



Ecole nationale Vétérinaire  
d'Alfort

MASTER 2EME ANNEE  
Santé publique Paris XI et Sciences et santé Paris XII  
SPECIALITE  
SURVEILLANCE EPIDEMIOLOGIQUE DES MALADIES HUMAINES ET ANIMALES

RAPPORT DE STAGE

## **Identification des facteurs paysagers et agricoles associés à l'infection des blaireaux par la tuberculose bovine dans la région du Béarn.**

Présenté par

Pierre JABERT

Réalisé sous la direction de : Aurélie Courcoul et Maud Marsot

Organisme et pays : Unité Epidémiologie/ ANSES- laboratoire de santé animale de Maisons-Alfort/  
France

Période du stage : 01/01/2016- 31/05/2016

Date de soutenance : 28juin 2016.

Années universitaires 2014-2016.

# Remerciements

A Aurélie et Maud, pour leur aide,  
leur gentillesse, et leurs directives éclairées,

A Benoît, pour son accueil  
chaleureux, ses conseils et son café,

A toute l'équipe de l'unité  
épidémiologie et de l'ANSES, pour les  
moments partagés,

A Marie, Anne et Louis qui  
continuent d'espérer à partir de juillet, des  
nuits sans blaireaux,

*« Où tu ne peux pas dire tant mieux, dis tant  
pis, Nathanael; il y a là de grandes  
promesses de bonheur ».*  
*Les nourritures terrestres*  
*André Gide. 1897*

## Résumé court

La tuberculose bovine (TB) est une infection contagieuse principalement causée par *Mycobacterium bovis* touchant de nombreuses espèces (bovins, faune sauvage, etc.). En France, pays officiellement indemne de TB, trois départements (Côte d'Or, Dordogne et Béarn) connaissent depuis une quinzaine d'années des foyers bovins récurrents de TB, avec la mise en évidence simultanée de contamination de la faune sauvage. Les mécanismes de circulation de l'infection au sein de ce système multi-hôtes sont peu connus. L'objectif de notre étude était d'identifier les variables agricoles et paysagères pouvant expliquer l'infection des populations de blaireaux par la TB dans la zone du Béarn. L'unité épidémiologique choisie était le terrier, avec une sélection des terriers sur la base de la fiabilité de leur localisation et de leurs résultats d'analyses. La variable d'intérêt correspondait au statut du terrier pour la TB (positif ou négatif). Les variables explicatives étaient regroupées en trois catégories : des variables en lien avec les foyers bovins, des variables en lien avec les populations de blaireaux et de sangliers et des variables caractérisant le paysage de la zone. Selon les cas, les variables associées aux bovins et à la faune sauvage ont pris en compte ou non le statut d'infection de ces populations sauvages. Nous avons choisi d'utiliser la méthode d'amplification des arbres de régression (Boosted Regression trees : BRT). Cette famille de modèle est adapté lorsque l'on souhaite faire le lien entre des données géoréférencées de présence/absence d'une espèce et des variables environnementales, variables aux relations souvent complexes et non linéaires avec la variable à expliquer. D'après les analyses effectuées sur ce jeu de données restreint (n = 67 terriers), les variables contribuant le plus au statut d'infection des terriers étaient le nombre de sangliers tués à la chasse dans une zone de 10 km autour du terrier étudié et la surface de pâtures dans un buffer d'un kilomètre autour du terrier. Néanmoins, la qualité des prédictions de notre modèle était médiocre, en raison de la faible taille de l'échantillon et de sa fiabilité modérée. Pour améliorer ces résultats, différentes approches sont possibles. Des données des nouvelles campagnes de piégeage de blaireaux dans le Béarn ainsi que des analyses des campagnes précédentes en attente pourraient être intégrées dans l'analyse pour augmenter la taille de notre échantillon. D'autres variables explicatives d'intérêt (humidité, type de sol, etc.) pourraient aussi être prises en compte dans le modèle. A terme, l'idée serait de réaliser la même analyse avec les données des autres départements infectés afin de déterminer si les déterminants de l'infection des blaireaux sont les mêmes en fonction de différentes zones géographiques. Au final, ces analyses permettront de mieux cerner les priorités à donner pour limiter la propagation de la TB au sein des populations de blaireaux en France en fonction des facteurs de risques identifiés.

Mots-clés : *Mycobacterium bovis*, Tuberculose bovine, Béarn, bovins, blaireaux, BRT (Boosted Regression Trees).

## Résumé long

La tuberculose bovine (TB) est une infection contagieuse touchant de nombreuses espèces, dont l'homme, mais principalement les bovins. Elle est principalement causée par *Mycobacterium bovis*, bactérie possédant une grande capacité de résistance dans le milieu extérieur. En Angleterre, Irlande et Espagne, la faune sauvage est considérée comme un réservoir primaire de la maladie (le blaireau en Irlande et en Angleterre et le sanglier en l'Espagne). Dans la plupart des pays d'Europe, la TB fait l'objet depuis plus de 50 ans d'une lutte acharnée sur les cheptels bovins, reposant sur l'élimination des bovins infectés après dépistage. A ce jour, la majorité de ces pays sont officiellement indemnes de TB au sens de la réglementation européenne (Dir64/432), c'est à dire pouvant justifier de moins de 0,1% de prévalence annuelle sur les cheptels. En France, pays officiellement indemne de TB, trois zones (Côte d'Or, Dordogne et Béarn) connaissent depuis une quinzaine d'années des foyers de TB bovins récurrents, avec la mise en évidence simultanée de contamination de la faune sauvage. Les mécanismes de circulation au sein de ce système multi-hôtes sont peu connus. Leur évaluation est un préalable indispensable afin de déterminer les points clés d'une stratégie de lutte contre la maladie.

L'objectif de notre étude était d'identifier les variables agricoles et paysagères pouvant expliquer l'infection des populations de blaireaux par la TB dans la zone du Béarn. Cette zone (environ 2 700 km<sup>2</sup>) se caractérise par un nombre relativement important de foyers bovins sur cinq ans (46 sur 1 339 élevages), des taux d'infections des blaireaux et des sangliers variant entre 1 et 4 %, et des densités en blaireaux variables selon les zones, mais en moyenne supérieures aux moyennes nationales (0,93 terriers au km<sup>2</sup>).

Le blaireau est un animal nocturne, vivant en communauté au sein de terriers profonds, situés généralement dans les zones boisées afin de bénéficier de l'effet structurant des racines des arbres pour soutenir les galeries. La taille de la communauté, qualifiée de « familiale » est variable selon les régions d'études, de 2 à 3 individus par terrier dans les zones méditerranéennes et offrant peu de ressources alimentaires, à 6 –10 individus en zone humide, comme cela a été bien observé en Angleterre. Chaque communauté s'approprie un territoire, dont elle trace les limites avec des dépôts réguliers d'excréments et d'urines, appelés « latrines ». Ces territoires ont une taille variable selon les disponibilités alimentaires, et le comportement territorial est plus marqué sur les groupes importants. Ceci revêt une importance particulière dans la transmission de la TB au sein des populations de blaireaux, pour laquelle la connaissance des interactions au sein des groupes de blaireaux et entre groupes reste à étudier.

L'unité épidémiologique choisie était le terrier, avec une sélection des terriers sur la base de la fiabilité de leur localisation et de leurs résultats d'analyses. En effet, chaque groupe spatial trouve refuge dans un terrier dit « primaire », où s'effectue la reproduction (de février à avril), mais également de terriers secondaires établis au voisinage de ressources alimentaires temporaires ou pour l'isolement de certains individus. Le nombre de gueules de terriers est variable (de 2 à plus d'une trentaine) et peut engendrer des confusions dans la comptabilisation des groupes de blaireaux, avec une confusion entre les terriers secondaires et les terriers primaires. En général, les terriers sont plutôt situés en lisères, à proximité des sources de nourriture. Parmi les terriers pour lesquels au moins un blaireau a été analysé pour la TB, 149 ont été sélectionnés pour constituer le jeu de données complet et 67 le jeu de données réduit (pour les terriers négatifs en TB, seuls ceux ayant eu au moins deux analyses de blaireaux ont été retenus). La variable d'intérêt correspondait au statut du terrier pour la TB (positif ou négatif). Les variables explicatives étaient regroupées en trois catégories : des variables en lien avec les foyers bovins, des variables en lien avec les populations de blaireaux et de sangliers et des variables caractérisant le paysage de la zone. Selon les cas, les variables associées aux bovins et à la faune sauvage ont pris en compte ou non le statut d'infection de ces populations sauvages. Nous avons choisi d'utiliser la méthode d'amplification des arbres de régression (Boosted Regression trees : BRT). Cette famille de modèle est adapté lorsque l'on

souhaite faire le lien entre des données géoréférencées de présence/absence d'une espèce et des variables environnementales, variables aux relations souvent complexes et non linéaires avec la variable à expliquer.

D'après les analyses effectuées sur ce jeu de données restreint (jeu de données dans lequel les terriers négatifs avaient fait l'objet d'au moins 2 analyses négatives de blaireaux – n = 67 terriers), les variables contribuant le plus au statut d'infection des terriers étaient le nombre de sangliers tués à la chasse dans une zone de 10 km autour du terrier étudié et la surface de pâtures dans un buffer d'un kilomètre autour du terrier. Néanmoins, la qualité des prédictions de notre modèle était médiocre. Ceci peut s'expliquer par la faible taille de l'échantillon et par sa fiabilité modérée. De plus, certaines variables explicatives d'intérêt n'ont pas pu être prises en compte, telles que l'humidité, le type de sol, l'infection chez les blaireaux du voisinage.

Pour améliorer ces résultats, différentes approches sont possibles. Des données des nouvelles campagnes de piégeage de blaireaux dans le Béarn ainsi que des analyses des campagnes précédentes en attente pourraient être intégrées dans l'analyse pour augmenter la taille de notre échantillon. D'autres variables explicatives d'intérêt pourraient aussi être calculées et prises en compte dans le modèle. A terme, l'idée serait de réaliser la même analyse avec les données des autres départements infectés afin de déterminer si les déterminants de l'infection des blaireaux sont les mêmes en fonction de différentes zones géographiques. Au final, ces analyses permettront de mieux cerner les priorités à donner pour limiter la propagation de la TB au sein des populations de blaireaux en France en fonction des facteurs de risques identifiés.

# SOMMAIRE

A.	Existence d'un système multi-hôtes de circulation de la tuberculose bovine .....	9
1	Généralités sur <i>Mycobacterium bovis</i> .....	9
11	La tuberculose bovine dans les cheptels bovins .....	10
12	La tuberculose bovine dans la faune sauvage .....	10
121	Système multi-hôtes de la tuberculose bovine .....	10
122	Situation générale en France .....	11
2	Particularités inhérentes aux populations de blaireaux .....	11
21	La tuberculose bovine chez le blaireau .....	11
22	Densités de populations de blaireaux .....	12
23	Comportement territorial .....	13
231	Domaines spatiaux .....	13
232	Organisation des terriers.....	13
233	Reproduction et dynamique des populations .....	14
24	Alimentation.....	15
3	Facteurs de risques de la contamination des blaireaux par la tuberculose bovine .....	15
31	Contamination par l'environnement .....	15
311	Résistance de <i>M. bovis</i> dans le milieu extérieur.....	16
312	Facteurs de potentialisation de la résistance de <i>M. bovis</i> dans le milieu extérieur. ....	16
32	Transmission des bovins aux blaireaux .....	17
33	Transmission blaireau-blaireau.....	17
34	Transmission des blaireaux aux bovins .....	18
B.	Caractérisation spatiale du risque de tuberculose bovine chez le blaireau en Béarn.....	19
1	Matériel et méthodes .....	19
11	Caractéristiques de la zone de Béarn .....	19
111	Paysages.....	20
112	Exploitations agricoles .....	21
113	Faune sauvage .....	22
114	Particularités de la TB en élevages sur la zone d'étude .....	23
115	Dépistage de la tuberculose dans la faune sauvage .....	23
12	Période d'étude .....	24
13	Description des données .....	25
136	Variable d'intérêt.....	25
137	Variables explicatives .....	26
14	Modèle d'analyse utilisé.....	30
141	Choix du modèle BRT .....	30
142	Corrélation entre les variables .....	31
143	Paramétrage de l'analyse BRT .....	31
2	Résultats .....	32
21	Analyse descriptive : variables d'intérêt .....	32
22	Analyse descriptive : variables explicatives .....	33

221	Système multi-hôtes .....	33
222	Présence d'animaux infectés à <i>M. bovis</i> .....	33
223	Variables d'environnement.....	34
23	Analyse statistique.....	36
234	Examen des corrélations existantes.....	36
235	Résultats d'analyse BRT/.....	37
3	Discussion.....	39
31	Synthèse des résultats .....	39
32	Insuffisance de qualité des données.....	40
321	Echantillonnage. ....	40
322	Définition des cas. ....	40
323	Choix de la période d'étude. ....	41
324	Qualités des variables explicatives .....	41
33	Adéquation de la méthode.....	43
335	Choix de l'unité épidémiologique.....	43
336	Choix du la méthode BRT .....	43
34	Perspectives.....	44

## Index des tableaux et figures

Type	Référence document	Localisation
Carte	D2: Répartition géographique de la tuberculose bovine en France de 2000 à 2015	Annexe A
Carte	D3: Variations des densités de population de blaireaux en France	P11
Carte	D4: Zone d'étude: Campagne SYLVATUB 2014-2015	P19
Carte	D5: Situation générale de la zone d'étude.	Annexe B
Carte	D6: Hydrographie de la zone d'étude	Annexe B
Carte	D7: Reliefs de la zone d'étude	Annexe B
Carte	D8: Zones boisées de la zone d'étude	Annexe B
Carte	D9: Répartition des élevages bovins dans la zone d'étude	Annexe B
Carte	D10: Répartition des Tableaux de chasse de Sangliers sur la zone d'étude	Annexe B
Carte	D12: Répartition géographique de la tuberculose bovine sur les départements 40 et 64	Annexe D
Carte	D16: Répartition des échantillons de l'étude	Annexe D
Diagramme	D1: Tuberculose bovine: évolution des taux de prévalence cheptels de 1954 à 2015	Annexe A
Diagramme	D12: Nbre de blaireaux infectés par terrier ayant fait l'objet de plusieurs prélèvements	P30
Diagramme	D13 : Taux d'infection des cheptels 64-40. période 2007-2014	P21
Diagramme	D15 : Nombre de blaireaux piégés par terrier	P22
Diagramme	D17: Densités de terriers recensés au km <sup>2</sup>	P21
Diagramme	D21 : Répartitions des terriers suivis selon le type de paysage	P27
Diagramme	D23 : Nombre de blaireaux et de sangliers autour des terriers étudiés	P28
Diagramme	D24 : nombre de blaireaux prélevés par terrier	P36
Diagramme	D25 : Distances entre terriers	P29
Diagramme	D26 : Répartition des terriers dans les surfaces boisées	P29
Diagramme	D27 : Longueurs de lisères à proximité des terriers	P30
Diagramme	D28 : Répartition des cours d'eau autour des terriers .	P30
Diagramme	D29 : Répartition des pâtures et des cultures de Mais autour des zones terriers	P31
Diagramme	D30 : Distance à la pâture la plus proche	P31
Diagramme	D31 : Matrice des corrélations entre variables	P32
Diagramme	D32 : BRT :Gain de déviance sur 17 variables testées	P33
Diagramme	D33 : BRT Gains de déviance/ variable	P33
Diagramme	D34 : BRT :Gain de déviance sur 7 variables retenues	P34
Diagramme	D35 : Poids relatif des variables dans le statut positif d'un terrier	P35
Diagramme	D36 : Nombre de blaireaux piégés par communes / année	P37
Tableau	D14 : Prélèvements pour recherche tuberculose Faune Sauvage	P22
Tableau	D18 : Répartition des échantillons des campagnes 2013-2014 et 2014-2015	P23
Tableau	D19: Variables caractérisant les réservoirs potentiels	P24
Tableau	D20: Variables d'environnement	P25
Tableau	D22: Données agricoles de la zone d'étude	P19
Tableau	D37a: Résultats BRT avec 18 variables ( intégralité)	Annexe C
Tableau	D37b: Résultats BRT avec 18 variables ( extraits)	P33
Tableau	D38a: Résultats BRT avec 17 variables ( intégralité)	Annexe C
Tableau	D38b: Résultats BRT avec 17 variables ( extraits)	P34

## Introduction

La tuberculose bovine (TB) est une infection bovine et multi-espèces, causée principalement par *Mycobacterium bovis*. Après plus de 50 ans de lutte contre cette maladie et d'élimination des bovins infectés, la plupart des pays européens se sont quasiment débarrassés de la maladie, tandis que certaines zones continuent de faire face à une infection multi-hôtes impliquant notamment les bovins et la faune sauvage.

Le rôle particulier des blaireaux dans la transmission de la maladie a été démontré dans certains pays, comme le Royaume-Uni et l'Irlande, où les interactions entre les deux espèces sont particulièrement marquées. En France, trois zones principales d'enzootie de TB sont récurrentes depuis une quinzaine d'années, avec une infection concomitante de la faune sauvage, sans que le rôle du blaireau n'ait pu clairement être quantifié dans la dynamique de transmission de la maladie.

Notre étude concerne l'une de ces zones enzootique, située en Béarn-Chalosse et vise à identifier et quantifier l'importance des facteurs paysagers et agricoles dans la circulation de la TB au sein de la population de blaireaux de la zone étudiée, à partir des résultats obtenus dans le cadre des mesures de surveillance mises en place à l'échelon national (SYLVATUB) sur la contamination de la faune sauvage par *M. Bovis*.

## A. Existence d'un système multi-hôtes de circulation de la tuberculose bovine

### 1 Généralités sur *Mycobacterium bovis*

La TB est provoquée par une bactérie appartenant au genre *Mycobacterium*, de l'espèce *bovis* ou *caprae*, faisant partie d'un phylum génétique commun dénommé «complexe tuberculosis», avec différenciation de plusieurs espèces de germes pathogènes, dont *Mycobacterium tuberculosis*, agent de la tuberculose humaine et *Mycobactérium microti*, agent de la tuberculose des rongeurs et retrouvé fréquemment dans la faune sauvage (Brosch et al. 2002). Plus de 180 spoligotypes ont été identifiés par génotypage en France depuis 15 ans chez *M. bovis*, dont une dizaine réapparaissant de manière récurrente sur certaines zones particulières.

*M. bovis* possède une paroi épaisse composée de glycoprotéines, riche en acides mycoliques, qui lui confère une grande résistance aux antiseptiques et dans le milieu extérieur. Elle est sensible à l'action de la chaleur et aux rayonnement solaires, ce qui permet d'envisager une certaine auto-épuration en milieu naturel (Fine et al. 2011)

La transmission de *M. bovis* entre bovins s'effectue de manière préférentielle par inhalation d'aérosols infectés, provoquant des lésions au niveau des voies respiratoires (Domingo, Vidal, et Marco 2014). Elle peut également s'effectuer de manière très accessoire lors d'ingestion de nourriture ou d'eau contaminées, mais les doses infectantes nécessaires sont plusieurs centaines de milliers de fois supérieures aux doses nécessaires à l'infection par inhalation (Humblet, Boschiroli, et Saegerman 2009). La contamination des cheptels par contact en pâture a été identifiée pour 95% des cas en Bourgogne (Dommergues et al. 2014), ce qui n'exclut pas formellement une contamination à l'occasion de contacts avec la faune sauvage infectée.

La maladie est en général asymptomatique chez les bovins, qui peuvent néanmoins se comporter comme excréteurs même en l'absence de lésions évoluées. Outre les bovins, la TB peut atteindre l'homme, et d'autres espèces domestiques, notamment les chèvres, les chats, les chiens, les moutons, les lamas (Broughan et al. 2013), ainsi que certaines espèces de la faune sauvage avec des symptomatologies souvent frustrées hormis pour certains carnivores.

## 11 La tuberculose bovine dans les cheptels bovins

En Europe, environ 2/3 des pays ont acquis le statut officiellement indemne de TB (moins de 0,1% de prévalence troupeau annuelle et 99,9% des cheptels individuellement qualifiés), alors que l'Angleterre, l'Irlande, l'Espagne, le sud de l'Italie, ainsi que les nouveaux pays adhérents issus du bloc soviétique ne sont pas qualifiés et présentent dans certaines régions des taux d'infection très importants, allant de 7 à 12% dans certaines régions d'Angleterre (Broughan et al. 2015).

La France a acquis le statut officiellement indemne en 2001 après plus de 40 ans de lutte basée sur des dépistages réguliers et sur l'élimination des animaux réagissants. Toutefois, depuis 2005, une recrudescence des cas de TB est observée (voir Figure 1 et Annexe A : Répartition géographique des cas de tuberculose bovine en France de 2000 à 2015), passant de 88 cas prévalents à plus de 170 entre 2010 et 2013, avec une localisation de la maladie répartie principalement sur trois régions : la Bourgogne, la Dordogne et le Béarn (Dufour et Bénet, JJ 2013). Sur ces régions, un nombre restreint de spoligotypes prédominant : SB 120 (ex BCG) en Dordogne, SB 120 et SB 134 (ex GB35) en Bourgogne, SB 821 (ex F7) et SB0832 (ex F15) en Béarn-Chalosse (voir Figure 12 en Annexe C : Répartition géographique des cas de tuberculose bovine sur les départements 40 et 64).

Les élevages français font l'objet d'une surveillance selon les règles instituées par la Directive 64-432 pour les échanges intra-communautaires d'animaux de l'espèce bovine, surveillance systématique à l'abattoir et programmée dans les cheptels selon les prévalences constatées dans les départements (contrôles annuels à quinquennaux, voire abandon des contrôles).

## 12 La tuberculose bovine dans la faune sauvage

Le portage de *M. bovis* a été démontré dans une grande variété d'écosystèmes au sein d'espèces sauvages telles que le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) en Amérique du Nord et au Canada, l'opossum (*Trichosurus vulpecula*) en Nouvelle-Zélande, le buffle (*Bubalis bubalis*) en Indonésie, ou les félinés des parcs nationaux en Afrique du Sud (De Lisle, Mackintosh, et Bengis 2001).

En Angleterre, *M. bovis* a fait l'objet de nombreuses investigations depuis 1980 et été retrouvé chez les cervidés (*Cervus* sp., *Capreolus* sp., *Dama* sp.), le renard (*Vulpes vulpes*), le vison (*Mustela vison*), le furet (*Mustela furo*), la taupe (*Talpa europaea*), le rat commun (*Rattus norvegicus*) le chat sauvage (*Felis catus*) et le blaireau (*Meles meles*). Ce dernier joue un rôle important en Angleterre, avec des densités de populations observées très importantes (de 10 à 50 blaireaux /km<sup>2</sup>), associées à une contiguïté avec les élevages bovins (Delahay, Cheeseman, et Clifton-Hadley 2001).

En France, le suivi systématique de l'infection dans la faune sauvage est relativement récent, et remonte aux premiers cas d'infection de grande ampleur constatés en forêt de Brotonne en 2001 (Gina Zanella et al. 2008) sur des cerfs et des sangliers, et pour le blaireau aux premiers tests effectués en Bourgogne en 2009.

### 121 Système multi-hôtes de la tuberculose bovine

Une population sauvage peut agir comme réservoir (primaire) si elle est capable d'entretenir de façon autonome l'agent pathogène par transmission intra-spécifique et d'être source d'infection pour d'autres populations réceptives (Nugent 2011). La densité de population est un des facteurs déterminant de ce statut épidémiologique, comme mis en évidence sur le cerf (*Cervus elaphus*) en France en forêt de Brotonne (G. Zanella et al. 2012), sur le sanglier (*Sus scrofa*) au centre de l'Espagne (J. Vicente et al. 2013) et sur le blaireau en Angleterre (Murphy et al. 2010). Les densités relevées étaient pour le sanglier supérieures à 30/km<sup>2</sup> (voire supérieures du fait de la concentration des animaux sur les

zones les plus propices suite à conjonction d'une sécheresse et d'un déficit alimentaire au sein de populations) et pour le blaireau de 10 à 20 terriers/km<sup>2</sup>, avec toutefois des modulations à effectuer selon la composition des groupes spatiaux de blaireaux.

Un niveau moindre d'implication de la faune sauvage est le statut d'hôte de liaison (anciennement réservoir "secondaire"). Un hôte de liaison est une population incapable d'entretenir l'infection de façon pérenne sans source de contamination extérieure, mais qui est néanmoins capable de transmettre l'agent pathogène à une autre population. Ce niveau est dépendant des densités de population de la faune sauvage considérée, mais également des taux de contamination des cheptels bovins (Good et al. 2011). Ce niveau d'hôte de liaison a été démontré en Espagne sur des densités de sangliers inférieures en zone Atlantique par rapport aux zones méditerranéennes (Muñoz-Mendoza et al. 2013) précédemment citées. Il est également pressenti pour le blaireau en France dans les zones d'enzootie de TB. Les interactions entre les espèces sont des facteurs à prendre en compte lors de l'étude de la dynamique de la TB pour une réelle appréciation de ce système multi-hôtes (Payne 2014).

Le troisième statut est celui de cul de sac épidémiologique, qui correspond à une population sauvage pouvant s'infecter mais ne jouant aucun rôle, ni dans la maintenance de l'infection, ni dans sa transmission, tel qu'on le suppose actuellement pour les chevreuils, les ragondins et les renards, vu le nombre très faible de cas de TB constatés pour ces espèces en France (sources DGAL/ SYLVATUB).

## 122 Situation générale en France

Depuis 2011, le dispositif national SYLVATUB de surveillance de la TB dans la faune sauvage a été mis en place par la DGAL ( Direction générale de l'Alimentation), en copilotage avec l'ANSES (Agence Nationale de Sécurité Sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail) , l'ONCFS (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage), la FNC (Fédération Nationale des Chasseurs), la FNGDS (Fédération Nationale des Groupements de Défense Sanitaire) et la FNGTV (Fédération Nationale des Groupements Techniques Vétérinaires) . L'ensemble du territoire national est réparti en trois niveaux d'intervention (surveillance événementielle, mixte ou programmée). Ces niveaux sont redéfinis deux fois par an pour chaque zone en fonction des cas dépistés dans la faune sauvage et des nouveaux foyers de TB déclarés. En général, entre 80 et 400 échantillons sont analysés annuellement par espèce et par zone d'enzootie de TB.

Entre le 1er janvier 2011 et le 31 décembre 2015, SYLVATUB (Plateforme ESA (collectif) 2016) a ainsi généré des analyses en surveillance programmée sur 6 944 sangliers, 1 474 cerfs et 7 600 blaireaux, avec des taux de positivité moyens sur zones d'enzootie de TB de 2% chez le sanglier, de 1% chez les cerfs et de 3,2% chez le blaireau. En surveillance événementielle, 4 chevreuils ont été trouvés positifs en Dordogne, mais le rôle d'hôte intermédiaire n'a pu être mis en évidence (aucun chevreuil positif sur un échantillon de 184 animaux en surveillance programmée en 2015). Hors une exception (1 sanglier trouvé positif en Sologne), il n'a pas été mis en évidence d'infection de la faune sauvage en dehors des aires d'enzootie bovine de TB.

## 2 Particularités inhérentes aux populations de blaireaux

### 21 La tuberculose bovine chez le blaireau

L'existence de la TB chez le blaireau a été pour la première fois démontrée en Suisse sur un cas isolé, hors contexte d'infection bovine en 1963, puis en Angleterre (1971), en Irlande (1973), en Espagne (2008) (Boadella et al. 2011) et en France (2009 : 19 échantillons positifs sur 274 prélèvements en Côte d'Or (sources : DGAL/SYLVATUB).

La maladie chez le blaireau est le plus souvent chronique (Cheesseman et al. 1988), mais son expression clinique varie considérablement, pouvant aller d'une infection sub-clinique à des formes localisées à petites lésions pulmonaires ou extra-pulmonaires, voire

des formes généralisées avec cachexie et mort (Corner, Murphy, et Gormley 2011a). La voie d'infection prédominante du blaireau serait la voie aérienne, puisque la TB du blaireau est d'abord pulmonaire (nodules de 1 à 2 mm), avec inflammation des ganglions lymphatiques correspondants, montrant des zones de caséification blanches ou jaunâtres. La contamination digestive est aussi possible et des formes miliaires généralisées ont été décrites (Gallagher et Clifton-Hadley 2000). La rate et le foie peuvent montrer des lésions laissant penser à de la sciure de bois, tandis que le rein est atteint de manière très disparate par des lésions radiales et allongées. Des lésions cutanées purulentes sont également souvent notées, due à l'inoculation de la maladie par morsure d'un congénère.

Le matériel infectant est principalement constitué par les particules aérosol émises lors de la respiration ou contenues dans la salive et les crachats. L'excrétion digestive, urinaire ou via les lésions de la peau est aussi possible. La dose minimale infectante serait très faible, de l'ordre de 1 à 10 bacilles, comme pour les autres espèces, mais les quantités excrétées par les animaux malades en fin de maladie peuvent être très importantes (105 à 106 cfu/ml de mucus trachéal, d'urine ou de fèces) (Gallagher et Clifton-Hadley 2000). De ce fait, en comparaison avec le sanglier qui présente, en France, plutôt des lésions ganglionnaires stabilisées, le blaireau est considéré comme une espèce ayant un pouvoir de contamination plus important que celui des autres espèces sauvages (Payne 2014).

## 22 Densités de populations de blaireaux

Les densités de population de blaireaux seraient faibles en France (entre 0,03 et 0,49 terrier/km<sup>2</sup> (ANSES (collectif) 2011), sans doute du fait de l'utilisation massive de la chloropicrine de 1970 à 1980 dans les terriers pour détruire les renards (produit définitivement interdit en 1991). Pour autant, des variations sensibles de densités ont pu être notées, souvent extrapolées, car le blaireau est un animal nocturne et craintif, difficile à observer. Des terriers peuvent être observés jusqu'à une altitude de 2000 m (Do Linh San 2006).

Les abondances relatives des populations de blaireaux (variant de 1 à 6) ont pu être estimées pour chacune des 429 petites régions agricoles françaises (territoires définis par leurs pratiques agricoles et leurs variables paysagères : <http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/definitions/zonages>). Ces estimations ont été réalisées à partir des données d'observation des mustélidés faites par les 1 500 agents de l'ONCFS entre 2000 et 2005, essentiellement sur cadavres trouvés morts au bord des routes en ce qui concerne les blaireaux (Calenge et al. 2015). Des abondances plus importantes ont été notées dans l'est et le sud-ouest de la France, notamment en Bourgogne, Dordogne et Nord Béarn.

Les densités de blaireaux peuvent être également estimées à partir des densités de terriers observées, soit à dire d'experts en faisant appel aux usagers du territoire (chasseurs, piégeurs, agriculteurs), soit en faisant procéder à des recensements exhaustifs par quadrillage raisonné de portions de territoires. Ainsi, les densités estimées de terriers varient entre 2,84 et 7,94 terriers au km<sup>2</sup> en Côte d'Or (Payne 2014), entre 1,96 et 2,89 terriers au km<sup>2</sup> en Dordogne (Reveillaud, E. 2011) pour une moyenne en Europe occidentale de 0,63 terriers au km<sup>2</sup>. Pour obtenir les densités en blaireaux, ce nombre de terriers doit être ensuite recoupé avec le nombre de blaireaux occupant chaque terrier, ce nombre étant soit observé par caméra infra-rouge placée devant les terriers jugés les plus représentatifs de la zone, soit estimé indirectement par des analyses génétiques pratiquées sur échantillons de fèces ou de poils.

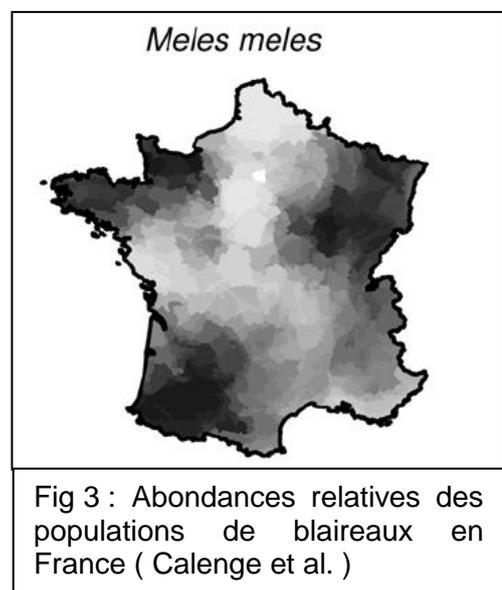


Fig 3 : Abondances relatives des populations de blaireaux en France ( Calenge et al. )

## 23 Comportement territorial

Le comportement territorial complète les informations relatives aux variations de densités, car il influence les contacts inter et intra-espèces, pouvant moduler ou amplifier la transmission de la TB.

### 231 Domaines spatiaux

Chez les blaireaux comme chez les autres carnivores, les individus adultes occupent généralement tout au long de l'année un espace particulier, le domaine vital. La superficie de celui-ci dépend en grande partie de la disponibilité alimentaire, et l'espacement entre individus est d'autant plus important que cette disponibilité en ressources est faible (Do Linh San 2006). La structuration du groupe est plus spatiale que sociale, les individus conservant un comportement solitaire vis à vis de l'alimentation et des déplacements. Ceci n'exclut toutefois pas les séances de toilettage mutuel et de jeux observés en sortie de terrier, en particulier avec d'autres femelles du terrier non allaitantes (Woodroffe, Macdonald, et Da Silva J. 1993)..

La taille des domaines spatiaux varie de 100 à 450 hectares (Bodin 2005) selon la quantité de nourriture disponible à proximité (jusqu'à 9 km<sup>2</sup> en cas de ressources limitées (Do Linh San 2006), le nombre de blaireaux au sein de chaque terrier, et la proportion de mâles par rapport aux femelles (Robertson et al. 2014).

Ces territoires sont délimités par des dépôts réguliers de fèces et d'urine, appelés latrines. Chaque blaireau identifie ainsi parfaitement le territoire voisin, sur lequel il empiète occasionnellement au moment de la reproduction, sans à priori aller plus loin que le proche voisinage. Des essais de délocalisation de blaireaux ont montré qu'un blaireau était capable de retrouver son terrier d'origine si celui-ci avait été déplacé artificiellement dans le territoire voisin, alors qu'il n'y avait pas d'orientation possible au-delà de cette limite de voisinage. Les contacts inter-groupes représenteraient seulement 4,4% des contacts totaux entre blaireaux (Böhm et al. 2008) et ceux avec d'autres espèces, notamment les bovins aux pâturages, sont exceptionnels (Benham et Broom 1989). In fine, la socialisation des blaireaux au sein des groupes spatiaux est directement corrélée aux densités de blaireaux et aux ressources alimentaires disponibles (Neal et Cheeseman 1996). Ces groupes peuvent être très importants, tel qu'observés dans certaines régions d'Angleterre, comportant plus d'une dizaine d'individus avec des domaines spatiaux très délimités, ou au contraire restreints (1 à 3 individus), avec des domaines spatiaux en général moins délimités. En cas de dérangements trop fréquents sur le territoire, à l'occasion du piégeage par exemple, le territoire est alors augmenté, avec un déplacement des centres de fréquentation de ces territoires de 0,5 à 2 km (Bielby et al. 2014),

### 232 Organisation des terriers

Chaque groupe spatial se structure autour d'un terrier principal, qui est occupé plus de 80% du temps dès l'automne et jusqu'à la mise-bas (Do Linh San 2006). Ces terriers sont de taille variable (de 50 m<sup>2</sup> à 1700 m<sup>2</sup> (Roper 1992). Cette taille est corrélée avec l'ancienneté du terrier plutôt qu'avec le nombre d'occupants. Le nombre de sorties (gueules ou bouches de terriers) peut atteindre une centaine, avec une moyenne de 5 à 9 (Sleeman et al. 2009). Les chambres sont situées au bout de couloirs de deux à trois mètres et servent au repos des blaireaux ; elles contiennent de la litière et peuvent atteindre jusqu'à un mètre de diamètre. Leur nombre est variable en fonction du nombre d'occupants (isolement des animaux allaitants, rotations pour lutter contre les ectoparasites). L'occupation d'un terrier peut être confirmée s'il y a des débris de litière éjectés à l'entrée du terrier lors des opérations de nettoyage au printemps.

La localisation préférentielle des terriers est en zone boisée de type arbustif (34,3 % en lisière, 22,5 % dans des haies ou des cordons boisés, 12,5 % en forêt, 7,8 % dans des bosquets (Do Linh San 2006). Cette localisation permet aux blaireaux de quitter

discrètement leurs repaires en toute saison, tout en ayant un accès facile aux ressources alimentaires (pâtures et cultures) dans un rayon de 300 m (Reid et al. 2012). Entre 80 et 95 % des terriers sont situés dans des pentes, en général à flanc de coteaux, ce qui facilite l'évacuation de l'eau et des déblais. La présence de racines d'arbres est un élément structurant contre les effondrements ; lorsque le choix est possible, le sol choisi est de texture sableuse et/ou limoneuse, de préférence des sols argileux peu perméables et humides.

La proximité d'un cours d'eau ne paraît pas être un facteur essentiel dans le choix du site, de même que l'altitude (de 50 à 650 m) du moment que les terrains sont correctement drainés (Anrys et Libois 1983). La présence de rivières n'est par ailleurs pas un facteur limitant de la dispersion des populations de blaireaux, sauf en cas de rivière de forte taille (Frantz et al. 2010).

Le territoire spatial comprend également des terriers secondaires qui sont utilisés pour se rapprocher des lieux de nourrissage en été, ou pour éviter une trop grande accumulation d'ectoparasites dans les chambres du terrier primaire (Ferrari 1996) : changement de terrier, tous les 3 jours en été, tous les 13 jours au printemps et tous les 22 jours en hiver. En Angleterre, les terriers secondaires des blaireaux ont été subdivisés en trois catégories (Thornton 1988) : périphériques (1 ou 2 entrées), subsidiaires et annexes. Seuls ces derniers sont reliés au terrier principal par une coulée nette, témoignant d'une occupation et de transferts réguliers, attribués par exemple dans des terriers à forte population à la nécessité pour certaines femelles de s'isoler du reste du groupe en période d'allaitement.

Cette occupation temporaire de certains terriers, de même que la taille variable des terriers rend difficile la différenciation entre les terriers principaux et les terriers secondaires dans environ 30 % des cas (Reveillaud, E. 2011), complexifiant l'estimation des tailles des populations de blaireaux. A noter enfin qu'au sein d'un même terrier, le nombre de blaireaux peut être très différent dans le temps. Ainsi, des variations de 3 à 12 individus ont pu être observées sur un suivi de 10 ans sur le même terrier (Bodin 2005).

### 233 Reproduction et dynamique des populations

Les groupes de blaireaux sont considérés comme familiaux, avec néanmoins une consanguinité moindre qu'attendue si les animaux se reproduisaient strictement entre eux. Cette possibilité de saillies par des mâles étrangers au groupe est attestée par un plus fort taux de blessures des mâles par rapport aux femelles, relatifs aux combats menés lors d'intrusion territoriale (Graham et al. 2013). Les femelles sont capables de se reproduire dès l'âge de 2 ans; et sont saillies en général au printemps, juste après la mise-bas. L'œuf fécondé est alors « bloqué » au stade blastocyte et l'implantation endométriale ne s'effectue qu'en fin d'automne (ovo-implantation différée), de sorte que la mise bas a lieu en général en février après 45 jours de gestation (Do Linh San 2006). Le nombre de jeunes par portée est compris entre 1 et 5, en moyenne de 2,43. Un phénomène de régulation des gestations a été mis en évidence au sein des terriers, fonction du rapport du nombre de blaireaux présents et des conditions trophiques environnantes (Artois et Delattre, P 1985). Il a par exemple pu être observé que seuls 32% des femelles d'un groupe mettaient bas alors que 88 % d'entre elles avaient été fécondées (stade blastocyte) au printemps.

Après une phase d'allaitement strict de 6 à 8 semaines dans une chambre particulière du terrier principal, les jeunes sont ensuite nourris par régurgitation de la mère, accessoirement du père, puis accompagnés dans la recherche de nourriture jusqu'à l'âge de 5 à 8 mois où ils adopteront alors des comportements autonomes dans la recherche de nourriture ; La famine semble être une cause importante de mortalité des blaireaux. En Angleterre, les populations diminuent, toutes classes d'âge confondues, en cas de sécheresse (Nouvellet et al. 2013), suite à la diminution du nombre de vers de terre disponibles. La mortalité chez les jeunes est la plus importante, de l'ordre de 50 à 70 % avant 1 an (famine, maladies pulmonaires, élimination par les autres mâles), avec des taux de survie de 65 % dans la seconde année, puis de 75 % pour les années ultérieures. Ceci

induit que les terriers sont composés essentiellement d'animaux jeunes, d'âge inférieur à 5 ans, et que seulement 1 à 2 % des animaux d'une cohorte atteindraient 12 ans. In fine, la croissance potentielle des populations de blaireaux est faible, estimée à environ 20% (Anderson et Trehwella 1985; Judge et al. 2014), ce qui explique des densités observées encore relativement faibles en France, malgré l'abandon du piégeage systématique de cette espèce depuis les années 1970-80.

## **24 Alimentation**

L'étude des contenus alimentaires stomacaux, de même que l'analyse des fèces déposées dans les latrines, montrent une grande diversité alimentaire, selon les sites d'études et les saisons. Le blaireau se comporte comme un omnivore, n'étant pas très efficace dans la capture de proies, sauf en ce qui concerne les campagnols terrestres et d'autres espèces prises au nid (portées de lapins de garenne par exemple...). A l'occasion, il peut se comporter comme un charognard, consommant des carcasses de sangliers, de chevreuils, de poules ou de chiens (Do Linh San 2006), voire des restes de cuisine déposés sur des tas de fumiers dans certaines exploitations. La consommation d'un aliment dépend de sa disponibilité, le blaireau étant capable de remplacer son aliment principal par un aliment secondaire plus énergétique ou appétant (espèce à régime généraliste opportuniste) (Robertson et al. 2015). En période d'abondance, le régime peut être constitué en totalité des fruits (cerises, vigne, olives...) ou des baies sauvages (églantier, alisier blanc....).

En zone humide, la consommation de lombrics (oligochètes *Lumbricus terrestris* et *Lumbricus rubellus*) peut représenter jusqu'à 83 % de la biomasse ingérée, et concerner plus de 96 % des individus ; une pullulation particulière de vers de terre a été noté (Worm Nighth, Nuit à vers) lorsque les conditions météorologiques le permettent : température de l'air supérieure à 2°C, température du sol inférieure à 10°C, et précipitations supérieures à 2 mm pendant 72 heures (Do Linh San 2006; Elodie Barbier et al. 2016).

En zone ou période plus sèche, l'alimentation s'oriente plus vers la consommation de végétaux ou d'insectes, avec des groupes spatiaux en général moins nombreux et plus vastes. Le maïs peut constituer une part importante de l'alimentation des blaireaux : il domine le régime alimentaire plus de huit mois sur douze (val de Ruiz, Suisse Occidentale (Fischer 1997), en raison d'une forte disponibilité alimentaire pendant sa période germinative, puis de la présence de nombreux épis cassés et délaissés par les engins agricoles. Dans le sud-ouest de l'Angleterre, la mise en place de cultures de maïs depuis 1960, ainsi que la mise en place de mesures de protection des blaireaux (1973, 1981 et 1992), ont permis l'établissement et le maintien de fortes densités de blaireaux (Atkins et Robinson 2013). La proximité de ressources alimentaires telle que des dépôts d'aliments pour les élevages ou l'alimentation des jeunes bovins directement sur pâture constitue un facteur d'attraction (Payne 2014), avec développement de groupes plus importants et une localisation préférentielle des terriers à proximité des fermes (environ 300 mètres) ou des terres les plus fertiles (Menziez et al. 2011).

## **3 Facteurs de risques de la contamination des blaireaux par la tuberculose bovine**

La similitude des types moléculaires (spoligotypes et VNTR) retrouvés chez les bovins et chez les blaireaux sur des écosystèmes localisés montre effet territorial de proximité. Pour autant, il reste difficile de déterminer dans quel sens s'effectue le transfert (bovins à blaireau ou de blaireau à bovin), voire d'apprécier la part jouée par l'environnement chez les deux espèces dans le maintien de la maladie.

## **31 Contamination par l'environnement**

Dans le sol et les pâtures : les mycobactéries sont détruites sur pâtures en moins de 12 h en cas d'exposition directe au soleil (Phillips et al. 2003). Lors d'une exposition indirecte ou diffuse à la lumière du soleil, le temps de survie de *M. bovis* dans les pâtures a été estimé entre 7 et 74 jours (Jackson, de Lisle, et Morris 1995, Brooks-Pollock, Roberts, et Keeling 2014)), atteignant jusqu'à 58 jours dans le foin, de 3 à 6 mois dans les bouses et jusqu'à 21 mois (Young, Gormley, et Wellington 2005) dans le sol. Pour autant, les charges bactériennes sont considérablement diminuées au cours du temps : la survie est plus longue lorsque la température est basse et le taux d'humidité important. Une expérimentation effectuée sur pâture au Michigan (Fine et al. 2011) a montré que la température et l'humidité influençaient plus la survie des bactéries que la nature du support proprement dite (eau, sol, maïs et foin), avec une période de forte décroissance des bacilles observée durant les 7 à 14 premiers jours, mais également une survie de quelques éléments durant 4 à 12 semaines.

Sur d'autres supports liés à la faune sauvage : dans l'eau courante, il a été démontré que *M. bovis* peut survivre jusqu'à 400 jours (Phillips et al., 2003). Dans les fèces de blaireaux, une résistance de la mycobactérie a été mise en évidence pendant plus de 4 semaines, avec toutefois une décroissance des charges bactériennes de plus de 88 % en 15 jours et de 99 % en quatre semaines (Gallagher et Clifton-Hadley 2000). Sur les carcasses d'opossum, des temps de survie de *M. bovis* de 3 à 9 jours en été, et de 27 jours en hiver ont été notés en Nouvelle-Zélande (Barron et al. 2011). Pour le blaireau, le temps de survie observé sur les carcasses est également court, avec 60 % d'épuration en 15 jours, et une épuration totale grâce à la putréfaction en 6 semaines (Gallagher et Clifton-Hadley 2000).

### 312 Facteurs de potentialisation de la résistance de *M. bovis* dans le milieu extérieur.

#### + Enfouissement mécanique de *M. bovis* dans le sol

Les conditions d'élevages de bovins, de plus en plus sur parcours extérieur (au moins en ce qui concerne les élevages allaitants) entraînent une dégradation progressive des pâtures, avec déstructuration des sols sur les zones de piétinements, autour des aires d'affouragement et des aires d'abreuvement et permettent l'enfouissement de *M. bovis* en profondeur.. En présence d'eau, on cumule les deux effets positifs de l'enfouissement et d'un maintien de conditions d'humidité optimales : ainsi, les mares et trous d'eau semblent être des lieux privilégiés de survie de *M. bovis* (O'Mahony 2014).

#### + Enfouissement de *M. bovis* par les vers de terre

Les invertébrés constituent la plus importante biomasse au m<sup>2</sup> du règne animal, Parmi ceux-ci, les vers de terre, en particulier le lombric (*Lumbricus terrestris*), agiraient comme hôte passif, avec une survie de *M. bovis* de deux jours dans le tube digestif. Ils permettraient ainsi l'enfouissement de la bactérie en profondeur du sol (Elodie Barbier et al. 2016) et sa dissémination sur plusieurs mètres autour du lieu de dépôt initial. Le rôle joué par les bouses pourrait n'être pas négligeable du fait de l'appétence des bouses pour les vers de terre et d'une excrétion intermittente dans les fèces par les bovins, même en cas de seule infection pulmonaire (Phillips et al. 2003). Le ver de terre pourrait donc avoir un effet concentrateur, en plus de son rôle d'enfouissement.

#### + Effets « conservateurs » de certains sols

La granulométrie des sols et leurs teneurs en argile peuvent jouer un rôle sur l'humidité à long terme des sols et donc sur la survie de *M. bovis*. Ainsi, dans une étude menée au Michigan (Walter et al. 2014), il a été noté une augmentation des chances d'infection en fonction du pourcentage croissant de sable dans le sol: les particules de sable ayant une taille supérieure à 2 µm seraient en effet propices à l'humidité et favorable à la survie de *M. bovis*. Les zones humides des prairies ont été montrées comme présentant un

facteur de risque particulier dans la transmission de la TB en Côte d'Or (Bouchez-Zacria, M 2015)

### **32 Transmission des bovins aux blaireaux**

Les bovins seraient à l'origine de la contamination trouvée chez les blaireaux : cette hypothèse repose sur la faible variabilité des séquences retrouvés chez les blaireaux (Biek et al. 2012) par rapport à celles retrouvées chez les bovins, mais il demeure une difficulté à cerner l'importance de ces relations en zone d'enzootie, du fait de la difficulté à quantifier le 'récent' par rapport à notre temps d'observation.

La contamination directe par voie respiratoire semble exceptionnelle vu le faible nombre de contacts directs entre les bovins et les blaireaux (Drewe et al. 2013). Ainsi, l'observation des mouvements de trois groupes de blaireaux au voisinage d'une exploitation laitière au nord-est de l'Angleterre a montré des contacts aux pâturages peu fréquents et extrêmement variables selon les individus, aussi bien au niveau des cheptels que des groupes sociaux de blaireaux (Böhm, Hutchings, et White 2009). Cette faible fréquence moyenne de contacts en pâture doit être modulée par l'existence d'individus plus « sociaux », tant chez les bovins que chez les blaireaux, ce qui rend cette hypothèse de contamination inter-espèce probable.

La contamination indirecte serait donc la voie la plus importante de transmission bovin-blaireau, liées aux matières virulentes constituées par les aérosols et les bouses déposés sur l'herbe par les bovins infectés ; L'appétence des blaireaux pour les vers de terre, et la capacité de ces derniers à transporter et concentrer *M. bovis* semble potentialiser cette contamination des blaireaux. De fait, il a été démontré un lien entre l'infection des cheptels et la présence de blaireaux infectés à proximité immédiate (300 mètres) des pâtures (Balseiro et al. 2013), de même qu'avec la surface des pâtures exploitées (Guta et al. 2014).

### **33 Transmission blaireau-blaireau**

La contamination des blaireaux est variable au sein des groupes sociaux, selon le nombre d'individus, le sexe et l'âge des animaux.

L'excrétion par les fèces, le mucus trachéal, l'urine et la salive est la règle chez les animaux infectés, sans pour autant être reliée au développement de lésions importantes. Sur 25 blaireaux décelés infectés par PCR en Côte d'Or, l'excrétion a été mise en évidence par un de ces types de voie de contamination pour environ 50 % des animaux infectés (Payne 2014), par deux voies ou toutes les voies pour respectivement 25 et 15 % d'entre eux, sans pour autant permettre de statuer sur le potentiel de transmission correspondante . La voie de contamination principale entre blaireaux serait la voie aérienne du fait de la prédominance de lésions du poumon chez le blaireau (Gallagher et Clifton-Hadley 2000). La voie salivaire jouerait également un rôle, comme en témoignent la présence de lésions de la peau suite à des morsures entre blaireaux (Jenkins, Cox, et Delahay 2012). Ces dernières, bien que plus fréquemment observées chez les mâles à l'occasion de combats lors de la saison des accouplements .(Graham et al. 2013) peuvent aussi survenir sur d'autres animaux lorsqu'il s'agit de défendre une chambre ou un territoire spécifique. Par ailleurs, les animaux contaminés présenteraient des modifications comportementales, avec moins de contacts au sein de leur groupe et une tendance à plus rencontrer d'autres groupes (Weber et al. 2013), donc à propager l'infection par combats.

Les individus au sein d'un même terrier pourraient ne pas être systématiquement infectés, laissant préjuger de contacts moins fréquents qu'attendus au sein d'un même groupe social: ainsi, les chambres de terriers ne feraient l'objet de partage que dans 5 à 30 % des cas (Böhm et al. 2008), laissant penser, à l'exception des groupes

familiaux récents, à un habitat plutôt de type opportuniste, avec une indépendance de chaque individu comme cela est observé pour la recherche de nourriture. A contrario, la contamination des jeunes est largement dépendante des taux de contamination observés, à la fois chez les femelles allaitantes, mais aussi des autres blaireaux du terrier (Tomlinson et al. 2013). La contamination indirecte par les latrines reste possible du fait des forts taux de contamination relevés dans les urines et les fèces. Une contamination des sols de terriers a été mise en évidence (E. Barbier et al. 2016) . Cependant l'importance épidémiologique de ce type de contamination reste à quantifier.

En Angleterre, une taille minimale de 6 à 8 individus serait nécessaire pour permettre la propagation de la maladie sans contamination extérieure (Hardstaff et al. 2012). Ce ratio serait de seulement de 3,9 individus en Irlande, sans doute à cause de taux d'infection supérieurs des populations de blaireaux (entre 13 et 29 % en Irlande, voire 36 % (Murphy et al. 2010) contre 11 à 22 % en Angleterre (Gomel et Plissoneau-Duquesne 2008)).

In fine, les taux de contamination intra-terrier sont plus importants au sein des groupes sociaux importants (8 à 15 individus par terrier) que dans des groupes moins nombreux. Toutefois, en zone de forte densité, les blaireaux sont plus territoriaux et donc disséminent moins la maladie de groupes en groupes (Böhm, Hutchings, et White 2009). A contrario, les groupes peu nombreux, quoique présentant des taux d'infection moindre dans chaque terrier, représentent néanmoins un risque non négligeable de la maladie, avec un territoire spatial et des contacts avec d'autres groupes plus importants (Joaquín Vicente et al. 2007).

### **34 Transmission des blaireaux aux bovins**

La contamination des bovins par les latrines de blaireaux infectés, est une possibilité (Hutchings et Harris 1999), mais est actuellement considérée comme annexe dans la transmission de la tuberculose, tant entre blaireaux qu'entre blaireaux et bovins.(Corner, Murphy, et Gormley 2011b). En effet, bien que l'excrétion digestive et urinaire ait été démontrée à partir de blaireaux infectés, il semble que les bovins négligent ces zones, lorsqu'elle sont fraîches et hors période de disette alimentaire(Benham et Broom 1989). Cette contamination s'effectuerait principalement par contacts indirects via le logement et l'alimentation des bovins. (Böhm, Hutchings, et White 2009), par voie aérienne ou alimentaire. Cette dernière, bien que en théorie 10 millions de fois moins efficace que la voie aérienne (Humblet, Boschioli, et Saegerman 2009), pourrait être potentialisée à l'occasion des éructations effectuées lors de la rumination, permettant ainsi l'atteinte de l'appareil respiratoire en deuxième intention.

Sur pâturage, la contamination des bovins par ingestion d'herbe ou d'aliments contaminés est proportionnellement plus importante dans les zones de forte infection des blaireaux (Courtenay et al. 2006). Elle est supérieure sur des prairies rases (fauchées) où les bovins sont susceptibles d'ingérer de la terre contaminée en même temps que l'herbe (Bouchez-Zacria, M 2015). Les lombrics pourraient là aussi jouer un rôle favorisant, en transportant *M. bovis* autour des latrines après l'avoir enfoui dans le sol, mais avec une fréquence d'occurrence moindre que dans le sens bovins-blaireaux, du fait de l'absence de tropisme alimentaire sélectif des bovins vis à vis des vers de terre. La distribution d'aliments en pâtures directement sur le sol est un facteur de risque important, proportionnellement au partage d'un point d'eau qui serait moins impactant (Payne 2014).

L'intrusion des blaireaux dans les exploitations est également un facteur de contamination : la présence de blaireaux, dans les granges, les stabulations, les hangars, et les auges est fréquemment relevée en Angleterre (Judge et al. 2011), même si elle est moins observée dans d'autres contextes (Irlande, (O'Mahony 2014). Elle ne semble pas être le fait d'individus isolés, mais plutôt d'une opportunité prise en cas de déficit alimentaire, lors de baisse de pluviométrie par exemple (Garnett, Delahay, et Roper 2002).

L'eau ne semble pas être un facteur de rapprochement entre les deux espèces, bien que *M. bovis* ait été mis en évidence dans ce type de support (E. Barbier et al. 2016). Ainsi l'observation des fréquentations de points d'eau en Irlande (O'Mahony 2014) n'a

pas montré de contacts directs entre cheptels bovins et blaireaux, avec un usage très modéré des points d'eau par un seul groupe de blaireaux et sur quelques individus agissant isolement.

Pour autant, la contamination des cheptels bovins par les blaireaux semble devoir être relativisée par rapport aux contaminations entre cheptels sensu stricto. Elle a été estimée à seulement 5,7 % (entre 9 et 25 %) des cas (Donnelly et Nouvellet 2013) en milieu pourtant fortement contaminé en Angleterre, malgré le fait que le rôle du blaireau soit démontré en tant que réservoir primaire de la TB dans ce pays.

## **B. Caractérisation spatiale du risque de tuberculose bovine chez le blaireau en Béarn**

Mieux connaître la dynamique actuelle de l'infection dans les populations de blaireaux en Béarn permettrait de mieux cerner les mesures prioritaires de lutte à mettre en place, afin de limiter la diffusion intraspécifique et vers les autres espèces (bovins notamment) de l'infection. En s'appuyant sur les schémas de transmission de la maladie décrits dans la littérature, nous avons déterminé trois groupes de facteurs pouvant favoriser l'infection des blaireaux et donc à étudier :

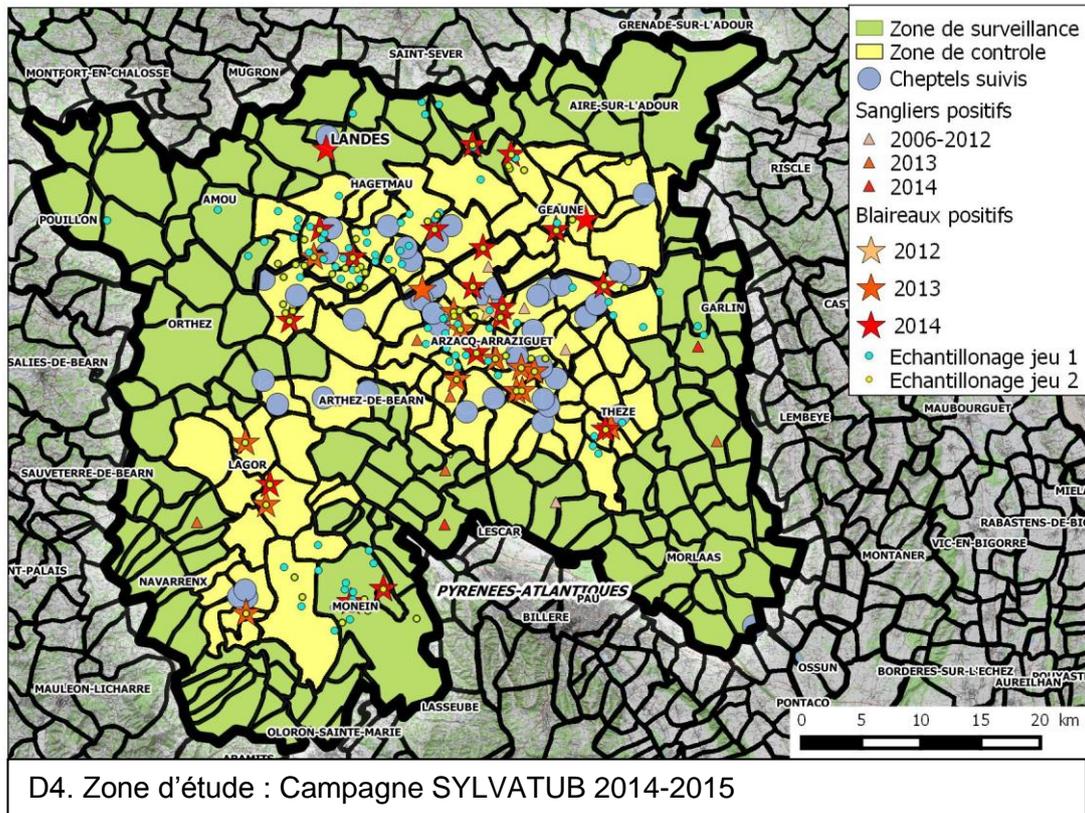
- Transmission Bovin-Blaireau : le niveau d'infection des foyers bovins situés à proximité des terriers de blaireaux ainsi que de la proximité géographique entre les pâtures de ces élevages et les terriers pourraient impacter la probabilité d'infection des populations de blaireaux et semblent donc à prendre en compte.
- Transmission Blaireau- Blaireau : la transmission de la maladie au sein des populations de blaireaux est souvent décrite comme associée aux densités de terriers et d'animaux. Toutefois, nous avons vu qu'il existait un effet modulateur lié aux caractéristiques spatiales de l'environnement, principalement à la disponibilité des ressources alimentaires. Ainsi, le lieu d'implantation des terriers (zone boisée, zone ouverte, etc.), les surfaces disponibles en pâtures ou en maïs et les ressources en eau présentes dans les environs des terriers pourraient influencer le comportement des blaireaux, notamment les contacts intra et inter-groupes, et ainsi la probabilité d'infection des animaux. Par exemple, une question sous-jacente (déjà posée en Angleterre) serait : l'extension des cultures de maïs sur la zone d'étude constitue-t-elle un facteur de risque d'infection des blaireaux?
- Transmission par l'environnement : elle peut être évaluée par la comparaison des caractéristiques des pâtures et de la ressource en eau autour des terriers infectés et non infectés. De même, d'autres espèces peuvent intervenir dans un schéma de transmission multi-hôtes, notamment le sanglier.

Ainsi, l'objectif de notre travail sera d'identifier si certains de ces facteurs influencent la probabilité d'infection des terriers de blaireaux de notre zone d'étude.

### **1 Matériel et méthodes**

#### **11 Caractéristiques de la zone de Béarn**

La zone d'étude choisie est celle retenue dans le cadre du dispositif SYLVATUB de surveillance programmée de la TB dans la faune sauvage pour les départements des Landes et des Pyrénées-Atlantiques : 239 communes et 2 700 km<sup>2</sup> pour la campagne de surveillance de 2014-2015. Les contours de la zone sont actualisés annuellement en fonction des nouveaux cas de TB décelés chez les bovins et les blaireaux (les sangliers positifs ne sont pas pris en compte pour définir la zone de surveillance, sauf s'ils sont proches de foyers bovins ou de cas chez le blaireau).



Ainsi, toutes les communes limitrophes des communes avec au moins un foyer bovin ou un blaireau découvert infecté (zone de contrôle (ZC)) sont incluses dans la zone, ainsi qu'une zone tampon d'une ou deux communes autour cette zone ZC (zone tampon ou zone de surveillance (ZS)). La situation géographique ainsi que les données administratives de la zone figurent en Annexe B (carte D5 : Situation de de la zone d'étude).

## 111 Paysages

Les données ont été obtenues par traitement avec le logiciel Q-GIS 2.8.1 Wien des couches BD ALTI-IGN, BD TOPO-VEGETATION IGN et BD TOPO-HYDROGRAPHIE IGN (Figures 5, 6, 7 et 8 de l'annexe B). La zone d'étude est essentiellement une zone d'élevage et de cultures, avec deux types de paysages principaux :

- + Des plaines et des plateaux relativement plats, essentiellement consacrés à la culture de maïs, au milieu desquelles s'écoulent trois rivières orientées sud-est nord-ouest : le Gave de Pau, le Luy de France et le Luy du Béarn (cf Annexe B, carte D6: Hydrographie de la zone d'étude),
- + Des coteaux, disposés en deux massifs principaux, où le paysage est de type bocager, plus morcelé, alternant pâtures et bois sur les zones les plus pentues (voire des vignes sur le canton de Monein (AOP Juranson)), et pâtures et cultures dans le fonds des vallées (Cf Annexe B, carte D8: Zones boisées de la zone d'étude).

Il n'y a pas de variation de relief importante dans la zone (minimum de 13 m et maximum de 357 m, avec une moyenne de 155 m ; cf Annexe B, carte D7 : Reliefs de la zone d'étude) au regard des aires de répartition usuelles des blaireaux comprises entre 0 et 2000 m (Do Linh San 2006)). Le climat est principalement océanique de type altéré, avec une température moyenne assez élevée de 12,5°C, et des précipitations abondantes (Pau : 856 mm/an), plus sec et plus chaud sur le nord de la zone (Mont de Marsan 694 mm/an). Ces conditions sont, comme en Angleterre (Oxford : 654 mm/an, Cardiff : 953 mm/an), favorables pour le développement des invertébrés sur pâtures, notamment de vers de terre, part importante de l'alimentation des blaireaux.

## 112 Exploitations agricoles

Les données d'élevages ont été obtenues à partir des bases de données du Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et des Forêts : AGRESTE pour les surfaces agricoles, PACAGE pour la répartition des parcelles agricoles, SIGAL pour la localisation et le suivi de contamination des élevages et BDNI pour la répartition et les mouvements d'animaux. Toutes les données ont été anonymisées pour leur utilisation dans la présente étude (Figure 9 de l'annexe B : Répartition des élevages bovins dans la zone d'étude).

Les élevages de la zone (1339) sont de petite taille (environ 30 ha de SAU par exploitation), et représentent environ 40 % des surfaces agricoles des deux départements, 60 % de la production bovine dans le département des Landes contre seulement 33 % dans le département des Pyrénées-Atlantiques. Ils se répartissent en 948 élevages allaitants (71 %), 201 élevages laitiers (15 %), 183 ateliers d'engraissement et 6 ganaderias. Ces dernières sont assez peu représentées dans cette zone d'élevage (moins de 0,5 % des effectifs totaux), et présentent peu de contacts avec les autres élevages bovins (parcellaires en général regroupés, animaux isolés par des clôtures solides et fixes).

La tendance générale est à la diminution du nombre d'exploitations (-38 % en 20 ans pour un même taux global d'occupation des sols), avec une transformation progressive des prairies en zones labourables et des élevages laitiers en élevages allaitants. La taille moyenne des troupeaux laitiers est de 75 têtes, composés de plus de 90 % de vaches Holstein, celle des troupeaux allaitants de 145 têtes, composés essentiellement de Blondes d'Aquitaine.

	Nombre d'exploitations agricoles	Surfaces agricoles Utiles (SAU)	Unités Gros (UGB)	Bovins	Terres labourables ( km <sup>2</sup> )	Cultures permanentes ( km <sup>2</sup> )	Pairies permanentes (km <sup>2</sup> )
Total Département 40	5784	211021	228149		192743	2911	14452
Total zone d'étude 40	2910	89802	138233		81431	850	7378
Moy (et écart-type) zone d'étude 40		30.97 (3.62)	47.64 (13.59)		29.8 (2.9)	0.29 (0.25)	2.54 (0.73)
Total Département 64	11949	330208	491694		204013	3322	122344
Total Zone d'étude 64	4651	138431	164694		115664	1965	20646
Moy (et écart-type) zone d'étude 64		28.85 (7.76)	33.32 (11.89)		23.73 (7.54)	0.36 (0.52)	4.75 (4.20)

Tableau D22 : caractéristiques agricoles de la zone d'étude  
(Sources : données Agreste 2010)

Parmi les trois espèces suivies dans le cadre SYLVATUB (blaireau, sanglier, cerf), seuls les sangliers et les blaireaux sont présents sur la zone. En effet, selon la FDC64, on note seulement la présence d'une harde d'une dizaine de cerfs sur l'est de la zone, raison pour laquelle il n'est pas délivré de bracelets de chasse pour cette espèce.

### 1131 Sangliers

Le nombre de sangliers sur la zone serait peu important par rapport aux autres zones des deux départements considérés. Néanmoins ce nombre serait en augmentation depuis plus d'une vingtaine d'années. La méthode d'estimation de la taille des populations de sangliers est différente dans les deux départements, car le statut du sanglier n'est pas le même :

+ Dans les Landes, le sanglier est classé nuisible, et donc chassable toute l'année. Pour cette raison, il n'est pas établi de plan de chasse pour cette espèce, et les tableaux de chasse sont ceux des battues organisées,

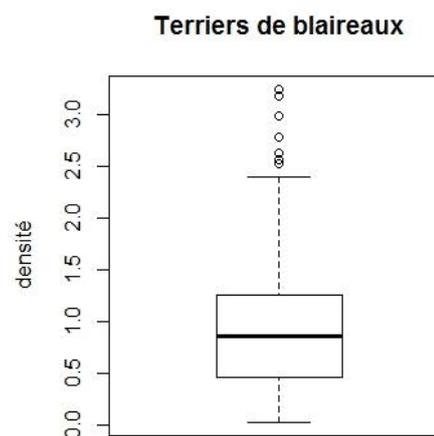
+ Dans les Pyrénées-Atlantiques, le sanglier est classé gibier et soumis à plan de chasse: les tableaux de chasse sont ceux remontés par les ACCAs (Associations communales de chasse agréées).

Il est d'usage de considérer pour cette espèce que les tableaux de chasse représentent entre 25 et 45 % de la population initiale (ANSES (collectif) 2011). Ainsi, pour la zone considérée, les densités de sangliers varieraient de 0,18 à 1,2 individus au km<sup>2</sup> (moyenne de 0,8) à comparer avec les chiffres nationaux de 1,03 sangliers au km<sup>2</sup> (3,75 sangliers en zone boisée, cf. Figure 10 en annexe B : Répartition des Tableaux de chasse de Sangliers sur la zone d'étude).

### 1132 Blaireaux

Un recensement des terriers a été demandé aux ACCAs de chaque commune, à dire d'experts (chasseurs, éleveurs et piégeurs) en se servant de fonds de carte IGN au 1/ 25 000, afin de permettre la localisation approximative des terriers. La demande concernait uniquement les terriers de blaireaux jugés principaux, qui ont été pointés sur la carte, puis indexés via le logiciel cartographique QGIS. Une distance minimale d'environ 100 m a été appliquée entre les points de recensement de manière à limiter les confusions entre terriers principaux, gueules de terriers et terriers secondaires de « mise bas ». Ce recensement (cf Figure 11 de l'annexe B : Répartition des terriers de blaireaux sur la zone d'étude) ne doit être considéré que comme une approximation étant donné les taux de détection variables selon les communes, les confusions possibles entre terriers primaires et terriers secondaires et la prise en compte possible de terriers inactifs.

Le recensement actuel comprend 2200 terriers, et correspond à la compilation de 3 campagnes de recensement successives menées depuis 2013. Il montre une répartition inégale des terriers selon les territoires. La moyenne du nombre de terriers est de 0,93 terriers au km<sup>2</sup>, variant entre 1,25 à 3,24 terriers au km<sup>2</sup> en zone de coteaux, alors qu'elle est inférieure à 0,5 terriers au km<sup>2</sup> en zone de culture. 50% des communes affichent un taux compris entre 0,5 et 1,25 terrier par km<sup>2</sup>, traduisant un peuplement légèrement plus important que celui relevé en moyenne nationale (0,03 à 0,49 terriers/km<sup>2</sup> (ANSES (collectif) 2011)).



D:17: Densités de terriers recensés au km<sup>2</sup>

En Béarn, la moyenne des taux d'incidence cheptels sur les 8 dernières années est de 0,15% pour le département des Pyrénées-Atlantiques et de 0,5% pour le département des Landes. De 2000 au 15 juin 2015, 200 foyers ont ainsi été dépistés sur les deux départements, offrant plusieurs profils épidémiologiques avec plus de 23 spoligotypes détectés (Figure 12 de l'annexe C : Répartition géographique des cas de tuberculose bovine sur les départements 40 et 64) :

- +Profil épidémiologique ganaderias, le plus au nord du département des Landes, avec des spoligotypes variés et des taux d'infection importants,
- +Profil épidémiologique de foyers isolés ou peu nombreux, sur lesquels les mesures de dépistage et d'assainissement ont permis la disparition de la maladie dans l'élevage concerné et son entourage,
- +Profil épidémiologique de foyers groupés, récurrents dans un proche voisinage, liés à trois spoligotypes particuliers : F005, F007 et F015.

Mis à part les ganaderias, tous les cheptels ont fait l'objet d'un abattage total jusqu'à décembre 2014, date à laquelle il a été accordé des dérogations à l'abattage total, conformément à la modification de réglementation survenue en août 2014 (Arrêté Ministériel modifié du 15 septembre 2013 relatif aux mesures de lutte contre la TB). Le pourcentage d'animaux présentant des lésions de tuberculose bovine à l'abattoir au sein de chaque foyer est passé de 20 à 5 % entre 2007 et 2014, avec une diminution du nombre de cheptels fortement infectés, ce qui traduit une amélioration sanitaire globale.

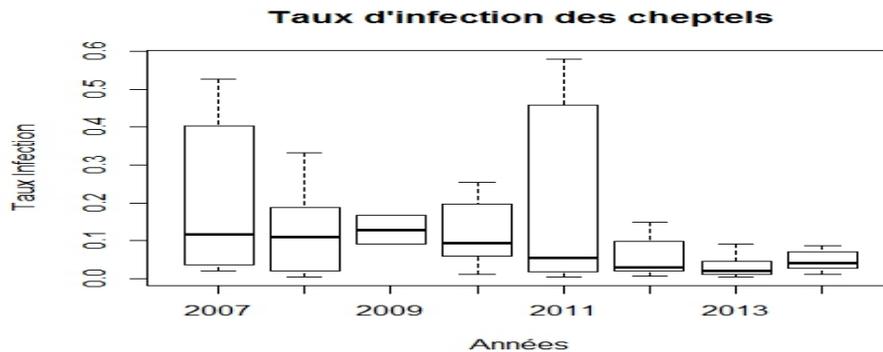


Figure 13 : Abaissement des taux d'infection des cheptels 64-40. période 2007-2014 (DGAL)

## 115 Dépistage de la tuberculose dans la faune sauvage

Les analyses effectuées sur la faune sauvage ont d'abord concerné exclusivement les sangliers de 2006 à 2011, avec 12 animaux positifs sur 377 échantillonnés.

Saison	Sangliers			Blaireaux		
	Prévus	Prélevés	Positifs	Prévus	Prélevés	Positifs
2006	0	90	1	0	0	0
2007	0	138	1	0	5	0
2009	0	50	4	0	1	0
2010	0	2	1	0	0	0
2011	0	97	6	0	0	0
2012	300	225	2	325	242	1
2013	250	145	6	601	421	17
2014	180	72	2	900	586	18
2015	200	163	2	1100	337	8

Fig 14 : Nombre de sangliers et de blaireaux prévus, prélevés et positifs pour la TB échantillonnés entre 2006 et 2015.

En 2012, le premier blaireau positif a été décelé sur la zone d'enzootie. Depuis 2013, le plan SYLVATUB a été recentré sur la zone d'enzootie bovine et se répartit en deux zones, avec des objectifs de piégeage d'à minima un blaireau par terrier actif en zone de contrôle (ZC) et d'environ deux blaireaux et deux sangliers par commune en zone de surveillance (ZS) (cf carte 4 en annexe B : Zone d'étude: campagne Sylvatub 2014-2015).

Le piégeage est effectué au collet à arrêtoir par des piégeurs agréés (environ 450 volontaires sur les 1 500 que comporte la zone), agissant sous la responsabilité de lieutenants de louveterie (22 circonscriptions concernées) pour la mise en œuvre d'un arrêté préfectoral spécifique de piégeage revu annuellement chaque 15 mai. Sur les trois dernières campagnes, le nombre de blaireaux prélevés dans chaque terrier est en moyenne de 1,6 animal par terrier et un maximum de 9 animaux pour un terrier (445 attributions de blaireaux à un terrier). En éliminant les communes sur lesquelles le recensement n'est que partiel (sélection des communes possédant plus de trois terriers recensés, soit 1 195 prélèvements retenus sur 1528 prélèvements), on peut estimer un taux de prélèvement global par terrier recensé variant entre 3 et 87 %, en moyenne de 85 % (médiane de 50 %, Figure 16 de l'annexe C).

Les blaireaux ont été en général congelés avant expédition pour autopsie dans les laboratoires départementaux de Mont de Marsan (40) et de Lagor (64) et prélèvements des ganglions rétro-pharyngiens, pulmonaires et hépatiques, puis analyse par mise en culture en milieu solide. Sur les trois dernières campagnes, le pourcentage d'animaux trouvés infectés a été compris entre 2 et 4% pour le blaireau et entre 1,25 et 4 % sur le sanglier, avec toutefois une grande disparité des lieux de prélèvements (Figure 4 P 18: Zone d'étude: Campagne SYLVATUB 2014-2015 ). Les taux lésionnels ont été extrêmement faible (0,5 %) sur les deux dernières campagnes

## 12 Période d'étude

L'étude mise en place est de type rétrospectif, à visée explicative. Le choix de la période d'étude a été un compromis entre une exhaustivité des données et la possibilité de

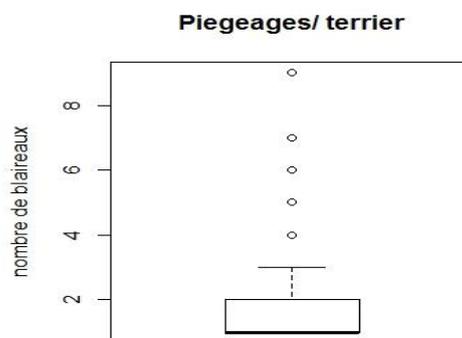


Fig 15 : Nombre de blaireaux piégés par terrier (SYLVATUB)

rechercher une association entre les variables paysagères ou d'élevages et le statut des terriers de blaireau par rapport à la TB.

Les données utilisées pour le blaireau ont été celles des campagnes de piégeage 2013-2014 et 2014-2015 afin de pouvoir cumuler les résultats de deux campagnes et avoir un échantillon de plus grande taille, malgré une répartition inégale des prélèvements dans le temps.

Années	2013	2014	2015	Total
Prélèvements	16	182	83	285
Blaireaux positifs	16	17	1	34

Tableau 18 : répartition des échantillons des campagnes 2013-2014 et 2014-2015

La campagne 2012-2013 n'a pas été prise en compte, d'une part pour conserver l'antériorité d'infection des élevages bovins (comme nous le verrons par la suite, les foyers bovins détectés entre 2007 et 2013 ont été pris en compte pour le calcul de certaines variables) d'autre part parce que la zone de prélèvement ne recouvrait que très partiellement la zone actuelle d'étude. Les données utilisées pour le recensement des terriers sont un cumul des informations remontées par les acteurs de terrain entre 2013 et 2016.

Par ailleurs, il a été choisi d'utiliser les données des cheptels infectés sur la zone d'étude de 2007 à 2013 (46 cheptels), afin de s'assurer de l'antériorité de l'infection des troupeaux bovins par rapport à celle des terriers de blaireaux (l'objectif de l'étude étant d'expliquer le statut d'infection des terriers de blaireaux, il ne semblait pas pertinent de prendre en compte les foyers bovins détectés après la découverte de l'infection dans les terriers étudiés). Le fait de prendre en considération 5 années de résultats tient au développement chronique de la maladie et à sa difficulté à la dépister (période de latence d'en moyenne 3,5 mois (Bekara et al. 2014) et défaut de sensibilité des tests utilisés (Bernard et Bénet 2015). La date retenue pour un foyer bovin est celle de la date d'APDI (Arrêté préfectoral portant déclaration d'infection), qui correspond à la déclaration officielle de foyer.

### 13 Description des données

#### 136 Variable d'intérêt

En l'absence de données relatives à la composition des groupes spatiaux de blaireaux, l'unité épidémiologique choisie est le terrier. La population cible de l'étude correspond à l'ensemble des terriers de blaireaux de la zone. Sous réserve de l'exhaustivité du recensement des terriers de blaireaux dans la zone, cette population est estimée à 2 200 terriers (base de données de recensement des terriers de blaireaux par commune sur les départements des Landes et des Pyrénées-Atlantiques). Ces terriers sont répartis sur les 239 communes suivies dans le cadre du dispositif SYLVATUB de 2014-2015, soit environ 2 500 km<sup>2</sup>.

La variable d'intérêt de l'étude correspond au statut infecté ou non d'un terrier de blaireau. Un terrier est considéré comme infecté si au moins un blaireau piégé durant la période d'étude et attribué au terrier a été détecté infecté. Un blaireau détecté infecté correspond à un blaireau ayant fait l'objet d'une confirmation de suspicion par le LNR de Maisons-Alfort, soit par typage après culture, soit par typage sur fragment d'ADN issu des processus d'amplification PCR. Un terrier non infecté est défini comme un terrier où tous les blaireaux analysés sur la période d'étude étaient négatifs. Or, pour la plupart des terriers, seul un blaireau avait été analysé. Etant donné (i) la variabilité de la taille des groupes et de la prévalence intra-terrier et (ii) l'imperfection des tests diagnostiques, un terrier peut être infecté alors qu'un blaireau y a été trouvé négatif. Parmi ces terriers négatifs, seuls les terriers présentant au moins deux blaireaux négatifs nous paraissaient devoir être retenus. Nous avons donc construit deux jeux de données : un premier jeu comprenant l'ensemble

des terriers analysés et un second jeu plus restrictif comprenant tous les terriers positifs et seulement les terriers négatifs avec au moins deux blaireaux analysés.

### 137 Variables explicatives

Au total, 17 variables explicatives ont été calculées. Parmi les animaux pouvant potentiellement infecter les blaireaux dans la zone, trois espèces ont été retenues : les bovins, les sangliers et les blaireaux. Selon les cas, les variables associées à ces espèces ont pris en compte ou non le statut d'infection de ces populations sauvages. Les variables explicatives sont regroupées en trois catégories : des variables en lien avec les foyers bovins, des variables en lien avec les populations de blaireaux et de sangliers et des variables caractérisant le paysage de la zone. Onze des variables explicatives ont été définies au sein d'une zone tampon de 1 km de rayon autour du terrier, qui correspond au rayon d'action moyen du domaine spatial des blaireaux (Bodin 2005; Do Linh San 2006).

L'ensemble des données ont été extraites sous R 3.1.0. Nous avons utilisé différents packages sous R : sp (traitement des données spatiales), rgdal (liens pour le traitement de données spatiales), rgeos (calculs géométriques), maptools (reconnaissance des objets spatiaux), geosphere (trigonométrie sphérique), SDM tools (outils de modélisation), foreign (lecture des bases de données spatialisés extérieures), spdep (analyse spatiale), raster (organisation spatiale) et splancs (modèles d'analyse spatiale).

#### 1371 Variables relatives aux foyers bovins

Le nombre de bovins a été pris en compte au travers des surfaces de pâturages présentes dans le buffer, supposées proportionnelles aux charges à l'hectare des bovins y pâturant (sous l'hypothèse que la charge de bovins à l'hectare est à peu près identique selon les pâtures et exploitations concernées). Par ailleurs, le nombre théorique d'animaux infectés présents dans le buffer a été calculé (variable « charge en bovins à lésions »), d'après les statuts des cheptels et le nombre d'animaux trouvés lésionnels à l'abattoir. Ce nombre théorique est la somme pour chaque foyer bovin ayant au moins une pâture dans le buffer du nombre d'animaux à lésions détectés dans le foyer pondéré par la proportion des surfaces de pâtures du foyer situées dans le buffer.

Les cheptels infectés considérés sont ceux de la liste des arrêtés préfectoraux portant déclaration d'infection (cheptels avec culture positive au laboratoire départemental ou mise en évidence d'ADN de *M. bovis* par le LNR ou PCR et/ou histologie positive et/ou réaction intradermotuberculination positive conformément aux critères définis par l'Arrêté ministériel du 23/09/2003 définissant les règles de lutte contre la TB), présentant un spoligotype F007 ou F015 (seuls spoligotypes détectés sur les blaireaux) pour la période d'étude choisie (01/01/2007 au 15/05/2013). Au cours de cette période, 42 élevages infectés en F007 et 4 élevages infectés en F015 ont été détectés (sur 93 cheptels infectés sur la zone d'étude et 106 cheptels infectés sur les deux départements). Les bovins infectés, en plus du cas index défini ci-dessus, sont ceux trouvés lésionnels, confirmés pour la TB lors des abattages totaux réalisés pour l'assainissement des cheptels (pas d'assainissement en abattage partiel avant 2014 sur la zone, hors ganaderias non concernées par l'étude). L'appariement des spoligotypes Bovins au spoligotype blaireau du terrier le plus proche est systématique.

Les cinq variables relatives aux foyers bovins sont présentées dans le Tableau 19. La surface de pâture a été obtenue via le recensement 2013 des surfaces agricoles (RPG), effectué dans le cadre des déclarations pour l'obtention des aides de la politique agricole commune (PAC), soit 158 382 parcelles sur la zone (DRAAF). Nous avons considéré un îlot du RPG comme une pâture s'il était identifié comme prairie permanente (PN), prairie temporaire (PT) ou prairie temporaire de plus de 5 ans (PX). Le nombre d'élevages et le nombre de bovins par élevage est issu d'une extraction de la BDNI au 01/01/2013 et concerne l'ensemble des bovins déclarés dans l'élevage à cette date, tous âges confondus (Ministère de l'Agriculture).

Tableau 19 : Variables caractérisant les foyers bovins

Nom de la variable	Définition de la variable	Hypothèse biologique
Surfaces de pâtures	Nombre d'hectares de pâtures dans le buffer de 1 km autour du terrier	Les surfaces de pâtures des bovins sont corrélées aux contacts entre bovins et blaireaux.
Surfaces de pâtures positives	Nombre d'hectares de pâtures de foyers dans le buffer de 1 km autour du terrier	L'infection du blaireau est corrélée à l'infection des élevages bovins à proximité (Courtenay et al. 2006).
Distance à la pâture la plus proche	Distance entre le terrier et la pâture la plus proche	La proximité entre les pâtures et les terriers de blaireaux favorise la contamination des blaireaux (Guta et al. 2014).
Distance à la pâture positive la plus proche	Distance entre le terrier et la pâture d'un foyer la plus proche	La proximité entre les pâtures positives et les terriers de blaireaux favorise la contamination des blaireaux. (Balseiro et al. 2013)
Charge en bovins à lésions	Nombre théorique de bovins à lésions dans le buffer de 1 km autour du terrier	Plus le nombre de bovins infectés à proximité du terrier est grand, plus le risque pour un blaireau de se contaminer est grand (Good et al. 2011)(Brooks-Pollock et Wood 2015)

*1372 Variables relative aux populations de blaireaux et de sangliers*

Quatre variables ont été définies pour caractériser l'infection par la TB entre blaireaux ou entre blaireaux et sangliers (Tableau 20). Le nombre de terriers dans le buffer de 1 km autour du terrier a été calculé d'après les données du recensement effectué par les ACCAS sur les 239 communes de la zone d'études au 01/02/2016 (DDPP).

Avant de prendre en compte la variable « distance au terrier infecté le plus proche », nous nous sommes assurés que la pression de surveillance autour des terriers infectés et non infectés était équivalente (une intensification des piégeages autour de terriers positifs étant en effet attendue). Un test de Student a été effectué sur le nombre de terriers et de blaireaux testés autour des terriers infectés et non-infectés. Ce test n'a pas montré de différence significative de la pression de piégeage autour des terriers positifs et des terriers négatifs. Néanmoins, il faut garder en tête que le statut d'infection de la plupart des terriers est inconnu.

	Autour des terriers Infectés	Autour des terriers non Infectés	IC 95%	P value
Nombre moyen de terriers analysés	2	2.25	0,20 + 0.72	0,26
Nombre moyen de blaireaux analysés	1.85	1.47	1,06 + 0,29	0,25

Le nombre de sangliers estimé est issu des tableaux de chasse communiqués par les fédérations départementales de la Chasse des deux départements 64 et 40 (FDC). Les données de sangliers tirés à la chasse ont été agrégées par communes sur trois périodes de chasse : 2012-2013, 2013-2014 et 2014-2015. La moyenne sur ces trois périodes a été calculée. La variable « nombre de sangliers » correspond donc à la moyenne de sangliers tués à la chasse entre 2012 et 2014 par commune dont les limites intersectent avec un buffer de 10 km autour du terrier, proportionnellement à la surface des communes dans ce buffer. Il est d'usage de considérer que la population de sangliers correspond à deux ou trois fois le tableau de chasse (ANSES (collectif) 2011). Le nombre de sangliers infectés n'a pas été retenu comme variable, au vu du peu de prélèvements effectués et de leur dispersion, ainsi qu'au rayon très variable d'activité de ces animaux (entre 10 et 20 kms).

Tableau 20 : Variables caractérisant les blaireaux et sangliers

Nom de la variable	Définition de la variable	Hypothèse biologique
Nombre de terriers	Nombre de terriers recensés dans un buffer de 1 km autour du terrier	La transmission de la maladie est d'autant plus importante que la densité d'animaux est grande (Hardstaff et al. 2012).
Distance au terrier le plus proche	Distance entre le terrier et le terrier recensé le plus proche	La transmission de la maladie est d'autant plus importante que la densité d'animaux est grande (Hardstaff et al. 2012).
Distance au terrier infecté le plus proche	Distance entre le terrier et le terrier détecté infecté le plus proche	La transmission de voisinage entre blaireau est accrue par contact si les blaireaux sont infectés (Hardstaff et al. 2012) (Gomel et Plissoneau-Duquesne 2008)
Nombre de sangliers	Nombre moyen de sangliers tués par action de chasse par commune durant les trois dernières saisons de chasse, pondéré par la surface relative de ces communes intersectant un buffer de 10 km autour du terrier	La présence de sangliers autour du terrier favoriserait le contact entre sangliers et blaireaux.

### 1373 Variables caractérisant l'environnement

Les variables d'environnement définies sont au nombre de huit (Tableau 21). Nous faisons l'hypothèse que ces variables favorisent l'implantation des terriers de blaireaux ou les contacts entre espèces (bovin-blaireau, blaireau-blaireau, sanglier-blaireau), que ce soit via l'accès à la nourriture ou à l'eau.

Les données concernant le parcellaire dédié à la culture du maïs sont issues, comme pour les pâtures, des déclarations effectuées dans le cadre de la PAC 2013. Les données relatives aux zones boisées et à l'hydrographie sont issues des bases BD TOPO-VEGETATION (IGN 2015) et BD TOPO-HYDROGRAPHIE (IGN 2015). Les déterminations des surfaces de bois ou de surfaces en eau ont été effectuées sous R 3.1.1, par le calcul de l'intersection des couches correspondantes avec le buffer de 1 km autour du terrier. Les longueurs de lisières de pâtures sont issues de l'intersection entre les surfaces boisées et les pâtures. L'indice de compacité est calculé en effectuant le rapport entre les surfaces

boisées dans le buffer de 1 km autour du terrier et les longueurs de lisières de ces zones boisées dans ce même buffer. La proportion des surfaces en eau dans les pâtures est le rapport entre la surface de cours d'eau dans les pâtures du buffer et la surface totale en eau dans le buffer.

**Tableau 21 : Variables caractérisant l'environnement**

Nom de la variable	Définition de la variable	Hypothèse biologique
Type de terrier	Environnement dans lequel se situe le terrier (bois, lisière ou milieu ouvert)	Une majorité de terriers est implantée en zone boisée((Do Linh San 2006),
Surfaces de maïs	Somme des surfaces plantées en maïs dans un buffer de 1 km autour du terrier	Outre une meilleure implantation des blaireaux (Ferrari 1996), la présence de parcelles de maïs favoriserait les contacts entre blaireaux
Surfaces de bois	Somme des surfaces boisées	Les terriers sont implantés en majorité dans les bois à moins de 300m des lisières (Reid et al. 2012).
Surfaces en eau	Somme des surfaces en eau dans un buffer de 1 km autour du terrier calculées à l'aide d'un buffer de 6m autour des cours et plan d'eau	La proximité des cours d'eau n'est pas un facteur déterminant pour l'implantation des terriers (Anrys et Libois 1983)
Longueur de lisières totale	Longueur de lisières dans un buffer de 1 km autour du terrier.	La présence de lisières augmente e comportement de marquage territorial des blaireaux, augmentant leur excrétion potentielle de bacilles ((White, Brown, et Harris 1993)
Longueur de lisières de pâtures	Longueur de lisières à l'interface d'une zone boisée et d'une pâture dans un buffer de 1 km autour du terrier.	Les contacts bovins-blaireaux sont plus importants pour les blaireaux résidant en lisière (Balseiro et al. 2013),et favorisent la transmission de la maladie
Compacité des zones boisées	Rapport entre la surface des zones boisées dans le buffer et la longueur de lisières totale	Le morcellement des bois augmente le contact entre les bovins et les blaireaux.
Proportion des cours d'eau dans les pâtures	Rapport entre la surface de cours d'eau dans les pâtures du buffer et la surface totale en eau dans le buffer	L'abreuvement constitue un risque de contamination croisée.(Payne 2014)
Proportion des cours d'eau dans les pâtures des foyers	Rapport entre la surface de cours d'eau dans les pâtures des foyers du buffer et la surface totale en eau dans le buffer	L'abreuvement constitue un risque de contamination croisée.(Payne 2014)

Il ne nous a pas paru opportun d'inscrire les données de relief parmi les variables étudiées, vu les faibles différences d'altitude observées entre les terriers analysés. De plus,

cette variable d'altitude n'a pas été décrite dans la littérature comme un effet inhibiteur concernant la transmission de l'infection chez les blaireaux.

## 14 Modèle d'analyse utilisé

L'objectif de l'étude est de déterminer l'influence des variables explicatives prises en compte sur le statut d'infection des terriers de blaireaux par la TB. La variable d'intérêt Y considérée est de type binaire : 0 si le terrier n'est pas infecté et 1 dans le cas contraire.

### 141 Choix du modèle BRT

Pour cette analyse, nous avons utilisé la méthode d'amplification des arbres de régression (Boosted Regression trees : BRT). Cette méthode est très utilisée en écologie pour identifier les facteurs environnementaux influençant la présence d'une espèce sur un territoire et ainsi prédire la distribution spatiale de cette espèce, notamment en cas de modification de l'environnement (changement climatique par exemple). Il s'agit d'un modèle de distribution d'espèces encore appelé modèle de niche. Cette famille de modèle est adaptée lorsque l'on souhaite faire le lien entre des données géoréférencées de présence/absence d'une espèce et des variables environnementales, variables aux relations souvent complexes et non linéaires avec la variable à expliquer. Dans notre cas, l'espèce est *Mycobacterium bovis*, l'agent de la TB, les données géoréférencées sont les localisations GPS des terriers de blaireaux détectés infectés et non infectés et les variables environnementales les variables explicatives présentées précédemment.

La méthode BRT tient à la fois des méthodes statistiques liées aux modèles de régression et des algorithmes d'apprentissage automatique (« Machine Learning » en anglais) plus adaptés aux prédictions (Franklin 2010). A la différence des modèles de régression pour lesquels il est nécessaire de faire une hypothèse sur la forme du modèle statistique, les méthodes d'apprentissage automatique apprennent de manière inductive à partir des données. La méthode BRT est actuellement considérée par certains analystes statistiques comme une forme avancée de régression logistique (Elith, Leathwick, et Hastie 2008) : elle prend mieux en compte les interactions multiples entre les variables (Van Boeckel et al. 2012) et passe pour fournir de meilleurs résultats que les méthodes de régression classiques.

La méthode BRT combine deux algorithmes, les arbres de régression, modèles qui relient la variable à expliquer aux variables explicatives par partitionnement binaire récursif, et l'amplification (« boosting » en anglais), méthode qui combine différents modèles simples pour améliorer la performance prédictive. Dans notre cas, l'objectif de la modélisation par arbre de régression est de diviser les données en sous-groupes de terriers les plus homogènes possible vis-à-vis de leur statut d'infection, en se basant sur les valeurs des variables explicatives associées à chaque terrier. La méthode est itérative : elle propose un premier arbre de régression, estime les résidus du modèle, propose un second arbre en essayant de mieux classer les observations à problème (c'est-à-dire mal classées par les arbres précédents), met à jour les prédictions, estime les résidus, propose un nouvel arbre et ainsi de suite. La procédure s'arrête lorsque la qualité de la prédiction ne s'améliore plus lors de l'ajout d'un nouvel arbre. Au final, tous les arbres sont conservés. Les prédictions du BRT (les probabilités d'infection d'un terrier dans notre cas) sont estimées en ajoutant la prédiction de chaque arbre multiplié par un paramètre appelé « taux d'apprentissage » (« learning rate » en anglais) qui détermine la contribution de chaque arbre au modèle final et permet un ajustement progressif du modèle. La complexité de l'arbre, c'est-à-dire le nombre de nœuds de l'arbre, est le deuxième paramètre clé des BRT qu'il est nécessaire de fixer.

Les variables explicatives peuvent être numériques, binaires ou catégorielles. L'avantage de cette méthode est de permettre l'étude de variables corrélées, puisque c'est même un facteur de réussite de la phase d'amplification. Elle est insensible aux valeurs aberrantes et permet de pallier l'absence de données sur certaines variables en leur appliquant des valeurs de substitution. C'est aussi un des facteurs limitant de la méthode,

dont les conclusions doivent être interprétées avec prudence (Elith, Leathwick, et Hastie 2008)

Cette méthode a été utilisée pour étudier les poids de facteurs environnementaux multiples dans trois études sur l'Influenza aviaire en Thaïlande, en Inde et en Chine (Van Boeckel et al. 2012; Dhingra et al. 2014; Martin et al. 2011), études dont la démarche paraissait identique à la nôtre (identification et hiérarchisation des facteurs de risques expliquant l'apparition de foyers d'influenza). Elle nous a semblé appropriée dans le cadre de notre étude, vu l'imbrication des variables environnementales utilisées, et la petite taille de notre échantillon (149 terriers avec statut d'infection disponible).

## 142 Corrélation entre les variables

Avant d'appliquer la méthode BRT, nous avons voulu évaluer au préalable les corrélations entre nos variables. En effet, deux options sont décrites dans la littérature à propos de la mise en oeuvre des BRT :

+Celui de garder toutes les variables, même si certaines sont corrélées entre elles (Elith, Leathwick, et Hastie 2008)

+ Celui d'éliminer à priori les variables les plus corrélées ( $P > 0,4$ ) (Van Boeckel et al. 2012)

Pour évaluer cette opportunité, nous avons calculé les corrélations deux à deux entre nos 17 variables explicatives quantitatives sous R3.1.0 à l'aide du Package Corplot. Ces corrélations seront présentées dans la partie « résultats »

## 143 Paramétrage de l'analyse BRT

Le modèle BRT a été construit sous R3.3.0 à l'aide du package GBM (Generalized Boosted Regression Model) et du Script R fourni avec le tutorial « for running boosted regression trees » (Elith, Leathwick, et Hastie 2008).

Quatre analyses ont été effectuées en retenant les deux critères suivants :

+ Jeu de données complet (jeu1) ou jeu de données réduit aux terriers double-négatifs.

+ Analyse avec les 18 variables sus-mentionnées, ou avec 17 variables, en excluant la variable « distance au terrier positif » sujette à controverses.

Les valeurs de paramètres suivants ont été utilisées :

> TR: Tree Complexity: 3

Ce paramètre détermine le nombre de nœuds (branches) qui peuvent être créés dans un arbre ; En augmentant cette valeur, on augmente potentiellement la taille de l'arbre afin d'obtenir une meilleure précision, au risque de temps de calculs augmentés et de sur-ajustement du modèle.

> LR : Learning Rates :0,0001 à 0,002

Ce paramètre détermine la contribution de chaque arbre au modèle final. En diminuant (ralentissant) le taux d'apprentissage, on augmente le nombre d'arbres nécessaires mais en général, un faible taux d'apprentissage est préférable, même s'il augmente le temps de calcul. Des valeurs comprises entre 0.01 et 0,0005 sont recommandées.

> BF : Bag Fraction : 0,7 à 0,75

La stochasticité de la méthode est contrôlée par ce paramètre qui détermine la proportion des données sélectionnée à chaque étape. Des valeurs comprises entre 0,25 et 0,75 sont en général utilisées.

>NT : Number of Trees: 1000.

C'est le nombre d'arbres réalisés pour obtenir la prédiction finale. Ce nombre dépend du taux d'apprentissage choisi (LR). 1000 est la valeur optimum pour une LR de 0,1, après quoi, la valeur de la prédiction s'amenuise.

De nombreux essais ont été nécessaires pour déterminer les paramètres de notre modèle. Afin de s'affranchir de l'effet stochastique de la méthode et de pouvoir comparer ces différents essais, nous avons fixé la graine du générateur aléatoire de R (« seed »)

Les différents paramètres ont été ajustés de manière à obtenir la meilleure réduction de déviance possible (Voir exemple Annexe C : D32), qui correspond à la perte entre la valeur y fournie par le modèle après x implémentations et la valeur issue du modèle de régression initial. (courbe noire ; les courbes en pointillé correspondent à son écart-type). Le trait rouge indique la meilleure valeur obtenue, et le trait vert le nombre d'arbres qu'il a fallu construire pour arriver à cette valeur).

Afin d'améliorer la valeur prédictive de notre modèle et en raison de la faible taille de notre jeu de données, nous avons éliminé les variables qui ne contribuaient pas ou peu à la réduction de la déviance (fonction `gbm.simplify` : exemple de proposition d'éliminer 7 variables afin d'améliorer la déviance ; figure D33 et 34, annexe C) puis nous avons calculé la contribution relative de chaque variable au modèle final.

La performance du modèle a été évaluée à l'aide d'une courbe ROC (calcul de l'aire sous la courbe) pour les données d'apprentissage (training data ROC score), et pour les données de validation (Cross Validation ROC score). En effet, dans les BRT, l'ensemble des données n'est pas utilisé au moment de la construction des arbres ; une partie est conservée en vue de la validation du modèle.

## 2 Résultats

### 21 Analyse descriptive : variables d'intérêt

Sur l'ensemble des campagnes SYLVATUB, 1559 blaireaux ont été prélevés dans la zone d'étude. Le terrier de provenance de l'animal n'était connu que pour 473 d'entre eux (les premières campagnes ayant eu lieu sans recensement préalable des terriers et la remontée de l'information « numéro de terrier » s'étant mise en place progressivement sur 2014 et 2015), et seulement 324 en ne retenant que la période d'étude choisie (du 15/05/2013 au 15/05/2015). Sur ces 324 animaux prélevés, seuls 294 provenant de 173 terriers différents ont été analysés

(élimination au laboratoire des blaireaux putréfiés, blaireaux ne figurant pas sur les zones prioritaires encore en attente d'analyse au 01/02/2016, etc.).

Afin de calculer la variable « nombre de terriers recensés dans un buffer de 1 km », il était nécessaire de disposer des données du recensement effectué par les ACCAs dans la zone d'étude. Or, au 01/02/2016, ces données manquaient pour 35 communes, dont 12 communes intersectant avec les buffers de 1 km autour des terriers inclus dans l'étude. Ceci a conduit à exclure 24 terriers et donc à ne conserver pour le traitement des données que 149 terriers dont environ 70% des terriers provenaient de surfaces boisées (Fig. 21 : Répartitions des terriers suivis selon le type de paysage).

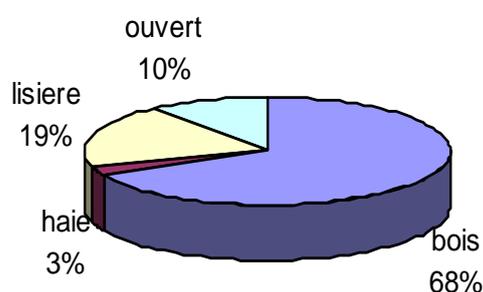


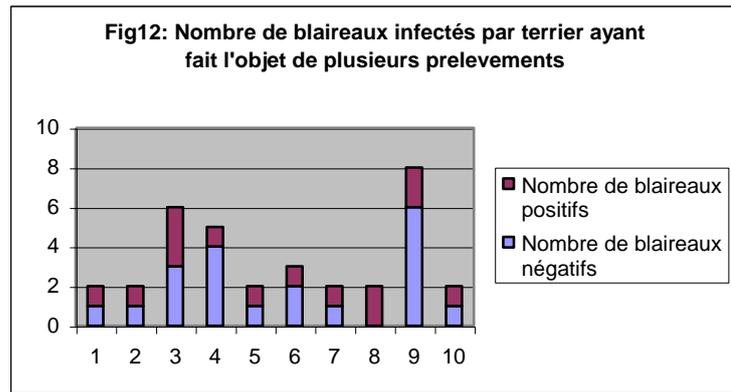
Fig. 21 : Répartitions des terriers suivis selon le type de paysage

23 terriers ont pu être identifiés positifs en SB0821 et 5 terriers en SB0832. Lorsque plusieurs blaireaux ont présenté des résultats sur le même terrier (10 terriers/28), c'est le critère le plus pénalisant qui a été retenu (blaireau positif). Le nombre de blaireaux analysés et détectés positifs pour ces 10 terriers est présenté Figure 12. .

121 terriers « négatifs » ont été identifiés (définis comme un terrier où tous les blaireaux analysés sur la période d'étude étaient négatifs). Parmi ces terriers négatifs, 39 présentaient au moins deux blaireaux analysés et négatifs.

Nous avons donc construit deux jeux de données : un premier jeu comprenant l'ensemble des terriers analysés (149 terriers : 121 négatifs et 28 positifs) et un second jeu réduit à 67 terriers (39 négatifs et 28 positifs).

Sauf notification contraire, l'ensemble des résultats fournis l'ont été avec le jeu 2.



## 22 Analyse descriptive : variables explicatives

### 221 Système multi-hôtes

Le nombre de terriers recensés était en moyenne de 5,0 terriers dans un rayon de 1 km autour des 149 terriers du jeu de données complet, soit des densités de l'ordre de 1,6 terriers au km<sup>2</sup>

Le nombre théorique moyen de sangliers tués par action de chasse était de 0.56 par buffer ce qui correspond à une densité de sangliers moyenne de 0,2 sangliers au km<sup>2</sup>.

### 222 Présence d'animaux infectés à *M. bovis*

La variable « Charge des bovins à lésions » dans le buffer » est très souvent nulle (médiane=0). La distance moyenne entre deux terriers recensés est en moyenne de 480 mètres, à peu près identique quel que soit le statut du terrier; La distance moyenne au terrier positif le plus proche paraît supérieure selon que le terrier est infecté (3348 mètres) ou non infecté (2029 mètres), mais la différence n'est pas significative (test de Student, p = 0,25).

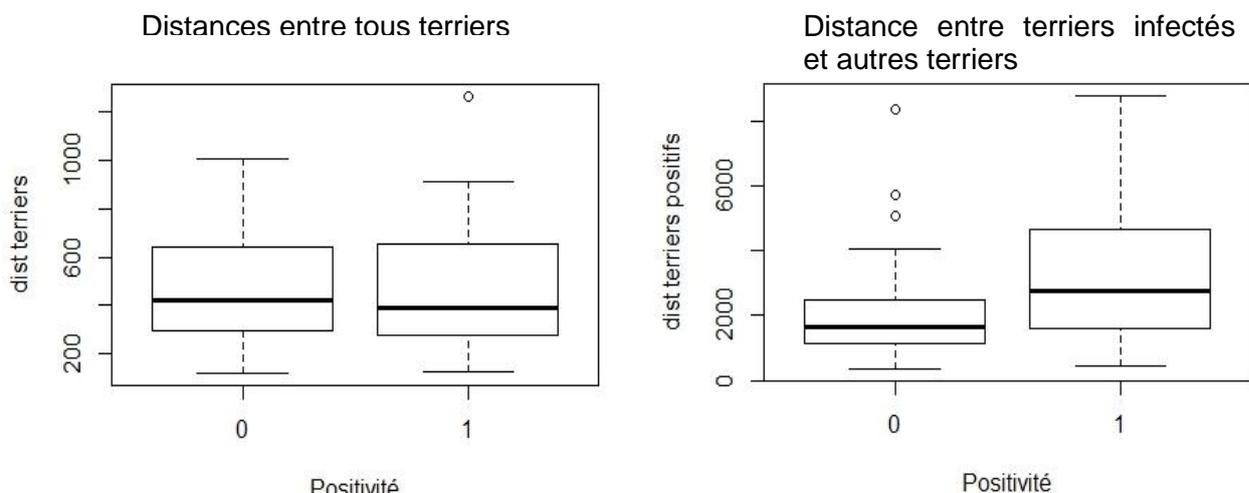


Fig 25 : Distances entre terriers :  
0 : non infectés ; 1 : infectés

## 2231 Boisement

La surface moyenne des surfaces boisées autour des terriers de blaireaux est de 112 ha, soit environ 35% des surfaces comprises dans le buffer. Au regard de leur dispersion, il ne semble pas y avoir de différence entre les terriers positifs et négatifs, si ce n'est en ce qui concerne une répartition plus homogène des terriers positifs sur les surfaces à faible coefficient de compacité (Haies, lisières) par rapport aux terriers négatifs.

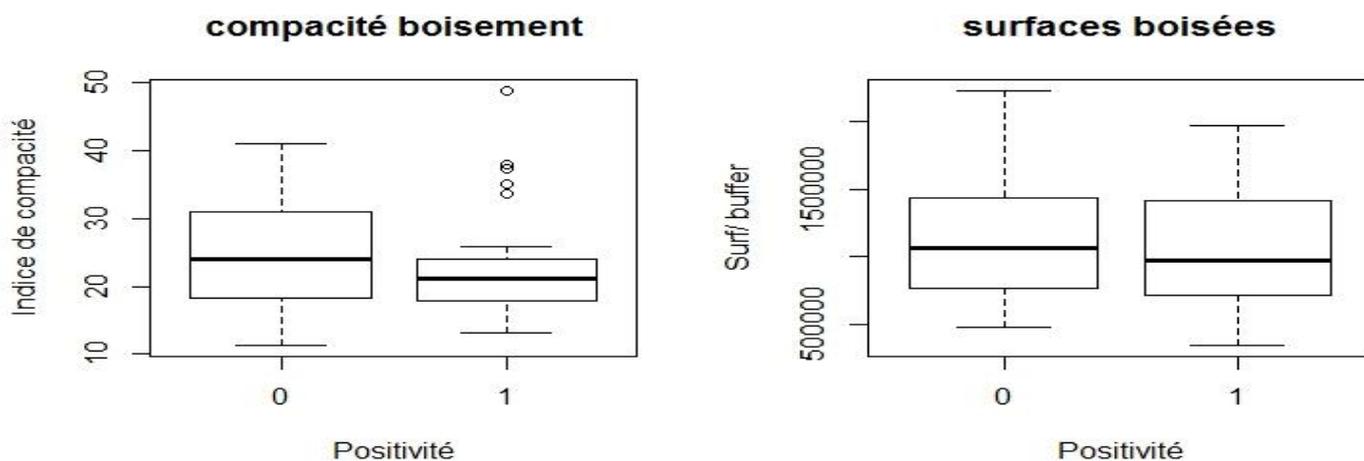


Fig :26 : répartition des terriers dans les surfaces boisées :

## 2232 Voisinage de lisières

Les longueurs de lisières sont en moyenne de 47180 m dans le buffer de 1 km autour des terriers et de 18270m pour ce qui concerne les longueurs de lisières avec les pâtures. On n'observe pas de différence notable entre les terriers infectés et les terriers non infectés, ni sur le jeu 1, ni sur le jeu 2.

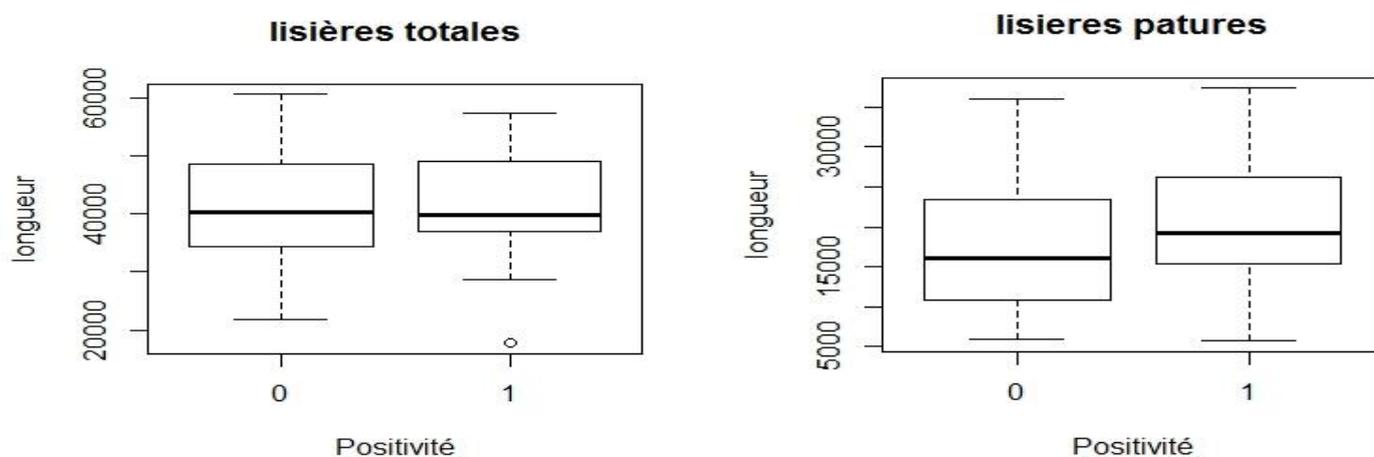


Fig 27 : Longueurs de lisières a proximité des terriers :  
0 : Terrier non-infecté ; 1 : Terrier infecté

## 2233 Présence de cours d'eau :

La situation des terriers est très variable, avec une surface de cours d'eau dans un rayon de 1 km en moyenne de 5.2 ha. La proportion de cours d'eau dans les pâtures représente entre 0 et 35% du total des longueurs de cours d'eau (moyenne de 17%), et celle dans les pâtures infectées moins de 1%. Il ne semble pas y avoir de différence selon le statut des terriers.

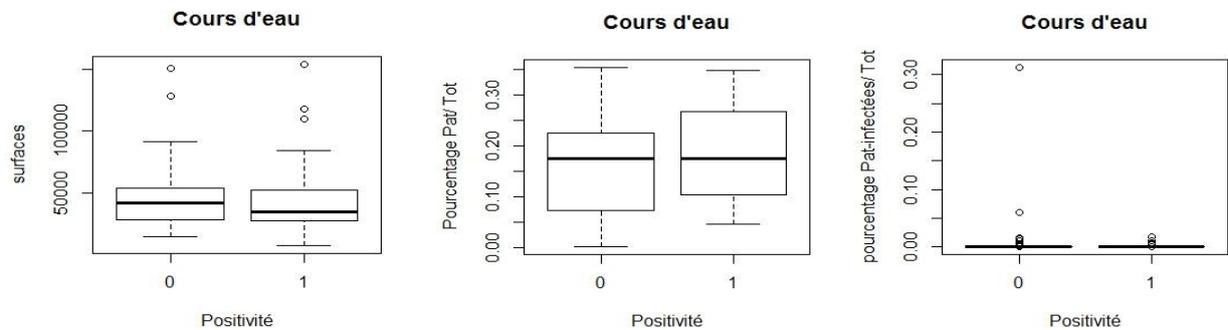


Figure 28 : Répartition des cours d'eau autour des terriers .

A : Tous cours d'eau ; B : Proportion de cours d'eau en pâtures ; C : proportion de cours d'eau en pâtures infectées ; 0 : terriers sains ; 1 : terriers infectés.

### 2234 Types de cultures.

Les surfaces en maïs varient entre 8 et 239 ha (moyenne de 93 ha), celles des pâtures entre 35 et 190 ha (moyenne de 97 ha) et celle des pâtures infectées entre 0 et 24 ha (moyenne de 3 ha). La proportion de pâtures et de pâtures infectées semble montrer des valeurs maximales supérieures pour les blaireaux infectés, mais le recoupement des distributions ne permet pas de conclure à une réelle différence. De même, pour la disponibilité en maïs, il ne semble pas y avoir de différence.

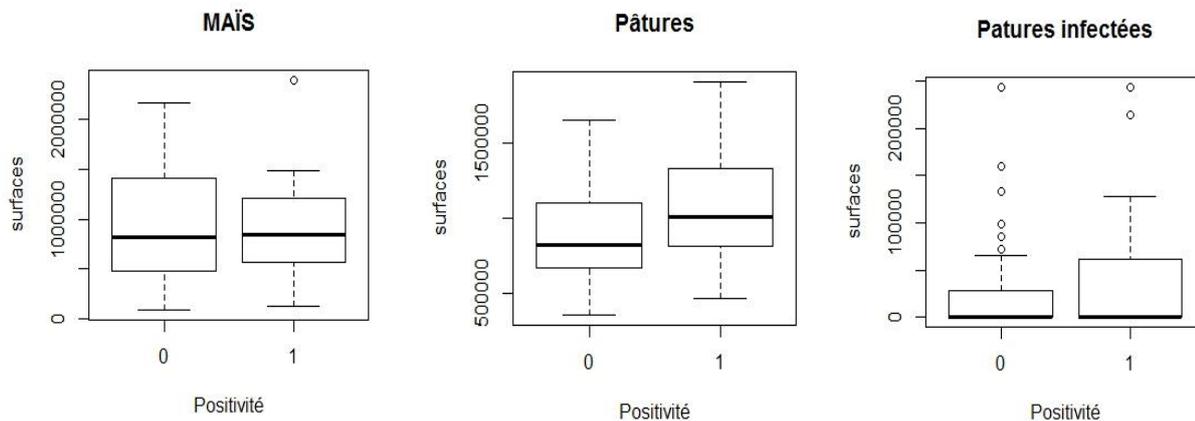


Fig 29 : Répartition des pâtures et des cultures de Maïs autour des zones terriers:

A : cultures de maïs ; B : pâtures ; C : pâtures infectées ; 0 : terriers sains ; 1 : Terriers infectés

Afin non seulement de quantifier la quantité d'aliments disponible, mais également sa disponibilité, nous avons évalué les distances aux pâtures les plus proches, infectées versus non-infectées. Celles ci varient entre 0 et 271 m (71 m en moyenne) pour l'ensemble des pâtures et 0 et 12400 m (2750 m en moyenne) pour les pâtures infectées.

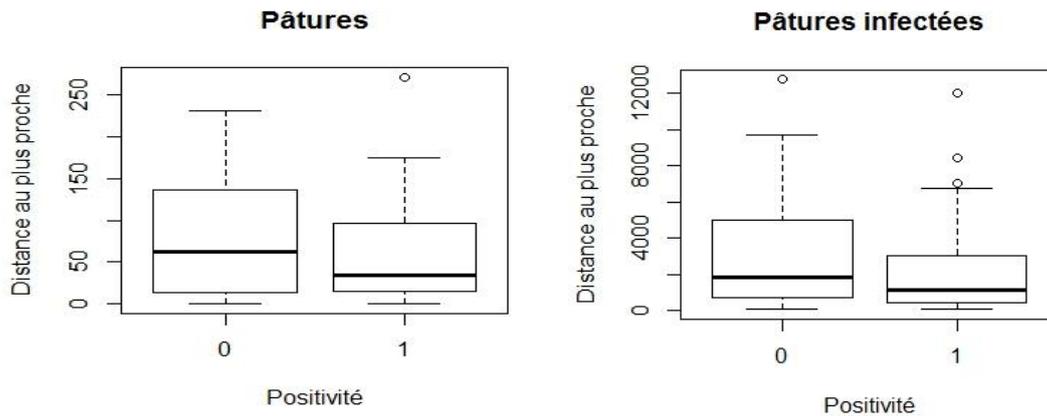
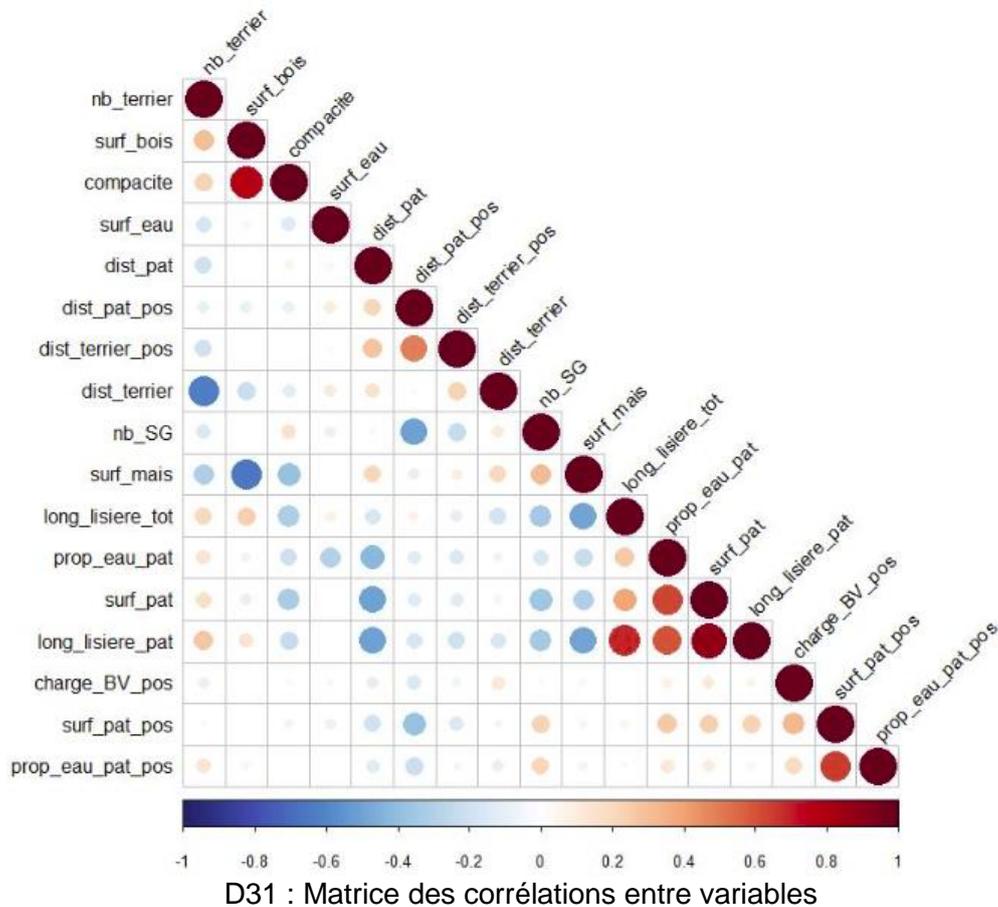


Fig 30 : Distance à la pâture la plus proche.

### 23 Analyse statistique

#### 234 Examen des corrélations existantes

Le diagramme joint montre un nombre important de corrélations entre nos variables. Ainsi, il existe des corrélations positives entre les surfaces de bois et la compacité mesurée dans les buffers, les surfaces de pâtures positives et la proportion de surface en eau dans les pâtures positives, les surfaces de pâtures et les longueurs de lisières ; de même, on observe des corrélations négatives entre les surfaces de maïs et les surfaces de bois alors que cette corrélation n'existe pas entre les surfaces de pâtures et les surfaces de bois.



D31 : Matrice des corrélations entre variables

Nous avons effectué deux essais préliminaires, l'un avec un jeu de données conservant toutes les variables et l'autre ne conservant que les variables sans forte corrélation ; il n'est pas apparu, en ce qui concerne notre jeu de données, de différences significatives de résultats. Aussi, le modèle présenté sera celui d'une analyse avec toutes les variables, qui était au départ la raison de notre choix pour cette méthode BRT.

Les résultats complets figurent en annexe C (Tableau 37a : Résultats BRT avec 18 variables [intégralité des variables] et tableau 38a : Résultats BRT avec 17 variables [variable « distance au terrier infecté le plus proche » non prise en compte]).

Un premier essai BRT a été effectué avec le jeu de 18 variables définis précédemment. Les 7 variables contribuant le plus au statut d'infection des terriers sont présentées dans le tableau 37b. La distance au terrier infecté le plus proche est la variable ayant la plus forte contribution relative, que ce soit avec le jeu complet (jeu 1) ou le jeu avec le jeu restreint aux doubles terriers négatifs (jeu 2). Néanmoins, l'adéquation du modèle aux données et les capacités prédictives du modèle sont mauvaises (aire sous la courbe de 0,55 sur données de validation). Par ailleurs, la courbe de réponse estimée par le modèle pour la variable « distance au terrier infecté le plus proche » montre une plus faible probabilité d'infection pour les terriers les plus proches d'un autre terrier infecté (résultats non montrés).

Tableau 37b: Contribution relative des 7 premières variables (extraits)  
Jeu de données 2 – 18 variables inclus dans le modèle

Variable	Contribution relative
Distance terrier positif	27.7%
Distance pâture positive	7.62%
Nombre sangliers	11.27%
Surface en eau	8.12%
Longueur de lisière pâtures	7.15%
Surfaces Bois	1.63%
Surfaces pâtures	7.62%

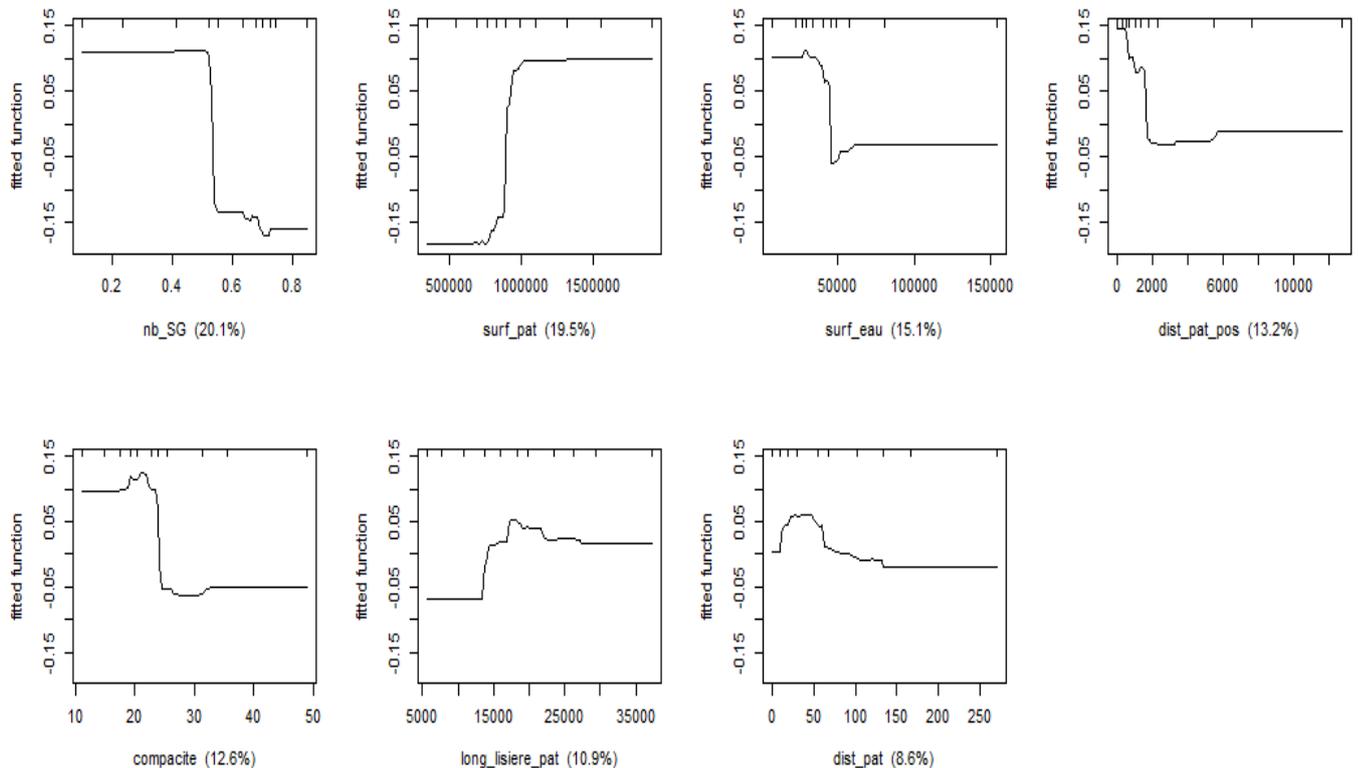
Cette apparente association positive entre probabilité d'infection et distance au terrier infecté le plus proche paraît surprenante. Considérant la valeur très aléatoire de cette variable au vu du nombre de terriers dépistés par rapport au nombre de terriers totaux, et le faible score obtenu de l'AUC, nous avons décidé d'éliminer cette variable du jeu de données et de refaire une simulation avec seulement 17 variables.

Sept variables ont été retenues dans le modèle après l'étape de simplification. Leurs contributions relatives au statut d'infection des terriers sont données dans le tableau 38b et les courbes de réponses estimées par le modèle (probabilité d'infection des terriers en fonction de la variable considérée) sont présentées en Figure D35.

Les capacités prédictives du modèle sont moyennes à acceptables (aire sous la courbe de 0,69 sur données de validation).

Tableau 38b: Contribution relative des 7 variables retenues après l'étape de simplification (extraits) - Jeu de données 2 – 17 variables testées

Variable	Contribution relative
Nombre sangliers	20.09%
Surfaces pâtures	19.49%
Surface en eau	15.06%
Distance pâture positive	13.19%
Compacité	12.61%
Distance pâture proche	8.59%
Longueur de lisière pâtures	10.93%



D35 : Poids relatif des variables dans le statut positif d'un terrier

Nous reviendrons sur l'interprétation à donner à ces résultats vu le mauvais score de l'aire sous la courbe ROC obtenu (0,688), malgré de multiples essais pour essayer d'améliorer la valeur de prédiction du modèle. Sous ces réserves, on observe que la probabilité d'infection des terriers de blaireaux:

- + serait inversement proportionnelle aux densités de sangliers entourant le terrier dans un rayon de 10km.
- + serait proportionnelle aux surfaces de pâtures présentes dans les environs du terrier et à leur proximité, notamment en cas d'infection des cheptels bovins ;
- + serait proportionnelle au morcellement des surfaces boisées.
- + serait inversement proportionnelle avec la disponibilité en eau.

### 3 Discussion

#### 31 Synthèse des résultats

D'après les résultats de nos analyses, il existerait une association négative entre la probabilité d'infection d'un terrier et la variable « nombre de sangliers » (contribution relative – RC- de cette variable de 20,6%), semblant montrer un effet protecteur des sangliers par rapport à la propagation de la maladie chez le blaireau. Cet effet a déjà été signalé dans une étude menée en Côte d'or (Saidoni Oulebsir, Asma 2014) avec comme explication invoquée le fait que la présence de sangliers est plutôt liée à des milieux fermés tandis que les terriers de blaireaux sont préférentiellement placés en lisière. Le fait que la courbe du modèle lié à la compacité revête la même tendance conforte cette explication qui serait donc plus liée au paysage qu'aux sangliers eux-mêmes. Néanmoins, les deux variables ne sont que très peu corrélées. En dehors d'incompatibilité d' « humeur » à démontrer entre les sangliers et les blaireaux, on peut également avancer une possible compétition alimentaire entre les deux espèces. Sachant que les sangliers présentent globalement les mêmes taux d'infection que les blaireaux sur la zone, il ne semble donc pas y avoir de transmission préférentielle de la maladie entre les deux espèces, comme cela peut être pressenti pour les bovins au niveau des pâtures.

La variable « surfaces en eau » présente également une association négative (RC=15%). Cela semble signifier que l'infection se propage moins bien là où les animaux ont de multiples points d'abreuvement, par rapport aux lieux où ils sont obligés de se « réunir » dans leur recherche d'abreuvement. L'effet de bascule se produit bien en deçà de la valeur moyenne des surfaces d'eau observée dans les buffers. Néanmoins, la contribution relative de 15.1% semble indiquer que le rôle de l'eau dans la propagation de l'infection chez les blaireaux est importante mais secondaire. Ceci corroborerait des observations antérieures faites en Irlande (O'Mahony 2014) et en Bourgogne (Payne 2014).

Les associations positives relevées vis à vis des surfaces des pâtures (RC=19,5%) et des distances aux pâtures les plus proches (Infectées : RC=13,2% et Toutes : RC=8,2%) témoignent de relations particulières entre l'infection TB chez les bovins et chez les blaireaux, telles que mises en évidence en Irlande, Angleterre et Espagne (Drewe et al. 2013; Corner 2006; Courtenay et al. 2006, Guta et al. 2014)). La variable « longueur de lisières de pâtures » confirme ce fait avec une part contributive importante (RC= 10,9%). A contrario, le nombre de bovins infectés n'a qu'une part contributive modeste (RC=0,11%). Dans ce contexte, la relation recherchée avec la gravité des cas de TB en élevages n'apparaît pas, ne permettant pas d'indiquer si la contagion des blaireaux est proportionnelle au nombre de bovins trouvés lésionnels à l'abattoir.

Enfin, la variable maïs, corrélée négativement avec presque toutes les variables étudiées (longueur de lisières, surface de pâtures, compacité, surfaces en bois), intervient très faiblement (RC : 3,6%). A ce stade, il semble donc que la disponibilité alimentaire en maïs ne soit pas associée avec la propagation de la TB dans la région.

Néanmoins, la qualité des prédictions de notre modèle est moyenne, (AUC ROC de 0,688). Il eut été intéressant de pouvoir interpréter le fait que la part contributive des distances aux pâtures infectées les plus proches (RC=13,2%) est supérieure à celle des distances aux terriers voisins, semblant monter à l'heure actuelle sur zone une transmission de la TB plus accentuée entre bovins et blaireaux qu'entre blaireaux eux-mêmes ; le fait d'avoir choisi pour notre étude une période antérieure pour l'infection des bovins à celle des blaireaux aurait pu alors plaider, sous les réserves exprimées au chapitre suivant, pour une transmission de type bovins vers blaireaux. De même, une analyse plus fine entre les parts respectives des distances aux pâtures (RC=8,6%) et des distances aux pâtures infectées (RC=13,2%) aurait pu nous renseigner quant au pas de temps relatif à la transmission de la maladie des bovins aux blaireaux (ici :5 ans).

## 32 Insuffisance de qualité des données

### 321 Echantillonnage.

#### 3211 *Sélection des terriers :*

Notre étude s'intéresse au statut des terriers de blaireaux par rapport à l'infection par *M. bovis*. L'échantillon analysé pourrait ne pas être représentatif de l'ensemble des terriers de la zone d'étude : En effet, tous les terriers positifs ont été pris en compte dans l'étude, car ils ont été tous géolocalisés en raison de la mise en œuvre systématique de mesures de police sanitaire appropriées (contrôle des terriers voisins, tests de dépistages sur les bovins contacts). Par contre, seule une partie des terriers négatifs ont été géolocalisés (157 blaireaux de 121 terriers différents sur 1042 analysés au total), du fait d'un recensement tardif et de la difficulté à superviser les renseignements portés sur les fiches de prélèvements. L'identification des terriers n'ayant de plus pas été faite uniformément par tous les piégeurs, la localisation géographique des terriers négatifs recensés pourrait ne pas être homogène dans la zone d'étude.

Nous avons par ailleurs montré qu'il n'y avait pas de différence d'intensité du piégeage (cf. Chap 136) autour des terriers trouvés positifs par rapport aux autres terriers, alors que des consignes d'assainissement centrifuge autour des terriers positifs avaient pourtant été données aux piégeurs durant la campagne. A contrario, il existe des erreurs de mesures dans le jeu N° 1, car il contient des terriers pour lesquels un deuxième prélèvement de blaireau aurait pu se révéler positif, rendant peu fiable le statut associé aux terriers avec un seul blaireau négatif analysé. La même erreur subsiste également dans le jeu N°2, mais à taux bien moindre.

#### 3212 *Variabilité des piégeages :*

La pression de piégeage n'a pas été uniforme sur la zone, dépendant du nombre et de la motivation des piégeurs disponibles par commune. Celle-ci a varié au cours des campagnes de 2.82 à 3.25 blaireaux piégés en moyenne par commune et par campagne, pour la période d'étude considérée, mais avec des extrêmes variant de 0 à 38. Cette pression de piégeage n'a également pas été proportionnelle au nombre de terriers recensés sur la zone, puisque des variations des nombres cumulés de blaireaux analysés par terrier allant de 0.03 à 3.87 ( $m = 0.85$ ) ont été observées selon les communes (Cf. carte D16, annexe D : répartition des piégeages au cours des campagnes).

#### 3213 *Déplacement des populations :*

Suite aux dérangements provoqués par les piégeages, il est possible que certains blaireaux aient abandonné leur terrier initial au cours de la période d'étude, déplaçant ainsi leur statut initial sur d'autres lieux géographiques. Ceci a été une des causes de la dissémination de la TB lors des premières opérations d'assainissement menées en anneau autour des foyers bovins en Angleterre (Mill et al. 2012; Vial et Donnelly 2012). Ce risque de déplacements semble toutefois limité pour notre jeu de données, du fait que la période d'étude ne concerne que les deux premières campagnes, et que les taux de piégeages ont été assez faibles au regard des populations estimées et du territoire concerné (2700 km<sup>2</sup>). De plus, il a été préconisé l'utilisation de techniques de piégeage limitant l'effarouchement des animaux restants (piégeage sur coulées plutôt qu'en gueule de terrier, effectué sur ancre flottante de manière centripète par rapport au terrier).

### 322 Définition des cas.

La confirmation de cas repose sur la découverte d'un animal infecté ; or, aussi bien chez le blaireau que chez les bovins, la sensibilité des analyses ou tests employés ne permettent pas de garantir l'exhaustivité des cas découverts :

+ Chez le blaireau, la confirmation repose sur la mise en évidence de *M. bovis* sur culture cellulaire, effectuée à partir des broyats d'organes lésés ou de broyats d'un pool de

ganglions retro-pharyngiens, pulmonaires; médiastinaux et hépatiques Or comparativement à d'autres régions où les taux lésionnels sont importants (Dordogne/ Charente : 4,9%, Bourgogne : 2,2% (Payne et al. 2012)), ceux-ci ne sont que de 0,5% sur l'ensemble des prélèvements effectués sur la zone d'étude. Ce fait qui semble traduire une contamination plus récente de la zone d'infection, engendre également de plus faibles concentrations de *M. bovis* dans les tissus atteints, d'où une sous-estimation possible du nombre de blaireaux infectés. La congélation quasi-systématique des cadavres de blaireaux avant leur acheminement au laboratoire est également un facteur pouvant générer des erreurs par défaut sur cultures, induisant une sensibilité réduite de ces analyses par rapport à celle relevée dans des études précédentes sur la faune sauvage (81,5%). (Hénault, Karoui, et Boschioli 2006)

+ Chez les bovins, les sensibilités estimées des tests ont été estimées en moyenne à 84% (63,2% - 100%) pour l'IDT et à 75% (52% - 100%) pour l'IDC (De la Rua-Domenech et al. 2006). La sensibilité à l'échelle du troupeau a été estimée sur un panel de troupeaux en Bourgogne et en Dordogne a été estimée à 95% (IDS) et à 90% (IDC) (Bénet, JJ et Dufour, B 2014), mais est vraisemblablement moindre dans la zone d'étude du fait de la périodicité de contrôles parfois encore biennale, voire triennale et des faibles taux d'infection intra-cheptels (médiane de 3%). En Angleterre, une période de risque accru de 6 ans autour des troupeaux bovins positifs a ainsi été estimée du fait de cette mauvaise sensibilité des tests et des rythmes de contrôles appliqués. (Brooks-Pollock, Roberts, et Keeling 2014)

En résumé, une partie des négatifs pourrait être en fait des positifs à cause des défauts de sensibilité des tests utilisés, notamment de réalisation des tests de dépistage chez les bovins; Le choix de prendre en compte chez les bovins une période de 5 ans, donc combinant au moins deux tests successifs réduit ce risque. (renouvellement du test et développement probable de la maladie entre deux tests) dans la mesure où les intervenants sont honnêtes dans la déclaration des résultats.

### 323 Choix de la période d'étude.

Nous avons choisi une période d'étude antérieure pour les bovins (2007-2013) à celle utilisée pour suivre les blaireaux (2013-2015), comme il est d'usage d'opérer pour une recherche de facteurs de causalité; Nous avons également choisi une période d'étude courte pour les prélèvements de blaireaux de manière à disposer de données à peu près cohérentes concernant la taille des cheptels et l'utilisation des parcelles correspondantes (référence unique aux déclarations PAC de 2013).

Toutefois, il y a lieu de relativiser ce statut présumé d'antériorité de l'infection bovine car :

+ les blaireaux ne sont analysés que depuis 2013, et l'on ne peut préjuger de leur statut antérieur à la mise en place du plan SYLVATUB.

+ les bovins sont parfois mal dépistés, et des cas identifiés après 2013 ont révélé par leurs taux d'infection ou d'autres éléments épidémiologiques, des infections vraisemblablement antérieures à 2013, qui auraient dû être prises en compte dans l'étude si l'on pouvait être sûr de leur date d'infection. Ceci est particulièrement vrai pour la zone F15 où 12 nouveaux cas ont été découverts par rapport aux 4 pré-identifiés pour l'étude, et pour une zone particulière F007 où 4 nouveaux foyers ont été déclarés en 2014 sur 2 communes adjacentes.

### 324 Qualités des variables explicatives

#### 3244 Surfaces de pâtures et distance à la pâture infectée la plus proche :

Cette variable souffre d'erreurs de mesures car :

+ Tous les cheptels infectés ne sont peut-être pas connus (cf. supra)

+ Une proportion non négligeable de parcelles de pâtures n'a pu être prise en compte, car déclarées par des non éleveurs, probablement issues de reconversion d'élevages vers la culture et sous-louées conjoncturellement à des éleveurs. Elles représentent 32% des

déclarations (3599/11175), mais seulement 18% ( 14081/78297) des surfaces concernées ; n'étant pas rattachées à un élevage, leur statut vis à vis de la tuberculose est donc inconnu.

+ Une proportion d'éleveurs n'a pas déposé de déclaration PAC, et de ce fait la localisation de leurs parcelles de pâtures est inconnue (in fine, assez faible : 2% des élevages, 30/1339, soit 13 ateliers fermés, 6 ateliers d'engraissement et 11 raisons inconnues).

+ Les îlots géo-référencés pour la déclaration PAC peuvent comprendre plusieurs usages (pâtures et cultures par exemple), Sur 73959 îlots étudiés, 6524 avaient une utilisation mixte (8%, soit rapportées à leur surfaces respectives une erreur sur 6% des surfaces considérées). Les calculs de pourcentage de cultures ou de pâtures peuvent donc être partiellement inexacts dans le buffer, de même pour les distances calculées à la plus proche pâture. Cette inexactitude sur 6% des surfaces de parcelles, dont nous n'avons pas de raisons de penser qu'elle ne soit pas répartie équitablement sur le territoire de l'étude, sera considérée comme une erreur de mesure négligeable.

### 3245 *Densités de sangliers*

Le nombre de sangliers présents dans le buffer est issu des tableaux de chasse dans chaque commune, donc doit être pondéré par le nombre de battues organisées, le nombre de chasseurs, et les possibilités de tir permises par le paysage. En l'absence d'éléments d'analyse complémentaire, nous avons choisi de lisser les résultats sur 3 ans, et sur un rayon de 10 km, correspondant à peu près au domaine vital communément estimé pour les sangliers (15Km : (ANSES (collectif) 2011)). La surface correspondante comprend en moyenne entre 3 et 5 communes, donc diminue les écarts imputables aux dynamiques de chaque ACCA (Association Communale de Chasse Agrée). La dispersion de l'échantillon correspondant laisse à penser que ces données sont fiables ( $m=0.56$ ), ce qui correspond à des densités de sangliers estimées entre 0,2 et 1,2 sangliers au km<sup>2</sup>.

### 3246 *Distance au terrier le plus proche.*

Pour calculer cette donnée, la localisation des terriers de notre échantillon a été croisée avec les données de recensement général des terriers effectué par les chasseurs et les piégeurs (2200 terriers recensés). Ce recensement supporte deux types d'erreurs :

+ Des erreurs par excès, en confondant des terriers de renards avec des terriers de blaireaux, ou des terriers secondaires avec des terriers primaires (taux d'occupation réel par des blaireaux de 60 à 69% ;  $n= 41$  terriers signalés (Reveillaud, E. 2011)), ou en comptabilisant des terriers inoccupés (taux pouvant atteindre 41% relevé sur 4 territoires différents en Irlande : (Sleeman et al. 2009)

+ Des erreurs par défaut, du fait que les chasseurs pénètrent moins dans les massifs hostiles (ronces) ou très pentus, et donc sous-estimeraient le nombre de terriers. (sous – estimation pouvant aller du simple au double) (Reveillaud, E. 2011).

### 3247 *Infection des bovins.*

Nous n'avons pas pu mettre en évidence de liens entre la positivité des terriers et la variable « nombre de bovins positifs dans le buffer ». Outre le fait que la taille du buffer choisie était peut-être trop petite pour visualiser cette relation, plusieurs paramètres ont pu interférer sur l'analyse :

+ le fait de n'avoir considéré que les taux de bovins lésionnels aux abattoirs, alors qu'il a été montré par PCR systématique des ganglions, la présence de bovins infectés non lésionnels dans ces troupeaux dans des proportions non négligeables, allant jusqu'à 5 fois le nombre de bovins à lésions (observations personnelles).

+ le fait de prendre en compte pour les calculs uniquement le nombre de bovins à l'hectare, sans tenir compte de la taille du troupeau, alors que l'on sait qu'il existe une dynamique particulière de la tuberculose au sein des grands troupeaux (Brooks-Pollock et Wood 2015) (Wright et al. 2015)

+ le fait de ne pas connaître les mesures d'élevage et de bio-sécurité mises en place au sein des cheptels ; elles peuvent toutefois être estimées négligeables, étant donné la

méconnaissance du rôle de la faune sauvage à cette époque et donc l'absence de protection particulière sur cette période de référence.

### 33 Adéquation de la méthode

#### 335 Choix de l'unité épidémiologique

Notre première intention était de travailler sur l'ensemble de la zone d'étude, en définissant une maille pour y plaquer un quadrillage au sein duquel les variables paysagères auraient été comparées. Le statut d'infection aurait donc été défini au niveau de la cellule considérée. Toutefois, vu la répartition très inégale des prélèvements, un grand nombre de cellules auraient été à exclure (pas de prélèvements disponibles), et l'autocorrélation spatiale entre les cellules paraissait difficile à gérer.

Dans notre étude, un buffer de 1 Km autour des terriers a été prise en compte, correspondant au rayon moyen d'action supposé des blaireaux (Bodin 2005; Do Linh San 2006). Ce rayon s'est révélé pénalisant pour l'étude de certaines variables « rares » (nombre de blaireaux ou de bovins positifs compris dans le buffer de 1 km) et pourra ultérieurement être modifié, en fonction des études actuellement en cours sur la composition des groupes spatiaux.

#### 336 Choix de la méthode BRT

Le choix du modèle BRT a été effectué au vu du grand nombre de variables à traiter (18), de la faible taille du jeu de données et de la présence de corrélations entre les variables explicatives. La méthode passe pour être plus puissante qu'un modèle de régression logistique classique, ce qui a été vérifié au laboratoire (nous avons effectué une régression logistique sur notre jeu de données et aucune variable ne s'est révélée significativement associée au statut d'infection des terriers).

Plusieurs essais ont été effectués avec des ajustements différents, tant sur le LR (Learning Rates : 0,01 et 0,05) que sur le NB (Number of Trees : 3 ou 4). Des variations de valeurs de BF, NB et LR entraînent (rapidement) un message d'erreur (« algorithm did not converge », ou « Fitted probabilities numerically 0 or 1 occurred »). Le modèle n'est ainsi pas en capacité d'aboutir à des résultats dans un certain nombre de cas et ne semble donc pas robuste.

La valeur de l'AUC ROC obtenue reste moyenne, même si la démarche de simplification a permis d'améliorer la qualité prédictive du modèle en éliminant les variables jugées peu contributives par rapport aux autres.

Notre choix de travailler sur le jeu N°2 (doubles positifs) en BRT a conduit à des valeurs d'AUC ROC légèrement supérieures à celles obtenues avec le jeu N°1, montrant qu'il y a vraisemblablement bien quelques blaireaux positifs dans les résultats de terriers donnés négatifs du Jeu N°1. Toutefois, avec d'autres paramètres de configuration du BRT, il arrive que les modèles du Jeu N°1 tournent alors que le jeu N°2 génère des messages d'erreurs, sans doute à cause la petite taille de l'échantillon (67 contre 149) et sa répartition spatiale (Voir carte de répartition des échantillons en Annexe D : carte D16). Les terriers pris en compte dans l'étude sont très proches géographiquement. Cela peut expliquer que les variables explicatives soient peu discriminantes et donc que les BRT n'arrivent pas à séparer terriers infectés et non infectés en se basant sur ces variables. Par ailleurs, il est possible que malgré ce qui est avancé par les concepteurs de la méthode (Elith, Leathwick, et Hastie 2008), le modèle peine à gérer l'ensemble des corrélations spatiales lorsque celles-ci sont fortes.

## 34 Perspectives

Notre modèle a failli au moins pour trois raisons : l'insuffisance des données, leurs corrélations spatiales, et une évaluation insuffisante de la prévalence de la tuberculose sur la zone. Une reprise de l'analyse avec un jeu de données plus étoffé pourrait sans doute aboutir à des résultats plus probants : pour ce faire, il sera nécessaire d'intégrer toutes les données des campagnes de dépistage effectuées, aussi bien chez les blaireaux que chez les bovins. Il serait également intéressant d'évaluer l'opportunité de séparer les jeux de données des zones de contamination F007 et F015, qui présentent des caractéristiques épidémiologiques différentes (Densités de foyers bovins infectés, historique des contaminations, etc.), et voir si les modèles obtenus sont différents.

La prise en compte des variables concernant la pédologie et l'humidité des sols, qui sont décrites comme pouvant favoriser la survie de *M. Bovis* dans l'environnement (Walter et al. 2014; Rhodes et al. 2013; Young, Gormley et Wellington 2005; E. Barbier et al. 2016), serait également à formaliser, ce qui n'a pu être effectué dans cette étude par manque de données exhaustives couvrant l'ensemble de la zone à une échelle satisfaisante (programmes de protection de la nature Natura 2000 ou des programmes volontaires d'adhésion aux programmes agro-environnementaux notamment). Pour le domaine spécifique de la pédologie, en l'absence de données disponibles à l'échelle de notre étude (« European soil data base » et inventaires INRA), il semblerait possible de construire un jeu de données à partir des données issues de conseils d'assolement effectués par les chambres d'agriculture.

Enfin, la mise en œuvre de méthodes complémentaires aux BRT permettant de mieux prendre en compte l'autocorrection spatiale (Crane B, et al. 2014) sera à envisager

## Conclusion

Notre étude avait pour objectif d'identifier les variables paysagères associés à l'infection des terriers de blaireaux sur la zone Nord-Béarn et Chalosse des départements de Landes et des Pyrénées Atlantiques. Pour ce faire, les données issues de terriers de blaireaux prélevés durant 2 campagnes de piégeage successives ont été croisées avec les données caractérisant l'infection des cheptels bovins, les populations des autres espèces de la faune sauvage susceptibles de participer à un système multi-hôte et des variables environnementales comme la répartition pâtures/cultures et la disponibilité en eau.

Nos résultats vont dans le sens d'interactions déjà mises en évidence dans d'autres études, telles qu'une relation privilégiée entre les pâtures et l'infection des terriers, notamment les pâtures des troupeaux infectés. Ils montrent une relation inversement proportionnelle entre l'infection des terriers et les densités de sangliers observées, relation difficile à interpréter mais laissant à penser qu'il n'existe pas de transmission importante de l'infection des sangliers aux blaireaux. La présence de terriers à proximité des terriers infectés ne présente quant à elle pas une relation très forte avec le statut d'infection des terriers, en tout cas inférieure à celle existant avec les pâtures de bovins infectés, mais la faible taille de l'échantillon ne permet pas encore de conclure que la dynamique d'infection entre les bovins et les blaireaux est plus forte que la dynamique entre les blaireaux eux-mêmes. Les autres facteurs couramment décrits dans la littérature sont également retrouvés comme la longueur des lisères avec la pâtures, indicatrice de contacts potentiels entre bovins et blaireaux et de morcellement des parcelles boisées. Les résultats du modèle utilisé, doivent toutefois être relativisés à l'aulne d'un jeu de données relativement réduit et du pouvoir prédictif du modèle limité (AUC ROC : 68%). Il serait intéressant d'affiner l'étude en intégrant l'ensemble des données relatives au piégeage de blaireaux et aux foyers infectés bovins ; Une analyse différenciée des zones F007 et F015, qui présentent des profils épidémiologiques différents pourrait aussi être effectuée, afin de mieux cerner les facteurs de risques correspondants et donc de mieux orienter les priorités à donner à la lutte contre les populations de blaireaux de la zone.

## Bibliographie.

- Anderson, R. M., et W. Trehwella. 1985. « Population Dynamics of the Badger (*Meles Meles*) and the Epidemiology of Bovine Tuberculosis (*Mycobacterium Bovis*) ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 310 (1145): 327-81.
- Anrys, P, et R.M. Libois. 1983. « Choix de l'habitat chez le blaireau européen (*meles meles*) en Belgique ». *Cahiers d'Ethologie appliquée, Cahiers d'Ethologie appliquée*, 3 (1): 15-38.
- ANSES (collectif). 2011. « Tuberculose bovine et faune sauvage ». ANSES. [www.anses.fr/fr/system/files/SANT2010sa0154Ra.pdf](http://www.anses.fr/fr/system/files/SANT2010sa0154Ra.pdf).
- Artois, M., et Delattre, P. 1985. « Le Blaireau ». Société française pour l'étude de la protection des mammifères.
- Atkins, P. J., et P. A. Robinson. 2013. « Bovine Tuberculosis and Badgers in Britain: Relevance of the Past ». *Epidemiology and Infection* 141 (7): 1437-44. doi:10.1017/S095026881200297X.
- Balseiro, Ana, Pablo González-Quirós, Óscar Rodríguez, M. Francisca Copano, Isabel Merediz, Lucía de Juan, Mark A. Chambers, et al. 2013. « Spatial Relationships between Eurasian Badgers (*Meles Meles*) and Cattle Infected with *Mycobacterium Bovis* in Northern Spain ». *Veterinary Journal (London, England: 1997)* 197 (3): 739-45. doi:10.1016/j.tvjl.2013.03.017.
- Barbier, E., M. L. Boschioli, E. Gueneau, M. Rochelet, A. Payne, K. de Cruz, A. L. Bliex, C. Fossot, et A. Hartmann. 2016. « First Molecular Detection of *Mycobacterium Bovis* in Environmental Samples from a French Region with Endemic Bovine Tuberculosis ». *Journal of Applied Microbiology* 120 (5): 1193-1207. doi:10.1111/jam.13090.
- Barbier, Elodie, Benoit Chantemesse, Murielle Rochelet, Léon Fayolle, Loïc Bollache, Maria Laura Boschioli, et Alain Hartmann. 2016. « Rapid Dissemination of *Mycobacterium Bovis* from Cattle Dung to Soil by the Earthworm *Lumbricus Terrestris* ». *Veterinary Microbiology* 186 (avril): 1-7. doi:10.1016/j.vetmic.2016.01.025.
- Barron, M. C., R. P. Pech, J. Whitford, I. J. Yockney, G. W. de Lisle, et G. Nugent. 2011. « Longevity of *Mycobacterium Bovis* in Brushtail Possum (*Trichosurus Vulpecula*) Carcasses, and Contact Rates between Possums and Carcasses ». *New Zealand Veterinary Journal* 59 (5): 209-17. doi:10.1080/00480169.2011.595905.
- Bekara, Mohammed El Amine, Aurélie Courcoul, Jean-Jacques Bénet, et Benoit Durand. 2014. « Modeling Tuberculosis Dynamics, Detection and Control in Cattle Herds ». *PloS One* 9 (9): e108584. doi:10.1371/journal.pone.0108584.
- Bénet, JJ, et Dufour, B. 2014. « Analyses de données épidémiologiques produites par la lutte contre la tuberculose bovine sur le terrain en France ». *AEEMA, Epidemiologie et santé animale*, 2014 (65): 53-76.
- Benham, P. F., et D. M. Broom. 1989. « Interactions between Cattle and Badgers at Pasture with Reference to Bovine Tuberculosis Transmission ». *The British Veterinary Journal* 145 (3): 226-41. doi:10.1016/0007-1935(89)90075-4.
- Bernard, M, et JJ Bénet. 2015. « La tuberculose bovine actuelle est-elle différente de celle qui sévissait autrefois? » *AEEMA Bul Epid. et sante animale, Epidemiologie et santé animales*, n° 68: 77-93.
- Biek, Roman, Anthony O'Hare, David Wright, Tom Mallon, Carl McCormick, Richard J. Orton, Stanley McDowell, Hannah Trewby, Robin A. Skuce, et Rowland R. Kao. 2012. « Whole Genome Sequencing Reveals Local Transmission Patterns of *Mycobacterium Bovis* in Sympatric Cattle and Badger Populations ». Édité par Oliver G. Pybus. *PLoS Pathogens* 8 (11): e1003008. doi:10.1371/journal.ppat.1003008.
- Bielby, Jon, Christl A. Donnelly, Lisa C. Pope, Terry Burke, et Rosie Woodroffe. 2014. « Badger Responses to Small-Scale Culling May Compromise Targeted Control of

- Bovine Tuberculosis ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111 (25): 9193-98. doi:10.1073/pnas.1401503111.
- Boadella, Mariana, Christian Gortazar, Pelayo Acevedo, Tania Carta, MaríaPaz Martín-Hernando, José de la Fuente, et Joaquín Vicente. 2011. « Six Recommendations for Improving Monitoring of Diseases Shared with Wildlife: Examples Regarding Mycobacterial Infections in Spain ». *European Journal of Wildlife Research* 57 (4): 697-706. doi:10.1007/s10344-011-0550-x.
- Bodin, Carole. 2005. « Partage de l'espace et relations de voisinage dans une population continentale de blaireaux européens (meles meles) ». Montpellier II.
- 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.
- Böhm, Monika, Kate L Palphramand, Geraldine Newton-Cross, Michael R Hutchings, et Piran C L White. 2008. « Dynamic Interactions among Badgers: Implications for Sociality and Disease Transmission ». *The Journal of Animal Ecology* 77 (4): 735-45. doi:10.1111/j.1365-2656.2008.01377.x.
- Bouchez-Zacria, M. 2015. « Identification et caractérisation de pâtures « à risque » de tuberculose bovine dans la zone infectée de Côte d'Or ». Maisons-Alfort: Université PARIS EST-CRETEIL/ université Paris-Sud/ Ecole nationale veterinaire d'Alfort.
- Brooks-Pollock, Ellen, Gareth O. Roberts, et Matt J. Keeling. 2014. « A dynamic model of bovine tuberculosis spread and control in Great Britain ». *Nature* 511 (7508): 228-31. doi:10.1038/nature13529.
- Brooks-Pollock, Ellen, et James L. N. Wood. 2015. « Eliminating Bovine Tuberculosis in Cattle and Badgers: Insight from a Dynamic Model ». *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society* 282 (1808): 20150374. doi:10.1098/rspb.2015.0374.
- Brosch, R., S. V. Gordon, M. Marmiesse, P. Brodin, C. Buchrieser, K. Eiglmeier, T. Garnier, et al. 2002. « A New Evolutionary Scenario for the Mycobacterium Tuberculosis Complex ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99 (6): 3684-89. doi:10.1073/pnas.052548299.
- Broughan, J. M., T. R. Crawshaw, S. H. Downs, J. Brewer, et R. S. Clifton-Hadley. 2013. « Mycobacterium bovis infections in domesticated non-bovine mammalian species. Part 2: A review of diagnostic methods ». *The Veterinary Journal* 198 (2): 346-51. doi:10.1016/j.tvjl.2013.09.007.
- Broughan, J. M., K. A. Harris, A. Brouwer, S. H. Downs, A. V. Goodchild, P. A. Upton, et N. H. Smith. 2015. « Bovine TB Infection Status in Cattle in Great Britain in 2013 ». *The Veterinary Record* 176 (13): 326-30. doi:10.1136/vr.h1145.
- 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.
- Cheeseman, Cl, J. W. Wilesmith, F. A. Stuart, et P. J. Mallinson. 1988. « Dynamics of tuberculosis in a naturally infected Badger population », *Medical Review*, 18: 61-72.
- Corner, L. a. L. 2006. « The Role of Wild Animal Populations in the Epidemiology of Tuberculosis in Domestic Animals: How to Assess the Risk ». *Veterinary Microbiology* 112 (2-4): 303-12. doi:10.1016/j.vetmic.2005.11.015.
- Corner, L. a. L., D. Murphy, et E. Gormley. 2011a. « Mycobacterium Bovis Infection in the Eurasian Badger (Meles Meles): The Disease, Pathogenesis, Epidemiology and Control ». *Journal of Comparative Pathology* 144 (1): 1-24. doi:10.1016/j.jcpa.2010.10.003.
- Courtenay, O., L. A. Reilly, F. P. Sweeney, V. Hibberd, S. Bryan, A. Ul-Hassan, C. Newman, et al. 2006. « Is Mycobacterium Bovis in the Environment Important for the

- Persistence of Bovine Tuberculosis? » *Biology Letters* 2 (3): 460-62. doi:10.1098/rsbl.2006.0468.
- Crase B, Liedloff A, Vesik PA, Fukuda Y, et Wintle BA. 2014. « Incorporating Spatial Autocorrelation into Species Distribution Models Alters Forecasts of Climate-Mediated Range Shifts ». *Glob Chang Biol* 20(8): 2566-79. doi:doi: 10.1111/gcb.12598. Epub 2014 May 21.
- Delahay, R. J., C. L. Cheeseman, et R. S. Clifton-Hadley. 2001. « Wildlife Disease Reservoirs: The Epidemiology of Mycobacterium Bovis Infection in the European Badger (Meles Meles) and Other British Mammals ». *Tuberculosis (Edinburgh, Scotland)* 81 (1-2): 43-49. doi:10.1054/tube.2000.0266.
- De la Rua-Domenech, R., A. T. Goodchild, H. M. Vordermeier, R. G. Hewinson, K. H. Christiansen, et R. S. Clifton-Hadley. 2006. « Ante Mortem Diagnosis of Tuberculosis in Cattle: A Review of the Tuberculin Tests, Gamma-Interferon Assay and Other Ancillary Diagnostic Techniques ». *Research in Veterinary Science* 81 (2): 190-210. doi:10.1016/j.rvsc.2005.11.005.
- De Lisle, G. W., C. G. Mackintosh, et R. G. Bengis. 2001. « Mycobacterium Bovis in Free-Living and Captive Wildlife, Including Farmed Deer ». *Revue Scientifique Et Technique (International Office of Epizootics)* 20 (1): 86-111.
- Dhingra, Madhur S., Ravi Dissanayake, Ajender Bhagat Negi, Mohinder Oberoi, David Castellan, Michael Thrusfield, Catherine Linard, et Marius Gilbert. 2014. « Spatio-Temporal Epidemiology of Highly Pathogenic Avian Influenza (subtype H5N1) in Poultry in Eastern India ». *Spatial and Spatio-Temporal Epidemiology* 11 (octobre): 45-57. doi:10.1016/j.sste.2014.06.003.
- Do Linh San, Emmanuel. 2006. le blaireau d'Eurasie/ description, comportement, vie sociale, protection, observation. les sentiers du naturaliste. Delachaux.
- Domingo, M., E. Vidal, et A. Marco. 2014. « Pathology of bovine tuberculosis ». *Research in Veterinary Science*, Bovine tuberculosis, 97, Supplement (octobre): S20-29. doi:10.1016/j.rvsc.2014.03.017.
- Dommergues, L., S. Rautureau, E. Petit, et B. Dufour. 2014. « Étude du voisinage entre élevages bovins en 2010 dans une zone de Bourgogne infectée de tuberculose par la méthode d'analyse des réseaux ». *AEEMA, Épidémiologie et santé animale*, 2014 (66): 133-46.
- Donnelly, Christl A., et Pierre Nouvellet. 2013. « The Contribution of Badgers to Confirmed Tuberculosis in Cattle in High-Incidence Areas in England ». *PLoS Currents* 5. doi:10.1371/currents.outbreaks.097a904d3f3619db2fe78d24bc776098.
- 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.
- Dufour, B., et Bénet, JJ. 2013. « De l'éradication à la réapparition de la tuberculose bovine en France: illustration des facteurs de complexité ». *AEEMA, Épidémiologie et santé animale*, 2013 (64): 71-82.
- Elith, J., J. R. Leathwick, et T. Hastie. 2008. « A Working Guide to Boosted Regression Trees ». *The Journal of Animal Ecology* 77 (4): 802-13. doi:10.1111/j.1365-2656.2008.01390.x.
- Ferrari, N. 1996. « Eco-Ethologie du blaireau européen (meles meles) dans le jura suisse: comparaison de deux populations vivnat en milieu montagnard et en milieu cultivé de plaine ». Thèse de doctorat, Neuchatel.
- Fine, Amanda E., Carole A. Bolin, Joseph C. Gardiner, et John B. Kaneene. 2011. « A study of the persistence of Mycobacterium bovis in the environment under natural weather conditions in Michigan, USA ». *Veterinary Medicine International* 2011 (avril). doi:10.4061/2011/765430.

- Fischer, C. 1997. « Ecologie alimentaire et occupation spatiale du blaireau européen (Meles meles) dans un milieu dominé par l'agriculture intensive ». Travail de diplôme, Neuchâtel: Neuchâtel.
- Franklin, Janet. 2010. *Mapping species distributions: Spatial inference and prediction*. Cambridge: Cambridge University Press. <http://ebooks.cambridge.org/ref/id/CBO9780511810602>.
- 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 ». *Molecular Ecology* 19 (8): 1663-74. doi:10.1111/j.1365-294X.2010.04605.x.
- Gallagher, J, et R. S Clifton-Hadley. 2000. « Tuberculosis in badgers; a review of the disease and its significance for other animals ». *Research in Veterinary Science* 69 (3): 203-17. doi:10.1053/rvsc.2000.0422.
- Garnett, B T, R J Delahay, et T J Roper. 2002. « Use of cattle farm resources by badgers (Meles meles) and risk of bovine tuberculosis (Mycobacterium bovis) transmission to cattle. » *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269 (1499): 1487-91. doi:10.1098/rspb.2002.2072.
- Gomel, Pauline, et David Plissoneau-Duquesne. 2008. « Comparaison des méthodes de lutte contre la tuberculose bovine entre la Grande-bretagne et l'Irlande, de 2000 à 2007 Essai d'analyse critique ». Faculté de Médecine de CRETE.
- Good, M., T. A. Clegg, A. Duignan, et S. J. More. 2011. « Impact of the National Full Herd Depopulation Policy on the Recurrence of Bovine Tuberculosis in Irish Herds, 2003 to 2005 ». *The Veterinary Record* 169 (22): 581. doi:10.1136/vr.d4571.
- Graham, J., G. C. Smith, R. J. Delahay, T. Bailey, R. A. McDonald, et D. Hodgson. 2013. « Multi-State Modelling Reveals Sex-Dependent Transmission, Progression and Severity of Tuberculosis in Wild Badgers ». *Epidemiology and Infection* 141 (7): 1429-36. doi:10.1017/S0950268812003019.
- Guta, S., J. Casal, A. Garcia-Saenz, J. L. Saez, A. Pacios, P. Garcia, S. Napp, et A. Allepuz. 2014. « Risk factors for bovine tuberculosis persistence in beef herds of Southern and Central Spain ». *Preventive Veterinary Medicine* 115 (3-4): 173-80. doi:10.1016/j.prevetmed.2014.04.007.
- 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 Veterinary Research* 8: 92. doi:10.1186/1746-6148-8-92.
- Hénault, S., C. Karoui, et M. L. Boschioli. 2006. « A PCR-Based Method for Tuberculosis Detection in Wildlife ». *Developments in Biologicals* 126: 123-32; discussion 325-26.
- Humblet, Marie-France, Maria Laura Boschioli, et Claude Saegerman. 2009. « Classification of Worldwide Bovine Tuberculosis Risk Factors in Cattle: A Stratified Approach ». *Veterinary Research* 40 (5): 50. doi:10.1051/vetres/2009033.
- Hutchings, M. R., et S. Harris. 1999. « Quantifying the risks of TB infection to cattle posed by badger excreta. » *Epidemiology and Infection* 122 (1): 167-73. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2809603/>.
- 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 ». *New Zealand Veterinary Journal* 43 (7): 346-52. doi:10.1080/00480169.1995.35918.
- 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.
- 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.

- 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.
- Martin, Vincent, Dirk U. Pfeiffer, Xiaoyan Zhou, Xiangming Xiao, Diann J. Prosser, Fusheng Guo, et Marius Gilbert. 2011. « Spatial Distribution and Risk Factors of Highly Pathogenic Avian Influenza (HPAI) H5N1 in China ». *PLoS Pathogens* 7 (3): e1001308. doi:10.1371/journal.ppat.1001308.
- Menzies, F. D., D. A. Abernethy, L. A. Stringer, et C. Jordan. 2011. « A Comparison of Badger Activity in Two Areas of High and Low Bovine Tuberculosis Incidence of Northern Ireland ». *Veterinary Microbiology* 151 (1-2): 112-19. doi:10.1016/j.vetmic.2011.02.033.
- Mill, A. C., S. P. Rushton, M. D. F. Shirley, A. W. A. Murray, G. C. Smith, R. J. Delahay, et R. A. McDonald. 2012. « Farm-Scale Risk Factors for Bovine Tuberculosis Incidence in Cattle Herds during the Randomized Badger Culling Trial ». *Epidemiology and Infection* 140 (2): 219-30. doi:10.1017/S0950268811000434.
- Muñoz-Mendoza, Marta, Nelson Marreros, Mariana Boadella, Christian Gortázar, Santiago Menéndez, Lucía de Juan, Javier Bezos, et al. 2013. « Wild boar tuberculosis in Iberian Atlantic Spain: a different picture from Mediterranean habitats ». *BMC Veterinary Research* 9 (septembre): 176. doi:10.1186/1746-6148-9-176.
- Murphy, D., E. Gormley, E. Costello, D. O'Meara, et L. a. L. 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 ». *Research in Veterinary Science* 88 (1): 1-5. doi:10.1016/j.rvsc.2009.05.020.
- Neal, EG, et C Cheeseman. 1996. *Badgers*. London: T&A.D.Poyser.
- Nouvellet, Pierre, Chris Newman, Christina D. Buesching, et David W. Macdonald. 2013. « A Multi-Metric Approach to Investigate the Effects of Weather Conditions on the Demographic of a Terrestrial Mammal, the European Badger (Meles meles) ». *PLoS ONE* 8 (7): e68116. doi:10.1371/journal.pone.0068116.
- Nugent, Graham. 2011. « Maintenance, spillover and spillback transmission of bovine tuberculosis in multi-host wildlife complexes: A New Zealand case study ». *Veterinary Microbiology*, Special issue: 5th International Conference on Mycobacterium bovis, 151 (1-2): 34-42. doi:10.1016/j.vetmic.2011.02.023.
- O'Mahony, D. T. 2014. « Use of Water Troughs by Badgers and Cattle ». *Veterinary Journal (London, England: 1997)* 202 (3): 628-29. doi:10.1016/j.tvjl.2014.10.016.
- Payne, Ariane. 2014. « Rôle de la faune sauvage dans le système multi-hôtes de Mycobacterium bovis et risque de transmission entre faune sauvage et bovins. Etude expérimentale en Côte d'Or ». Université Claude Bernard Lyon 1. <http://hal.in2p3.fr/tel-01081144/document>.
- Payne, Ariane, M-L Boschiroli, Jean-Louis Moyen, Eric Gueneau, B. Dufour, J Hars, Emanuelle Gilot-Fromont, et Thomas Rambaud. 2012. « La tuberculose bovine chez le blaireau (meles meles) en France ». *Bull Epidemiologie et santé animale*, sect. 62.
- Phillips, C. J. C., C. R. W. Foster, P. A. Morris, et R. Teverson. 2003. « The Transmission of Mycobacterium Bovis Infection to Cattle ». *Research in Veterinary Science* 74 (1): 1-15.
- PlateformeESA(collectif). 2016. « Surveillance de la tuberculose bovine dans la faune sauvage en France : Dispositif SYLVATUB Bilan fonctionnel et sanitaire 2014-2015 ». CNESA. [www.plateforme-ese.fr](http://www.plateforme-ese.fr).
- Reid, Neil, Thomas R. Etherington, Gavin J. Wilson, W. Ian Montgomery, et Robbie A. McDonald. 2012. « Monitoring and population estimation of the European badger Meles meles in Northern Ireland ». *Wildlife Biology* 18 (1): 46-57. doi:10.2981/11-016.
- Reveillaud, E. 2011. « point épidémiologique sur la tuberculose bovine dans la faune sauvage en Dordogne en 2011- Evaluation du risque lié au blaireau ( meles meles) ».

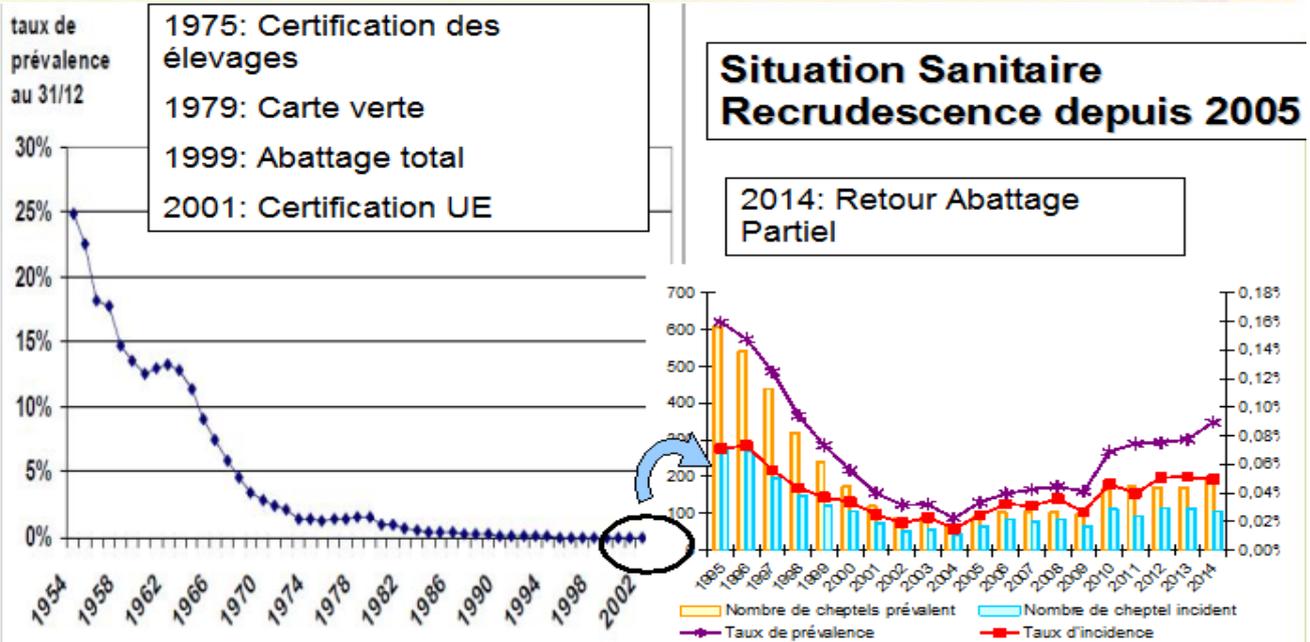
- Nantes: Ecole nationale veterinaire, agroalimentaire et de la'alimentation Nantes atlantique-ONIRIS.
- Rhodes, Glenn, Peter Henrys, Bruce C. Thomson, et Roger W. Pickup. 2013. « Mycobacterium Avium Subspecies Paratuberculosis Is Widely Distributed in British Soils and Waters: Implications for Animal and Human Health ». *Environmental Microbiology* 15 (10): 2761-74. doi:10.1111/1462-2920.12137.
- Robertson, Andrew, Robbie A. McDonald, Richard J. Delahay, Simon D. Kelly, et Stuart Bearhop. 2015. « Resource Availability Affects Individual Niche Variation and Its Consequences in Group-Living European Badgers Meles Meles ». *Oecologia* 178 (1): 31-43. doi:10.1007/s00442-014-3202-5.
- Robertson, Andrew, Kate Palphramand, S P Carter, et R J Delahay. 2014. « Group Size Correlates with Territory Size in European Badgers: Implications for the Resource Dispersion Hypothesis? » *Nordic Society OIKOS*, 8.
- Roper, T.J. 1992. « badger Meles meles setts -architecture, internal environment and function ». *Mammals rev.* 22 (1): 43-53.
- Saidoni Oulebsir, Asma. 2014. « Tuberculose bovine chez le blaireau (Meles meles) en Côte d'Or : caractérisation spatiale du risque et conceptualisation d'un modèle dynamique de propagation ». Mastere, Maisons-Alfort: Institut Pasteur/ Cnam.
- 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): 333-44. doi:10.1007/s10344-008-0244-1.
- Thornton, P.S. 1988. « Density and distribution of badgers in south-west England ». *Mammals Rev.*, n° 18: 11-23.
- Tomlinson, A. J., M. A. Chambers, S. P. Carter, G. J. Wilson, G. C. Smith, R. A. McDonald, et R. J. Delahay. 2013. « Heterogeneity in the Risk of Mycobacterium Bovis Infection in European Badger (Meles Meles) Cubs ». *Epidemiology and Infection* 141 (7): 1458-66. doi:10.1017/S095026881300040X.
- Van Boeckel, Thomas P., Weerapong Thanapongtharm, Timothy Robinson, Chandrashekhar M. Biradar, Xiangming Xiao, et Marius Gilbert. 2012. « Improving Risk Models for Avian Influenza: The Role of Intensive Poultry Farming and Flooded Land during the 2004 Thailand Epidemic ». *PloS One* 7 (11): e49528. doi:10.1371/journal.pone.0049528.
- Vial, Flavie, et Christl A. Donnelly. 2012. « Localized reactive badger culling increases risk of bovine tuberculosis in nearby cattle herds ». *Biology Letters* 8 (1): 50-53. doi:10.1098/rsbl.2011.0554.
- Vicente, J., J. A. Barasona, P. Acevedo, J. F. Ruiz-Fons, M. Boadella, I. Diez-Delgado, B. Beltran-Beck, et al. 2013. « Temporal Trend of Tuberculosis in Wild Ungulates from Mediterranean Spain ». *Transboundary and Emerging Diseases* 60 Suppl 1 (novembre): 92-103. doi:10.1111/tbed.12167.
- Vicente, Joaquín, Ursula Höfle, Joseba M. Garrido, Isabel G. Fernández-de-Mera, Pelayo Acevedo, Ramón Juste, Marta Barral, et Christian Gortazar. 2007. « Risk Factors Associated with the Prevalence of Tuberculosis-like Lesions in Fenced Wild Boar and Red Deer in South Central Spain ». *Veterinary Research* 38 (3): 451-64. doi:10.1051/vetres:2007002.
- Walter, W. David, Rick Smith, Mike Vanderklok, et Kurt C. VerCauteren. 2014. « Linking bovine tuberculosis on cattle farms to white-tailed deer and environmental variables using bayesian hierarchical analysis ». *PLoS ONE* 9 (3): e90925. doi:10.1371/journal.pone.0090925.
- Weber, Nicola, Stephen P. Carter, Sasha R. X. Dall, Richard J. Delahay, Jennifer L. McDonald, Stuart Bearhop, et Robbie A. McDonald. 2013. « Badger Social Networks Correlate with Tuberculosis Infection ». *Current Biology: CB* 23 (20): R915-16. doi:10.1016/j.cub.2013.09.011.

- White, P. C., 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. Biological Sciences / The Royal Society* 253 (1338): 277-84. doi:10.1098/rspb.1993.0114.
- Woodroffe, Rosie, D. W. Macdonald, et Da Silva J. 1993. « Dispersal and Philopatry in european badger, *meles meles* ». *J Zool Lond*, n° 237: 227\_239.
- Wright, David M., Neil Reid, W. Ian Montgomery, Adrian R. Allen, Robin A. Skuce, et Rowland R. Kao. 2015. « Herd-Level Bovine Tuberculosis Risk Factors: Assessing the Role of Low-Level Badger Population Disturbance ». *Scientific Reports* 5: 13062. doi:10.1038/srep13062.
- Young, Jamie S., Eamonn Gormley, et Elizabeth M. H. Wellington. 2005. « Molecular Detection of *Mycobacterium Bovis* and *Mycobacterium Bovis* BCG (Pasteur) in Soil ». *Applied and Environmental Microbiology* 71 (4): 1946-52. doi:10.1128/AEM.71.4.1946-1952.2005.
- Zanella, G., A. Bar-Hen, M.-L. Boschioli, J. Hars, F. Moutou, B. Garin-Bastuji, et B. Durand. 2012. « Modelling Transmission of Bovine Tuberculosis in Red Deer and Wild Boar in Normandy, France ». *Zoonoses and Public Health* 59 Suppl 2 (septembre): 170-78. doi:10.1111/j.1863-2378.2011.01453.x.
- Zanella, Gina, Benoît Durand, Jean Hars, François Moutou, Bruno Garin-Bastuji, Aurore Duvauchelle, Marc Fermé, Claudine Karoui, et Maria L. Boschioli. 2008. « *Mycobacterium Bovis* in Wildlife in France ». *Journal of Wildlife Diseases* 44 (1): 99-108. doi:10.7589/0090-3558-44.1.99.

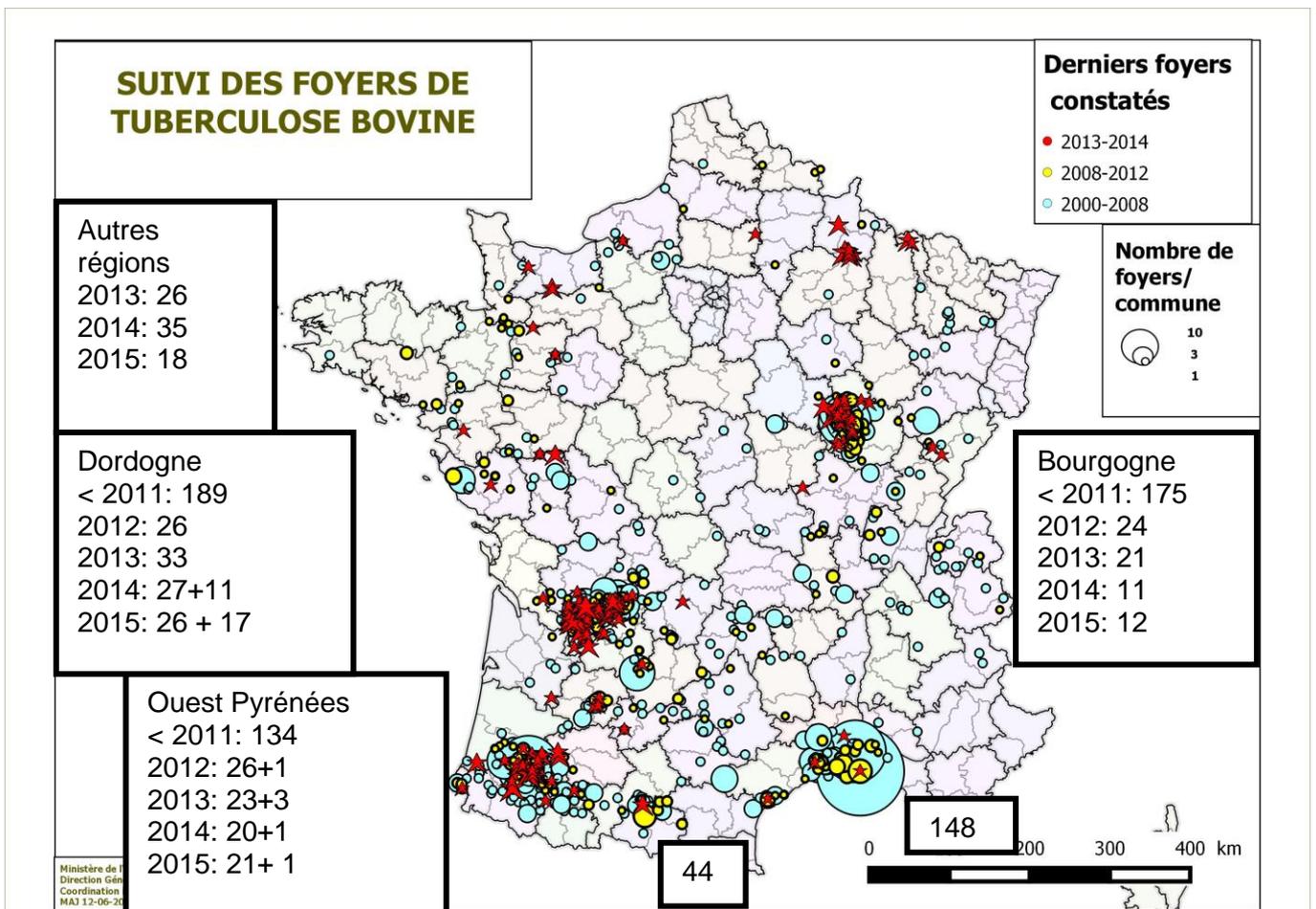
## Sigles et abreviations

DGAL	Direction générale de l'alimentation/ MAAF
MAAF	Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation et de la Forêt
ONCFS	Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage
FNGDS	Fédération Nationale des Groupements de Defense Sanitaire
FNGTV	Fédération Nationale des Groupements Techniques Vétérinaires
FNC	Fédération Nationale des Chasseurs
ANSES	Agence Nationale de Sécurité Sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail
ACCA	Associations communales de chasse agréées
AM	Arrêté ministériel
APDI	Arrêté préfectoral portant déclaration d'infection
SYLVATUB	Plan national de surveillance de la tuberculose bovine dans la faune sauvage
AGRESTE	Service de statistique d'évaluation et de prospective agricole / MAAF

# Annexe A : Situation de la Tuberculose bovine en France.

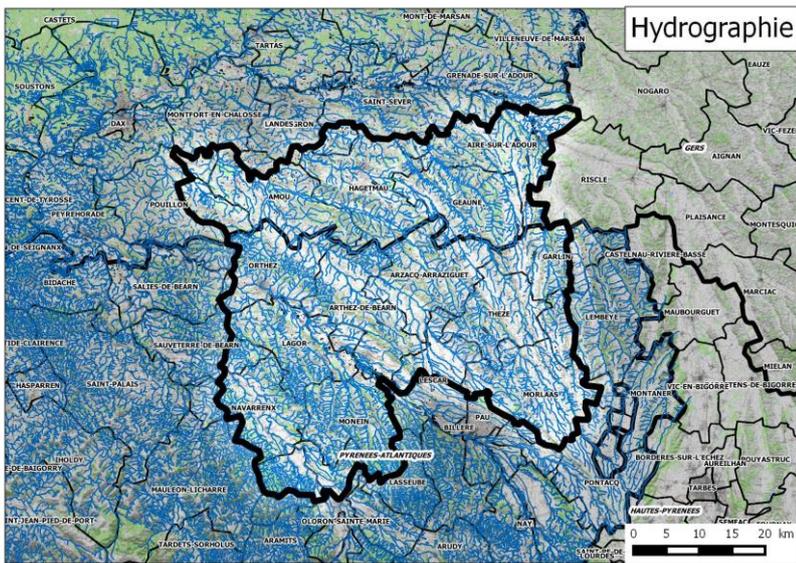


D1 : Tuberculose bovine : Etapes de la lutte et évolution des taux de prévalence (1954 à 2014)  
 ( D'après Bénét et actualisations DGAL)



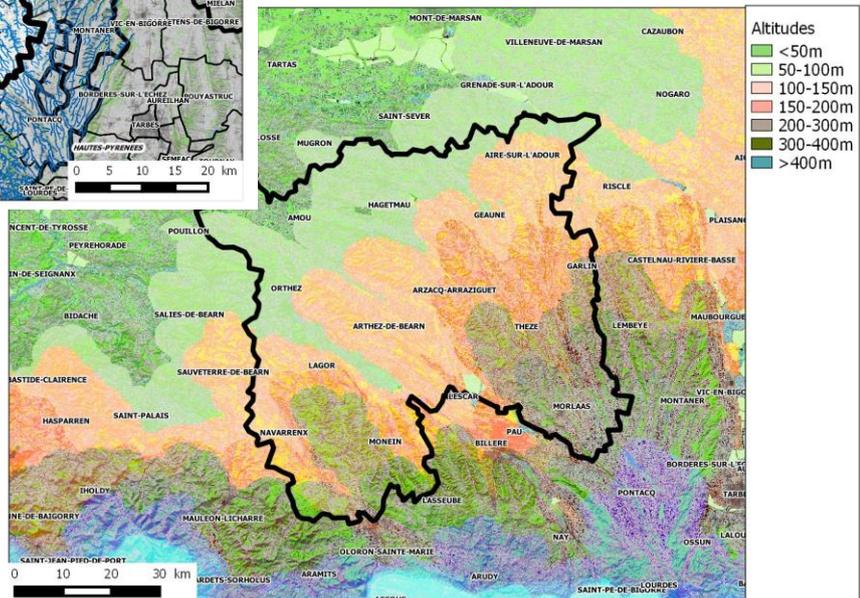
D2: Foyers de tuberculose bovine en France ( Source

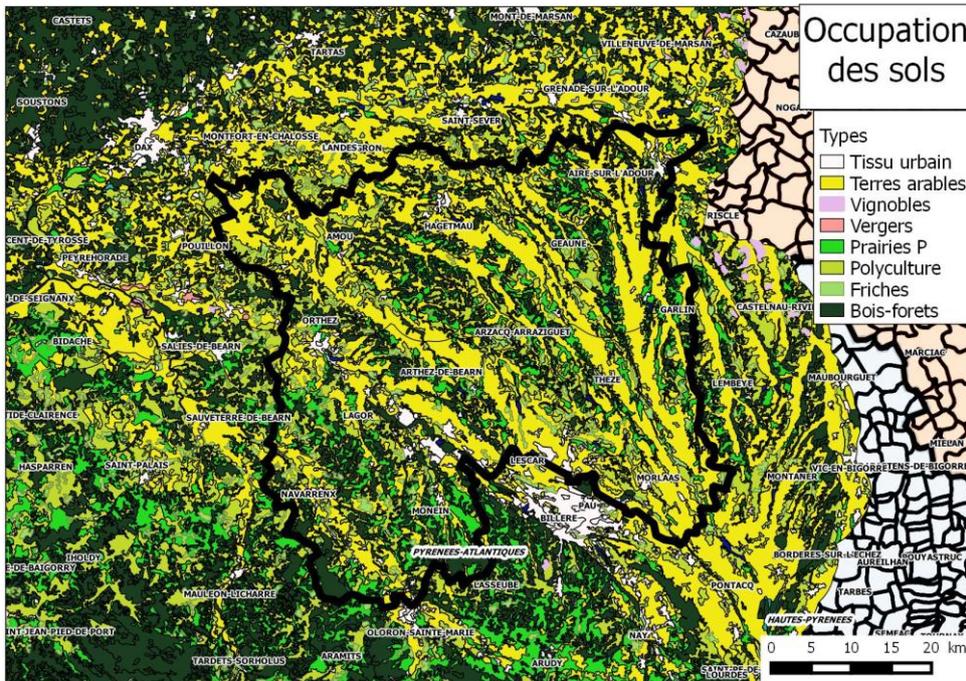
# Annexe B : Caractéristiques géographiques et agro-forestières de la zone d'étude : Nord Béarn/ Chalosse/ Tursan.



D6 : Hydrographie de la zone d'étude.

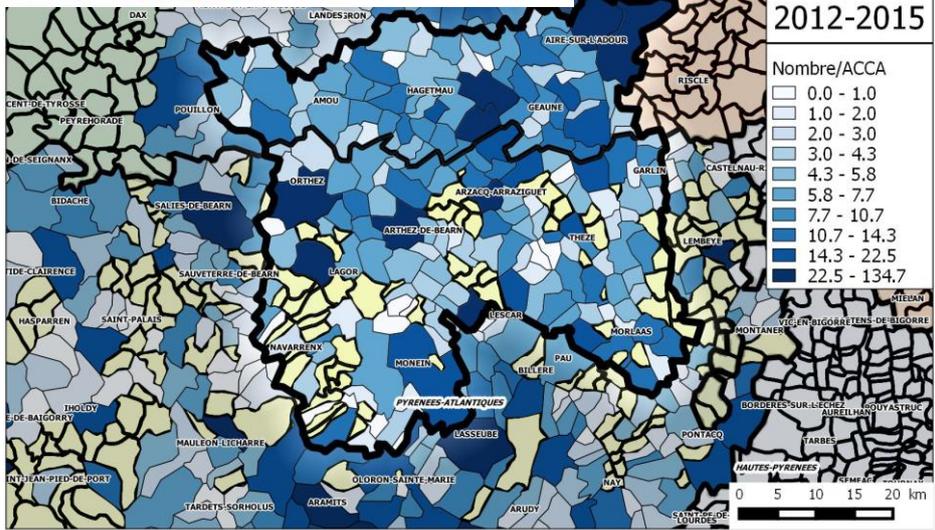
D7 : Relief de la zone d'étude





**D8 : Répartition Cultures/ Prairies/ Bois et Forêts de la zone d'étude**

**D10 : Nombre de sangliers tués par action de chasse sur la zone d'étude**

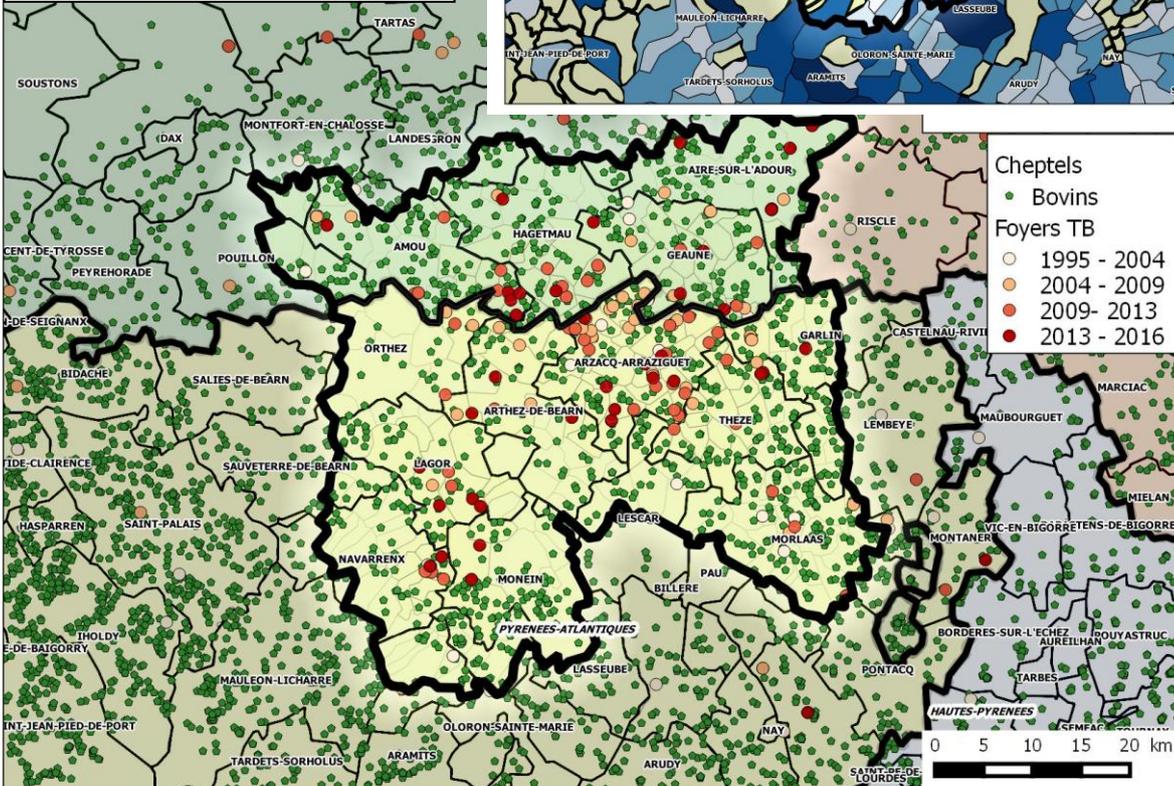


**Tableaux de chasse Sangliers 2012-2015**

Nombre/ACCA

- 0.0 - 1.0
- 1.0 - 2.0
- 2.0 - 3.0
- 3.0 - 4.3
- 4.3 - 5.8
- 5.8 - 7.7
- 7.7 - 10.7
- 10.7 - 14.3
- 14.3 - 22.5

**D9 : Répartition des élevages bovins dans la zone d'étude**



**Cheptels**

- Bovins

**Foyers TB**

- 1995 - 2004
- 2004 - 2009
- 2009 - 2013
- 2013 - 2016

## ANNEXE C : Résultats BRT

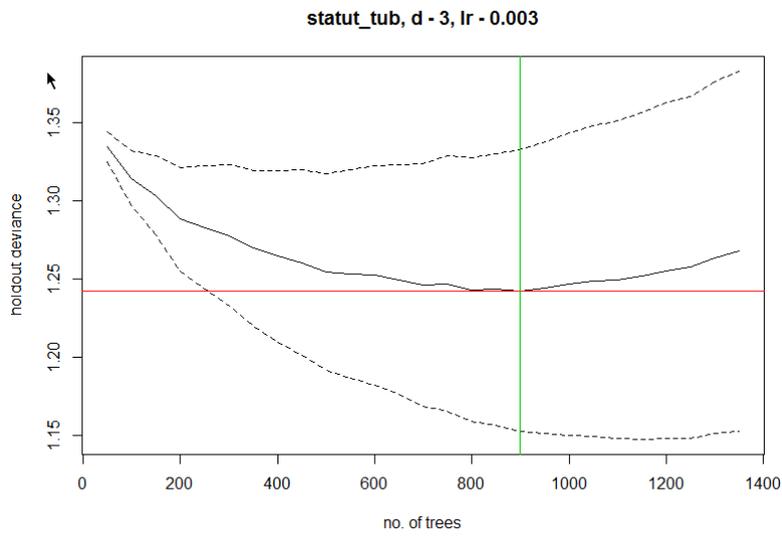
+ Fig 37a : Analyse avec 18 variables (JEU A)

Jeu A	Jeu 1	Rang		Rang Jeu 2 Simp
		Jeu1 Simp	ng	
TC	3	3		3
LR	0.0005	0.0003		0.002
BF	0.75	0.75		0.75
NB	900	2200		1600
Nombre de variables analysées	18	10		17
CV Deviance	0.961	0.956		1.24
Training ROC Score	0.956	0.954		0.996
CV ROC Score	0.511	0.532		0.555
Distance terrier positif	19.64	21.22	1	27.7
Distance pâture positive	18.02	17.29	5	7.62
Nombre sangliers	17.61	20.03	2	11.27
Surface en eau	6.69	7.06	3	8.12
Longueur de lisière pâtures	7.11		7	7.15
Surfaces Bois	3.43	5.12	12	1.63
Surfaces pâtures	5.78	5.21	6	7.62
Distance terrier proche	3.83	5.56	10	3.93
Distance pâture proche	3.83		8	5.11
Compacité	3.32	4.16	9	4.82
Longueur de lisière totale	2.16		12	3.05
Proportion d'eau dans les pâtures	1.44		4	8.09
Surfaces en Maïs	2.51		11	3.05
Surface de pâtures positives	1.01		15	0.18
Proportion d'eau dans les pâtures positives	1.44		14	0.31
Nombre de terriers	1.08		13	0.33
Charge en bovins positifs	0.53		16	0.04

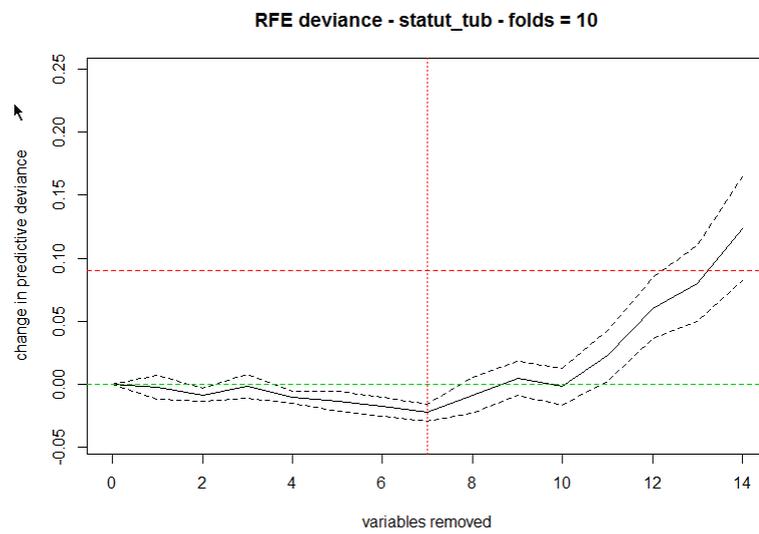
## Annexe C : Analyses BRT

+ Fig 38a : Jeu avec 17 variables (jeu B).

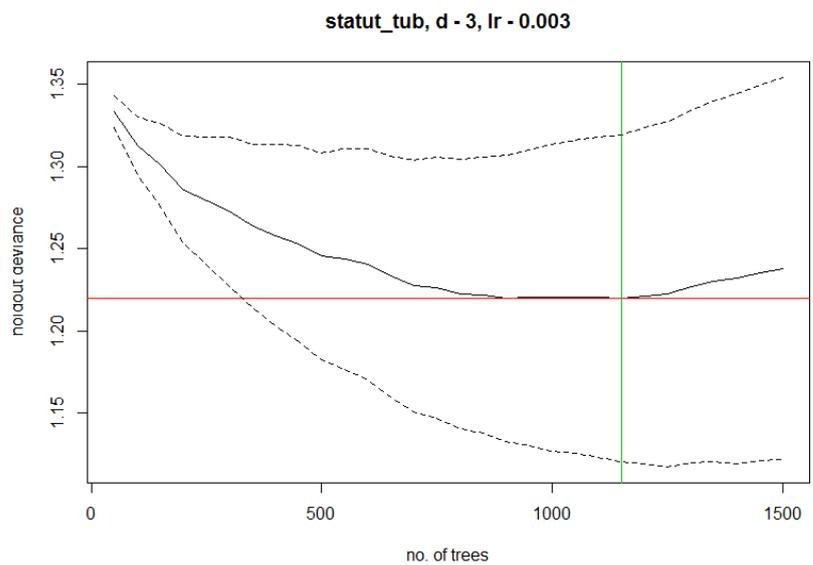
Jeu B	Jeu 1	Jeu1 Simp	Rang	Jeu 2	Rang	Jeu 2 Simp
TC	3	3		3		3
LR	0.00025	0.0004		0.0003		0.003
BF	0.7	0.7		0.7		0.7
NB	1050	1700		1600		1150
Nombre de variables analysées	17	7		17		7
CV Deviance	0.961	0.95		1.264		1.226
Training ROC Score	0.93	0.923		0.904		0.863
CV ROC Score	0.482	0.512		0.562		0.688
Distance terrier positif						
Distance pâture positive	22.62	23.39	4	9.94	4	13.19
Nombre sangliers	16.74	19.5	2	16.39	1	20.09
Surface en eau	9.36	12.6	3	10.13	3	15.06
Longueur de lisière pâtures	8.43	12.56	6	7.62	6	10.93
Surfaces Bois	6.86	13.5	12	2.38		
Surfaces pâtures	6.7	9.27	1	18.41	2	19.49
Distance terrier proche	5.13	9.12	11	3.36		
Distance pâture proche	4.59		8	5.09	7	8.59
Compacité	3.96		5	9.05	5	12.61
Longueur de lisière totale	3.43		9	4.53		
Proportion d'eau dans les pâtures	3.08		7	6.69		
Surfaces en Maïs	2.37		10	4.52		
Surface de pâtures positives	2.36		14	0.28		
Proportion d'eau dans les pâtures positives	1.85		15	0.26		
Nombre de terriers	1.7		13	1.08		
Charge en bovins positifs	0.43		16	0.11		



D32 :BRT : Gain de déviance sur 17 variables testées



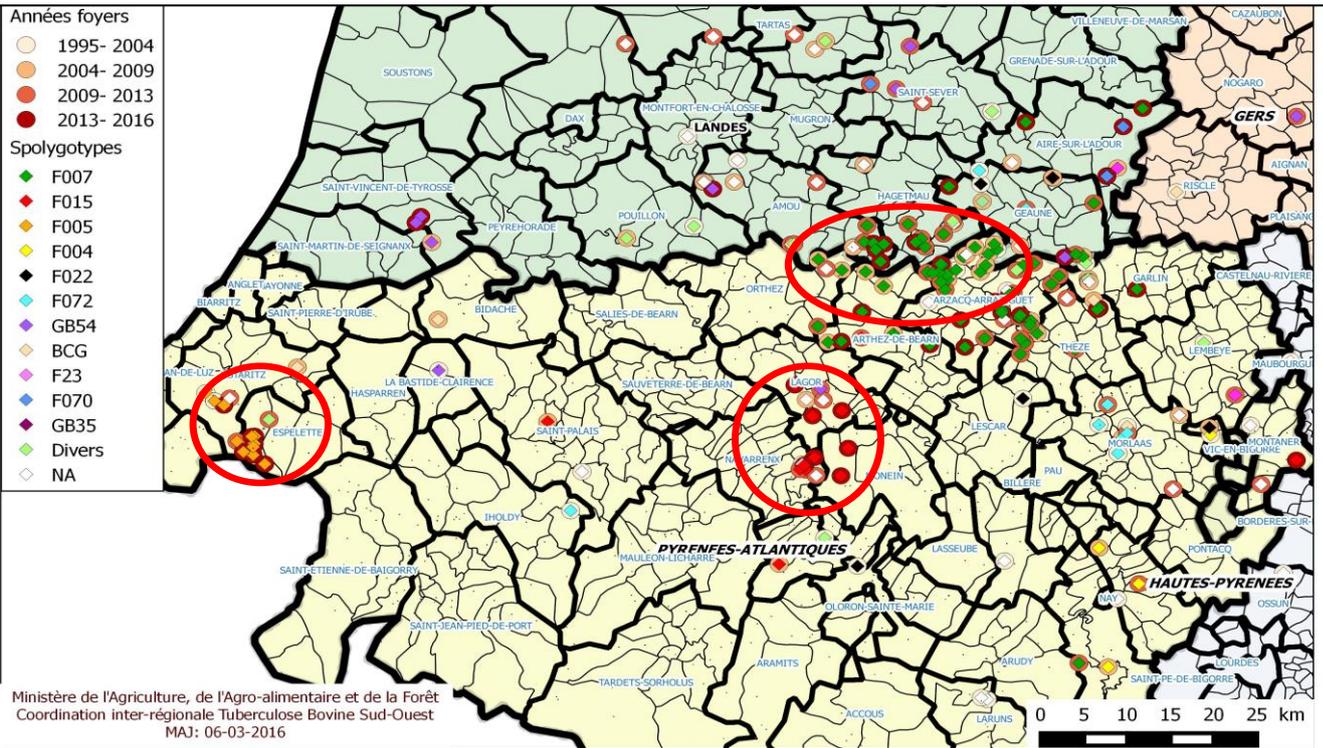
D33 : BRT : Analyse de simplification : 7 variables retenues



D34 : Gain de déviance sur 7 variables retenues

# Annexe D : Données relatives à la tuberculose bovine

**D12 : Foyers de tuberculose bovine 2000-2016 : Départements des Landes et des Pyrénées Atlantiques**



**D16 : Recensement de terriers et répartition des échantillons de l'étude**

