

Rôle du blaireau (*Meles meles*) dans l'épidémiologie de la tuberculose bovine

Ariane PAYNE^{1*}, Jean HARS¹, Sandrine RUETTE², Barbara DUFOUR³ & Emmanuelle GILOT-FROMONT⁴

Résumé

En France, dans certaines régions où la tuberculose bovine est en recrudescence, des espèces sauvages dont le blaireau ont également été trouvées infectées. Or, dans les îles britanniques, le blaireau a été identifié comme réservoir de la maladie, capable de la transmettre aux bovins et pouvant compromettre l'éradication de l'infection dans les cheptels domestiques, avec de graves impacts socio-économiques. Le rôle du blaireau dans l'épidémiologie de la tuberculose bovine est méconnu en France. L'étude présentée avait pour objectif d'améliorer ces connaissances et d'estimer le risque de transmission entre blaireaux et bovins en Côte-d'Or, département particulièrement touché par la maladie chez les bovins comme dans la faune sauvage. Pour cela, différents paramètres ont été évalués dans la population de blaireaux de la zone infectée de ce département : le niveau d'infection, la capacité à excréter l'agent pathogène, le niveau de densité et enfin le niveau et les modalités des interactions avec les bovins. Les résultats montrent que la population étudiée peut retransmettre l'infection aux bovins mais d'autres travaux sont nécessaires pour statuer sur son rôle de réservoir. Ces résultats peuvent cependant être utilisés pour la mise en œuvre de mesures de gestion ciblées visant à limiter le risque de transmission entre blaireaux et bovins.

Mots-clés : transmission, contacts, bovins, réservoir, système multi-hôtes.

Role of the badger (*Meles meles*) in the epidemiology of bovine tuberculosis

Abstract

Bovine tuberculosis (TB) has been reoccurring in several regions in France, where wildlife species, including badgers, have also been found to be infected. In the British Isles, this species is considered as a reservoir of infection, able to spillback TB to cattle. This compromises the control of the disease in livestock, entailing serious socio-economic impacts. In France, little is known about the epidemiological role of badgers. The present study aimed at investigating this role and at estimating the risk of transmission between badgers and cattle in Côte-d'Or, where TB prevalence is one of the highest in France in cattle and in wildlife. To do so, several parameters were assessed for the badger population within the infected area of Côte-d'Or. These are: level of infection, ability to shed the pathogen, level of density and, finally, level and mechanism of contact with cattle. The results showed that the studied population is able to spillback TB to cattle but further research is needed to rule on its maintenance capacity. These results can be used to implement targeted management measures aiming at reducing the transmission risk between badgers and cattle.

Key words : transmission, contacts, cattle, reservoir, multi-host system.

¹ Unité sanitaire de la faune, Direction des études et de la recherche - ONCFS - 5 allée de Bethléem - 38610 Gières

² CNERA Prédateurs et animaux déprédateurs - Direction des études et de la recherche - ONCFS - Montfort - 01330 Birieux

³ Unité de recherche EPIMAI - Ecole nationale vétérinaire d'Alfort - 7 avenue du Général de Gaulle - 94700 Maisons-Alfort

⁴ Université Lyon 1 - CNRS - UMR 5558 - Laboratoire de biométrie et biologie évolutive - 43 boulevard du 11 novembre 1918 69622 Villeurbanne cedex

* Adresse actuelle : INRA - UMR 1347 - Agroécologie, pôle microbiologie environnementale et risque sanitaire 17 rue de Sully - BP 86510 - 21065 Dijon cedex - ariane.payne@dijon.inra.fr

Introduction

La tuberculose bovine (TB) est une maladie cosmopolite causée par une bactérie *Mycobacterium bovis* (*M. bovis*). C'est un agent pathogène dit « multi-hôtes » : elle a pour réservoir originel les bovins mais peut être transmis à de nombreux mammifères, y compris l'homme. (BIET *et al.*, 2005). Des exemples à l'étranger ont montré que certaines populations sauvages étaient capables de devenir des réservoirs de tuberculose, c'est-à-dire d'entretenir de façon autonome l'infection par transmission intra-spécifique. Dans certains cas, elles sont des hôtes de liaison, incapables de maintenir la maladie de façon pérenne et autonome, mais tout de même aptes à la transmettre à d'autres populations sensibles, dont les bovins. Enfin, des populations sauvages peuvent être des culs-de-sac épidémiologiques, pouvant s'infecter mais incapables de retransmettre la bactérie à d'autres individus ou populations (RHYAN & SPRAKER, 2010 ; NUGENT, 2011).

Hôtes réservoirs et hôtes de liaison ont donc la possibilité de transmettre *M. bovis* aux bovins (même s'il est admis qu'initialement ce sont les bovins qui ont transmis la bactérie à la faune sauvage). Les populations sauvages peuvent donc constituer une menace pour l'assainissement des cheptels domestiques, et ce d'autant plus dans des contextes géographiques et zootechniques qui favorisent les interactions entre les bovins et la faune sauvage.

C'est le cas au Royaume-Uni et en Irlande où le blaireau européen (*Meles meles*) est considéré comme un réservoir sauvage de *M. bovis*, capable de retransmettre l'infection aux troupeaux bovins chez qui la tuberculose bovine est enzootique et atteint des taux d'infection de 11 % dans le sud-ouest de l'Angleterre (CORNER, 2010 ; DEFRA, 2013 ; GORMLEY & CORNER, 2013).

En France, la baisse du taux d'infection des cheptels sous le seuil des 0,1 % a conduit à l'obtention du statut officiellement indemne auprès de l'Union européenne en 2001, qui permet d'exporter sans contrainte sanitaire des bovins vers les autres pays membres. La conservation de ce statut représente donc un enjeu économique majeur dans la filière bovine française. Depuis 2004, cependant, on assiste à une recrudescence de la maladie avec une augmentation du nombre de foyers dans certains départements comme la Côte-d'Or. (Source : Direction générale de l'alimentation-DGAL). Parallèlement, des cas d'infection par *M. bovis* dans la faune sauvage ont été détectés depuis 2001 dans les régions où la maladie était présente chez les bovins. En Côte-d'Or, par exemple, où près de 180 foyers bovins ont été recensés entre 2002 et 2013, des cerfs, des sangliers, des blaireaux et des renards ont également été trouvés infectés (Source : Direction départementale de la protection des populations de Côte-d'Or - DDPP21). La superposition spatiale des cas infectés et le partage des mêmes souches de *M. bovis* entre faune sauvage et bovins attestent d'une transmission interspécifique (PAYNE *et al.*, 2013). Néanmoins, le rôle de chacune de ces espèces sauvages dans la circulation de l'infection et leur aptitude à la transmettre aux bovins ne sont pas connus. Concernant le blaireau, au vu de la situation britannique, il était nécessaire d'améliorer les connaissances sur le rôle de cette espèce en France et notamment d'évaluer quels sont les risques de transmission de *M. bovis* entre blaireaux et bovins.

Afin de répondre à cet objectif, nous nous sommes focalisés sur le département de la Côte-d'Or où le niveau d'infection chez les bovins comme dans la faune sauvage est parmi les plus élevés en France (Source : DGAL). Nous y avons estimé plusieurs paramètres qui conditionnent le rôle épidémiologique de la population de blaireaux et le risque de transmission-retour aux bovins : le niveau d'infection, la capacité d'excrétion, le niveau de densité et le niveau de contact indirect avec les bovins. La caractérisation de ces contacts devait également nous permettre de proposer des mesures de gestion visant à réduire le risque de contact (PAYNE, 2014).

Matériel et méthode

1. Site d'étude

La zone d'étude correspond à la zone d'infection bovine de la Côte-d'Or. Les foyers bovins recensés depuis 2002 se répartissent dans une zone s'étendant sur 80 km du nord au sud et sur 40 km de l'est à l'ouest représentant une zone coalescente d'environ 3000 km² à l'ouest de Dijon.

Deux types de paysage se distinguent : la moitié sud de la zone est couverte à 60 % par de la forêt mixte, les massifs forestiers étant interrompus par des petites vallées avec des pâtures et des cultures. La moitié nord présente un paysage bocager fragmenté dominé par le milieu ouvert qui représente environ 70 à 80 % de la surface totale. De ce fait, les exploitations bovines sont plus denses dans la zone nord alors que le grand gibier (sanglier et cervidés) est plus abondant au sud. Ces deux zones correspondent également à des entités épidémiologiques relativement distinctes puisque des souches de *M. bovis* avec deux génotypes différents circulent depuis le début des années 2000 à la fois chez les hôtes domestiques et sauvages : SB0120 (anciennement BCG-like) au nord et SB0134 (anciennement GB35) au sud (figure 1).

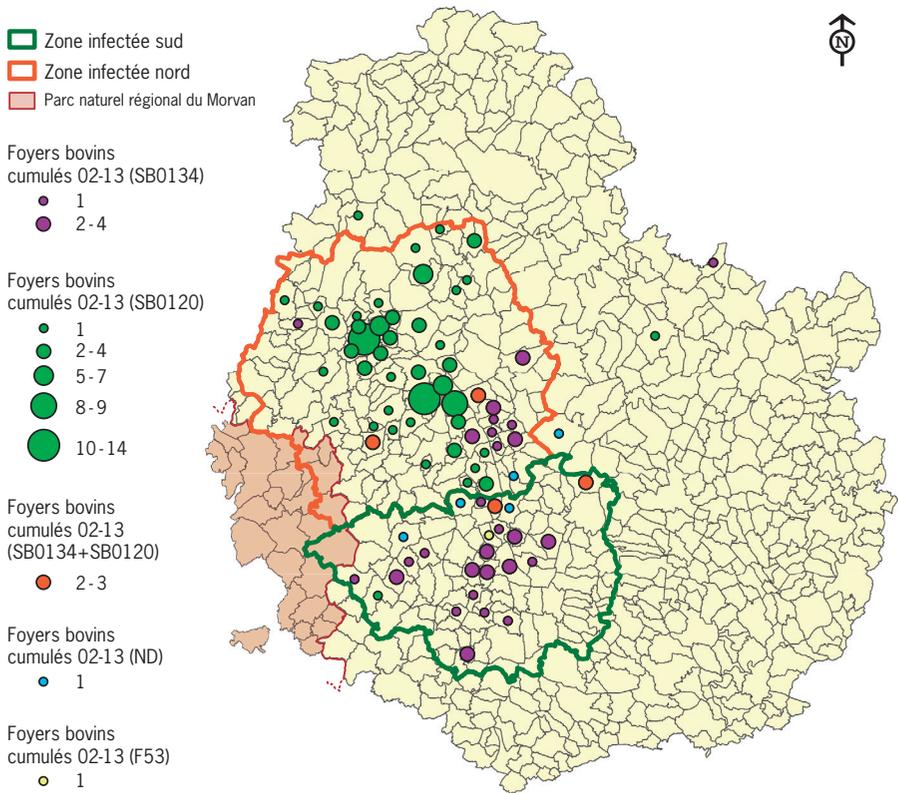


Figure 1. Distribution des foyers bovins (avec indication des différentes souches de *M. bovis* identifiées) en Côte-d'Or entre 2002 et 2013 (Source : Direction départementale de la protection des populations de Côte-d'Or - DDPP21).

2. Estimation des paramètres conditionnant le rôle épidémiologique du blaireau en Côte-d'Or

Les potentialités de constitution d'un réservoir de tuberculose et de retransmission aux bovins sont régies par des mécanismes épidémiologiques complexes liés à la relation entre l'hôte et la bactérie, à la biologie et à l'écologie de l'espèce-hôte ainsi qu'au contexte géographique et démographique (CORNER, 2006). La combinaison de ces différents facteurs propre à chaque unité géographique confère donc à une population sauvage son rôle épidémiologique, qui peut ainsi être différent d'un lieu à un autre. Pour déterminer ce rôle épidémiologique, il convient alors d'estimer différents paramètres, si possible mesurables ou évaluables qualitativement, qui conditionnent ces facteurs de risque.

Ces paramètres sont principalement :

- *le niveau d'infection* : indicateur de la présence de la tuberculose et de son ampleur au sein d'une population ;
- *la capacité d'excrétion* : qui représente la capacité d'un individu à diffuser la bactérie hors de son organisme et donc à la transmettre à d'autres individus réceptifs ;
- *la densité* : qui peut conditionner les contacts intra- et interspécifiques, et augmenter le risque de transmission entre individus transmetteurs et réceptifs ;
- *l'intensité des interactions entre animaux* : les interactions intra-spécifiques vont conditionner la potentialité de constitution d'un réservoir au sein de l'espèce, tandis que les interactions interspécifiques avec les autres populations réceptives seront déterminantes dans le rôle d'hôte de liaison. Etant donné que *M. bovis* peut persister de quelques jours à quelques mois dans le milieu extérieur selon les conditions climatiques, ces interactions peuvent être directes (contacts « nez à nez ») ou indirectes (partage d'habitat).

Certains de ces paramètres ont été estimés distinctement entre la partie nord et la partie sud de la zone d'infection, en raison de caractéristiques paysagères et démographiques différentes (cf. paragraphe 1).

2.1. Niveau d'infection

Les données sur le niveau d'infection est issue de la surveillance programmée mise en œuvre par la Direction départementale de la protection des populations de la Côte-d'Or (DDPP21). Depuis 2009, un échantillon variant annuellement entre 272 et 757 blaireaux, ciblant la zone infectée et sa périphérie, a été analysé chaque année dans le département.

Les blaireaux ont été piégés au collet à arrêtoir par des piègeurs agréés sous couvert d'arrêtés préfectoraux. Les cadavres étaient ensuite acheminés au laboratoire départemental de Côte-d'Or qui procédait à une autopsie puis à des analyses moléculaires (détection de l'ADN de *M. bovis*) et bactériologiques (culture de *M. bovis*) à partir de tissus prélevés à l'autopsie (nœuds lymphatiques céphaliques et pulmonaires et tissus des lésions le cas échéant).

Lorsqu'une mycobactérie était isolée par culture au laboratoire départemental, elle était ensuite envoyée au laboratoire national de référence (LNR, ANSES Maisons-Alfort) pour confirmation et identification de la souche par génotypage.

2.2. La capacité d'excrétion

Pour évaluer la capacité d'excrétion des populations de blaireaux de la Côte-d'Or, nous avons, dans un premier temps, étudié l'état des connaissances acquises principalement en Angleterre et en Irlande. Nous avons également pris en compte la prévalence lésionnelle chez les individus infectés et l'aspect des lésions. En effet, la localisation et la sévérité des lésions sont des indicateurs des voies et des niveaux d'excrétion (DELAHAY *et al.*, 2001 ; CORNER, 2006). Enfin, nous avons mis en œuvre une étude expérimentale, visant à rechercher *M. bovis* par PCR dans les excréta suivants : mucus trachéal, glande salivaire, urine et fèces.

2.3. Niveau de densité

Pour déterminer le niveau de densité des populations de blaireaux en Côte-d'Or, nous avons élaboré et réalisé un protocole basé :

- d'une part sur une estimation de la densité en terriers « actifs » par distance sampling, méthode largement appliquée actuellement quand une certaine proportion d'objets restent non détectés (BUCKLAND *et al.*, 2001). Cette méthode a été utilisée sur le blaireau et a montré une bonne corrélation avec des méthodes d'échantillonnage exhaustif, de marquage-capture-recapture ou de simulation (HOUNSONE *et al.*, 2005 ; PARROTT *et al.*, 2011).
- d'autre part, à partir du piégeage vidéographique sur un échantillon de ces terriers, sur une estimation de la taille des groupes et de la proportion de différents types de terriers : avec reproduction (présence de jeunes), couple reproducteur sans jeunes (deux individus adultes sans jeunes) ou terrier occupé seulement temporairement et secondairement (un seul individu ou aucun individu au moment du piégeage vidéographique).

Ce protocole a été appliqué sur trois territoires d'environ 100 km² (figure 2) sélectionnés dans la zone infectée, pour leurs contrastes en termes de nombre de blaireaux piégés depuis 2009 et de paysage, l'objectif étant d'avoir une homogénéité de ces critères au sein d'une même zone mais une forte variance entre zones. Les zones A et B, situées dans l'Auxois, étaient très proches (distance minimale : 1,5 km) et présentaient un paysage bocager similaire mais étaient différentes en terme d'intensité du piégeage qui y a été mené depuis 2009 (tableau I). Des abbattages de blaireaux ont en effet été organisés par la DDPP 21 depuis 2009 autour des foyers bovins dans le cadre de la lutte contre la tuberculose. La zone C, située dans les Hautes Côtes, en partie sud de la zone infectée, est distante d'environ 20 km des zones A et B mais contrairement à ces zones, elle est majoritairement couverte de forêt (tableau I et figure 2).

Sur chacune de ces zones, un échantillonnage de type systématique constitué de cinquante points équidistants a été réalisé à l'aide d'une grille. À partir de chacun de ces

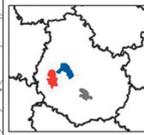
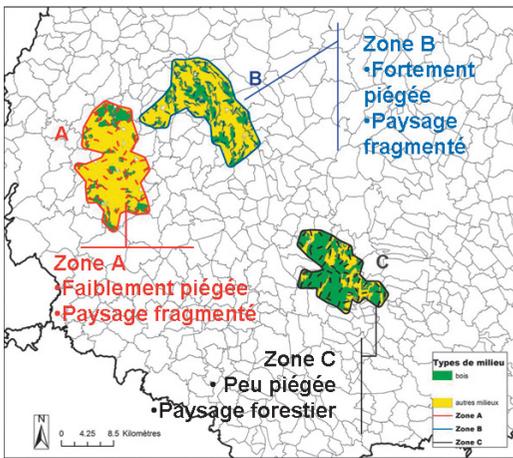


Figure 2. Zones échantillonnées pour l'estimation de densité de blaireaux, et exemples de transects.

Tableau I. Caractéristiques des 3 zones sélectionnées pour l'estimation des densités de blaireaux (les surfaces sont exprimées en km²).

Zone	A	B	C
Surface totale	103	112	97
Surface boisée	17	23	60
Surface pâturée et/ou cultivée	81	79	29
Pression du piégeage cumulée entre 2009 et 2011 (Nb blaireaux piégés/km ²)	0	4,4	0

points, une prospection exhaustive sur un rectangle de 800 mètres de long et 100 mètres de large (un transect) était prévue. Cependant, le positionnement des transects a été préférentiellement choisi dans les milieux les plus favorables à l'installation de terriers de blaireau, c'est-à-dire les lisières et les milieux boisés (HAMMOND 2001) (figure 2). La prospection sur les transects a été réalisée par six observateurs différents entre mars et mai 2012. L'observatrice principale (stagiaire de Master 2) s'est chargée de 71 % des prospections sur les trois zones et les autres observateurs se sont partagés les 30 % restants. Lors de cette prospection, les coordonnées GPS des terriers observés ont été relevées, et la distance entre le transect et la localisation du terrier a été mesurée. L'observateur a déterminé si les terriers étaient actifs en relevant des indices de présence frais (latrines, déblais, empreintes...).

Afin d'estimer la taille des groupes, des pièges vidéos infrarouge déclenchés automatiquement par le mouvement (modèle Trophy Cam Bushnell et modèle U-Way HCO) ont été installés sur les terriers actifs recensés au cours de la prospection sur les transects. Le piégeage vidéo s'est déroulé du 19 avril au 26 juillet 2012. Selon la configuration du terrier, 1 à 3 appareils étaient installés par terrier et laissés en place entre 7 (zones A et C) et 10 nuits (zone B) consécutives. Chaque vidéo déclenchée durait 30 secondes, temps jugé optimal pour dénombrer et identifier les individus, tout en préservant la charge des batteries. Afin de ne pas surestimer la taille du groupe, seul le nombre maximum d'individus vus par enregistrement a été retenu. La sortie des jeunes hors du terrier ayant lieu en avril, la période de suivi vidéo a donc permis de visualiser ces jeunes et de les distinguer des adultes par la taille. En revanche, il n'a pas été possible de différencier les mâles des femelles à cause du faible dimorphisme sexuel de cette espèce.

Pour chaque zone, les densités de blaireaux adultes et la densité de jeunes ont été calculées en appliquant la densité de terriers occupés de chaque zone multipliée par la proportion de chaque type de terrier, au nombre moyen d'individus sur ces types de terrier.

2.4. Intensité et modalités des interactions

Pour ce dernier paramètre, nous avons procédé d'une part à un suivi d'individus par télémétrie afin de déterminer leur niveau d'utilisation des pâtures et d'autre part à un suivi de sites en élevage par vidéosurveillance, afin de pouvoir quantifier la fréquentation de ces sites par la faune sauvage.

2.4.1. Suivi des animaux par télémétrie

Capture et suivi télémétrique

L'objectif était d'équiper de colliers GPS 10 blaireaux de groupes différents avec un ratio équilibré en mâles et femelles. Pour cela, nous avons disposé deux cages (dimensions : 154 x 81 x 52 cm) par terrier, l'une proche des gueules, l'autre, plus éloignée, sur un lieu de passage (coulée). Afin de tester l'influence de l'éloignement du terrier de la pâture sur l'utilisation de celle-ci par les blaireaux, les terriers ont été choisis en fonction de leur distance à la pâture la plus proche, dans le but d'obtenir un gradient de distances de 10 à 500 m. Les cages ont été appâtées avec du maïs grain et la période de capture s'est déroulée d'août 2011 à février 2012 pour un effort de capture totalisant 200 nuits-pièges.

Une fois capturés, les blaireaux étaient anesthésiés par un vétérinaire à l'aide d'une sarbacane avec un mélange de kétamine (Imalgène®) et de médétomidine (Domitor®) à la dose de 0,1 ml/kg de chaque produit (THORNTON *et al.*, 2005). Les blaireaux étaient pesés, sexés et identifiés individuellement au moyen de boucles auriculaires numérotées. Seuls les individus pesant plus de 10 kg, considérés comme adultes, ont été équipés de colliers GPS. Les opérations réalisées au cours de cette étude étaient autorisées par l'arrêté de la préfecture de Paris N° DEP-2011-81-1 autorisant l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage à procéder à des captures de blaireaux à des fins scientifiques au niveau national. Nous avons utilisé des colliers GPS small wildcell (LOTEK®), comportant un système de décrochage automatique programmé à l'avance permettant de récupérer le collier sans avoir à recapter l'animal. Le poids total du collier était de 300g, soit moins de 3 % du poids de l'animal. Les blaireaux étant des animaux à activité essentiellement nocturne et restant dans leur terrier le reste du temps (ROPER, 2010), les colliers ont été programmés pour prendre un point GPS toutes les 30 minutes pendant la nuit (entre 19 h et 8 h). Les localisations ont été récupérées au fur et à mesure grâce à une retransmission des données par GSM.

Le suivi télémétrique des blaireaux s'est déroulé entre début août 2011 et fin mai 2012. Le découpage des différentes classes de périodes (P1 à P4) a été choisi selon des critères d'homogénéité des conditions météorologiques, et pour correspondre aux différentes phases biologiques du blaireau (activité ralentie en hiver, mise-bas et allaitement en janvier-février ; activité territoriale accrue au printemps et automne) et aux différentes saisons zootechniques (vaches présentes sur les pâtures ou rentrées dans les bâtiments) (tableau II).

Traitement des données de géolocalisation et analyses

Nous avons choisi deux indicateurs permettant d'estimer le niveau d'utilisation des pâtures par les blaireaux à la fois en termes temporel (temps passé sur les pâtures) et spatial (partie du domaine vital constitué de pâtures). Afin de traduire au mieux l'intensité du contact indirect par le niveau d'utilisation des pâtures nous avons choisi de travailler sur des estimateurs en valeurs absolues et non sur des proportions.

La variable à expliquer pour l'analyse temporelle, était le nombre de localisations sur les pâtures par nuit pour chaque individu. Le taux de succès de prise de points GPS en milieu ouvert a été en moyenne de 95 % et la précision a été évaluée à 10 m à partir de tests réalisés avant la pose des colliers. Afin de tenir compte de cette précision, nous avons inclus dans l'analyse toutes les localisations se trouvant sur les pâtures identifiées à partir du registre parcellaire graphique et dans une zone tampon de 10 mètres autour de celles-ci. Ces traitements spatiaux ont été réalisés avec le logiciel ArcGis 10.0.

Pour l'analyse spatiale, nous avons calculé la surface de pâture incluse dans le domaine vital. L'unité temporelle choisie a été le mois qui est la durée minimale de suivi, générant un nombre de localisations supérieur à 50, suffisant pour calculer le

Tableau II. Variables testées dans les modèles linéaires généralisés mixtes expliquant le nombre de localisations sur les pâtures par nuit et la surface de pâture incluse dans le domaine vital par mois. Les valeurs extrêmes des variables quantitatives figurent entre parenthèse.

Variables explicatives	Variables à expliquer	Nombre de localisations sur les pâtures par nuit	Surface de pâture incluse dans le domaine vital par mois
Facteurs intrinsèques		Individu, sexe	
Facteurs paysagers		Distance terrier-pâture (10 m → 500 m)	
Période		4 périodes entre 01/08/11 et 31/05/12 P1 : 01/08/11- 31/10/11 P2 : 01/11/11-31/12/11 P3 : 01/01/12-29/02/12 P4 : 01/03/12- 31/05/12	
Facteurs météorologiques	Température minimale quotidienne (-15 → 21 °C)		
	Pluviométrie quotidienne (0 → 27 mm)		
	Nuit à lombrics* (oui : 1, non : 0)	Nombre de nuits à lombrics* par mois (0 → 16)	
Ressources alimentaires		Proportion de cultures disponibles (0 → 48 %)	
* conditions de température et de pluviométrie favorisant la remontée des lombrics à la surface du sol (d'après KRUIK & PARISH, 1981)			

domaine vital (SEAMAN *et al.*, 1999) et permettant d'obtenir 2 à 3 valeurs pour chaque période. Nous avons estimé le domaine vital par la méthode du kernel fixe prenant en compte 95 % des localisations, considérée comme représentant au mieux la distribution de l'utilisation de l'espace (WORTON, 1995). La valeur du paramètre de lissage a été déterminée en multipliant le paramètre h de référence par le facteur 0,2, ce facteur multiplicateur ayant été choisi visuellement avec l'objectif de ne pas surestimer la surface réellement utilisée. Le domaine vital a également été calculé avec le polygone minimum convexe prenant en compte 100 % des localisations (MCP100 %), d'une part dans le but de comparer nos résultats aux autres études et d'autre part afin de déterminer les surfaces et proportions de certains milieux disponibles pour chaque blaireau (AEBISCHER *et al.*, 1993). Ces traitements ont été réalisés avec le package adehabitat de R (CALENGE, 2006). Pour chaque animal, les surfaces de pâture se superposant aux domaines vitaux ainsi générés ont été calculées en utilisant ArcGis 10.0.

Des modèles linéaires mixtes ont été ajustés et comparés pour expliquer les deux indicateurs de l'utilisation par les blaireaux des zones bovines (nombre de localisations en pâtures par nuit et surface de pâture incluse dans le domaine vital par mois). La distance entre le terrier et la pâture, la température minimale, la pluviométrie (ces données ont été fournies par deux stations automatiques de Météo France proches des sites de capture), la période telle que définie précédemment et la proportion de cultures disponible, calculée à partir de la surface du MCP 100 % de chaque individu ont été testées dans la partie fixe des modèles (tableau II). Une variable « nuit à lombrics » définie par des conditions de température et de pluviométrie, favorables à la remontée des lombrics à la surface du sol (KRUIK & PARISH, 1981) a été générée et également testée. Les lombrics sont en effet un composant essentiel du régime alimentaire du blaireau dans les pays du nord et du centre de l'Europe (KRUIK & PARISH, 1981 ; CLEARY *et al.*, 2011) et les pâtures contiennent une biomasse importante de lombricidés (KRUIK *et al.*, 1979 ; GRANVAL *et al.*, 2000). Dans tous ces modèles, l'individu a été testé dans la partie aléatoire (BÖRGER *et al.*, 2006). La procédure de sélection de modèle suit celle proposée par ZUUR *et al.* (2009).

2.4.2. Suivi de sites d'élevage par vidéosurveillance

Choix des élevages et protocole de surveillance

Les élevages ont été choisis à l'intérieur de la zone d'infection bovine, réparties sur les parties nord et sud. Nous avons privilégié des secteurs où ont été trouvés des élevages atteints de tuberculose, notamment ceux ayant subi des contaminations récurrentes par *M. bovis*. Au total, vingt-cinq élevages ont été inclus dans l'analyse.

Pour chaque élevage, un ou plusieurs sites étaient déterminés (un bâtiment d'élevage et/ou une ou plusieurs pâtures). Au total, cinquante sites ont été étudiés. Au sein de chaque site, nous avons défini plusieurs types de points potentiellement attractifs pour la faune sauvage : sur les pâtures, les auges (hauteur comprise entre 10 et 60, pouvant contenir des céréales mélangées), les nourrisseurs à veaux (hauteur comprise entre 50 et 75 cm, contenant la plupart du temps des concentrés), les pierres à sel (posées au sol), les abreuvoirs (hauteur comprise entre 20 et 60 cm) et les points d'eau naturels (rivière, mare, source). En bâtiment d'élevage, nous avons suivi des stabulations et des réserves d'aliments (céréales, blé ou orge, stockées en hangar, silos à grains abrités, ensilage de maïs en plein air). Au total, cent un points différents ont été surveillés.

Nous avons utilisé dix-neuf pièges photo (treize modèles U-way de la marque HCO et six modèles Trophy CAM de la marque Bushnell) à déclenchement automatique par le mouvement, fonctionnant uniquement la nuit. Les appareils étaient installés pendant dix jours consécutifs, une fois par mois sur chaque point surveillé, correspondant à une session permettant ainsi une rotation sur 3 points différents au cours du mois. La surveillance s'est déroulée de décembre 2011 à janvier 2013, afin de couvrir une année entière et les quatre saisons. Tous les points n'ont cependant pas été surveillés sur une année entière, la surveillance ayant été interrompue lorsque le point attractif n'était plus présent ou plus alimenté. De plus, certains élevages ont été recrutés en cours de protocole. À chaque déclenchement de l'appareil, une vidéo de 20 secondes était enregistrée, durée jugée suffisamment longue pour recenser les individus et visualiser leur comportement tout en préservant les batteries.

Analyses

La session a représenté l'unité d'analyse. Chacune d'elle était caractérisée par un nombre de nuits de surveillance effective (c'est-à-dire pendant lesquelles, l'appareil était en état de fonctionnement), une saison, un site et un type de point surveillé. Afin de gagner en puissance dans l'analyse, nous avons regroupé certains types de point. Ainsi, les auges des stabulations et tous les types de réserves de céréales (ensilages, stockages de grains sous hangar, moulin à grain, silos) ont été regroupés en une seule modalité représentant le bâtiment d'élevage. En pâture, les nourrisseurs et les auges ont été réunis en une seule modalité sauf pour l'étude des comportements.

Pour chacune des sessions, nous avons recensé le nombre de visites de blaireaux. Une visite était définie par l'observation d'au moins un individu d'une espèce sauvage donnée dans un intervalle de temps inférieur ou égal à 30 minutes sur une ou plusieurs vidéos. Nous avons ainsi considéré que plusieurs vidéos, déclenchées dans un intervalle de temps inférieur à 30 minutes sur un même appareil pour une espèce donnée appartenaient à la même visite.

Pour expliquer les variations du nombre de visites de blaireaux, nous avons utilisé un modèle linéaire généralisé mixte avec un lien Poisson, classiquement utilisé pour analyser les données de comptage. Nous avons placé le site en variable aléatoire, afin de tenir compte de la dépendance très probable des visites sur une même unité géographique. Pour standardiser la durée de surveillance de chaque session, le nombre de

Type de comportement	Description
Nourrissage / abreuvement	L'animal consomme les aliments ou l'eau qui font l'objet de la surveillance (pour le sel, l'animal est vu lécher le sel)
Fouissage, vermillage*	L'animal fouit ou vermill* le sol avec son museau.
Défécation / Urination / Marquage	L'animal est vu en train de déféquer ou d'uriner ou, en train de marquer par les sécrétions de la glande anale (marquage odorant)
Toiletage / grattage / baignade	L'animal est vu en train de se toiletter ou de toiletter un congénère ou de se gratter en contact physique avec le point surveillé. Sur les points d'eau, il est observé en train de se rouler ou de se baigner
Passage / interactions	L'animal passe sans qu'aucun autre comportement précédemment décrit ne soit observé. Lorsque plusieurs individus sont visibles en même temps : observations d'interactions sociales (contacts rapprochés, jeux, comportements agressifs)
Contact rapproché avec bovin	L'animal est vu à une distance de moins de 2 mètres d'un bovin

* action de fouiller le sol à la recherche de vers de terre ou de larves d'insectes.

nuits de surveillance effective a été transformé en log et placé en offset dans le modèle. Les variables explicatives testées dans le modèle ont été le type de point surveillé, la saison, l'interaction entre ces deux variables, la zone (nord ou sud) et la proximité à la lisière forestière (moins de 500m ou plus de 500m). La sélection de modèle a été réalisée en suivant la procédure de Zuur *et al.* (2009).

Dans un second temps, nous avons caractérisé les visites de blaireaux. Pour cela, nous avons calculé :

- la durée moyenne des visites et son écart-type, la durée étant calculée entre l'horaire de déclenchement de la première vidéo et l'horaire de la fin de la dernière vidéo constituant la visite.
- le nombre moyen d'individus observés et son écart-type, le nombre retenu étant le nombre maximal d'individus vu sur une vidéo appartenant à la visite.
- l'occurrence des comportements observés. Pour ceux-ci, huit types de comportements ont été relevés (tableau III). Différents comportements pouvaient être recensés au cours d'une même visite, soit parce que l'animal les montrait consécutivement, soit parce qu'ils étaient adoptés par différents individus. Seul le comportement de « passage » était inscrit à l'exclusion de tous les autres.

Résultats

1. Niveau d'infection

Au cours des cinq années de surveillance, en zone sud, la prévalence a varié entre 0 et 6,5 % sans montrer de différence statistiquement significative, compte-tenu des fluctuations d'échantillonnage. En zone nord, la prévalence s'est maintenue entre 4 % et 6 % puis elle a significativement augmenté entre 2012 et 2013 jusqu'au niveau de 11,8 % (Chi², p=0,02), sachant que l'échantillonnage mis en œuvre au cours de cette année avait ciblé les zones les plus infectées du département (figure 3).

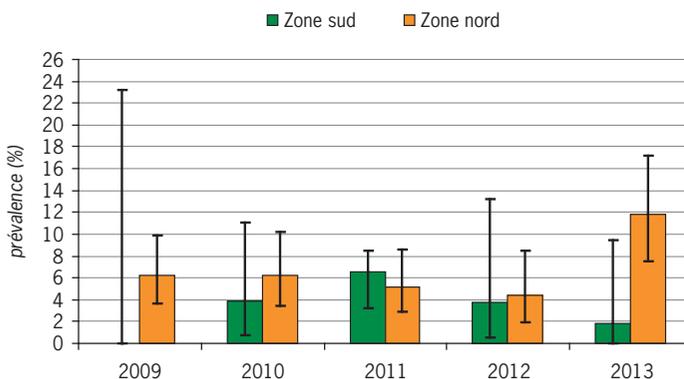


Figure 3. Évolution de la prévalence apparente d'infection à *M. bovis* (isolé par culture) chez le blaireau entre 2009 et 2013 dans la partie sud et la partie nord de la zone infectée (Source : DDPP21). Les barres d'erreur représentent les bornes de l'intervalle de confiance à 95%.

Aucun blaireau positif n'a été détecté en dehors de la zone d'infection bovine. Au sein de celle-ci, on constate que la population de blaireaux est globalement plus infectée au nord qu'au sud (Chi², p=0,02) (figure 3). La répartition géographique des animaux positifs tend à montrer une concentration de cas positifs dans certaines vallées et dans certaines communes de la zone nord, la prévalence ayant atteint localement 27 %, sur trois ans, dans l'une d'entre elles.

2. Capacité d'excrétion

Les résultats sont rapportés dans le tableau IV.

3. Niveau de densité

Les résultats figurent dans le tableau V. Les différences d'une zone d'étude à l'autre entre la proportion de terriers avec reproduction détectés parmi les terriers occupés ne sont pas significatives (test exact de Fisher's, p-value = 0,23). L'estimation du nombre moyen d'adultes par terrier calculé sur quarante terriers est de $2,2 \pm 1,0$. La taille moyenne des portées calculée sur 10 terriers est de $1,8 \pm 1,15$.

Tableau IV. Données bibliographiques, résultats de la surveillance active et résultats de l'étude expérimentale portant sur la capacité d'excrétion de *M. bovis* chez le blaireau.

Données bibliographiques*	Résultats de la surveillance active		Résultat de l'étude expérimentale
	Prévalence lésionnelle	Type de lésions	
- Lésions peu fréquentes de type nodulaires +/-caséuses, souvent localisées à un seul site (NL thoraciques, poumon céphaliques ; périphériques) - Excrétion démontrée par voie respiratoire, urinaire, fécale et par le pus de blessure, parfois en l'absence de lésions visibles. Niveaux d'excrétion pouvant être élevés	9% des blaireaux positifs en culture étaient porteurs de lésions.	Lésions localisées préférentiellement aux NL céphaliques, poplités et à la glande salivaire. Formes généralisées très rares. Type caséuse majoritaire	- 14 blaireaux avaient au moins un excréta positif à l'une des PCR avec confirmation par spoligotypage sur les 25 animaux de statut positif en PCR et/ou culture (un seul avec lésion visible) - 7 blaireaux avaient au moins 2 excréta (i.e 2 voies d'excrétion) positifs - Les 4 voies d'excrétion testées ont fournis des prélèvements positifs.
*GALLAGHER <i>et al.</i> , 1998 ; GALLAGHER & CLIFTON-HADLEY, 2000 ; JENKINS <i>et al.</i> , 2008 ; GAVIER-WIDÉN <i>et al.</i> , 2009 ; CORNER <i>et al.</i> , 2010 ; MURPHY <i>et al.</i> , 2010 ; BALSEIRO <i>et al.</i> , 2011 ; PAYNE <i>et al.</i> , 2013.			

Tableau V. Résultats de l'estimation des densités moyennes des blaireaux en Côte-d'Or dans les 3 zones échantillonnées.

Zone	Densité en TO* (/km ²)	Proportion de :			Nombre moyen de		Densité en blaireaux adultes (/km ²)	Densité en jeunes de l'année (/km ²)
		terrier avec couple (Ptd)	terrier avec jeunes (Ptje)	terrier secondaire (Pts)	adultes par terrier (Nad)	jeunes par portée (Nje)		
A	2,8 – 7,9	0,35	0,25	0,38	2,2	1,8	3,2 – 9,1	1,3 – 3,6
B	3,1 – 4,6						3,6 – 5,3	1,4 – 2,1
C	3,2 – 4,0						3,7 – 4,6	1,4 – 1,8

* TO : terriers occupés

Toutes zones confondues, les densités de blaireaux sont comprises entre 3,2 et 9,1 adultes / km² et 1,3 à 3,6 jeunes / km² (tableau V). Le manque de précision des résultats (dû à l'incertitude concernant la proportion de haies et de bosquets et au faible taux de sondage) ne permet pas de constater de différence significative entre les trois zones. Néanmoins, nous observons que la population de la zone A (zone au paysage bocager très peu piégée) a tendance à être plus dense que celle des zones B (zone au paysage bocager fortement piégée) et C (zone au paysage forestier non piégée), tant en adultes qu'en jeunes (tableau V).

4. Intensité et modalités des interactions

4.1. Suivi des blaireaux

Captures et suivi télémétrique

Quarante et un individus ont été capturés soit un taux de capture de 0,205 capture/nuit-piège. Dix blaireaux, cinq mâles et cinq femelles adultes ont été équipés de colliers GPS et suivis entre août 2011 et mai 2012 pendant une durée variant de 1 à 8 mois (3 mois en moyenne). Le nombre de localisations récoltées par animal a varié entre 248 et 2561 (1 045 en moyenne). Enfin la taille des domaines vitaux a montré une disparité importante selon les individus : 123,6 ha ± 99,3 ha et 52,6 ha ± 49,4 ha (moyenne ± écart-type) pour le MCP 100 % et le kernel 95 % respectivement (exemples en figure 4).

Utilisation des pâtures

Le nombre de localisations par nuit sur les pâtures a varié entre 0 et 21 (soit entre 0 et 87,5 % de la totalité des localisations récoltée sur une nuit) avec une moyenne de 4,6. La surface de pâture dans le domaine vital calculée mensuellement est comprise entre 0 et 78,2 ha selon les blaireaux avec une moyenne de 15,4 ha.

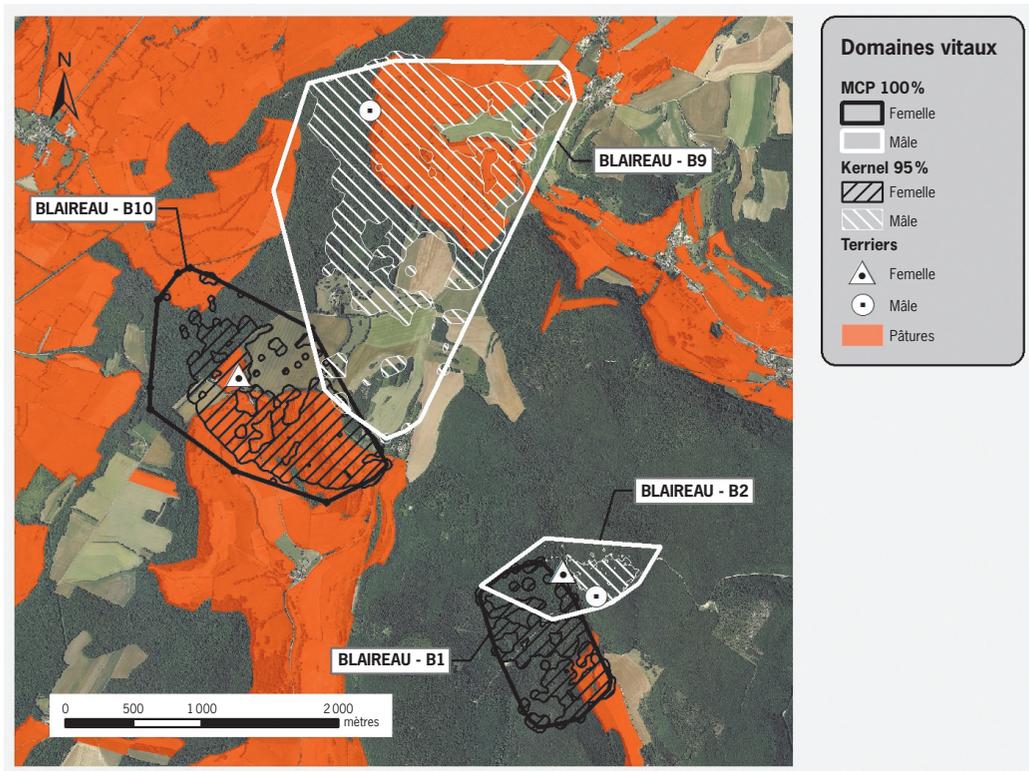


Figure 4. Représentation des domaines vitaux (MCP100% et Kernel 95%), localisation des terriers de capture de 4 blaireaux suivis (B1, B2, B9 et B10) et répartition des pâtures.

D'après les modèles sélectionnés, les effets de la distance terrier-pâture et de la période sont significatifs. Ainsi, la fréquentation des pâtures diminue à mesure que la distance terrier-pâture augmente et la période P4 (printemps) est la plus favorable. On constate un effet de la température en hiver et en automne : lorsque les températures sont trop froides, les blaireaux passent moins de temps sur les pâtures. On peut également distinguer les blaireaux les plus éloignés des pâtures (distance terrier-pâture supérieur à 100 m) qui viennent davantage sur les pâtures en automne et en été (P2 et P1) des blaireaux vivant en lisière (distance terrier-pâture inférieure à 100 m) qui utilisent les pâtures surtout au printemps.

Le tableau VI fournit des exemples de prédiction de l'utilisation des pâtures pour chacun des indicateurs étudiés.

Tableau VI. Exemples de prédictions des modèles expliquant le nombre de localisations par nuit sur les pâtures et la surface de pâture incluse dans le domaine vital mensuel.

	Nombre de localisations sur les pâtures par nuit	Surface de pâture utilisée dans le domaine vital mensuel (ha)
Pour un blaireau vivant en bord de pâture au printemps	6,4	40,1
Blaireau vivant à 300 m des pâtures en automne	0,3	13,9

4.2. Suivi des sites d'élevage

Au total, 50 visites de blaireaux ont été observées. La fréquence des visites de blaireaux a été de $0,016 \pm 0,073$ en moyenne par nuit par session. Ce fut l'espèce la moins fréquente en comparaison avec les autres espèces réceptives à la tuberculose également surveillées (sangliers, cerfs, chevreuils et renards). Tous les types de points ont été visités sur les pâtures alors qu'en bâtiment, les blaireaux ont été observés au

niveau des réserves de céréales (moulin à grain ou hangar de stockage de céréales) mais pas au niveau des stabulations.

Les variables retenues dans le modèle expliquant le nombre de visites par nuit et par session ont été le type de point et la saison. Ainsi, les auges sont significativement plus fréquentées ($p < 0,01$) que les autres types de point surveillés (photographie 1) et l'automne est la saison la moins propice aux visites ($p < 0,02$).

Les visites ont duré entre 1 et 34 minutes (moyenne \pm écart-type : $2,7 \pm 8,3$ minutes). Sur 48 des 50 visites détectées, un seul individu était observé. Deux blaireaux ont été visualisés sur deux visites au niveau d'auges situées sur le même site.

Au niveau des comportements, les blaireaux ont été vus consommer les céréales tombées au pied des auges mais n'ont jamais été vus grimper ou tenter de grimper dans les auges. Les visites en bâtiment n'ont concerné qu'un seul site, elles ont été observées au niveau d'un moulin à grain et d'un hangar de stockage de blé. Les blaireaux y ont été observés se toilettant dans 3 visites sur 7. Un seul contact proche avec un bovin a été visualisé en pâture au niveau d'une auge : la vache s'est approchée du blaireau, qui se trouvait derrière l'auge de l'autre côté de la clôture. Le blaireau a pris rapidement la fuite.



Photographie 1. Blaireau visitant une auge sur une pâture.

Discussion

1. Limites méthodologiques

Chacune des méthodes utilisées pour l'estimation des différents paramètres comportent des limites. Nous présentons ici ces principales limites et discutons de leur impact sur l'interprétation des résultats.

Concernant le niveau d'infection, il existe des biais liés à l'échantillonnage opportuniste conduisant à un manque de représentativité puisque les individus ne sont pas prélevés au hasard. L'échantillon a été variable dans le temps et l'espace du fait des choix des gestionnaires car selon les années, des secteurs différents (cœur de zone infectée ou périphérie) ont été ciblés. De ce fait, la comparaison des niveaux d'infection d'une année à l'autre doit être faite avec précaution.

Pour la capacité d'excrétion, nos résultats reposent sur un petit échantillon (25 blaireaux). D'autre part, la technique utilisée ne permet pas de quantifier le nombre de bactéries viables et donc potentiellement infectantes qui sont excrétées par les blaireaux. Néanmoins, nos résultats attestent d'une capacité d'excrétion de *M. bovis* par la population de blaireaux de Côte-d'Or par les voies trachéale, fécale, urinaire et salivaire, parfois par différentes voies simultanément (blaireaux dits « super-excréteurs »), et ceci, même en l'absence de lésions macroscopiques, ce qui est cohérent avec les études réalisées en Angleterre et en Irlande. Ainsi, l'excrétion de *M. bovis* ne semble pas réservée aux blaireaux se trouvant à un stade avancé de la maladie. Des lésions microscopiques pourraient être à l'origine de cette excrétion (JENKINS *et al.*, 2008 ; GAVIER-WIDEN *et al.*, 2009 ; CORNER *et al.*, 2010).

Concernant les niveaux de densité des blaireaux, la méthode utilisée pour la deuxième fois (une étude pilote avait été mise en œuvre l'année précédente en Dordogne) demanderait à être validée sur une zone où la densité est connue (recensement exhaustif de tous les terriers par exemple) ou en comparant ces résultats à ceux d'une autre méthode validée d'estimation des densités (capture-marquage-recapture par exemple). D'autre part, il existe un manque de précision lié à la pondération des densités relevées par la proportion du type de milieu rencontré (notamment le milieu ouvert où nous avons utilisé une fourchette de chiffres). Des biais ont également pu intervenir dans la classification des terriers (actif ou non, avec ou sans reproduction) et dans le dénombrement du nombre d'individus par vidéosurveillance suite au dérangement occasionné.

Concernant l'étude des contacts par suivi télémétrique des blaireaux et par suivi des sites d'élevage, les individus et les sites d'élevage n'ont pu être suivis de façon synchrone sur toute la durée prévue par le protocole pour des raisons techniques et logistiques (période et succès des captures, défaillance des colliers, rotation des bovins sur les pâtures et dans les bâtiments). Il a pu en résulter un biais de confusion entre l'effet des variables temporelles (période et saison) et l'effet des variables individuelles pour le suivi des blaireaux (sexe, distance terrier-pâture ou proportion de pâture disponible) et l'effet du site pour le suivi en élevage. Ceci a pu être d'autant plus marqué que nous avons constaté des fortes variabilités entre individus et entre sites, qui n'ont pu être lissées par une taille d'échantillon importante. Il faut aussi prendre en compte un éventuel effet « année » puisque les blaireaux et les élevages ont été suivis pendant une année particulière avec des spécificités en termes de conditions météorologiques et de disponibilités alimentaires qui ont pu influencer le comportement des blaireaux.

En conséquence, les niveaux de contact mis en évidence ne peuvent être extrapolés à d'autres zones d'étude. À l'intérieur même de celle-ci, ils doivent être interprétés avec prudence, plutôt comme des indicateurs, prenant en compte les conditions dans lesquelles ils ont été récoltés, que des valeurs absolues.

2. Synthèse des résultats

Afin de déterminer quel pouvait être le risque de transmission-retour de *M. bovis* des populations de blaireaux aux bovins, nous avons utilisé les résultats de l'estimation des différents paramètres. Puis pour chacune des zones (nord et sud à l'intérieur du site d'étude), nous avons attribué un score qualitatif à chacun des paramètres à l'aide de la méthode d'évaluation des risques d'analyse de risque en santé animale de l'ANSES (AFSSA, 2008). Cette méthode utilise dix niveaux graduels (de 0 à 9, correspondant à une échelle de qualificatifs allant de nul à très élevé) et comprend une part de subjectivité indéniable (limitée par une discussion collégiale avec quatre spécialistes pour l'attribution des scores) mais elle constitue une première approche permettant de prendre en compte de façon explicite les différents facteurs qui conditionnent le risque. Nous avons choisi, dans cette première approche, un schéma additif, dans lequel les quatre paramètres ainsi évalués qualitativement sont cumulés avec un poids équivalent et sont représentés sous forme d'histogrammes. Il résulte, d'après cette méthodologie, un risque de transmission des blaireaux aux bovins plus élevé dans la zone nord que dans la

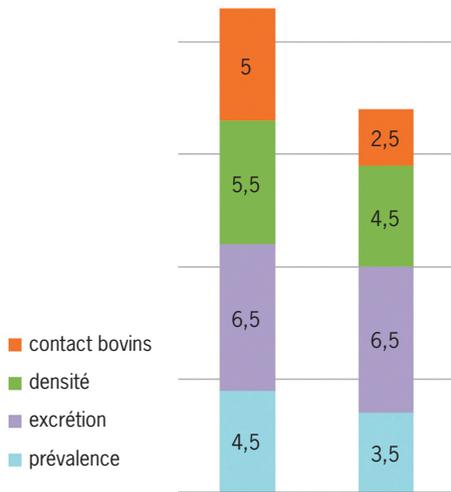


Figure 5. Scores qualitatifs attribués aux différents paramètres estimés chez le blaireau, pour les secteurs nord (à gauche) et sud (à droite) de la zone infectée de Côte-d'Or.

la zone sud (figure 5). Cette hiérarchisation pourrait être affinée en utilisant une approche quantitative modélisant ce risque de transmission à partir des valeurs des paramètres estimés dans la présente étude.

Dans un second temps, nous avons évalué, pour chaque type de point suivi en élevage (auge, nourrisseur, pierre à sel, abreuvoir, point d'eau et bâtiment), le risque de transmission-retour des blaireaux aux bovins sur la base des résultats de la capacité d'excrétion, du suivi des sites d'élevage, et des données bibliographiques sur la rémanence de *M. bovis* dans différents substrats rencontrés sur les infrastructures d'élevage (sol en pâture, aliments, bâtiment, eau) (DUFFIELD & YOUNG, 1984 ; JACKSON *et al.*, 1995 ; FINE *et al.*, 2011). Pour cela, comme précédemment, nous avons utilisé l'échelle qualitative ordinaire de l'ANSES en attribuant un score qualitatif au niveau de fréquentation du point, à la durée moyenne des visites sur ce type de point, au nombre moyen d'individus vus au cours des visites, à l'opportunité d'excrétion (en combinant la capacité d'excrétion déterminée dans notre étude avec les comportements visualisés sur le type de point concerné) et à la persistance de *M. bovis* puis, nous avons cumulé

chaque score sous forme d'histogrammes. Le résultat, présenté sur la figure 6, montre que la fréquentation des auges, des bâtiments et des points d'eau par les blaireaux ressort comme la plus propice à transmettre *M. bovis* aux bovins par rapport aux autres points considérés.



Ariane PAYNE
Vétérinaire, chercheur en épidémiologie.

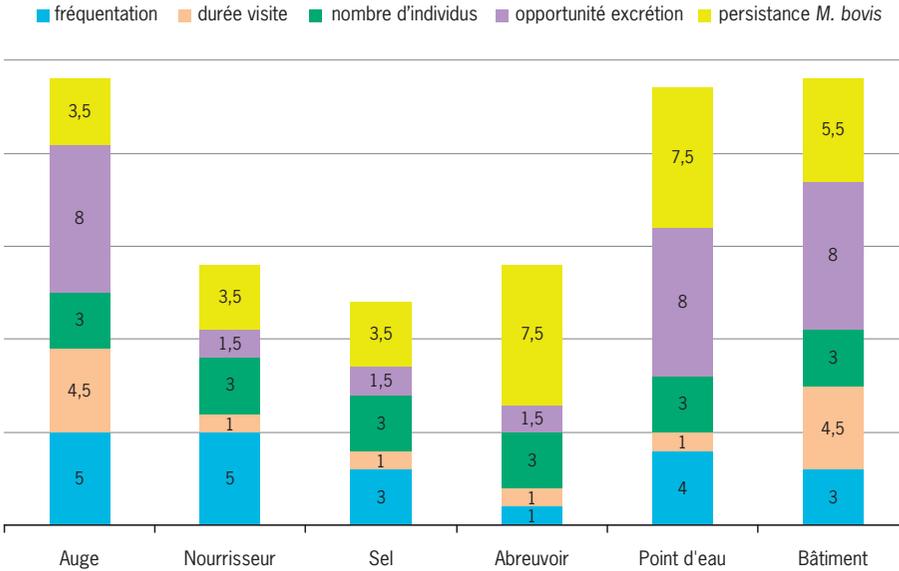


Figure 6. Évaluation du risque qualitative de transmission de *M. bovis* entre blaireaux et bovins lié à l'utilisation de différentes infrastructures d'élevage.

3. Rôle du blaireau

Les niveaux d'infection dans la population de blaireaux de Côte-d'Or sont globalement inférieurs à ceux observés en Angleterre et en Irlande, (respectivement 16 % et 36 % en zone d'enzootie) (BOURNE *et al.*, 2007 ; MURPHY *et al.*, 2010), mais localement, en zone nord, certaines populations sont infectées à des niveaux atteignant près de 30 %. D'après nos résultats, le niveau de densité est également plus faible en Côte-d'Or qu'en Angleterre où il peut atteindre 30 blaireaux par km² (HUTCHINGS *et al.*, 2002 ; BYRNE *et al.*, 2012). Il est plus proche de celui qui est rapporté en Irlande (3 à 15 blaireaux par km² selon les régions) (BYRNE *et al.*, 2012).

Dans le cas de la Côte-d'Or, les blaireaux vivant en lisière de pâture sont beaucoup plus enclins à contaminer les pâtures que les blaireaux vivant dans les bois à plusieurs centaines de mètres des prairies. En effet, nous avons montré que les premiers utilisaient beaucoup plus les pâtures à des périodes concomitantes avec la présence des bovins (printemps, été). D'autre part, nous pouvons supposer, d'après la bibliographie et par observation personnelle, que les comportements adoptés sur ces pâtures comme la recherche de nourriture (et notamment le vermillage), le dépôt d'urine et de fèces (marquage de territoire) constituent des opportunités d'excréter *M. bovis*, compte-tenu des voies d'excrétion de la bactérie que nous avons mises en évidence (KRUUK *et al.*, 1979 ; WHITE *et al.*, 1993 ; HUTCHINGS & HARRIS 1999).

En conséquence, le blaireau semble être apte à retransmettre la tuberculose aux bovins et semble donc tenir un rôle d'hôte de liaison. Cependant, le risque de transmission aux bovins n'est pas homogène selon les sous-populations : il est plus élevé dans la zone nord que dans la zone sud. À une échelle spatiale plus fine, au sein même de la zone nord, il existe des « poches d'infection » où la population de blaireaux présente des hauts niveaux de prévalence, associés à des interactions plus intenses avec les bovins, du fait de la structure paysagère et des densités élevées de chacune des deux espèces. Dans ces secteurs, la transmission interspécifique entre bovins et blaireaux est probablement plus

fréquente qu'ailleurs. D'autre part, selon ces mêmes critères, il semble également plus probable qu'ailleurs, que cette sous-population de blaireaux puisse constituer un réservoir. Cependant, pour confirmer cette potentialité, il faudrait améliorer les connaissances sur les contacts et la distribution de l'infection à l'intérieur et entre les groupes de blaireaux. Ceci permettrait de mieux comprendre comment la tuberculose circule chez ces populations de blaireaux et si elles sont capables de la pérenniser de façon autonome, comme cela est le cas en Angleterre ou en Irlande.

En revanche, le comportement spatial du blaireau, territorial, se déplaçant sur des petits territoires de quelques km², n'en fait pas une espèce apte à propager la tuberculose sur de grandes distances, comme pourraient le faire d'autres espèces telles que le cerf ou le sanglier, également touchées par la tuberculose en Côte-d'Or. Il faut néanmoins prendre en compte le fait que ces espèces sauvages réceptives à la tuberculose interagissent et constituent une « communauté d'hôtes » dans laquelle la circulation et le maintien de l'infection pourraient être potentialisés à l'instar d'autres systèmes multi-hôtes de *M. bovis* impliquant des espèces domestiques et sauvages (en Nouvelle-Zélande par exemple, NUGENT, 2011).

Suite à cette étude, des mesures de gestion pourraient être mises en œuvre en ciblant prioritairement les populations les plus à risque de transmission aux bovins. Les méthodes de lutte ayant pour objectif de limiter le risque de transmission entre blaireaux et bovins et le risque de constitution de réservoir peuvent utiliser les résultats de cette étude, chacun des paramètres évalués (infection, excrétion, densité, contact avec les bovins) pouvant constituer un levier d'action. Ainsi, la biosécurité en élevage limiterait les contacts entre bovins et blaireaux et pourrait cibler prioritairement les auges, les points d'eau et les réserves d'aliments en bâtiment, puisque ces infrastructures semblent être les plus attractives pour les blaireaux. La baisse de densité pourrait concerner préférentiellement les blaireaux vivant à proximité des pâtures. Enfin, l'outil vaccinal, actuellement développé et testé en Angleterre et en Irlande montre des résultats encourageants sous forme injectable (seule forme disponible actuellement, le développement de la forme orale est en cours) (ROBINSON *et al.*, 2012). Il pourrait être envisagé à moyen terme en évaluant le coût-bénéfice de sa mise en œuvre.

Conclusion

À l'issue de cette étude, nous avons établi que la population de blaireaux de la zone infectée de la Côte-d'Or constituait un hôte de liaison apte à transmettre l'infection aux bovins. D'autres études sont nécessaires pour quantifier cette transmission et évaluer la potentialité de réservoir de la population de blaireaux de Côte-d'Or. La complexité du système multi-hôtes de *M. bovis* nécessite également la prise en compte des interactions qui peuvent exister entre les blaireaux et les autres espèces sauvages sensibles à la tuberculose ainsi que l'environnement dans lequel *M. bovis* peut persister.

Cette étude permet cependant déjà des applications en termes de mesures de gestion concrètes en Côte-d'Or et en termes méthodologiques pour évaluer le rôle du blaireau dans d'autres régions.

Remerciements

Les auteurs souhaitent remercier les financeurs de cette étude : le Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la pêche, le Conseil régional de Bourgogne, le Conseil général de la Côte-d'Or, la Fédération départementale des chasseurs de la Côte-d'Or, le groupement de défense sanitaire de la Côte-d'Or, la Fédération nationale des chasseurs et l'ONCFS.

Nous remercions les contributeurs scientifiques et techniques de ce travail : l'ONCFS (DER et DIR Bourgogne-Franche), la FDC 21 (et notamment les assistants de terrain), l'ANSES (LNR tuberculose animale, ANSES Nancy), le laboratoire départemental de la Côte-d'Or, l'INRA de Dijon, l'Université de Bourgogne (et notamment tous les stagiaires), la DDPP21, la CIREV et la DDT21.

Nous remercions également tous les piégeurs et chasseurs bénévoles ayant participé aux captures et aux manipulations des animaux. Nous sommes reconnaissants aux éleveurs ayant accepté l'installation du dispositif de vidéosurveillance sur leur exploitation.

Bibliographie

- AEBISCHER N.J., ROBERTSON P.A. & KEYWARD R.E. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology* 74(5): 1313-1325.
- AFSSA 2008. Une méthode qualitative d'estimation du risque en santé animale, Rapport. Maisons-Alfort. 69 p.
- BALSEIRO A., RODRÍGUEZ Ó., GONZÁLEZ-QUIROS P. et al. 2011. Infection of Eurasian badgers (*Meles meles*) with *Mycobacterium bovis* and *Mycobacterium avium* complex in Spain. *The Veterinary Journal* 190: 21-25.
- BIET F., BOSCHIROLI M.L., THOREL & M.F.GUILLOTEAU L.A. 2005. Zoonotic aspect of *Mycobacterium bovis* and *Mycobacterium avium-intracellulare* complex (MAC). *Veterinary Research* 36: 411-436.
- BÖRGER L., FRANCONI N., FERRETTI F., MESCHI F., DE MICHELE G., GANTZ A. & COULSON T. 2006. An integrated approach to identify spatiotemporal and individual-level determinants of animal home range size. *The American naturalist* 168(4): 471-484.
- BOURNE F.J., COX D.R., DONNELLY C.A., GETTINBY G., MCINERNEY J.P., MORRISON W.I. & WOODROFFE R. 2007. Bovine tuberculosis: the scientific evidence. Final report of the independent scientific group (ISG) on cattle TB. DEFRA Londres, 289 p.
- BUCKLAND S.T., ANDERSON D.R., BURNHAM K.P. & LAKE J.L. 2001. Introduction to distance sampling: estimating abundance of biological populations, Oxford University Press, Oxford, 432 p.
- BYRNE AW., SLEEMAN D.P., O'KEEFFE J. & DAVENPORT J. 2012. The ecology of the European badger (*Meles meles*) in Ireland: a review. *Biology & Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 112(1): 105-132.
- CALENGE C. 2006. The package "adehabitat" for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197: 516-519.
- CLEARY G., CORNER L.A.L., O'KEEFFE J. & MARPLES N.M. 2011. Diet of the European badger (*Meles meles*) in the Republic of Ireland: A comparison of results from an analysis of stomach contents and rectal faeces. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 76: 470-475.
- CORNER L.A.L. 2006. The role of wild animal populations in the epidemiology of tuberculosis in domestic animals: how to assess the risk. *Veterinary microbiology* 112(2-4): 303-312.
- CORNER L.A.L., MURPHY D. & GORMLEY E. 2010. *Mycobacterium bovis* infection in the Eurasian badger (*Meles meles*): the disease, pathogenesis, epidemiology and control. *Journal of comparative pathology* 144: 1-24.
- DEFRA, 2013. Bovine TB (tuberculosis). Available at: <http://www.defra.gov.uk/animal-diseases/az/bovine-tb/>.
- DELAHAY R.J., CHEESEMAN C.L. & CLIFTON-HADLEY R.S. 2001. Wildlife disease reservoirs: the epidemiology of *Mycobacterium bovis* infection in the European badger (*Meles meles*) and other British mammals. *Tuberculosis* 81(1-2): 43-49.
- DUFFIELD B.J. & YOUNG D.A. 1984. Survival of *Mycobacterium bovis* in defined environmental conditions. *Veterinary microbiology* 10: 193-197.
- FINE A.E., BOLIN C.A., GARDINER J.C. & KANEENE J.B. 2011. A study of the persistence of *Mycobacterium bovis* in the environment under natural weather conditions in Michigan, USA. *Veterinary medicine international*, 2011, ID765430
- GALLAGHER J., MONIES R. & RULE B. 1998. Role of infected, non-diseased badgers in the pathogenesis of tuberculosis in the badger. *The Veterinary Record* 142: 710-714.
- GALLAGHER J. & CLIFTON-HADLEY R.S. 2000. Tuberculosis in badgers; a review of the disease and its significance for other animals. *Research in veterinary science* 69(3): 203-17.
- GAVIER-WIDÉN D., COOKE M.M., GALLAGHER J., CHAMBERS M.A. & GORTAZAR C. 2009. A review of infection of wildlife hosts with *Mycobacterium bovis* and the diagnostic difficulties of the "no visible lesion" presentation. *New Zealand veterinary journal* 57(3): 122-131.
- GORMLEY E. & CORNER L.A.L. 2013. Control strategies for wildlife tuberculosis in Ireland. *Transboundary and emerging diseases* 60: 128-135.
- GRANVAL P., MUYS B. & LECONTE D. 2000. Intérêt faunistique de la prairie permanente pâturée. *Fourrages* 162: 157-167.
- HAMMOND R. 2001. Irish soil and land-use classifications as predictors of numbers of badgers and badger setts. *Preventive Veterinary Medicine* 51(3-4): 137-148.
- HOUNSOME T.D., YOUNG R.P., DAVISON J., YARNELL R.W., TREWBY I.D., GARNETT B.T., DELAHAY R.J. & WILSON G.J. 2005. An evaluation of distance sampling to estimate badger (*Meles meles*) abundance. *Journal of Zoology* 266(1): 81-87.
- HUTCHINGS M.R. & HARRIS S. 1999. Quantifying the risks of TB infection to cattle posed by badger excreta. *Epidemiology and infection* 122(1): 167-73.
- HUTCHINGS M.R., SERVICE K.M. & HARRIS S. 2002. Is population density correlated with faecal and urine scent marking in European badgers (*Meles meles*) in the UK? *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 67: 286-293.
- JACKSON R., DE LISLE G.W. & MORRIS R.S. 1995. A study of the environmental survival of *Mycobacterium bovis* on a farm in New Zealand. *New Zealand Veterinary Journal* 43: 346-352.
- JENKINS H.E., MORRISON W.I., COX D.R. et al. 2008. The prevalence, distribution and severity of detectable pathological lesions in badgers naturally infected with *Mycobacterium bovis*. *Epidemiology and infection* 136(10): 1350-1361.
- KRUIJK H., PARISH T., BROWN C.A.J. & CARRERA J. 1979. The use of pasture by the European badger (*Meles meles*). *Journal of Applied Ecology* 16: 453-459.
- KRUIJK H. & PARISH T. 1981. Feeding specialization of the European Badger *Meles meles* in Scotland. *The Journal of Animal Ecology* 50: 773-788.
- MURPHY D.E., GORMLEY, E., CASTELLO E., O'MEARA D. & CORNER L.A.L. 2010. The prevalence and distribution of *Mycobacterium bovis* infection in European badgers (*Meles meles*) as determined by enhanced post mortem examination and bacteriological culture. *Research in veterinary science* 88(1): 1-5.
- NUGENT G. 2011. Maintenance, spillover and spillback transmission of bovine tuberculosis in multi-host wildlife complexes: A New Zealand case study. *Veterinary microbiology* 151(1-2): 34-42.
- PARROTT D., PRICKETT A., PIETRAVALLE S., ETHERINGTON T.R. & FLETCHER M. 2011. Estimates of regional population densities of badger *Meles meles*, fox *Vulpes vulpes* and hare *Lepus europaeus* using walked distance sampling. *European Journal of Wildlife Research* 58(1): 23-33.
- PAYNE A., BOSCHIROLI M.L., GUENEAU E., MOYEN J.L., RAMBAUD T., DUFOUR B., GILOT-FROMONT E. & HARS, J. 2013. Bovine tuberculosis in "Eurasian" badgers (*Meles meles*) in France. *European Journal of Wildlife Research* 59(3): 331-339
- PAYNE A. 2014. Rôle de la faune sauvage dans le système multi-hôtes de *Mycobacterium bovis* et risque de transmission entre faune sauvage et bovins. Étude expérimentale en Côte-d'Or. Thèse de doctorat de 3^e cycle. Université Lyon 1. 366 p.
- RHYAN J.C. & SPRAKER T.R. 2010. Emergence of diseases from wildlife reservoirs. *Veterinary pathology* 47(1): 34-39.
- ROBINSON P.A., CORNER L.A.L., COURCIER E.A., MCNAIR J., ARTOIS M., MENZIES F.D. & ABERNETHY D.A. 2012. BCG vaccination against tuberculosis in European badgers (*Meles meles*): a review. *Comparative Immunology, Microbiology and Infectious Diseases* 35(4): 277-287
- ROPER T.J. 2010. Badger. The New Naturalist Library. Edition Collins, Londres, 386 p.
- SEAMAN D.E., MILLSAUGH J.J., KERNOHAN B.J., BRUNDIGE G.C., RAEDEKE K.J. & KITZEN R.A. 1999. Effect of sample size on kernel home range estimates. *Journal of Wildlife Management* 63(2): 739-747
- THORNTON P.D., NEWMAN C., JOHNSON P.J. et al. 2005. Preliminary comparison of four anaesthetic techniques in badgers (*Meles meles*). *Veterinary anaesthesia and analgesia* 32(1): 40-47.
- WHITE P.C., BROWN J.A. & HARRIS S. 1993. Badgers (*Meles meles*), cattle and bovine tuberculosis (*Mycobacterium bovis*): a hypothesis to explain the influence of habitat on the risk of disease transmission in southwest England. *Proceedings of the Royal Society of London Biological sciences* 253(1338): 277-284.
- WORTON B.J. 1995. Using Monte Carlo simulation to evaluate kernel-based home range estimators. *The Journal of Wildlife Management* 59(4): 794-800.
- ZIUR A.F., IENO E.N., WALKER N.J., SAVELIEV A.A. & SMITH G.M. 2009. Mixed effect models and extensions in ecology with R. Edition Springer, New York, 574 p.