après des infections respiratoires, comme c'est le cas avec la grippe.

Avant toute généralisation, précisons qu'il existe d'importantes disparités géographiques globales et locales dans les manifestations de cette mortalité hivernale. Par ailleurs, les chercheurs ne disposent que d'un petit nombre de données écologiques et épidémiologiques fiables, qui seraient pourtant indispensables pour prévoir les conséquences sanitaires du changement climatique, identifier les populations les plus vulnérables et définir les mesures de prévention et d'adaptation les mieux adaptées.

système considéré, connaît des fluctuations beaucoup moins rapides que celles de la pluie, variable de flux cumulatif. Par ailleurs, la température influe sur la vitesse de tout processus biologique, alors que la pluie agit plus spécifiquement, par exemple, sur l'infection fongique des plantes et la dispersion des spores et bactéries. Même s'il est admis que la fréquence des événements extrêmes va augmenter, par exemple la fréquence des épisodes pluvieux de longue durée, le caractère intermittent de la pluie et les incertitudes sur les données à l'échelle de la journée rendent difficile l'obtention

de vecteurs, de petits arthropodes qui se nourrissent de sang : moustiques, moucherons, poux, punaises, tiques, etc. Chez l'homme, les maladies vectorielles sont responsables de près d'un quart des épidémies émergentes recensées dans le monde. Puisque les vecteurs ne régulent pas leur température interne, les conditions météorologiques conditionnent leur développement, leur survie, leur fécondité et leur dispersion. Elles déterminent aussi la croissance du parasite et, dans une moindre mesure, les interactions du vecteur et de son agent pathogène, ainsi que du vecteur et de l'hôte.



Causée par un champignon pathogène, la maladie de la rouille brune du blé se manifeste à la surface des feuilles par de petites pustules orangées contenant des spores.

d'une répartition de la pluie par heure. C'est un enjeu pour la recherche météorologique, car il nous faut parfois ces données à une échelle temporelle très inférieure à la journée. Les sécheresses estivales plus longues constituent d'autres événements extrêmes, qui pourraient limiter, voire arrêter, la progression de mycoses fongiques transmises par l'air ou dans le sol, notamment chez les plantes-hôtes qui résisteront à la sécheresse.

Les maladies et leurs vecteurs

Examinons à présent le cas des maladies à transmission vectorielle, telles que le paludisme, la dengue ou la fièvre jaune. Ces systèmes infectieux plus complexes se propagent d'un individu du hôte à un autre par l'intermédiaire

Dans le contexte actuel du changement climatique, les maladies vectorielles sont observées avec attention par les épidémiologistes. Dans l'hémisphère Nord, la répartition de certains vecteurs, telle la tique *Ixodes ricinus*, est d'ores et déjà modifiée. Vectrice de nombreuses maladies, la maladie de Lyme et l'encéphalite à tique notamment, cette tique a progressé vers le Nord de la Suède. En 16 ans, la surface de la zone où il est présent a doublé (voir l'illustration page ci-contre).

Le changement climatique influe aussi sur la répartition des espèces « réservoirs » qui hébergent l'agent pathogène. Ainsi, en Amérique du Nord, l'aire de répartition de la souris à pattes blanches, principal réservoir de la bactérie *Borrelia burgdorferi* responsable

de la maladie de Lyme, a progressé de 10 kilomètres par an vers le Nord. Depuis les années 2000, la prédition des changements d'aires de répartition des vecteurs est devenue un champ de recherche particulièrement actif, grâce à l'essor de la modélisation des niches écologiques, décrites par un ensemble de paramètres biologiques et physico-chimiques. Cependant, même si la présence d'un vecteur est indispensable à la diffusion de ce type de maladies, elle ne constitue pas une condition suffisante pour qu'une épidémie se développe. Même si le rôle direct du changement climatique est en cause dans les modifications des aires de répartition de certains vecteurs, il est difficile de mettre en évidence son rôle dans l'augmentation de la prévalence de ces maladies dans des régions où elles étaient déjà présentes.

Le rôle de l'homme

La situation se complique encore quand on tient compte des activités humaines. La fièvre catarrhale ovine, ou maladie de la langue bleue, illustre les liens complexes et parfois trompeurs entre le changement climatique et la propagation d'une épidémie. La fièvre catarrhale touche les ruminants, mais pas l'homme. Cette maladie vectorielle est causée par un virus, qui est lui-même transmis par des petits moucherons piqueurs du genre *Culicoides*. Des épidémies de fièvre catarrhale étaient recensées en Afrique du Nord, où le virus était véhiculé par une variété de moucherons (*Culicoides imicola*), dont la présence n'avait jamais été enregistrée sur le continent européen.

Or, dans les années 1980 et 1990, cette espèce a été détectée de plus en plus au Nord de son aire de répartition connue : en Italie, Sardaigne, Corse, puis dans le Sud de la France. En Europe, on redoutait ainsi qu'une épidiootie (épidémie animale) n'arrive par le Sud. Mais c'est aux Pays-Bas qu'elle s'est finalement manifestée, en août 2006. En quelques années, l'épidiootie s'est propagée à une vitesse de

cinq kilomètres par jour dans toutes les directions, causant des dommages économiques importants dans les élevages ovin et bovin d'Europe de l'Ouest : avortements, baisse de la production de lait et de viande, campagnes massives de vaccination, restriction des échanges commerciaux, etc.

En raison de la localisation du foyer d'origine, des directions qu'elle a suivies et du virus qui l'a causée (BTV8, une forme virale différente de celle présente en Afrique du Nord), la dynamique de cette épizootie ne peut être directement reliée au changement climatique. Par la suite, on s'est d'ailleurs aperçu que les moucherons impliqués dans la transmission du BTV8 correspondaient, non pas à *Culicoides imicola*, mais à d'autres espèces, qui auparavant n'étaient pas considérées comme des vecteurs efficaces. Des études génétiques ont également établi que les moucherons détectés dans le Sud de l'Europe s'y trouvaient depuis longtemps. Ainsi, l'apparente progression des *Culicoides* vers le Nord de l'Europe est surtout imputable à une augmentation des efforts de surveillance et de recherche pour les trouver, c'est-à-dire à une meilleure connaissance de leur répartition géographique.

Toutefois, le changement climatique n'est pas totalement hors de cause pour autant. Une analyse croisée de l'évolution des conditions climatiques depuis les années 1960 et d'un modèle décrivant la dynamique des vecteurs et des organismes hôtes de cette maladie a montré que l'été 2006 correspondait à une période de risque maximal pour le déclenchement d'une épidémie dans le Nord-Ouest de l'Europe. Et, au-delà des facteurs climatiques qui ont favorisé la transmission du virus, tout porte à croire que son introduction est liée aux activités humaines telles que l'importation (illégalement ou accidentellement) d'animaux ou de vecteurs. Cet exemple montre à quel point il est parfois difficile de séparer la part du changement climatique et celle d'autres évolutions où les activités humaines

occupent un rôle central : transferts de populations ou de marchandises d'origines animale et végétale, changement d'usage des sols, auxiliaires de culture qui détruisent les ravageurs, baisse de la biodiversité touchant les espèces réservoirs et les prédateurs, etc.

Les principales causes d'émergence

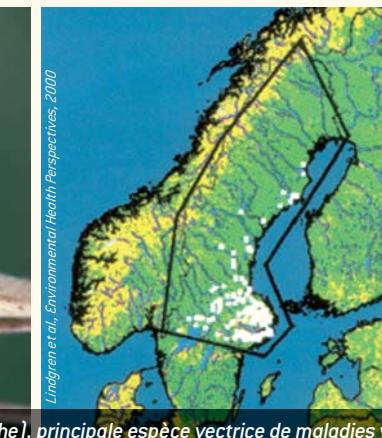
Parmi la multitude de publications scientifiques et institutionnelles qui se sont efforcées de mettre en lumière l'impact du changement climatique sur la santé humaine, les travaux de Mark Woolhouse et de Sonya Gowtage-Sequeria, du Centre des maladies

Chikungunya, qui s'est produite en septembre 2005 à La Réunion, a déclenché une épidémie de grande envergure qui a frappé plus de 300 000 personnes habitant les îles de l'océan Indien. Les changements démographiques, sociaux et comportementaux (les pratiques à risque, notamment) figurent à la deuxième place du classement.

En se fondant sur des modèles de niches écologiques, une étude sur la transmission de la dengue a ainsi montré que son expansion était principalement due aux densités élevées de population, aux conditions d'insalubrité ainsi qu'aux réseaux de trans-



La tique *Ixodes ricinus* (à gauche), principale espèce vectrice de maladies vectorielles chez l'homme en Europe, devrait continuer à s'étendre au cours du XXI^e siècle. En Suède, son aire de répartition (points blancs) a doublé entre les années 1980 (au centre) et 1990 (à droite).



port humains. Enfin, au premier rang, se situent les changements d'usage des sols ainsi que les pratiques agricoles et agronomiques. Par ses activités, par ses comportements et par ses modes d'organisation socio-économique, l'homme est le principal responsable de l'apparition et de l'expansion des nouveaux agents pathogènes.

Pour illustrer le rôle des changements des conditions socio-économiques sur la prévalence de certaines pathologies, revenons sur le cas des maladies vectorielles transmises par les tiques. La prévalence de l'encéphalite à tique a augmenté dans les pays baltes à partir du début des années 1990. Contrairement à la maladie de Lyme, qui n'a jamais fait l'objet d'un recensement systématique, l'encéphalite à

tique a été très bien répertoriée depuis une quarantaine d'années, offrant ainsi des données de qualité. Or, dans chacun des pays baltes étudiés (Lituanie, Lettonie, Estonie), on a observé une grande hétérogénéité des variations de la prévalence d'une année à l'autre entre cantons. Cela suggère que le changement climatique – qui se produit de façon relativement homogène sur de vastes zones – n'est pas le seul en cause.

Sarah Randolph et Dana Sumilo, de l'Université d'Oxford, ont montré que le changement climatique – avec une augmentation de la moyenne annuelle des températures maximales (passant de 10 à 11 °C) entre 1988 et 1990 – constitue un des facteurs en cause, mais ne peut pas expliquer l'hétérogénéité observée dans l'espace et dans le temps. Elles avancent l'hypothèse suivante : la recrudescence d'encéphalite à tique observée durant cette période résulterait de la transition socio-économique que les pays baltes ont connue au début des années 1990 en sortant du communisme.

À cette époque, de nombreux habitants de ces pays ont augmenté leur

risque d'exposition au vecteur de la maladie en fréquentant davantage les forêts : les populations les plus pauvres, en s'efforçant de trouver des revenus ou des ressources complémentaires via la cueillette de champignons et de baies ; mais aussi les plus riches, en raison d'un accès accru aux activités de loisir, dans les campagnes notamment. L'abandon des fermes collectives a aussi entraîné des modifications dans l'utilisation des sols (des mises en jachère, par exemple), qui auraient favorisé la propagation de ces maladies où les faunes sauvages et domestiques interagissent étroitement.

À travers tous ces exemples, on mesure combien l'impact du changement climatique sur les maladies infectieuses est complexe, variable et difficile à étudier. D'une part, il est lié à de multiples acteurs : agents pathogènes, organismes hôtes, vecteurs de transmission, espèces réservoirs et interventions humaines. D'autre part, il est soumis à plusieurs variables physiques telles que la température, l'humidité de l'air, le vent et les précipitations, dont l'évolution doit être estimée par l'analyse de leurs valeurs moyennes,

mais aussi de leurs valeurs extrêmes, et plus généralement de leur variabilité durant telle ou telle période.

Tous ces paramètres sont souvent interdépendants, et les relations qu'ils entretiennent avec la prévalence des maladies infectieuses ne sont pas toujours linéaires (les paramètres et la prévalence ne varient pas dans les mêmes proportions). Les échelles spatiales et temporelles permettant d'analyser ces maladies sont par ailleurs très variables : de quelques centimètres carrés pour la dispersion des spores par la pluie, à une échelle planétaire quand il s'agit de l'évolution du climat global. Cela pose d'épineux problèmes de changement d'échelles, car certaines propriétés dites émergentes ne sont observables qu'à des niveaux d'intégration supérieurs.

Enfin, les systèmes responsables de maladies ne sont ni fixes ni constants au cours du temps, car chacun des acteurs évolue en raison des modifications de la composition génétique des populations sous l'effet des différentes pressions de sélection exercées par les interactions des hôtes avec les agents pathogènes, ou par l'environnement.

L'écologie de la santé

C'est pourquoi, un cadre plus large, associant écologie et biologie évolutive, a été proposé pour étudier ces questions complexes. À côté de l'approche *One Health/One World*, qui prend peu en compte l'environnement, citons l'approche *EcoHealth* qui met en avant « le partage des responsabilités et la coordination des actions globales pour gérer les risques sanitaires aux interfaces animal-homme-écosystèmes » et l'importance du « renforcement des collaborations entre santé humaine, santé animale et gestion de l'environnement ». Il s'agit d'élargir le champ d'analyse, traditionnellement centré sur la santé des individus, en considérant les modifications des écosystèmes, l'influence des changements planétaires (climatiques notamment) et la perte de diversité biologique,

avec toutes leurs interactions directes et indirectes.

L'écologie de la santé traduit une prise de conscience du partage des responsabilités et de la nécessité de renforcer les actions communes concernant la santé humaine, la santé animale et la gestion de l'environnement. Cette approche intégrative permet d'éviter l'erreur qui consiste à isoler artificiellement l'effet du changement climatique d'autres modifications dues à l'homme, et impliquées elles aussi dans le développement d'épidémies (changement d'utilisation des sols, introduction d'espèces invasives liée aux déplacements humains ou au transport de marchandises, par exemple).

Dans le domaine animal et le domaine végétal, les conséquences sanitaires du changement climatique restent largement inexplorées, ce qui explique le lancement, début 2014, de nouveaux programmes de recherche par l'Agence nationale de la recherche et la Commission européenne. Dans ce cadre, l'augmentation de la résilience des écosystèmes, le rôle de la biodiversité et le développement d'une approche transdisciplinaire et participative (associant chercheurs, entreprises, agriculteurs, gestionnaires, etc.) figurent parmi les thématiques mises en avant dans plusieurs grands projets de recherche.

Anticiper les évolutions

Dans le domaine végétal en particulier, les objectifs majeurs ont trait à la réduction de l'usage des pesticides et à la préservation des cultures face au réchauffement climatique. Une autre problématique importante a émergé : les rétroactions de la santé des plantes sur le climat. Une culture fortement atteinte, voire détruite, par une épidémie importante émet davantage de dioxyde de carbone dans l'atmosphère, à cause du dépérissement des plantes et d'une minéralisation plus forte des matières organiques contenues dans les sols.

Étant donné la complexité des phénomènes considérés, la modélisation représente un outil incontournable.

Elle permet de se projeter dans le futur et d'établir des scénarios susceptibles de gérer et d'anticiper au mieux les évolutions attendues. Mais, pour être pertinents, précis et informatifs, les modèles doivent pouvoir se fonder sur des données de qualité et de longues séries

gations sur l'influence du changement climatique en particulier, car l'étude nécessite de comparer des situations où la maladie est présente et d'autres où elle est absente.

Les dispositifs de suivis de longue durée, du type *Long Term Ecological*



Les moustiques du genre Aedes propagent le virus du chikungunya d'un individu à un autre en les piquant. Cette maladie tropicale est également nommée « maladie de l'homme courbé », car elle provoque de très fortes douleurs articulaires associées à une raideur musculaire.

temporelles et spatiales, ce qui fait actuellement défaut dans la recherche française, qu'elle ait lieu en France ou dans les pays tropicaux.

Pour les maladies infectieuses humaines, telles que le tétonos, l'anthrax et la légionellose, où l'agent pathogène peut persister dans l'environnement sans causer d'épidémie, on ne dispose pas de données qui permettraient de comparer une situation où le vecteur ou l'agent infectieux est présent, et la situation où il est absent. La surveillance sanitaire se focalise sur la détection des pathologies pour comprendre leur progression et anticiper leur régression. Mais, ce faisant, les données collectées ne permettent pas – ou très difficilement – de répondre aux interro-

Research Network (réseau de recherche écologique sur le long terme) sont particulièrement précieux. Ils devraient bientôt intégrer des recherches épidémiologiques relatives aux effets du changement climatique sur les maladies humaines, animales et végétales, ce qui permettra d'améliorer la précision des modèles numériques.

Enfin, insistons sur le fait que l'identification et la quantification des effets des changements globaux sur la santé représentent un défi qui ne pourra être relevé que si climatologues, épidémiologistes, modélisateurs, écologues, entomologistes, microbiologistes, parasitologues, immunologistes, socio-économistes, entre autres, travaillent ensemble sur un projet intégré.

Bibliographie

- C. Leport et J.-F. Guégan, *Les maladies infectieuses émergentes. État de la situation et perspectives*, La Documentation française, 2011.
- N. Brisson et F. Levraud [éd.], *Le Livre Vert du projet Climator*, ADEME, 2010.
- K. Smith et J.-F. Guégan, *Changing Geographic Distributions of Human Pathogens*, *The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 41, pp. 231-250, 2010.
- M. Delavière et J.-F. Guégan, *Les effets qualitatifs du changement climatique sur la santé en France – Rapport de Groupe interministériel*, La Documentation française, 2009.
- K. Lafferty, *The Ecology of Climate Change and Infectious Diseases*, *Ecology*, vol. 90, pp. 888-900, 2009.

Principales causes d'apparition des nouveaux agents infectieux

Rang	Facteurs d'émergence	Exemples
1	Changements d'usage des sols, pratiques agricoles et agronomiques	Virus Nipah en Asie du Sud-Est, ESB
2	Changements démographiques, sociaux et comportementaux	Coqueluche, VIH, syphilis
3	Précarité des conditions sanitaires	Choléra, tuberculose
4	Liés à l'hôpital (nosocomial) ou à des erreurs de soins et de pratiques	<i>Staphylococcus aureus</i> , <i>Pseudomonas aeruginosa</i>
5	Évolution des agents pathogènes (Chikungunya, antibiotiques, mutations...)	A/H1N1, H5N1
6	Contamination par les aliments ou l'eau	<i>E. coli</i> , ESB, <i>Salmonella</i>
7	Voyages et échanges intercontinentaux	Dengue, grippe saisonnière, H5N1
8	Désorganisation des systèmes de santé et de surveillance	Maladie du sommeil en Afrique centrale, maladies à tiques et tuberculose ex-URSS
9	Transports de biens et d'animaux	Virus Monkeypox, H5N1 <i>Salmonella</i> ...
10	Changement climatique	Paludisme en Afrique de l'Est, dengue en Asie du Sud-Est, leishmaniose viscérale dans le sud-européen (forte suspicion)

Ce classement a été réalisé à partir de 177 agents pathogènes responsables de maladies infectieuses émergentes touchant les populations humaines depuis les années 1960