

INFECTION DES MAMMIFÈRES SAUVAGES PAR *MYCOBACTERIUM BOVIS* RISQUE DE TRANSMISSION AUX BOVINS DOMESTIQUES

M. ARTOIS¹, E. LOUKIADIS², B. GARIN-BASTUJ³, M.F. THOREL³ et J. HARS⁴

1. Unité de Pathologie infectieuse et épidémiologie, Ecole nationale vétérinaire de Lyon, BP 83, 69280 Marcy l'Etoile - 2. Ecole nationale des services vétérinaires (ENSV) 69280 Marcy l'étoile - 3. Unité Zoonoses Bactériennes, Agence française de sécurité sanitaire des aliments, 23 avenue du Général de Gaulle, 94706 Maisons-Alfort - 4. Unité Sanitaire, Office national de la chasse et de la faune sauvage, ZI de Mayencin, 5 Allée de Bethléem, 38610 Gières.

Article extrait d'un rapport visant à une appréciation du risque de survenue de foyers de tuberculose dans la faune sauvage et de la probabilité de sa transmission au bétail domestique. Le document du rapport peut être réclamé aux auteurs dans sa version intégrale.

INTRODUCTION

La tuberculose bovine reste un obstacle majeur au développement de l'élevage bovin dans de nombreux pays ; elle est devenue relativement rare dans la majorité des pays « économiquement avancés ». Aussi compte tenu de la difficulté du dépistage individuel, la vérification du maintien de statut indemne devient délicate. L'apparition dans certains pays d'Europe de foyers réurgents chez les bovins, conduit à évoquer l'éventualité d'une source sauvage de re-contamination pouvant expliquer une persistance résiduelle de la maladie. Nous présentons ici des exemples bien documentés, afin d'introduire une brève analyse du risque de transmission au bétail en France.

DESCRIPTION DU DANGER « SOURCE »

Au vu des études récentes sur l'épidémiologie de la tuberculose dans la faune sauvage, trois catégories de « populations hôtes » peuvent être définies selon leur capacité à transmettre *M. bovis* aux autres espèces animales, y compris domestiques. Les **populations « capables »** assurent la survie de *M. bovis* dans la nature et peuvent donc être une source de contamination majeure pour les autres espèces ; **les hôtes vicariants** contaminent plus rarement d'autres espèces mais peuvent jouer un rôle si une population « capable » est insuffisante ou dispersée ; et les animaux **victimes** de l'agent pathogène ne transmettent la maladie que dans des conditions exceptionnelles. Cette hypothèse est illustrée ici par des exemples européens. La vision de la diversité des situations est complétée par un encadré relatif aux mammifères exotiques.

Blaireau d'Eurasie (*Meles meles*), Mustélidés, Carnivores - Iles Britanniques

Des blaireaux ont été découverts fortuitement porteurs de tuberculose en Suisse dès les années cinquante mais aucun foyer durable n'y a ensuite été signalé ; plus tard, cette espèce a été considérée comme réservoir possible de tuberculose bovine dans le Sud-Ouest de l'Angleterre ; une situation voisine a été rapportée en République d'Irlande et en Irlande du Nord dans les années 1970 (2) : les premières observations ont montré une corrélation entre la présence de clans de blaireaux infectés et la persistance de cheptels bovins contaminés. Toutefois, la pérennité de l'infection reste incomplètement expliquée. Le Blaireau est fortement suspecté mais sa responsabilité n'est toujours pas rigoureusement prouvée et les autorités sanitaires britanniques tentent d'élucider son rôle épidémiologique parmi les autres facteurs possibles (7).

La progression de la maladie chez les blaireaux touchés serait ralentie par la faible ampleur de la réaction immunitaire cellulaire, ce qui expliquerait la longue survie des animaux atteints (3). L'excrétion bacillaire est abondante et emprunte de nombreuses voies.

Le Blaireau est un animal grégaire et territorial. La persistance

de la tuberculose dans ses populations est favorisée par la vie en clans. Les occasions de contacts rapprochés ont lieu dans l'atmosphère confinée des terriers pendant le repos. Les contacts directs et indirects sont donc fréquents, étroits et prolongés. La voie d'entrée préférentielle de l'infection est respiratoire mais les morsures représentent 15% des causes de contamination, au niveau du cou, de la tête, des épaules et de l'arrière-train. En l'état actuel de connaissances, la transmission pseudo verticale de la mère aux jeunes (allaitement) est considérée comme un mode important de persistance de l'enzootie. Les blaireaux parcourent activement les limites de leur territoire et les signalent en déposant le contenu de leurs glandes anales dans des latrines. Le passage de la tuberculose d'un groupe à l'autre nécessite des rencontres fortuites aux confins des territoires. Il est donc lent et peu fréquent.

L'excrétion bacillaire se produit par les matières fécales et les expectorations, les germes ainsi éliminés sont accessibles à d'autres espèces, parmi lesquelles les bovins. Les animaux en phase terminale perdent la crainte de l'homme et pénètrent dans les bâtiments d'élevage à la recherche de nourriture.

Le Blaireau peut donc jouer le rôle de réservoir de *M. bovis* vis-à-vis des bovins bien que la transmission de l'un à l'autre, possible dans des conditions expérimentales, n'ait pu être démontrée de façon irréfutable dans les conditions naturelles.

Cerfs, Cervidés, Artiodactyles

La maladie est subaiguë ou chronique dans ces espèces. Le signe le plus évident de tuberculose est la présence d'un ou plusieurs nœuds lymphatiques superficiels hypertrophiés, voire abcédés, allant jusqu'à la formation de véritables cavernes purulentes au niveau de la peau ou des muqueuses. La répartition des lésions plaide en faveur d'une contamination par les voies aérienne ou alimentaire, suivie d'une généralisation. Cependant, la plupart des animaux ne semblent excréter beaucoup de mycobactéries qu'au cours des stades avancés de la maladie. Aucun cas de transmission congénitale n'a été rapporté chez le Cerf élaphe (*Cervus elaphus*), à l'inverse de ce qui est observé chez les bovins (2)

Lors de taux de prévalence faible chez les cervidés, il est douteux que la maladie puisse persister sans l'intervention d'un réservoir. Cependant, en forte densité (enclos de chasse au cerf de Virginie, *Odocoileus virginianus*) ou en cas de concentration autour des zones de nourrissage, la tuberculose semble pouvoir persister seule, comme dans l'état du Michigan où l'infection a été détectée depuis 1997. Peu de données sont disponibles concernant le risque que représentent les populations de cervidés pour les autres espèces sauvages ou domestiques. Certains cervidés sont considérés comme responsables de contamination du bétail. Toutefois les cervidés infectés servent aussi de source de contamination pour des charognards ou des prédateurs : selon les pays, renards (*Vulpes vulpes*), blaireaux,

coyotes (*Canis latrans*) ou enfin, lynx pardelles (*Lynx pardinus*) dans le Parc National de Donana, en Espagne.

En France, la tuberculose a été découverte pour la première fois chez des cerfs sauvages en 2001, dans le nord-ouest du pays avec une prévalence apparente de 14% dans une population relativement isolée (4). La transmission aux bovins y est fortement suspectée, mais l'origine primaire de l'infection n'est pas connue.

Sanglier, Suidés, Artiodactyles

En Europe, la tuberculose du Sanglier (*Sus scrofa*) a été rapportée en Autriche, en Bulgarie, en Espagne, en France et en Italie (4). En Nouvelle-Zélande, des porcs redevenus sauvages (*Sus domesticus*) se sont révélés porteurs de *M. bovis* (10). L'infection tuberculeuse est particulièrement discrète chez le Sanglier : l'état général n'est altéré qu'en fin d'évolution de la maladie. Le portage fréquent de la bactérie dans les ganglions céphaliques laisse penser que la voie de contamination majeure est orale.

Des animaux de un ou deux ans sont fréquemment trouvés atteints, ils pourraient donc être infectés dès le jeune âge (4). Le rôle de cette espèce sauvage, soupçonné depuis longtemps dans l'épidémiologie de la tuberculose bovine, n'est cependant pas encore clairement établi. La similitude des souches isolées chez les bovins et les sangliers en France et en Italie appuie l'hypothèse d'une transmission interspécifique de la tuberculose (4). Le Sanglier peut cependant être perçu comme victime d'un foyer domestique persistant ou comme vecteur, voire réservoir pérenniant, au moins localement, l'infection.

En conclusion, en considérant à la fois les mammifères sauvages endémiques en Europe ou exotiques, les populations trouvées « capables » d'assurer la survie de *M. bovis* dans la nature sont le Blaireau Européen en Grande-Bretagne, le Possum Néozélandais, ou le Buffle africain ; les hôtes vicariants plus rarement observés, seraient le Koudou ou le Bison ; les animaux victimes sont des prédateurs ou détritivores, dramatiquement illustré en Europe par l'exemple du Lynx pardelle ; la place épidémiologique des Cervidés dans le maintien de l'infection tuberculeuse reste à éclaircir.

Ces exemples révèlent la grande diversité des systèmes hôte(s)/bactérie qui permettent la subsistance et la propagation de ce dernier au bétail. **L'essentiel à en retenir est qu'il n'existe pas d'espèce sauvage a priori candidate au rôle de réservoir du bacille pour le bétail.** Dans le paragraphe qui suit nous résumons les conclusions d'une analyse succincte du risque d'émergence d'un foyer de tuberculose bovine en France à partir d'un mammifère sauvage.

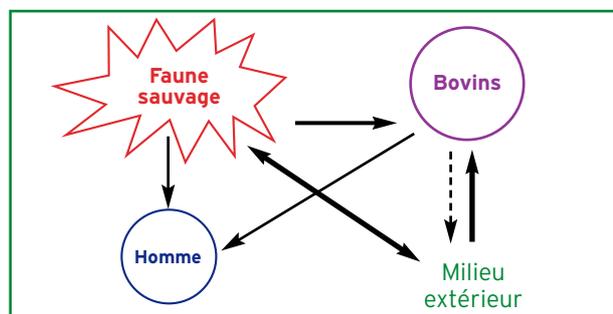


Figure 1 : Représentation schématique des relations écologiques permettant la transmission de tuberculose animale à *M. bovis*, à partir d'un hypothétique réservoir sauvage (modifiée d'après Bénét, 2002).

* Par souci de simplification, les autres animaux domestiques n'ont pas été mentionnés.

ESTIMATION DU RISQUE

L'hypothèse de danger à étudier, est donc représentée par un mammifère sauvage vivant en liberté dans des conditions écologiques permettant un contact infectieux efficace avec des bovins.

Les populations de mammifères sources du bacille peuvent bien évidemment appartenir, en France aux espèces citées : Blaireau, Cerf ou Sanglier. Toutefois d'autres espèces, de taille aussi modeste que le Hérisson ou le Furet (ordre du Kg) pourraient également être suspectées en raison de leur implication en Nouvelle Zélande (9). Le Furet n'existe pas en France en liberté, son équivalent est le Putois (*Mustela putorius*), espèce considérée comme relativement rare aujourd'hui. Le Hérisson a été exceptionnellement reconnu infecté en Grande Bretagne (7), ainsi d'ailleurs que six espèces de Carnivores (dont le Chat domestique « en liberté », à un taux de plus de 17%), trois Cervidés, comprenant en plus du Cerf, le Chevreuil (*Capreolus capreolus*) le Daim (*Dama dama*), ainsi que le Rat surmulot (*Rattus norvegicus*) ou la Taupes (*Talpa europea*). D'autres mammifères, de dimension équivalente ou supérieure peuvent également attirer l'attention. Finalement la probabilité d'émission du Bacille par un mammifère sauvage doit être étudiée par des investigations épidémiologiques portant sur une vaste gamme d'espèces mammaliennes pour peu que leur taille, espérance de vie et densité soient suffisamment importantes pour permettre l'élimination dans l'environnement d'une grande quantité de germes infectieux.

La probabilité d'exposition des bovins dépend de leur mode d'élevage et des habitats fréquentés par l'espèce cible et l'espèce source. L'élevage en plein air d'animaux gardés en vie suffisamment longtemps pour exprimer des lésions favorisera l'apparition de cas cliniques ; l'élevage allaitant extensif ou laitier « traditionnel » voire « biologique », répondent assez bien à ce critère.

Les secteurs permettant l'infection des bovins, pour peu qu'une source existe, dépendent de la présence d'habitats naturels favorables, notamment les massifs forestiers où trouvent refuges les trois espèces citées plus haut (Blaireau, Cerf ou Sanglier), mais ce critère n'est évidemment pas absolu (a). Le climat intervient dans la persistance du bacille sur le sol où il peut être principalement inhalé, voire ingéré par le bovin réceptif. Des températures légèrement supérieures à zéro °C. et une forte hygrométrie sont favorables. L'écologie du sol joue certainement un rôle, puisque l'essentiel de la transmission interspécifique est indirect ; plus la survie du bacille sera longue et meilleure sera la « présentation » du germe au bovin, plus la probabilité d'infection sera élevée.

CONCLUSION

Le développement constant de certaines populations de mammifères sauvages, notamment en Europe de l'Ouest, mais pas uniquement, augmente les risques d'émergence et de persistance de maladies telles que la tuberculose, ainsi que la probabilité des contacts entre animaux sauvages et domestiques (1). Le risque de résurgence de tuberculose dans des cheptels assainis s'en trouve accru.

Pour anticiper ces résurgences, un élément à prendre en considération est la qualité des informations épidémiologiques disponibles. Le dépistage de l'infection dans l'espèce réservoir est pratiquement impossible à réaliser en pratique. La découverte d'un foyer peut résulter de l'observation quasi fortuite de lésions macroscopiques reconnues sur des animaux sauvages ; en France, l'inspection de carcasses de gibiers est réduite aux examens trichoscopiques précédant une commercialisation de venaison de sanglier. La quasi totalité des tableaux de chasse échappe à l'inspection sanitaire. Seul le réseau SAGIR (suivi sanitaire de la faune sauvage) est en mesure de centraliser des données d'observations pathologiques. Malgré l'examen de plusieurs milliers d'animaux variés chaque année, aucun foyer n'a été détecté par ce réseau. Dans la majorité des situations décrites dans la littérature scientifique, la découverte d'un foyer résulte de résurgences de foyers bovins, parfois récurrentes mais demeurant longtemps inexplicables.

Toutefois la qualité de la surveillance sanitaire des espèces sauvages s'est améliorée et il est donc possible de mieux connaître le statut de ces espèces. Certaines émergences apparentes ne sont donc que le fruit d'une meilleure reconnaissance. *Mycobacterium bovis* est un exemple typique d'agent pathogène de type généraliste, infectant un large spectre d'hôtes. Pour autant, la pérennité à long terme de cette bactérie dans un agro écosystème n'est assurée que si certaines populations animales sont capables de maintenir durablement l'entretien et la propagation du bacille. Les bovins constituaient, au début du XX^{ème} siècle en Europe, cette population « capable », au sens épidémiologique du terme ("maintenance population" selon 5). Devenue cible de la lutte anti-tuberculeuse, la population bovine a été assainie et a quasiment perdu sa capacité d'auto entretien de l'infection pour le plus grand profit de l'élevage européen ; elle apparaît menacée d'une résurgence de tuberculose à partir d'un réservoir sauvage. La source de la contamination initiale de ces espèces sauvages serait encore à explorer. Les outils contemporains de la biologie moléculaire devraient permettre, d'une part de rechercher cette origine, et en cas de contamination de troupeaux domestiques, de mieux remonter aux espèces sources.

La physiopathogénie (**capacité d'excrétion : la taille corporelle pourrait jouer un rôle**), l'éthologie (**grégarité**) et l'écologie (habitat, **régime alimentaire, densité et interactions avec d'autres espèces**) des animaux sauvages déterminent leur capacité à participer, dans un biotope particulier, au réservoir de *M. bovis*. Les **conditions environnementales et climatiques** (alcalinité des sols, humidité, ensoleillement et température) constituent l'aspect méconnu, mais peut-être crucial de la survie globale de la bactérie. Ainsi, même si certaines espèces sauvages ont déjà été identifiées comme des réservoirs de *M. bovis* dans certains pays, d'autres espèces au statut sanitaire encore inconnu pourraient également permettre la survie et la transmission de l'agent pathogène à d'autres animaux sauvages ou domestiques.

L'existence de foyers récurrents de tuberculose bovine, agrégés dans l'espace, mais étalés dans le temps malgré une prophylaxie sanitaire en apparence localement efficace, doit immanquablement conduire à évoquer un foyer sauvage et à lancer les investigations nécessaires. Celles-ci doivent prendre en compte un large éventail d'hôtes possibles, sans exclure *a priori*, des mammifères sauvages partageant l'espace de pâturage ou de stabulation des bovins atteints. Les méthodes de dépistage doivent permettre de localiser des microlésions, et assurer le traçage moléculaire des souches. Les méthodes d'assainissement seront difficiles à mettre en place et écologiquement, lourdes de conséquences.

REFERENCES

- (1) Artois M, Delahay R, Guberti V, Cheeseman C, Control of Infectious Diseases of Wildlife in Europe. The Veterinary Journal. 2001; 162, 141-152.
- (2) Clifton-Hadley RS, Sauter-Louis CM, Lugton IW, Jackson R, Durr PA, Wilesmith

JW, *Mycobacterium bovis* infections. In William B. (Ed) Infectious Disease of Wild Mammals. 2000; 3rd Ed., Chap. 21. Mycobacterial diseases: 340-361.

(3) Gallagher J, Clifton-Hadley RS, Tuberculosis in badgers; a review of the disease and its significance for other animals. Res. Vet. Sci. 2000; 69, 203-217.

(4) Hars J, Boschirolu ML, Belli P, Vardon J, Garin-Bastuji B, Thorel MF, Etude d'un foyer de tuberculose sur les ongulés sauvages de la forêt de Brotonne (Seine-Maritime). Faune Sauvage, [A paraître]

(5) Haydon DT, Cleaveland S, Taylor LH, Laurenson MK, Identifying Reservoirs of Infection: A Conceptual and Practical Challenge. Emerg. Infect. Dis. 2003; 8, 12, 1468-1473.

(6) Keet DF, Kriek NP, Penrith ML, Michel A, Huchzermeyer H, Tuberculosis in buffaloes (*Syncerus caffer*) in the Kruger National Park: spread of the disease to other species. Onderstepoort J. Vet. Res. 1996; 63, 239-244.

(7) Krebs JR, Anderson RM, Clutton-Brock T, Donnelly CA, Frost S, Morrison WI,

Woodroffe R, Young D, Badgers and bovine TB: conflicts between conservation and health. Science. 1998; 279, 817-818.

(8) Morris RS, Pfeiffer DU, Directions and issues in bovine tuberculosis epidemiology and control in New Zealand. New Zeal. Vet. J. 1995; 43: 256-265.

(9) Ragg JR, Moller H, Waldrup K.A. The prevalence of bovine tuberculosis (*Mycobacterium bovis*) infections in feral populations of cats (*Felis catus*), ferrets (*Mustela furo*) and stoats (*Mustela erminea*) in Otago and Southland, New Zealand. New Zeal. Vet. J. 1995a; 43 (7): 333-337.

(10) Thorel MF, Moutou F, Tuberculose et animaux sauvages. Point. Vét. 1994; 26 (159): 27-34.

(a) *Nous avons essayé de superposer la carte des foyers récents de tuberculose bovine, aux zones favorables à la présence des gibiers que sont le Cerf, le Chevreuil ou le Sanglier, sans réussir à dégager une association géographique évidente entre l'infection et la présence de gibier comme facteur de risque ; ce type d'analyse spatiale mériterait toutefois d'être affiné.*

MAMMIFERES EXOTIQUES

Dans les lignes qui suivent nous argumentons l'existence de foyers de tuberculose présents en Afrique, Amérique ou Océanie, mettant en cause des espèces exotiques pour l'Europe, mais parfois aussi introduites dans de nouveaux écosystèmes. L'infection de mammifères marins n'est pas abordée.

Possum (*Trichosurus vulpecula*), Phalangéridés, Diprotodontes - Nouvelle Zélande

Le Possum à queue touffue ou Phalanger renard est un marsupial nocturne, végétarien, arboricole introduit massivement en Nouvelle-Zélande dans les années 1840 pour la pelleterie. La tuberculose à *M. bovis* a probablement été importée dans l'archipel avec des bovins ou des cerfs européens et transmise au Possum à la faveur de contacts avec les cheptels domestiques (2). Le premier cas chez un Possum a été décrit en 1967 (8).

Très affectés par la maladie, les possums tuberculeux excrètent une grande quantité de bacilles et, à un stade avancé, sont considérés comme hautement contagieux. Les jeunes se contamineraient dans la poche marsupiale.

Les contacts directs entre adultes pourraient constituer la seconde voie majeure de transmission. Les bovins se contamineraient par ingestion d'herbe contaminée mais également par contact direct avec des possums malades.

Furet domestique (*Mustela furo*), Mustélidés, Carnivores - Nouvelle Zélande

L'infection du Furet retourné à l'état sauvage est décrite depuis 1982 (9) en Nouvelle-Zélande où elle sévissait probablement antérieurement. La principale source d'infection serait alimentaire. En effet, les furets se nourrissent de cadavres de possums ou capturent des hérissons (*Erinaceus europaeus*, également intro-

duits), parfois victimes de tuberculose. Les taux de prévalence des furets, l'atteinte généralisée des individus malades et l'association statistique avec la présence de foyers bovins semblent indiquer que cette espèce peut transmettre la maladie au bétail (9). On ignore si cette espèce est véritablement réservoir (2).

En Nouvelle Zélande, le Possum reste donc considéré comme le principal réservoir sauvage pour les bovins et les cerfs d'élevage mais, dans certaines régions à risque, le Furet est jugé comme un vecteur important.

Bisons et Buffles, Bovidés, Artiodactyles

La tuberculose a été rapportée dans de nombreuses espèces de bovidés sauvages mais n'a fait l'objet d'études approfondies que chez quelques espèces, en raison de l'ampleur des dégâts écologiques constatés :

Bison des bois (*Bison bison athabascaae*) et bison des plaines (*B. b. bison*) d'Amérique dans le parc national « Wood Buffalo » (WBNP), au Nord du Canada. Ceux-ci auraient été contaminés lors de l'introduction de bisons en provenance des plaines du Wainwright. **Buffle africain** (*Syncerus caffer*) dans le parc national Kruger (PNK) en Afrique du Sud, où le premier cas fut révélé au début des années 1990 (6). La population de buffles au PNK contaminerait d'autres espèces sauvages : artiodactyles comme le Grand koudou (*Tragelaphus strepsiceros*) ou le Phacochère (*Phacochoerus africanus*), carnivores comme le Lion (*Panthera leo*) et le Guépard (*Acinonyx jubatus*) ou même un primate comme le Babouin chacma (*Papio ursinus*) ; (6). Cette population de buffles représente un réservoir idéal pour le bacille de la tuberculose : l'espèce est très sensible à l'infection, abondante et grégaire. **Buffle d'eau** asiatique (*Bubalus bubalis*), population retournée à l'état sauvage issue d'animaux domestiques introduits au XIX^{ème} siècle, dans les territoires du Nord de l'Australie. La maladie semble y être éradiquée (2).