

anses

agence nationale de sécurité sanitaire
alimentation, environnement, travail



Connaître, évaluer, protéger

Gestion de la tuberculose bovine et des blaireaux

Avis de l'Anses
Rapport d'expertise collective révisé

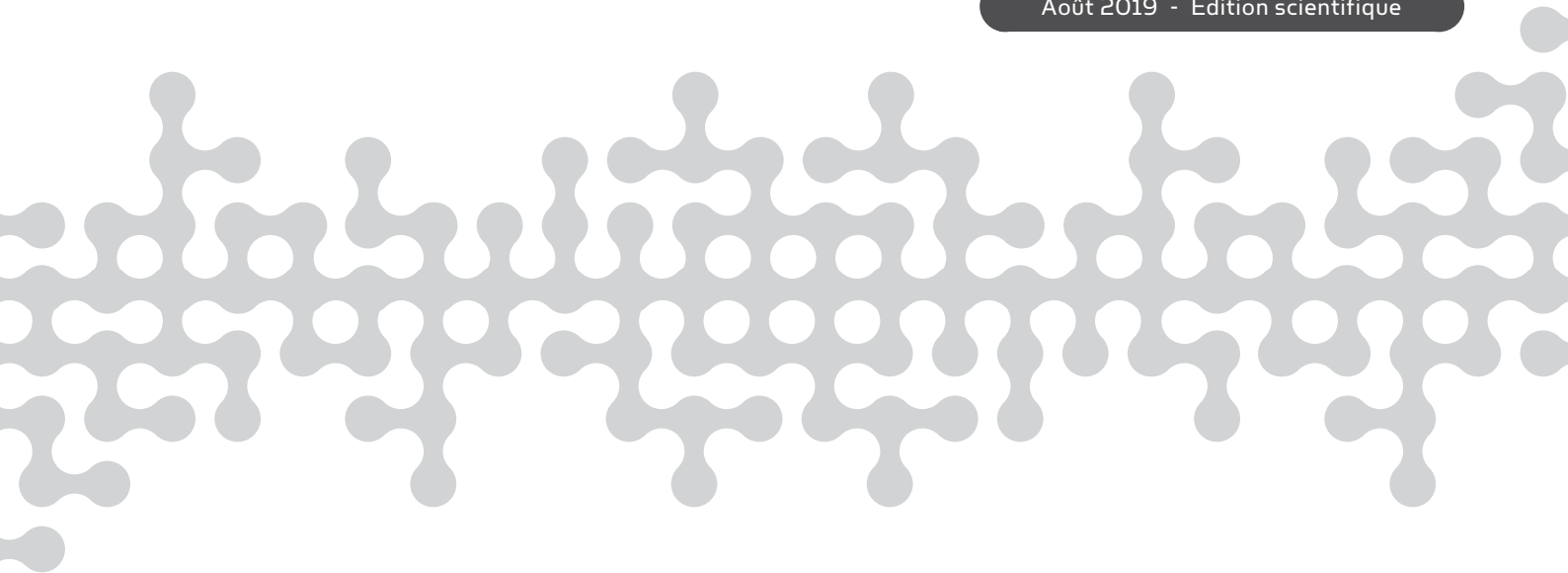
Août 2019 - Édition scientifique



Gestion de la tuberculose bovine et des blaireaux

Avis de l'Anses
Rapport d'expertise collective révisé

Août 2019 - Édition scientifique



Le directeur général

Maisons-Alfort, le 30 août 2019

AVIS

de l'Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail

relatif à « la gestion de la tuberculose bovine et des blaireaux »

L'Anses met en œuvre une expertise scientifique indépendante et pluraliste.

L'Anses contribue principalement à assurer la sécurité sanitaire dans les domaines de l'environnement, du travail et de l'alimentation et à évaluer les risques sanitaires qu'ils peuvent comporter.

Elle contribue également à assurer d'une part la protection de la santé et du bien-être des animaux et de la santé des végétaux et d'autre part à l'évaluation des propriétés nutritionnelles des aliments.

Elle fournit aux autorités compétentes toutes les informations sur ces risques ainsi que l'expertise et l'appui scientifique technique nécessaires à l'élaboration des dispositions législatives et réglementaires et à la mise en œuvre des mesures de gestion du risque (article L. 1313-1 du code de la santé publique).

Ses avis sont publiés sur son site internet.

L'Anses a été saisie le 13 septembre 2016 par quatre associations (Ligue de protection des oiseaux LPO, Humanité et biodiversité, Aspas et France Nature Environnement FNE) pour la réalisation de l'expertise suivante : « demande d'avis sur la problématique de la gestion de la tuberculose bovine et des blaireaux ».

1. CONTEXTE ET OBJET DE LA SAISINE

Mycobacterium bovis est une bactérie ubiquitaire susceptible d'infecter de nombreuses espèces animales, domestiques et sauvages, ainsi que l'Homme. Depuis plusieurs années, des infections à *M. bovis* ont été identifiées chez plusieurs espèces sauvages (sanglier, cerf, renard, blaireau) autour de foyers bovins. En France notamment, ce constat a conduit l'administration à mettre en place des mesures de gestion de l'infection à *M. bovis* dans les élevages et dans la faune sauvage, dont les blaireaux.

En avril 2011, l'Anses a publié le rapport « Tuberculose bovine et faune sauvage » répondant à trois questions relatives aux (1) densités des principales espèces sauvages qui permettraient de limiter les risques de tuberculose bovine, (2) mesures envisageables pour réduire les risques d'interaction entre bovins et faune sauvage, et (3) modalités de piégeage et/ou de destruction des terriers de blaireaux.

Dans ce contexte, la demande des auteurs de la saisine porte sur une actualisation du rapport de 2011, en particulier sur les questions formulées comme suit :

- « Quel est l'état de la connaissance dans les différents pays européens sur la meilleure façon de suivre et maîtriser la propagation de la tuberculose bovine par le Blaireau ?
- Quels sont l'efficacité de la lutte contre la diffusion de la maladie ou, en revanche, les effets contraires des destructions indifférenciées conduites actuellement en France ?

- *Quel est le risque de transmission au cheptel domestique, et à l'Homme ?*
- *Pendant des décennies, des milliers de renards ont été détruits en France sous prétexte d'éradication de la rage. Jusqu'à ce que le principe de la vaccination soit enfin admis. En moins de deux ans la rage était éradiquée de France. Le vaccin contre la tuberculose bovine peut-il être de manière similaire développé concernant la tuberculose bovine des blaireaux ?*

L'examen des mesures de gestion des blaireaux en lien avec les dégâts qu'ils peuvent occasionner (aux cultures, aux digues...) n'entre pas dans le champ de la saisine.

2. ORGANISATION DE L'EXPERTISE

L'expertise a été réalisée dans le respect de la norme NF X 50-110 « Qualité en expertise – Prescriptions générales de compétence pour une expertise (Mai 2003) ».

L'expertise relève du domaine de compétences du comité d'experts spécialisé (CES) « Santé et bien-être des animaux (SABA) ». L'Anses a confié l'expertise au groupe de travail (GT) « Gestion de la tuberculose bovine (TB) et des blaireaux », constitué après appel à candidature. Les missions suivantes lui ont été confiées :

- dans une première phase, (i) analyser la saisine, (ii) auditionner les parties prenantes, notamment les auteurs de la saisine, (iii) reformuler les questions de la saisine (iv) recenser les données et réaliser un état des connaissances sur la surveillance et les mesures de lutte contre la diffusion de la TB par les blaireaux en Europe ;
- dans une deuxième phase, traiter les questions portant sur les aspects autres que ceux liés à la vaccination des blaireaux ;
- dans une troisième phase, traiter les questions liées à la vaccination des blaireaux et rédiger la partie du rapport correspondante, ainsi que les conclusions et recommandations du rapport.

Dans ce cadre, le GT a auditionné les parties prenantes liées à la problématique de la TB chez les bovins et les blaireaux mentionnées en début de rapport du GT. Les précisions apportées par les auteurs de la saisine sur leurs questionnements ont conduit les experts à reformuler les questions de la saisine de la manière suivante :

- Question 1 : comment ont évolué les mesures de surveillance, de gestion et la situation sanitaire au regard de la TB en France depuis 2011
 - ✓ Quelles mesures de surveillance et de gestion sont appliquées en France actuellement ?
 - ✓ Quelle est l'évolution de la situation épidémiologique de la TB depuis 2011 ?
- Question 2 : quel est le risque de transmission de la TB des blaireaux au bovins et à l'Homme ?
- Question 3 : quels sont les effets des stratégies de gestion de la TB chez les blaireaux en France métropolitaine ?
- Question 4 : quels sont les effets des stratégies de gestion de la TB chez les blaireaux en Europe (hors France) ?
- Question 5 : quelles données sont disponibles sur la vaccination des blaireaux contre la TB en termes d'efficacité, d'innocuité et de faisabilité ?

Avant de répondre aux questions de la saisine, le GT a rappelé les enjeux et objectifs de la lutte contre la TB, ainsi que les connaissances sur l'écoépidémiologie de la TB, avec un focus sur le blaireau, objet de la présente saisine.

Seize réunions du GT ont eu lieu entre les 5 février 2018 et 21 juin 2019. Les travaux ont été soumis au CES SABA, tant sur les aspects méthodologiques que scientifiques, les 13 novembre 2018, 16 avril, 11 juin et 2 juillet 2019. Ils ont été adoptés par le CES réuni le 2 juillet 2019. Le rapport produit par le GT tient compte des observations et éléments complémentaires transmis par les membres du CES.

L'Anses analyse les liens d'intérêts déclarés par les experts avant leur nomination et tout au long des travaux, afin d'éviter les risques de conflits d'intérêts au regard des points traités dans le cadre de l'expertise. Compte tenu d'un risque de conflit d'intérêts sur la question de la vaccination des blaireaux, Mme Lesellier n'a pas participé à la troisième phase des travaux du GT, mais a été auditionnée sur cette question.

Les déclarations d'intérêts des experts sont publiées sur le site internet de l'Anses (www.anses.fr).

3. ANALYSE ET CONCLUSIONS DU CES SABA ET DU GT « GESTION DE LA TB ET DES BLAIREAUX »

En préambule, les experts soulignent que la saisine porte sur des questions relatives au Blaireau. Cependant, dans le système multihôtes de la TB en France, le Blaireau ne constitue qu'une des espèces sauvages susceptibles d'être infectées par *Mycobacterium bovis*.

3.1. Contexte épidémiologique de la TB

3.1.1. Préambule : enjeux et objectifs de la lutte contre la TB

La lutte contre la TB a véritablement commencé en France en 1954, alors que les statistiques officielles faisaient état d'un taux d'infection des cheptels d'environ 25 %. L'infection à *M. bovis* représentait alors probablement entre 15 % et 18 % des cas de tuberculose humaine. La lutte contre la tuberculose humaine (*M. tuberculosis*, et *M. bovis* dans une moindre mesure) était une priorité en termes de santé publique humaine. Les raisons de la mise en place d'une lutte collective nationale à visée d'éradication de la TB étaient donc de protéger la santé publique.

Grâce aux mesures de lutte collectives en élevage, le taux d'infection des troupeaux a baissé rapidement et régulièrement et, en 2001, la France obtenait le statut de pays officiellement indemne de tuberculose, malgré les quelques foyers résiduels déclarés. En parallèle, le développement de la stérilisation et de la pasteurisation du lait en France, a permis de limiter les risques de transmission de *M. bovis* à l'Homme. Ainsi, le risque d'infection zoonotique dû à *M. bovis* en France est actuellement extrêmement bas (moins de 1 % des cas de tuberculose humaine sont provoqués par *M. bovis*). Les raisons de la lutte actuelle contre la TB ne sont donc plus celles qui prévalaient dans les années 50, même si une recrudescence de TB pourrait à nouveau poser un problème de santé publique.

Outre l'évolution de la situation de la tuberculose en élevage et chez l'Homme, de nouveaux enjeux concernant la lutte contre la TB sont apparus, en lien avec la faune sauvage. Ainsi, parallèlement à l'acquisition du statut indemne de tuberculose en 2001, les premiers cas identifiés de tuberculose dans la faune sauvage libre ont été découverts en forêt de Brotonne-Mauny, chez des cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) et des sangliers (*Sus scrofa*). Ces découvertes, ainsi que les enquêtes de grande ampleur qui les ont suivies, ont confirmé la présence d'un foyer de tuberculose sauvage en France, et ont montré que l'infection dans la faune sauvage pouvait avoir lieu, y compris dans un pays de statut infectieux très favorable. La mise en évidence de l'infection de blaireaux en Côte-d'Or en 2009, puis de celle de cerfs, de sangliers et de blaireaux en Dordogne en 2010, a permis de déterminer que, notamment dans ces zones, la faune sauvage pouvait représenter un facteur de risque possible de pérennisation de l'infection, facteur à prendre en compte dans la gestion des foyers de TB.

3.1.2. Ecoépidémiologie de la TB

Mycobacterium bovis, agent de la TB, est une bactérie capable d'infecter de nombreuses espèces animales, domestiques et sauvages.

Au sein d'une même espèce, le contact direct par voie respiratoire constitue le principal mode de transmission, la contamination résultant surtout d'une exposition répétée et prolongée à des faibles doses de bactéries. La contamination par voie digestive est également possible, mais nécessite des doses infectieuses beaucoup plus élevées, au moins chez les bovins.

Entre espèces animales différentes, la transmission de *M. bovis* résulte davantage de contacts indirects *via* un environnement contaminé par des excréta d'animaux infectés, où la bactérie peut survivre de manière prolongée (en particulier à des températures basses, avec humidité élevée et à faible ensoleillement). La contamination peut alors se produire par inhalation ou ingestion de supports contaminés.

La transmission et le maintien de l'infection à *M. bovis* s'inscrivent ainsi dans un système multihôtes complexe incluant à la fois plusieurs populations d'espèces hôtes et l'environnement lui-même. Dans ce système, la circulation de *M. bovis* dépend de plusieurs facteurs, notamment des espèces présentes, de leur capacité à excréter la bactérie, des densités de population, et des contacts directs ou indirects intra- et interspécifiques.

Par conséquent, en présence d'un foyer de TB, il est nécessaire de considérer ce système multihôtes dans son ensemble, et non une espèce en particulier, pour évaluer la situation épidémiologique.

3.1.3. Le Blaireau dans l'épidémiologie de la TB

3.1.3.1. Éléments d'écologie sur la structure sociale et la densité des blaireaux

Le Blaireau est une espèce difficile à étudier du fait de son mode de vie en terriers et de son comportement nocturne.

D'autre part, le Blaireau se caractérise par une forte plasticité comportementale, l'organisation des populations variant fortement selon la qualité de l'habitat. Les connaissances acquises dans un site ne sont donc pas forcément transposables ailleurs. Or, une grande part des connaissances écologiques sur cette espèce provient de populations du sud-ouest de l'Angleterre et d'Irlande, qui sont caractérisées par des densités de blaireaux moyennes à très élevées, dans des écosystèmes particuliers. Ces connaissances ne sont donc pas toujours transposables ailleurs, en France en particulier.

Certains éléments d'écologie vont jouer un rôle important dans l'épidémiologie de la TB au sein des populations de blaireaux. Ainsi, la transmission de *M. bovis* entre blaireaux, et à l'interface¹ entre blaireaux et d'autres espèces, dépend des taux de contacts, directs et indirects, entre individus infectés et sensibles, ainsi que des densités de populations de blaireaux. Ces taux de contacts et densités varient en fonction du comportement social et territorial du blaireau, lui-même dépendant à la fois des habitats et des ressources alimentaires. Ainsi, différentes caractéristiques de la biologie et de l'écologie du Blaireau sont à prendre en compte : utilisation de l'espace, et notamment des sites particuliers comme les terriers et latrines, taille, composition et stabilité des groupes sociaux, comportement de dispersion, comportements liés à la territorialité. Ces taux peuvent aussi varier suivant le sexe des animaux, au fil du temps et selon les saisons, et selon leur statut infectieux.

¹ Interface : environnement partagé par différentes populations hôtes dans lequel elles peuvent être en contact direct ou indirect (passages successifs sur le même site dans un intervalle de temps donné)

A propos de ces caractéristiques (détaillés dans le rapport associé au présent avis), il convient de souligner leur grande variabilité. On retiendra notamment que :

- Concernant son organisation sociale, le blaireau est une espèce qui peut être solitaire, familiale ou communautaire. En France, les tailles des groupes sont très variables, de deux à huit adultes en fonction des densités, et il n'est pas rare d'observer des individus seuls. Une estimation récente sur 13 territoires en France (non situés dans des régions méditerranéennes) est de $2,66 \pm 1,04$ individus/terrier principal.
- L'estimation de la densité est soumise à des contraintes méthodologiques. Actuellement, les méthodes les plus couramment utilisées reposent en particulier sur le dénombrement des terriers principaux, couplé à une estimation de la taille des groupes familiaux par terrier. La densité varie fortement selon les régions et les milieux, à la fois du fait de la densité de terriers et de la taille des groupes. Les estimations de taille de groupe sont parfois très variables, y compris sur un même site. Les densités rapportées dans différents pays européens sont détaillées dans le rapport. Des résultats d'études récentes sur 13 territoires en France indiquent une densité variant de 0,99 à 7,81 blaireaux adultes/km² et des densités totales (adultes et jeunes) variant de 1,3 à près de 14 individus/km².
- La taille des domaines d'activité varie considérablement d'une région à l'autre, notamment en fonction de l'abondance et de la distribution spatiale des ressources alimentaires (de 20 ha dans le sud de l'Angleterre, à plusieurs centaines d'hectares dans des régions moins favorables). Pour un même individu, la taille du domaine varie également selon les saisons et diminue en hiver, où l'activité est plus limitée.
- Les distances parcourues par les blaireaux sont le plus souvent d'environ un à deux kilomètres par nuit, notamment en France, mais peuvent atteindre 6 à 7,5 km en deux nuits. Au Royaume-Uni, dans ou en bordure de zones d'éliminations importantes de blaireaux, des déplacements jusqu'à 15 km ont été observés. Dans une étude récente en Irlande 22 % des blaireaux mâles suivis présentaient un comportement de « super explorateurs » (« super-rangers »), sur des distances beaucoup plus longues, établissant des domaines d'activités très grands recouvrant plusieurs groupes familiaux pendant des périodes parfois longues (deux à 36 mois).

3.1.3.2. Réceptivité, sensibilité à *M. bovis*, voies d'infection et d'excrétion

Les blaireaux sont considérés comme très réceptifs à l'infection par *M. bovis*. La voie d'infection majeure est la voie respiratoire par inhalation d'aérosols infectieux. Les morsures, notamment entre mâles constituent une autre voie de transmission. La voie digestive semble minoritaire.

Dans une population naturellement infectée, la forme latente (*i.e.* aucune lésion visiblement décelable ou signe clinique) prédomine et peu de blaireaux montrent des lésions macroscopiques, bien que des différences existent entre régions. La majorité des blaireaux infectés est donc capable de contenir l'infection et de limiter sa progression, seul l'examen histologique permet alors de détecter des microlésions, le plus souvent granulomateuses.

Les blaireaux peuvent excréter *M. bovis* via les aérosols, la salive et, plus rarement, par voie urinaire, fécale et via les exsudats des blessures. L'excrétion peut être continue, intense et par différentes voies (blaireaux « super excréteurs »), ou moins intense et intermittente, notamment par des blaireaux ayant uniquement des microlésions. La transmission de l'infection ne s'explique donc pas uniquement par les blaireaux « super excréteurs », le plus souvent minoritaires, mais également par les blaireaux sans lésion visible qui excrètent dans une moindre mesure, mais sont plus nombreux. Le passage du statut d'infecté non excréteur à celui d'excréteur semble lié à différents facteurs de stress physiologique.

3.1.3.3. Dynamique intra- et interspécifique de *M. bovis*

Concernant la dynamique de l'infection au sein des populations de blaireaux, à l'échelle individuelle, la transmission intragroupe est plus importante que la transmission intergroupes. A l'échelle populationnelle, la stabilité des groupes et la connexion entre groupes sont des déterminants plus importants du risque d'infection que la taille des groupes elle-même. La transmission et la persistance de *M. bovis* au sein d'une population de blaireaux ne semblent donc pas relever d'un processus exclusivement lié à la densité des animaux, mais de systèmes plus complexes faisant également intervenir le comportement social et spatial (qui sous-tend la fréquence des contacts intragroupe et intergroupes), la structure du groupe et la proportion d'animaux infectés excréteurs par rapport aux non excréteurs, elle-même influencée par la période de l'année.

Concernant la dynamique interspécifique de l'infection, il s'avère que *M. bovis* peut infecter plusieurs espèces domestiques. Cependant, celles-ci se distinguent nettement en termes de réceptivité, sensibilité et niveau d'excrétion, pouvant donc avoir des rôles épidémiologiques différents. Ainsi, en France, les bovins ont jusqu'à présent joué le rôle le plus important dans le maintien et la diffusion de l'infection, suivis des caprins. Chez les autres espèces domestiques (ovins, chiens et chats), les cas rapportés en France sont très rares, et liés directement, dans la grande majorité des cas, à des foyers bovins.

En France, l'infection à *M. bovis* a également été détectée chez plusieurs espèces sauvages, indépendamment du Blaireau, principalement le Sanglier et le Cerf. Ces deux espèces sont considérées comme des hôtes de liaison², excepté le cerf en forêt de Brotonne-Mauny qui a joué dans ce contexte le rôle d'hôte de maintien³. L'ensemble des espèces sauvages participe à une communauté d'hôtes contribuant vraisemblablement au maintien de l'infection à *M. bovis*. Des données récentes sur quelques cas chez le Renard ont conduit à mettre en place des investigations, en cours de réalisation, sur le rôle de cette espèce dans certaines zones infectées.

Dans cette communauté d'hôtes de *M. bovis*, les interactions indirectes prévalent et permettent la transmission de la bactérie, étant donné sa capacité à persister dans l'environnement, d'où l'importance de l'interface entre espèces domestiques et sauvages. Celle-ci peut être considérée soit à l'échelle du paysage, où se connectent différentes populations hôtes, soit à une échelle plus locale, correspondant à des points d'agrégation de différents hôtes, typiquement les points d'alimentation ou d'abreuvement naturels ou artificiels.

De même, la densité peut jouer un rôle dans la dynamique interspécifique de l'infection. Concernant le Blaireau, à taux de prévalence égal, le nombre d'individus infectés augmente avec la densité et, ainsi, la probabilité de transmission aux autres hôtes, notamment les bovins, est *a priori* plus importante. L'interface existant entre ces différents hôtes est alors un facteur essentiel.

3.1.3.4. Statut épidémiologique du blaireau en France

En France, les résultats de la surveillance et des différents travaux, conduits dans les zones d'enzootie principales, montrent que des communautés d'hôtes se sont constituées, composées de plusieurs populations de différentes espèces domestiques et sauvages, dont le Blaireau. Dans ces communautés, les populations d'animaux sauvages sont connectées entre elles et aux bovins par des contacts majoritairement indirects, impliquant un relais environnemental de l'infection. En

² Hôte de liaison : incapables, sans source contaminante extérieure à la population, de maintenir l'infection de manière pérenne au sein de la population d'individus de la même espèce, mais toutefois capables de transmettre l'infection à une autre population

³ Hôte de maintien : capable de maintenir l'infection entre individus de la même espèce au sein d'une même population, sans source extérieure, et de la transmettre à d'autres espèces réceptives

particulier, à l'instar de l'Espagne et de la majorité des cas dans les îles britanniques, les blaireaux sont trouvés infectés à proximité de foyers bovins, avec un partage de souches de *M. bovis* de même profil moléculaire, attestant d'une intertransmission quasi certaine entre les deux espèces.

Les prévalences d'infection observées chez les blaireaux en France sont globalement bien inférieures à celles observées outre-manche chez le blaireau et à celles observées dans le sud et le centre de l'Espagne chez les ongulés. Il apparaît également que la composition des communautés d'hôtes diffère selon les régions infectées de France, en fonction des populations hôtes en présence, de leur densité et de l'interface existant entre elles. Notons par exemple que :

- en forêt de Brotonne-Mauny, alors que cerfs et sangliers étaient trouvés très infectés dans le début des années 2000, un seul cas de blaireau confirmé infecté a été répertorié entre 2001 et 2017 ;
- en Côte-d'Or, l'infection chez les animaux sauvages a été détectée principalement chez les sangliers et les blaireaux et, plus ponctuellement, chez les cerfs. Dans ce département, le blaireau est considéré comme un hôte de liaison, c'est-à-dire apte à transmettre *M. bovis* à d'autres hôtes réceptifs, notamment les bovins ;
- en Nouvelle-Aquitaine, région actuellement la plus concernée par la détection de nouveaux foyers chez les bovins, les situations épidémiologiques sont aussi très variables, avec des prévalences d'infection chez les animaux sauvages, des densités d'hôtes et des souches de *M. bovis* de génotypes différentes selon la zone d'enzootie.

Au final, le rôle épidémiologique du blaireau n'a été étudié en détail qu'en Côte-d'Or, où il joue un rôle d'hôte de liaison. Ailleurs, ce rôle reste à préciser, même si les données historiques viennent conforter l'hypothèse d'hôte de liaison. En effet, au cours des périodes où l'infection était fréquente chez les bovins, il est très probable que des animaux sauvages ont été infectés. Or on n'observe pas de persistance de l'infection chez les blaireaux dans les zones où la tuberculose a été éradiquée chez les bovins ; les populations de blaireaux en général ne sont donc pas devenues des hôtes de maintien. On notera enfin que la contribution précise de chaque population de blaireaux localement, et des autres espèces dans la circulation de l'infection reste difficile à déterminer.

3.1.3.5. Conclusion

Dans le système multihôtes complexe de la TB, le blaireau est une espèce considérée comme très réceptive à *M. bovis*. L'expression clinique de la TB dans cette espèce va d'une infection subclinique latente à une maladie modérée à disséminée, avec une excrétion variable de la bactérie selon les individus et dans le temps.

Le rôle épidémiologique des blaireaux dépend des possibilités de transmission de l'infection entre blaireaux, d'une part et entre blaireaux et autres espèces d'autre part, fonction notamment de l'organisation et de la dynamique des populations de blaireaux. Le rôle épidémiologique du blaireau est variable d'une zone à l'autre en fonction de la densité des populations, de la structuration socio-spatiale, du taux d'infection et des caractéristiques paysagères, expliquant l'utilisation de l'espace par les différentes espèces domestiques et sauvages. En France, malgré les incertitudes et la variabilité de ces paramètres, le blaireau peut être considéré comme un hôte de liaison dans les zones où il a été trouvé infecté. L'infection peut en effet se transmettre entre blaireaux d'un même groupe ou de groupes voisins connectés, ainsi qu'aux bovins, principalement par contamination indirecte à l'interface entre bovins et blaireaux. Les connaissances actuelles ne permettent pas de considérer le Blaireau comme hôte de maintien de la TB en France, contrairement à l'Angleterre et à l'Irlande.

3.2. Mesures de surveillance et de gestion de la TB appliquées en France

3.2.1. Chez les bovins

La surveillance de *M. bovis* chez les bovins repose en France sur plusieurs dispositifs complémentaires :

- la surveillance systématique à l'abattoir de tous les bovins abattus pour la consommation humaine ;
- la surveillance programmée des élevages par tuberculination individuelle des animaux ;
- la surveillance programmée des élevages classés à risque par tuberculination individuelle des animaux ;
- le dépistage de l'infection chez les bovins lors des mouvements commerciaux.

En cas de suspicion, des investigations complémentaires sont conduites, avec la réalisation de tests complémentaires. Les résultats de ces tests, s'ils sont tous négatifs, permettent la levée de la suspension de sa qualification ; dans le cas contraire, l'élevage est déclaré infecté.

Une fois l'élevage déclaré infecté, la règle est l'assainissement de cet élevage par un abattage de tous les bovins, dont les carcasses et abats sont soumis à l'abattoir à une inspection renforcée. Depuis 2014, outre les dérogations déjà existantes (races d'intérêt local, élevages à haute valeur génétique), dans certains cas, il est possible de déroger à cette règle en procédant à un abattage des seuls animaux trouvés positifs (abattage partiel). L'assainissement est prononcé après trois séries de tests (sur tous les bovins) espacées d'au moins deux mois au minimum, et tous négatifs. Dans tous les cas, les abattages doivent être suivis d'un nettoyage et d'une désinfection des installations d'élevage. Une enquête épidémiologique est également réalisée dans chacun des élevages infectés afin de pouvoir, d'une part, tenter de déterminer l'origine du foyer et, d'autre part, suivre les éventuelles contaminations dans les élevages en lien épidémiologique.

3.2.2. Dans la faune sauvage

3.2.2.1. Contexte

Lors de la découverte des premiers cas de TB dans la faune sauvage en forêt de Brotonne-Mauny en 2001, des mesures de lutte ont été mises en œuvre dans cette zone circonscrite infectée pour tenter d'éradiquer la maladie. Depuis que la faune sauvage a été trouvée infectée dans d'autres zones, l'objectif est de diminuer la prévalence de l'infection dans la faune sauvage et d'éviter la recontamination des troupeaux bovins.

En ce qui concerne les blaireaux, les premières découvertes d'animaux infectés en Côte-d'Or en 2009 puis en Dordogne en 2010, ont généré de fortes inquiétudes sur la situation et le rôle épidémiologique du Blaireau. La mise en place des mesures de surveillance et de lutte s'est progressivement organisée et a été complétée à l'échelle nationale avec la création en 2011 du dispositif Sylvatub, puis la parution de l'arrêté ministériel du 7 décembre 2016 qui décrit la lutte et les mesures de surveillance de Sylvatub, le calendrier et les objectifs des mesures à mettre en œuvre. Cet arrêté encadre les mesures prises dans les arrêtés préfectoraux de lutte contre la TB. Concernant les blaireaux, le premier objectif des mesures est d'assurer une détection et une surveillance du niveau d'infection chez ces animaux. Cette surveillance constitue le prérequis à la mise en place, dans un second temps, de mesures de gestion adaptées à la situation dans la zone à risque.

3.2.2.2. Méthodes de dépistage et de diagnostic de la TB chez les blaireaux

Chez le Blaireau, le dépistage et le diagnostic peut être réalisé par différentes méthodes sur animal vivant ou mort : culture bactérienne, biologie moléculaire (PCR), tests sérologiques ou interféron gamma, examen nécropsique. Ces tests présentent certaines limites de sensibilité

(intrinsèque pour les tests sérologiques, ou du fait de l'excrétion intermittente de *M. bovis*, ou de l'absence fréquente de lésions à l'autopsie, ou encore de la dégradation des animaux trouvés morts) (cf. rapport associé au présent avis).

Le dépistage et le diagnostic de la TB chez les blaireaux sont difficiles, aussi bien sur animal mort que vivant, car la maladie peut être inapparente. Bien qu'imparfaites, ces méthodes de mesure fournissent une image de la prévalence et permettent d'estimer les variations associées à l'application de mesures de contrôle.

En pratique, en France, à partir des blaireaux abattus ou trouvés morts, des cultures d'organes ou des PCR sont réalisées à partir de pools d'organes quand ils ne présentent pas des lésions macroscopiques, et à partir des organes seuls s'ils portent des lésions visibles. Quels que soient les tests utilisés, la prévalence réelle est sous-estimée du fait notamment des limites de sensibilité des tests de culture ou de PCR.

3.2.2.3. Surveillance de TB dans la faune sauvage : Sylvatub

Un dispositif national de surveillance de la TB chez les animaux sauvages, Sylvatub, a été créé fin 2011 par le ministère en charge de l'Agriculture en lien avec les parties prenantes concernées par la surveillance sanitaire des animaux sauvages. Ce dispositif, dont l'animation nationale est assurée dans le cadre de la Plateforme ESA (Epidémiosurveillance Santé Animale)⁴, a pour objectif d'harmoniser les procédures d'échantillonnage et les méthodes diagnostiques, de centraliser les données issues des différentes modalités de surveillance et de suivre l'évolution de l'infection chez les principales espèces sauvages considérées comme pouvant jouer un rôle dans la circulation ou le maintien de la TB : le Sanglier, le Blaireau et le Cerf élaphe et, dans une moindre mesure, le Chevreuil. Les résultats de la surveillance produits par ce dispositif sont publics et actualisés périodiquement.

La surveillance est organisée par départements selon trois niveaux et animée par les DDcsPP. La détermination du niveau de surveillance d'un département repose sur la présence locale de foyers de tuberculose en élevage bovin, la dynamique de l'infection chez les bovins, la présence de cas chez les animaux sauvages et/ou la proximité géographique avec une zone infectée considérée à haut risque :

- Niveau 3 : la TB a été mise en évidence dans des foyers bovins puis dans la faune sauvage. Dans ces départements, une ou des zones à risque est(sont) définie(s) comme des surfaces de 1 à 10 km de rayon autour de chaque cas de blaireau, cerf ou sanglier infecté, et/ou des élevages de ruminants éventuellement déclarés infectés et leur parcellaire. Pour les blaireaux, les sous-zones constituant ces zones à risque ont des mesures de surveillance différenciées (i) la zone infectée, zone de 1 à 2 km de rayon autour des sites d'infection actuels ou passés (de moins de cinq ans : terrier infecté, lieux de piégeage d'un blaireau infecté, parcellaire d'un foyer en élevage) dans laquelle s'effectue une surveillance programmée, et où sont appliquées des mesures de lutte (ii) une zone tampon entourant la zone infectée, d'environ 5 km de rayon, dans laquelle seules des mesures de surveillance sont mises en œuvre afin de s'assurer que la maladie n'a pas diffusé.
De plus, en cas d'apparition d'un foyer bovin sporadique en dehors de la zone à risque, une ou des zones de prospection peuvent être définies en urgence, par un rayon de 500 m à 2 km autour des sources potentielles d'infection.
- Niveau 2 : il est appliqué afin d'explorer la présence de TB dans la faune sauvage en cas de détection de foyers bovins considérés à risque (taux d'infection intra-troupeau élevé, présence de lésions de type ouvertes ou disséminées, découverte d'abattoir). Comme pour le niveau 3, une ou des zones de prospection sont alors définies. Le niveau 2 de

⁴ www.plateforme-esa.fr

surveillance peut aussi concerner certains départements en cas de contiguïté avec une zone classée en niveau 2 ou 3, lorsqu'une continuité de zone de surveillance est nécessaire ;

- Niveau 1 : dans tous les autres départements de la France continentale, dans lesquels aucun foyer de TB, domestique ou sauvage, n'a été rapporté. Il est uniquement basé sur la recherche de TB en cas de lésions suspectes sur des carcasses d'animaux chassés ou collectés par le réseau SAGIR⁵.

Concernant les modalités de surveillance, dans tous les départements, quel que soit leur niveau, une surveillance événementielle est mise en œuvre par examen des carcasses d'animaux tués à la chasse (sangliers, cervidés) et une vigilance sur les animaux morts ou mourants entrant dans le réseau SAGIR (recherche de TB en cas de lésions suspectes). Pour tous les départements de niveau 2 et 3, une surveillance événementielle renforcée est déployée. Elle consiste à chercher systématiquement *M. bovis* sur des animaux morts collectés par le réseau SAGIR (sangliers, blaireaux et cerfs) et des blaireaux trouvés morts sur les bords de route, dont la collecte est renforcée.

La surveillance programmée concerne quant à elle les zones infectées des départements de niveau 3 et les zones de prospection des départements de niveau 2 et 3. Elle consiste à réaliser des analyses systématiques sur un nombre déterminé annuellement de blaireaux piégés et de sangliers tués à la chasse au sein de la zone ou des zones du département concerné. Le zonage fait l'objet d'une réévaluation annuelle en tenant compte de la localisation d'éventuels nouveaux foyers bovins ou des cas chez les animaux sauvages.

La surveillance de la TB dans la faune sauvage est un prérequis indispensable à la mise en place de mesures de lutte, dans la mesure où elle permet de réaliser un état des lieux de chaque situation (contexte épidémiologique, faisabilité de différentes mesures) et d'adapter dans le temps les mesures de lutte au contexte local.

3.2.2.4. Mesures de lutte dans la faune sauvage

Le rapport associé au présent avis détaille les mesures de gestion mises en œuvre dans la faune sauvage (cervidés, sangliers et blaireaux), reprises de l'instruction technique en vigueur.

Concernant le Blaireau, la mise en place de mesures de lutte s'inscrit dans un contexte particulier lié à son inscription à l'annexe III de la Convention de Berne. Ainsi, toute exploitation (prélèvements par la chasse ou par mesures de régulation) doit être réglementée de manière à maintenir l'existence de ces populations hors de danger.

En France, le Blaireau est une espèce dont la chasse est autorisée, mais uniquement dans les zones considérées indemnes de TB (zones de niveau 1 Sylvatub), pour des raisons de santé publique. De plus, le Blaireau peut faire l'objet de mesures administratives de régulation à l'initiative des préfets ou des maires. La réglementation impose alors de les motiver. Dans ce cadre, les demandes de destruction de blaireaux sont formulées soit pour prévenir des dommages importants (aux cultures, forêts, aux pêcheries...), soit dans l'intérêt de la santé et de la sécurité publique, la lutte contre la TB faisant partie de ces derniers motifs. Ces mesures administratives permettent la destruction de blaireaux sous l'autorité des lieutenants de louveterie grâce à des moyens spécifiés par arrêté préfectoral.

Pour la mise en œuvre des mesures en zone infectée ou en zone de prospection, le préalable à l'élimination de blaireaux, après la mise en évidence de blaireaux infectés dans ces zones, est le recensement de leurs terriers. Ce préalable est certes difficile à réaliser, mais il est nécessaire pour la suite des opérations. Il est également préconisé de rassembler et de valider, quand elles existent, les données démographiques existantes concernant l'abondance des blaireaux.

⁵ SAGIR : réseau de surveillance événementielle des mortalités de la faune sauvage

Ensuite, un programme de régulation des populations en zone infectée, autour des foyers de TB, le plus souvent par piégeage intensif, est mis en œuvre par des piègeurs agréés⁶ bénévoles sous la supervision des lieutenants de l'ovétoire.

L'objectif de la mesure de lutte n'étant pas ici de rechercher l'infection (celle-ci a été réalisée en amont), mais de la maîtriser, la « destruction » de blaireaux, au sens réglementaire du terme, est réalisée avec élimination des groupes de blaireaux sans distinction d'âge ou de sexe, ni dépistage de l'infection : il convient en effet ici de souligner l'impossibilité technique actuelle d'opter pour un abattage sélectif des seuls animaux tuberculeux car, comme indiqué précédemment, les tests sérologiques actuellement disponibles sur blaireau vivant et utilisables sur le terrain ont une sensibilité trop faible, de l'ordre de 50 %. Dans près d'un cas sur deux, ils peuvent donc donner des résultats négatifs alors que les blaireaux sont infectés. Ainsi, même si l'infection a été mise en évidence dans la population de blaireaux au préalable, la gestion de foyers de TB impliquant des mesures chez les blaireaux en zone infectée s'appuie sur un « abattage indifférencié » des blaireaux, faute de pouvoir caractériser individuellement leur statut sanitaire au moment de leur capture.

La destruction de terriers est éventuellement mise en œuvre comme mesure complémentaire afin de limiter la recolonisation de la zone par les blaireaux. Le terrier constitue en effet le point principal de l'espace vital des blaireaux. On notera toutefois que si le site est propice à l'aménagement d'un terrier, il est très difficile de les en éloigner, malgré la mise en place de dispositifs dissuasifs. Le programme de régulation doit préciser dans quelles zones les terriers de blaireaux infectés doivent être recherchés et détruits et où la régulation de population doit être effective. Il est formalisé par un arrêté préfectoral.

La situation sanitaire dans les différentes zones fait l'objet d'un suivi en élevage et dans la faune sauvage et conduit à une adaptation des mesures, relevant ainsi d'une gestion adaptative, avec une réévaluation régulière des mesures en fonction des résultats obtenus (durée des destructions, révision des zonages, passage à une simple surveillance, etc.).

3.2.3. A l'interface faune domestique – faune sauvage : biosécurité

Dans le cas de la TB, les mesures de biosécurité⁷ vis-à-vis de la faune sauvage doivent s'appliquer au contexte d'un élevage ouvert (bovins le plus souvent en pâture ou en bâtiment semi-ouvert) et à des espèces sauvages de morphologie (capacité à franchir un obstacle) et d'écologie variées.

Concernant le Blaireau, les points d'alimentation et d'abreuvement en pâture, mais aussi en bâtiment, ainsi que la présence de terriers et de latrines sur les pâtures, constituent une interface entre blaireaux et bovins, pouvant donner lieu à la transmission de *M. bovis*. Les mesures de biosécurité doivent donc viser à limiter, voire empêcher les contacts contaminants entre les deux espèces sur ces sites, soit en prévenant leur accès aux blaireaux, soit en limitant leur attractivité, ou encore en réduisant la contamination de l'environnement ou des infrastructures partagées. Les mêmes principes sont adaptés pour la biosécurité vis-à-vis des autres espèces sauvages.

Le rapport associé au présent avis détaille l'ensemble de ces mesures de biosécurité.

3.2.4. Conclusion

En France, à l'heure actuelle, l'infection par *M. bovis* fait l'objet de mesures de surveillance et de lutte chez les bovins (et les autres espèces domestiques présentes dans les foyers) et chez les animaux sauvages. Ces mesures, encadrées par la réglementation, sont déterminées au cas par

⁶ L'exercice du piégeage nécessite un agrément préfectoral de piégeur délivré par la DDT après formation <https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000000648027>

⁷ Biosécurité (externe à l'interface faune sauvage-faune domestique) : protection de l'élevage vis-à-vis des risques de contamination provenant de l'extérieur de l'élevage, incluant donc la protection de l'élevage contre la transmission d'agents pathogènes par des animaux sauvages

cas en fonction de l'historique de la TB chez les bovins et de sa présence dans la faune sauvage. En outre, le suivi de l'infection conduit à adapter les mesures au cours du temps, à la fois en termes de surveillance et de lutte, tout en tenant compte de l'évolution des connaissances sur la TB chez les différentes espèces.

Chez les blaireaux, comme pour les autres espèces sauvages, la surveillance se fonde sur l'analyse et la recherche de l'infection chez des animaux trouvés morts ou piégés. La vénerie, principale technique de chasse, étant interdite en zone infectée, les prélèvements de chasse ne peuvent pas être exploités pour la surveillance.

En zone infectée, l'objectif de maîtrise de l'infection par la diminution des populations de blaireaux se justifie par l'analyse de risque préalablement conduite autour des foyers bovins. Les mesures consistent à éliminer des groupes de blaireaux, *i.e.* mâles et femelles de tous âges, vivant à proximité des parcelles et bâtiments des élevages bovins foyers. Ainsi, l'élimination des blaireaux autour de ces foyers se pratique de manière « indifférenciée » au sens où les animaux sont éliminés sans connaissance avant l'abattage de leur statut individuel d'infection au regard de la TB. Cette élimination « indifférenciée » est toutefois réalisée dans un contexte précis :

- elle est fondée sur les résultats de la surveillance (infection avérée localement dans la population de blaireaux),
- elle est mise en œuvre dans une zone délimitée, déterminée sur la base des données de la surveillance,
- elle doit être précédée d'un recensement des terriers de blaireaux dans cette zone,
- elle est engagée sur une période donnée et est régulièrement réévaluée en fonction des résultats de la surveillance, selon les principes d'une gestion adaptative en fonction de la situation sanitaire dans la zone.

3.3. Evolution de la situation⁸ et effets des stratégies de gestion sanitaire de la TB chez les blaireaux en Europe depuis 2011

3.3.1. En France métropolitaine

La saisine reçue par l'Anses questionne les experts sur l'efficacité de la lutte contre la diffusion de la maladie. Les experts ont considéré que l'objectif des mesures de lutte appliquées chez les blaireaux était de contribuer à améliorer la situation épidémiologique dans le compartiment sauvage afin de parvenir à l'éradication de l'infection chez les bovins. Il ne s'agit donc pas de viser l'éradication de la TB dans la faune sauvage au plan national, hormis dans des zones spécifiques où les populations sauvages n'ont peu ou pas d'échanges avec l'extérieur.

Les effets mesurables de la lutte contre la TB chez les blaireaux peuvent être estimés par l'évolution dans le temps de deux indicateurs : le niveau d'infection dans les échantillons prélevés chez des blaireaux et la répartition spatiale de l'infection.

Ces indicateurs doivent cependant être considérés avec précaution du fait de limites importantes. Ainsi, dans le système complexe de la TB, le rôle des différentes sources d'infection est difficile à apprécier. De même, il est difficile d'identifier tous les effets d'une mesure, certains étant possiblement indirects et retardés. L'évolution du nombre total de foyers bovins ne peut notamment pas être considérée comme un effet direct des mesures appliquées chez les blaireaux, de même que la maîtrise de l'infection dans la faune sauvage n'est pas un critère absolu d'efficacité vis-à-vis de la situation chez les bovins, hôte de maintien principal de l'infection à *M. bovis*.

⁸ Les données relatives à l'évolution de la situation, en France et dans le reste de l'Europe sont détaillées dans le rapport associé au présent avis.

- **En Côte-d'Or**, des mesures de surveillance et de lutte ont été mises en place à partir de 2009, tant chez les bovins que dans la faune sauvage. La surveillance a d'abord conduit à une augmentation des zones à risque et du nombre de blaireaux éliminés jusqu'en 2012, du fait de la détection des foyers. Plusieurs mesures ont été combinées : ainsi, l'amélioration du dépistage a permis d'accélérer l'assainissement du cheptel bovin et la surveillance chez les sangliers a été intensifiée. Concernant les blaireaux, l'intensité des prélèvements de blaireaux a été différenciée entre la zone infectée et la zone tampon.
 - ✓ En zone infectée (142 communes), la densité de prélèvements a varié entre 0,4 et 1,2 blaireaux prélevés/km²/an, atteignant des valeurs beaucoup plus importantes certaines années dans certaines communes (19 communes ont eu des prélèvements allant de 5 à, au maximum, 8,9 blaireaux prélevés/km²/an). Ces prélèvements ont probablement contribué à la baisse des indices de densité observée dans cette zone. Cependant, les densités estimées en 2017-2018 restent à des valeurs moyennes pour la France, ce qui suggère que les densités avant les éliminations étaient plus élevées ou que les populations commencent à se reconstituer, quatre ans après une baisse des prélèvements.
 - ✓ En zone tampon, la densité de prélèvements a varié entre 0,1 et 0,5 blaireaux prélevés/km²/an, et les valeurs maximales n'ont que rarement dépassé 1 blaireaux/km²/an. L'impact sur la densité des populations dans ces zones est probablement minimal.

Sur le plan sanitaire, le nombre de foyers de TB chez les bovins a augmenté jusqu'en 2012 (27 foyers), puis a diminué (quatre foyers en 2017). La prévalence apparente de la TB chez les blaireaux a aussi diminué entre 2013-2014 (8,1 %) et 2016-2017 (4,2 %), et compte-tenu du fait que le test utilisé en seconde période était plus sensible que précédemment, la prévalence réelle a également diminué. La prévalence apparente chez les sangliers est passée de 3,1 % en 2013-2014 à 2,2 % en 2016-2017.

Au final, depuis 2012, la situation sanitaire s'améliore simultanément pour toutes les espèces. **Par rapport à la situation précédente d'aggravation, cette évolution suggère que les mesures prises en Côte d'Or ont permis de réduire la propagation de la tuberculose dans tous les compartiments.**

- **Dans les Ardennes**, après la détection de 14 foyers bovins entre 2012 et 2015, 122 blaireaux ont été éliminés en 2013 et 2014. Cette détection récente de foyers (après la mise en place de Sylvatub) s'est traduite par la mise en œuvre de moyens de lutte rapides, notamment d'élimination relativement importante de blaireaux autour des foyers. **Depuis 2015, plus aucun cas n'a été détecté chez les bovins, et la prévalence apparente chez les blaireaux est passée de 6,7 % en 2013-2014 à 3,1 % en 2016-2017.**

Dans ces deux zones, il semble que la combinaison des mesures prises vis-à-vis des blaireaux (particulièrement intenses en Côte-d'Or et particulièrement rapides dans les Ardennes) et des mesures prises dans les élevages bovins ont contribué à l'amélioration de la situation. En Nouvelle-Aquitaine, l'évolution n'est pas aussi favorable.

- **En Dordogne** et zones limitrophes (départements 16, 17, 24, 87), les mesures ont été mises en place à partir de 2010. Les zones à risque et le nombre de blaireaux éliminés ont augmenté entre 2011 et 2017, du fait de la détection de nouveaux foyers, avec une tendance à la stabilisation depuis 2015. Les prélèvements de blaireaux ont été plus diffus qu'en Côte-d'Or sur l'ensemble des zones infectée et tampon, avec des variations annuelles et spatiales modérées. La densité de prélèvements a été d'environ 0,3 à 0,4 blaireaux prélevés/km²/an entre 2014 et 2017 et elle était moindre entre 2010 et 2014. L'impact sur les densités de blaireaux a probablement été intermédiaire entre les effets importants dans les zones

infectées de Côte-d'Or et les effets minimes dans les zones tampon de ce même département. Le taux de prévalence chez les blaireaux a augmenté entre 2012 et 2017, de même que, parallèlement, le nombre de foyers chez les bovins : le nombre de foyers est passé de 35 en 2013 à 48 en 2017, et la mise en place de mesures de lutte contre la TB se poursuit. En revanche, on peut noter que la prévalence apparente chez les sangliers tend à diminuer entre 2012 et 2017.

- **Dans les Landes et les Pyrénées-Atlantiques**, l'intensité de prélèvements de blaireaux est moins importante qu'en Dordogne. Le taux de prévalence chez les blaireaux a augmenté entre 2013-2014 (5,9 %) et 2016-2017 (7,9 %), de même que le nombre de foyers bovins et la prévalence apparente chez les sangliers. Dans ces départements, le nombre de foyers bovins détectés est passé de 22 en 2013 à 26 en 2017. En revanche la zone à risque est stable depuis 2015.

Dans ces deux zones du sud-ouest, la mise en place des mesures de surveillance et de lutte est plus récente qu'en Côte-d'Or. Il est probable que l'extension de la zone infectée relève davantage de la détection accrue de l'infection que de sa diffusion. La situation sanitaire au regard de la TB dans le système multihôtes n'est pas encore clairement appréhendée dans ces zones. Elle ne semble pas stabilisée malgré la mise en place de mesures de lutte chez les bovins et dans la faune sauvage, dont les blaireaux. Dans ce contexte, appréhender l'effet sanitaire des mesures mises en place chez les blaireaux n'est pas possible.

Le GT rappelle enfin que **dans les zones indemnes, l'élimination préventive des blaireaux (et autres espèces sauvages) ne peut en aucun cas être justifiée au motif de la lutte contre la tuberculose, position que le rapport de l'Anses précisait déjà en 2011** : « *l'abattage massif des blaireaux peut avoir des conséquences écologiques, sanitaires, et sociales. Il devrait donc être limité aux zones dans lesquelles la présence de *M. bovis* dans les populations de blaireaux constitue un risque sanitaire pour les troupeaux bovins, ou comme méthode de mesure ponctuelle de prévalence. L'abattage ne se justifie pas comme mesure préventive dans les populations de blaireaux encore indemnes de tuberculose* » (Anses 2011).

A l'échelle nationale, les zones à risque (infectées et tampons) atteignent, en 2018, moins de 4 % du territoire métropolitain, principalement en Nouvelle Aquitaine et Côte-d'Or. Le rapport transmis auprès de la Convention de Berne fait état, entre 2009 et 2016, de l'élimination de 53 000 blaireaux dans le cadre d'arrêtés préfectoraux en France, dont environ 30 000 pour lutter contre la TB. Depuis 2014, le nombre de prélèvements au motif de la lutte contre la tuberculose bovine s'est stabilisé autour de 5 000 blaireaux éliminés/an dans 15 départements. Localement, dans les zones infectées, les éliminations de blaireaux ont pu être importantes, faisant diminuer les densités de population notamment en zone infectée de Côte-d'Or, pour atteindre des densités moyennes pour la France. **Les abattages réalisés jusqu'ici ne remettent pas en cause l'état de conservation favorable des populations de blaireaux en France.**

3.3.2. Dans le reste de l'Europe

La complexité de la dynamique d'infection à la fois au sein des populations de blaireaux et à l'intérieur de la communauté d'hôtes de *M. bovis* permet d'expliquer que le rôle épidémiologique du blaireau vis-à-vis de la tuberculose varie dans le temps et dans l'espace en fonction de la structure de la population, du niveau de l'infection et des interactions avec les autres hôtes. Ainsi, dans certaines situations, des populations de blaireaux sont hôtes de maintien. C'est le cas en Angleterre et en République d'Irlande, alors même que le niveau de densité entre les deux pays est différent.

En Espagne, la tuberculose est signalée depuis 2008 chez le blaireau, mais à des prévalences faibles et principalement dans le nord du pays. Le rôle épidémiologique des blaireaux n'y est pas déterminé tandis que d'autres espèces (sanglier et cerf) jouent, notamment dans le sud et le centre de l'Espagne, un rôle prépondérant qu'ils n'ont pas dans les îles britanniques.

Dans les autres pays d'Europe, le rôle épidémiologique du blaireau dans la tuberculose n'a pas été établi. L'infection a été recherchée (dans des échantillons de taille toutefois variable) et n'a pas été détectée chez des blaireaux en Slovénie, au Portugal et en Pologne.

Concernant les effets des mesures de lutte sanitaire chez le Blaireau,

- en Espagne, l'identification de la TB dans cette espèce est récente et les mesures de lutte sont encore au stade expérimental ;
- au Royaume-Uni et en République d'Irlande, les mesures de lutte contre la TB portent, comme en France, sur les bovins (abattage, mesures de biosécurité) et sur les blaireaux. Pour ces derniers, les principales mesures reposent sur l'élimination de blaireaux, soit autour des foyers bovins (abattage « réactif »), soit sur des plus grandes zones (abattage « proactif »). En République d'Irlande l'objectif est de réduire dans un premier temps les densités, donc la transmission aux bovins, et de réduire la prévalence de la TB chez les blaireaux, qui est élevée (de 36,3 % dans les zones à risque et 14,9 % dans les zones de faible incidence chez les bovins). Dans ce pays, une baisse importante de la prévalence de la TB chez les blaireaux a été observée entre 2007 et 2017 ;
- en Angleterre, la principale mesure consiste dans l'abattage de blaireaux sur de larges zones (abattage « proactif »). Cette mesure est souvent suivie de la baisse de prévalence de la TB chez les bovins. A l'instar de la France, les mesures mises en place outre-manche chez les blaireaux sont associées à des mesures de lutte chez les bovins (abattage, mesures de biosécurité), ce qui ne permet pas d'attribuer les effets spécifiquement à l'une ou l'autre mesure mise en place, mais seulement d'apprécier leur effet conjoint. En Angleterre, les études conduites, y compris récemment, semblent en faveur d'une baisse de l'incidence des foyers en élevage bovin suite à l'élimination proactive de blaireaux. En outre, des effets de perturbation à la suite de ces abattages ont été observés dans certains cas en Angleterre (cet effet pourrait être réduit en s'appuyant sur des bordures, naturelles ou artificielles) mais pas en République d'Irlande. Malgré ces résultats, la TB n'est actuellement pas maîtrisée dans ces pays, et la gestion de la TB, en particulier chez les blaireaux, continue à faire l'objet de nombreux débats, notamment sur l'intérêt de vacciner les blaireaux, sujet abordé dans la partie suivante.

3.4. Vaccination des blaireaux contre la TB

Le rapport associé au présent avis présente dans le détail les étapes du développement d'un vaccin destiné à la faune sauvage, les vaccins antituberculeux injectables et à administration orale, y compris les appâts, ainsi que les effets, prédits et mesurés de la vaccination des blaireaux. Les points saillants de ce chapitre du rapport sont ici présentés, ainsi que les conclusions et perspectives de la vaccination des blaireaux.

3.4.1. Vaccins antituberculeux

Pour lutter contre la TB dans la faune sauvage, la vaccination des blaireaux est apparue dans certains pays comme une mesure de gestion envisageable. Les travaux sur le développement d'une stratégie vaccinale ont débuté en République d'Irlande au début des années 2000, puis se sont poursuivis en Angleterre, en France et en Espagne. Les vaccins par voie injectable ont d'abord été développés en vue d'une administration avec ou sans test de dépistage préalable, les vaccins à administration orale sont en cours de développement.

La détermination de l'efficacité du vaccin antituberculeux est particulièrement complexe compte tenu de plusieurs limites :

- les tests diagnostiques ne détectent pas tous les animaux infectés ;
- la tuberculose étant une maladie chronique, les études sont dans l'obligation de raccourcir la durée des études à environ six mois. Pour ce faire, les épreuves virulentes sur les

blaireaux vaccinés sont réalisées avec des doses infectantes élevées qui induisent une infection systématique des animaux. Ces doses infectantes ne correspondent pas aux modalités d'infection dans les conditions naturelles, plus faibles mais probablement répétées. Les mesures d'efficacité et d'innocuité au laboratoire doivent donc être complétées par des mesures réalisées sur le terrain ;

- enfin, de nombreuses contraintes pratiques et techniques doivent être prises en compte, comme la propriété des souches bactériennes et la possibilité technique de produire un vaccin en grande quantité et à une dose suffisante.

La vaccination par voie orale est elle aussi complexe : elle nécessite le développement de souches vaccinales efficaces par cette voie, un conditionnement adapté, une stabilité dans l'environnement jusqu'à la consommation de l'appât, et un passage efficace à travers la muqueuse lors de sa consommation. La formulation des appâts est également importante : ils doivent être résistants dans le milieu extérieur, ou protégés attractifs et appétents pour l'espèce cible et spécifiques, de manière à limiter leur consommation par des espèces non cibles. Enfin, les modalités précises de déploiement d'un vaccin orale sur le terrain sont importantes.

3.4.2. Effets de la vaccination dans les populations de blaireaux

3.4.2.1. Effet prédit par simulation de stratégies de vaccination

Plusieurs travaux de modélisation ont été réalisés pour estimer l'effet de stratégies vaccinales des blaireaux. Même s'il est difficile de les comparer entre elles du fait de la variété des modèles utilisés et des situations représentées, ces études aboutissent à des résultats convergents sur :

- l'efficacité limitée des stratégies vaccinales, si elles sont utilisées seules dans un contexte d'enzootie de la TB chez le Blaireau, pour le contrôle de la tuberculose dans cette espèce et chez les bovins ;
- la nécessité de mettre en œuvre les stratégies vaccinales sur des temps longs (dizaines d'années) si l'objectif est d'obtenir l'éradication de la maladie chez les blaireaux ;
- le dispositif optimal : il consiste à combiner (dans le temps ou l'espace) des stratégies basées sur l'abattage avec des stratégies vaccinales, qui permettent de réduire la densité de population de blaireaux et le niveau de transmission de *M. bovis*, puis de laisser la taille de population augmenter (en arrêtant les abattages) tout en maintenant, grâce à la vaccination, un niveau de couverture immunitaire élevé.

Il faut souligner que l'ensemble de ces résultats est lié au contexte épidémiologique, et notamment à la densité spatiale de blaireaux, la continuité de l'occupation de l'espace par les groupes sociaux et la taille des groupes sociaux.

Concernant l'application de ces résultats à la France, les densités et les tailles moyennes de groupes sociaux de blaireaux observées en France sont plus faibles que celles qui prévalent dans les îles britanniques, et il est donc difficile de transposer les travaux de modélisation ci-dessus au contexte français. Cependant certains résultats suggèrent une meilleure efficacité de la vaccination lorsque la taille de groupe est faible (4 - 6 animaux), et une capacité à obtenir l'éradication de la maladie grâce à des campagnes de vaccination d'une dizaine d'années à la condition que les conditions de biosécurité en élevage bovin s'améliorent pour réduire sensiblement le niveau de contacts entre bovins et blaireaux.

3.4.2.2. Effet mesuré sur le terrain de la vaccination injectable

- En Angleterre, une étude dans la zone de Woodchester Park (55 km², Gloucestershire), a fourni des données d'efficacité du vaccin. Au cours des trois années de l'étude, la vaccination a réduit l'incidence chez des blaireaux vaccinés. De plus, dans les groupes de blaireaux dont au moins

un tiers des animaux étaient vaccinés les jeunes non vaccinés ont vu leur risque d'être infecté diminuer par rapport aux jeunes dans des groupes de blaireaux non vaccinés.

- Au Pays de Galles, un essai de vaccination est réalisé depuis 2012 dans une zone de 288 km² qui fait l'objet de mesures intensives de gestion, y compris chez les bovins. Seuls des résultats préliminaires sont disponibles. Dans cette zone, la prévalence de la TB (par culture) chez les blaireaux trouvés morts en bord de route est passée de 19 % (7/37) à 4 % (1/25) après quatre ans de vaccination, ce chiffre étant à prendre avec prudence compte-tenu de la faible taille des échantillons.
- En République d'Irlande, les résultats d'une étude seront connus prochainement.

La vaccination par voie injectable est contraignante car elle nécessite de capturer les animaux. Cependant, plusieurs essais de terrain convergent pour montrer une efficacité incomplète mais significative, à la fois à l'échelle individuelle et populationnelle.

3.4.2.3. Effet mesuré sur le terrain de la vaccination par voie orale

Sur le principe, la vaccination par voie orale a pour objectif d'obtenir une couverture vaccinale efficace sans avoir à capturer les blaireaux, donc avec un coût possiblement moindre. Cependant, les blaireaux ne sont pas identifiés, ce qui ne permet pas de suivre les animaux vaccinés. La consommation des appâts est hétérogène, certains blaireaux ne consommant aucun appât tandis que d'autres en ingèrent plusieurs. Les appâts peuvent être préférentiellement consommés par certaines catégories d'individus.

Pour la vaccination par voie orale, le seul essai de terrain à ce jour a été réalisé avec le Liporale® dans des conditions expérimentales (les blaireaux étant anesthésiés et le vaccin administré directement dans la bouche), encore bien éloignées de celles d'un déploiement de la vaccination avec des appâts.

3.4.3. Conclusions et perspectives

3.4.3.1. Hors de France

- En Angleterre, où la mesure de gestion principale est actuellement l'abattage des blaireaux, la vaccination injectable n'est pratiquée à petite échelle que dans la zone de prévalence intermédiaire chez les bovins et les blaireaux. L'obtention d'une autorisation de mise sur le marché (AMM) pour un vaccin oral (BCG dans appât) est espérée vers 2028 si le programme de financement se poursuit.
- Le Pays de Galles a mené un projet pilote de vaccination à grande échelle (vaccin injectable) dans la seule Intensive Action Area (une zone de 288 km² d'action intensive, y compris pour la lutte contre la TB chez les bovins). L'action de vaccination a représenté un coût de 922.000 à 945 000 livres par an sur 2012-2015. La gestion au Pays de Galles ne comporte pas d'abattage des blaireaux et un nouveau projet de « test-vaccination-remove » (TVR) a débuté en 2017. La première année du projet n'a permis que la capture de 37 blaireaux dont cinq positifs.
- En Irlande du Nord, un projet TVR est actuellement en cours (2014-2018, 300 animaux par an). Les résultats ne sont pas encore disponibles. En fonction de ces résultats, le protocole TVR pourrait être appliqué en zone périphérique en Irlande du Nord.
- En République d'Irlande, après plusieurs années d'abattage, environ 1 000 blaireaux sont vaccinés chaque année. Bien que le vaccin injectable soit seul disponible et utilisé actuellement, certains scientifiques considèrent que son usage ne représente probablement pas une stratégie intéressante sur le long terme et à large échelle. Dans ce cadre, une vaccination orale aurait un meilleur rapport coût-efficacité, en particulier dans les zones où la

prévalence chez les blaireaux est relativement faible et où une couverture vaccinale relativement faible suffirait pour maintenir une immunité de groupe.

- En Espagne, les essais sont réalisés au laboratoire mais pas sur le terrain et l'utilisation du vaccin n'est pas programmée chez le blaireau à court terme.

3.4.3.2. En France

Pour participer aux efforts expérimentaux afin de définir un vaccin oral optimal pour les blaireaux, des projets de recherche pilotés par l'Anses et conduits en lien, selon les projets, avec des partenaires anglais, irlandais, français et espagnols ont été conduits en France depuis 2011. Ces projets ont concerné tout d'abord la biodiffusion et l'immunogénicité induite par le BCG après usage de vaccins oraux sous différentes formes galéniques. Ensuite, une étude a concerné l'efficacité chez les blaireaux d'un vaccin utilisant une souche de *M. bovis* inactivée par la chaleur. Cette étude, non-concluante, possiblement pour des raisons méthodologiques, a été reconduite en Espagne. Enfin un projet franco-anglais est en cours pour établir un modèle d'infection chez le furet, une sous-espèce domestique du putois *Mustela putorius* qui développe une infection similaire à celle des blaireaux. Par ailleurs, des travaux de modélisation développés à l'Anses récemment ont pour objectif de permettre de prédire l'efficacité de mesures de gestion dans le contexte français. Enfin des travaux sont en cours en France sur l'estimation de la prise d'appât avec biomarqueurs (sans BCG) par des blaireaux.

La possibilité d'une vaccination des blaireaux en France pose la question de définir les objectifs d'une telle action. Une première possibilité serait d'appliquer la vaccination dans les zones où des cas de TB sont toujours diagnostiqués chez les bovins et/ou les blaireaux malgré le déploiement sur plusieurs années des autres mesures possibles. La vaccination aurait alors pour objectif de contribuer à améliorer la situation dans ces « points noirs ». Ces situations sont toutefois relativement ponctuelles et les résultats pourraient ne pas être généralisables. Une autre possibilité pourrait être de pratiquer la vaccination dans les zones infectées en complément ou à la suite de l'abattage. Elle aurait alors pour objectif de contribuer à diminuer la prévalence de l'infection dans la faune sauvage et d'éviter la recontamination des troupeaux bovins.

L'utilisation d'un vaccin injectable est une perspective plus rapide que celle de l'utilisation d'un vaccin oral du fait de l'existence du vaccin, mais elle nécessite des moyens logistiques, humains et financiers *a priori* importants, qu'il serait nécessaire d'estimer précisément avant toute décision. De plus, elle est très dépendante du succès de capture des blaireaux. Le vaccin oral (*i.e.* à la fois le vaccin et l'appât vaccinal) quant à lui ne pourra être envisagé qu'à moyen terme, car toujours en cours de développement. Dans les deux cas (vaccin injectable ou oral), il faudrait remplir les conditions réglementaires d'utilisation (cascade, obtention d'autorisation temporaire d'utilisation ou d'AMM par les autorités compétentes).

3.5. Evaluation du risque de transmission de *M. bovis* des blaireaux aux bovins et à l'Homme

Cette évaluation du risque a été réalisée pour la France dans le cadre de la situation épidémiologique actuelle de la TB. Elle prend donc en compte les mesures de surveillance et de lutte en vigueur chez les bovins et les blaireaux.

Dans le cas présent, cette analyse de risque a consisté à évaluer la probabilité de survenue de l'infection d'un élevage et de l'infection d'une personne par *M. bovis* à partir du blaireau. Elle résulte du croisement de (1) la probabilité d'émission de *M. bovis* par les blaireaux et (2) la probabilité d'exposition des bovins ou de l'Homme, liée au taux de contact, direct ou indirect, avec les blaireaux.

Selon la méthode d'estimation du risque en santé animale (Afssa 2008), cette estimation du risque s'obtient en combinant la probabilité de survenue de l'infection avec l'appréciation des conséquences de cette infection (en termes de gravité). Cependant, en ce qui concerne la TB, la méthode Afssa (2008) d'appréciation des conséquences (pour un élevage et pour le statut sanitaire de la région) n'est pas applicable. En effet, elle a été historiquement créée pour évaluer les conséquences de l'introduction d'une maladie émergente, essentiellement épizootique, qui ne s'inscrit pas dans la durée (passé et/ou avenir). Elle ne permet donc pas de prendre en compte le poids de l'historique de la lutte contre la TB, qui remonte à plus de 50 ans et a permis sa maîtrise et, en conséquence, la disparition en France des cas humains liés à la consommation de produits bovins (essentiellement lait cru). Elle ne permet pas non plus de considérer les conséquences à moyen terme de l'arrêt des mesures de lutte actuelles, arrêt qui conduirait à la réapparition du problème de santé publique.

Par conséquent, le GT a circonscrit son analyse à l'évaluation de la probabilité de survenue de l'infection à *M. bovis* chez les bovins et l'Homme, ce qui est essentiel pour le choix des mesures de lutte.

L'estimation de ces probabilités a été réalisée de façon qualitative, les niveaux de probabilité étant qualifiés de 0 à 9 sur une échelle ordinale.

3.5.1. Probabilité d'émission de *M. bovis* par les blaireaux

La probabilité d'émission de *M. bovis* par les blaireaux résulte principalement de la capacité d'excrétion, de la prévalence de l'infection et de la densité de population des blaireaux. Il apparaît ainsi que cette probabilité n'est pas une donnée homogène à l'échelle de la France, d'une région ou d'un département. Elle ne peut être estimée précisément qu'au cas par cas, en tenant compte de la situation épidémiologique des différents foyers identifiés dans une zone.

Des fourchettes de probabilités peuvent néanmoins être proposées dans les zones infectées et dans les zones présumées indemnes. Ainsi, le GT a estimé cette probabilité d'émission de *M. bovis* par les blaireaux, de 0 à 1 dans les zones où l'infection n'a pas jamais été mise en évidence chez les blaireaux (1 correspondant à l'hypothèse où un foyer d'infection n'aurait pas été détecté), et de 4 à 6 en zone d'infection des blaireaux, sur l'échelle ordinale de 0 à 9.

3.5.2. Probabilité d'exposition

Pour les bovins, compte tenu de la variabilité des situations, la probabilité d'exposition, comme la probabilité d'émission de *M. bovis* par les blaireaux, ne peut être estimée précisément qu'au cas par cas, en tenant compte de la situation épidémiologique des différents foyers identifiés, des éléments du paysage et des pratiques d'élevage.

Le GT a toutefois proposé des fourchettes de probabilité d'exposition, de 1 à 4 pour les élevages laitiers, et de 3 à 6 pour les élevages allaitants (sur l'échelle ordinale de 0 à 9). Pour les élevages laitiers, cette probabilité est qualifiée de 1 dans le cas des élevages hors-sol, et de 4 dans le cas des élevages en pâture.

L'exposition de l'Homme à des blaireaux infectés est liée à des activités particulières : vènerie sous terre, déterrage, autopsie des blaireaux, ramassage de blaireaux morts au bord des routes, piégeage des blaireaux. Selon les mesures de prévention adoptées, la probabilité d'exposition est plus ou moins réduite : la vènerie sous terre et le déterrage sont interdits en zone infectée, l'autopsie des blaireaux est pratiquée en laboratoire par des professionnels soumis à des mesures de protection, des mesures de prévention sont appliquées pour le ramassage des blaireaux morts, le piégeage étant pratiqué par des particuliers, une sensibilisation est faite dans les zones infectées afin de les informer de la nécessité de se protéger.

L'existence de ces mesures de protection conduit les experts à estimer la probabilité d'exposition de 0, si les mesures de protection individuelle sont respectées, à 1 dans les autres cas (sur une échelle de 0 à 9).

On peut noter qu'il n'existe pas de cas avéré de transmission entre le Blaireau et l'Homme, ni en France, ni au Royaume-Uni.

3.5.3. Probabilité de survenue de l'infection à *M. bovis*

Chez les bovins, la probabilité de survenue de l'infection à *M. bovis* à partir des blaireaux ne peut pas être définie de façon générale en France. Elle peut être estimée à 0-1 (sur une échelle de 0 à 9) dans des zones où la surveillance n'a pas mis en évidence de blaireau infecté ou en l'absence de voisinage bovin/blaireau, avec une incertitude plus ou moins importante en fonction de la qualité de la surveillance. Cette probabilité est en revanche plus élevée lorsque des blaireaux infectés ont été découverts par la surveillance dans l'environnement d'élevages. Dans ce cas, elle est estimée entre 1 et 3 pour les élevages laitiers et entre 2 et 5 (sur une échelle ordinaire de 0 à 9) pour les élevages allaitants. Compte tenu des facteurs de variation évoqués ci-dessus, une estimation précise de cette probabilité ne peut être établie qu'au cas par cas. Ces résultats justifient alors que des mesures de gestion soient mises en œuvre pour diminuer à la fois la probabilité d'émission (mesures de gestion du blaireau) et la probabilité d'exposition (mesures de biosécurité).

Chez l'Homme, la probabilité de survenue de l'infection à *M. bovis* à partir du blaireau peut être estimée à 0, si les mesures de protection individuelle des personnes sont appliquées, à 1 (sur une échelle ordinaire de 0 à 9) dans le cas contraire.

3.6. Incertitudes

Les incertitudes liées aux réponses aux questions de la saisine sont principalement associées aux limites des connaissances scientifiques sur le blaireau, sur son rôle épidémiologique dans la TB en France, sur les conditions de la diffusion de la TB entre blaireaux et bovins, ainsi qu'aux limites des outils de dépistage et de diagnostic de la TB, donc des données de prévalence de l'infection à *M. bovis*.

Le manque de connaissances est notamment lié aux difficultés à connaître et suivre les populations sauvages de manière générale, et le blaireau en particulier, du fait de sa biologie : comportement nocturne, occupation de plusieurs terriers, plasticité comportementale, etc.

La mise en place de mesures de lutte chez les blaireaux et leur suivi sont également complexes, du fait de plusieurs facteurs : à la différence des cheptels domestiques, il n'est pas possible de recenser de manière exhaustive les blaireaux présents autour d'un foyer (de même que les autres espèces sauvages présentes), donc de déterminer la densité de blaireaux et la prévalence réelle de l'infection (seule une prévalence apparente, probablement inférieure à la prévalence réelle, peut être obtenue). Le suivi est également difficile et lourd, compte tenu des difficultés pour effectuer des captures-recaptures d'une campagne à l'autre, suivre les mouvements, identifier les terriers d'origine des blaireaux...

Des incertitudes résultent en outre de la variabilité de plusieurs facteurs, tels que les situations épidémiologiques de TB observées. Cette variabilité porte notamment sur :

- la densité et la taille de groupes de blaireaux, en lien avec la plasticité comportementale de cette espèce ;
- les contacts entre blaireaux et bovins et, plus largement, entre les différentes espèces du système multihôtes, en lien avec la densité des populations, les structures infrapaysagères.

De cette variabilité découle une impossibilité à extrapoler une situation bien connue et étudiée à d'autres situations moins documentées, ou à comparer des situations entre elles, engendrant ainsi de l'incertitude dans les réponses aux questions.

3.7. Conclusions et recommandations du groupe de travail

3.7.1. Concernant le système tuberculose – bovins – faune sauvage

La transmission et le maintien de l'infection à *M. bovis* s'inscrivent dans un système multihôtes complexe incluant à la fois plusieurs populations d'espèces hôtes et l'environnement. Dans ce système, la circulation de *M. bovis* dépend des espèces présentes, de leur capacité à excréter la bactérie, des densités de population, et des contacts directs ou indirects intra- et interspécifiques. Il est nécessaire de considérer ce système multihôtes dans son ensemble, et non une population en particulier, pour évaluer et pour gérer la situation épidémiologique. En conséquence :

- il n'est pas possible en pratique de mesurer l'efficacité des seules mesures de gestion concernant les blaireaux, qui sont toujours appliquées en parallèle de celles sur les bovins ;
- compte tenu des voies multiples de transmission, la gestion de la TB doit combiner des actions sur les bovins, sur les différentes espèces sauvages, sur l'environnement et à l'interface via la biosécurité. Des mesures axées seulement sur une partie du système seraient moins efficaces. De par le contenu de la saisine reçue, le présent rapport concerne le blaireau, mais les experts soulignent que la gestion de la TB en milieu sauvage doit concerner également le sanglier, les cervidés et toute espèce qui pourrait être impliquée.

De plus, le fonctionnement du système TB-hôte varie localement selon les caractéristiques environnementales, et le rôle épidémiologique de chaque espèce peut être différent selon les régions. En conséquence, il est nécessaire d'adapter les mesures de gestion à chaque situation locale, et pour cela de mieux caractériser et de comprendre les déterminants de ces situations.

3.7.2. Concernant la surveillance de la tuberculose chez les blaireaux

En France, pays indemne de TB, l'objectif de la lutte contre la TB est l'éradication chez les bovins notamment *via* sa maîtrise dans la faune sauvage.

Depuis 2011, le réseau Sylvatub a permis une amélioration notable des connaissances sur la situation épidémiologique de la faune sauvage en France, en particulier dans les départements classés aux niveaux 2 et 3. Malgré les limites de l'échantillonnage et des méthodes de dépistage et de diagnostic, l'application d'un protocole commun aux différentes zones permet des comparaisons pertinentes. Le réseau contribue ainsi à affiner la connaissance du rôle des différentes espèces sauvages.

La surveillance exercée par Sylvatub fournit également une connaissance de la situation locale comme base de gestion. La connaissance locale fournie par Sylvatub peut néanmoins rester incomplète, en particulier dans les départements de niveau 1, dans lesquels le réseau Sylvatub n'a pas vocation à estimer la prévalence chez les blaireaux mais à détecter l'infection de manière événementielle.

Le groupe de travail recommande fortement de poursuivre la surveillance dans les départements dans lesquels il n'y a plus de foyers bovins. Aussi la durée actuellement prévue de cinq ans à compter de la campagne, au cours de laquelle aura été détecté le dernier cas confirmé de TB doit être respectée. La surveillance permet notamment de tester si l'infection disparaît spontanément des populations de blaireaux après la gestion d'un foyer bovin, ce qui est attendu sous l'hypothèse d'un hôte de liaison, ou si elle persiste (hypothèse d'hôte de maintien).

3.7.3. Concernant la gestion de la tuberculose à l'interface domestique-sauvage

La biosécurité est un volet essentiel du maintien du statut indemne de la France. La lutte contre la TB à l'interface animaux domestique-faune sauvage mobilise largement les éleveurs et de nombreux acteurs, avec une efficacité encore difficile à démontrer.

L'amélioration de l'efficacité de la biosécurité passe par la prise en compte de la faisabilité et de l'acceptabilité des mesures proposées. Les mesures proposées doivent être adaptées au contexte de chaque élevage : configuration des bâtiments et des pâtures, localisation des terriers et éléments de paysage... A ce titre, l'accès aux bâtiments et aux aliments pour bovins constitue un point clé à maîtriser. Pour une bonne observance et une bonne efficacité, un diagnostic devrait être réalisé à l'échelle des élevages infectés, avant de proposer des mesures adaptées et un accompagnement des éleveurs pour les réaliser. Dans un objectif de gestion adaptative, les mesures mises en place devraient également être suivies pour faire l'objet d'une évaluation de leur efficacité.

De nombreuses mesures ont été proposées pour éviter l'infection des bovins à partir des blaireaux. Les experts considèrent, dans les zones à risque (Sylvatub niveau 3), qu'interdire l'accès des bovins aux terriers de blaireaux dans les pâtures, en les clôturant, constitue une mesure essentielle et généralement faisable. Ces terriers doivent être piégés, ne plus abriter de blaireaux, et le piégeage doit être maintenu pour éviter sa recolonisation. Identifier et condamner l'accès des latrines pour les bovins, serait probablement efficace mais semble moins faisable.

3.7.4. Concernant l'abattage des blaireaux

L'abattage des blaireaux fait partie des mesures qui peuvent apporter des bénéfices en termes de gestion de la TB, au moins dans certaines situations comme cela a été montré en Angleterre et en République d'Irlande. En France, l'expérience de la Côte-d'Or, dont la situation s'est nettement améliorée depuis deux ans, laisse penser qu'il faudra continuer de combiner un abattage des blaireaux en zone infectée, l'assainissement des cheptels bovins et la biosécurité.

Les règles éthiques recommandent de minimiser le nombre d'animaux abattus pour obtenir un résultat donné. Actuellement (2015-2016), le nombre de blaireaux abattus au motif TB est inférieur au nombre d'animaux abattus pour motif de nuisance, et bien inférieur à l'estimation du nombre de blaireaux chassés. De plus, le passage d'un dépistage par capture à un dépistage sur les animaux trouvés morts en bord de route dans les zones tampon fin 2018 permettra de réduire le nombre d'animaux abattus pour le motif TB. Cette diminution va dans le sens des règles d'éthique sans perte d'efficacité de la lutte contre la TB.

3.7.4.1. Type d'abattage et objectifs

Actuellement en France, les mesures prévues dans le cadre de la surveillance et de la lutte s'apparentent à un abattage dit « réactif », puisqu'elles concernent seulement des zones où des bovins ou des blaireaux ont été trouvés infectés, et les élevages concernés. L'objectif des abattages est soit de dépister l'infection (zones de prospection et, avant 2018, zones tampon) soit de dépeupler les terriers infectés localement (zones infectées). Cependant, lorsque les foyers sont denses, de par la coalescence des zones infectées, ces mesures peuvent conduire à une diminution de densité des populations de blaireaux dans ces zones.

3.7.4.2. Zones d'abattage

Les mesures d'abattage concernent désormais seulement les zones infectées (elles concernaient les zones tampon jusqu'à 2018). Il s'agit de cibler les abords immédiats des bâtiments et des pâtures des élevages infectés, et de progresser de façon centrifuge en fonction des résultats obtenus.

Les experts rappellent par ailleurs l'inutilité de l'abattage de blaireaux dans les zones indemnes pour un motif de « prévention ».

3.7.4.3. Durée de l'abattage

Pour un abattage « proactif » visant à faire baisser les densités de blaireaux, l'expérience anglaise suggère que des efforts continus doivent être entrepris pour maintenir une densité faible, ce qui pose le problème de la durée des mesures de lutte.

En France où est réalisé un abattage 'réactif', la durée prévue de cinq ans à compter de la campagne au cours de laquelle aura été détecté le dernier cas confirmé de TB, conduit *in fine* à fixer un terme aux mesures de régulation et de surveillance programmée associée. Cette durée doit en tout état de cause être respectée pour vérifier la disparition de l'infection autour des foyers bovins. En l'absence de détection de *M. bovis* à l'issue de cette période, la régulation cessera. La surveillance, quant à elle, évoluera vers un mode évènementiel (s'appuyant alors sur l'analyse des blaireaux trouvés morts au bord des routes).

3.7.4.4. Organisation pratique

L'efficacité des mesures chez les blaireaux dépend de l'identification des terriers infectés, de l'effort et de la pertinence du piégeage et du suivi de terrain effectué a posteriori, par exemple pour contrôler la recolonisation des terriers vides.

Localement, il est nécessaire de cibler l'effort de piégeage sur les terriers effectivement infectés, et le piégeage en coulée doit se faire en identifiant le terrier auquel sont rattachés les animaux piégés. Pour cela, l'appréciation locale de la situation épidémiologique et une bonne connaissance de terrain, permettant l'identification de tous les terriers concernés, sont déterminantes.

L'efficacité de capture des blaireaux est donc très dépendante des moyens humains et peut varier d'un site à l'autre et d'une année à l'autre. En France, elle est conditionnée par la disponibilité de piégeurs non professionnels, qui est limitante dans certaines zones, notamment en Nouvelle Aquitaine comme l'ont rapporté les personnes auditionnées.

Les experts recommandent de renforcer la coordination et l'animation locale des acteurs de terrain impliqués dans les mesures de lutte pour rationaliser les efforts. Les blaireaux semblent s'adapter également au piégeage, celui-ci devient donc moins efficace avec le temps, ce qui demande des efforts renouvelés. Professionnaliser partiellement l'activité de piégeage permettrait de pallier le manque de moyens locaux dans certaines zones et pour certaines années.

Pour mettre en œuvre ces recommandations, il sera toutefois nécessaire de disposer de moyens humains et organisationnels supérieurs à ceux disponibles aujourd'hui.

3.7.5. Concernant la vaccination des blaireaux

3.7.5.1. Objectifs

L'hypothèse d'une vaccination des blaireaux en France pose la question de définir les objectifs d'une telle action.

L'efficacité d'une vaccination dépend du vaccin lui-même et de la situation épidémiologique de la zone. De façon générale, elle serait maximale dans un contexte de prévalence élevée ou de progression non maîtrisable, ce qui n'est pas le cas de façon générale en France actuellement. La situation en France ne nécessite donc pas d'utiliser une vaccination généralisée des populations de blaireaux.

Une première possibilité serait d'appliquer la vaccination uniquement dans les zones où des cas de tuberculose sont toujours diagnostiqués chez les bovins et/ou les blaireaux malgré le déploiement sur plusieurs années des autres mesures possibles. La vaccination aurait alors pour objectif de contribuer à améliorer la situation dans ces « points noirs ». Ces situations sont toutefois relativement ponctuelles.

Une deuxième possibilité serait d'appliquer la vaccination à plus large échelle dans les zones infectées peu denses ou en complément ou à la suite de l'abattage. En Irlande, la vaccination est ainsi appliquée dans l'objectif de reconstituer des populations saines après un abattage. Cependant en France cette reconstitution de population ne s'applique pas, les densités n'étant probablement pas amenées à évoluer fortement. D'autre part, une vaccination ne serait probablement pas efficace si les animaux restent dans un milieu infecté, sauf à vacciner très largement et très régulièrement, ce qui implique de poursuivre les mesures sur toutes les sources d'infection y compris les bovins.

Enfin dans les zones sans infection confirmée des animaux sauvages, les experts considèrent que la vaccination n'aurait pas d'intérêt « préventif ».

3.7.5.2. Contraintes

La TB ne causant pas de mortalité importante, les blaireaux infectés restent atteints et contagieux pendant plusieurs années, tout en participant au renouvellement de la population. Les populations locales de blaireaux ont une densité variable, or l'efficacité d'un vaccin en faune sauvage est prédite pour être meilleure dans des populations à faible densité. Pour ces raisons, la vaccination devrait être appliquée dans des populations à faible densité, que cette faible densité soit spontanée ou due à des abattages.

A ce jour, on peut considérer que la vaccination n'est qu'à un stade expérimental, avec des limites importantes. Pour le vaccin oral, ces limites concernent l'obtention d'un vaccin inactivé efficace par cette voie, la mise au point d'un appât adapté aux blaireaux et la stratégie de déploiement. Le vaccin injectable a lui été testé sur le terrain dans d'autres pays et est donc envisageable à relativement court terme, contrairement au vaccin par voie orale. Il est cependant tributaire de la capture des animaux et ne pourrait être envisagé qu'à une échelle locale. Dans une hypothèse de déploiement à plus large échelle, seule la vaccination par voie orale serait envisageable, uniquement à moyen ou à long terme.

3.7.5.3. Conditions de mise en œuvre

Si les étapes techniques limitantes sont franchies, la vaccination pourrait être mise en œuvre sous certaines conditions :

- la vaccination devrait être appliquée en complément d'autres mesures, en particulier des mesures concernant les bovins, les autres espèces sauvages et l'interface, et devrait être accompagnée de surveillance épidémiologique. Les efforts portant sur la vaccination ne doivent en aucun cas contribuer à diminuer ceux portant sur d'autres secteurs de la lutte contre la TB bovine ;
- compte-tenu du caractère chronique de l'infection, une campagne de vaccination ne peut pas être ponctuelle mais devrait durer plusieurs années ;
- la densité de blaireaux est également un facteur important, la vaccination ne pourrait être envisagée qu'à des densités de population faibles, que cette situation soit spontanée ou à la suite d'abattage ;
- la vaccination devrait être accompagnée d'un suivi populationnel et épidémiologique, en particulier par le marquage et la recapture des animaux vaccinés. Le suivi permettrait d'évaluer l'efficacité, mais il devrait aussi permettre d'estimer le rapport coût-bénéfice de la vaccination.

La vaccination pourrait être d'abord envisagée, en association avec les mesures mentionnées ci-dessus, dans des cas ponctuels où l'infection persiste encore malgré l'élimination des blaireaux localement et les mesures de lutte mises en place chez les bovins (notion de « points noirs. »).

Seule la vaccination par voie injectable serait envisageable dans un délai court et pourrait être testée à titre expérimental dans une ou deux de ces zones restreintes (points noirs), en éliminant

les blaireaux au plus près du foyer et en les vaccinant en anneau autour du foyer. Un tel test devrait être conçu en prévoyant des moyens financiers mais aussi humains importants et exigerait notamment un piégeage professionnel.

Concernant la vaccination par voie orale, lorsqu'un vaccin sera disponible, sa stratégie d'utilisation devra faire l'objet d'une réflexion collective adaptée à la situation épidémiologique du moment.

3.7.6. Recommandations concernant les connaissances à améliorer

Plusieurs aspects de l'épidémiologie de la TB bovine restent imparfaitement connus, ce qui peut constituer des freins à la gestion sanitaire. Les connaissances pourraient être améliorées par plusieurs voies :

- Une caractérisation complète et systématique des souches de *M. bovis* isolées. Le LNR Tuberculose met actuellement en place le séquençage complet de toutes les souches isolées, à partir des animaux domestiques et sauvages. Associé à des informations sur les dates et lieux d'infection, ce typage permettra d'identifier les chaînes de transmission ou au moins de les approcher. Cette connaissance sera déterminante pour comprendre l'origine de chaque foyer. Le rôle épidémiologique de chaque population sauvage pourrait aussi être précisé. L'identification des chaînes de transmission est cependant dépendante de l'identification exhaustive de tous les cas, et donc de la qualité de la surveillance.
- Concernant le dépistage et le diagnostic de la TB chez les blaireaux, le GT souligne l'intérêt de conduire des recherches pour mieux estimer les caractéristiques des tests. En outre, les tests sérologiques actuellement disponibles sur le terrain ont une sensibilité limitée, dont il convient de tenir compte pour envisager leur utilisation, en fonction du type de programme considéré.
- Le rôle exact du blaireau dans l'épidémiologie de la TB en France reste incomplètement caractérisé, notamment la dynamique des populations de blaireaux, et la dynamique de transmission de l'infection intra- et intergroupes, qui sont mal connues et probablement variables d'une zone à l'autre.
- En France actuellement, toutes les populations sauvages semblent jouer le rôle d'hôte de liaison, cependant dans certaines circonstances les mêmes espèces ont pu devenir des hôtes de maintien (le blaireau en Angleterre, le sanglier en Espagne, le cerf en forêt de Brotonne-Mauny en France). Le blaireau, le sanglier, le cerf et le chevreuil font déjà l'objet d'une surveillance, et des travaux sont en cours sur le renard. La surveillance est indispensable et doit être poursuivie pour éventuellement détecter le passage d'une population du statut d'hôte de liaison à celui d'hôte de maintien et d'adapter les mesures de gestion le cas échéant.
- La vaccination est en cours de développement et demande des recherches complémentaires sur la production en grande quantité d'un vaccin oral stable dans l'environnement, sur la poursuite du développement de l'appât et la stratégie d'appâtage pour le vaccin oral, et sur l'efficacité du déploiement vaccinal dans le contexte populationnel et épidémiologique français. Des premiers tests de déploiement d'appâts en Côte-d'Or vont fournir des résultats sur la prise des appâts par les blaireaux et l'impact des espèces non cibles présentes dans cette zone. Dans un premier temps, cet aspect pourrait être abordé par la modélisation épidémiologique.
- L'effet précis des mesures de surveillance et de lutte appliquées sur le fonctionnement des populations et sur le risque de TB n'a pas été mesuré dans le contexte français de densité intermédiaire et de prévalence faible de la TB. En particulier, pour comprendre les effets des abattages sur le fonctionnement des populations et sur le risque de TB, il serait pertinent de suivre, à une échelle locale et sur des pas de temps de plusieurs années, la composition des groupes et le statut infectieux de chacun des membres.

- Au plan de l'application pratique des mesures, une meilleure connaissance des populations de blaireaux permettrait d'améliorer la faisabilité de plusieurs mesures et en particulier, de mettre au point des méthodes standardisées simples d'estimation des densités, de trouver des pistes pour éviter que les terriers vides soient recolonisés, de mieux comprendre la réaction des blaireaux au piégeage.

4. CONCLUSIONS ET RECOMMANDATIONS DE L'AGENCE

L'Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail endosse les conclusions et recommandations du GT « gestion de la tuberculose bovine et des blaireaux ».

La tuberculose bovine (TB) est une infection à caractère zoonotique, due à *Mycobacterium bovis*, bactérie ubiquitaire susceptible d'infecter de nombreuses espèces animales. Depuis plusieurs années, le risque d'infection zoonotique est extrêmement bas (moins de 1% des cas humains de tuberculose sont attribuables à *M. bovis*) et la France dispose – en matière d'élevage – du statut indemne de TB.

Depuis 2011, un dispositif de surveillance méthodique de la TB dans la faune sauvage, Sylvatub mis en œuvre par la plateforme ESA, permet de suivre son évolution et de localiser avec précision les zones d'intérêts autour des foyers en élevage. La complexité du système multihôtes de la TB appelle la mise en œuvre de moyens de gestion coordonnés des différents compartiments (troupeaux, faune sauvage, environnement), incluant des actions de surveillance et d'élimination. De telles actions sont mises en œuvre depuis plusieurs années dans différents départements plus particulièrement concernés.

Depuis les premières découvertes de cas de tuberculose dans la faune sauvage, la réglementation a régulièrement évolué et l'arrêté le plus récent (7 décembre 2016 et instruction technique associée), encadre précisément (motivation, zonage différencié, limitation des types de mesures selon les niveaux d'infection et les zones) les mesures de surveillance et de lutte conduisant à l'élimination d'animaux sauvages à des fins de maîtrise de la TB.

L'Anses considère que la prise de recul sur les résultats conforte l'importance des mesures de gestion coordonnées pour l'efficacité de la lutte contre les foyers de TB. Cette analyse fait ressortir que l'encadrement réglementaire le plus récent des dispositions d'élimination (post décembre 2016) apparaît comme positionné au juste nécessaire, en fonction des connaissances actuelles et des incertitudes associées, du rôle épidémiologique actuel du Blaireau dans la TB en France (plus probablement hôte de liaison), et de l'inscription de ces mesures dans une logique de gestion adaptative, permettant d'ajuster notamment les périmètres d'action. Ainsi, l'intensité de l'élimination des blaireaux est différenciée en fonction des zones et de leur éloignement aux foyers bovins (zones à risque). Ces mesures de lutte ne concernent que 15 départements en France et les zones à risque (infectées et tampons) atteignent, en 2018, moins de 4 % du territoire métropolitain. Les comparaisons menées avec les pratiques dans d'autres pays d'Europe renforcent ce positionnement, différant notamment par l'absence totale d'élimination préventive, qui peut parfois y être pratiquée, en regard de situations épidémiologiques distinctes. Au-delà de l'encadrement réglementaire, l'agence souligne l'importance des modalités de mise en œuvre des différents volets (actions de surveillance, d'élimination, biosécurité des élevages, ...) afin de traduire sur le terrain ce positionnement au juste nécessaire et renvoie aux recommandations formulées sur ces modalités. En particulier, les experts ont rappelé les recommandations déjà émises dans le précédent rapport de 2011, selon lesquelles dans les zones indemnes, l'élimination préventive des blaireaux (et autres espèces sauvages) ne peut en aucun cas être justifiée au motif de la lutte contre la tuberculose.

Par ailleurs, et s'agissant des évolutions pour l'avenir dans ce domaine, l'agence soutient les recommandations formulées par les experts du GT et du CES SABA relatives à la stratégie de vaccination et aux besoins d'évolutions des connaissances.

Enfin, l'Anses souligne que cette saisine formulée par des associations de protection de la nature et de l'environnement a été l'occasion de mener un travail dans une approche globale « One Health/Une santé » très transversale et pluridisciplinaire, en matière de recherche, de surveillance et d'expertise à la croisée entre des problématiques d'agriculture, d'environnement et de santé humaine. Elle souligne la pertinence et l'importance de mesures de gestion coordonnées s'inscrivant dans la même approche « One Health ».

Dr Roger Genet

MOTS-CLÉS

Mycobacterium bovis, bovin, Blaireau, tuberculose bovine, gestion, vaccination

Mycobacterium bovis, cattle, badger, bovine tuberculosis, management, vaccination

Gestion de la tuberculose bovine et des blaireaux

Saisine 2016-SA-0200

RAPPORT d'expertise collective révisé*

CES SABA

GT « Tuberculose bovine et blaireaux »

Juillet 2019 révisé en octobre 2019

*Annule et remplace le rapport de juillet 2019, suivi des révisions en annexe 6

Mots clés

Mycobacterium bovis, bovin, Blaireau, tuberculose bovine, gestion, vaccination

Mycobacterium bovis, cattle, badger, bovine tuberculosis, management, vaccination



Présentation des intervenants

PRÉAMBULE : Les experts membres de comités d'experts spécialisés, de groupes de travail ou désignés rapporteurs sont tous nommés à titre personnel, *intuitu personae*, et ne représentent pas leur organisme d'appartenance.

GROUPE DE TRAVAIL

Président

Mme Emmanuelle GILOT-FROMONT – Professeur - VetAgro Sup + Faune sauvage, immunologie, infectiologie, épidémiologie, modélisation

Membres

Mme Maria-Laura BOSCHIROLI – Responsable LNR Tuberculose animale - Anses + Coordination du diagnostic et du dépistage de tuberculose animale, toutes espèces animales

Mme Barbara DUFOUR – Professeur - ENVA + Epidémiologie animale, zoonoses, notamment tuberculose bovine

M. Benoît DURAND – Epidémiologiste - Anses + Epidémiologie, modélisation, notamment de la TB (dont bovins et blaireaux)

M. Claude FISCHER – Professeur - HESGE + Suivi et gestion des Mammifères, notamment écologie des blaireaux

M. Jean HARS – Retraité ONCFS, ancien responsable de la surveillance de la faune sauvage + Suivi TB depuis 2001 dans la faune sauvage

Mme Sandrine LESELLIER – Chef d'équipe et de projet - APHA + TB chez les blaireaux, diagnostic, vaccination des blaireaux

Mme Ariane PAYNE – Chargée d'étude - ONCFS + TB dans la faune sauvage et chez les bovins

Mme Céline RICHOMME – Epidémiologiste - Anses + Ecoépidémiologie, en particulier de la TB dans la faune sauvage

Mme Sandrine RUETTE – Chef de projet – Unité prédateurs - ONCFS + écologie des blaireaux

RAPPORTEURS EXTERNES

Mme Ana BALSEIRO – Vétérinaire chercheuse - Université de León. Chef d'équipe et de projets pour le développement expérimental de tests diagnostiques et vaccins pour la tuberculose pour blaireaux et bovins en Espagne + tuberculose bovine chez les blaireaux en Espagne

M. Eamonn GORMLEY – Professeur - Université de Dublin. Chef d'équipe et de projets pour le développement expérimental de tests diagnostic et vaccins pour la tuberculose pour blaireaux et bovins en République d'Irlande + tuberculose bovine chez les blaireaux en République d'Irlande

COMITÉ D'EXPERTS SPÉCIALISÉ

Les travaux, objets du présent rapport ont été suivis et adoptés par le CES suivant :

- CES SABA – Date(s) : 13/11/2018, 16/04/2019, 11/06/2019, 2/07/2019

Président

M. Gilles MEYER – Professeur, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse - Virologie, immunologie, vaccinologie, maladies des ruminants

Membres

Mme Catherine BELLOC – Professeur, Oniris - Ecole Vétérinaire de Nantes - Infectiologie, approche intégrée de la santé animale, maladies des monogastriques.

M. Stéphane BERTAGNOLI – Professeur, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse - Virologie, immunologie, vaccination, maladies des lagomorphes.

M. Alain BOISSY – Directeur de Recherche INRA Clermont-Ferrand – Theix - Bien-être animal

M. Henri-Jean BOULOUIS – Professeur, Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort - Bactériologie, diagnostic de laboratoire, immunologie, vaccinologie

M. Eric COLLIN – Vétérinaire libéral - médecine vétérinaire, médicament vétérinaire, maladies vectorielles, maladies à prion, épidémiologie, maladies des ruminants.

M. Jean-Claude DESFONTIS – Professeur Oniris - Ecole Vétérinaire de Nantes – Physiologie animale, bien-être animal, médicament vétérinaire

Mme Maria-Eleni FILIPPITZI – Vétérinaire épidémiologiste, SCIENSANO (B) – épidémiologie quantitative, évaluation de risque.

M. David FRETIN – Chef du service zoonoses bactériennes des animaux de rente. SCIENSANO (B) - Bactériologie, zoonoses, diagnostic de laboratoire

Mme Emmanuelle GILOT-FROMONT – Professeur, VetAgro Sup – Campus vétérinaire de Lyon – Epidémiologie quantitative, évaluation de risque, interface faune sauvage-animaux domestiques, maladies réglementées.

M. Etienne GIRAUD – Chargé de recherche, INRA Toulouse – Bactériologie, antibiorésistance, maladies des poissons.

M. Lionel GRISOT – Vétérinaire libéral - Médecine vétérinaire, médicament vétérinaire, maladies des ruminants.

Mme Nadia HADDAD – Professeur, Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort - Infectiologie, maladies réglementées, zoonoses.

Mme Viviane HENAU – Chargée d'activités de recherche, Anses Lyon – Epidémiologie quantitative, évaluation de risque.

Mme Elsa JOURDAIN – Chargée de recherche, INRA Clermont-Ferrand - Theix - Zoonoses, épidémiologie, interface faune sauvage-animaux domestiques.

Mme Sophie LE BOUQUIN – LE NEVEU – Cheffe d'Unité Adjointe, Unité Epidémiologie, Santé et Bien-Etre, Anses Ploufragan-Plouzané-Niort - Epidémiologie, évaluation de risque, approche intégrée de la santé animale

Mme Sophie LE PODER – Maître de conférences, Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort - virologie, immunologie, vaccinologie

Mme Elodie MONCHATRE-LEROY – Directrice du Laboratoire de la rage et de la faune sauvage, Anses Nancy - Virologie, épidémiologie, évaluation de risques, faune sauvage

Mme Monique L'HOSTIS – Retraitée, Oniris - Ecole Vétérinaire de Nantes – Parasitologie, santé des abeilles.

M. François MEURENS – Professeur, Oniris - Ecole Vétérinaire de Nantes - Virologie, immunologie, vaccinologie, pathologie porcine.

Mme Virginie MICHEL – Coordinatrice Nationale Bien-être Animal - Anses - Bien-être animal approche intégrée de la santé animale, épidémiologie, évaluation de risque.

M. Pierre MORMEDE – Directeur de recherche émérite INRA - Bien-être animal, stress.

M. Hervé MORVAN – Chef de service du laboratoire de bactériologie vétérinaire, Labocéa 22 - Bactériologie, diagnostic de laboratoire.

Mme Carine PARAUD – Chargée de projet de recherche en parasitologie, Anses Ploufragan-Plouzané-Niort – Parasitologie, maladies des ruminants.

Mme Ariane PAYNE – Chargée d'étude, ONCFS - Epidémiologie, évaluation de risque, interface faune sauvage-animaux domestiques.

M. Michel PEPIN – Professeur, VetAgro Sup – Campus vétérinaire de Lyon – Infectiologie, immunologie, vaccinologie, maladies des ruminants.

Mme Carole PEROZ – Maître de conférences, Oniris Ecole Vétérinaire de Nantes - Infectiologie, maladies réglementées, approche intégrée de la santé animale.

Mme Claire PONSART – Chef de l'unité des zoonoses bactériennes, Laboratoire de Santé Animale, Anses Maisons-Alfort - Bactériologie, zoonoses, diagnostic de laboratoire.

M. Claude SAEGERMAN – Professeur, Faculté de Médecine vétérinaire de l'Université de Liège - Epidémiologie, évaluation de risque.

Mme Gaëlle SIMON – Cheffe d'Unité Adjointe, Unité Virologie Immunologie Porcines, Anses Ploufragan-Plouzané-Niort - Virologie, immunologie, maladies des monogastriques.

M. Jean-Pierre VAILLANCOURT – Professeur, Faculté de médecine vétérinaire, Université de Montréal - Epidémiologie, biosécurité, zoonose, évaluation de risque.

PARTICIPATION ANSES

Coordination scientifique

Mme Catherine COLLIGNON – Chef de projet scientifique – Anses Direction de l'évaluation des risques (DER), Unité d'évaluation des risques liés à la santé, à l'alimentation et au bien-être des animaux (UERSABA)

Mme Charlotte DUNOYER – chef d'unité – Anses DER, UERSABA

Secrétariat administratif

M. Régis MOLINET – Anses

AUDITION DE PERSONNALITÉS EXTÉRIEURES

Association pour la Protection des Animaux Sauvages - ASPAS

Mme Madline REYNAUD – Directrice

Department of Agriculture and Rural Development, Northern Ireland Government, Belfast

M. Fraser MENZIES – Vétérinaire épidémiologiste en charge du projet Test, Vaccine, Release

M. Shane COLLINS – Vétérinaire épidémiologiste en charge de la conduction sur le terrain projet Test, Vaccine, Release

Direction Générale de l'Alimentation – DGAL, Bureau de la Santé animale

M. Fabrice CHEVALIER – Référent national Tuberculose bovine

France Nature Environnement - FNE Biodiversité

Mme Stéphanie MORELLE – Chargée de mission

Groupement de Défense Sanitaire - GDS

Mme Stéphanie DEPRAZ – chargée de mission GDS24

M. Gilles RABU – Technicien GDS21

Mme Isabelle TOURETTE – Vétérinaire Conseil GDS France

Ligue de Protection des Oiseaux - LPO

M. Christian Braun – Directeur LPO Alsace

Service Régional de l'Alimentation - DRAAF Nouvelle-Aquitaine - Unité Actions sanitaires vétérinaires

M. Edouard REVEILLAUD – Épidémiologiste régional Santé animale

Servicio Regional de Investigación y Desarrollo Agroalimentario - SERIDA

Mme Ana BALSEIRO – Chercheur

University College Dublin

M. Eamonn GORMLEY – Professeur d'immunologie vétérinaire

SOMMAIRE

Présentation des intervenants	4
Sigles et abréviations	14
Glossaire	15
Liste des tableaux.....	17
Liste des figures	18
Contexte, objet et modalités de réalisation de l'expertise	20
1 Contexte	20
2 Objet de la saisine	20
3 Modalités de traitement : moyens mis en œuvre et organisation.....	20
4 Prévention des risques de conflits d'intérêts.....	21
Première partie - Contexte épidémiologique de la tuberculose bovine	22
1 Préambule : enjeux et objectifs de la lutte contre la tuberculose bovine .	22
1.1 Bref historique de la lutte	22
1.2 Evolution de la situation et des raisons de la lutte.....	22
1.3 Nouveaux enjeux concernant la lutte en lien avec la faune sauvage	23
2 Ecoépidémiologie de la tuberculose bovine.....	23
2.1 Circulation de <i>Mycobacterium bovis</i> , un système multihôtes domestique et sauvage.....	23
2.2 Persistance de <i>M. bovis</i> dans l'environnement	25
2.2.1 Influence des paramètres physicochimiques	25
2.2.2 Rôle de la faune et de la microfaune du sol et de l'eau.....	26
2.3 Conclusion.....	26
3 Le Blaireau dans l'épidémiologie de la tuberculose bovine.....	27
3.1 Eléments d'écologie sur la densité et la structure sociale des blaireaux et ses facteurs de variabilité	27
3.1.1 Une espèce difficile à étudier.....	27
3.1.2 Habitat et distribution	28
3.1.3 Organisation sociale et structure spatiale.....	28
3.1.3.1 Organisation sociale.....	28
3.1.3.2 Rythme d'activité.....	29
3.1.3.3 Domaines d'activité et déplacements	29
3.1.3.4 Dispersion	30
3.1.3.5 Marquage du territoire	30
3.1.4 Densité	31

3.1.5	Reproduction et dynamique des populations.....	33
3.2	Réceptivité, sensibilité à <i>M. bovis</i>, voies d'infection et d'excrétion	34
3.3	Dynamique intraspécifique de la transmission de <i>M. bovis</i> chez les blaireaux	35
3.3.1	Dynamique intragroupe.....	35
3.3.2	Dynamique intergroupes.....	36
3.4	Dynamique interspécifique de la transmission de <i>M. bovis</i>.....	36
3.4.1	Rôle épidémiologique des autres espèces	37
3.4.1.1	Bovins	37
3.4.1.2	Autres espèces domestiques	38
3.4.1.3	Espèces sauvages	41
3.4.2	Rôle de l'interface dans les interactions au sein de la communauté d'hôtes	43
3.5	Statut épidémiologique du Blaireau en France	44
3.6	Conclusion.....	45
Deuxième partie – Question 1 Evolution de la situation de la tuberculose bovine en France depuis 2011		46
1	Mesures de surveillance et de gestion de la TB appliquées en France.....	46
1.1	Chez les bovins	46
1.1.1	Mesures de surveillance de <i>M. bovis</i>	46
1.1.2	Mesures de gestion des suspicions et d'assainissement des élevages infectés (police sanitaire).....	47
1.1.2.1	Gestion de suspicions	47
1.1.2.2	Assainissement des élevages infectés.....	47
1.2	Dans la faune sauvage.....	47
1.2.1	Contexte.....	47
1.2.2	Méthodes de dépistage et de diagnostic de la tuberculose bovine chez les blaireaux	48
1.2.2.1	Méthodes utilisables sur animal vivant	48
1.2.2.2	Méthodes utilisables sur animal mort	49
1.2.3	Surveillance de la tuberculose bovine dans la faune sauvage : Sylvatub	50
1.2.3.1	Niveaux de surveillance	50
1.2.3.2	Modalités de surveillance	53
1.2.4	Mesures de lutte dans la faune sauvage	54
1.2.4.1	Chez le Blaireau	54
1.2.4.1.1	Contexte réglementaire	54
1.2.4.1.2	Modalités générales de régulation des populations de blaireaux	55
1.2.4.1.3	Mise en œuvre des mesures de lutte contre la TB chez les blaireaux	56
1.2.4.2	Mesures de surveillance et de lutte chez les autres espèces sauvages	57
1.3	A l'interface faune domestique – faune sauvage : biosécurité.....	59
1.3.1	Définition et objectif de la biosécurité	59
1.3.2	Mesures en bâtiment	60
1.3.3	Mesures en pâtures	60
1.3.4	Application des mesures.....	61
1.4	Conclusion.....	61
2	Evolution de la situation épidémiologique de la TB en France depuis 2011	62
2.1	Chez les bovins	62
2.1.1	Bref historique	62
2.1.2	Situation depuis 2011	63

2.2	Dans la faune sauvage.....	65
2.2.1	Blaireau	65
2.2.1.1	Surveillance événementielle.....	65
2.2.1.2	Surveillance programmée	66
2.2.1.3	Données lésionnelles	68
2.2.1.4	Evolution de l'infection chez les blaireaux en Côte-d'Or et en Dordogne.....	68
2.2.2	Autres espèces sauvages.....	69
2.2.2.1	Sangliers	69
2.2.2.2	Cervidés	69
2.2.2.3	Renard	70
Troisième partie - Question 2 Evaluation du risque de transmission de <i>M. bovis</i> des blaireaux aux bovins et à l'Homme		71
1	Probabilité d'émission de <i>M. bovis</i> par les blaireaux.....	72
2	Probabilité d'exposition.....	72
2.1	Des bovins.....	72
2.2	Pour l'Homme.....	74
3	Probabilité de survenue de l'infection à <i>M. bovis</i>.....	74
3.1	Pour les bovins	74
3.2	Pour l'Homme.....	75
4	Conclusion	76
Quatrième partie : Questions 3 et 4 Effets des stratégies de gestion sanitaire de la TB chez les blaireaux en Europe depuis 2011		77
1	Effets des stratégies de gestion de la TB chez les blaireaux en France métropolitaine	77
1.1	Critères d'appréciation des effets des mesures de lutte chez les blaireaux.....	77
1.1.1	Peut-on mesurer l'efficacité des mesures de lutte chez les blaireaux ?.....	77
1.1.2	Critères utilisables.....	78
1.1.3	Limites des critères	78
1.2	Conséquences démographiques et sanitaires des opérations d'élimination, dans les zones d'infection, sur les populations de blaireaux	79
1.2.1	Bilan	79
1.2.1.1	Niveau national.....	79
1.2.1.2	En Côte-d'Or	82
1.2.1.3	En Dordogne	84
1.2.2	Effets sur les densités de blaireaux	86
1.2.2.1	Effets des prélèvements sur les densités	86
1.2.2.1.1	En France.....	86
1.2.2.1.2	Comparaison aux études anglaises et irlandaises	87
1.2.2.2	Effets des prélèvements sur le comportement et la structure des groupes	89
1.2.2.3	Effets des prélèvements sur les structures de population	89
1.2.3	Effets sanitaires	90
1.3	Conclusion.....	91

2	Effets des stratégies de gestion de la tuberculose bovine chez les blaireaux en Europe (hors France) depuis 2011	93
2.1	Angleterre, Pays de Galles et Irlande du Nord	93
2.1.1	Situation de la TB chez les bovins	93
2.1.1.1	Niveaux d'infection et facteurs de risque	93
2.1.1.2	Mesures de lutte	95
2.1.2	Chez le Blaireau	96
2.1.2.1	Prévalence	96
2.1.2.2	Méthodes de lutte : élimination de blaireaux	96
2.1.2.2.1	<i>Immunocontraception</i>	99
2.2	République d'Irlande	99
2.2.1	TB chez les bovins	99
2.2.2	TB chez le Blaireau	100
2.2.2.1	Prévalence de la TB chez les blaireaux	100
2.2.2.2	Epidémiologie de la TB chez le Blaireau	101
2.2.3	Statut légal du Blaireau	101
2.2.4	Gestion de la TB chez les blaireaux	101
2.2.4.1	Mise en œuvre du programme d'élimination des blaireaux	101
2.2.4.2	Capture et abattage des blaireaux	102
2.2.4.3	Impact des mesures de lutte sur les densités de blaireaux	102
2.2.5	Mesures de biosécurité	103
2.3	Espagne	103
2.3.1	Situation de la TB et des populations de blaireaux et évolution	103
2.3.1.1	En élevage	103
2.3.1.2	Dans la faune sauvage	104
2.3.2	Mesures de gestion actuellement appliquées	105
2.3.2.1	Biosécurité	105
2.3.2.2	Capture et abattage sélectif des blaireaux	105
2.3.3	Mesures envisagées / en cours d'expérimentation	105
2.4	Conclusion	106
	Cinquième partie Question 5 Vaccination des blaireaux contre la tuberculose bovine	107
1	Etapas du développement d'un vaccin destiné à la faune sauvage	107
1.1	Pour tous les vaccins	107
1.2	Etapas spécifiques aux vaccins administrés par voie orale	108
1.3	Cas particulier du vaccin antituberculeux chez le Blaireau	108
2	Vaccins antituberculeux injectables	109
2.1	Vaccins injectables utilisant la souche BCG danoise 1311	110
2.1.1	Innocuité et efficacité au laboratoire	110
2.1.2	Utilisation sur le terrain	110
2.1.3	Vaccins injectables utilisant la souche BCG russe Sofia	112
2.1.3.1	Innocuité et efficacité au laboratoire	112
2.1.4	Utilisation sur le terrain	112
2.2	Vaccins injectables utilisant la souche BCG Pasteur	113
3	Vaccins à administration orale	113

3.1	Vaccins oraux utilisant le BCG souche danoise 1311	113
3.2	Vaccins oraux utilisant la souche BCG Pasteur	114
3.3	Vaccins oraux utilisant une souche de <i>M. bovis</i> inactivée par la chaleur.....	114
3.4	Appâts.....	115
4	Effet de la vaccination dans les populations de blaireaux	116
4.1	Effet prédit par simulation de stratégies de vaccination	116
4.2	Effet mesuré sur le terrain de la vaccination injectable	118
4.3	Effet mesuré sur le terrain de la vaccination par voie orale.....	118
5	Conclusion : perspectives d'utilisation de la vaccination.....	119
5.1	Hors de France	119
5.2	En France.....	120
	Incertitudes	122
	Conclusions et recommandations du groupe de travail.....	125
1	Concernant le système tuberculose – bovins – faune sauvage.....	125
2	Concernant la surveillance de la tuberculose chez les blaireaux	125
3	Concernant la gestion de la tuberculose à l'interface domestique- sauvage.....	126
4	Concernant l'abattage des blaireaux	126
4.1	Type d'abattage et objectifs	126
4.2	Zones d'abattage.....	126
4.3	Durée de l'abattage	127
4.4	Organisation pratique	127
5	Concernant la vaccination des blaireaux.....	127
5.1	Objectifs.....	127
5.2	Contraintes	128
5.3	Conditions de mise en œuvre	128
6	Recommandations concernant les connaissances à améliorer	129
7	Bibliographie.....	130
7.1	Publications.....	130
7.2	Normes.....	148

7.3 Législation et réglementation.....	148
ANNEXES	150
Annexe 1 Lettre de saisine.....	151
Annexe 2 Données sur la survie de <i>M. bovis</i>	153
Annexe 3 Appréciation qualitative de risque (Afssa 2008)	158
Annexe 4 Cartographies annuelles des densités de prélèvements par commune (blaireaux éliminés/km ²) en Côte-d'Or entre 2009 et 2017	159
Annexe 5 Effet prédit par simulation de stratégies de vaccination.....	163
Annexe 6 Suivi des modifications du rapport.....	165

Sigles et abréviations

AFEVST	Association Française des Equipages de Vènerie sous Terre
AMM	Autorisation de mise sur le marché
ANMV	Agence Nationale du Médicament Vétérinaire
Anses	Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail
APHA	Animal and Plant Health Agency
APDI	Arrêté préfectoral portant déclaration d'infection
APMS	Arrêté préfectoral de mise sous surveillance
ASPAS	Association pour la Protection des Animaux Sauvages
DAFM	Department of Agriculture, Food and the Marine
DDT	Direction Départementale des Territoires
DEFRA	Department of Environment, Food and Rural Affairs
DGAL	Direction Générale de l'Alimentation
DRAAF	Direction Régionale de l'Alimentation de l'Agriculture et de la Forêt
EA	Edge Area
FNE	France Nature Environnement
HESGE	Haute Ecole Spécialisée de Genève
HRA	High Risk Area
IC	Intervalle de confiance
IDC	Intradermoréaction comparative
IDS	Intradermoréaction simple
IFN- γ	Interféron gamma
LNR	Laboratoire National de Référence
LPO	Ligue pour la Protection des Oiseaux
LRA	Low Risk Area
MLVA	Multiple Loci VNTR Analysis ou analyse de plusieurs locus VNTR
MSA	Mutuelle Sociale Agricole
ONCFS	Office National et la Chasse et de la Faune sauvage
PPD	Protein Purified Derivatives
PRA	Petite Région Agricole
RBCT	Randomised Bagder Culling Trial
SAGIR	Réseau de surveillance épidémiologique des oiseaux et des mammifères sauvages terrestres en France
SERIDA	Servicio Regional de Investigación y Desarrollo Agroalimentario
TB	Tuberculose bovine
VNTR	Variable number tandem repeats

Glossaire

Abattage proactif	Abattage intensif des blaireaux sur une large zone
Abattage réactif	Abattage ciblé des blaireaux localisés sur et à proximité des exploitations infectées de TB
Biosécurité	Ensemble de mesures visant à limiter le risque d'introduction, de circulation et de transmission d'agents pathogènes
Enzootie	Forme épidémiologique d'une maladie animale caractérisée par une incidence stable
Epidémiologie	Etude des maladies et des facteurs de santé dans une population
Forme galénique	Forme sous laquelle est présenté un médicament (comprimé, gélule...)
Génotype	Partie donnée de l'information génétique d'un individu. Le génotype peut être défini sur la base d'une ou de plusieurs méthodes en caractérisant une ou plusieurs régions génomiques (ou <i>loci</i>) différentes
Génotypage	Discipline qui vise à déterminer l'identité d'une variation génétique, à une position spécifique sur tout ou partie du génome, pour un individu ou un groupe d'individus donné appartenant à une espèce
Incidence	Nombre de cas ou de foyers nouveaux d'une maladie dans une population déterminée, au cours d'une période donnée
Isolat	Un isolat bactérien est obtenu en le séparant – en mycobactériologie par des moyens de culture bactériologique - de son environnement naturel, par exemple le tissu de l'animal qu'il infecte
Jetage	Ecoulement nasal
Petite Région Agricole (PRA)	La Région Agricole (RA) couvre un nombre entier de communes formant une zone d'agriculture homogène. La Petite Région Agricole (PRA) est constituée par le croisement du département et de la RA
Prévalence	Nombre total de cas (ou de foyers) pendant une période ou à un instant donné rapporté au nombre de sujets (ou de cheptels) de la population (sans distinction entre cas ou foyers anciens ou nouveaux)
Prévalence apparente	Dans une enquête épidémiologique, les résultats obtenus permettent d'estimer, à partir d'un échantillon, dans un premier temps le « taux de prévalence apparente » de la maladie dans la population
Réceptivité	Aptitude d'un organisme à héberger un agent pathogène, à en permettre le développement ou la multiplication, sans forcément en souffrir
Régulation	Ce terme est employé au sens de diminution de l'abondance des populations dans le cadre de mesures de gestion sanitaire
Sensibilité (à un agent pathogène)	Aptitude d'un organisme à exprimer cliniquement la maladie après un contact avec un agent pathogène
Souche	Isolat différenciable d'un autre isolat par rapport à un trait phénotypique ou génotypique
Spoligotypage	Méthode de génotypage, utilisée pour les mycobactéries appartenant au complexe de <i>Mycobacterium tuberculosis</i> , basée sur la caractérisation des

polymorphismes de la région DR – CRISPR (Direct Repeat - Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats)

Liste des tableaux

Tableau 1 Type et modalités de surveillance appliquées à l'échelle départementale ou au sein de zones délimitées en fonction des niveaux de surveillance prédéfinis	54
Tableau 2 Incidence annuelle des cheptels infectés par la tuberculose bovine en France entre 2011 et 2017 (données source : LNR Tuberculose - DGAL).....	63
Tableau 3 Proportion des foyers pour lesquels le type moléculaire observé (spoligotype et VNTR) a été mis en évidence en France continentale, entre 2011 et 2017, à la fois chez des bovins et des blaireaux (données source : LNR Tuberculose - DGAL).....	65
Tableau 4 Taux de prévalence apparente des blaireaux infectés collectés par surveillance programmée dans les quatre principales zones d'infection entre les périodes 2013-2014 et 2016-2017 (pourcentages donnés avec des intervalles de confiance de 95 %)	67
Tableau 5 Probabilité de survenue d'une infection à <i>M. bovis</i> chez des bovins	75
Tableau 6 Probabilité de survenue d'une infection à <i>M. bovis</i> chez l'Homme	75
Tableau 7 Répartition des prélèvements par destructions de blaireaux en France entre 2009 et 2016 (source : rapportage de la France à la Convention de Berne transmise par le ministère en charge de l'environnement)	81
Tableau 8 Surfaces, densités et prélèvements exercés sur le blaireau dans les quatre zones d'étude d'Irlande et les dix zones du RBCT en Angleterre (d'après Bourne <i>et al.</i> (2007)) et en France	88
Tableau 9 Structure d'âge et statut reproducteur des femelles issues de prélèvements réalisés en Côte-d'Or entre 2009 et 2011 (Albaret et Ruelle communication personnelle)	90
Tableau 10 Nombre de blaireaux à abattre (minimum et maximum) et effectivement abattus dans chaque zone en 2018 (APHA 2017)	97
Tableau 11 Bilan des projets de déploiement vaccinal dans les Iles britanniques	112
Tableau 12 Sources, types d'incertitudes et conséquences	122

Liste des figures

Figure 1 Exemples de systèmes multihôtes plus ou moins complexes (adapté de Haydon <i>et al.</i> (2002)).....	24
Figure 2 a- Indice de densité (de 0 à 1) du Blaireau en France continentale d'après les données « carnets de bord » de l'ONCFS collectées entre 2001 et 2010 (Jacquier <i>et al.</i> soumis). b- Modélisation de l'évolution de l'indice de densité du Blaireau en France continentale entre 2004-2008 et 2009-2012 (Calenge <i>et al.</i> 2016)	33
Figure 3 Calendrier de reproduction et d'élevage des jeunes chez le Blaireau	34
Figure 4 Résumé pour la définition des zonages en accord avec l'arrêté du 7 décembre 2016 (source : IT DGAL/SDSPA/2018-708).....	51
Figure 5 Evolution de l'incidence et de la prévalence de la tuberculose bovine entre 1995 et 2017	63
Figure 6 Répartition géographique des foyers de tuberculose bovine cumulés entre 2011 et 2017	64
Figure 7 Evolution de l'incidence des cheptels infectés de tuberculose bovine entre 2011 et 2017 dans quatre zones géographiques : le nord de la Nouvelle-Aquitaine (Charentes, Charente-Maritime, Dordogne, Haute-Vienne, trait noir continu), le sud de la Nouvelle-Aquitaine (Landes et Pyrénées-Atlantiques, trait noir pointillé), la Côte-d'Or (trait gris continu) et les Ardennes (trait gris pointillé) (données source : LNR Tuberculose - DGAL).....	64
Figure 8 Localisation des blaireaux collectés et trouvés infectés par la surveillance événementielle de 2012 à 2017 (Réveillaud <i>et al.</i> 2018)	66
Figure 9. Localisation des blaireaux infectés collectés par surveillance programmée de 2012 à 2017 (2: Côte-d'Or; 3: Dordogne/Charente/Charente-Maritime/Haute-Vienne/Corrèze/Gironde; 4: Dordogne/Lot; 5: Béarn; 6: Ardennes/Marne; 9: Lot-et-Garonne; 10: Pays basque; 11: Ariège/Haute-Garonne) (Réveillaud <i>et al.</i> 2018)	67
Figure 10 Taux de prévalence réelle, d'infection par <i>M. bovis</i> , après prise en compte la sensibilité et de la spécificité des tests, chez les blaireaux en Côte-d'Or de 2013 à 2017 (données Sylvatub) (diminution statistiquement significative, P = 0,03)	68
Figure 11 Taux de prévalence réelle d'infection par <i>M. bovis</i> , après prise en compte la sensibilité et de la spécificité des tests, chez les blaireaux en Dordogne de 2013 à 2017 (diminution non significative statistiquement, P = 0,23)	69
Figure 12 Cartographie des zonages Sylvatub en 2018 et répartition des départements où des arrêtés préfectoraux autorisant le prélèvement de blaireaux ont été pris en 2018.....	79
Figure 13 Evolution des surfaces des zones et des densités de prélèvements (blaireaux éliminés/km ²) dans les zones infectées et zones tampons entre 2009 et 2017 en Côte-d'Or.....	83
Figure 14 Cartographie communale en Côte-d'Or	84
Figure 15 Evolution des surfaces des zones et des densités de prélèvements (blaireaux éliminés /km ²) dans les zones de surveillance et zones tampons entre 2011 et 2017 en Dordogne.....	85
Figure 16 Cartographie communale en Dordogne	85
Figure 17 a- Indice de densité par petite région agricole en Côte-d'Or sur la période 2006-2009 (Jacquier <i>et al.</i> soumis). b- Evolution de cet indice entre 2004-2008 et 2009-2012 (Calenge <i>et al.</i> 2016), et localisation des zones d'études d'estimations de densités (Jacquier <i>et al.</i> en cours) et de la zone infectée 2013-2017	86
Figure 18 Indice de densité par petite région agricole en Dordogne sur la période 2006-2009 (Jacquier <i>et al.</i> soumis). Evolution de cet indice entre 2004-2008 et 2009-2012 (Calenge <i>et al.</i> 2016), et localisation des zones d'études d'estimations de densités (Jacquier <i>et al.</i> en cours) et de la zone infectée 2015-2017	87

Figure 19 Incidence de la tuberculose bovine dans les différents comtés anglais en 2017	94
Figure 20 Incidence de la TB en Irlande du Nord, pour les troupeaux et pour les bovins entre 1995 et 2018	94
Figure 21 Carte des risques d'infection et de fréquence des tests du dépistage sur bovins en Grande Bretagne (Godfray 2018)	95
Figure 22 Nombre de bovins ayant présenté une réaction au dépistage de la TB en République d'Irlande entre 1960 et 2017 (Gormley communication personnelle).....	99
Figure 23 Evolution de la prévalence dans les troupeaux bovins entre 2008 et 2017 (DAFM 2018)	100
Figure 24 Vaccination déployée en 2014 en Angleterre et au Pays de Galles (Benton et Wilson 2015)	111

Contexte, objet et modalités de réalisation de l'expertise

1 Contexte

Mycobacterium bovis est une bactérie ubiquitaire susceptible d'infecter de nombreuses espèces animales, domestiques et sauvages, ainsi que l'Homme. Depuis plusieurs années, des infections à *M. bovis* ont été identifiées chez plusieurs espèces sauvages (Sanglier, Cerf, Renard, Blaireau) autour de foyers bovins. En France notamment, ce constat a conduit l'administration à mettre en place des mesures de gestion de l'infection à *M. bovis* dans les élevages et dans la faune sauvage, dont les blaireaux.

En avril 2011, l'Anses a publié le rapport « Tuberculose bovine et faune sauvage » (Anses 2011) répondant à trois questions relatives aux (i) densités des principales espèces sauvages qui permettraient de limiter les risques de tuberculose bovine (TB) (ii) mesures envisageables pour réduire les risques d'interaction entre bovins et faune sauvage, et (iii) modalités de piégeage et/ou de destruction des terriers de blaireaux.

Dans ce contexte, l'Anses a été saisie par l'ASPAS, FNE, Humanité et biodiversité et la LPO sur le rôle des blaireaux dans la propagation de la TB, l'évaluation des risques de transmission à l'Homme et les meilleurs moyens pour contrôler, voire éradiquer cette maladie.

L'examen des mesures de gestion des blaireaux en lien avec les dégâts qu'ils peuvent occasionner (aux cultures, aux digues...) n'entre pas dans le champ de la saisine.

2 Objet de la saisine

La demande des auteurs de la saisine porte sur une actualisation du rapport de 2011, en particulier (i) l'état des connaissances en Europe sur la meilleure façon de suivre et maîtriser la diffusion de la TB par le Blaireau, (ii) l'évaluation de l'efficacité des mesures conduites actuellement en France pour lutter contre cette diffusion, (iii) le risque de transmission au cheptel domestique et à l'Homme, (iv) la question de la vaccination des blaireaux contre l'infection à *M. bovis*. Les questions sont formulées comme suit :

- « *Quel est l'état de la connaissance dans les différents pays européens sur la meilleure façon de suivre et maîtriser la propagation de la tuberculose bovine par le Blaireau ?* »
- *Quels sont l'efficacité de la lutte contre la diffusion de la maladie ou, en revanche, les effets contraires des destructions indifférenciées conduites actuellement en France ?*
- *Quel est le risque de transmission au cheptel domestique, et à l'Homme ?*
- *Pendant des décennies, des milliers de renards ont été détruits en France sous prétexte d'éradication de la rage. Jusqu'à ce que le principe de la vaccination soit enfin admis. En moins de deux ans la rage était éradiquée de France. Le vaccin contre la tuberculose bovine peut-il être de manière similaire développé concernant la tuberculose bovine des blaireaux ? »*

3 Modalités de traitement : moyens mis en œuvre et organisation

L'Anses a constitué, après appel à candidature, un groupe de travail (GT) « Gestion de la tuberculose bovine et des blaireaux », rattaché au Comité d'experts spécialisé (CES) Santé et bien-être des animaux (SABA). Les missions suivantes lui ont été confiées :

- dans une première phase, de (i) analyser la saisine, (ii) auditionner les parties prenantes, notamment les auteurs de la saisine, (iii) reformuler les questions de la saisine, (iv) recenser les données et réaliser un état des connaissances sur la surveillance et les mesures de lutte contre la diffusion de la TB par les blaireaux en Europe ;

- dans une deuxième phase, de traiter les questions portant sur les aspects autres que ceux liés à la vaccination des blaireaux ;
- dans une troisième phase, de traiter les questions liées à la vaccination des blaireaux et rédiger la partie du rapport correspondante, ainsi que des conclusions et recommandations du rapport.

Dans ce cadre, le (GT) « Gestion de la tuberculose bovine et des blaireaux », a auditionné les parties prenantes liées à la problématique de la TB chez les bovins et les blaireaux mentionnées en début de rapport. Les précisions apportées par les auteurs de la saisine sur leurs questionnements ont conduit les experts à reformuler les questions de la saisine de la manière suivante :

- Question 1 : comment ont évolué les mesures de surveillance, de gestion et la situation sanitaire au regard de la TB en France depuis 2011 ?
 - ✓ Quelles mesures de surveillance et de gestion sont appliquées en France actuellement ?
 - ✓ Quelle est l'évolution de la situation épidémiologique de la TB depuis 2011 ?
- Question 2 : quel est le risque de transmission de la TB des blaireaux au bovins et à l'Homme ?
- Question 3 : quels sont les effets des stratégies de gestion de la TB chez les blaireaux en France métropolitaine ?
- Question 4 : quels sont les effets des stratégies de gestion de la TB chez les blaireaux en Europe (hors France) ?
- Question 5 : quelles données sont disponibles sur la vaccination des blaireaux contre la TB en termes d'efficacité, d'innocuité et de faisabilité ?

Avant de répondre aux questions de la saisine, le GT a rappelé les enjeux et objectifs de la lutte contre la TB, ainsi que les connaissances sur l'écoépidémiologie de la TB, avec un focus sur le Blaireau, objet de la présente saisine.

Les travaux d'expertise du groupe de travail ont été soumis régulièrement au CES SABA, tant sur les aspects méthodologiques que scientifiques. Le rapport produit par ce GT tient compte des observations et éléments complémentaires transmis par les membres du CES.

Ces travaux sont ainsi issus d'un collectif d'experts aux compétences complémentaires.

L'expertise a été réalisée dans le respect de la norme NF X 50-110 « Qualité en expertise – prescriptions générales de compétence pour une expertise (mai 2003) »

4 Prévention des risques de conflits d'intérêts.

L'Anses analyse les liens d'intérêts déclarés par les experts avant leur nomination et tout au long des travaux, afin d'éviter les risques de conflits d'intérêts au regard des points traités dans le cadre de l'expertise.

Les déclarations d'intérêts des experts sont publiées sur le site internet de l'agence (www.anses.fr).

Compte tenu d'un risque de conflit d'intérêts sur la question de la vaccination des blaireaux, Mme Lesellier n'a pas participé à la troisième phase des travaux du GT, mais a été auditionnée sur cette question.

Première partie - Contexte épidémiologique de la tuberculose bovine

1 Préambule : enjeux et objectifs de la lutte contre la tuberculose bovine

1.1 Bref historique de la lutte

La lutte contre la tuberculose bovine (TB) a véritablement commencé en France en 1954 (Benet *et al.* 2006), même si les premiers textes réglementaires concernant cette lutte datent de 1898. Les statistiques officielles de 1954 font état d'un taux d'infection des cheptels d'environ 25 % (Benet *et al.* 2006). A l'origine, dans les années 50, la lutte contre la tuberculose humaine (*Mycobacterium tuberculosis* au premier chef, mais également *Mycobacterium bovis* dans une moindre mesure) était une cause nationale car cette maladie représentait une priorité en termes de santé publique humaine. En effet, l'infection à *M. bovis* représentait à l'époque probablement entre 15 % et 18 % des cas de tuberculose humaine. Les raisons de la mise en place d'une lutte collective nationale à visée d'éradication (arrêté du 14 août 1963) de la TB étaient donc clairement de protéger la santé publique.

1.2 Evolution de la situation et des raisons de la lutte

Grâce aux mesures collectives appliquées pour détecter et éliminer les élevages infectés et pour protéger les élevages sains, le taux d'infection des troupeaux a baissé dès le début de la mise en place de la lutte collective. La baisse a été rapide et régulière puisqu'en 1990 le taux de prévalence des cheptels infectés était passé à 0,1 % et, en 2001, la prévalence des troupeaux infectés était inférieure à 0,1 % depuis au moins six ans, permettant à la France d'obtenir le statut de pays officiellement indemne¹, malgré les quelques foyers résiduels déclarés. Parallèlement à cette évolution très favorable de l'infection à *M. bovis* dans les troupeaux, des mesures de stérilisation ou de pasteurisation du lait se développaient largement en France, permettant de limiter les risques de transmission de *M. bovis* à l'Homme. En conséquence, le risque d'infection zoonotique dû à *M. bovis* est actuellement extrêmement bas (moins de 1 % des cas de tuberculose humaine sont provoqués par *M. bovis*). Ainsi, en France en 2013, le réseau des laboratoires Azay-Mycobactéries des centres hospitaliers universitaires, qui identifie en routine les espèces de mycobactéries responsables des cas de mycobactérioses humaines, a identifié seulement dix cas de tuberculose à *M. bovis* sur les 1 119 cas incidents de tuberculose annuels identifiés avec isolement de la bactérie. Sur ces dix cas, six étaient des personnes nées et ayant vécu au Maghreb ou en Afrique subsaharienne où la prévalence de la TB est très élevée, et quatre cas correspondaient à des personnes âgées de plus de 60 ans ayant très probablement été contaminées de nombreuses années auparavant (CCMSA 2018). Les raisons de la lutte actuelle contre la TB ne sont donc plus celles qui prévalaient dans les années 50, même si une recrudescence de TB pourrait à nouveau poser un problème de santé publique.

Rendue obligatoire au plan européen en 1964 (directive 64/432/CEE), la lutte collective contre la TB doit conduire tous les pays de l'Union européenne (UE) à l'éradication. De plus, dans les Etats membres ayant réussi à accéder au statut de pays officiellement indemne, un cahier des charges très précis définit les mesures à mettre en œuvre pour permettre d'aboutir à l'éradication. En

¹ Décision de la Commission du 27 décembre 2000 modifiant pour la quatrième fois la décision 1999/467/CE établissant le statut de troupeau officiellement indemne de tuberculose dans certains États membres ou régions d'États membres <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/FR/TXT/PDF/?uri=CELEX:32001D0026&from=FR>

contrepartie du respect de ces mesures, les règles de circulation des animaux au sein de l'UE sont assouplies et les contrôles allégés.

Les raisons de la poursuite de la lutte en vue de l'éradication de la TB en France sont donc actuellement surtout d'ordre commercial. Il convient, en effet, de faciliter l'exportation des presque deux millions de bovins qui, chaque année, quittent le territoire national vers un pays de l'UE (notamment pour l'engraissement).

Enfin, les quelque soixante-dix années d'efforts intenses (techniques et financiers) qui ont été consentis tant par les pouvoirs publics que par les éleveurs, avec l'aide de leurs vétérinaires, pour lutter contre la TB, ne peuvent être oubliés et doivent trouver leur justification et leur aboutissement dans l'éradication de cette infection chez les bovins au plan national.

1.3 Nouveaux enjeux concernant la lutte en lien avec la faune sauvage

Parallèlement à l'acquisition du statut d'indemne de la tuberculose au 1^{er} janvier 2001, les premiers cas identifiés de tuberculose dans la faune sauvage libre ont été découverts en forêt de Brotonne-Mauny, chez des cerfs élaphe (*Cervus elaphus*) et des sangliers (*Sus scrofa*). Ces découvertes, ainsi que les enquêtes de grande ampleur qui les ont suivies, ont confirmé la présence d'un foyer de tuberculose sauvage en France, et ont montré que l'infection dans la faune sauvage pouvait avoir lieu, y compris dans un pays de statut infectieux très favorable. La mise en évidence de l'infection de blaireaux en Côte-d'Or en 2009, puis de celle de cerfs, de sangliers et de blaireaux en Dordogne en 2010, a permis de déterminer que, notamment dans ces zones, la faune sauvage pouvait représenter un facteur de risque possible de pérennisation de l'infection, facteur à prendre en compte dans la gestion des foyers de TB.

Si des cas de TB ont été identifiés récemment dans la faune sauvage en France, il est probable que, dans les années 60-70, alors que 15-20 % des troupeaux bovins étaient infectés, il y a eu des cas dans la faune sauvage, même s'ils n'avaient pas été mis en évidence car, à l'époque, l'épidémiologie de la faune sauvage n'existait pas. En effet, le réseau SAGIR a été créé en 1986, et la surveillance programmée des maladies transmissibles a débuté dans la faune sauvage à la fin des années 1990. A cette époque, les faibles densités des populations sauvages, tant pour les ongulés (les sangliers par exemple, Massei *et al.* (2015)) que pour les carnivores sauvages, ont probablement contribué au fait que la maladie n'a pas pu se développer et se pérenniser dans ces populations. Concernant le Blaireau, ces densités étaient beaucoup plus faibles qu'à l'heure actuelle du fait notamment de la lutte contre la rage chez les renards (gazage des terriers...). La différence de contexte entre ces années 60-70 et aujourd'hui est également liée d'une part à l'évolution importante des structures d'élevage (augmentation de la taille des élevages, évolution des types d'élevage avec le développement de l'élevage allaitant, et changements induits dans les modes de gestion du pâturage) et, d'autre part, à un remodelage du paysage (augmentation des surfaces de forêts, diminution de la présence humaine, fragmentation des paysages). Ce remodelage est favorable à une augmentation des densités de populations sauvages telles que cervidés et sangliers, d'où plus de risques de contacts entre animaux domestiques et sauvages (et donc d'intertransmission). L'ensemble de ces différences pourrait expliquer qu'aujourd'hui on observe davantage de cas de TB détectés dans la faune sauvage.

2 Ecoépidémiologie de la tuberculose bovine

2.1 Circulation de *Mycobacterium bovis*, un système multihôtes domestique et sauvage

Si l'hôte historique principal de *M. bovis* est le bovin (cf. 1^{ère} partie - § 3.4.1 et 2^{ème} partie - § 1.1), cet agent pathogène peut aussi infecter une grande variété d'autres mammifères domestiques et sauvages et peut, dans certaines situations, circuler et se maintenir au sein d'une communauté de populations réceptives à la TB, mais ayant des rôles épidémiologiques variés, connectées entre elles directement et/ou indirectement *via* l'environnement : on parle alors de système multihôtes. Au sein d'une communauté d'hôtes, en fonction du rôle épidémiologique que joue une population d'hôtes dans la circulation, le maintien et la transmission de l'agent pathogène, on distingue :

- (i) les hôtes de maintien (*maintenance host*), capables de maintenir l'infection entre individus de la même espèce au sein d'une même population, sans source extérieure, et de la transmettre à d'autres espèces réceptives (Haydon *et al.* 2002, Morris et Pfeiffer 1995, Viana *et al.* 2014) ;
- (ii) les hôtes de liaison (*spillover host*), incapables, sans source contaminante extérieure à la population, de maintenir l'infection de manière pérenne au sein de la population d'individus de la même espèce, mais toutefois capables de transmettre l'infection à une autre population. Même si, à terme, en l'absence de source extérieure, l'infection disparaît dans une population d'hôtes dits de liaison, cette population peut toutefois servir de source d'infection et, le cas échéant, d'amplificateur pour d'autres populations, tout le temps au cours duquel l'infection persiste dans la population ;
- (iii) les culs-de-sac (*dead-end host*), les hôtes pouvant s'infecter mais n'ayant aucun rôle dans le maintien et la transmission ;
- (iv) l'environnement, comprenant tous les supports permettant la survie de la bactérie en dehors de l'hôte et sa transmission indirecte. *M. bovis* est capable de survivre dans l'environnement, d'autant plus que les conditions sont propices à sa persistance. Les principales matrices environnementales considérées, en termes de transmission, sont le sol (des pâtures, des terriers...), les aliments et toute source d'eau, que ce soit des abreuvoirs artificiels, des mares, des rivières ou des sources naturelles. Ces matrices peuvent être souillées par tout type d'excréta (urines, fèces, jetage...) d'animal infecté, domestique ou sauvage (cf. 1^{ère} partie - § 2.2).

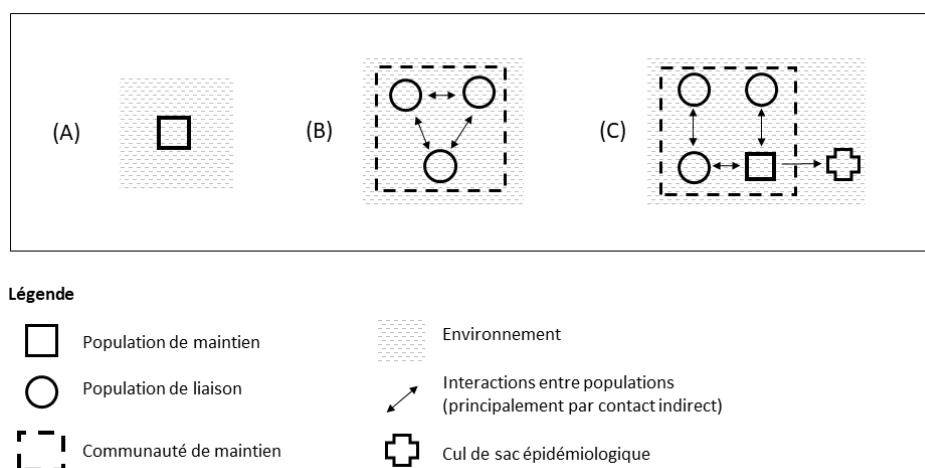


Figure 1 Exemples de systèmes multihôtes plus ou moins complexes (adapté de Haydon *et al.* (2002))

Dans le cas le plus simple, le système est uniquement composé d'une population d'hôtes de maintien dans son environnement (A). Dans la situation (B) le système est composé d'une communauté de maintien - composée elle-même uniquement de populations de liaison en interactions. Enfin, dans la situation (C), le système est composé d'une communauté d'hôtes composée à la fois de populations de liaison et d'une population de maintien, ces populations étant capables d'infecter une population externe à la communauté de maintien mais évoluant dans le même environnement, qualifiée de cul-de-sac épidémiologique car incapable de retransmettre *M. bovis* à d'autres hôtes.

Les facteurs qui conditionnent la capacité d'une population d'hôtes, une fois infectée, à maintenir et à transmettre *M. bovis* (hôtes de maintien) sont à la fois la sensibilité des hôtes (organes infectés et excrétion de bacilles, proportion d'individus infectés, durée d'infection présymptomatique, survie et comportement des individus infectés, *etc.*) et leur écologie/éthologie (comportement territorial, social et alimentaire notamment, mais aussi espérance de vie – en lien avec la pérennité de l'excrétion -, densité de population) qui conditionnent les contacts entre individus de la population et les interactions avec les populations d'espèces sensibles, y compris le bétail en élevage extensif (Palmer 2013).

La capacité d'une communauté d'hôtes à maintenir l'infection est quant à elle le résultat de l'assemblage des capacités intrinsèques de chacune des populations constituant de la communauté, mais aussi de la nature et de l'intensité des interactions entre elles (voir différents exemples Figure 1) et de l'environnement (cf. 1^{ère} partie - § 2.2). Il est par exemple possible que plusieurs populations, jouant individuellement un rôle d'hôtes de liaison lorsqu'elles sont prises séparément, puissent permettre à *M. bovis* de se maintenir lorsqu'elles sont en interaction (Figure 1B). Le rôle des densités et de l'interface entre les populations est alors déterminant (Caron *et al.* 2015, Fenton et Pedersen 2005, Haydon *et al.* 2002, Nugent, Yockney et Whitford 2011, Viana *et al.* 2014). L'interface peut se définir comme un environnement partagé par différentes populations hôtes dans lequel ces populations peuvent être en contact direct ou indirect (passages successifs sur le même site dans un intervalle de temps donné). Ces interactions peuvent notamment être favorisées par des facteurs d'agrégation d'origine anthropique liés aux pratiques d'élevage ou de chasse (présence de points d'eau artificiels, de point d'affouragement, d'agrainage, de pierre à sel) (Castillo *et al.* 2011, Payne *et al.* 2016, Sorensen, van Beest et Brook 2014, Vicente *et al.* 2007).

Au sein d'une même espèce, la transmission directe de *M. bovis*, par voie respiratoire (contact « nez à nez » entre individus par exemple) est le mode prépondérant de transmission (Morris, Pfeiffer et Jackson 1994, Phillips *et al.* 2003, Pritchard 1988). La transmission indirecte de *M. bovis* est plus fortement suspectée entre espèces différentes partageant les mêmes habitats et ressources. Cette transmission indirecte, qui est aussi possible au sein d'une population d'individus de même espèce, fait intervenir un relais de transmission environnemental (pâturage, aliments, substrats des terriers, cadavres par exemple) et implique l'inhalation ou l'ingestion de matières environnementales contaminées par un animal infecté excréteur. Il faut noter que la dose infectante nécessaire pour une transmission de *M. bovis* par voie digestive estimée chez les bovins est de l'ordre d'un million de fois supérieure à celle nécessaire par voie respiratoire (Chausse (1913), cité dans Phillips *et al.* (2003), O'Reilly et Daborn (1995)). Cependant, ces contaminations expérimentales ne reflètent pas le mode de contamination dans la nature qui résulterait le plus souvent d'une exposition répétée à des doses plus faibles pendant un certain temps (Maddock 1934, Dean *et al.* 2005).

2.2 Persistance de *M. bovis* dans l'environnement

2.2.1 Influence des paramètres physicochimiques

La température, l'exposition aux rayonnements ultraviolets (UV) et l'humidité de la matrice semblent être les trois facteurs primordiaux intervenant dans la persistance de *M. bovis*, quel que soit le substrat analysé (cf. tableau en annexe 2). Il a été montré que, dans l'hémisphère Nord, la durée de survie de *M. bovis* était plus longue en automne, en hiver et au printemps (Duffield et Young 1985, Fine *et al.* 2011, Jackson, de Lisle et Morris 1995, Tanner et Michel 1999, Williams et Hoy 1930), saisons caractérisées par des températures plus basses qu'en été, un ensoleillement minimal et une évapotranspiration par le couvert végétal limitée. Toutefois, Fine *et al.* (2011) ont montré que *M. bovis* pouvait survivre jusqu'à 48 jours dans l'eau en été, malgré les températures élevées et l'ensoleillement.

Les études réalisées en Afrique du Sud et en Nouvelle-Zélande, où les températures sont élevées sur de longues durées avec un ensoleillement important, ont montré que la survie de *M. bovis* est améliorée lorsque le sol contient une humidité suffisante sous une exposition ombragée (Duffield et Young 1985, Tanner et Michel 1999). L'exposition de *M. bovis* aux UV diminue en effet fortement sa durée de persistance dans l'environnement (Fine *et al.* 2011, Genov 1965, Williams et Hoy 1930), et la durée de survie est très prolongée lorsque les échantillons sont enterrés à quelques centimètres sous la surface du sol (Genov 1965). La survie de *M. bovis* est optimale dans les matières fécales, où le bacille est protégé dans un environnement humide à l'abri des radiations solaires, et minimale lorsqu'il est pulvérisé sur les végétaux et soumis aux UV et à la dessiccation (Maddock 1933, Van Donsel et Larkin 1977).

En France et en Angleterre, des copies d'ADN de *M. bovis* ont été retrouvées dans du sol de terrier plusieurs mois après que des blaireaux infectés y aient séjourné, ce qui ne présage toutefois pas de la viabilité et du pouvoir infectieux de la bactérie (Barbier, Boschioli, *et al.* 2016, Sweeney *et al.* 2007, Young, Gormley et Wellington 2005). L'absence de lumière, la faible amplitude thermique et le degré élevé d'humidité sont en effet favorables à la persistance de *M. bovis*. Les terriers contaminés peuvent ainsi constituer une source de contamination environnementale contribuant à entretenir l'infection au sein d'un groupe ou à contaminer un autre groupe ou d'autres espèces (Renard par exemple).

L'étude de Barbier *et al.* (2017) menée en Côte-d'Or n'a pas montré de différences de survie des bactéries en fonction des caractéristiques physicochimiques des sols (contenu en argile, sable, capacité de rétention d'eau, pH, charge en minéraux...). En revanche, la température s'avère être très importante pour la survie de la bactérie dans le temps : *M. bovis* peut survivre et être cultivable au-delà de 150 jours à 4°C alors qu'à 22°C, elle n'est plus détectable par bactériologie entre 90 et 120 jours (mais son ADN reste encore détectable). Ainsi, sur la base des températures annuelles en Côte-d'Or par exemple, la période la plus à risque pour une contamination environnementale se situerait entre novembre et avril. Durant le reste de l'année, en particulier en été, la possibilité de survie de *M. bovis* semble moins importante.

2.2.2 Rôle de la faune et de la microfaune du sol et de l'eau

Le rôle de la faune et de la microfaune du sol et de l'eau, telles que les lombrics et les amibes, dans la circulation de *M. bovis* à partir de matrices environnementales contaminées, pourrait également être d'intérêt dans l'épidémiologie de la TB.

Les interactions entre les amibes et les mycobactéries ont été étudiées principalement *in vitro* : certaines mycobactéries résisteraient à la digestion par les amibes et d'autres pourraient même y proliférer (Drancourt 2014). Une publication rapporte une co-localisation d'amibes et de mycobactéries pathogènes dans des échantillons environnementaux (Delafont *et al.* 2017, Samba-Louaka *et al.* 2018). Les amibes pourraient également avoir un rôle de potentialisateur de la virulence comme le suggèrent les travaux de Cirillo *et al.* (1997) pour *M. avium*. Selon les travaux expérimentaux de Drancourt (2014), les amibes protégeraient les mycobactéries pathogènes, notamment *M. bovis*, au cours de leur « vie environnementale ». Un récent article (Sanchez-Hidalgo *et al.* 2017) vient conforter l'hypothèse que les amibes, omniprésentes dans le sol et l'eau, pourraient héberger *M. bovis* dans l'environnement. Selon cet article, *M. bovis* pourrait survivre dans les kystes de certaines amibes² pendant au moins deux mois et une inoculation intrapulmonaire d'amibes infectées par *M. bovis* à des souris provoquerait une tuberculose. Le rôle réel des amibes dans le maintien de *M. bovis* dans l'environnement reste cependant à confirmer par d'autres études.

Par ailleurs, le rôle potentiel des lombrics dans la dissémination de la bactérie a été signalé (Barbier, Chantemesse, *et al.* 2016). Selon les auteurs, les lombrics seraient capables de disséminer l'ADN de *M. bovis* dans le sol après ingestion de matières fécales contaminées artificiellement. Par ailleurs, la bactérie pourrait survivre plusieurs jours dans le tube digestif des lombrics, pouvant ainsi être une source d'infection pour les mammifères consommateurs de lombrics, comme les blaireaux et les sangliers.

2.3 Conclusion

Mycobacterium bovis, agent de la tuberculose bovine, est une bactérie capable d'infecter de nombreuses espèces animales, domestiques et sauvages.

² Cette étude expérimentale a porté sur les amibes libres suivantes : *Acanthamoeba polyphaga*, *Acanthamoeba castellanii*, *Acanthamoeba lenticulata*, *Vermamoeba vermiformis* and *Dictyostellium discoideum*

Au sein d'une même espèce, le contact direct par voie respiratoire constitue le principal mode de transmission, la contamination résultant surtout d'une exposition répétée et prolongée à des faibles doses de bactéries. La contamination par voie digestive est également possible, mais nécessite des doses infectieuses beaucoup plus élevées, au moins chez les bovins.

Entre espèces animales différentes, la transmission de *M. bovis* résulte davantage de contacts indirects *via* un environnement contaminé par des excréta d'animaux infectés, où la bactérie peut survivre de manière prolongée (en particulier à des températures basses, avec humidité élevée et à faible ensoleillement). La contamination peut alors se produire par inhalation ou ingestion de supports contaminés.

La transmission et le maintien de l'infection à *M. bovis* s'inscrivent ainsi dans un système multihôtes complexe incluant à la fois plusieurs populations d'espèces hôtes et l'environnement. Dans ce système, la circulation de *M. bovis* dépend de plusieurs facteurs, notamment des espèces présentes, de leur capacité à excréter la bactérie, des densités de population, et des contacts directs ou indirects intra- et interspécifiques.

Par conséquent, en présence d'un foyer de TB, il est nécessaire de considérer ce système multihôtes dans son ensemble, et non une espèce en particulier, pour évaluer la situation épidémiologique (*cf.* chapitres suivants).

3 Le Blaireau dans l'épidémiologie de la tuberculose bovine

En préambule, les experts soulignent que la saisine porte sur des questions relatives à la TB et au Blaireau. Cependant, dans le système multihôtes de la TB en France, le Blaireau ne constitue qu'une des espèces susceptibles d'être infectées par *M. bovis*.

3.1 Éléments d'écologie sur la densité et la structure sociale des blaireaux et ses facteurs de variabilité

Certains éléments d'écologie vont jouer un rôle important dans l'épidémiologie de la TB au sein des populations de blaireaux. Ainsi, la transmission de *M. bovis* entre blaireaux, et à l'interface entre blaireaux et autres espèces, dépend des taux de contacts, directs et indirects, entre individus infectés et sensibles, ainsi que des densités de populations de blaireaux. Ces taux de contacts et densités varient en fonction du comportement social et territorial, lui-même dépendant à la fois des habitats et des ressources alimentaires : utilisation de l'espace, et notamment des sites particuliers comme les terriers et latrines, taille, composition et stabilité des groupes sociaux, comportement de dispersion, comportements liés à la territorialité. Ces taux peuvent aussi varier suivant le sexe des animaux, au fil du temps et selon les saisons, et selon leur statut infectieux.

3.1.1 Une espèce difficile à étudier

Les méthodes classiques d'étude des mammifères (dénombrement, observation visuelle, capture) s'avèrent difficiles à mettre en œuvre chez le Blaireau, en raison de son utilisation de terriers, de son comportement nocturne et grégaire, mais également parce qu'il n'est pas possible d'identifier les individus visuellement (en l'absence de signe distinctif sur le pelage des individus). Des méthodes récentes (piégeages photo et vidéo, analyses génétiques) apportent de nouvelles connaissances, mais des incertitudes demeurent sur de nombreux aspects.

D'autre part, le Blaireau se caractérise par une forte plasticité comportementale (*i.e.* sa capacité à modifier son comportement au cours de la vie et au sein de la population) : l'organisation des populations varie fortement selon la qualité de l'habitat, en particulier selon la disponibilité en ressources alimentaires et la qualité des milieux disponibles pour creuser les terriers. Les connaissances acquises dans un site ne sont pas forcément transposables ailleurs. Or, une grande part des connaissances écologiques sur cette espèce provient de populations du sud-ouest de l'Angleterre et d'Irlande, qui sont caractérisées par des densités de blaireaux moyennes à très élevées, dans des écosystèmes particuliers. Ces connaissances ne sont donc pas toujours transposables ailleurs, en France en particulier.

3.1.2 Habitat et distribution

Le choix de l'habitat, et surtout celui de l'emplacement des terriers, semble déterminé par la nature du sol (meuble et drainant), la topographie (terriers installés en général en sommet de talus), la structure de la végétation (présence d'un couvert végétal), la sécurité des lieux, la proximité de l'eau et des ressources alimentaires. Si la majorité des terriers sont localisés en forêts de feuillus, le blaireau peut également élire domicile dans d'autres types de forêts, dans des milieux ouverts ou semi-ouverts tels que le bocage, les landes, les prairies ou pâtures, voire des zones cultivées. La présence humaine n'est pas un facteur dissuasif, s'il peut bénéficier d'un couvert végétal pour masquer les entrées de son terrier. Les ressources alimentaires ne sont pas toujours limitantes, le blaireau est un omnivore opportuniste, qui consomme à la fois des animaux (vers de terre, insectes, petits mammifères, batraciens, cadavres) et des végétaux (maïs, blé, fruits, tubercules), et s'adapte aux ressources alimentaires locales et saisonnières.

La distribution du Blaireau d'Europe va de la Grèce (au sud de l'Europe) jusqu'au centre de la Scandinavie et de la Carélie (au nord), et de la Péninsule Ibérique (à l'ouest) jusqu'à l'Oural et la mer Caspienne (à l'est) (Proulx *et al.* 2016)³. En France, le Blaireau est présent sur la presque totalité du territoire métropolitain, Corse exceptée.

3.1.3 Organisation sociale et structure spatiale

3.1.3.1 Organisation sociale

Le Blaireau est une espèce qui peut être solitaire, familiale ou communautaire, un nombre plus ou moins important d'individus pouvant cohabiter ensemble (Andrew W. Byrne *et al.* 2012). Cette plasticité dépend de la qualité de l'habitat et de la disponibilité des ressources alimentaires (Johnson *et al.* 2001, Revilla et Palomares 2002).

Dans le sud de l'Angleterre, la taille des groupes est comprise entre 3,3 et 8,8 adultes par groupe (Palphramand, Newton-Cross et White 2007, Roper 2010).

En Irlande du Nord et en République d'Irlande, la taille des groupes est comprise, selon les sites et les méthodes, entre 1,8 et 5,9 blaireaux adultes par groupe, en général trois à quatre individus (Andrew W. Byrne *et al.* 2012, Feore et Montgomery 1999).

Dans les régions méditerranéennes, boréales ou en zone de montagne, les blaireaux vivent en couple ou petits groupes (Brøseth, Bevanger et Knutsen 1997, Do Linh San, Ferrari et Weber 2007, Kauhala et Holmala 2011, Kowalczyk, Bunevich et Jedrzejewska 2000, Revilla et Palomares 2002, Rosalino, Macdonald et Santos-Reis 2004).

En France, les tailles des groupes sont très variables, de deux à huit adultes en fonction des densités et il n'est pas rare d'observer des individus seuls (Fischer communication personnelle, Jacquier *et al.* en cours). Une estimation sur 13 territoires en France est de $2,66 \pm 1,04$ individus / terrier principal (Jacquier *et al.* en cours) (cf. 1^{ère} partie - § 3.1.4).

Chaque groupe, appelé clan familial, occupe un terrier principal, le plus souvent terrier de reproduction, et fréquente un territoire commun. Le terrier principal est utilisé en quasi permanence et accueille les jeunes, il compte un nombre important de sorties, les gueules (en général plus de cinq et jusqu'à 50) et des signes de présence et d'activité sont très réguliers et importants (coulées, déblais, latrines (Andrew W. Byrne *et al.* 2012, Roper 1992)). D'autres terriers sont également utilisés mais de manière intermittente : les terriers annexes, à proximité du terrier principal (50 à 150 m) et utilisés par quelques individus, notamment par les adultes non reproducteurs lors de la période des naissances, les terriers secondaires (ou subsidiaires) en général à plus de 50 m des terriers principaux, et les terriers périphériques, distribués en bord de

³ En Turquie et au Sud du Caucase, il est remplacé par le Blaireau d'Asie sud-occidentale *Meles canescens* et à l'Est de la Mer Caspienne et de l'Oural par le Blaireau d'Asie nord-orientale *Meles leucurus*, deux espèces très proches et récemment identifiées génétiquement (Proulx *et al.* 2016)

territoire et utilisés de façon saisonnière, en relation avec l'exploitation de ressources alimentaires temporaires et éloignées du terrier principal. Ces derniers sont ainsi encore plus distants du terrier principal et constitués d'une ou deux gueules seulement. Les terriers principaux et annexes, peu distants les uns des autres (quelques dizaines à centaines de mètres) constituent un complexe de terriers occupé par un même groupe de blaireaux. En Irlande, les données de cinq sites d'études conduisent à 23 % de terriers principaux, 11 % de terriers annexes, 29 % de terriers secondaires et 36 % de terriers périphériques (Andrew W. Byrne *et al.* 2012). La classification des terriers est souvent délicate sur le terrain et a des conséquences lors d'estimations de densité (cf. 1^{ère} partie - § 3.1.4). Dans de nombreuses études, seuls deux types sont considérés : les terriers principaux, tous les autres types étant regroupés en 'non-principaux'.

Les suivis de groupes par télémétrie ont montré que, si l'on observe rarement des allées et venues permanents entre groupes (Rogers *et al.* 1998, Woodroffe, Macdonald et da Silva 1995), les excursions étaient régulières (Rogers *et al.* 1998, Roper, Ostler et Conradt 2003), notamment pour les accouplements (jusqu'à 50 % des paternités sont attribuées à des groupes voisins, Carpenter *et al.* (2005)). Les contacts entre individus d'un groupe sont réguliers et fréquents. Dans les Iles britanniques, en zone de moyenne densité (3,6 blaireaux/km²), des études utilisant des colliers enregistrant en permanence les contacts (définis par une distance de moins de trois mètres séparant les individus) entre individus équipés (Böhm, Hutchings et White 2009, O'Mahony 2015) ont évalué la fréquence des contacts intragroupe et intergroupes. Dans ces deux études, les contacts intragroupes sont réguliers, en moyenne de huit à 30 contacts intragroupe, avec des maximas de 57 contacts par jour. La durée moyenne quotidienne des contacts intragroupes va de sept à 49 minutes (une heure et demie au maximum), avec des pics en début et toute fin de nuit. L'intensité des contacts est influencée par l'individu, le groupe, la saison (plus de contacts en automne), mais semble indépendante de la taille du groupe. Les contacts intergroupes, qui semblent concerner toutes les catégories d'individus, sont en revanche peu fréquents et évalués à 0,06 contact par jour dans Böhm, Hutchings et White (2009) et n'ont été observés qu'entre groupes voisins dans l'étude de O'Mahony (2015).

Cependant, par une autre technique comptabilisant les colocalisations entre blaireaux à moins de 60 m et dans une zone de très forte densité (40 blaireaux/km²), Ellwood *et al.* (2017) ont montré en Angleterre que, même si la majorité (84 %) des contacts entre individus avait lieu au sein d'un même groupe au niveau du terrier du clan, 16 % ont été enregistrés entre membres de groupes voisins près des latrines ou sur des terriers. Ces patrons de contacts se sont par ailleurs montrés stables au cours des semaines et des saisons. Il existerait donc une connexion, à l'échelle de territoires de plusieurs groupes, entre groupes voisins, notamment *via* des interactions au niveau des latrines, sans que ces interactions soient liées à la défense de territoire, au moins dans des zones de forte densité.

3.1.3.2 Rythme d'activité

Le Blaireau est un animal nocturne et crépusculaire (Neal et Cheeseman 1996). Il est actif la majeure partie de la nuit et prospecte des zones précises en empruntant des cheminements réguliers dans son domaine (laissant des traces habituellement appelées « coulées »). L'activité est ralentie, voire stoppée, pendant plusieurs jours ou semaines lors de grands froids, et pendant plusieurs mois dans les zones aux climats continentaux marqués (Kowalczyk, Jędrzejewska et Zalewski 2003). Dans les régions du sud au climat doux, ils peuvent être actifs toute l'année (Revilla *et al.* 1999) avec des patrons d'activité variables selon la saison et les individus (Noonan *et al.* 2014).

3.1.3.3 Domaines d'activité et déplacements

La taille des domaines d'activité varie considérablement d'une région à l'autre, notamment en fonction de l'abondance et de la distribution spatiale des ressources alimentaires. Si, dans le sud de l'Angleterre, un groupe social peut limiter sa fréquentation à 20 hectares, dans des régions moins favorables, les individus, quelquefois solitaires, utilisent jusqu'à plusieurs centaines d'hectares (Andrew W. Byrne *et al.* 2012, Do Linh San, Ferrari et Weber 2007). Pour un même

individu, la taille du domaine varie également selon les saisons et diminue en hiver, où l'activité est plus limitée.

Les distances parcourues par les blaireaux sont le plus souvent d'environ un à deux kilomètres par nuit (Byrne, Quinn, *et al.* 2014, O'Mahony 2014), notamment en France (Payne 2014), mais peuvent atteindre 6 à 7,5 km en deux nuits (O'Mahony 2014, Byrne, Quinn, *et al.* 2014). Au Royaume-Uni, dans les zones où des éliminations importantes de blaireaux ont eu lieu, ou en bordure de ces zones, des déplacements jusqu'à 15 km ont été observés (Woodroffe *et al.* 2006, Carter *et al.* 2007).

Une étude récente en Irlande (Gaughran *et al.* 2018) a également mis en évidence des blaireaux mâles présentant un comportement de « super explorateurs » (« *super-rangers* ») qui se déplacent régulièrement sur des distances beaucoup plus longues, établissant des domaines d'activités très grands, recouvrant plusieurs groupes familiaux pendant des périodes parfois longues (deux à 36 mois). Ces individus représentaient 22 % des animaux mâles suivis. Ces explorations ne correspondaient pas à des excursions temporaires lors de la période des accouplements ou pour la recherche de nourriture, ni à des excursions avant dispersion définitive.

3.1.3.4 Dispersion

Les analyses génétiques ont permis d'étudier la dispersion à vaste échelle et d'apporter des éléments nouveaux. D'après une méta-analyse portant sur 16 territoires d'étude en République d'Irlande (Byrne, Quinn, *et al.* 2014), les distances de dispersion sont en moyenne de 2,6 km, avec un maximum de 22,1 km. Les résultats d'études en Angleterre et en République d'Irlande concernant un effet du sexe sont contradictoires (Byrne, Quinn, *et al.* 2014, Frantz, Do Linh San, *et al.* 2010, Pope *et al.* 2006). De même que les mouvements en dehors des territoires augmentent à mesure que les densités baissent (notamment par suite d'élimination), la dispersion et l'immigration vers les territoires vacants augmentent à mesure que les densités baissent (Frantz, Pope, *et al.* 2010, Pope *et al.* 2007, Sleeman, Davenport, More, Clegg, Griffin, *et al.* 2009, Tuytens, Delahay, *et al.* 2000). Les rivières (de moins de 50 m de large) et les petites routes ne semblent pas constituer de barrière pour le Blaireau (Sleeman, Davenport, More, Clegg, Griffin, *et al.* 2009), alors que les routes à trafic rapide et les autoroutes sont une source de mortalité importante (Clarke, White et Harris 1998).

3.1.3.5 Marquage du territoire

Les blaireaux déposent leur fèces la plupart du temps dans des latrines, trous creusés dans la terre pouvant être utilisés plusieurs fois, par deux voire trois groupes, et caractéristiques de l'espèce. Ces latrines sont souvent groupées soit à proximité des terriers, soit en périphérie des territoires où elles ont un rôle dans le marquage du territoire d'un groupe familial par la communication olfactive entre animaux (Balestrieri, Remonti et Prigioni 2011, Roper *et al.* 1993). Leur utilisation semble varier en fonction de la saison, en relation probable avec le cycle de reproduction, avec un pic d'utilisation en période de rut (Balestrieri, Remonti et Prigioni 2011). Les dépôts d'urine et de fèces se font préférentiellement au niveau de lisières et de ruptures de paysage (Hutchings et Harris 1999).

En Angleterre, les études suggèrent que les blaireaux vivent en groupes qui défendent un territoire (Tuytens, Delahay, *et al.* 2000), et des rencontres agressives entre individus de groupes différents peuvent survenir. Ces contacts agressifs se traduisent par des morsures plus ou moins sévères. Les morsures sont plus fréquentes chez les adultes que chez les jeunes, à mesure que l'âge augmente, et chez les mâles où elles sont plus souvent multiples (Delahay *et al.* 2006, Macdonald *et al.* 2004). Mais dans des populations perturbées par des prélèvements, la fréquence des morsures augmente pendant les phases de recolonisation (Delahay *et al.* 2006). La fréquence des morsures, surtout chez les mâles, augmente lorsque la densité augmente (Macdonald *et al.* 2004). Les morsures interviennent également aux périodes d'accouplement avec des fréquences augmentées chez les mâles en fin d'hiver et en début d'automne (Cresswell *et al.* 1992), patron non retrouvé chez les femelles.

3.1.4 Densité

L'estimation de la densité est soumise à des contraintes méthodologiques. La méthode de référence, la capture-marquage-recapture, nécessite de capturer à plusieurs reprises une forte proportion d'animaux, ce qui la rend difficile à mettre en place sur le terrain et inapplicable à vaste échelle ou à faible densité. Quelques études de ce type ont cependant montré qu'il existait une bonne corrélation entre les densités en blaireaux et les densités en indices de présence, en particulier les terriers (Sadler *et al.* 2004, Wilson *et al.* 2003, Tuytens *et al.* 2001).

Actuellement, les méthodes les plus couramment utilisées reposent sur la collecte des indices de présence, en particulier le dénombrement des terriers principaux (Newton-Cross, White et Harris 2007, Schley, Schaul et Roper 2004), couplé à une estimation de la taille des groupes familiaux par terrier (nombre de blaireaux fréquentant un terrier).

Plutôt qu'à une densité en individus, l'estimation des densités en terriers principaux est à relier aux densités en groupes familiaux. L'hypothèse est qu'il existe un terrier principal par groupe familial et une première difficulté est de différencier les terriers principaux des autres types de terriers. Les estimations d'abondance de blaireaux au Royaume-Uni et en République d'Irlande sont souvent basées sur des dénombrements de terriers (Byrne, Acevedo, *et al.* 2014, Judge *et al.* 2014, Smal 1995), en particulier des terriers principaux actifs.

Pour estimer une densité en individus, il convient d'estimer en outre la taille des groupes familiaux qui peut ne pas être liée à la densité en terriers. Les estimations les plus récentes de tailles de groupe ont été produites en employant des pièges photographiques et/ou vidéos (permettant l'estimation d'un nombre minimal d'adultes correspondant au nombre maximal d'individus différents observés sur une photo ou vidéo), ou des méthodes non invasives de récolte d'échantillons (poils ou fèces) en vue d'analyses génétiques. Cette dernière méthode a été appliquée dans les zones de fortes densités (Frantz *et al.* 2004, Judge *et al.* 2014, Scheppers *et al.* 2007) comme de faibles densités (Balestrieri *et al.* 2010, Frantz *et al.* 2003), et s'avère prometteuse (Judge *et al.* 2014). Les estimations de taille de groupe sont parfois très variables, y compris sur un même site. Dans les régions méditerranéennes, boréales ou en zone de montagne, les blaireaux vivent en couple ou petits groupes (Brøseth, Bevanger et Knutsen 1997, Do Linh San, Ferrari et Weber 2007, Kauhala et Holmala 2011, Kowalczyk, Bunevich et Jedrzejewska 2000, Revilla et Palomares 2002, Rosalino, Macdonald et Santos-Reis 2004). Dans ces régions, les blaireaux utilisent des terriers plus petits, et l'identification des terriers principaux est parfois difficile (Lara-Romero, Virgos et Revilla 2012). Ainsi, les estimations de densité fondées sur les dénombrements de terriers et les comparaisons entre territoires différents doivent être considérées avec précaution.

Au final, la densité varie fortement selon les régions et les milieux, à la fois du fait de la densité de terriers et de la taille des groupes.

- Dans le sud de l'Angleterre, la densité des terriers va de 0,9 à 10,5 terriers /km², la taille des groupes est comprise entre 3,3 et 8,8 adultes par groupe et la densité des blaireaux varie de cinq à plus de 30 blaireaux par km², les densités les plus fortes étant rencontrées dans le Gloucestershire, au cœur de la zone enzootique de TB (Palphramand, Newton-Cross et White 2007, Roper 2010).

En Irlande du Nord et République d'Irlande, la taille des groupes est comprise, selon les sites et les méthodes, entre 1,8 et 5,9 blaireaux adultes /groupe, en général 3 à 4 individus, et la densité en terriers principaux varie entre 0,34 et 2,27 terriers /km² (Andrew W. Byrne *et al.* 2012, Feore et Montgomery 1999). La densité des individus est évaluée à 0,72 à 11,9 adultes par km² selon les régions pour une moyenne de 1,9 blaireaux /km² (Feore et Montgomery 1999, Sleeman, Davenport, More, Clegg, Collins, *et al.* 2009).

- Sur le continent européen (hors France), les estimations de taille de groupe sont en général plus faibles qu'au Royaume-Uni avec une moyenne de 2,35 adultes par terrier (synthèse de résultats de territoires de Belgique, Pays-Bas, Allemagne, Suisse, Luxembourg, Portugal,

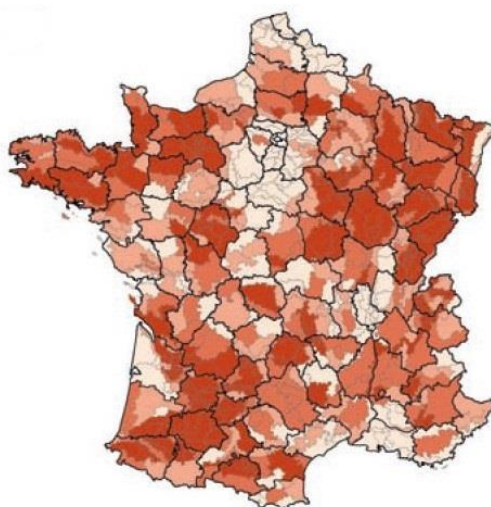
Pologne *in* Andrew W. Byrne *et al.* (2012)). La différence importante de densité entre les populations continentales et britanniques, outre le fait que l'espèce est protégée depuis 1973 au Royaume-Uni, pourrait s'expliquer par le climat plus doux et humide régnant outre-manche (Macdonald et Newman 2002) et par la prédominance des prairies en zone agricole (Johnson, Jetz et Macdonald 2002). Ces deux facteurs génèrent des conditions idéales pour la croissance des vers de terre, qui constituent la proie principale des blaireaux dans les îles britanniques, et une proie importante en France.

En Espagne, en Italie et au Portugal, dans des zones au climat méditerranéen, la densité est beaucoup plus faible, entre 0,23 et 0,67 blaireaux /km² (Lara-Romero, Virgos et Revilla 2012, Revilla *et al.* 1999, Rosalino, Macdonald et Santos-Reis 2004).

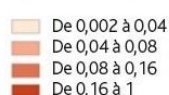
Dans les régions forestières d'Europe centrale ou en zone de montagne, la densité est le plus souvent estimée entre 0,2 et 0,9 individus /km² (Aaris-Sørensen 1995, Kowalczyk *et al.* 2003, Seiler, Lindström et Stenström 1995, Sidorovich, Rotenko et Krasko 2011).

Ailleurs en Europe, la densité des adultes varie entre 0,2 et 2,4 /km² (Schley, Schaul et Roper 2004, Keuling *et al.* 2011).

- En France, un travail de modélisation à partir des données d'observations collectées à l'ONCFS, intégrant notamment un effort de prospection, a permis d'obtenir les premières cartes d'indices de densité sur la période 2001-2010 (Calenge *et al.* (2015), Figure 2a). Les indices de densité sont estimés par petite région agricole (PRA - 703 en France) et correspondent à des valeurs relatives (comprises entre 0 et 1), comparables d'une région à l'autre mais sans pouvoir donner une valeur absolue en nombre d'individus par km². Les indices sont très variables d'une région à l'autre. Les indices les plus élevés se situent en Normandie, dans le Nord-est et dans le Sud-ouest. Cette modélisation a également permis d'évaluer des tendances d'évolution de l'indice entre les périodes 2004-2008 et 2009-2012 (Calenge *et al.* (2016), Figure 2b).
 - ✓ Au niveau national, les indices de densité étaient en hausse dans 45 % des PRA entre 2004-2008 et 2009-2012 et en baisse dans 22 %. Les régions où les indices ont augmenté sont réparties sur l'ensemble du territoire. L'ensemble de ces analyses permettent de conclure qu'il n'a pas été observé de baisse importante des populations au cours de cette période. En 2014, le système de collecte des observations des agents ONCFS a changé et entraîné une baisse importante des données collectées, pour le Blaireau comme pour tous les autres petits et moyens carnivores suivis. Il n'a pas été possible d'estimer les tendances sur la période la plus récente (2013-2017) du fait de ce



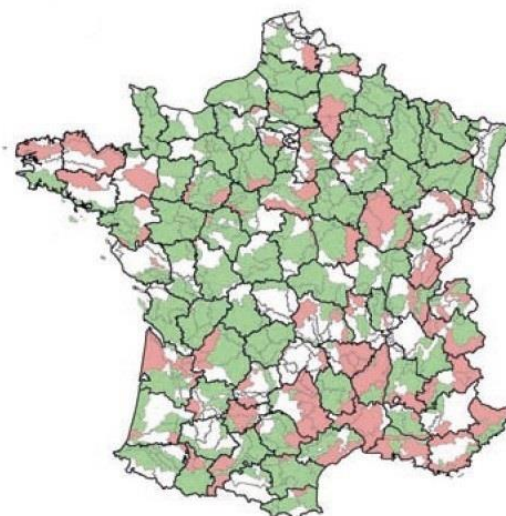
Répartition par quartile de l'indice de densité



changement de méthode de collecte.

a

Figure 2 a- Indice de densité (de 0 à 1) du Blaireau en « carnets de bord » de l'ONCFS collectées entre 2004-2008 et 2009-2012
Modélisation de l'évolution de l'indice de densité du Blaireau et 2009-2012 (Calenge et al. 2015)



Évolution de l'indice de densité entre 2004-2008 et 2009-2012

■ Augmentation de l'indice de plus de 20 % (probabilité $\geq 0,60$)
 ■ Baisse de l'indice de plus de 20 % (probabilité $\geq 0,60$)
 □ Autre cas

- Un travail spécifique sur le Blaireau (Jacquier et al. 2015) vise à identifier les facteurs environnementaux expliquant ces variations nationales. Dans les zones de faible altitude (entre 0 et 400 m), les indices de densité sont liés à des facteurs biotiques : arbres, vergers et de prairies. Dans les zones plus montagneuses (au-dessus de 400 m), les indices diminuent dans les sols à faible fertilité (précipitations annuelles fortes et températures basses).
- ✓ A une échelle plus locale, jusqu'à présent, les indices de présence du Blaireau concernaient l'espace (sur 1 à 10 km²), sans véritable planification. En raison de nombreuses limites méthodologiques, la densité de blaireaux trouvées en Europe occidentale, variant entre 0,1 à 7,81 blaireaux adultes /km² (Weber 2007, Henry, Lafontaine et Mouches 1997). Depuis 2010, un programme d'étude a été mis en place par l'ONCFS, en collaboration avec différents partenaires (Université Lyon 1-LBBE, Anses Nancy, FDC) afin d'estimer la densité de blaireaux sur 10 à 15 territoires d'étude d'environ 50 km². Le protocole comprend d'une part l'estimation de la densité en terriers actifs par échantillonnage des zones d'étude et application de la méthode Distance Sampling (Buckland *et al.* 1993) et, d'autre part, l'estimation de la taille des groupes sur une vingtaine de terriers actifs par zone, par piégeage photographique et par récolte de poils et de fèces en vue d'une identification génétique individuelle (ne permettant pas de distinguer jeunes et adultes). Les résultats (Jacquier *et al.* soumis) indiquent une densité variant de 0,99 à 7,81 blaireaux adultes /km² sur les 13 territoires non situés dans des régions méditerranéennes et des densités totales (adultes et jeunes) variant de 1,3 à près de 14 individus /km². Les densités observées en France se rapprochent donc des ordres de grandeur mesurés en Irlande. La taille des groupes dans les terriers principaux est estimée en moyenne à $2,66 \pm 1,04$ individus/terrier principal (y compris les jeunes de l'année) avec des maximas pouvant atteindre huit individus par terrier.

3.1.5 Reproduction et dynamique des populations

La reproduction chez le Blaireau, comme chez la plupart des mustélidés est caractérisée par une ovo-implantation différée c'est-à-dire qu'après accouplement et fécondation, le développement des embryons (au stade blastocystes) est stoppé, l'implantation dans la muqueuse utérine ne reprenant qu'après plusieurs mois (11 mois maximum). Les femelles porteuses de blastocystes peuvent entrer en œstrus et s'accoupler, conduisant à des phénomènes de superfétation (implantation de nouveaux embryons dans un utérus qui en contient déjà, Stuart *et al.* (2010), Yamaguchi, Dugdale et Macdonald (2006)). Ainsi des accouplements sont possibles toute l'année (Corner *et al.* 2015) et les pics en fin d'hiver décrits en Angleterre (Cresswell *et al.* 1992) ou en Suède (Ahnlund 1980) ne semblent pas constants. Après une période de repos embryonnaire, le développement des fœtus reprend entre décembre et mi-janvier. La durée de gestation est de six à sept semaines. La période des naissances s'étend essentiellement de mi-janvier à mi-mars, avec un pic dans la première moitié de février (76 % des naissances dans le sud de l'Angleterre, Neal et Cheeseman (1996)) et des variations d'une année à l'autre (Whelan et Hayden 1993). Sur une vaste échelle géographique, la période des naissances est corrélée à la sévérité de l'hiver, avec un pic variant de début janvier au sud de l'Espagne, fin janvier au sud-ouest de la France, première semaine de mars en Suède jusqu'à fin mars voire avril dans certaines parties de l'ex-

URSS (Neal et Cheeseman 1996, Revilla *et al.* 1999). La femelle donne naissance à un à cinq jeunes, le plus souvent deux ou trois, dans le terrier principal. La proportion de femelles gestantes est susceptible de varier fortement, en fonction des disponibilités alimentaires et de l'organisation sociale. Les jeunes commencent à sortir du terrier vers huit semaines, plutôt une fois la nuit complètement tombée, puis vers 12 semaines à la tombée de la nuit comme les autres membres du groupe. Le comportement de toilettage apparaît vers 11 semaines, la recherche de proies au sol et le marquage entre neuf et 12 semaines. A 16 semaines, les jeunes présentent tous les comportements des adultes. D'après Roper (2010), le sevrage a lieu vers 12 semaines, le plus souvent entre mai et juin, mais peut s'étaler d'avril à juin. Cependant les jeunes peuvent accompagner leur mère à la recherche de nourriture pendant plusieurs mois.

	janvier	février	mars	avril	mai	juin	juillet	août	sept	oct	nov	déc.
Femelles adultes		Mise bas- Rut	Ovo-implantation différée - autres accouplements possibles									Gestation (6-7 sem)
Jeunes			Sortie des jeunes (8 sem)		Sevrage (12 sem)		Comportement proche des adultes (16 sem)					

Figure 3 Calendrier de reproduction et d'élevage des jeunes chez le Blaireau

Selon les études et peut-être la densité, il y a ou non des différences dans le succès de reproduction entre femelles primipares et adultes plus âgées (Carpenter *et al.* 2005, Corner *et al.* 2015). La proportion de femelles gestantes est susceptible de varier fortement, en fonction des disponibilités alimentaires et de l'organisation sociale. Les paramètres démographiques les plus importants sont la survie adulte et la survie juvénile (Macdonald et Newman 2002, Macdonald *et al.* 2009) (étude sur une population à densité forte), ce qui signifie que des modifications de la survie adulte ou juvénile vont entraîner de grandes variations du taux d'accroissement d'une population. Une étude récente a montré que les conditions climatiques jouent un rôle essentiel (Macdonald *et al.* 2010) dans la dynamique de populations, avec (1) un effet significatif des précipitations en fin d'été et de la température en fin d'hiver sur la survie (juvénile et adulte) et (2) un effet des précipitations et de la température au printemps, mais également des conditions climatiques l'automne précédent, sur la fécondité. Enfin, la densité semble être un facteur de régulation très important de la dynamique globale de la population : après des campagnes d'élimination, il semble que les populations de blaireaux soient capables de se reconstituer en trois à six ans (Tuytens, Macdonald, *et al.* 2000).

3.2 Réceptivité, sensibilité à *M. bovis*, voies d'infection et d'excrétion

Les blaireaux sont considérés comme très réceptifs à l'infection par *M. bovis* (Corner *et al.* 2007). Comme chez de nombreuses espèces, la voie d'infection majeure est la voie respiratoire par inhalation d'aérosols infectieux. Dans une population naturellement infectée, il existe une autre voie de transmission, *via* les morsures que peuvent s'infliger entre eux les individus, notamment les mâles (*cf.* partie 1 - § 3.1.3.5) (Corner, Murphy et Gormley 2010, Gallagher et Clifton-Hadley 2000, Gallagher *et al.* 1998, Jenkins, Cox et Delahay 2012). La voie digestive semble minoritaire. L'influence d'autres agents pathogènes sur la réceptivité et la sensibilité du Blaireau à la tuberculose n'est pas connue.

L'évolution de l'infection dépend en partie de la voie d'entrée de *M. bovis*. L'infection pulmonaire par aérosol entraîne une maladie respiratoire chronique et les animaux infectés peuvent exprimer divers états pathologiques allant d'une infection subclinique latente (*i.e.* aucune lésion visiblement décelable ou manifestation clinique de la maladie) à une maladie modérée (lésions pulmonaires et extrapulmonaires de taille limitée, et peu ou pas de signe clinique de la maladie), et jusqu'à une maladie grave avec des lésions généralisées à plusieurs organes et des signes cliniques généraux (Gallagher et Clifton-Hadley 2000). En revanche, l'infection par morsure entraîne une maladie d'évolution plus rapide avec des lésions typiquement généralisées (Gallagher et Clifton-Hadley 2000, Corner *et al.* 2012).

Dans une population naturellement infectée, la forme latente prédomine et peu de blaireaux montrent des lésions macroscopiques, bien que des différences existent entre régions. Par exemple, en Angleterre et en République d'Irlande, les études rapportent des lésions visibles chez 20 à 40 % des blaireaux positifs (*i.e.* reconnus infectés par une méthode directe) (Jenkins *et al.* 2008, Murphy *et al.* 2010). En Espagne, un blaireau sur huit positifs a présenté des lésions (Balseiro *et al.* 2011). En France, entre 2012 et 2017, la proportion moyenne de blaireaux infectés par *M. bovis* et présentant des lésions s'est élevée à 21,5 % (Réveillaud *et al.* 2018). Il faut noter que, sur le terrain, les jeunes (de moins d'un an) présentent proportionnellement plus de lésions macroscopiques que les adultes (Delahay *et al.* 2013, Jenkins *et al.* 2008). La majorité des blaireaux infectés est donc capable de contenir l'infection et de limiter sa progression, seul l'examen histologique permet alors de détecter des microlésions, le plus souvent granulomateuses (Gallagher *et al.* 1998, Gavier-Widen *et al.* 2001, Jenkins *et al.* 2008). Ces lésions se localisent généralement dans les poumons et les nœuds lymphatiques trachéobronchiques, médiastinaux et céphaliques. Lors de généralisation de la maladie, ou d'infection par morsure, les organes les plus souvent touchés sont les nœuds lymphatiques de la tête et du corps (hépatiques, inguinaux, scapulaires et mésentériques). En cas d'infection sévère généralisée, des organes tels que le foie, la rate et les reins peuvent être lésés (Balseiro *et al.* 2011, Corner, Murphy et Gormley 2010, Gallagher et Clifton-Hadley 2000, Jenkins *et al.* 2008, Murphy *et al.* 2010, Payne *et al.* 2013, Réveillaud *et al.* 2018).

Les blaireaux peuvent excréter *M. bovis* via les aérosols, la salive et, plus rarement, par voie urinaire, fécale et via les exsudats des blessures. La sévérité des lésions est corrélée avec l'intensité d'excrétion du bacille (Corner, Murphy et Gormley 2010). Des animaux présentant des lésions miliaires peuvent excréter 200 000 bactéries par millilitre de sécrétion bronchique, ou par millilitre d'urine lorsque les reins sont touchés (Corner, Murphy et Gormley 2010, Gallagher *et al.* 1998). Lorsque les lésions ont atteint ce stade, l'excrétion peut être continue, intense et s'opérer par différentes voies, on parle de blaireaux « super excréteurs » (Delahay *et al.* 2013, Payne 2014). Cependant, les blaireaux ayant uniquement des microlésions peuvent également excréter de façon moins intense et intermittente. La transmission de l'infection ne s'explique donc pas uniquement par les blaireaux « super excréteurs », qui sont le plus souvent minoritaires, mais également par les blaireaux sans lésion visible qui excrètent dans une moindre mesure, mais sont plus nombreux (Delahay *et al.* 2013, Gallagher et Clifton-Hadley 2000, Gavier-Widen *et al.* 2009, Jenkins *et al.* 2008, Gormley et Corner 2017). Le passage du statut d'infecté non excréteur à celui d'excréteur semble lié à des facteurs de stress physiologique, et il a été montré que le nombre de blaireaux excréteurs augmentait significativement au printemps, probablement en lien avec la sortie de l'hiver (période de plus mauvaise condition corporelle), la lactation chez les femelles, la défense de territoire chez le mâle et la recherche de partenaires sexuels chez les deux sexes (Delahay *et al.* 2013). Le succès reproducteur des femelles ne semble pas affecté par l'infection. La survie des femelles infectées, et donc l'excrétion de *M. bovis*, sont même plus longues que celles des mâles. La transmission de *M. bovis*, notamment aux jeunes en période post-natale (transmission pseudo-verticale), semble possible (Tomlinson *et al.* 2013) mais n'a pas été démontrée expérimentalement.

3.3 Dynamique intraspécifique de la transmission de *M. bovis* chez les blaireaux

3.3.1 Dynamique intragroupe

Comme attendu, en conséquence des fréquents contacts directs qui existent entre individus d'un même groupe (*cf.* 1^{ère} partie - § 3.1.3.1), compatibles avec la transmission de *M. bovis*, la présence de blaireaux excréteurs dans le groupe, mâles ou femelles, augmente le risque d'infection (Benton *et al.* 2016, Vicente *et al.* 2007). Pour les jeunes, ce risque est d'autant plus important que les individus excréteurs leur sont apparentés, probablement en lien avec des interactions parentales plus fortes (Benton *et al.* 2016). Certains auteurs anglais observent que plus la taille du groupe augmente, plus le risque pour un individu de s'infecter diminue (Benton *et al.* 2016, Woodroffe *et al.* 2009), mais d'autres n'observent pas cette relation (Delahay *et al.* 2013,

Vicente *et al.* 2007). Il faut cependant noter que toutes ces études ont été conduites en Angleterre en zone enzootique où les densités de blaireaux sont fortes et les taux de prévalence élevés.

3.3.2 Dynamique intergroupes

L'infection est plus souvent présente chez les individus moins stables spatialement (immigrant, isolé du reste du groupe et utilisant davantage les terriers secondaires), sans qu'il soit possible de déterminer si ces comportements sont une cause ou une conséquence de l'infection tuberculeuse (Vicente *et al.* 2007, Weber, Bearhop, *et al.* 2013, Weber, Carter, *et al.* 2013, Woodroffe *et al.* 2009). Les mouvements intergroupes peuvent correspondre à une activité reproductrice, entraînant un stress qui peut engendrer une diminution de l'immunocompétence (Martin 2009) et donc augmenter la réceptivité à *M. bovis* ou faire passer un individu du statut infecté non excréteur à excréteur. Ces mouvements peuvent également être accrus lors de perturbations de la structure sociale du fait d'abattages, favorisant ainsi les échanges entre groupes et le risque de transmission de l'infection (Carter *et al.* 2007). L'exploration extraterritoriale favorise les contacts agressifs se traduisant par des morsures qui peuvent être un mode de transmission important (cf. 1^{ère} partie - § 3.2). En outre, des auteurs britanniques observent que les blaireaux infectés et malades sont porteurs d'un plus grand nombre de morsures, mais l'on ne sait pas si les animaux malades sont plus souvent mordus ou si les morsures favorisent l'apparition de la maladie (Delahay *et al.* 2013, Jenkins, Cox et Delahay 2012, Vicente *et al.* 2007).

La mobilité des individus, particulièrement ceux qui sont infectés, induit une connexion entre groupes. Cette connexion est d'autant plus importante entre groupes voisins. Elle contribue à disséminer l'infection et à expliquer le lien entre les mouvements intergroupes et une augmentation de l'incidence au sein d'une population donnée (Vicente *et al.* 2007, Weber, Bearhop, *et al.* 2013).

Enfin, la transmission intergroupes peut survenir par contact indirect *via* l'exploration des latrines des groupes voisins ou la fréquentation de points d'alimentation par différents groupes sociaux (agrainage, abreuvoirs et mangeoires des bovins par exemple) (Drewe *et al.* 2013, Payne *et al.* 2017, Ellwood *et al.* 2017).

A l'échelle individuelle, la transmission intragroupe est plus importante que la transmission intergroupes. A l'échelle populationnelle, la stabilité des groupes et la connexion entre groupes sont des déterminants plus importants du risque d'infection que la taille des groupes en elle-même. La transmission et la persistance de *M. bovis* au sein d'une population de blaireaux ne semblent donc pas relever d'un processus lié exclusivement à la densité des animaux, mais de systèmes plus complexes faisant intervenir :

- le comportement social et spatial qui sous-tend la fréquence des contacts intragroupe et intergroupes ;
- la structure du groupe (adultes, jeunes, et liens de parenté existant entre eux) ;
- la proportion d'animaux infectés non excréteurs et d'animaux infectés excréteurs, elle-même influencée par la période de l'année (stress physiologique, période de reproduction, d'hivernation ou d'exploration).

Cependant, à taux de prévalence égal, le nombre de blaireaux infectés augmente avec la densité et la probabilité de transmission aux autres hôtes, notamment les bovins, est donc *a priori* plus importante. L'interface existant entre ces différents hôtes est alors un facteur essentiel (cf. 1^{ère} partie - § 3.4.2).

3.4 Dynamique interspécifique de la transmission de *M. bovis*

La dynamique interspécifique de la transmission de *M. bovis* entre populations d'individus d'espèces différentes est fonction :

- des rôles épidémiologiques des espèces en présence. Ces rôles sont le résultat de facteurs spécifiques (pour chaque espèce : voies de contamination et doses infectantes, emplacement et structure des lésions, voies, niveau, fréquence et durée d'excrétion) et

populationnels (nombre d'animaux infectés et nombre d'animaux sensibles dans la ou les populations),

- de l'interface entre les populations des différentes espèces qui conditionnera notamment la nature et la durée de l'interaction directe ou indirecte entre hôtes infectés et sensibles non infectés, mais aussi des facteurs comme la viabilité des bacilles excrétés.

3.4.1 Rôle épidémiologique des autres espèces

3.4.1.1 Bovins

Mycobacterium bovis a comme hôte préférentiel les bovinés. La TB dans cette sous-famille est une maladie infectieuse d'évolution lente et chronique, le plus souvent cliniquement silencieuse. L'état de tuberculose infection (sans lésion ni signe clinique) peut persister pendant des années, voire toute la vie de l'animal. Des poussées aiguës peuvent toutefois survenir, qui accélèrent et aggravent l'évolution.

La réceptivité est plus grande chez les jeunes animaux et chez les animaux en mauvais état général. Par voie sous cutanée, il a été montré que quelques centaines de bacilles pouvaient infecter un bovin. Chez les bovins, la voie respiratoire est beaucoup plus efficace que la voie digestive. Alors que l'inoculation d'une dose unique de bacille tuberculeux peut n'entraîner que des lésions bénignes évoluant vers la stabilisation voire l'élimination, des doses plus faibles mais répétées dans le temps favorisent l'évolution d'une tuberculose évolutive (Phillips *et al.* 2003).

L'excrétion du bacille chez les bovins se fait majoritairement par voie respiratoire en lien avec l'atteinte principalement pulmonaire chez cette espèce (Gannon, Hayes et Roe 2007), sous forme de jetage, de salive et d'expectorations. Un faible nombre de bovins infectés excrètent également dans leur lait (environ 2 à 5 %) (Anses 2010). Le sperme et les sécrétions utérines peuvent exceptionnellement être virulents (cas d'épididymite notamment ou de métrite tuberculeuse).

Au niveau de l'élevage, les facteurs de risque de TB ont été étudiés dans de nombreuses zones infectées (pour des revues voir Broughan *et al.* (2016), Humblet, Boschioli et Saegerman (2009), Skuce, Allen et McDowell (2012)) dont la France (Bekara *et al.* 2016, Marsot *et al.* 2016, Palisson, Courcoul et Durand 2016). Bien que les résultats de ces études puissent varier selon les régions du fait de différences entre les pratiques d'élevage, les programmes de lutte et les situations épidémiologiques, plusieurs facteurs de risque majeurs ont été régulièrement rapportés :

- l'historique d'infection, déterminant un risque de résurgence, majoritairement imputable aux animaux dont l'infection n'a pas été dépistée lors d'assainissement par abattage partiel, même si la persistance de la bactérie dans l'environnement peut également jouer un rôle ;
- l'introduction de bovins provenant d'autres élevages (supposés indemnes), avec un niveau de risque augmenté lorsque les animaux introduits sont plus âgés, et si les élevages d'origine sont situés dans des zones infectées ou si la maladie y est détectée dans les années qui suivent l'achat ;
- la taille de l'élevage, qui augmente la fréquence des contacts entre les animaux de l'élevage (et donc la transmission intra-élevage ainsi que la probabilité de détection de l'infection dans l'élevage). Elle est également liée à la taille du parcellaire (et donc à la probabilité d'avoir un voisin de pâture infecté et/ou d'être en contact avec des animaux sauvages infectés), ainsi qu'à la fréquence des introductions d'animaux ;
- l'élevage laitier, ayant un risque d'infection plus élevé que l'élevage allaitant en Nouvelle-Zélande et au Royaume-Uni : le stress lié à la production intensive et les contacts entre bovins plus intenses lors de la traite augmenteraient la transmission intra-élevage de *M. bovis*. De plus, la contention étant plus aisée, le dépistage de l'infection est facilité. Ainsi, les élevages infectés seraient détectés plus facilement et rapidement en élevage laitier qu'en élevage allaitant. En France, cet élément explique en partie un assainissement plus rapide en élevage laitier qu'en élevage allaitant sur la période 1965-2000. Actuellement, la grande majorité des élevages détectés infectés sont des élevages allaitants, du fait notamment :

- ✓ de leur taille plus importante, de la durée de vie plus longue des animaux ;
- ✓ des contacts directs et indirects entre bovins des élevages voisins au pâturage (voisinage fil à fil ou partage de pâtures, de points d'eau, de matériel, *etc.*) ;
- ✓ des possibilités augmentées de contact avec la faune sauvage infectée, ou avec un environnement (au sens large : sol, points d'abreuvement, réserves d'aliment, mangeoires, pierre à sel...) contaminé par des individus excréteurs, les contacts indirects semblant être beaucoup plus fréquents que les contacts directs.

3.4.1.2 Autres espèces domestiques

• **Caprins**

La tuberculose chez la chèvre est due à *M. bovis* ou à *M. caprae* (exceptionnellement à *M. tuberculosis* - Kassa *et al.* (2012)) et a une distribution mondiale. En Europe pour la période récente, sa présence a été rapportée en Grèce, en Italie, en Espagne, au Portugal et au Royaume-Uni. Les chèvres infectées peuvent initialement présenter une toux sèche, un amaigrissement progressif et occasionnellement une diarrhée ; la maladie peut être fatale (Bezoz *et al.* 2012). L'examen *post mortem* des animaux infectés révèle fréquemment des lésions de diverses tailles, de couleur jaune pâle-blanc, caséuses ou caséocalcaires, souvent encapsulées, particulièrement dans les poumons et les nœuds lymphatiques médiastinaux et mésentériques. Dans quelques pays européens comme la Grèce, l'Espagne ou le Portugal, où le taux de prévalence de la tuberculose de petits ruminants est élevé, il peut y avoir un fort risque de transmission de bactéries entre les bovins et les petits ruminants, en particulier quand les deux espèces partagent des pâtures (EFSA 2009). Néanmoins, la plupart des pays officiellement indemnes de tuberculose, y compris la France, manquent d'un système de détection active *ante mortem* dans des cheptels caprins qui ne sont pas en contact avec des bovins. Dans ces pays, les cas de tuberculose sont usuellement détectés à l'examen *post mortem* à l'abattoir, même si de telles détections sont rares du fait d'une inspection moins détaillée sur les caprins comparée à celle pratiquée sur les bovins. La littérature indique que la tuberculose chez la chèvre ne doit pas être négligée et s'accorde sur la nécessité d'une stratégie de contrôle dans les pays où la tuberculose est enzootique (Cousins 2001).

En France, la tuberculose chez les caprins est très rarement détectée, les cas les plus récents étaient systématiquement en lien avec la découverte de l'infection chez les bovins (Franquet *et al.* 2008, Masset *et al.* 2016). Si la tuberculose a été confirmée chez des bovins dans un cheptel mixte, la réglementation impose des mesures dans le cadre de la police sanitaire, vis-à-vis des autres espèces, dont les caprins. Le respect de la réglementation permet d'éviter que les caprins causent une future résurgence, ou une transmission à l'Homme ou à des animaux sauvages. Il apparaît également important de maintenir une surveillance de la tuberculose dans les troupeaux caprins des zones à risque.

• **Ovins**

Les moutons sont considérés comme peu réceptifs et peu sensibles à l'infection par *M. bovis* (ou *M. caprae*). L'incidence de la tuberculose rapportée chez le mouton est usuellement faible, et les cas individuels sont souvent détectés à l'inspection à l'abattoir (Boukary *et al.* 2012, Marianelli *et al.* 2010). Comme mentionné pour les chèvres, les carcasses de petits ruminants sont soumises à une inspection *post mortem* moins détaillée que pour les bovins, ce qui peut expliquer la détection moins fréquente des cas chez cette espèce (van der Burgt *et al.* 2013). Par ailleurs, les pratiques d'élevage et le comportement du mouton doivent être pris en considération : gestion extensive, pâturage pendant la journée, peu d'interactions en général avec les autres espèces au pâturage, autant de facteurs qui concourent à réduire les interactions entre les moutons et les bovins ou la faune sauvage (Allen 1988). Néanmoins, le nombre d'études rapportant l'infection chez les

moutons a augmenté au cours des dernières décennies, notamment dans des pays indemnes de tuberculose, ce qui suggère que le taux de prévalence de la tuberculose chez le mouton pourrait être sous-estimé. L'infection a été décrite en Espagne (Munoz Mendoza *et al.* 2012, Munoz-Mendoza *et al.* 2016), en Italie (Marianelli *et al.* 2010), au Royaume-Uni (Houlihan, Williams et Poff 2008, Malone *et al.* 2003, van der Burgt *et al.* 2013), en Nouvelle Zélande (Cordes *et al.* 1981) et en Ethiopie (Kassa *et al.* 2012). Dans ces cas, les lésions ont été observées dans le tractus respiratoire, montrant ainsi que la transmission chez le mouton peut se faire *via* des aérosols. La sévérité des lésions observées dans les poumons suggère fortement que les moutons excrètent de fortes doses de bactéries par le jetage et qu'ils sont donc capables de transmettre l'infection. La généralisation de l'infection a également été rapportée (Marianelli *et al.* 2010). Les observations anatomo-pathologiques chez des moutons infectés par *M. bovis* ou *M. caprae* suggèrent que les animaux de cette espèce ont pu, dans certaines circonstances, contribuer à la communauté multihôtes. L'infection peut être acquise par partage des pâtures ou cohabitation dans le même enclos avec des bovins ou des chèvres (Malone *et al.* 2003, Marianelli *et al.* 2010, Munoz Mendoza *et al.* 2012), ou par contact avec la faune sauvage (Allen 1988, van der Burgt *et al.* 2013). Les moutons infectés par *M. bovis* ou *M. caprae* peuvent montrer une perte de poids. Les signes respiratoires sont rares même quand les lésions pulmonaires sont importantes (van der Burgt *et al.* 2013).

En France, la tuberculose chez le mouton a rarement été diagnostiquée. Le cas le plus récent a été découvert en 2018 dans un cheptel mixte bovin-ovin, où l'infection était très étendue, notamment chez les bovins qui étaient probablement infectés de longue date (données LNR Tuberculose).

- **Chiens**

L'infection canine par *M. bovis* était assez commune par le passé (Hawthorne *et al.* 1957, Jennings 1949, Lovell et White 1941). La réduction de la prévalence de la maladie chez les bovins suite à la mise en place des campagnes d'éradication, en parallèle avec la pasteurisation du lait, a réduit les cas chez les chiens. Néanmoins, l'infection chez cette espèce est encore rapportée dans des pays non-indemnes de tuberculose comme au Royaume-Uni (Ellis *et al.* 2006, Shrikrishna *et al.* 2009, van der Burgt *et al.* 2009) ou en Nouvelle Zélande (Gay *et al.* 2000). Les chiens peuvent s'infecter par la consommation de lait cru, même si la pasteurisation a beaucoup fait décroître l'importance de ce mode de contamination. La transmission *via* des aérosols semble se produire seulement quand les chiens sont en contact proche avec des bovins très malades (Snider *et al.* 1971). Wilkins *et al.* (2008) n'ont pas détecté l'infection chez les chiens habitant des fermes où l'infection à *M. bovis* a été détectée dans le cheptel bovin avec un faible taux de prévalence. La transmission de *M. bovis* à partir de la faune sauvage, par des morsures, a été rapportée (van der Burgt *et al.* 2009). Les chiens, en particulier les chiens de chasse utilisés pour la vénerie sous terre, pourraient également se contaminer en allant dans des terriers infectés (Fischer communication personnelle), soit par morsure, soit en inhalant des particules infectées. Le contact rapproché entre les chiens et l'Homme peut créer des scénarios de transmission inter-espèces dans lequel l'Homme peut agir comme source d'infection de *M. bovis* ou de *M. tuberculosis* pour les chiens (Erwin *et al.* 2004, Parsons *et al.* 2012, Shrikrishna *et al.* 2009).

L'évolution de l'infection chez le Chien est caractérisée par des signes non spécifiques, d'où un diagnostic *in vivo* difficile, l'intradermotuberculination n'étant en outre pas fiable chez cette espèce (Parsons *et al.* 2012). On peut néanmoins noter la fréquence des manifestations cutanées chez le chien (et le chat, chez qui elles sont mieux documentées) par rapport aux autres espèces (Chomel 2014, Haddad, Benet et Boulouis 2006). La transmission de *M. bovis* par un contact proche de chien à chien a été démontrée expérimentalement (Bonovska *et al.* 2005). Par ailleurs, *M. tuberculosis* a été isolé des fluides (secrétions nasales, urine, fèces) d'un chien avec une tuberculose généralisée (Martinho *et al.* 2013). Ces données suggèrent que les chiens peuvent excréter des mycobactéries dans l'environnement et, potentiellement, agir comme une source d'infection pour d'autres animaux et l'Homme. C'est pourquoi l'infection tuberculeuse chez cette

espèce est considérée lorsque le chien habite dans un foyer tuberculeux humain, animal ou dans la faune sauvage.

Très récemment, des cas dans des meutes de chiens de chasse ont été confirmés en Angleterre (O'Halloran *et al.* 2018). Ces animaux semblent très probablement s'être contaminés par la consommation de viande de bovins infectés par *M. bovis*, impropre à la consommation humaine. La forte prévalence de l'infection dans ces populations de bovins, avec des animaux présentant des lésions généralisées, a probablement contribué à maintenir l'infection dans les meutes (Phipps *et al.* 2018).

En France, les cas d'infection par *M. bovis* chez le chien sont exceptionnels, le dernier cas confirmé en 2006 étant un chien vivant dans une ferme trouvée infectée par *M. bovis* (données LNR Tuberculose).

- **Chats**

Chez les chats, la tuberculose à *M. bovis* est rare, même si plusieurs cas ont été rapportés en Europe, aux Etats Unis, en Argentine, en Australie et en Nouvelle Zélande (Černá *et al.* 2019, de Lisle *et al.* 1990, Gunn-Moore, Gaunt et Shaw 2013, Gunn-Moore, Jenkins et Lucke 1996, Isaac *et al.* 1983, Kaneene *et al.* 2002, Monies *et al.* 2000, Orr, Kelly et Lucke 1980, Snider *et al.* 1971, Willemse et Beijer 1979, Zumarraga *et al.* 2009). Une étude rétrospective au Royaume-Uni a comptabilisé 339 cas d'infection mycobactériennes chez des chats et a trouvé que 15 % des cas étaient dus à *M. bovis* (Gunn-Moore *et al.* 2011). En particulier, les chats de ferme ont été considérés comme ayant une forte probabilité de s'infecter à partir de lait non pasteurisé, de viande ou d'organes crus (Zumarraga *et al.* 2009). L'utilisation d'une alimentation commerciale pour les animaux de compagnie et la baisse de la prévalence de la TB due aux campagnes d'éradication ont eu pour conséquence une diminution de l'incidence chez cette espèce (Green et Gunn-Moore 2006). Cependant, l'alimentation commerciale à base de viscères crus se développe actuellement (chez le Chat comme chez le Chien). Elle peut constituer un risque de transmission de *M. bovis* (O'Halloran *et al.* 2019).

Néanmoins, d'autres facteurs de risque peuvent contribuer à la présence de la TB chez le Chat, comme les hôtes sauvages et le Blaireau en particulier au Royaume-Uni (Monies *et al.* 2000). Des chats ont notamment été observés dans des terriers de blaireaux (Fischer communication personnelle) et pourraient ainsi se contaminer. Le blaireau est une des sources probables des cas groupés détectés au Royaume-Uni, mais, selon l'auteur, la transmission entre chats n'a pas pu être écartée (Roberts *et al.* 2014).

Les sites d'infection principaux sont le tube digestif, les poumons et la peau (Malik *et al.* 2000) tandis que les signes cliniques sont non-spécifiques. Les plus communs sont digestifs, avec une perte de poids et une lymphadénopathie mésentérique, et/ou respiratoires avec une pneumonie, une lymphadénopathie hilare, un pneumothorax, une effusion pleurale ou une péricardite (Gunn-Moore, Jenkins et Lucke 1996, Lloret *et al.* 2013). On peut également observer des lésions cutanées humides (de Lisle *et al.* 1990, Gunn-Moore *et al.* 2011). La maladie peut évoluer par dissémination hématogène amenant à une infection systémique qui peut conduire à la mort entre 10-20 jours à partir du début des signes cliniques. Des signes tels qu'hyperthermie, signes oculaires, splénomégalie, hépatomégalie, adénopathie généralisée, lésions des os et du système nerveux central, peuvent accompagner ce stade. Les lésions sont usuellement caractérisées par une inflammation granulomateuse, une infiltration multifocale coalescente avec des grandes quantités de macrophages contenant un nombre variable de bacilles acido-alcoolrésistants (BAAR) (Kaneene *et al.* 2002, Snider 1971).

En France, les cas de chats infectés par *M. bovis* sont très rares (derniers cas en 2010 en Charente et en 2017 dans les Landes, données LNR Tuberculose), sans que l'on ait pu établir la source de contamination initiale.

Mycobacterium bovis peut infecter plusieurs espèces domestiques. Cependant, celles-ci se distinguent nettement en termes de réceptivité, sensibilité et niveau d'excrétion, donc de rôle épidémiologique. Ainsi, en France, les bovins ont jusqu'à présent joué le rôle le plus important dans le maintien et la diffusion de l'infection, suivis des caprins. Chez les autres espèces domestiques (ovins, chiens et chats), les cas rapportés en France sont très rares, et liés directement, dans la grande majorité des cas, à des foyers bovins.

3.4.1.3 Espèces sauvages

- **Sanglier**

De par leur comportement fouisseur et leur alimentation au sol, les sangliers sont potentiellement très exposés à l'infection à *M. bovis* par transmission indirecte. Les sangliers sont très réceptifs à *M. bovis*. En revanche leur sensibilité et leur capacité d'excrétion sont considérées comme faibles du fait des lésions trouvées chez les individus infectés qui sont, la plupart du temps, localisées et circonscrites, excepté chez les jeunes qui peuvent alors jouer un rôle de super excréteur (Hars *et al.* 2012, Payne 2014, Zanella, Durand, *et al.* 2008, Zanella, Duvauchelle, *et al.* 2008).

Les interactions avec les bovins sont potentiellement importantes (fréquentation des points d'abreuvement, d'alimentation et des pâtures pour se nourrir de vers de terre) et ce d'autant plus que les caractéristiques paysagères s'y prêtent (mosaïque forêt-pâturage) et que les ressources alimentaires en forêt sont pauvres (Payne *et al.* 2016).

En France, l'abondance des sangliers est en constante augmentation avec un nombre d'individus chassés hors enclos et parcs multiplié par deux en 20 ans, et de l'ordre de 700 000 individus chassés en 2017⁴. Dans ce contexte, les interactions avec les autres espèces sauvages, blaireaux d'une part et cervidés d'autre part, sont fréquentes sur les zones d'agraineage et au niveau des souilles (Payne *et al.* 2016).

De par sa forte exposition, sa grande réceptivité et sa forte abondance, le Sanglier apparaît comme un indicateur sensible de la circulation de *M. bovis* dans l'écosystème, qui a été utilisé comme sentinelle en Nouvelle-Zélande (Nugent, Gortazar et Knowles 2015). Dans l'écosystème méditerranéen, dans le centre et le sud de l'Espagne, il peut jouer un rôle d'hôte de maintien avec des prévalences très élevées et des lésions sévères (Martin-Hernando *et al.* 2007, Naranjo *et al.* 2008). Ce rôle est permis par des densités particulièrement fortes localement, des taux de contacts élevés entre individus, et par une sensibilité accrue à l'infection due à un mauvais état corporel et à des déterminants génétiques (Acevedo-Whitehouse *et al.* 2005). Dans ce cas, les contacts entre espèces sont aussi très importants, facilités aux points d'eau naturels et artificiels présents dans des zones sèches.

En France, les taux de prévalence de TB observés chez les sangliers sont de l'ordre de 0,5 à 4,4 % dans les zones infectées (Réveillaud *et al.* 2018).

Compte tenu de ces éléments, le Sanglier est considéré comme hôte de liaison au sein de la communauté d'hôtes, capable de jouer un rôle dans l'extension géographique de la TB et de connecter épidémiologiquement, par exemple, différentes populations de blaireaux éloignées spatialement.

- **Cervidés**

Le **Cerf élaphe** (*Cervus elaphus*) est une espèce au régime alimentaire herbivore brouteur, dont la sensibilité à *M. bovis* semble assez élevée. Dans la plupart des cas documentés, les cerfs trouvés infectés présentaient des lésions disséminées, caséuses et parfois très volumineuses, avec une capacité d'excrétion du bacille considérée comme forte (Zanella, Duvauchelle, *et al.* 2008, Hars,

⁴ Réseau Ongulés sauvages ONCFS/FNC/FDC

<http://www.oncfs.gouv.fr/IMG/file/publications/revue%20faune%20sauvage/FS316-supplement-tableaux-de-chasse-ongules-sauvages.pdf>

Richomme et Boschioli 2010). A l'instar du Sanglier, le Cerf est également considéré comme un hôte de maintien dans le sud et le centre de l'Espagne (Martin-Hernando *et al.* 2010). En France, avec un taux de prévalence de 24 % en 2005 en forêt de Brotonne-Mauny, cette espèce a également été considérée comme hôte de maintien de *M. bovis* dans le contexte particulier de cette forêt (Hars, Richomme et Boschioli 2010). Ailleurs sur le territoire national, dans les autres zones infectées, un très faible nombre de cerfs a été trouvé infecté depuis 2011 (six cerfs en Côte-d'Or, cf. 2^{ème} partie - § 2.2.2 et Réveillaud *et al.* (2018)). Aussi, en dehors de la forêt de Brotonne, le Cerf élaphe apparaît plutôt comme un hôte de liaison dont la contribution est là encore fonction des densités et de l'interface existant avec les autres populations-hôtes. Les pierres à sel disposées sur les pâtures sont particulièrement attractives pour cette espèce et peuvent augmenter les contacts avec les bovins tandis que les points d'eau en milieu naturel peuvent être le lieu d'interactions avec les sangliers et les blaireaux (Payne *et al.* 2016, Payne *et al.* 2017).

En France, les **chevreuils** (*Capreolus capreolus*) sont rarement trouvés infectés (Lambert *et al.* (2016), cinq chevreuils trouvés infectés en Dordogne en 2012, 2013, 2015 et 2016 - Réveillaud *et al.* (2018)), du fait probablement de leur comportement social peu grégaire (comparé à d'autres ongulés) et de leur type de comportement alimentaire (majoritairement cueilleur). Le Chevreuil n'apparaît pas comme un hôte de maintien de *M. bovis* à lui seul. Néanmoins, très sensible à la maladie une fois infecté, il développe des lésions traduisant une réelle capacité d'excrétion bactérienne, et donc de transmission par contact indirect de *M. bovis* à d'autres espèces, constituant alors un hôte de liaison possible.

La présence hors parc et enclos du **Daim** (*Dama dama*), espèce d'origine turque, concerne environ 60 départements en France, principalement en Alsace, Moselle et région Centre, avec de l'ordre de 1 400 individus chassés au total dans 48 départements⁵ (Source : Réseau Ongulés sauvages ONCFS/FNC/FDC). L'infection à *M. bovis* chez cette espèce a été rapportée chez des individus semi-captifs en Italie (Amato *et al.* 2016) et en milieu ouvert en Angleterre et en Espagne (Aranaz *et al.* 2004, Johnson *et al.* 2008, Martin-Hernando *et al.* 2010). L'aspect des lésions est similaire à celui observé chez les cerfs élaphe (Johnson *et al.* 2008, Martin-Hernando *et al.* 2010), mais leur distribution est différente, avec une fréquence significativement plus élevée de lésions thoraciques, principalement des nœuds lymphatiques trachéobronchiques et médiastinaux (Martin-Hernando *et al.* 2010). En France, aucun daim n'a été trouvé infecté hors enclos jusqu'à présent.

La présence en milieu ouvert du **Cerf sika** (*Cervus nippon*), espèce d'origine asiatique et introduite en Europe, concerne une vingtaine de départements avec 65 individus tués à la chasse hors parcs et enclos en 2016-2017⁴ (Source : Réseau Ongulés sauvages ONCFS/FNC/FDC). Des cas d'infection décrits en Angleterre rapportent des lésions dans les nœuds lymphatiques rétropharyngiens et dans les poumons (Delahay *et al.* 2002). Les lésions chez les cerfs sika sont peu encapsulées, présentant de la nécrose de caséification sans minéralisation et un nombre variable de bacilles acido-alcoolrésistants (Rhyan et Saari 1995). En France, aucun cerf sika n'a été trouvé infecté.

• **Renard**

Le Renard roux (*Vulpes vulpes*) est présent dans les mêmes habitats que les blaireaux, et utilise régulièrement les terriers construits par le Blaireau, parfois de manière concomitante. Il fréquente les élevages et pâtures. Ayant un régime alimentaire opportuniste et fluctuant selon les saisons et les ressources disponibles dans divers écosystèmes, les renards se nourrissent à l'occasion de charognes de mammifères ; les lombrics peuvent certains mois satisfaire 60 % des besoins alimentaires en protéines d'un renard (Harris et White 1994). Son écologie, en termes d'utilisation de l'habitat et de régime alimentaire, implique qu'*a priori* l'exposition respiratoire ou digestive des renards à *M. bovis* en zone d'enzootie est potentiellement importante.

⁵ Réseau Ongulés sauvages ONCFS/FNC/FDC

http://www.oncfs.gouv.fr/IMG/file/publications/revue_%20faune_%20sauvage/FS316-supplement-tableaux-de-chasse-ongules-sauvages.pdf

Pour autant, dans des régions à forte prévalence de tuberculose en Grande-Bretagne, seuls quelques renards ont été trouvés infectés (1 à 3 %), avec des lésions rarement visibles et une capacité d'excrétion considérée comme faible (Delahay *et al.* 2002, Delahay *et al.* 2007). Toutefois, ces dernières années, en Espagne ou au Portugal, des estimations de prévalence élevée de la tuberculose chez le renard roux (14 % et 26,9 % respectivement) ont été signalées dans des régions enzootiques où *M. bovis* circule dans des systèmes multihôtes domestiques-sauvages (avec des prévalences élevées, notamment chez les ongulés sauvages) (Matos *et al.* 2016, Millan *et al.* 2008).

En France, le nombre de renards trouvés infectés depuis le début des années 2000 dans les zones infectées est faible. Cependant, en 2015, des nouvelles données ont soulevé des interrogations sur le rôle potentiel que pourrait jouer cette espèce dans certaines zones d'enzootie (Michelet *et al.* 2018) (cf. 2^{ème} partie - § 2.2.2). L'Anses a été saisie sur ces questionnements et rendra un avis ultérieurement sur la base de données d'analyses qui sont en cours de réalisation.

- **Autres espèces sauvages**

Plusieurs études, conduites dans la zone anglaise d'enzootie, ont cherché la présence de *M. bovis* chez d'autres mammifères sauvages pouvant être exposés à l'infection, de par leur habitat partagé avec des hôtes de maintien et de liaison ou de par leur comportement alimentaire. *M. bovis* a ainsi été isolé par culture chez le Rat gris (*Rattus norvegicus*), le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*), le Campagnol agreste (*Microtus agrestis*), l'Ecureuil gris (*Sciurus carolinensis*), la Musaraigne commune (*Sorex araneus*), la Taupe (*Talpa europaea*), l'Hermine (*Mustela erminea*), le Putois (*Mustela putorius*), le Vison d'Amérique (*Mustela vison*) et le Furet (*Mustela furo*). Pour toutes ces espèces, la prévalence était faible, entre 0,5 et 4 %, mais parfois peu précise en raison de petites tailles d'échantillon (Delahay *et al.* 2002, Delahay *et al.* 2007). Une analyse du risque de transmission de *M. bovis* aux bovins par ces différentes populations a été conduite en prenant en compte le niveau de prévalence, l'excrétion potentielle (basée sur la présence de lésions et à dire d'expert), la probabilité de contact avec les bovins (à dire d'experts) et le niveau de biomasse. Le risque a été évalué par rapport au risque « blaireau » (valeur 1). Pour toutes ces espèces, le score de risque relatif est inférieur à 0,1 (Delahay *et al.* 2007). D'autres enquêtes menées dans d'autres pays rapportent également la présence de *M. bovis* chez le Lièvre d'Europe (*Lepus europaeus*) et le Hérisson commun (*Erinaceus europaeus*) (Delahay *et al.* 2007), la Genette (*Genetta genetta*), la Mangouste (*Herpestes ichneumon*), la Fouine (*Martes foina*) et la Loutre d'Europe (*Lutra lutra*) (Matos *et al.* 2016). Ces espèces auraient donc *a priori* un rôle peu important dans le système multihôtes de *M. bovis*, mais les auteurs soulignent la nécessité de recherches supplémentaires pour augmenter la taille des échantillons pour certaines espèces, et estiment que la réceptivité à l'infection par *M. bovis* diffère selon les espèces (Delahay *et al.* 2002, Delahay *et al.* 2007).

En France, *M. bovis* a été recherché chez le Ragondin (*Myocastor coypus*) en zones infectées de Côte-d'Or et de Dordogne, avec un échantillon de 27 et 58 individus respectivement. Aucun animal n'a été trouvé positif par culture sur pool de nœuds lymphatique (Payne 2014, Réveillaud 2011).

En France, l'infection à *M. bovis* a été détectée chez plusieurs espèces sauvages, indépendamment du Blaireau, principalement le Sanglier et le Cerf. Ces deux espèces sont considérées comme des hôtes de liaison, excepté le Cerf en forêt de Brotonne-Mauny qui a joué dans ce contexte le rôle d'hôte de maintien. L'ensemble des espèces sauvages participe à une communauté d'hôtes contribuant vraisemblablement au maintien de l'infection à *M. bovis*. Des données récentes sur quelques cas chez le Renard ont conduit à mettre en place des investigations, en cours de réalisation, sur le rôle de cette espèce dans certaines zones infectées.

3.4.2 Rôle de l'interface dans les interactions au sein de la communauté d'hôtes

Dans le cas de la communauté d'hôtes de *M. bovis*, les interactions indirectes prévalent et permettent la transmission de la bactérie, étant donné sa capacité à persister dans l'environnement (cf. 1^{ère} partie - § 2.2).

L'interface peut être considérée soit à l'échelle du paysage, où se connectent différentes populations hôtes, soit à une échelle plus locale, correspondant à des points d'agrégation de différents hôtes, typiquement les points d'alimentation ou d'abreuvement naturels ou artificiels. Dans la première approche, les caractéristiques paysagères peuvent influencer la nature et l'amplitude de l'interface entre les populations de blaireaux et les autres hôtes, bovins en particulier. Ainsi, les paysages bocagers caractérisés par des alternances de forêts et de pâtures avec une importante proportion de lisières forestières seront favorables à l'établissement de terriers et au dépôt de fèces pour le marquage territorial, favorisant ainsi les contacts indirects entre blaireaux et bovins (Hutchings et Harris 1999). Il a été observé que les bovins pouvaient venir fréquemment au contact de latrines présentes sur leur pâture (Drewe *et al.* 2013), et le surpâturage pourrait augmenter ces contacts (Hutchings et Harris 1997).

Dans les Pyrénées-Atlantiques, les sites où l'on observe la concomitance de l'infection chez les blaireaux et les bovins correspondent aux zones où des parcelles céréalières (blé, orge et colza) sont présentes autour des terriers, indiquant une plus grande fragmentation paysagère. Selon la même étude, la concomitance de l'infection blaireau-bovins serait également favorisée par un microrelief important ainsi qu'un sol sableux, en lien probablement avec une meilleure persistance de *M. bovis* dans ces types de sols (Bouchez-Zacria *et al.* 2017).

En France, il a été observé que les blaireaux étaient attirés, en hiver notamment, par les aliments destinés aux bovins dans les pâtures et dans les stockages d'aliments présents dans les bâtiments d'élevage (Payne *et al.* 2016). La présence de terriers ou de gueules de terriers dans les pâtures est un facteur de risque important de contact entre bovins et blaireaux et de transmission de *M. bovis*, étant donné l'environnement favorable que constitue le terrier pour la persistance de la bactérie et le comportement curieux et explorateur (se traduisant par une exploration olfactive) que les bovins adoptent le plus souvent vis-à-vis des terriers. La présence de blaireaux sur les pâtures (recherche de nourriture telle que les lombrics ou les larves d'insectes dans les bouses) ou à la portée des bovins, ainsi que la disposition et l'accessibilité des points d'alimentation et d'eau, peuvent donc moduler localement l'interface existant entre blaireaux et bovins et peuvent constituer de potentiels points de transmission de *M. bovis* entre les deux espèces (Ward, Judge et Delahay 2010).

De la même façon, l'interface au sein de la communauté d'hôtes sauvages peut être considérée à deux échelles. Les pâtures et les forêts peuvent être des zones d'interface entre les blaireaux et les autres populations sauvages telles que les sangliers, cerfs, chevreuils et renards. Les interactions peuvent être potentialisées au niveau de points d'eau naturels ou artificiels, et ce d'autant plus que le climat est chaud et sec, ainsi que sur des points d'agrégation, qui constituent des zones d'agrégation et donc une interface locale importante entre ces différentes populations sauvages (Cowie *et al.* 2016, Payne *et al.* 2017). Enfin, le terrier pouvant être partagé (simultanément ou consécutivement) par blaireaux et renards, et, étant favorable à la persistance de *M. bovis*, il représente une interface particulièrement à risque pour la transmission du bacille entre ces deux espèces.

3.5 Statut épidémiologique du Blaireau en France

En France, les résultats de la surveillance et des différents travaux conduits dans les zones d'enzootie principales (voir 2^{ème} partie) montrent que des communautés d'hôtes se sont constituées, composées de plusieurs populations de différentes espèces domestiques et sauvages, dont le Blaireau. Dans ces communautés, les populations d'animaux sauvages sont connectées entre elles et aux bovins par des contacts majoritairement indirects, impliquant un relais environnemental de l'infection. En particulier, à l'instar de l'Espagne et de la majorité des cas dans les îles britanniques, les blaireaux sont trouvés infectés à proximité de foyers bovins, avec un partage de souches de *M. bovis* de même profil moléculaire, attestant d'une intertransmission quasi certaine entre les deux espèces (Hauer *et al.* 2015, Payne *et al.* 2013, Réveillaud *et al.* 2018).

Les prévalences d'infection observées chez les blaireaux en France sont globalement bien inférieures à celles observées outre-manche chez les blaireaux et à celles observées dans le sud et le centre de l'Espagne chez les ongulés. Il apparaît également que la composition des communautés d'hôtes diffère selon les régions infectées de France, en fonction des populations hôtes en présence, de leur densité et de l'interface existant entre elles. Notons par exemple que :

- en forêt de Brotonne-Mauny, alors que cerfs et sangliers étaient trouvés très infectés dans le début des années 2000, un seul cas de blaireau confirmé infecté a été répertorié entre 2001 et 2017 (Hars *et al.* 2012, Hars *et al.* 2009) ;
- en Côte-d'Or, l'infection chez les animaux sauvages a été détectée principalement chez les sangliers et les blaireaux et, plus ponctuellement, chez les cerfs (Hars *et al.* 2012, Réveillaud *et al.* 2018). Dans ce département, le Blaireau est considéré comme un hôte de liaison, c'est-à-dire apte à transmettre *M. bovis* à d'autres hôtes réceptifs, notamment les bovins (Payne 2014) ;
- en Nouvelle-Aquitaine, région actuellement la plus concernée par la détection de nouveaux foyers chez les bovins, les situations épidémiologiques sont aussi très variables selon les zones d'enzootie, avec des prévalences d'infection chez les animaux sauvages (cf. 2^{ème} partie - § 2.1.2 et 2.2), des densités d'hôtes et des souches de *M. bovis* de génotypes différentes selon la zone d'infection (Hauer *et al.* 2015).

Au final, le rôle épidémiologique du Blaireau n'a été étudié en détail qu'en Côte-d'Or, où il joue un rôle d'hôte de liaison. Ailleurs, ce rôle reste à préciser, même si les données historiques confortent l'hypothèse d'hôte de liaison. En effet, au cours des périodes où l'infection était fréquente chez les bovins, des animaux sauvages ont très probablement été infectés (cf. 1^{ère} partie - § 1.3). Or on n'observe pas de persistance de l'infection chez les blaireaux dans les zones où la tuberculose a été éradiquée chez les bovins, les populations de blaireaux en général ne sont donc pas devenues des hôtes de maintien. La contribution précise de chaque population de blaireaux localement, et des autres espèces dans la circulation de l'infection reste difficile à déterminer (Payne 2014).

3.6 Conclusion

Dans le système multihôtes complexe de la TB, le Blaireau est une espèce considérée comme très réceptive à *M. bovis*. L'expression clinique de la tuberculose dans cette espèce va d'une infection subclinique latente à une maladie modérée à disséminée, avec une excrétion variable de la bactérie selon les individus et dans le temps.

Le rôle épidémiologique des blaireaux dépend des possibilités de transmission de l'infection entre blaireaux et entre blaireaux et autres espèces, donc notamment de l'organisation et de la dynamique des populations de blaireaux. Les blaireaux sont organisés en groupes sociaux dont la densité, la taille et les contacts varient fortement suivant les régions et les ressources disponibles. Le rôle épidémiologique du Blaireau est ainsi variable d'une zone à l'autre en fonction de la densité des populations, de la structuration socio-spatiale, du taux d'infection et des caractéristiques paysagères, expliquant l'utilisation de l'espace par les différentes espèces domestiques et sauvages. En France, malgré les incertitudes et la variabilité de ces paramètres, le Blaireau peut être considéré comme un hôte de liaison dans les zones où il a été trouvé infecté. L'infection peut en effet se transmettre entre blaireaux d'un même groupe ou de groupes voisins connectés, ainsi qu'aux bovins, principalement par contamination indirecte à l'interface entre bovins et blaireaux. Les connaissances actuelles ne permettent toutefois pas de considérer le Blaireau comme hôte de maintien de la TB en France, contrairement à l'Angleterre et à la République d'Irlande.

Deuxième partie – Question 1 Evolution de la situation de la tuberculose bovine en France depuis 2011

1 Mesures de surveillance et de gestion de la TB appliquées en France

1.1 Chez les bovins

1.1.1 Mesures de surveillance de *M. bovis*

La surveillance de *M. bovis* chez les bovins repose en France sur plusieurs dispositifs complémentaires :

- La surveillance systématique à l'abattoir de tous les bovins abattus pour la consommation humaine. Il s'agit d'un examen visuel de la carcasse et des abats en vue de détecter des lésions d'allure tuberculeuse, complété par l'incision des poumons et de certains nœuds lymphatiques (trachéobronchiques et rétropharyngiens), sites d'élection privilégiés des lésions tuberculeuses. Si des lésions sont détectées, les organes correspondant sont saisis et prélevés en vue d'examens de laboratoire (PCR, bactériologie et histologie) dans le but de confirmer ou non la suspicion d'infection.
- La surveillance programmée (prophylaxie annuelle) des élevages par tuberculination individuelle des animaux. Le test utilisé est un test cutané individuel (intradermotuberculination simple [IDS] ou comparative [IDC]). Il nécessite une excellente contention des animaux permettant de réaliser l'injection intradermique et la lecture de l'épaisseur du pli de peau avec un cutimètre. Deux passages sont nécessaires : l'un pour l'injection et l'autre pour la lecture, 72 heures plus tard. Il ne peut être pratiqué que par un vétérinaire sanitaire ou un vétérinaire de l'administration. Conformément à la directive européenne qui encadre la lutte contre la TB dans l'UE, cette surveillance est adaptée à la situation épidémiologique de chaque département. Ainsi, en fonction de la prévalence des troupeaux infectés dans les zones, il peut s'agir d'un dépistage annuel de tous les animaux de plus de 12 ou de 24 mois, d'un dépistage biennal, triennal ou quadriennal voire d'un arrêt de toute tuberculination systématique dans certains départements. Dans certaines situations, un zonage du département est effectué et le dépistage est renforcé dans certaines communes en fonction d'une analyse du risque. Ces modalités de surveillance programmées conditionnent l'entretien de la qualification (indemne de tuberculose) des élevages, qui leur est nécessaire pour pouvoir commercer librement (vendre et acheter des animaux et vendre du lait cru). En cas de réaction non négative à l'un des tests pratiqués, les élevages concernés subissent une suspension de leur qualification de statut « indemne », ils ne peuvent plus commercer (*cf. infra*).
- La surveillance programmée des élevages classés à risque par tuberculination individuelle des animaux. Indépendamment des modalités de surveillance programmée de la zone dans laquelle ils se trouvent, les élevages qui ont eu des liens épidémiologiques avec des foyers avérés de tuberculose (achat d'animaux dans ces troupeaux avant la mise en évidence de leur infection, voisinage avec ces exploitations...) et qui ont été à ce titre soumis à des tests de dépistage ayant fourni des résultats négatifs peuvent être surveillés par tuberculination chaque année pendant trois à cinq ans (décision préfectorale locale).
- Le dépistage de l'infection chez les bovins lors des mouvements commerciaux. En principe, lors de toute introduction de bovin dans une exploitation indemne, non seulement l'animal introduit doit provenir d'une exploitation elle-même indemne, mais également subir un test de tuberculination avec réponse négative dans les jours précédant ou suivant l'introduction.

Compte tenu du statut officiellement indemne de la France, il peut être dérogé à ce test sauf dans des cas particuliers assez rares (circulation des animaux supérieure à six jours, ou provenance d'un troupeau à risque (*cf. supra*) ou provenant d'une zone à risque particulier.

1.1.2 Mesures de gestion des suspicions et d'assainissement des élevages infectés (police sanitaire)

1.1.2.1 Gestion de suspicions

En cas d'apparition d'une réaction non négative à un test de tuberculination pratiqué ou lors de la découverte d'une lésion d'allure tuberculeuse à l'abattoir, l'élevage correspondant est immédiatement déclaré suspect et des mesures de limitation des mouvements des animaux sont appliquées pendant les investigations complémentaires (note de service DGAL/SDSPA/2016-1001). Ces investigations dépendent du contexte épidémiologique local mais elles sont fondées sur la réalisation de tests complémentaires en élevage (interféron gamma ou IDC pour les animaux ayant réagi et dans certains cas d'autres animaux de l'élevage) ou à l'abattoir si les animaux suspects font l'objet d'un abattage dit « diagnostique ». Les résultats de ces tests, s'ils sont tous négatifs, permettent la levée de la suspension de sa qualification ; dans le cas contraire, si les tests réalisés (PCR et/ou bactériologie) ont permis de mettre en évidence l'infection par une mycobactérie visée par la réglementation (*M. bovis*, *M. tuberculosis* ou *M. caprae*) l'élevage est déclaré infecté.

1.1.2.2 Assainissement des élevages infectés

Une fois l'élevage déclaré infecté, la règle est l'assainissement de cet élevage par un abattage de tous les bovins, dont les carcasses et abats sont soumis à l'abattoir à une inspection renforcée. Depuis 2014, outre les dérogations déjà existantes (races d'intérêt local, élevages à haute valeur génétique), dans certains cas, il est possible de déroger à cette règle en procédant à un assainissement par abattage des seuls animaux trouvés positifs à une série de tests réalisée en parallèle dans l'élevage. L'assainissement est prononcé à l'issue de trois séries de tests (pratiqués sur l'ensemble des bovins) espacées de deux mois au minimum, et dont les résultats sont tous négatifs. Dans tous les cas, les abattages doivent être suivis d'un nettoyage et d'une désinfection des installations d'élevage. Une enquête épidémiologique est également réalisée dans chacun des élevages infectés afin de pouvoir, d'une part, tenter de déterminer l'origine du foyer et, d'autre part, suivre les éventuelles contaminations dans les élevages en lien épidémiologique (*cf. supra*).

Toutes ces opérations de diagnostic complémentaire, de dépistage et d'abattage sont sous la responsabilité étroite de l'administration vétérinaire et sont prises en charges par l'Etat dans le cadre de la « police sanitaire ».

1.2 Dans la faune sauvage

1.2.1 Contexte

Lors de la découverte des premiers cas de TB dans la faune sauvage en forêt de Brotonne-Mauny en 2001, des mesures de lutte ont été mises en œuvre dans cette zone circonscrite infectée pour tenter d'éradiquer la maladie. Depuis que la faune sauvage a été trouvée infectée dans d'autres zones, l'objectif est de diminuer la prévalence de l'infection dans la faune sauvage pour éviter la recontamination des troupeaux bovins.

En ce qui concerne les blaireaux, les premières découvertes d'animaux infectés en Côte-d'Or en 2009 puis en Dordogne en 2010, ont généré de fortes inquiétudes sur la situation et le rôle épidémiologique du Blaireau. En Côte-d'Or, les premières mesures de lutte chez les blaireaux ont été mises en place en 2010, dans l'objectif de diminuer rapidement le risque de propagation de l'infection dans les populations de blaireaux. En effet, le contexte était empreint de fortes incertitudes, liées aux connaissances limitées sur la TB chez le Blaireau et sur la densité des

blaireaux en France autour des foyers, et l'éventualité d'une évolution vers une situation similaire à celle observée au Royaume-Uni, en particulier dans le sud-ouest de l'Angleterre, constituait un facteur d'inquiétude important. Les mesures de lutte préconisées consistaient en l'élimination des blaireaux autour de foyers bovins ayant fait l'objet d'un abattage total.

La mise en place des mesures de surveillance et de lutte s'est progressivement organisée et a été complétée à l'échelle nationale avec la création en 2011 du dispositif Sylvatub (cf. 2^{ème} partie - § 1.2.3), puis avec la parution de l'arrêté ministériel du 7 décembre 2016 relatif à certaines mesures de surveillance et de lutte contre la tuberculose lors de la mise en évidence de cette maladie dans la faune sauvage, qui encadre les mesures prises dans les arrêtés préfectoraux de lutte contre la TB. L'arrêté ministériel, appliqué sur le terrain par l'Instruction Technique (IT) DGAL/SDSPA/2018-829 du 13 novembre 2018, décrit à la fois la lutte et les mesures de surveillance de Sylvatub, le calendrier et les objectifs des mesures à mettre en œuvre.

Concernant les blaireaux, le premier objectif des mesures est d'assurer une détection et une surveillance du niveau d'infection chez ces animaux (cf. 2^{ème} partie - § 1.2.3 pour la méthode et 2^{ème} partie - § 2.2.1 pour les résultats). Cette surveillance constitue le prérequis à la mise en place, dans un second temps, de mesures de gestion adaptées à la situation dans la zone à risque (ZR).

1.2.2 Méthodes de dépistage et de diagnostic de la tuberculose bovine chez les blaireaux

La détection de l'infection à *M. bovis* dans la faune sauvage est difficile. La tuberculose est une infection chronique; les animaux vivants infectés peuvent être porteurs pendant des mois, voire des années, sans signe clinique apparent (Corner, Murphy et Gormley 2010, Delahay *et al.* 2013).

Chez le Blaireau, le dépistage et le diagnostic peut être réalisé sur animal vivant ou sur animal mort.

1.2.2.1 Méthodes utilisables sur animal vivant

Une recherche directe de *M. bovis* est réalisable dans les excréments et sécrétions (urine, fèces, mucus trachéal) par culture ou biologie moléculaire (PCR). Si ces méthodes ont intrinsèquement une bonne sensibilité (Chambers 2013), la sensibilité du dépistage de l'infection est très faible du fait de l'excrétion peu importante et intermittente par la majorité des individus (Corner, Murphy et Gormley 2010), y compris après infection expérimentale (Chambers *et al.* 2011). La rare présence de *M. bovis* dans les fèces compromet également la détection des groupes infectés par l'analyse bactériologique des crottes retrouvées sur le sol (Travis *et al.* 2011, Defra 2015).

Les tests sur sang sont des tests indirects qui permettent de mesurer la réponse immunitaire, et non de détecter la bactérie. Sur animal vivant, ils permettent de détecter l'infection plus souvent que les tests directs et sont utilisables dans différents contextes :

- Au laboratoire (tests les plus techniques) :
 - ✓ Interferon Gamma Release Assays (IGRA), avec une sensibilité publiée de 80,9 % pour une spécificité de 93 % (Dalley *et al.* 2008) et Interferon Gamma ELISPOT (Lesellier *et al.* 2006) (sensibilité et spécificité non déterminées), qui mesurent la réponse des lymphocytes T aux tuberculines PPD (Protein Purified Derivatives) bovine et aviaire et aux antigènes ESAT-6/CFP-10 permettant de différencier les animaux infectés des vaccinés ;
 - ✓ tests sérologiques ELISA de laboratoire : Idexx *M. bovis* Ab, test adapté au Blaireau qui mesure les taux d'anticorps dirigés contre MPB83 et MPB70 (sensibilité en cours d'évaluation attendue à environ 70 % pour une spécificité de 96%), et test P22, qui dose les anticorps sériques dirigés contre un complexe protéique extrait de la tuberculine bovine, avec une sensibilité de 74 - 82 % pour une spécificité de 75 à 100% mesurée sur 93 animaux appartenant à trois populations différentes (anglaise, irlandaise et espagnole) (Infantes-Lorenzo *et al.* 2019) ;
- Sur le terrain (tests sérologiques les plus simples) :

- ✓ Le Brock TB Stat-Pak a été utilisé sur le terrain (sang prélevé sur animal vivant) jusqu'à la fin des années 2010. Sa sensibilité moyenne était de 51 % (IC 95 % : 46 - 55 %) pour une spécificité de 93 % (IC 95 % , 91-95 %) (valeurs estimées sur environ 1 500 blaireaux en comparaison de la culture bactérienne). Chez les animaux portant des lésions, la sensibilité est de 66,1 %. Chez les « super-excréteurs », cette sensibilité est encore meilleure (78,1 %, Chambers *et al.* (2008)).
- ✓ Depuis 2014, le Brock TB Stat-Pak est remplacé, pour des raisons commerciales, par le DPP Vet TB assay (ChemBio, USA) (Ashford *et al.* en préparation, Jinks *et al.* en préparation), qui mesure les taux d'anticorps pour MPB83 et ESAT-6/CFP-10 dans un format de test rapide.

Les caractéristiques du test DPP Vet TB assay sont en cours de réévaluation. Les résultats préliminaires suggèrent une sensibilité supérieure à celle estimée pour le Brock Stat-Pak pour des échantillons de sang total (par opposition au sérum) dans des modèles bayésiens utilisant la culture de *M. bovis* sur excréta et les résultats du test IGRA (sensibilité de 70 - 80 %) (Lesellier communication personnelle).

- ✓ Ces tests peuvent être réalisés sur le terrain en une quinzaine de minutes avec du sang fraîchement prélevé sur animal capturé et anesthésié.
- ✓ D'autres tests sont en cours d'évaluation au APHA (Animal and Plant Health Agency), Weybridge.

1.2.2.2 Méthodes utilisables sur animal mort

A l'autopsie, les lésions ne sont visibles que chez une partie des blaireaux infectés : cette proportion est d'environ la moitié en Grande-Bretagne, et a été estimée à 21,5 % en France (Réveillaud *et al.* 2018). Ainsi, l'examen nécropsique seul (recherche de lésions macroscopiques) présente une sensibilité faible. Les lésions typiques sont des granulomes blanchâtres d'environ 1 - 2 mm, parfois uniques, ou qui s'agglomèrent dans les cas les plus sévères (Corner, Murphy et Gormley 2010), contrairement à d'autres espèces comme les sangliers qui développent des lésions plus larges et fortement caséuses (Martin-Hernando *et al.* 2007).

Pour obtenir une bonne sensibilité de détection, il est nécessaire de prélever des tissus et organes, en vue :

- d'une recherche bactériologique après mise en culture de ces échantillons (Crawshaw, Griffiths et Clifton-Hadley 2008). La détection bactériologique de *M. bovis* à partir de ces prélèvements requiert au minimum six semaines en culture sur milieu solide ou quatre semaines sur culture liquide BACTEC *Mycobacteria* growth indicator tube (MGIT) 960 system (BD Diagnostics). La spécificité de la culture est de 100 % et permet de typer les souches de *M. bovis* pour identifier les chaînes de transmission.
- de la recherche de l'ADN de *M. bovis* sur tissus ou excréta par diagnostic moléculaire (PCR et spoligotypage). Elle permet une détection plus rapide et sensible que la culture (Courcoul *et al.* 2014, King *et al.* 2015, Michelet *et al.* 2018), mais n'apporte pas la preuve de la viabilité de la bactérie, donc du caractère contagieux de l'animal. La spécificité de la PCR est proche de 100 %.

Avec des prélèvements d'animaux sauvages effectués sur le terrain, la sensibilité de la culture est dégradée comparativement à celle des prélèvements de bovins effectués à l'abattoir⁶, à cause d'une dégradation et d'une contamination inévitables des échantillons sur animaux tués sur le terrain. De plus, les échantillons sont regroupés en pools (conformément à l'IT DGAL/SDSPA/2018-708), ce qui dilue les bactéries et réduit les chances de les détecter, tandis

⁶ sensibilité de la culture solide sur bovins abattus estimée à 78,1 % (72,9–82,8 %) et celle de la PCR à 87,7 % (82,5–92,3 %) (Courcoul *et al.* 2014)

que les échantillons de bovins sont analysés séparément. L'ensemble de ces facteurs conduit à estimer que la sensibilité de la culture est diminuée de 30-40 % (donc une sensibilité proche de 50 %) et que la sensibilité du test PCR est diminuée d'environ 10-20 % (donc une sensibilité entre 70 à 80 %) (Boschiroli communication personnelle) pour la faune sauvage par rapport à celle des bovins.

La détection des bactéries par histologie est utilisée en République d'Irlande pour son faible coût, sur tissus fixés dans du formol et colorés par la technique de Ziehl -Nielsen. Elle est cependant d'une spécificité relative et n'est applicable que lorsque la probabilité de retrouver d'autres mycobactéries (ou actinomycétales) que *M. bovis* est faible. Pour l'histologie, tout comme pour la PCR et la bactériologie, le rendu de résultats est également plus difficile en fonction de l'état de dégradation du cadavre. Cette méthode est utilisée lorsque les autres ne sont pas disponibles.

Les tests sérologiques peuvent également être réalisés sur animal mort, sur sang ou « jus de tissus », prélèvements de moins bonne qualité que le sang prélevé sur animal vivant. Dans ce contexte, le Stat-Pak a présenté une sensibilité de 35 % (IC 95 %, 20 à 53 %) avec une spécificité de 99 % (IC 95 %, 97 à 100 %) (Lyashchenko *et al.* 2008). Un test Idexx est en cours d'évaluation sur sang prélevé sur blaireaux éliminés en Angleterre.

En résumé, le dépistage et le diagnostic de la tuberculose chez les blaireaux sont difficiles, aussi bien sur animal mort que vivant, car la maladie peut être inapparente. Bien qu'imparfaites, ces méthodes de mesure de prévalence permettent d'estimer les variations associées à l'application de mesures de contrôle.

En pratique, en France, à partir des blaireaux abattus ou trouvés morts, des cultures d'organes ou des PCR sont réalisées à partir de pools d'organes quand ils ne présentent pas des lésions macroscopiques, et à partir des organes seuls s'ils portent des lésions visibles. Quels que soient les tests utilisés, la prévalence réelle est sous-estimée du fait notamment des limites de la sensibilité des tests de culture ou de PCR.

1.2.3 Surveillance de la tuberculose bovine dans la faune sauvage : Sylvatub

Un dispositif national de surveillance de la TB chez les animaux sauvages, nommé Sylvatub, a été créé fin 2011 par le ministère en charge de l'Agriculture en lien avec les parties prenantes concernées par la surveillance sanitaire des animaux sauvages (Rivière *et al.* 2013). Ce dispositif, dont l'animation nationale est assurée dans le cadre de la plateforme ESA (Epidémiosurveillance Santé Animale)⁷, a pour objectif d'harmoniser les procédures d'échantillonnage et les méthodes diagnostiques, de centraliser les données issues des différentes modalités de surveillance et de suivre l'évolution de l'infection chez les principales espèces sauvages considérées comme pouvant jouer un rôle dans la circulation ou le maintien de la TB : le Sanglier, le Blaireau et le Cerf élaphe et, dans une moindre mesure, le Chevreuil. Les protocoles mis en œuvre dans le cadre de Sylvatub sont détaillés dans une note de service DGAL régulièrement actualisée (IT en vigueur : DGAL/SDSPA/2018-708 et DGAL/SDSPA/2018-699). Les résultats de la surveillance produits par ce dispositif sont publics, mis en ligne sur le centre de ressources internet de la plateforme ESA et actualisés périodiquement. Une synthèse des résultats de la surveillance depuis 2011 a fait l'objet d'une publication récente (Réveillaud *et al.* 2018) (*cf.* 2^{ème} partie - § 2.2.1).

1.2.3.1 Niveaux de surveillance

La surveillance est organisée par départements selon trois niveaux. La détermination du niveau de surveillance d'un département, détaillé ci-après, repose sur la présence locale de foyers de tuberculose en élevage bovin, la dynamique de l'infection chez les bovins (augmentation d'incidence notamment), la présence de cas chez les animaux sauvages et/ou la proximité

⁷ www.plateforme-esa.fr

géographique avec une zone infectée considérée à haut risque. L'animation en département de la surveillance est portée par les DDcsPP.

- **Niveau 3**

Le niveau 3 de surveillance s'applique aux départements dans lesquels la TB a été mise en évidence dans des foyers bovins puis dans la faune sauvage. Dans ces départements, une ou des zones à risque (ZR) est(sont) définie(s) comme des surfaces de 1 à 10 km de rayon autour de chaque cas de blaireau, cerf ou sanglier infecté, et/ou des élevages de ruminants éventuellement déclarés infectés et leur parcellaire. La coalescence des différentes sous-zones identifiées aboutit le plus souvent à la création d'une ZR de grande surface.

Pour les blaireaux, les sous-zones constituant ces zones à risque ont des mesures de surveillance différenciées (Figure 4):

- ✓ la zone infectée (ZI), zone d'un à deux kilomètres de rayon autour des sites d'infection actuels ou passés (de moins de cinq ans : terrier infecté, lieux de piégeage d'un blaireau infecté, parcellaire d'un foyer en élevage) dans laquelle s'effectue une surveillance programmée, et où sont appliquées des mesures de lutte (cf. 2^{ème} partie - § 1.2.4) ;
- ✓ une zone tampon (ZT) entourant la ZI, d'environ cinq kilomètres de rayon, dans laquelle seules des mesures de surveillance sont mises en œuvre afin de s'assurer que la maladie n'a pas diffusé.

De plus, en cas d'apparition d'un foyer bovin sporadique en dehors de la ZR définie annuellement, une ou des zones de prospection (ZP) peuvent être définies en urgence, par un rayon de 500 m à 2 km (en fonction du contexte, de la géographie locale et de la localisation des terriers de blaireaux) autour des sources potentielles d'infection (par exemple site d'exploitation et pâtures occupées par les lots de bovins déclarés infectés). Si un foyer comporte plusieurs sites d'infection éloignés géographiquement, plusieurs zones de prospection seront définies.

Figure 4 Résumé pour la définition des zonages en accord avec l'arrêté du 7 décembre 2016 (source : IT DGAL/SDSPA/2018-708)

Figure 4a Département niveau 3 – Foyers bovins et/ou terriers infectés proches les uns des autres/ Zones à risques (Zone infectée+ Zone Tampon) (ou département de niveau 2, si concerné par une zone tampon en périphérie d'une zone infectée d'un département de niveau 3)

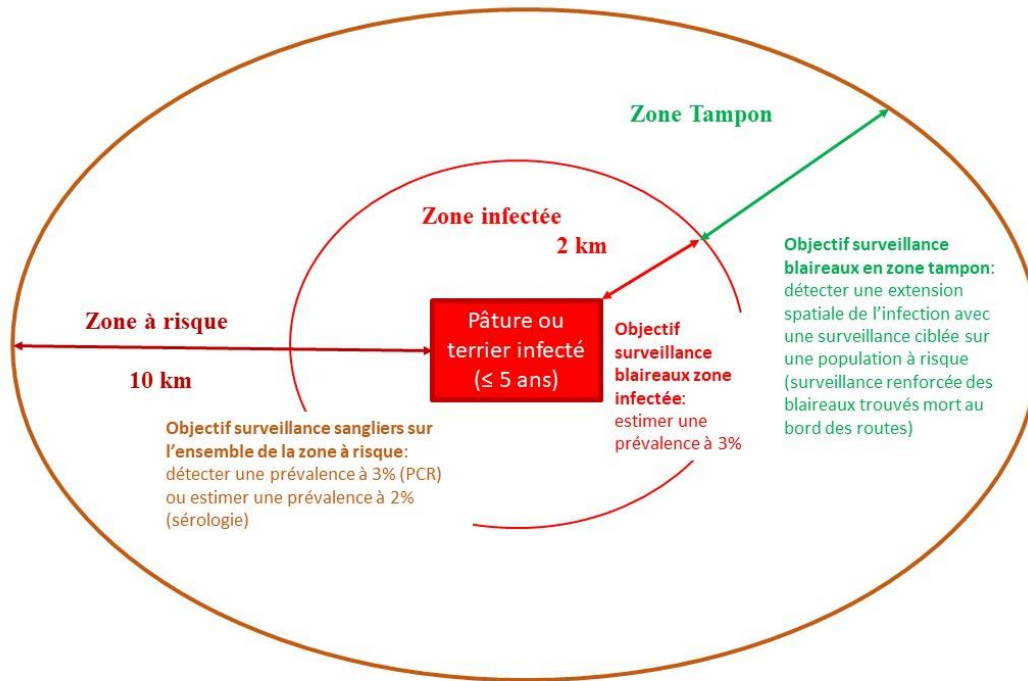
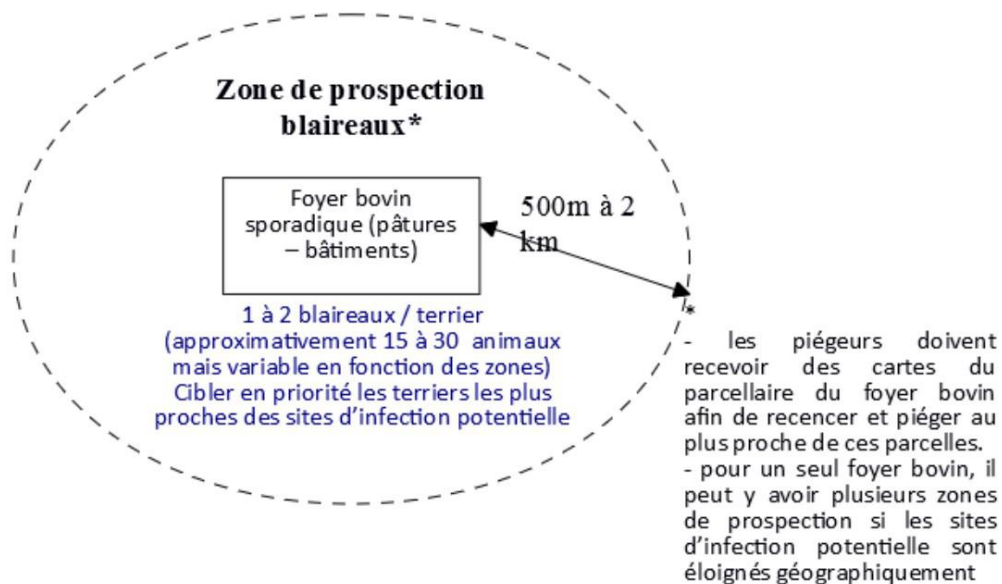


Figure 4b Département niveaux 2 et 3 – Foyers bovins sporadiques/ Zones de Prospection



• Niveau 2

Il est appliqué afin d'explorer la présence de TB dans la faune sauvage en cas de détection de foyers bovins considérés à risque (taux d'infection intra-troupeau élevé, présence de lésions de type ouvertes ou disséminées, découverte d'abattoir). De la même manière que pour le niveau 3, une ou des ZP sont alors définies. Le niveau 2 de surveillance peut aussi concerner certains départements en cas de contiguïté avec une zone classée en niveau 2 ou 3, lorsqu'une continuité de zone de surveillance est nécessaire.

- **Niveau 1**

Il est appliqué dans tous les autres départements de la France continentale, dans lesquels aucun foyer de TB, domestique ou sauvage, n'a été rapporté. Il est uniquement basé sur la recherche de TB en cas de lésions suspectes sur des carcasses d'animaux chassés ou collectés par le réseau SAGIR.

L'IT DGAL/SDSPA/2018-708 prévoit, pour les blaireaux, le maintien des actions de surveillance et de régulation dans les zones à risque pendant une durée de cinq ans à compter de la campagne au cours de laquelle aura été détecté le dernier cas confirmé de TB. Cette IT précise que cette durée moyenne est à adapter en fonction de chaque situation et de l'évolution de la TB chez les bovins et dans la faune sauvage. En l'absence de détection de *M. bovis* à l'issue de cette période, la régulation cessera. La surveillance, quant à elle, évoluera vers un mode évènementiel (s'appuyant alors sur l'analyse des blaireaux trouvés morts au bord des routes).

Lors de l'arrêt de la surveillance programmée/évènementielle renforcée, *i.e.* lors de passage d'un niveau 2 à un niveau 1, il n'y a plus de zone à risque définie, et les mesures de niveau 1 s'appliquent de manière homogène sur l'ensemble du département.

1.2.3.2 Modalités de surveillance

- **Surveillance évènementielle**

Concernant les modalités de surveillance (Tableau 1), dans tous les départements, quel que soit leur niveau, une surveillance évènementielle est mise en œuvre par examen des carcasses d'animaux tués à la chasse (sangliers, cervidés) et une vigilance sur les animaux morts ou mourants entrant dans le réseau SAGIR (Decors *et al.* 2015).

Pour tous les départements de niveau 2 et 3, une surveillance évènementielle *renforcée* est déployée. Elle consiste à chercher systématiquement *M. bovis* sur des animaux morts collectés par le réseau SAGIR (sangliers, blaireaux et cerfs) et des blaireaux trouvés morts sur les bords de route, dont la collecte est renforcée.

- **Surveillance programmée**

La surveillance programmée concerne les ZI des départements de niveau 3 et les ZP des départements de niveau 2 et 3. Elle consiste à réaliser des analyses systématiques sur un nombre déterminé annuellement de blaireaux piégés et de sangliers tués à la chasse au sein de la zone ou des zones du département concerné. Dans les ZI, le nombre de spécimens est déterminé afin de permettre de détecter, quand la taille estimée de population le permet, une prévalence minimale de 3 % de TB (soit une centaine d'individus) dans les populations étudiées. Lorsque la ZI est vaste (coalescence de plusieurs ZI initiales), on considère qu'elle est composée de plusieurs populations. La taille d'échantillon est déterminée en fonction des attentes en termes de connaissances épidémiologiques, de la surface de la zone et de la densité d'animaux estimée à dire d'experts. Le zonage fait l'objet d'une réévaluation annuelle en tenant compte de la localisation d'éventuels nouveaux foyers bovins ou des cas chez les animaux sauvages. En fonction des départements, les zones infectées varient de quelques dizaines à quelques centaines de communes.

Avant 2018, la surveillance programmée concernait aussi les blaireaux en ZT des départements de niveau 3. Cette surveillance programmée était basée sur l'analyse d'un échantillon de blaireaux piégés. La taille de cet échantillon était définie en amont sur les mêmes principes que ci-dessus avec l'aide du coordonnateur national Sylvatub, et validée par la cellule d'animation Sylvatub. Après l'analyse des données de surveillance depuis 2011 (Réveillaud 2017) et la prise en compte des connaissances actuelles sur la TB chez le Blaireau, sur avis de la cellule d'animation de Sylvatub et après validation par son comité de pilotage, cette modalité de surveillance programmée en ZT a été remplacée en 2018 par une surveillance évènementielle renforcée basée sur l'analyse des blaireaux trouvés morts sur le bord des routes (IT DGAL/SDSPA/2018-708) sans recours au piégeage de blaireaux dans les ZT.

Type de surveillance	Modalité de surveillance	Niveau 1	Niveau 2	Niveau 3
Événementielle	Recherche de lésions suspectes chez les cervidés et sangliers lors de l'examen de carcasse dans le cadre d'une pratique de chasse habituelle	X	X	X
	Recherche de lésions évocatrices de tuberculose chez les sangliers, cervidés et blaireaux collectés dans le cadre du réseau Sagir (animaux morts ou mourants) dans son fonctionnement normal	X	X	X
Événementielle renforcée	Recherche analytique systématique de tuberculose chez les sangliers, cerfs et blaireaux collectés dans le cadre du renforcement du réseau Sagir		X	X
	Recherche analytique systématique de tuberculose chez les cadavres de blaireaux collectés sur les routes dans le cadre du renforcement réseau Sagir. Ce renforcement des analyses doit s'accompagner d'un renfort de collecte sur l'ensemble des zones de prospection et des zones tampon.		X	X
Programmée	Recherche systématique de tuberculose sur un échantillon de blaireaux prélevés dans les zones infectées de la zone à risque ou en zone de prospection		X	X
	Recherche systématique de tuberculose sur un échantillon de sangliers prélevés sur l'ensemble de la zone à risque.			X

Tableau 1 Type et modalités de surveillance appliquées à l'échelle départementale ou au sein de zones délimitées en fonction des niveaux de surveillance prédéfinis (extrait de l'IT DGAL/SDSPA/2018-708)

La surveillance de la TB dans la faune sauvage est un prérequis indispensable à la mise en place de mesures de lutte, dans la mesure où elle permet de réaliser un état des lieux de chaque situation (contexte épidémiologique, faisabilité de différentes mesures) et d'adapter dans le temps les mesures de lutte au contexte local (cf. 2^{ème} partie - § 1.2.4).

1.2.4 Mesures de lutte dans la faune sauvage

Les mesures de lutte concernent les populations de cervidés (principalement de cerfs élapés), de sangliers et de blaireaux après définition d'une ZR (IT DGAL/SDSPA/2018-829, § III.B et C) (cf. 2^{ème} partie - § 1.2.3). La coalescence des différentes sous-zones identifiées aboutit le plus souvent à la création d'une ZR de grande surface comme c'est le cas dans la plupart des départements de niveau 3 (ex : Côte-d'Or, Dordogne, Charente) qui tient également compte des massifs cynégétiques et des barrières naturelles (fleuves) ou artificielles (autoroute) pouvant limiter les déplacements d'animaux sauvages. Le préfet prend par ailleurs un arrêté préfectoral de déclaration d'infection (APDI) qui décline les mesures de surveillance, de prévention et de lutte à mettre en œuvre dans la ZR.

1.2.4.1 Chez le Blaireau

1.2.4.1.1 **Contexte réglementaire**

La mise en place de mesures de lutte chez le Blaireau s'inscrit dans un contexte particulier lié à son statut réglementaire. En effet, dans la réglementation européenne, le Blaireau est inscrit à l'annexe III de la Convention de Berne, convention ratifiée par la France le 26 avril 1990. Ainsi, toute exploitation (prélèvements par la chasse ou par mesures de régulation) doit être réglementée de manière à maintenir l'existence de ces populations hors de danger.

La France utilisant les collets et pièges-trappes dans le cadre des arrêtés préfectoraux de destruction, est dans l'obligation de soumettre au Comité permanent de la Convention un rapport biennal tel que prévu par la même Convention (article 8 et 9, annexe III et IV de la Convention).

En France, le Blaireau est une espèce dont la chasse est autorisée⁸, soit à tir, soit par vénerie sous terre. Cependant, pour des raisons de santé publique, la chasse au Blaireau n'est autorisée que dans les zones considérées indemnes de TB (zones de niveau 1 Sylvatub), les animaux chassés ne faisant pas l'objet d'une recherche systématique de *M. bovis*. Le Blaireau peut être chassé à tir de l'un des dimanches de septembre au dernier jour de février selon des modalités fixées chaque année par arrêté préfectoral. La vénerie sous terre du blaireau se pratique du 15 septembre au 15 janvier et dans certains départements, le préfet peut accorder une période complémentaire à partir du 15 mai jusqu'à l'ouverture de la chasse en septembre.

De plus, le Blaireau peut faire l'objet de mesures administratives de régulation à l'initiative des préfets ou des maires en application des articles L.427-4 à L.427-6 du Code de l'environnement. La réglementation impose alors de les motiver. Dans ce cadre, les demandes de destruction de blaireaux sont formulées soit pour prévenir des dommages importants aux cultures, au bétail, aux forêts, aux pêcheries, aux eaux et aux autres formes de propriété, soit dans l'intérêt de la santé et de la sécurité publiques, de la sécurité aérienne, la lutte contre la TB faisant partie de ces motifs. Ces mesures administratives de régulation permettent la destruction de blaireaux sous l'autorité des lieutenants de louveterie grâce à des moyens spécifiés par arrêté préfectoral. En 2018, des arrêtés ont autorisé la destruction de blaireaux aux motifs de dégâts aux cultures et/ou de dégâts sur la voirie ou de voies ferroviaires et/ou les dégâts aux digues dans 33 départements, et au motif de la surveillance de la TB dans 21 départements (Albaret et Ruette 2018⁹).

1.2.4.1.2 Modalités générales de régulation des populations de blaireaux

De manière générale en France, indépendamment du motif de destructions dans l'intérêt de santé publique, les procédés autorisés pour la régulation du Blaireau sont le déterrage, le piégeage par collets à arrêtoirs ou cages-pièges ou les tirs de nuit. En 2018, sur les 54 départements ayant pris des arrêtés de destruction du Blaireau, les méthodes autorisées ont été le plus souvent le piégeage (51 départements), mais aussi le tir de nuit (35 départements) et de jour (23 départements) et le déterrage/vénerie sous terre lorsque la tuberculose n'était pas présente (10 départements) (Albaret et Ruette 2018⁹).

- Le **déterrage** est une mesure administrative de destruction qui peut être mise en œuvre toute l'année pour régler des problèmes liés à l'espèce alors que la vénerie sous terre est un mode de chasse, à but récréatif, qui se pratique en période d'ouverture de la chasse. Ces deux procédés sont souvent exécutés sur le terrain par les mêmes acteurs (équipage de déterreurs/veneurs). Comme explicitement mentionné dans l'IT DGAL/SDSPA/2018-829 (C.2.1.4), et rappelé dans l'IT DGAL/SDSPA/2018-708, la vénerie sous terre est interdite en zone infectée des départements de niveau 3 Sylvatub, et déconseillée dans les zones de prospection de département de niveau 2, en raison du risque de contamination pour les équipages de chiens, pouvant ensuite être un relais de contamination pour l'Homme.
- Le **piégeage** est une technique pouvant être mise en œuvre par des piégeurs titulaires d'un agrément préfectoral, après formation au piégeage¹⁰. Ils utilisent soit des cages-pièges, soit des collets à arrêtoir. Dans le cadre d'arrêtés préfectoraux de destruction, l'utilisation de collets à arrêtoir est autorisée y compris en gueule de terrier et à ras de terre. La sélectivité de capture des pièges utilisés ne peut pas être totale, mais la localisation des pièges et leur mise en place précise en gueule de terrier occupé par le blaireau ou sur les coulées d'accès au terrier sont des éléments déterminants pour limiter les captures accidentelles d'espèces non cibles.

⁸ Arrêté du 26 juin 1987 modifié fixant la liste des espèces de gibier dont la chasse est autorisée

⁹ Analyse d'un questionnaire national sur les arrêtés préfectoraux autorisant les destructions de blaireaux en 2018. Rapport ONCFS, NT/2018/DRE/UPAD/16, 3 p, disponible sur demande à la documentation de l'ONCFS

¹⁰ <https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000000648027>

Les deux types de pièges (cages-pièges et collets à arrêtoir) permettent en outre le relâcher d'individus d'espèces non cibles, capturés accidentellement. Ainsi, lors de l'utilisation des cages pièges, il est assez aisé de libérer les individus d'espèces non cibles. En général, les collets à arrêtoir, visant à capturer l'animal par l'abdomen sans l'étrangler grâce à un arrêtoir fixe, sont préférés à ces cages pièges.

- Le **tir de nuit** est assez peu usité. Il est plutôt proposé comme mode de prélèvement complémentaire dans les départements en niveau 3 Sylvatub.

L'utilisation de produits toxiques et l'enfumage des terriers sont interdits sur l'ensemble du territoire national.

1.2.4.1.3 Mise en œuvre des mesures de lutte contre la TB chez les blaireaux

Pour la mise en œuvre des mesures en ZI ou en ZP, le préalable à l'élimination de blaireaux est le recensement de leurs terriers (article 4 de l'AM du 7 décembre 2016), en commençant par les terriers les plus proches soit du lieu où l'animal sauvage infecté a été localisé, soit des parcelles où ont pâturé les bovins infectés. Ce préalable est certes difficile à réaliser, mais il est nécessaire pour la suite des opérations.

Il est également préconisé de rassembler et de valider, quand elles existent, les données démographiques existantes concernant l'abondance des blaireaux. Des recensements de ce type ont en effet parfois été déjà effectués dans certains départements par des agents de l'ONCFS, des associations départementales de piégeurs ou de vénerie sous terre, des chasseurs des ACCA (Associations communales de chasse agréées), des associations naturalistes, ou à l'occasion de projets scientifiques, mais ils doivent être régulièrement actualisés.

Ensuite, un programme de régulation des populations en ZI, autour des foyers de TB, le plus souvent par piégeage intensif, est mis en œuvre par des piégeurs agréés bénévoles (*i.e.* non professionnels indemnisés par les DDcsPP, sur la base des km parcourus) (*cf.* 2^{ème} partie - § 1.2.4.1.2) sous la supervision des lieutenants de louveterie. L'objectif de la mesure de lutte n'étant pas ici de rechercher l'infection, mais de la maîtriser, la « destruction » de blaireaux, au sens réglementaire du terme, est réalisée, avec élimination des groupes de blaireaux sans distinction d'âge ou de sexe, ni dépistage de l'infection : il convient en effet ici de souligner l'impossibilité technique actuelle d'opter pour un abattage sélectif des seuls animaux tuberculeux car, comme indiqué précédemment (*cf.* 2^{ème} partie - § 1.2.2), les tests sérologiques actuellement disponibles sur blaireau vivant et utilisables sur le terrain ont une sensibilité trop faible, de l'ordre de 50 %. Ainsi, dans près d'un cas sur deux, ils peuvent donner des résultats négatifs alors que les blaireaux sont infectés.

Ainsi, la gestion de foyers de TB impliquant des mesures chez les blaireaux en ZI s'appuie sur un « abattage indifférencié » des blaireaux. Ce programme doit préciser les zones où les terriers de blaireaux infectés doivent être recherchés et détruits et où la régulation de la population doit être effective. Dans tous les cas, ces zones de régulation doivent être bornées par des zones de surveillance (*cf.* § 2.1.3 de l'IT DGAL/SDSPA/2018-829).

La destruction de terriers est éventuellement mise en œuvre comme mesure complémentaire afin de limiter la recolonisation de la zone par les blaireaux. Le programme doit alors préciser dans quelles zones les terriers de blaireaux infectés doivent être recherchés et détruits et où la régulation de population doit être effective. Il est formalisé par un arrêté préfectoral. La gestion des terriers infectés présente des limites, du fait notamment de la difficulté, voire de l'impossibilité, dans certains cas, de les détruire. Lorsqu'ils ne peuvent pas être détruits, se pose le problème de leur recolonisation à l'arrêt du piégeage en fin d'été, dans la mesure où leur condamnation est difficile. En effet, le terrier constitue le point principal de l'espace vital des blaireaux. Si le site est propice à l'aménagement d'un terrier, il est très difficile de les en éloigner malgré la mise en place de dispositifs dissuasifs. Les blaireaux peuvent creuser à côté des dispositifs. L'utilisation de répulsifs (répulsifs commercialisés, poils de chiens, cheveux humains, *etc.*) donne des résultats très aléatoires, du fait notamment de problèmes d'habituation. A titre d'exemple, dans un terrier situé dans une vigne en Suisse, ont été tentés, sans succès, le recours à des poils de chiens, des lumières clignotantes dans le terrier, des flashes à l'entrée, des fils électrifiés barrant les entrées,

des portes à sens unique (Fischer, communication personnelle). Il faudrait bloquer de grandes surfaces autour des terriers pour empêcher les blaireaux d'y retourner, ce qui n'est pas toujours réalisable. Si les blaireaux n'ont pas d'alternative, ils peuvent faire de gros efforts pour revenir à leur terrier. S'ils ont une alternative, ils se déplacent vers un autre terrier.

La situation sanitaire dans les différentes zones fait l'objet d'un suivi en élevage et dans la faune sauvage et conduit à une adaptation des mesures, relevant ainsi d'une gestion adaptative, avec une réévaluation régulière des mesures en fonction des résultats obtenus (durée des destructions, révision des zonages, passage à une simple surveillance, etc.).

1.2.4.2 Mesures de surveillance et de lutte chez les autres espèces sauvages

Concernant les populations de cervidés et de sangliers, les mesures de gestion décrites dans l'arrêté du 7 décembre 2016 (cf. 2^{ème} partie - § 1.2.1) en incluant aussi les animaux chassés dans les parcs et enclos et les élevages de gibier, visent à réduire les contacts intraspécifiques et interspécifiques (soit entre espèces sauvages, soit entre espèces sauvages et bovins) pour éviter la transmission et la diffusion de l'agent pathogène, et à informer des risques de contamination les populations humaines exposées (chasseurs, déterreurs, consommateurs de gibier, etc.).

Après définition d'une ZR (cf. 2^{ème} partie - § 1.2.3), l'instruction technique (IT) DGAL/SDSPA/2018-829 prévoit :

- **des mesures de surveillance dans la zone à risque** (IT : § III. C.1)
 - ✓ concernant les ongulés sauvages, ces mesures sont édictées par les notes de service Sylvatub décrites plus haut (cf. 2^{ème} partie - § 1.2.3). Pour rappel rapide, collecte et analyse des cadavres de cervidés et sangliers ; examen initial des venaisons ; analyse d'un échantillon de cerfs et de sangliers tués à la chasse ;
 - ✓ concernant les élevages de sangliers et de cervidés présents dans la zone (ou hors-zone mais en lien épidémiologique du fait de mouvements d'animaux), ils sont placés sous arrêté préfectoral de mise sous surveillance (APMS) imposant une inspection post-mortem des animaux abattus ou trouvés morts et un dépistage ante-mortem par intradermo tuberculination (possible uniquement chez le cerf) annuel ou lors de mouvements d'animaux ;
 - ✓ concernant les élevages bovins, ils sont placés sous APMS qui leur impose un renforcement du dépistage de la tuberculose (cf. 2^{ème} partie - § 1.2.2.) ;
- **tout ou partie des mesures de lutte suivantes dans les ZR chez le sanglier et les cervidés :**
 - ✓ la récupération et l'élimination des matières potentiellement virulentes (IT : § III.C.2.1.1)
Les viscères des animaux chassés et les cadavres des animaux chétifs ou trouvés morts sont des sources potentielles majeures de contamination des espèces carnivores ou omnivores (Renard, Sanglier, Blaireau, mais aussi les chiens (O'Halloran *et al.* 2018)). Leur récupération et leur élimination sont rendues obligatoires dans les zones à risque. Les fédérations de chasseurs de plusieurs départements ont ainsi mis à disposition des bacs plastiques régulièrement relevés par les services d'équarrissage.
 - ✓ les chiens et les chats ne doivent pas être nourris avec des abats et viscères crus (IT : § III.C.2.1.6)
 - ✓ la maîtrise des densités de cervidés et de sangliers (IT : § III.C.2.1.3)
On assiste en France (comme d'une manière générale en Europe) à une forte augmentation des densités d'ongulés sauvages depuis une trentaine d'années (Anses 2011) liée principalement à la mise en place des plans de chasse des cervidés et du sanglier et à des modes de gestion cynégétique conservatrice (préservation des femelles reproductrices) ainsi qu'à la pratique de l'affouragement/nourrissage. Or, les fortes densités augmentent les risques de primo-contamination des animaux sauvages

à partir de bovins (qui restent l'hôte de maintien principal de la TB), de persistance de la maladie chez une espèce sauvage qui peut devenir elle-même un hôte de maintien (exemples du Cerf de la forêt de Brotonne ou du Sanglier en Espagne), et enfin de recontamination des bovins. Pour réduire les densités dans les zones infectées, il est demandé aux sociétés de chasse de réaliser au minimum les attributions de plan de chasse (qui ne sont en général pas atteintes), voire d'augmenter les quotas d'attribution et de pratiquer un tir raisonné des femelles reproductrices en particulier chez le Sanglier car la production de quatre à six carcasses par an permet de compenser les mortalités naturelles et cynégétiques et au-delà, de faire progresser régulièrement les effectifs. Si les attributions de plan de chasse ne sont pas atteintes, le préfet peut organiser, pour réduire les densités, des battues administratives encadrées par les lieutenants de louveterie.

L'intérêt de la réduction des densités peut être illustré par le cas de la très dense population de cerfs de la zone infectée du massif de l'Ouche en Côte-d'Or, où a été découvert le premier cas de tuberculose en 2003. Après une réduction drastique des effectifs grâce à une augmentation des plans de chasse, plus aucun cas n'a été identifié chez cette espèce pendant plus de huit ans, jusqu'en 2011, date de mise en évidence des nouveaux cas chez le Cerf, qui sont toutefois restés en nombre limité.

La réduction des densités peut exceptionnellement aller jusqu'à l'éradication d'une population comme celle qui a pu être quasiment réalisée, grâce à son isolement, pour les cerfs de forêt de Brotonne-Mauny en 2006. Elle a eu pour conséquence une spectaculaire réduction de la prévalence d'infection chez le Sanglier, passée de plus de 30 % à moins de 1 % en quelques années.

✓ la limitation des facteurs d'agrégation des animaux (IT : § III.C.2.1.5)

Cette mesure est aussi importante que la réduction des densités. En effet, l'affouragement, l'agrainage, toute forme de nourrissage, la pose de pierre à lécher et l'entretien de points d'abreuvement artificiels des animaux sauvages favorisent les contacts intra et interspécifiques (ex : les blaireaux sont très attirés par le maïs déposé sur les places d'agrainage des sangliers (Payne *et al.* 2017)).

L'agrainage des sangliers peut répondre à plusieurs objectifs souvent confondus. Il convient ici de donner une définition précise de chacun d'eux.

- L'agrainage dissuasif est une technique de prévention des dégâts agricoles. La nourriture est distribuée pour nourrir les sangliers en forêt et réduire la fréquentation des cultures agricoles durant la période où elles sont sensibles et moins attractives que le grain distribué. L'agrainage dissuasif est donc pertinent surtout d'avril à août, pour protéger les cultures, et jusqu'à octobre dans les zones où la vigne est présente.
- L'appâtage consiste à disposer une petite quantité de maïs devant un poste d'affût en vue d'y attirer le sanglier pour le tuer. Ce mode de chasse est traditionnel dans les pays germaniques. Il est pratiqué dans quelques départements de l'Est du pays de manière ponctuelle et dérogatoire, pour faire face à des problématiques locales (pestes porcines notamment).
- L'agrainage cynégétique est destiné à fixer les animaux sur les territoires de chasse (on cantonne les animaux en les nourrissant sur place, sur un territoire ou une partie de celui-ci en vue d'augmenter les résultats des actions de chasse), et à favoriser indirectement la reproduction tant chez les sangliers que chez les biches (en effet, l'apport régulier d'un important complément alimentaire en hiver diminue l'impact négatif de l'hiver sur les populations, notamment les jeunes, et diminue donc la mortalité naturelle). Ce type d'agrainage renforce les concentrations de sangliers sur des territoires où ils ne sont le plus souvent pas suffisamment chassés

au regard des effectifs et accroissements annuels. L'effet « refuge » de ces « havres de paix » conduit les animaux des territoires voisins à s'y réfugier et amplifie encore le phénomène de concentration (ONCFS 2004). De ce fait, ces pratiques d'agraineage cynégétique sont interdites dans les zones à risque. Des dérogations à l'interdiction générale d'agraineage peuvent être accordées par le préfet pour réduire les dégâts aux cultures.

Cependant, l'interdiction d'agraineage dans une zone où il était pratiqué auparavant peut favoriser la dispersion des animaux vers les zones adjacentes où l'agraineage reste permis, donc une dispersion de l'infection au-delà de la zone infectée. Ce phénomène a été observé en Côte-d'Or dans le massif des Hautes Côtes. Il convient donc de manier ces interdictions avec précaution, de les appliquer à de larges zones pour éviter les phénomènes de dispersion locale et bien souvent, de préférer le maintien d'un agraineage raisonné, en ligne (et non à poste fixe), diffus et limité temporellement aux périodes à risque pour les cultures.

- **La gestion de la tuberculose dans les élevages de gibier, parcs et enclos de chasse** (IT : § III.C.2.1.7, 8,9, 10 et III.C.2.3).

Les lâchers de cervidés et de sangliers sont interdits dans les zones à risque afin de ne pas augmenter les densités et risquer d'introduire des agents pathogènes, dont *M. bovis*.

L'expédition de cervidés et de sangliers provenant d'élevages situés dans la zone à risque en vue d'élevage ou de repeuplement en zone indemne est interdit.

L'étanchéité des installations des élevages de cervidés et de sangliers de la zone à risque est contrôlée par des inspecteurs de l'environnement commissionnés par le ministère de la Transition écologique et solidaire (ordonnance n° 2012-34 du 11 janvier 2012¹¹).

Lorsqu'un cas de tuberculose est détecté dans un élevage de sangliers ou de cervidés ou dans un enclos ou parc de chasse à caractère commercial, l'établissement est placé sous APDI et il est procédé à l'abattage (en général par battue administrative) et à la destruction de tous les animaux (y compris les blaireaux) (IT : § III.C.2.3). En cas de séparation de plusieurs lots d'animaux dans des enclos différents, l'abattage peut se limiter au(x) lot(s) infecté(s).

1.3 A l'interface faune domestique – faune sauvage : biosécurité

1.3.1 Définition et objectif de la biosécurité

A l'interface faune domestique – faune sauvage, on parlera de biosécurité externe, qui se définit comme la protection de l'élevage vis-à-vis des risques de contamination provenant de l'extérieur de l'élevage (alors que la biosécurité interne concerne la prévention de la circulation d'agents pathogène au sein de l'élevage). Elle inclut donc la protection de l'élevage contre la transmission d'agents pathogènes par des animaux sauvages.

Dans le cas de la TB, les mesures de biosécurité vis-à-vis de la faune sauvage doivent s'appliquer au contexte d'un élevage ouvert (bovins le plus souvent en pâture ou en bâtiment semi-ouvert) et à des espèces sauvages de morphologie (capacité à franchir un obstacle) et d'écologie variées.

Concernant le Blaireau, comme mentionné dans la 1^{ère} partie - § 3.4.2, les points d'alimentation et d'abreuvement en pâture, mais aussi en bâtiment, ainsi que la présence de terriers et de latrines sur les pâtures, constituent une interface entre blaireaux et bovins pouvant donner lieu à la transmission de *M. bovis*. Les mesures de biosécurité doivent donc viser à limiter, voire empêcher les contacts contaminants entre les deux espèces sur ces sites, soit en prévenant leur accès aux

¹¹ Ordonnance n° 2012-34 du 11 janvier 2012 portant simplification, réforme et harmonisation des dispositions de police administrative et de police judiciaire du Code de l'environnement
<https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000025134953&categorieLien=id>

blaireaux, soit en limitant leur attractivité, ou encore en réduisant la contamination de l'environnement ou des infrastructures partagées. Les mêmes principes sont adaptés pour la biosécurité vis-à-vis des autres espèces sauvages.

1.3.2 Mesures en bâtiment

Les études conduites montrent une fréquence variable de visites des bâtiments d'élevage par les blaireaux selon les pays, reflétant probablement une plasticité de la réponse comportementale à des situations géographiques (disponibilité des ressources naturelles) et démographiques (niveaux de densité) diverses. Ainsi, les blaireaux sont couramment observés dans les bâtiments en région de forte densité en Angleterre où ils ont même été détectés dans les stabulations en présence de vaches, alors qu'ils semblent éviter les fermes d'élevage bovin en République d'Irlande (Mullen *et al.* 2015, Tolhurst *et al.* 2009, Ward *et al.* 2008). En France, une étude en Côte-d'Or a montré une faible fréquentation des blaireaux dans les bâtiments d'élevage (0,7 visite pour 100 nuits de surveillance en moyenne), où ils ont surtout été vus visitant les stocks d'aliments pendant l'hiver, période pendant laquelle les bovins sont généralement rentrés, ce qui peut augmenter les risques de contact (Payne *et al.* 2016). De plus, même si le niveau de fréquentation est faible, l'utilisation des bâtiments d'élevage par des blaireaux infectés et excréteurs peut conduire à une concentration des excréta sur les aliments ou la litière ensuite distribués aux bovins eux-mêmes beaucoup plus concentrés que sur une pâture. *M. bovis* peut persister plus d'un mois sur des substrats tels que le maïs ou le foin en période hivernale (Fine *et al.* 2011). Il est donc important que les bâtiments d'élevage, et plus spécifiquement les réserves d'aliments, soient protégés contre l'intrusion des blaireaux. Cette protection peut passer par des installations permanentes telles que des portes ou des panneaux occultant l'entrée des stocks d'aliment jusqu'au sol (en prenant garde que les blaireaux n'aient pas la possibilité de creuser sous la porte) ou des installations non permanentes telles que des clôtures électriques (fils entre 10 et 30 cm de hauteur) plus adaptées à la protection des stocks de foin et de l'ensilage.

Une expérimentation a été conduite en Angleterre dans 32 fermes dont la fréquentation par les blaireaux a été évaluée avant et après mise en place de mesures de biosécurité. Celles-ci, adaptées aux spécificités et configuration de chacune des fermes, comportaient des panneaux ou des portes en acier galvanisé amovibles ou des fils électriques (fils de 10 à 20 cm de hauteur lorsque la pose de panneaux n'était pas possible) pour prévenir l'accès des blaireaux aux stabulations ou aux stocks d'aliments ainsi que des caisses en aluminium pour stocker les aliments. Les résultats ont montré que les mesures correctement mises en place et maintenues éliminaient 100 % des visites de blaireaux, y compris dans les réserves d'aliment où les visites étaient les plus fréquentes avant la mise en place des mesures. En outre, il a été constaté que lorsque certaines infrastructures étaient protégées, cela entraînait une baisse de fréquentation de celles qui ne l'étaient pas, diminuant les incursions de blaireaux dans toute la ferme (Judge *et al.* 2011).

1.3.3 Mesures en pâtures

L'utilisation des pâtures par les blaireaux peut être motivée par une recherche de ressources naturelles telles que les lombrics qui représentent une part importante de leur régime alimentaire ou artificielles telles que les aliments ou l'eau d'abreuvement destinés aux bovins. Les lombrics étant naturellement moins disponibles (car moins accessibles) pour les blaireaux par temps sec et chaud ou très froid (sol gelé) et lorsque l'herbe est haute, les conditions météorologiques et la hauteur de l'herbe peuvent donc modifier le niveau de fréquentation des pâtures par les blaireaux (Andrew W. Byrne *et al.* 2012, Kruuk *et al.* 1979, Payne 2014). Il n'est cependant pas envisageable d'influer sur la population de lombricidés d'une pâture. En revanche, l'endroit où sont disposés les aliments destinés au bétail peut impacter leur attractivité pour les blaireaux et pour d'autres espèces sauvages. Ainsi, il est conseillé de ne pas nourrir directement au sol et d'utiliser des auges à une hauteur d'au moins 80 cm (Ward, Judge et Delahay (2010), IT DGAL/SDSPA/2018-743). S'il existe des zones boisées au sein de la pâture, les points d'eau et d'alimentation ne doivent pas y être installés et il est même recommandé de les clôturer car elles

augmentent le risque de contact avec la faune sauvage. Les sources d'eau naturelles accessibles à la faune sauvage doivent être condamnées. Des abreuvoirs à une hauteur de 80 cm ou des pompes à nez sont préconisés. Enfin, la désinfection régulière des auges et abreuvoirs permet également de réduire le risque de transmission en cas de dépôt d'excrétas (IT DGAL/SDSPA/2018-743).

Comme mentionné dans la 1^{ère} partie - § 3.4.2., la présence de latrines et de terriers dans les pâtures représente un facteur de risque important de contact contaminant entre blaireaux et bovins. Leur gestion passe d'abord par leur localisation dans la pâture puis leur destruction ou la mise en place de clôtures empêchant les bovins de venir à leur contact. La localisation des latrines est souvent plus délicate à réaliser car elles sont plus difficilement repérables et ne sont pas permanentes. Celles-ci étant préférentiellement établies au niveau des lisières, il peut être conseillé de surveiller particulièrement ces zones, voire de les exclure de la pâture (Ward, Judge et Delahay 2010, White, Brown et Harris 1993). Une fois localisées, elles peuvent également être chaulées pour neutraliser *M. bovis* (IT DGAL/SDSPA/2018-743). Lorsqu'un terrier ou des gueules de terrier sont présents sur une pâture, il est essentiel d'empêcher les bovins d'y accéder en clôturant la périphérie du terrier. Sa destruction est également envisageable et même recommandée si des blaireaux tuberculeux l'ont habité. Cependant, il n'existe pas encore de protocole reconnu efficace et écologiquement acceptable pour la destruction des terriers. Le piégeage et le suivi de la fréquentation afin de maintenir le terrier inoccupé, est, à ce jour, la mesure appliquée (IT DGAL/SDSPA/2018-743). Celle-ci est à mettre en œuvre avec l'aide des lieutenants de louveterie, piégeurs et chasseurs du secteur concerné (IT DGAL/SDSPA/2018-829).

1.3.4 Application des mesures

Les études de fréquentation des infrastructures d'élevage par les blaireaux montrent une hétérogénéité importante entre fermes au sein d'une même zone. Les spécificités locales en matière de paysage, densité et disponibilité alimentaire et la configuration particulière de chaque élevage peuvent expliquer cette variabilité (Judge *et al.* 2011, Payne *et al.* 2016, Tolhurst *et al.* 2009, Ward *et al.* 2008).

Il convient donc d'évaluer le risque d'intrusion des blaireaux au cas par cas afin de proposer les mesures les plus adaptées et donc les plus efficaces possibles pour chaque élevage se situant en zone infectée. C'est ce qui est réalisé actuellement dans les élevages foyers en Côte-d'Or et en Dordogne (GDS 21 et GDS 24 communication personnelle). Une enquête incluant la visite des parcelles avec relevé des indices de présence de faune sauvage et des pratiques d'élevage permet d'identifier et de hiérarchiser les facteurs et les parcelles les plus à risque pour l'introduction de *M. bovis*. Des recommandations sont ensuite émises, adaptées aux facteurs de risque identifiés et conformes aux textes réglementaires. L'instruction technique (IT DGAL/SDSPA/2018-829) exige en outre des élevages situés en zone à risque la présentation conjointe par l'éleveur et les personnes titulaires du droit de chasse d'un programme de mesures de biosécurité vis-à-vis de la faune sauvage.

La mise en place des mesures de manière pérenne est essentielle pour garantir leur efficacité (Judge *et al.* 2011). L'application de ces mesures, requérant souvent un changement des pratiques voire une restructuration des élevages, est freinée par un manque de motivation économique et de garantie du coût - efficacité des mesures. Les éleveurs se sentent souvent démunis vis-à-vis du risque associé à faune sauvage (Mounaix 2017) et les démarches collectives entre interlocuteurs de l'élevage et de la faune sauvage autour de la biosécurité se heurtent parfois à un rejet mutuel des responsabilités. Il est donc important de sensibiliser, accompagner et évaluer les impacts des mesures afin d'assurer leur acceptabilité et leur observance sur le long terme.

1.4 Conclusion

En France, à l'heure actuelle, l'infection par *M. bovis* fait l'objet de mesures de surveillance et de lutte chez les bovins (et les autres espèces domestiques présentes dans les foyers) et chez les animaux sauvages. Ces mesures, encadrées par la réglementation, sont déterminées au cas par

cas en fonction de l'historique de la TB chez les bovins et de sa présence dans la faune sauvage. En outre, le suivi de l'infection conduit à adapter les mesures au cours du temps, à la fois en termes de surveillance et de lutte, tout en tenant compte de l'évolution des connaissances sur la TB chez les différentes espèces.

Chez les blaireaux, comme pour les autres espèces sauvages, la surveillance se fonde sur l'analyse et la recherche de l'infection chez des animaux trouvés morts ou piégés. La vénerie, principale technique de chasse, étant interdite en zone infectée, les prélèvements de chasse ne peuvent pas être exploités pour la surveillance.

Après la détection dans les années 2010 des premiers cas de TB dans la faune sauvage en Côte-d'Or et en Dordogne, la situation a évolué, avec la mise en place du dispositif de surveillance de la faune sauvage Sylvatub et l'arrêté du 7 décembre 2016 encadrant les mesures de lutte. A l'instar des autres espèces sauvages, la TB chez le Blaireau fait l'objet de mesures de surveillance et de gestion adaptative, ces mesures étant réévaluées au regard des données de surveillance Sylvatub et de l'acquisition de connaissances par des études spécifiques. A titre d'exemple, depuis 2018, le protocole Sylvatub de surveillance de l'infection chez les blaireaux en zone tampon a évolué : la surveillance programmée sur animaux piégés prévoit une recherche systématique de l'infection sur les blaireaux trouvés morts au bord des routes et collectés systématiquement, avec mise en œuvre d'une animation spécifique de cette modalité de surveillance événementielle renforcée (constitution et animation d'un réseau de collecteurs).

En zone infectée, l'objectif de maîtrise de l'infection par la diminution des populations de blaireaux se justifie par l'analyse de risque mentionnée dans la 3^{ème} partie. Elle conduit à éliminer des groupes de blaireaux, *i.e.* mâles et femelles de tous âges, vivant à proximité des parcelles et bâtiments des élevages bovins foyers. Ainsi, l'élimination des blaireaux autour de ces foyers se pratique de manière « indifférenciée » au sens où les animaux sont éliminés sans connaissance avant l'abattage de leur statut d'infection au regard de la TB. Cette élimination « indifférenciée » est toutefois réalisée dans un contexte précis :

- elle est fondée sur les résultats de la surveillance (infection avérée localement),
- elle est mise en œuvre dans une zone délimitée, déterminée sur la base des données de la surveillance,
- elle doit être précédée d'un recensement des terriers de blaireaux dans cette zone,
- elle est engagée sur une période donnée et est régulièrement réévaluée en fonction des résultats de la surveillance, selon les principes d'une gestion adaptative en fonction de la situation sanitaire dans la zone.

2 Evolution de la situation épidémiologique de la TB en France depuis 2011

2.1 Chez les bovins

2.1.1 Bref historique

Initiée en 1954, la lutte contre la TB a permis à la France d'obtenir le statut officiellement indemne de TB de l'Union européenne en 2001 (Anses 2011), statut qui permet qu'un nombre limité de foyers puisse persister chaque année.

L'amélioration de la situation épidémiologique a connu un coup d'arrêt à partir de 2004 et le nombre de foyers à partir de cette date a légèrement augmenté ou est resté constant jusqu'aux alentours de 2011 (Figure 5). Cette dégradation était liée à la situation particulière d'un nombre limité de départements qui cumulaient la plus grande partie des foyers français (Côte-d'Or, Dordogne, Pyrénées-Atlantiques) (Anses 2011).

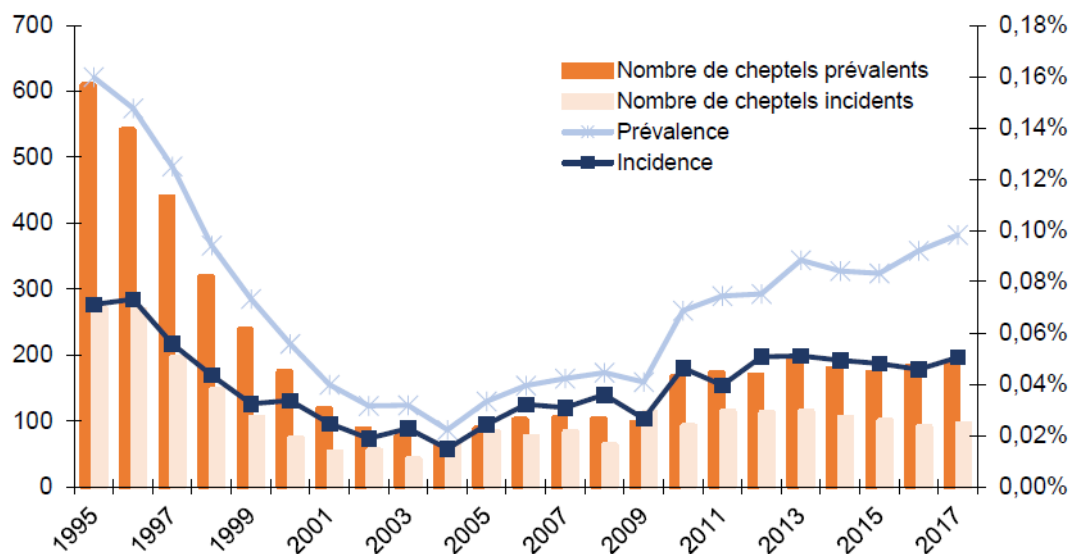


Figure 5 Evolution de l'incidence et de la prévalence de la tuberculose bovine entre 1995 et 2017 (Delavenne *et al.* 2019)

2.1.2 Situation depuis 2011

Ces tendances se sont confirmées depuis 2011, puisqu'entre 2011 et 2017, l'incidence annuelle des cheptels infectés (nombre d'APDI) a varié entre 93 et 121 foyers par an (moyenne : 105 foyers, Tableau 2), avec une distribution géographique très hétérogène. La distribution géographique des foyers par commune (Figure 6) montre des agrégats marqués de foyers dans certaines zones géographiques : le nord de la Nouvelle-Aquitaine (Charentes, Charente-Maritime, Dordogne, Haute-Vienne), le sud de la Nouvelle-Aquitaine (Landes et Pyrénées-Atlantiques), la Côte-d'Or et les Ardennes, qui cumulent 70 % des foyers observés sur le territoire national (Tableau 2). Entre 2011 et 2017, l'évolution de l'incidence annuelle n'a pas été homogène dans ces quatre zones (Figure 7). Après un pic en 2013, la circulation de *M. bovis* semble avoir été contrôlée dans les Ardennes, et elle est clairement sur le déclin en Côte-d'Or. A l'opposé, l'incidence semble avoir globalement augmenté en Nouvelle-Aquitaine, particulièrement dans le nord de la Nouvelle-Aquitaine où la situation est la plus préoccupante. A l'extérieur de ces quatre zones, les 30 % de foyers observés se répartissent entre la Corse (6 % des foyers), le Lot et Garonne (3 % des foyers), les Bouches-du-Rhône (2 % des foyers, essentiellement en Camargue), et 44 autres départements totalisant chacun entre un et neuf foyers sur la période 2011-2017 (cf. 4^{ème} partie - § 1.2). La situation en Corse n'est pas étudiée ici compte-tenu de l'absence du Blaireau.

Tableau 2 Incidence annuelle des cheptels infectés par la tuberculose bovine en France entre 2011 et 2017 (données source : LNR Tuberculose - DGAL)

Zone géographique	Année							Total	%
	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017		
Nouvelle-Aquitaine-nord (16, 17, 24, 87)	22	30	35	41	36	26	48	238	32 %
Nouvelle-Aquitaine-sud (40, 64)	14	26	22	16	24	31	26	159	22 %
Côte-d'Or (21)	19	27	20	10	13	12	4	105	14 %
Ardennes (08)	0	2	6	5	1	0	0	14	2 %
Total (16, 17, 24, 87, 40, 64, 21, 08)	55	85	83	72	74	69	78	516	70 %
Autres départements	38	36	30	35	31	24	24	218	30 %
France	93	121	113	107	105	93	102	734	100 %

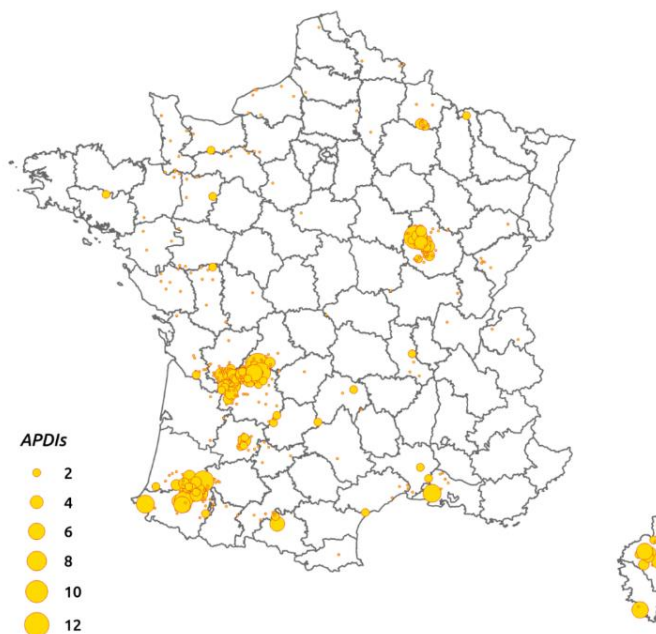


Figure 6 Répartition géographique des foyers de tuberculose bovine cumulés entre 2011 et 2017 (données source : LNR Tuberculose - DGAL)

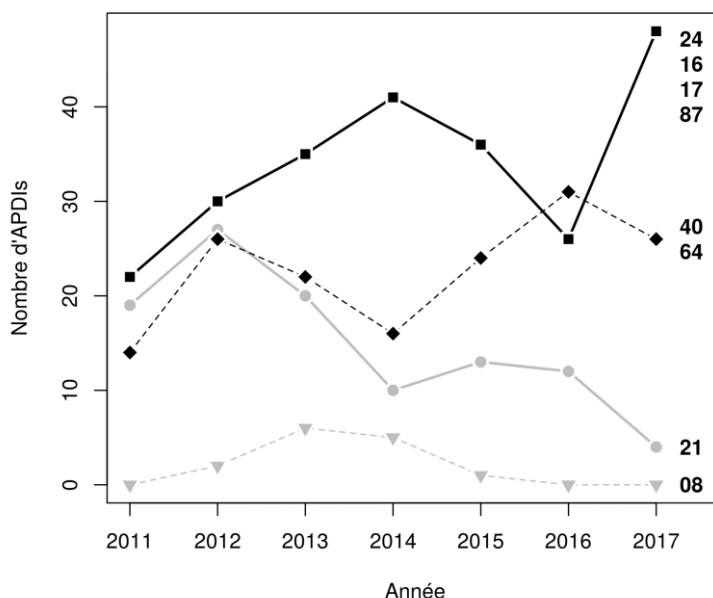


Figure 7 Evolution de l'incidence des cheptels infectés de tuberculose bovine entre 2011 et 2017 dans quatre zones géographiques : le nord de la Nouvelle-Aquitaine (Charentes, Charente-Maritime, Dordogne, Haute-Vienne, trait noir continu), le sud de la Nouvelle-Aquitaine (Landes et Pyrénées-Atlantiques, trait noir pointillé), la Côte-d'Or (trait gris continu) et les Ardennes (trait gris pointillé) (données source : LNR Tuberculose - DGAL)

Parmi les 734 foyers bovins détectés entre 2011 et 2017, 689 ont été détectés sur le continent, où le Blaireau est présent (alors qu'il ne l'est pas en Corse), et le type moléculaire (combinant spoligotype et profil VNTR (Variable Number Tandem Repeat)) était disponible pour 549 d'entre eux, soit 80 %. Dix de ces types moléculaires ont été observés à la fois chez les bovins et les blaireaux entre 2011 et 2017. Concernant les bovins, ces types moléculaires communs entre les deux espèces ont été observés dans 388 foyers sur les 549 pour lesquels le type moléculaire était disponible, soit 71 % d'entre eux. Cette proportion a augmenté de 2011 à 2013 et semble

stabilisée depuis autour d'une valeur de 80 % des foyers pour lesquels le type moléculaire est disponible (Tableau 3).

Tableau 3 Proportion des foyers pour lesquels le type moléculaire observé (spoligotype et VNTR) a été mis en évidence en France continentale, entre 2011 et 2017, à la fois chez des bovins et des blaireaux (données source : LNR Tuberculose - DGAL)

Année	Nombre de foyers avec type moléculaire commun aux bovins et aux blaireaux	Nombre de foyers avec type moléculaire disponible	Proportion
2011	33	62	53 %
2012	35	82	43 %
2013	71	89	80 %
2014	58	85	68 %
2015	66	75	88 %
2016	56	69	81 %
2017	59	87	79 %
2011-2017	388	549	71 %

2.2 Dans la faune sauvage

Les résultats de la surveillance chez les blaireaux, les sangliers et les cervidés (cerfs élaphe, chevreuils) produits depuis 2011 dans le cadre du dispositif Sylvatub (cf. 2^{ème} partie - § 1.2.3.) sont publics, mis en ligne tous les ans sur le centre de ressources internet de la plateforme ESA. Ils ont de plus fait l'objet d'une publication récente (Réveillaud *et al.* 2018) sur laquelle s'appuie la suite de ce chapitre. Contrairement à la surveillance chez les bovins qui permet d'estimer des taux d'incidence annuelle en élevage (*i.e.* nombre de nouveaux foyers bovins), les données de surveillance dans la faune sauvage sont traduites en taux de prévalence (nombre d'animaux trouvés infectés sur nombre d'animaux analysés). Ces taux sont à interpréter en tenant compte des biais d'échantillonnage et de mesure inhérents à toute surveillance chez les animaux sauvages (Fromont et Rossi 2000), et ici en particulier au fait que l'échantillonnage est opportuniste et non pas mis en œuvre de manière aléatoire. En effet, cet échantillonnage est basé sur l'activité des acteurs de terrain, notamment des piégeurs. Certaines communes peuvent être sur- ou sous-représentées, et la répartition géographique des échantillons possiblement fluctuante d'une année sur l'autre selon le nombre et l'activité de acteurs bénévoles. De plus, certaines classes d'âge peuvent être sous-représentées, ici notamment les jeunes blaireaux du fait de la méthode de capture.

Jusqu'en 2017, neuf spoligotypes de *M. bovis* ont été identifiés chez les blaireaux et ongulés sauvages en France (Réveillaud *et al.* 2018). Tous les isolats obtenus à partir d'animaux sauvages infectés présentaient les mêmes spoligotypes que ceux des isolats provenant de foyers de bovins dans les mêmes zones.

2.2.1 Blaireau

2.2.1.1 Surveillance événementielle

Parmi les 2 491 blaireaux morts collectés, principalement sur le bord des routes, dans le cadre de la surveillance événementielle dans 45 départements depuis 2011, 2 397 ont pu être analysés (2 372 avec un résultat d'analyse interprétable), et 89 ont été trouvés infectés par *M. bovis* (Figure 8).

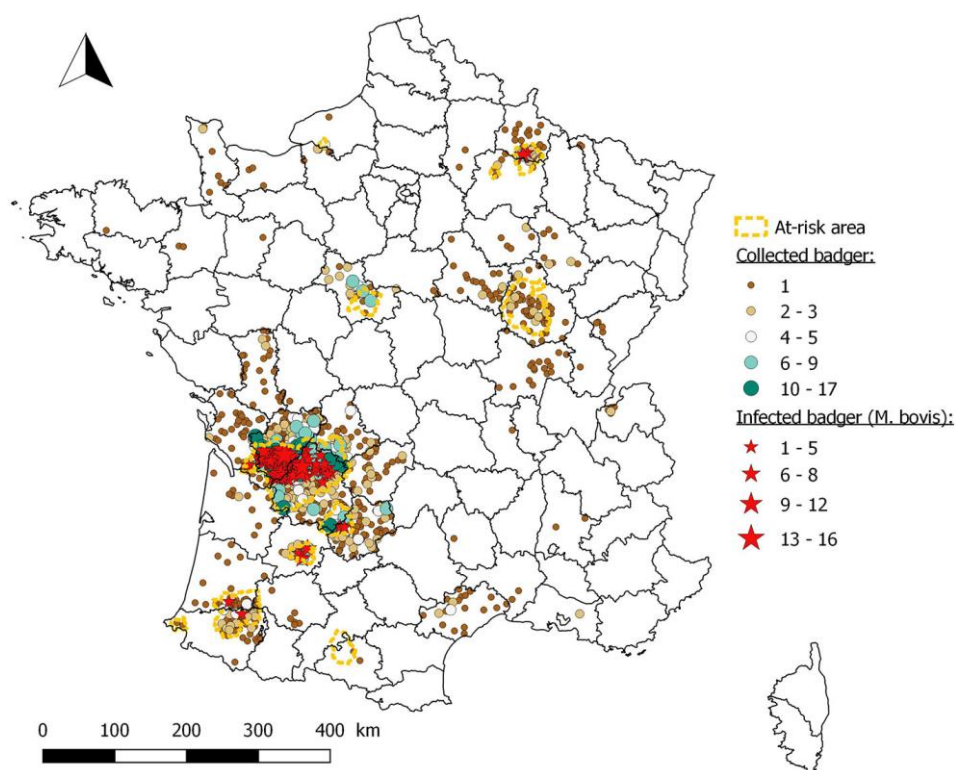


Figure 8 Localisation des blaireaux collectés et trouvés infectés par la surveillance événementielle de 2012 à 2017 (Réveillaud *et al.* 2018)

Ces animaux infectés ont tous été trouvés en ZR ou, pour cinq d'entre eux, à moins de 3,5 km maximum de ces zones définies l'année de la surveillance (en Dordogne/Charente et dans le Lot-et-Garonne). En Dordogne/Charente, seule zone où le nombre de blaireaux collectés permet d'estimer un taux de prévalence, ce taux estimé par cette modalité de surveillance semble être stable entre 2013-2014 (8,2 % ; IC 95 % : 4,2-14,2 %) et 2016-2017 (9,6 % ; IC 95 % : 6,8-13,1 %). Ailleurs la pression de surveillance événementielle, en particulier par collecte de blaireaux morts en bord de route, a été inégale.

2.2.1.2 Surveillance programmée

De 2012 à 2017, sur les 10 184 blaireaux piégés dans le cadre de la surveillance programmée dans huit des 11 zones à risque identifiées dans l'article de Réveillaud *et al.* (2018)¹², 367 animaux ont été trouvés infectés par *M. bovis* dans les zones à risque : 340 en zones infectées (n = 6 870) et 27 en zones tampons (n = 3 314). Aucune surveillance ciblée n'a été mise en œuvre dans les zones à risque de la Marne et du Loir-et-Cher, où les populations de blaireaux étaient estimées comme très faibles. Dans les zones infectées, à l'échelle nationale, la prévalence apparente observée de 2012 à 2014 par culture était en moyenne de 4,57 % (n = 3 198), et de 5,14 % en 2016-2017 par PCR (n = 2 412) (Réveillaud *et al.* 2018). Dans les zones tampons, la prévalence apparente observée avec la culture était en moyenne de 1,33 % (n = 1 508) et avec la PCR en moyenne de 0,41 % (n = 1 217). En ce qui concerne les résultats dans les quatre principales zones infectées (zones Côte-d'Or, Dordogne-Charente, Béarn et Ardennes-Marne), la prévalence chez les blaireaux était significativement plus faible en 2012-2014 dans la zone infectée de Dordogne-Charente que dans les trois autres. En 2016-2017, la prévalence était plus élevée dans le Béarn qu'en Côte-d'Or et en Dordogne-Charente (Tableau 4) (Réveillaud *et al.* 2018).

¹² Il n'y a pas eu de surveillance programmée dans trois des 11 zones à risque

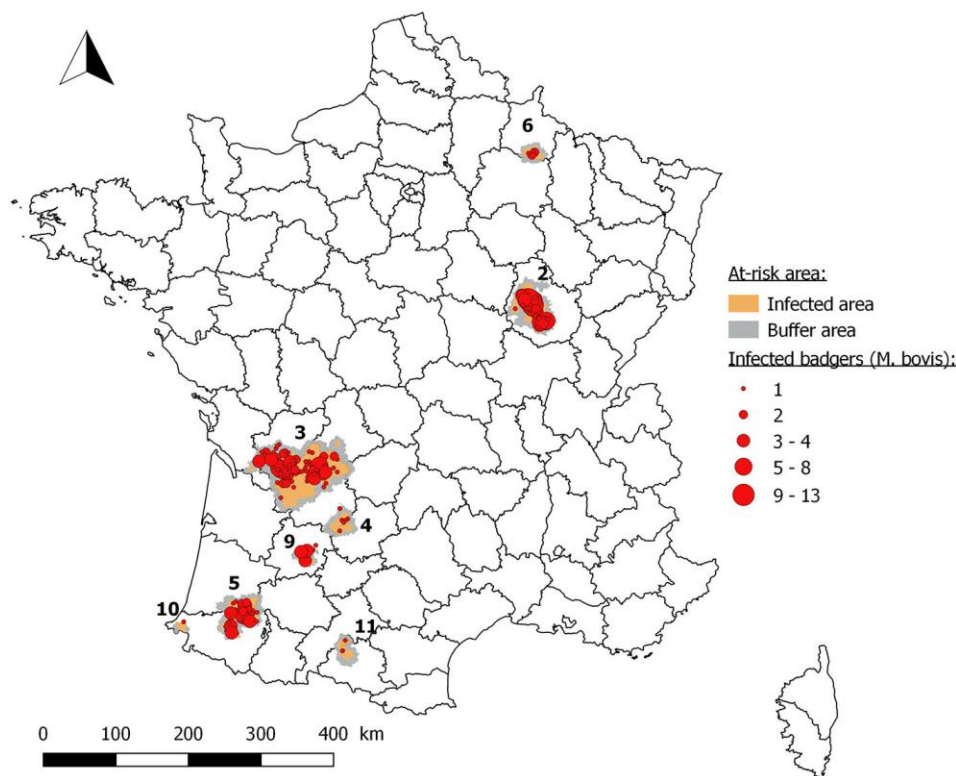


Figure 9. Localisation des blaireaux infectés collectés par surveillance programmée de 2012 à 2017 (2: Côte-d’Or; 3: Dordogne/Charente/Charente-Maritime/Haute-Vienne/Corrèze/Gironde; 4: Dordogne/Lot; 5: Béarn; 6: Ardennes/Marne; 9: Lot-et-Garonne; 10: Pays basque; 11: Ariège/Haute-Garonne) (Réveillaud *et al.* 2018)

Tableau 4 Taux de prévalence apparente des blaireaux infectés collectés par surveillance programmée dans les quatre principales zones d’infection entre les périodes 2013-2014 et 2016-2017 (pourcentages donnés avec des intervalles de confiance de 95 %)

d’après Réveillaud *et al.* (2018)

Zone	Période 2013-2014	Période 2016-2017
	<i>Culture</i>	<i>PCR</i>
Taux de prévalence apparente [intervalle de confiance 95 %] (Nombre de blaireaux infectés/ nombre de blaireaux analysés)		
Côte-d’Or	8,1 % [6,3-10,3 %] (61/751)	4,2 % [2,6-6,2 %] (22/528)
Dordogne/Charente/Charente-Maritime/Haute-Vienne/Corrèze/Gironde	2,7 % [1,7-4,1 %] (22/805)	5,3 % [4,1-6,8 %] (61/1143)
Béarn	5,9 % [3,9-6,8 %] (26/439)	7,9 % [5,2-11,2 %] (27/344)
Ardennes/Marne	6,7 % [3,1-12,4 %] (9/134)	3,1 % [0,4-10,7 %] (2/65)

Les taux d’infection étaient significativement plus élevés chez les mâles (4,95 %, n = 3 394) que chez les femelles (2,02 %, n = 4 213). Ce résultat corrobore plusieurs études (Corner *et al.* 2007, Jenkins, Cox et Delahay 2012) et conforte les hypothèses de différences entre les sexes en termes d’exposition et de réceptivité (cf. 1^{ère} partie - § 3.2.).

2.2.1.3 Données lésionnelles

Parmi les 13 620 blaireaux autopsiés (issus de la surveillance événementielle et programmée sur toute la France, mais aussi des zones de prospection), 357 avaient des lésions évocatrices de tuberculose, et l'infection a été confirmée chez 95 d'entre eux (26,6 %). Inversement, sur ces 13 620 animaux, 442 ont été trouvés infectés, dont seulement 21,5 % présentaient des lésions évocatrices de tuberculose, ce qui confirme que les lésions macroscopiques ne sont pas fréquemment observées en cas d'infection. Les lésions se trouvaient surtout dans les nœuds lymphatiques céphaliques (rétropharyngiens et sous-mandibulaires) et dans les voies pulmonaires (nœuds lymphatiques pulmonaires, bronchiques et médiastinaux). Parmi les 95 blaireaux dont l'infection était confirmée, huit infectés présentaient des lésions évocatrices de tuberculose sur au moins deux organes internes et au moins deux nœuds lymphatiques. Les blaireaux infectés piégés en surveillance programmée présentaient significativement moins de lésions évocatrices de tuberculose (16,2 % des 291 blaireaux infectés) que les blaireaux collectés dans le cadre de la surveillance événementielle (31,0 % des 71 blaireaux infectés).

2.2.1.4 Evolution de l'infection chez les blaireaux en Côte-d'Or et en Dordogne

En Côte-d'Or, Réveillaud *et al.* (2018) observent une prévalence plus faible en 2016-2017 qu'en 2013-2014, malgré l'utilisation d'une méthode plus sensible en seconde période, et supposent que la prévalence a diminué chez les blaireaux depuis 2011. En effet en prenant comme hypothèse une sensibilité moyenne de la culture de 50 % et de la PCR de 75 % (cf. 2^{ème} partie - § 1.2.2), l'analyse des données de Sylvatub produite dans le cadre du présent rapport atteste de la diminution significative de la prévalence chez les blaireaux des communes de la zone infectée sous surveillance depuis 2012 en Côte-d'Or (de 19,8 à 2,43 %) ($R^2 = 0,85$, $P = 0,03$) (Figure 10).

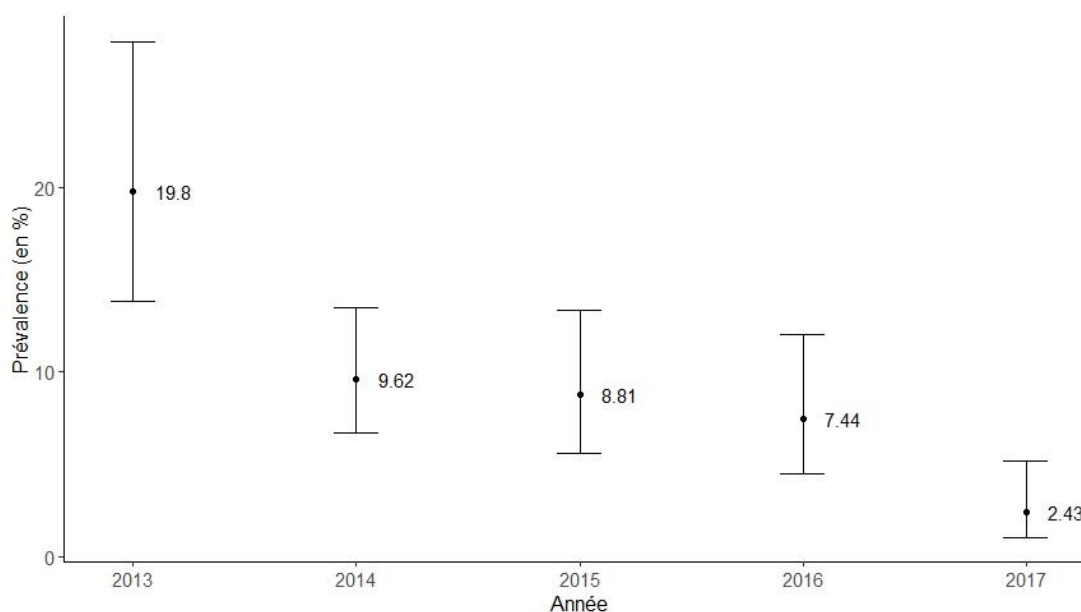


Figure 10 Taux de prévalence réelle, d'infection par *M. bovis*, après prise en compte la sensibilité et de la spécificité des tests, chez les blaireaux en Côte-d'Or de 2013 à 2017 (données Sylvatub) (diminution statistiquement significative, $P = 0,03$)

La même analyse produite sur la base des données de surveillance Sylvatub en Dordogne ne montre en revanche pas d'inflexion significative de la prévalence chez les blaireaux dans ce département entre 2013 et 2017 ($R^2 = 0,43$, $P=0,23$) (Figure 11).

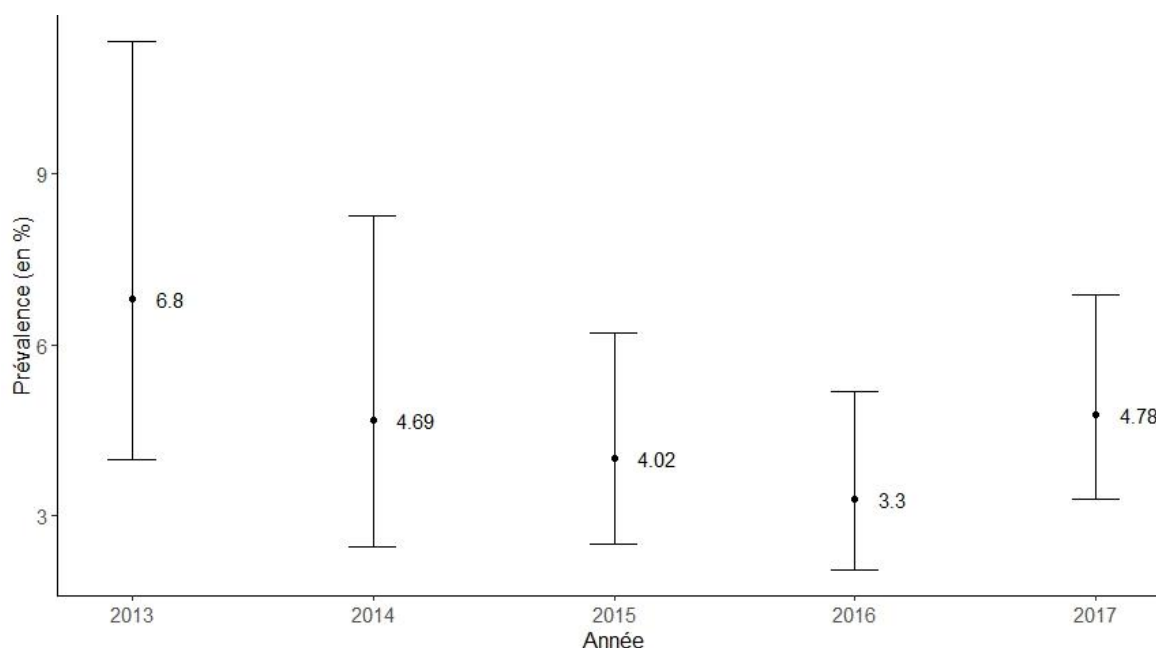


Figure 11 Taux de prévalence réelle d'infection par *M. bovis*, après prise en compte la sensibilité et de la spécificité des tests, chez les blaireaux en Dordogne de 2013 à 2017 (diminution non significative statistiquement, $P = 0,23$)

2.2.2 Autres espèces sauvages

2.2.2.1 Sangliers

Parmi les 323 sangliers sauvages prélevés dans le cadre de la surveillance événementielle de 2011-2012 à 2016-2017 dans 53 départements, 258 étaient analysables, 241 présentaient un résultat d'analyse interprétable, et 29 ont été trouvés infectés dans six départements (Dordogne, Charente, Côte-d'Or, Haute-Corse, Corse-du-Sud et Loir-et-Cher).

Une surveillance programmée des sangliers a été mise en place dans 11 zones à risque avec 7 634 sangliers analysés depuis 2011. Au total, 180 sangliers sauvages ont été trouvés infectés par *M. bovis* dans sept zones à risque. Dans les zones à risque où l'infection chez les sangliers sauvages était connue, la prévalence apparente observée par culture (de 2011 à 2015) était en moyenne de 3,04 % ($n = 3\ 786$) et, par PCR (de 2015 à 2017), en moyenne de 2,37 % ($n = 2\ 536$). La prévalence dans les zones à risque suivies depuis 2011 se situait entre 1,5 et 4,3 % en 2011-2015 et entre 0,5 et 4,4 % en 2015-2017. Aucun sanglier sauvage n'a été trouvé infecté en surveillance programmée dans les Ardennes, la Marne, le Loir-et-Cher et l'Ariège/Haute-Garonne. Dans la forêt de Brotonne-Mauny, la surveillance des sangliers est mise en œuvre depuis 2001 suite à la détection de l'infection à des prévalences élevées chez les cerfs et les sangliers. Des mesures de lutte drastiques ont alors été mises en œuvre (dépopulation des cerfs et baisse importante des densités de sangliers). Entre 2011 et 2017, seul un à cinq sangliers infectés ont été trouvés chaque année (parmi environ 200 sangliers analysés/an).

2.2.2.2 Cervidés

Depuis 2011, 107 cerfs élaphe et 190 chevreuils ont été analysés par surveillance événementielle dans 35 et 48 départements, respectivement (Réveillaud *et al.* 2018). Deux cerfs élaphe soumis par les chasseurs en 2016 ont été trouvés infectés en Côte-d'Or et en Dordogne. Une surveillance programmée des cerfs a été mise en œuvre dans sept zones à risque, avec 1 491 cerfs analysés depuis 2011. Seuls six cerfs ont été trouvés infectés en Côte-d'Or.

Concernant le Chevreuil, l'infection par *M. bovis* a été détectée chez cinq chevreuils en Dordogne en 2012, 2013, 2015 et 2016 (Réveillaud *et al.* 2018). Ces détections ont motivé la réalisation d'une étude au cœur de la zone infectée de Dordogne (Hars *et al.* 2016, Lambert *et al.* 2016) au cours de laquelle 181 chevreuils prélevés ont été examinés et analysés (par PCR et mise en culture des nœuds lymphatiques céphaliques, pulmonaires et mésentériques) dans une zone où des cas de TB sont observés depuis plusieurs années chez les bovins, les sangliers, les blaireaux et quelques cerfs. Tous ces chevreuils se sont révélés négatifs, indiquant un taux de prévalence apparente, dans la population, probablement inférieur à 2,8 % dans cette zone considérée comme très infectée (cf. 1^{ère} partie - § 3.4.1).

2.2.2.3 Renard

Le Renard n'est pas une espèce visée par le dispositif Sylvatub (cf. 1^{ère} partie - § 3.4.1). Des données chez cette espèce ont été produites depuis 2011 dans le cadre d'enquêtes locales dans deux zones infectées.

En Côte-d'Or, sur les 69 renards analysés entre 2005 et 2012, trois d'entre eux ont été trouvés infectés par *M. bovis* (Payne (2014) d'après les données de la DDecPP21) avec un profil moléculaire identique à celui des souches isolées dans les foyers bovins à proximité (Payne 2014). En 2014, un renard (sur 33 animaux analysés) a été trouvé infecté.

En Dordogne, alors qu'aucun renard n'avait été trouvé infecté sur les 50 analysés entre 2005 et 2011 (Réveillaud 2011), en 2015 quatre renards, sur six prélevés dans une commune de la zone d'infection du nord du département, où d'autres espèces sauvages et des bovins sont régulièrement trouvés infectés, se sont révélés infectés par *M. bovis* (spoligotype SB0120 MLVA 5 3 5 3 9 4 5 6), identique à celui des foyers bovins et des autres animaux sauvages infectés de la zone) (Michelet *et al.* 2018). Aucun de ces quatre renards infectés ne présentait de lésions macroscopiques de TB. En revanche, l'ADN de *M. bovis* a été détecté dans les fèces des quatre individus infectés et, pour l'un d'eux, dans les urines et le mucus oropharyngé. Dans ce contexte de premières données d'infection chez le renard en Dordogne, associées aux résultats obtenus auparavant en Côte-d'Or sur la fréquence élevée de renards observés dans ou à proximité de bâtiments d'élevage (Payne *et al.* 2016), et à l'augmentation de la prévalence de la TB dans les cheptels bovins, une étude de deux ans pilotée par l'Anses et la DRAAF Nouvelle-Aquitaine et financée par la DGAL (dans le cadre du Réseau français de santé animale) est actuellement en cours en Dordogne. Elle est conduite dans 25 communes autour de celle d'où provenaient les renards infectés en 2015, et a pour objectifs d'estimer la prévalence d'infection et d'étudier le tableau lésionnel, les voies d'exposition et les voies d'excrétion. La première année d'étude a mis en évidence un taux de prévalence (P= 5,9 % ; IC 95 % : 2,9-10,2 % ; 11 renards infectés sur 188) chez le renard semblable à celui observé chez le blaireau dans la zone (Richomme *et al.* 2018). Un deuxième échantillonnage est en cours afin d'étudier les voies d'infection et d'excrétion.

Cette deuxième partie du rapport a décrit les mesures de surveillance et de gestion de la TB, puis l'évolution de la situation épidémiologique chez les bovins et dans la faune sauvage, notamment chez le Blaireau. Les conclusions relatives à cette évolution seront discutées conjointement avec les effets des stratégies auxquelles elles sont très liées.

Troisième partie - Question 2 Evaluation du risque de transmission de *M. bovis* des blaireaux aux bovins et à l'Homme

Cette évaluation du risque a été réalisée pour la France dans le cadre de la situation épidémiologique actuelle de la TB. Elle prend donc en compte les mesures de surveillance et de lutte en vigueur chez les bovins et les blaireaux.

L'Organisation Mondiale de la Santé Animale (OIE) a préconisé une méthode d'évaluation de risque en santé animale comprenant quatre étapes (OIE 2007) : l'appréciation de l'émission, l'appréciation de l'exposition, l'appréciation des conséquences et l'estimation du risque.

- L'appréciation de l'émission consiste à approcher de manière qualitative ou quantitative la probabilité de l'émission, c'est-à-dire la probabilité de la production du danger à sa source.
- L'appréciation de l'exposition consiste à approcher, qualitativement ou quantitativement, la probabilité que des animaux ou des personnes (s'il s'agit de maladies zoonotiques) soient exposés au danger considéré.
- L'appréciation des conséquences consiste à décrire les effets néfastes de la survenue du danger.
- L'estimation du risque est l'étape de combinaison des résultats des étapes antérieures. Ainsi, le croisement de la probabilité d'émission et de la probabilité d'exposition permet de déterminer la probabilité de survenue du danger et la combinaison de cette probabilité de survenue du danger et de la gravité des conséquences permet finalement d'estimer le risque (Afssa 2008). L'estimation des probabilités est exprimée par des qualificatifs, en correspondance avec une échelle ordinaire de 0 à 9. Le croisement des deux probabilités citées ci-dessus est réalisé au moyen d'un modèle, dont le tableau synthétique figure en annexe 3.

Appliquée à la TB et au Blaireau, cette méthode consiste à évaluer :

- la probabilité de survenue du danger (*i.e.* l'infection d'un élevage ou l'infection d'une personne par *M. bovis* à partir du blaireau). Celle-ci résulte du croisement de (1) la probabilité d'émission de *M. bovis* par les blaireaux et (2) la probabilité d'exposition des bovins ou de l'Homme, liée au taux de contact, direct ou indirect, avec les blaireaux ;
- l'appréciation des conséquences (en termes de gravité) de l'infection d'un élevage ou d'une personne par la TB ;
- l'estimation du risque en combinant la probabilité de survenue du danger avec l'appréciation des conséquences. En ce qui concerne la TB, la méthode Afssa (2008) d'appréciation des conséquences (pour un élevage et pour le statut sanitaire de la région) n'est pas applicable. En effet, elle a été historiquement créée pour évaluer les conséquences de l'introduction d'une maladie émergente, essentiellement épizootique, et ne s'inscrit pas dans la durée (passé et/ou avenir). Elle ne permet donc pas de prendre en compte le poids de l'historique de la lutte contre la TB, qui remonte à plus de 50 ans et a permis sa maîtrise et, en conséquence, la disparition en France des cas humains après consommation de produits bovins (essentiellement lait cru). Elle ne permet pas non plus de considérer les conséquences à moyen terme de l'arrêt des mesures de lutte actuelles, arrêt qui conduirait à la réapparition du problème de santé publique. Par conséquent, le GT a circonscrit son analyse à l'évaluation de la probabilité de survenue de l'infection à *M. bovis* chez les bovins et l'Homme, ce qui est essentiel pour le choix des mesures de lutte.

1 Probabilité d'émission de *M. bovis* par les blaireaux

L'émission de *M. bovis* par une population de blaireaux dans l'environnement correspond au cumul des émissions individuelles des blaireaux présents dans une zone. Au plan individuel, l'émission de *M. bovis* par le blaireau dépend de sa capacité d'excrétion :

- Des études menées en France et au Royaume-Uni ont établi que les blaireaux infectés excrétaient *M. bovis* dans les fèces, le mucus trachéal, l'urine, voire la salive, y compris quand le blaireau ne présente pas de lésions visibles (Payne 2014).
- L'intensité de cette excrétion peut être plus ou moins élevée : s'il est difficile de trouver des données nombreuses et concordantes sur le nombre de bactéries excrétées par les blaireaux infectés, plusieurs auteurs ont en revanche classé les blaireaux selon le nombre de voies par lesquelles ils excrètent *M. bovis*. Ainsi, le blaireau est qualifié en Angleterre de « super excréteur » dès lors qu'il excrète par au moins deux voies différentes (avec confirmation par culture bactérienne) (Delahay *et al.* 2013). Dans une étude réalisée en Côte-d'Or sur 13 blaireaux infectés et excréteurs, sept d'entre eux ont été trouvés (par PCR) excréteurs par au moins deux voies différentes (Payne 2014).

Pour une population de blaireaux, l'émission de *M. bovis*, qui correspond au cumul des émissions individuelles, dépend donc de :

- la taille de la population de blaireaux (nombre de blaireaux présents sur la zone considérée) ;
- la proportion de blaireaux infectés (*i.e.* le taux de prévalence de l'infection dans la population de blaireaux considérée) ;
- la proportion de blaireaux infectés excréteurs *M. bovis* et leur niveau d'excrétion ;

Il convient de noter que la probabilité, pour un individu donné, d'être excréteur ne dépend pas du taux de prévalence : on peut trouver des excréteurs à des prévalences variables, de l'ordre de 5 % (Côte-d'Or) comme de 20-40 % (Royaume-Uni, *cf.* Payne (2014)).

Enfin, l'agrégation spatiale de blaireaux infectés dans la zone considérée est un facteur de variation de l'émission : à prévalence égale sur une zone considérée, l'émission de *M. bovis* n'aura pas localement la même efficacité en termes de persistance dans l'environnement si les blaireaux infectés sont répartis de façon homogène dans la population ou si, au contraire, ils sont plutôt regroupés.

En résumé, la probabilité d'émission de *M. bovis* par les blaireaux résulte principalement de la capacité d'excrétion, de la prévalence de l'infection et de la densité de population des blaireaux. Il apparaît ainsi que cette probabilité n'est pas une donnée homogène à l'échelle de la France, d'une région ou d'un département. Elle ne peut être estimée précisément qu'au cas par cas, en tenant compte de la situation épidémiologique des différents foyers identifiés dans une zone.

Des fourchettes de probabilités peuvent néanmoins être proposées dans les zones infectées et dans les zones présumées indemnes. Ainsi, le GT a estimé cette probabilité d'émission de *M. bovis* par les blaireaux, de 0 à 1 dans les zones où l'infection n'a pas jamais été mise en évidence chez les blaireaux (1 correspondant à l'hypothèse où un foyer d'infection n'aurait pas été détecté), et de 4 à 6 en zone d'infection des blaireaux (Payne 2014) sur l'échelle ordinale de 0 à 9.

2 Probabilité d'exposition

2.1 Des bovins

Il s'agit ici d'estimer la probabilité qu'un bovin soit en contact avec *M. bovis* excrété par un blaireau. Comme indiqué précédemment, les interactions indirectes prévalent et permettent la transmission de la bactérie, étant donné sa capacité à persister dans l'environnement. L'exposition des bovins à *M. bovis* excrété par le blaireau va donc dépendre essentiellement du taux de contacts indirects pouvant exister entre ces animaux domestiques et les blaireaux.

Cette exposition suppose :

- que l'environnement fréquenté par les bovins soit contaminé par des blaireaux (excrétion dans un environnement commun aux deux espèces). Il a été décrit dans les précédents chapitres que ces situations varient en fonction de l'utilisation de l'espace, et notamment des sites particuliers comme les terriers et latrines :
 - ✓ à l'échelle du paysage, les paysages bocagers, caractérisés par des alternances de forêts et de pâtures avec une importante proportion de lisières forestières constituant un environnement commun entre blaireaux et bovins, seront favorables à l'établissement de terriers et au dépôt de fèces pour le marquage territorial,
 - ✓ à l'échelle de la pâture elle-même, la présence de terriers ou de gueules de terriers dans les pâtures est également un facteur de risque d'exposition des bovins à *M. bovis* présent dans leur environnement, si les blaireaux sont infectés.

En outre, il est établi que les blaireaux sont attirés par les aliments destinés aux bovins, dans les pâtures et dans les stockages d'aliments présents dans les bâtiments d'élevage, notamment en hiver, au moment où les animaux sont rentrés. Ce facteur est donc également à prendre en compte dans l'estimation de la probabilité d'exposition, même s'il est à relativiser par rapport au précédent (Payne *et al.* (2016) ont relevé sept visites de blaireaux dans les stocks d'aliments sur 100 nuits d'observation).

- que l'environnement où les blaireaux excrètent permet la survie de *M. bovis*. Il a été indiqué dans la 1^{ère} partie - § 2.2 que la bactérie peut survivre de manière prolongée, en particulier à des températures basses, avec une humidité élevée et un faible ensoleillement. La probabilité d'exposition est donc dépendante des conditions climatiques, des saisons et des caractéristiques des sols qui peuvent retenir ou non l'humidité.
- que les bovins soient en contact répété ou prolongé avec cet environnement contaminé par les blaireaux. S'il est probable qu'un seul contact indirect soit moins efficace que ne le serait un seul contact direct entre blaireau et bovin (transmission d'animal à animal, bactérie plus virulente, *etc.*), le caractère répétitif ou prolongé des contacts indirects augmente la probabilité de transmission de *M. bovis* au bovin.

Le niveau de fréquentation des pâtures par les bovins est influencé par les modalités d'élevage. Ainsi, les élevages allaitants sont en pâture sur des périodes prolongées, favorables à ces contacts répétés. Les élevages laitiers (hormis les élevages en zéro pâturage) pâturent sur des périodes variables en fonction de leur âge (génisses/vaches) et du stade physiologique (vaches tarées/vaches en production), souvent plus courtes que celles des élevages allaitants, mais pouvant également être prolongées (génisses au pâturage par exemple).

La présence de terriers dans les pâtures peut être à l'origine de contacts répétés avec les bovins, du fait du comportement curieux et explorateur (se traduisant par une exploration olfactive) que les bovins adoptent le plus souvent vis-à-vis des terriers. En dehors de la présence de terriers, les blaireaux peuvent aussi beaucoup fréquenter les pâtures à la recherche de lombrics et certaines pratiques d'élevage peuvent alors augmenter les contacts indirects répétés, comme le surpâturage (densité de bovins/surface totale de pâturage), la durée du pâturage, *etc.* (cf. 1^{ère} partie - § 3.4.2.).

D'autres facteurs d'agrégation sont également à prendre en compte : présence de points d'eau artificiels, de pierre à sel, fréquentés à la fois par la faune sauvage et les bovins, la pente et le type de sol, plus propices à l'établissement d'un terrier.

- Enfin, la taille et la stabilité des groupes sociaux, ainsi que la densité de blaireaux dans l'environnement des élevages de bovins, sont des facteurs de variation de l'exposition en augmentant la probabilité de contact entre blaireaux et bovins.

Par conséquent, compte tenu de la variabilité des situations, la probabilité d'exposition pour les bovins, comme la probabilité d'émission de *M. bovis* par les blaireaux, ne peut être estimée

précisément qu'au cas par cas, en tenant compte de la situation épidémiologique des différents foyers identifiés, des éléments du paysage et des pratiques d'élevage.

Le GT a toutefois proposé des fourchettes de probabilité d'exposition, de 1 à 4 pour les élevages laitiers, et de 3 à 6 pour les élevages allaitants (sur l'échelle ordinale de 0 à 9). Pour les élevages laitiers, cette probabilité est qualifiée de 1 dans le cas des élevages hors-sol, et de 4 dans le cas des élevages en pâture.

2.2 Pour l'Homme

L'exposition de l'Homme à des blaireaux infectés est liée à des activités particulières : ramassage de blaireaux morts au bord des routes, autopsie des blaireaux, vénerie sous terre, déterrage, piégeage des blaireaux.

Selon les mesures de prévention adoptées, la probabilité est plus ou moins réduite :

- la vénerie sous terre et le déterrage sont interdits en zone infectée ;
- l'autopsie des blaireaux est pratiquée en laboratoire, par des professionnels soumis à des mesures de protection ;
- des mesures de prévention sont également appliquées pour le ramassage des blaireaux morts ;
- le piégeage étant pratiqué par des particuliers, une sensibilisation est faite dans les zones infectées afin de les informer de la nécessité de se protéger.

L'existence de ces mesures de protection conduit les experts à estimer la probabilité d'exposition de 0, si les mesures de protection individuelle sont respectées, à 1 dans les autres cas (sur une échelle de 0 à 9).

On peut noter qu'il n'existe pas de cas avéré de transmission entre le Blaireau et l'Homme, ni en France, ni au Royaume-Uni.

3 Probabilité de survenue de l'infection à *M. bovis*

3.1 Pour les bovins

Cette probabilité de survenue du danger, obtenue par la combinaison des probabilités d'émission et d'exposition, ne peut être définie de façon générale en France. Une estimation précise relève du cas par cas. Néanmoins, sur la base des fourchettes de probabilités d'émission et d'exposition estimées ci-dessus, les fourchettes de probabilité de survenue d'une infection à *M. bovis* chez des bovins sont obtenues en distinguant les zones présumées indemnes et les zones trouvées infectées et en distinguant les élevages laitiers des élevages allaitants. Les résultats sont présentés dans le Tableau 5. Dans les zones tampons, le statut sanitaire des blaireaux n'étant pas connu, de telles estimations ne peuvent être réalisées. En zone présumée indemne (pas de blaireaux infectés détectés ou pas de voisinage bovin-blaireau mis en évidence), la probabilité de survenue du danger est estimée entre 0 et 1. L'incertitude, exprimée par cette fourchette de probabilités, est liée à la plus ou moins bonne qualité de la surveillance des blaireaux.

En zone infectée (*i.e.* dans des zones où des blaireaux sont infectés et sont situés dans l'environnement d'élevages), la probabilité de survenue du danger est plus élevée pour les élevages allaitants que pour les élevages laitiers.

Tableau 5 Probabilité de survenue d'une infection à *M. bovis* chez des bovins

	Facteurs d'estimation	Zone présumée indemne	Zone infectée
Probabilité d'émission par les blaireaux*	Prévalence de l'infection chez les blaireaux Capacité d'excrétion Densité de population	[0 – 1]	[4-6]**
Probabilité d'exposition des bovins*	Taux de contact : densité bovins, importance de l'interface, du pâturage, lisières, présence de terriers, latrines dans les pâtures	Allaitant : [3-6] Laitier : [1 (zéro pâturage) - 4 (en pâture)]	
Probabilité de survenue d'une infection à <i>M. bovis</i> (émission x exposition)*		[0 – 1]	Allaitant : [2-5] Laitier : [1 (zéro pâturage) - 3 (en pâture)]

*sur une échelle ordinale de 0 à 9

** d'après Payne 2014, zone nord 21

3.2 Pour l'Homme

La probabilité de survenue du danger (*i.e.* la contamination d'une personne par un blaireau infecté) est obtenue en combinant la probabilité d'émission de *M. bovis* par le blaireau avec la probabilité d'exposition de l'Homme au blaireau infecté (*cf.* Tableau 6) .

La probabilité d'émission, comme indiqué *supra*, peut varier selon que la zone est présumée indemne ou infectée.

La probabilité d'exposition, quant à elle, a été estimée *supra* entre 0 et 1 selon le niveau de respect des mesures de protection.

Comme indiqué en annexe 3, le croisement des différentes valeurs de probabilités entre 0 et 9 avec une probabilité de 0 aboutit à une probabilité de survenue du danger de 0.

Et le croisement des différentes valeurs de probabilités entre 0 et 9 avec une probabilité de 1 aboutit à une probabilité de survenue du danger :

- de 0 si la probabilité d'émission est nulle ;
- de 1 pour toutes les autres valeurs de probabilité d'émission.

Tableau 6 Probabilité de survenue d'une infection à *M. bovis* chez l'Homme

	Facteurs d'estimation	Zone présumée indemne	Zones infectées
Probabilité d'émission par les blaireaux	Prévalence de l'infection chez les blaireaux Capacité d'excrétion Densité de population	0 - 1	4-6*
Probabilité d'exposition de l'Homme	Taux de contact : respect des mesures de biosécurité	0-1	
Probabilité de survenue d'une infection à <i>M. bovis</i> (émission x exposition)		0 - 1	

* d'après Payne 2014, zone nord 21

4 Conclusion

La probabilité de survenue de l'infection à *M. bovis* chez les bovins à partir des blaireaux ne peut pas être définie de façon générale en France. Elle peut être estimée à 0-1 (sur une échelle de 0 à 9) dans des zones où la surveillance n'a pas mis en évidence de blaireau infecté ou en l'absence de voisinage bovin/blaireau, avec une incertitude plus ou moins importante en fonction de la qualité de la surveillance. Cette probabilité est en revanche plus élevée lorsque des blaireaux infectés ont été découverts par la surveillance dans l'environnement d'élevages. Dans ce cas, elle est estimée entre 1 et 3 pour les élevages laitiers et entre 2 et 5 (sur une échelle ordinale de 0 à 9) pour les élevages allaitants. Compte tenu des facteurs de variation évoqués ci-dessus, une estimation précise de cette probabilité ne peut être établie qu'au cas par cas. Ces résultats justifient alors que des mesures de gestion soient mises en œuvre pour diminuer à la fois la probabilité d'émission (mesures de gestion du blaireau) et la probabilité d'exposition (mesures de biosécurité).

La probabilité de survenue de l'infection à *M. bovis* chez l'Homme à partir du blaireau peut être estimée à 0, si les mesures de protection individuelle des personnes sont appliquées, à 1 (sur une échelle ordinale de 0 à 9) dans le cas contraire.

Quatrième partie : Questions 3 et 4 Effets des stratégies de gestion sanitaire de la TB chez les blaireaux en Europe depuis 2011

1 Effets des stratégies de gestion de la TB chez les blaireaux en France métropolitaine

1.1 Critères d'appréciation des effets des mesures de lutte chez les blaireaux

La saisine reçue par l'Anses questionne les experts sur l'efficacité de la lutte contre la diffusion de la maladie. Les experts ont considéré que l'objectif des mesures de lutte appliquées chez les blaireaux était de contribuer à améliorer la situation épidémiologique dans le compartiment sauvage afin de parvenir à l'éradication de l'infection chez les bovins. Il ne s'agit donc pas de viser l'éradication de la TB dans la faune sauvage au plan national, hormis dans des zones spécifiques où les populations sauvages n'ont peu ou pas d'échanges avec l'extérieur (exemple de la forêt de Brotonne-Mauny).

1.1.1 Peut-on mesurer l'efficacité des mesures de lutte chez les blaireaux ?

Dans le système multihôtes de la TB, les mesures appliquées ont des effets complexes, parfois indirects et retardés. En effet, en France, les facteurs de risque de tuberculose dans les élevages sont divers et nombreux, et pas systématiquement en lien avec la faune sauvage (par exemple la proximité d'élevages voisins infectés, ou l'introduction d'animaux cf. 1^{ère} partie - § 3.4.1.1) (Bouchez-Zacria, Courcoul et Durand 2018). L'évolution du nombre de foyers bovins ne peut donc pas être considérée comme un effet direct des mesures appliquées chez les blaireaux.

L'identification d'un génotype de *M. bovis* (avec les méthodes de typage réalisées actuellement en routine) identique dans un foyer bovin et chez des blaireaux locaux, est en faveur d'une transmission entre les deux espèces, mais sans préjuger de son sens (Bouchez-Zacria *et al.* 2017, Hauer *et al.* 2015). Par conséquent, à ce stade, on ne peut pas estimer la part de foyers bovins attribuables à des contacts avec des blaireaux et donc utiliser ce critère pour étudier l'effet des mesures appliquées chez les blaireaux.

L'éradication de l'infection dans la faune sauvage ne serait de toute façon pas une condition suffisante pour atteindre l'objectif d'éradication chez les bovins puisque ceux-ci constituent l'hôte de maintien principal de *M. bovis* (cf. 1^{ère} partie - § 2). D'autre part, cette éradication dans la faune sauvage, même dans des zones circonscrites, est difficile à atteindre. Par exemple en forêt de Brotonne-Mauny, même si l'infection semble aujourd'hui quasiment maîtrisée, l'éradication de l'infection dans la faune sauvage n'est pas totalement atteinte (un à cinq sangliers sont retrouvés infectés parmi les 200 prélevés chaque année depuis 2013), malgré 17 ans d'efforts dans une zone relativement restreinte et séparée des zones adjacentes avec peu ou pas d'échanges avec l'extérieur. Même si l'objectif était l'éradication de la TB dans la faune sauvage à l'échelle d'une zone géographique vaste et hétérogène, et sur plusieurs espèces, la démonstration que cet objectif a été atteint est impossible. Par conséquent, l'éradication dans la faune sauvage n'est donc pas un critère utilisable en pratique pour valider l'efficacité de la lutte.

Pour ces raisons, les critères d'efficacité des mesures de lutte mises en place chez les blaireaux, doivent porter sur un objectif intermédiaire, l'amélioration de la situation épidémiologique chez le Blaireau et à l'interface blaireau-bovin.

Il ne s'agit donc pas d'efficacité au sens de l'obtention d'un résultat final mais plutôt d'effet pouvant contribuer à l'efficacité. On parlera dans la suite du rapport d'effets et non d'efficacité.

1.1.2 Critères utilisables

Les effets mesurables sont ceux portant sur l'évolution au cours du temps de plusieurs critères, permettant de s'assurer qu'il n'y a pas de constitution d'une population d'hôtes de maintien :

- Le **niveau d'infection** dans les échantillons prélevés chez des blaireaux, mesuré par un taux de prévalence dans cet échantillon. Lorsque ce taux diminue au fil du temps, il faut identifier les biais possibles et notamment s'assurer qu'il n'y a pas un changement lié à une fluctuation d'échantillonnage. Mais on ne pourra pas expliquer si cette baisse est liée à la simple élimination des animaux atteints dans la population, à une diminution de la transmission entre les blaireaux restants, et/ou à une diminution de la source d'infection bovine. Idéalement, pour mieux comprendre l'évolution du système, il faudrait mesurer l'incidence. Cependant celle-ci ne peut être observée que par des mesures répétées sur un grand nombre d'individus, ce qui n'est pas réalisé sauf dans le cadre expérimental, où des blaireaux sont recapturés, parfois plusieurs fois par an. La méthode de capture-marquage-recapture est la méthode de référence pour comprendre les effets de la mesure appliquée (Andrew. W. Byrne *et al.* 2012) mais nécessite un effort très important. Par exemple dans l'essai sur l'efficacité vaccinale de Gormley *et al.* (2017) en République d'Irlande, dans une zone où l'incidence était élevée, 934 animaux ont été suivis sur une période de quatre ans, au cours de laquelle 46 % des individus ont été capturés plusieurs fois. L'incidence en France est faible et donc d'autant plus difficile à mesurer.
- La **distribution spatiale** des cas : la diminution de la dispersion des cas au cours du temps peut être considérée comme un effet favorable, là aussi avec la limite qu'il faut un grand nombre d'observations pour s'assurer de l'absence locale de cas avec une certitude raisonnable.

1.1.3 Limites des critères

Ces critères doivent être considérés avec plusieurs précautions :

- Les mesures de gestion sont appliquées dans un système complexe, simultanément sur les espèces domestiques et sauvages, de ce fait il est difficile d'identifier tous les effets d'une action, qui peuvent être indirects et retardés. Par exemple, au Royaume-Uni, l'abattage massif des blaireaux a conduit dans certains cas à une augmentation du risque chez les bovins dans les zones adjacentes à celles traitées, et l'évaluation finale du bénéfice de ces mesures n'a été réalisé que plusieurs années après la fin de leur mise en œuvre (Jenkins, Woodroffe et Donnelly 2010). Le système bovins-blaireaux-environnement évolue également indépendamment des actions sur les blaireaux, par exemple par le renforcement des mesures de biosécurité par les éleveurs. Les changements de situations épidémiologiques peuvent donc être liés à d'autres causes que les mesures appliquées au blaireau, mais il faut pouvoir les identifier. Par conséquent, une combinaison de mesures efficaces doit permettre d'améliorer la situation mais il n'est pas possible de déterminer la contribution relative de chacune d'entre elles lorsque l'objectif est atteint.
- L'appréciation des effets nécessite une mesure au fil du temps, en particulier il faudrait connaître l'état du système avant la mise en œuvre des mesures et appliquer ensuite un protocole d'observation homogène au cours du temps. Or la connaissance du système initial et de son évolution due aux mesures de lutte et de surveillance reste imparfaite, du fait notamment de la lourdeur des protocoles à mettre en œuvre, et l'intensité de la surveillance peut diminuer lorsque la situation s'améliore. En particulier, la précision des estimations de taux de prévalence dépend de la taille des échantillons considérés. Un compromis doit être fait entre un grand échantillon qui apporte une information précise, mais difficile et coûteuse à obtenir, car supposant le piégeage de nombreux animaux, et un échantillon de petite taille apportant une information plus limitée et plus imprécise. Par exemple la diminution du taux de prévalence peut être réelle mais non détectable du fait de trop petits échantillons.

- Des effets peuvent être mesurés localement mais sont dépendants des conditions environnementales (climat, densité des populations sauvages, modalités d'élevage des bovins) et peuvent ne pas être transposables dans une autre zone.

Au bilan, il est très délicat de mesurer sur le terrain l'effet des mesures de lutte dans la faune sauvage notamment en raison de nombreuses interactions non connues ainsi que des limites des approches statistiques sur des échantillons non aléatoires et forcément réduits. Seules des tendances peuvent être observées. C'est la répétition de ces tendances dans le temps qui permettent *in fine* de juger de la positivité ou non de l'effet de la lutte. Par ailleurs, des modèles épidémiologiques prédictifs permettent de prédire l'effet de différentes mesures de gestion. Ces modèles sont basés sur des hypothèses et ne permettent donc que rarement des estimations à la fois précises et fiables, mais ils sont utiles pour comparer des scénarios de lutte entre eux, y compris des scénarios avec et sans une mesure de lutte spécifique (voir 5^{ème} partie - § 4.1.).

1.2 Conséquences démographiques et sanitaires des opérations d'élimination, dans les zones d'infection, sur les populations de blaireaux

1.2.1 Bilan

1.2.1.1 Niveau national

Des arrêtés préfectoraux autorisant la destruction de blaireaux dans le cadre de la lutte et de la surveillance contre la TB ont concerné 21 départements en 2018 (Albaret et Ruette 2018, Figure 12). Toutes les surfaces des zones infectées, zones tampons et zones de prospection représentent moins de 4 % du territoire national en 2018 (Figure 12). Les zones à risque (infectées et tampon) les plus grandes sont situées en Dordogne et dans les départements limitrophes, et en Côte-d'Or.

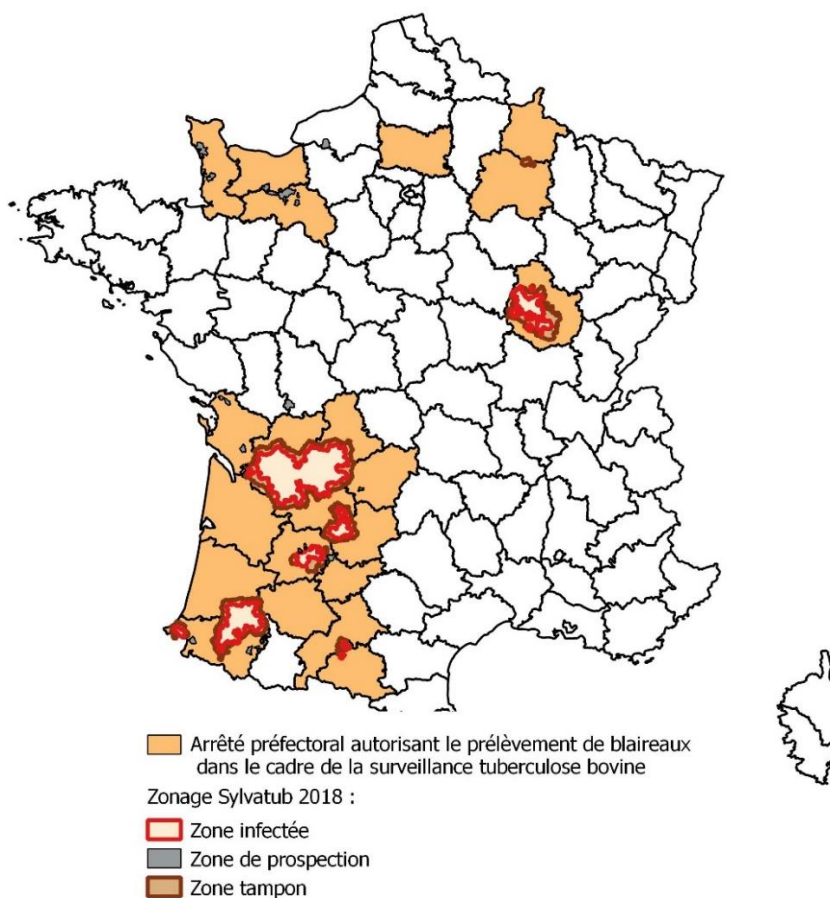


Figure 12 Cartographie des zonages Sylvatub en 2018 et répartition des départements où des arrêtés préfectoraux autorisant le prélèvement de blaireaux ont été pris en 2018

L'examen des données transmises par la France dans le cadre du rapportage de la Convention de Berne montre qu'environ 53 000 blaireaux ont été éliminés entre 2009 et 2016 dans le cadre d'arrêtés préfectoraux autorisant leur destruction. Plus de la moitié de ces effectifs (58 %, 30 675), correspondent à des éliminations dans des départements de niveau 3 Sylvatub (zone d'infection de TB avec cas sur le blaireau) et ont été pris « dans l'intérêt de la santé et de la sécurité publiques, de la sécurité aérienne, ou d'autres intérêts publics prioritaires ». Cette proportion tend à baisser au cours du temps (Tableau 7). Le nombre de prélèvements réalisés dans le cadre de la lutte contre la TB a augmenté entre 2009 et 2014, à mesure que de nouvelles zones à risque étaient définies. Entre 2014 et 2016, ce nombre semble s'être stabilisé autour de 5 000 blaireaux éliminés/an dans 15 départements.

Le Blaireau peut être à l'origine de diverses nuisances pour les activités agricoles : pertes de céréales (maïs), dégâts dans les vignes et affaissement des galeries du terrier sous le poids d'engins agricoles. Ces dommages aux cultures sont parfois confondus avec ceux du sanglier. Son comportement de terrassier peut constituer une atteinte à la sécurité publique lorsque des terriers apparaissent sous les voies ferrées, les routes ou dans les digues implantées le long de fleuves (Loire) ou de cours d'eau. Des arrêtés préfectoraux peuvent autoriser l'élimination au motif de ces dégâts. Le nombre de prélèvements réalisés pour « prévenir des dommages importants aux cultures, au bétail, aux forêts, aux pêcheries, aux eaux et aux autres formes de propriété » a beaucoup augmenté depuis 2014, atteignant près de 6 000 par an.

Les départements concernés par les prélèvements pour motif de tuberculose ne coïncident pas totalement entre la Figure 12 et le Tableau 7, par suite de l'évolution de la situation entre 2016 (dernière année du Tableau 7) et 2018 (Figure 12). Ainsi, certaines zones précédemment concernées ne le sont plus en 2018 (Nièvre, Yonne, Eure, Seine-Maritime), alors que des départements sont nouvellement concernés (Manche, Calvados, Orne).

Annuellement, et à l'échelle nationale, les prélèvements réalisés au titre de ces arrêtés préfectoraux sont bien inférieurs en nombre aux prélèvements exercés par la chasse (tir ou vénerie sous terre). En effet, une enquête sur les prélèvements par chasse à tir pour la saison 2013/2014 a estimé le tableau national annuel à 22 000 individus (Aubry *et al.* 2016), soit environ 3,4 individus /100 km²/an. Il semble probable que les prélèvements déclarés comprennent au moins en partie, les prélèvements réalisés par vénerie sous terre, autre mode de chasse autorisé pour le Blaireau. Une enquête réalisée en collaboration par l'ONCFS et AFEVST (Association Françaises des Equipages de Vénerie Sous Terre) en 2017 a permis de collecter les données de 107 équipages, répartis sur 35 départements différents (Albaret, Ruetter et Guinot 2018¹³). Ces équipages ont pratiqué sur 965 terriers et 2 125 blaireaux ont été déterrés. La pratique de ce mode de chasse est hétérogène sur l'ensemble du territoire mais ces données laissent supposer que cette pratique conduit à des prélèvements bien en-deçà de l'estimation du tableau de chasse par tir.

¹³ Bilan de l'enquête AFEVST 2017 concernant les variations spatiales de la taille des groupes et de la taille des portées chez le blaireau. Rapport ONCFS, NT/2018/DRE/UPAD/08, 8 pp, disponible sur demande à la documentation de l'ONCFS

Tableau 7 Répartition des prélèvements par destructions de blaireaux en France entre 2009 et 2016¹⁴
(source : rapportage de la France à la Convention de Berne transmise par le ministère en charge de l'environnement)

*1 : Prélèvements pour prévenir des dommages importants aux cultures, au bétail, aux forêts, aux pêcheries, aux eaux et aux autres formes de propriété

2 : Prélèvements dans l'intérêt de la santé et de la sécurité publiques, de la sécurité aérienne, ou d'autres intérêts publics prioritaires

Année	2009		2010		2011		2012		2013		2014		2015		2016	
Motif des prélèvements	1*	2*	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Prélèvements totaux annuels	286		3109		4044		6910		4788		11438		11697		10956	
Départements de niveau 3 Sylvatub (zone d'infection de TB avec cas sur le blaireau)																
Ardennes										53	21	69	54		50	
Ariège						10		7		6		15	338		262	
Charente		1		15		1		5		82	37	281	27	495	35	474
Charente Maritime										23	3	26	57	16	18	25
Côte-d'Or		284		2929		1474		3991		1460	37	2284	15	1173	15	950
Dordogne				141		234		571		485	239	771	247	1424	118	1136
Eure		1		6		26					18		6		3	
Gers											9		24		24	
Haute-Garonne								22		39	115		115		89	14
Haute-Vienne										19	337	15	200	35	320	57
Landes								94		77	24	186	23	125	43	61
Loir-et-Cher											3		1		15	
Lot										8	223	22	48	27	56	51
Lot-et-Garonne								27		15	140	332	143	433	155	181
Marne											142	18	102	17	97	19
Nièvre											114		160		185	
Pyrénées-Atlantiques				11	654	14	480	182	275	328	104	291	41	236	70	266
Seine-Maritime				7		5				4		11			6	
Tarn-et-Garonne											17	0	15		7	
Yonne								62		63	44	58	43		36	
Total	286		3109		2418		5441		2937		6006		5640		4838	

¹⁴ Il n'y a pas de données de blaireaux tués à la chasse par département, hormis une enquête ponctuelle

% du total annuel en France	100,0 %		100,0 %		59,8 %		78,7 %		61,3 %		52,5 %		48,2 %		44,2 %	
Année	2009		2010		2011		2012		2013		2014		2015		2016	
Motif des prélèvements	1*	2*	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Prélèvements totaux annuels	286		3109		4044		6910		4788		11438		11697		10956	
Autres départements de France																
Somme					1270		1028		1244		1133		1258		1209	
Aisne											906		931		961	
Creuse											567		405		488	
Oise					340		336		462		459		452		429	
Ardèche											0		338	41	262	39
Isère											43		67		241	
Tarn											306		276		239	
Vienne											165		311		216	
Cantal											174		127		208	
Doubs								3		12	258		308	12	206	31
Jura											123		218		187	
Sur 58 autres départements (moins de 200 prélèvements/an/département)	0		0		0	16	44	58	77	56	1161	137	1254	59	1321	81
Total	0		0		1626		1469		1851		5432		6057		6118	
% du total annuel en France	0,0 %		0,0 %		40,2 %		21,3 %		38,7 %		47,5 %		51,8 %		55,8 %	

Au niveau régional, ces prélèvements sont localisés à certaines zones restreintes du territoire, notamment en Côte-d'Or (48 % des prélèvements totaux des zones de niveau 3 Sylvatub entre 2009 et 2016) et en Dordogne/Charente (23 %). Les résultats sont détaillés pour ces zones jusqu'en 2017 ci-après. Avant 2018, la surveillance programmée (cf. 2^{ème} partie - § 1.2.3.), consistant à réaliser des analyses sur un certain nombre de blaireaux éliminés concernait à la fois les zones infectées et les zones tampon des départements de niveau 3. L'objectif premier était d'assurer une détection et une surveillance du niveau d'infection chez les blaireaux (cf. 1^{ère} partie - § 3.2.1). De plus, les fortes densités d'animaux augmentant les risques de persistance de la TB (Anses 2011), le second objectif des mesures était de diminuer l'abondance de blaireaux dans les zones infectées (ZI).

1.2.1.2 En Côte-d'Or

En Côte-d'Or, les mesures concernant le Blaireau ont commencé à se mettre en place en 2009, à la suite de la découverte du premier blaireau infecté (Tableau 7). Avant cela, entre 2005 et 2008, 43 blaireaux avaient fait l'objet d'analyses, basées sur l'examen des lésions, et n'avaient pas été trouvés infectés.

Entre 2009 et 2012, la découverte de nouveaux foyers de TB chez les bovins et dans la faune sauvage, à distance de foyers connus, a conduit à l'augmentation de la surface des zones infectées et des zones tampons (Figure 13 et annexe 4) passant de 220 km² à près de 4000 km²

en 2012 pour la zone infectée. Ces nouveaux foyers ont également entraîné une augmentation de l'élimination des blaireaux dans la zone infectée et en zone tampon en 2012, afin de s'assurer de l'absence de nouveaux cas. Depuis 2015, on observe une baisse significative de la surface de ces zones, à mesure que le nombre de cas et leur étendue ont diminué (Figure 13). Parallèlement, le nombre de blaireaux éliminés en Côte d'Or a été d'environ 1 000 entre 2015 et 2017 (1 110 en 2017, Chevalier communication personnelle).

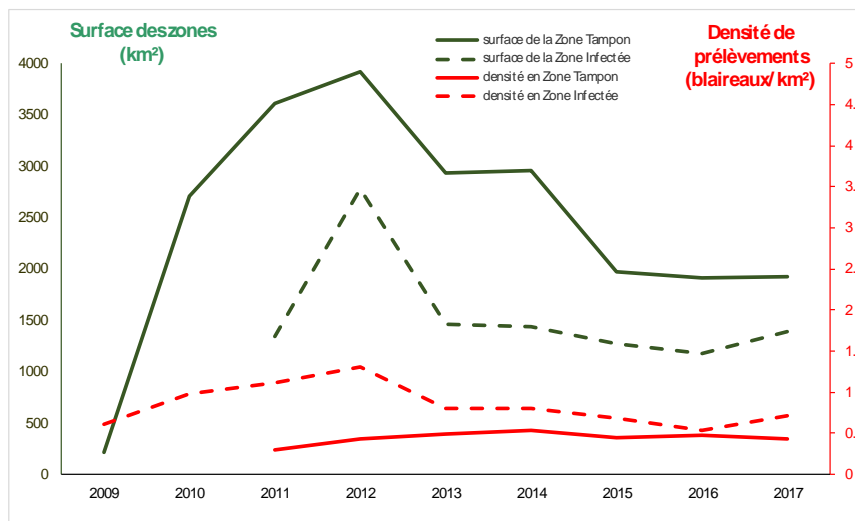


Figure 13 Evolution des surfaces des zones et des densités de prélèvements (blaireaux éliminés/km²) dans les zones infectées et zones tampons entre 2009 et 2017 en Côte-d'Or

En termes de nombre de blaireaux éliminés, des pics ont été atteints en 2010, 2012 et 2014 avec respectivement 3 230, 3 950 et 2 285 animaux piégés. Dans les zones tampons, la densité de prélèvements n'a pas dépassé 0,5 blaireaux éliminés /km² /an sur 90 % des communes (moyenne $0,19 \pm 0,29$, Figure 14a).

Dans les zones infectées, l'objectif était de dépeupler ces zones par un piégeage intensif. Pour surveiller l'évolution de la prévalence, un échantillon d'animaux a été analysé, suffisant pour détecter une prévalence assez faible mais maîtrisant les coûts. Les densités de prélèvements ont été les plus importantes dans ces zones infectées entre 2010 et 2012, atteignant 1 à 1,3 blaireau éliminé /km²/an (annexe 4).

Au sein de la zone infectée comprenant 142 communes au centre ouest du département, on observe une grande hétérogénéité spatiale de la densité de prélèvements, en moyenne de $0,61 \pm 0,44$ (écart-type) blaireaux éliminés/km²/an, mais les différences d'une commune à l'autre sont importantes (minimum 0,02 ; maximum 2,62 - Figure 14a). Entre 2009 et 2017, un tiers des blaireaux éliminés l'ont été dans 34 communes seulement et 63 % des blaireaux éliminés l'ont été dans 103 communes.

Au sein des communes de la zone à risque (zone infectée et zone tampon, cf. 2^{ème} partie - § 1.2.3) où des éliminations ont eu lieu ($n = 489$), dans une très grande majorité de communes ($n = 380$, 78 %), la densité de prélèvements annuelle a été inférieure à 0,5 blaireau /km² /an, et elle était comprise entre 1 et 2,6 (maximum) blaireaux /km²/an dans 35 communes (7 %).

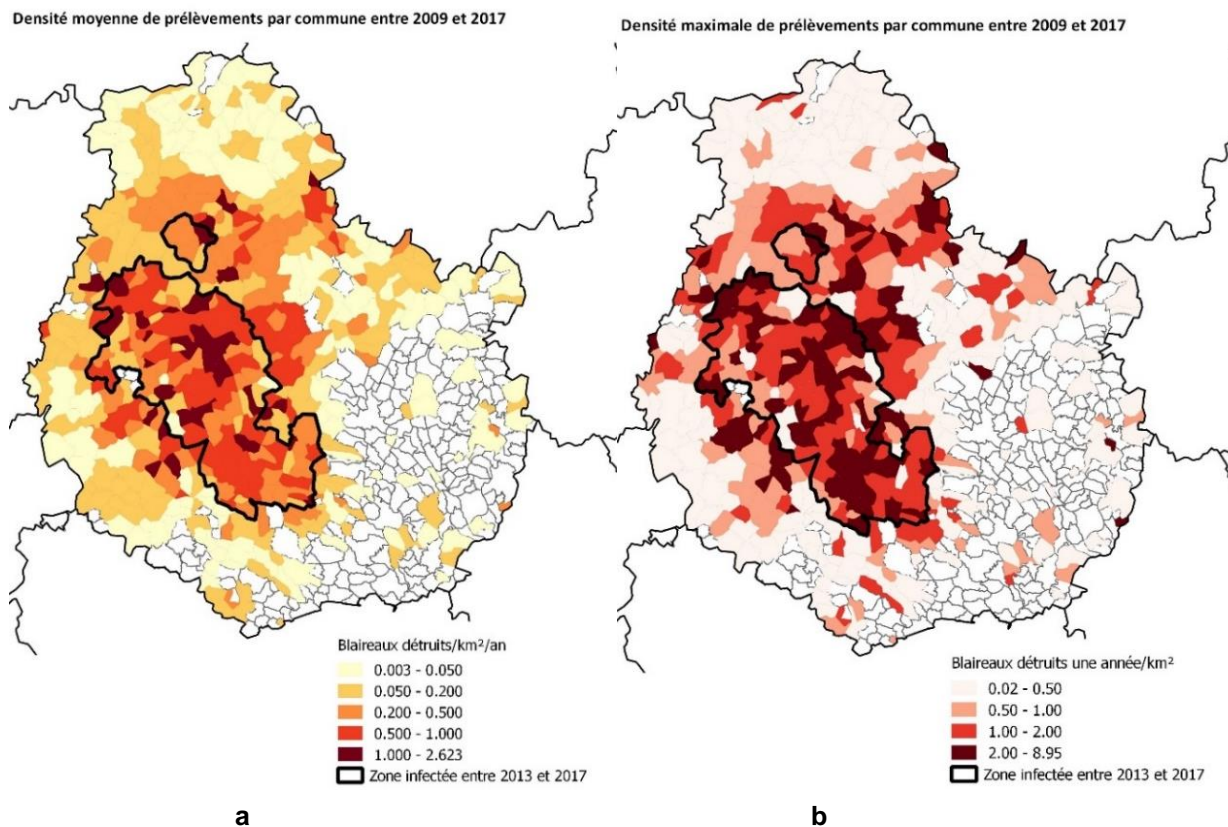


Figure 14 Cartographie communale en Côte-d'Or

a- de la densité moyenne annuelle des prélèvements blaireaux entre 2009 et 2017 (blaireaux éliminés /km² /an)

b- de la densité annuelle maximale de prélèvements entre 2009 et 2017 (blaireaux éliminés /km²)

L'aspect temporel est important car des prélèvements intensifiés une année donnée peuvent avoir un effet plus important sur les densités de blaireaux que le même nombre d'éliminations réparties sur plusieurs années. En zone infectée, la densité maximale annuelle (nombre de blaireaux éliminés /km² /une année donnée entre 2009 et 2017, Figure 14b) a dépassé 1,5 blaireaux /km² dans plus de la moitié des communes. Elle a été inférieure à un blaireau /km² dans 72 % des communes de la zone tampon.

1.2.1.3 En Dordogne

La situation est très différente en Dordogne où les prélèvements ont été moins intenses (Tableau 7). Les premiers cas sur des blaireaux ont été découverts en 2010. Depuis 2010, de nouveaux foyers de TB sont découverts tous les ans chez les bovins et dans la faune sauvage, ce qui conduit à l'augmentation des zones de surveillance (Figure 15 et annexe 4) passant de 1 535 km² en 2011 à 4 831 km² en 2017 pour la zone infectée, avec une stabilisation depuis 2015 (Figure 15).

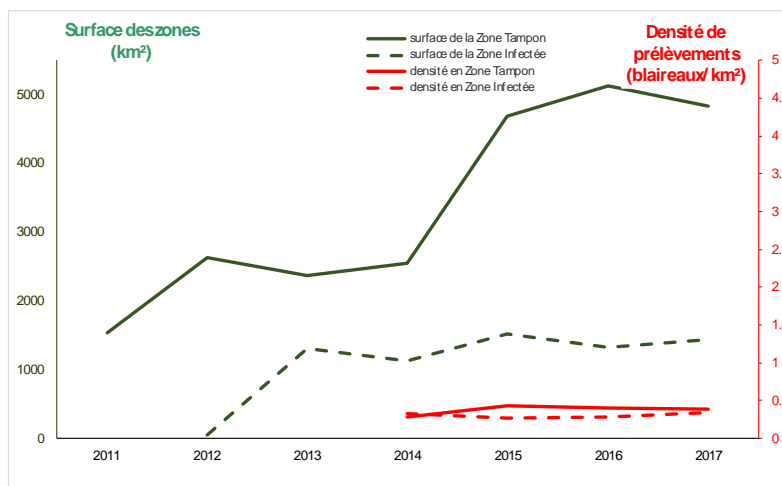


Figure 15 Evolution des surfaces des zones et des densités de prélèvements (blaireaux éliminés /km²) dans les zones de surveillance et zones tampons entre 2011 et 2017 en Dordogne

Parallèlement à l’augmentation de la zone à risque, le nombre de blaireaux éliminés a augmenté et a atteint près de 1 500 individus en 2017 (Depraz communication personnelle). Les densités de prélèvements de blaireaux sont comparables entre la zone infectée et la zone tampon, et n’ont jamais dépassé 0,43 blaireaux éliminés /km² /an entre 2014 et 2017 (Figure 15 et annexe 4).

Au sein des communes où des éliminations ont eu lieu (n = 325), dans une très grande majorité de communes (n = 283, 87 %), la pression de prélèvements annuelle a été inférieure à 0,5 blaireau /km²/an (moyenne 0,23 ± 0,24, Figure 16 a). Elle a dépassé un blaireau /km² /an dans cinq communes (maximum 1,6) et 42 % des blaireaux éliminés l’ont été dans 73 communes. Du point de vue temporel, la densité maximale entre 2014 et 2017 a été inférieure à 0,5 blaireau /km² dans 72 % des communes avec prélèvements (Figure 16b) et a dépassé un blaireau /km² /an (maximum 3,8) dans 31 communes (9,5 %).

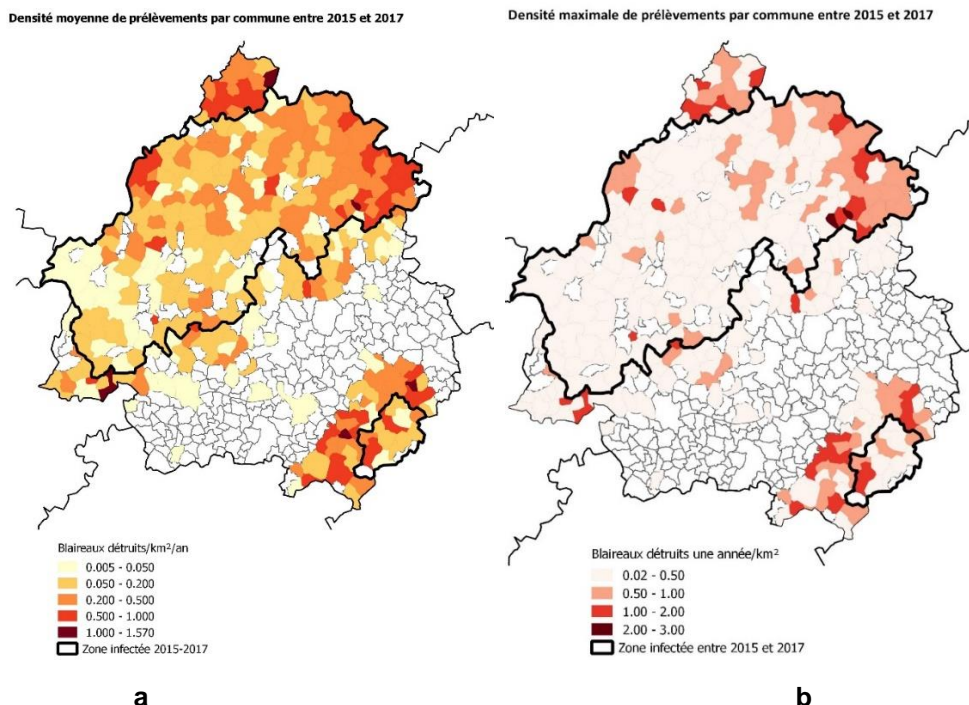


Figure 16 Cartographie communale en Dordogne

a - de la densité annuelle moyenne des prélèvements blaireaux entre 2015 et 2017 (blaireaux éliminés /km² /an)

b - de la densité annuelle maximale de prélèvements entre 2015 et 2017 (blaireaux éliminés /km²)

1.2.2 Effets sur les densités de blaireaux

1.2.2.1 Effets des prélèvements sur les densités

1.2.2.1.1 En France

Pour évaluer l'effet des prélèvements sur les densités de blaireaux, il faudrait disposer d'estimations des densités, suffisamment précises pour mesurer les écarts avant et après les éliminations. Ces données ne sont pas disponibles sur l'ensemble des zones où des prélèvements ont été réalisés.

En Côte-d'Or, l'analyse spatiale et temporelle de l'intensité des prélèvements réalisés dans les populations de blaireaux (cf. 4^{ème} partie - § 1.2.1) montre qu'elle a été la plus importante dans la zone infectée entre 2010 et 2015. Dans cette zone, plusieurs éléments permettent de conclure à une baisse de la densité des blaireaux :

- à l'échelle des petites régions agricoles (PRA), les indices de densité ont baissé entre 2004-2008 et 2009-2012 (Calenge *et al.* (2016), Figure 17b) ;
- à l'échelle de deux territoires d'étude (50 à 100 km², zones A et B sur Figure 17b) en zone infectée, des estimations de densité réalisées en 2012 puis en 2016 et 2017 montrent une baisse de la proportion de terriers occupés (Jacquier *et al.* en cours). La proportion de complexes de terriers occupés est passée de 0,73 (2012) à 0,60 (2017) en Zone A et de 0,79 (2012) à 0,55 (2016) en Zone B. La densité en adultes a baissé en zone A (passant de 4,2 en 2012 à 3,1 blaireaux adultes /km² en 2017), mais augmenté en zone B (passant de 2,8 en 2012 à 4,1 blaireaux adultes /km² en 2016, Jacquier *et al.* en cours). Ce résultat semble contradictoire mais peut être mis en relation avec une baisse d'intensité des prélèvements depuis 2013 dans cette zone.

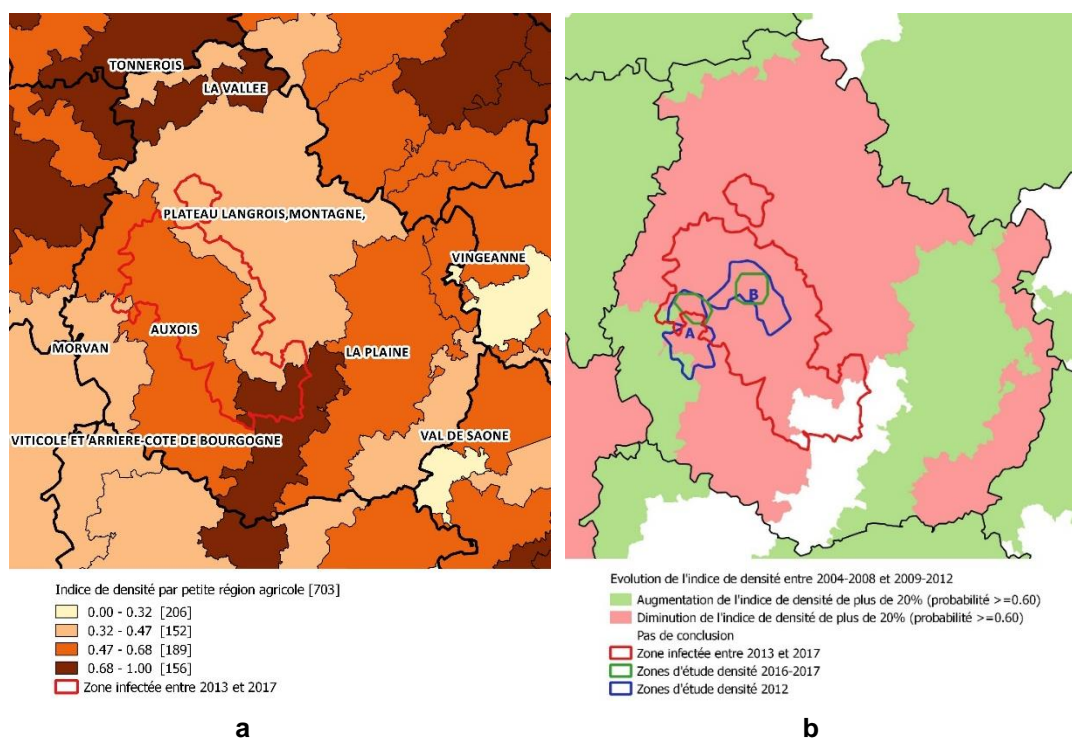


Figure 17 a- Indice de densité par petite région agricole en Côte-d'Or sur la période 2006-2009 (Jacquier *et al.* soumis). b- Evolution de cet indice entre 2004-2008 et 2009-2012 (Calenge *et al.* 2016), et localisation des zones d'études d'estimations de densités (Jacquier *et al.* en cours) et de la zone infectée 2013-2017

L'intensité de prélèvements a été moins importante dans les zones tampon de Côte-d'Or et dans la zone de surveillance en Dordogne, et il est beaucoup plus difficile de conclure quant à l'effet sur les densités. En Dordogne, à l'échelle des PRA, les indices de densité ont baissé entre 2004-2008

et 2009-2012 dans la partie sud-ouest de la zone infectée et ont augmenté dans la partie est (Figure 18). D'autre part, selon le même protocole qu'en Côte-d'Or, une étude a été réalisée en 2018 sur un territoire d'étude de 50 km² dans la zone infectée (au nord-est), conduisant à une estimation de densité de 1,3 blaireaux /km² (Jacquier *et al.* soumis), légèrement plus élevée qu'en 2011 (0,81 blaireaux adultes /km²) (Réveillaud 2011). Mais la proportion de terriers occupés est apparue très faible (25 % des complexes de terriers détectés en 2018, pas d'estimation en 2011).

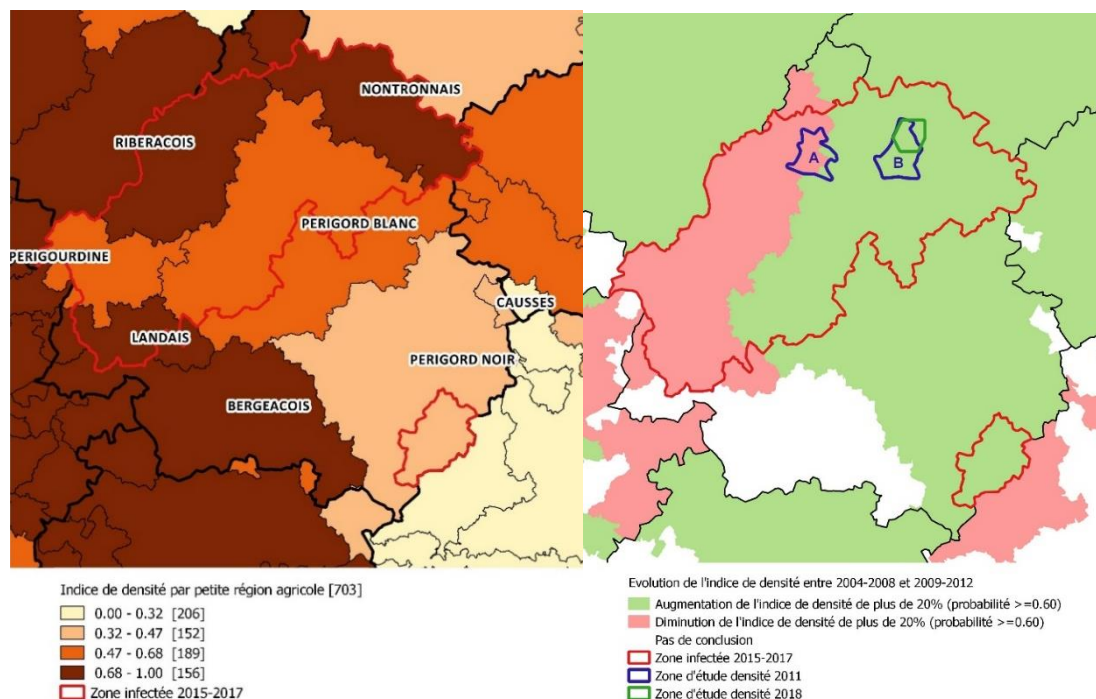


Figure 18 Indice de densité par petite région agricole en Dordogne sur la période 2006-2009 (Jacquier *et al.* soumis). Evolution de cet indice entre 2004-2008 et 2009-2012 (Calenge *et al.* 2016), et localisation des zones d'études d'estimations de densités (Jacquier *et al.* en cours) et de la zone infectée 2015-2017

1.2.2.1.2 Comparaison aux études anglaises et irlandaises

Les études réalisées en Angleterre (RBCT - Randomised Badger Culling Trial) ont montré que les éliminations dans les zones d'abattage 'proactif' (intensité de prélèvements forte sur des larges surfaces) et d'abattage 'réactif' (élimination des blaireaux en périphérie des foyers bovins uniquement) ont conduit à des baisses de densité (Jenkins *et al.* 2007, Woodroffe *et al.* 2008). Lors de la quatrième année d'élimination, deux indicateurs attestent de cette baisse (Bourne *et al.* 2007) :

- la densité moyenne en gueules de terriers actifs a été inférieure, respectivement de 69 % dans les zones d'abattage 'proactif' et de 26 % dans les zones d'abattage 'réactif', par rapport à celle des zones surveillées sans prélèvements ;
- la densité en blaireaux morts sur la route était beaucoup plus faible en zones d'abattage 'proactif' (0,029 /km²) et en zones d'abattage 'réactif' (0,061 /km²) qu'en zones sans prélèvement (0,105 /km²).

Dans les dix zones d'abattage 'proactif' du RBCT, l'intensité de prélèvements a été en moyenne de 3,12 blaireaux /km² (± écart type 1,59) la première année puis de 1,83 blaireaux /km² /an (± 0,68, Tableau 8). Les densités initiales étaient fortes, avec en moyenne 4,47 adultes par groupe et 6,31 terriers actifs /km².

En République d'Irlande, dans les zones avec élimination ('Four Areas Trials'), aucun suivi de prévalence n'a été réalisé chez les blaireaux (Griffin *et al.* 2005). L'intensité de prélèvements a été en moyenne de 0,92 blaireaux /km² (± 0,28) la première année, puis de 0,38 blaireaux /km² /an (± 0,10) dans les quatre zones (Tableau 8). Les densités initiales étaient nettement plus faibles

que dans les zones RBCT, avec en moyenne 2,57 terriers actifs /km². Plus récemment, Byrne *et al.* (2013) ont montré des baisses de densité dans trois zones en République Irlande avec une densité en terriers actifs initiale de 1,87 et une intensité de prélèvements de 0,45 blaireaux/km²/an pendant six ans (2005 à 2010).

Tableau 8 Surfaces, densités et prélèvements exercés sur le blaireau dans les quatre zones d'étude d'Irlande et les dix zones du RBCT en Angleterre (d'après Bourne *et al.* (2007)) et en France

	Surface (km ²)	Densité en terriers actifs*	Nombre initial d'adultes par groupe	Nombre d'années d'élimination	Blaireaux éliminés/km ² /an	
					1 ^{ère} année	moyen
Four Areas Trial						
Cork	307	3,62		5	1,3	0,53
Donegal	226	2,45		5	0,93	0,3
Kilkenny	313	2,32		5	0,74	0,35
Monaghan	368	1,87		5	0,69	0,35
Moyenne (± ET)	303,5	2,57 ± 0,75		5	0,92 ± 0,28	0,38 ± 0,10
RBCT proactive						
A	95,7	3,24	2,75	5	0,57	0,76
B	99,9	6,65	4,19	7	2,39	1,13
C	105,1	5,15	4,84	6	2,35	1,53
D	98,9	6,5	4,16	4	2,96	2,67
E	105,2	7,03	5,69	5	5,75	2,78
F	95,6	4,87	5,24	5	4,73	2,47
G	101,9	6,99	5,5	5	4,19	1,95
H	95,3	8,23	3,74	5	1,7	1,24
I	99,8	6,17	3,27	4	2,19	1,66
J	100,8	8,23	5,31	4	4,38	2,10
Moyenne (± ET)	99,82	6,31 ± 1,54	4,47 ± 1,01	5	3,12 ± 1,59	1,83 ± 0,68
France					Maximum	Moyen
Côte-d'Or						
Zone A (zone infectée 2012)	156	3,9****		8	1,68 ± 1,57	0,52 ± 0,61
Zone B (zone infectée 2012)	153	4,3****		8	2,91 ± 1,67	0,97 ± 0,50
Zone Tampon	1550***	ND		8	0,91 ± 1,13	0,19 ± 0,29
Dordogne						
Zone B (zone infectée 2011)	108	1,6****		8	0,41 ± 0,27	0,22 ± 0,13
Ensemble zone prélevée	4361***	ND		8	0,42 ± 0,42	0,23 ± 0,24

*tous type de terriers actifs

**d'après éliminations initiales

***moyenne

****Ruelle communication personnelle

Dans les zones infectées A et B de Côte-d'Or, les estimations de densité en terriers actifs sont plus faibles que celles des zones d'Angleterre, et plus fortes que celles de zones de République d'Irlande. Les intensités de prélèvement en France apparaissent intermédiaires à celles des zones d'Angleterre et de République d'Irlande (Tableau 8). Compte tenu de ces éléments et de la baisse des densités observées en Angleterre (Jenkins *et al.* 2007, Woodroffe *et al.* 2008), et même si les structures sociales (taille et répartition des groupes) sont différentes, il est cohérent de conclure à des baisses de densités dans la zone infectée de Côte-d'Or.

Dans les zones tampons de Côte-d'Or et dans toute la zone à risque de Dordogne, les intensités de prélèvements (maximales et moyennes annuelles) ont été plus faibles que dans les zones de République d'Irlande (et *a fortiori* d'Angleterre) étudiées. Les estimations de densités dans les zones d'études de 50 km² en Dordogne étant plus faibles, on peut supposer que les effets sur les populations de blaireaux ont été plus limités en zone tampon de Côte-d'Or qu'en Dordogne.

1.2.2.2 Effets des prélèvements sur le comportement et la structure des groupes

Les études menées en Angleterre ont montré que les campagnes d'élimination ont modifié l'organisation spatiale des blaireaux. Dans les zones 'proactives', les domaines vitaux des blaireaux ont considérablement augmenté, ainsi que les zones de superposition entre groupes ce qui suggère que la territorialité a diminué (Woodroffe *et al.* 2006). Ces modifications comportementales ont également concerné les zones de bordure, jusqu'à deux km à l'extérieur des zones 'proactives' centrales. Les auteurs l'expliquent par des animaux investissant les zones vacantes par immigration ou extension de leur domaine vital.

Une augmentation de la prévalence de la TB chez les blaireaux a également été observée dans les deux km périphériques à la zone d'abattage. L'association spatiale entre les infections chez les bovins et chez les blaireaux a été moins marquée au cours des éliminations (Griffin *et al.* 2005). L'hypothèse explicative est un effet de « perturbation » sociale des groupes de blaireaux résultant de l'abattage et augmentant les risques de transmission en lien avec l'augmentation des mouvements des animaux.

En République d'Irlande, dans les zones avec élimination ('Four Areas Trials'), aucun suivi de prévalence n'a été réalisé chez les blaireaux, mais la prévalence de la TB chez les bovins a diminué au cours des campagnes annuelles (Griffin *et al.* 2005). L'explication avancée pour ces résultats serait que, dans les zones irlandaises, l'arrivée de blaireaux à partir de zones adjacentes où ils ne sont pas prélevés pourrait avoir été limitée par les délimitations géographiques naturelles de ces zones, ce qui aurait entraîné une baisse des densités de blaireaux plus forte et telle que les taux de contact (et les taux de transmission) auraient significativement diminué (Griffin *et al.* 2005). En outre, les densités initiales plus faibles dans les zones irlandaises adjacentes pourraient avoir limité l'immigration. Il est actuellement préconisé d'abattre sur une surface large (100 km²) et bordée par des limites naturelles ou artificielles de territoire.

En France, nous ne disposons pas d'étude spécifique. La prévalence apparente de la TB chez les blaireaux a diminué en Côte d'Or entre 2013-2014 et 2016-2017 (*cf.* 2^{ème} partie - § 2.2.1.) et il n'y a pas eu d'extension de la zone infectée. En s'appuyant sur les résultats observés en République d'Irlande, on peut supposer que les densités en zone infectée ont été abaissées de façon à limiter les taux de contacts, les prélèvements exercés dans la zone tampon jouant peut-être également un rôle de « barrière ».

1.2.2.3 Effets des prélèvements sur les structures de population

Les éléments de dynamique des populations (*cf.* 1^{ère} partie - § 3.3) montrent que la mortalité des adultes impactera plus fortement le taux de croissance d'une population de blaireaux et donc les densités. Selon la classe d'âge impactée et selon la période des prélèvements, les classes d'âge des individus prélevés sont différentes et les effets des prélèvements également.

Lors de l'essai RBCT en Angleterre sur les zones 'proactives', la structure d'âge et de sexe des populations de blaireaux ne semble pas avoir évolué au cours des campagnes (Bourne *et al.* 2007). En tenant compte de l'effet saison qui influence la proportion de jeunes dans les prélèvements, il n'a pas été observé de différence dans les proportions de jeunes entre les différentes campagnes. De même il n'a pas été observé d'effet du sexe.

En France, un échantillon des blaireaux tués entre juillet 2009 et septembre 2011 en Côte-d'Or dans la zone infectée a été analysé (Albaret et Ruette communication personnelle). L'âge des animaux a été estimé en prélevant la mâchoire inférieure pour permettre la détermination de l'âge à partir de l'examen des lignes de cément sur des coupes de dents et l'utérus des femelles pour connaître leur statut reproducteur et estimer la taille de portée par le dénombrement des cicatrices

placentaires (pour les méthodes voir par exemple Ruet et Albaret (2011)). Sur ces prélèvements, la proportion de jeunes (moins d'un an) est très faible en 2010 car une grande partie de l'échantillon provient du mois de mars (Tableau 9). Ajoutés aux animaux d'un an, qui participent peu à la reproduction, ils représentent environ 35 % des prélèvements. L'estimation de la taille de portée, malgré les prélèvements, a peu varié en deux ans et était en moyenne de 2,55, valeur conforme à la littérature. En revanche, la proportion de femelles reproductrices a augmenté, passant de 45 % en 2009 à 65 % en 2010 et 2011, peut-être en réponse aux prélèvements. Ces résultats mériteraient d'être renforcés par de nouvelles études sur la structure des prélèvements.

Tableau 9 Structure d'âge et statut reproducteur des femelles issues de prélèvements réalisés en Côte-d'Or entre 2009 et 2011 (Albaret et Ruet communication personnelle)

Année	nb	n mâles	n femelles	% jeunes	% 1 an	% 2 ans et plus	Proportion de femelles reproductrices*	Taille de portée**
2009	146	70	76	18,5	15,1	66,4	45	2,83
2010	169	74	95	6,5	30,8	62,7	64,2	2,53
2011	121	57	64	12,4	22,3	65,3	65,6	2,29

* parmi les femelles de 2 ans et plus

** estimée par le dénombrement des cicatrices placentaires sur les femelles de 2 ans et plus

1.2.3 Effets sanitaires

En Côte-d'Or, le taux de prévalence apparente obtenu par la surveillance programmée chez les blaireaux était de 8,1 % (n=751 individus) pour la période 2013-2014, et de 4,2 % (n=528) pour la période 2016-2017 (Réveillaud *et al.* 2018), suggérant une amélioration de la situation sanitaire dans cette espèce. L'analyse de l'évolution des prévalences ajustées en fonction des caractéristiques des tests diagnostiques confirme cette amélioration (*cf.* 2^{ème} partie - § 2.2.1). La superficie de la zone infectée diminue aussi depuis 2012. **On ne peut donc que constater que la situation s'est améliorée en parallèle de la mise en œuvre mesures d'abattage ou de réduction d'effectif chez les blaireaux, les ongulés sauvages et les bovins et de mesures de biosécurité en élevage.** Il est cependant impossible de connaître la part attribuable à l'élimination des blaireaux par rapport aux autres mesures mises en place.

En ce qui concerne la question d'un éventuel dérangement des blaireaux, susceptible de favoriser la diffusion de l'infection (comme rapporté en Angleterre), il convient de souligner que, dans ce département, il n'y a pas eu d'extension de la zone infectée depuis 2012 et pas d'effet délétère observé en 10 ans de lutte contre la TB chez les blaireaux.

Dans le sud-ouest, la prévalence apparente chez les blaireaux a été estimée dans deux zones : dans une large zone Dordogne / Charente / Charente-Maritime / Haute-Vienne / Corrèze / Gironde, et dans la zone Landes / Pyrénées Atlantiques. Dans la première zone, elle était de 2,7 % (n = 805) sur 2013-2014 et 5,3 % (n = 1 143) en 2016-2017. L'analyse des prévalences ajustées chez les blaireaux depuis 2013 en Dordogne (*cf.* 2^{ème} partie - § 2.2.1.) ne montre pas d'évolution significative de la situation sanitaire. Dans les Landes et les Pyrénées-Atlantiques, la prévalence apparente était de 5,9 % par culture bactérienne (n = 439) en 2013-2014 et de 7,9 % par méthode PCR (n = 344) en 2016-2017 (Réveillaud *et al.* 2018). Compte tenu des sensibilités différentes des méthodes de diagnostic utilisées d'une période à l'autre (*cf.* Tableau 4) et du fait que les intervalles de confiance des prévalences apparentes se chevauchent entre les deux périodes, il ne semble pas y avoir d'évolution significative de cette prévalence entre les deux périodes. De plus, l'étendue des zones d'infection ne semble pas stabilisée dans le sud-ouest. Aussi, l'impact des prélèvements de blaireaux réalisés et des mesures de lutte plus générales n'est pas pour l'instant estimable.

Dans le département des Ardennes, des blaireaux ont été trouvés infectés uniquement à proximité immédiate des parcelles des élevages infectés de TB. Leur découverte a conduit à des mesures d'élimination de blaireaux autour de ces foyers bovins. La prévalence apparente

obtenue au cours de la surveillance programmée des blaireaux dans cette zone infectée est passée de 6,7 % (n = 134) à 3,1 % en 2016-17 (n = 66). Une surveillance événementielle chez les blaireaux a été parallèlement mise en place. Aucun blaireau n'a été trouvé infecté depuis 2017 dans le cadre de ces surveillances. On peut noter que ni les sangliers ni les cerfs n'ont par ailleurs été trouvés infectés dans la zone à risque située au sud du département des Ardennes et au nord du département de la Marne où les ongulés sauvages sont relativement peu nombreux (zone peu forestière contrairement au reste du département des Ardennes) et où un gros effort de prélèvement a été réalisé (122 blaireaux en 2013-2014, dans une zone restreinte).

1.3 Conclusion

Les **effets mesurables** de la lutte contre la TB chez les blaireaux peuvent être estimés par l'évolution dans le temps de deux indicateurs : le niveau d'infection dans les échantillons prélevés chez des blaireaux et la répartition spatiale de l'infection.

Ces indicateurs doivent cependant être considérés avec précaution du fait de limites importantes. Ainsi, dans le système complexe de la TB, le rôle des différentes sources d'infection est difficile à apprécier. De même, il est difficile d'identifier tous les effets d'une mesure, certains étant possiblement indirects et retardés. L'évolution du nombre total de foyers bovins ne peut notamment pas être considérée comme un effet direct des mesures appliquées chez les blaireaux, de même que la maîtrise de l'infection dans la faune sauvage n'est pas un critère absolu d'efficacité vis-à-vis de la situation chez les bovins, hôte de maintien principal de l'infection à *M. bovis*.

En Côte-d'Or, des mesures de surveillance et de lutte ont été mises en place à partir de 2009, tant chez les bovins que dans la faune sauvage. La surveillance a d'abord conduit à une augmentation des zones à risque et du nombre de blaireaux éliminés jusqu'en 2012, du fait de la détection des foyers bovins. Plusieurs mesures ont été combinées : ainsi, l'amélioration du dépistage a permis d'accélérer l'assainissement du cheptel bovin et la surveillance chez les sangliers a été intensifiée. Concernant les blaireaux, l'intensité des prélèvements de blaireaux a été différenciée entre la zone infectée et la zone tampon, avec des variations annuelles et spatiales importantes liées aux variations de la taille de la zone à risque et à l'augmentation de la pression de surveillance dans les zones nouvellement définies. En zone infectée (142 communes), la densité de prélèvements a varié entre 0,4 et 1,2 blaireaux prélevés /km² /an, atteignant des valeurs beaucoup plus importantes certaines années dans certaines communes (19 communes ont eu des prélèvements allant de cinq à, au maximum, 8,9 blaireaux prélevés /km² /an). Ces prélèvements ont probablement contribué à la baisse des indices de densité observée dans cette zone. Cependant, les densités estimées en 2017-2018 restent à des valeurs moyennes pour la France, ce qui suggère que les densités avant les éliminations étaient plus élevées ou que les populations commencent à se reconstituer, quatre ans après une baisse des prélèvements. En zone tampon, la densité de prélèvements a varié entre 0,1 et 0,5 blaireaux prélevés /km² /an, et les valeurs maximales n'ont que rarement dépassé un blaireaux /km² /an. L'impact sur la densité des populations dans ces zones est probablement minimal. Sur le plan sanitaire, le nombre de foyers de TB chez les bovins a augmenté jusqu'en 2012 (27 foyers), puis a diminué (quatre foyers en 2017). La prévalence apparente de la TB chez les blaireaux a aussi diminué entre 2013-2014 (8,1 %) et 2016-2017 (4,2 %), et compte-tenu du fait que le test utilisé en seconde période était plus sensible que précédemment, la prévalence réelle a également diminué. La prévalence apparente chez les sangliers est passée de 3,1 % en 2013-2014 à 2,2 % en 2016-2017. Au final, depuis 2012, la situation sanitaire s'améliore simultanément pour toutes les espèces. **Par rapport à la situation précédente d'aggravation, cette évolution suggère que les mesures prises ont permis de réduire la propagation de la tuberculose dans tous les compartiments.**

Dans les Ardennes, après la détection de 14 foyers bovins entre 2012 et 2015, 122 blaireaux ont été éliminés en 2013 et 2014. Cette détection récente de foyers bovins (après la mise en place de Sylvatub) s'est traduite par la mise en œuvre de moyens de lutte rapides, notamment d'élimination relativement importante de blaireaux autour de ces foyers. **Depuis 2015, plus aucun cas n'a été**

détecté chez les bovins, et la prévalence apparente chez les blaireaux est passée de 6,7 % en 2013-2014 à 3,1 % en 2016-2017.

Dans ces deux zones, il semble que la combinaison des mesures prises vis-à-vis des blaireaux (particulièrement intenses en Côte-d'Or et particulièrement rapides dans les Ardennes) et des mesures prises dans les élevages bovins ont contribué à l'amélioration de la situation. En Nouvelle-Aquitaine, l'évolution n'est pas aussi favorable.

En Dordogne et zones limitrophes (départements 16, 17, 24, 87), les mesures ont été mises en place à partir de 2010. Les zones à risque et le nombre de blaireaux éliminés ont augmenté entre 2011 et 2017, du fait de la détection de nouveaux foyers bovins, avec une tendance à la stabilisation depuis 2015. Les prélèvements de blaireaux ont été plus diffus qu'en Côte-d'Or sur l'ensemble des zones infectée et tampon, avec des variations annuelles et spatiales modérées. La densité de prélèvements a été d'environ 0,3 à 0,4 blaireaux prélevés/km²/an entre 2014 et 2017 et elle était moindre entre 2010 et 2014 (Tableau 7). L'impact sur les densités de blaireaux a probablement été intermédiaire entre les effets importants dans les zones infectées de Côte-d'Or et les effets minimes dans les zones tampon de ce même département. Le taux de prévalence chez les blaireaux a augmenté entre 2012 et 2017, de même que, parallèlement, le nombre de foyers chez les bovins : le nombre de foyers est passé de 35 en 2013 à 48 en 2017, et la mise en place de mesures de lutte contre la TB se poursuit. En revanche, on peut noter que la prévalence apparente chez les sangliers tend à diminuer entre 2012 et 2017 (Réveillaud *et al.* 2018).

Dans les Landes et les Pyrénées-Atlantiques, l'intensité de prélèvements de blaireaux est moins importante qu'en Dordogne. Le taux de prévalence chez les blaireaux a augmenté entre 2013-2014 (5,9 %) et 2016-2017 (7,9 %), de même que le nombre de foyers bovins et la prévalence apparente chez les sangliers. Dans ces départements, le nombre de foyers bovins détectés est passé de 22 en 2013 à 26 en 2017 (cf. 2^{ème} partie - § 2.1.2). En revanche la zone à risque est stable depuis 2015.

Dans ces deux zones du sud-ouest, la mise en place des mesures de surveillance et de lutte est plus récente qu'en Côte-d'Or. Il est probable que l'extension de la zone infectée relève davantage de la détection accrue de l'infection que de sa diffusion. La situation sanitaire au regard de la TB dans le système multihôtes n'est pas encore clairement appréhendée dans ces zones. Elle ne semble pas stabilisée malgré la mise en place de mesures de lutte chez les bovins et dans la faune sauvage, dont les blaireaux. Dans ce contexte, appréhender l'effet sanitaire des mesures mises en place chez les blaireaux n'est pas possible.

Le GT rappelle enfin que **dans les zones indemnes, l'élimination préventive des blaireaux (et autres espèces sauvages) ne peut en aucun cas être justifiée au motif de la lutte contre la tuberculose, position que le rapport de l'Anses précisait déjà en 2011** : « *l'abattage massif des blaireaux peut avoir des conséquences écologiques, sanitaires, et sociales. Il devrait donc être limité aux zones dans lesquelles la présence de M. bovis dans les populations de blaireaux constitue un risque sanitaire pour les troupeaux bovins, ou comme méthode de mesure ponctuelle de prévalence. L'abattage ne se justifie pas comme mesure préventive dans les populations de blaireaux encore indemnes de tuberculose* » (Anses 2011).

A l'échelle nationale, les zones à risque (infectées et tampons) atteignent, en 2018, moins de 4 % du territoire métropolitain, principalement en Nouvelle Aquitaine et Côte-d'Or. Le rapport transmis auprès de la Convention de Berne fait état, entre 2009 et 2016, de l'élimination de 53 000 blaireaux dans le cadre d'arrêtés préfectoraux en France, dont environ 30 000 pour lutter contre la TB. Depuis 2014, le nombre de prélèvements au motif de la lutte contre la TB s'est stabilisé autour de 5 000 blaireaux éliminés/an dans 15 départements. Localement, dans les zones infectées, les éliminations de blaireaux ont pu être importantes, faisant diminuer les densités de population notamment en zone infectée de Côte-d'Or, pour atteindre des densités moyennes pour la France. **Les abattages réalisés jusqu'ici ne remettent pas en cause l'état de conservation favorable des populations de blaireaux en France.**

2 Effets des stratégies de gestion de la tuberculose bovine chez les blaireaux en Europe (hors France) depuis 2011

En préambule, le GT rappelle qu'une question de la saisine porte spécifiquement sur la vaccination des blaireaux. Le GT a donc consacré la cinquième partie du présent rapport à cette question, en détaillant, en France et hors de France, les vaccins, les effets de la vaccination dans les populations de blaireaux et les perspectives d'utilisation. Par conséquent, ce point n'est pas développé dans la présente partie.

2.1 Angleterre, Pays de Galles et Irlande du Nord

2.1.1 Situation de la TB chez les bovins

2.1.1.1 Niveaux d'infection et facteurs de risque

L'incidence nationale annuelle de la TB chez les bovins en Angleterre reste parmi les plus élevées d'Europe, avec toutefois de grandes variations géographiques et des valeurs atteignant, en 2017, jusqu'à 20 % des cheptels dans certaines zones du sud-ouest du pays (délimitées par comtés), alors qu'elles ne dépassent pas 0,2 % dans d'autres endroits (Figure 19). Une forte expansion a été observée depuis les années 90 depuis le sud-ouest de l'Angleterre, où les plus fortes densités d'exploitations agricoles sont également présentes (cf. rapport Anses (2011)).

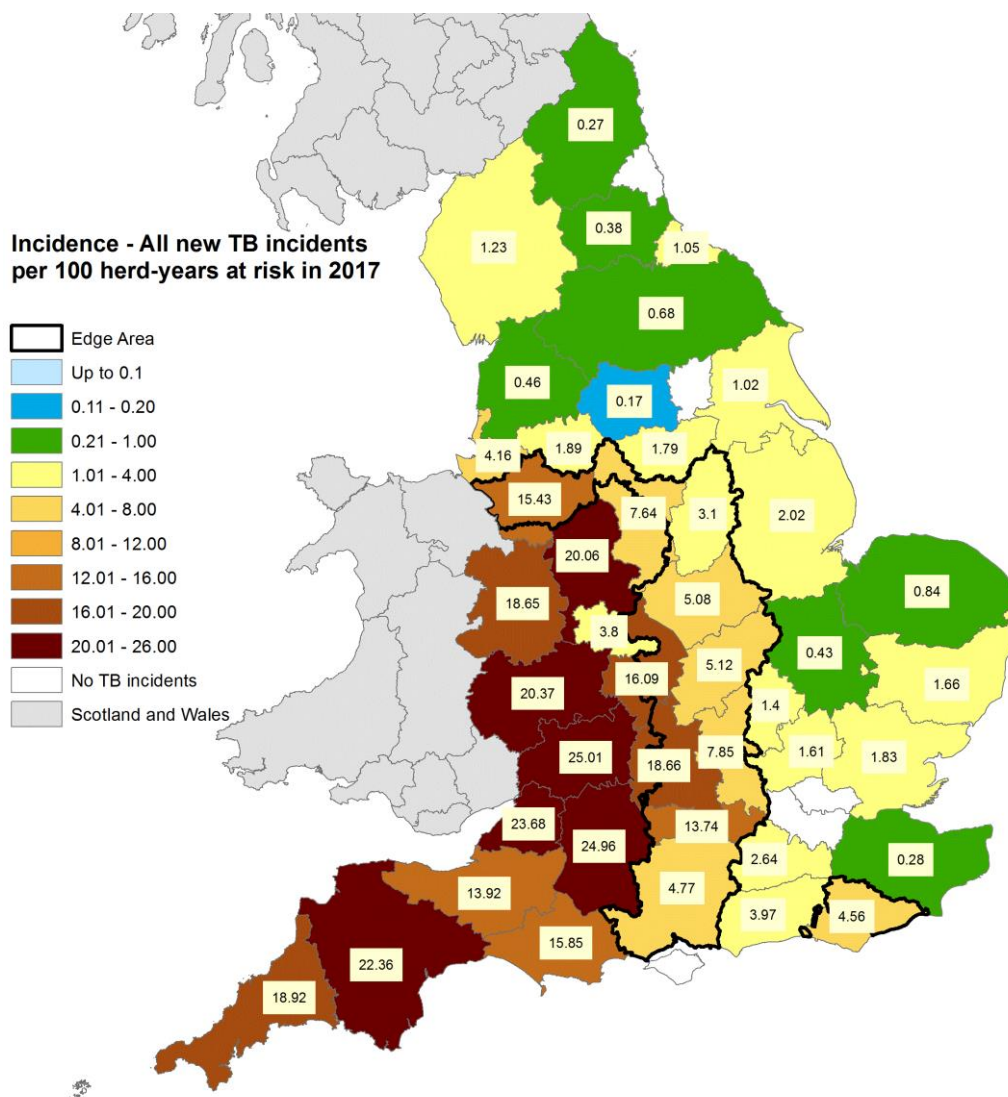
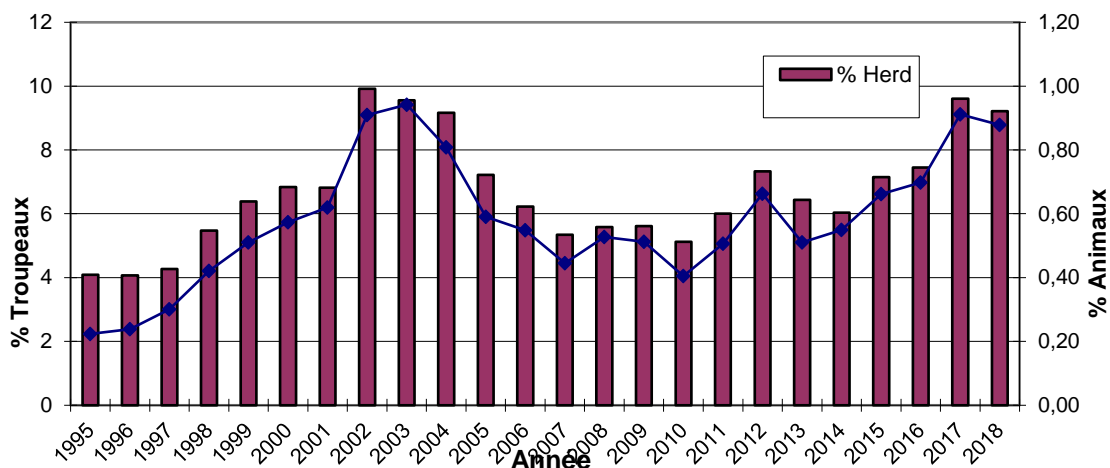


Figure 19 Incidence de la tuberculose bovine dans les différents comtés anglais en 2017

En Irlande du Nord, l'incidence annuelle de la TB en 2018 était de 9,22 % pour les troupeaux (cf. Figure 20).

**Figure 20 Incidence de la TB en Irlande du Nord, pour les troupeaux et pour les bovins entre 1995 et 2018**

Pour focaliser les mesures de lutte sur les exploitations les plus à risque, trois grands territoires géographiques ont été délimités : à haut risque ('High risk area' - HRA), de front ('Edge area' - EA) et à faible risque d'infection ('Low risk area' - LRA) (Figure 21). Depuis 2013, le dépistage de la TB chez les bovins est plus intensif dans les zones où l'incidence est la plus forte : tous les six à douze mois dans la zone bleue de forte incidence (HRA), tous les douze mois dans les zones noire et orange dans la zone de front (EA), et tous les quatre ans dans la zone verte à faible risque d'infection (LRA). Dans la zone à fréquence réduite de tests, la détection des bovins infectés est complétée par la recherche de lésions suspectes à l'abattoir. Les limites des zones de surveillance sont régulièrement redéfinies (dernière date : janvier 2018). Les exploitations les plus à risque s'avèrent être les grandes exploitations et les exploitations laitières (Figure 21).

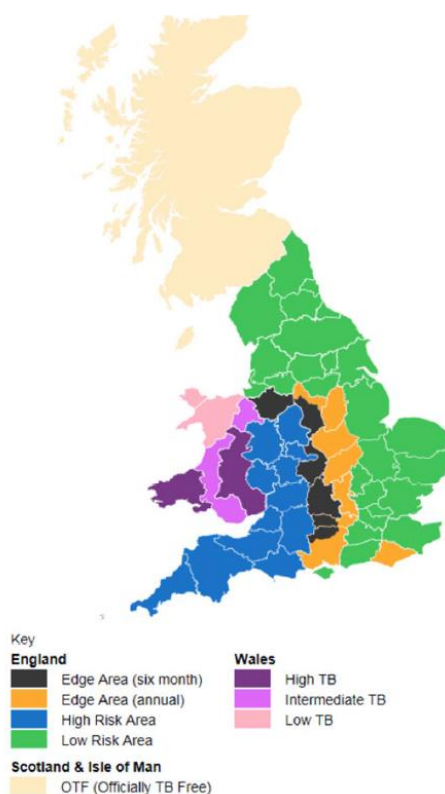


Figure 21 Carte des risques d'infection et de fréquence des tests du dépistage sur bovins en Grande Bretagne (Godfray 2018)

Les bovins infectés sont détectés par intradermoréaction comparative (IDC), qui est moins sensible, mais plus spécifique que le test par intradermoréaction simple (IDS) car il prend en compte la réaction vis-à-vis du complexe *M. avium*, fréquente dans les Iles britanniques. Tous les animaux réagissant en IDC sont abattus (1,26 million d'animaux par an), et l'infection est, ou non, confirmée par culture (sur lésions détectées à l'abattoir).

Les tests sont principalement conduits par cinq structures vétérinaires en charge du dépistage de la TB (« Veterinary Delivery Partners »), ce qui permet une relative bonne coordination de leur application. Un nouveau partage des coûts et des responsabilités pour le contrôle de la TB est envisagé, mais les incertitudes sur les modalités et les effets du Brexit à venir risquent de retarder la mise en place de décisions.

2.1.1.2 Mesures de lutte

Le gouvernement britannique (DEFRA - Department of Environment, Food and Rural Affairs) et ses partenaires financent un large programme de lutte (~70 millions de livres sterling en 2017) pour essayer de réduire l'incidence de cette maladie. La coordination de la conduite des programmes de lutte contre la TB chez les bovins est complexe avec l'implication de plusieurs groupes et agences.

La gestion de la TB est assurée par des ministères indépendants en Angleterre, Pays de Galles, Ecosse (officiellement indemne) et en Irlande du Nord. Peu d'informations publiques sont disponibles sur la lutte contre la TB en Irlande du Nord.

Parmi les causes de l'explosion de la TB, en dépit d'un dépistage fréquent dans les zones les plus à risque, figure une sensibilité insuffisante des tests avec, comme conséquence, la persistance d'animaux infectés, mais non détectés, dans les troupeaux (Conlan *et al.* 2012), ainsi que les protocoles et les critères utilisés permettant de considérer un bovin/troupeau comme indemne. L'abattage total des troupeaux avec des animaux positifs pourrait éliminer ces animaux. Il est cependant rarement conduit car considéré globalement désavantageux économiquement. Une

persistance de l'infection à bas bruit dans les exploitations est donc probable, comme le suggère la plus grande proportion d'exploitations réinfectées plutôt que nouvellement infectées.

Afin de limiter la persistance de bovins infectés dans les cheptels, un test IFN- γ est de plus en plus utilisé pour augmenter la sensibilité de détection de l'infection tuberculeuse chez les animaux IDC négatifs. Outre sa plus grande sensibilité, il peut également distinguer l'infection par *M. bovis* de la réponse au vaccin BCG (actuellement interdit par la Commission européenne). Il est possible que le test IDC soit remplacé dans le futur soit par un test SICT (Single intradermal cervical tuberculin test) pour augmenter la sensibilité du dépistage, avec un test IFN- γ en série pour améliorer la spécificité de la réaction positive, soit par un test CFT (Caudal Fold Test), facile à réaliser et plus sensible que l'IDC. Cependant, il n'est pas approuvé officiellement par l'Europe et ne pourra être envisagé, ainsi qu'une possible vaccination des bovins par le BCG, qu'après le Brexit.

Les risques d'infection entre élevages bovins sont clairement prédominants par rapport au risque lié à la faune sauvage et ils pourraient être réduits par de robustes mesures de biosécurité. Celles-ci ne sont cependant pas toujours en place de façon préventive, étant donné leur coût et le transfert de responsabilité sur la faune sauvage qui focalise souvent l'attention. Les autres facteurs de risque d'augmentation de l'incidence de la tuberculose chez les bovins ne sont pas complètement identifiés, mais impliquent les contacts entre bovins, leurs mouvements, la faune sauvage, en particulier les blaireaux, et l'environnement. Il existe une variabilité locale importante des risques.

L'étude génétique des souches de *M. bovis* retrouvées chez les bovins et la faune sauvage apportent des indications sur la transmission inter-espèces et montrent que les blaireaux peuvent infecter les bovins, comme cela a été démontré expérimentalement (Little, Naylor et Wilesmith 1982), probablement de façon indirecte dans l'environnement (sur les pâtures ou dans les étables).

2.1.2 Chez le Blaireau

2.1.2.1 Prévalence

Le Blaireau est reconnu comme l'hôte sauvage principal de *M. bovis* en Angleterre et joue le rôle d'hôte de maintien pour les bovins. Lors du RBCT, la prévalence moyenne chez les blaireaux était de 16,6 %, avec d'importantes variations d'un comté à l'autre et d'une année à l'autre, allant de 1,6 à 37,2 %, probablement du fait du faible nombre d'animaux collectés sur des grandes surfaces (Bourne *et al.* 2007), avec des chiffres certainement sous-estimés étant donné les difficultés de détection des lésions tuberculeuses chez les blaireaux et de culture de la bactérie dans les tissus (Crawshaw, Griffiths et Clifton-Hadley 2008).

Actuellement, il n'y a pas de surveillance systématique de la TB chez les blaireaux en Angleterre et une mesure partielle de la prévalence est en cours d'estimation (certains animaux abattus ont été autopsiés). On ne sait donc pas quel est le niveau d'infection chez les blaireaux dans les zones à faible risque pour les bovins.

En Irlande du Nord, le suivi de la prévalence mesurée chez les blaireaux trouvés morts le long des routes montre une relative correspondance avec la prévalence mesurée chez les bovins.

Lors d'études menées dans les années 2000, les autres espèces sauvages étaient moins infectées que les blaireaux, y compris les sangliers (Foyle, Delahay et Massei 2010, DEFRA 2008) (*cf.* 1^{ère} partie - § 2.2.2.).

2.1.2.2 Méthodes de lutte : élimination de blaireaux

En Angleterre, le premier blaireau tuberculeux a été découvert en 1971 près d'une exploitation agricole hébergeant des bovins infectés, et des mesures d'abattage des blaireaux ont

immédiatement été mises en place, avec un succès variable en termes de baisse de l'incidence de la TB, rappelé par John Krebs en 1997¹⁵ (Krebs *et al.* 1997). En parallèle, le « Protection of Badgers Act 1992 », qui interdit de blesser, de tuer un blaireau, ou de déranger un terrier, a été voté. Devant la forte opposition à l'abattage des blaireaux, sans preuve de son efficacité quant à son impact sur la diminution des risques de transmission de *M. bovis* aux bovins, le RBCT a été conduit, de 1998 à 2005, pour mesurer de façon la plus scientifique possible, l'efficacité de l'abattage de 10 979 blaireaux sur dix zones en triplets (avec abattage large, abattage ciblé autour des élevages bovins infectés, ou absence d'abattage) sur la prévalence de la TB dans ces zones (Donnelly *et al.* 2007). Les résultats de cette étude, ainsi que d'autres, plus modestes et sans contrôles négatifs, mises en place en Angleterre (Clifton-Hadley *et al.* 1995, Gallagher *et al.* 2005) et en République d'Irlande (Mairtin *et al.* 1998, Eves 1999, Griffin *et al.* 2005), ont soulevé de nombreux débats, mais semblent montrer globalement que l'abattage large et 'proactif' des blaireaux peut être suivi d'une baisse du nombre de troupeaux infectés (Karolemeas *et al.* 2012, Donnelly *et al.* 2007). Dans les zones soumises plus récemment à l'abattage (sur plus de quatre ans), une baisse de 58 % de l'incidence de la TB chez les bovins dans le Gloucestershire et de 21 % dans le Somerset a été observée (avec une augmentation de 38 % dans la zone tampon de deux kilomètres en périphérie du Somerset, mais pas dans le Gloucestershire), mais les auteurs restent prudents sur l'interprétation de cette baisse (Brunton *et al.* 2017).

Il y a peu de visibilité quant à l'impact de l'abattage des blaireaux sur leurs populations par comté (Trewby *et al.* 2008).

Dans le RBCT, une augmentation de l'incidence de la TB chez les bovins a également été observée dans un périmètre de deux kilomètres en périphérie de la zone de l'abattage (Donnelly *et al.* 2007). L'hypothèse la plus probable pour cette augmentation est un effet de « perturbation » sociale des groupes de blaireaux résultant de l'abattage, augmentant les mouvements des animaux et les risques de transmission (Carter *et al.* 2007). Il a donc été préconisé, pour éviter cet effet de perturbation, d'abattre les animaux sur au moins 100 km² et de prévoir des bordures naturelles ou artificielles de territoire telles que des routes ou des fleuves.

Sur la base du RBCT, l'abattage (par tir dans des cages ou à vue) est actuellement la méthode de lutte contre la TB chez les blaireaux en Angleterre. Il a commencé en 2013 dans deux zones du sud-ouest (zones ['area'] 1 et 2, Tableau 10), pour s'étendre à trois zones en 2015, dix zones en 2016 et 21 zones 2017 et 32 zones en 2018 (Tableau 10). Les nombres minimaux et maximaux de blaireaux sont calculés par le DEFRA (Department for Environment, Food and Rural Affairs, ministère anglais en charge de l'Agriculture) avec l'objectif d'éliminer 70 % des blaireaux dans chaque zone, en fonction de mesures de densité établies de façon plus ou moins précise avant abattage. Sachant que la population de blaireaux en Angleterre et au Pays de Galle a été estimée à 485 000 animaux (Judge *et al.* 2017), un abattage sur 40 zones concernerait 40 600 blaireaux par an (soit environ 8 % de la population totale anglaise).

Tableau 10 Nombre de blaireaux à abattre (minimum et maximum) et effectivement abattus dans chaque zone en 2018 (APHA 2017)

Zone	Nombre d'années d'abattages	Min	Max	Blaireaux abattus	Méthodes d'abattage:	
					Par tir de nuit	Dans des cages
Area 1-Gloucestershire	6	125	540	197	168	29
Area 2-Somerset	6	109	578	136	100	36
Area 3 – Dorset	4	109	329	325	277	48
Area 4 – Cornwall	3	184	250	189	105	84
Area 5 – Cornwall	3	264	358	278	159	119
Area 6 – Devon	3	611	829	642	332	310
Area 7 – Devon	3	164	223	173	135	38
Area 8 – Dorset	3	921	1250	1088	894	194
Area 9 – Gloucestershire	3	826	1121	880	682	198

¹⁵ <http://www.bovinetb.info/docs/krebs.pdf>

Area 10 – Herefordshire	3	262	356	289	266	23
Area 11 – Cheshire	2	426	578	472	405	67
Area 12 – Devon	2	1115	1513	1135	585	550
Area 13 – Devon	2	774	1050	809	271	538
Area 14 – Devon	2	408	553	444	249	195
Area 15 – Devon	2	464	630	495	201	294
Area 16 – Dorset	2	2446	3319	2924	2326	598
Area 17 – Somerset	2	775	1051	921	705	216
Area 18 – Somerset	2	494	671	544	406	138
Area 19 – Wiltshire	2	1397	1896	1475	1174	301
Area 20 – Wiltshire	2	801	1087	819	535	284
Area 21 – Wiltshire	2	977	1325	1083	834	249
Area 22- Cornwall	1	3063	4157	3327	1312	2015
Area 23- Devon	1	1946	2642	2238	1271	967
Area 24- Devon	1	719	976	743	271	472
Area 25- Devon	1	717	973	796	268	528
Area 26- Devon	1	759	1029	867	485	382
Area 27- Devon	1	251	341	265	98	167
Area 28- Devon	1	431	584	470	209	261
Area 29- Gloucestershire	1	1316	1787	1459	848	611
Area 30- Somerset	1	2433	3301	2870	2200	670
Area 31- Staffordshire	1	3367	4569	3979	2929	1050
Area 32- Cumbria	1	IM*	IM	602	205	397
Total		28654	39866	32934	20905	12029

*IM : Information Manquante

En 2018, l'abattage a été organisé dans 32 zones (39 % de la surface de la zone à fort risque et 2 % de la zone de front) (Tableau 10). Une de ces zones (Cumbria) inclut également un foyer bovin récemment importé (probablement d'Irlande du Nord), et ayant donné lieu à une infection chez les blaireaux. Toutes les mesures d'abattage ont été mises en place en l'absence de données préliminaires de surveillance, mais avec l'objectif d'abaisser la densité des blaireaux dans les zones de fort risque, tout en évaluant la prévalence sur les cadavres de certains animaux éliminés. Si la gestion actuelle se maintient, il est envisagé que le nombre de zones soumises à l'abattage continue d'augmenter. Par contre, le parti d'opposition actuel, le Labour, s'oppose à l'abattage de blaireaux, et l'interrompra s'il gagne le pouvoir, comme cela avait le cas après le RBCT.

Le coût global de l'abattage, entièrement pris en charge par le DEFRA, est important (estimé à environ 600 000 livres sterling par zone sur quatre ans d'abattage, soit 1 500 livres sterling/km²/an). En pratique, l'abattage est conduit par des professionnels et est autorisé par l'Agence gouvernementale « Natural England », sur la base des critères suivants :

- suivi règlementaire des bovins,
- zone de 100 km² dans une zone bleue ou orange/noire, avec moins de 10 % de cette zone inaccessible,
- mesures de biosécurité suffisantes déjà mises en place (quoiqu'aucune mesure n'ait été démontrée protectrice pour les bovins selon le point de vue du monde agricole),
- plans d'abattage prévu avec un budget prévisionnel sur quatre ans.

A ce coût de l'abattage vient s'ajouter celui, non-négligeable, des tests *post mortem* (autopsie, culture et typage), qui n'est pas inclus dans les calculs. Une réflexion porte sur la durée des abattages et la possibilité d'envisager des cycles abattage d'une durée encore à déterminer.

Il a également été suggéré de transférer le financement, et donc la responsabilité de décision et d'exécution, aux exploitations agricoles, mais le risque majeur de la parcellisation des mesures et les risques associés de perturbation des groupes de blaireaux n'est pas actuellement en faveur de cette option.

2.1.2.2.1 Immunocontraception

Une stratégie différente, mais peut-être complémentaire, a également été envisagée par immunocontraception par anti-GnRH (anti-Gonadotropin-releasing hormone, Gonacon®) (Benka et Levy 2015, Fischer *et al.* 2018, Miller *et al.* 2013). Des travaux préliminaires chez les blaireaux ont été menés mais non publiés¹⁶.

2.2 République d'Irlande

2.2.1 TB chez les bovins

Alors que, dans les années 50, environ 20 % des bovins étaient infectés de TB en République d'Irlande, les mesures de lutte mises en place ont conduit à une amélioration progressive de la situation sanitaire (Figure 22). Ainsi, dans les années 2000, l'incidence de la TB chez les bovins étaient d'un peu plus de 8 % et, depuis 2011, elle fluctue autour de 3-4 %, la prévalence oscillant quant à elle autour de 5 % (4,89 % en 2017) (DAFM 2018)¹⁷ (*cf.* Figure 23).

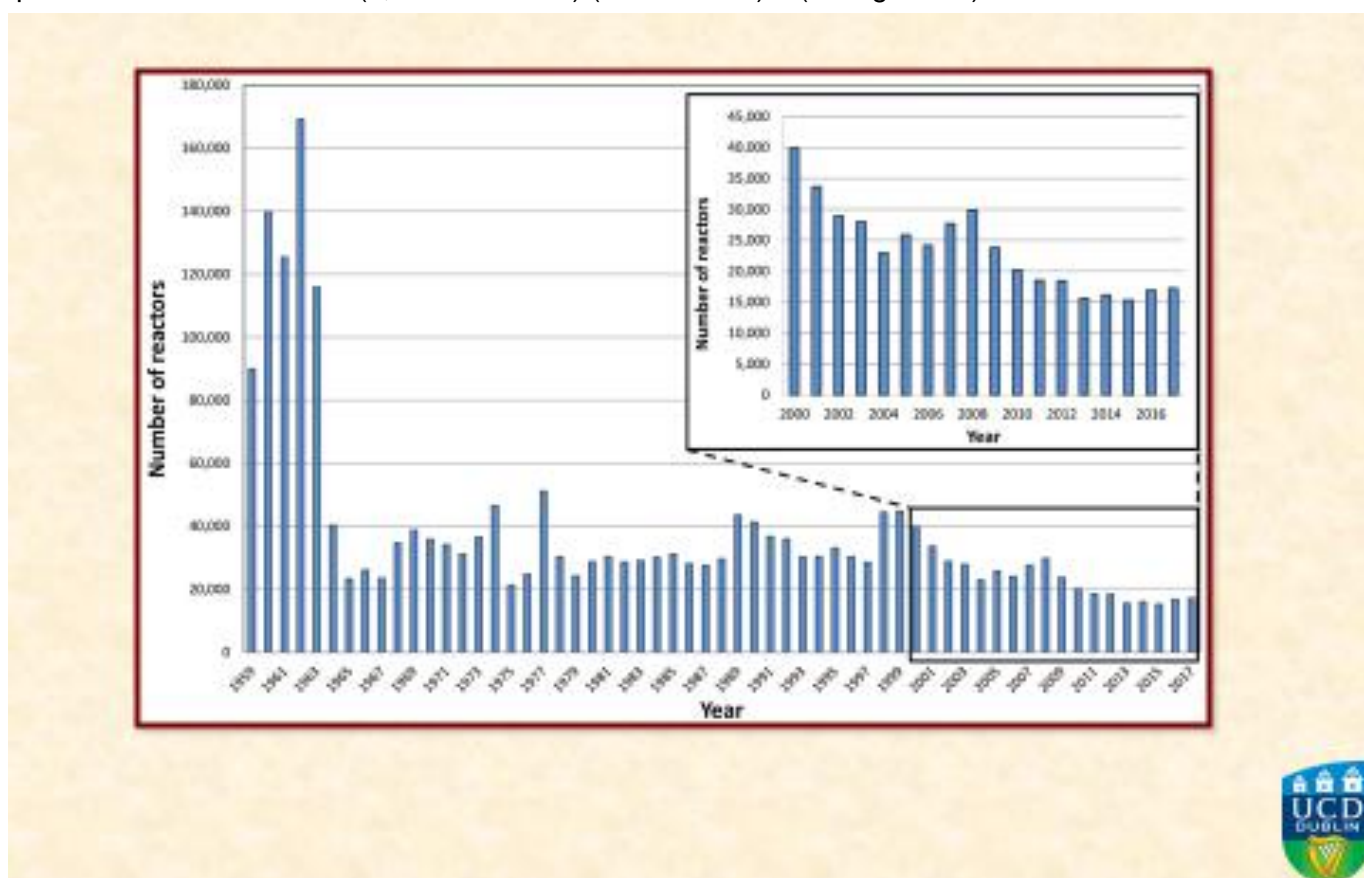


Figure 22 Nombre de bovins ayant présenté une réaction au dépistage de la TB en République d'Irlande entre 1960 et 2017 (Gormley communication personnelle)

¹⁶ <http://sciencesearch.defra.gov.uk/Default.aspx?Menu=Menu&Module=More&Location=None&Completed=0&ProjectID=17952>

¹⁷ Département de l'Agriculture, de l'Alimentation et de la Marine

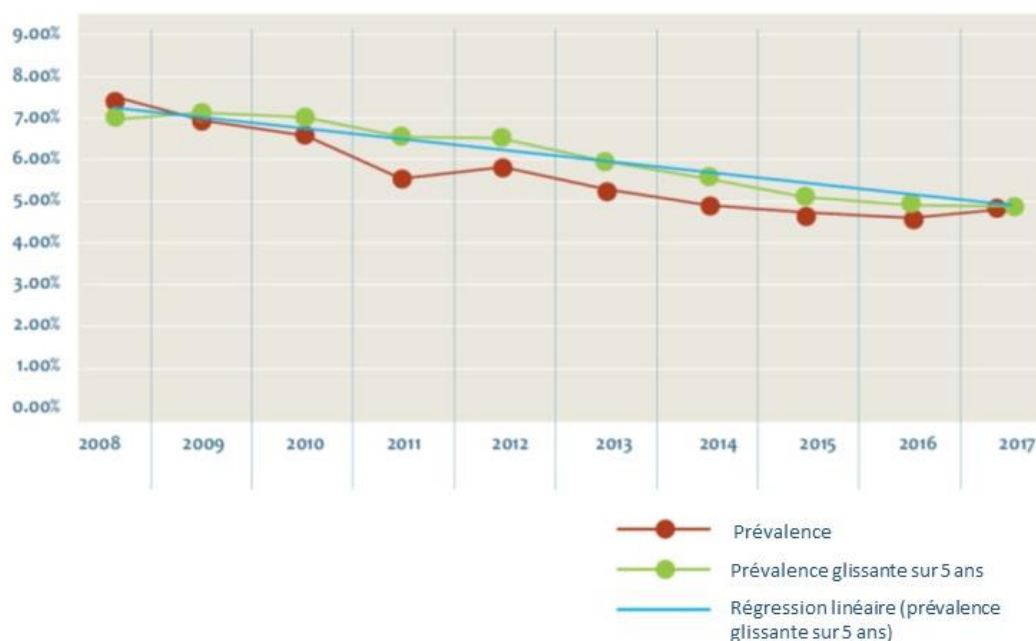


Figure 23 Evolution de la prévalence dans les troupeaux bovins entre 2008 et 2017 (DAFM 2018)

Cette amélioration de la situation sanitaire au regard de la TB résulte de la mise en place conjointe de plusieurs mesures de lutte, chez les bovins et dans la faune sauvage : amélioration de la gestion des troupeaux, de la biosécurité, système d'enregistrement des maladies animales, en particulier la TB (« Animal Health Computer System »), identification des bovins et traçabilité de leurs mouvements (Animal Identification and Movement System – AIM), dépistage annuel de la TB par IDC de tous les animaux (hormis les veaux de moins de six semaines nés dans les élevages), élimination des animaux positifs, utilisation du test IFN γ , gestion des blaireaux impliqués dans un foyer, cf. *infra* (DAFM 2018).

2.2.2 TB chez le Blaireau

2.2.2.1 Prévalence de la TB chez les blaireaux

En République d'Irlande, l'état tuberculeux des blaireaux est associé aux taux d'infection dans la zone à la fois chez les blaireaux et chez les bovins. Cet état est lié à la distance entre les terriers infectés et la prévalence locale de la TB chez les bovins, ce qui est cohérent avec une pression d'infection exercée par les deux hôtes et une transmission interspécifique entre les deux hôtes. Sur les quelque 6 000 blaireaux abattus sous licence chaque année, 2 000 font l'objet d'un examen *post mortem* approfondi avec prélèvement de groupes de nœuds lymphatiques pour culture bactériologique. L'analyse des taux d'infection chez les blaireaux abattus (n=10 267) a montré une baisse drastique de la prévalence chez les blaireaux, observée dans les zones d'abattage en Irlande, passant de 26 % à 11 % entre 2007 et 2013 (Byrne *et al.* 2015). Cette tendance s'est poursuivie jusqu'en 2017.

Une autre étude a porté sur la prévalence de la TB chez des blaireaux dans des zones sans historique récent de TB dans les troupeaux bovins (Murphy *et al.* 2011). Environ 15 % des blaireaux ont été trouvés infectés, ce qui est cohérent avec la prévalence de 11 % observée chez les blaireaux éliminés dans les zones d'abattage. La différence entre ces chiffres correspond probablement à des modifications mineures dans les protocoles d'échantillonnage des tissus pour analyse bactériologique.

2.2.2.2 Epidémiologie de la TB chez le Blaireau

De nombreuses études ont analysé le rôle des blaireaux dans l'épidémiologie de la TB chez les bovins en République d'Irlande. Les experts irlandais considèrent qu'ils disposent désormais de suffisamment de preuves montrant que les blaireaux sont des hôtes de maintien avec une infection en retour des bovins (Corner 2006, Corner, Murphy et Gormley 2010). Selon eux, les structures sociales des blaireaux ainsi que la longévité des animaux infectés font du Blaireau un hôte de maintien idéal pour l'infection par *M. bovis*.

L'infection par *M. bovis* est enzootique chez les blaireaux en République d'Irlande, avec une prévalence qui n'est toutefois pas homogène dans le pays. Il ne semble pas y avoir de regroupement géographique des types de souches associés à l'infection bovine (Furphy *et al.* 2012).

Dans les zones à haut risque de TB chez les bovins, la prévalence de l'infection par *M. bovis* chez les blaireaux est élevée, de 36,3 % (78 / 215) sur la base d'un examen *post mortem* approfondi et de cultures bactériologiques sur plusieurs pools de tissus, mais seulement de 12,1 % (26 des 78 blaireaux infectés) sur la base de la seule détection de lésions macroscopiques (Murphy *et al.* 2010).

Dans les zones où la prévalence de la TB chez les bovins est très faible à nulle, l'infection est toujours présente chez les blaireaux, bien qu'à des niveaux plus faibles. Selon l'étude 'Greenfield', l'infection par *M. bovis* a été détectée chez 14,9 % des blaireaux dans les régions de République d'Irlande ayant un historique de prévalence faible de TB en élevage bovin et très peu de possibilités de transmission des bovins aux blaireaux pendant plusieurs années. Dans ce travail, les sites étudiés ont été définis en excluant toutes les zones présentant des facteurs de risque tels que la proximité d'un terrier ayant fait l'objet d'un abattage, le partage de pâturages, la taille des élevages voisins, *etc.* (Murphy *et al.* 2011).

2.2.3 Statut légal du Blaireau

En République d'Irlande, le Blaireau et son habitat sont protégés par le Wildlife Act de 1976 et le Wildlife Amendment Act de 2000. Il est également protégé par la loi nationale et ne peut être éliminé que sous licence et en accord avec les conditions spécifiées par le Service des parcs nationaux et de la faune sauvage du Département de la culture, du patrimoine et de la Gaeltachta. Dans le cadre de la stratégie gouvernementale de lutte contre la TB, et conformément à la Convention de Berne, le Département de l'Agriculture, de l'Alimentation et de la Pêche autorise l'élimination de blaireaux dans les zones où ils ont été identifiés comme source probable de foyers de TB pour des bovins. Les blaireaux sont capturés dans un rayon de deux kilomètres autour de l'élevage bovin infecté en utilisant des collets à arrêtoirs adaptés.

2.2.4 Gestion de la TB chez les blaireaux

2.2.4.1 Mise en œuvre du programme d'élimination des blaireaux

La République d'Irlande met en œuvre une stratégie provisoire globale visant à minimiser la transmission à partir de la faune sauvage tout en maintenant et en améliorant les mesures existantes pour contrôler la transmission entre bovins.

En 2002, le Département de l'Agriculture a mis en place l'Unité de la Faune sauvage, dont le rôle est de mettre en œuvre un programme ciblé qui contrôle la densité des blaireaux dans les zones où les élevages bovins ont un problème concomitant de TB. Les activités de cette unité sont focalisées sur les zones de prévalence de TB plus élevée chez les bovins, zones où la prévalence de la TB est également plus élevée chez les blaireaux. L'abattage des blaireaux n'est réalisé qu'après une enquête épidémiologique approfondie visant à éliminer les autres causes d'apparition de foyer local en élevage (par exemple une infection résiduelle, l'achat d'un animal infecté non diagnostiqué comme tel), et où les blaireaux sont considérés comme une source probable de l'infection.

La recherche de blaireaux sur des terres agricoles où est apparu un foyer de TB (*i.e.* une nouvelle occurrence de TB), ainsi que sur les terres adjacentes (jusqu'à deux kilomètres autour des limites de l'élevage), est conduite à l'échelon local par une équipe spécifiquement formée. Les licences pour abattre des blaireaux sont délivrées par le Service des parcs nationaux et de la faune sauvage du Département de la culture, du patrimoine et de la Gaeltachta.

Actuellement à l'échelle du pays, environ 22 % de tous les foyers bovins de TB conduisent à une recherche des blaireaux. Les équipes de terrain ont recours à plusieurs stratégies pour localiser les terriers de blaireaux dans le paysage. La connaissance locale des terriers (*via* les éleveurs, les chasseurs locaux) est enregistrée, et les sites sont vérifiés pour valider l'enregistrement (afin d'être sûr qu'il s'agit d'un terrier de blaireau et non de renard, par exemple). Des cartes et photos aériennes sont utilisées pour augmenter la probabilité de trouver des terriers en ciblant les zones boisées, les broussailles, la végétation riveraine, les 'ringforts' (vestiges archéologiques où l'on trouve souvent des terriers de blaireaux), ainsi que des réseaux de haies bien développés. Les signes observés sur le terrain (chemins, coulées et latrines) sont également utilisés pour localiser les terriers de blaireaux. Les blaireaux tués au bord des routes ne sont pas testés pour la TB en routine.

2.2.4.2 Capture et abattage des blaireaux

La capture des blaireaux se déroule sur une période (ou événement de capture) de 11 nuits consécutives d'efforts de capture par terrier. Des collets à arrêtoirs sont utilisés pour capturer les blaireaux qui sont abattus par balle. La majorité des blaireaux capturés ne présente pas ou peu de blessures (ainsi, 98,8 % d'entre eux ne présentent aucune ou de légères contusions, seuls 1,2 % ont présenté des zones hémorragiques et des déchirures des muscles sous-jacents, Corner et al. 2009). Les pièges sont placés principalement à l'entrée des terriers actifs et le long des coulées afin de maximiser la probabilité de capture. Le nombre de pièges mis en place est déterminé par le niveau d'activité des blaireaux observé par l'équipe de terrain. Les pièges sont contrôlés quotidiennement avant midi. Si l'équipe de terrain estime qu'il reste des blaireaux après un événement de capture, une nouvelle phase de capture peut être mise en place immédiatement. Dans le cas contraire, les terriers sont réexaminés au moins une fois par an pour évaluer si les terriers montrent de nouveaux signes d'activité. Si une activité est constatée, les terriers vont à nouveau faire l'objet d'une opération de capture, selon les modalités indiquées ci-dessus.

Dans les études conduites en République d'Irlande pour analyser l'impact de l'abattage des blaireaux sur le taux d'incidence chez les bovins, aucun lien n'a été trouvé entre l'élimination des blaireaux et une augmentation de foyers de TB en élevage bovin, ni avec un protocole d'élimination 'réactif', ni dans les zones entourant les zones d'élimination 'proactive', contrairement aux « effets de perturbation » observés en Grande-Bretagne.

2.2.4.3 Impact des mesures de lutte sur les densités de blaireaux

Dans les zones de forte prévalence de TB, l'élimination des blaireaux constitue la base d'une stratégie provisoire de maîtrise de l'infection, dont l'objectif est de réduire la densité des populations de blaireaux afin de réduire le risque de transmission aux bovins. En outre, des études irlandaises ont montré que l'abattage 'proactif' entraînait une diminution à long terme de la prévalence de la TB dans la population de blaireaux qui se reconstitue. Par conséquent, le programme vise à réduire la population locale de blaireaux depuis les densités moyennes habituellement rencontrées initialement de plus de deux blaireaux /km², à un niveau de l'ordre de 0,2 - 0,5 blaireaux /km². Un programme d'abattage annuel est conduit pour vérifier que ces faibles niveaux de densité sont maintenus.

Actuellement, sur la base d'une période de capture par an, les blaireaux sont abattus sur environ 15 000 km² (28 %) des quelque 50 000 km² de superficie utilisés pour l'élevage¹⁸. Sur cette surface, 5 000 à 6 000 blaireaux sont abattus chaque année, sur une population totale estimée à environ 84 000 blaireaux.

2.2.5 Mesures de biosécurité

Les interactions entre blaireaux et bovins qui conduisent à une transmission croisée entre ces espèces ne sont pas bien connues. Selon certaines études, les taux de contacts directs entre les deux espèces sont, sinon rares, au maximum intermittents (Gaughran *et al.* 2018, Mullen *et al.* 2015). Cependant, ce constat ne suffit pas à conclure que la transmission ne se produit pas entre les espèces.

Lorsqu'ils partagent un même environnement, des contacts peuvent se produire entre bovins et blaireaux infectés, soit directement (*i.e.* contact rapproché), soit indirectement par contact avec des excréta infectieux. Bien qu'il soit important de réduire tous les risques là où c'est possible, les contacts directs entre blaireaux et bovins peuvent plus facilement être gérés que les contacts indirects, et tous les contacts dans les bâtiments plus faciles à maîtriser que dans les pâtures. Les mesures de biosécurité utilisées autour des bâtiments d'élevage se focalisent sur la prévention des contacts entre bovins et blaireaux, et excréta de blaireaux ; l'objectif est d'exclure les blaireaux à la fois des zones de stockage des aliments et des compartiments des bovins.

En comparaison avec l'exclusion des blaireaux des bâtiments d'élevage, les mesures de biosécurité dans les pâtures sont plus difficiles à mettre en œuvre. De ce fait elles sont moins efficaces pour prévenir les contacts directs et indirects entre les espèces, ainsi que la contamination des aliments distribués aux bovins sur les pâtures.

Bien que des études se soient focalisées sur la fréquence des visites de blaireaux et des contacts avec les bovins, aucun essai sur le terrain n'a été conduit pour démontrer une réduction durable de l'incidence de la TB chez les bovins uniquement à la suite de mesures de biosécurité vis-à-vis des blaireaux. De plus, de nombreux éleveurs sont réticents à investir dans des barrières pour réduire les contacts entre bovins et blaireaux dans la mesure où elles sont peu pratiques, onéreuses, et où il est peu probable qu'elles soient efficaces à 100 % face au risque élevé d'exposition à l'infection dans des populations de blaireaux où la prévalence est élevée, et lorsque le risque d'interactions avec les bovins est élevé.

2.3 Espagne

2.3.1 Situation de la TB et des populations de blaireaux et évolution

2.3.1.1 En élevage

En Espagne, la tuberculose animale s'inscrit dans un système multihôtes avec deux scénarios différents, l'un dans le Nord-Ouest (au climat océanique), le second dans le Centre-Sud du pays (au climat méditerranéen). En élevage, malgré d'importantes mesures de maîtrise, la tuberculose est encore présente dans de nombreuses zones géographiques, avec une incidence dans les troupeaux bovins de 1,52 % en 2005 et 2,32 % en 2017 (Mapama¹⁹). Alors que la prévalence de la TB peut atteindre 12,34 % dans le Centre-Sud, elle se situe à des niveaux de 0,02 - 0,08 % dans le Nord-Ouest, avec cependant des zones où elle est encore de 5 %.

Les études épidémiologiques suggèrent que l'infection résiduelle du troupeau bovin, pouvant induire une résurgence, est la cause la plus fréquente (36 %) de foyer de TB en élevage. D'autres causes sont importantes dans ce pays, telles que l'introduction d'animaux infectés, le voisinage avec des élevages infectés, la présence d'autres animaux domestiques infectés (porc, chèvre et

¹⁸ La superficie de la République d'Irlande est d'environ 70 000 km²

¹⁹ <https://www.mapama.gob.es/es/ganaderia/temas/sanidad-animal-higiene-ganadera/>

mouton), ainsi que le partage de pâtures et d'autres ressources-clés par des élevages infectés et des animaux sauvages infectés.

2.3.1.2 Dans la faune sauvage

Dans les habitats méditerranéens continentaux, le Sanglier (*Sus scrofa*) et les cervidés, principalement le Cerf (*Cervus elaphus*), mais également le Daim (*Dama dama*) sont considérés comme les principaux hôtes sauvages freinant la maîtrise de la TB, avec, chez le sanglier, une prévalence de la TB pouvant dépasser 50 % (Vicente *et al.* 2013). Chez les sangliers, la prévalence de bactéries du complexe *Mycobacterium tuberculosis* (MTC)²⁰ est beaucoup plus faible (prévalence de la TB de 5 %) dans les zones atlantiques que dans les zones méditerranéennes. Cependant, cette espèce constitue un bon indicateur de la circulation de bactéries MTC (Munoz-Mendoza *et al.* 2013). De récentes études suggèrent que le Blaireau pourrait potentiellement contribuer au maintien de *M. bovis* en zone atlantique de l'Espagne, comme en Grande Bretagne et en République d'Irlande (Balseiro *et al.* 2013).

Ainsi, en prenant en compte l'habitat, le climat, la prévalence de la TB dans la faune sauvage et les caractéristiques des populations, l'Espagne a été divisée en biorégions différentes. Dans ces régions, des mesures spécifiques de surveillance et de lutte contre la TB dans la faune sauvage doivent être mises en œuvre en tenant compte de chaque situation particulière. Ces mesures constituent la base du Programme National Espagnol pour l'Eradication de la TB dans la faune sauvage (PATUBES) mis en place en 2017 (PATUBES 2017²¹).

Depuis 2008, les chercheurs du SERIDA (Servicio Regional de Investigación y Desarrollo Agroalimentario) ont mis en place plusieurs études sur la TB et les blaireaux dans les Asturies, au Nord-Ouest de l'Espagne, où une prévalence de TB de 0,08 % a été rapportée dans les troupeaux bovins en 2017 (Mapama 2018²²). En Espagne, il existe peu de données sur l'abondance des blaireaux. Cependant, selon les études du SERIDA, la densité des blaireaux dans les Asturies (3,81 adultes/km²) serait beaucoup plus élevée que celle rapportée auparavant dans différentes zones méditerranéennes (0,23-1,98 individus/km², (Acevedo *et al.* 2014)).

Dans les Asturies, la taille moyenne des groupes est de 3,0 ± 1,26 blaireaux. La disponibilité en nourriture plus importante et l'habitat favorable tout au long de l'année en Espagne atlantique pourraient expliquer ces différences entre biorégions. Les principaux facteurs de l'implantation des blaireaux dans les Asturies ont été la faible altitude (le blaireau est plus abondant en plaine), les prés (il est plus abondant dans les prairies) et les sols bien drainés.

Dans les Asturies, en 2012, une prévalence de l'infection par *M. bovis* de 12,4 % a été trouvée chez les blaireaux sur un échantillon de 121 animaux trouvés morts sur le bord des routes, après diagnostic par culture et histologie (Balseiro *et al.* 2013). Le typage moléculaire a montré qu'à l'échelon local, bovins, blaireaux et sangliers étaient porteurs de souches de même profil (Munoz-Mendoza *et al.* 2013). Chez les blaireaux trouvés morts sur le bord de routes, la prévalence est restée stable jusqu'à aujourd'hui, sur un échantillon total de 610 individus analysés au SERIDA. Cependant, le SERIDA a observé une tendance à l'augmentation, à la fois de la prévalence et des lésions visibles, chez des blaireaux capturés (n = 130) aux alentours d'élevages bovins infectés de TB dans les zones à risque, suggérant une contamination environnementale plus élevée et préoccupante (Balseiro communication personnelle).

Les interactions entre blaireaux et animaux domestiques (bovins, chèvres et moutons) sont difficiles à étudier sur le terrain du fait du comportement nocturne des blaireaux. Cependant, la compréhension de l'écologie spatiale du blaireau est importante pour préciser son rôle dans l'épidémiologie de la TB et mettre en place des mesures visant à maîtriser la transmission de

²⁰ Le complexe MTC est cité dans le présent paragraphe dans la mesure où *M. caprae* est très présent en Espagne (mais pas *M. microti*)

²¹ https://www.mapama.gob.es/es/ganaderia/temas/sanidad-animal-higiene-ganadera/patubes2017_3_tcm30-378321.pdf

²² <https://www.mapama.gob.es/es/ganaderia/temas/sanidad-animal-higiene-ganadera/>

l'infection. A cet égard, le SERIDA a étudié cette écologie spatiale du blaireau d'un point de vue épidémiologique afin de décrire les comportements à risque de transmission de la TB aux bovins. L'étude s'est déroulée dans une zone à risque avec une incidence de la TB chez les bovins allant jusqu'à 5,38 %, une densité de blaireaux élevée pour l'Espagne (5,0 adultes/km²) et la détection de souches partagées entre bovins et blaireaux (Balseiro communication personnelle). Pour apprécier le risque de transmission par contacts indirects, il faut tenir compte de la durée de survie importante de *M. bovis* dans l'environnement. D'autre part, les mouvements des blaireaux et les phénomènes de dispersion peuvent favoriser la propagation et le maintien de la TB dans les populations de blaireaux, ainsi que la transmission entre blaireaux et bovins. Dans les Asturies, les blaireaux capturés et trouvés infectés par *M. bovis* n'ont été détectés que dans des zones de forte densité très proches de bovins infectés de TB, suggérant que les bovins ont pu constituer la source d'infection pour les blaireaux (Balseiro *et al.* 2013).

2.3.2 Mesures de gestion actuellement appliquées

2.3.2.1 Biosécurité

Actuellement, peu de données sont disponibles pour quantifier la part attribuable aux blaireaux infectés par *M. bovis* dans la TB chez les bovins au nord de l'Espagne, du fait de la petite taille des échantillons. Cependant, les différentes études réalisées ont permis d'améliorer la compréhension de l'épidémiologie de la TB. Dans l'attente de nouvelles connaissances sur le rôle du Blaireau dans le nord de l'Espagne, il a été recommandé de prendre en compte les mesures visant à prévenir ou à réduire les contacts entre bovins et blaireaux, dans les zones où les risques de TB chez les bovins sont les plus élevés.

Dans tous les cas, la présence de faune sauvage (sanglier et blaireau) à proximité des élevages du nord de l'Espagne, constitue un facteur de risque de TB supplémentaire pour les espèces domestiques (bovins, caprins et ovins). Pour les blaireaux et les sangliers, le risque de transmission aux bovins peut résulter de contacts directs en pâture ou dans les bâtiments, ainsi que de la contamination des pâtures, de l'eau et de l'alimentation. Par conséquent, des mesures de précaution visant à prévenir les contacts entre bovins et sangliers, *via* l'utilisation de mangeoires sélectives et l'élimination des viscères après la chasse, sont mises en œuvre. Leur effet est encore en cours d'évaluation.

2.3.2.2 Capture et abattage sélectif des blaireaux

Le SERIDA a mis en place plusieurs études expérimentales sur la TB chez le blaireau, mais le pouvoir décisionnaire relève de l'Administration Régionale. Ainsi, sur la base des études du SERIDA, un programme régional de surveillance de la TB chez les blaireaux a débuté en 2018, faisant appel aux ressources régionales. Ce programme inclut la poursuite de la surveillance passive des blaireaux trouvés morts sur le bord des routes, ainsi que la capture et l'abattage ciblé des blaireaux autour des élevages bovins infectés de TB. Tous les examens nécropsiques sont réalisés par les services du SERIDA suivant le protocole utilisé depuis 2008. Si une prévalence élevée est détectée chez ces blaireaux, des mesures supplémentaires, telles que l'abattage et la vaccination, devront être envisagées par l'Administration.

2.3.3 Mesures envisagées / en cours d'expérimentation

Le Blaireau étant une espèce protégée en Espagne, la mise en place de nouvelles mesures pour la maîtrise de la TB en région atlantique nécessiterait une autorisation des gouvernements national et régionaux. Ces mesures devraient probablement n'être mises en place que dans les zones à risque (« hotspots ») ou autour des élevages bovins infectés de TB. La surveillance événementielle chez les blaireaux va être poursuivie dans cette partie de l'Espagne afin d'observer les tendances de la densité de populations et de la prévalence de la TB, ce qui contribuera à identifier les zones à risque.

Dans les zones situées à proximité des élevages infectés de TB, seront mises en place (i) une surveillance épidémiologique pour détecter les points critiques, (ii) une surveillance active des blaireaux et des sangliers pour évaluer la prévalence de la TB et (iii) une intensification des

mesures de biosécurité. Si des blaireaux sont trouvés infectés de TB après la surveillance active, en utilisant les méthodes diagnostiques les plus spécifiques et sensibles disponibles (histopathologie, culture et p22 ELISA), seront considérés (i) l'abattage, (ii) la capture et vaccination, voire (iii) la vaccination par appâts sur le terrain.

2.4 Conclusion

La complexité de la dynamique d'infection à la fois au sein des populations de blaireaux (cf. 1^{ère} partie - § 3.3.) et à l'intérieur de la communauté d'hôtes de *M. bovis* permet d'expliquer que le rôle épidémiologique du Blaireau vis-à-vis de la TB varie dans le temps et dans l'espace en fonction de la structure de la population, du niveau de l'infection et des interactions avec les autres hôtes. Ainsi, dans certaines situations, des populations de blaireaux sont hôtes de maintien. C'est le cas en Angleterre et en République d'Irlande, alors même que le niveau de densité entre les deux pays est différent.

En Espagne, la tuberculose est signalée depuis 2008 chez le Blaireau, mais à des prévalences faibles et principalement dans le nord du pays. Le rôle épidémiologique des blaireaux n'y est pas déterminé (Balseiro *et al.* 2013, Balseiro *et al.* 2011, Sobrino *et al.* 2008) tandis que d'autres espèces (Sanglier et Cerf) jouent, notamment dans le sud et le centre de l'Espagne, un rôle prépondérant qu'ils n'ont pas dans les îles britanniques.

Dans les autres pays d'Europe, le rôle épidémiologique du Blaireau dans la tuberculose n'a pas été établi. L'infection a été recherchée (dans des échantillons de taille toutefois variable) et n'a pas été détectée chez des blaireaux en Slovénie, au Portugal et en Pologne (Lipiec *et al.* 2018, Matos *et al.* 2016, Pate *et al.* 2016).

Concernant les effets des mesures de lutte sanitaire chez le Blaireau, en Espagne, l'identification de la TB dans cette espèce est récente et les mesures de lutte sont encore au stade expérimental. Au Royaume-Uni et en République d'Irlande, les mesures de lutte contre la TB portent, comme en France, sur les bovins (abattage, mesures de biosécurité) et sur les blaireaux. Pour ces derniers, les principales mesures reposent sur l'élimination de blaireaux, soit autour des foyers bovins (abattage 'réactif'), soit sur des plus grandes zones (abattage 'proactif'). En République d'Irlande l'objectif est de réduire dans un premier temps les densités, donc la transmission aux bovins, et de réduire la prévalence de la TB chez les blaireaux, qui est élevée (de 36,3 % dans les zones à risque et 14,9 % dans les zones de faible incidence chez les bovins). Dans ce pays, une baisse importante de la prévalence de la TB chez les blaireaux a été observée entre 2007 et 2017. En Angleterre, la principale mesure consiste dans l'abattage de blaireaux sur de larges zones (abattage 'proactif'). Cette mesure est souvent suivie de la baisse de prévalence de la TB chez les bovins. A l'instar de la France, les mesures mises en place outre-manche chez les blaireaux sont associées à des mesures de lutte chez les bovins (abattage, mesures de biosécurité), ce qui ne permet pas d'attribuer les effets spécifiquement à l'une ou l'autre mesure mise en place, mais seulement d'apprécier leur effet conjoint. En Angleterre, les études conduites, y compris récemment, semblent en faveur d'une baisse de l'incidence des foyers en élevage bovin suite à l'élimination proactive de blaireaux. En outre, des effets de perturbation à la suite de ces abattages ont été observés dans certains cas en Angleterre (cet effet pourrait être réduit en s'appuyant sur des bordures, naturelles ou artificielles) mais pas en République d'Irlande. Malgré ces résultats, la TB n'est actuellement pas maîtrisée dans ces pays, et la gestion de la TB, en particulier chez les blaireaux, continue à faire l'objet de nombreux débats, notamment sur l'intérêt de vacciner les blaireaux, sujet abordé dans la partie suivante.

Cinquième partie Question 5 Vaccination des blaireaux contre la tuberculose bovine

Pour lutter contre la TB dans la faune sauvage, la vaccination des blaireaux est apparue dans certains pays comme une mesure de gestion envisageable. Les travaux sur le développement d'une stratégie vaccinale ont débuté en République d'Irlande au début des années 2000 (Gormley et Collins 2000), puis se sont poursuivis en Angleterre, en France et en Espagne. Les vaccins par voie injectable ont d'abord été développés en vue d'une administration avec ou sans test de dépistage préalable, les vaccins à administration orale sont en cours de développement.

Ce paragraphe présente les caractéristiques des vaccins qui ont été proposés pour la faune sauvage : souche, innocuité et efficacité au laboratoire, avant d'envisager leurs caractéristiques sur le terrain. Les autres types de vaccins, développés pour des animaux domestiques mais pas pour la faune sauvage (notamment en raison des risques de diffusion dans l'environnement) ne seront pas évoqués.

1 Etapes du développement d'un vaccin destiné à la faune sauvage

1.1 Pour tous les vaccins

Pour développer un vaccin destiné à la faune sauvage, il est nécessaire de disposer de connaissances sur la pathogénie de la TB, sur la réaction du système immunitaire de chaque hôte spécifique et sur sa capacité à développer une réponse immunitaire efficace vis-à-vis de l'infection et du vaccin. Le vaccin doit aussi présenter une bonne innocuité, une bonne efficacité, ne pas induire de risque pour l'environnement et avoir un rapport coût/bénéfice acceptable. Enfin, idéalement, il faudrait pouvoir distinguer les animaux vaccinés des non vaccinés (vaccin DIVA - Differentiating Infected from Vaccinated Animals).

Pour obtenir un vaccin présentant ces caractéristiques, il faut déterminer de nombreux paramètres :

- le type de vaccin (à agent atténué, à agent inactivé, sous-unitaire, recombinant), lui-même dépendant des possibilités techniques et légales de produire et d'utiliser sur le terrain de tels vaccins ;
- la souche : les propriétés biologiques d'une souche ne sont pas toujours extrapolables à d'autres, les travaux sont donc présentés ci-dessous par souche ;
- la méthode de production de la souche vaccinale (pour la tuberculose, culture pelliculaire ou fermentation) : selon la méthode l'extrait obtenu n'a pas non plus les mêmes propriétés ;
- la forme galénique (excipients, éventuels adjuvants), qui doit être adaptée à la voie d'administration et à l'espèce ;
- la dose efficace, en tenant compte de l'incertitude sur le titrage des doses. La protection est déterminée en conditions expérimentales avec une épreuve virulente. Les conditions d'infection, souvent différentes de l'infection « naturelle » et les méthodes de mesure de l'infection peuvent influencer les conclusions de l'étude ;
- la voie d'administration : les voies intramusculaire, sous-cutanée, intranasale, conjonctivale et orale (par administration directe ou *via* des appâts) ont été testées. Dans le cas d'une administration par voie orale se pose en plus la question du développement des appâts (voir plus bas) ;
- la durée de l'immunité induite : la protection apportée par le vaccin peut diminuer dans le temps, ce qui nécessite une revaccination pour permettre un taux de couverture vaccinale ;

- le taux d'immunisation (ou taux de couverture vaccinale, voir 5^{ème} partie - § 4.1) permettant d'obtenir les effets recherchés sur le terrain.

L'innocuité et l'efficacité des vaccins sont d'abord mesurées au laboratoire à l'aide d'essais de vaccination suivie d'une infection expérimentale (pour les mesures d'efficacité), sur quelques individus (jusqu'à plusieurs dizaines). Le vaccin est d'abord administré par voie parentérale, puis le cas échéant par voie orale sous anesthésie (garantissant une administration efficace) avant d'être testé sous la forme d'appâts.

1.2 Etapes spécifiques aux vaccins administrés par voie orale

La vaccination par voie orale nécessite le développement de souches vaccinales efficaces par cette voie d'administration. L'ingestion doit induire une stimulation immunitaire efficace. Le vaccin doit être conditionné dans un excipient permettant une production standardisée, une capacité de stockage et de transport simples, une stabilité dans l'environnement jusqu'au moment de la consommation de l'appât, et un passage efficace à travers la muqueuse lors de sa consommation.

La prise d'appât étant un facteur clé de la réussite de la vaccination par voie orale, la formulation des appâts est également importante. Ils doivent être résistants dans le milieu extérieur, ou protégés (dans des sacs par exemple), mais aussi attractifs et appétents pour l'espèce cible (ils doivent être consommés entièrement). Ils doivent également être spécifiques, de manière à limiter leur consommation par des espèces non cibles. Ils doivent avoir une bonne innocuité vis-à-vis des individus qui consommeraient plusieurs appâts et vis-à-vis des espèces non cibles. Enfin, les modalités précises de déploiement du vaccin sur le terrain sont importantes, d'autant plus que le vaccin par voie orale est coûteux à produire (cf. plus bas). La prise des appâts fait l'objet d'études de terrain pour déterminer les modalités optimales de distribution (densité d'appâts et saison optimales, lieux et modes de distribution, intérêt d'un pré-appâtage, minimisation du dérangement), mesurer la proportion d'appâts consommés et identifier les espèces consommatrices, souvent avec l'utilisation de biomarqueurs parfois non compatibles avec le vaccin. Une capacité du vaccin oral à stimuler les réponses immunitaires détectables est donc bénéfique pour mesurer la prise d'appâts vaccinaux sur le terrain.

Le développement d'appâts (qui ne soient pas préparés avec des produits d'origine animale pour éviter les risques de transmission d'autres infections), comprend une phase en laboratoire pour obtenir une structure appropriée et une méthode de production standardisée. Un vaccin oral peut être d'abord testé sur des animaux capturés et anesthésiés avant d'être déployé sous forme d'appâts, à l'aide d'un mode de distribution par exemple à pied ou par voie aérienne.

1.3 Cas particulier du vaccin antituberculeux chez le Blaireau

Le développement d'un vaccin antituberculeux destiné aux blaireaux comporte plusieurs contraintes spécifiques. Tout d'abord, seuls quelques laboratoires en Europe sont équipés pour réaliser des essais expérimentaux, qui nécessitent de travailler dans des conditions de biosécurité élevée sur une espèce qui n'est pas classiquement élevée pour une utilisation en expérimentation animale.

La détermination de l'efficacité du vaccin antituberculeux est particulièrement complexe. Dans les recherches sur d'autres vaccins (antiviraux notamment), l'efficacité est mesurée en termes de réduction du risque d'infection suite à une épreuve virulente. Cette démarche suppose de savoir diagnostiquer l'infection après cette épreuve, or dans le cas de la tuberculose les tests diagnostiques ne détectent pas tous les animaux infectés (manque de sensibilité).

De plus, pour contourner ce problème de diagnostic, et pour raccourcir la durée des études à environ 25 semaines (la tuberculose étant une maladie chronique), les épreuves virulentes sur les blaireaux vaccinés sont réalisées avec des doses infectantes élevées qui induisent une infection systématique des animaux, y compris vaccinés. Ces doses infectantes ne correspondent pas aux modalités d'infection dans les conditions naturelles, même si elles reflètent les effets cliniques et lésionnels observés en conditions naturelles. L'efficacité mesurée au laboratoire s'exprime alors en

termes de réduction du nombre de lésions, de leur taille et de l'excrétion bactérienne. Sur le terrain, les doses infectantes sont plus faibles mais probablement répétées, et le vaccin peut aussi retarder l'apparition de l'infection, en plus du développement des lésions et de l'excrétion bactérienne. Les mesures d'efficacité et d'innocuité au laboratoire doivent donc être complétées par des mesures réalisées sur le terrain.

Enfin, de nombreuses contraintes pratiques et techniques doivent être prises en compte, comme la propriété des souches bactériennes utilisées et la possibilité technique de produire un vaccin en grande quantité et à une dose suffisante. Chez le Blaireau, le BCG a été sélectionné comme candidat vaccinal (Chambers *et al.* 2014) en raison de sa bonne innocuité à la fois pour le Blaireau, pour les autres espèces animales susceptibles d'être concernées par une distribution sur le terrain, et pour l'Homme. La production de vaccin BCG pourrait cependant être un facteur limitant : cette production reste un procédé complexe, et la dose efficace requise pour la souche danoise est de l'ordre de 10 fois la dose requise chez l'Homme (pour les vaccins injectables) à 1 000 fois cette dose (pour les vaccins à administration orale). Chez l'Homme, de fortes doses sont également utilisées dans un cadre thérapeutique, notamment en cancérologie (Shen *et al.* 2008), de fortes doses sont donc disponibles commercialement. Cependant, la distribution du BCG doit parfois être priorisée pour l'Homme, par exemple en cas de pénurie temporaire. Toutes les souches de BCG n'ayant pas fait l'objet de tests de laboratoire, les vaccins utilisés en pratique ne correspondent pas toujours à ceux étudiés précédemment. Par exemple, plusieurs études de laboratoire et de terrain ont mesuré l'efficacité de la souche BCG danoise 1311 mais, cette souche ayant été temporairement indisponible, les programmes de vaccination actuels sur le terrain utilisent la souche BCG russe Sofia sur laquelle moins d'informations sont disponibles chez les blaireaux.

Un vaccin inactivé contenant une souche de *M. bovis* d'origine espagnole est également testé chez le Blaireau et chez d'autres espèces. Cette souche est produite actuellement, mais non commercialisée, par l'institut espagnol Neiker.

D'autres vaccins antituberculeux sont en développement pour l'Homme (Kaufmann *et al.* 2017) et les bovins (Vordermeier *et al.* 2016), dans l'objectif d'obtenir un vaccin présentant une meilleure efficacité et une meilleure innocuité que le BCG. Ces nouvelles pistes sont difficilement applicables au Blaireau à ce stade, en raison des tests d'innocuité requis pour une homologation.

Concernant la vaccination orale des blaireaux, outre les caractéristiques mentionnées ci-dessus, il est impératif d'éviter la consommation des appâts vaccinaux par les bovins, qui risqueraient d'induire le développement d'intradermoréactions positives (par contre, le test IFN- γ différencie l'infection de la vaccination si des antigènes appropriés sont utilisés), et par l'Homme. Le développement d'appâts vaccinaux comprend, en plus des études d'efficacité et d'innocuité en laboratoire, une connaissance spécifique de la prise d'appât chez des blaireaux *in natura*.

2 Vaccins antituberculeux injectables

Le déploiement de la vaccination injectable nécessite de capturer les blaireaux par des collets ou dans des cages. Pour dépister l'infection avant vaccination, une anesthésie est requise pour prélever le sang. La vaccination d'un individu infecté n'apportera pas de guérison, mais n'est pas considérée comme un facteur d'aggravation de l'infection. Comme précisé plus haut, les tests de dépistage avant vaccination utilisables sur le terrain ne sont pas sensibles à 100 %, donc il est possible que des individus infectés soient vaccinés. La vaccination d'individus infectés n'apporte pas de protection, mais n'est pas considérée comme un facteur d'aggravation. Cette possibilité doit donc être considérée dans les programmes vaccinaux pour estimer l'efficacité de la vaccination dans les populations.

Actuellement, seuls des vaccins injectables par voie intramusculaire sont autorisés au Royaume-Uni et peuvent être administrés sans anesthésie. Ils font l'objet d'essais de terrain au pays de Galles, en Irlande du Nord et en Angleterre, et sont utilisés à large échelle en République d'Irlande.

2.1 Vaccins injectables utilisant la souche BCG danoise 1311

2.1.1 Innocuité et efficacité au laboratoire

La souche BCG danoise 1311 administrée par voie parentérale a été initialement choisie du fait de sa disponibilité en Europe, de son faible coût de production et de l'importante expérience de son utilisation chez l'humain.

Au laboratoire, l'innocuité est bonne chez le Blaireau, en particulier par voie intramusculaire, y compris avec des doses très élevées, de l'ordre de 10^8 CFU (colony-forming unit) (Lesellier *et al.* 2006).

Les doses vaccinales efficaces par voie intramusculaire sont de l'ordre de 10^6 CFU (dose utilisée : 2-8 10^6 CFU), soit l'équivalent de 10 doses pour l'Homme, car les doses équivalentes à celles administrées chez l'Homme se sont montrées moins immunogènes (Lesellier *et al.* 2006) et moins efficaces. L'efficacité obtenue avec une seule dose vaccinale a été mesurée par une réduction de la sévérité des lésions tuberculeuses, une réduction de l'excrétion de *M. bovis* et un retard de la séroconversion mesurée par le test sérologique Stat-Pak (Lesellier *et al.* 2011).

La souche BCG danoise 1311 ne conduit pas à la production d'anticorps anti-MBP83, qui sont les anticorps détectés par les tests sérologiques utilisés actuellement (Stat-Pak et DPP) (*cf.* 2^{ème} partie - § 1.2.2.). Ces tests permettent donc de différencier les animaux infectés des animaux vaccinés (vaccin DIVA).

2.1.2 Utilisation sur le terrain

La souche BCG danoise 1311 est celle utilisée dans le seul vaccin qui a obtenu une AMM au Royaume-Uni en 2010, le vaccin BadgerBCG. Il s'agit d'une AMM « Minor Use Minor Species » demandée par l'APHA pour l'injection intramusculaire. Ce type d'AMM ne requiert pas de données sur la durée de l'immunité vaccinale, or cette durée est inconnue pour ce vaccin (Chambers *et al.* 2014). Le vaccin a été produit par le Statens Serum Institut (SSI) à Copenhague jusqu'au rachat du SSI par AJ Vaccines en 2016. La production du vaccin a alors été arrêtée temporairement, avec une reprise prévue en 2019. La pénurie mondiale de cette source de BCG vaccinal en 2016, et le fait que la dose efficace pour vacciner le blaireau (2 – 8 10^6 CFU) équivaut à 10 doses vaccinales humaines, ont probablement contribué à la décision temporaire d'arrêt de son utilisation chez cette espèce. Entre 2010 et 2015, la vaccination injectable a été testée et déployée ponctuellement en Angleterre, au Pays de Galles, en Irlande du Nord et en République d'Irlande.

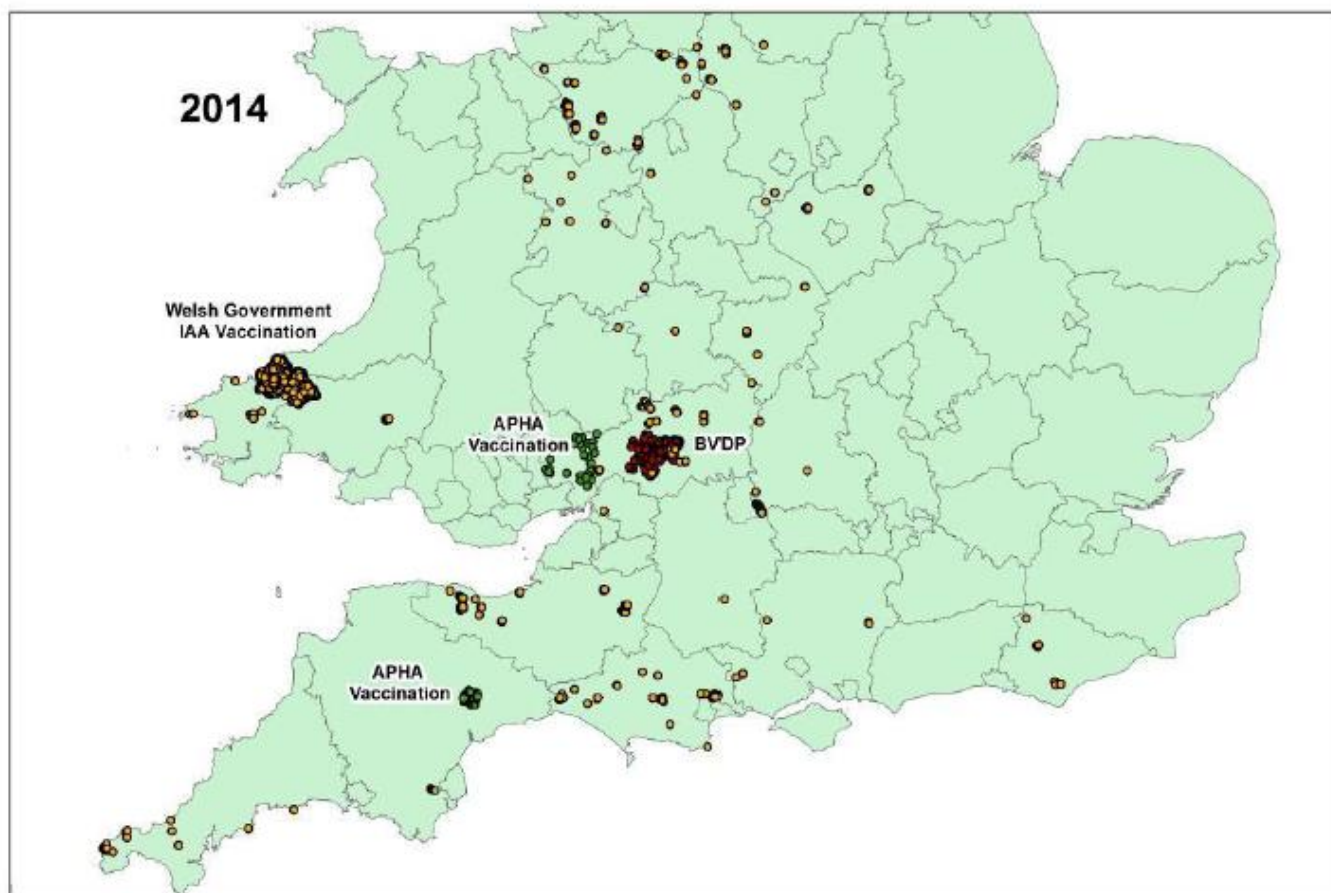
- En Angleterre, le BadgerBCG a été utilisé dans le cadre du Badger Vaccine Deployment Project (BVDP, financé par le DEFRA 2010-2014), le premier projet de déploiement sur le terrain par des parties prenantes locales, donc hors d'un cadre de recherche de mesure d'efficacité. Ce projet concernait 100 km² dans le Gloucestershire, et impliquait les propriétaires locaux et une équipe dédiée formée par des agents de l'APHA. Environ 3 800 doses ont été utilisées combinant des fonds privés et publics, et le projet a permis de vacciner 6,5 blaireaux /km² (Benton et Wilson 2015).

Toujours en Angleterre, en 2014-2015, environ 400 doses ont été utilisées dans le cadre du Badger Edge Vaccination Scheme (BEVS1). Le BEVS est un programme national d'incitation à des campagnes de vaccination organisées et financées par des parties prenantes locales. Il concerne la zone « edge » (*cf.* 4^{ème} partie - § 2.1.), c'est-à-dire de prévalence intermédiaire chez les bovins (Figure 24). En 2016, le programme a été interrompu du fait de l'arrêt de production du BadgerBCG. Un BEVS2 a débuté au printemps 2018 avec deux appels d'offres successifs, le vaccin utilisé étant le vaccin BCG vaccine Intervax (BCG souche Sofia *cf. infra*).

- Au Pays de Galles, le BadgerBCG a été utilisé dans le projet de vaccination de la IAA (Intensive Action Area, 2012-2015). Durant cet essai réalisé dans une des zones ayant la plus forte incidence de TB au Pays de Galles, dans le Pembrokeshire, 5 500 doses ont été

administrées sur une surface de près de 300 km². Le projet était entièrement conduit par des agents du gouvernement gallois (formés par l'APHA). La vaccination a été interrompue fin 2015 suite à l'arrêt de production du BadgerBCG (IAA vaccination projet report 2015). Cette zone fait également l'objet d'autres mesures portant notamment sur le dépistage de la tuberculose chez les bovins, qui se poursuivent actuellement.

Au Pays de Galles toujours, depuis 2017, un protocole TVR (Test Vaccination Remove) d'euthanasie sélective après test sérologique a commencé, associant vaccination par le vaccin BCG souche russe et test sérologique DPP sur le terrain (synthèse ZSL (2018)).



Les points jaunes correspondent aux projets de particuliers, les points verts aux projets de l'APHA.
BVDP = Badger Vaccine Deployment Project, IAA = Intensive Action Area

Figure 24 Vaccination déployée en 2014 en Angleterre et au Pays de Galles (Benton et Wilson 2015)

En Irlande du Nord, le BadgerBCG a été utilisé dans le cadre d'une étude TVR mise en place pour la période 2014-2018 pour mesurer l'effet protecteur de cette approche sur le terrain par rapport à une zone contrôlée non vaccinée : les blaireaux sont capturés dans des cages, anesthésiés et testés sérologiquement. Les animaux positifs au test sérologique (DPP) sont euthanasiés, les animaux séronégatifs sont marqués et vaccinés. Sur un site, les opérations durent trois semaines et sont renouvelées chaque année. Le TVR fait l'objet d'un suivi pour comprendre les perturbations éventuellement induites par ce protocole (Menzies et Lesellier communication personnelle).

En République d'Irlande enfin, un essai de non-infériorité de la vaccination injectable suite à l'abattage de blaireaux autour des foyers bovins a été mené dans six comtés pour la période 2013-2018. L'objectif est de savoir si la vaccination peut se substituer à l'abattage sans entraîner d'augmentation du risque pour les bovins. Dans chaque comté, la moitié de la zone fait l'objet de mesures de vaccination et l'autre moitié conserve le protocole basé sur l'abattage réactif de blaireaux. Le critère de non-infériorité est basé sur l'incidence de la TB chez les bovins et des mesures de l'évolution de la prévalence des blaireaux sont aussi effectuées (Gormley

communication personnelle). Suite à cet essai, la vaccination a succédé fin 2018 à l'abattage réactif dans les zones dans lesquelles il avait été poursuivi. Elle est ainsi utilisée à l'échelle nationale.

Tableau 11 Bilan des projets de déploiement vaccinal dans les Iles britanniques

Région	Projet	Période, lieu	Souche, nombre de doses	Objectifs
Angleterre	BVDP*	2010-2014 100 km ² Gloucestershire	Danoise, 3800 d	Faisabilité, proportion de blaireaux vaccinés
	BEVS*1	2014-2015, zone « edge »	Danoise, 400 d	
	BEVS2	Depuis 2018, zone « edge »	Russe, en cours	
Pays de Galles	Vaccination IAA*	2012-2015 300 km ² Pembrokeshire	Danoise, 5500 d	IAA vaccination projet report 2015
	TVR*	Depuis 2017	Russe, en cours	
Irlande du nord	TVR	2014-2018 100 km ²	Danoise puis russe	Suivi des perturbations
République d'Irlande	Non-infériorité	2013-2018, 6 comtés	Danoise puis russe	Non-infériorité de la vaccination (résultats non connus)

* Badger Vaccine Deployment Project ; BEVS: Badger Edge Vaccination Scheme ; IAA : Intensive Action Area ; TVR : Test Vaccination Remove

2.1.3 Vaccins injectables utilisant la souche BCG russe Sofia

2.1.3.1 Innocuité et efficacité au laboratoire

La souche BCG russe Sofia est celle utilisée dans le vaccin BCG à usage humain commercialisé par la société canadienne Intervax. En Angleterre, le BCG Vaccine Intervax est employé ponctuellement dans le cadre de la cascade, l'Agence du médicament autorisant le recours à une autre souche vaccinale lorsqu'un vaccin n'est pas disponible. Il convient de souligner que :

- il n'y a pas de données d'efficacité expérimentale de cette souche chez le Blaireau, l'utilisation du vaccin est donc basée sur l'hypothèse que les résultats concernant les souches testées chez le Blaireau (souche danoise 1311 et souche Pasteur, *cf. infra*), également testée chez le Blaireau, sont applicables à la souche russe Sofia. Il est cependant admis que les différences entre souches sont minimales (Stefanova *et al.* 2003) ;
- à la différence de la souche danoise, la souche Sofia induit une faible production d'anticorps dirigés contre l'antigène MPB83. Or les tests sérologiques (Stat-Pak ou DPP) détectent une réponse vis-à-vis de cet antigène. Ainsi, lors de vaccination répétée et de dépistage par ces tests, il existe un faible risque de détecter une séroconversion chez les animaux vaccinés, ce qui a été montré chez des animaux captifs en République d'Irlande, lors de vaccination répétée (Gormley communication personnelle).

2.1.4 Utilisation sur le terrain

Cette souche a été utilisée en Angleterre (BEVS2, voir plus haut), en Irlande du Nord (dernière année de l'étude TVR), au Pays de Galles et en République d'Irlande depuis 2017 en remplacement du BadgerBCG. En République d'Irlande, des études d'immunogénicité sont réalisés avec cette souche Sofia pour évaluer le potentiel DIVA des tests diagnostiques utilisés sur le terrain (Lesellier communication personnelle).

2.2 Vaccins injectables utilisant la souche BCG Pasteur

Cette souche est utilisée en Nouvelle-Zélande pour la vaccination par voie orale des phalangers-renards (*Trichosurus vulpecula*) et a été testée chez le blaireau à l'University College Dublin (UCD). Expérimentalement, plusieurs études ont montré que cette souche induisait une immunité protectrice après administration par différentes voies parentérales (sous-cutanée) ou muqueuse (conjonctivale et orale) (Corner *et al.* 2008). Cette réponse protectrice a été mesurée par la capacité du vaccin à induire une diminution du nombre de sites anatomiques présentant des lésions macroscopiques, une diminution de la sévérité des lésions macroscopiques, une diminution du nombre de sites d'infection, une charge bactérienne plus faible dans les poumons et les nœuds lymphatiques thoraciques par rapport aux groupes témoins (Corner *et al.* 2008, Lesellier *et al.* 2009).

Elle n'a fait l'objet d'aucune demande d'AMM pour les blaireaux, les efforts de développement ayant été concentrés sur la souche danoise 1311. Il n'y a donc pas de perspective d'utilisation de la souche BCG Pasteur sur le terrain hors du cadre de recherche.

En résumé, plusieurs souches de BCG ont fait l'objet d'études au laboratoire, qui montrent leur bonne innocuité et leur efficacité, dans les conditions de captivité. Le déploiement sur le terrain a été réalisé essentiellement pour la souche danoise 1311, la plus étudiée au laboratoire. Cependant, compte-tenu de l'arrêt de production de cette souche, elle a été remplacée en 2017-2018 par la souche russe Sofia, moins étudiée au laboratoire chez le Blaireau.

3 Vaccins à administration orale

La mise au point de vaccins oraux a été initiée par le DEFRA et le Ministère de l'agriculture de la République d'Irlande à partir de 2006. Les vaccins oraux destinés aux blaireaux font actuellement l'objet de travaux de laboratoire dans plusieurs pays (Angleterre, République d'Irlande, Espagne, France) et sur le terrain (République d'Irlande). L'appâtage est étudié en France, en Angleterre et en République d'Irlande.

Une difficulté majeure est liée au développement d'un vaccin à base de BCG vivant qui soit stable dans les appâts dans des conditions de stockage compatibles avec des contraintes commerciales, et qui permette la persistance d'une dose considérée efficace dans les appâts jusqu'au moment de l'ingestion par les blaireaux.

Dans le cas de la tuberculose, la dose choisie est de 10^8 CFU car c'est la dose montrée comme protectrice chez d'autres espèces (souris et phalanger) et chez le Blaireau (Chambers *et al.* 2017, Corner *et al.* 2010). Elle représente un ordre de grandeur de 50 à 100 doses efficaces chez le Blaireau par voie injectable (elles-mêmes représentant l'équivalent de 10 doses humaines) et pose donc un problème de production à grande échelle du vaccin. Le coût unitaire d'un vaccin oral avec cette dose est estimé à 35 livres sterling (ZSL 2018).

3.1 Vaccins oraux utilisant le BCG souche danoise 1311

Pour ces vaccins, des études ont été réalisées avec des bactéries issues de différentes méthodes de production, sans qu'on puisse savoir si ces méthodes influencent les résultats obtenus.

La souche danoise 1311 a une bonne innocuité par voie orale. Administrée à des doses jusqu'à 8×10^9 CFU, elle n'induit pas de réaction secondaire chez les blaireaux et ne perturbe pas leur comportement social (Perrett *et al.* 2018). La même étude a montré que l'excrétion de la bactérie vaccinale est possible occasionnellement (1/9 à 2/9 blaireaux selon la dose) dans les jours suivant la vaccination, mais aucun événement de transmission à des animaux sentinelles n'a été observé. La même souche s'est montrée stable expérimentalement pendant une semaine à 20°C, ce qui est compatible avec un déploiement dans les gueules de terriers (Gowtage *et al.* 2017), de façon à limiter l'accès aux espèces non cibles.

L'efficacité de la souche danoise 1311 a été montrée de manière expérimentale :

- avec les deux formulations (vaccin produit par culture pelliculaire ou vaccin produit par fermentation) délivrées directement dans la bouche des blaireaux sous anesthésie, le vaccin réduit le nombre et la progression des lésions visibles, ainsi que leur dissémination vers les poumons (Chambers *et al.* 2017, Murphy *et al.* 2014)(Lesellier en préparation) ;
- lorsqu'elle est délivrée en association avec un excipient lipidique « Liporale® » produit par Immune Solutions Ltd (ISL, Dunedin), directement dans la bouche sous anesthésie, une bonne protection a été observée expérimentalement (Chambers *et al.* 2017), ainsi que sur le terrain (Gormley *et al.* 2017). Cependant, cette formulation ne constitue pas nécessairement un appât efficace. Il fond notamment vers 30⁰ C, ce qui peut réduire sa capacité de déploiement en été ;
- il faut noter que l'efficacité protectrice du BCG dans le Liporale® n'a jamais été testée après une prise volontaire par des blaireaux ;
- une persistance dans les nœuds lymphatiques et une immunogénicité après vaccination orale manuelle, avec ou sans lipide, ont été observées (projets collaboratifs Anses/APHA Meles-Vaccin1&3 en cours de publication) ;
- quand le vaccin (BCG produit sur film ou par fermentation) est délivré dans des appâts dont l'appétence a été testée sur le terrain en Angleterre (Palphramand *et al.* 2017) et en France (Payne communication personnelle), la protection permise est beaucoup plus variable, suggérant un défaut de relargage du BCG par l'appât, comme le suggère l'absence de BCG dans des nœuds lymphatiques après vaccination orale par appâts (Projet collaboratif UCD / APHA, Gormley et Lesellier communication personnelle).

3.2 Vaccins oraux utilisant la souche BCG Pasteur

La souche Pasteur a été la première utilisée dans les essais de vaccination orale au laboratoire. Elle a montré un effet protecteur significatif concernant la diminution du nombre et de la sévérité des lésions macroscopiques, de la charge bactérienne pulmonaire et du nombre de sites d'infection (Corner *et al.* 2010). Une étude ultérieure a montré que ces effets ne sont pas différents de ceux induits par la souche danoise (Murphy *et al.* 2014). Ainsi, la souche Pasteur n'a plus été étudiée, les efforts de développement ayant porté sur la souche danoise.

3.3 Vaccins oraux utilisant une souche de *M. bovis* inactivée par la chaleur

Ce projet de vaccin, contrairement aux autres qui utilisent des souches BCG cultivées au laboratoire depuis des décennies, se propose d'utiliser la souche *M. bovis* strain Neiker 1403 (spoligotype SB0339), provient d'un sanglier naturellement infecté (Roy *et al.* 2017, Garrido *et al.* 2011). Elle est étudiée, notamment en Espagne, en vue de la vaccination par voie orale des sangliers, l'inactivation garantissant une bonne innocuité sur le terrain (Diez-Delgado *et al.* 2018).

Une première étude expérimentale a été réalisée en France sur blaireaux dans le cadre d'un partenariat entre l'Anses, l'INRA et des institutions anglaises et espagnoles. Elle utilisait ce vaccin, qui a été chauffé à plusieurs reprises (pour des raisons de biosécurité) et concentré par centrifugation pour atteindre des doses similaires à celles du BCG. Une efficacité très partielle a été observée par imagerie par résonance magnétique (IRM) sur poumons (lésions moins volumineuses chez les vaccinés par rapport aux témoins non-vaccinés, publication en cours de préparation, Lesellier communication personnelle).

En Espagne, une étude de vaccination expérimentale a été réalisée sur des blaireaux capturés dans les Asturies et détenus au SERIDA. Les blaireaux ont été divisés en trois groupes, cinq blaireaux recevant le BCG souche danoise 1311 par voie orale, sept blaireaux recevant le vaccin inactivé par voie orale (manuellement sous anesthésie générale), le 3^{ème} groupe étant un groupe témoin de 12 blaireaux. Les animaux ont été infectés avec 10³ UFC avec la même souche virulente non inactivée de *M. bovis*, inoculée par voie endotrachéale selon le protocole anglais. Tous les animaux ont été infectés. A l'autopsie, les résultats préliminaires relatifs à la sévérité des

lésions macroscopiques ont montré que le vaccin inactivé présentait un niveau de protection comparable à celui du BCG ; deux blaireaux vaccinés ne présentaient pas de lésions visibles. D'autres analyses (culture, histopathologie, IRM) sont en cours pour confirmer ces résultats (Balseiro *et al.* 2018 EWDA).

Le dogme étant que, pour la tuberculose et plus généralement pour une administration orale, seul un vaccin vivant peut produire des réponses mémoires suffisantes pour induire une bonne protection, peu d'études sur l'efficacité d'un vaccin inactivé ont été réalisées jusqu'à présent. D'autre part, la faisabilité d'une production de *M. bovis* compatible avec un usage commercial à large échelle dans de bonnes conditions de biosécurité n'est pas garantie. L'un des intérêts du vaccin à bactéries inactivées est de ne pas induire de réponse aux tests de dépistage chez les bovins en cas d'absorption de l'appât par des bovins. En effet, testé chez les bovins, le vaccin à bactéries inactivées administré par injection intramusculaire induit une réponse positive lors de dépistage mais il induit une absence de réponse par voie orale (Jones *et al.* 2016). Il conviendra de déterminer la dose à partir de laquelle les tests de dépistage se positivent chez les bovins.

3.4 Appâts

Le développement d'appâts assez petits pouvant contenir du BCG (200 µL), appétents et pouvant conserver la bactérie vivante le plus longtemps possible en conditions environnementales a été conduit à l'APHA. Ces appâts sont constitués d'une partie appétente à base de beurre de cacahuète et d'une matrice lipidique contenant le vaccin. Des tests de déploiement d'appâts constitués de ces composés ont été conduits en Angleterre sur le terrain, avec une prise d'appâts par les blaireaux (mesurée par biomarqueur ou vidéosurveillance) allant de 42 à 83 %. Plusieurs facteurs influent sur la prise des appâts : l'abondance de nourriture disponible, l'activité des blaireaux, les perturbations liées à la présence humaine pour l'installation des appâts, et la présence d'autres espèces susceptibles de les consommer. La présence de jeunes et la distribution d'appâts au niveau des terriers annexes pourraient améliorer la prise d'appât mais ces résultats ne sont pas constants selon les études. Il existe aussi une forte variation de prise d'appât selon les groupes et une augmentation au fur et à mesure des jours de distribution, qui témoigne de l'intérêt du pré-appâtage (Carter *et al.* 2018, Palphramand *et al.* 2017, Robertson *et al.* 2016).

Toujours en Angleterre, la prise d'appât par les espèces non cibles a été évaluée au moyen de la vidéosurveillance. Les petits rongeurs, notamment l'écureuil, ont été les espèces les plus fréquemment observées sur les terriers et sont les seules à avoir été vues en train de consommer les appâts (dans près de 4 % des observations sur les terriers). Dix autres espèces ont été observées sur les terriers surveillés (sans consommation) et aucune interaction de bovins avec les appâts n'a été détectée, mais seuls deux terriers étaient concernés (Robertson *et al.* 2015, Robertson *et al.* 2016).

En France, un premier test d'appâts sans vaccin a été réalisé sur huit terriers dans une zone non infectée (dans l'Ain) à l'automne 2016 et au printemps 2017 (Ruelle *et al.* 2017²³) en collaboration avec l'APHA et l'Anses, selon un protocole proche de celui de Palphramand *et al.* (2017) et Robertson *et al.* (2016). Ce test visait à vérifier la consommation de ce type d'appât (avec ou sans rhodamine B, utilisée comme un biomarqueur, et en comparaison à du maïs grain). Les taux de disparition des appâts ont été plus faibles qu'en Angleterre (Palphramand *et al.* 2017, Robertson *et al.* 2016), de 35 % au printemps à 47 % à l'automne. Outre le Blaireau, les espèces identifiées sur les vidéos et ayant consommé de l'appât sont le Renard, le Chien, le Chevreuil, des micromammifères et des oiseaux. D'autres espèces ont présenté un comportement indifférent quoiqu'ayant été filmées à proximité des appâts : Martre des pins (*Martes martes*), Fouine (*Martes foina*), Putois d'Europe (*Mustela putorius*), Sanglier, Chat domestique, Chat forestier (*Felis silvestris*), oiseaux (Faisan de Colchide *Phasianus colchicus*, Geai des chênes *Garrulus glandarius*, grives *Turdus sp.*, Merle noir *Turdus merula*, Pinson des arbres *Fringilla coelebs*, Gros-

²³ disponible sur demande à la documentation de l'ONCFS

bec casse-noyaux *Coccothraustes coccothraustes*), Ragondin (*Myocastor coypus*), Lièvre d'Europe (*Lepus europaeus*) et Ecureuil (*Sciurus vulgaris*) se sont intéressés aux appâts (reniflements) sans les consommer.

Une étude collaborative ONCFS/Anses/APHA/GDS 21 visant à estimer la prise d'appât par les blaireaux est actuellement conduite dans la zone infectée de Côte-d'Or. Les appâts ne contiennent pas de vaccin mais un biomarqueur, la rhodamine B. La prise d'appât par les blaireaux est mesurée de façon non-invasive à partir des poils récoltés sur des pièges à poils placés autour des terriers. La rhodamine B marque le poil des blaireaux ayant consommé l'appât et l'analyse génétique réalisée à partir de l'ADN contenu dans les bulbes permet d'identifier les individus. Le déploiement des appâts a eu lieu au printemps et en été 2018. Les analyses sont en cours pour des résultats attendus au second semestre 2019 (Payne communication personnelle).

Les recherches sur les appâts doivent se poursuivre, afin de trouver des appâts qui remplissent les conditions d'appétence, de sélectivité des appâts et de délivrance effective du vaccin.

4 Effet de la vaccination dans les populations de blaireaux

4.1 Effet prédit par simulation de stratégies de vaccination

Le premier travail de modélisation de la circulation de *M. bovis* dans une population de blaireaux et de simulation de l'impact de la vaccination sur l'infection a été publié en 2002 (Smith et Cheeseman 2002). Le modèle déterministe, non spatialisé et relativement simple utilisait les données de suivi de populations dans une zone de forte densité de blaireaux (Woodchester Park) dans le sud-ouest de l'Angleterre. Cette étude a montré que, dans un contexte enzootique, la vaccination était bien moins efficace que l'abattage pour contrôler la circulation de *M. bovis* dans une population de blaireaux (quoiqu'elle ait l'intérêt, contrairement à l'abattage, de ne pas induire de risque d'extinction de la population), et qu'elle ne permettait d'arrêter la circulation de l'agent pathogène que pour des taux d'immunisation élevés (> 60 %) et des campagnes de vaccination prolongées (> 10 ans). Ce résultat s'explique par le fait que, dans le cas de la tuberculose, les animaux infectés et infectieux peuvent se reproduire : la naissance de nouveaux individus permet alors le maintien de la circulation de la bactérie (de fait, les auteurs ont également montré que l'association d'un abortif au vaccin permettait d'obtenir des performances proches de celles de l'abattage des blaireaux).

Les études ultérieures ont été basées sur des modèles tous stochastiques, spatialisés, plus réalistes, mais également plus complexes. La plupart de ces modèles ont été paramétrés de façon à représenter des situations proches de celles observées sur les îles britanniques : Angleterre (Smith *et al.* 2016, Smith, McDonald et Wilkinson 2012, Wilkinson *et al.* 2004), Irlande du Nord (Smith *et al.* 2016), et République d'Irlande (Abdou *et al.* 2016). La taille moyenne des groupes sociaux de blaireaux est de ce fait assez élevée, de 5,3 individus (Abdou *et al.* 2016) à 7,5 (Smith, McDonald et Wilkinson 2012). Dans chacune de ces études, la situation représentée est une situation d'enzootie de la TB chez le Blaireau, avec une proportion d'animaux infectés qui varie entre 17 % (Smith, McDonald et Wilkinson 2012) et 45 % (Abdou *et al.* 2016) (*cf.* annexe 5).

La faible efficacité de la vaccination pour arrêter la circulation de *M. bovis*, initialement montrée par Smith et Cheeseman (2002) avec un modèle déterministe, non spatialisé et relativement simple, a été confirmée et affinée par les études ultérieures basées sur des modèles plus complexes. La mise en œuvre d'une vaccination annuelle généralisée, par voie parentérale ou orale, ne permet pas d'aboutir à l'éradication de la maladie à un horizon temporel de moins de 20 ans (Abdou *et al.* 2016), même si cette éradication est possible dans des temps plus longs, variant entre 20 ans (Wilkinson *et al.* 2004) et plus de 80 ans (Hardstaff *et al.* 2013) selon le modèle et le niveau d'efficacité vaccinale. Hardstaff *et al.* (2013) ont cependant montré que lorsque la taille moyenne de groupe est faible (4-6 animaux) et dans une situation théorique où la population de blaireaux n'est soumise à aucune source d'infection externe (absence d'élevages de bovins infectés ou biosécurité parfaite), la vaccination annuelle pendant une durée relativement courte (moins de 10 ans) permettait d'obtenir l'éradication de la TB. Cependant, ce résultat n'était plus valide pour des

tailles de groupes plus élevées et/ou dès lors qu'existait une source d'infection externe. La vaccination réactive, *i.e.* des blaireaux vivant dans les zones situées autour des foyers bovins était moins efficace que la vaccination annuelle généralisée (Wilkinson *et al.* 2004) sauf si elle était appliquée de façon prolongée (30 ans), ce qui rendait cette vaccination réactive finalement peu différente d'une vaccination annuelle généralisée. L'efficacité de la vaccination a également été évaluée en combinaison avec des mesures d'abattage. Smith, McDonald et Wilkinson (2012) ont ainsi montré que la combinaison de mesures d'abattage avec une vaccination annuelle en périphérie de la zone d'abattage permettait de réduire de 28 % le nombre de foyers bovins. Ceci a été obtenu malgré le fait que le piégeage des animaux (pour l'abattage dans la zone centrale ou pour la vaccination parentérale dans la zone périphérique) induise une perturbation de l'organisation spatiale des groupes sociaux, elle-même responsable d'une augmentation de prévalence chez le blaireau et du risque de foyer chez les bovins, particulièrement dans la zone centrale. Enfin, les études les plus récentes se sont intéressées aux stratégies TVR, rendues possibles par la mise au point de tests rapides (applicables sur le terrain mais de sensibilité possiblement faible, quoiqu'elle apparaisse forte dans les dernières études (Lesellier communication personnelle)). Là encore, une stratégie vaccinale TVR utilisée seule avait une efficacité limitée, mais son association avec des mesures d'abattage permettait d'obtenir de meilleurs résultats : selon Abdou *et al.* (2016), la combinaison de mesures d'abattage pendant cinq années suivies d'une stratégie TVR pendant 20 ans permettait d'obtenir des résultats analogues à ceux obtenus avec l'abattage seul, mais sans en présenter les risques importants d'extinction de la population de blaireaux induits par l'abattage seul. Ces auteurs ont obtenu des résultats similaires en remplaçant la stratégie TVR par une vaccination orale. Si ces combinaisons de stratégies sanitaire et vaccinale semblent efficaces, dans un contexte enzootique, pour contrôler la tuberculose du Blaireau, Smith *et al.* (2016) montrent cependant que la stratégie TVR n'a d'effets bénéfiques chez les bovins (par une réduction du nombre de foyers) que si elle n'induit pas de perturbations sociales chez le blaireau.

Au bilan, même s'il est difficile de les comparer entre elles du fait de la variété des modèles utilisés et des situations représentées, ces études aboutissent à des résultats convergents sur :

- l'efficacité limitée des stratégies vaccinales, si elles sont utilisées seules dans un contexte d'enzootie de la TB chez le Blaireau, pour le contrôle de la tuberculose dans cette espèce et chez les bovins ;
- la nécessité de mettre en œuvre les stratégies vaccinales sur des temps longs (dizaines d'années) si l'objectif est d'obtenir l'éradication de la maladie chez les blaireaux ;
- la meilleure efficacité obtenue en combinant (dans le temps ou l'espace) des stratégies basées sur l'abattage avec des stratégies vaccinales, qui permettent de réduire la densité de population de blaireaux et le niveau de transmission de *M. bovis*, puis de laisser la taille de population augmenter (en arrêtant les abattages) tout en maintenant, grâce à la vaccination, un niveau de couverture immunitaire élevé.

Il faut souligner que l'ensemble de ces résultats est lié au contexte épidémiologique, et notamment à :

- la densité spatiale de blaireaux et la continuité de l'occupation de l'espace par les groupes sociaux : Wilkinson *et al.* (2004) ont montré que la présence d'obstacles naturels qui limitent les contacts entre groupes sociaux impacte fortement le niveau de prévalence chez les blaireaux ;
- la taille des groupes sociaux : Hardstaff *et al.* (2012) ont montré que la maladie ne peut se maintenir dans une population de blaireaux isolée que si la taille moyenne des groupes sociaux dépasse six à huit animaux.

Plus généralement, les modèles font des hypothèses et des simplifications (*cf.* annexe 5) dont on sait qu'elles ne correspondent pas toujours à la situation de terrain. Par exemple la régularité de l'organisation spatiale des groupes ne représente pas l'hétérogénéité liée à un paysage varié. Concernant l'application de ces résultats à la France, les densités et les tailles moyennes

de groupes sociaux de blaireaux observées en France sont plus faibles que celles qui prévalent dans les îles britanniques, et il est donc difficile de transposer les travaux de modélisation ci-dessus au contexte français. Cependant les résultats obtenus par Hardstaff *et al.* (2013) suggèrent une meilleure efficacité de la vaccination lorsque la taille de groupe est faible (4-6 animaux), et une capacité à obtenir l'éradication de la maladie grâce à des campagnes de vaccination d'une dizaine d'années à la condition que les conditions de biosécurité en élevage bovin s'améliorent pour réduire sensiblement le niveau de contacts entre bovins et blaireaux.

4.2 Effet mesuré sur le terrain de la vaccination injectable

En Angleterre, une étude initialement planifiée pour démontrer l'innocuité du BCG souche danoise 1311 dans la zone de Woodchester Park (Gloucestershire), a fourni des données d'efficacité du vaccin. La dose de $2-8.10^6$ CFU avait été déployée de 2006 à 2009 chez des blaireaux du Gloucestershire (55 km²). Tous les blaireaux capturés dans les groupes sélectionnés (de façon randomisée ; 60 % des groupes) ont été vaccinés annuellement lors de séances de capture conduites deux fois par an, et un total de 844 blaireaux capturés et testés. Au cours des trois années de l'étude, la vaccination a réduit l'incidence mesurée par sérologie seule (Stat-Pak) (réduction de 73,8 %) ou par une batterie de tests incluant le Stat-Pak, le test à IFN- γ et la culture des excréta (réduction de 61,4 %) chez les 179 blaireaux vaccinés (et négatifs avant vaccination) par rapport aux 83 témoins non vaccinés (Chambers *et al.* 2011). De plus, un effet de groupe a été montré chez les jeunes non vaccinés des groupes vaccinés : leur risque d'être infecté (mesuré par la batterie de tests dont le Stat-Pak) a diminué de 79 % dans les groupes dont au moins un tiers des membres étaient vaccinés, par rapport aux groupes non vaccinés (Carter *et al.* 2012).

Au Pays de Galles, un essai de vaccination est réalisé depuis 2012 dans l'Intensive Action Area (IAA, une zone de 288 km² qui fait l'objet de mesures intensives de gestion y compris chez les bovins). Seuls des résultats préliminaires sont disponibles. La vaccination a concerné environ 1 300 animaux par an, et le taux de couverture vaccinale en 2015 a été estimé à 44-65 % (Smith *et al.* 2017). Dans cette zone, la prévalence de la TB estimée par culture chez les blaireaux trouvés morts en bord de route est passée de 19 % (7/37) à 4 % (1/25) après quatre ans de vaccination, ce chiffre étant à prendre avec prudence compte-tenu de la faible taille des échantillons (APHA 2016).

En République d'Irlande, les résultats de l'étude de non-infériorité de la vaccination par rapport à l'abattage réactif (voir plus haut) seront connus prochainement.

La vaccination par voie injectable est contraignante car elle nécessite de capturer les animaux. Cependant, plusieurs essais de terrain convergent pour montrer une efficacité incomplète mais significative, à la fois à l'échelle individuelle et populationnelle.

4.3 Effet mesuré sur le terrain de la vaccination par voie orale

Sur le principe, la vaccination par voie orale a pour objectif d'obtenir une couverture vaccinale efficace sans avoir à capturer les blaireaux, donc avec un coût possiblement moindre. Cependant, les blaireaux ne sont pas identifiés, ce qui ne permet pas de suivre les animaux vaccinés. La consommation des appâts est hétérogène, certains blaireaux ne consommant aucun appât tandis que d'autres en ingèrent plusieurs. Les appâts peuvent être préférentiellement consommés par certaines catégories d'individus.

Le seul essai de terrain concernant l'efficacité de la vaccination des blaireaux par voie orale a été réalisé sur trois ans chez des blaireaux capturés dans trois zones du comté de Kilkenny, au sud-est de la République d'Irlande. En zone A les blaireaux étaient vaccinés à l'aide d'un placebo, en zone C à l'aide de la souche danoise 1311 dans l'excipient lipidique Liporale®, et en zone B, les blaireaux assignés au hasard à chaque traitement. Pour la vaccination, les blaireaux étaient anesthésiés et le vaccin était administré directement dans la bouche avec le Liporale®. Les blaireaux étaient ensuite recapturés et l'infection mesurée à l'aide du test sérologique BrockTB Stat-Pak et d'examen *post mortem*. Le temps médian avant la séroconversion des animaux

vaccinés (413 jours) était significativement plus long que celui des non-vaccinés (230 jours). L'efficacité vaccinale, mesurée en pourcentage de réduction du risque de séroconversion, était de 36 % pour les animaux des premières phases de capture puis de 84 % dans la suite de l'étude, indiquant que l'efficacité augmente avec la couverture vaccinale. En fin d'étude, la zone C comportait 9 % de blaireaux porteurs de *M. bovis* en culture, contre 26 % dans la zone A (Gormley *et al.* 2017). A partir de la même étude de terrain, d'autres auteurs (Aznar *et al.* 2018) ont utilisé un modèle bayésien, avec lequel ils ont estimé l'efficacité de la vaccination sur la réceptivité des animaux à *M. bovis* à 59 %. Dans la même étude, l'efficacité vis-à-vis de l'infectiosité était estimée comme nulle, *i.e.* la probabilité d'excréter *M. bovis*, par des blaireaux infectés ne change pas entre blaireaux vaccinés et non vaccinés (Aznar *et al.* 2018). Le même article prédit qu'un taux de couverture vaccinal de 30 % suffirait à permettre l'éradication de l'infection si les autres mesures de gestion restaient en place, en ayant recours à un test très peu utilisé car très peu sensible et peu spécifique (test Enfer Scientific²⁴, Aznar *et al.* (2018)).

Pour la vaccination par voie orale, le seul essai de terrain à ce jour a été réalisé avec le Liporale® dans des conditions expérimentales encore bien éloignées de celles d'un déploiement de la vaccination avec des appâts. Les étapes restant à franchir sont la mise au point des appâts, avec la base lipidique Liporale®, ce qui n'a pas été conduit en Angleterre étant donné les coûts élevés du brevet du produit.

5 Conclusion : perspectives d'utilisation de la vaccination

5.1 Hors de France

En Angleterre, où la mesure de gestion principale est actuellement l'abattage des blaireaux, la vaccination (vaccin injectable souche BCG Sofia) n'est pratiquée à petite échelle que dans la zone « edge » de prévalence intermédiaire chez les bovins et les blaireaux, *via* le Badger Edge Vaccination Scheme (BEVS1 et 2, voir plus haut). Le DEFRA a constitué un Badger Vaccine Management Board réunissant plusieurs partenaires (DEFRA UK, Irlande du Nord, République d'Irlande, France [DGAL, Anses], Espagne). L'obtention d'une AMM pour un vaccin oral (BCG dans appât) est espérée vers 2028 si le programme de financement se poursuit.

La vaccination des blaireaux sains est citée comme l'un des volets des plans à long terme du gouvernement britannique. Il est mentionné qu'elle peut jouer un rôle important dans la prévention de l'extension de la zone infectée. Dans un avis publié fin 2018, des scientifiques de la Zoological Society of London comparent plusieurs options de gestion possibles. Par comparaison à l'abattage indiscriminé des blaireaux, qui peut réduire le risque pour les bovins, ils concluent que la vaccination injectable pourrait être au moins aussi efficace pour réduire le risque d'infection des bovins comme des blaireaux. D'après cet avis, dans la situation anglaise, le vaccin oral ne serait pas forcément plus efficace et pas forcément moins cher que la vaccination injectable (ZSL 2018). Mais un effort pour réduire le coût d'un vaccin oral n'a cependant pas été un objectif de développement demandé par le financeur DEFRA.

La revue sur la stratégie de gestion de la TB publiée fin 2018 (Bovine TB Strategy Review 2018, Godfray (2018)) indique aussi que la vaccination par voie injectable est la seule option réellement disponible actuellement, la vaccination orale nécessitant encore un développement de recherche important et potentiellement long. Dans cette revue, l'efficacité relative de la vaccination injectable par rapport à l'abattage est considérée comme incertaine, les auteurs recommandent d'étudier davantage cet aspect, d'autant que la vaccination permettrait la limitation des abattages. Les auteurs proposent également de maintenir une gestion flexible afin de tenir compte des changements à venir dans les connaissances.

²⁴ Les sensibilité et spécificité ont été calculées sur 258 échantillons de blaireaux irlandais négatifs puis infectés dans deux études expérimentales d'efficacité successives. La sensibilité du test a été de 23% (IC :15–33%) et 34% (IC :27–41%), sa spécificité a été de 79% (IC :72–85%) et 83% (IC :75–89%)

Le Pays de Galles a mené un projet pilote de vaccination à grande échelle (vaccin injectable) dans la seule Intensive Action Area (IAA, une zone de 288 km² d'action intensive y compris pour la lutte contre la TB chez les bovins). L'action de vaccination a représenté un coût de 922 000 à 945 000 livres sterling par an sur 2012-2015. La gestion au Pays de Galles ne comporte pas d'abattage des blaireaux (Bovine TB strategy Review 2018, Godfray (2018)) et un nouveau projet TVR a débuté en 2017 (Lesellier communication personnelle). La première année du projet n'a permis que la capture de 37 blaireaux dont cinq positifs pour le test DPP® de terrain (APHA 2018).

En Irlande du Nord, un projet TVR est actuellement en cours (2014-2018, 300 animaux par an). Son coût a été estimé à 3,65 millions de livres sterling pour quatre ans et pour 100 km², soit 9 118 livres /km²/an (DAERA 2018). Les résultats ne sont pas encore disponibles. En fonction de ces résultats, le protocole TVR pourrait être appliqué en zone périphérique en Irlande du nord.

En République d'Irlande, après plusieurs années d'abattage, environ 1 000 blaireaux sont vaccinés chaque année (Gormley communication personnelle). Dans un premier temps, cette vaccination a lieu dans les six comtés de l'essai de non-infériorité (voir plus haut). Bien que le vaccin injectable soit seul disponible et utilisé actuellement, certains scientifiques considèrent que son usage ne représente probablement pas une stratégie intéressante sur le long terme et à large échelle (Gormley et Corner 2011). Dans ce cadre, une vaccination orale aurait un meilleur rapport coût-efficacité, en particulier dans les zones où la prévalence chez les blaireaux est relativement faible et où une couverture vaccinale relativement faible suffirait pour maintenir une immunité de groupe (Gormley communication personnelle).

En Espagne, les essais sont réalisés au laboratoire mais pas sur le terrain et l'utilisation du vaccin n'est pas programmée chez le Blaireau à court terme.

5.2 En France

Pour participer aux efforts expérimentaux afin de définir un vaccin oral optimal pour les blaireaux, des projets de recherche pilotés par l'Anses et conduits en lien, selon les projets, avec les partenaires anglais (APHA, Université de Surrey), irlandais (UCD), français (Anses, ONCFS, INRA) et espagnols (Neiker, UCLM) ont été conduits en France depuis 2011. Ces projets ont concerné tout d'abord la biodiffusion et l'immunogénicité induite par le BCG après usage de vaccin oraux sous différentes formes galéniques (Lesellier *et al.* 2009). Ensuite, une étude a concerné l'efficacité chez les blaireaux d'un vaccin utilisant une souche de *M. bovis* inactivée par la chaleur (cf. 5^{ème} partie - § 3.3.) (Lesellier *et al.* en préparation). Cette étude, non-concluante possiblement pour des raisons méthodologiques, a été reconduite en Espagne (cf. 5^{ème} partie - § 3.3.). Enfin un projet est en cours à l'Anses en collaboration avec l'APHA, le LNR Tuberculose, l'Université de Surrey et Neiker pour établir un modèle d'infection chez le Furet, une sous-espèce domestique du Putois *Mustela putorius* qui développe une infection similaire à celle des blaireaux.

Par ailleurs, des travaux de modélisations développés à l'Anses récemment (Bouchez-Zacria, Courcoul et Durand 2018) ont pour objectif de permettre de prédire l'efficacité de mesures de gestion dans le contexte français. Enfin des travaux sont en cours en France sur l'estimation de la prise d'appât avec biomarqueurs (sans BCG) par des blaireaux (cf. 5^{ème} partie - § 3.4).

La possibilité d'une vaccination des blaireaux en France pose la question de définir les objectifs d'une telle action. Une première possibilité serait d'appliquer la vaccination dans les zones où des cas de TB sont toujours diagnostiqués chez les bovins et/ou les blaireaux malgré le déploiement sur plusieurs années des autres mesures possibles. La vaccination aurait alors pour objectif de contribuer à améliorer la situation dans ces « points noirs ». Ces situations sont toutefois relativement ponctuelles et les résultats pourraient ne pas être généralisables. Une autre possibilité pourrait être de pratiquer la vaccination dans les zones infectées en complément ou à la suite de l'abattage. Elle aurait alors pour objectif de contribuer à diminuer la prévalence de l'infection dans la faune sauvage et d'éviter la recontamination des troupeaux bovins.

L'utilisation d'un vaccin injectable est une perspective plus proche que celle de l'utilisation d'un vaccin oral du fait de l'existence du vaccin, mais elle nécessite des moyens logistiques, humains et financiers *a priori* importants qu'il serait nécessaire d'estimer précisément avant toute décision. De

plus, elle est très dépendante du succès de capture des blaireaux. Le vaccin oral (*i.e.* à la fois le vaccin et l'appât vaccinal) quant à lui ne pourra être envisagé qu'à moyen terme, car toujours en cours de développement. Dans les deux cas (vaccin injectable ou oral), il faudrait remplir les conditions réglementaires d'utilisation (cascade, obtention d'autorisation temporaire d'utilisation ou d'AMM par les autorités compétentes).

Incertitudes

Les incertitudes liées aux réponses aux questions de la saisine sont principalement associées aux limites des connaissances scientifiques sur le Blaireau, sur son rôle épidémiologique dans la TB en France, sur les conditions de la diffusion de la TB entre blaireaux et bovins, ainsi qu'aux limites des outils de dépistage et de diagnostic de la TB, donc des données de prévalence de l'infection à *M. bovis*.

Le manque de connaissances est notamment lié aux difficultés à connaître et suivre les populations sauvages de manière générale, et le Blaireau en particulier, du fait de sa biologie : comportement nocturne, occupation de plusieurs terriers, plasticité comportementale, etc.

La mise en place de mesures de lutte chez les blaireaux et leur suivi sont également complexes, du fait de plusieurs facteurs : à la différence des cheptels domestiques, il n'est pas possible de recenser de manière exhaustive les blaireaux présents autour d'un foyer (de même que les autres espèces sauvages présentes), donc de déterminer la densité de blaireaux et la prévalence réelle de l'infection (seule une prévalence apparente, probablement inférieure à la prévalence réelle, peut être obtenue). Le suivi est également difficile et lourd, compte des difficultés pour effectuer des captures-recaptures d'une campagne à l'autre, suivre les mouvements, identifier les terriers d'origine des blaireaux...

Des incertitudes résultent en outre de la variabilité de plusieurs facteurs, tels que les situations épidémiologiques de TB observées. Cette variabilité porte notamment sur :

- la densité et la taille de groupes de blaireaux, en lien avec la plasticité comportementale de cette espèce ;
- les contacts entre blaireaux et bovins et, plus largement, entre les différentes espèces du système multihôtes, en lien avec la densité des populations, les structures infrapaysagères.

De cette variabilité découle une impossibilité à extrapoler une situation bien connue et étudiée à d'autres situations moins documentées, ou à comparer des situations entre elles, engendrant ainsi de l'incertitude dans les réponses aux questions.

Les experts ont listé quelques incertitudes importantes dans le tableau 12 ci-dessous en suivant la logique du raisonnement d'appréciation du risque.

Tableau 12 Sources, types d'incertitudes et conséquences

	Incertitudes identifiées par les experts	Conséquences/ Impact
Biologie des blaireaux	<ul style="list-style-type: none"> • Nombre, densités de blaireaux en France : études éparses, localisées, engendrant un manque de données pour l'ensemble du territoire • Méthode d'estimation non standardisée • Contacts intra-, intergroupes, et interspécifiques (peu de données, difficultés à suivre cette espèce et à identifier les individus) 	<p>Difficultés d'extrapolation et de comparaison des résultats sur la densité</p> <p>Taille des populations de blaireaux en France inconnue</p> <p>Le suivi des populations de blaireaux et de leur densité ne peut être apprécié qu'en termes de tendances</p>

	Incertitudes identifiées par les experts	Conséquences/ Impact
Epidémiologie de la TB	<ul style="list-style-type: none"> • Contribution des différentes populations sauvages dans le système multihôtes en France et variabilité locale, en particulier sanglier et cerf. Rôle du renard à investiguer • Niveau et modalités des contacts intra-, intergroupes, et interspécifiques • Survie de <i>M. bovis</i> dans l'environnement (dépistage par PCR → pas de conclusion sur la viabilité de <i>M. bovis</i>) 	<p>Difficultés pour estimer la part attribuable à chaque population dans la circulation et la transmission de l'infection.</p> <p>Difficultés pour définir la part de la gestion des populations de blaireaux (et d'autres espèces sauvages) à intégrer dans les mesures de lutte contre la TB</p> <p>Difficultés pour préciser le rôle de l'environnement dans le maintien de la TB et dans les contacts indirects inter-espèces</p>
Le Blaireau dans l'épidémiologie de la TB	<ul style="list-style-type: none"> • Définition du rôle épidémiologique du blaireau en France (plutôt hôte de liaison, mais variation locale possible) • Connaissances surtout en République d'Irlande et en Angleterre, où les niveaux d'infection, les densités sont différents • Manque de connaissances en France sur la dynamique de transmission intragroupe et intergroupes • Manque de connaissance sur les niveaux d'excrétion de <i>M. bovis</i> et les taux de blaireaux excréteurs et super-excréteurs chez les blaireaux infectés • Stabilité des individus et infection : l'instabilité spatiale constatée dans le comportement de certains blaireaux est-elle une cause ou une conséquence de l'infection tuberculeuse ? • Niveau et modalités d'interactions entre bovins et blaireaux : effet du type d'interface (paysage et niveau de biosécurité) • La détection d'un même génotype chez les bovins et les blaireaux conforte fortement l'hypothèse d'une infection partagée mais ne permet pas de caractériser le sens de la transmission 	<p>Difficultés d'extrapolation dans des contextes différents chez les blaireaux et les bovins</p> <p>Ces données incomplètes laissent une incertitude quant au rôle épidémiologique précis du Blaireau (en particulier la capacité précise du Blaireau à transmettre et à maintenir l'infection) dans la TB, impactant également la définition précise des mesures de lutte</p>
Dépistage et diagnostic de TB	Sensibilité faible des tests disponibles chez le Blaireau	Difficultés de confirmation du diagnostic, niveau de sous-estimation des cas. Impact sur la connaissance de la prévalence Difficulté pour envisager un dépistage avant élimination ou vaccination

	Incertitudes identifiées par les experts	Conséquences/ Impact
Gestion de la TB	<ul style="list-style-type: none"> • Difficultés du recensement, de la localisation des terriers, de l'identification des terriers infectés • L'estimation de l'effet des mesures de lutte sur la prévalence de la TB dans les élevages bovins est globale. On constate un effet suite à la mise en place de plusieurs mesures prises chez les bovins et/ou chez les blaireaux 	<p>Difficulté à rattacher les blaireaux à un terrier infecté et à éliminer tout le clan d'un tel terrier. Impacte la faisabilité des mesures de lutte ciblées</p> <p>Difficulté à apprécier les effets de chaque mesure de lutte, prise isolément. Impacte la réponse à la question sur les effets du seul abattage des blaireaux</p>
Vaccination	<ul style="list-style-type: none"> • Durée de l'immunité post-vaccinale • Vaccination injectable : faisabilité de la capture des blaireaux • Vaccination orale : type de vaccin à privilégier, mise au point d'appâts spécifiques, prise d'appât • Stratégie vaccinale et durée du protocole vaccinal (maladie chronique) 	<p>Intérêt de la mise en place de la vaccination chez les blaireaux en France difficile à évaluer</p>

Conclusions et recommandations du groupe de travail

1 Concernant le système tuberculose – bovins – faune sauvage

La transmission et le maintien de l'infection à *M. bovis* s'inscrivent dans un système multihôtes complexe incluant à la fois plusieurs populations d'espèces hôtes et l'environnement. Dans ce système, la circulation de *M. bovis* dépend des espèces présentes, de leur capacité à excréter la bactérie, des densités de population, et des contacts directs ou indirects intra- et interspécifiques.

Il est nécessaire de considérer ce système multihôtes dans son ensemble, et non une population en particulier, pour évaluer et pour gérer la situation épidémiologique. En conséquence :

- il n'est pas possible en pratique de mesurer l'efficacité des seules mesures de gestion concernant les blaireaux, qui sont toujours appliquées en parallèle de celles sur les bovins ;
- compte tenu des voies multiples de transmission, la gestion de la TB doit combiner des actions sur les bovins, sur les différentes espèces sauvages, sur l'environnement et à l'interface via la biosécurité. Des mesures axées seulement sur une partie du système seraient moins efficaces. De par le contenu de la saisine reçue, le présent rapport concerne le Blaireau, mais les experts soulignent que la gestion de la TB en milieu sauvage doit concerner également le sanglier, les cervidés et toute espèce qui pourrait être impliquée.

De plus, le fonctionnement du système TB-hôte varie localement selon les caractéristiques environnementales, et le rôle épidémiologique de chaque espèce peut être différent selon les régions. En conséquence, il est nécessaire d'adapter les mesures de gestion à chaque situation locale, et pour cela de mieux caractériser et de comprendre les déterminants de ces situations.

2 Concernant la surveillance de la tuberculose chez les blaireaux

En France, pays indemne de TB, l'objectif de la lutte contre la TB est l'éradication chez les bovins notamment *via* sa maîtrise dans la faune sauvage.

Depuis 2011, le réseau Sylvatub a permis une amélioration notable des connaissances sur la situation épidémiologique de la faune sauvage en France, en particulier dans les départements classés aux niveaux 2 et 3. Malgré les limites de l'échantillonnage et des méthodes de dépistage et de diagnostic, l'application d'un protocole commun aux différentes zones permet des comparaisons pertinentes. Le réseau contribue ainsi à affiner la connaissance du rôle des différentes espèces sauvages. La surveillance exercée par Sylvatub fournit également une connaissance de la situation locale comme base de gestion.

La connaissance locale fournie par Sylvatub peut néanmoins rester incomplète, en particulier dans les départements de niveau 1, dans lesquels le réseau Sylvatub n'a pas vocation à estimer la prévalence chez les blaireaux mais à détecter l'infection de manière événementielle.

Le groupe de travail recommande fortement de poursuivre la surveillance dans les départements dans lesquels il n'y a plus de foyers bovins. Aussi la durée prévue de cinq ans à compter de la campagne au cours de laquelle aura été détecté le dernier cas confirmé de TB, doit être respectée. La surveillance permet notamment de tester si l'infection disparaît spontanément des populations de blaireaux après la gestion d'un foyer bovin, ce qui est attendu sous l'hypothèse d'un hôte de liaison, ou si elle persiste (hypothèse d'hôte de maintien).

3 Concernant la gestion de la tuberculose à l'interface domestique-sauvage

La biosécurité est un volet essentiel du maintien du statut indemne de la France. La lutte contre la TB à l'interface animaux domestique-faune sauvage mobilise largement les éleveurs et de nombreux acteurs, avec une efficacité encore difficile à démontrer.

L'amélioration de l'efficacité de la biosécurité passe par la prise en compte de la faisabilité et de l'acceptabilité des mesures proposées. Les mesures proposées doivent être adaptées au contexte de chaque élevage : configuration des bâtiments et des pâtures, localisation des terriers et éléments de paysage... A ce titre, l'accès aux bâtiments et aux aliments pour bovins constitue un point clé à maîtriser. Pour une bonne observance et une bonne efficacité, un diagnostic devrait être réalisé à l'échelle des élevages infectés, avant de proposer des mesures adaptées et un accompagnement des éleveurs pour les réaliser. Dans un objectif de gestion adaptative, les mesures mises en place devraient également être suivies pour faire l'objet d'une évaluation de leur efficacité.

De nombreuses mesures ont été proposées pour éviter l'infection des bovins à partir des blaireaux. Les experts considèrent, dans les zones à risque (niveau 3 Sylvatub), qu'interdire l'accès des bovins aux terriers de blaireaux dans les pâtures, en les clôturant, constitue une mesure essentielle et généralement faisable. Ces terriers doivent être piégés, ne plus abriter de blaireaux, et le piégeage doit être maintenu pour éviter sa recolonisation. Identifier et condamner l'accès des latrines pour les bovins, serait probablement efficace mais semble moins faisable.

4 Concernant l'abattage des blaireaux

L'abattage des blaireaux fait partie des mesures qui peuvent apporter des bénéfices en termes de gestion de la TB, au moins dans certaines situations comme cela a été montré en Angleterre et en République d'Irlande. En France, l'expérience de la Côte-d'Or, dont la situation s'est nettement améliorée depuis deux ans, laisse penser qu'il faudra continuer de combiner un abattage des blaireaux en zone infectée, l'assainissement des cheptels bovins et la biosécurité.

Les règles éthiques recommandent de minimiser le nombre d'animaux abattus pour obtenir un résultat donné. Actuellement (2015-2016), le nombre de blaireaux abattus au motif TB est inférieur au nombre d'animaux abattus pour motif de nuisance, et bien inférieur à l'estimation du nombre de blaireaux chassés. De plus, le passage d'un dépistage par capture à un dépistage sur les animaux trouvés morts en bord de route dans les zones tampon fin 2018 permettra de réduire le nombre d'animaux abattus pour le motif TB. Cette diminution va dans le sens des règles d'éthique sans perte d'efficacité de la lutte contre la TB.

4.1 Type d'abattage et objectifs

Actuellement en France, les mesures prévues dans le cadre de la surveillance et de la lutte s'apparentent à un abattage dit 'réactif', puisqu'elles concernent seulement des zones où des bovins ou des blaireaux ont été trouvés infectés, et les élevages concernés. L'objectif des abattages est soit de dépister l'infection (zones de prospection et, avant 2018, zones tampons) soit de dépeupler les terriers infectés localement (zones infectées). Cependant, lorsque les foyers sont denses, de par la coalescence des zones infectées, ces mesures peuvent conduire à une diminution de densité des populations de blaireaux dans ces zones.

4.2 Zones d'abattage

Les mesures d'abattage concernent désormais seulement les zones infectées (elles concernaient les zones tampon jusqu'à 2018). Il s'agit de cibler les abords immédiats des bâtiments et des pâtures des élevages infectés, et de progresser de façon centrifuge en fonction des résultats obtenus.

Les experts rappellent par ailleurs l'inutilité de l'abattage de blaireaux dans les zones indemnes pour un motif de « prévention ».

4.3 Durée de l'abattage

Pour un abattage 'proactif' visant à faire baisser les densités de blaireaux, l'expérience anglaise suggère que des efforts continus doivent être entrepris pour maintenir une densité faible, ce qui pose le problème de la durée des mesures de lutte.

En France où est réalisé un abattage 'réactif', la durée prévue de cinq ans à compter de la campagne au cours de laquelle aura été détecté le dernier cas confirmé de TB, conduit *in fine* à fixer un terme aux mesures de régulation et de surveillance programmée associée. Cette durée doit en tout état de cause être respectée pour vérifier la disparition de l'infection autour des foyers bovins. En l'absence de détection de *M. bovis* à l'issue de cette période, la régulation cessera. La surveillance, quant à elle, évoluera vers un mode évènementiel (s'appuyant alors sur l'analyse des blaireaux trouvés morts au bord des routes).

4.4 Organisation pratique

L'efficacité des mesures chez les blaireaux dépend de l'identification des terriers infectés, de l'effort et de la pertinence du piégeage et du suivi de terrain effectué a posteriori, par exemple pour contrôler la recolonisation des terriers vides.

Localement, il est nécessaire de cibler l'effort de piégeage sur les terriers effectivement infectés, et le piégeage en coulée doit se faire en identifiant le terrier auquel sont rattachés les animaux piégés. Pour cela, l'appréciation locale de la situation épidémiologique et une bonne connaissance de terrain permettant l'identification de tous les terriers concernés sont déterminantes.

L'efficacité de capture des blaireaux est donc très dépendante des moyens humains et peut varier d'un site à l'autre et d'une année à l'autre. Elle est conditionnée en France par la disponibilité de piégeurs non professionnels, qui est limitante dans certaines zones notamment en Nouvelle Aquitaine comme l'ont rapporté les personnes auditionnées.

Les experts recommandent de renforcer la coordination et l'animation locale des acteurs de terrain impliqués dans les mesures de lutte pour rationaliser les efforts. Les blaireaux semblent s'adapter également au piégeage, celui-ci devient donc moins efficace avec le temps, ce qui demande des efforts renouvelés. Professionnaliser partiellement l'activité de piégeage permettrait de pallier le manque de moyens locaux dans certaines zones et pour certaines années.

Pour mettre en œuvre ces recommandations, il sera toutefois nécessaire de disposer de moyens humains et organisationnels supérieurs à ceux disponibles aujourd'hui.

5 Concernant la vaccination des blaireaux

5.1 Objectifs

L'hypothèse d'une vaccination des blaireaux en France pose la question de définir les objectifs d'une telle action.

L'efficacité d'une vaccination dépend du vaccin lui-même et de la situation épidémiologique de la zone. De façon générale, elle serait maximale dans un contexte de prévalence élevée ou de progression non maîtrisable, ce qui n'est pas le cas de façon générale en France actuellement. La situation en France ne nécessite donc pas d'utiliser une vaccination généralisée des populations de blaireaux.

Une première possibilité serait d'appliquer la vaccination uniquement dans les zones où des cas de tuberculose sont toujours diagnostiqués chez les bovins et/ou les blaireaux malgré le déploiement sur plusieurs années des autres mesures possibles. La vaccination aurait alors pour

objectif de contribuer à améliorer la situation dans ces « points noirs ». Ces situations sont toutefois relativement ponctuelles.

Une deuxième possibilité serait d'appliquer la vaccination à plus large échelle dans les zones infectées peu denses ou en complément ou à la suite de l'abattage. En République d'Irlande, la vaccination est ainsi appliquée dans l'objectif de reconstituer des populations saines après un abattage. Cependant en France cette reconstitution de population ne s'applique pas, les densités n'étant probablement pas amenées à évoluer fortement. D'autre part, une vaccination ne serait probablement pas efficace si les animaux restent dans un milieu infecté, sauf à vacciner très largement et très régulièrement, ce qui implique de poursuivre les mesures sur toutes les sources d'infection y compris les bovins.

Enfin dans les zones sans infection confirmée des animaux sauvages, les experts considèrent que la vaccination n'aurait pas d'intérêt « préventif ».

5.2 Contraintes

La TB ne causant pas de mortalité importante, les blaireaux infectés restent atteints et contagieux pendant plusieurs années, tout en participant au renouvellement de la population. Les populations locales de blaireaux ont une densité variable, or l'efficacité d'un vaccin en faune sauvage est prédite pour être meilleure dans des populations à faible densité. Pour ces raisons, la vaccination devrait être appliquée dans des populations à faible densité, que cette faible densité soit spontanée ou due à des abattages.

A ce jour, on peut considérer que la vaccination n'est qu'à un stade expérimental, avec des limites importantes. Pour le vaccin oral, ces limites concernent l'obtention d'un vaccin inactivé efficace par cette voie, la mise au point d'un appât adapté aux blaireaux et la stratégie de déploiement. Le vaccin injectable a lui été testé sur le terrain dans d'autres pays et est donc envisageable à relativement court terme, contrairement au vaccin par voie orale. Il est cependant tributaire de la capture des animaux et ne pourrait être envisagé qu'à une échelle locale. Dans une hypothèse de déploiement à plus large échelle, seule la vaccination par voie orale serait envisageable, uniquement à moyen ou à long terme.

5.3 Conditions de mise en œuvre

Si les étapes techniques limitantes sont franchies, la vaccination pourrait être mise en œuvre sous certaines conditions :

- la vaccination devrait être appliquée en complément d'autres mesures, en particulier des mesures concernant les bovins, les autres espèces sauvages et l'interface, et devrait être accompagnée de surveillance épidémiologique. Les efforts portant sur la vaccination ne doivent en aucun cas contribuer à diminuer ceux portant sur d'autres secteurs de la lutte contre la TB bovine ;
- compte-tenu du caractère chronique de l'infection, une campagne de vaccination ne peut pas être ponctuelle mais devrait durer plusieurs années ;
- la densité de blaireaux est également un facteur important, la vaccination ne pourrait être envisagée qu'à des densités de population faibles, que cette situation soit spontanée ou à la suite d'abattage ;
- la vaccination devrait être accompagnée d'un suivi populationnel et épidémiologique, en particulier par le marquage et la recapture des animaux vaccinés. Le suivi permettrait d'évaluer l'efficacité, mais il devrait aussi permettre d'estimer le rapport coût-bénéfice de la vaccination.

La vaccination pourrait être d'abord envisagée, en association avec les mesures mentionnées ci-dessus, dans des cas ponctuels où l'infection persiste encore malgré l'élimination des blaireaux localement et les mesures de lutte mises en place chez les bovins (notion de « points noirs. »).

Seule la vaccination par voie injectable serait envisageable dans un délai court et pourrait être testée à titre expérimental dans une ou deux de ces zones restreintes (« points noirs »), en éliminant les blaireaux au plus près du foyer bovin et en les vaccinant en anneau autour du foyer. Un tel test devrait être conçu en prévoyant des moyens financiers mais aussi humains importants et exigerait notamment un piégeage professionnel.

Concernant la vaccination par voie orale, lorsqu'un vaccin sera disponible, sa stratégie d'utilisation devra faire l'objet d'une réflexion collective adaptée à la situation épidémiologique du moment.

6 Recommandations concernant les connaissances à améliorer

Plusieurs aspects de l'épidémiologie de la TB bovine restent imparfaitement connus, ce qui peut constituer des freins à la gestion sanitaire. Les connaissances pourraient être améliorées par plusieurs voies :

- Une caractérisation complète et systématique des souches de *M. bovis* isolées. Le LNR Tuberculose met actuellement en place le séquençage complet de toutes les souches isolées, à partir des animaux domestiques et sauvages. Associé à des informations sur les dates et lieux d'infection, ce typage permettra d'identifier les chaînes de transmission ou au moins de les approcher. Cette connaissance sera déterminante pour comprendre l'origine de chaque foyer. Le rôle épidémiologique de chaque population sauvage pourrait aussi être précisé. L'identification des chaînes de transmission est cependant dépendante de l'identification exhaustive de tous les cas, et donc de la qualité de la surveillance.
- Concernant le dépistage et le diagnostic de la TB chez les blaireaux, le GT souligne l'intérêt de conduire des recherches pour mieux estimer les caractéristiques des tests. En outre, les tests sérologiques actuellement disponibles sur le terrain ont une sensibilité limitée, dont il convient de tenir compte pour envisager leur utilisation, en fonction du type de programme considéré.
- Le rôle exact du Blaireau dans l'épidémiologie de la TB en France reste incomplètement caractérisé, notamment la dynamique des populations de blaireaux, et la dynamique de transmission de l'infection intra- et intergroupes, qui sont mal connues et probablement variables d'une zone à l'autre.
- En France actuellement, toutes les populations sauvages semblent jouer le rôle d'hôte de liaison, cependant dans certaines circonstances les mêmes espèces ont pu devenir des hôtes de maintien (le Blaireau en Angleterre, le Sanglier en Espagne, le Cerf en forêt de Brotonne-Mauny en France). Le Blaireau, le Sanglier, le Cerf et le Chevreuil font déjà l'objet d'une surveillance, et, des travaux sont en cours sur le Renard. La surveillance est indispensable et doit être poursuivie pour éventuellement détecter le passage d'une population du statut d'hôte de liaison à celui d'hôte de maintien et d'adapter les mesures de gestion le cas échéant.
- La vaccination est en cours de développement et demande des recherches complémentaires sur la production en grande quantité d'un vaccin oral stable dans l'environnement, sur la poursuite du développement de l'appât et la stratégie d'appâtage pour le vaccin oral, et sur l'efficacité du déploiement vaccinal dans le contexte populationnel et épidémiologique français. Des premiers tests de déploiement d'appâts en Côte-d'Or vont fournir des résultats sur la prise des appâts par les blaireaux et l'impact des espèces non cibles présentes dans cette zone. Dans un premier temps, cet aspect pourrait être abordé par la modélisation épidémiologique.
- L'effet précis des mesures de surveillance et de lutte appliquées sur le fonctionnement des populations et sur le risque de TB n'a pas été mesuré dans le contexte français de densité intermédiaire et de prévalence faible de la TB. En particulier, pour comprendre les effets des abattages sur le fonctionnement des populations et sur le risque de TB, il serait

pertinent de suivre, à une échelle locale et sur des pas de temps de plusieurs années, la composition des groupes et le statut infectieux de chacun des membres.

Au plan de l'application pratique des mesures, une meilleure connaissance des populations de blaireaux permettrait d'améliorer la faisabilité de plusieurs mesures et, en particulier, de mettre au point des méthodes standardisées simples d'estimation des densités, de trouver des pistes pour éviter que les terriers vides soient recolonisés, de mieux comprendre la réaction des blaireaux au piégeage.

Date de validation du rapport d'expertise collective par le groupe de travail et par le comité d'experts spécialisé : 03 07 2019

7 Bibliographie

7.1 Publications

- Aaris-Sørensen, Janne. 1995. "Road-kills of badgers (*Meles meles*) in Denmark." *Annales Zoologici Fennici* 32 (1):31-36.
- Abdou, Marwa., Klaas. Frankena, James. O'Keeffe et Andrew. W. Byrne. 2016. "Effect of culling and vaccination on bovine tuberculosis infection in a European badger (*Meles meles*) population by spatial simulation modelling." *Prev Vet Med* 125:19-30. doi: <https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2015.12.012>.
- Acevedo-Whitehouse, K., J. Vicente, C. Gortazar, U. Hofle, I. G. Fernandez-de-Mera et W. Amos. 2005. "Genetic resistance to bovine tuberculosis in the Iberian wild boar." *Mol Ecol* 14 (10):3209-17. doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02656.x.
- Acevedo, Pelayo., Pablo. González-Quirós, José. M. Prieto, Thomas. R. Etherington, Christian. Gortázar et Ana. Balseiro. 2014. "Generalizing and transferring spatial models: A case study to predict Eurasian badger abundance in Atlantic Spain." *Ecological Modelling* 275:1-8. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.12.011>.
- Afssa. 2008. Une méthode qualitative d'estimation du risque en santé animale. <https://www.anses.fr/fr/system/files/SANT-Ra-MethodeRisque.pdf>.
- Ahnlund, Hans. 1980. "Sexual maturity and breeding season of the badger, *Meles meles* in Sweden." *Journal of Zoology* 190 (1):77-95. doi: 10.1111/j.1469-7998.1980.tb01424.x.
- Allen, GM. 1988. "Tuberculosis in sheep—a very rare disease." *Surveillance* 15 (5):8-9.
- Amato, B., S. A. Mignacca, M. L. Pacciarini, M. Vitale, S. Antoci, S. Cucinotta, R. Puleio, E. Biasibetti, M. Fiasconaro, M. T. Capucchio et V. Di Marco Lo Presti. 2016. "An outbreak of bovine tuberculosis in a fallow deer herd (*Dama dama*) in Sicily." *Res Vet Sci* 106:116-20. doi: 10.1016/j.rvsc.2016.03.019.
- Anses. 2010. "Avis relatif à l'impact sur les mycobactéries d'une maturation des produits au lait cru de vache de plus de 60 jours (saisine 2010-SA-0295)" <https://www.anses.fr/fr/system/files/MIC2010sa0295.pdf>.
- Anses. 2011. Tuberculose bovine et faune sauvage. <https://www.anses.fr/fr/system/files/SANT2010sa0154Ra.pdf>.
- APHA. 2017. "Summary of badger control monitoring during 2017." https://assets.publishing.service.gov.uk/government/uploads/system/uploads/attachment_data/file/670223/badger-control-monitoring-summary-2017-final.pdf.
- APHA. 2018. Animal & Plant Health Agency (APHA) report on the delivery of badger trap and test operations on chronic TB breakdown farms in Wales in 2017 (TBOG0135).
- Aranaz, A., L. De Juan, N. Montero, C. Sanchez, M. Galka, C. Delso, J. Alvarez, B. Romero, J. Bezos, A. I. Vela, V. Briones, A. Mateos et L. Dominguez. 2004. "Bovine tuberculosis (*Mycobacterium bovis*) in wildlife in Spain." *J Clin Microbiol* 42 (6):2602-8. doi: 10.1128/jcm.42.6.2602-2608.2004.
- Aubry, P., L. Anstett, Y. Ferrand, F. Reitz, F. Klein, S. Ruetten, M. Sarasa, JP. Arnauduc et P. Migot. 2016. "Enquête nationale sur les tableaux de chasse à tir Saison 2013-2014. Résultats nationaux." *Faune Sauvage* 310, supplément janvier-mars.
- Aznar, I., K. Frankena, S. J. More, J. O'Keeffe, G. McGrath et M. C. M. de Jong. 2018. "Quantification of *Mycobacterium bovis* transmission in a badger vaccine field trial." *Prev Vet Med* 149:29-37. doi: 10.1016/j.prevetmed.2017.10.010.

- Balestrieri, Alessandro., Luigi. Remonti, Alain. C. Frantz, Enrica. Capelli, Michele. Zenato, Ettore. E. Dettori, Franca. Guidali et Claudio. Prigioni. 2010. "Efficacy of passive hair-traps for the genetic sampling of a low-density badger population." *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 21 (2). doi: 10.4404/hystrix-21.2-4556.
- Balestrieri, Alessandro., Luigi. Remonti et Claudio. Prigioni. 2011. "Observations on marking behaviour in a low-density population of European badgers (*Meles meles*)." *acta ethologica* 14 (2):65-68. doi: 10.1007/s10211-011-0093-x.
- Balseiro, A., P. Gonzalez-Quiros, O. Rodriguez, M. Francisca Copano, I. Merediz, L. de Juan, M. A. Chambers, R. J. Delahay, N. Marreros, L. J. Royo, J. Bezos, J. M. Prieto et C. Gortazar. 2013. "Spatial relationships between Eurasian badgers (*Meles meles*) and cattle infected with *Mycobacterium bovis* in Northern Spain." *Vet J* 197 (3):739-45. doi: 10.1016/j.tvjl.2013.03.017.
- Balseiro, A., O. Rodriguez, P. Gonzalez-Quiros, I. Merediz, I. A. Sevilla, D. Dave, D. J. Dalley, S. Lesellier, M. A. Chambers, J. Bezos, M. Munoz, R. J. Delahay, C. Gortazar et J. M. Prieto. 2011. "Infection of Eurasian badgers (*Meles meles*) with *Mycobacterium bovis* and *Mycobacterium avium* complex in Spain." *Vet J* 190 (2):e21-5. doi: 10.1016/j.tvjl.2011.04.012.
- Barbier, E. 2016. "Prévalence de *Mycobacterium bovis* dans les agroécosystèmes : analyse de réservoirs environnementaux potentiels (sol, eau douce, faune du sol et faune aquatique) et traçage de la circulation de cette bactérie entre les différents compartiments." Université de Bourgogne.
- Barbier, E., M. L. Boschioli, E. Gueneau, M. Rochelet, A. Payne, K. de Cruz, A. L. Blieux, C. Fossot et A. Hartmann. 2016. "First molecular detection of *Mycobacterium bovis* in environmental samples from a French region with endemic bovine tuberculosis." *J Appl Microbiol* 120 (5):1193-207. doi: 10.1111/jam.13090.
- Barbier, E., B. Chantemesse, M. Rochelet, L. Fayolle, L. Bollache, M. L. Boschioli et A. Hartmann. 2016. "Rapid dissemination of *Mycobacterium bovis* from cattle dung to soil by the earthworm *Lumbricus terrestris*." *Vet Microbiol* 186:1-7. doi: 10.1016/j.vetmic.2016.01.025.
- Barbier, E., M. Rochelet, L. Gal, M. L. Boschioli et A. Hartmann. 2017. "Impact of temperature and soil type on *Mycobacterium bovis* survival in the environment." *PLoS One* 12 (4):e0176315. doi: 10.1371/journal.pone.0176315.
- Bekara, M. E., L. Azizi, J. J. Benet et B. Durand. 2016. "Spatial-temporal Variations of Bovine Tuberculosis Incidence in France between 1965 and 2000." *Transbound Emerg Dis* 63 (1):101-13. doi: 10.1111/tbed.12224.
- Benet, Jean-Jacques., María-Laura. Boschioli, Barbara. Dufour et Bruno. Garin-Bastuji. 2006. *Lutte contre la tuberculose bovine en France de 1954 à 2004 : Analyse de la pertinence épidémiologique de l'évolution de la réglementation*. Traduit par. Edité. Vol. 50.
- Benka, V. A. et J. K. Levy. 2015. "Vaccines for feline contraception: GonaCon GnRH-hemocyanin conjugate immunocontraceptive." *J Feline Med Surg* 17 (9):758-65. doi: 10.1177/1098612x15594989.
- Benton, C. H., R. J. Delahay, A. Robertson, R. A. McDonald, A. J. Wilson, T. A. Burke et D. Hodgson. 2016. "Blood thicker than water: kinship, disease prevalence and group size drive divergent patterns of infection risk in a social mammal." *Proc Biol Sci* 283 (1835). doi: 10.1098/rspb.2016.0798.
- Benton, C. et G. Wilson. 2015. Badger Vaccine Deployment Project Final Lessons Learned Report. 28p. https://assets.publishing.service.gov.uk/government/uploads/system/uploads/attachment_data/file/486330/bvdp-lessons-learned-report.pdf.
- Bezoz, J., J. Alvarez, B. Romero, A. Aranaz et Ld Juan. 2012. "Tuberculosis in goats: assessment of current in vivo cell-mediated and antibody-based diagnostic assays." *Vet J* 191 (2):161-5. doi: 10.1016/j.tvjl.2011.02.010.
- Böhm, Monika, Michael R. Hutchings et Piran C. L. White. 2009. "Contact Networks in a Wildlife-Livestock Host Community: Identifying High-Risk Individuals in the Transmission of Bovine TB among Badgers and Cattle." *PLoS One* 4 (4):e5016. doi: 10.1371/journal.pone.0005016.
- Bouchez-Zacria, M., A. Courcoul et B. Durand. 2018. "The Distribution of Bovine Tuberculosis in Cattle Farms Is Linked to Cattle Trade and Badger-Mediated Contact Networks in South-Western France, 2007-2015." *Front Vet Sci* 5:173. doi: 10.3389/fvets.2018.00173.
- Bouchez-Zacria, Malika, Aurélie Courcoul, Pierre Jabert, Céline Richomme et Benoit Durand. 2017. "Environmental determinants of the *Mycobacterium bovis* concomitant infection in cattle and badgers in France." *European Journal of Wildlife Research* 63 (5):74. doi: 10.1007/s10344-017-1131-4.

- Boukary, A. R., E. Thys, L. Rigouts, F. Matthys, D. Berkvens, I. Mahamadou, A. Yenikoye et C. Saegerman. 2012. "Risk factors associated with bovine tuberculosis and molecular characterization of *Mycobacterium bovis* strains in urban settings in Niger." *Transbound Emerg Dis* 59 (6):490-502. doi: 10.1111/j.1865-1682.2011.01302.x.
- Bourne, F. J., D. R. Cox, C. A. Donnelly, G. Gettinby, J. P. McInerney, W.I. Morrison et R. Woodroffe. 2007. Bovine tuberculosis: the scientific evidence. A Science Base for a Sustainable Policy to Control TB in Cattle. An Epidemiological Investigation into Bovine Tuberculosis. Final report of the independent scientific group (ISG) on cattle TB. DEFRA London.
- https://webarchive.nationalarchives.gov.uk/20081108133322/http://www.defra.gov.uk/animalh/tb/isg/pdf/final_report.pdf.
- Brøseth, H., K. Bevinger et B. Knutsen. 1997. *Function of multiple badger (*Meles meles*) setts: distribution and utilisation*. Traduit par. Edité. Vol. 3: BIOONE.
- Broughan, J. M., J. Judge, E. Ely, R. J. Delahay, G. Wilson, R. S. Clifton-Hadley, A. V. Goodchild, H. Bishop, J. E. Parry et S. H. Downs. 2016. "A review of risk factors for bovine tuberculosis infection in cattle in the UK and Ireland." *Epidemiology and Infection* 144 (14):2899-2926. doi: 10.1017/s095026881600131x.
- Brunton, Lucy. A., Christl. A. Donnelly, Heather. O'Connor, Alison. Prosser, Stuart. Ashfield, Adam. Ashton, Paul. Upton, Andrew. Mitchell, Anthony. V. Goodchild, Jessica. E. Parry et Sara. H. Downs. 2017. "Assessing the effects of the first 2 years of industry-led badger culling in England on the incidence of bovine tuberculosis in cattle in 2013-2015." *Ecology and Evolution* 7 (18):7213-7230. doi: 10.1002/ece3.3254.
- Buckland, S.T., D.R. Anderson, K.P. Burnham et J.L. Laake. 1993. "Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations. *Biometrics*. 50. 10.2307/2532812. ."
- Byrne, A. W., K. Kenny, U. Fogarty, J. J. O'Keeffe, S. J. More, G. McGrath, M. Teeling, S. W. Martin et I. R. Dohoo. 2015. "Spatial and temporal analyses of metrics of tuberculosis infection in badgers (*Meles meles*) from the Republic of Ireland: Trends in apparent prevalence." *Prev Vet Med* 122 (3):345-54. doi: 10.1016/j.prevetmed.2015.10.013.
- Byrne, Andrew W., D. Paddy. Sleeman, James. O'Keeffe et John. Davenport. 2012. *The ecology of the European badger (Meles meles) in Ireland: a review*. Traduit par. Edité. Vol. 112B.
- Byrne, Andrew. W., Pelayo. Acevedo, Stuart. Green et James. O'Keeffe. 2014. "Estimating badger social-group abundance in the Republic of Ireland using cross-validated species distribution modelling." *Ecological Indicators* 43:94-102. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.02.024>.
- Byrne, Andrew. W., James. O'Keeffe, Stuart. Green, D. Paddy. Sleeman, Leigh A. L. Corner, Eamonn. Gormley, Denise. Murphy, S. Wayne. Martin et John. Davenport. 2012. "Population estimation and trappability of the European badger (*Meles meles*): implications for tuberculosis management." *PLoS One* 7 (12):e50807-e50807. doi: 10.1371/journal.pone.0050807.
- Byrne, Andrew. W., James. O'Keeffe, D. Paddy. Sleeman, John. Davenport et S. Wayne. Martin. 2013. "Impact of culling on relative abundance of the European badger (*Meles meles*) in Ireland." *European Journal of Wildlife Research* 59 (1):25-37. doi: 10.1007/s10344-012-0643-1.
- Byrne, Andrew. W., John. L. Quinn, James. J. O'Keeffe, Stuart. Green, D. Paddy Sleeman., S. Wayne Martin et John. Davenport. 2014. "Large-scale movements in European badgers: has the tail of the movement kernel been underestimated?" *Journal of Animal Ecology* 83 (4):991-1001. doi: 10.1111/1365-2656.12197.
- Calenge, C., M. Albaret, F. Léger, J.M. Vandell, J. Chadoeuf, C. Giraud, S. Huet, R. Julliard, P. Monestiez, J. Piffady, D. Pinaud et S. Ruetten. 2016. "Premières cartes d'abondance relative de six mustélidés en France." *Faune Sauvage* (310):17-23.
- Calenge, Clément., Joël. Chadoeuf, Christophe. Giraud, Sylvie. Huet, Romain. Julliard, Pascal. Monestiez, Jérémy. Piffady, David. Pinaud et Sandrine. Ruetten. 2015. "The Spatial Distribution of Mustelidae in France." *PLoS One* 10 (3):e0121689. doi: 10.1371/journal.pone.0121689.
- Caron, A., J. Cappelle, G. S. Cumming, M. de Garine-Wichatitsky et N. Gaidet. 2015. "Bridge hosts, a missing link for disease ecology in multi-host systems." *Vet Res* 46:83. doi: 10.1186/s13567-015-0217-9.
- Carpenter, Petra. J., Lisa. C. Pope, Carolyn. Greig, Deborah. A. Dawson, Lucy. M. Rogers, Kristien. Erven, Gavin. J. Wilson, Richard. J. Delahay, Chris. L. Cheeseman et Terry. Burke. 2005. "Mating system

- of the Eurasian badger, *Meles meles*, in a high density population." *Mol Ecol* 14 (1):273-284. doi: 10.1111/j.1365-294X.2004.02401.x.
- Carter, S. P., R. J. Delahay, G. C. Smith, D. W. Macdonald, P. Riordan, T. R. Etherington, E. R. Pimley, N. J. Walker et C. L. Cheeseman. 2007. "Culling-induced social perturbation in Eurasian badgers *Meles meles* and the management of TB in cattle: an analysis of a critical problem in applied ecology." *Proc Biol Sci* 274 (1626):2769-77. doi: 10.1098/rspb.2007.0998.
- Carter, Stephen. P., Mark. A. Chambers, Stephen. P. Rushton, Mark. D. F. Shirley, Pia. Schuchert, Stéphane. Pietravalle, Alistair. Murray, Fiona. Rogers, George. Gettinby, Graham. C. Smith, Richard. J. Delahay, R. Glyn. Hewinson et Robbie. A. McDonald. 2012. "BCG Vaccination Reduces Risk of Tuberculosis Infection in Vaccinated Badgers and Unvaccinated Badger Cubs." *PLoS One* 7 (12):e49833. doi: 10.1371/journal.pone.0049833.
- Carter, Stephen. P., Andrew. Robertson, Kate. L. Palphramand, Mark. A. Chambers, Robbie. A. McDonald et Richard. J. Delahay. 2018. "Bait uptake by wild badgers and its implications for oral vaccination against tuberculosis." *PLoS One* 13 (11):e0206136-e0206136. doi: 10.1371/journal.pone.0206136.
- Castillo, L., P. Fernandez-Llario, C. Mateos, J. Carranza, J. M. Benitez-Medina, W. Garcia-Jimenez, F. Bermejo-Martin et J. Hermoso de Mendoza. 2011. "Management practices and their association with *Mycobacterium tuberculosis* complex prevalence in red deer populations in Southwestern Spain." *Prev Vet Med* 98 (1):58-63. doi: 10.1016/j.prevetmed.2010.11.008.
- CCMSA. 2018. Suivi médical des travailleurs après exposition à la tuberculose bovine. Recommandations 2018. <https://ssa.msa.fr/wp-content/uploads/2018/12/Suivi-medical-des-travailleurs-apres-exposition-a-la-tuberculose-bovine.pdf>.
- Černá, Petra., Conor. O'Halloran, Olga. SjatkovskaJ et Daniëlle. A. Gunn-Moore. 2019. "Outbreak of tuberculosis caused by *Mycobacterium bovis* in a cattery of Abyssinian cats in Italy." *Transbound Emerg Dis* 66 (1):250-258. doi: 10.1111/tbed.13010.
- Chambers, M. A. 2013. "Review of the diagnosis of tuberculosis in non-bovid wildlife species using immunological methods--an update of published work since 2009." *Transbound Emerg Dis* 60 Suppl 1:14-27. doi: 10.1111/tbed.12094.
- Chambers, M. A., S. P. Carter, G. J. Wilson, G. Jones, E. Brown, R. G. Hewinson et M. Vordermeier. 2014. "Vaccination against tuberculosis in badgers and cattle: an overview of the challenges, developments and current research priorities in Great Britain." *Vet Rec* 175 (4):90-6. doi: 10.1136/vr.102581.
- Chambers, M. A., T. Crawshaw, S. Waterhouse, R. Delahay, R. G. Hewinson et K. P. Lyashchenko. 2008. "Validation of the BrockTB stat-pak assay for detection of tuberculosis in Eurasian badgers (*Meles meles*) and influence of disease severity on diagnostic accuracy." *J Clin Microbiol* 46 (4):1498-500. doi: 10.1128/jcm.02117-07.
- Chambers, M. A., F. Rogers, R. J. Delahay, S. Lesellier, R. Ashford, D. Dalley, S. Gowtage, D. Dave, S. Palmer, J. Brewer, T. Crawshaw, R. Clifton-Hadley, S. Carter, C. Cheeseman, C. Hanks, A. Murray, K. Palphramand, S. Pietravalle, G. C. Smith, A. Tomlinson, N. J. Walker, G. J. Wilson, L. A. Corner, S. P. Rushton, M. D. Shirley, G. Gettinby, R. A. McDonald et R. G. Hewinson. 2011. "Bacillus Calmette-Guerin vaccination reduces the severity and progression of tuberculosis in badgers." *Proc Biol Sci* 278 (1713):1913-20. doi: 10.1098/rspb.2010.1953.
- Chambers, Mark. A., Frank. Aldwell, Gareth. A. Williams, Si. Palmer, Sonya. Gowtage, Roland. Ashford, Deanna. J. Dalley, Dipesh. Davé, Ute. Weyer, Francisco. J. Salguero, Alejandro. Nunez, Allan. K. Nadian, Timothy. Crawshaw, Leigh. A. L. Corner et Sandrine. Lesellier. 2017. "The Effect of Oral Vaccination with *Mycobacterium bovis* BCG on the Development of Tuberculosis in Captive European Badgers (*Meles meles*)." *Frontiers in cellular and infection microbiology* 7:6-6. doi: 10.3389/fcimb.2017.00006.
- Chomel, B. B. 2014. "Emerging and Re-Emerging Zoonoses of Dogs and Cats." *Animals (Basel)* 4 (3):434-45. doi: 10.3390/ani4030434.
- Cirillo, J. D., S. Falkow, L. S. Tompkins et L. E. Bermudez. 1997. "Interaction of *Mycobacterium avium* with environmental amoebae enhances virulence." *Infect Immun* 65 (9):3759-67.
- Clarke, G. Philip., Piran. C. L. White et Stephen. Harris. 1998. "Effects of roads on badger *Meles meles* populations in south-west England." *Biological Conservation* 86 (2):117-124. doi: [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(98\)00018-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00018-4).

- Clifton-Hadley, R. S., J. W. Wilesmith, M. S. Richards, P. Upton et S. Johnston. 1995. "The occurrence of *Mycobacterium bovis* infection in cattle in and around an area subject to extensive badger (*Meles meles*) control." *Epidemiol Infect* 114 (1):179-93.
- Conlan, A. J., T. J. McKinley, K. Karolemeas, E. B. Pollock, A. V. Goodchild, A. P. Mitchell, C. P. Birch, R. S. Clifton-Hadley et J. L. Wood. 2012. "Estimating the hidden burden of bovine tuberculosis in Great Britain." *PLoS Comput Biol* 8 (10):e1002730. doi: 10.1371/journal.pcbi.1002730.
- Cordes, D., J. A. Bullians, D. E. Lake et M. E. Carter. 1981. "Observations on tuberculosis caused by *Mycobacterium bovis* in sheep." *N Z Vet J* 29 (4):60-62. doi: 10.1080/00480169.1981.34798.
- Corner, L. A. 2006. "The role of wild animal populations in the epidemiology of tuberculosis in domestic animals: how to assess the risk." *Vet Microbiol* 112 (2-4):303-12. doi: 10.1016/j.vetmic.2005.11.015.
- Corner, L. A., E. Costello, S. Lesellier, D. O'Meara et E. Gormley. 2008. "Vaccination of European badgers (*Meles meles*) with BCG by the subcutaneous and mucosal routes induces protective immunity against endobronchial challenge with *Mycobacterium bovis*." *Tuberculosis (Edinb)* 88 (6):601-9. doi: 10.1016/j.tube.2008.03.002.
- Corner, L. A., E. Costello, S. Lesellier, D. O'Meara, D. P. Sleeman et E. Gormley. 2007. "Experimental tuberculosis in the European badger (*Meles meles*) after endobronchial inoculation of *Mycobacterium bovis*: I. Pathology and bacteriology." *Res Vet Sci* 83 (1):53-62. doi: 10.1016/j.rvsc.2006.10.016.
- Corner, L. A., E. Costello, D. O'Meara, S. Lesellier, F. E. Aldwell, M. Singh, R. G. Hewinson, M. A. Chambers et E. Gormley. 2010. "Oral vaccination of badgers (*Meles meles*) with BCG and protective immunity against endobronchial challenge with *Mycobacterium bovis*." *Vaccine* 28 (38):6265-72. doi: 10.1016/j.vaccine.2010.06.120.
- Corner, L. A., D. Murphy et E. Gormley. 2010. "*Mycobacterium bovis* infection in the Eurasian badger (*Meles meles*): the disease, pathogenesis, epidemiology and control." *J Comp Pathol* 144 (1):1-24. doi: 10.1016/j.jcpa.2010.10.003.
- Corner, L. A., D. O'Meara, E. Costello, S. Lesellier et E. Gormley. 2012. "The distribution of *Mycobacterium bovis* infection in naturally infected badgers." *Vet J* 194 (2):166-72. doi: 10.1016/j.tvjl.2012.03.013.
- Corner, Leigh. A. L., Lynsey. J. Stuart, David. J. Kelly et Nicola. M. Marples. 2015. "Reproductive Biology Including Evidence for Superfetation in the European Badger *Meles meles* (Carnivora: Mustelidae)." *PLoS One* 10 (10):e0138093. doi: 10.1371/journal.pone.0138093.
- Courcoul, A., J. L. Moyon, L. Brugere, S. Faye, S. Henault, H. Gares et M. L. Boschioli. 2014. "Estimation of sensitivity and specificity of bacteriology, histopathology and PCR for the confirmatory diagnosis of bovine tuberculosis using latent class analysis." *PLoS One* 9 (3):e90334. doi: 10.1371/journal.pone.0090334.
- Cousins, D. V. 2001. "*Mycobacterium bovis* infection and control in domestic livestock." *Rev Sci Tech* 20 (1):71-85.
- Cowie, Catherine. E., Michael. R. Hutchings, Jose. Angel. Barasona, Christian. Gortázar, Joaquín. Vicente et Piran. C. L. White. 2016. "Interactions between four species in a complex wildlife: livestock disease community: implications for *Mycobacterium bovis* maintenance and transmission." *European Journal of Wildlife Research* 62 (1):51-64. doi: 10.1007/s10344-015-0973-x.
- Crawshaw, T. R., I. B. Griffiths et R. S. Clifton-Hadley. 2008. "Comparison of a standard and a detailed postmortem protocol for detecting *Mycobacterium bovis* in badgers." *Vet Rec* 163 (16):473-7.
- Cresswell, W. J., S. Harris, C. L. Cheeseman et P. J. Mallinson. 1992. "To breed or not to breed: an analysis of the social and density-dependent constraints on the fecundity of female badgers (*Meles meles*)." *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 338 (1286):393-407. doi: 10.1098/rstb.1992.0157.
- DAFM. 2018. Ireland's bovine TB eradication Programme 2018 Overview. Department of agriculture, food and the marine (DAFM) <https://www.agriculture.gov.ie/media/migration/animalhealthwelfare/diseasecontrols/tuberculosis/tbforum/IrelandsBovineTBERadicationProgramme2018Overview210818.pdf>.
- Dalley, D., D. Dave, S. Lesellier, S. Palmer, T. Crawshaw, R. G. Hewinson et M. Chambers. 2008. "Development and evaluation of a gamma-interferon assay for tuberculosis in badgers (*Meles meles*)." *Tuberculosis (Edinb)* 88 (3):235-43. doi: 10.1016/j.tube.2007.11.001.

- de Lisle, G. W., D. M. Collins, A. S. Loveday, W. A. Young et A. F. Julian. 1990. "A report of tuberculosis in cats in New Zealand, and the examination of strains of *Mycobacterium bovis* by DNA restriction endonuclease analysis." *N Z Vet J* 38 (1):10-13. doi: 10.1080/00480169.1990.35606.
- Dean, G. S., S. G. Rhodes, M. Coad, A. O. Whelan, P. J. Cockle, D. J. Clifford, R. G. Hewinson et H. M. Vordermeier. 2005. "Minimum infective dose of *Mycobacterium bovis* in cattle." *Infect Immun* 73 (10):6467-71. doi: 10.1128/iai.73.10.6467-6471.2005.
- Decors, A., J. Hars, E. Faure, T. Quintaine, J.Y. Chollet et S. Rossi. 2015. "Le réseau SAGIR : un outil de vigilance vis à vis des agents pathogènes exotiques." *Bull. Epid. Santé Anim. Alim.* (66):35-39.
- DEFRA. 2008. "Feral wild boar in England: an action plan."
- Defra. 2015. A study to comparatively assess diagnostic methods for detection of *M. bovis* in badger faeces. <http://randd.defra.gov.uk/Default.aspx?Menu=Menu&Module=More&Location=None&ProjectID=19296&FromSearch=Y&Publisher=1&SearchText=SE3289&SortString=ProjectCode&SortOrder=Asc&Paging=10#Description>.
- Delafont, V., A. Samba-Louaka, E. Cambau, D. Bouchon, L. Moulin et Y. Hechard. 2017. "Mycobacterium *llatzerense*, a waterborne Mycobacterium, that resists phagocytosis by *Acanthamoeba castellanii*." *Sci Rep* 7:46270. doi: 10.1038/srep46270.
- Delahay, R. J., A. N. De Leeuw, A. M. Barlow, R. S. Clifton-hadley et C. L. Cheeseman. 2002. "The status of *Mycobacterium bovis* infection in UK wild mammals: a review." *Vet J* 164 (2):90-105.
- Delahay, R. J., G. C. Smith, A. M. Barlow, N. Walker, A. Harris, R. S. Clifton-Hadley et C. L. Cheeseman. 2007. "Bovine tuberculosis infection in wild mammals in the South-West region of England: a survey of prevalence and a semi-quantitative assessment of the relative risks to cattle." *Vet J* 173 (2):287-301. doi: 10.1016/j.tvjl.2005.11.011.
- Delahay, R. J., N. J. Walker, G. J. Forrester, B. Harmsen, P. Riordan, D. W. Macdonald, C. Newman et C. L. Cheeseman. 2006. "Demographic correlates of bite wounding in Eurasian badgers, *Meles meles* L., in stable and perturbed populations." *Animal Behaviour* 71 (5):1047-1055. doi: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.07.018>.
- Delahay, R. J., N. Walker, G. C. Smith, D. Wilkinson, R. S. Clifton-Hadley, C. L. Cheeseman, A. J. Tomlinson et M. A. Chambers. 2013. "Long-term temporal trends and estimated transmission rates for *Mycobacterium bovis* infection in an undisturbed high-density badger (*Meles meles*) population." *Epidemiology and Infection* 141 (7):1445-56. doi: 10.1017/s0950268813000721.
- Diez-Delgado, I., I. A. Sevilla, B. Romero, E. Tanner, J. A. Barasona, A. R. White, P. W. W. Lurz, M. Boots, J. de la Fuente, L. Dominguez, J. Vicente, J. M. Garrido, R. A. Juste, A. Aranaz et C. Gortazar. 2018. "Impact of piglet oral vaccination against tuberculosis in endemic free-ranging wild boar populations." *Prev Vet Med* 155:11-20. doi: 10.1016/j.prevetmed.2018.04.002.
- Do Linh San, Emmanuel., Nicola. Ferrari et Jean-Marc. Weber. 2007. "Socio-spatial organization of Eurasian badgers (*Meles meles*) in a low-density population of central Europe." *Canadian Journal of Zoology* 85 (9):973-984.
- Donnelly, C. A., G. Wei, W. T. Johnston, D. R. Cox, R. Woodroffe, F. J. Bourne, C. L. Cheeseman, R. S. Clifton-Hadley, G. Gettinby, P. Gilks, H. E. Jenkins, A. M. Le Fevre, J. P. McInerney et W. I. Morrison. 2007. "Impacts of widespread badger culling on cattle tuberculosis: concluding analyses from a large-scale field trial." *Int J Infect Dis* 11 (4):300-8. doi: 10.1016/j.ijid.2007.04.001.
- Drancourt, M. 2014. "Looking in amoebae as a source of mycobacteria." *Microb Pathog* 77:119-24. doi: 10.1016/j.micpath.2014.07.001.
- Drewe, J. A., H. M. O'Connor, N. Weber, R. A. McDonald et R. J. Delahay. 2013. "Patterns of direct and indirect contact between cattle and badgers naturally infected with tuberculosis." *Epidemiology and Infection* 141 (7):1467-75. doi: 10.1017/s0950268813000691.
- Duffield, B. J. et D. A. Young. 1985. "Survival of *Mycobacterium bovis* in defined environmental conditions." *Vet Microbiol* 10 (2):193-7.
- Ellis, M.D., S. Davies, I.A.P. McCandlish, R. Monies, K. Jahans et R. de la Rua-Domenech. 2006. "*Mycobacterium bovis* infection in a dog." *Vet Rec* 2006 v.159 no.2 (no. 2):pp. 46-48. doi: 10.1136/vr.159.2.46.
- Ellwood, Stephen. A., Chris. Newman, Robert. A. Montgomery, Vincenzo. Nicosia, Christina. D. Buesching, Andrew. Markham, Cecilia. Mascolo, Niki. Trigoni, Bence. Pasztor, Vladimir. Dyo, Vito. Latora, Sandra. E. Baker et David. W. Macdonald. 2017. "An active-radio-frequency-identification system

- capable of identifying co-locations and social-structure: Validation with a wild free-ranging animal." *Methods in Ecology and Evolution* 8 (12):1822-1831. doi: 10.1111/2041-210x.12839.
- Erwin, P. C., D. A. Bemis, D. I. Mawby, S. B. McCombs, L. L. Sheeler, I. M. Himelright, S.K. Halford, L. Diem, B. Metchock, T. F. Jones, M. G. Schilling et B. V. Thomsen. 2004. "Mycobacterium tuberculosis Transmission from Human to Canine." *Emerging Infectious Disease journal* 10 (12):2258. doi: 10.3201/eid1012.040094.
- Eves, J.A. 1999. "Impact of badger removal on bovine tuberculosis in East County." *Ir. Vet. J.* 52:199-203.
- Fenton, A. et A. B. Pedersen. 2005. "Community epidemiology framework for classifying disease threats." *Emerg Infect Dis* 11 (12):1815-21. doi: 10.3201/eid1112.050306.
- Feore, S. et W. I. Montgomery. 1999. "Habitat effects on the spatial ecology of the European badger (*Meles meles*)." *Journal of Zoology* 247 (4):537-549. doi: undefined.
- Fine, A. E., C. A. Bolin, J. C. Gardiner et J. B. Kaneene. 2011. "A Study of the Persistence of *Mycobacterium bovis* in the Environment under Natural Weather Conditions in Michigan, USA." *Vet Med Int* 2011:765430. doi: 10.4061/2011/765430.
- Fischer, A., V. A. Benka, J. R. Briggs, M. A. Driancourt, J. Maki, D. S. Mora, K. N. Morris, K. A. Myers, L. Rhodes, L. M. Vansandt, G. R. Weedon, J. Wolf et J. K. Levy. 2018. "Effectiveness of GonaCon as an immunocontraceptive in colony-housed cats." *J Feline Med Surg* 20 (8):786-792. doi: 10.1177/1098612x18758549.
- Foyle, K. L., R. J. Delahay et G. Massei. 2010. "Isolation of *Mycobacterium bovis* from a feral wild boar (*Sus scrofa*) in the UK." *Vet Rec* 166 (21):663-4. doi: 10.1136/vr.c2681.
- Franquet, N., C. Chartier, C. Karoui et ML. Boschioli. 2008. "Tuberculose dans un cheptel caprin: étude d'un cas." *Bull GTV*:67-72.
- Frantz, A. C., E. Do Linh San, L. C. Pope et T. Burke. 2010. "Using genetic methods to investigate dispersal in two badger (*Meles meles*) populations with different ecological characteristics." *Heredity (Edinb)* 104 (5):493-501. doi: 10.1038/hdy.2009.136.
- Frantz, A. C., L. C. Pope, P. J. Carpenter, T. J. Roper, G. J. Wilson, R. J. Delahay et T. Burke. 2003. "Reliable microsatellite genotyping of the Eurasian badger (*Meles meles*) using faecal DNA." *Mol Ecol* 12 (6):1649-61.
- Frantz, A. C., L. C. Pope, T. R. Etherington, G. J. Wilson et T. Burke. 2010. "Using isolation-by-distance-based approaches to assess the barrier effect of linear landscape elements on badger (*Meles meles*) dispersal." *Mol Ecol* 19 (8):1663-74. doi: 10.1111/j.1365-294X.2010.04605.x.
- Frantz, Alain. C., Michel. Schaul, Lisa. C. Pope, Fred. Fack, Laurent. Schley, Claude. P. Muller et Timothy. J. Roper. 2004. "Estimating population size by genotyping remotely plucked hair: the Eurasian badger." *Journal of Applied Ecology* 41 (5):985-995. doi: doi:10.1111/j.0021-8901.2004.00951.x.
- Fromont, E. et S. Rossi. 2000. "Echantillonnage en faune sauvage: quelques questions sur la taille d'échantillon." *Epidémiologie et Santé Animale* 37 (11):9.
- Furphy, C., E. Costello, D. Murphy, L. A. Corner et E. Gormley. 2012. "DNA Typing of *Mycobacterium bovis* Isolates from Badgers (*Meles meles*) Culled from Areas in Ireland with Different Levels of Tuberculosis Prevalence." *Vet Med Int* 2012:742478. doi: 10.1155/2012/742478.
- Gallagher, J., R. H. Muirhead, J. M. Daykin, J. A. Smith, S. D. Beavan, J. Kirkham, A. T. Turnball et J. I. Davies. 2005. "Bovine TB and badgers." *Vet Rec* 156 (17):555-6.
- Gallagher, J. et R. S. Clifton-Hadley. 2000. "Tuberculosis in badgers; a review of the disease and its significance for other animals." *Res Vet Sci* 69 (3):203-17. doi: 10.1053/rvsc.2000.0422.
- Gallagher, J., R. Monies, M. Gavier-Widen et B. Rule. 1998. "Role of infected, non-diseased badgers in the pathogenesis of tuberculosis in the badger." *Vet Rec* 142 (26):710-4.
- Gannon, B. W., C. M. Hayes et J. M. Roe. 2007. "Survival rate of airborne *Mycobacterium bovis*." *Res Vet Sci* 82 (2):169-172. doi: <https://doi.org/10.1016/j.rvsc.2006.07.011>.
- Garrido, J. M., I. A. Sevilla, B. Beltran-Beck, E. Minguíjon, C. Ballesteros, R. C. Galindo, M. Boadella, K. P. Lyashchenko, B. Romero, M. V. Geijo, F. Ruiz-Fons, A. Aranaz, R. A. Juste, J. Vicente, J. de la Fuente et C. Gortazar. 2011. "Protection against tuberculosis in Eurasian wild boar vaccinated with heat-inactivated *Mycobacterium bovis*." *PLoS One* 6 (9):e24905. doi: 10.1371/journal.pone.0024905.

- Gaughran, A., D. J. Kelly, T. MacWhite, E. Mullen, P. Maher, M. Good et N. M. Marples. 2018. "Super-ranging. A new ranging strategy in European badgers." *PLoS One* 13 (2):e0191818. doi: 10.1371/journal.pone.0191818.
- Gavier-Widen, D., M. A. Chambers, N. Palmer, D. G. Newell et R. G. Hewinson. 2001. "Pathology of natural *Mycobacterium bovis* infection in European badgers (*Meles meles*) and its relationship with bacterial excretion." *Vet Rec* 148 (10):299-304. doi: 10.1136/vr.148.10.299.
- Gavier-Widen, D., M. M. Cooke, J. Gallagher, M. A. Chambers et C. Gortazar. 2009. "A review of infection of wildlife hosts with *Mycobacterium bovis* and the diagnostic difficulties of the 'no visible lesion' presentation." *N Z Vet J* 57 (3):122-31. doi: 10.1080/00480169.2009.36891.
- Gay, G., H. M. Burbidge, P. Bennett, S. G. Fenwick, C. Dupont et A. Murray. 2000. "Pulmonary *Mycobacterium bovis* infection in a dog." *N Z Vet J* 48 (3):78-81. doi: 10.1080/00480169.2000.36164.
- Genov, I. 1965. "The effects of certain physical and chemical agents on *Mycobacterium tuberculosis*." *Veteriárni Med. Nauk. Sofia* 2:97-107.
- Godfray. 2018. "Bovine TB strategy review. <https://www.gov.uk/government/publications/a-strategy-for-achieving-bovine-tuberculosis-free-status-for-england-2018-review>."
- Gormley, E. et J. D. Collins. 2000. "The development of wildlife control strategies for eradication of tuberculosis in cattle in Ireland." *Tuber Lung Dis* 80 (4-5):229-36. doi: 10.1054/tuld.2000.0250.
- Gormley, E. et L. A. Corner. 2011. "Control of tuberculosis in badgers by vaccination: where next?" *Vet J* 189 (3):239-41. doi: 10.1016/j.tvjl.2011.03.007.
- Gormley, E. et L. A. L. Corner. 2017. "Pathogenesis of *Mycobacterium bovis* Infection: the Badger Model As a Paradigm for Understanding Tuberculosis in Animals." *Front Vet Sci* 4:247. doi: 10.3389/fvets.2017.00247.
- Gormley, E., D. Ni Bhuachalla, J. O'Keeffe, D. Murphy, F. E. Aldwell, T. Fitzsimons, P. Stanley, J. A. Tratalos, G. McGrath, N. Fogarty, K. Kenny, S. J. More, L. L. Messam et L. A. Corner. 2017. "Oral Vaccination of Free-Living Badgers (*Meles meles*) with Bacille Calmette Guerin (BCG) Vaccine Confers Protection against Tuberculosis." *PLoS One* 12 (1):e0168851. doi: 10.1371/journal.pone.0168851.
- Gowtage, S., G. A. Williams, R. Henderson, P. Aylett, D. MacMorran, S. Palmer, A. Robertson, S. Lesellier, S. P. Carter et M. A. Chambers. 2017. "Testing of a palatable bait and compatible vaccine carrier for the oral vaccination of European badgers (*Meles meles*) against tuberculosis." *Vaccine* 35 (6):987-992. doi: 10.1016/j.vaccine.2016.12.004.
- Green, C.E. et D.A. Gunn-Moore. 2006. "Mycobacterial infection." In *Infectious Diseases of the Dog and Cat*, W.B. Saunders Co., Philadelphia, PA., édité par C.E. (Ed.) Greene, 462-477.
- Griffin, J. M., D. H. Williams, G. E. Kelly, T. A. Clegg, I. O'Boyle, J. D. Collins et S. J. More. 2005. "The impact of badger removal on the control of tuberculosis in cattle herds in Ireland." *Prev Vet Med* 67 (4):237-66. doi: 10.1016/j.prevetmed.2004.10.009.
- Gunn-Moore, D. A., C. Gaunt et D. J. Shaw. 2013. "Incidence of Mycobacterial Infections in Cats in Great Britain: Estimate from Feline Tissue Samples Submitted to Diagnostic Laboratories." *Transbound Emerg Dis* 60 (4):338-344. doi: 10.1111/j.1865-1682.2012.01352.x.
- Gunn-Moore, D. A., P. A. Jenkins et V. M. Lucke. 1996. "Feline tuberculosis: a literature review and discussion of 19 cases caused by an unusual mycobacterial variant." *Veterinary Record* 138 (3):53-58. doi: 10.1136/vr.138.3.53.
- Gunn-Moore, Daniéle. A., Sarah. E. McFarland, Jacqueline. I. Brewer, Timothy. R. Crawshaw, Richard. S. Clifton-Hadley, Marcel. Kovalik et Darren. J. Shaw. 2011. "Mycobacterial Disease in Cats in Great Britain: I. Culture Results, Geographical Distribution and Clinical Presentation of 339 Cases." *J Feline Med Surg* 13 (12):934-944. doi: 10.1016/j.jfms.2011.07.012.
- Haddad, N., J.J. Benet et H.J. Boulouis. 2006. "Les mycobactérioses félines et canines." *Le Nouveau Praticien Vétérinaire. Hors-série les maladies infectieuses*:69-74.
- Hardstaff, J. L., M. T. Bulling, G. Marion, M.R. Hutchings et White P.C. 2013. "Modelling the impact of vaccination on tuberculosis in badgers." *Epidemiology and Infection* 141 (7):1417-1427.
- Hardstaff, Joanne. L., Mark. T. Bulling, Glenn. Marion, Michael. R. Hutchings et Piran. C. L. White. 2012. "Impact of external sources of infection on the dynamics of bovine tuberculosis in modelled badger populations." *BMC Vet Res* 8 (1):92. doi: 10.1186/1746-6148-8-92.

- Harris, S. et P. White. 1994. *The Red Fox*. London: *The Mammal Society*, 24p. Traduit par. Edité.
- Hars, J., C. Richomme, J. Rivière et M.L. Boschioli. 2012. "Dix années de surveillance de la tuberculose bovine dans la faune sauvage française et perspectives." *Bulletin épidémiologique, santé animale et alimentation*, 52 (1):2–6.
- Hars, J., S. Lambert, J.L. Moyen, H. Gares, A. Viau, M. Salvaudon, M.L. Boschioli et C. Richomme. 2016. "Étude épidémiologique sur la tuberculose bovine chez le Chevreuil (*Capreolus capreolus*) en Dordogne." *Bull. Epidémiol. Santé Anim. - Alimentation* 74:12-14.
- Hars, J., F. Petitpas, A. Payne, J.C. Tosi, B. Rolland, T. Rambaud, Y. Game, B. Garin-Bastuji, S. Henault et M.L. Boschioli. 2009. Programme de surveillance de la tuberculose des animaux sauvages de la forêt de Brotonne. Rapport final ONCFS/DGAI de l'enquête 2008-2009.
- Hars, J., C. Richomme et M. Boschioli. 2010. "La tuberculose bovine dans la faune sauvage en France." *Bulletin épidémiologique, santé animale et alimentation* (38):28–31.
- Hauer, Amandine., Krystel. De Cruz, Thierry. Cochard, Sylvain. Godreuil, Claudine. Karoui, Sylvie. Henault, Tabatha. Bulach, Anne-Laure. Bañuls, Franck. Biet et María Laura. Boschioli. 2015. "Genetic Evolution of *Mycobacterium bovis* Causing Tuberculosis in Livestock and Wildlife in France since 1978." *PLoS One* 10 (2):e0117103. doi: 10.1371/journal.pone.0117103.
- Hawthorne, V. M., W. F. H. Jarrett, I. Lauder, W. B. Martin et G. B. S. Roberts. 1957. "Tuberculosis in Man, Dog, and Cat." *British Medical Journal* 2 (5046):675-678. doi: 10.1136/bmj.2.5046.675.
- Haydon, D. T., S. Cleaveland, L. H. Taylor et M. K. Laurenson. 2002. "Identifying reservoirs of infection: a conceptual and practical challenge." *Emerg Infect Dis* 8 (12):1468-73. doi: 10.3201/eid0812.010317.
- Henry, C., L. Lafontaine et A. Mouches. 1988. *Le blaireau (Meles meles Linnaeus, 1758)*. Traduit par. Edité, *Encyclopédie des carnivores de France, n° 7*: Société française d'Etude et de Protection des Mammifères. (SFPEM).
- Houlihan, M. G., S. J. Williams et J. D. Poff. 2008. "*Mycobacterium bovis* isolated from a sheep during routine surveillance." *Veterinary Record* 163 (3):94-95. doi: 10.1136/vr.163.3.94-b.
- Humblet, M. F., M. L. Boschioli et C. Saegerman. 2009. "Classification of worldwide bovine tuberculosis risk factors in cattle: a stratified approach." *Vet Res* 40 (5):50. doi: 10.1051/vetres/2009033.
- Hutchings, M. R. et S. Harris. 1997. "Effects of farm management practices on cattle grazing behaviour and the potential for transmission of bovine tuberculosis from badgers to cattle." *Vet J* 153 (2):149-62.
- Hutchings, M. R. et S. Harris. 1999. "Quantifying the risks of TB infection to cattle posed by badger excreta." *Epidemiology and infection* 122 (1):167-173. doi: 10.1017/s0950268898001897.
- Infantes-Lorenzo, J. A., D. Dave, I. Moreno, P. Anderson, S. Lesellier, E. Gormley, L. Dominguez, A. Balseiro, C. Gortazar, M. Dominguez et F. J. Salguero. 2019. "New serological platform for detecting antibodies against *Mycobacterium tuberculosis* complex in European badgers." *Vet Med Sci* 5 (1):61-69. doi: 10.1002/vms3.134.
- Isaac, J., J. Whitehead, J. W. Adams, M. D. Barton et P. Coloe. 1983. "An outbreak of *Mycobacterium bovis* infection in cats in an animal house." *Australian Veterinary Journal* 60 (8):243-245. doi: 10.1111/j.1751-0813.1983.tb05974.x.
- Jackson, R., G. W. de Lisle et R. S. Morris. 1995. "A study of the environmental survival of *Mycobacterium bovis* on a farm in New Zealand." *N Z Vet J* 43 (7):346-52. doi: 10.1080/00480169.1995.35918.
- Jenkins, H. E., W. I. Morrison, D. R. Cox, C. A. Donnelly, W. T. Johnston, F. J. Bourne, R. S. Clifton-Hadley, G. Gettinby, J. P. McInerney, G. H. Watkins et R. Woodroffe. 2008. "The prevalence, distribution and severity of detectable pathological lesions in badgers naturally infected with *Mycobacterium bovis*." *Epidemiology and infection* 136 (10):1350-61. doi: 10.1017/s0950268807009909.
- Jenkins, H. E., R. Woodroffe, C. A. Donnelly, D. R. Cox, W. T. Johnston, F. J. Bourne, C. L. Cheeseman, R. S. Clifton-Hadley, G. Gettinby, P. Gilks, R. G. Hewinson, J. P. McInerney et W. I. Morrison. 2007. "Effects of culling on spatial associations of *Mycobacterium bovis* infections in badgers and cattle." *Journal of Applied Ecology* 44 (5):897-908.
- Jenkins, Helen. E., D. R. Cox et Richard. J. Delahay. 2012. "Direction of Association between Bite Wounds and *Mycobacterium bovis* Infection in Badgers: Implications for Transmission." *PLoS One* 7 (9):e45584. doi: 10.1371/journal.pone.0045584.
- Jenkins, Helen. E., Rosie. Woodroffe et Christl. A. Donnelly. 2010. "The Duration of the Effects of Repeated Widespread Badger Culling on Cattle Tuberculosis Following the Cessation of Culling." *PLoS One* 5 (2):e9090. doi: 10.1371/journal.pone.0009090.

- Jennings, AR. 1949. "The distribution of tuberculous lesions in the dog and cat, with reference to the pathogenesis." *Veterinary Record* 61:380-385.
- Johnson, Dominic D. P., Walter Jetz et David W. Macdonald. 2002. "Environmental correlates of badger social spacing across Europe." *Journal of Biogeography* 29 (3):411-425. doi: doi:10.1046/j.1365-2699.2002.00680.x.
- Johnson, Dominic D. P., David W. Macdonald, Chris Newman et Michael D. Morecroft. 2001. "Group size versus territory size in group-living badgers: a large-sample field test of the Resource Dispersion Hypothesis." *Oikos* 95 (2):265-274. doi: doi:10.1034/j.1600-0706.2001.950208.x.
- Johnson, L. K., E. Liebana, A. Nunez, Y. Spencer, R. Clifton-Hadley, K. Jahans, A. Ward, A. Barlow et R. Delahay. 2008. "Histological observations of bovine tuberculosis in lung and lymph node tissues from British deer." *Vet J* 175 (3):409-12. doi: 10.1016/j.tvjl.2007.04.021.
- Jones, G. J., S. Steinbach, I. A. Sevilla, J. M. Garrido, R. Juste et H. M. Vordermeier. 2016. "Oral vaccination of cattle with heat inactivated *Mycobacterium bovis* does not compromise bovine TB diagnostic tests." *Vet Immunol Immunopathol* 182:85-88. doi: 10.1016/j.vetimm.2016.10.010.
- Judge, J., G. J. Wilson, R. Macarthur, R. A. McDonald et R. J. Delahay. 2017. "Abundance of badgers (*Meles meles*) in England and Wales." *Sci Rep* 7 (1):276. doi: 10.1038/s41598-017-00378-3.
- Judge, Johanna, Gavin J. Wilson, Roy Macarthur, Richard J. Delahay et Robbie A. McDonald. 2014. "Density and abundance of badger social groups in England and Wales in 2011–2013." *Scientific Reports* 4:3809. doi: 10.1038/srep03809.
- Judge, Johanna., Robbie. A. McDonald, Neil. Walker et Richard. J. Delahay. 2011. "Effectiveness of Biosecurity Measures in Preventing Badger Visits to Farm Buildings." *PLoS One* 6 (12):e28941. doi: 10.1371/journal.pone.0028941.
- Kaneene, John. B., Colleen. S. Bruning-Fann, John. Dunn, Thomas. P. Mullaney, Dale. Berry, Jeffrey. P. Massey, Charles. O. Thoen, Steven. Halstead et Kathy. Schwartz. 2002. "Epidemiologic investigation of *Mycobacterium bovis* in a population of cats." *American Journal of Veterinary Research* 63 (11):1507-1511. doi: 10.2460/ajvr.2002.63.1507.
- Karolemeas, K., C. A. Donnelly, A. J. Conlan, A. P. Mitchell, R. S. Clifton-Hadley, P. Upton, J. L. Wood et T. J. McKinley. 2012. "The effect of badger culling on breakdown prolongation and recurrence of bovine tuberculosis in cattle herds in Great Britain." *PLoS One* 7 (12):e51342. doi: 10.1371/journal.pone.0051342.
- Kassa, G. M., F. Abebe, Y. Worku, M. Legesse, G. Medhin, G. Bjune et G. Ameni. 2012. "Tuberculosis in Goats and Sheep in Afar Pastoral Region of Ethiopia and Isolation of *Mycobacterium tuberculosis* from Goat." *Vet Med Int* 2012:869146. doi: 10.1155/2012/869146.
- Kaufmann, Stefan. H. E., Hazel. M. Dockrell, Nick. Drager, Mei. Mei. Ho, Helen. McShane, Olivier. Neyrolles, Tom. H. M. Ottenhoff, Brij. Patel, Danielle. Roordink, François. Spertini, Steffen. Stenger, Jelle. Thole, Frank. A. W. Verreck, Ann. Williams et TBVAC Consortium. 2017. "TBVAC2020: Advancing Tuberculosis Vaccines from Discovery to Clinical Development." *Frontiers in Immunology* 8 (1203). doi: 10.3389/fimmu.2017.01203.
- Kauhala, K. et K. Holmala. 2011. "Landscape features, home-range size and density of northern badgers (*Meles meles*)." *Annales Zoologici Fennici* 48 (4):221-232.
- Keuling, Oliver., Grit. Greiser, Andreas. Grauer, Egbert. Strauß, Martina. Bartel-Steinbach, Roland. Klein, Ludger. Wenzelides et Armin. Winter. 2011. "The German wildlife information system (WILD): population densities and den use of red foxes (*Vulpes vulpes*) and badgers (*Meles meles*) during 2003–2007 in Germany." *European Journal of Wildlife Research* 57 (1):95-105. doi: 10.1007/s10344-010-0403-z.
- King, H. C., A. Murphy, P. James, E. Travis, D. Porter, Y. J. Hung, J. Sawyer, J. Cork, R. J. Delahay, W. Gaze, O. Courtenay et E. M. Wellington. 2015. "The variability and seasonality of the environmental reservoir of *Mycobacterium bovis* shed by wild European badgers." *Sci Rep* 5:12318. doi: 10.1038/srep12318.
- Kowalczyk, R., A.N. Bunevich et B. Jedrzejewska. 2000. "Badger density and distribution of setts in Bialowieza Primeval Forest (Poland and Belarus) compared to other Eurasian populations." *Acta Theriologica* (45):395-408.
- Kowalczyk, R., A. Zalewski, B. Jedrzejewska et W. Jedrzejewski. 2003. "Spatial organization and demography of badgers (*Meles meles*) in Bialowieza Primeval Forest, Poland, and the influence of earthworms on badger densities in Europe." *Canadian Journal of Zoology* 81 (1):74-87.

- Kowalczyk, Rafał., Bogumiła. Jędrzejewska et Andrzej. Zalewski. 2003. "Annual and circadian activity patterns of badgers (*Meles meles*) in Białowieża Primeval Forest (eastern Poland) compared with other Palaearctic populations." *Journal of Biogeography* 30 (3):463-472. doi: doi:10.1046/j.1365-2699.2003.00804.x.
- Krebs, J.R., R. Anderson, T. Clutton-Brock, I. Morrison, D. Young, C. Donnelly, S. Frost et R. Woodroffe. 1997. "Bovine Tuberculosis in cattle and Badgers." *London: Ministry Of Agriculture, Fisheries and Food Publications* <http://www.bovinetb.info/docs/krebs.pdf>.
- Kruuk, H., T. Parish, C. A. J. Brown et J. Carrera. 1979. "The Use of Pasture by the European Badger (*Meles meles*)." *Journal of Applied Ecology* 16 (2):453-459. doi: 10.2307/2402521.
- Lambert, Sébastien., Jean. Hars, Edouard. Réveillaud, Jean-Louis. Moyen, Hélène. Gares, Thomas. Rambaud, Eric. Gueneau, Eva. Faure, Maria-Laura. Boschioli et Céline. Richomme. 2016. "Host status of wild roe deer in bovine tuberculosis endemic areas." *European Journal of Wildlife Research* 63 (1):15. doi: 10.1007/s10344-016-1071-4.
- Lara-Romero, C., E. Virgos et E. Revilla. 2012. "Sett density as an estimator of population density in the European badger *Meles meles*." *Mammal Review* 42 (1):78-84. doi: doi:10.1111/j.1365-2907.2011.00194.x.
- Lesellier, S., L. Corner, E. Costello, K. Lyashchenko, R. Greenwald, J. Esfandiari, M. Singh, R. G. Hewinson, M. Chambers et E. Gormley. 2009. "Immunological responses and protective immunity in BCG vaccinated badgers following endobronchial infection with *Mycobacterium bovis*." *Vaccine* 27 (3):402-9. doi: 10.1016/j.vaccine.2008.10.068.
- Lesellier, S., S. Palmer, D. J. Dalley, D. Dave, L. Johnson, R. G. Hewinson et M. A. Chambers. 2006. "The safety and immunogenicity of Bacillus Calmette-Guerin (BCG) vaccine in European badgers (*Meles meles*)." *Vet Immunol Immunopathol* 112 (1-2):24-37. doi: 10.1016/j.vetimm.2006.03.009.
- Lesellier, S., S. Palmer, S. Gowtage-Sequiera, R. Ashford, D. Dalley, D. Davé, U. Weyer, F. J. Salguero, A. Nunez, T. Crawshaw, L. A. L. Corner, R. G. Hewinson et M. A. Chambers. 2011. "Protection of Eurasian badgers (*Meles meles*) from tuberculosis after intra-muscular vaccination with different doses of BCG." *Vaccine* 29 (21):3782-3790. doi: 10.1016/j.vaccine.2011.03.028.
- Lipiec, M., K. Nowakowski, L. Radulski, W. Iwaniak et A. Wazna. 2018. "Badgers as a potential source of bovine tuberculosis - first studies in Poland." *Ann Agric Environ Med* 25 (3):409-410. doi: 10.26444/aaem/80984.
- Little, T. W., P. F. Naylor et J. W. Wilesmith. 1982. "Laboratory study of *Mycobacterium bovis* infection in badgers and calves." *Vet Rec* 111 (24):550-7.
- Lloret, Albert., Katrin. Hartmann, Maria. Grazia. Pennisi, Tim. Gruffydd-Jones, Diane. Addie, Sándor. Belák, Corine. Boucraut-Baralon, Herman. Egberink, Tadeusz. Frymus, Margaret. J. Hosie, Hans. Lutz, Fulvio. Marsilio, Karin. Möstl, Alan. D. Radford, Etienne. Thiry, Uwe. Truyen et Marian. C. Horzinek. 2013. "Mycobacterioses in Cats: ABCD guidelines on prevention and management." *J Feline Med Surg* 15 (7):591-597. doi: 10.1177/1098612x13489221.
- Lovell, R. et E. G. White. 1941. "Naturally occurring tuberculosis in dogs and some other species of animals." *British Journal of Tuberculosis* 35 (1):28-40. doi: [https://doi.org/10.1016/S0366-0850\(41\)80015-5](https://doi.org/10.1016/S0366-0850(41)80015-5).
- Lyashchenko, K. P., R. Greenwald, J. Esfandiari, M. A. Chambers, J. Vicente, C. Gortazar, N. Santos, M. Correia-Neves, B. M. Buddle, R. Jackson, D. J. O'Brien, S. Schmitt, M. V. Palmer, R. J. Delahay et W. R. Waters. 2008. "Animal-side serologic assay for rapid detection of *Mycobacterium bovis* infection in multiple species of free-ranging wildlife." *Vet Microbiol* 132 (3-4):283-92. doi: 10.1016/j.vetmic.2008.05.029.
- Macdonald, D. W., B. J. Harmsen, P. J. Johnson et C. Newman. 2004. "Increasing frequency of bite wounds with increasing population density in Eurasian badgers, *Meles meles*." *Animal Behaviour* 67 (4):745-751. doi: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.08.021>.
- Macdonald, D. W. et C. Newman. 2002. "Population dynamics of badgers (*Meles meles*) in Oxfordshire, U.K.: numbers, density and cohort life histories, and a possible role of climate change in population growth." *Journal of Zoology* 256 (1):121-138. doi: doi:10.1017/S0952836902000158.
- Macdonald, D. W., C. Newman, C. D. Buesching et P. Nouvellet. 2010. "Are badgers 'Under The Weather'? Direct and indirect impacts of climate variation on European badger (*Meles meles*) population dynamics." *Global Change Biology* 16 (11):2913-2922. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02208.x.

- Macdonald, David. W. , Pierre. M. Nouvellet, Christopher. Newman et Christina. D. Buesching. 2009. "An Analysis of Eurasian Badger (*Meles meles*) Population Dynamics: Implications for Regulatory Mechanisms." *Journal of Mammalogy* 90 (6):1392-1403. doi: 10.1644/08-MAMM-A-356R1.1.
- Maddock, E. C. 1934. "Further Studies on the Survival Time of the Bovine Tubercle Bacillus in Soil, Soil and Dung, in Dung and on Grass, with Experiments on Feeding Guinea-pigs and Calves on Grass Artificially Infected with Bovine Tubercle Bacilli." *J Hyg (Lond)* 34 (3):372-9.
- Maddock, E. C. G. 1933. "Studies on the Survival Time of the Bovine Tubercle Bacillus in Soil, Soil and Dung, in Dung and on Grass, with Experiments on the Preliminary Treatment of Infected Organic Matter and the Cultivation of the Organism." *Journal of Hygiene* 33 (1):103-117. doi: 10.1017/S002217240001843X.
- Mairtin, D. O. , D. H. Williams, J. M. Griffin, L. A. Dolan et J. A. Eves. 1998. "The effect of a badger removal programme on the incidence of tuberculosis in an Irish cattle population." *Prev Vet Med* 34 (1):47-56.
- Malik, R., D. I. Wigney, D. Dawson, P. Martin, G. B. Hunt et D. N. Love. 2000. "Infection of the subcutis and skin of cats with rapidly growing mycobacteria: a review of microbiological and clinical findings." *Journal of Feline Medicine & Surgery* 2 (1):35-48. doi: <https://doi.org/10.1053/jfms.2000.0051>.
- Malone, F. E., E. C. Wilson, J. M. Pollock et R. A. Skuce. 2003. "Investigations into an outbreak of tuberculosis in a flock of sheep in contact with tuberculous cattle." *J Vet Med B Infect Dis Vet Public Health* 50 (10):500-4.
- Marianelli, C., N. Cifani, M. T. Capucchio, M. Fiasconaro, M. Russo, F. La Mancusa, P. Pasquali et V. Di Marco. 2010. "A case of generalized bovine tuberculosis in a sheep." *J Vet Diagn Invest* 22 (3):445-8. doi: 10.1177/104063871002200319.
- Marsot, M., M. Beral, A. Scoizec, Y. Mathevon, B. Durand et A. Courcoul. 2016. "Herd-level risk factors for bovine tuberculosis in French cattle herds." *Prev Vet Med* 131:31-40. doi: 10.1016/j.prevetmed.2016.07.006.
- Martin-Hernando, M. P., U. Hofle, J. Vicente, F. Ruiz-Fons, D. Vidal, M. Barral, J. M. Garrido, J. de la Fuente et C. Gortazar. 2007. "Lesions associated with *Mycobacterium tuberculosis* complex infection in the European wild boar." *Tuberculosis (Edinb)* 87 (4):360-7. doi: 10.1016/j.tube.2007.02.003.
- Martin-Hernando, M. P., M. J. Torres, J. Aznar, J. J. Negro, A. Gandia et C. Gortazar. 2010. "Distribution of lesions in red and fallow deer naturally infected with *Mycobacterium bovis*." *J Comp Pathol* 142 (1):43-50. doi: 10.1016/j.jcpa.2009.07.003.
- Martin, L. B. 2009. "Stress and immunity in wild vertebrates: timing is everything." *Gen Comp Endocrinol* 163 (1-2):70-6. doi: 10.1016/j.ygcen.2009.03.008.
- Martinho, Anna. Paula. Vitirito., Marília. Masello. Junqueira. Franco, Márcio. Garcia. Ribeiro, Isabella. Belletti. Mutt. Perrotti, Simone. Henriques. Mangia, Jane. Megid, Luiz. Carlos. Vulcano, Gustavo. Henrique. Batista. Lara, Adolfo. Carlos. Barreto. Santos, Clarice. Queico. Fujimura. Leite, Osimar. de Carvalho Sanches et Antonio. Carlos. Paes. 2013. "Disseminated *Mycobacterium tuberculosis* Infection in a Dog." *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 88 (3):596-600. doi: <https://doi.org/10.4269/ajtmh.12-0332>.
- Massei, G., J. Kindberg, A. Licoppe, D. Gacic, N. Sprem, J. Kamler, E. Baubet, U. Hohmann, A. Monaco, J. Ozolins, S. Cellina, T. Podgorski, C. Fonseca, N. Markov, B. Pokorny, C. Rosell et A. Nahlik. 2015. "Wild boar populations up, numbers of hunters down? A review of trends and implications for Europe." *Pest Manag Sci* 71 (4):492-500. doi: 10.1002/ps.3965.
- Masset, N., C. Peroz, O. Albaric, M. Treilles, J. Jacques, ML. Boschioli et C. Chartier. 2016. "Découverte atypique d'un foyer de tuberculose à *Mycobacterium bovis* dans un élevage mixte caprin-bovin." *Bull GTV* (82):109-113.
- Matos, A. C., L. Figueira, M. H. Martins, M. L. Pinto, M. Matos et A. C. Coelho. 2016. "New Insights into *Mycobacterium bovis* Prevalence in Wild Mammals in Portugal." *Transbound Emerg Dis* 63 (5):e313-22. doi: 10.1111/tbed.12306.
- Michelet, L., K. De Cruz, S. Henault, J. Tambosco, C. Richomme, E. Reveillaud, H. Gares, J. L. Moyen et M. L. Boschioli. 2018. "*Mycobacterium bovis* Infection of Red Fox, France." *Emerg Infect Dis* 24 (6):1150-1153. doi: 10.3201/eid2406.180094.
- Millan, J., M. A. Jimenez, M. Viota, M. G. Candela, L. Pena et L. Leon-Vizcaino. 2008. "Disseminated bovine tuberculosis in a wild red fox (*Vulpes vulpes*) in southern Spain." *J Wildl Dis* 44 (3):701-6. doi: 10.7589/0090-3558-44.3.701.

- Miller, L. A., K. A. Fagerstone, R. A. Wagner et M. Finkler. 2013. "Use of a GnRH vaccine, GonaCon, for prevention and treatment of adrenocortical disease (ACD) in domestic ferrets." *Vaccine* 31 (41):4619-23. doi: 10.1016/j.vaccine.2013.07.035.
- Monies, R. J., M. P. Cranwell, N. Palmer, J. Inwald, R. G. Hewinson et B. Rule. 2000. "Bovine tuberculosis in domestic cats." *Vet Rec* 146 (14):407-8. doi: 10.1136/vr.146.14.407.
- Morris, R. S. et D. U. Pfeiffer. 1995. "Directions and issues in bovine tuberculosis epidemiology and control in New Zealand." *N Z Vet J* 43 (7):256-65. doi: 10.1080/00480169.1995.35904.
- Morris, R. S., D. U. Pfeiffer et R. Jackson. 1994. "The epidemiology of Mycobacterium bovis infections." *Vet Microbiol* 40 (1-2):153-77.
- Mounaix, B. 2017. "Perception de la biosécurité par les éleveurs : comprendre pour conseiller." *Bull. GTV. Numéro spécial*:27-32.
- Mullen, Enda. Mary., Teresa. MacWhite, Peter. K. Maher, David. J. Kelly, Nicola. M. Marples et Margaret. Good. 2015. "The avoidance of farmyards by European badgers *Meles meles* in a medium density population." *Applied Animal Behaviour Science* 171:170-176. doi: <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2015.08.021>.
- Munoz-Mendoza, M., N. Marreros, M. Boadella, C. Gortazar, S. Menendez, L. de Juan, J. Bezos, B. Romero, M. F. Copano, J. Amado, J. L. Saez, J. Mourelo et A. Balseiro. 2013. "Wild boar tuberculosis in Iberian Atlantic Spain: a different picture from Mediterranean habitats." *BMC Vet Res* 9:176. doi: 10.1186/1746-6148-9-176.
- Munoz-Mendoza, M., B. Romero, A. Del Cerro, C. Gortazar, J. F. Garcia-Marin, S. Menendez, J. Mourelo, L. de Juan, J. L. Saez, R. J. Delahay et A. Balseiro. 2016. "Sheep as a Potential Source of Bovine TB: Epidemiology, Pathology and Evaluation of Diagnostic Techniques." *Transbound Emerg Dis* 63 (6):635-646. doi: 10.1111/tbed.12325.
- Munoz Mendoza, M., Ld Juan, S. Menendez, A. Ocampo, J. Mourelo, J. L. Saez, L. Dominguez, C. Gortazar, J. F. Garcia Marin et A. Balseiro. 2012. "Tuberculosis due to *Mycobacterium bovis* and *Mycobacterium caprae* in sheep." *Vet J* 191 (2):267-9. doi: 10.1016/j.tvjl.2011.05.006.
- Murphy, D., E. Costello, F. E. Aldwell, S. Lesellier, M. A. Chambers, T. Fitzsimons, L. A. Corner et E. Gormley. 2014. "Oral vaccination of badgers (*Meles meles*) against tuberculosis: comparison of the protection generated by BCG vaccine strains Pasteur and Danish." *Vet J* 200 (3):362-7. doi: 10.1016/j.tvjl.2014.02.031.
- Murphy, D., E. Gormley, D. M. Collins, G. McGrath, E. Sovsic, E. Costello et L. A. Corner. 2011. "Tuberculosis in cattle herds are sentinels for Mycobacterium bovis infection in European badgers (*Meles meles*): the Irish Greenfield Study." *Vet Microbiol* 151 (1-2):120-5. doi: 10.1016/j.vetmic.2011.02.034.
- Murphy, D., E. Gormley, E. Costello, D. O'Meara et L. A. Corner. 2010. "The prevalence and distribution of *Mycobacterium bovis* infection in European badgers (*Meles meles*) as determined by enhanced post mortem examination and bacteriological culture." *Res Vet Sci* 88 (1):1-5. doi: 10.1016/j.rvsc.2009.05.020.
- Naranjo, V., C. Gortazar, J. Vicente et J. de la Fuente. 2008. "Evidence of the role of European wild boar as a reservoir of Mycobacterium tuberculosis complex." *Vet Microbiol* 127 (1-2):1-9. doi: 10.1016/j.vetmic.2007.10.002.
- Neal, E. et C. Cheeseman. 1996. *Badgers*. Traduit par. Edité: T. & D. Poyser, London.
- Newton-Cross, G., Piran. C. L. White et Stephen. Harris. 2007. "Modelling the distribution of badgers *Meles meles*: comparing predictions from field-based and remotely derived habitat data." *Mammal Review* 37 (1):54-70. doi: doi:10.1111/j.1365-2907.2007.00103.x.
- Noonan, M. J., A. Markham, C. Newman, N. Trigoni, C. D. Buesching, S. A. Ellwood et D. W. Macdonald. 2014. "Climate and the individual: inter-annual variation in the autumnal activity of the European badger (*Meles meles*)." *PLoS One* 9 (1):e83156. doi: 10.1371/journal.pone.0083156.
- Nugent, G., C. Gortazar et G. Knowles. 2015. "The epidemiology of Mycobacterium bovis in wild deer and feral pigs and their roles in the establishment and spread of bovine tuberculosis in New Zealand wildlife." *N Z Vet J* 63 Suppl 1:54-67. doi: 10.1080/00480169.2014.963792.
- Nugent, G., I. J. Yockney et E. J. Whitford. 2011. "Intraspecific transmission of Mycobacterium bovis among penned feral pigs in New Zealand." *J Wildl Dis* 47 (2):364-72. doi: 10.7589/0090-3558-47.2.364.

- O'Halloran, C., J. C. Hope, M. Dobromylskyj, P. Burr, K. McDonald, S. Rhodes, T. Roberts, R. Dampney, R. De la Rua-Domenech, N. Robinson et D. A. Gunn-Moore. 2018. "An outbreak of tuberculosis due to *Mycobacterium bovis* infection in a pack of English Foxhounds (2016-2017)." *Transbound Emerg Dis* 65 (6):1872-1884. doi: 10.1111/tbed.12969.
- O'Halloran, C., O. Ioannidi, N. Reed, K. Murtagh, E. Dettmering, S. Van Poucke, J. Gale, J. Vickers, P. Burr, D. Gascoyne-Binzi, R. Howe, M. Dobromylskyj, J. Mitchell, J. Hope et D. Gunn-Moore. 2019. "Tuberculosis due to *Mycobacterium bovis* in pet cats associated with feeding a commercial raw food diet." *J Feline Med Surg*:1098612x19848455. doi: 10.1177/1098612x19848455.
- O'Mahony, D. T. 2014. "Use of water troughs by badgers and cattle." *Vet J* 202 (3):628-9. doi: 10.1016/j.tvjl.2014.10.016.
- O'Mahony, D. T. 2015. "Multi-species visit rates to farmyards: Implications for biosecurity." *The Veterinary Journal* 203 (1):126-128. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tvjl.2014.10.011>.
- O'Reilly, L. M. et C. J. Daborn. 1995. "The epidemiology of *Mycobacterium bovis* infections in animals and man: a review." *Tuber Lung Dis* 76 Suppl 1:1-46.
- OIE. 2007. "Code sanitaire pour les animaux terrestres. Analyse du risque à l'importation. Chapitres 131 et 132."
- ONCFS. 2004. *La gestion du sanglier ; des pistes et des outils pour réduire les populations*. Traduit par. Edité par Brochure technique ONCFS.
- Orr, C. M., D. F. Kelly et V. M. Lucke. 1980. "Tuberculosis in cats A report of two cases." *Journal of Small Animal Practice* 21 (4):247-253. doi: 10.1111/j.1748-5827.1980.tb01242.x.
- Palisson, A., A. Courcoul et B. Durand. 2016. "Role of Cattle Movements in Bovine Tuberculosis Spread in France between 2005 and 2014." *PLoS One* 11 (3):e0152578. doi: 10.1371/journal.pone.0152578.
- Palmer, M. V. 2013. "*Mycobacterium bovis*: characteristics of wildlife reservoir hosts." *Transbound Emerg Dis* 60 Suppl 1:1-13. doi: 10.1111/tbed.12115.
- Palphramand, K., R. Delahay, A. Robertson, S. Gowtage, G. A. Williams, R. A. McDonald, M. Chambers et S. P. Carter. 2017. "Field evaluation of candidate baits for oral delivery of BCG vaccine to European badgers, *Meles meles*." *Vaccine* 35 (34):4402-4407. doi: 10.1016/j.vaccine.2017.06.059.
- Palphramand, Kate. L., Geraldine. Newton-Cross et Piran. C. L. White. 2007. "Spatial Organization and Behaviour of Badgers (*Meles meles*) in a Moderate-Density Population." *Behavioral Ecology And Sociobiology* 61 (3):401-413.
- Parsons, S. D., R. M. Warren, T. H. Ottenhoff, N. C. Gey van Pittius et P. D. van Helden. 2012. "Detection of *Mycobacterium tuberculosis* infection in dogs in a high-risk setting." *Res Vet Sci* 92 (3):414-9. doi: 10.1016/j.rvsc.2011.03.026.
- Pate, Mateja., Urška. Zajc, Darja. Kušar, Diana. Žele, Gorazd. Vengušt, Tina. Pirš et Matjaž. Ocepek. 2016. "*Mycobacterium* spp. in wild game in Slovenia." *The Veterinary Journal* 208:93-95. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tvjl.2015.10.004>.
- Payne, A. 2014. "Rôle de la faune sauvage dans le cycle épidémiologique de *M. bovis* et risque de transmission entre faune sauvage et bovins. Etude expérimentale en Côte d'Or." Université de Lyon I.
- Payne, A., S. Chappa, J. Hars, B. Dufour et E. Gilot-Fromont. 2016. "Wildlife visits to farm facilities assessed by camera traps in a bovine tuberculosis-infected area in France." *European Journal of Wildlife Research* 62 (1):33-42. doi: 10.1007/s10344-015-0970-0.
- Payne, Ariane., Maria-Laura. Boschioli, Eric. Gueneau, Jean-Louis. Moyen, Thomas. Rambaud, Barbara. Dufour, Emmanuelle. Gilot-Fromont et Jean. Hars. 2013. "Bovine tuberculosis in "Eurasian" badgers (*Meles meles*) in France." *European Journal of Wildlife Research* 59 (3):331-339. doi: 10.1007/s10344-012-0678-3.
- Payne, Ariane., Sixtine. Philipon, Jean. Hars, Barbara. Dufour et Emmanuelle. Gilot-Fromont. 2017. "Wildlife Interactions on Baited Places and Waterholes in a French Area Infected by Bovine Tuberculosis." *Frontiers in veterinary science* 3:122-122. doi: 10.3389/fvets.2016.00122.
- Perrett, S., S. Lesellier, F. Rogers, G. A. Williams, S. Gowtage, S. Palmer, D. Dalley, D. Dave, U. Weyer, E. Wood, F. J. Salguero, A. Nunez, N. Reed et M. A. Chambers. 2018. "Assessment of the safety of Bacillus Calmette-Guerin vaccine administered orally to badgers (*Meles meles*)." *Vaccine* 36 (15):1990-1995. doi: 10.1016/j.vaccine.2018.02.101.

- Phillips, C. J., C. R. Foster, P. A. Morris et R. Teverson. 2003. "The transmission of *Mycobacterium bovis* infection to cattle." *Res Vet Sci* 74 (1):1-15.
- Phipps, Emily., Kate. McPhedran, David. Edwards, Katherine. Russell, Catherine. M. O'Connor, Danielle. A. Gunn-Moore, Conor. O'Halloran, Tony. Roberts et Jill. Morris. 2018. "Bovine tuberculosis in working foxhounds: lessons learned from a complex public health investigation." *Epidemiology and Infection* 147:e24. doi: 10.1017/S0950268818002753.
- Pope, L. C., R. K. Butlin, G. J. Wilson, R. Woodroffe, K. Erven, C. M. Conyers, T. Franklin, R. J. Delahay, C. L. Cheeseman et T. Burke. 2007. "Genetic evidence that culling increases badger movement: implications for the spread of bovine tuberculosis." *Mol Ecol* 16 (23):4919-29. doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03553.x.
- Pope, L. C., X. Domingo-Roura, K. Erven et T. Burke. 2006. "Isolation by distance and gene flow in the Eurasian badger (*Meles meles*) at both a local and broad scale." *Mol Ecol* 15 (2):371-86. doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02815.x.
- Pritchard, D. G. 1988. "A century of bovine tuberculosis 1888-1988: conquest and controversy." *J Comp Pathol* 99 (4):357-99.
- Proulx, G., AV. Abramov, I. Adams, AP. Jennings, I. Khorozyan, LM. Rosalino, M. Santos-Reis, G. Veron et Do Linh San, E. 2016. "World Distribution and Status of Badgers — A Review_ Chapter 2." In *Badgers: systematics, biology, conservation and research techniques*, édité par Proulx G and Do Linh San E editors, 31-116. Alpha Wildlife Publications, Sherwood Park, Alberta, Canada.
- Réveillaud, E. 2011. "Point épidémiologique sur la tuberculose bovine dans la faune sauvage en Dordogne en 2011 : Evaluation du risque lié au blaireau (*Meles meles*)." Doctorat vétérinaire, Ecole nationale vétérinaire, agroalimentaire et de l'alimentation Nantes Atlantique-ONIRIS,.
- Réveillaud, E. 2017. Surveillance de la tuberculose bovine dans la faune sauvage en France (dispositif Sylvatub) : évaluation de la sensibilité de la surveillance programmée. Rapport Master 2 SEMHA, UPEC-Université Paris-sud.
- Réveillaud, Édouard., Stéphanie. Desvaux, Maria-Laura. Boschioli, Jean. Hars, Éva. Faure, Alexandre. Fediaevsky, Lisa. Cavalerie, Fabrice. Chevalier, Pierre. Jabert, Sylvie. Poliak, Isabelle. Tourette, Pascal. Hendrikx et Céline. Richomme. 2018. "Infection of Wildlife by *Mycobacterium bovis* in France Assessment Through a National Surveillance System, Sylvatub." *Frontiers in Veterinary Science* 5:262-262. doi: 10.3389/fvets.2018.00262.
- Revilla, Eloi. et Francisco. Palomares. 2002. "Spatial organization, group living and ecological correlates in low-density populations of Eurasian badgers, *Meles meles*." *Journal of Animal Ecology* 71 (3):497-512. doi: doi:10.1046/j.1365-2656.2002.00617.x.
- Revilla, Eloy., Miguel. Delibes, A. Travaini et F. Palomares. 1999. *Physical and population parameters of Eurasian badgers (Meles meles L.) from Mediterranean Spain*. Traduit par. Edité. Vol. 64.
- Rhyan, J. C. et D. A. Saari. 1995. "A comparative study of the histopathologic features of bovine tuberculosis in cattle, fallow deer (*Dama dama*), sika deer (*Cervus nippon*), and red deer and elk (*Cervus elaphus*)." *Vet Pathol* 32 (3):215-20. doi: 10.1177/030098589503200301.
- Richomme, C., E. Réveillaud, J.L. Moyen, L. Michelet, K. De Cruz, J. Tambosco, S. Henault, F. Vernet, M. Balaine et ML. Boschioli. 2018. "TB maintenance community: investigation on the role of red foxes. 13th European Wildlife Disease Association Conference, Larissa-Greece."
- Rivière, J. , E. Réveillaud, M.-L. Boschioli, J. Hars, C. Richomme, E. Faure, P. Hendrikx et A. Fediaevsky. 2013. "Sylvatub : bilan d'une première année de surveillance de la tuberculose bovine dans la faune sauvage en France." *Bull. Epid. Santé Anim. Alim.* (57):10-15.
- Roberts, T., C. O'Connor, J. Nuñez-Garcia, R. de la Rúa-Domenech et N. H. Smith. 2014. "Unusual cluster of *Mycobacterium bovis* infection in cats." *Veterinary Record* 174 (13):326-326. doi: 10.1136/vr.102457.
- Robertson, A., R. J. Delahay, R. A. McDonald, P. Aylett, R. Henderson, S. Gowtage, M. A. Chambers et S. P. Carter. 2016. "Behaviour of European badgers and non-target species towards candidate baits for oral delivery of a tuberculosis vaccine." *Prev Vet Med* 135:95-101. doi: 10.1016/j.prevetmed.2016.11.007.
- Robertson, Andrew., Mark. A. Chambers, Richard. J. Delahay, Robbie. A. McDonald, Kate. L. Palphramand, Fiona. Rogers et Stephen. P. Carter. 2015. "Exposure of nontarget wildlife to candidate TB vaccine baits deployed for European badgers." *European Journal of Wildlife Research* 61 (2):263-269. doi: 10.1007/s10344-014-0896-y.

- Rogers, L. M., R. Delahay, C. L. Cheeseman, S. Langton, G. C. Smith et R. S. Clifton-Hadley. 1998. "Movement of badgers (*Meles meles*) in a high-density population: individual, population and disease effects." *Proceedings. Biological sciences* 265 (1403):1269-1276. doi: 10.1098/rspb.1998.0429.
- Roper, T. J. 1992. "The structure and function of badger setts." *Journal of Zoology* 227 (4):691-694. doi: doi:10.1111/j.1469-7998.1992.tb04425.x.
- Roper, T. J., L. Conradt, J. Butler, S. E. Christian, J. Ostler et T. K. Schmid. 1993. "Territorial Marking with Faeces in Badgers (*Meles meles*): A Comparison of Boundary and Hinterland Latrine Use." *Behaviour* 127 (3/4):289-307.
- Roper, T. J., J. R. Ostler et L. Conradt. 2003. "The process of dispersal in badgers *Meles meles*." *Mammal Review* 33 (3-4):314-318. doi: doi:10.1046/j.1365-2907.2003.00031.x.
- Roper, T.J. 2010. *Badger*. Traduit par. Edité par London Collins.
- Rosalino, L.M., D.W. Macdonald et M. Santos-Reis. 2004. " Spatial structure and land-cover use in a low-density Mediterranean population of Eurasian badgers." *Canadian Journal of Zoology* 82 (9):1493-1502.
- Roy, A., M. A. Risalde, C. Casal, B. Romero, L. de Juan, A. M. Menshawy, A. Diez-Guerrier, R. A. Juste, J. M. Garrido, I. A. Sevilla, C. Gortazar, L. Dominguez et J. Bezos. 2017. "Oral Vaccination with Heat-Inactivated *Mycobacterium bovis* Does Not Interfere with the Antemortem Diagnostic Techniques for Tuberculosis in Goats." *Front Vet Sci* 4:124. doi: 10.3389/fvets.2017.00124.
- Ruette, Sandrine. et Michel. Albaret. 2011. "Reproduction of the red fox *Vulpes vulpes* in western France: does staining improve estimation of litter size from placental scar counts?" *European Journal of Wildlife Research* 57 (3):555-564. doi: 10.1007/s10344-010-0465-y.
- Sadler, Linda. M. J., Charlotte. C. Webbon, Philip. J. Baker et Stephen. Harris. 2004. "Methods of monitoring red foxes *Vulpes vulpes* and badgers *Meles meles*: are field signs the answer?" *Mammal Review* 34 (1-2):75-98. doi: doi:10.1046/j.0305-1838.2003.00029.x.
- Samba-Louaka, Ascel., Etienne. Robino, Thierry. Cochard, Maxime. Branger, Vincent. Delafont, Willy. Aucher, Wilfrid. Wambeke, John. P. Bannantine, Franck. Biet et Yann. Héchard. 2018. "Environmental *Mycobacterium avium* subsp. *paratuberculosis* Hosted by Free-Living Amoebae." *Frontiers in cellular and infection microbiology* 8:28-28. doi: 10.3389/fcimb.2018.00028.
- Sanchez-Hidalgo, A., A. Obregon-Henao, W. H. Wheat, M. Jackson et M. Gonzalez-Juarrero. 2017. "Mycobacterium bovis hosted by free-living-amoebae permits their long-term persistence survival outside of host mammalian cells and remain capable of transmitting disease to mice." *Environ Microbiol* 19 (10):4010-4021. doi: 10.1111/1462-2920.13810.
- Scheppers, T. L. J. , T. J. Roper, A. C. Frantz, M. Schaul, E. Engel, P. Breyne et L. Schley. 2007. *Estimating social group size of Eurasian badgers genus-species (Meles meles) by genotyping remotely plucked single hairs*. Traduit par. Edité. Vol. 13: BIOONE.
- Schley, L., M. Schaul et T. J. Roper. 2004. "Distribution and population density of badgers *Meles meles* in Luxembourg." *Mammal Review* 34 (3):233-240. doi: doi:10.1111/j.1365-2907.2004.00040.x.
- Seiler, Andreas., Erik. Lindström et David. Stenström. 1995. "Badger abundance and activity in relation to fragmentation of foraging biotopes." *Annales Zoologici Fennici* 32 (1):37-45.
- Shen, Zancong, Tong Shen, M. Guillaume Wientjes, Michael A. O'Donnell et Jessie L. S. Au. 2008. "Intravesical treatments of bladder cancer: review." *Pharmaceutical research* 25 (7):1500-1510. doi: 10.1007/s11095-008-9566-7.
- Shrikrishna, D, R de la Rua-Domenech, N H Smith, A Colloff et I Coutts. 2009. "Human and canine pulmonary *Mycobacterium bovis* infection in the same household: re-emergence of an old zoonotic threat?" *Thorax* 64 (1):89-91. doi: 10.1136/thx.2008.106302.
- Sidorovich, V. E. , I. I. Rotenko et D. A. Krasko. 2011. *Badger Meles meles Spatial Structure and Diet in an Area of Low Earthworm Biomass and High Predation Risk*. Traduit par. Edité. Vol. 48: BIOONE.
- Skuce, R. A., A. R. Allen et S. W. McDowell. 2012. "Herd-level risk factors for bovine tuberculosis: a literature review." *Vet Med Int* 2012:621210. doi: 10.1155/2012/621210.
- Sleeman, D. P., J. Davenport, S. J. More, T. A. Clegg, J. D. Collins, S. W. Martin, D. H. Williams, J. M. Griffin et I. O'Boyle. 2009. "How many Eurasian badgers *Meles meles* L. are there in the Republic of Ireland?" *European Journal of Wildlife Research* 55 (4):333-344. doi: 10.1007/s10344-008-0244-1.

- Sleeman, D. P., J. Davenport, S. J. More, T. A. Clegg, J. M. Griffin et I. O'Boyle. 2009. "The effectiveness of barriers to badger *Meles meles* immigration in the Irish Four Area project." *European Journal of Wildlife Research* 55 (3):267. doi: 10.1007/s10344-008-0241-4.
- Smal. 1995. The badger and habitat survey in Ireland. Molesworth Street, Dublin: The Stationery Office, Government publications sale office.
- Smith, F., A. Robertson, G. C. Smith, P. Gill, R. A. McDonald, G. Wilson et R. J. Delahay. 2017. "Estimating wildlife vaccination coverage using genetic methods." *bioRxiv*:129064. doi: 10.1101/129064.
- Smith, G. C. et C. L. Cheeseman. 2002. "A mathematical model for the control of diseases in wildlife populations: culling, vaccination and fertility control." *Ecological Modelling* 150 (1):45-53. doi: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00471-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00471-9).
- Smith, G. C., R. J. Delahay, R. A. McDonald et R. Budgey. 2016. "Model of Selective and Non-Selective Management of Badgers (*Meles meles*) to Control Bovine Tuberculosis in Badgers and Cattle." *PLoS One* 11 (11):e0167206. doi: 10.1371/journal.pone.0167206.
- Smith, G. C., R. A. McDonald et D. Wilkinson. 2012. "Comparing badger (*Meles meles*) management strategies for reducing tuberculosis incidence in cattle." *PLoS One* 7 (6):e39250. doi: 10.1371/journal.pone.0039250.
- Snider, W. R. 1971. "Tuberculosis in canine and feline populations. Review of the literature." *American Review of Respiratory Disease* 104 (6):877-887.
- Snider, W. R., D. Cohen, J. S. Reif, S. C. Stein et J. E. Prier. 1971. "Tuberculosis in canine and feline populations. Study of high risk populations in Pennsylvania, 1966-1968." *American Review of Respiratory Disease* 104 (6):866-876.
- Sobrinho, R., M. P. Martin-Hernando, J. Vicente, O. Aurtenetxe, J. M. Garrido et C. Gortazar. 2008. "Bovine tuberculosis in a badger (*Meles meles*) in Spain." *Vet Rec* 163 (5):159-60. doi: 10.1136/vr.163.5.159.
- Sorensen, A., F. M. van Beest et R. K. Brook. 2014. "Impacts of wildlife baiting and supplemental feeding on infectious disease transmission risk: a synthesis of knowledge." *Prev Vet Med* 113 (4):356-63. doi: 10.1016/j.prevetmed.2013.11.010.
- Stefanova, Tzvetelina., Milliana. Chouchkova, Jason. Hinds, Philip. D. Butcher, Jacqueline. Inwald, James. Dale, Si. Palmer, R. Glyn. Hewinson et Stephen. V. Gordon. 2003. "Genetic Composition of *Mycobacterium bovis* BCG Substrain Sofia." *J Clin Microbiol* 41 (11):5349-5349. doi: 10.1128/jcm.41.11.5349.2003.
- Stuart, L., L. A. L. Corner, J. O'Keeffe et N. M. Marples. 2010. The reproductive cycle of male and female Eurasian badger. Biennial report, 2008 2009, 33p.
- Sweeney, F. P., O. Courtenay, V. Hibberd, R. G. Hewinson, L. A. Reilly, W. H. Gaze et E. M. Wellington. 2007. "Environmental monitoring of *Mycobacterium bovis* in badger feces and badger sett soil by real-time PCR, as confirmed by immunofluorescence, immunocapture, and cultivation." *Appl Environ Microbiol* 73 (22):7471-3. doi: 10.1128/aem.00978-07.
- Tanner, M. et A. L. Michel. 1999. "Investigation of the viability of *M. bovis* under different environmental conditions in the Kruger National Park." *Onderstepoort J Vet Res* 66 (3):185-90.
- Tolhurst, Bryony. A., Richard. J. Delahay, Neil. J. Walker, Alastair. I. Ward et Timothy. J. Roper. 2009. "Behaviour of badgers (*Meles meles*) in farm buildings: Opportunities for the transmission of *Mycobacterium bovis* to cattle?" *Applied Animal Behaviour Science* 117 (1):103-113. doi: <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2008.10.009>.
- Tomlinson, A. J., M. A. Chambers, G. J. Wilson, R. A. McDonald et R. J. Delahay. 2013. "Sex-related heterogeneity in the life-history correlates of *Mycobacterium bovis* infection in European badgers (*Meles meles*)." *Transbound Emerg Dis* 60 Suppl 1:37-45. doi: 10.1111/tbed.12097.
- Travis, E. R., W. H. Gaze, A. Pontiroli, F. P. Sweeney, D. Porter, S. Mason, M. J. Keeling, R. M. Jones, J. Sawyer, A. Aranaz, E. C. Rizaldos, J. Cork, R. J. Delahay, G. J. Wilson, R. G. Hewinson, O. Courtenay et E. M. Wellington. 2011. "An inter-laboratory validation of a real time PCR assay to measure host excretion of bacterial pathogens, particularly of *Mycobacterium bovis*." *PLoS One* 6 (11):e27369. doi: 10.1371/journal.pone.0027369.
- Trewby, I. D., G. J. Wilson, R. J. Delahay, N. Walker, R. Young, J. Davison, C. Cheeseman, P. A. Robertson, M. L. Gorman et R. A. McDonald. 2008. "Experimental evidence of competitive release in sympatric carnivores." *Biol Lett* 4 (2):170-2. doi: 10.1098/rsbl.2007.0516.

- Tuytens, F. A. M., R. J. Delahay, D. W. Macdonald, C. L. Cheeseman, B. Long et C. A. Donnelly. 2000. "Spatial perturbation caused by a badger (*Meles meles*) culling operation: implications for the function of territoriality and the control of bovine tuberculosis (*Mycobacterium bovis*)." *J Anim Ecol* 69 (5):815-828. doi: 10.1046/j.1365-2656.2000.00437.x.
- Tuytens, F. A. M., D. W. Macdonald, L. M. Rogers, C. L. Cheeseman et A. W. Roddam. 2000. "Comparative study on the consequences of culling badgers (*Meles meles*) on biometrics, population dynamics and movement." *Journal of Animal Ecology* 69 (4):567-580. doi: doi:10.1046/j.1365-2656.2000.00419.x.
- Tuytens, F.A.M., B. Long, T. Fawcett, A. Skinner, J.A. Brown, C.L. Cheeseman, A.W. Roddam et D.W. Macdonald. 2001. "Estimating group size and population density of Eurasian badgers *Meles meles* by quantifying latrine use." *Journal of Applied Ecology* 38 (5):1114-1121. doi: doi:10.1046/j.1365-2664.2001.00665.x.
- van der Burgt, G. M., T. Crawshaw, A. P. Foster, D. J. Denny et A. Schock. 2009. "*Mycobacterium bovis* infection in dogs." *Vet Rec* 165 (21):634. doi: 10.1136/vr.165.21.634.
- van der Burgt, G. M., F. Drummond, T. Crawshaw et S. Morris. 2013. "An outbreak of tuberculosis in Lleyn sheep in the UK associated with clinical signs." *Vet Rec* 172 (3):69. doi: 10.1136/vr.101048.
- Van Donsel, D.J. et E. P. Larkin. 1977. "Persistence of *Mycobacterium bovis* BCG in Soil and on Vegetables Spray-Irrigated with Sewage Effluent and Sludge." *J Food Prot* 40 (3):160-163. doi: 10.4315/0362-028x-40.3.160.
- Viana, M., R. Mancy, R. Biek, S. Cleaveland, P. C. Cross, J. O. Lloyd-Smith et D. T. Haydon. 2014. "Assembling evidence for identifying reservoirs of infection." *Trends Ecol Evol* 29 (5):270-9. doi: 10.1016/j.tree.2014.03.002.
- Vicente, J., J. A. Barasona, P. Acevedo, J. F. Ruiz-Fons, M. Boadella, I. Diez-Delgado, B. Beltran-Beck, D. Gonzalez-Barrio, J. Queiros, V. Montoro, J. de la Fuente et C. Gortazar. 2013. "Temporal trend of tuberculosis in wild ungulates from Mediterranean Spain." *Transbound Emerg Dis* 60 Suppl 1:92-103. doi: 10.1111/tbed.12167.
- Vicente, J., R. J. Delahay, N. J. Walker et C. L. Cheeseman. 2007. "Social organization and movement influence the incidence of bovine tuberculosis in an undisturbed high-density badger *Meles meles* population." *J Anim Ecol* 76 (2):348-60. doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01199.x.
- Vordermeier, H. M., G. J. Jones, B. M. Buddle, R. G. Hewinson et B. Villarreal-Ramos. 2016. "Bovine Tuberculosis in Cattle: Vaccines, DIVA Tests, and Host Biomarker Discovery." *Annu Rev Anim Biosci* 4:87-109. doi: 10.1146/annurev-animal-021815-111311.
- Ward, A. I., J. Judge et R. J. Delahay. 2010. "Farm husbandry and badger behaviour: Opportunities to manage badger to cattle transmission of *Mycobacterium bovis*?" *Prev Vet Med* 93 (1):2-10. doi: <https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2009.09.014>.
- Ward, A. I., B. A. Tolhurst, N. J. Walker, T. J. Roper et R. J. Delahay. 2008. "Survey of badger access to farm buildings and facilities in relation to contact with cattle." *Veterinary Record* 163 (4):107-111. doi: 10.1136/vr.163.4.107.
- Weber, N., S. Bearhop, S. R. X. Dall, R. J. Delahay, R. A. McDonald et S. P. Carter. 2013. "Denning behaviour of the European badger (*Meles meles*) correlates with bovine tuberculosis infection status." *Behavioral Ecology And Sociobiology* 67 (3):471-479. doi: 10.1007/s00265-012-1467-4.
- Weber, N., S. P. Carter, S. R. Dall, R. J. Delahay, J. L. McDonald, S. Bearhop et R. A. McDonald. 2013. "Badger social networks correlate with tuberculosis infection." *Curr Biol* 23 (20):R915-6. doi: 10.1016/j.cub.2013.09.011.
- Whelan, R. et T. Hayden. 1993. "The reproductive cycle of the female badger (*Meles meles* L.)." In *East Offaly. The Badger*, édité par Hayden T. J., 64-77. Dublin: Royal Irish Academy.
- White, P. C. L., J. A. Brown et S. Harris. 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. Series B: Biological Sciences* 253 (1338):277-284. doi: 10.1098/rspb.1993.0114.
- Wilkins, M. J, P. C Bartlett, D. E Berry, R. L Perry, S. D Fitzgerald, T. M Bernardo, C. O Thoen et J. B Kaneene. 2008. "Absence of *Mycobacterium bovis* infection in dogs and cats residing on infected cattle farms: Michigan, 2002." *Epidemiology and infection* 136 (12):1617-1623. doi: 10.1017/S0950268808000447.

- Wilkinson, D., G.C. Smith, R. Delahay et C.L. Cheeseman. 2004. "A model of bovine tuberculosis in badger *Meles meles*: an evaluation of different vaccination strategies." *Journal of Applied Ecology* (41):492-501.
- Willemse, A. et E. G. Beijer. 1979. "Bovine tuberculosis in a cat (author's transl)." *Tijdschrift voor diergeneeskunde* 104 (18):717-721.
- Williams, R. S. et W. A. Hoy. 1930. "The Viability of *B. tuberculosis* (bovinus) on Pasture Land, in Stored Faeces and in Liquid Manure." *J Hyg (Lond)* 30 (4):413-419. doi: 10.1017/s0022172400010561.
- Wilson, G. J., R. J. Delahay, A. N. S. de Leeuw, P. D. Spyvee et D. Handoll. 2003. "Quantification of badger (*Meles meles*) sett activity as a method of predicting badger numbers." *Journal of Zoology* 259 (1):49-56. doi: 10.1017/S0952836902002947.
- Woodroffe, R., C. A. Donnelly, D.R. Cox, F. J. Bourne, C. L. Cheeseman, R. J. Delahay, G. Gettinby, J. P. McInerney et W. I. Morrison. 2006. "Effects of culling on badger *Meles meles* spatial organization: implications for the control of bovine tuberculosis." *Journal of Applied Ecology* 43 (1):1-10. doi: doi:10.1111/j.1365-2664.2005.01144.x.
- Woodroffe, R., C. A. Donnelly, G. Wei, D. R. Cox, F. J. Bourne, T. Burke, R. K. Butlin, C. L. Cheeseman, G. Gettinby, P. Gilks, S. Hedges, H. E. Jenkins, W. T. Johnston, J. P. McInerney, W. I. Morrison et L. C. Pope. 2009. "Social group size affects *Mycobacterium bovis* infection in European badgers (*Meles meles*)." *J Anim Ecol* 78 (4):818-27. doi: 10.1111/j.1365-2656.2009.01545.x.
- Woodroffe, R., P. Gilks, W. T. Johnston, Fevre A. M. Le, D. R. Cox, C. A. Donnelly, F. J. Bourne, C. L. Cheeseman, G. Gettinby, J. P. McInerney et W. I. Morrison. 2008. "Effects of culling on badger abundance: Implications for tuberculosis control." *Journal of Zoology* 274 (1):28-37. doi: 10.1111/j.1469-7998.2007.00353.x.
- Woodroffe, Rosie., D. W. Macdonald et J. da Silva. 1995. "Dispersal and philopatry in the European badger, *Meles meles*." *Journal of Zoology* 237 (2):227-239. doi: doi:10.1111/j.1469-7998.1995.tb02760.x.
- Yamaguchi, N., H. L. Dugdale et D. W. Macdonald. 2006. "Female receptivity, embryonic diapause, and superfetation in the European badger (*Meles meles*): implications for the reproductive tactics of males and females." *Q Rev Biol* 81 (1):33-48.
- Young, J. S., E. Gormley et E. M. Wellington. 2005. "Molecular detection of *Mycobacterium bovis* and *Mycobacterium bovis* BCG (Pasteur) in soil." *Appl Environ Microbiol* 71 (4):1946-52. doi: 10.1128/aem.71.4.1946-1952.2005.
- Zanella, G., B. Durand, J. Hars, F. Moutou, B. Garin-Bastuji, A. Duvauchelle, M. Ferme, C. Karoui et M. L. Boschioli. 2008. "*Mycobacterium bovis* in wildlife in France." *J Wildl Dis* 44 (1):99-108. doi: 10.7589/0090-3558-44.1.99.
- Zanella, G., A. Duvauchelle, J. Hars, F. Moutou, M. L. Boschioli et B. Durand. 2008. "Patterns of lesions of bovine tuberculosis in wild red deer and wild boar." *Vet Rec* 163 (2):43-7. doi: 10.1136/vr.163.2.43.
- ZSL. 2018. Zoological Society of London. Eradicating TB from cattle and badgers – a review of evidence
- Zumarraga, M. J., M. M. Vivot, D. Marticorena, A. Bernardelli, R. Fasan, R. Iachini et A. A. Cataldi. 2009. "*Mycobacterium bovis* in Argentina: isolates from cats typified by spoligotyping." *Rev Argent Microbiol* 41 (4):215-7.

7.2 Normes

NF X 50-110 (mai 2003) Qualité en expertise – Prescriptions générales de compétence pour une expertise. AFNOR (indice de classement X 50-110).

7.3 Législation et réglementation

Arrêté du 15 septembre 2003 fixant les mesures techniques et administratives relatives à la prophylaxie collective et à la police sanitaire de la tuberculose des bovins et des caprins.

Arrêté du 7 décembre 2016 relatif à certaines mesures de surveillance et de lutte contre la tuberculose lors de la mise en évidence de cette maladie dans la faune sauvage

Décision de la Commission du 27 décembre 2000 modifiant pour la quatrième fois la décision 1999/467/CE établissant le statut de troupeau officiellement indemne de tuberculose dans certains États membres ou régions d'États membres

Directive 64/432/CEE du Conseil du 26 juin 1964 relative à des problèmes de police sanitaire en matière d'échanges intracommunautaires d'animaux des espèces bovine et porcine

Instruction Technique DGAL/SDSPA/2018-699 du 19 septembre 2018

<https://info.agriculture.gouv.fr/gedei/site/bo-agri/instruction-2018-699>

Instruction Technique DGAL/SDSPA/2018-708 du 24 septembre 2018

<https://info.agriculture.gouv.fr/gedei/site/bo-agri/instruction-2018-708>

Instruction Technique DGA/SDSPA/2018-743 du 3 octobre 2018


<https://info.agriculture.gouv.fr/gedei/site/bo-agri/instruction-2018-743>

Instruction Technique DGA/SDSPA/2018-829 du 13 novembre 2018


<https://info.agriculture.gouv.fr/gedei/site/bo-agri/instruction-2018-829>

ANNEXES


Annexe 1 Lettre de saisine



**AGIR pour la
BIODIVERSITÉ**




humanité et biodiversité
ENSEMBLE PROTÉGEONS LE VIVANT



ASPAS

2016 -SA- 0200



**FRANCE NATURE
ENVIRONNEMENT**

ANSES
Monsieur le Directeur Général
14, rue Pierre et Marie Curie
94701 MAISONS-ALFORT Cedex

Rochefort, le 12 septembre 2016

**Objet : demande de saisine de l'Anses
sur la problématique de la gestion
de la tuberculose bovine et des blaireaux**

COURRIER ARRIVE
13 SEP. 2016
DIRECTION GENERALE

Monsieur le Directeur Général,

Nous avons l'honneur de solliciter l'expertise de votre Agence pour apporter des éclairages aux décideurs publics concernant le rôle des blaireaux dans la propagation de la tuberculose bovine, l'évaluation des risques de transmission à l'homme, et les meilleurs moyens pour contrôler, voire éradiquer cette maladie.

Le Blaireau (*Meles meles*), espèce classée gibier en France, fait l'objet de destruction hors période de chasse par dérogation administrative⁽¹⁾. Le risque de propagation de la tuberculose bovine est régulièrement et de manière croissante avancé par l'administration comme motivation supplémentaire de cette destruction s'ajoutant aux dégâts aux cultures.

Selon les dernières estimations de l'ONCFS⁽²⁾, environ 20 à 25.000 blaireaux sont détruits chaque année en France par la chasse, la vénerie sous terre et la régulation par dérogation hors période de chasse. Ses populations étant fragilisées en Europe, plusieurs pays voisins ont protégé cette espèce, comme la Belgique, la Grande-Bretagne, l'Irlande, les Pays-Bas, le Danemark, le Portugal, l'Espagne, l'Italie et la Grèce. Les autres pays européens autorisent la chasse au Blaireau mais les réglementations varient.

Dans un avis daté de juin 2016⁽³⁾, le Conseil scientifique du patrimoine naturel et de la biodiversité résume la situation comme suit : « *La tuberculose bovine est contagieuse pour l'homme et demeure une priorité de santé publique. Du point de vue des échanges agricoles, la France conserve un statut de pays déclaré indemne tant que le nombre de cas reste inférieur au seuil de 200 animaux domestiques atteints par an. Mais le nombre actuel n'est que légèrement inférieur à 200, le statut de pays indemne est donc fragile. Le blaireau peut être porteur de la tuberculose, mais, au sein de la faune sauvage, il n'est pas le principal vecteur de cette maladie en France, puisque le cerf, et le sanglier dans une moindre mesure, ont été les plus concernés jusqu'à maintenant. D'une manière générale, l'épidémiologie de la tuberculose est complexe en raison d'un agent pathogène qui est souvent difficile à détecter par dépistage immunologique. De plus, la mycobactérie se montre résistante dans le milieu extérieur, ce qui facilite la contamination croisée entre animaux domestiques et sauvages visitant une même pâture. Le triangle mycobactérie/animal-hôte domestique/animal-hôte sauvage crée donc une situation épidémiologique complexe. Le sens des contaminations paraît aller plus souvent dans le sens d'un passage du domestique au sauvage, puisque les cas de blaireaux tuberculeux ont été trouvés au voisinage de troupeaux bovins atteints. Il ne faut toutefois pas négliger le fait que le dépistage de la tuberculose de la faune sauvage est beaucoup moins pratiqué dans les régions où aucun élevage bovin n'est atteint.*

LPO – Fonderies Royales – 17305 Rochefort cedex
Humanité et Biodiversité - 110 bd St Germain - 75006 Paris
ASPAS - BP 505 – 26401 CREST Cedex
FNE – 81,83, Boulevard Port-Royal – 75013 Paris



AGIR pour la
BIODIVERSITÉ



L'avis de l'ANSES rendu en 2010 recommande d'adopter en France une approche différenciée selon la situation épidémiologique. Dans les cas où des blaireaux ont été reconnus infectés et proches de foyers bovins, la recommandation est d'éliminer tous les blaireaux dans un rayon de 1 km (abattage intensif) et de réaliser une surveillance par l'abattage d'un échantillon représentatif d'adultes dans une zone étendue autour de la zone cible, en délimitant autant que possible cette zone étendue par des barrières naturelles. Un 3ème cercle est constitué par une zone tampon où des prélèvements sont réalisés régulièrement, sans tuer les blaireaux, pour permettre de surveiller l'impact de la destruction dans la zone d'abattage sur la dynamique de la population, afin de tirer la leçon de l'expérience vécue en Angleterre. Dans le cas d'une infection importante, avec une forte densité de blaireaux, l'option de la vaccination a été proposée mais n'est pas actuellement encouragée en France. Toutefois, la vaccination des blaireaux est une alternative prometteuse qui permettrait de limiter les risques de contamination croisée entre blaireaux et bovins et qui fait actuellement l'objet de recherches, son utilisation devrait être explorée pour toutes les situations épidémiologiques et pas seulement pour les plus graves ».

Cette recommandation de l'ANSES n'est pas suivie puisque la destruction s'effectue de manière indifférenciée, sans contrôle sanitaire préalable. Du reste, il nous semblerait opportun de mettre à jour l'avis de votre Agence de 2010, sur la base des expériences des pays voisins. Si vous acceptiez le principe d'une telle actualisation des connaissances, les questions que nous souhaitons voir traiter sont les suivantes :

- Quel est l'état de la connaissance dans les différents pays européens sur la meilleure façon de suivre et maîtriser la propagation de la tuberculose bovine par le Blaireau ?
- Quels sont l'efficacité de la lutte contre la diffusion de la maladie ou, en revanche, les effets contraires des destructions indifférenciées conduites actuellement en France ?
- Quel est le risque de transmission au cheptel domestique, et à l'homme ?
- Pendant des décennies, des milliers de renards ont été détruits en France sous prétexte d'éradication de la rage. Jusqu'à ce que le principe de la vaccination soit enfin admis. En moins de deux ans la rage était éradiquée de France. Le vaccin contre la tuberculose bovine peut-il être de manière similaire développé concernant la tuberculose bovine des blaireaux ?

Dans l'attente d'une réponse de votre part nous vous prions de bien vouloir agréer, Monsieur le Directeur Général, l'assurance de nos meilleurs sentiments.

Le président de la LPO
Allain BOUGRAIN DUBOURG

Le président de
Humanité et Biodiversité
Bernard CHEVASSUS-AU-LOUIS

La Directrice de l'ASPAS
Madline REYNAUD

Le président de FNE
Denez LHOSTIS

- (1) Note de conjoncture de la mission juridique de la LPO jointe
- (2) Faune sauvage, revue de l'ONCFS, n°310 janvier-mars 2016 supplément enquête nationale
- (3) Avis du Conseil scientifique du Patrimoine Naturel et de la Biodiversité joint

LPO – Fonderies Royales – 17305 Rochefort cedex
Humanité et Biodiversité - 110 bd St Germain - 75006 Paris
ASPAS - BP 505 – 26401 CREST Cedex
FNE – 81,83, Boulevard Port-Royal – 75013 Paris

Annexe 2 Données sur la survie de *M. bovis*

**Récapitulatif des études expérimentales et environnementales sur la survie de *M. bovis* et *M. bovis* BCG
dans des matrices environnementales inoculées soumises aux effets des conditions environnementales
(source : Barbier (2016))**

Références	BCG	<i>M. bovis</i>	Matrices inoculées	Concentration de l'inoculum	Conditions	Méthodes de détection de <i>M. bovis</i>	Résultats de survie (virulence) de <i>M. bovis</i>
(Williams & Hoy 1930b)		X	Fèces de bovin	Inconnue 5.10 ⁴ à 5.10 ⁷ UFC	Expérimentales (température fraîche, obscurité)	Injection sous-cutanée à des cochons d'Inde (cuisse)	12 mois dans fèces naturellement infectées 2 ans dans fèces artificiellement infectées
		X	Lisier de bovin	5000 UFC/cm ³	Expérimentales (température fraîche, obscurité)	Injection sous-cutanée à des cochons d'Inde (cuisse)	Survie 4 mois avec diminution de la virulence du bacille au cours du temps
		X	Fèces de bovin	5.10 ⁴ à 5.10 ⁷ UFC	Environnementales (pâturage)	Injection sous-cutanée à des cochons d'Inde (cuisse)	5 mois en hiver 4 mois en automne 2 mois au printemps, été 4 mois si protection UV en été 6 mois si protection insectes-vers en automne
(Maddock 1933)		X	Sol Sol + Fèces de bovin Bouse	inconnue	Environnementales (pâturage)	Injection sous-cutanée à des cochons d'Inde (cuisse)	178 j dans toutes les matrices
		X	Herbe	1,2.10 ⁵ / 0,1 m ² 1,2.10 ⁶ / 0,1 m ² 120.10 ⁶ / 0,1 m ²	Environnementales (pâturage)	Injection sous-cutanée à des cochons d'Inde (cuisse)	14 jours 28 jours 49 jours
		X	Herbe	Inoculation mensuelle de 5 à 25.10 ⁶ / 0,1 m ² répétée	Environnementales et expérimentales	Ingestion d'herbe contaminée	14/22 cochons d'Inde avec lésions

(Maddock 1936)		X	Veaux infectés (excrétion prouvée par injection à des cochons d'Inde)	Inconnue	Environnementales	Pâturée séparée en 3 : 2 veaux mis 1 mois après le retrait des veaux infectés, 2 veaux 1 mois plus tard, 2 veaux 2 mois plus tard (laissés 3 sem.)	Aucun veau IDR + Aucune lésion tuberculeuse à l'autopsie
		X	Vache infectée (excrétion prouvée par injection à des cochons d'Inde)			Pâturée séparée en 2 : 3 veaux mis 1 mois et 1/2 après le retrait de la vache infectée (laissés 53j), 3 veaux mis 1 mois plus tard (laissés 24j)	Abattage et autopsie 1 an plus tard : aucune lésion Boues infectieuses 1 mois et ½ après retrait de la vache infectée, puis négatif 1, 2 et 3 mois plus tard. Sol et herbe sous boues négatifs 3, 4 et 5 mois après retrait de la vache infectée
(Genov 1965)		X	Fèces de bovin Sang Urine		Environnementales	Culture	150 à 332 jours à 12-24°C sans d'UV 18 à 31 jours à 24-34°C avec UV 2 ans si enterré dans sol à 5 cm 11 mois si enterré à 1 cm 452 et 469 jours dans eau/boue et eau/urine
(Van Donsel & Larkin 1977)	X		Effluents animaux Boues d'épuration		Environnementales		Abattage 90% en 11 jours pour sols arrosés avec effluents, 8 jours avec boues Isolement après 4 à 6 jours sur des radis et jusqu'à 35 jours sur des laitues
Anon 1979 cité par (Morris et al. 1994)			Excrétas de blaireaux conservés dans un terrier		Environnementales	Culture	Urine : 3 jours en été, 28 jours en hiver Mucus bronchique : 7 et 70 jours Fèces naturellement infectée : 14 et 28 jours

(Little et al. 1982)			Sol, foin, litière et eau de blaireaux infectés expérimentalement	Inconnue	Expérimentales	Culture	1 culture positive (eau d'un abreuvoir)
(Duffield & Young 1985)			Sol sec stérile ou non Sol 30% humidité stérile ou non Fèces			Culture	<8 semaines dans sols secs ou humides non stériles avec 80% ombre (34°C), obscurité (32°C) et dans labo (23°C) <8 semaines dans sol humide stérile avec 80% ombre et obscurité Pas de survie plein soleil (43°C) dans sols et fèces
(Tanner & Michel 1999)			Lésions pulmonaires ou ganglionnaires de buffle Fèces de bovin inoculées	8.10 ⁷ UFC/ 50g fèces		Culture	Poumon : 42 jours en hiver à l'ombre dans sol humide ou sec (20°C) Fèces : 28 jours en hiver au soleil dans sol humide ou sec
(Jackson et al. 1995)		X	Rubans de coton	Environ 10 ⁶ UFC/ ruban	Environnementales (rubans déposés dans terriers de possum et sols de pâtures ou de forêt)	Culture	2 jours sur les sols de pâtures 14 jours sur les sols forestiers et dans les terriers de possum
(Scanlon & Quinn 2000b)		X	Lisier bovin stérilisé	6,5 × 10 ³ UFC/mL	Expérimentales	Culture	171 jours (concentration finale : 2 UFC/mL)
(Young et al. 2005)	X		Sol stérile et non stérile	10 ⁸ UFC/ g sol	Expérimentales (4, 15, 25, 37°C)	PCR pour les sols non stériles Culture pour les sols stériles	Survie à 60 jours optimale à 37°C à -20kPa d'humidité dans le sol stérile Détection d'ARNm pendant 15 mois (sol stérile)

(Palmer & Whipple 2006)		X	Betterave, pommes, carottes, pommes de terre, maïs, foin	$1,1 \times 10^6$ UFC/10g	Expérimentales (-20, 8 et 23°C)	Culture	112 jours à -20°C pour tous les substrats 112 jours à 8°C pour pommes, maïs, foin et pdeterre 112 jours à 23°C pour pommes, maïs et pdeterre
(Fine, Bolin, et al. 2011)		X	Sol, foin, maïs, eau	$5,0 \times 10^4$ UFC/échantillon	Environnementales	Culture	88 jours dans le sol en hiver/printemps 58 jours dans l'eau, 43 jours dans le foin et 37 jours dans le maïs en automne/hiver
(Ghodbane et al. 2014)		X		10^8 UFC/ g sol	Expérimentales (18 à 24°C, obscurité)	Culture	Survie 12 mois (concentration finale : 150 UFC/g sol) Virulence conservée sur souris
(Barbier et al 2016)		X	Sol stérile et sol non stérile	$\approx 1.5 \times 10^7$ UFC/g sol	Expérimentales (≠ types de sol, 4°C et 22°C)	PCR pour les sols non stériles Culture et PCR pour les sols stériles	Survie au-delà de 150 jours à 4°C (concentration final $\approx 10^6$ UFC/g sol versus plus de croissance entre 90 et 120 jours ; décroissance plus drastique à 22°C qu'à 4°C) Détection d'ADN au-delà de 150 jours à 22°C plus prononcée sur des sols stériles Vs sols non stériles Pas de différence de taux de survie-détection d'ADN selon le type de sol

Annexe 3 Appréciation qualitative de risque (Afssa 2008)

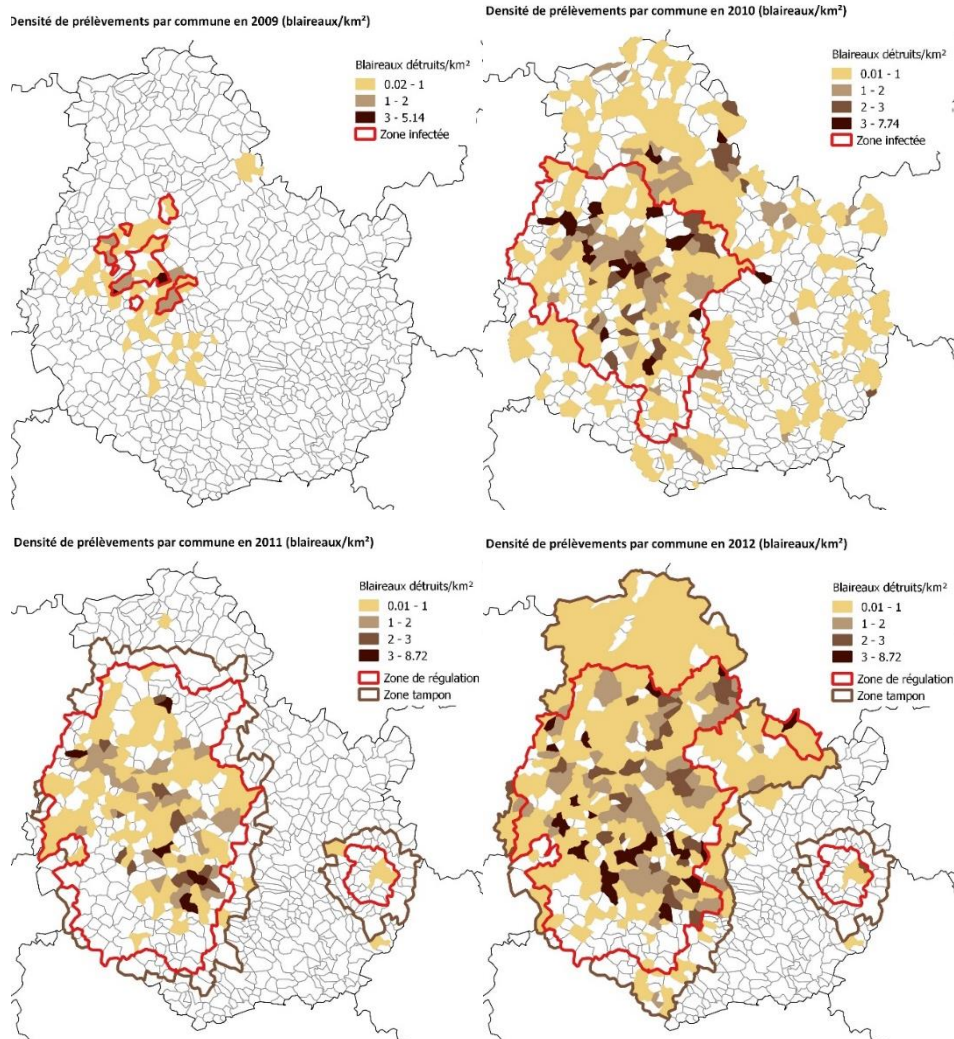
Résultats du croisement entre probabilité d'émission et probabilité d'exposition

		Probabilité d'émission / Release probability										
		N / N	QN / NN	M / M	EF / EL	TF / VL	F / L	PE / NVH	AE / QH	E / H	TE / VH	
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Probabilité d'exposition Exposure probability	N / N	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	QN / NN	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	M / M	2	0	1	1	1	2	2	2	2	2	2
	EF / EL	3	0	1	1	2	2	2	3	3	3	3
	TF / VL	4	0	1	2	2	3	3	3	4	4	4
	F / L	5	0	2	2	3	3	4	4	5	5	5
	PE / NVH	6	0	2	2	3	4	5	5	6	6	6
	AE / QH	7	0	2	3	3	4	5	6	7	7	7
	E / H	8	0	2	3	4	5	6	7	8	8	8
	TE / VH	9	0	2	3	4	5	6	7	8	9	9

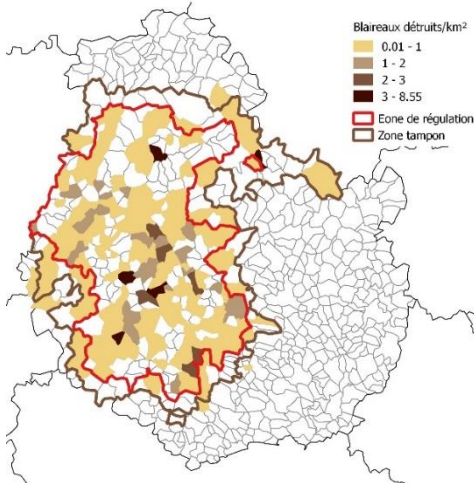
N=Nul, QN=Quasi-nulle, M=Minime, EF=Extrêmement faible, TF=Très faible, F=Faible, PE=Peu élevée, AE=Assez élevée, E=Élevée, TE=Très élevée.

Annexe 4 Cartographies annuelles des densités de prélèvements par commune (blaireaux éliminés/km²) en Côte-d'Or entre 2009 et 2017

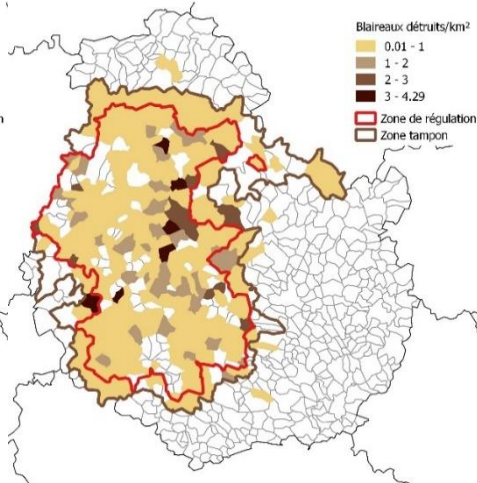
Les zonages représentés ont pu, certaines années, évoluer en cours d'année, redéfinissant la zone infectée (données transmises par la DD(cs)PP 21)



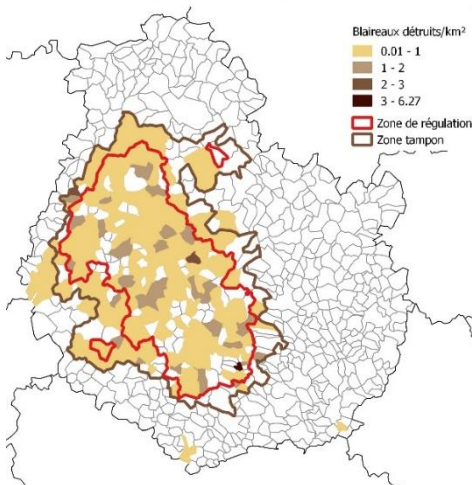
Densité de prélèvements par commune en 2013 (blaireux/km²)



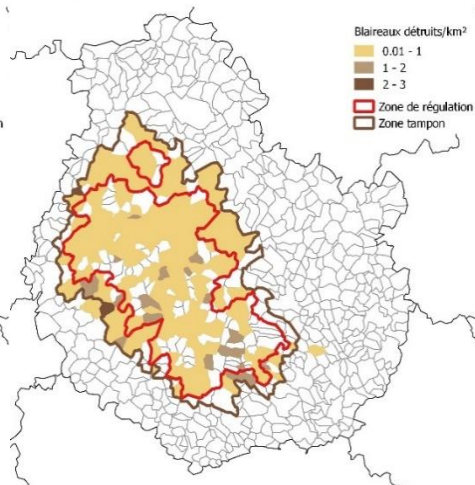
Densité de prélèvements par commune en 2014 (blaireux/km²)



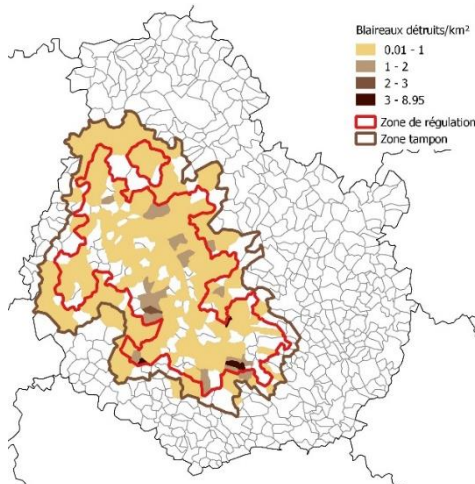
Densité de prélèvements par commune en 2015 (blaireux/km²)



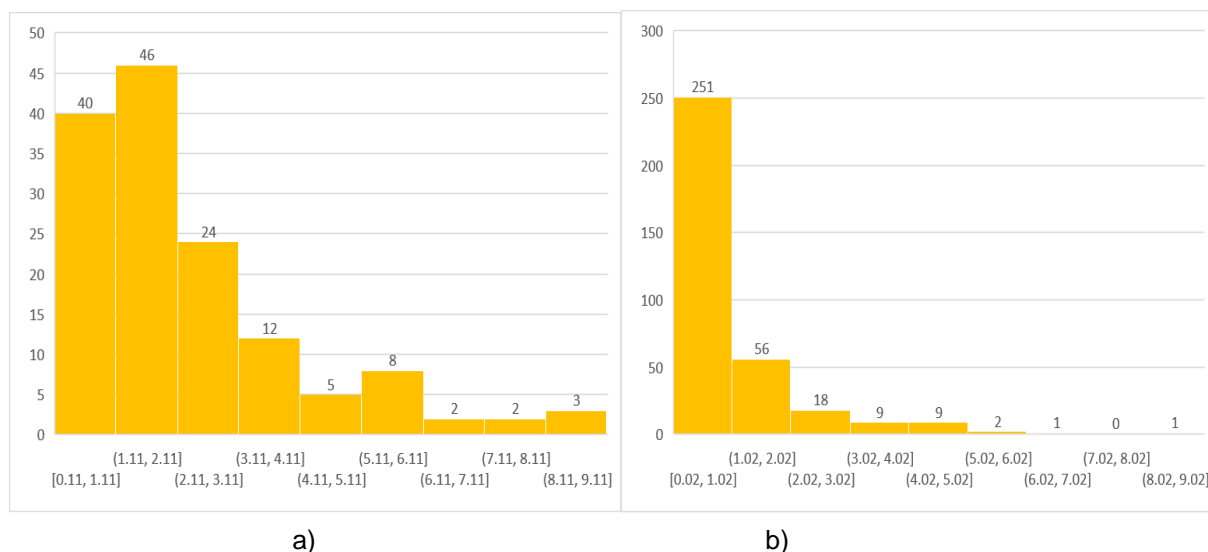
Densité de prélèvements par commune en 2016 (blaireux/km²)



Densité de prélèvements par commune en 2017 (blaireux/km²)

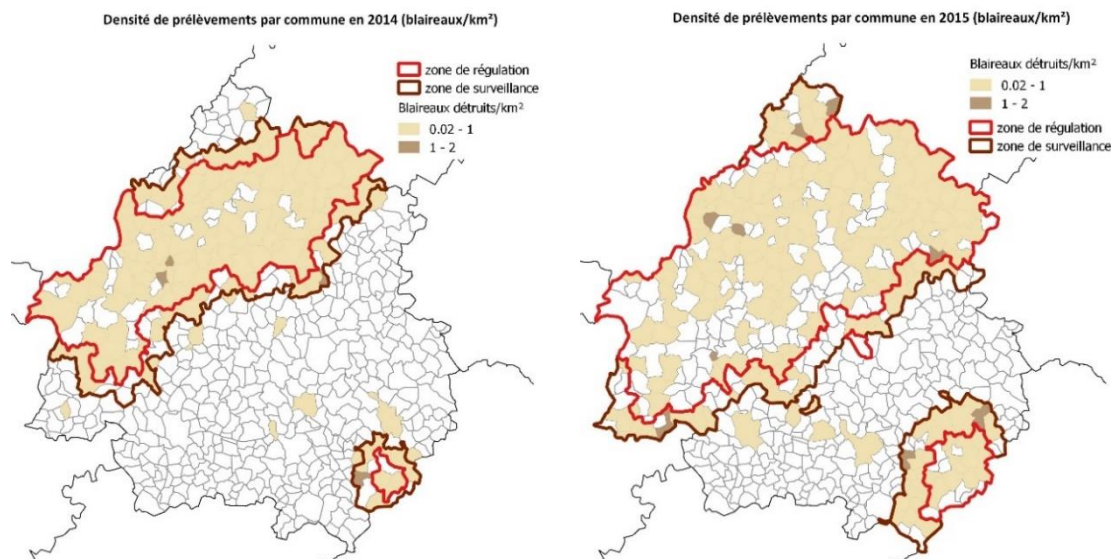


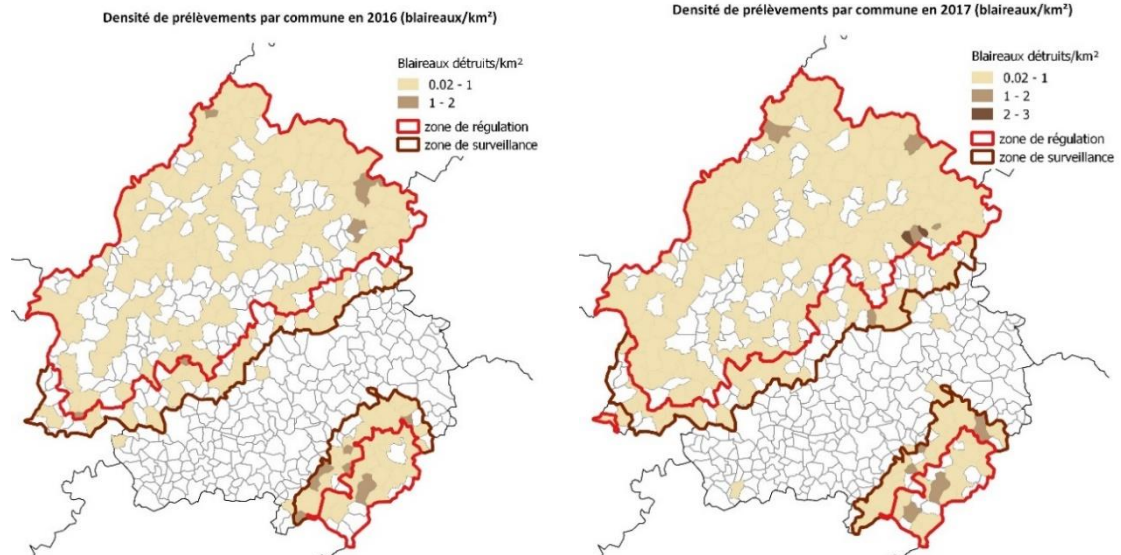
Histogramme de la densité maximale de prélèvements entre 2009 et 2017 a) dans les communes de la zone infectée avec prélèvements, b) dans les communes de la zone tampon avec prélèvements de Côte-d'Or.



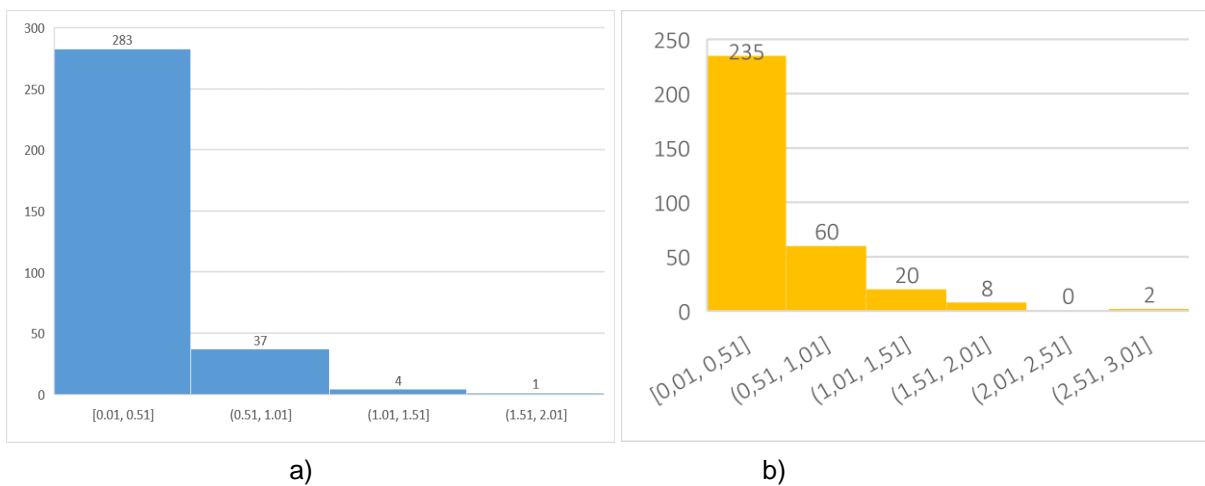
Cartographies annuelles des densités de prélèvements par commune (blaireaux éliminés/km²) en Dordogne entre 2014 et 2017

Les zonages représentés ont pu, certaines années, évoluer en cours d'année, redéfinissant la zone de régulation (données transmises par GDS 24)





Histogramme de la densité maximale de prélèvements entre 2014 et 2017 a) dans les communes de la zone infectée avec prélèvements, b) dans les communes de la zone tampon avec prélèvements de Dordogne



Annexe 5 Effet prédit par simulation de stratégies de vaccination

Dans des modèles stochastiques et spatialisés, le système épidémiologique étudié peut être une population de blaireaux (représentée comme un ensemble de groupes sociaux) fermée pour la dynamique de population (pas d'immigration ni d'émigration) et pour la dynamique infectieuse (la transmission de l'infection ne se fait qu'entre individus de la population) (Abdou *et al.* 2016, Hardstaff *et al.* 2013). La population de blaireaux peut également être couplée, pour la dynamique infectieuse, avec une population de bovins, représentée soit de façon implicite par une probabilité d'infection externe à la population de blaireaux s'exerçant sur chacun d'entre eux (Hardstaff *et al.* 2013), soit de façon explicite par un ensemble d'élevages au sein desquels la dynamique de transmission entre bovins peut être représentée de façon implicite (*i.e.* binaire : un élevage est soit indemne, soit infecté) (Wilkinson *et al.* 2004) ou explicite (Smith *et al.* 2016, Smith, McDonald et Wilkinson 2012).

La représentation de la dynamique individuelle de l'infection chez le blaireau et le bovin repose sur des états de santé (*a minima* un pour les animaux non infectés, un pour les animaux infectés non excréteurs et un pour les animaux infectés excréteurs) dont la liste varie avec les modèles selon que l'excrétion de *M. bovis* est représentée comme intermittente chez le blaireau (Abdou *et al.* 2016, Smith *et al.* 2016, Smith, McDonald et Wilkinson 2012, Wilkinson *et al.* 2004) ou permanente (Hardstaff *et al.* 2013), et selon la présence dans le modèle d'un état « super-excréteur » (défini comme un animal infecté excréteur *M. bovis* en permanence et à des niveaux plus élevés que les autres animaux infectés excréteurs, et, pour les bovins, non détectable par intradermotuberculination) (Smith *et al.* 2016, Smith, McDonald et Wilkinson 2012, Wilkinson *et al.* 2004).

L'effet individuel de la vaccination est également représenté par un état de santé spécifique « immun », pérenne, atteint par les individus lorsqu'ils sont vaccinés alors qu'ils sont indemnes, et dans lequel ils ne peuvent plus être infectés. Pourtant, il a été démontré expérimentalement que les animaux vaccinés n'étaient pas nécessairement protégés contre l'infection et pouvaient au contraire, après un challenge, être infectés et héberger *M. bovis* (avec cependant des infections moins sévères que les animaux non vaccinés soumis au même challenge) (Corner *et al.* 2008). Pour cette raison, un des paramètres centraux des modèles est le « taux d'immunisation », un paramètre composite qui combine la probabilité d'exposition d'un individu au vaccin (suite au piégeage et à l'injection dans le cas d'un vaccin parentéral, ou suite à l'ingestion d'un appât dans le cas d'un vaccin oral) et la probabilité d'immunisation d'un individu par le vaccin (probabilité qu'un animal exposé au vaccin acquière un niveau de protection vis-à-vis de *M. bovis* suffisant pour qu'on puisse le considérer comme immun). Selon les études, les valeurs de ce paramètre peuvent être explorées de façon systématique (Hardstaff *et al.* 2013, Wilkinson *et al.* 2004) ou bien être fixées. Dans ce cas les probabilités d'exposition au vaccin ont été estimées, pour les vaccins administrés par voie parentérale (probabilité de piégeage –et vaccination– d'un individu vivant dans la zone soumise à vaccination) à 70 % (Smith *et al.* 2016, Smith, McDonald et Wilkinson 2012) et 47 % (Abdou *et al.* 2016), et, pour les vaccins administrés par voie orale (probabilité qu'un blaireau vivant dans la zone soumise à vaccination consomme un ou plusieurs appâts), à 61 % (Abdou *et al.* 2016). La probabilité d'immunisation d'un individu par le vaccin (ou efficacité vaccinale) a été, selon les modèles, estimée à 70 % (Smith *et al.* 2016, Smith, McDonald et Wilkinson 2012) et 50 % (Abdou *et al.* 2016).

La répartition spatiale des groupes sociaux de blaireaux et des élevages de bovins est toujours représentée grâce à des cellules de formes régulières, carrées (Hardstaff *et al.* 2013, Smith *et al.* 2016, Smith, McDonald et Wilkinson 2012, Wilkinson *et al.* 2004) ou hexagonales (Abdou *et al.* 2016). Le territoire d'un groupe social peut être composé d'une seule cellule (Abdou *et al.* 2016, Hardstaff *et al.* 2013) ou de plusieurs cellules contiguës (Smith *et al.* 2016, Smith, McDonald et

Wilkinson 2012, Wilkinson *et al.* 2004). La zone représentée est toujours entièrement occupée par des territoires de groupes sociaux. Le réseau de relations de voisinage entre groupes sociaux est fondé sur la contiguïté de la(les) cellule(s) qui les composent, certains liens de ce réseau pouvant être supprimés pour représenter une densité de groupes sociaux plus faible et/ou la présence d'obstacles naturels qui limitent les contacts entre groupes sociaux (Wilkinson *et al.* 2004). Un élevage bovin peut être associé à chacun des groupes sociaux (Wilkinson *et al.* 2004) ou être représenté de façon plus réaliste par un ensemble de pâtures localisées sur des cellules contiguës (Smith *et al.* 2016, Smith, McDonald et Wilkinson 2012). Dans les deux cas, le réseau de contacts entre groupes sociaux et élevages est fondé sur l'existence de cellules communes au territoire du groupe social et aux pâtures de l'élevage.

Chacun des modèles représente à la fois la transmission de *M. bovis* à l'intérieur d'un groupe social et entre groupes sociaux. Dans ce dernier cas les mécanismes représentés sont est fondés sur le réseau de contacts de voisinage entre groupes sociaux, et représentent la dispersion des adultes et la transmission de voisinage (directe ou indirecte). La transmission de *M. bovis* entre élevages est représentée dans deux études (Smith *et al.* 2016, Smith, McDonald et Wilkinson 2012) et intègre le voisinage de pâture (contacts par-dessus la clôture) et le commerce des animaux. La transmission entre groupes sociaux et élevages peut n'être représentée que dans un seul sens, des blaireaux vers les bovins (Wilkinson *et al.* 2004) ou bien dans les deux sens (Smith *et al.* 2016, Smith, McDonald et Wilkinson 2012). Lorsque les bovins sont inclus dans le système épidémiologique, les mesures de dépistage et de contrôle mises en œuvre sont intégrées dans le modèle (Smith *et al.* 2016, Smith, McDonald et Wilkinson 2012).

Les stratégies vaccinales testées ne concernent que les blaireaux et comprennent toujours la vaccination annuelle généralisée (par voie parentérale ou orale), dans tout ou partie de la zone représentée et pendant des durées prolongées (de cinq à plus de 50 ans). Les stratégies alternatives testées sont la vaccination réactive autour des foyers bovins (Wilkinson *et al.* 2004) et le test, grâce à un test rapide (Brock TB Stat-Pak) des animaux piégés avant vaccination des négatifs par voie parentérale, et abattage des positifs (stratégie TVR) (Abdou *et al.* 2016, Smith *et al.* 2016). Ces stratégies vaccinales sont comparées et/ou combinées à des stratégies basées sur l'abattage des blaireaux. L'effet de perturbation des populations de blaireaux induit par ces mesures de contrôle est pris en compte dans les études les plus récentes (Abdou *et al.* 2016, Smith *et al.* 2016). Les effets mesurés et analysés sont la prévalence de l'infection chez le blaireau, la taille moyenne des groupes sociaux, et, lorsque la population de bovins est représentée, le taux d'incidence des foyers bovins.

Annexe 6 Suivi des modifications du rapport

Paragraphe	Description de la modification
Quatrième partie - § 1.2.1.1.	Dans le tableau 7, « Autres départements de France - % du total annuel en France », les pourcentages 39,8% (2011), 20,4% (2012), 37,2% (2013), 46,3% (2014), 50,8% (2015) et 54,5% (2016) sont remplacés par 40,2% (2011), 21,3% (2012), 38,7% (2013), 47,5% (2014), 51,8% (2015) et 55,8% (2016)



Agence nationale de sécurité sanitaire
de l'alimentation, de l'environnement et du travail
14 rue Pierre et Marie Curie
F94701 Maisons-Alfort cedex
www.anses.fr
[@Anses_fr](https://twitter.com/Anses_fr)