

ÉCO-ÉPIDÉMIOLOGIE ET GESTION SANITAIRE : DE LA RAGE VULPINE À LA TUBERCULOSE BOVINE CHEZ LES BLAIREAUX, QUELS ENSEIGNEMENTS ?

ECO-EPIDEMIOLOGY AND WILDLIFE DISEASE MANAGEMENT: WHAT LESSONS CAN BE LEARNED FROM THE EXPERIENCE OF RABIES IN FOX AND BOVINE TUBERCULOSIS IN BADGERS?

Céline RICHOMME¹ , Marc ARTOIS², Stéphanie DESVAUX³, Sandrine LESELLIER¹ , Ariane PAYNE⁴ 
et Anne VAN DE WIELE⁵

Manuscrit initial reçu le 6 mai 2025, manuscrit révisé reçu le 15 juillet 2025 et accepté le 18 juillet 2025,
révision éditoriale le 6 août 2025

RÉSUMÉ

L'élimination réussie de la rage vulpine dans une grande part de l'Union européenne montre l'importance de la connaissance de l'écologie fonctionnelle des populations d'hôtes pour contrôler la transmission d'un agent pathogène dont la circulation implique majoritairement une espèce de carnivore sauvage, ici le renard roux (*Vulpes vulpes*). Cette approche est-elle applicable au contrôle de *Mycobacterium bovis*, le bacille responsable de la tuberculose bovine, qui circule chez le blaireau d'Europe (*Meles meles*) dans certaines zones d'enzootie bovine ? Après une présentation des écosystèmes au sein desquels s'effectuent la transmission du virus de la rage terrestre et celle de *M. bovis*, nous comparons les possibilités théoriques et expériences pratiques de contrôle de leur durabilité ou de leur propagation, en portant une attention particulière aux mesures de gestion sanitaire par élimination des animaux ou par immunisation.

Mots-clés : éco-épidémiologie ; gestion sanitaire ; rage vulpine ; tuberculose bovine ; blaireau d'Europe

ABSTRACT

The successful eradication of terrestrial rabies in most parts of the European Union demonstrates the importance of improving knowledge of the ecology of host populations to control the transmission of a pathogen that primarily affects a wild carnivore species, in this case, the red fox (*Vulpes vulpes*). Is this approach applicable to controlling *Mycobacterium bovis*, the bacillus responsible for bovine tuberculosis, circulating in the European badger (*Meles meles*) in certain bovine enzootic zones? After presenting the transmission ecosystems of the rabies virus and *M. bovis*, we compare the theoretical possibilities and practical experience of controlling their persistence and spread, with particular emphasis on elimination of the animals and immunisation.

Keywords: eco-epidemiology; disease management; fox rabies; bovine tuberculosis; European badger

1- Anses, Laboratoire de la rage et de la faune sauvage de Nancy, 54220 Malzéville, France. Courriel : Celine.Richomme@anses.fr

2- LISAE Lorraine, Investigation en Santé Animale et Environnementale, 54200 Lagney, France

3- OFB, Direction de la recherche et de l'appui scientifique, Service Santé agri, 01330 Birieux, France

4- OFB, Direction de la recherche et de l'appui scientifique, Service Santé agri, 45100 Orléans, France

5- OFB, Direction de la recherche et de l'appui scientifique, 31800 Villeneuve de Rivière, France



INTRODUCTION : LA GESTION SANITAIRE A L'INTERFACE ENTRE HUMAINS, ANIMAUX DOMESTIQUES ET FAUNE SAUVAGE, QUELS DÉFIS ?

La gestion de maladies zoonotiques affectant les animaux domestiques, et dont l'épidémiologie implique la faune sauvage, doit tenir compte de contraintes particulières, mais qui n'existent pas ou peu lorsqu'il s'agit de mettre en œuvre cette gestion uniquement en élevage. Tout d'abord, la « faune sauvage » est un ensemble composé d'animaux non captifs, appartenant à différentes populations et à différentes espèces. Ces individus interagissent entre eux, via des réseaux trophiques, des interactions sociales ou des habitats partagés. Ils composent donc un écosystème au sein duquel l'agent pathogène peut circuler, ou non, selon (i) la réceptivité et la sensibilité des différents individus et des espèces auxquelles ils appartiennent, et (ii) les modalités et les intensités des contacts entre individus. De plus, contrairement à la plupart des animaux d'élevage, les animaux de la faune sauvage peuvent se déplacer, parfois sur de longues distances, selon les comportements de dispersion ou de migration propres à chaque espèce, et variables selon les écosystèmes. Enfin, l'accès aux individus pour investigations est le plus souvent très limité pour différentes raisons : vie nocturne de beaucoup d'espèces, localisation dans des terriers ou des zones peu accessibles pour les opérateurs chargés de la mise en œuvre des mesures, ou, tout simplement, comportement spécifique des animaux de la faune sauvage, impliquant des compétences et des dispositifs particuliers pour les manipuler. Ces éléments font que les effectifs et les structures démographiques ou spatiales de ces populations d'animaux sauvages sont très difficiles à estimer, renvoyant alors à des contraintes fortes, non seulement épidémiologiques (d'échantillonnage par exemple), mais aussi pour mettre en œuvre des mesures de lutte. Dans ce dernier cas, pour que les mesures puissent être efficaces sur la dynamique de propagation et de persistance d'un agent pathogène circulant dans des écosystèmes multi hôtes, il est nécessaire de s'intéresser en amont à l'écologie de la transmission, c'est-à-dire d'étudier le fonctionnement de l'écosystème au sein duquel l'agent pathogène circule, en associant deux disciplines, l'épidémiologie animale et l'écologie des populations d'hôtes. Notre article a pour objet d'illustrer cette nécessité par des retours d'expériences de lutte sanitaire en Europe, l'une contre la rage vulpine et l'autre contre la tuberculose bovine. La première étant souvent prise comme exemple de succès de gestion sanitaire d'une espèce sauvage, le renard roux, et l'autre circulant toujours largement outre-Manche, et également dans certaines zones de France, en élevage et dans la faune sauvage, notamment chez les blaireaux.

RAGE VULPINE ET TUBERCULOSE BOVINE : DES SYSTÈMES DE TRANSMISSION ET DES OBJECTIFS DE LUTTE DIFFÉRENTS

La nature des agents pathogènes considérés ici étant différente (virus *versus* bactérie), il doit être tenu compte des particularités de leurs modalités de transmission.

Des systèmes de transmission plus ou moins complexes

Dans le cas de la rage, la transmission virale entre individus ou entre espèces est directe, par morsure et griffure principalement, le virus présent dans la salive ne survivant pas dans le milieu extérieur. La transmission directe de *Mycobacterium bovis* entre animaux est également possible, de museau à museau, ou par morsures (lors de combat entre blaireaux mâles par exemple). Mais *M. bovis* étant capable de survivre dans l'environnement, la contamination peut également résulter de contacts indirects, comme l'ingestion d'aliments contaminés ou l'inhalation de particules bactériennes sous forme d'aérosols ou véhiculées par des poussières.

En outre, lorsque la circulation virale ou bactérienne implique différentes populations d'hôtes, leurs rôles épidémiologiques peuvent varier d'un écosystème à un autre ; et lorsque l'agent pathogène est capable de survivre hors d'un hôte, comme pour *M. bovis*, l'environnement peut également jouer un rôle épidémiologique. Au début des années 2000, des épidémiologistes et des écologues ont proposé un cadre conceptuel pour définir les rôles respectifs des différentes populations en présence et comprendre sur lesquelles agir afin de contrôler les épidémies (Haydon *et al.* 2002). L'exemple pris par les auteurs pour décliner de manière pratique le concept était la rage des carnivores en Afrique subsaharienne. Leurs propositions étaient de définir tout d'abord la population cible (Figure 1), c'est-à-dire la population d'intérêt pour la gestion : la population humaine dans le cas de la rage. Ensuite, dans les populations sources d'agents pathogènes pour cette population cible, ils identifiaient des populations dites de maintien (ou de persistance), qui peuvent non seulement propager l'agent pathogène à la population cible, mais également permettre sa persistance à long terme en l'absence d'apports viraux extérieurs à la population source. Dans le cas de la rage en Europe dans les années 70-80, les populations de persistance étaient les populations de renards (Blancou *et al.* 1991), source de virus pour les humains et les animaux domestiques (Figure 1, situation 1.A). Toujours selon Haydon et collaborateurs (2002), les populations dites de liaison sont source d'agent pathogène pour la population cible mais n'assurent pas sa persistance à long terme. Le bétail, par exemple, pouvait en Europe, en cas d'infection par les renards, être une source de virus pour les humains, mais ne permettait pas la persistance du virus sur le long terme (Figure 1, situation 1.B). Ensuite, des situations plus complexes sont apparues, avec l'implication épidémiologique d'autres carnivores sauvages. C'est par exemple le cas aujourd'hui dans les pays baltes, où les chiens viverrins (*Nyctereutes procyonoides*), au contact des renards, peuvent contribuer à la communauté de persistance virale, voire être une source de virus pour les chiens domestiques ; ils deviennent alors une composante du réservoir rabique (Figure 1, situation 1.C) à prendre en compte dans une perspective de gestion. Cette dernière situation illustre la



définition du réservoir épidémiologique proposée par Haydon et collaborateurs (2002), à savoir « une ou plusieurs populations ou environnements connectés dans lesquels l'agent pathogène peut être maintenu en permanence et à partir desquels l'infection est transmise à la population cible définie initialement ».

Si l'on s'intéresse de la même manière à l'écosystème de la transmission de *M. bovis* en Europe, il faut noter que les populations cibles, c'est-à-dire les hôtes d'intérêt pour la gestion, sont moins les populations humaines que bovines. En effet, la maladie a avant tout un impact économique en élevage, l'impact en santé publique étant faible en Europe (peu de cas humains de tuberculose dus à *M. bovis* [EFSA et ECDC 2024]). Dans un grand nombre de situations, la circulation de *M. bovis* n'implique d'ailleurs que des bovins (Figure 1, situation 2.A), avec des transmissions intra et inter élevages qui permettent à elles seules la persistance des mycobactéries. Dans d'autres situations où la tuberculose bovine est enzootique, comme dans les îles britanniques, le réservoir épidémiologique implique les populations bovines (principal hôte de maintien) mais également des populations de blaireaux, au sein desquelles *M. bovis* circule et peut être source de contamination des bovins (Figure 1, situation 2.B). Dans le sud de l'Espagne, l'écosystème de transmission de *M. bovis* implique cette fois non seulement les bovins, mais également des populations de sangliers et de cervidés ; ces ongulés sauvages, rassemblés parfois en très grande quantité autour des points d'eau, constituent une communauté de maintien de *M. bovis*, c'est-à-dire un sous-compartiment du réservoir épidémiologique (Figure 1, situation 2.C).

En France, l'ensemble des études conduites depuis plus de 15 ans ont permis de comprendre que, dans certaines zones d'enzootie bovine, des communautés sauvages de maintien s'étaient constituées au contact de bovins infectés (Figure 1, situation 2.D). Selon les cas, ces communautés de maintien peuvent impliquer des blaireaux et des sangliers, mais parfois, également, des renards ou des cervidés, ainsi que leur habitat naturel (Desvaux et al. 2024). Ces communautés de maintien peuvent être source de mycobactéries pour les bovins, venant ainsi compliquer la gestion de la maladie en élevage.

Cette plus ou moins grande complexité des écosystèmes de transmission implique qu'il faut prendre en compte les paramètres non seulement épidémiologiques mais également écologiques pour identifier les rôles des populations en présence et espérer pouvoir maîtriser la transmission en agissant sur les populations ayant les rôles majeurs.

Des objectifs de lutte différents

L'autre élément important à identifier dans une perspective de gestion sanitaire est l'objectif de la lutte. Comme dit précédemment, dans le cas de la rage, la lutte vise un objectif de santé publique, la population cible étant la population humaine, alors que, dans le cas de la tuberculose bovine, la lutte vise un objectif économique, la population cible étant d'abord bovine. Par ailleurs, dans le cas de la rage, la gestion sanitaire de la faune sauvage vise une élimination du virus rabique chez les renards, alors que, dans le cas de la tuberculose bovine, l'objectif d'éradication de l'infection vise les élevages bovins, et non les populations de blaireaux ou la communauté d'espèces sauvages ; l'objectif concernant ces populations est en effet de diminuer le risque de réinfection des bovins. D'ailleurs, la reconnaissance par l'OMSA⁶ du statut indemne de rage d'un pays est acquise une fois l'élimination du virus réussie chez le renard, alors que l'obtention du statut officiellement indemne de tuberculose d'un État membre de l'U.E. repose sur des critères de prévalence bovine et non d'infection dans la faune sauvage.

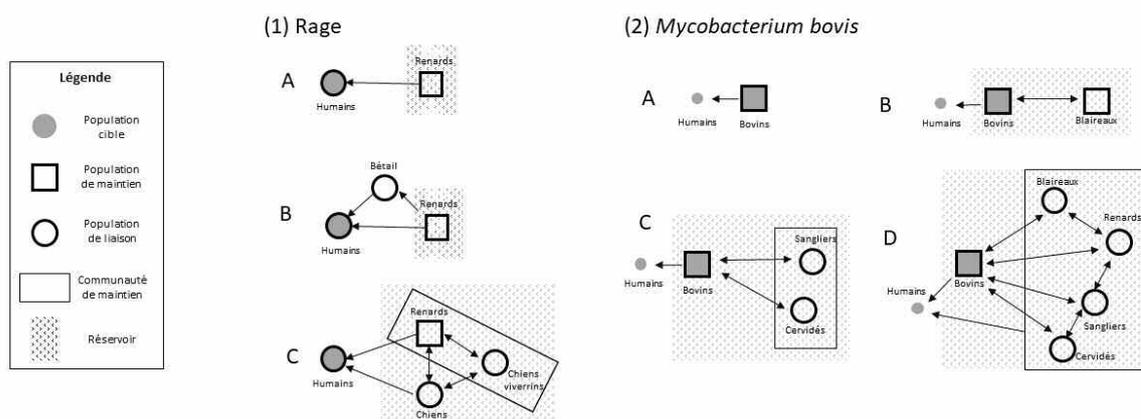


Figure 1. Exemples de systèmes multi-hôtes permettant la circulation du virus de la rage (1) et de Mycobacterium bovis, bactérie responsable de la tuberculose bovine (2) dans différents écosystèmes en Europe (adapté de Haydon et al. 2022)

6- OMSA : Organisation mondiale de la Santé animale



QUELLES MODALITÉS DE LUTTE METTRE EN ŒUVRE ?

Une fois identifiées les populations sur lesquelles les actions doivent être menées et une fois définis les objectifs de la lutte, la question est de savoir quelles sont les possibilités d'action pour interrompre la persistance et la transmission. Une première modalité d'action consiste à réduire le nombre d'individus sensibles ou infectés par des méthodes non sélectives, c'est-à-dire ne distinguant pas les animaux infectés des non infectés : méthodes létales (mise à mort des individus), développement d'une immunité des individus afin de limiter l'excrétion virale ou bactérienne. Une variante est de mettre en place ces méthodes de manière discriminée, c'est-à-dire de tester préalablement les individus, de mettre à mort uniquement ceux répondant positivement au test et, éventuellement, de vacciner les individus indemnes. Une troisième méthode consiste à ne pas intervenir sur les populations sauvages mais à limiter la transmission entre animaux sauvages et hôte cible en limitant les possibilités d'interface. Ces mesures, dites de biosécurité, peuvent prendre diverses formes : mise en place de barrières physiques pour éviter les contacts, ou encore aménagement des points d'eau pour en limiter l'accès à la faune sauvage. Deux autres options sont en théorie envisageables : l'administration d'un traitement antibactérien, ou encore ne pas intervenir et laisser agir les pressions naturelles (prédation, compétition, autorégulation) (Portier *et al.* 2019). Mais, dans un cas comme dans l'autre, ces méthodes ne peuvent être envisagées ici, pour des raisons pratiques, mais aussi microbiologiques (risque d'induction de résistance antimicrobienne par exemple), sociétales ou politiques (Blancou *et al.* 2009 ; Carter *et al.* 2009).

EN PRATIQUE (1) : L'EXPÉRIENCE DE LA RAGE

Lorsque la rage vulpine a émergé à la frontière de l'Allemagne et de la Pologne, à la fin des années 1940 (Freuling *et al.* 2013), l'épidémiologie de l'infection restait partiellement connue. Le rôle prédominant de la population de renards dans la persistance et la transmission du virus était suspecté, mais son rôle comme réservoir restait hypothétique (Wandeler *et al.* 1974). Par conséquent, pour protéger les humains et les animaux sensibles, leur confinement, l'évitement des contacts, ou la vaccination des individus sensibles et potentiellement exposés, étaient les instruments d'une prophylaxie balbutiante. En revanche, la diminution de la force d'infection à la source n'était envisageable qu'avec des méthodes transposées des principes de prophylaxie sanitaire utilisés avec succès chez les animaux domestiques : en l'occurrence, l'hypothèse était que, plus on détruirait de renards, mieux on contrôlerait la propagation du virus et son passage aux espèces sensibles.

Effet de la destruction

À l'époque, le tir au fusil, le piégeage et l'empoisonnement par divers procédés, et le gazage à la chloropicrine des terriers au printemps, afin d'y tuer les jeunes renards, étaient les méthodes envisagées (Baron 2021). Dans un premier temps, le gazage des terriers semblait, à l'usage, la méthode la plus efficace (Wandeler *et al.* 1974a et b). Les études réalisées en Allemagne et en Suisse tendaient à indiquer qu'un effort soutenu de gazage devait permettre de faire localement disparaître l'infection détectée chez les renards, à condition que l'indicateur d'abondance des renards sur le terrain, estimé par le nombre de renards abattus au km², descende en dessous de 0,5 (Moegle *et al.* 1971). Il faut remarquer que l'indicateur d'abondance utilisé dépendait à la fois de la densité réelle d'individus et de la pression de chasse, les comparaisons entre secteurs ou entre années se fondant sur l'hypothèse que cette pression était identique d'une mesure à l'autre, ce qui n'était pas le cas. Aujourd'hui encore, les résultats des méthodes d'estimation de l'abondance des renards sont délicats à comparer et à interpréter (Ruetter *et al.* 2015).

Dans les 10 années qui ont suivi, les méthodes utilisées pour « la prophylaxie sanitaire » de la rage vulpine ont fait l'objet d'études et de revues qui ont amené à nuancer ces premiers résultats (Macdonald & Bacon 1982). Un des premiers inconvénients soulevés était le danger environnemental, y compris pour les humains, de certaines de ces méthodes. L'emploi de toxiques létaux a progressivement été banni par les réglementations, aboutissant à l'interdiction des appâts empoisonnés, puis à l'interdiction de gazage des terriers, tant pour protéger les espèces non visées que pour des raisons éthiques.

Toutefois, en l'absence d'alternative pratique dans les années 1980, la limitation des effectifs de renards restait le seul moyen identifié pour réduire l'incidence et espérer éradiquer l'infection rabique. Cette éradication s'est toutefois avérée difficile, sinon impossible à atteindre. En effet, l'infection se présente sous forme d'oscillations d'incidence saisonnières (avec un acmé en fin de printemps et d'automne) et annuelles, avec des cycles de durée variable d'une région à l'autre (Anderson *et al.* 1981 ; Garnerin 1986). Une étude rigoureuse de l'impact des destructions sur la propagation du virus a montré que ces oscillations s'observaient indépendamment de l'intensité des destructions de renards (Macdonald 1980). Cependant, il s'est avéré difficile de démontrer de façon convaincante auprès d'autorités agricoles et cynégétiques, voire d'élus, l'inutilité des méthodes de lutte létales contre les renards. Et pourtant, il a été démontré que, sur le continent européen, ces méthodes n'ont jamais permis d'éradiquer la rage (Blancou *et al.* 1991).



La difficulté de contrôler l'effectif d'une population de renards par des moyens létaux a pu être expliquée par des études démographiques mettant en évidence l'installation très rapide d'une compensation de la mortalité par l'amélioration de la survie des individus ayant échappé aux destructions, principalement par les déplacements migratoires, à courte (quelques km) ou moyenne (quelques dizaines de km) distance, de renards qui cherchent à s'installer sur un domaine vital « disponible » ou quittent un domaine qu'ils occupaient l'année précédente pour un autre (Lieury et al. 2015).

Aujourd'hui, les recommandations de l'OMSA et de l'OMS⁷ en matière de lutte contre la rage sont de proscrire les destructions d'animaux sauvages et de promouvoir la vaccination des animaux hôtes de persistance virale, ou pouvant être sources de virus, pour interrompre la transmission aux humains.

Les défis et réussites de l'immunisation

Le projet de vacciner des renards contre le virus rabique s'est imposé de façon très progressive auprès des décideurs en santé publique vétérinaire, sur la base d'essais expérimentaux en captivité (Baer et al. 1971) (preuve de concept, cf. infra), de tests limités dans la nature et de calculs théoriques ou de simulations mathématiques.

Dans une population idéale d'individus identiques réceptifs au virus, répartis de façon homogène sur un territoire limité, l'introduction d'un renard excréteur de virus peut entraîner l'infection d'au moins deux individus par contagion directe ; il s'en suit une réaction en chaîne permettant l'apparition d'une vague épizootique. En revanche, si les renards infectieux contaminent, en moyenne, moins d'un renard chacun, l'épizootie s'éteint. Enfin, si, en moyenne, un renard infectieux contamine un seul autre, l'infection « s'endémise ». Suivant cette théorie, l'immunisation d'une proportion suffisante de renards doit permettre d'arrêter la progression de l'épizootie. Cette proportion dépend principalement du nombre moyen de renards qui peuvent être contaminés par un renard infecté.

La mise au point de la vaccination orale des renards afin d'obtenir une immunité collective contre la propagation de la rage a été un long processus, débutant dans les années 70-80 en Europe et en Amérique du Nord (Baer et al. 1971) par la « preuve de concept » (induction d'une immunité protectrice par administration d'un appât vaccinal), puis aboutissant aux premiers résultats probants de protection immunitaire sur le terrain (Pastoret & Brochier 1999 ; Freuling et al. 2013). Pour les équipes scientifiques qui ont développé ces projets, il a fallu relever des défis technologiques (efficacité et innocuité des appâts vaccinaux), stratégiques (déterminer la fréquence de dépose des appâts, l'emplacement et les surfaces à couvrir, etc.), financiers (trouver et déployer les budgets dans la continuité), et enfin politiques (faire de la lutte contre la rage une priorité de santé publique). Il faut souligner que, sous l'égide de l'OMS et de l'OIE⁸ (devenue OMSA), des équipes de chercheurs aux Amériques et en Europe ont collaboré à la réussite de ces projets en finançant les études nécessaires et en coordonnant leurs efforts durant plusieurs dizaines d'années (King et al. 2004).

Grâce à cette collaboration européenne et transatlantique, et une fois définies les stratégies opérationnelles de distribution d'appâts vaccins, la vaccination orale des renards s'est révélée efficace après trois campagnes de distribution d'appâts. Cette stratégie, soutenue et coordonnée par l'Union européenne, a permis l'élimination de la rage chez toutes les espèces sensibles, pour autant qu'une zone tampon d'immunité collective protège les zones redevenues indemnes de rage de l'introduction de l'infection provenant de zones encore contaminées. À ce sujet, le site Web du centre collaborateur de l'OMS pour la surveillance épidémiologique et la recherche fournit en ligne des informations et des cartes sur la situation de la rage sur le continent : <https://www.who-rabies-bulletin.org/>.

EN PRATIQUE (2) : L'EXPÉRIENCE DE LA TUBERCULOSE BOVINE

Retour d'expérience des îles britanniques

Depuis de nombreuses années, les mesures visant à lutter contre la tuberculose bovine dans les îles britanniques s'appuient en partie sur la destruction des blaireaux dans les zones d'enzootie bovine. En Angleterre, le premier blaireau tuberculeux a été découvert en 1971 près d'un élevage foyer et des mesures d'abattage de blaireaux ont été immédiatement mises en place (le terme d'abattage est employé ici et dans la suite de l'article par traduction du terme anglais « culling »). Les études conduites dès la fin des années 1990, puis au début des années 2000, montrant une baisse de l'incidence et de la prévalence en élevage, l'abattage est resté la mesure de lutte déployée chez les blaireaux sur près de 40 % de la surface de la zone à risque. D'après des estimations faites en 2017, l'abattage dans ces zones concernait près de 41 000 blaireaux par an, soit environ 8 % de la population totale de blaireaux en Angleterre, le coût global de cet abattage pratiqué par des professionnels étant pris en charge par le ministère de l'agriculture anglais. L'agence gouvernementale *Natural England* l'autorise, à condition qu'en parallèle un suivi réglementaire des bovins soit

7- OMS : Organisation mondiale de la Santé

8- OIE : Office international des épizooties



effectué et que des mesures de biosécurité suffisantes soient mises en œuvre. Il faut en effet préciser ici que les situations initiale et actuelle d'infection bovine en Angleterre ne sont pas comparables à celles observées en France, avec des prévalences en élevage de plusieurs pour cent, pouvant atteindre, encore aujourd'hui, 20 % des cheptels dans certaines zones du sud-ouest de l'Angleterre (alors que la prévalence cheptel en France est inférieure à 0,1 % [Delavenne et al. 2022]). D'autre part, rappelons que les densités et les taux d'infection de blaireaux sont également plus importants qu'en France (Réveillaud et al. 2018 ; Jacquier et al. 2021). Rapidement après la mise en place des mesures d'abattage des blaireaux au Royaume-Uni, de nombreuses controverses et oppositions de la société civile mais aussi des scientifiques sont apparues (Enticott 2001) et perdurent encore. Certaines études pointent notamment du doigt le risque de perturbation des groupes sociaux, associé à un risque de dispersion bactérienne (Carter et al. 2007). De plus, une étude récente remet largement en cause les résultats de l'étude de 2007 qui montrait une certaine efficacité de l'abattage (Torgerson et al. 2024).

En République d'Irlande, où la situation concernant les blaireaux semble plus proche de la France en termes de densité de population, la stratégie globale vise à minimiser la transmission à partir de la faune sauvage tout en maintenant et en améliorant les mesures existantes pour contrôler la transmission entre bovins. Depuis 2002, un abattage ciblé des blaireaux a été mis en œuvre après enquête épidémiologique approfondie et cartographie des terriers, afin de contrôler la densité des blaireaux dans les zones où les bovins sont trouvés infectés. En 2016, la surface concernée par l'abattage ciblé des blaireaux était d'environ 20 % de la surface couverte par l'élevage bovin, avec 5 à 6 000 blaireaux abattus chaque année ; dans ces zones de régulation, le taux d'infection des blaireaux a baissé, passant de 26 % à 11 % entre 2007 et 2013 (Byrne et al. 2015).

Pour autant, parallèlement à ces stratégies de lutte par abattage, difficiles à mettre en œuvre et soulevant des questions de mobilisation durable de moyens humains et financiers, ainsi que des questions éthiques et écologiques, des recherches ont été engagées dès le début des années 2000, en Irlande tout d'abord, puis en Angleterre, en France et en Espagne, pour envisager la vaccination des blaireaux comme une alternative ou méthode complémentaire à l'abattage. Grâce à de nombreuses et lourdes études expérimentales et de terrain (Badger vaccine study, BVS), un vaccin par voie injectable (BCG⁹ Danish BadgerBCG produit par AJ Vaccine au Danemark) a été développé et bénéficié depuis 2010 d'une AMM¹⁰ pour le blaireau en Angleterre. Le BCG a été sélectionné comme candidat vaccinal pour les blaireaux en raison de sa bonne efficacité lors d'études expérimentales (Chambers et al. 2011 ; Lesellier et al. 2011), et d'une bonne innocuité pour les blaireaux, tant en conditions expérimentales que sur le terrain, et pour les autres espèces animales (Lesellier et al. 2006). Mais la production de ce BCG reste un procédé complexe et coûteux, la dose efficace requise pour la forme injectable étant de l'ordre de 10 fois la dose requise chez l'humain (Lesellier et al. 2011), ce qui est un facteur limitant son utilisation. D'autres facteurs limitants sont la difficulté de capturer les blaireaux pour la vaccination par la voie intra-musculaire, et le besoin d'une chaîne de froid pour conserver le vaccin à la dose requise. Un autre vaccin antituberculeux a été testé par voie orale. Il s'agit d'une souche de *M. bovis* espagnole, inactivée par la chaleur ; les essais expérimentaux ont montré des résultats encourageants, principalement chez les sangliers, mais également, dans une moindre mesure, chez les blaireaux (Garrido et al. 2011 ; Lesellier et al. 2014 ; Balseiro et al. 2020). Cependant, une autorisation de mise sur le marché n'est pas envisagée pour l'instant.

Le BCG injectable pour blaireau a fait l'objet d'une étude en Angleterre, la 'Badger Edge Vaccination Scheme' (BEVS), de 2010 à 2017 (Benton et al. 2020). Au Pays de Galles, où la gestion antituberculeuse n'implique que l'abattage *a posteriori* des blaireaux positifs aux tests sanguins, le BCG injectable a d'abord été utilisé dans le cadre d'un projet pilote à grande échelle ; depuis, il demeure utilisé à plus petite échelle, mais sans données publiées pour le moment. En Irlande du Nord, il a été utilisé sur une zone de 100 km² dans le cadre d'une vaste étude appelée projet TVR, pour « test, vaccinate, remove » (Menziez et al. 2021), puisque les blaireaux étaient testés puis mis à mort ou vaccinés en fonction du résultat du test. Enfin, en république d'Irlande, le vaccin BCG est déployé à large échelle depuis 2018, sur la moitié de la surface d'enzootie bovine.

L'étude BVS en Angleterre a montré que la vaccination injectable sur le terrain était efficace pour réduire l'infection sur la base de marqueurs immunologiques, donc sans euthanasier les animaux vaccinés (Chambers et al. 2011). Par la suite, une étude de modélisation a montré que cette efficacité de la vaccination était d'autant meilleure que la taille de groupe était faible, de l'ordre de quatre à six animaux (Hardstaff et al. 2012). Les résultats de simulations appliquées à trois scénarios de lutte, et tenant compte du fait que le vaccin n'est pas efficace à 100 % pour empêcher l'infection, montrent que la vaccination a un effet positif dans les zones ayant bénéficié d'un abattage les années précédant son déploiement (Smith et al. 2022). En République d'Irlande, le déploiement de la vaccination a rapidement montré une stabilisation de la prévalence bovine après vaccination des blaireaux, comparable à celle après abattages ciblés autour des fermes foyers (Martin et al. 2020). À noter que l'étude TVR en Irlande du Nord ne montre pas de déstructuration des groupes sociaux ni de mouvements importants des animaux vaccinés induits par les manipulations (O'Hagan et al. 2021). L'étude BEVS en Angleterre et une large vaccination orale en Irlande montrent, quant à elles, une protection de groupe, à savoir une probabilité d'infection plus faible chez les individus qui sont non vaccinés (Carter et al. 2012 ; Gormley et al. 2022). Rappelons également que l'innocuité du BCG par voie injectable avait été démontrée lors d'études

9- BCG : bacille tuberculeux dit de Calmette et Guérin, souche atténuée de *Mycobacterium bovis*

10- AMM : Autorisation de mise sur le marché



expérimentales (Lesellier *et al.* 2006), indiquant qu'il n'y avait pas d'excrétion fécale ou urinaire de mycobactéries vaccinales. Enfin, contrairement au cas de la vaccination antirabique, il n'y a pas de corrélat de protection en immunité humorale, mais uniquement des marqueurs de réponses immunitaires cellulaires et sérologiques au *M. bovis* infectieux ou au BCG. Les tests immunologiques étant DIVA (*Differentiating Infected from Vaccinated Animals*) avec les antigènes absents du BCG (antigènes ESAT-T, CFP-10, RV-3615c pour les tests cellulaires, et MPB83 au moins 1 an après vaccination pour les tests sérologiques), il est possible de suivre la protection prodiguée par la vaccination par mesure des réponses immunitaires, comme cela a été montré dans le cadre des études BVS, en Angleterre, et TVR, en Irlande du Nord (Arnold *et al.* 2021).

Concernant le vaccin par voie orale, d'importantes études ont été conduites entre 2010 et 2019 sur des blaireaux en captivité, en Angleterre, en République d'Irlande, en France et en Espagne, montrant que la protection et l'immunogénicité sont aussi bonnes avec le BCG administré par la voie orale sous anesthésie qu'avec le BCG injecté par la voie intra-musculaire (Murphy *et al.* 2014 ; Balseiro *et al.* 2020 ; Lesellier *et al.* 2020). En République d'Irlande, la vaccination orale sous anesthésie de groupes de blaireaux sur le terrain s'est montrée efficace pour protéger les animaux vaccinés de l'infection (Gormley *et al.* 2017 ; Aznar *et al.* 2018). L'appât développé a une bonne appétence pour les blaireaux (Gowtage *et al.* 2017 ; Palphramand *et al.* 2017 ; Carter *et al.* 2018 ; Payne *et al.* 2022) mais ne semble pas relarguer efficacement le BCG (Lesellier *et al.* 2020). Même après vaccination avec des doses de BCG très fortes et répétées, l'excrétion fécale du BCG est très faible et dure quelques jours (Perrett *et al.* 2018) indiquant une bonne innocuité de cette forme vaccinale. L'efficacité de doses plus faibles, et donc moins chères, dans un appât plus efficace à relarguer une dose complète, pourrait être testée si des financements étaient identifiés, afin d'achever le développement d'un vaccin oral opérationnel.

Et en France...

Les mesures de lutte mises en œuvre actuellement en France sont encadrées par le plan national de lutte contre la tuberculose bovine, traduit en instructions techniques par l'arrêté ministériel du 7 décembre 2016 (IT DGAL/SDSBEA/2023-339, publié le 12-07-2023). Ces textes préconisent un ensemble de mesures ciblant les bovins et les principales espèces sauvages impliquées dans la circulation de *M. bovis*, à savoir les blaireaux et les ongulés sauvages. Concernant la faune sauvage, les mesures de lutte visent d'une part à empêcher la persistance de *M. bovis* dans la communauté d'hôtes sauvages et leur environnement, d'autre part à maîtriser le risque de réinfection des troupeaux bovins. En l'absence de stratégie vaccinale actuellement déployable, le moyen de lutte préconisé pour les blaireaux reste la régulation de leur abondance au plus proche du parcellaire bovin d'élevage foyer, accompagnée d'analyses d'une partie des blaireaux pour la surveillance dans le cadre du dispositif national Sylvatub (Réveillaud *et al.* 2018 ; Desvaux *et al.* 2024). Cette mesure de lutte est en vigueur uniquement dans les zones d'infection bovine, à savoir : depuis 2010, en Côte-d'Or ; depuis 2015, dans certains départements du sud-ouest, notamment en région Nouvelle-Aquitaine, ainsi que dans quelques zones de Normandie.

Depuis la mise en œuvre des mesures de lutte, chez les blaireaux mais également chez les autres espèces sauvages, et chez les bovins bien entendu, on observe que la situation épidémiologique s'améliore en Côte-d'Or, avec une incidence annuelle bovine de quelques foyers (Delavenne *et al.* 2022 ; Forfait *et al.* 2023) et une diminution annuelle de la proportion de blaireaux infectés entre 2013 et 2019 (Calenge *et al.* 2024), le nombre de blaireaux détectés infectés ces cinq dernières années étant très faible. En revanche, la situation épidémiologique dans le Sud-Ouest ne semble pas s'améliorer, non seulement chez les bovins, mais aussi chez les animaux sauvages (Anses 2019 ; Delavenne *et al.* 2022 ; Forfait *et al.* 2023 ; Calenge *et al.* 2024). Les surfaces à couvrir, à la fois en prophylaxie bovine et en surveillance et gestion des animaux sauvages, étant très vastes, se pose la question de la faisabilité et de la durabilité de l'application des mesures actuelles.

Compte tenu des expériences outre-Manche, et compte tenu du fait que le blaireau est inscrit à l'annexe III de la Convention de Berne ratifiée par la France, et qu'il est nécessaire d'envisager des compléments ou alternatives aux mesures actuelles, notamment dans les zones où la situation épidémiologique ne s'améliore pas (Anses 2019), l'OFB¹¹ et l'Anses¹² ont proposé à la DGAL¹³ un programme pilote de vaccination des blaireaux en zone d'enzootie persistante en Dordogne (Desvaux *et al.* 2024). Ce programme de quatre ans est financé principalement par la DGAL et l'OFB, et, dans une moindre mesure, par l'Anses et le Laboratoire départemental d'analyse et de recherche de Dordogne. Il est piloté par une équipe de vétérinaires de l'OFB et de l'Anses (les co-auteurs de cette communication). Son déploiement a été confié au GREGE¹⁴, bureau d'études spécialisé dans la faune sauvage et établissement agréé pour l'utilisation de petits et moyens carnivores à des fins scientifiques, dirigé par deux vétérinaires (Pascal Fournier et Christine Fournier-Chambrillon). Les objectifs de ce programme sont au nombre de trois : (1) tester la faisabilité technique et pratique de la vaccination dans un contexte français, (2) estimer l'effet sur les prévalences blaireaux après quatre ans de vaccination sur une surface limitée de zone infectée (zone où la destruction des blaireaux avait été mise en

11- OFB : Office français de la biodiversité

12- Anses : Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail

13- DGAL : Direction générale de l'alimentation

14- GREGE : Groupe de recherche et d'étude pour la gestion de l'environnement



œuvre auparavant), et (3) estimer les coûts des procédures selon différents scénarios, pour donner aux gestionnaires des éléments financiers, afin d'envisager, ou non, un futur déploiement à plus large échelle. Le protocole implique la capture des animaux, effectuée par des piégeurs agréés et contractualisés pour le programme. Une fois capturés, les animaux sont anesthésiés par un manipulateur habilité et une ponction sanguine est réalisée pour mettre en œuvre un test rapide. Les individus négatifs sont alors vaccinés, marqués et relâchés, et les animaux positifs mis à mort sur le terrain, puis autopsiés au laboratoire. Par ailleurs, des données sur les terriers, leur répartition et l'activité des blaireaux dans ces terriers sont collectées pour estimer les densités, tailles et compositions des groupes sociaux ; ces données d'écologie seront essentielles pour pouvoir analyser finement l'ensemble des résultats sur les quatre années que couvre le programme.

CONCLUSIONS : QUE RETENIR DE CES EXPÉRIENCES ?

L'élimination de la rage chez les renards en Europe a été rendue possible non par la destruction massive des renards (qui est rapidement compensée par des processus écologiques et qui a ainsi été proscrite), mais grâce au déploiement de stratégies vaccinales visant à immuniser les populations de renards pour bloquer la transmission virale. Concernant la gestion sanitaire des populations de blaireaux sauvages en zone d'enzootie de tuberculose bovine, les stratégies de lutte par élimination ciblée des blaireaux autour des foyers bovins, difficiles à mettre en œuvre durablement et controversées, y compris sur le plan éco-épidémiologique, laissent peu à peu place en Europe à des stratégies incluant la vaccination des blaireaux comme méthode complémentaire, voire alternative, à la destruction de leurs populations. Dans ces deux exemples, une meilleure compréhension des écosystèmes de transmission permet d'adapter la gestion sanitaire aux situations épidémiologiques locales. Les mesures de lutte par élimination des individus, voire destruction des populations sauvages, restent à débattre, voire à proscrire, au profit de mesures complémentaires ou alternatives d'immunisation de ces populations. Mais, avant que ces stratégies vaccinales ne soient possibles, de nombreux défis (immunologiques, technologiques, stratégiques, financiers, politiques) ont été ou doivent encore être relevés, à l'échelle territoriale ou internationale.

Concernant la tuberculose bovine, rappelons que, dans un objectif de maintien du statut officiellement indemne de tuberculose bovine de la France, les mesures de lutte doivent concerner les populations identifiées comme ayant un rôle épidémiologique majeur. Il s'agit notamment des bovins (hôtes de maintien principaux de *M. bovis*), avec la nécessité de poursuivre et d'accompagner, non seulement l'amélioration de la mise en œuvre du dépistage des bovins en élevage, mais aussi les mesures de biosécurité destinées à limiter les transmissions entre élevages et la contamination de et par la faune sauvage. Pour cela, il est nécessaire de se donner les moyens collectivement de réévaluer les méthodes et stratégies mises en œuvre et de développer des stratégies efficaces et durables à l'échelle des territoires concernés.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Emmanuelle Robardet (Anses) pour l'appui à l'actualisation des données et des publications concernant la rage en Europe. Concernant la tuberculose bovine, les auteurs remercient l'ensemble des chercheurs et partenaires scientifiques et de terrain, en France ainsi qu'au Royaume-Uni et en Irlande, qui contribuent à produire et partager les données et les connaissances.

CONFLITS D'INTÉRÊTS

Les auteurs déclarent ne pas avoir de conflit d'intérêts.

RÉFÉRENCES

- Anderson RM, Jackson HC, May RM, Smith AM. Population dynamics of fox rabies in Europe. *Nature*. 1981; 289: 765-71.
- Anses. Demande d'avis relatif à la gestion de la tuberculose bovine et des blaireaux (Saisine n° 2016-SA-0200). Maisons-Alfort; 2019.
- Arnold ME, Courcier EA, Stringer LA, McCormick CM, Pascual-Linaza AV, Collins SF, et al. A Bayesian analysis of a Test and Vaccinate or Remove study to control bovine tuberculosis in badgers (*Meles meles*). Quinn F, éditeur. *PLoS One*. 2021; 16(1): e0246141.
- Aznar I, Frankena K, More SJ, O'Keeffe J, McGrath G, de Jong MCM. Quantification of *Mycobacterium bovis* transmission in a badger vaccine field trial. *Prev Vet Med*. 2018; 149: 29-37.
- Baer GM, Abelseth MK, Debbie JG. Oral vaccination of foxes against rabies. *American Journal of Epidemiology*. 1971; 93: 487.
- Balseiro A, Prieto JM, Álvarez V, Lesellier S, Davé D, Salguero FJ, et al. Protective Effect of Oral BCG and Inactivated *Mycobacterium bovis* Vaccines in European Badgers (*Meles meles*) Experimentally Infected With *M. bovis*. *Front Vet Sci*. 2020; 7: 41.
- Baron N. Les animaux face à la rage. Une histoire du côté des bêtes (France, fin XVIII^e–fin XX^e s.). [Lyon III]: École doctorale Sciences sociales; 2021.



Bull. Acad. Vét. France — 2025

<http://www.academie-veterinaire-defrance.org/>



Cet article est publié sous licence creative commons CC-BY-NC-ND 4.0

- Benton CH, Phoenix J, Smith FAP, Robertson A, McDonald RA, Wilson G, *et al.* Badger vaccination in England: Progress, operational effectiveness and participant motivations. *Watkins C, éditeur. People and Nature.* 2020; 2(3): 761 75.
- Blancou J, Artois M, Gilot-Fromont E, Kaden V, Rossi S, Smith GC, *et al.* Options for the Control of Disease 1: Targeting the Infectious or Parasitic Agent. *Management of Disease in Wild Mammals.* Tokyo, Berlin, Heidelberg, New-York: Springer; 2009. 97 120.
- Blancou J, Aubert M, Artois M. Fox rabies. *Baer éditeur. The natural history of rabies.* CRC press; 1991. 257 90.
- Byrne AW, Kenny K, Fogarty U, O’Keeffe JJ, More SJ, McGrath G, *et al.* Spatial and temporal analyses of metrics of tuberculosis infection in badgers (*Meles meles*) from the Republic of Ireland: Trends in apparent prevalence. *Preventive Veterinary Medicine.* 2015; 122(3): 345 54.
- Calenge C, Payne A, Réveillaud É, Richomme C, Girard S, Desvaux S. Assessing the dynamics of *Mycobacterium bovis* infection in three French badger populations. *Peer Community Journal.* 2024; 4.
<https://peercommunityjournal.org/articles/10.24072/pcjournal.363/>
- Carter SP, Chambers MA, Rushton SP, Shirley MDF, Schuchert P, Pietravalle S, *et al.* BCG Vaccination Reduces Risk of Tuberculosis Infection in Vaccinated Badgers and Unvaccinated Badger Cubs. *PLoS One.* 2012; 7(12): e49833.
- Carter SP, Delahay RJ, Smith GC, Macdonald DW, Riordan P, Etherington TR, *et al.* Culling-induced social perturbation in Eurasian badgers *Meles meles* and the management of TB in cattle: an analysis of a critical problem in applied ecology. *Proc Biol Sci.* 2007; 274(1626): 2769 77.
- Carter SP, Robertson A, Palphramand KL, Chambers MA, McDonald RA, Delahay RJ. Bait uptake by wild badgers and its implications for oral vaccination against tuberculosis. *PLoS One.* 2018; 13(11): e0206136.
- Carter SP, Roy SS, Cowan DP, Massei G, Smith GC, Ji W, *et al.* Options for the Control of Disease 2: Targeting Hosts. In: Delahay R, Smith GC, Hutchings M, éditeurs. *Management of Disease in Wild Mammals.* Tokyo, Berlin, Heidelberg, New York: Springer; 2009. 121 146.
- Chambers MA, Rogers F, Delahay RJ, Lesellier S, Ashford R, Dalley D, *et al.* Bacillus Calmette-Guérin vaccination reduces the severity and progression of tuberculosis in badgers. *Proc R Soc B.* 2011; 278(1713): 1913 20.
- Delavenne C, Desvaux S, Boschirolu ML, Carles S, Durand B, Forfait C, *et al.* Surveillance de la tuberculose due à *Mycobacterium bovis* en France métropolitaine en 2019 : Résultats et indicateurs de fonctionnement. *Bulletin épidémiologique, santé animale - Alimentation.* 2022; <https://mag.anses.fr/fr/node/1934>
- Desvaux S, Payne A, Boschirolu ML, Durand B, Lesellier S, Canini L, *et al.* La tuberculose bovine, un exemple de système complexe où la connaissance vient nourrir les stratégies de gestion. *Epidemiol Santé anim.* 2024; 83 84: 59 82.
- EFSA, ECDC. The European Union One Health 2023 Zoonoses report. *EFSA Journal.* 2024; 22(12): e9106.
- Enticott G. Calculating nature: the case of badgers, bovine tuberculosis and cattle. *Journal of Rural Studies.* 2001; 17(2): 149 64.
- Forfait C, Boschirolu ML, Girard S, Carles S, Chaigneau P, Dufour B, *et al.* Surveillance de la tuberculose due à *Mycobacterium bovis* en France métropolitaine pour la campagne 2020-2021 : résultats et indicateurs de fonctionnement. *Bulletin épidémiologique, santé animale - Alimentation.* 2023; 100: Article 5.
- Freuling CM, Hampson K, Selhorst T, Schröder R, Meslin FX, Mettenleiter TC, *et al.* The elimination of fox rabies from Europe: determinants of success and lessons for the future. *Phil Trans R Soc B.* 2013; 368(1623).
- Garnerin P. Estimation of two epidemiological parameters of fox rabies: The length of incubation period and the dispersion distance of cubs. *Ecological Modelling.* 1986; 33(2 4): 123 35.
- Garrido JM, Sevilla IA, Beltrán-Beck B, Minguijón E, Ballesteros C, Galindo RC, *et al.* Protection against Tuberculosis in Eurasian Wild Boar Vaccinated with Heat-Inactivated *Mycobacterium bovis*. *PLoS One.* 2011; 6(9): e24905.
- Gormley E, Ní Bhuachalla D, Fitzsimons T, O’Keeffe J, McGrath G, Madden JM, *et al.* Protective immunity against tuberculosis in a free-living badger population vaccinated orally with *Mycobacterium bovis* Bacille Calmette–Guérin. *Transboundary and Emerging Diseases.* 2022; 69(4): e10 9.
- Gormley E, Ní Bhuachalla D, O’Keeffe J, Murphy D, Aldwell FE, Fitzsimons T, *et al.* Oral Vaccination of Free-Living Badgers (*Meles meles*) with Bacille Calmette Guérin (BCG) Vaccine Confers Protection against Tuberculosis. *PLoS One.* 2017; 12(1): e0168851.
- Gowtage S, Williams GA, Henderson R, Aylett P, MacMorran D, Palmer S, *et al.* Testing of a palatable bait and compatible vaccine carrier for the oral vaccination of European badgers (*Meles meles*) against tuberculosis. *Vaccine.* 2017; 35(6): 987 92.
- Hardstaff JL, Bulling MT, Marion G, Hutchings MR, White PCL. Impact of external sources of infection on the dynamics of bovine tuberculosis in modelled badger populations. *BMC Vet Res.* 2012; 8: 92.
- Haydon DT, Cleaveland S, Taylor LH, Laurenson MK. Identifying reservoirs of infection: a conceptual and practical challenge. *Emerging Infect Dis.* 2002; 8(12): 1468 73.
- Jacquier M, Vandell JM, Léger F, Duhayer J, Pardonnet S, Say L, *et al.* Breaking down population density into different components to better understand its spatial variation. *BMC Ecol Evol.* 2021; 21: 82.
- King AA, Fooks AR, Aubert M, Wandeler AI. Historical perspective of rabies in Europe and the Mediterranean Basin. Paris: OIE, World Organisation for Animal Health; 2004.
- Lesellier S, Birch CPD, Davé D, Dalley D, Gowtage S, Palmer S, *et al.* Bioreactor-Grown Bacillus of Calmette and Guérin (BCG) Vaccine Protects Badgers against Virulent *Mycobacterium bovis* When Administered Orally: Identifying Limitations in Baited Vaccine Delivery. *Pharmaceutics.* 2020; 12(8): 782.
- Lesellier S, Palmer S, Dalley DJ, Davé D, Johnson L, Hewinson RG, *et al.* The safety and immunogenicity of Bacillus Calmette-Guérin (BCG) vaccine in European badgers (*Meles meles*). *Vet Immunol Immunopathol.* 2006; 112(1 2): 24 37.
- Lesellier S, Palmer S, Gowtage-Sequiera S, Ashford R, Dalley D, Davé D, *et al.* Protection of Eurasian badgers (*Meles meles*) from tuberculosis after intra-muscular vaccination with different doses of BCG. *Vaccine.* 2011; 29(21): 3782 90.
- Lesellier S, Richomme C, Barrat JL, Boschirolu ML, Gortazar



C, Juste RA, et al. Protective efficacy of an oral heat-inactivated *M. bovis* vaccine for badgers against bovine tuberculosis- A pilot study. VIth international M Bovis Conference, 16th-19th June 2014, Cardiff – Wales – Great Britain. 2014.

• Lieury N, Ruette S, Devillard S, Albaret M, Drouyer F, Baudoux B, et al. Compensatory immigration challenges predator control: An experimental evidence-based approach improves management: Compensatory Immigration in Carnivore Management. *The Journal of wildlife management*. 2015; 79.

• Macdonald D. Rabies and Wildlife: A Biologist's Perspective. Earth Resources Research Ltd. Oxford: Oxford University Press; 1980.

• Macdonald DW, Bacon PJ. Fox society, contact rates, and rabies epizootiology. *J Comp Immunol Microbiol Infect Dis*. 1982; 5: 247 56.

• Martin SW, O'Keeffe J, Byrne AW, Rosen LE, White PW, McGrath G. Is moving from targeted culling to BCG-vaccination of badgers (*Meles meles*) associated with an unacceptable increased incidence of cattle herd tuberculosis in the Republic of Ireland? A practical non-inferiority wildlife intervention study in the Republic of Ireland (2011-2017). *Prev Vet Med*. 2020; 179: 105004.

• Menzies FD, McCormick CM, O'Hagan MJH, Collins SF, McEwan J, McGeown CF, et al. Test and vaccinate or remove: Methodology and preliminary results from a badger intervention research project. *Vet rec*. 2021;

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/vetr.248>

• Moegle H, Knorpp F, Bögel K. Influence of gasing fox holes on fox population density and silvatic rabies in Baden-Württemberg. *Berl Munch Tierarztl Wochenschr*. 1971; 84 (22): 437 41.

• Murphy D, Costello E, Aldwell FE, Lesellier S, Chambers MA, Fitzsimons T, et al. Oral vaccination of badgers (*Meles meles*) against tuberculosis: Comparison of the protection generated by BCG vaccine strains Pasteur and Danish. *The Veterinary Journal*. 2014; 200(3): 362 7.

• O'Hagan MJH, Gordon AW, McCormick CM, Collins SF, Trimble NA, McGeown CF, et al. Effect of selective removal of badgers (*Meles meles*) on ranging behaviour during a 'Test

and Vaccinate or Remove' intervention in Northern Ireland. *Epidemiol Infection*. 2021; 149: e125.

• Palphramand K, Delahay R, Robertson A, Gowtage S, Williams GA, McDonald RA, et al. Field evaluation of candidate baits for oral delivery of BCG vaccine to European badgers, *Meles meles*. *Vaccine*. 2017; 35(34): 4402 7.

• Pastoret PP, Brochier B. Epidemiology and control of fox rabies in Europe. *Vaccine*. 1999; 17(13 14): 1750 4.

• Payne A, Ruette S, Jacquier M, Richomme C, Lesellier S, Middleton S, et al. Estimation of Bait Uptake by Badgers, Using Non-invasive Methods, in the Perspective of Oral Vaccination Against Bovine Tuberculosis in a French Infected Area. *Frontiers in Veterinary Science*. 2022; 9.

<https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fvets.2022.787932>

• Perrett S, Lesellier S, Rogers F, Williams GA, Gowtage S, Palmer S, et al. Assessment of the safety of Bacillus Calmette-Guérin vaccine administered orally to badgers (*Meles meles*). *Vaccine*. 2018; 36(15): 1990 5.

• Réveillaud É, Desvaux S, Boschirolu ML, Hars J, Faure É, Fediaevsky A, et al. Infection of Wildlife by *Mycobacterium bovis* in France Assessment Through a National Surveillance System, *Sylvatub*. *Front Vet Sci*. 2018 ; 5.

<https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fvets.2018.00262/full>

• Ruette S, Lieury N, Albaret M, Arnauduc, Devillard S. Evolution des populations de renards en France - Analyse des suivis réalisés par comptage nocturne (2004-2013). *Faune Sauvage*. 2015; 306: 37 42.

• Smith GC, Barber A, Breslin P, Birch C, Chambers M, Dave D, et al. Simulating partial vaccine protection: BCG in badgers. *Preventive Veterinary Medicine*. 2022; 204: 105635.

• Torgerson PR, Hartnack S, Rasmussen P, Lewis F, Langton TES. Absence of effects of widespread badger culling on tuberculosis in cattle. *Sci Rep*. 2024; 14(1): 16326.

• Wandeler A, Müller J, Wachendörfer G, Schale W, Förster U, Steck F. Rabies in wild carnivores in central Europe. III. Ecology and biology of the fox in relation to control operations. *Zentralbl Veterinarmed B*. 1974a; 21(10): 765 73.

• Wandeler A, Wachendörfer G, Förster U, Krekel H, Müller J, Steck F. Rabies in Wild Carnivores in Central Europe. II. Zentralblatt für Veterinärmedizin Reihe B. 1974b; 21(10): 757 64.

