



Tuberculose bovine : quel est le rôle joué par la faune sauvage ?

Exemple de la Côte-d'Or

ARIANE PAYNE^{1,2,3,5*},
EMMANUELLE GILOT-FROMONT²,
BARBARA DUFOUR³,
SANDRINE RUETTE⁴,
SOPHIE ROSSI¹, JEAN HARS¹

¹ ONCFS, Unité sanitaire de la faune
Gap et Gières.

² Université Lyon 1 et VetAgro Sup – Lyon.

³ École vétérinaire d'Alfort.

⁴ ONCFS, CNERA Prédateurs
et animaux déprédateurs – Birieux.

⁵ INRA Dijon (affiliation actuelle).

En France, la tuberculose bovine est en recrudescence chez les bovins depuis 2004. La présence de populations sauvages infectées à proximité des cheptels domestiques peut entraver l'assainissement et le contrôle de cette maladie. Or, dans certaines régions françaises, des cas d'infection ont été détectés chez plusieurs espèces sauvages. Il est donc nécessaire d'évaluer au mieux leur rôle épidémiologique. Nous avons réalisé une telle étude dans le département de la Côte-d'Or, où le niveau d'infection chez les bovins comme dans la faune sauvage est l'un des plus élevés de France.

La tuberculose dans la faune sauvage, quels enjeux ?

Les bovins sont l'hôte originel de la tuberculose bovine due à *Mycobacterium bovis*. Mais cette bactérie est un agent pathogène dit « multi-hôtes », c'est-à-dire qu'il peut infecter des organismes appartenant à des espèces voire des genres ou des familles différents. Ainsi, *M. bovis* peut être hébergé par d'autres espèces d'animaux domestiques (exemple : chèvres, porcs, chiens, chats...), mais aussi des espèces sauvages appartenant à des familles variées chez les ongulés (bovidés, cervidés, suidés) ou chez les carnivores (canidés, félidés, mustélidés) et même chez les marsupiaux (**encadré 1**). Enfin, *M. bovis* peut infecter l'homme, et provoquer ainsi une zoonose dont l'impact a été considérablement réduit dans les pays développés suite à la pasteurisation du lait et aux mesures prises pour éradiquer cette maladie chez les bovins (Biet *et al.*, 2005).

En France, la baisse du nombre de foyers chez les bovins a conduit à l'obtention du statut officiellement indemne auprès de l'Union européenne en 2001, qui permet d'exporter sans contrainte sanitaire des bovins vers les autres pays membres. La conservation de ce statut représente donc un enjeu économique majeur dans la filière bovine française. Depuis 2004 cependant,



on assiste à une recrudescence de la maladie chez les bovins avec une augmentation du nombre de foyers dans certains départements comme la Côte-d'Or, la Dordogne, les Pyrénées-Atlantiques et les Landes (source : Direction générale de l'alimentation – DGAL).

Dans la faune sauvage, les premiers cas de tuberculose ont été détectés en 2001 par des chasseurs en forêt de Brotonne (Normandie) sur des cerfs, puis des sangliers.

Une surveillance « programmée » (analyse d'un échantillon prédéfini d'animaux) a été mise en œuvre dans les différentes zones ayant le plus de foyers bovins dont la Côte-d'Or, révélant dans ce département que le cerf, le sanglier, le blaireau et le renard étaient touchés par *M. bovis* (Hars *et al.*, 2012).

Or, des exemples à l'étranger ont montré que certaines populations sauvages étaient capables de devenir des réservoirs de tuberculose, c'est-à-dire d'entretenir de façon

* Cet article est issu d'une thèse universitaire hébergée par l'ONCFS et co-encadrée par E. Gilot-Fromont, B. Dufour et J. Hars, qui a été soutenue le 14 mars 2014 à Lyon.

autonome l'infection par transmission intra-spécifique. Dans certains cas, elles sont des hôtes de liaison, incapables de maintenir la maladie de façon pérenne et autonome, mais tout de même aptes à la transmettre à d'autres populations sensibles dont les bovins. Enfin, des populations sauvages peuvent également être des culs-de-sac épidémiologiques, pouvant s'infecter mais inaptes à retransmettre la bactérie à d'autres individus ou populations (Rhyan & Spraker, 2010 ; Nugent, 2011).

Hôtes réservoirs et hôtes de liaison ont donc la possibilité de transmettre *M. bovis* aux bovins (même s'il est admis qu'initialement, ce sont les bovins qui ont transmis la bactérie à la faune sauvage). Les populations sauvages peuvent donc constituer une menace pour l'assainissement des cheptels bovins, d'autant plus dans des contextes géographiques et zootechniques qui favorisent leurs interactions (**encadré 1**).

En France, en dehors de la forêt de Brotonne où le cerf a été identifié comme un réservoir et le sanglier comme un hôte de liaison, nous ne connaissons pas le rôle épidémiologique des populations sauvages infectées par la tuberculose : peuvent-elles constituer des réservoirs ? Sont-elles aptes à retransmettre l'infection aux bovins ?

Comment déterminer le rôle épidémiologique de la faune sauvage ?

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

Ces paramètres sont principalement :

- **le niveau d'infection** : indicateur de la présence de la tuberculose et de son ampleur au sein d'une population ;
- **la capacité d'excrétion** : qui représente la capacité d'un individu à diffuser la bactérie hors de son organisme et donc à la transmettre à d'autres individus réceptifs ;
- **la densité** : qui peut conditionner les contacts intra- et interspécifiques, et augmenter le risque de transmission entre individus transmetteurs et réceptifs ;

Encadré 1

Faune sauvage et tuberculose bovine dans différents pays

En Nouvelle-Zélande, le système multi-hôtes de *M. bovis* est particulièrement complexe puisqu'il implique un hôte réservoir, le phalanger-renard (*Trichosurus vulpecula*), et plusieurs hôtes de liaison : le furet, le cerf et le sanglier. Ce dernier, de par sa forte réceptivité, a pu être utilisé comme une sentinelle épidémiologique de la tuberculose sur certaines zones (Nugent, 2011).

En Espagne, dans les régions du centre et du sud, où les pratiques cynégétiques et le climat aride favorisent les concentrations d'animaux à de fortes densités, le sanglier et le cerf sont des réservoirs de l'infection. Dans les régions atlantiques, où les caractéristiques climatiques et cynégétiques sont différentes et la prévalence bovine plus faible, ces mêmes espèces ne sont pas considérées comme des réservoirs. Le blaireau et le renard sont aussi infectés, mais leur rôle épidémiologique est mal connu (Gortazar *et al.*, 2011).

En Angleterre et en Irlande, le blaireau est un hôte réservoir capable de maintenir l'infection et de la transmettre aux bovins. D'autres espèces, comme des grands cervidés (cerf, daim, chevreuil), ont également été trouvées infectées, mais leur rôle semble être marginal par rapport à celui du blaireau, se limitant à celui d'hôtes de liaison (Delahay *et al.*, 2001).



© ONCFS

• **l'intensité des interactions entre animaux** : les contacts intra-spécifiques vont conditionner la potentialité de constitution d'un réservoir au sein de l'espèce, tandis que les contacts interspécifiques avec les autres populations réceptives vont influencer la transmission et seront donc déterminants dans le rôle d'hôte de liaison. Étant donné que *M. bovis* peut persister de quelques jours à quelques mois dans le milieu extérieur selon les conditions climatiques, ces interactions peuvent être directes (contacts) ou indirectes (partage d'habitat).

Scène de contact entre une compagnie de sangliers et un troupeau de bovins dans la zone infectée de Côte-d'Or.

** La population se définissant alors comme un ensemble d'individus appartenant à une même espèce et évoluant sur une même unité géographique.

Application à la Côte-d'Or

En Côte-d'Or, 178 foyers bovins ont été enregistrés entre 2002 et 2013 (*figure 1*) et certains élevages ont été contaminés à plusieurs reprises (jusqu'à quatre fois) à de courts intervalles. Les sources de contamination de ces foyers ne sont pas toujours identifiées et une contamination d'origine environnementale (faune sauvage ou environnement abiotique) est parfois fortement suspectée (source : Direction départementale de la protection des populations de la Côte-d'Or – DDPP 21).

Une première biche tuberculeuse a été détectée en 2003 dans la partie sud de la zone infectée (*figure 1*). Les programmes de surveillance mis en œuvre par la suite ont révélé des taux d'infection dans ce secteur, entre 2003 et 2013, de 0,5 % chez le cerf (0 % dans la partie nord), et de 71 % chez le sanglier (4 % dans la partie nord). Chez le blaireau, le taux d'infection entre 2009 et 2013 s'est élevé à 8,4 % et 4 % dans les secteurs nord et sud de la zone infectée respectivement. Des renards tuberculeux ont été trouvés à un niveau de 5 %. La faune sauvage a été trouvée infectée uniquement sur la zone d'infection bovine, qui couvre environ un tiers du département, représentant 3 000 km². À de très rares exceptions près, la faune sauvage et les bovins infectés partagent les mêmes souches de *M. bovis*, attestant d'un lien épidémiologique entre le compartiment domestique et le compartiment sauvage (Payne, 2014).

Une étude focalisée sur les contacts entre espèces sauvages et bovins

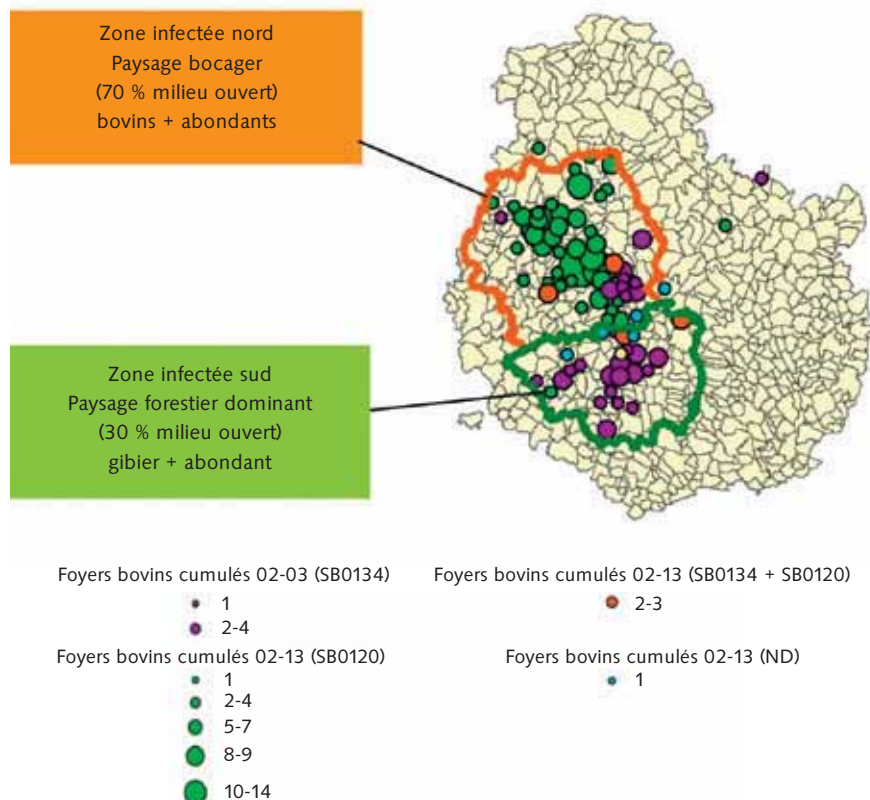
Nous avons évalué les différents paramètres énumérés précédemment pour les espèces cerf, sanglier et blaireau. Cette estimation a été plus poussée chez le sanglier et le blaireau car ils sont, dans ce département, les populations sauvages les plus touchées. Nous avons très peu investigué le renard car il est supposé être un cul-de-sac épidémiologique (Delahay *et al.*, 2001). Au regard des enjeux économiques pour la filière bovine de ce département, nous nous sommes focalisés sur l'étude des contacts avec les bovins, l'objectif principal ayant été de déterminer l'aptitude des populations sauvages étudiées à leur transmettre *M. bovis*.

La *figure 2* résume le matériel et les méthodes employés pour l'estimation de chacun des paramètres. Des détails sont fournis dans les *encadrés 2 et 3* concernant l'estimation des densités de blaireaux et du niveau de contact avec les bovins pour l'utilisation des pâtures.

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

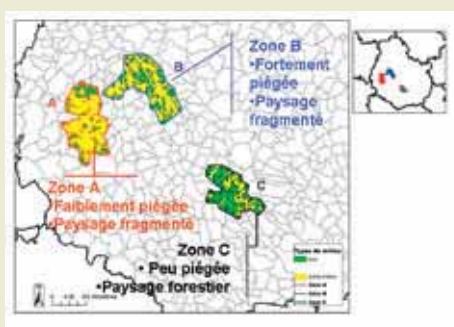
Figure 1 Zone infectée en Côte-d'Or : répartition des foyers bovins (les différentes couleurs correspondent à des souches différentes de *M. bovis*) et caractéristiques des zones nord et sud.

Source : DDPP 21.



Encadré 2

Estimation des densités de blaireaux



3 zones de 100 km²

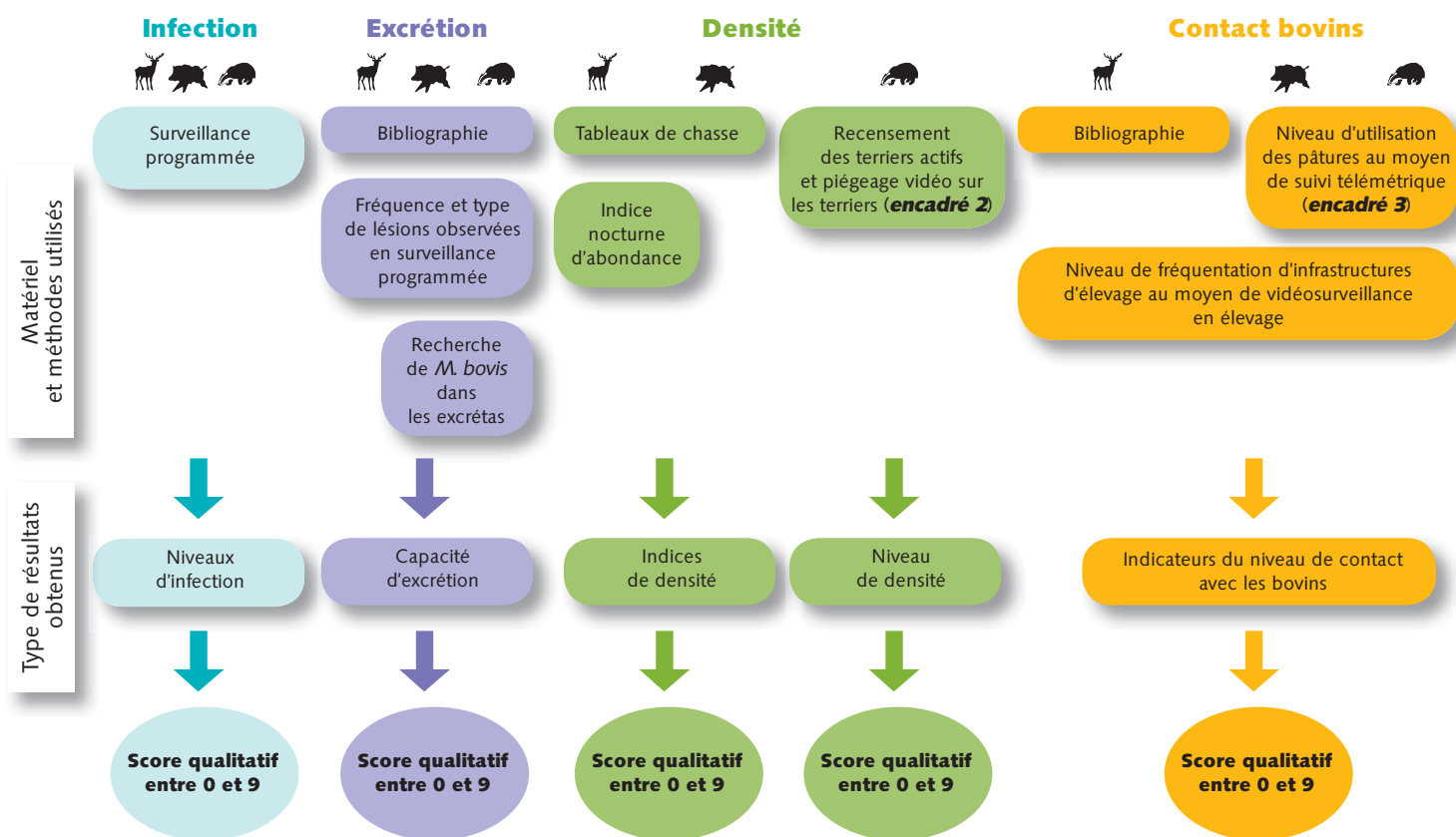
↓
Échantillonnage
de 50 transects par zone



Sur chaque transect :
recensement des terriers occupés



Figure 2 Matériel et méthodes utilisés pour l'estimation des paramètres conditionnant le risque de transmission de *M. bovis* aux bovins pour les populations de cerfs, sangliers et blaireaux de la zone infectée en Côte-d'Or.



Encadré 3

Utilisation des pâtures par suivi télémétrique

11 sangliers



une localisation toutes les 20 minutes la nuit et une toutes les 2 heures la journée

10 blaireaux



une localisation toutes les 30 minutes la nuit

Estimateurs de l'utilisation des pâtures par les blaireaux et sangliers analysés par un modèle linéaire généralisé mixte

	Variables à expliquer	Nombre de localisations par 24 h ou nuit sur les pâtures	Surface de pâture incluse dans le DV mensuel
Variable explicative	Facteurs intrinsèques	Individu aléatoire Sexe (M/F)	
	Facteur paysager	Proportion de pâture disponible (sanglier) Distance terrier-pâture (blaireau)	
	Facteurs météorologiques	Température Pluviométrie Nuit favorable aux lombrics (0 ou 1)	Nombre de nuits à lombrics par mois
	Saison	(Printemps, été, automne, hiver)	
	Autres ressources disponibles	Proportion de cultures disponibles	

Les méthodes employées et les données disponibles ont permis de fournir, soit des indicateurs chiffrés (infection, intensité du contact avec les bovins (*figure 3*), densité des blaireaux), soit des indicateurs relatifs (densité des sangliers et des cerfs) ou une estimation qualitative (capacité d'excrétion) des paramètres recherchés. Afin d'homogénéiser l'ensemble de ces résultats et de pouvoir les prendre en compte dans leur globalité, nous avons traduit chacun des paramètres en termes qualitatifs selon une méthode d'estimation du risque utilisée en santé animale (AFSSA, 2008 – *figure 2*). Cette traduction s'est faite de façon collégiale (à quatre personnes) pour limiter la subjectivité, et en comparant les données mesurées à celles décrites dans d'autres situations connues en France ou à l'étranger.

Résultats obtenus

Nous ne connaissons pas la part relative de chacun des paramètres évalués et de quelle façon ils interagissent dans le risque de transmission. En première approche, nous avons choisi un schéma additif, probablement simpliste, dans lequel les quatre paramètres évalués sont cumulés avec un poids équivalent (*figure 4*). Cette représentation met cependant en exergue que les niveaux d'infection, d'excrétion, de densité et de contacts avec les bovins sont variables entre espèce et entre zone mais que, dans ce schéma additif, il n'y aurait pas de différence majeure dans le risque de transmission. Il convient néanmoins de discuter du rôle de chaque espèce au cas par cas.

Le cerf : un hôte peu infecté, mais très sensible et amplificateur

Même si une étude spécifique de recherche de *M. bovis* dans ses excréta serait nécessaire pour le confirmer, le cerf semble être en Côte-d'Or, et d'après la bibliographie, l'espèce ayant la plus forte capacité à excréter. Cependant, son niveau d'infection est faible voire très faible. Dans la partie nord de la zone infectée, la population de cerfs est très peu abondante, ce qui ne favorise pas la transmission intra- ou interspécifique (*figure 4*). Concernant les contacts avec les bovins, les données sont parcellaires puisque nous n'avons pas étudié l'utilisation des pâtures par les cerfs par suivi télémétrique. Nous avons néanmoins pris en compte le comportement alimentaire broyeur du cerf et nous nous sommes appuyés sur des bases bibliographiques (Godvik et al., 2009), ainsi que sur le suivi des sites d'élevage. Nous avons également tenu compte du fait que la zone nord avait une proportion de pâtures beaucoup plus importante que la zone sud.

Ainsi, dans la partie nord de la zone infectée, le rôle du cerf est probablement mineur, du fait de sa très faible densité associée à une faible prévalence dans cette population. Dans la zone sud en revanche, malgré un faible niveau d'infection, le cerf pourrait avoir un rôle non négligeable du fait de sa capacité d'excrétion conduisant à un rôle d'hôte amplificateur de l'infection pour les autres espèces réceptives, incluant les bovins. Il serait donc apte à transmettre l'infection à ces derniers et une étude plus détaillée de la réalité de leurs contacts permettrait d'étayer cette hypothèse. De par

Biche buvant dans un abreuvoir dans une pâture (photo tirée de la surveillance vidéographique).

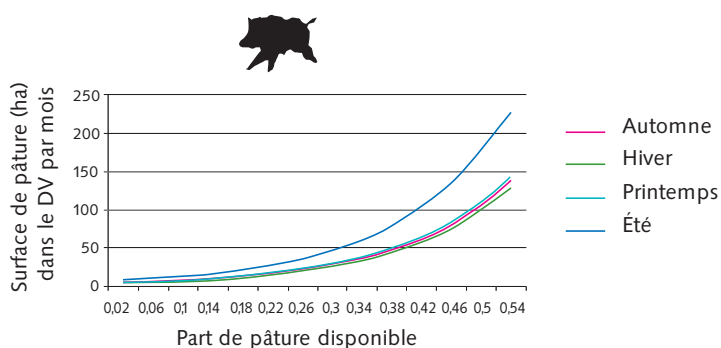


son domaine vital étendu, il pourrait également propager l'infection sur plusieurs dizaines de kilomètres.

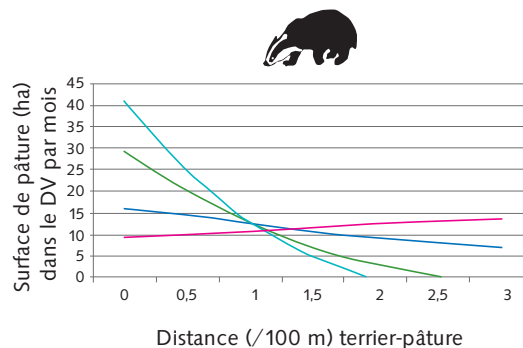
Le sanglier : un hôte très réceptif, en contact avec les bovins, mais peu sensible

Les paramètres estimés pour le sanglier ont montré, dans la zone sud tout du moins, des niveaux d'infection, de densité et de contacts avec les bovins moyens à élevés (*figure 4*). Cependant, la capacité d'excrétion, qui conditionne l'aptitude à transmettre à l'échelle individuelle, semble faible. Cette espèce, comme cela a déjà été décrit dans la littérature, aurait donc une bonne capacité à s'infecter, témoignant de sa réceptivité au germe *M. bovis*; mais, contrairement à la situation espagnole, une faible sensibilité, entraînant une aptitude modérée à l'excréter, ce qui module sa capacité de transmission. La densité assez élevée en zone

Figure 3 Prédications des modèles expliquant la surface de pâture dans le domaine vital (DV) mensuel des sangliers et des blaireaux en fonction de la part de pâture disponible pour les sangliers et en fonction de la distance terrier-pâture pour les blaireaux.



- Les pâtures sont plus utilisées :
- en été, au printemps et en automne ;
 - lors de nuits à lombrics.



- Les pâtures sont plus utilisées :
- au printemps et en hiver (sauf quand les températures sont négatives) pour les blaireaux vivant en lisière de pâture ;
 - en automne (sauf quand les températures sont inférieures à 5 °C) pour les blaireaux vivant en forêt.

sud (mais là encore bien en-dessous des densités observées dans le sud de l'Espagne – Gortazar *et al.*, 2011), ainsi que son comportement grégaire, potentialisent probablement cette capacité de transmission – et nous avons observé que le niveau de contact avec les bovins peut être élevé lorsque le milieu devient plus ouvert (*figure 3*). En conclusion, le sanglier serait donc apte à transmettre l'infection aux bovins. Son potentiel d'hôte réservoir semble moins probable en Côte-d'Or, principalement du fait de sa capacité modérée à excréter *M. Bovis*.

Le blaireau : un hôte réceptif, excréteur, concentrant localement l'infection

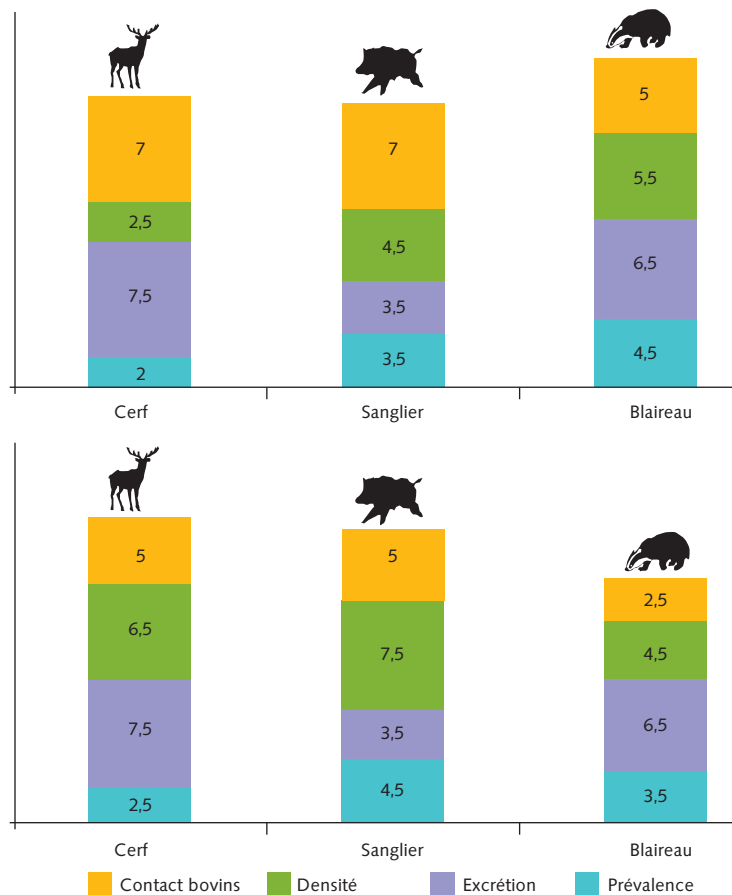
Nos résultats ont montré que les populations de blaireaux avaient une capacité d'excrétion assez élevée et un contact avec les bovins par l'utilisation des pâtures variable selon la localisation des terriers. Pour ceux dont les terriers se situent en forêt à plusieurs centaines de mètres des pâtures, le niveau de contact est faible, alors qu'il est assez élevé pour les blaireaux vivant en lisière de pâture (*figure 3*). Les niveaux de densité et la taille des groupes sont plus faibles que ce qui est observé dans la zone d'enzootie en Angleterre (Hutchings *et al.*, 2002). À l'échelle des zones sud et nord, les niveaux d'infection sont faibles à moyens mais, localement, ils peuvent être élevés (jusqu'à 30 %). En lien avec le comportement spatial et social de l'espèce, qui vit en groupes sociaux sur des territoires de quelques km² rayonnant autour d'un terrier, la dynamique de la tuberculose bovine chez le blaireau doit être appréhendée à une échelle spatiale fine, en tenant compte de la structure du groupe.

À la lumière de nos résultats, le blaireau serait un hôte de liaison apte à transmettre la tuberculose aux bovins, d'autant plus pour les populations de la zone nord qui sont plus infectées, plus denses et qui ont potentiellement plus de contacts avec les bovins eu égard au paysage bocager (*figure 4*). La possibilité de constituer un réservoir se pose dans les secteurs où le niveau d'infection est élevé, mais il faudrait améliorer les connaissances sur la distribution de l'infection au sein des groupes et entre les groupes pour pouvoir étayer cette hypothèse.

Et l'assemblage de tous ces hôtes ?

Chacune des populations dont nous venons d'étudier individuellement les caractéristiques déterminantes de leur rôle épidémiologique semblent donc aptes à transmettre *M. bovis* aux bovins. Mais ces populations sont également en interaction les unes avec les autres dans l'écosystème

Figure 4 Scores qualitatifs attribués aux différents paramètres estimés par espèce pour la zone nord (haut) et la zone sud (bas).



de la Côte-d'Or et sont certainement capables de se transmettre la tuberculose entre elles. Il en résulte une circulation de la maladie à l'intérieur de cette « communauté d'hôtes » qui pourrait, ainsi assemblée, favoriser son entretien et sa propagation, comme cela a été observé dans la communauté d'hôtes sauvages de la Nouvelle-Zélande (*encadré 1*). De nouvelles investigations sont cependant nécessaires pour évaluer cette potentialité, et notamment le niveau d'interaction qui existe entre les différentes populations-hôtes sauvages.

En conclusion

Des hôtes de liaison identifiés, des données acquises pour aller plus loin...

À l'issue de cette étude, nous avons établi que les populations de cerfs, sangliers et blaireaux de la zone infectée de la Côte-d'Or étaient des hôtes de liaison aptes à transmettre l'infection aux bovins. Pour cette évaluation, nous avons pris en compte un certain nombre de paramètres que nous avons mesurés de façon directe ou indirecte puis que nous avons synthétisés par une

méthode qualitative. Par la suite, ces paramètres ainsi estimés pourraient être utilisés dans des modèles quantitatifs permettant de préciser l'ampleur de cette transmission, et ainsi de mieux hiérarchiser le risque entre différentes populations sauvages. La capacité de réservoir pour chacune d'elle et au sein de la communauté d'hôtes pourrait également être évaluée par cette approche. D'autre part, pour le blaireau, il serait pertinent d'étudier ce risque à une échelle spatiale plus fine.

... et des résultats trouvant une application directe en mesures de gestion

Les résultats du suivi de sites d'élevage par vidéosurveillance (fréquence et durée des visites, nombre d'individus et comportement adopté) ont en effet permis d'identifier les types d'infrastructures (auges, nourrisseurs, abreuvoirs, pierres à sel, bâtiments d'élevage) les plus à risque pour le contact entre les différentes populations sauvages et les bovins. Associés à la connaissance de la capacité d'excrétion des espèces (*cf. supra*) et à la persistance de *M. bovis* dans les différents substrats (données bibliographiques), une évaluation qualitative du risque de

transmission entre hôte sauvage (cerf, sanglier et blaireau) et bovins a été réalisée par espèce selon la même méthodologie que précédemment, c'est-à-dire en attribuant un score qualitatif à chacun des paramètres constitutifs du risque (AFSSA, 2008). La **figure 5** représente cette évaluation de risque. Ainsi, pour le sanglier, l'utilisation des points d'eau et des abreuvoirs représenterait le risque de transmission le plus élevé, tandis que pour le blaireau, la fréquentation des auges, des bâtiments et des points d'eau ressort comme la plus propice à transmettre *M. bovis* aux bovins. Enfin, chez le cerf, le risque le plus élevé serait lié à l'utilisation des abreuvoirs et des pierres à sel.

Comme précédemment, ce risque de transmission aux bovins par l'utilisation des différentes infrastructures d'élevage pourra par la suite être mesuré plus précisément par une approche quantitative. Cependant, ces résultats peuvent d'ores et déjà être exploités par les gestionnaires pour la mise en place de mesures de biosécurité ciblées dans les élevages de la Côte-d'Or, selon leur exposition aux différents hôtes sauvages. De même, les résultats sur l'utilisation des pâtures par les blaireaux et les sangliers peuvent permettre la mise en œuvre des mesures de gestion plus efficaces dans la faune sauvage en ciblant les sous-populations les plus à risque de transmission (par exemple les blaireaux vivant en bordure de pâture).

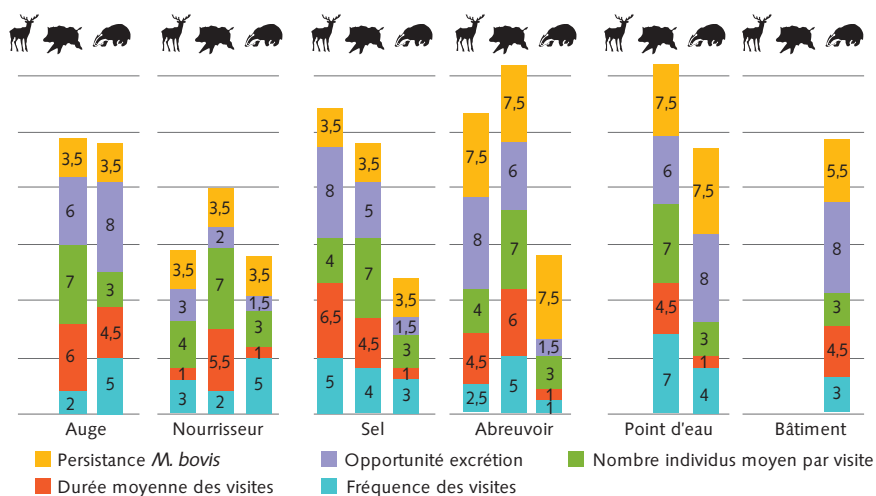
Remerciements

Les auteurs souhaitent remercier les financeurs de cette étude : le ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Pêche, le Conseil régional de Bourgogne, le Conseil général de la Côte-d'Or, la Fédération départementale des chasseurs de la Côte-d'Or, le Groupement de défense sanitaire de la Côte-d'Or, la Fédération nationale des chasseurs et l'ONCFS.

Un grand merci à tous les contributeurs de la thèse dont cet article est issu : la DER et la DIR Bourgogne-Franche-Comté de l'ONCFS, le LNR tuberculose animale et le Laboratoire départemental de la Côte-d'Or de l'ANSES, l'INRA de Dijon, la DDPP 21, l'Université de Bourgogne, les stagiaires, les assistants de terrain de la FDC 21, les chasseurs bénévoles et les éleveurs en Côte-d'Or. ■

Figure 5 Synthèse de l'évaluation qualitative du risque de transmission de *M. bovis* entre sangliers et bovins lié à l'utilisation de différentes infrastructures d'élevage.

N.B. : Les nourrisseurs sont destinés à nourrir et engraisser les veaux, leur hauteur est supérieure à 50 cm ; les auges sont généralement plus basses (max. 60 cm) et plus « ouvertes » (rebords moins hauts), ce qui laisse souvent plus d'aliments accessibles à la faune sauvage.



Bibliographie

- AFSSA (Agence française de sécurité sanitaire des aliments). 2008. Une méthode qualitative d'estimation du risque en santé animale, Rapport, Maisons-Alfort. 69 p.
- Biet, F., Boschirollo, M.L., Thorel, M.F. & Guilloteau, L.A. 2005. Review article Zoonotic aspects of *Mycobacterium bovis* and *Mycobacterium avium-intracellulare* complex (MAC). *Veterinary Research* 36: 411-436.
- Corner, L.A. 2006. The role of wild animal populations in the epidemiology of tuberculosis in domestic animals: how to assess the risk. *Veterinary microbiology* 112(2-4): 303-312.
- Delahay, R.J., Cheeseman, C.L. & Clifton-Hadley, R.S. 2001. Wildlife disease reservoirs: the epidemiology of *Mycobacterium bovis* infection in the European badger (*Meles meles*) and other British mammals. *Tuberculosis* 81(1-2): 43-49.
- Godvik, I. et al. 2009. Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology*, 90(3), pp.699-710.
- Gortazar, C., Vicente, J., Boadella, M., Ballesteros, C., Galindo, R.C., Garrido, J., Aranaz, A. & de la Fuente, J. 2011. Progress in the control of bovine tuberculosis in Spanish wildlife. *Veterinary microbiology* 151(1-2): 170-178.
- Hars, J., Richomme, C., Rivière, J., Faure, E. & Boschirollo, M.L. 2012. Dix années de surveillance de la tuberculose bovine dans la faune sauvage française et perspectives. *Bulletin épidémiologique, santé animale et alimentation* 52(1) : 2-6.
- Hutchings, M.R., Service, K.M. & Harris, S. 2002. Is population density correlated with faecal and urine scent marking in European badgers (*Meles meles*) in the UK? *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 67: 286-293.
- Nugent, G. 2011. Maintenance, spillover and spillback transmission of bovine tuberculosis in multi-host wildlife complexes: A New Zealand case study. *Veterinary microbiology* 151(1-2): 34-42.
- Payne, A. 2014. Rôle de la faune sauvage dans le système multi-hôtes de *Mycobacterium bovis* et risque de transmission entre faune sauvage et bovins. Etude expérimentale en Côte-d'Or. Thèse de doctorat de 3^e cycle. Université Lyon1. 366p.
- Rhyan, J.C. & Spraker, T.R. 2010. Emergence of diseases from wildlife reservoirs. *Veterinary pathology* 47(1): 34-39.