

**VETAGRO SUP
CAMPUS VETERINAIRE DE LYON**

Année 2020 - Thèse n° 046

**Etude du parasitisme gastro-intestinal des bouquetins et
ovins en pâtures estivales dans le massif de Belledonne et
dans le Parc des Ecrins.**

THESE

Présentée à l'UNIVERSITE CLAUDE-BERNARD - LYON I
(Médecine - Pharmacie)
et soutenue publiquement le 15 octobre 2020
pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

par

GINOT Justine



**VETAGRO SUP
CAMPUS VETERINAIRE DE LYON**

Année 2020 - Thèse n° 046

**Etude du parasitisme gastro-intestinal des bouquetins et
ovins en pâtures estivales dans le massif de Belledonne et
dans le Parc des Ecrins.**

THESE

Présentée à l'UNIVERSITE CLAUDE-BERNARD - LYON I
(Médecine - Pharmacie)
et soutenue publiquement le 15 octobre 2020
pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

Par

GINOT Justine



Liste des Enseignants du Campus Vétérinaire de Lyon (01-09-2019)

ABITBOL	Marie	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
ALVES-DE-OLIVEIRA	Laurent	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
ARCANGIOLI	Marie-Anne	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
AYRAL	Florence	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
BECKER	Claire	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
BELLUCO	Sara	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
BENAMOU-SMITH	Agnès	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
BENOIT	Etienne	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BERNY	Philippe	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BONNET-GARIN	Jeanne-Marie	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
BOULOCHER	Caroline	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
BOURDOISEAU	Gilles	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
BOURGOIN	Gilles	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
BRUYERE	Pierre	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
BUFF	Samuel	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
BURONFOSSE	Thierry	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
CACHON	Thibaut	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
CADORÉ	Jean-Luc	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
CALLAIT-CARDINAL	Marie-Pierre	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
CAROZZO	Claude	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
CHABANNE	Luc	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
CHALVET-MONFRAY	Karine	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
DE BOYER DES ROCHES	Alice	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
DELIGNETTE-MULLER	Marie-Laure	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
DJELOUADJI	Zorée	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
ESCRIOU	Catherine	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
FRIKHA	Mohamed-Ridha	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
GALIA	Wessam	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
GILOT-FROMONT	Emmanuelle	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
GONTHIER	Alain	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
GRANCHER	Denis	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
GREZEL	Delphine	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
HUGONNARD	Marine	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
JANKOWIAK	Bernard	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
JOSSON-SCHRAMME	Anne	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
JUNOT	Stéphane	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
KODJO	Angeli	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
KRAFFT	Emilie	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
LAABERKI	Maria-Halima	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
LAMBERT	Véronique	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
LE GRAND	Dominique	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
LEBLOND	Agnès	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
LEDOUX	Dorothée	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
LEFEBVRE	Sébastien	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
LEFRANC-POHL	Anne-Cécile	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
LEGROS	Vincent	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
LEPAGE	Olivier	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
LOUZIER	Vanessa	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
MARCHAL	Thierry	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
MOISSONNIER	Pierre	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
MOUNIER	Luc	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
PEPIN	Michel	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
PIN	Didier	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
PONCE	Frédérique	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
PORTIER	Karine	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
POUZOT-NEVORET	Céline	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
PROUILLAC	Caroline	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
REMY	Denise	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
RENE MARTELLET	Magalie	DEPT-ELEVAGE-SPV	Maître de conférences
ROGER	Thierry	DEPT-BASIC-SCIENCES	Professeur
SABATIER	Philippe	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
SAWAYA	Serge	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
SCHRAMME	Michael	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
SERGENTET	Delphine	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur
THIEBAULT	Jean-Jacques	DEPT-BASIC-SCIENCES	Maître de conférences
THOMAS-CANCIAN	Aurélié	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
TORTEREAU	Antonin	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
VIGUIER	Eric	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Professeur
VIRIEUX-WATRELOT	Dorothée	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences
ZENNER	Lionel	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur

Remerciements

A Madame la Professeure SCHOTT Anne-Marie,

De l'Université Claude Bernard Lyon 1, Faculté de Médecine de Lyon Est

Qui m'a fait l'honneur d'accepter la présidence de mon jury de thèse.

Pour votre disponibilité et l'intérêt porté à mon travail,

Mes hommages respectueux.

A Monsieur le Docteur BOURGOIN Gilles,

De Vetagro sup Campus vétérinaire de Lyon,

Qui a accepté d'encadrer et de corriger mon travail.

Pour votre disponibilité, votre gentillesse et vos précieux conseils,

Mes sincères remerciements.

A Madame la Docteure CALLAIT CARDINAL Marie-Pierre,

De Vetagro sup Campus vétérinaire de Lyon,

Qui a accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Pour votre relecture attentive,

Mes sincères remerciements.

Table des matières

Table des annexes	15
Table des figures	17
Table des tableaux	19
Table des abréviations.....	21
Introduction.....	23
Première partie : <u>E</u> tude bibliographique.....	25
I. Le bouquetin des Alpes.....	27
A. Actualités sur le bouquetin en France.....	28
B. Origine et répartition française (ONCFS, Enquêtes Ongulés de montagnes, 2011)	28
C. Statut réglementaire.....	31
D. Morphologie et distinction individuelle	32
E. Biologie	34
1) Habitat et utilisation de l'espace.....	34
2) Alimentation.....	36
3) Organisation sociale et relation avec les autres ongulés	36
4) Reproduction.....	37
F. Pathologies du bouquetin	37
II. Les endoparasites du bouquetin des Alpes.....	40
A. Généralités.....	40
B. Les Nématodes.....	42
1) Les nématodes digestifs	42
a. Présentation générale des strongles digestifs.....	42
b. Espèces retrouvées dans le tube digestif du bouquetin.....	45
i. Dans l'abomasum	46
ii. Dans l'intestin grêle.....	47
iii. Dans le côlon et dans le caecum	49
2) Les strongles respiratoires.....	50
C. Les Cestodes.....	52
1) Les cestodes adultes.....	52
2) Les cestodes larvaires.....	53
D. Les Trématodes	53

1) La grande douve du foie (<i>Fasciola hepatica</i>).....	54
2) La petite douve du foie (<i>Dicrocoelium dendriticum</i>).....	55
E. Les Protozoaires	56
1) Famille des Eimeriidae.....	56
2) Autres protozoaires : <i>Sarcocystis</i> sp.....	58
F. Conséquences du parasitisme	59
1) En élevage domestique	59
2) Chez les ruminants sauvages.....	60
a. <i>Détérioration de la condition corporelle</i>	60
b. <i>Diminution du taux de reproduction</i>	61
c. <i>Diminution du taux de survie</i>	62
III. Ecologie parasitaire	64
A. L'exposition et la réponse de l'hôte.....	64
1) Exposition au parasitisme.....	64
a. Variation saisonnière.....	65
b. Variations liées au comportement (alimentaire, social)	67
2) Réponse immunitaire de l'organisme face à une infestation parasitaire	69
a. <i>Généralité sur la réponse immunitaire d'une infection à helminthes</i>	70
b. <i>Variations inter-individuelles de la réponse immunitaire</i>	71
i. Liées à l'âge	71
ii. Liées au sexe.....	72
iii. Liées à l'état de santé	73
iv. Liées à l'intensité de l'exposition à l'infection	74
B. Les systèmes hôte-parasite à l'interface faune domestique-sauvage	77
1) Les filtres de rencontre et de compatibilité	77
2) La spécificité des parasites	78
a. <i>Notion de parasite généraliste et spécifique</i>	78
b. <i>Les limites du spectre d'hôtes</i>	80
c. <i>Avantages et inconvénients de la spécificité d'un parasite</i>	81
3) Interface ruminants sauvages-domestiques	82
a. <i>Echanges de parasites</i>	82
b. <i>Les populations de parasites infestant les ruminants sauvages et domestiques</i>	83
c. <i>Echanges de parasites résistants aux anthelminthiques</i>	85
Deuxième partie : Etude expérimentale	89
I. Objectifs de l'étude	91

II. Matériel et méthodes.....	93
A. Sites d'étude	93
1) Zones et site de prélèvements	95
a. Dans le massif de Belledonne	95
b. Dans le massif des Ecrins	96
2) Contact entre les moutons et les bouquetins	98
B. Période de prélèvements	98
C. Individus étudiés	98
1) Bouquetins.....	98
2) Moutons	99
D. Analyses.....	100
1) Prélèvements de matières fécales	100
2) Coproscopie simple et coproscopie Mac Master	101
3) Coproculture et isolement des larves de stade 3 : méthode de Baermann.....	102
4) Comptage des larves	104
5) Extraction de l'ADN des larves	104
6) PCR en temps réel	104
7) Analyses statistiques	106
III. Résultats.....	106
A. Etude coproscopique	106
1) Année 2018, massif de Belledonne	107
a. Etat des lieux de l'excrétion parasitaire des moutons et des bouquetins en juillet.....	107
a. Excrétion fécale en SD	109
b. Excrétion fécale en coccidies	110
2) Année 2019, massif de Belledonne	111
a. Etat des lieux de l'excrétion parasitaire des moutons et des bouquetins en juillet.....	111
a. Excrétion fécale en SD	113
b. Excrétion fécale en coccidies	114
3) Année 2019, massif des Ecrins	115
a. Zone Monétier-les-Bains.....	117
b. Zone Champsaur.....	118
B. Comparaison des espèces de strongles digestives retrouvées par PCR en temps réel	120
1) Présentation générale des résultats de qPCR	120
2) Etude de la prévalence des trois espèces de SD recherchées.....	121
IV. Discussion	122
1) Résultats coproscopiques.....	122

2) Identification des espèces de strongles digestifs par qPCR	124
a. <i>Teladorsagia circumcincta</i> et <i>Trichostrongylus colubriformis</i> retrouvés chez les bouquetins et chez les moutons	124
b. Résultats de prévalence pour <i>Haemonchus contortus</i> , espèce généraliste	125
3) Limites de l'étude	125
a. Prélèvements et calendrier	125
b. Méthodes d'analyse utilisées.....	126
c. Le Némabiome.....	127
CONCLUSION.....	129
BIBLIOGRAPHIE	131
ANNEXES.....	144

Table des annexes

Annexe 1 : Fiche relevé de terrain et protocole de prélèvements de terrain (source personnelle)

Annexe 2 : Protocole extraction d'ADN (source kit QIAamp® PowerFecal® DNA, modifié par Gilles Bourgoïn)

Annexe 3 : Tableau général des résultats de qPCR (source laboratoire de parasitologie de l'Ecole National Vétérinaire de Toulouse)

Table des figures

Figure 1 Bouquetin des Alpes, Parc des Ecrins, zone Monétier-les-Bains (source personnelle)	27
Figure 2 Aire de répartition du bouquetin des Alpes en France, situation en 1994 (ONCFS, Enquêtes Ongulés de montagne 2011)	30
Figure 3 Aire de répartition du bouquetin des Alpes en France, situation en 2010 (ONCFS, Enquêtes Ongulés de montagne 2011)	31
Figure 4 Dimorphisme sexuel du bouquetin des Alpes (Catusse et al., 1996)	32
Figure 5 Jeune bouquetin des Alpes (oncfs.gouv.fr)	33
Figure 6 Morphologie des cornes (Catusse et al., 1996)	33
Figure 7 Détermination de l'âge par les incisives (Catusse et al., 1996)	34
Figure 8 Domaine d'habitat du bouquetin en fonction de la saison (oncfs.gouv.fr)	35
Figure 9 Endoparasites retrouvés chez le bouquetin, en fonction de leur localisation dans l'organisme (source personnelle)	41
Figure 10 Schéma général du cycle biologique des nematodes gastro-intestinaux (ngi) (source personnelle)	43
Figure 11 Oeufs de strongles digestifs (coproscopie simple, observation au mo, grossissement x40) (source personnelle)	44
Figure 12 Cycle biologique de <i>Fasciola Hepatica</i> (source personnelle)	54
Figure 13 Oeufs de <i>Dicrocoelium dendriticum</i> (40µM) x40 (source personnelle)	56
Figure 14 Oocyste d'eimeria retrouvés dans les selles de bouquetins (x40) (photo personnelle)	57
Figure 15 Constitution d'un spectre d'hôte (vert) à l'intersection entre hôtes rencontrés (jaune) et hôtes compatibles (bleu) (Combes, 1995)	78
Figure 16 Troupeau de moutons en pâture estivale, La pesée, massif de Belledonne, en 2018 (photo personnelle)	91
Figure 17 Situation du parc des Ecrins (bleu) et du massif de Belledonne (rouge) en France (gr-info.com)	94
Figure 18 Carte des zones de prélèvements moutons et bouquetins 2018 et 2019, massif de Belledonne, (oncfs)	95
Figure 19 Carte des zones de prélèvements moutons et bouquetins 2019 avec emplacements GPS, massif de Belledonne	96
Figure 20 Carte des zones de prélèvements, massif des Ecrins 2019, domaine Monétier-les-Bains (geoportail.org)	97
Figure 21 Carte des zones de prélèvements, Parc des Ecrins 2019, domaine Tourond	97
Figure 22 Jeune bouquetin dans le parc national des Ecrins (source Rodolphe Papet)	99
Figure 23 Lame de Mac Master (laboratoire de parasitologie de Vetagro-sup)	102
Figure 24 Appareil de Baermann (Vellut, F. site "Coproscopie parasitologique")	103
Figure 25 Schéma des cycles de PCR (source : wiki.aurea.eu/index/php/la_technique_pcr)	105
Figure 26 Comptage d'oeufs de strongles digestifs en log(opg) dans le massif de Belledonne, en 2018	109
Figure 27 Comptage d'oeufs de coccidies en log(opg) dans le massif de Belledonne, en 2018	110
Figure 28 Comptage d'oeufs de strongles digestifs log(opg) dans le massif de Belledonne, en 2019	113

Figure 29 Comptage d'oeufs de coccidies en log(opg) dans le massif de Belledonne, en 2019	114
Figure 30 Comptage d'oeufs de strongles digestifs en log(opg) dans le massif des Ecrins nord Monetier-les-bains, en 2019	117
Figure 31 Comptage d'oeufs de coccidies log(opg) dans le massif des Ecrins nord Monetier-les-Bains, en 2019	118
Figure 32 Comptage d'oeufs de strongles digestifs en log(opg), dans le massif des Ecrins sud Champsaur, en 2019	119
Figure 33 Comptage d'oeufs de coccidies en log(opg), dans le massif des Ecrins sud Champsaur, en 2019	120
Figure 34 Prevalence (%) des 3 espèces de SGI retrouvées en fonction de l'espèce de ruminant et du site	121

Table des tableaux

Tableau I Caractéristiques de 3 espèces principales de SGI (Bélangier et al., 2017)	45
Tableau II Genres de nematodes gastro-intestinaux retrouvés dans le tube digestif des bouquetins (Senn, 2007).....	46
Tableau III Nematodes digestifs de l'abomasum (Lanfranchi et al., 1992).....	46
Tableau IV Nematodes digestifs de l'intestin grele (Lanfranchi et al., 1992).....	48
Tableau V Nematodes digestifs du colon/caecum	49
Tableau VI Strongles pulmonaires presents chez le bouquetin des Alpes (Cassini et al., 2015 et Manfredi et al., 1996)	50
Tableau VII Cestodes adultes retrouves chez le bouquetin (Gibert, 2018).....	52
Tableau VIII Espèces d'eimeria retrouvees chez le bouquetin (Montagut et al., 1981).....	58
Tableau IX Médiane, IC à 95% et prévalence des résultats de comptage d'œufs (opg) selon le site et la période d'étude dans le massif de Belledonne, année 2018	108
Tableau X Mediane, IC à 95% et prévalence des resultats de comptage d'oeufs (opg) selon le site et la periode d'etude dans le massif de Belledonne, annee 2019	112
Tableau XI Médiane, IC à 95% et prévalence des résultats de comptage d'œufs (opg) selon le site d'étude dans le massif des Ecrins, en 2019	116

Table des abréviations

SGI : Strongles gastro-intestinaux

NGI : nématodes gastro-intestinaux

SD : Strongles digestifs

Bt : bouquetins

Mt : Moutons

Opg : œufs par gramme de fèces

Pr : Prévalence

Ab : Abondance

Introduction

L'émergence de maladies infectieuses existe dans un continuum entre les espèces sauvages, domestiques et la population humaine. Les interactions entre différentes espèces semblent être largement impliquées dans l'épidémiologie d'agents infectieux. De nombreuses bactéries, virus et parasites sont communs entre différentes espèces animales et notamment entre des espèces de la faune sauvage et de la faune domestique. Les transmissions peuvent avoir lieu directement ou indirectement entre ces espèces lors d'utilisation de mêmes habitats. Il a été démontré, d'après l'étude des génotypes des souches de *Brucella melitensis*, que l'épidémie de bovins atteints en 2012 dans le massif du Bargy en Haute-Savoie, provenait de la population de bouquetins des Alpes. Ceci signale un passage de la bactérie *B. melitensis* de la faune sauvage aux ruminants domestiques et la pérennité de l'infection chez le bouquetin des Alpes (Mick et al., 2014). Autre exemple, dans les pâturages alpins, la transmission entre espèces d'ongulées a été incriminée dans l'épidémiologie des infections à pestivirus, et une étude a récemment mis en évidence des infections à pestivirus chez des ruminants sauvages et domestiques partageant des pâturages dans les Alpes du Sud françaises (Martin et al., 2015).

La faune sauvage peut donc être un réservoir d'agents pathogènes pour le cheptel de ruminants domestiques, ou vice versa.

Parmi les agents pathogènes majeurs partagés entre espèces domestiques et sauvages, on retrouve notamment les strongles gastro-intestinaux (SGI). Ces parasites sont cosmopolites et sont responsables d'affections subcliniques et parfois cliniques, chez les espèces domestiques, sauvages, et même dans l'espèce humaine. Les SGI des bovins peuvent, par exemple, modifier l'apport alimentaire et réduire l'absorption de nutriments consommés, ils interfèrent alors grandement avec la productivité de ces espèces (Eiras et al., 2009).

A l'interface faune domestique-faune sauvage, le rôle épidémiologique des espèces sauvages et domestiques est souvent peu clair. Ceci s'explique en partie par les difficultés et les limites des études réalisées sur les parasites internes hébergés par un compartiment (domestique ou sauvage), avec par exemple une identification peu précise des parasites et l'absence d'évaluation des échanges entre les hôtes. En effet, les méthodes actuellement utilisées pour le diagnostic et la surveillance des helminthes impliquent généralement la coproscopie avec quantification (opg) pour mesurer l'intensité de l'infection suivie de culture fécale avec analyse morphologique larvaire. Ces méthodes ont peu changé ces dernières décennies, et semblent manquer de sensibilité et de spécificité. En revanche, l'utilisation des technologies recherchant et amplifiant l'ADN des agents pathogènes révolutionne actuellement le diagnostic.

Les zones de montagne françaises accueillent chaque été des troupeaux domestiques de grande taille, regroupant des animaux de provenance parfois variée, pour venir paître. Ces animaux arrivent dans ce milieu avec leur cortège d'agents pathogènes, dont les SGI, qu'ils peuvent disséminer dans l'environnement. Les espèces sauvages, présentes toute l'année, disséminent également des SGI. Bien que les périodes d'estive soient limitées dans le temps, cette situation semble favorable à la circulation de SGI entre réservoirs domestiques et sauvages.

Le bouquetin des Alpes est une espèce présente sur l'ensemble des Alpes, protégée en France. Cette espèce fait l'objet de nombreuses études, notamment dans des thématiques de dynamiques des communautés de parasites et interactions entre ruminants sauvages et domestiques.

Je débiterai mon étude bibliographique sur le bouquetin des Alpes, espèce sur laquelle nous avons travaillé dans notre étude expérimentale. Puis je ferai un point sur le parasitisme gastro-intestinal des bouquetins, retrouvés dans la littérature actuelle, les espèces de parasites dont la prévalence est la plus élevée, et les conséquences du parasitisme, notamment chez les ruminants sauvages. Je finirais mon étude bibliographique par une partie d'écologie parasitaire afin de discuter de la transmission parasitaire ruminants sauvages-domestiques.

Dans notre étude expérimentale, nous nous intéresserons à l'étude du parasitisme gastro-intestinal, chez les bouquetins du Parc des Ecrins et du Massif de Belledonne et chez les moutons domestiques en pâture estivale. Notre étude se compose d'une partie quantitative, permettant de dénombrer les différents parasites gastro-intestinaux présents. Elle s'effectue à l'aide d'un comptage d'œufs dans les fèces recueillies, selon la méthode de coproscopie simple sur lame de McMaster. Ensuite la partie qualitative de notre étude consiste à mettre en culture les fèces afin de récupérer les larves L3 de strongles digestifs, et ainsi, d'étudier les espèces de strongles présentes grâce à des méthodes d'amplification de l'ADN.

Première partie :
Etude bibliographique

I. Le bouquetin des Alpes

- Classe : Mammifères
- Ordre : Artiodactyles (Ongulés à nombre de doigts pair)
- Famille : Bovidés (Ruminants à vraies cornes)
- Sous-Famille : Caprinés
- Genre : *Capra* (Catusse et al. 1996)

On retrouve en France deux espèces différentes de bouquetins, le bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*, voir **Figure 1**) présent dans les Alpes française avec une estimation de l'effectif de 11 000 individus, et le bouquetin ibérique (*Capra ibex pyrenaica*) présent dans les Pyrénées et très faiblement représenté avec seulement un effectif de 100 individus estimé (Catusse et al., 1996).

Le bouquetin des Alpes est présent sur l'ensemble de l'arc alpin, en France, Suisse, Liechtenstein, Italie, Allemagne, Autriche et Slovénie. Cette espèce est très présente en Suisse et en Italie (effectifs respectifs estimés à 15 000 animaux).



FIGURE 1 BOUQUETIN DES ALPES, PARC DES ECRINS, ZONE MONETIER-LES-BAINS (SOURCE PERSONNELLE)

A. Actualités sur le bouquetin en France

Dans le massif du Bargy (Haute-Savoie), en zone de production du reblochon, une affaire fait du bruit cette année 2020. Cette affaire a débuté en 2012 lorsque des cas de brucellose sont déclarés dans un cheptel bovin du Grand-Bornand en 2012, entraînant la destruction de toute sa production laitière. Des investigations établissent alors que des bouquetins sauvages, vivant à proximité, sont atteints de brucellose. Afin d'endiguer l'infection, des abattages sélectifs ou massifs de bouquetins, espèce protégée et non chassable, sont organisés par l'Etat. En l'espace de 8 ans, les défenseurs de cet animal sauvage protégé, emblème des Alpes du Nord, ont recensé 482 bouquetins abattus dans le massif, afin de lutter contre le risque de transmission de la bactérie aux nombreux troupeaux ovins et bovins. En 2010, la population française de bouquetins des Alpes était estimée à 9000 individus répartis en 33 populations distinctes.

La préfecture de la Haute-Savoie annonce son projet d'arrêté en avril 2020. Il autorise sur l'ensemble du massif du Bargy la capture, l'euthanasie de bouquetins séropositifs en vue de la constitution d'un noyau sain. Il ordonne le prélèvement de bouquetins présents sur la zone cœur du massif (Petit Bargy, Grand Bargy, Jallouvre Peyre) afin de maîtriser l'enzootie de brucellose au sein de cette population et de ce fait la préserver, dans l'intérêt de la santé publique, ainsi que pour prévenir les dommages à l'élevage et aux filières agricoles de montagne. Cette mesure porte, plus précisément, sur la capture de 150 bouquetins (50 par an) sur l'ensemble du massif, avec euthanasie des animaux testés séropositifs, et le prélèvement de 60 bouquetins (20 par ans) non marqués, dans la zone cœur du massif pour la période 2020-2022 (trois ans).

Cette décision déclenche à nouveau la colère des associations de défense des animaux. Si le Conseil National de la Protection de la Nature a émis un avis favorable à la capture de 150 bouquetins pour la période de 3 ans avec euthanasie uniquement sur les sujets testés séropositifs à la brucellose, il a émis un avis défavorable à la demande d'abattage de 60 bouquetins, sans test au préalable, pour la période de 3 ans dans le massif du Bargy.

Le Conseil National de la Protection de la Nature recommande d'étudier la faisabilité de stopper ou de mieux contrôler le pâturage d'animaux domestiques dans les zones les plus sensibles, car il ressort des cartographies qu'une partie des troupeaux pâture en zone à risque.

B. Origine et répartition française (ONCFS, Enquêtes Ongulés de montagnes, 2011)

Apparu en France au début de la glaciation du Riss, 300 000 ans avant notre ère, le bouquetin des Alpes est devenu abondant au Würm (-80 000 à -10 000 ans) d'après les nombreux vestiges et représentations que l'on retrouve dans les sites préhistoriques du Moustérien au Magdalénien. Occupant d'abord les Alpes, le Massif Central et tout le nord du pays, sa répartition régresse ensuite aux Alpes. Au début du XIX^{ème} siècles, on ne compte plus que quelques dizaines de spécimens dans le massif du Grand Paradis en Italie, ce déclin est lié au développement des armes lors de l'époque moderne. Ce noyau va alors être à l'origine des populations réintroduites dans le Piémont Italien, en Suisse, en Autriche, puis en Yougoslavie.

En 1950, on trouvait des bouquetins français uniquement en Vanoise (noyaux indigènes en Haute-Maurienne et en Haute-Tarentaise), dans le Mercantour (migrations saisonnières provenant de la population italienne réintroduite en 1920-1930 dans le massif de l'Argentera). Depuis 1959, les opérations de réintroduction et la création d'espaces protégés permettent la restauration des populations.

La première réintroduction française a eu lieu dans les Cerces (Haute-Alpes) en 1959 et en 1960. Entre 1960-1965, des populations migrent du noyau de Haute-Maurienne vers le Massif des Encombres (73). Des réintroductions ont ensuite eu lieu dans les Aravis (73) en 1967, à Arve et Giffre (74) et à Champagny-Peisey (73), en 1969. La même année, des populations italiennes migrent dans le massif du Carro (73). On retrouve alors le bouquetin des Alpes en Haute-Savoie, Savoie, Haute-Alpes, et Alpes-Maritimes.

Entre 1971-1980, on compte six nouvelles populations en Haute-Savoie, toutes issues de réintroductions. La population est alors toujours très faible dans la partie centrale des Alpes françaises avec seulement la population des Cerces (05), entre les deux Savoie, au nord et les Alpes Maritimes, au sud.

C'est entre 1980-1990 que cette lacune se comble. On compte alors neuf nouvelles colonies : cinq résultent de réintroduction (dans le massif de Belledonne (38), aux Tour du Lac d'Allos (04 et 06), dans le Vercors (26), l'Oisans (38), et la haute vallée du Bachelard (04)) et quatre sont issues de migrations (Les Roches (73), Saissière-Prariond (73), le Queyas oriental (05) et Tavel (06)).



FIGURE 2 AIRE DE REPARTITION DU BOUQUETIN DES ALPES EN FRANCE, SITUATION EN 1994 (ONCFS, ENQUETES ONGULES DE MONTAGNE 2011)

En 1994, la population française de bouquetins des Alpes est composée de 38 zones de présence, répartis dans les 7 départements cités plus haut (voir **Figure 2**). Elle s'étend sur 1662 km² et concerne 160 communes.

De 1995 à 2005, l'aire de répartition de l'espèce s'est accrue de 600 km², l'essentiel de cet accroissement s'est effectué dans les Hautes-Alpes (279km²), et en Savoie (212 km²). Trois nouvelles réintroductions ont été effectuées durant cette période : à Saint-Ours (04), dans les gorges de la Bourne (38 et 26), et dans le massif de Gialorgues-Mounier (06). Deux colonies sont apparues de façon naturelle : dans la Haute-Ubaye (04), et dans le massif de l'Autaret (06). Dans l'Isère, deux populations ont disparu : du Taillefer et de La Roche.

Entre 2005 et 2010, les populations de bouquetins ont encore gagné 216 km² d'aire de répartition par l'extension de l'aire occupée par des populations : 75 de Savoie, 54 des Alpes Maritimes et 32 des Alpes de Haute-Provence, et la création de nouvelles colonies en Chartreuse (38 et 73), dans les massifs de l'Estrop (04) et des Sagnes (04) et des Aiguilles de Pelens (06 et 04).

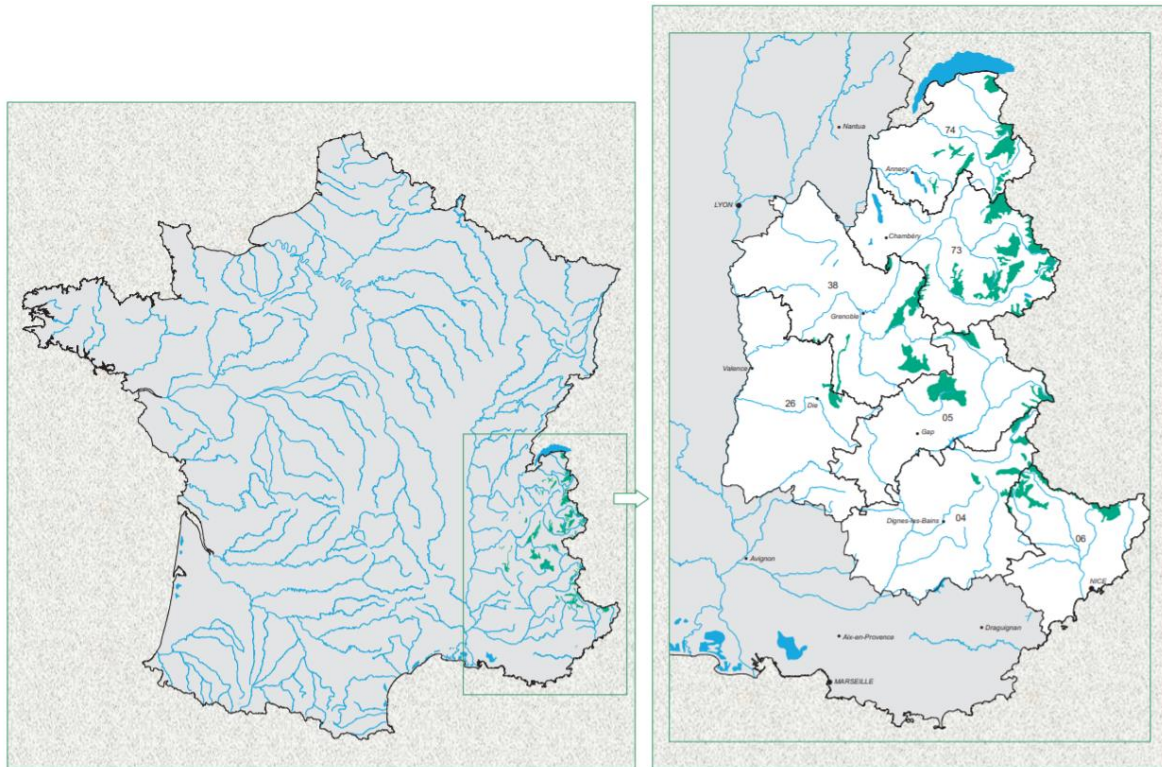


FIGURE 3 AIRE DE REPARTITION DU BOUQUETIN DES ALPES EN FRANCE, SITUATION EN 2010 (ONCFS, ENQUETES ONGULES DE MONTAGNE 2011)

En 2010 en France, le bouquetin des Alpes est présent dans 7 départements alpins (**Figure 3**) : la Haute-Savoie (74), la Savoie (73), l'Isère (38), la Drôme (26), les Hautes-Alpes (05), les Alpes de Haute-Provence (04), et les Alpes-Maritimes (06). Son aire de distribution couvre 2480 km², sur 197 communes du massif alpin, elle est composée de 44 zones de présence qui constituent 33 populations différentes.

C. Statut réglementaire

Le bouquetin est aujourd'hui classé comme espèce protégée au niveau national (arrêté du 17.04.1981). En 1963, le Parc Naturel de la Vanoise a été créé (premier parc national français) afin de protéger cette espèce (Cruveille et al., 1992). On le retrouve aujourd'hui en grande majorité dans des espaces protégés (parcs nationaux et régionaux, réserves naturelles, réserves de chasse et de faune sauvage). Le Ministère de l'Environnement et le Comité national de la protection de la nature ont adopté, le 17 février 1993, une série de recommandations classées sous forme de « Charte pour la réintroduction du bouquetin en France ». Les campagnes de réintroduction s'appuient donc sur cette charte et font l'objet d'un dossier de candidature auprès du Ministère de l'Environnement.

D. Morphologie et distinction individuelle



FIGURE 4 DIMORPHISME SEXUEL DU BOUQUETIN DES ALPES (CATUSSE ET AL., 1996)

Le bouquetin des Alpes présente un dimorphisme sexuel très prononcé. Les mâles et les femelles se distinguent par plusieurs critères : taille et poids, couleur du pelage et port d'une barbiche chez le mâle, longueur et poids de leur cornes (voir **Figure 4**). Les mâles peuvent peser 2 fois plus que les femelles et portent des cornes bien plus longues (Gauthier et al., 1991).

Le mâle est appelé bouc, la femelle est appelée étagne. Le mâle est long de 1,10m à 1,60m tandis que la femelle ne dépasse généralement pas 1,30m de long. Le mâle pèse entre 65 et 100 kg et la femelle seulement entre 30 et 50 kg. La hauteur au garrot du mâle peut aller jusque 90 cm et chez la femelle jusque 78 cm (Catusse et al., 1996).

Le pelage d'été du mâle adulte est gris fer sauf le ventre qui est parfois blanc, le dessus de la queue brun marron, les membres et la bande dorsale médiane sont brun plus foncé à noirâtre. La robe des femelles est, de toute saison, plus claire que celle du mâle. Elle est beige jaunâtre ou châtain fauve, à l'exception du ventre qui est blanc. Les membres et la bande dorsale, si elle existe, sont un peu plus foncé. En hiver, la femelle est légèrement plus sombre. La robe des jeunes bouquetins est encore plus claire que celle des femelles (voir **figure 5**). Les deux muent annuellement au printemps (Michallet et al., 1994).



FIGURE 5 JEUNE BOUQUETIN DES ALPES (ONCFS.GOUV.FR)

Le principal critère de détermination du sexe est la taille et la morphologie des cornes. Les deux sexes portent des cornes, cependant les cornes du bouc présentent des nodosités ou bourrelets de parure sur la face antérieure (**Figure 6**). Elles peuvent atteindre 1m de long et peuvent peser jusque 5 kg la paire. Les cornes de l'étagne sont beaucoup plus modestes que celle du bouc et ne présentent pas de vraies nodosités. Leur taille ne dépasse pas 30 cm et leur poids 300 g. Cependant, il peut y avoir confusion entre les jeunes mâles âgés de 2-3 ans et les femelles (même longueur de cornes). Le critère de distinction le plus fiable est alors l'épaisseur des cornes à la base (diamètre supérieur à 5 cm pour le mâle) (Michallet et al., 1994).

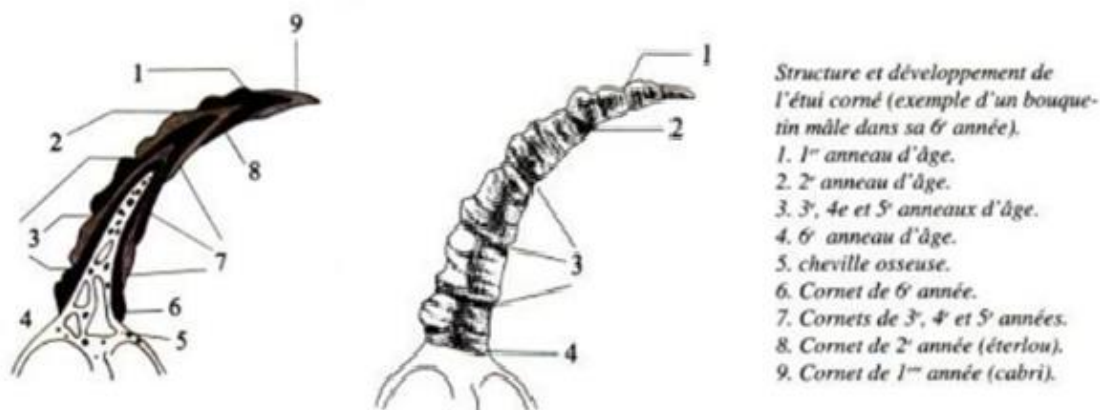


FIGURE 6 MORPHOLOGIE DES CORNES (CATUSSE ET AL., 1996)

La détermination de l'âge, quel que soit le sexe, peut se faire par les cornes à partir du nombre de sillons circulaires qui sont visibles sur la partie antérieure de la corne, ils indiquent exactement le nombre d'années de vie de l'animal. Chez les sujets mâles âgés, il arrive parfois que les sillons soient effacés sous l'effet de l'usure, particulièrement le sillon de la première année. L'évaluation de l'âge chez les femelles âgées peut être parfois difficile car les derniers

sillons sont très étroits (de l'ordre du millimètre). La première classe d'âge rassemble les sujets de moins d'un an de vie, et il est difficile de différencier les deux sexes à cet âge, les sujets sont de petite taille, leur silhouette est infantile et leurs cornes ne dépassent pas 15 cm de longueur. Il est plus aisé de différencier les deux sexes à partir de la deuxième année (Michallet et al., 1994).

Il est également possible de déterminer l'âge en se basant sur l'analyse des mâchoires (**Figure 7**). Les bouquetins n'ont pas d'incisives à la mâchoire supérieure. La chronologie du remplacement des incisives de lait de la mâchoire inférieure, qui ont une forme de grain de riz, par les incisives définitives remplacées au plus tard à l'âge de 4 ans, permet de déterminer l'âge. Cette méthode est moins fiable que l'analyse des cornes à cause d'une forte variabilité individuelle (Michallet et al. 1994).

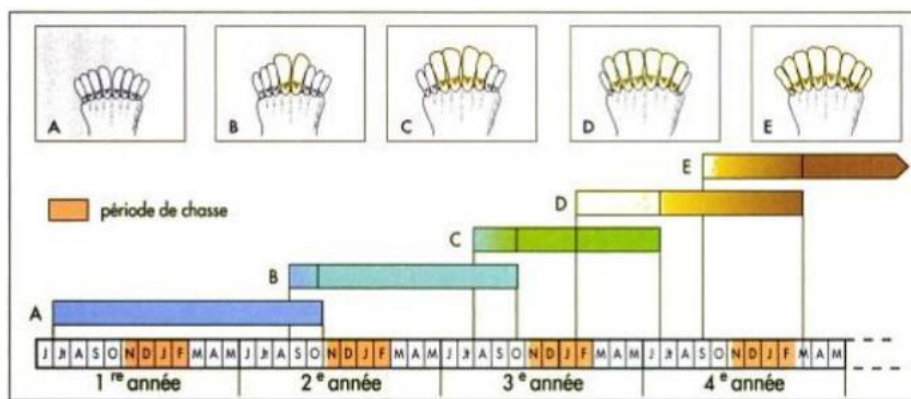


FIGURE 7 DETERMINATION DE L'AGE PAR LES INCISIVES (CATUSSE ET AL., 1996)

Les bouquetins possèdent des membres puissants et des sabots pourvus d'une sole très large et élastique qui leur permettent de se déplacer avec aisance dans les rochers.

E. Biologie

1) Habitat et utilisation de l'espace

Toute saison confondue, le bouquetin des Alpes a une préférence pour les falaises et les pentes rocheuses escarpées. Il tolère de fortes variations d'altitude, allant de fonds de vallée à des altitudes pouvant atteindre 3500 m (Choisy, 1990 a et b). Il préfère les milieux ouverts. En effet cet animal a un besoin considérable d'espace étendu, en particulier les bouquetins mâles (Terrier et al., 1994 ; Michallet et al., 1994). Pour une population de 100 individus, le domaine vital s'étend sur 22 km² comprenant des zones de 16 km² pour l'été et l'automne, 8 à 9 km² pour le printemps, et des zones plus restreintes pour l'hiver de 5 km² (Catusse et al., 1996).

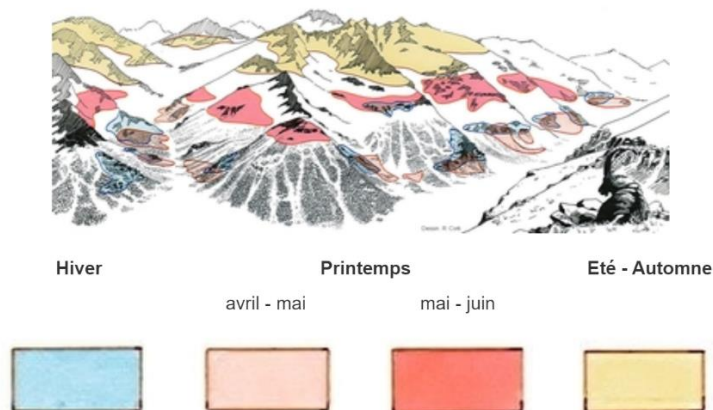


FIGURE 8 DOMAINE D'HABITAT DU BOUQUETIN EN FONCTION DE LA SAISON (ONCFS.GOUV.FR)

Son domaine vital est donc réparti en trois quartiers saisonniers : celui d'hiver et de rut, fréquenté surtout de mi-octobre à mi-mars, celui de printemps fréquenté d'avril à juin et celui d'été de mi-juin à mi-octobre (voir **Figure 8**). En hiver, le quartier peut être restreint, le troupeau privilégie les zones non enneigées ou qui se déneigent rapidement c'est-à-dire de forte pente, souvent rocheuse et orienté vers le Sud. Les couloirs d'avalanches offrent l'alimentation nécessaire une fois que la neige a coulé. Au printemps, les altitudes sont les plus basses et le bouquetin recherche la nouvelle pousse d'herbe. Fin du printemps et début de l'été, il gagne les zones d'altitude plus haute offrant une diversité de relief et lui permettant de s'isoler des fortes chaleurs estivales (Terrier et al., 1994).

Son domaine vital peut être discontinu et les différents quartiers peuvent être séparés de plusieurs kilomètres, souvent par des crêtes rocheuses. Lorsque ces quartiers saisonniers sont proches l'un de l'autre, les animaux sont placés dans un contexte favorisant leur expansion démographique et géographique.

Le développement des infrastructures liées aux domaines skiables peut être à l'origine du cloisonnement des quartiers saisonniers pouvant être défavorable pour le fonctionnement d'une population (Toïgo et al. 2002). Dans les parcs et les réserves naturelles, le dérangement par les constructions humaines est quasiment inexistant. Il peut aussi exister des interactions au niveau des zones spatiales et de l'alimentation au cours des estives entre ovins domestiques et bouquetins, liée à l'utilisation de certaines zones par les troupeaux domestiques et donc de l'alimentation présente. Le pâturage d'ovin en estive peut alors avoir un impact en exploitant le quartier de printemps et d'été et en appauvrissant le milieu, ce qui force les bouquetins à rechercher des quartiers plus éloignés. Toutefois, cela est peu marqué car les utilisations des quartiers sont très différentes entre animaux domestiques et sauvages.

Il peut s'adapter aux fortes précipitations des Alpes du Nord et aux conditions climatiques méridionales des Alpes du Sud.

La connaissance des stratégies d'occupation de l'espace demeure très importante dans la gestion des populations. Il est essentiel de combiner les connaissances sur l'habitat avec le comportement alimentaire des troupeaux afin de préserver leur qualité de vie et d'assurer l'expansion démographique des populations sur une zone.

2) Alimentation

Les plantes herbacées (graminées particulièrement) sont la base de l'alimentation des bouquetins. Cependant ils sont très opportunistes quant aux espèces de plantes qu'ils sélectionnent.

Le régime alimentaire varie en fonction des saisons. Au printemps et en été, les bouquetins s'alimentent sur les landes et sur les pelouses afin de trouver des plantes au jeune stade de développement (Garrel, 2000).

En hiver, la nourriture est moins abondante et moins riche et souvent elle ne couvre pas tous les besoins énergétiques des animaux. Ils puisent alors dans leur réserve de graisse. Ils se contentent alors d'herbacées sèches, de bourgeons et de rameaux de diverses essences forestières (bouleaux, hêtres), de lichens et de mousses (Catusse et al., 1996).

Globalement, le bouquetin recherche des aliments riches en fibres et comprenant moins de protéines par rapport au régime alimentaire du chamois (ongulé avec lequel il partage le territoire).

3) Organisation sociale et relation avec les autres ongulés

Généralement, les bouquetins vivent en hardes de taille et de composition variables, basées essentiellement sur une ségrégation sexuelle. Les plus grandes hardes sont constituées de femelles suitées. Des nurseries (groupes contenant plus de cabris que d'étagnes) se forment parfois (Toïgo et al, 1995).

Le bouquetin a un rythme d'activité variable suivant les saisons, la disponibilité alimentaire, les conditions climatiques. Le rythme d'activité quotidien est variable selon le sexe et selon l'âge. Les mâles les plus âgés développent des séquences d'activité assez régulières, présentant 2 pics sur la journée. Le reste de la journée est consacré au repos. Les étagnes, les éterlous et les éterles ont un rythme moins marqué. L'alimentation se déroule tout au long de la journée à intervalle plus courts.

Le bouquetin partage souvent son territoire avec le chamois. La proximité des deux est souvent observée tout au long de l'année mais on constate uniquement des comportements de dominance en faveur du bouquetin. Leur relation est une tolérance réciproque sans affinité. Ils occupent souvent les mêmes quartiers refuges en hiver et au début du printemps. Dans certains

site (de moyennes montagnes : massif du Vercors, des Encombres) il peut côtoyer le mouflon, le cerf, le sanglier et le chevreuil.

On peut constater des interactions au niveau de l'occupation spatiale et de l'utilisation des ressources alimentaires en cours d'estive entre les ovins et les caprins domestiques avec les bouquetins. Ces relations semblent peu marquées compte tenu des différences d'utilisations des quartiers saisonniers. Cependant, la conduite de troupeau en estive perturbe tout de même la faune sauvage et s'ajoutent un risque de transmission parasitaire par les ovins domestiques.

4) Reproduction

Le mâle est polygame. La maturité sexuelle est atteinte vers un an et demi mais la reproduction effective est plus tardive du fait de la compétition des mâles (Toïgo et al. 1998).

La femelle est polyoestrienne saisonnière. L'âge des primipares est variable selon les capacités d'accueil du milieu. (Gauthier et al., 1991). Concernant les populations nouvellement introduites en milieu favorable, les femelles font leur premier cabri à 2 ans, avec un taux de reproduction atteignant 0,8 à 1 cabri/an. Dans les populations plus anciennes dont les effectifs stagnent, les femelles font leur premier cabri à 3-4 ans avec un taux de reproduction de 0,4 à 0,5 cabri/an.

La période d'accouplement s'étale de fin novembre à mi-janvier. La gestation dure 165 à 170 jours. La période de mise bas va donc de fin mai à mi-juillet. Les femelles font un seul petit par porté, les gestations gémellaires sont rares. Le cabri commence à s'alimenter de façon autonome dès la 3^{ème} ou 4^{ème} semaine mais continue à téter très tard (jusqu'à 1 an).

F. Pathologies du bouquetin

En 1996, Catusse et al. affirment que le bouquetin est sensible à quelques maladies. Les pleuropneumonies sont très contagieuses et influent la dynamique des populations (par exemple dans les populations de Vanoise et Grand Paradis, 1976-1977 ; Grisons, 1987-1988, Vanoise dans les années 2010). Le bouquetin peut être atteint par une kérato-conjonctivite mais l'impact est mineur.

En 1945, en Suisse, la paratuberculose a été responsable du décès de plusieurs sujets maintenus en captivité dans des parcs. L'incidence de la paratuberculose en France est cependant minime. Des enquêtes sanitaires ont révélé la circulation de souche responsable de chlamydie dans plusieurs populations françaises en 1986, aucun impact clinique n'a cependant été associé.

On sait que, depuis 2012, les bouquetins du Massif du Bargy en Haute-Savoie sont victimes d'une épizootie de brucellose (maladie abortive). En 2017, le préfet de la Haute-Savoie

préparait un arrêté d'abattage de vingt bouquetins maximums sur le Massif, dans le cadre de l'éradication de la brucellose. Et encore en 2019, le préfet de Haute-Savoie projette une nouvelle campagne de captures, et de prélèvements de bouquetins. En effet, la population du Bargy s'est récemment avéré contaminé par la brucellose, mais les conséquences sur la dynamique des populations n'ont pas encore été identifiées.

Parmi les maladies parasitaires, il faut citer la gale sarcoptique, parfois très grave dans les populations à forte densité en raison de sa grande contagiosité. Les populations sont décimées et ne se reconstituent que très lentement (par exemple les populations de bouquetins des Alpes du Parc national du Triglav en Slovénie et population de bouquetins d'Espagne de Cazorla-Segura).

Les endoparasites sont fréquents chez le bouquetin. Des Protozoaires (coccidies, sarcosporidies...) et des Helminthes (douve, ténias, strongles respiratoires et digestifs...) sont souvent rencontrés. Ils sont rarement associés à une pathologie mais semblent plutôt procéder d'un équilibre hôte-parasite (Catusse et al., 1996).

Synthèse sur le bouquetin des Alpes

Le bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*) est une espèce protégée en France et présent sur l'ensemble du massif des Alpes.

Sachant qu'à la fin du XIX^{ème} siècle, seuls quelques individus étaient encore représentatifs de son espèce, plusieurs vagues de réintroduction entre 1959 et 2010, ont fortement contribué à l'élargissement de son aire de distribution, qui compte aujourd'hui 197 communes sur le massif alpin.

Le dimorphisme sexuel est très prononcé chez cette espèce notamment grâce à la morphologie des cornes. Elles-mêmes peuvent aussi déterminer l'âge de l'individu grâce au nombre de sillons circulaires présents. Son domaine vital varie en fonction de la saison, mais globalement, le bouquetin préfère les falaises et les pentes rocheuses.

Son régime alimentaire varie en fonction des saisons mais il se nourrit principalement de plantes herbacées. Les bouquetins vivent en hardes de mâles, de femelles et de petits. Les femelles mettent bas de fin mai à mi-juillet.

Plusieurs pathologies ont influencé la dynamique des populations de bouquetins, notamment la pleuropneumonie contagieuse, la paratuberculose, la brucellose. Les maladies parasitaires sont fréquentes chez le bouquetin des Alpes et on peut rencontrer plusieurs clades d'endoparasites responsables d'infestation du tube digestif, notamment.

II. Les endoparasites du bouquetin des Alpes

A. Généralités

Les parasites internes du bouquetin sont variés et peuvent être des helminthes (des nématodes, des trématodes, des cestodes) et des protozoaires (voir **Figure 9**). Les principaux helminthes sont regroupés en vers ronds (les nématodes) et en vers plats (les cestodes et les trématodes). Les vers ronds sont majoritairement les « strongles », pouvant être digestifs (*Haemonchus contortus*., *Trichostrongylus* spp., *Teladorsagia* spp., *Nematodirus* spp., *Cooperia surnabada*, *Oesophagostomum venulosum*, *Trichuris* spp., ...) ou pulmonaires (*Muellerius* spp., *Protostrongylus* spp.). Les vers plats sont soit des cestodes (*Taenia* spp, *Echinococcus granulosus*, *Moniezia* spp.), soit des Trématodes (*Fasciola hepatica*, *Dicrocoelium dentriticum*).

Les différents bouquetins ne sont, cependant, pas tous infestés de la même manière. Plusieurs paramètres sont à considérer dans l'étude de la communauté de parasites présents chez un individu donné. Des études récentes sur le bouquetin montrent l'influence potentielle de facteurs tels que le sexe, le site d'étude et la saison sur les résultats parasitologiques (Marreros et al., 2012).

Le sexe du ruminant et l'état physiologique doivent être pris en compte. En effet, on sait aussi que lorsque les brebis ont acquis une immunité contre l'infection par les nématodes, elles ont tendance à la perdre au moment de la mise bas et pendant la lactation (Barger, 1993), qui sont des périodes de perte de l'équilibre entre l'hôte et les parasites. L'état physiologique est donc aussi un paramètre à considérer.

L'âge du bouquetin est un facteur de variation important quant à la quantification des parasites. Il est connu qu'en élevage, une immunité acquise se met en place chez les individus de bovins et d'ovins plus âgés. Les jeunes animaux sont donc les plus sensibles. Des symptômes peuvent être visibles et une mortalité sera observée. Dans ces cas, l'équilibre de l'hôte avec les parasites ne sera pas encore stable, et pourra facilement être perturbé par un manque de nourriture par exemple (Marreros et al. 2012).

Concernant la fluctuation saisonnière, des études (Zaffaroni et al. 1999) suggèrent que des facteurs saisonniers déterminent la composition de la communauté de nématodes chez les populations de bouquetins.

Le parasitisme chez les espèces sauvages ne doit pas être interprété comme le parasitisme en élevage de bovins ou d'ovins. Il est essentiel de préciser que des infestations pouvant paraître massives sur des espèces domestiques sont tout à fait tolérées par les ongulés sauvages. (Gibert, 2018). Les conséquences du parasitisme et l'impact sur la santé des ruminants sauvages, notamment le bouquetin, doivent être considérées différemment par

rapport aux espèces domestiques. Dans des troupeaux sauvages, la baisse de performances au niveau de la production ne sera pas un marqueur de parasitisme, d'autres paramètres seront à prendre en compte.

Marrerros et al. (2012), analysent les échantillons fécaux de 148 bouquetins collectés entre 2006 et 2008 dans deux colonies suisses différentes, à savoir le Capeau-Moine dans le canton de Vaud, et Albris dans le canton des Grisons. Ils montrent que les parasites internes les plus prévalents, chez ces bouquetins étaient *Eimeria* spp., *Nematodirus* / *Marshallagia* spp. et *Muellerius* spp. Leurs résultats étaient conformes à de plus anciennes études qui comptaient la charge parasitaire chez des adultes bouquetins des Alpes lors d'examen post mortem (Prosl et al., 1984, Prud'homme et al., 1991, Lanfranchi et al., 1995, Manfredi et al., 1996). Le but de leur étude était de fournir des données de référence de la population d'endoparasites et du niveau de parasitisme chez les bouquetins des Alpes en liberté par des méthodes coprologiques classiques. Comme la population d'endoparasites peut être influencée par le site d'étude et la saison, ils ont considéré deux colonies suisses et des prélèvements sur plusieurs années.

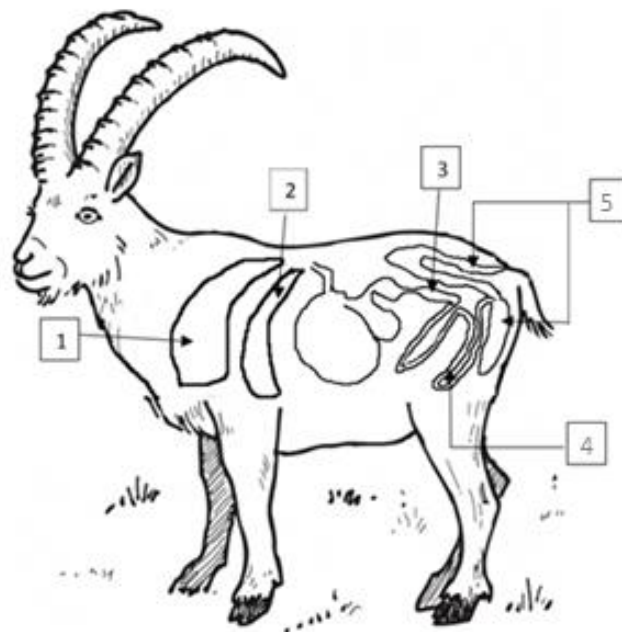


FIGURE 9 ENDOPARASITES RETROUVES CHEZ LE BOUQUETIN, EN FONCTION DE LEUR LOCALISATION DANS L'ORGANISME (SOURCE PERSONNELLE)

Légende Figure 9 :

1 – Poumons : *Protostrongylus* spp., *Cystocaulus* spp., *Spiculocaulus austriacus*, *Neoststrongylus linearis*, *Muellerius* spp.

2 – Foie : *Fasciola hepatica*, *Dicrocoelium dendriticum*

3 – Abomasum : *Ostertagia* spp., *Teladorsagia* spp., *Haemonchus contortus*, *Spiculoptera* spp., *Trichostrongylus axei*, *Marshallagia marshalli*

4 – Intestin grêle : *Trichostrongylus* spp., *Nematodirus* spp., *Cooperia surnabada.*, *Moniezia* spp. *Eimeria* spp.

5 – Côlon/Caecum : *Chabertia ovina*, *Trichuris* spp., *Oesophagostomum venulosum*, *Skrjabinema* spp.

Plusieurs études décrivent une forte prévalence de strongles gastro-intestinaux sur le bouquetin, dans lesquelles sont fréquemment retrouvées *Nematodirus/Marschallagia* spp. et de nombreuses autres espèces parasites du tube digestif (Couturier, 1963, Bouvier et al., 1963, Balbo et al., 1978, Lanfranchi et al., 1992 et 1995, Zaffaroni et al., 1999 et 2000).

B. Les Nématodes

Les Nématodes sont des vers ronds qui peuvent notamment parasiter les voies digestives et les voies respiratoires des ruminants. Parmi ces nématodes, on retrouve de nombreuses espèces de l'ordre des Strongylida (communément appelés « strongles ») qui colonisent la caillette, l'intestin grêle ou le colon, et les poumons.

1) Les nématodes digestifs

Les nématodes digestifs font l'objet de nombreuses études coproscopiques et/ou examen post-mortem chez les ruminants sauvages, notamment le bouquetin. En effet, ils sont importants, d'un point de vue sanitaire, et leurs effets pathogènes sont considérables.

Certaines espèces dites généralistes, en particulier *Haemonchus contortus* et *Trichostrongylus axei*, semblent être les plus importantes d'un point de vue sanitaire en raison de leur adaptabilité à différents hôtes et de leurs effets pathogènes potentiels (Zaffaroni et al. 1999).

a. Présentation générale des strongles digestifs

Le cycle de vie (**Figure 10**) des strongles gastro-intestinaux se déroule en deux phases. Il n'implique qu'un seul hôte : cycle monoxène, sans hôte intermédiaire. Les œufs sont pondus par les vers femelles dans les fèces des animaux. La première phase dite « phase libre » se

déroule dans l'environnement. Après éclosion, les stades larvaires (L1 puis L2) se développent avant d'aboutir à la larve infestante, la larve L3 (larve engainée dans l'exuvie de L2).

La seconde phase dite « phase parasitaire » débute par l'ingestion des larves L3 par les animaux. Les larves migrent alors vers la muqueuse digestive (estomac, intestin ou colon selon l'espèce), où se déroulera l'évolution en larves L4. Lors de cette évolution, les larves perdent leur gaine par l'action de sucs digestifs et d'enzymes.

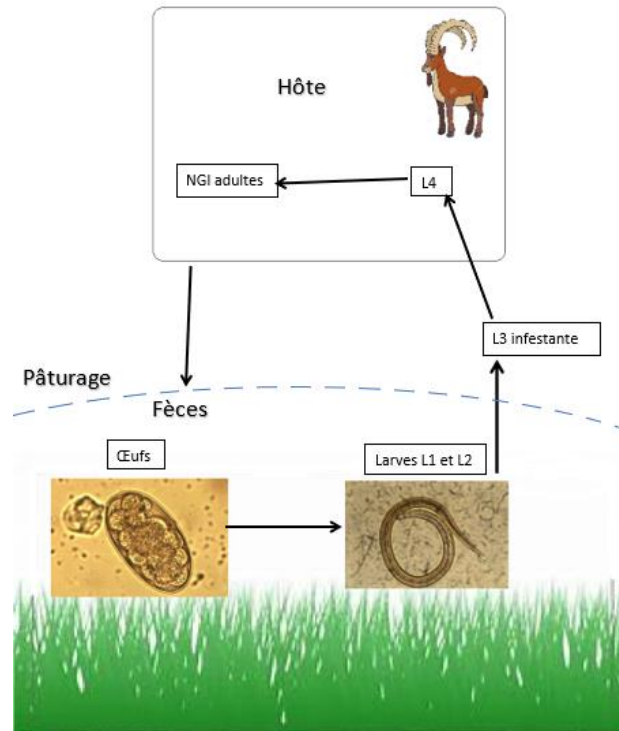


FIGURE 10 SCHEME GENERAL DU CYCLE BIOLOGIQUE DES NEMATODES GASTRO-INTESTINAUX (NGI)
(SOURCE PERSONNELLE)

Au stade L4, une période de latence, appelée l'hypobiose, peut avoir lieu (selon l'espèce de strongles et selon les conditions environnementales extérieures). Le stade pré-adulte est ensuite atteint, puis l'adulte avec la maturité sexuelle. Le ver femelle pond alors ses œufs (environ 10 000 par jour par femelle pour *Haemonchus contortus*) dans la lumière du tube digestif, qui sont excrétés avec les fèces de l'hôte (voir **figure 11**).

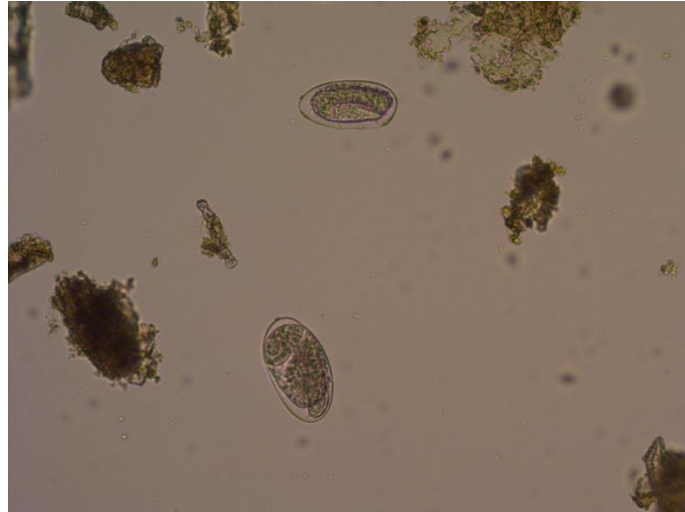


FIGURE 11 OEUFS DE STRONGLES DIGESTIFS (COPROSCOPIE SIMPLE, OBSERVATION AU MO, GROSSISSEMENT X40) (SOURCE PERSONNELLE)

Ce cycle peut légèrement varier d'une espèce à l'autre. Pour les espèces du genre *Nematodirus*, le développement des larves est très lent, il peut prendre jusqu'à deux mois dans les climats tempérés. Il dépend de l'humidité ambiante et de la température. Lors des mues, la cuticule et la larve restent à l'intérieur de l'œuf. Ainsi les larves L3 de *Nematodirus* spp. demeurent à l'intérieur de la coquille, les protégeant contre des conditions environnementales défavorables. La coproculture parasitaire consiste à faire évoluer des œufs présents dans les fèces en larves L3. Ainsi, en raison de ces deux particularités (développement larvaire très lent et ayant lieu dans l'œuf), les larves de *Nematodirus* spp. ne sont pas isolées lors de coproculture durant 3 semaines.

La durée du cycle biologique varie en fonction de l'espèce de NGI (voir **Tableau I** pour les principales espèces) et des conditions environnementales. Pour les genres *Haemonchus*. et *Trichostrongylus*, les larves infestantes peuvent être détectées sur le pâturage dès le 8^{ème} jour après l'excrétion des œufs, mais leur abondance est maximale entre le 14^{ème} et 21^{ème} jour. La rapidité de développement de l'œuf à la larve L3 ainsi que leur survie dans le milieu extérieur dépendent de plusieurs paramètres : la température, l'hygrométrie, et l'oxygénation. Selon l'espèce, les exigences sont différentes : les œufs et les larves d'*Ostertagia ostertagi* sont très résistants au froid d'où leur survie même sur des pâturages en altitude. *Haemonchus contortus* exige une température assez élevée et l'humidité est essentielle pour son développement.

La durée de la période pré-patente (de l'ingestion des larves à l'expulsion des premiers œufs dans les fèces) est de l'ordre de 2 à 3 semaines. La phase parasite (phase interne), peut cependant durer plusieurs mois, en cas d'hypobiose, et elle est influencée par une série de facteurs environnementaux et immunologiques (climat, réponse de l'animal à l'infestation, etc, d'après Cabaret et al, 1998 ; Lefevre et al., 2003). La larve peut subsister ainsi plusieurs mois dans la muqueuse abomasale avant de reprendre son cycle.

Principaux SGI	Intervalle œufs-L3 (phase externe)	Période pré-patente	Survie de L3
Haemonchus contortus	3 à 16 jours	2 à 3 semaines	L3 sensible à la sécheresse et au froid
Teladorsagia circumcincta	6 à 28 jours	idem	L3 résistante au froid, plusieurs mois de survie
Trichostrongylus colubriformis	4 jours à 2 mois	idem	L3 résistante au froid, plusieurs mois de survie

TABLEAU I CARACTERISTIQUES DE 3 ESPECES PRINCIPALES DE SGI (BELANGER ET AL., 2017)

Comme vu sur la **figure 11**, l'œuf de strongles est ellipsoïde, il est dépourvu de bouchon polaire et non operculé. Sa paroi est mince et contient une morula. L'œuf de Strongle digestif mesure en moyenne 80-100 x 40-50 µm. Il est à différencier de celui de *Nematodirus* (deux fois plus grand). L'identification d'une espèce de strongle digestif à partir de son œuf est possible mais très délicate.

b. Espèces retrouvées dans le tube digestif du bouquetin

Différentes espèces sont retrouvées dans le tube digestif des bouquetins et peuvent causer, sur certains individus, une altération de l'état général, une moindre production laitière des femelles, quelques diarrhées, mais en général sans gravité. (Gibert, 2018) Les espèces de strongles digestifs retrouvés varient dans leur pathogénicité, leur épidémiologie, et les interactions avec leurs hôtes sont souvent mal comprises.

En 2007, les genres identifiés par Senn, chez des bouquetins de la colonie de Cape-au-Moine par culture de larves L3 à partir d'échantillon de fèces puis PCR successives, sont les suivantes : *Ostertagia* et *Teladorsagia*, *Haemonchus* dans la caillette, *Trichostrongylus* et *Nematodirus* dans l'intestin grêle, et *Charbertia* dans le côlon. Le **tableau II** résume les espèces de SD retrouvés dans le tube digestif du bouquetins (Senn, 2007).

Dans l'abomasum	Dans l'intestin grêle	Dans le côlon et caecum
<i>Ostertagia</i> spp. <i>Teladorsagia</i> spp. <i>Haemonchus contortus</i> <i>Spiculopteragia</i> spp. <i>Trichostrongylus axei</i> <i>Marshallagia</i>	<i>Trichostrongylus</i> spp. <i>Nematodirus</i> spp. <i>Cooperia surnabada</i> .	<i>Chabertia. ovina</i> <i>Trichuris</i> spp. <i>Oesophagostomum venulosum</i>

TABLEAU II GENRES DE NEMATODES GASTRO-INTESTINAUX RETROUVES DANS LE TUBE DIGESTIF DES BOUQUETINS (SENN, 2007)

i. Dans l'abomasum

Grâce à des comptages de strongles digestifs retrouvés chez des adultes bouquetins en post-mortem, Lanfranchi et al. 1992 ont identifié (dans une population de bouquetin des Alpes d'Albris) diverses espèces des genres *Ostertagia*, *Haemonchus*, nématodes qui parasitent l'abomasum. Le **tableau III** résume les espèces retrouvées dans l'abomasum (Lanfranchi et al., 1992).

Espèces dans l'abomasum
<i>Ostertagia ostertagi</i> <i>Ostertagia lyrata</i> <i>Ostertagia pinnata</i> <i>Ostertagia leptospicularis</i> <i>Teladorsagia circumcincta</i> <i>T. trifurcata</i> <i>Marshallagia marschalli</i> <i>M. occidentalis</i> <i>Trichostrongylus axei</i> <i>Haemonchus contortus</i> <i>Spiculopteragia</i> spp. (Senn, 2007)

TABLEAU III NEMATODES DIGESTIFS DE L'ABOMASUM (LANFRANCHI ET AL., 1992)

Les espèces de la **sous-famille des Ostertaginae** forment un groupe vaste et complexe. (Taylor et al, 2016). Certains noms d'espèces sont considérés comme synonymes et le polymorphisme des espèces est important. Les adultes sont de minces vers brun rougeâtre atteignant 1,0 cm de long, apparaissant à la surface de la muqueuse abomasale et ne sont visibles qu'à l'inspection rapprochée. Ils possèdent une courte cavité buccale et une très petite paire de papilles cervicales. Les spicules courtes sont bruns et se terminent en deux ou trois processus, selon l'espèce. Chez la femelle, la vulve peut être recouverte d'un lambeau ou peut être absent et le bout de la queue est annulé. Les stades larvaires se produisent dans les glandes gastriques et ne peuvent être vus au microscope qu'après un traitement de la muqueuse gastrique. La différenciation des espèces est généralement basée sur la structure des spicules mâles. Ces vers se produisent chez les bovins, les moutons et autres ruminants. La répartition est mondiale. Concernant le cycle de vie, il n'existe pas de variation considérable avec le cycle général des strongles digestifs étudié précédemment. Les adultes du genre *Ostertagia* sont peu pathogènes. Cependant une diarrhée parfois mortelle peut survenir chez des animaux massivement parasités lors de la sortie simultanée des larves L4 de l'hypobiose.

Les adultes de la **sous-famille des Haemonchinae** sont facilement identifiables en raison de leur emplacement spécifique dans la caillette et leur grande taille (2,0–3,0 cm). A l'état frais, les spécimens femelles ont des ovaires blancs s'enroulant en spirale autour de l'intestin rempli de sang. La cavité buccale est petite et contient une petite dent en forme de lancette. Le corps antérieur possède des papilles cervicales proéminentes (Taylor et al., 2016). *Haemonchus* est très pathogène. Le ver adulte est hématophage, il se fixe à la muqueuse de la caillette pour son repas puis s'y détache, y laissant des lésions hémorragiques punctiformes qui peuvent être oedémateuse. Une infestation massive d'*Haemonchus* provoque donc une anémie sévère, mortelle pour de jeunes animaux (chez les jeunes isards). L'autre signe clinique d'une infestation massive est une hypoprotéinémie (se manifestant par un œdème sous-maxillaire. Les vers peuvent aussi être libre dans la lumière. *Haemonchus contortus* est principalement un parasite des ovins et des caprins. Les vers femelles mesurent 18-30 mm de long et sont facilement reconnaissables grâce aux ovaires blancs et utérus se tordant sur toute la longueur du ver autour d'un intestin rempli de sang rouge. Les mâles mesurent 10 à 20 mm de long et sont uniformément brun rougeâtre.

ii. Dans l'intestin grêle

Lanfranchi et al. ont identifié en 1992, dans la même colonie de bouquetins des Alpes d'Albris, cités précédemment, les genres *Trichostrongylus*, *Cooperia* et *Nematodirus* qui colonisent l'intestin grêle. Les espèces retrouvées sont les suivantes, regroupées dans le **tableau IV**.

Espèces dans l'intestin grêle
<i>Trichostrongylus. vitrinus</i>
<i>T. capricola</i>
<i>T. colubriformis</i>
<i>Cooperia surnabada</i>
<i>Nematodirus davtiani alpines</i>
<i>N. filicollis</i>
<i>N. anormalis</i>
<i>N. oiratianus</i>
<i>N. ibicus</i>
<i>N. spathiger</i>
<i>N. helvetianus</i>

TABLEAU IV NEMATODES DIGESTIFS DE L'INTESTIN GRELE (LANFRANCHI ET AL., 1992)

Concernant **la famille des Molineidae** dont le genre principal est *Nematodirus*, les vers adultes sont blanchâtres, minces et relativement longs, avec la région antérieure plus mince que la région postérieure. Ils peuvent apparaître légèrement enroulé. Les mâles adultes mesurent 10–15 mm et les femelles 15–24 mm en longueur. Il y a présence d'une petite vésicule céphalique distincte et la cuticule possède environ 14 à 18 crêtes longitudinalement. La bourse mâle a des lobes latéraux allongés et les spicules sont longs et minces ; les pointes des spicules sont fusionnées et se terminent par une petite expansion, qui varie en forme et est une caractéristique utile pour la différenciation des espèces. Les œufs sont gros et se distinguent facilement des autres espèces de strongles. Les adultes sont chymivores (Taylor et al., 2016).

Pour rappel avec ce qui a été dit plus haut, le cycle de vie de *Nematodirus* spp. diffère sur un seul point, le passage de L1 à L3 se fait dans le milieu extérieur mais à l'intérieur de l'œuf. Lorsque la larve s'est développée, l'œuf peut éclore ou il peut infester un hôte tel quel, cependant le développement se fait plus lentement et l'éclosion de l'œuf nécessite une exposition prolongée au froid. L'éclosion de l'œuf a donc régulièrement lieu en début de printemps, rapidement après les épisodes de froid d'hiver. L'infestation a donc lieu tôt au printemps. De plus, lors de leur développement de L1 à L3, les larves sont protégées du froid et de la sécheresse, une prairie contaminée par *Nematodirus* spp. peut donc le rester plusieurs mois, malgré le froid d'hiver.

Les vers adultes de la **famille des Trichostrongylidae** retrouvés dans l'intestin grêle, sont petits, légèrement rougeâtres / bruns, minces et ressemblant à des cheveux, généralement moins de 7,0 mm de long, ils sont difficiles à observer à l'œil nu (Taylor et al., 2016). Les vers n'ont pas de capsule buccale évidente et les gonflements céphaliques sont absents. Un caractère générique des plus utiles est l'encoche excrétrice distincte dans la région œsophagienne. L'identification des espèces est basée sur la forme et la taille des spicules.

iii. Dans le côlon et dans le caecum

Espèces dans le colon/caecum
<i>Chabertia ovina</i>
<i>Oesophagostomum venulosum</i>
<i>Trichuris globulosa</i>
<i>Trichuris skrjabini</i>
<i>Skrjabinema ovis</i>
<i>Skrjabinema rupicaprae</i>
<i>Skrjabinema kolchia</i>

TABLEAU V NEMATODES DIGESTIFS DU COLON/CAECUM

Le **tableau V** résume les espèces de SD retrouvées dans le colon et dans le caecum.

Les vers du genre *Chabertia* se retrouvent généralement en petit nombre dans le gros intestin et dans la majorité des moutons et des chèvres. Les adultes mesurent de 1,5 à 2,0 cm de long et sont les plus gros nématodes trouvés dans le côlon des ruminants. Ils sont blancs avec une extrémité antérieure nettement tronquée et agrandie en raison de la présence de la très grande capsule buccale (Taylor et al., 2016).

Les vers du genre *Oesophagostomum* sont robustes et blanchâtres avec un étroite capsule buccale cylindrique et mesure 1–2 cm de long. Le corps est souvent légèrement incurvé. Une rainure cervicale ventrale est située près de l'extrémité antérieure du ver et la cuticule antérieure est dilatée pour former une vésicule cervicale. Les couronnes foliaires sont présentes. Ils se logent dans le caecum.

Oesophagostomum spp. présente de fortes exigences pour son développement, surtout en humidité, tandis que *Charbertia* se contente d'une hygrométrie et de températures plus basses.

Oesophagostomum spp. est très peu pathogène, les lésions nodulaires de la muqueuse intestinale sont rares chez le mouton (contrairement à l'oesophagostomose bovine très pathogène). *Charbertia* spp. est de même très peu pathogène. Un nombre important peut, tout de même, provoquer une diarrhée.

Les vers appartenant au genre *Trichuris* sont communément connus sous le nom de «trichocéphale» car l'épaisse extrémité postérieure large se rétrécit en une longue extrémité antérieure filamenteuse (environ deux fois plus longue que la région postérieure) qui est typiquement enfoncée dans la muqueuse.

La femelle de *Trichuris*, très prolifique, pond des œufs qui sont excrétés dans le milieu extérieur avec les selles. Ils se développent en œufs larvés (contenant L1), l'élément infestant. L'œuf larvé peut subsister plusieurs mois dans le milieu extérieur et résister à des températures hivernales très basses, ce qui explique alors qu'il se retrouve souvent chez le bouquetin. Lors de son ingestion par un ruminant, l'œuf larvé éclos. La larve L1 se développe en adulte chez son hôte. L'adulte est hématophage mais peu pathogène pour le mouton.

Les vers du genre *Skrjabinema* sont de petits oxyures non pathogènes dans le caecum de ruminants domestiques et sauvages. Le cycle de vie est direct. La femelle de *Skrjabinema* pond ses œufs aux marges de l'anus, on les retrouve alors rarement dans les selles ramassées au sol. Ces œufs deviennent rapidement larvés puis, tout en restant dans l'œuf, la larve évolue jusqu'en L3. L'ensemble représente l'élément infestant. L'œuf larvé éclos dans le tube digestif de l'hôte et se développe en adulte, se nourrissant de contenu intestinal et sont peu pathogènes. Les œufs larvés dans le milieu extérieur sont peu résistants, ils craignent la sécheresse.

2) Les strongles respiratoires

Très peu d'études ont été menées sur nématodes bronchopulmonaires, qui peuvent entraîner de graves lésions parenchymateuses et agir comme facteurs prédisposant dans le développement de pneumonie multifactorielle (Cassini et al., 2015).

La plupart des bouquetins sont porteurs de strongles dans les voies respiratoires. On peut les trouver dans la trachée, dans les grosses bronches, dans les bronchioles ou dans les alvéoles des poumons (voir **tableau VI**). Ces infestations ont un développement essentiellement saisonnier.

Dans les bronchioles	Dans les alvéoles pulmonaires
<i>Protostrongylus rufescens</i>	<i>Neostrongylus linearis</i>
<i>P. austriacus</i>	
<i>P. hobmaieri</i>	<i>Muellerius capillaris</i>
	<i>M. tenuispiculatus,</i>
<i>Cystocaulus spp</i>	
<i>Spiculocaulus austriacus</i>	

TABLEAU VI STRONGLES PULMONAIRES PRESENTS CHEZ LE BOUQUETIN DES ALPES (CASSINI ET AL., 2015 ET MANFREDI ET AL., 1996)

Cassini et al., en 2015, ont étudié les caractéristiques épidémiologiques et écologiques des vers pulmonaires infectant une population de bouquetins des Alpes dans les Alpes orientales, en Italie, de manière non invasive grâce à la technique de Baermann modifiée avec une méthodologie quantitative originale. Sur un total de 269 échantillons collectés mensuellement de juillet à novembre 2013 et de juillet à octobre 2014, 212 (78,8%) étaient

positifs pour *Muellerius* et 26 (9,7%) pour *Protostrongylus*, alors que *Neostrongylus* et *Cystocaulus* étaient moins répandus (4,1% et 0,7%, respectivement). Aucun des échantillons étudiés n'était positif pour les dictyocauls.

Dans cette étude, un schéma représentant la présence de *Muellerius* et de *Protostrongylus* en fonction de l'âge du bouquetin a révélé que les premiers étaient beaucoup plus répandus et abondants chez les animaux adultes, tandis que les derniers chez les jeunes. En raison de l'accessibilité limitée de la zone d'étude pendant l'hiver et le printemps, il a été difficile de décrire les tendances saisonnières claires de la production larvaire, bien que *Muellerius* ait montré un minimum en fin de l'été et une hausse à l'automne (Cassini et al., 2015).

Les vers adultes de *Protostrongylus* spp. sont des vers minces, ressemblant à des cheveux, rougeâtres, se logeant dans les petites bronchioles du poumon. Les vers mâles de *Protostrongylus rufescens* mesurent jusqu'à 4,5 cm et les femelles jusqu'à 6,5 cm de longueur. Chez le mâle, la bourse est bien développée mais petite et renforcée par deux plaques chitineuses. (Taylor et al., 2016).

Les vers adultes de *Cystocaulus* spp. sont des vers minces, filiformes, brun foncé trouvés dans les petites bronchioles du poumon.

Concernant les *Neostrongylus* spp., ce sont des petits vers retrouvés dans les poumons. Les vers adultes sont de petite taille ; les mâles mesurent 5–8 mm et femelles de 13–15 mm de long.

Les vers du genre *Muellerius* sont des vers gris-rougeâtres, élancés, ressemblant à des cheveux, d'environ 1,0 à 4,0 cm de long, qui, bien que de grande taille, sont souvent difficile à observer à l'œil nu car ils sont intégrés dans le parenchyme pulmonaire. L'extrémité postérieure du mâle adulte est enroulée en spirale et la bourse est très petit et replié vers l'intérieur.

Concernant le cycle de vie, il est dixène pour tous les Protostrongylidae. Les larves L1 passent dans les fèces ; ceux-ci sont ingérés par l'hôte intermédiaire (mollusque), et évoluent en L3 dans un délai minimum de 2 à 3 semaines. Le stade larvaire L1/L2 est hébergé par un Limacidé (lorsque le biotope est humide) ou un Hélicidé xérophile (biotope sec, sols calcaires et alcalins), dans lequel il subit deux transformations pour arriver au stade L3. L'hôte final est infecté en ingérant le mollusque. La L3, libérée par la digestion de l'hôte définitif, se rend aux poumons par voie lymphatique-vasculaire, les L3 peuvent migrer jusqu'aux ganglions lymphatiques mésentériques et jusqu'aux poumons. Le période prépatente de *Protostrongylus* est de 5 à 6 semaines. Ces protostrongyles se nourrissent de mucus. (Taylor et al., 2016).

Les quatre genres de vers pulmonaires rencontrés chez les bouquetins du massif de la Marmolada (en Italie, Cassini et al., 2015), ont été récemment trouvés dans deux colonies de bouquetins dans les Alpes suisses (Marreros et al., 2012), avec des profils de prévalence similaires. Dans cette étude, *Muellerius* était le genre le plus répandu (> 50%), tandis que *Protostrongylus* et *Neostrongylus* ont montré des valeurs inférieures (5–50%) et *Cystocaulus* n'a été trouvé qu'occasionnellement. Deux autres études (Balbo et al., 1975, Manfredi et al., 1996) ont signalé la présence de *Spiculocaulus austriacus*, *Muellerius capillaris*, *M.*

tenuispiculatus, *Neostrogylus linearis*, *Protostrongylus* et *P. hobmaieri*, de bouquetins en italien et Alpes suisses.

Leur rôle exact dans la pathologie pulmonaire du bouquetin reste discuté. On suppose que l'irritation produite par la présence de ces parasites peut entraîner une pneumopathie. Ces parasites préparent le terrain pour des germes pathogènes pneumotropes.

C. Les Cestodes

Les Cestodes sont des « vers plats » possédant un scolex, un cou et un corps (strobile) segmenté. On parle de cestodose imaginaire ou teniasis lorsque l'on retrouve des parasites adultes vivant dans l'intestin des ruminants. Lors de cestodose larvaire, la larve se loge dans les organes de ruminants.

1) Les cestodes adultes

Dans la famille des Anoplocephalidae, le principal genre se logeant chez les ruminants est *Moniezia*. Le scolex n'a ni rostellum ni crochets et les segments sont plus larges que longs. L'étape intermédiaire entre l'adulte et la larve est un cysticercoïde présent dans les acariens fourragers de la famille des Oribatidae.

Ce sont des parasites dixènes. L'adulte vit dans l'intestin des ruminants. Les cestodes retrouvés dans l'intestin de bouquetins et des moutons (d'après Gibert, 2018) sont regroupés dans le **tableau VII**.

Cestodes adultes
<i>Moniezia expansa</i>
<i>M. denticulata</i>
<i>M. neumani</i>
<i>M. benedeni</i>

TABLEAU VII CESTODES ADULTES RETROUVES CHEZ LE BOUQUETIN (GIBERT, 2018)

Les segments ovigères excrétés dans les fèces libèrent des œufs larvés dans le milieu extérieur, ils sont alors ingérés par l'hôte intermédiaire, un Oribatidé (acarien coprophage), ils se transforment alors en larves cysticercoïdes.

L'infestation d'une prairie peut être très rapide. Un herbivore infesté rejette quelques dizaines de segments ovigères par jour, chacun contenant 10 000 à 20 000 œufs. Le pouvoir pathogène est faible, on remarque seulement une légère inflammation de l'intestin grêle.

2) Les cestodes larvaires

Cysticercus tenuicollis, larve de *Taenia hydatigena* (adulte retrouvé dans l'intestin du chien), se loge au niveau du mésentère et du foie des ruminants, on parle de cestodose larvaire hépatopéritonéale.

Coenurus cerebralis, larve de *Taenia multiceps* (adulte retrouvé dans l'intestin de Canidés), se loge quant à elle, au niveau de l'encéphale ou la moelle épinière des ruminants dont le bouquetin.

Plus rare chez le bouquetin, la larve *Echinococcus granulosus*, peut être trouvé dans le foie, le poumon, la rate, le cœur, le rein des ruminants dont le bouquetin. L'adulte *Echinococcus granulosus granulosus* se trouve dans l'intestin des canidés.

D. Les Trématodes

La classe Trematoda se divise en deux sous-classes principales, les Monogenea, qui ont un cycle de vie direct, et les Digenea, qui nécessitent un hôte intermédiaire. Les Digenea se trouvent exclusivement chez les vertébrés et ont une importance vétérinaire considérable.

Il existe de nombreuses familles dans la sous-classe Digenea, et celles qui contiennent des parasites d'importance vétérinaire majeure comprennent les Fasciolidae, Dicrocoeliidae.

Ce sont des parasites internes obligatoires, à cycle hétéroxène (voir **Figure 12**), peu spécifiques concernant l'hôte définitif. Après la reproduction sexuée dans l'hôte définitif, les Trématodes produisent des œufs qui sont relargués dans le milieu extérieur par l'intermédiaire des fèces. Ils éclosent lorsque les conditions environnementales le permettent, dans un milieu humide généralement près d'un point d'eau. Ces œufs donnent naissance à des larves miracidium qui possèdent un revêtement cilié leur permettant de se déplacer dans l'eau. Ces larves pénètrent dans un hôte intermédiaire comme les Mollusques (souvent des Gastéropodes d'eau douce) et entament la reproduction asexuée. Le premier hôte intermédiaire est toujours un mollusque, son écologie conditionne l'épidémiologie du parasite.

Dans le premier hôte intermédiaire, les larves y forment plusieurs sporocystes qui donneront n rédies qui donneront elles même n cercaires flagellées. Il faut que les conditions du milieu soient favorables (c'est-à-dire une température entre 10 et 25°C, et juste après un épisode de pluie) pour que les cercaires sortent de l'hôte intermédiaire par effraction et forment des métacercaires qui s'enkystent sur les végétaux ou restent libres dans l'eau.

Une fois libérées dans le milieu extérieur, les cercaires flagellées pénètrent dans l'hôte définitif ou s'enkystent en se fixant sur un végétal sous la forme métacercaire avant d'être ingérées par l'hôte définitif (un mouton dans le cas de la douve du foie par exemple).

L'adulte des trématodes digénétiques se logent dans les voies biliaires, les voies digestives et le système vasculaire. La plupart des douves sont aplaties dorso-ventralement, ont un tube digestif aveugle, et des ventouses pour leur attachement aux muqueuses et sont hermaphrodites.

Les modes de nutrition sont variés (chymivores, bilivores, hémato-phages, histophages...). Les formes immatures ont fréquemment une localisation et un mode de nutrition différents de l'adulte. On parle de phase endogène pour la partie du cycle situé dans l'hôte définitif, de phase exogène pour le reste du cycle.

Fasciola hepatica et *Dicrocoelium dendriticum* ont été rapportés dans des bouquetins alpins dans la littérature (Couturier, 1963, Bouvier et al., 1963 , Prud'homme et al., 1991).

1) La grande douve du foie (*Fasciola hepatica*)

Les membres du genre *Fasciola* sont communément appelés douves du foie. Ils sont responsables de la morbidité et de la mortalité de moutons et de bovins. Parmi les deux espèces les plus importantes, on peut nommer *Fasciola hepatica* trouvé dans les zones tempérées et dans les zones plus froides de haute altitude.

Les grandes douves adultes sont en forme de feuille (étant plus larges en avant que postérieurement), de couleur gris-brun et mesurent environ 2,5 à 3,5 cm en longueur et 1,0 cm en largeur. L'extrémité antérieure est conique et délimitée par des épaules distinctes du corps. Le tégument est couvert d'épines se projetant vers l'arrière. Une ventouse buccale ventrale, située au niveau des épaules, peut être facilement visible. L'intestin présente de nombreuses branches et s'étend sur une distance considérable en arrière. Les testicules et l'ovaire sont multibranches. L'utérus est positionné en avant des testicules. Le cirrus est bien développé.

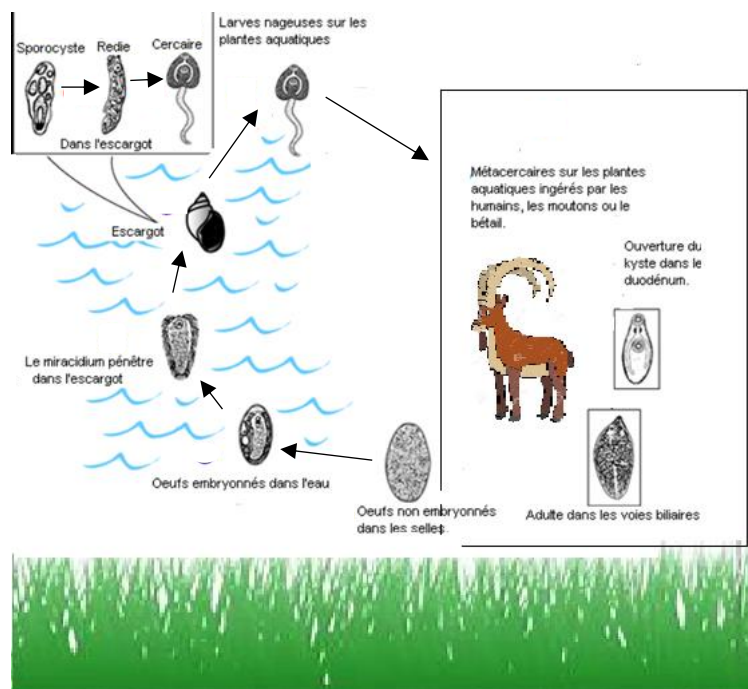


FIGURE 12 CYCLE BIOLOGIQUE DE *FASCIOLA HEPATICA* (SOURCE PERSONNELLE)

2) La petite douve du foie (*Dicrocoelium dendriticum*)

L'espèce unique du genre Dicrocoeliidae est *Dicrocoelium dendriticum*. Il n'y a aucune possibilité de confusion avec d'autres douves dans les voies biliaires des ruminants en raison de leur petite taille et de leur forme distincte.

La petite douve du foie est un parasite aplati ventro-dorsalement, long de 8 à 10 mm et large de 2-3 mm. Ce parasite est visible à l'œil nu. L'adulte vit dans les voies biliaires de son hôte et se nourrit de bile et de cellules desquamées. Le parasite est trixène, les œufs sont excrétés par l'hôte définitif (le ruminant) dans l'environnement et sont alors ingérés par un escargot dans lequel se forme des miracidiums, puis des sporocystes, se transformant en cercaires. Les cercaires sortent ensuite de l'escargot enrobés de mucus et sont avalés par une fourmi (*Formica fusca*) dans laquelle ils deviennent des métacercaires. La fourmi est broutée avec l'herbe par le ruminant. Le pouvoir pathogène du parasite est faible. Seul un grand nombre d'adulte a des répercussions cliniques : amaigrissement, mauvais état général.

Concernant *Dicrocoelium dendriticum* chez le bouquetin, des bilans parasitaires effectués sur des cadavres de bouquetins en provenance de la Vanoise, ainsi que des analyses coproscopiques ont montré sa présence chez le bouquetin des Alpes, cela reste à titre exceptionnel (Informations Techniques des Services Vétérinaires, 1987, Montagut et al., 1981). Une coproscopie négative ne permet pas forcément d'affirmer l'absence de petites douves, l'émission des œufs étant intermittente (voir **figure 13**), seul l'examen du foie permet de conclure.

La contamination du bouquetin à partir des troupeaux domestiques est probable, la dicrocoeliose étant courante parmi les moutons. Le comportement alimentaire du bouquetin favorise l'évolution du cycle du parasite : la fourmi hébergeant les métacercaires reste accrochée à l'herbe toute la nuit jusqu'au matin où son activité reprend, or le bouquetin commence à pâturer tôt, à l'aube.

Cependant, la faible présence générale de Trématodes chez les bouquetins peut s'expliquer par le fait que l'habitat (habitat rocheux et sec) du bouquetin peut avoir une influence négative sur la survie des stades libres du parasite et la présence/l'activité des hôtes intermédiaires (Manga-Gonzalez et al., 2001., Rapsch et al., 2008).



FIGURE 13 OEUFs DE DICROCOELIUM DENDRITICUM (40 μ M) X40 (SOURCE PERSONNELLE)

E. Les Protozoaires

1) Famille des Eimeriidae

Cette famille contient 16 genres et quelque 1340 espèces nommées, dont les plus importantes sont *Eimeria* et *Isospora*. Les infections avec ces genres sont référées comme «coccidiose». Les genres sont différenciés sur la base du nombre de sporocystes dans chaque ookyste et nombre de sporozoïtes dans chaque sporocyste (Taylor et al., 2016).

Les membres de cette famille sont des parasites intracellulaires, et la plupart subissent une mérogonie dans les cellules intestinales de leurs hôtes. Le cycle de vie est généralement homoxène (se produisant dans un hôte) et la majorité des espèces sont très spécifique à l'hôte.

Eimeria est le plus grand genre de la famille contenant bien plus de 1000 espèces nommées, avec un certain nombre d'espèces importantes affectant mammifères et oiseaux domestiques. Les ookystes contiennent quatre sporocystes, chacun avec deux sporozoïtes.

Concernant le cycle des *Eimeria*, l'animal atteint de coccidiose intestinale produit des ookystes qu'il élimine par les selles dans l'environnement (voir **Photo 5**). Les ookystes sporulent et contiennent alors quatre sporocystes à deux sporozoïtes. Les ookystes sporulés sont les éléments infestants. Lors de l'ingestion par un hôte, ils s'ouvrent dans le tube digestif. Les sporozoïtes colonisent alors les cellules épithéliales intestinales. Ils se transforment (subissent deux mérogonies) en gamontes, qui se divisent en gamètes. La fécondation de deux gamètes aboutit à l'ookyste qui sera excrété lors du cycle suivant.

L'infestation entraîne une destruction cellulaire de l'épithélium digestif, une diminution de la perméabilité intestinale induisant des carences par défaut d'absorption. Le désordre digestif

peut être très grave chez les jeunes bouquetins, parfois mortel (Bouvier et al., 1963). Les symptômes sont une entérite parfois hémorragique et nécrosante, une anémie, une diminution progressive de l'état général en cas de chronicité.

L'ookyste (visible sur la **figure 14**) étant très résistant dans le milieu extérieur, les contaminations, lors d'ingestion de végétaux souillés par les matières fécales, sont importantes. Plusieurs espèces de coccidies sont communes aux bouquetins et aux petits ruminants domestiques. Ces derniers sont très souvent porteurs du parasite. La transmission des coccidies entre bouquetins et troupeaux domestiques par l'intermédiaire de pâturages communs paraît très probable, le sol restant contaminé, malgré les basses températures hivernales.



FIGURE 14 OOKYSTE D'EIMERIA RETROUVES DANS LES SELLES DE BOUQUETINS (X40) (PHOTO PERSONNELLE)

Les données sur la prévalence de l'infection à *Eimeria* spp. chez les bouquetins sont rares, bien que plusieurs espèces d'*Eimeria* aient été isolées chez des bouquetins des Alpes (Couturier, 1963, Bouvier et al., 1963, Prud'homme et al., 1991, Rehbein et al., 2009). Zumbach et al. (1991) ont signalé une prévalence de coccidies de 57,3% chez les bouquetins du canton de Berne, ce qui est beaucoup plus faible que la prévalence retrouvée dans l'étude de Marreros et al. en 2012. Cette différence est probablement dû au gel des échantillons dans l'étude la plus ancienne et/ou liés aux sites d'étude.

Le portage des coccidies est fréquent mais reste quantitativement faible. Les cas de mortalité ou même de manifestations cliniques restent exceptionnels (Faune sauvage d'Europe -Informations Techniques des Services Vétérinaires, 1987, Informations Techniques des Services Vétérinaire, 1987). La faible densité parasitaire et une certaine résistance naturelle ou acquise pourraient expliquer ce phénomène.

Différents représentants de la famille des Eimeriidés (**tableau VIII**) ont été isolés à partir de l'intestin des bouquetins (Montagut et al., 1981). La spécificité habituelle de l'hôte est précisée entre parenthèses (Taylor et al., 2016).

Espèces
<i>Eimeria ninakolhyakimovae</i> (spécifique des caprins)
<i>E. parva</i> (ovins)
<i>E. faurei</i> (ovins)
<i>E. crandallis</i> (ovins)
<i>E. christenseni</i> (caprins)
<i>E. hirci</i> (caprins)

TABLEAU VIII ESPECES D'EIMERIA RETROUVEES CHEZ LE BOUQUETIN (MONTAGUT ET AL., 1981)

2) Autres protozoaires : *Sarcocystis* sp.

Ce genre contient environ 130 espèces qui parasitent les muscles striés des mammifères, des oiseaux, des reptiles et des humains. *Sarcocystis* est l'un des parasites les plus répandus du bétail.

Les parasites tirent leur nom du stade du kyste intramusculaire (sarcocyste) présent chez l'hôte intermédiaire. La plupart des espèces de *Sarcocystis* sont spécifiques à l'espèce pour leurs hôtes intermédiaires et spécifiques à la famille pour leurs hôtes finaux. L'infection est généralement asymptomatique chez l'hôte intermédiaire.

Les sarcocystes se trouvent dans les muscles striés et cardiaques et peuvent être microscopiques ou visibles à l'œil nu. Ils contiennent initialement des métrocytes, puis des bradyzoïtes à l'état mature. Les ookystes sporulent dans l'hôte prédateur et passent dans les fèces.

Le cycle de vie de toutes les espèces est hétéroxène. L'infection de l'hôte final se fait par ingestion de kystes de bradyzoïte dans les muscles d'hôtes intermédiaires infectés (proie). Les bradyzoïtes sont alors libérés dans l'intestin et les zoïtes libérés traversent l'épithélium et se différencient en micro et macro-gamétocytes. Après la conjugaison des gamètes, des ookystes à paroi mince se forment qui, contrairement à ceux de la plupart des autres protozoaires entériques, sporulent dans le corps de l'hôte final. Deux sporocystes se forment, contenant chacun quatre sporozoïtes. L'ookyste et les sporocystes libres sont trouvés dans les fèces.

Des kystes de *Sarcocystis* sp., ont été signalés dans le cœur de plusieurs bouquetins du Grand Paradis (Couturier, 1963). Depuis différentes études ont montré la fréquence de sarcosporidiose chez les bouquetins italiens. La pathogénicité reste faible. Les examens systématiques pratiqués au laboratoire des Services Vétérinaires de Savoie depuis 1986 n'ont pas révélé la présence systématique de ce parasite chez le bouquetin (Gauthier et al., 1991)

F. Conséquences du parasitisme

Dans une population donnée, tous les individus ne répondront pas de manière similaire face à une infestation parasitaire. Leur réponse va dépendre de plusieurs facteurs, notamment leur exposition aux parasites et leur état physiologique. Mais globalement, les parasites auront un impact sur la condition corporelle, sur la reproduction, et donc sur la survie dans le troupeau.

1) En élevage domestique

Alors que d'autres maladies multi-hôtes, comme la fièvre aphteuse et la brucellose, provoquent un impact économique tangible sur l'élevage, le rôle des parasites est plus subtil et les parasites seuls ne sont généralement pas des causes de mortalité élevée. Dans des conditions naturelles, le parasite et l'hôte vivent dans une relation écologique complexe au sein de laquelle les conséquences sur chacun sont souvent variables (Villanua et al., 2006).

Il a cependant été démontré que le parasitisme affecte la santé, la production et la dynamique des populations, même si ces impacts n'ont pas été largement quantifiés ou généralisés. Il est difficile d'estimer l'impact clinique total des infections parasitaires parce que les signes cliniques ne sont pas spécifiques et dépendent des espèces et du niveau d'infestation des parasites chez l'hôte (Brooker, 2010).

Ainsi, même si le parasite seul n'entraîne pas nécessairement des conséquences cliniques sur son hôte, il est aujourd'hui admis que, dans certaines conditions, les répercussions cliniques peuvent être présentes et graves. Le rôle des endoparasites dans la pathogénèse de la maladie observée est difficile à évaluer.

Les affections parasitaires peuvent causer directement une maladie, peuvent favoriser le développement de maladies cliniques en induisant des lésions tissulaires légères permettant des infections secondaires, peuvent conduire à une maladie clinique en présence de facteurs prédisposants (tels qu'une affection immunosuppressive favorisant l'infection parasitaire et / ou la multiplication de parasites), ou peuvent être un résultat secondaire sans association détectable avec le processus d'une maladie (Marreros et al., 2012). Ainsi, lors de mortalité élevée, l'effet attribuable aux parasites n'est pas simple à calculer (Gulland, 1992).

Les parasites peuvent affecter la production laitière, le taux de croissance, la fertilité et la sensibilité à d'autres maladies (Cobon et al., 1992, Perry et al., 1999, Thumbi et al., 2013). Ils entraînent alors des pertes de production en élevage. Cela étant principalement dues à une altération des fonctions digestives et à une perte d'appétit liées aux infestations par des parasites digestifs (Forbes et al., 2000).

D'après Macrae (1993), chez les ruminants, le parasitisme intestinal a diverses conséquences sur le métabolisme qui peuvent expliquer ces effets délétères. En effet, le parasitisme intestinal entraîne une diminution de la digestibilité de la ration ainsi que des déséquilibres azoté et énergétique. Le métabolisme protéique est dévié vers le tractus intestinal

au détriment des autres organes et tissus (muscles, os...). Par ailleurs, l'absorption intestinale du phosphore est diminuée ce qui entraîne une diminution du développement osseux d'une part et une diminution de l'appétit d'autre part (par diminution du phosphore salivaire). Ces phénomènes métaboliques sont donc à l'origine d'une diminution de la condition corporelle.

2) Chez les ruminants sauvages

Historiquement, les études sur l'impact des parasites chez les ruminants sauvages sont plutôt descriptives que cliniques, car la connaissance de la morbidité et la mortalité que les parasites provoquent chez des hôtes sauvages est limitée (Hoberg et al., 2001).

Dans une étude sur les moutons Soay, population de moutons sauvages sur l'île de Soay en Ecosse, Wilson et al. montrent en 2004 qu'une infestation aux parasites du genre *Teledorsagia* (anciennement connu sous le nom d'*Ostertagia*) contribue à la mortalité des moutons Soay lors d'une malnutrition.

Les facteurs responsables des variations démographique dans un troupeau de ruminants sauvages sont l'accès à la nourriture et aux ressources, le climat, la prédation, les maladies individuelles (virales, bactériennes et parasitaires). On peut se demander quel est l'impact du parasitisme sur ces troupeaux sauvages.

Dans la faune sauvage, des études illustrent l'impact des nématodes au niveau de population. Dans une étude sur le tétra lyre (Hudson et al. 1998), les fluctuations dans la population étudiée sont causées par l'impact d'un nématode (*Trichostrongylus tenuis*) sur la fécondité de l'hôte. Cet impact a été testé en réduisant expérimentalement les charges parasitaires chez les tétras. Un autre nématode gastro-intestinal, *Ostertagia gruehneri*, a été incriminé comme responsable d'un effet sur la densité des populations de rennes (Albon et al., 2002).

La présence de parasites peut porter atteinte à la forme physique de son hôte et donc avoir un impact sur la démographie des troupeaux de ruminants sauvages de différentes façons :

- En modifiant la prédisposition à la prédation
- En réduisant les capacités compétitives de l'hôte
- En provoquant une perte constante de ressources énergétiques

Les trois hypothèses entraînent alors une diminution du taux de croissance, de reproduction, et de survie (Hudson et al., 1998, Wilson et al., 2004).

a. *Détérioration de la condition corporelle*

Dans l'étude de Hayward et al. (2011), l'abondance d'œufs de strongles gastro-intestinaux retrouvés dans les fèces d'une population de moutons de Soay en Ecosse, affecte négativement la forme physique de l'hôte. Dans son étude, cette corrélation est particulièrement mise en

évidence chez les agneaux. En effet, les adultes ont développé une immunité contre le parasitisme. Cette hypothèse est rarement testée sur des populations vivant en liberté. Une étude sur des rennes, (Stien et al., 2002), a montré que les individus traités contre les nématodes gastro-intestinaux présentaient une meilleure condition corporelle (avec une masse corporelle plus importante, et une graisse dorsale plus épaisse), contrairement aux individus non traités contre les strongles.

La condition corporelle d'un individu fait référence à son statut énergétique. Ainsi un animal en bonne condition a davantage de réserves énergétiques (en général de réserves graisseuses) qu'un animal en mauvaise condition. Delahay, et al. (1995) montrent que la perte de condition corporelle des Lagopède d'Ecosse en cas d'infestation parasitaire est liée à une augmentation du métabolisme énergétique et donc l'utilisation des réserves énergétiques. De plus, il existe une relation entre l'infestation parasitaire et la prise alimentaire, en effet un animal très infesté présentera une prise alimentaire diminuée, et de ce fait, une moins bonne condition corporelle, et donc de moindres réserves énergétiques. Arneberg et al., en 1996, montre que l'apport alimentaire était significativement plus faible chez les rennes infectés par rapport aux animaux chez lesquels les parasites avaient été éliminés expérimentalement.

b. Diminution du taux de reproduction

Concernant les ruminants sauvages, plusieurs études montrent l'impact du parasitisme sur la reproduction, que ce soit chez les femelles ou chez les mâles. Cet impact semble être indirect et surtout lié à la condition corporelle. La mauvaise condition corporelle peut donc altérer le taux de reproduction des individus. Chez la femelle élan en Norvège, Garel et al. (2009) montrent que la condition corporelle et l'épaisseur de graisse dorsale ont un impact sur l'ovulation des femelles : les femelles présentant une masse corporelle plus faible que la moyenne, ont un taux d'ovulation plus faible ainsi qu'un pic d'ovulation retardé, la parturition est en conséquence elle aussi retardée.

Concernant les mâles, l'effet est aussi indirect, en effet la taille (et donc la condition corporelle) est fortement corrélée avec le succès reproducteur des mâles. La masse corporelle est positivement corrélée à la dominance dans le troupeau qui, elle-même, favorise la dominance pendant le rut et donc le succès reproducteur. Cet effet a été montré chez les daims mâles en 2001 par McElligot, et al.. Etant donné que le parasitisme affecte négativement la condition corporelle, une présence importante de parasites diminue le succès reproducteur des mâles.

c. Diminution du taux de survie

De même que le taux de reproduction, le taux de survie semble être lié de manière indirecte à l'infestation parasitaire et être en lien direct avec la condition corporelle. Le lien direct entre le parasitisme et la mortalité est compliqué à établir car, comme dit précédemment, la connaissance de la mortalité que les parasites provoquent chez des hôtes sauvages est limitée (Hoberg et al., 2001).

Cote & Festa-Bianchet, dans leur étude en 2001 sur des chèvres des montagnes Rocheuses, montrent une corrélation positive entre le taux de survie à un an d'âge et la condition corporelle.

Ainsi, en conclusion de cette partie, une forte infestation parasitaire d'un individu dans un troupeau de ruminants sauvages est un facteur entraînant une détérioration de sa condition corporelle (souvent mesurée grâce à la masse corporelle et à l'épaisseur de la graisse dorsale), avec pour conséquence une diminution du taux de reproduction et du taux de survie.

Synthèse sur les endoparasites du bouquetin des Alpes

Le bouquetin des Alpes, espèce protégée en France, présente un polyparasitisme représenté par des nématodes (strongles gastro-intestinaux et respiratoires), des trématodes (*Dicrocoelium dendriticum*, *Fasciola hepatica*), des cestodes (*Moniezia* sp.) et des protozoaires (*Eimeria* sp., *Sarcocystis* sp.). Les cycles parasitaires font parfois intervenir des hôtes intermédiaires ingérés par le bouquetin. Parfois les œufs ou les stades infestants restent dans l'environnement, notamment sur les ressources alimentaires du bouquetin. La contamination se fait donc lors de la prise alimentaire. La survie et le développement des stades parasitaires infestants dans le milieu extérieur, et donc le niveau d'exposition des bouquetins, dépendent des conditions environnementales.

Le plus souvent, les animaux ne présentent pas de symptôme et ce parasitisme passe inaperçu. On observe parfois simplement une détérioration de l'état corporel entraînant une diminution du taux de survie et du taux de reproduction. Dans certains cas, si l'infestation est massive ou en cas de baisse du système immunitaire (individus jeunes ou très âgés, gestation ou parturition, stress), des manifestations cliniques rares et modérées peuvent se déclarer (diarrhée, toux...) souvent associées à une augmentation de l'excrétion parasitaire.

III. Ecologie parasitaire

A. L'exposition et la réponse de l'hôte

Nous nous intéresserons tout d'abord aux facteurs qui peuvent influencer l'exposition aux parasites, la réponse immunitaire de l'hôte face à une infestation, et les facteurs qui peuvent influencer cette réponse, selon l'individu hôte.

Les cycles parasitaires exigent pour leur déroulement, la présence d'hôtes réceptifs (définitifs et éventuellement intermédiaires pour les cycles hétéroxènes) dans le même biotope, et des conditions climatologiques satisfaisantes. Chaque espèce parasitaire présente des conditions optimales de développement différentes.

La charge parasitaire diffère selon l'individu étudié, et souvent l'excrétion parasitaire qui en découle. Ainsi, l'exposition aux parasites n'est pas semblable pour toutes les populations de bouquetins, vivant dans des régions éloignées, avec des conditions climatiques variables, à des altitudes variables, et avec un impact des activités humaines (pastoralisme, tourisme). De même, au sein d'un même troupeau, la réceptivité de l'hôte semble varier chez le bouquetin selon certains facteurs (l'âge, le sexe, le comportement alimentaire, la condition corporelle, etc...) qui font varier la réponse immunitaire mise en place par l'organisme touché et, par conséquent, le niveau d'infestation parasitaire. On remarque une réceptivité plus importante chez les individus mâles, et une infestation parasitaire plus fréquente et plus massive chez les jeunes sujets, car une certaine immunité s'installe au fil des années.

1) Exposition au parasitisme

L'exposition aux parasites dépend directement de la charge de parasites dans l'environnement qui constitue le milieu de vie du ruminant. Cette charge parasitaire dans l'environnement peut dépendre, elle-même, d'autres facteurs extérieurs qui sont les conditions climatiques, la présence de la faune qui peut intervenir dans le cycle parasitaire des parasites en question, et le comportement alimentaire de l'espèce étudiée.

En effet, concernant les conditions climatiques, certains paramètres sont à considérer pour étudier la présence ou non des stades parasitaires infestants dans l'environnement. L'humidité, la température, et donc la saison, la présence et surtout la survie des hôtes intermédiaires, en sont des exemples.

Les zones montagnardes qui accueillent des troupeaux domestiques parfois de grandes tailles, et qui regroupent des animaux de provenance diverses donc avec des populations parasitaires diverses, sont le siège d'une forte densité parasitaire. Cette forte densité entraîne un brassage des parasites et une exposition accrue aux parasites. Les espèces sauvages, présentes toute l'année dans ces zones, sont alors exposées à cette importante densité parasitaire.

Enfin, sachant que la majorité des parasites présente un mode de contamination par voie orale, le comportement alimentaire (individuel et au sein d'un troupeau), peut aussi faire varier l'exposition aux parasites présents.

a. Variation saisonnière

Les causes possibles des différences saisonnières d'infestation parasitaire sont nombreuses et elles peuvent être liées aux conditions climatiques ainsi qu'aux caractéristiques biologiques de l'hôte ou du parasite (Altizer et al., 2006).

Pour rappel, le cycle de vie des nématodes gastro-intestinaux se déroule en deux phases. Il n'implique qu'un seul hôte : c'est un cycle monoxène, sans hôte intermédiaire. Les œufs sont pondus par les vers femelles dans les fèces des animaux. La première phase dite « phase libre » se déroule dans l'environnement. Après éclosion, les stades larvaires (L1 puis L2) se développent avant d'aboutir à la larve infestante, la larve L3 (larve engainée dans l'exuvie de L2). Les œufs et les stades L1/L2 et L3 peuvent alors être retrouvés dans l'environnement.

Concernant les cestodes, le cycle de vie implique un hôte définitif est un hôte intermédiaire. Les segments ovigères sont excrétés dans les fèces de l'hôte définitif puis libèrent des œufs larvés dans le milieu extérieur, ils sont alors ingérés par l'hôte intermédiaire, un Oribatidé (acarier coprophage), et ils se transforment alors en larves cysticercoïdes. Cet acarien est alors ingéré par un ruminant.

Les Trématodes ont un cycle hétéroxène. Après la reproduction sexuée dans l'hôte définitif, les Trématodes produisent des œufs qui sont libérés dans le milieu extérieur par l'intermédiaire des fèces. Ils éclosent lorsque les conditions environnementales le permettent, dans un milieu humide généralement près d'un point d'eau. Ces œufs donnent naissance à des larves miracidium. Ces larves pénètrent dans un hôte intermédiaire qui est toujours un mollusque, dont l'écologie conditionne l'épidémiologie du parasite.

Comme dit plus haut, la variation parasitaire saisonnière dépend aussi des caractéristiques biologiques du parasite. De façon générale, les L3 et les œufs, de certains parasites, sont des formes de résistance dans le milieu extérieur, avec cependant des limites. Les conditions climatiques peuvent avoir une influence sur le développement et la survie des stades parasitaires dans l'environnement. Des températures extrêmes ou des variations de chaleur ou d'hygrométrie trop importantes peuvent tuer le parasite durant sa phase exogène.

Trois des superfamilles importantes, les Trichostrongyloïdes, les Strongyloïdes et les Rhabditoïdes ont une phase pré-parasitique libre. Les deux premiers stades larvaires L1 et L2 se nourrissent généralement de bactéries, mais le stade L3, isolé de l'environnement par la cuticule de la larve L2, ne peut pas se nourrir et doit survivre grâce aux nutriments stockés. La température et l'humidité sont les deux composantes les plus importantes de l'environnement

extérieur. La température optimale pour le développement rapide des larves est généralement comprise entre 18 et 26 °C (Taylor et al., 2016). À des températures plus élevées, le développement est trop rapide et les larves sont hyperactives, donc elles épuisent rapidement leurs réserves lipidiques. Leurs réserves seront alors insuffisantes et le taux de mortalité de larves L3 augmente. À mesure que la température baisse, le processus ralentit, et en dessous de 10 °C, le développement de l'œuf à la larve L3 est généralement impossible. En dessous de 5 °C, les mouvements et le métabolisme des larves L3 sont ralentis, ce qui favorise la survie chez de nombreuses espèces.

L'humidité optimale est de 100%, bien qu'un certain développement puisse se produire jusqu'à 80% d'humidité. Il convient de noter que, même par temps sec où l'humidité ambiante est faible, le microclimat dans les fèces ou à la surface du sol peut être suffisamment humide pour permettre la poursuite du développement larvaire.

Chez les Trichostrongyloïdes et les Strongyloïdes, l'œuf embryonné et les L3 engainées sont les plus aptes à survivre dans des conditions défavorables telles que le gel ou la dessiccation. Les larves L1 et L2 sont particulièrement vulnérables. Bien que la dessiccation soit généralement considérée comme le plus grand danger pour la survie des larves, il est aujourd'hui démontré que certaines larves peuvent survivre à une dessiccation sévère en entrant dans un état d'anhydrobiose.

Parfois la présence d'un parasite dans l'environnement dépend de la présence de l'hôte intermédiaire (acarien coprophage pour les Cestodes, ou mollusque pour les Trématodes par exemple) et donc du milieu de vie de cet hôte intermédiaire (température, humidité correspondant à son biotope). Ainsi, dans des zones trop sèches, les Trématodes ne pourront pas se développer en raison de l'absence de l'hôte intermédiaire nécessaire au déroulement de leur cycle de vie.

La contamination à partir d'herbes souillées se fait tout au long de l'année mais certaines périodes sont cruciales et présentent plus de risques pour les ruminants sauvages. Pour rappel, les conditions climatiques rencontrées dans le biotope du bouquetin sont le plus souvent de type montagnoux. On rencontre donc des températures assez basses en période hivernale et une pluviométrie constante et moyenne sur l'année.

Balbo et al. (1978), expliquent l'absence des parasites des genre *Cooperia* et *Bunostomum* dans leurs analyses parasitaires chez le bouquetin par le fait que ce sont des parasites exigeant une température et une hygrométrie ne correspondant pas aux conditions climatiques rencontrées dans le biotope du bouquetin. Ces parasites sont pourtant habituellement retrouvés dans le tractus digestif des petits ruminants domestiques.

Concernant les saisons, l'hiver ne permet pas la stérilisation totale des pâturages, certains parasites supportant très bien le froid. Montagut et al. (1981) signalent que deux mois de congélation ne suffisent pas à tuer les larves de Protostrongylins. De même, *Nematodirus* passe l'hiver à 1400 mètres, ainsi qu'*Ostertagia* (Hetreau, 1983).

Au printemps (à la fonte des neiges), la charge parasitaire des pâturages augmente très vite (on parle de **spring-rise** = augmentation de l'excrétion fécale au printemps). On observe, en effet, pour certains parasites, un phénomène de levée d'hypobiose chez les animaux ayant été parasités l'année précédente (généralement les stades L4 qui donneront des adultes). De plus, lors de l'ingestion des larves L3 trans-hivernantes (ayant passé l'hiver sur la pâture), elles deviennent des adultes très prolifiques.

Selon Marreros et al (2012), la diversité parasitaire globale est la plus élevée au printemps. Elle diminue en été et augmente en automne. L'étude de la prévalence de *Nematodirus* spp. a montré une tendance saisonnière similaire, avec une prévalence générale plus basse pendant les mois d'été. En comptant les parasites adultes lors de l'examen post mortem chez le bouquetin de la colonie d'Albris, Zaffaroni et al. (1999) ont trouvé les charges parasitaires les plus élevées en été et un développement saisonnier opposé entre les deux espèces principales trouvées, c'est-à-dire que *Teladorsagia circumcincta* étant dominant en été et *Marshalla marshalli* dominant en hiver.

La variation parasitaire saisonnière dépend aussi du cycle de vie des hôtes et de leur état physiologique durant l'année. Une augmentation périparturiente (**PPR= periparturient rise**) fait référence à une augmentation du nombre d'œufs de nématodes dans les fèces des animaux autour de la mise-bas (Mandonnet et al., 2005, Xiao et al., 1994). Ce phénomène est très marqué chez les brebis, les chèvres et les truies. De plus, les hôtes sont plus réceptifs et présentent une moindre résistance vis-à-vis des parasites après les dures conditions hivernales (sous-alimentation, baisse de l'immunité). En automne (période de rut), on remarque une forte concentration d'hôtes sur un espace réduit, donc une contamination facilitée. Par ailleurs, cette période de rut est très coûteuse en énergie pour les mâles, ils s'alimentent peu et sont donc plus sensibles aux parasites. Enfin, sachant que la période de mise bas des bouquetins va de fin mai à mi-juillet, la présence des individus jeunes nouveau-nés au printemps, va augmenter la densité d'animaux et donc va fortement contaminer la pâture. De plus, ce sont des animaux naïfs qui vont fortement contaminer l'environnement quand ils seront infestés.

Nocture et al. (1998) ont documenté des prévalences plus élevées de *Protostrongylus rupicaprae* et de *Neoststrongylus linearis* chez les chamois des Alpes (*Rupicapra rupicapra rupicapra*) pendant l'hiver et ont suggéré une relation avec l'état physiologique des femelles. Cependant, la relation complexe entre les facteurs susceptibles d'influencer les infections parasitaires et les variations observées tout au long de l'année n'est pas encore bien comprise.

b. Variations liées au comportement (alimentaire, social)

Le mode de contamination des parasites est majoritairement oral. Ainsi, le comportement alimentaire influence fortement le niveau d'exposition aux parasites internes. Les fèces sont un important vecteur de transmission des parasites entre les différents ongulés hôtes. En effet, un animal sera plus exposé aux parasites de son troupeau s'il s'alimente avec des ressources

contaminées par des fèces. L'endroit dans lequel un individu va décider de s'alimenter influence l'exposition au parasitisme. Éviter de se nourrir à proximité des matières fécales s'est avéré être une stratégie antiparasitaire dans des environnements expérimentaux avec des ongulés domestiques et semi-domestiques (Brambilla et al., 2013).

D'après Hutchings et al (2003), les mammifères herbivores peuvent modifier leur comportement alimentaire afin de diminuer le niveau d'exposition aux parasites. Ils peuvent par exemple éviter d'utiliser des ressources alimentaires dans un environnement très parasité. Hutchings et al. (2003) décrivent que les herbivores détectent les zones très parasitées grâce à la présence de matières fécales fraîches et évitent ainsi ces zones pour s'alimenter. Ce comportement est sans doute lié au fait qu'ils n'aiment pas s'alimenter à côté des fèces. Cooper et al. (2000), par exemple, ont fait des expériences pour tester ce comportement d'évitement en enquêtant sur les signaux environnementaux utilisés par les moutons lors de la discrimination des parcelles de pâturage contaminées par des matières fécales. Dans l'expérience 1, des moutons ont eu la possibilité de brouter dans des parcelles contaminées ou dans des parcelles non contaminées. La contamination des parcelles s'est fait grâce à des patchs constitués soit de fèces de moutons infectés par des larves de *T. circumcincta*, soit de fèces de moutons non infectés, soit de larves de *T. circumcincta* uniquement. Les moutons faisaient une distinction égale entre les parcelles contaminées par des fèces d'animaux infectées par des larves et les parcelles contaminées par des fèces d'animaux non infectées. Les moutons n'ont pas évité les parcelles contaminées uniquement par des larves du parasite.

Ce comportement n'est pas efficace pour éviter totalement l'infestation parasitaire mais permet de diminuer légèrement l'exposition (Cooper et al., 2000). De plus, les conditions environnementales ne permettent parfois pas d'éviter certaines zones riches en ressources alimentaires bien qu'elles soient contaminées par des matières fécales. Le manque de nourriture et la surpopulation influence fortement le comportement alimentaire.

Ce comportement diminue lorsque les matières fécales sont moins fraîches, avec une odeur moins marquée. L'étude de Brambilla et al. (2013) testait l'hypothèse d'évitement fécal dans une population sauvage de bouquetins des Alpes en comparant la quantité de matières fécales dans les zones pâturées et les zones évitées. Comme prévu, les parcelles pâturées avaient une quantité de matières fécales plus faible que les parcelles évitées. Les fèces fraîches ont été évitées plus souvent que les fèces d'âge moyen et vieilles. Comme les bouquetins utilisent l'olfaction pour détecter la présence de matières fécales (Dohi et al., 1991), ils évitent les excréments frais et d'âge moyen plus efficacement car ils ont une odeur plus forte et sont plus faciles à détecter même s'ils ne sont pas nécessairement les plus infectieux. La présence de matières fécales fraîches n'est pas un indicateur obligatoire de la présence de larves dans la zone entourant les fèces (Van der Wal et al., 2000) ; en effet, les stades larvaires pré-infectieux éclosent des œufs dans les premières heures/jour après la défécation (O'Connor et al., 2006) mais leur ingestion n'est pas dangereuse pour la santé des herbivores.

Cependant, certains parasites sont plus résistants dans l'environnement et restent présents sur des pâtures qui ne contiennent plus de matières fécales fraîches (*T. circumcincta* notamment) (Cooper et al., 2000).

A cela s'ajoute le comportement alimentaire lié à l'âge et au sexe. En effet, les jeunes mâles vont avoir un comportement exploratoire plus développé que les autres individus d'un troupeau. Les mâles qui explorent beaucoup de territoires vont être exposés à plus de zones, donc le risque d'être exposé à des zones contaminées augmente. Cependant, ceci reste discutable, car la densité parasitaire étant moins importante si la densité d'individus hôte diminue, l'exposition aux parasites est alors amoindrie pour ces individus plus explorateurs. Aussi, les mâles consomment globalement plus de nourriture que les femelles et vont ainsi avoir tendance à être plus exposé au risque parasitaire.

Concernant le comportement social, certains individus, moins dominants dans le troupeau vont avoir plus de difficultés à accéder aux ressources et, à nouveau, seront obligés de s'éloigner du troupeau pour s'alimenter et s'exposeront moins à la densité parasitaire de l'ensemble du troupeau.

Patterson & Ruckstuhl (2013) montrent que chez beaucoup d'espèces, l'augmentation de la taille du troupeau est corrélée avec l'augmentation de prévalence de parasites. De plus, au sein d'un troupeau, le comportement dans le troupeau (grégarisme, territorialité, stabilité du groupe, classe sociale dans le groupe) influence aussi l'infestation parasitaire. Ezenwa et al. (2004), montrent une prévalence de strongles gastro-intestinaux et une diversité parasitaire plus importante pour les espèces grégaires et territoriales. En effet, la vie en troupeau entraîne des contacts entre individus plus importants et la sédentarité globale du troupeau entraîne une charge parasitaire de l'environnement plus importante.

2) Réponse immunitaire de l'organisme face à une infestation parasitaire

L'acquisition d'une immunité contre les nématodes entraîne un coût énergétique important pour l'organisme de l'hôte (Greer et al. 2018). Selon une estimation, la réponse immunitaire est responsable de 39% à 75% du coût énergétique global de l'infection parasitaire chez les agneaux de pâturage soumis à des infections à *Trichostrongylus vitrinis* ou *T. colubriformis*, respectivement (Blackburn et al., 2015 ; Dever et al., 2016). Cette dépense énergétique reflète le recrutement d'un certain nombre de cellules immunitaires et les changements physiologiques dans l'intestin après l'activation de la réponse immunitaire aux antigènes parasitaires. Viney et al (2005) affirment qu'une réponse immunitaire est optimale si elle est intermédiaire, c'est-à-dire si elle permet de gérer l'infestation parasitaire, sans éliminer forcément tous les parasites. La réponse immunitaire de l'hôte contribue donc à l'équilibre hôte-parasite.

Les infections à nématodes sont fondamentalement différentes des infections à d'autres agents pathogènes. Alors qu'une bactérie fait environ 2 μm de long, les vers adultes peuvent être plusieurs centaines de fois plus grande que la cellule immunitaire typique. En conséquence, les mécanismes physiologiques et immunologiques requis pour l'expulsion des vers parasites sont tout à fait différents de ceux provoqués en réponse à des bactéries, des champignons ou infections virales (Moqbel et al., 2005). La réponse immunitaire de type 2 implique plusieurs processus qui servent à perturber la niche des parasites en renforçant la barrière physique et en favorisant la réparation des tissus (Sorobetea et al., 2018).

a. Généralité sur la réponse immunitaire d'une infection à helminthes

Des études sur des modèles de laboratoire bien définis montrent que la réponse immunitaire lors d'une infection à helminthes est dominée par des réponses innées et adaptatives des cytokines de type 2. Cette réponse sert à réguler les effecteurs cellulaires servant à perturber la niche dans laquelle vivent les parasites en renforçant la barrière muqueuse physique et, finalement, en favorisant la réparation des tissus (Sorobetea et al., 2018). Les premières manifestations de l'immunité acquise aux nématodes gastro-intestinaux sont généralement un retard de la croissance des vers, la diminution de la production d'œufs, un arrêt du développement (hypobiose) et enfin, une résistance à l'établissement des larves ingérées (Charlier et al., 2020).

Le système immunitaire de l'intestin se compose de plusieurs structures différentes : les plaques de Peyer, le tissu lymphoïde diffus dans la *lamina propria* et les lymphocytes intraépithéliaux.

L'infection par les helminthes provoque une réponse inflammatoire non spécifique médiée par les cytokines de type 2. Lors de cette inflammation de type 2, les cellules épithéliales endommagées ou stimulées à la suite de l'exposition aux helminthes et à leurs produits produisent des alarmines et des cytokines, l'IL-25, l'IL-33. Ces facteurs favorisent l'activation innée des cellules immunitaires qui prend en charge la polarisation des cellules CD4 T helper de type 2 (Th2). Les cellules innées et Th2 activées produisent les cytokines IL-4, -5, -9 et -13 qui perpétuent l'activation immunitaire et agissent en retour sur l'épithélium pour provoquer une hyperplasie des cellules caliciformes et une augmentation du renouvellement des cellules épithéliales. On observe alors une infiltration de la muqueuse intestinale par des cellules inflammatoires (notamment des mastocytes, des éosinophiles et des macrophages). Les mastocytes, activés par les IgE, libèrent des amines qui déclenchent une réaction inflammatoire localisée. L'augmentation de la perméabilité intestinale qui en résulte permet le passage des IgG vers la lumière (Oyesola et al., 2018).

Les médiateurs de l'inflammation entraînent la production de mucus par les cellules caliciformes de la muqueuse. Celui-ci joue un rôle dans la protection contre les parasites. Le mucus les piège et empêche le contact direct avec la muqueuse ce qui empêche la nutrition des parasites.

La réponse immunitaire spécifique nécessite la reconnaissance des antigènes parasitaires. Les nématodes présentent une cuticule protectrice avec à leur surface les antigènes parasitaires. Les antigènes précis étant reconnus par les leucocytes de la muqueuse intestinale sont largement inconnus. Un candidat possible est la chitine polysaccharidique ; l'un des principaux éléments de l'œuf de nématode, et exprimé dans l'appareil de sécrétion des larves et pendant la mue. Cependant, comme la chitine est également une partie de la paroi cellulaire fongique, elle seule est une explication insuffisante pour l'induction de l'immunité antiparasitaire (Sorobetea et al., 2018). Les antigènes parasitaires sont reconnus par les cellules M (des plaques de Peyer) et par les cellules dendritiques du tissu lymphoïde. Ainsi, les lymphocytes T sont activés et les

lymphocytes B prolifèrent et commencent leur différenciation. Les lymphocytes B produisent alors des anticorps contre les parasites (des IgA et des IgM).

Ensemble, ces événements facilitent l'expulsion des vers et les processus de cicatrisation des plaies.

Des études de pointe ont commencé à évaluer pleinement la façon dont d'autres facteurs immunitaires, y compris les médiateurs lipidiques, les chimiokines, la signalisation des récepteurs Fc, les molécules de modèle moléculaire associées au danger et les interactions cellulaires directes, participent également à la formation d'une inflammation innée de type 2 à médiation cellulaire (Oyesola et al., 2018).

b. Variations inter-individuelles de la réponse immunitaire

Le développement de l'immunité contre les nématodes gastro-intestinaux chez les ruminants dépend des facteurs de l'hôte, de facteurs parasitaires et de facteurs influençant le contact hôte-parasite, tels que la gestion du pâturage et les traitements anthelminthiques (Charlier et al., 2020). Les facteurs de l'hôte comprennent la constitution génétique, le sexe, l'âge et l'état nutritionnel des animaux.

i. Liées à l'âge

Comme cité plus haut, les infestations parasitaires sont souvent plus fréquentes et plus massives chez les jeunes sujets, car ils n'ont pas encore mis en place une bonne réponse immunitaire. En vieillissant, le système immunitaire s'essouffle ce qui laisse la place aux infestations parasitaires chez les individus plus âgés. Les infestations parasitaires sont plus importantes chez les jeunes car l'immunité colostrale transmise par la mère ne contient que peu de protection contre les parasites. Les sujets jeunes n'ayant pas encore été en contact avec les parasites gastro-intestinaux, aucune immunité spécifique n'a été développée, ils sont alors très sensibles.

Une grande partie des connaissances de la réponse immunitaire et du développement de l'immunité acquise des ruminants à l'infection aux nématodes gastro-intestinaux sont basés sur des études en élevage. Ces études démontrent la mise en place d'une immunité acquise vis-à-vis des nématodes gastro-intestinaux (Barger et al., 1985 ; Armour, 1989 ; Winter et al., 1996 ; Vercruysse et al., 1997).

Chez les bovins, Armour (1989) a noté qu'une immunité rapide et solide se développe contre *Dictyocaulus viviparus* et *Nematodirus spp.*, dans une moindre mesure également à *Cooperia oncophora*, alors que le développement de l'immunité à *Ostertagia ostertagi* est très lent. En effet, les bovins restent sensibles à l'infection par *Ostertagiae* pendant de nombreux mois et l'immunité acquise, n'est généralement pas complètement développée avant 2 ans d'âge (Charlier et al., 2020). Une résistance significative à *Oesophagostomum radiatum*, a été

observée chez les bovins de 13 mois par rapport aux veaux de 3 mois (Bremner et al., 1976). D'après diverses études, il est apparu qu'avant 10 mois, les moutons ne sont pas capables de produire une réponse immunitaire efficace à *Haemonchus contortus* (Manton et al., 1962 ; Urquhart et al., 1966 ; Knight et al., 1974).

Des résultats similaires chez les ovins ont été observés pour *Trichostrongylus colubriformis* (Gibson et al., 1972 ; Gregg et al., 1978), *Nematodirus spathiger* et *N. filicollis* (Brunsdon, 1962) et pour *Ostertagia circumcincta* (Smith et al., 1985).

Peu de connaissances sont disponibles sur la variation de l'immunité avec l'âge dans la faune sauvage. On suppose qu'il existe une acquisition de l'immunité chez le jeune à la vue des résultats de plusieurs études qui montrent que les jeunes bouquetins hébergent plus de parasites que les adultes. Sur une étude de Pérez et al. (2003) sur les bouquetins espagnols du parc naturel de la Sierra Nevada, dans le sud de l'Espagne, les jeunes bouquetins hébergeaient significativement plus de *Nematodirus davtiani* et *Nematodirus oiratianus* que les adultes.

Hayward et al. (2009) ont exploré l'importance des mesures d'âge pour l'évolution de la résistance aux parasites tout au long de la vie des moutons Soay vivant en liberté. Leurs résultats montrent qu'en vieillissant, les individus subissent une augmentation de la charge parasitaire, comme l'indique le nombre d'œufs fécaux des helminthes gastro-intestinaux. En utilisant des échantillons de sang prélevés sur des moutons de Soay, vivant dans des conditions naturelles dans la région de Village Bay à Hirta (Ecosse), l'étude de Nussey et al. (2012), montre des différences prononcées des cellules T et des marqueurs inflammatoires entre les classes d'âge. Ils ont constaté une baisse progressive de la proportion de cellules T CD4 naïves avec l'âge, une baisse abrupte des cellules T cd après la deuxième année de vie et une augmentation des niveaux de protéines en phase aiguë chez les moutons les plus âgés. Ainsi, les individus âgés, avec des fonctions immunitaires moins performantes ont aussi une sensibilité accrue aux infestations parasitaires.

ii. Liées au sexe

Chez plusieurs espèces de mammifères, un parasitisme plus élevé a été décrit chez les hôtes mâles par rapport aux hôtes femelles (Poulin, 1996 , Hughes et Randolph, 2001).

Les différences entre les sexes dans les taux d'infection parasitaire sont généralement attribuées à deux types de cause : écologique (sociologique chez l'homme) ; et physiologique, habituellement hormonale (Zuk et al., 1996). La première cause s'explique par l'exposition différentielle aux agents pathogènes en raison du comportement ou de la morphologie spécifiques au sexe. La deuxième cause peut provenir de l'association bien documentée entre la testostérone et le système immunitaire. Ainsi, les vertébrés mâles sexuellement matures sont souvent plus sensibles à l'infection et portent des charges parasitaires plus élevées sur le terrain.

Concernant la cause écologique, les tailles des deux sexes diffèrent chez de nombreux vertébrés. Le mâle (le plus gros) peut être une cible plus grande aux stades infectieux des parasites, ou ils peuvent manger plus et donc être plus exposé aux parasites. De plus, en se plaçant à l'échelle d'une population, si les individus femelles ont un taux de mortalité plus élevé que les individus mâles, les individus mâles seront alors globalement plus âgés, ce qui peut expliquer qu'il y ait plus d'individus mâle fortement parasité. Ce qui semble alors être une différence de sexe dans l'infection parasitaire peut en fait être une différence d'âge. Enfin, la sensibilité aux parasites et le comportement influençant l'exposition aux parasites, peuvent changer en fonction de la saison ou entre les années, avec de nombreux vertébrés montrant une activité accrue ou des modes d'alimentation modifiés pendant la saison de reproduction (Zuk et al., 1996).

Concernant la cause physiologique, quatre hypothèses ont fourni des explications possibles pour la différence entre les sexes, en se concentrant principalement sur les vertébrés : les effets délétères résultant du fait que les mâles sont le sexe hétérogamétique ; les effets du stress sur le système immunitaire ; les effets directs des stéroïdes sexuels sur la croissance et le développement des parasites ; les effets indirects des stéroïdes sexuels sur les parasites agissant via le système immunitaire (Zuk et al., 1996).

Chez les femelles, on observe une augmentation de l'excrétion fécale parasitaire avant et à la suite de la parturition, on parle de « peri-parturient rise ». Cela peut s'expliquer par une diminution du système immunitaire en lien avec les changements hormonaux lors de la parturition et de la lactation. Gibbs (1986), écrit que les variations de la prolactine (la principale hormone de la lactation) coïncident avec les variations de la réponse immunitaire de l'hôte. La prolactine semble avoir un effet immunosuppresseur.

iii. Liées à l'état de santé

Comme vu précédemment, une infestation parasitaire entraîne une détérioration de la condition corporelle. De plus, il est établi qu'un individu ayant une condition corporelle dégradé va présenter un système immunitaire affaibli et donc une sensibilité accrue aux infestations parasitaires. Son métabolisme n'aura pas l'énergie pour mettre en place une immunité de qualité (immunité acquise spécifique et inflammation) face à l'infestation parasitaire.

De plus, l'infection elle-même entraîne une détérioration de la condition de l'hôte et un « cercle vicieux » peut se créer (Beldomenico et al., 2010).

En effet, alors qu'un hôte en bon état de santé serait en mesure de contrer et de limiter les agents pathogènes grâce à la fonctionnalité de ses défenses, un hôte en mauvais état de santé se défendra mal contre les infections, qui seront alors d'intensité plus élevée. Cela impliquerait, ensuite, que les défenses de l'hôte soient dépassées et que l'état de santé se détériore davantage.

De plus, ce cercle vicieux pourrait influencer l'interaction entre un hôte et sa communauté parasitaire. En effet, le système immunitaire d'un hôte vertébré s'adapte en tentant de limiter

une infection grâce à une réponse spécifique, qui, dans certains cas confère une immunité à vie contre le pathogène en question. Cependant, les communautés de parasites sont riches et diversifiées, et un individu infecté, avec un état de santé détérioré, pourrait être mal préparé à lutter efficacement contre d'autres agents pathogènes, sauf dans les cas où il y a une immunité croisée. En effet, en général, les infections antérieures ne protègent pas contre les nouvelles infections hétéro-spécifiques, même contre les parasites appartenant au même genre. Le scénario résultant pour un hôte en mauvais état est donc une plus grande vulnérabilité à toute la communauté parasitaire, déclenchant le cercle vicieux où la santé de l'hôte devient de plus en plus appauvrie et les infections deviennent de plus en plus sévères, ce qui pourrait éventuellement entraîner la mort (Beldomenico et al., 2010).

Gulland, en 1992, a décrit les épisodes de mortalité des moutons de Soay durant l'hiver rigoureux de 1989. Les deux tiers de la population de moutons Soay à St Kilda sont morts en 12 semaines. Les examens post mortem ont révélé une charge considérable de nématodes, la malnutrition étant la cause probable du décès. Les changements hématologiques et biochimiques sanguins chez ces moutons, ont suggéré que les hôtes étaient immunodéprimés. En parallèle, des expériences de laboratoire dans lesquelles des moutons Soay (en bon état de santé) ont été artificiellement infectés par *Ostertagia circumcincta*, n'ont montré aucun signe clinique ni mortalité lorsqu'ils supportaient des charges de vers similaires à ceux enregistrés chez les moutons morts à St Kilda. Il est suggéré que les parasites contribuent à la mortalité chez les hôtes malnutris, exacerbant les effets de la pénurie alimentaire.

Ce cercle vicieux pourrait avoir une influence sur l'abondance des parasites, à l'échelle d'une population d'hôte. Comme dit plus haut, l'intensité de l'infection parasitaire chez les individus en mauvais état de santé pourrait être une source très importante de parasites pour les autres individus hôtes, contribuant grandement à la densité globale des parasites dans une population d'hôtes (Beldomenico et al., 2010).

iv. Liées à l'intensité de l'exposition à l'infection

Des études sur les infections à nématodes gastro-intestinaux chez les bovins suggèrent que le développement de l'immunité acquise dépend du niveau d'exposition à l'infection (Ploeger et al., 1995).

Dans les deux expériences de Ploeger et al. (1995), des groupes de veaux ont été exposés à différents niveaux d'infection par *Ostertagia sp.* et *Cooperia sp.* La conception expérimentale simulait le schéma d'infestation d'herbages, y compris une augmentation retardée au milieu de l'été, dans des conditions de repeuplement. Après cette « première saison de pâturage » simulée, les veaux ont été suivis pendant les habitations d'hiver. À la fin de cette période d'hébergement, la charge parasitaire sur les veaux était de 100 000 L3 de *Cooperia sp.* et 40 000 L3 de *Ostertagia sp.* Tous les veaux précédemment infectés étaient protégés contre l'établissement de l'infection d'épreuve par *Cooperia sp.*, mais pas contre *Ostertagia sp.*

Il est conclu que l'immunité acquise contre les deux genres de parasites se développe en fonction du niveau d'exposition à l'infection au cours d'une première saison de pâturage et que le retard de l'augmentation au milieu de l'été entraîne un retard dans l'acquisition d'une immunité effective mesurée par le nombre d'œufs fécaux. La principale différence entre les deux genres parasitaires semble être de nature temporelle. La relation entre le niveau d'exposition à l'infection et le développement de l'immunité contre *Cooperia sp.* a été évident au cours de la première saison de pâturage, alors que cette relation pour *Ostertagia sp.* était évidente plusieurs mois plus tard, à la fin de la période de logement. L'immunité contre *Ostertagia sp.* est plus lente à se mettre en place et nécessite une intensité d'exposition plus importante.

Synthèse sur la partie A. Facteurs de variation du parasitisme

Plusieurs facteurs sont responsables de la variation du parasitisme au sein d'une espèce dans un environnement étudié. L'exposition au parasite dépend déjà de facteurs telles que la saison, la présence d'autres espèces hôtes, le comportement alimentaire de ces hôtes. Les L3 et les œufs, de certains parasites, formes de résistance dans le milieu extérieur, peuvent ne pas résister à des températures extrêmes ou des variations de chaleur ou d'hygrométrie trop importantes. La présence d'hôtes dans l'environnement (de troupeaux de petits ruminants en cô-pâturage) implique la présence de zones contaminées et donc d'un milieu de vie globalement plus contaminées par les parasites des espèces domestiques. Le comportement exploratoire d'un mâle va aussi augmenter son exposition au parasitisme.

À la suite de l'exposition aux parasites, une réponse de l'hôte se met en place, réponse immunitaire qui implique des médiateurs de l'inflammation mais aussi une réponse cellulaire de type Th2 (intervention des lymphocytes T helper CD4+) se caractérisant par la libération de médiateurs tels que des interleukines. Cette réponse immunitaire nécessite beaucoup d'énergie de la part du métabolisme de l'hôte et va varier en fonction de l'âge de l'hôte, de son sexe, de son état de santé et de l'intensité de l'exposition aux parasites.

Nous avons souligné que l'intensité du parasitisme peut être à la fois cause et effet dans son interaction avec l'hôte. Par conséquent, établir des relations de cause à effet ou l'impact d'un pathogène spécifique pose un défi qui justifie l'exploration de nouvelles approches.

B. Les systèmes hôte-parasite à l'interface faune domestique-sauvage

L'Homme exploite de plus en plus de territoires, pour des activités récréatives ou de rente. L'utilisation de milieux naturels pose la question du partage de l'espace avec les espèces sauvages y vivant initialement, et l'impact de cette exploitation sur ces espèces. Pato et al. (2013) ont démontré que le chevreuil du nord-ouest de la péninsule ibérique était largement et intensément infectés avec des SGI considérés comme spécifiques aux ruminants (*Ostertagia*, *Nematodirus*, *Trichostrongylus*, *Teladorsagia*, *Chabertia*, *Cooperia*, *Haemonchus*), et qu'ils peuvent agir comme réservoirs potentiels de nématodes pour les ruminants domestiques.

L'utilisation de pâtures en été par des troupeaux de petits ruminants domestiques, dans des milieux peu exploités, interfère avec l'habitat de ruminants sauvages, notamment le bouquetin. La transhumance est la migration périodique de bétail entre les pâturages d'hiver et les pâturages d'été. Elle a lieu sur tous les continents, dans les zones montagneuses. Ainsi, dès le début de l'été, des animaux de rente vont exploiter des ressources qui, le reste de l'année, profitent aux ruminants sauvages. Ainsi, on peut se poser la question d'une éventuelle transmission de parasites entre les ruminants domestiques et les ruminants sauvages.

1) Les filtres de rencontre et de compatibilité

L'écologie d'un parasite peut être analysée à plusieurs échelles, l'horizon immédiat du parasite (villosité intestinale, etc), la cellule ou l'organe cible, l'individu-hôte, la population-hôte et l'écosystème-hôte. Cependant il n'est pas obligatoire de structurer la démarche scientifique de telle manière pour étudier l'écologie d'un parasite. Certains principes sont fondamentaux comme la notion de niche écologique c'est-à-dire l'ensemble des variables qui caractérisent le milieu convenant à un parasite, le milieu qu'il pourra exploiter. (Combes, 1995)

Le cycle de vie d'un parasite constitue probablement l'une des clés les plus importantes permettant d'expliquer l'évolution et l'écologie des parasites. La sélection naturelle n'épargnera que ceux qui auront su créer avec leur hôte des associations durables et répondre aux fluctuations de leur environnement. La majorité des nématodes ont des cycles de vie polyphasiques avec une phase parasite sur ou à l'intérieur de l'hôte, et une phase exogène dans l'environnement ou des hôtes intermédiaires (Taylor et al., 2016).

Un cycle de vie polyphasiques, avec de possibles hôtes intermédiaires, constitue une série d'obstacles pour le parasite à franchir afin d'achever son cycle de vie. A chaque hôte ou environnement, le parasite doit s'adapter aux variations du milieu, être compatible avec le milieu. Cette compatibilité est nécessaire pour le parasite afin qu'il puisse augmenter ses chances d'obtenir des conditions favorables pour son développement ou sa reproduction. Combes (1995) propose un système de filtres pour schématiser les facteurs influençant le développement d'un parasite chez tel ou tel hôte (**Figure 15**), et distingue :

- Le *filtre de rencontre* définit la probabilité de contact entre un organisme parasite et son hôte potentiel. Il inclut une dimension écologique (occuper une niche écologique

commune), et une dimension éthologique (avoir des comportements qui induisent la rencontre hôte-parasite). Les habitudes alimentaires peuvent par exemple être la principale cause de l'ingestion d'un parasite.

- Le *filtre de compatibilité* définit la probabilité pour un parasite de s'établir durablement au sein d'un hôte potentiel. Il inclut une dimension métabolique (répondre aux exigences d'espace et de ressources requises par le parasite), et une dimension immunologique (contourner les mécanismes de défenses antiparasites mis en place par l'hôte).

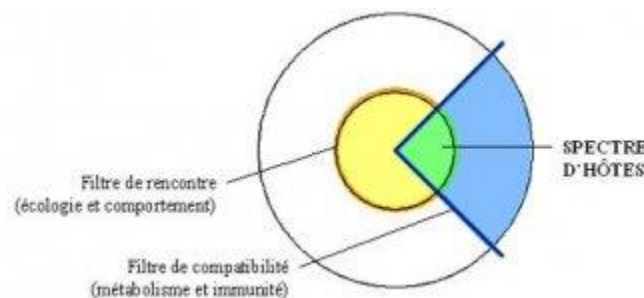


FIGURE 15 CONSTITUTION D'UN SPECTRE D'HOTE (VERT) A L'INTERSECTION ENTRE HOTES RENCONTRES (JAUNE) ET HOTES COMPATIBLES (BLEU) (COMBES, 1995)

Ce système de filtre résume les différentes exigences pour qu'un parasite se développe chez un hôte.

2) La spécificité des parasites

a. Notion de parasite généraliste et spécifique

Une autre notion semble essentielle pour la réalisation du cycle de vie d'un parasite, la notion d'espèces de parasites généralistes ou spécialistes. Certains parasites, dits *spécialistes*, vont avoir des conditions exigeantes en termes d'espace et de ressources au sein de l'hôte qu'ils infestent. En effet, leur *filtre de compatibilité* va être très étroit, notamment la dimension métabolique. Les parasites vont exiger des conditions de développement que seule la physiologie (digestive, dans le cas des nématodes gastro-intestinaux) de certains hôtes leur apportera. D'autres parasites, dits *généralistes*, vont être capable de contaminer un grand nombre d'hôtes d'espèces différentes. Il est important de comprendre qu'un parasite est rarement complètement généraliste ou complètement spécialiste, ces deux notions sont deux extrêmes d'un continuum dans lequel on peut classer les parasites en fonction de leur spécificité, c'est-à-dire en fonction de leur susceptibilité à la transmission interspécifique. Cette notion de s peut être modulée par les conditions environnementales.

D'après Zaffaroni et al. (1999), la capacité des espèces de nématodes gastro-intestinaux à coloniser une ou plusieurs espèces hôtes est un domaine d'étude important. Du point de vue

sanitaire, il est souhaitable de savoir quelles espèces de parasites sont plus sujettes à la transmission interspécifique, afin d'évaluer les risques sanitaires lorsque différentes populations hôtes vivent en co-pâturage. On distingue ainsi :

- Des espèces qui ne peuvent vivre principalement dans une seule espèce hôte, sont dites à spécificité stricte ou étroite : elles sont **oïoxènes** ou **spécialistes**
- Les parasites qui exploitent un petit groupe d'espèces (a priori apparentées phylogénétiquement, par exemple du même genre) sont dits **sténoxènes** : *Ostertagia leptospicularis* (chevreuil, petits ruminants), *Teladorsagia circumcincta* (petits ruminants, chamois, bouquetins), *Marshallagia marshalli* (chamois, bouquetins en France)
- Des espèces qui peuvent vivre en exploitant plusieurs espèces hôtes sont dites à spécificité large : elles sont **euryxènes** ou **généralistes**. Les espèces hôtes ne sont pas obligatoirement apparentées du point de vue phylogénétique, mais peuvent présenter des convergences écologiques, éthologiques et/ou physiologiques : *Haemonchus contortus*, *Trichostrongylus axei*, *Trichostrongylus capricola*.

Les premiers sont toujours dominants dans les communautés de leurs principaux hôtes, alors que les espèces généralistes peuvent être observées dans beaucoup d'hôtes différents, mais ne sont jamais aussi dominants (Zaffaroni et al. 1999). Il est à noter que chaque fois que les espèces spécialistes réussissent à coloniser un hôte pour lequel ils ne sont pas adaptés, ils restent parmi les espèces rares. Ainsi, les nématodes spécialisés, lorsqu'ils sont trouvés inopinément chez des hôtes particuliers, peuvent être considérés comme un indicateur d'interaction entre les deux types d'hôtes et / ou d'une forte densité d'individus sur la zone d'étude. Au contraire, il peut être difficile d'identifier le réservoir hôte effectif pour les espèces généralistes et, dans certains cas, le réservoir véritable peut être représenté par toutes les espèces hôtes dans une région. Ces espèces semblent en effet être capables de coloniser facilement les différentes populations hôtes avec lesquelles ils entrent en contact. *Haemonchus contortus* a été observé chez des populations de ruminants sauvages principalement dans les zones de pâturage extensif (Zaffaroni et al., 1996). En ce qui concerne *Trichostrongylus spp.*, en particulier *T. axei*, il est connu qu'ils peuvent être trouvés dans plusieurs hôtes mono et polygastriques, y compris l'homme. Dans ce cas, il est plausible d'émettre l'hypothèse que cette espèce est maintenue par un réservoir « environnemental » composé de tous les hôtes réceptifs dans une zone spécifique.

Les espèces généralistes semblent être les plus importantes du point de vue sanitaire. En effet ce groupe comprend certaines espèces ayant un effet pathogène reconnu, notamment *H. contortus* et *T. axei* qui semblent être les espèces les plus importantes du point de vue sanitaire du fait de leur adaptabilité aux différents hôtes et de leur potentiel effets pathogènes.

Les recherches utilisant les outils moléculaires, permettent de mieux connaître l'épidémiologie des nématodes à l'interface faune sauvage-faune domestique (Cerutti et al., 2010). Dans l'étude de Cerutti et al. en 2010, par exemple, l'étude de la variabilité génétique du parasite ovin *Haemonchus contortus* des Alpes à l'aide d'ADN mitochondrial (gène nd4), a permis d'évaluer si la transmission croisée entre les ruminants domestiques et sauvages se produit.

Comme vu précédemment, la spécificité des parasites, mais surtout leur caractère généraliste à un stade de leur cycle de vie, donne l'opportunité d'avoir une diversité de système hôte-parasite, selon l'environnement. Dès lors on peut se demander quelles sont les limites de cette spécificité.

b. *Les limites du spectre d'hôtes*

Le cycle biologique d'un parasite a une composante transversale, en effet les hôtes du cycle peuvent être interchangeable c'est-à-dire que plusieurs espèces hôtes peuvent être exploitées à un stade donné du cycle biologique d'un parasite. On parle du *spectre d'hôtes*. (Combes, 1995). Si le cycle est monoxène (à un seul hôte), la spécificité ne sera définie que pour un seul stade, mais s'il est hétéroxène (à deux ou trois hôtes qui se succèdent obligatoirement durant le développement du parasite), la spécificité se définira à chaque stade du cycle. (Combes et al. 2018). Les Trématodes, par exemple, ayant un cycle de vie hétéroxène, sont une bonne illustration de cette spécificité qui se définit à chaque stade du cycle. En effet, pour l'hôte intermédiaire 1 (mollusque), la spécificité est assez stricte tandis que la spécificité est plutôt large pour l'hôte intermédiaire 2 et que la spécificité au niveau de l'hôte définitif est souvent stricte.

Cette notion de spectre d'hôtes présente cependant des limites qu'il faut prendre en compte dans l'étude de la spécificité d'un parasite. La première limite réside dans le rôle écologique relatif des espèces hôte du cycle de vie. En effet lorsque le parasite est plutôt généraliste et que plusieurs hôtes sont possibles à un stade donné, il existe de fortes différences dans la quantification des parasites qui passent par les différentes espèces du spectre d'hôtes. Et certaines espèces hôtes jouent un rôle écologique (dans la survie et le renouvellement de la population de parasites) tout à fait négligeable par rapport à d'autres, même si ces espèces hôtes sont taxonomiquement proches. Pour illustrer ceci, la fièvre catarrhale ovine est une maladie virale (due au bluetongue virus BTV, famille des Reoviridae) qui affecte les ruminants domestiques (bovins, ovins, caprins...) et sauvages. Les symptômes plus sévères et la mortalité plus élevée chez les ovins que chez les bovins expliquent les conséquences économiques majeurs en élevages ovins. Cependant l'analyse écologique du virus montre qu'une lutte devrait plutôt se tourner sur l'hôte vache que sur l'hôte mouton. En effet le taux d'infection est plus élevé chez les bovins que chez les ovins, ce qui semble lié à la préférence des Culicoïdes (vecteurs du virus) pour les bovins. Les bovins représenteraient la source d'infection principale des vecteurs.

La seconde limite à prendre en considération est la variation géographique d'une étude à l'autre. En effet, d'une région à l'autre, donc d'un spectre d'hôte à l'autre, le filtre de compatibilité peut varier et donc la présence du parasite dans une espèce hôte ou une autre au sein de chaque stade du cycle peut être fortement modifiée. En effet, l'étude du spectre d'hôtes de ruminants des nématodes généralistes ne sera pas le même dans les Alpes et dans les Vosges, car les ruminants sauvages rencontrés ne sont pas les mêmes dans les deux zones géographiques.

La dernière limite de l'étude du spectre d'hôte d'un parasite nous renvoie au fait qu'il nous reste encore des méconnaissances taxonomiques à combler chez les parasites, même si les outils moléculaires ont permis de progresser sur l'appréhension de la diversité génétique des parasites.

c. Avantages et inconvénients de la spécificité d'un parasite

Nous avons donc vu, dans les parties qui précèdent, que les parasites sont plus ou moins spécifiques d'une espèce hôte donnée à un stade de leur cycle de vie.

L'avantage évident de cette spécificité est de pouvoir exploiter l'hôte et donc les ressources avec un maximum d'efficacité. Cet avantage est décrit par la théorie de la « stratégie optimale de la recherche de nourriture » (Stephens, 1986). Cette théorie affirme que les individus qui dépensent le moins d'énergie possible pour se nourrir sont sélectionnés. Un second avantage de la spécificité, que ce soit pour les espèces libres ou pour les espèces parasites, est la réduction de la compétition interspécifique. Ainsi, plus une espèce de parasite est généraliste, plus elle va pouvoir coloniser une diversité d'hôtes et donc plus la compétition avec d'autres parasites sera importante. En effet, plus leur spectre d'hôtes est large, plus il est probable que d'autres parasites exploitent la même ressource et donc qu'il y ait une compétition.

Outre plusieurs avantages de la spécificité d'un parasite ou la restriction du spectre d'hôte, affiche aisément plusieurs contraintes. Tout d'abord la limitation de l'extension géographique et donc de la dispersion du parasite. En effet, concernant les parasites des ruminants, les trématodes sont retrouvés le plus souvent dans les milieux humides. Cette restriction est liée à la spécificité stricte de l'hôte intermédiaire 1 (le mollusque) du cycle de vie de ces parasites. Ainsi, les trématodes ne pourront être retrouvés dans des milieux secs, dans lesquels le mollusque ne peut survivre. S'en suit le second inconvénient de la spécificité des parasites c'est-à-dire le risque d'extinction. Ainsi, au même titre que les espèces libres qui ont un régime alimentaire très spécifique risquent de disparaître si la ressource disparaît (les pandas avec le bambou), les parasites ayant un hôte spécifique strict risquent de ne pas survivre à la disparition de leur espèce hôte. Un parasite généraliste aura une probabilité plus élevée de survivre chez les autres espèces présentes dans un écosystème si son hôte habituel est absent. Un dernier inconvénient de la spécificité est qu'un parasite n'exploite qu'une petite partie des ressources disponibles dans un écosystème, sauf dans le cas où l'espèce hôte exploitée est dominante dans l'écosystème, ce qui semble être le cas de figure le moins courant.

Pour finir, certains parasites qui semblent plutôt spécialistes peuvent se développer quand même chez plusieurs espèces, comme nous l'avons dit précédemment, la limite entre spécialiste et généraliste n'est pas parfaite et certains parasites sont plus généralistes que d'autres, sans pour autant n'avoir aucune restriction d'hôte. Cependant, lorsque ces parasites se développent chez des espèces hôtes non habituelles, leur développement n'est pas optimal. Des travaux (Guarda, 1984) ont montré que des parasites d'origine domestique ayant été transmis à des ruminants sauvages peuvent ne pas atteindre leur plus haut stade de maturité, sont moins nombreux chez les espèces de ruminants sauvages, ou subissent des modifications en passant d'une espèce hôte à l'autre.

3) Interface ruminants sauvages-domestiques

a. Echanges de parasites

L'hypothèse selon laquelle, en pâturage, les parasites peuvent circuler entre les ruminants domestiques et les ruminants sauvages est souvent faite et sert de base pour plusieurs études.

Par exemple, une relation entre les parasites du cheptel domestique et les rennes avait déjà été avancée par Hrabok et al. (2006), montrant que les rennes sont des hôtes sensibles à certains parasites importants des moutons (*Teladorsagia circumcincta* et *Haemonchus contortus*) et des bovins (*Ostertagia ostertagi* et *Trichostrongylus axei*).

En utilisant des animaux expérimentaux, McGhee et al. (1981) ont montré que la transmission croisée de *H. contortus* peut se produire entre le cerf et le bétail domestique. Le cerf de Virginie est donc un hôte important pour ces parasites dans la région sud-est d'Amérique du Nord (Hoberg et al., 2001).

Les données récentes de Barone et al. (2020), montrent clairement que les ruminants sauvages abritent généralement plusieurs espèces de parasites dont les hôtes principaux sont des bovins domestiques. Les ruminants sauvages sont des hôtes potentiels et compétents pour un certain nombre d'espèces de nématodes qui infectent généralement des ruminants domestiques et sont mieux adaptés aux bovins, ovins et caprins.

Une étude génétique sur *Haemonchus contortus* focalisée sur les animaux sauvages en lien avec l'élevage, et définissant l'influence de l'activité anthropique comme facteur de variation de la prévalence de *Haemonchus* (Hoberg et al., 2004), a montré que la prévalence de ce parasite semble être plus importante chez les espèces sauvages dans les écosystèmes influencés par l'homme, avec un fort mouvement du bétail et une liberté remarquable des espèces sauvages.

La présence de troupeaux de petits ruminants de grande taille en pâtures estivales dans les alpages implique la présence de zones contaminées par les fèces d'ovins/caprins et donc d'un milieu de vie globalement plus contaminé par les parasites des espèces domestiques. Ainsi, les Alpes représentent un modèle significatif d'interaction bétail-faune sauvage en raison de la tradition de transhumance, mouvement de ruminants domestiques en été, vers les pâturages en haute altitude, responsable d'un brassage de parasites. En effet, dans certaines zones alpines, *H. contortus* a été largement trouvé chez les ruminants sauvages (Zaffaroni et al., 2000).

Il existe donc une réelle circulation de parasites entre les espèces domestiques et les espèces sauvages dans les Alpes. Cette circulation peut servir de base à l'étude de la transmission de parasites modifiés, par exemple de parasites qui présentent un gène de résistance aux antiparasitaires entre les espèces sauvages et domestiques (Chintoan-Uta et al., 2014).

b. *Les populations de parasites infestant les ruminants sauvages et domestiques*

Une population est constituée par l'ensemble des individus d'une même espèce vivant dans un même environnement délimité. Les populations au sein d'une espèce sont le résultat de la *fragmentation* de l'ensemble des individus de cette espèce liée à la discontinuité du milieu de vie. La structure du milieu de vie joue ainsi un rôle important dans la distribution spatiale des êtres vivants. La fragmentation des espèces parasites est complexe par rapport à celle des espèces libres car il est nécessaire de prendre en considération deux niveaux majeurs (Combes, 2018). Dans un environnement donné, les parasites d'une même espèce sont fragmentés par :

- Les **différentes populations d'hôtes** pouvant les accueillir : par exemple dans une forêt, l'existence d'une population de chevreuils et l'existence d'une population de cerfs entraîne la fragmentation de la population d'une espèce donnée de parasites qui peut parasiter ces deux populations d'hôtes.

C'est en analysant la génétique de la population de parasites et à l'aide de marqueurs moléculaires et génétiques adaptés que l'on pourra déterminer les échanges de gènes réels existant entre les parasites de cerfs et de chevreuils et/ou entre différentes forêts d'une aire géographique donnée.

- Les **individus hôtes** pouvant les accueillir : la fragmentation spatiale des parasites se fait, avant tout, par les individus qui les hébergent. Une même population de parasites est toujours dispersée en autant de sous-ensembles, qu'il y a d'individus hôtes pouvant héberger les parasites de la population. Le recrutement de nouveaux individus parasites au sein d'un hôte est forcément exogène, il n'y a pas de cycle de vie entièrement réalisable sur place car il est nécessaire d'avoir un passage dans le milieu extérieur et/ou dans d'autres hôtes pour le développement. Les parasitologues ont appelé « *infrapopulation* » ces sous-ensembles de parasites présents dans des individus hôtes différents.

De nombreuses espèces de nématodes sont des parasites généralistes capables d'infecter plusieurs espèces hôtes. Cependant, la transmission de parasites entre les ruminants domestiques et sauvages nécessite un *chevauchement spatial* c'est-à-dire que les niches écologiques des ruminants sauvages et domestiques doivent être partagées à un moment donné. Ce chevauchement spatial peut, soit avoir lieu au même moment dans le temps, soit éloigné dans le temps. Cette condition va dépendre de la survie du stade libre du parasite dans l'environnement. En effet, certains parasites qui résisteront très peu dans l'environnement, ne pourront être transmis d'une espèce à une autre uniquement par un contact direct entre elles. D'autres pourront rester longtemps dans l'environnement, après leur excrétion par les matières fécales, avant que les ruminants sauvages s'infestent. Le cycle de vie des nématodes, impliquant une phase exogène, facilite la transmission de ces parasites entre les espèces hôtes même en l'absence de contact direct entre les hôtes. Sachant que les larves persistent dans l'environnement, que le pâturage et les sources d'eau sont partagés entre les espèces hôtes, l'ingestion des larves déposées par différentes espèces hôtes est donc probable.

Les travaux récents de Walker et al. (2014) montrent dans quelle mesure des nématodes ont été observés chez des ongulés sauvages et domestiques. Tout d'abord, en utilisant des bases de données hôte – parasite, ils décrivent le chevauchement prévu de 412 espèces de nématodes entre 76 hôtes sauvages et 8 hôtes domestiques. Leurs résultats indiquent que les parasites spécifiques représentent moins de la moitié des nématodes infectant une espèce hôte particulière d'ongulés. Donc la majorité des nématodes retrouvés chez une espèce d'ongulés donné sont des espèces de nématodes généralistes. Pour les espèces hôtes sauvages, entre 14% (pour le phacochère commun *Phacochoerus africanus*) et 76% (pour le mouflon) des espèces de nématodes parasites sont partagés avec d'autres espèces hôtes. Pour les espèces hôtes domestiques, entre 42% (pour le cheval) et 77% (pour les lamas / alpagas) des espèces de nématodes sont partagées avec les espèces sauvages.

Dans cette étude, ils examinent ensuite des exemples spécifiques de la littérature pour lesquels, il existe de nombreuses limites dans les données existantes en raison du biais géographique et de certaines espèces hôtes étudiées plus fréquemment que les autres. Bien qu'il ait été démontré que de nombreuses espèces de nématodes se trouvent à la fois chez des hôtes sauvages et domestiques, peu de travaux ont été effectués pour savoir si la transmission se produit entre les espèces ou si des souches similaires circulent séparément.

Les endoparasites retrouvés chez le bouquetin existent chez les ovins et chez les caprins domestiques. On sait que les troupeaux en alpage de ces espèces domestiques sont fortement parasités. Si l'on tient compte du chevauchement spatial et du chevauchement temporel des bouquetins et de ces espèces, ainsi que de la pérennité de l'infestation parasitaire d'une pâture, on peut supposer que la contamination bouquetin-petits ruminants domestiques est très probable. Les travaux de Montagut et al. (1981), ont montré qu'il existe une adaptation physiologique des parasites à certains hôtes dans une région donnée, ainsi qu'une adaptation de l'hôte à certaines formes de parasites. Des recherches supplémentaires sur la transmission entre espèces, y compris l'utilisation de modèles et de méthodes génétiques pour définir les souches, fourniraient des preuves pour répondre à cette question.

Cerutti et al. 2010 ont étudié la variabilité génétique du parasite ovin *Haemonchus contortus* dans les Alpes à l'aide d'ADN mitochondrial (gène nd4), d'espaces internes de transcription 1 et 2 et de microsatellites. Cette étude évalue si la transmission croisée entre les ruminants domestiques et sauvages se produit. L'ensemble des données était composé de 78 adultes de *H. contortus* prélevés sur des chamois (*Rupicapra r. rupicapra*), des chevreuils (*Capreolus capreolus*), des bouquetins des Alpes (*Capra ibex ibex*), des chèvres domestique (*Capra hircus*) et des moutons (*Ovis aries*) de différentes régions alpines. Les données obtenues montrent une faible spécificité de l'hôte et une forte variation génétique au sein des populations de *H. contortus*. Les analyses indiquent la présence de deux clusters d'haplotypes mitochondriaux parmi les espèces hôtes et l'absence d'espèces parasitaires cryptiques, confirmant le caractère généraliste de *H. contortus* et suggérant que la transmission du parasite entre les populations de ruminants domestiques et sauvages se produit normalement.

Etant donné le développement de parasites résistants aux traitements antiparasitaires utilisés actuellement sur les troupeaux d'ovins, la transmission de parasites entre ruminants sauvages et domestiques suggèrent de faire l'hypothèse que des populations de parasites résistants soient

aussi transmis des ruminants domestiques aux ruminants sauvages. Les ruminants sauvages pourraient héberger des parasites qui résistent aux traitements utilisés sur les troupeaux d'ovins. Dans le meilleur des cas, les ruminants sauvages pourraient jouer le rôle de réservoir de parasites encore sensibles à ces traitements et pourraient permettre de « diluer » la résistance développée chez les ruminants domestiques.

c. Echanges de parasites résistants aux anthelminthiques

Comme cité ci-dessus, l'ouverture de l'étude de Zaffaroni et al. (2000), pourrait être une étude sur les nématodes spécialisés, qui, retrouvés inopinément chez des hôtes particuliers, peuvent être considérés comme un marqueur d'interaction entre les deux hôtes. Ainsi, un parasite ayant muté chez un hôte spécial, que l'on retrouve muté chez un hôte particulier, est aussi un marqueur d'interaction entre les deux espèces hôtes.

Les nématodes gastro-intestinaux sont parmi les principales causes de perte de production chez les ruminants d'élevage, et une résistance aux anthelminthiques est en train d'émerger globalement. L'étude de Chintoan-Uta et al. (2014) est le travail précurseur concernant la transmission de parasites résistants aux benzimidazoles (BZ) entre les ruminants sauvages et les ruminants domestiques. Ils ont fait l'hypothèse que les cerfs sauvages pourraient potentiellement servir de réservoirs de nématodes GI résistants aux anthelminthiques entre les élevages. Des nématodes adultes de la caillette et des échantillons fécaux ont été prélevés chez le cerf élaphe (n = 14), chez le chevreuil (n = 10) dans des zones sans élevage, dans des fermes d'élevage de chevreuil et dans des zones d'élevage intensif d'ovins. L'analyse de la composition des espèces de nématodes de la caillette a révélé des différences entre le pâturage des chevreuils sauvages dans les zones d'élevage intensif et dans les zones sans élevage. La présence de résistance *in vitro* à la BZ chez le chevreuil sauvage dans des zones d'élevage intensif d'ovin est établie, mais d'autres expériences doivent établir fermement la présence d'une résistance phénotypique à la BZ *in vivo*.

C'est donc en analysant la génétique de la population de parasites et à l'aide de marqueurs moléculaires et génétiques adaptés que l'on pourra déterminer plus finement les échanges de parasites, et donc les échanges de gènes développés chez ces parasites, existant entre deux espèces hôtes différentes et/ou entre différentes zones d'une aire géographique donnée.

Les études taxonomiques et phylogénétiques sont essentielles pour mieux comprendre l'écologie, l'épidémiologie et le processus d'évolution des nématodes parasites. Le développement d'outils moléculaires spécifiques est utile pour reconnaître les parasites et étudier des processus tels que la transmission entre les différents hôtes possibles. En effet, la caractérisation du génome est importante pour un diagnostic précis de l'espèce, et lorsque l'on considère la résistance anthelminthique chez la population de nématodes (Gasser et al., 2008). Cependant, les informations sur le statut de résistance des nématodes présents chez les ruminants sauvages sont très minces.

L'objectif de l'étude de Nagy et al. (2017 et 2016) était de déterminer la présence d'une résistance aux benzimidazoles chez le strongle généraliste *Haemonchus contortus* chez les moutons en pâturage, chez le cerf rouge et chez le chevreuil en liberté par la méthode PCR-RFLP basée sur le polymorphisme nucléotidique du codon 200 du gène de la β -tubuline isotype 1 (Phe200Tyr). En examinant 70 strongles de chaque espèce hôte, le génotype sensible homozygote était le plus représentatif chez le cerf élaphe (100%), le génotype homozygote résistant était le plus répandu chez le mouton (68,6%) et modéré chez le chevreuil (17,1%), tandis que le génotype hétérozygote a été observé en proportion égale chez le mouton et le chevreuil (28,6%). Leurs résultats suggèrent que le chevauchement d'habitats de troupeaux de moutons et de chevreuils pourrait contribuer à l'apparition et à la propagation d'allèles résistants au sein de la faune sauvage.

Synthèse sur la partie B. Les systèmes hôtes-parasites à l'interface faune sauvage-domestiques

Le cycle de vie d'un parasite constitue la clé la plus importante permettant d'expliquer l'évolution et l'écologie d'un parasite. Les filtres de rencontre et de compatibilité d'un parasite impliquent des pressions de sélection sur le parasite. Ce qui conduit notamment à des espèces de parasites plus ou moins spécialistes c'est-à-dire qu'ils vont plus ou moins se développer chez une ou plusieurs espèces. Cette spécificité parasitaire a cependant des avantages et inconvénients en termes d'exploitation des ressources et d'extension géographique du parasite.

L'interface constituée par les ruminants sauvages et les ruminants domestiques en France, dans les Alpes notamment, est le siège d'une multitude de parasites dont le cycle se partage entre ces deux types d'espèces de ruminants. La présence de troupeaux de ruminants domestiques en pâtures estivales dans les alpages implique la présence de leurs parasites et donc d'un milieu de vie, partagé avec les ruminants sauvages, dans lequel les échanges de parasites sont susceptibles de se faire. En effet, ces échanges nécessitent un *chevauchement spatial* c'est-à-dire que les niches écologiques des ruminants sauvages et domestiques doivent être partagées à un moment donné.

Les recherches supplémentaires sur la transmission de parasites entre espèces avec l'utilisation de méthodes génétiques, confirment que les échanges de parasites entre réservoirs domestiques et sauvages ont lieu. Des gènes d'intérêt chez les parasites peuvent particulièrement être étudiés et marquer un échange inévitable des ruminants domestiques aux ruminants sauvages, tels que des gènes codant pour des résistances anthelminthiques chez la population de nématodes présentes chez nos ruminants domestiques, par exemple.

Deuxième partie :

Etude expérimentale

I. Objectifs de l'étude

La montée en estive de moutons domestiques dans des zones fréquentés par d'autres espèces de ruminants sauvages permet de supposer des modifications au niveau du parasitisme de ces espèces. Les interactions entre espèces domestiques et sauvages sont complexes et nécessitent d'être étudiées avec précision, et surtout ces interactions supposent la transmission de parasites. Notre étude s'intéressera uniquement aux bouquetins et aux moutons domestiques. Le pâturage a un effet sur le parasitisme des moutons, il est donc intéressant d'étudier le parasitisme d'un troupeau en début de saison de pâturage puis en fin de saison de pâturage afin de discuter de l'impact du pâturage sur les moutons domestiques. En étudiant le parasitisme de bouquetins vivant dans une zone en contact avec l'aire de pâturage des moutons domestiques étudiés, on peut comparer les espèces présentes et supposer la transmission de parasites d'une espèce à une autre. Les connaissances sur le rôle des ruminants sauvages sur le maintien et la dispersion de parasites sont quasi-inexistantes. Les bouquetins pourraient jouer un rôle potentiel de réservoir de parasites pour la faune domestique.

Notre étude sera effectuée sur des troupeaux de moutons domestiques au sein du massif de Belledonne (durant les années 2018 et 2019, **figure 16**) et au sein du Parc des Ecrins (durant l'année 2019). Des troupeaux de bouquetins vivant dans les zones des aires de pâturage des troupeaux de moutons seront prélevés en parallèle. Nos prélèvements s'effectueront en juin (début de la saison de pâturage des moutons) et en septembre (fin de la saison de pâturage des moutons).

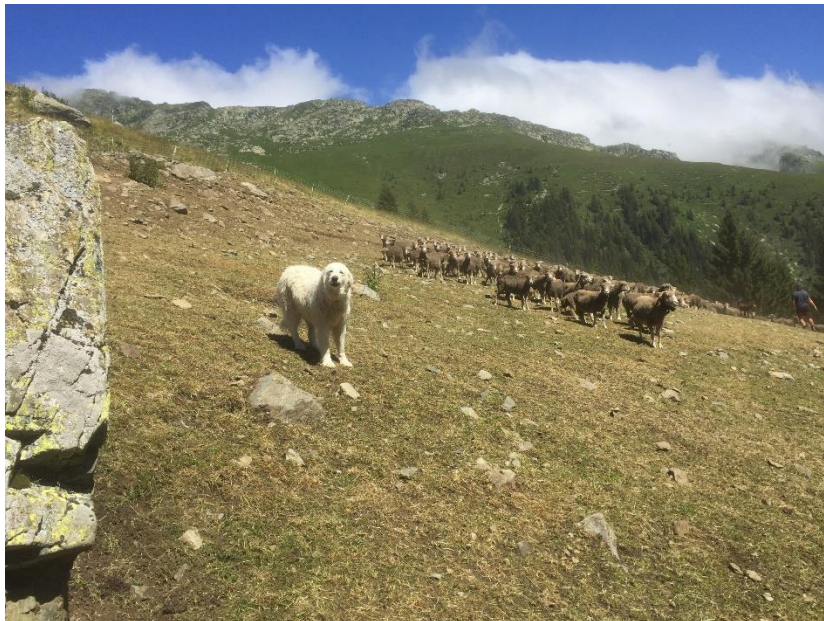


FIGURE 16 TROUPEAU DE MOUTONS EN PATURE ESTIVALE, LA PESEE, MASSIF DE BELLEDONNE, EN 2018 (PHOTO PERSONNELLE)

Aux vues de ces problématiques, notre étude a donc plusieurs objectifs :

- Objectif 1 : Décrire les espèces de parasites retrouvées chez les moutons et chez les bouquetins en début d'estive à l'aide des coproscopies,
- Objectif 2 : Voir l'évolution du parasitisme chez les moutons au cours de la saison d'estive,
- Objectif 3 : Identifier plus précisément les espèces de strongles retrouvées chez les moutons et les bouquetins et voir s'il y a des espèces communes et donc potentiellement des échanges de SGI.

Pour réaliser l'objectif 1, nous avons effectué des prélèvements en juin-juillet c'est-à-dire au début de la période d'estive. Nous avons alors fait des coproscopies afin d'étudier l'excrétion parasitaire d'œufs de parasites (coccidies, strongles digestifs et respiratoires, Trématodes...).

Pour réaliser l'objectif 2, nous avons effectué d'autres prélèvements à la fin de la saison d'estive (septembre) sur les mêmes troupeaux prélevés en juin, afin de comparer le parasitisme à ces deux périodes de l'année.

Afin de répondre à l'objectif 3, la composition des populations de SGI entre les moutons et les bouquetins sera comparé à l'aide de PCR en temps réel. Ainsi, la présence d'espèce commune entre les deux espèces de ruminants nous permettra de discuter des échanges possibles entre ruminants domestiques et sauvages.

II. Matériel et méthodes

Durant notre étude, nous avons prélevé des matières fécales d'ovins et de bouquetins, pouvant potentiellement être en contact en pâtures estivales, afin d'étudier le parasitisme gastro-intestinal de ces ruminants grâce à différentes méthodes.

Des coproscopies simples et des coproscopies Mac Master ont été faites sur ces prélèvements pour répondre aux objectifs 1 et 2. Afin de répondre à l'objectif 2, les prélèvements fécaux collectés à deux moments épidémiologiques clés (à l'arrivée des moutons en estive et à leur départ d'estive) seront utilisés. Ensuite les matières fécales ont été mis en coproculture afin de récupérer les larves de stade 3. Ces larves ont été isolées et quantifiées, puis leur ADN a été extrait.

Pour répondre à l'objectif 3, nous utiliserons la technique qPCR sur l'ADN extraits de nos larves ; méthode d'amplification de l'ADN de nos larves recueillis pour connaître la composition des populations de SGI. Nous pourrons alors comparer les espèces de SGI présentes chez les populations de ruminants domestiques et sauvages, et l'impact du co-pâturage sur le parasitisme des ongulés sauvages.

A. Sites d'étude

Les prélèvements ont été effectués dans deux zones différentes, dans le massif de Belledonne et dans le parc des Ecrins. La **figure 17** indique l'emplacement du massif de Belledonne (zone rouge) et du Parc des Ecrins (zone bleue) en France.

Le massif de Belledonne est un massif des Alpes françaises dont une partie est proche de Belledonne. Le massif est principalement situé dans le département de l'Isère mais son versant Nord-est se trouve en Savoie. Il s'étend sur 60km de long et 10km de large. Son plus haut sommet, le pic de Belledonne, culmine à 2977m d'altitude.

Le parc national des Ecrins est un parc national français créé en 1973. Il est situé dans les Alpes s'étalant sur une grande partie du massif des Ecrins. Il se situe sur des communes de deux départements différents, l'Isère (région Auvergne Rhône Alpes) et les Hautes-Alpes (région Provence Alpes Côte d'Azur). La superficie du parc est de 1788 km² et son cœur est classé comme aire protégée. Le territoire du parc s'étale sur une zone située entre les villes de Gap, Briançon et Grenoble. L'altitude du parc se situe entre 800 et 4102 m d'altitude et contient plus d'une centaine de sommets de plus de 3000m d'altitude ainsi qu'une quarantaine de glacier.

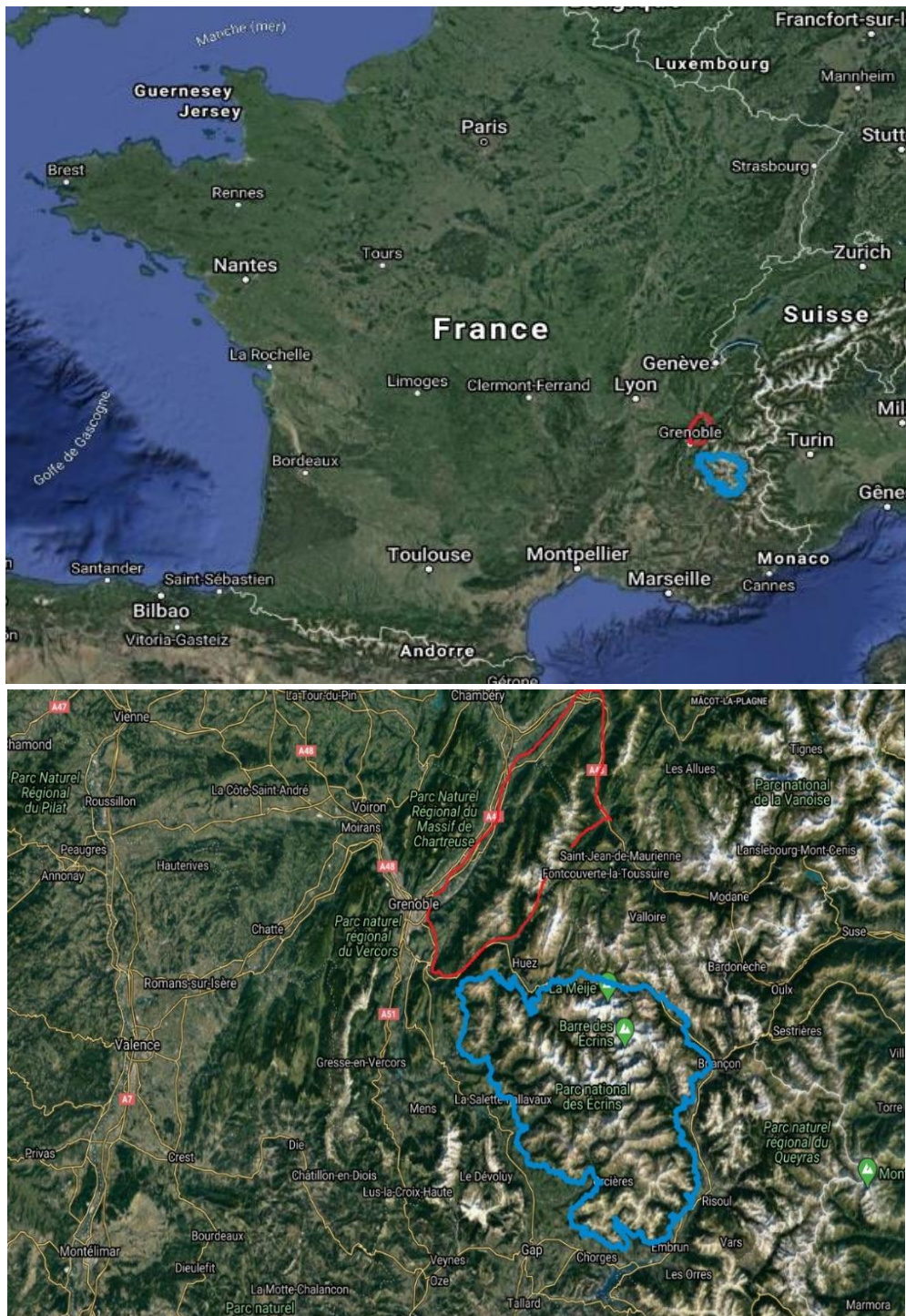


FIGURE 17 SITUATION DU PARC DES ECRINS (BLEU) ET DU MASSIF DE BELLEDONNE (ROUGE) EN FRANCE (GR-INFO.COM)

1) Zones et site de prélèvements

Nous avons effectué des prélèvements sur quatre sites d'étude différents dans le massif de Belledonne, un site d'étude dans le Parc des Ecrins zone Champsaur, et quatre sites dans le parc des Ecrins zone Monêtier-les-Bains :

- **Dans le massif de Belledonne**, des prélèvements ont été effectués dans les sites des 7 Laux, d'Âne Bruyant, de La Pesée et Bédina/Vénétiér
- **Dans le Parc des Ecrins zone Champsaur**, au niveau de l'alpage des Tourond
- **Dans le Parc des Ecrins zone Monêtier-les-Bains**, dans les sites de La Montagne de l'Oule, l'Aiguillette de Lauzet

Ces sites correspondent à des zones de pâturage de troupeaux de moutons qui ont été prélevés. Des bouquetins, que l'on sait être dans ces zones-là, ont aussi été prélevés.

a. Dans le massif de Belledonne

Sur la **figure 18**, on peut voir le contour de la zone d'étude et le contour des quatre sites qui ont été prélevés dans le massif de Belledonne en 2018 et en 2019.

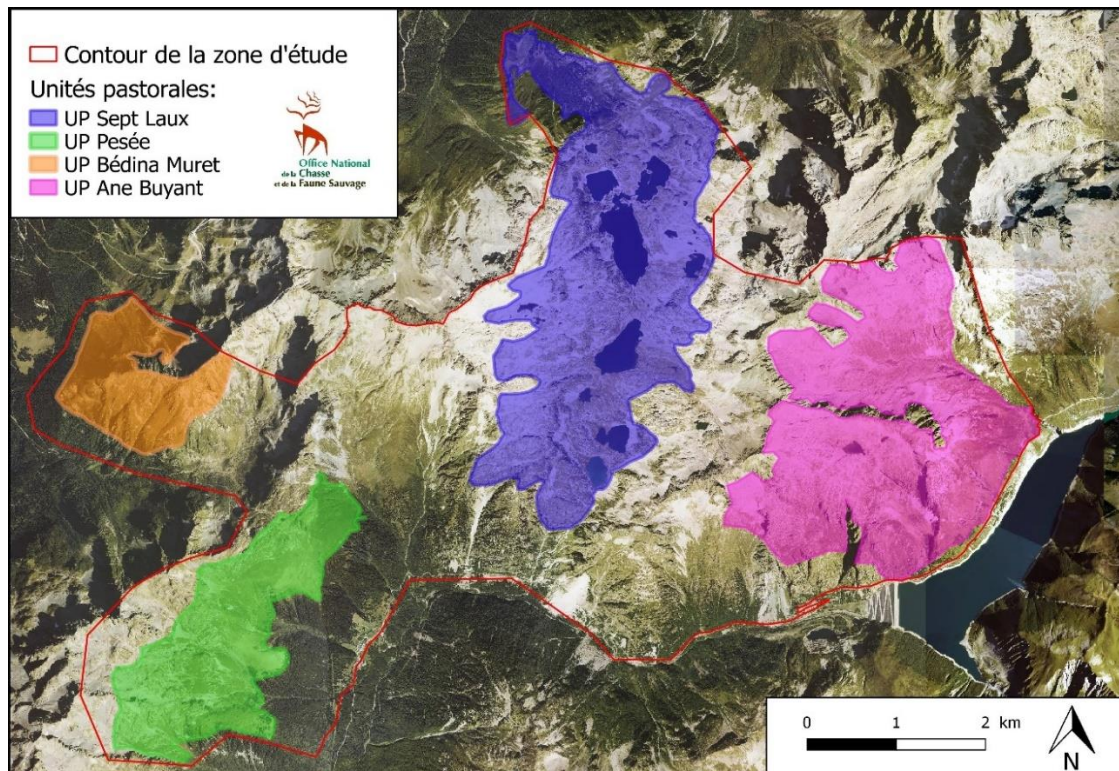


FIGURE 18 CARTE DES ZONES DE PRELEVEMENTS MOUTONS ET BOUQUETINS 2018 ET 2019, MASSIF DE BELLEDONNE, (ONCFS)

Sur la **figure 19**, on remarque la localisation GPS de matières fécales de bouquetins (point vert) et de moutons (point orange) qui ont été prélevés. On peut voir des marquages GPS correspondant à des zones de prélèvements de bouquetins, en regard de la zone Ane Bruyant et en regard de la zone 7 Laux par exemple.

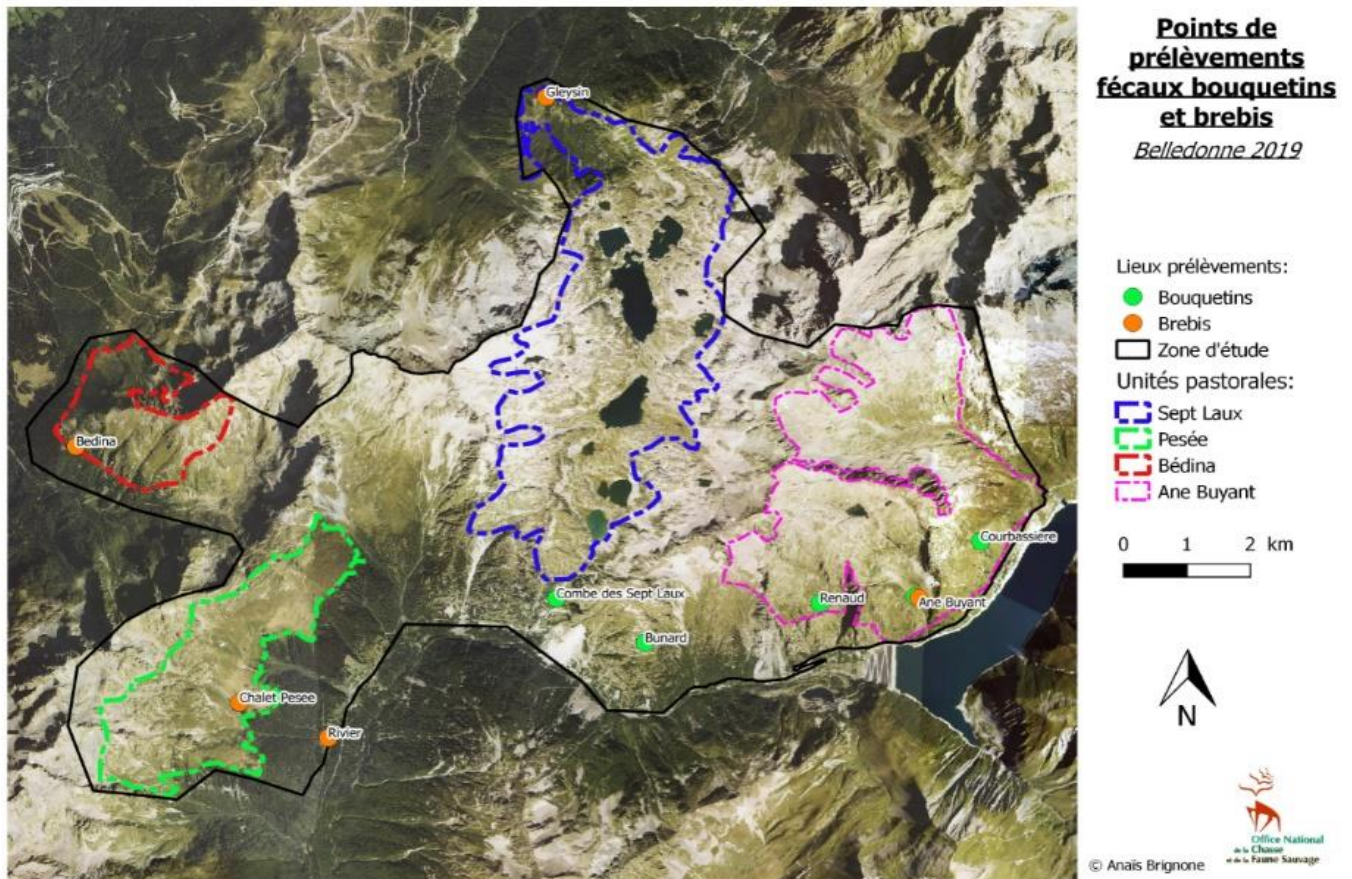


FIGURE 19 CARTE DES ZONES DE PRELEVEMENTS MOUTONS ET BOUQUETINS 2019 AVEC EMBLEMES GPS, MASSIF DE BELLEDONNE

b. Dans le massif des Ecrins

La **figure 20** correspond aux marquages (carte réalisée sur Géoportail) des zones de prélèvements des moutons et des bouquetins dans le site d'étude Monétier-les-Bains (Aiguillette du Lauzet, Montagne de l'Oule), situé au nord du massif des Ecrins. Nous n'avons pas d'information sur la zone complète de pâturage des moutons prélevés sur ce site d'étude.

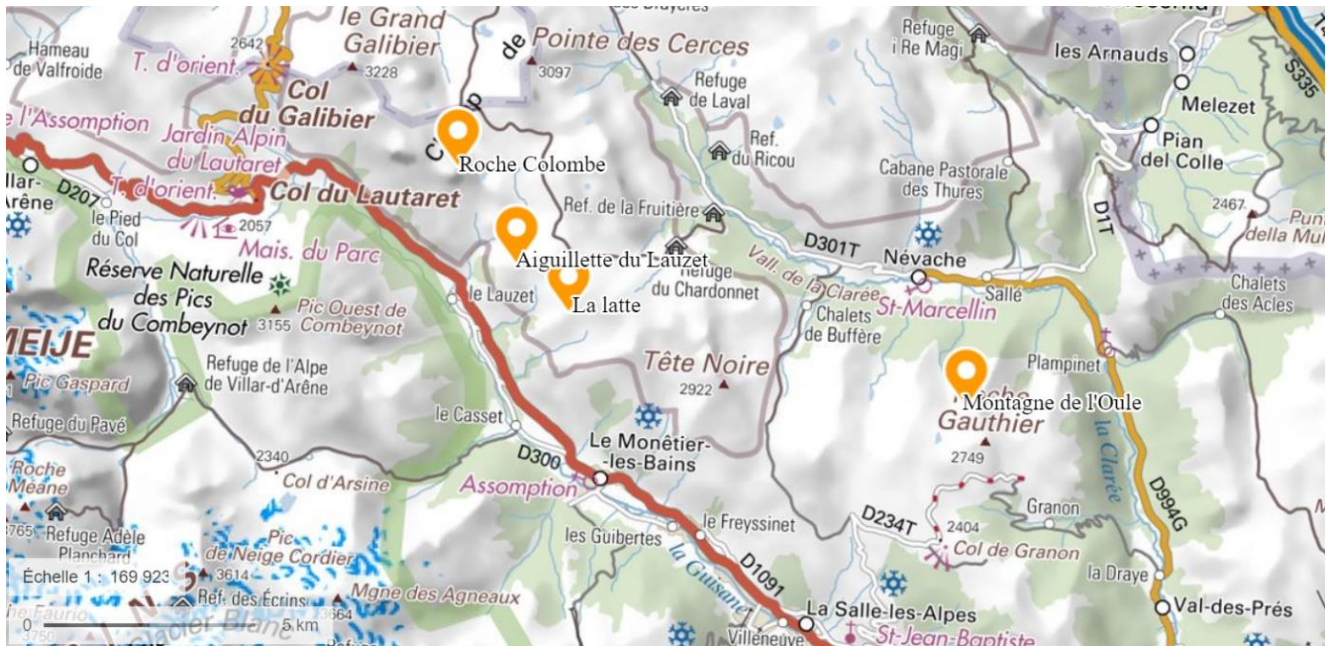


FIGURE 20 CARTE DES ZONES DE PRELEVEMENTS, MASSIF DES ECRINS 2019, DOMAINE MONETIER-LES-BAINS (GEOPORTAIL.ORG)

La **figure 21** correspondant à la zone de pâturage du troupeau prélevé en 2019, dans le sud du massif des Ecrins (zone alpage Tourond). Elle se situe dans le cœur du parc des Ecrins. Sur la figure 14, les emplacements GPS des bouquetins prélevés dans cette zone sont indiqués en jaune.

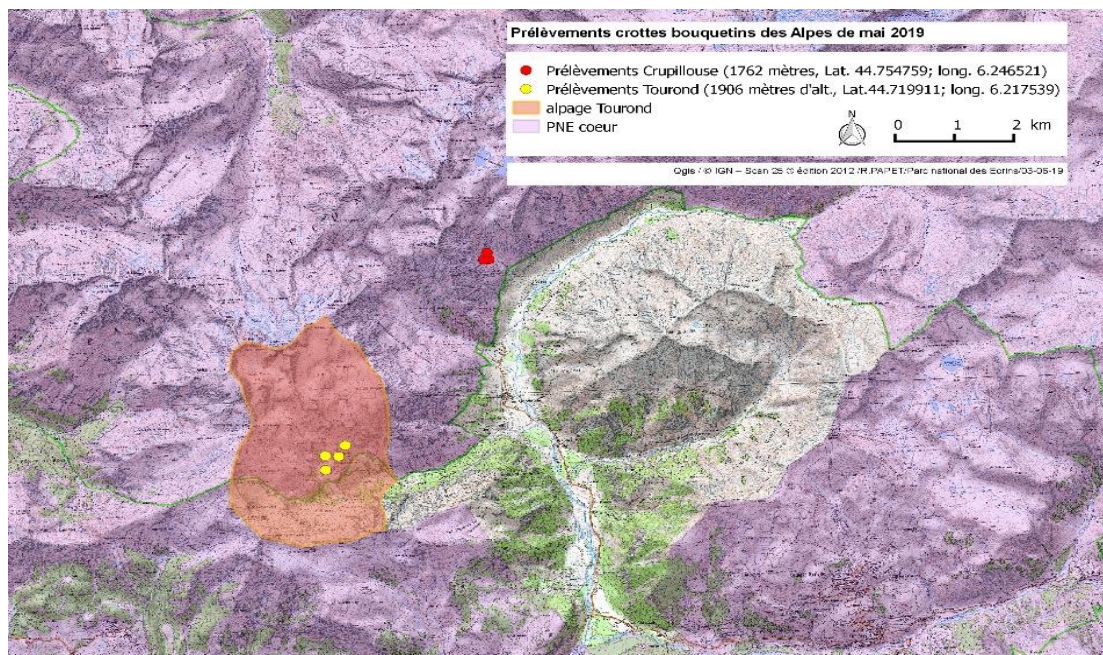


FIGURE 21 CARTE DES ZONES DE PRELEVEMENTS, PARC DES ECRINS 2019, DOMAINE TOUROND

2) Contact entre les moutons et les bouquetins

Nous supposons que dans les zones étudiées, il existe un contact, ou au moins des pâtures communes, entre les bouquetins et les moutons, à un moment de l'année. Nous avons vu, dans la partie d'étude bibliographique sur l'habitat du bouquetin des Alpes, qu'au printemps, le bouquetin recherche des zones avec de nouvelles pousses d'herbe ; il va donc pâturer à des altitudes plus basses. Fin du printemps et début de l'été, il gagne les zones d'altitude plus haute offrant une diversité de relief et lui permettant de s'isoler des fortes chaleurs estivales. Nous supposons donc qu'à la fin du printemps-début de l'été, lorsque les moutons arrivent sur les pâtures estivales, ils vont paître sur des prairies qui ont été, ou sont encore, fréquentées par les bouquetins des Alpes.

B. Période de prélèvements

Nous avons effectué nos prélèvements durant les années 2018 et 2019.

En 2018, nous avons uniquement effectué nos prélèvements dans le massif de Belledonne (7 laux, Bédina Muret, La pesée). La première période était lors de l'arrivée des moutons sur les pâtures estivales (s'étalant de mai à fin juin), à cette période nous avons uniquement prélevé des moutons. La deuxième période était à la fin de la saison de pâture (septembre). A cette période, nous avons prélevé des moutons et des bouquetins.

En 2019, nous avons effectué des prélèvements dans le massif de Belledonne, aux mêmes périodes qu'en 2018, dans les mêmes zones. En début de pâturage (mai-juin) nous avons prélevé des moutons et des bouquetins, en fin de pâturage nous avons prélevé uniquement des moutons. Nous avons aussi effectué des prélèvements dans le parc des Ecrins en juin-juillet dans deux zones différentes : zone nord du Parc (Monêtier-les-Bains) et zone sud du Parc (Champsaur).

C. Individus étudiés

1) Bouquetins

La réserve de Belledonne, situé dans l'Isère, a été créée en 1984 afin d'organiser des opérations de réintroduction du bouquetin des Alpes. De nombreuses missions ont été assignées à cette réserve, c'est notamment à Belledonne qu'a eu lieu la pose des premiers GPS sur la faune de montagne, le site a été retenu au niveau national pour l'acquisition de connaissances sur le bouquetin des Alpes (site web ONCFS). Depuis 1986, l'ONCFS réalise un suivi de la population de bouquetin : plus de 1000 bouquetins sont capturés, marqués et suivis individuellement. Ce suivi permet d'estimer l'impact des conditions environnementales sur les populations de bouquetins, leur survie, leur reproduction et donc la taille des populations.



FIGURE 22 JEUNE BOUQUETIN DANS LE PARC NATIONAL DES ECRINS (SOURCE RODOLPHE PAPET)

La population de bouquetins des Alpes du Parc National des Ecrins (**figure 22**) compte environ 600 individus (interview Michel Bouche, technicien patrimoine). En 2019, on compte 425 individus bouquetins dans le Champsaur et 300 individus dans les Cerces. C'est une population minoritaire dans le Parc National des Ecrins. Elle fait l'objet d'un programme de suivi du bouquetin afin de vérifier l'état sanitaire des animaux. Ce programme permet de suivre les déplacements des populations à l'aide de collier GPS afin de protéger les milieux fréquentés par ce ruminant. Les bouquetins du massif des Ecrins sont issus de 3 programmes de réintroductions dans les Cerces (en 1959), dans le Valbonnais (1989), dans le Champsaur (1994-1995). Ces trois populations sont probablement en contact dans le massif des Ecrins.

2) Moutons

Concernant les populations du massif de Belledonne :

- Moutons de La pesée (1700m) : troupeau de 770 moutons avec une dizaine de caprins, race : Mérinos d'Arles antique, provenance : Crau ; traitement : Panacur® (fenbendazole, MSD) fin juin (traitement obligatoire avant la montée en pâture), Panacur® en descendant fin septembre (seulement si le mouton présente de la toux), si observation d'un goût : traitement à l'Hapadex® (néobimin, Intervet), moutons à l'herbe toute l'année.

- Moutons Vénétiér/Bédina Muret : 630 individus, une dizaine de caprins, race : Mourerous, Merinos et Rove ; traitement : Panacur® (un par an en descente de pâture), traitement des brebis et des agneaux, coproscopie de suivi (tous les 2/3 mois) : d'habitude environ 2500 opg, traitement avec Hapadex® si petite douve, provenance : Drôme
- Moutons 7-laux : 900 individus, race : Mérinos d'Arles antique, provenance : Crau, traitement : traitement systématique en début de pâture au Panacur®, moutons à l'herbe l'été et au foin l'année.
- Moutons Ane et Buyant : 1600 brebis ; Race : Mérinos d'Arles, pas d'information sur les traitements

Concernant **les populations dans le parc des Ecrins, site Monétier-les-Bains** : Nous n'avons pas pu obtenir d'information sur les troupeaux qui ont été prélevés dans cette zone, ni concernant le périmètre de leur aire de pâturage.

Concernant **les populations dans le parc des Ecrins, site Champsaur** : le troupeau était composé de 1073 ovins et 5 caprins provenant de 4 élevages différents ; la consigne de leur groupement est de traiter les animaux contre la douve : 399 ovins de l'élevage 1 : traitement 1 fois en février à l'Hapadex® et contre la douve ; 348 ovins de l'élevage 2 : pas d'information mais possiblement le même traitement ; 256 ovins de l'élevage 3 : pas d'information mais possiblement le même traitement ; 70 ovins de l'élevage 4 : vermifugées en avril à l'Oramec® (ivermectine, Boehringer Ingelheim Animal Health) , l'éleveuse est en agriculture biologique.

D. Analyses

1) Prélèvements de matières fécales

Concernant l'organisation de l'étude, dans le massif de Belledonne, nous avons pris contact avec la RNCFS Belledonne (Réserve de Chasse et de Faune Sauvage) dont nos principaux interlocuteurs étaient François COUILLOUD et Carole TOIGO (de l'OFB, Office français de la biodiversité) et leur équipe.

Concernant les prélèvements dans le massif des Ecrins, nous nous sommes fait aider par Rodolphe PAPET, technicien patrimoine dans le secteur du Champsaur (zone sud du massif), et son équipe. Dans la partie nord du massif, notre interlocuteur était Eric VANNARD, technicien de secteur dans la zone de Monétier-les-Bains, qui nous ont aidé, lui et son équipe.

Nous les avons sollicités afin d'effectuer nos prélèvements fécaux de bouquetins et de moutons sur les périodes de juillet et de septembre. Pour faire ses prélèvements, des kits leur ont été envoyé accompagnés d'un protocole de prélèvements et d'une fiche de relevés de terrain (voir **Annexe 1**).

Les matières fécales ont été ramassées au sol pour les deux années d'étude. Elles ont été ramassées le plus fraîche possible et les matières fécales trop sèches ont été écarté de l'étude.

Concernant les moutons, nous avons prélevé des troupeaux de taille variable et nous avons ramassé un nombre de fèces correspondant à 10% du troupeau. Nous avons ensuite fait des mélanges de matières fécales. Les mélanges ont été homogénéisés et nous ont servis pour la suite des analyses. Nous avons supposé que le nombre de prélèvements, effectué au hasard, était représentatif de l'ensemble du troupeau de moutons.

Concernant les bouquetins, les prélèvements ont été prélevés le plus frais possible, parfois lorsque les bouquetins étaient encore visibles. Nous avons prélevé plusieurs individus d'un troupeau, sans tenir compte de l'âge et du sexe. Les matières fécales prélevés nous ont servis pour la suite des analyses.

Pour nos analyses de fèces, nous avons utilisé environ 5g de fèces fraîches pour les coproscopies simples et de Mac Master. Une quantité variable de fèces a été utilisé pour la coproculture (méthode de Baermann).

2) Coproscopie simple et coproscopie Mac Master

La **coproscopie simple** est une méthode qualitative des excréments au microscope. Elle permet de détecter la présence de parasites et d'identifier les stades parasitaires présents dans les selles (adultes, larves, œufs). Elle nous permettra dans notre étude d'avoir une lame de contrôle pour mettre en évidence des œufs de parasites en faible quantité, qu'on ne pourrait pas trouver sur la coproscopie de Mac Master.

La **coproscopie de Mac Master** est une méthode quantitative permettant le comptage du nombre d'œuf par grammes de fèces, afin de déterminer les forts excréteurs de strongles. Elle consiste à compter les éléments parasitaires dans un volume donné de suspension de selles en utilisant une lame spéciale comportant une chambre de données : la cellule de Mac Master, voir **figure 23** (Euzéby, 1981). Le volume d'une chambre complète = 0,50 mL.

Le matériel nécessaire pour les coproscopies Mac Master est 2 verres à pieds ; 1 mortier/1 pilon ; 1 balance ; 1 erlenmeyer/70 ml de sulfate de zinc ($d = 1,36$) ; 1 passoir/ 1 compresse ; 1 tige en plastique/ 1 tige en verre ; 1 pipette pasteur ; 1 lame de Mac Master (lame de lecture spéciale contenant deux chambres, chaque chambre est constituée d'un réseau). Pour la coproscopie simple, il faudrait en plus 2 tubes à essais en plastique et 1 lame de verre/ 1 lamelle.

Pour les coproscopies Mac Master :

- Ecraser les fèces afin de les homogénéiser au maximum.
- Mesurer 5g dans un verre à pied et mettre le reste dans une boîte de petri (date + numéro + poids) à conserver pour la coproculture.

- Ajouter petit à petit le sulfate de zinc et mélanger au fur et à mesure avec la tige en plastique. On met 70 mL de sulfate de zinc pour 5g de fèces.
- Filtrer (laisser décanter et faire un ballottin avec la compresse et l'écraser avec la tige en verre pour récupérer un maximum de liquide).
- Mélanger avec l'agitateur magnétique.
- Prélever sans bulles d'air du liquide et le déposer (pointe de la pipette contre le coin de la cellule) dans les cellules de Mac Master.
- Laisser reposer 3 à 5 minutes (temps de flottaison)
- Observation au microscope, identification et comptage à l'objectif x10
- Pour la lecture, nous avons lu la chambre complète : 1 élément vu = 15 opg.

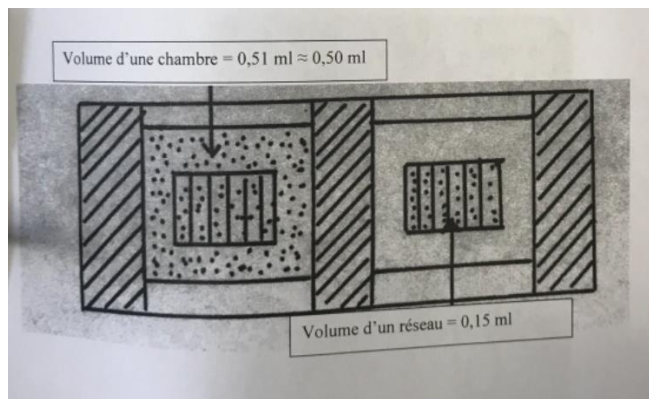


FIGURE 23 LAME DE MAC MASTER (LABORATOIRE DE PARASITOLOGIE DE VETAGRO-SUP)

Pour les lames de contrôle (coproscopie simple) :

- Prélever dans le filtrat (toujours sur l'agitateur magnétique) et remplir au maximum, un tube à essais en plastique.
- Appliquer une lamelle sur le tube en évitant d'y laisser de l'air ou des bulles. La lamelle doit adhérer, par capillarité, au tube à essais.
- Centrifuger le tube, 5min à 3000 tours /min
- Regarder au microscope sur une lame en verre → présence d'œufs de parasite non détectés en Mac Master : quelques soit le nombre d'œufs, on a < 15 œufs/g (pour nos calculs nous avons mis = 7,5 opg).

3) Coproculture et isolement des larves de stade 3 : méthode de Baermann

La coproculture parasitaire consiste à faire évoluer des œufs présents dans les fèces en larves (Foreyt, 1989). Cette technique permet d'obtenir des formes plus facilement identifiables, elle s'applique essentiellement à la diagnose des SGI. La coproscopie de Baermann est une méthode qualitative, c'est une technique d'enrichissement permettant de concentrer les larves et de les analyser vivantes. Il est donc nécessaire d'utiliser des selles très fraîches. Dans notre étude, l'objectif est de récupérer des larves de SGI au stade L3.

Pour la réalisation de la coproculture, il faut confectionner un milieu de culture : étaler les fèces (les déliter un peu avec de l'eau si elles sont trop sèches) dans la boîte de Petri et y ajouter de la vermiculite. Les fèces ont été mis en coproculture dans des boîtes de Petri durant 15 jours à l'étuve à 24°C. Il faut maintenir les conditions suivantes : humidité entre 50 et 80%, température entre 23 et 25°C, oxygénation satisfaisante. Les larves sont ensuite piégées par la méthode de Baermann à partir de l'ensemble du milieu de culture dans la boîte de Petri.

Pour la réalisation de la méthode de Baermann, il est nécessaire d'avoir un appareil de Baermann (voir **figure 24**, composé d'un entonnoir fixé à une potence). Cet entonnoir est prolongé par un tube clampé. Le prélèvement est disposé dans de la gaze placée dans une passoire à thé, le tout étant posé sur l'entonnoir.

- Homogénéiser le prélèvement avec un mortier et un pilon (humidifier si les fèces sont trop sèches).
- Peser l'échantillon et le placer dans le fond d'une passoire à thé.
- Remplir l'appareil de Baermann d'eau distillée à température ambiante.
- Poser la passoire remplie sur les rebords de l'entonnoir.
- Compléter le niveau d'eau de sorte que celui-ci affleure la partie inférieure du prélèvement.



FIGURE 24 APPAREIL DE BAERMANN (VELLUT, F. SITE "COPROSCOPIE PARASITOLOGIQUE")

- Laisser reposer pendant au moins 24h
- Ouvrir le clamp et recueillir le liquide dans un tube.
- Centrifuger 10 minutes à 1500 tours/min et récolter le culot avec une pipette.
- Déposer quelques gouttes prélevées au fond du culot sur une lame porte objet.
- Observer directement au microscope sans recouvrir d'une lamelle, et compter le nombre de larves présentes.

4) Comptage des larves

Les larves ont ensuite directement été comptées. Pour cela, les échantillons récoltés à l'issue des coprocultures/méthode de Baermann restaient dans l'eau. Des aliquots ont été prélevés des tubes de larves (de 20µL). Le volume initial des tubes a d'abord été mesuré. Le comptage des larves présentes dans l'aliquot s'est effectué sous microscopie optique. Une identification morphologique des larves de nématodes a été effectuée afin de les différencier des larves de nématodes libres dans l'environnement ou des strongles respiratoires (*Protostrongylus* spp.). Puis, le nombre de larves totales de SGI dans le tube a été estimé par proportionnalité.

5) Extraction de l'ADN des larves

Pour l'extraction de l'ADN des larves recueillis, nous avons utilisés un kit QIAamp® PowerFecal® DNA. Le protocole d'extraction du kit (en **annexe 2**) a été modifié afin de l'adapter à nos prélèvements.

6) PCR en temps réel

Initialement, la technique permettant l'analyse de l'ADN de nos larves recueillis aurait dû être une technique innovante, le « nématiome », permettant d'étudier les communautés de nématodes. Cette technique moléculaire, récemment développée offre la possibilité d'avoir accès à une grande quantité d'informations précises sur une taille d'échantillon très importante (plusieurs centaines à milliers de parasites par échantillon) pour identifier et quantifier l'ensemble des espèces de strongles gastro-intestinaux retrouvés et évaluer la proportion de souches résistantes aux anthelminthiques chez chacune des espèces de SGI.

La technique est basée sur le séquençage profond de l'ITS-2 sur l'ADN ribosomal pour connaître la composition des populations de SGI (Avramenko, R. W. et al. 2015 et 2017). Nous aurions pu alors comparer la composition en parasites des populations domestiques et sauvages, et l'impact du co-pâturage sur le parasitisme des ongulés sauvages. Cette nouvelle technique a de nombreuses applications potentielles de diagnostic et de recherche chez l'homme, les animaux domestiques et la faune sauvages.

Cependant, avec les contraintes sanitaires de 2020 concernant la COVID-19, l'acheminement de nos prélèvements n'a pas pu être effectué dans les temps. Ces résultats seront donc disponibles pour le printemps 2021. Nous avons cependant pu obtenir des résultats sur la composition en espèces de SGI grâce au laboratoire de parasitologie de l'Ecole National Vétérinaire de Toulouse qui a réalisé des analyses de PCR en temps réel sur nos échantillons de larves. La méthode utilisée pour nos analyses et la méthode utilisée par Milhes et al. (2017) et mise en application dans la thèse de Eichstadt (2017). Cette analyse nous a permis d'identifier 3 espèces : *Haemonchus contortus*, *Teladorsagia circumcincta* et *Trichostrongylus*. La PCR en temps réel est un outil moléculaire basée sur l'amplification enzymatique de séquences d'ADN.

Elle constitue une avancée majeure dans la compréhension de la biologie des SGI. Elle est très prometteuse concernant le diagnostic des strongyloses.

La méthode PCR permet l'amplification *in vitro* de séquences d'ADN spécifiques au sein d'un génome complet. Le processus entraîne la création de plusieurs millions de copies d'ADN à partir d'une séquence unique. Après extraction de l'ADN, il implique 3 phases successives :

- La dénaturation à haute température (95°C) de la double hélice d'ADN.
- L'hybridation sélective des amorces de nucléotides de part et d'autre de la séquence cible, aux extrémités 3' de chaque brin. Cette étape se déroule à une température (T_m) inférieure, entre 45°C et 65°C suivant la longueur et la composition en base des amorces.
- L'élongation des brins d'ADN à partir des amorces, à l'aide d'une enzyme à activité ADN polymérase, à haute température (environ 70°C).

Chaque puits contient 2,5 µL d'ADN à amplifier, 10 µM (0,5 µL) d'amorce *Reverse* (3'), 10 µM (0,5 µL) d'amorce *Forward* (5'), 2 µM (1µL) de sonde spécifique, 10 µL de réactif iQ Multiplex Power Mix (BioRad Laboratories, Hercules, CA, USA) et 5,5 µL d'eau BSA (Bovine Serum Albumin) pour un volume final de 20 µL

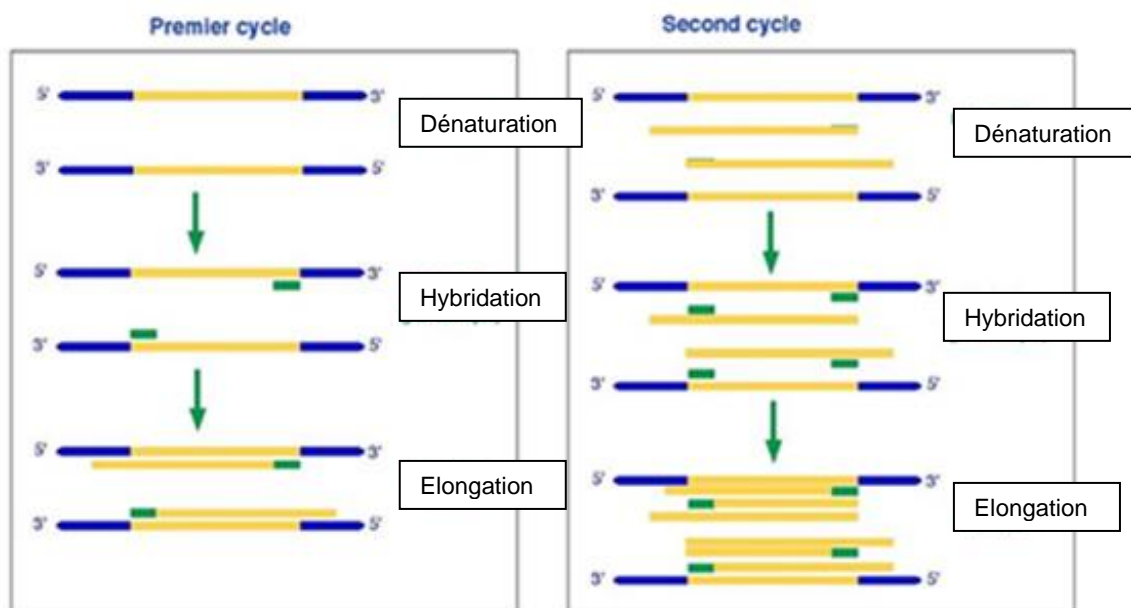


FIGURE 25 SCHEMA DES CYCLES DE PCR (SOURCE : WIKI.AUREA.EU/INDEX/PHP/LA_TECHNIQUE_PCR)

Ce cycle (**figure 25**) est répété plusieurs dizaines de fois, et chaque double brin formé sert de matrice par la suite : on a donc une amplification exponentielle de la séquence. Ainsi, de très faibles quantités d'ADN peuvent être détectées avec ce procédé.

La PCR quantitative (*qPCR*) est une adaptation de la méthode PCR classique. Elle permet de suivre l'intensité de l'amplification enzymatique grâce à l'émission de fluorescence, en temps réel. On utilise une sonde spécifique *TaqMan* (une des plus utilisées) : elle est complémentaire d'une séquence interne entre les deux amorces. Sur cette sonde spécifique, un fluorochrome (*reporter*) est fixé à l'extrémité 5' et un désactivateur (*quencher*) est fixé à l'extrémité 3'. Avant le début de l'élongation, la sonde est intacte et la fluorescence du *reporter* est absorbée par le *quencher*. Lors de la polymérisation, l'ADN polymérase hydrolyse la sonde lorsqu'elle arrive à sa hauteur, grâce à son activité exonucléase. Cette hydrolyse sépare le *quencher* et le *reporter*, la fluorescence n'est alors plus absorbée et elle est émise avec une certaine intensité (Heissl et al., 2017).

A la fin de la réaction de *qPCR*, l'intensité de la fluorescence émise est directement proportionnelle à la quantité d'ADN formée. Par la suite, à l'aide de gammes-étalon ou courbes standards, on détermine de manière précise le nombre de copies d'ADN présentes initialement dans le mélange. Les résultats sont analysés grâce au logiciel MxPro QPCR v4.10 software (Agilent Technologies, La Jolla, CA, USA).

7) Analyses statistiques

L'exploitation des résultats et la création des diagrammes en boîte a été réalisée à l'aide du logiciel Microsoft Excel 2017. Les analyses statistiques ont été réalisées sur le logiciel R 3.6.1 (R Core Team, 2020). La variable utilisée est l'intensité de l'excrétion parasitaire ayant pour unité l'opg (œufs par gramme de fèces) et qui représente le nombre de parasites excrétés chez les individus infestés. Le test statistique permettant de comparer les moyennes de deux séries non appariées est le test non paramétrique de Wilcoxon-Mann-Whitney.

III. Résultats

Dans notre étude expérimentale, les données recueillies à partir des matières fécales ramassées vont nous permettre d'identifier les espèces ou groupes d'espèces de parasites présentes ainsi que d'évaluer l'excrétion parasitaire chez les moutons et chez les bouquetins des Alpes qui pâturent dans des zones dans lesquelles on suppose qu'ils ont été en contact.

A. Etude coproscopique

Nous avons étudié l'excrétion parasitaire des moutons en début de pâturage (juillet), et en fin de pâturage (septembre) afin de connaître l'évolution de l'excrétion parasitaire des moutons au cours de la saison de pâturage, ce que les moutons ont apporté sur la pâture

(parasitisme à la montée en estive). Ceci s'appuie sur des résultats obtenus lors des prélèvements effectués dans le massif de Belledonne, durant les années 2018 et 2019.

Nous avons aussi étudié l'excrétion parasitaire fécale des moutons et des bouquetins dans des zones en commun en juillet et une éventuelle relation entre leur parasitisme. Ceci s'appuie sur des résultats obtenus dans le massif de Belledonne en 2018 et en 2019, ainsi que dans le parc des Ecrins en 2019 (dans le nord du Parc des Ecrins zone Monétier-les-Bains et dans le sud du Parc zone Champsaur).

1) Année 2018, massif de Belledonne

Le **tableau IX** indique la prévalence ainsi que la médiane et l'intervalle de confiance à 95% de l'excrétion parasitaire (abondance) obtenues par le comptage d'œufs de parasites selon le site d'étude, l'espèce étudiée et la période de prélèvement.

a. Etat des lieux de l'excrétion parasitaire des moutons et des bouquetins en juillet

On remarque tout d'abord, qu'il s'agisse des moutons ou des bouquetins, que les éléments de parasites les plus fréquemment retrouvés dans nos coproscopies sont les ookystes de coccidies et les œufs de strongles digestifs.

Les coccidies et les strongles digestifs ont été retrouvés chez les bouquetins en juillet. Leurs prévalences dans les échantillons varient, selon la zone de prélèvements, de 93,3% à 100% pour les coccidies, et de 80% à 100% pour les strongles, avec des abondances respectives variant de 45 opg à 187,5 opg pour les coccidies et de 45 opg à 75 opg pour les strongles digestifs.

Chez les ovins domestiques, les prévalences dans les échantillons analysés sont de 100% pour les strongles digestifs en juillet et septembre. Les abondances en strongles varient de 11,2 à 52,5 opg et de 60 opg à 142,5 opg en juillet et en septembre, respectivement. Pour les coccidies, les prévalences sont de 100% pour les prélèvements de juillet et varient de 66,7% à 100% pour septembre, les abondances varient, de 22,5 à 90 opg et de 22,5 à 172,5 opg, en juillet et septembre, respectivement.

On retrouve en plus des strongles digestifs et des coccidies, d'autres parasites avec des prévalences et abondances plus faibles : des trichures et des *Moniezia* chez les bouquetins ; des œufs de petite douve (les 3 troupeaux de moutons), de grande douve (La pesée), et de trichures (La pesée et Bédina/Vénétiér), et de *Moniezia* (La Pesée et Bédina/Vénétiér) et des vers pulmonaires (La pesée).

Pour la suite de l'analyse des résultats, je m'intéresserai uniquement aux parasites les plus fréquents : les SD et les coccidies.

Médiane et IC 95% des comptages d'œufs de parasites à la coproscopie de Mac Master (en opg)																			
Année 2018				Coccidies		Strongles digestifs		Nematodirus		Trichures		Moniezia		Petite douve		Grande douve		Vers pulmonaires	
Mois	Espèce	Site	Effectifs	Pr (%)	Ab (opg)	Pr	Ab	Pr	Ab	Pr	Ab	Pr	Ab	Pr	Ab	Pr	Ab	Pr	Ab
Juillet	Bq	Bédina/Véné-tier	15	93,3	45 [33,9 ; 84,1]	80	75 [24,7 ; 211,0]	0	0	0	0	6,7	0 [0 ; 3,1]	0	0	0	0	0	0
		7 Laux	6	100	87,5 [52,6 ; 402,3]	100	45 [12,4 ; 82,6]	0	0	16,7	0 [0 ; 71,4]	16,7	0 [0 ; 8,9]	0	0	0	0	0	0
	Mt	La pesée	5 (15)	100	90 [65,6 ; 108,4]	100	11,25 [9,9 ; 14,1]	0	0	20	0 [0 ; 5,7]	20	0 [0 ; 5,7]	100	11,25 [4,9 ; 20,5]	100	15 [5,1 ; 26,4]	20	0 [0 ; 5,7]
		Bédina/Véné-tier	3 (15)	100	22,5 [0 ; 115,3]	100	52,5 [2,9 ; 132,0]	0	0	66,7	3,5 [0 ; 13,0]	33,3	0 [0 ; 6,2]	33,3	0 [0 ; 13,2]	0	0	0	0
		7 Laux	5 (15)	100	75 [35,1 ; 147,9]	100	15 [3,5 ; 24,9]	0	0	0	0	0	0	80	3,5 [0,8 ; 4,7]	0	0	0	0
Septembre	Mt	La pesée	3 (15)	66,7	22,5 [0 ; 128,1]	100	60 [0 ; 156,2]	0	0	33,3	0 [0 ; 13,2]	66,7	7,5 [0 ; 26,1]	100	15 [0 ; 107,8]	100	37,5 [6,5 ; 63,4]	100	7,5 [0 ; 47,3]
		Bédina/Véné-tier	3 (15)	100	172,5 [0 ; 401,3]	100	142,5 [0 ; 475,9]	0	0	33,3	0 [0 ; 13,2]	33,3	0 [0 ; 13,2]	66,7	15 [à ; 40,9]	0	0	0	0
		7 Laux	5 (15)	100	75 [1,3 ; 211,7]	100	135 [57,4 ; 209,5]	20	0 [0 ; 5,7]	0	0	40	0 [0 ; 8,1]	20	0 [0 ; 11,3]	40	0 [0 ; 8,1]	0	0

TABLEAU IX MEDIANE, IC A 95% ET PREVALENCE DES RESULTATS DE COMPTAGE D'ŒUFS (OPG) SELON LE SITE ET LA PERIODE D'ETUDE DANS LE MASSIF DE BELLEDONNE, ANNEE 2018

Bt = Bouquetins : effectifs = nombre de fèces analysées ; Mt = Moutons : effectifs = nombre de mélange analysés (nombre de fèces par mélange)
 Ab = abondance parasitaire (opg), Pr = Prévalence (%)

a. Excrétion fécale en SD

La **figure 26** représente la dispersion des résultats d'excrétion parasitaire après transformation logarithmique des SD selon l'espèce étudiée, et pour les moutons selon le mois de prélèvement. Les couleurs permettent de différencier les différents sites étudiés en 2018, dans le massif de Belledonne.

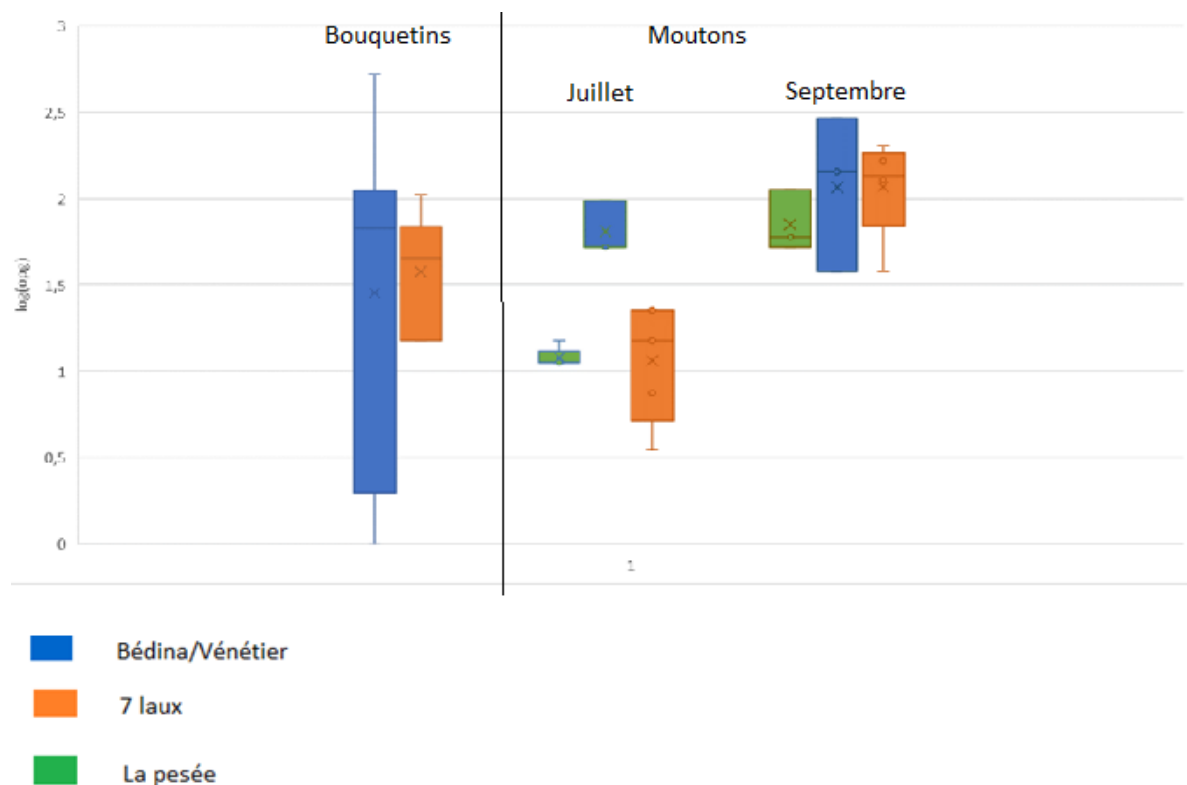


FIGURE 26 COMPTAGE D'OEUF DE STRONGLES DIGESTIFS EN LOG(OPG) DANS LE MASSIF DE BELLEDONNE, EN 2018

Lorsqu'on compare l'excrétion fécale des moutons entre les différents sites étudiés, on constate que les moutons du site Bédina excrètent significativement plus de SD que les moutons des sites 7 laux et La pesée (p-value = 0,02).

Concernant la comparaison de l'excrétion parasitaire des SD chez les moutons en juillet et en septembre, on remarque que :

- Sur le site de La pesée, les moutons excrètent plus de SD en septembre qu'en juillet (p-value = 0,03)
- Sur le site des 7 Laux, l'excrétion parasitaire est plus importante en septembre qu'en juillet (p-value = 0,01)

Concernant l'excrétion parasitaire en SD des bouquetins par rapport aux moutons, les intervalles de confiance de l'excrétion parasitaire en SD chez ces 2 espèces d'un même site et

à la même période (juillet) se recourent et les différences ne sont pas significatives (Bédina/Vénétiér : p-value = 0,8 ; 7 Laux : p-value = 0,05).

b. Excrétion fécale en coccidies

La **figure 27** représente la dispersion des résultats d'excrétion parasitaire en log(opg) de coccidies selon l'espèce étudiée, et pour les moutons selon le mois de prélèvement.

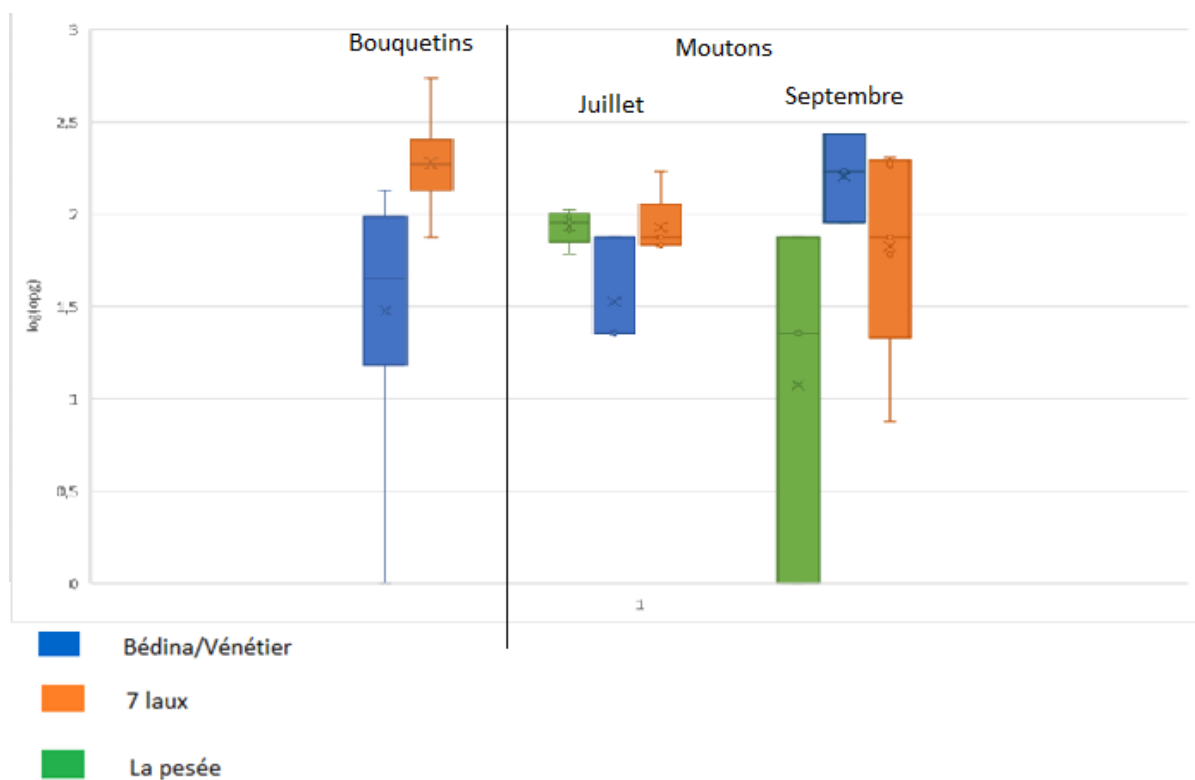


FIGURE 27 COMPTAGE D'OEUFs DE COCCIDIAs EN LOG(OPG) DANS LE MASSIF DE BELLEDONNE, EN 2018

Lorsque l'on compare l'excrétion fécale entre les moutons des différents sites à la même période, on ne remarque pas de différence significative pour les coccidies. On a cependant une différence significative entre les bouquetins de Bédina/Vénétiér et les bouquetins de 7 laux, ceux de 7 laux excrètent significativement plus de coccidies (p-value = 0,001).

Concernant l'excrétion parasitaire en coccidies des moutons en septembre par rapport aux moutons en juillet, on remarque que d'après le test de Wilcoxon – Mann Whitney, les différences d'excrétion parasitaire moyenne en coccidies chez les moutons en juillet et en septembre ne sont pas significatives pour aucune des 3 zones.

Concernant l'excrétion parasitaire en coccidies des bouquetins par rapport aux moutons, on a, sur le site 7 Laux une différence d'excrétion parasitaire moyenne significativement plus élevée chez les bouquetins que chez les moutons (p-value = 0,03).

2) Année 2019, massif de Belledonne

Le **tableau X** indique l'abondance parasitaire (médiane et l'IC à 95%) et la prévalence des résultats de comptage d'œufs de parasites grâce à la méthode de Mac Master selon le site d'étude, l'espèce hôte étudiée et la période de prélèvement. Ces prélèvements ont été fait durant l'année 2019 dans le massif de Belledonne.

a. *Etat des lieux de l'excrétion parasitaire des moutons et des bouquetins en juillet*

Tout comme l'année 2018, dans ce massif, qu'il s'agisse des moutons ou des bouquetins, les œufs de parasites les plus fréquemment retrouvés dans nos coproscopies sont les ookystes de coccidies et les œufs de strongles digestifs.

Les coccidies et les strongles digestifs ont été retrouvés chez les bouquetins en juillet avec une prévalence dans nos échantillons de 100% pour les coccidies, et de 91% à 93,3% selon la zone de prélèvements pour les strongles digestifs, avec des abondances respectives variant de 0 à 1147,2 opg pour les coccidies et de 12,2 opg à 153,5 opg pour les strongles digestifs. On retrouve aussi des *Nematodirus*, des *Moniezia*, des trichures et des vers pulmonaires.

Chez les ovins domestiques, les prévalences dans les échantillons analysés varient de 20% à 86,7% pour les strongles digestifs en juillet et sont de 100% en septembre. Les abondances en strongles varient de 0 à 55,9 opg et de 11,25 opg à 37,5 opg en juillet et en septembre, respectivement. Pour les coccidies, les prévalences varient de 60% à 93,3% pour les prélèvements de juillet et sont de 100% en septembre. Les abondances varient, de 0 à 242,5 opg et de 7,5 à 142,5 opg, en juillet et septembre, respectivement.

D'autres parasites avec des prévalences et abondances plus faibles ont aussi été observés : des œufs de trichures (La pesée, Bédina/Vénétiér), de *Moniezia* (La pesée) ; de petite douve (La pesée et 7 laux), de grande douve (La pesée et 7 laux), et des vers pulmonaires (La pesée, Bédina/Vénétiér).

Pour la suite de l'analyse des résultats, je me focaliserai uniquement sur les résultats d'excrétion parasitaire des SD et des coccidies qui sont les parasites les plus fréquemment observés.

Médiane, IC à 95% et prévalence des comptages d'œufs de parasites à la coproscopie de Mac Master (en opg)																			
Année 2019	Espèce	Site	Effectifs	Coccidies		Strongles digestifs		Nematodirus		Trichures		Moniezia		Petite douve		Grande douve		Vers pulmonaires	
				Pr (%)	Ab (opg)	Pr (%)	Ab (opg)	Pr (%)	Ab (opg)	Pr (%)	Ab (opg)	Pr (%)	Ab (opg)	Pr (%)	Ab (opg)	Pr (%)	Ab (opg)	Pr (%)	Ab (opg)
Juillet	Bq	Ane buyant	29	100	150 [85,8 ; 372,5]	93,1	7,5 [12,2 ; 32,8]	37,9	0 [1,5 ; 4,7]	3,4	0 [0 ; 0,1]	13,8	0 [0 ; 6,1]	0	0	0	0	17,3	0 [0 ; 8,8]
		7 Laux	11	100	150 [0 ; 1147,2]	91	60 [25,2 ; 153,5]	45,5	0 [0,7 ; 6]	0	0	9,1	0 [0 ; 8,8]	0	0	0	0	27,3	0 [0 ; 4,4]
	Mt	Ane buyant	15	60	7,5 [0 ; 55,3]	86,7	30 [20,1 ; 55,9]	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		7 Laux	15	93,3	60 [23,7 ; 99,2]	20	0 [0 ; 4,5]	0	0	0	0	0	0	20	0 [0 ; 3,2]	6,7	0 [0 ; 1,6]	0	0
		La pesée	15	93,3	30 [31,5 ; 242,5]	73,3	7,5 [2,3 ; 48,7]	0	0	6,7	0 [0 ; 1,6]	0	0	60	7,5 [3,3 ; 18,7]	66,7	15 [8,6 ; 27,4]	0	0
Septembre	Mt	Ane buyant	1 (15)	100	18,75	100	18,75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		7 Laux	1 (15)	100	142,5	100	11,25	0	0	0	0	0	0	100	7,5	0	0	0	0
		La pesée	1 (16)	100	67,5	100	37,5	0	0	100	7,5	100	7,5	100	30	0	0	100	7,5
		édina/Vénétié	1 (8)	100	7,5	100	26,25	0	0	100	3,75	0	0	100	3,75	0	0	100	3,75

TABLEAU X MEDIANE, IC A 95% ET PREVALENCE DES RESULTATS DE COMPTAGE D'OEUFs (OPG) SELON LE SITE ET LA PERIODE D'ETUDE DANS LE MASSIF DE BELLEDONNE, ANNEE 2019

Bt = Bouquetins : effectifs = nombre de fèces analysées ; Mt = Moutons : effectifs = nombre de mélange analysés (nombre de fèces par mélange)
 Ab = abondance parasitaire (opg), Pr = Prévalence (%)

a. Excrétion fécale en SD

La **figure 28** représente la dispersion des résultats de comptage de SD en log(opg) dans le massif de Belledonne en 2019 selon l'espèce, le site et le mois de prélèvement.

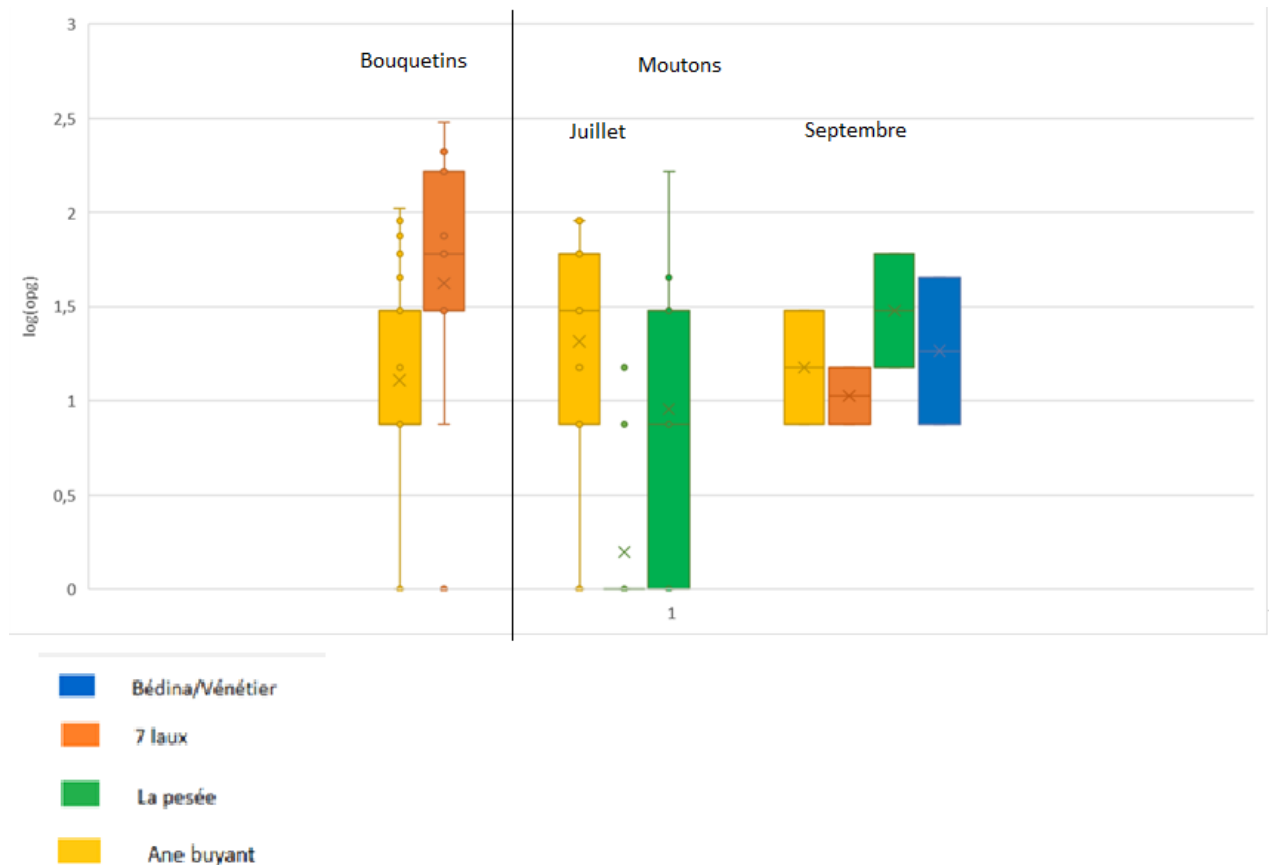


FIGURE 28 COMPTAGE D'OEUFs DE STRONGLES DIGESTIFS LOG(OPG) DANS LE MASSIF DE BELLEDONNE, EN 2019

On ne constate pas de différence significative dans l'excrétion parasitaire en SD entre les ruminants d'une même espèce au sein des différents sites prélevés.

Concernant la comparaison de l'excrétion parasitaire de SD entre les moutons de juillet et de septembre, on remarque que (graphique 3) :

- Sur le site Ane et buyant, la différence n'est pas significative (p-value = 0,5)
- Sur le site des 7 Laux, l'excrétion parasitaire est plus importante en septembre qu'en juillet (p-value = 0,02)
- Sur le site de La pesée, nous n'observons pas de différence significative d'excrétion parasitaire en SD entre juillet et septembre (p-value = 0,2).

Concernant l'excrétion parasitaire en SD des bouquetins par rapport aux moutons de la même zone en juillet, la seule différence significative est observée chez les bouquetins de 7 laux qui excrètent significativement plus de SD que les moutons (p-value = $7,9 \cdot 10^{-5}$).

b. Excrétion fécale en coccidies

La **figure 29** indique la dispersion des résultats de comptage de l'excrétion parasitaire fécale en coccidies selon l'espèce hôte étudiée, le site et le mois du prélèvement pour les moutons en log(opg).

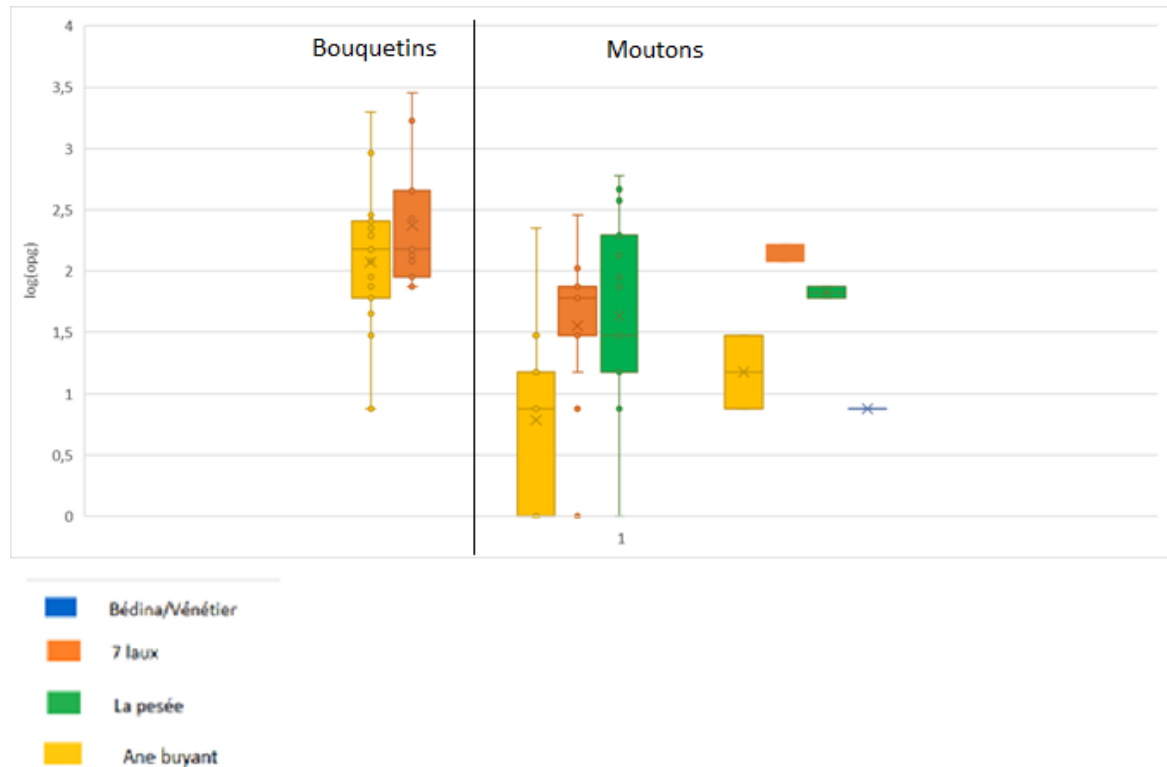


FIGURE 29 COMPTAGE D'OEUFs DE COCCIDIES EN LOG(OPG) DANS LE MASSIF DE BELLEDONNE, EN 2019

Nous n'observons aucune différence significative d'excrétion en ookystes de coccidies chez les moutons entre juillet et septembre pour les 3 zones d'étude. Concernant les moutons de 7 laux, l'excrétion en septembre tend à être plus élevée qu'en juillet (p-value = 0,06).

Concernant l'excrétion parasitaire en coccidies des bouquetins, on remarque que les intervalles de confiance de l'excrétion parasitaire en coccidies chez les bouquetins et chez les moutons du même site et à la même période (juillet) ne se recoupent pas, les bouquetins excrètent significativement plus de coccidies que les moutons.

- Sur le site de Ane et Buyant; la différence est significative ((p-value = $5,8 \cdot 10^{-6}$)
- Sur le site 7 Laux, la différence est significative (p-value = 0,0003)

3) Année 2019, massif des Ecrins

Tous les prélèvements ont été faits en juillet 2019 sur ce site d'étude. Le **tableau XI** regroupe les résultats des coproscopies des prélèvements dans le massif des Ecrins en 2019.

Les moutons de la zone Monêtier-les-Bains sont parasités en coccidies et en strongles digestifs. Pour les coccidies, on observe une prévalence de 86,7% et une abondance variant de 4,3 opg à 142,7 opg. Les strongles digestifs ont une prévalence de 86,7% et une abondance de 5,6 opg à 86,4 opg. L'excrétion des autres types d'œufs reste anecdotique : quelques *Nematodirus*, des trichures, des *Moniezia*, de la petite douve, et des vers pulmonaires. Nous n'avons pas d'information sur les traitements des moutons de la zone Monêtier-les-Bains.

Les bouquetins de cette même zone ont des valeurs élevées en coccidies et en strongles digestifs. Une prévalence de 100% et une abondance parasitaire de 127,8 opg et 447,9 opg sont observées pour les coccidies. Pour les SD, nous avons une prévalence de 5,5% à 86,2% et une abondance variant de 7,1 opg à 21,3 opg. *Nematodirus* est observé relativement fréquemment avec une prévalence de 17,2% à 61,1%, mais l'abondance est faible (0,2 à 6,3 opg). On constate aussi quelques individus présentant une faible excrétion parasitaire en petite douve et en vers pulmonaires.

Les moutons de la zone Champsaur sont parasités en coccidies avec une prévalence de 73,3% et une abondance variant de 7,8 opg à 47,1 opg, et en strongles digestifs avec une prévalence de 66,7% et une abondance variant de 3,5 opg à 14,5 opg. On observe aussi la présence de petites douves, et de trichures. Pour rappel, les moutons de la zone Champsaur sont uniquement traités en février (Hapadex®). L'Hapadex® contient du netobimin ayant une action sur les nématodes gastro-intestinaux, les strongles pulmonaires, les Cestodes et les Trématodes des ovins.

Les bouquetins de la zone Champsaur présentent une forte excrétion parasitaire en coccidies avec une prévalence de 100% et une abondance variant de 543,8 opg à 1349,3 opg. Ils présentent aussi une excrétion en SD avec une prévalence de 100% et une abondance de 0 opg à 7,8 opg. Nous observons une faible excrétion parasitaire d'œufs de *Nematodirus*, de trichures, de *Moniezia*, de petite douve et de vers pulmonaires.

Médiane, IC à 95% et prévalence des comptages d'œufs de parasites à la coproscopie de Mac Master (en opg)																				
Zone	Espèce	Site	Effectifs	Coccidies		Strongles digestifs		Nematodirus		Trichures		Moniezia		Petite douve		Grande douve		Vers pulmonaires		
				Pr (%)	Ab (opg)	Pr (%)	Ab (opg)	Pr (%)	Ab (opg)	Pr (%)	Ab (opg)	Pr (%)	Ab (opg)	Pr (%)	Ab (opg)	Pr (%)	Ab (opg)	Pr (%)	Ab (opg)	
juil-19	Monétier-les-Bains	Bq	Aiguillette de Lauzet	29	100	150 [127,8 ; 432,9]	86,2	7,5 [7,8 ; 13,4]	17,2	0 [0,2 ; 2,4]	0	0	0	0	0	0	0	0	3,4	0 [0 ; 0,8]
			Montagne de l'Oule	18	100	285 [229,6 ; 447,9]	5,5	7,5 [7,1 ; 21,3]	61,1	7,5 [2,8 ; 6,3]	0	0	0	0	11,1	0 [0 ; 5,4]	0	0	16,7	0 [0 ; 23,4]
		Mt	Aiguillette de Lauzet	15	86,7	7,5 [4,3 ; 81,7]	86,7	7,5 [6,1 ; 23,9]	6,7	0 [0 ; 1,6]	0	0	0	0	33,3	0 [0,5 ; 4,5]	0	0	13,3	0 [0 ; 2,5]
			Montagne de l'Oule	15	86,7	60 [19,3 ; 142,7]	86,7	7,5 [5,6 ; 86,4]	0	0	13,3	0 [0 ; 6,8]	6,7	0 [0 ; 3,1]	20	0 [0 ; 8,2]	0	0	0	0
	Champsaur	Mt	-	15	73,3	15 [7,8 ; 47,1]	66,7	7,5 [3,5 ; 14,5]	0	0	13,3	0 [0 ; 3,8]	0	0	53,3	7,5 [2,0 ; 8,0]	0	0	0	0
		Bt	-	38	100	502,5 [543,8 ; 1349,3]	100	11,25 [0 ; 7,8]	31,6	0 [0 ; 1,1]	7,9	0 [0 ; 1,6]	7,9	0 [0 ; 2,5]	2,6	0 [0 ; 0,4]	0	0	15,8	0 [0 ; 0,9]

TABLEAU XI MEDIANE, IC A 95% ET PREVALENCE DES RESULTATS DE COMPTAGE D'ŒUFS (OPG) SELON LE SITE D'ETUDE DANS LE MASSIF DES ECRINS, EN 2019

Bt = Bouquetins : effectifs = nombre de fèces analysées ; Mt = Moutons : effectifs = nombre de mélange analysés (nombre de fèces par mélange)
 Ab = abondance parasitaire (opg), Pr = Prévalence (%)

a. Zone Monétier-les-Bains

La **figure 30** indique la dispersion des résultats de comptage de strongles digestifs dans le massif des Ecrins partie nord (zone Monétier-les-Bains) en 2019, pour les bouquetins de 2 zones de prélèvements différentes (Montagne de l'Oule et Aiguillette de Lauzet) et pour les moutons de 2 troupeaux différents. Il est probable que les prélèvements effectués sur les bouquetins dans les 2 zones différentes correspondent en fait au même troupeau de bouquetins.

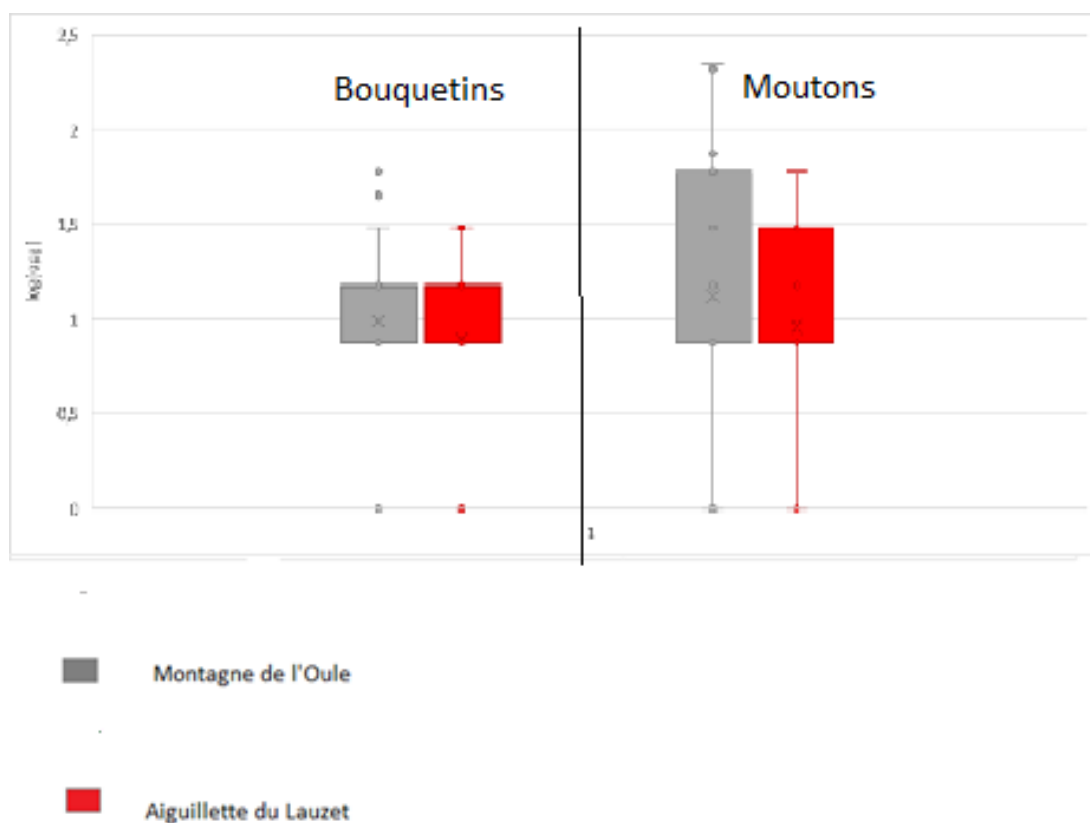


FIGURE 30 COMPTAGE D'OEUFs DE STRONGLES DIGESTIFS EN LOG(OPG) DANS LE MASSIF DES ECRINS NORD MONETIER-LES-BAINS, EN 2019

Pour la zone Montagne de l'Oule, la différence des moyennes de l'excrétion fécale en SD entre les moutons et les bouquetins n'est pas significative (p -value = 0,5).

Lorsque l'on compare l'excrétion fécale en SD moyenne des bouquetins avec celle des moutons, pour la zone Aiguillette du Lauzet, on remarque que la différence n'est pas significative (p -value = 0,9).

Pour les coccidies de la zone Montagne de l'Oule, on remarque que les intervalles de confiance de l'excrétion parasitaire des moutons et des bouquetins ne semblent pas se recouper

(figure 31) : les bouquetins excrètent significativement plus de coccidies que les moutons du troupeau Montagne de l'Oule (p-value = 0,0002).

On peut faire le même constat pour la zone Aiguillette de Lauzet, on remarque tout d'abord que les intervalles des bouquetins et des moutons ne se recoupent pas, et la différence des moyennes d'excrétion parasitaire en coccidies entre les bouquetins et les moutons est significative (p-value = $6,5 \cdot 10^{-5}$), les bouquetins excrètent plus de coccidies que les moutons de Aiguillette de Lauzet.

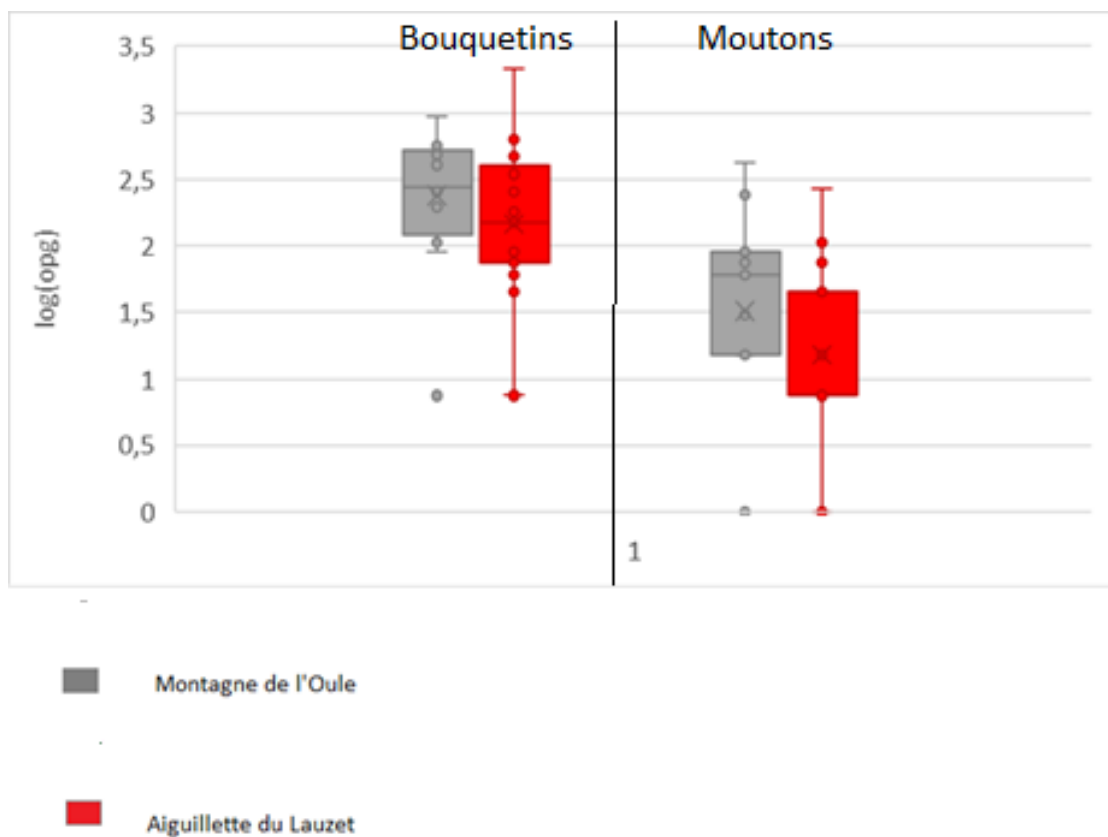


FIGURE 31 COMPTAGE D'ŒUFS DE COCCIDIAS LOG(OPG) DANS LE MASSIF DES ECRINS NORD MONETIER-LES-BAINS, EN 2019

b. Zone Champsaur

La **figure 32** correspond à la dispersion des comptages d'œufs de SD pour les bouquetins et les moutons dans le massif des Ecrins, zone sud (Champsaur) en juillet 2019.

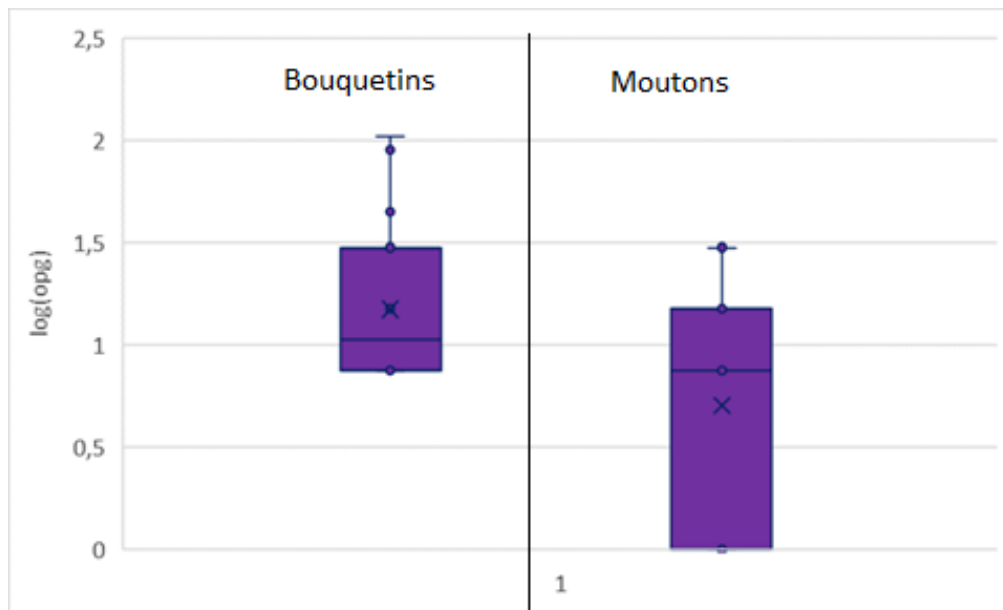


FIGURE 32 COMPTAGE D'OEUFs DE STRONGLES DIGESTIFS EN LOG(OPG), DANS LE MASSIF DES ECRINS SUD CHAMPSAUR, EN 2019

Lorsqu'on compare l'excrétion parasitaire moyenne en SD entre les moutons et les bouquetins du secteur Champsaur, on remarque que la différence est significative ($p\text{-value} = 0,009$), les bouquetins excrètent significativement plus de SD que les moutons.

Pour les coccidies, on observe que les intervalles ne se recoupent pas entre l'excrétion parasitaire en coccidies des moutons et des bouquetins de cette zone d'étude (**figure 33**). De plus, la différence est significative ($p\text{-value} = 3,5.10^{-8}$) : les bouquetins excrètent donc significativement plus de coccidies que les moutons du secteur Champsaur.

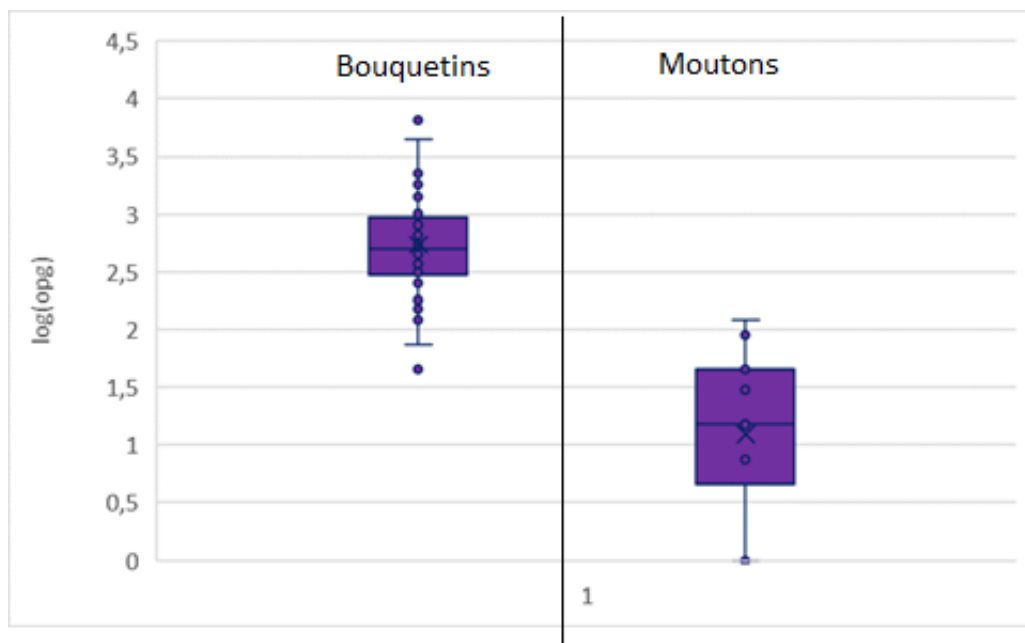


FIGURE 33 COMPTAGE D'OEUF DE COCCIDIES EN LOG(OPG), DANS LE MASSIF DES ECRINS SUD CHAMPSAUR, EN 2019

Pour la suite des résultats, nous nous sommes intéressés uniquement à l'année 2019 (massif de Belledonne et massif des Ecrins) ; après avoir mis en coproculture les œufs de SD, nous avons recueillis les larves au stade L3, nous avons extraits l'ADN de ces larves de SD et nous avons envoyé ces échantillons au laboratoire de parasitologie de Toulouse. Les résultats suivants correspondent donc aux analyses faites par qPCR sur ces échantillons.

B. Comparaison des espèces de strongles digestives retrouvées par PCR en temps réel

1) Présentation générale des résultats de qPCR

Le tableau général des résultats de qPCR figure en **Annexe 3**. Il représente les échantillons analysés par qPCR, l'espèce de ruminant correspondant et le site de prélèvement, le nombre de larves quantifiées par suite de la coproculture/extraction de Baermann, le volume d'élution de l'échantillon, la quantité de larves de *Haemonchus contortus* retrouvées par qPCR, la quantité de larves de *Trichostrongylus colubriformis* et la quantité de larves de *Teladorsagia circumcincta*.

2) Etude de la prévalence des trois espèces de SD recherchées

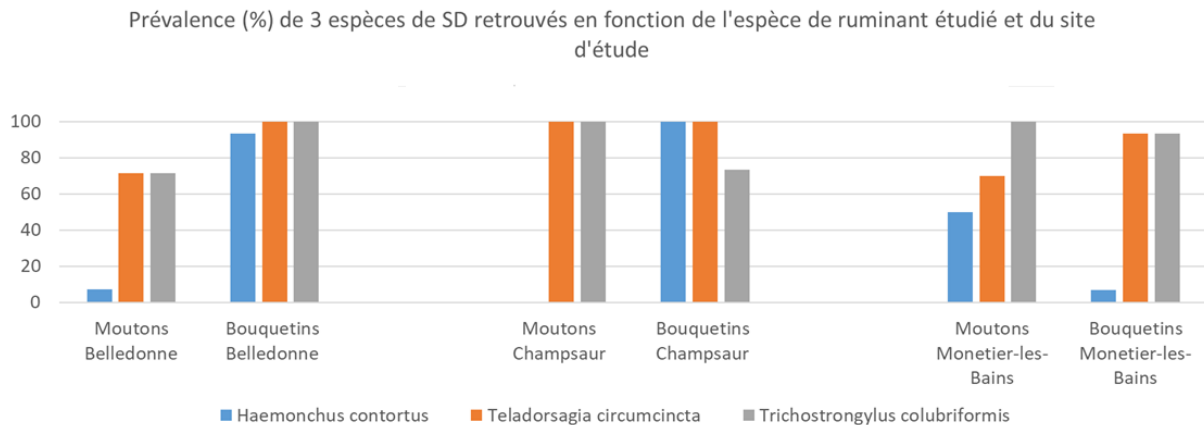


FIGURE 34 PREVALENCE (%) DES 3 ESPECES DE SGI RETROUVEES EN FONCTION DE L'ESPECE DE RUMINANT ET DU SITE

On remarque que les échantillons analysés par qPCR contiennent souvent des *Teladorsagia circumcincta* (prévalence allant de 70% pour les Moutons de Monétier-les-Bains à 100% pour les bouquetins de Belledonne, les moutons et les bouquetins de Champsaur) et des *Trichostrongylus colubriformis* (prévalence de 71,4% pour les moutons de Belledonne et de 100% pour les bouquetins de Belledonne, et les moutons Champsaur et de Monétier-les-Bains, voir **figure 34** pour les prévalences). La prévalence de retrouver des larves L3 de *Haemonchus contortus* par qPCR est plus variable selon les sites et selon l'espèce de ruminants étudiés (0% pour les moutons de Champsaur, 7,1% pour les moutons de Belledonne, 50% pour les moutons de Monétier-les-Bains, 100% pour les moutons de Champsaur).

Concernant les prélèvements provenant de Belledonne, on remarque que la prévalence est importante pour les 3 espèces de SD recherchées chez les bouquetins (93,3% pour *H. contortus*, 100% pour *T. colubriformis* et 100% pour *T. circumcincta*). Chez les moutons de cette zone, la prévalence est importante pour les espèces de *T. circumcincta* (71,4%) et *T. colubriformis* (71,4%) mais faible pour *H. contortus* (7,1%).

Dans le massif des Ecrins, zone Champsaur, on remarque que la prévalence est aussi importante pour les 3 espèces de SD recherchées chez les bouquetins (100% pour *H. contortus*, 73,3% pour *T. colubriformis* et 100% pour *T. circumcincta*). Chez les moutons de la zone Champsaur, la prévalence est importante pour les espèces de *T. circumcincta* (100%) et *T. colubriformis* (100%), mais nulle pour *H. contortus*.

Les bouquetins de Monetier-les-Bains ont une prévalence en larves L3 de *H. contortus* retrouvées faible (6,67%), et concernant *T. circumcincta* et *T. colubriformis*, la prévalence s'élève à 93,3%. Les moutons de ce site ont une prévalence plus forte que les bouquetins concernant *H. contortus* (50%), 70% pour *T. circumcincta*, et 100% pour *T. colubriformis*.

IV. Discussion

1) Résultats coproscopiques

Pour rappel les 3 objectifs de mon étude étaient :

- Objectif 1 : Décrire les espèces de parasites retrouvées chez les moutons et chez les bouquetins en début d'estive à l'aide des coproscopies,
- Objectif 2 : Voir l'évolution du parasitisme chez les moutons au cours de la saison d'estive,
- Objectif 3 : Identifier plus précisément les espèces de strongles retrouvées chez les moutons et les bouquetins et voir s'il y a des espèces communes et donc potentiellement des échanges de SGI.

Concernant l'objectif n°1, on peut conclure de notre étude que les moutons présentent un poly parasitisme lors des deux années de nos prélèvements, en début d'estive. Ce parasitisme est composé de coccidies, de strongles digestifs, de *trichures*, de *Moniezia*, de petites douves, de grande douve et de vers pulmonaires. Les niveaux d'excrétion fécaux sont relativement faibles pour des ovins. Dans certains cas, les faibles taux d'excrétion parasitaire fécale s'expliquent par des traitements qui ont été administrés aux troupeaux de moutons avant la montée ou pendant l'estive.

Lorsque l'on observe l'évolution de l'excrétion parasitaire fécale des moutons sur la saison de pâturage (objectif n°2, effectué dans le massif de Belledonne en 2018 et en 2019), on remarque qu'en 2018, il existe une différence significative entre les moyennes de juillet et de septembre uniquement pour l'excrétion parasitaire fécale en SD des moutons de La pesée et pour l'excrétion parasitaire fécale en SD des moutons des 7 laux. Les moutons de ces deux zones sont donc plus parasités en SD en fin de saison de pâture. Mais pour rappel, ces moutons ont été traités contre les SD avant leur montée en estive donc le taux d'excrétion fécale en œufs de SD était faible en juillet. Si notre prélèvement de juillet a été fait dans les 10 jours suivants le traitement au Panacur, et sachant que l'on retrouve encore quelques SD (bien que le taux d'excrétion soit faible), alors on peut supposer que les SD retrouvés chez ces troupeaux de moutons soient résistants au traitement au fenbendazole effectué en juillet 2018. Cependant nous ne savons pas exactement la date du traitement. Concernant les autres œufs de parasites retrouvés, pour les moutons La pesée, on remarque que l'excrétion parasitaire d'œufs de petite douve, de grande douve, de *Moniezia* et de vers pulmonaires a légèrement augmenté lors de la saison de pâturage. Ce constat est le même pour les *trichures*, les *Moniezia* et les petites douves chez les moutons Vénétiér, et pour les *Moniezia* et petites douves chez les moutons 7 Laux. On peut alors conclure que les moutons se contaminent avec ces parasites lors de l'estive mais les niveaux observés restent bas. La présence de grande douve chez les moutons constitue cependant un problème qu'il faudrait signaler à l'éleveur afin qu'il utilise un traitement vermifuge efficace contre la grande douve avant la montée en estive.

Lorsque l'on observe l'évolution de l'excrétion parasitaire fécale des moutons durant la saison de pâturage en 2019, on constate que la seule différence significative concerne l'excrétion parasitaire moyenne en SD chez les moutons de 7 laux entre juillet et septembre. Or, nous savons que les moutons 7 laux et La pesée ont été traités au Panacur® avant leur montée en estive (en juin 2019). Contrairement à 2018, la différence n'est pas significative pour les moutons de La pesée. On peut alors supposer que la saison de pâturage a entraîné un moindre parasitisme et/ou que le traitement a été moins efficace ou que nos prélèvements ont été réalisés plus tardivement après le traitement précédant la montée en estive en juillet 2019 par rapport à 2018.

Concernant l'excrétion parasitaire fécale des bouquetins, ils excrètent majoritairement des coccidies et des SD. Selon la zone on trouve aussi une faible excrétion parasitaire en trichures, *Moniezia*, *Nematodirus* et parfois en petite douve et en vers pulmonaires. Il aurait été intéressant de connaître l'âge et le sexe des individus prélevés afin d'établir une relation entre le parasitisme et d'autres paramètres individuels. Cependant, ces informations n'étaient pas disponibles pour tous les individus.

Lorsque l'on compare l'excrétion fécale des moutons et des bouquetins dans une zone donnée en juillet, la différence de l'excrétion parasitaire moyenne de SD et de coccidies entre les bouquetins et les moutons est significative (7 laux en 2018 et en 2019) : les bouquetins excrètent significativement plus de SD et de coccidies. Ce constat n'est pas le même pour les autres zones d'étude dans le massif de Belledonne en 2018. On a aussi certaines zones dans lesquelles on constate qu'il y a une différence significative dans l'excrétion parasitaire fécale moyenne de coccidies entre les moutons et les bouquetins (Ane Buyant 2019) : les bouquetins de Ane et buyant sont bien plus parasités en coccidies que les moutons. Dès lors, on peut supposer que les bouquetins participent activement à la contamination des pâtures sur lesquelles les moutons arrivent en juillet, ce qui interférera alors avec le parasitisme des ovins.

Pour l'année 2019 dans le massif des Ecrins, dans la zone Monétier-les-Bains, on constate que la différence des moyennes d'excrétion parasitaire entre les moutons et les bouquetins dans les 2 zones d'étude est significative pour l'excrétion de coccidies. Les bouquetins excrètent significativement plus de coccidies que les moutons de ces 2 zones. Dans la zone Champsaur, on remarque que la différence des moyennes de l'excrétion parasitaire entre les bouquetins et les moutons est significative pour les SD et pour les coccidies. Les bouquetins excrètent significativement plus de SD et de coccidies que les moutons du secteur Champsaur. A nouveau, on peut supposer que les bouquetins soient un réservoir de parasites (de coccidies et de SD) dans ces zones, et contaminent les pâtures qui sont fréquentés par les moutons durant l'estive.

Les strongles digestifs et les coccidies regroupent plusieurs espèces différentes qui n'ont pas toutes les mêmes caractéristiques écologiques. Pour rappel, une notion importante pour la réalisation du cycle de vie d'un cycle est la notion de spécificité. La spécificité d'un parasite est sa susceptibilité à ne coloniser qu'une seule espèce. Donc plus un parasite sera spécifique, plus il aurait besoin d'une espèce hôte donnée pour se développer. Nous avons vu que cette spécificité était modulée par des facteurs environnementaux, mais elle est aussi modulée par la présence d'espèces de ruminants qui seront possiblement hôte pour ce parasite.

Concernant les coccidies, nous avons vu dans la partie bibliographique que plusieurs espèces de coccidies, habituellement spécifiques des ovins, ont déjà été isolées chez le bouquetin : *E. parva*, *E. faure*, *E. crandallis* (Montagut et al., 1981). On sait que les coccidies sont très spécifiques de manière générale. Ainsi, connaître exactement les espèces présentes à l'aide d'analyses génétiques chez les bouquetins et chez les ovins, serait un bon indicateur de contact entre ces espèces.

Pour rappel, les SD retrouvés par Senn en 2007 dans le tube digestif de bouquetins étaient : *Ostertagia* spp., *Teladorsagia* spp., *Haemonchus contortus*, *Spiculopteragia* spp., *Trichostrongylus* spp., *Nematodirus* spp., *Cooperia surnabada*, *Chabertia ovina*, *Trichuris* spp., *Oesophagostomum venulosum*. Certaines de ces espèces sont généralistes et il n'est pas surprenant de les retrouver chez les bouquetins : *Haemonchus contortus* et *Trichostrongylus axei*. Retrouver ces espèces chez le bouquetin n'est donc pas un indicateur précis d'interaction et d'échange de parasites entre ovins et bouquetins. D'autres sont plus spécifiques, elles exploitent un petit groupe d'espèces, souvent apparentées phylogénétiquement, tels que : *Teladorsagia circumcincta*, *Trichostrongylus colubriformis* et *Oesophagostomum venulosum*. La présence de ces parasites chez le bouquetin peut supposer des contacts avec les espèces normalement hôtes.

Il serait donc intéressant d'étudier les populations de SD et de coccidies plus précisément chez les bouquetins et chez les moutons dans les zones où les bouquetins ont une forte excrétion parasitaire fécale, afin de discuter des espèces en commun, de savoir si les souches sont précisément les mêmes. Nous avons pu rechercher 3 espèces de strongles par qPCR afin d'étudier un peu plus précisément les échanges potentiels de parasites entre les moutons et les bouquetins.

2) Identification des espèces de strongles digestifs par qPCR

a. *Teladorsagia circumcincta* et *Trichostrongylus colubriformis* retrouvés chez les bouquetins et chez les moutons

Ces deux espèces de SGI sont les deux principales espèces spécialistes des ovins, que l'on retrouve pourtant souvent chez d'autres petits ruminants, notamment le bouquetin (Zaffaroni et al. 2000). Dans notre étude, ces deux espèces sont retrouvées dans tous nos élevages de moutons mais également avec une forte prévalence chez les bouquetins. D'après l'étude de Zaffaroni et al. (2000), si une espèce spécialiste d'un hôte est retrouvée chez un autre hôte n'appartenant pas à la même espèce que son hôte habituel, cela indique presque certainement une interaction entre l'hôte réservoir et l'hôte occasionnel. En outre, dans notre étude, la présence de *T. circumcincta* et de *T. colubriformis* chez nos bouquetins, que l'on sait à proximité des élevages de moutons indique probablement une circulation de ces parasites entre les bouquetins et les moutons dans nos différents sites d'étude (massif de Belledonne, massif des Ecrins zone Champsaur, massif des Ecrins zone Monetier-les-Bains).

b. Résultats de prévalence pour Haemonchus contortus, espèce généraliste

Haemonchus contortus est une espèce de SGI généraliste, d'après les données retrouvées dans la bibliographie, cette espèce est fréquemment retrouvée dans l'helminthofaune des petits ruminants et des cervidés. Ce parasite, très fréquent et pathogène chez les ovins domestiques, a été retrouvé dans plusieurs prélèvements de bouquetins sauvages, suggérant une contamination des bouquetins par des souches d'*Haemonchus contortus* provenant de moutons à un moment donné. Le fait d'avoir retrouvé *H. contortus* chez les bouquetins à Belledonne et Champsaur, avant l'arrivée des moutons sur l'estive, montre le rôle du bouquetin en tant que réservoir de ce parasite.

D'après Zaffaroni et al. (2000), les strongles généralistes sont souvent observés chez plusieurs hôtes, comme c'est le cas ici mais, normalement, jamais comme espèce dominante chez l'hôte occasionnel.

La prévalence élevée d'*H. contortus* chez les bouquetins de Belledonne et chez les bouquetins de Champsaur (sud du massif des Ecrins) alors qu'elle est proche de nulle pour les moutons de ces 2 zones est surprenante. On peut alors supposer que les moutons présentent des souches de *H. contortus* sensibles au traitement anthelminthique, car on sait que les moutons de Belledonne ont été traités avant leur montée en estive (Panacur®) et les moutons de Champsaur en février (Hapadex®), et/ou que ces moutons ne sont pas exposés à ce parasite dans leur élevage, en dehors de l'estive.

Chez les bouquetins de Monetier-les-Bains, la prévalence en *H. contortus* est assez faible tandis qu'elle est forte chez les moutons de la même zone. Il aurait été intéressant de réaliser des prélèvements chez ces bouquetins après l'estive afin de vérifier s'ils se contaminent ou non pendant l'estive au contact des moutons.

Enfin, les différences de prévalences observées entre les bouquetins et les moutons peuvent aussi en partie s'expliquer par des utilisations de l'habitat différentes entre les 2 espèces, et un faible chevauchement des zones de pâturage aux périodes de risque parasitaire important. Un suivi de l'utilisation de l'habitat à la fois des bouquetins et des troupeaux domestiques est en cours sur le massif de Belledonne et devrait nous apporter des éléments de réponse.

3) Limites de l'étude

a. Prélèvements et calendrier

Concernant les moutons nous avons effectué des coproscopies de mélanges et pour les bouquetins des coproscopies individuelles. Les coproscopies individuelles sont trop coûteuses pour les éleveurs de petits ruminants. Les coproscopies de mélange constituent un compromis et sont essentielles dans un troupeau d'ovins afin d'avoir une bonne appréciation du statut parasitaire de l'ensemble du troupeau. Cependant, nos analyses statistiques ont été limitées par

l'utilisation de coproscopies de mélange pour les moutons, et nos comparaisons de moyennes se sont limitées à des tests non paramétriques.

Nos prélèvements de moutons et de bouquetins, ont été effectués au sol, sans toujours avoir d'informations sur l'individu concerné. Il est possible que, dans certains cas, nous ayons prélevé plusieurs fois le même individu, ce qui diminue la représentativité de l'échantillonnage.

Concernant le suivi des animaux que nous avons prélevés, il a parfois été difficile d'obtenir toutes les informations nécessaires à l'analyse éclairée des résultats, telles que des informations sur les traitements, ou les périmètres précis de pâturage pour certains troupeaux de moutons.

Concernant le calendrier de prélèvements, nous n'avons jamais prélevé les bouquetins en septembre (à la fin de la saison de pâturage des moutons), car les bouquetins vivent dans de trop hautes altitudes et en petits groupes à cette époque de l'année. Il aurait été intéressant de connaître l'évolution du parasitisme avant et après la saison de pâturage des ovins pour ces deux espèces de ruminants étudiées.

b. Méthodes d'analyse utilisées

Dans notre étude, la conservation des échantillons avant analyse peut aussi être discuter. En effet, la conservation doit normalement se faire à + 4°C et l'analyse coproscopique doit être faite le plus rapidement possible car la concentration d'œufs dans les échantillons de matière fécale diminue avec le temps (Nielsen et al. 2010). Dans notre étude, nous avons besoin de réaliser des coprocultures afin d'avoir suffisamment d'ADN de strongles digestifs pour les étapes de biologie moléculaire. Sachant que l'exposition des œufs de strongles à des températures < 10°C, même pendant seulement quelques heures, peut inhiber le développement des œufs de certains strongles, nous avons choisi de faire envoyer les prélèvements à température ambiante. Bien que nous ayons fait en sorte de limiter l'évolution des œufs pendant la phase d'envoi en enlevant l'air des sachets (conservation en condition d'anaérobiose), les délais postaux ont généralement été très longs (> 7-10 jours) pour nos prélèvements de bouquetins, bien que des envois rapides aient été demandés. Dès lors, il est possible que des œufs aient été détruits ou aient éclos avant l'analyse des prélèvements, ce qui pourrait biaiser nos résultats.

Les limites des méthodes d'analyses coproscopiques conventionnelles sont bien connues (faible sensibilité et spécificité, mauvaise répétabilité des mesures et manipulations chronophages). Dans notre étude, nous avons utilisé des lames de MacMaster de 1mL et la méthode de concentration utilisée est une méthode par flottaison au sulfate de zinc (densité 1,36). Ce liquide de flottaison a une très bonne sensibilité pour les œufs de strongles, les ookystes de coccidies et est considéré comme un bon liquide pour la détection des œufs de *Fasciola hepatica*. Cependant, il déforme certains éléments et fait ainsi flotter de nombreux débris rendant ainsi plus difficile la lecture de la lame et l'identification des éléments parasitaires (Richard, 2012).

La PCR en temps réel est un outil moléculaire développé dans le but de s'affranchir des méthodes diagnostiques conventionnelles et de leurs limites. Lors d'étude des strongyloses

digestives, l'intérêt de l'utilisation de la PCR est d'identifier précisément les espèces de SGI présentes dans les fèces, même en cas de très faibles quantités d'ADN. La séquence amplifiée par qPCR est le gène ITS-2 de l'ADNr des parasites. L'ADNr est un opéron formé d'une répétition en tandem de plusieurs domaines, dont l'ITS-2. L'ITS-2 a un niveau de variation intra-spécifique très faible mais une forte variation inter-spécifique, permettant de différencier les espèces de nématodes (Avramenko et al. 2015). Le « metabarcoding » est une petite région d'ADN taxonomiquement informative et que l'on sait encadrée par deux régions conservées permettant l'ancrage des amorces pour la PCR.

La qPCR développé par Mihles et al. en 2017 permet de mettre en évidence dans une même manipulation les 3 principales espèces de strongles des ovins (*H. contortus*, *T. circumcincta* et *T. colubriformis*). De plus, elle présente une forte sensibilité (100%) et spécificité (87,5%) et est relativement rapide.

L'inconvénient majeure de ces techniques moléculaires par PCR est qu'il faut un laboratoire spécialisé qui possède l'appareil d'analyse ainsi que les échantillons nécessaires à sa calibration. De plus, seuls les parasites recherchés peuvent être trouvés (Avramenko et al., 2017). Les méthodes moléculaires de PCR peuvent être utilisées chez les ruminants domestiques aussi bien que dans la faune sauvage. Cependant, son coût étant élevé et son application n'ayant lieu uniquement dans des laboratoires spécialisés, cette méthode reste donc peu utilisée en routine sur le terrain pour le moment.

c. Le Némabiome

La technique que nous aurions dû utiliser dans notre étude est une méthode récente permettant d'identifier et de donner les proportions relatives des différentes espèces de strongles dans un échantillon avec une grande précision. Cette technique, appelée le « Némabiome », a été proposée par Avramenko et al. (2015). Elle consiste en du séquençage à haut débit du locus ITS-2 de l'ADNr des strongles.

Concernant la technique, l'ADN des larves L3 issues des coprocultures de matières fécales est dans un premier temps extrait puis les fragments ITS-2 de l'ADNr de chaque espèce de nématodes sont amplifiés par PCR. Ces fragments sont ensuite séquencés afin de créer une librairie de séquençage. Les différents ITS-2 séquencés (nommés « reads ») sont ensuite triés informatiquement. Un registre regroupant toutes les séquences ITS-2 des différentes espèces de nématodes les plus communes chez nos ruminants domestiques a été mis au point par Avramenko et al. en 2015. Les séquences obtenues sont comparées avec ce registre et si aucune correspondance supérieure à 90% n'est retrouvée avec une séquence du registre, la séquence est éliminée. Un calcul de prévalence pour chacune des espèces de strongles est ensuite effectué grâce au pourcentage de séquences concernées lues (Avramenko et al. 2015).

Par rapport aux autres techniques d'analyse moléculaire par PCR, cette méthode présente l'avantage considérable qu'il n'est pas nécessaire d'avoir une idée des espèces de NGI retrouvés dans l'échantillon. En effet, dans le cas d'une PCR classique, les amorces utilisées sont

généralement spécifiques d'une espèce de strongle donnée que l'on recherche, ici, les séquences utilisées encadrant l'ITS-2 sont invariables. Le second avantage est la rapidité et la sensibilité de cette méthode. En effet il est possible de détecter des espèces de nématodes avec des prévalences inférieures à 0,1%. Elle permet aussi de donner une forte précision quant aux espèces de parasites retrouvés, ce qui est un outil indispensable aux études épidémiologiques actuelles sur le parasitisme gastro-intestinal chez les espèces de ruminants domestiques et chez les espèces sauvages.

Dans le cas de notre étude, cela aurait pu nous donner une population complète de toutes les espèces de nématodes présents chez les bouquetins et chez les moutons. Surtout, la population complète de strongles digestifs chez les bouquetins aurait été comparé avec toutes les espèces que l'on retrouve chez nos ovins domestiques. Ceci est un indicateur précis pour discuter de la transmission de strongles digestifs entre les moutons et les bouquetins. Cette technique nous aurait aussi permis de conclure quant à la présence de strongles ayant développé un gène leur conférant une résistance aux traitements anthelminthiques.

CONCLUSION

Les strongles gastro-intestinaux (SGI) sont des parasites majeurs entraînant des troubles cliniques et des pertes économiques. La contamination de l'hôte par les SGI se fait lors de la prise alimentaire et la présence des parasites dans le milieu extérieur est conditionnée par la survie et le développement des stades parasitaires dans l'environnement. Ainsi, plusieurs facteurs sont responsables de la variation du parasitisme au sein d'un environnement étudié et donc au sein d'une espèce qui fréquente cet environnement. L'exposition aux parasites par son hôte potentiel dépend de facteurs intrinsèques à l'hôte tels que le comportement alimentaire, et de facteurs externes, tels que la saison et la présence d'autres espèces hôtes pouvant intervenir dans le cycle du parasite.

Les interactions entre la faune sauvage et les animaux domestiques sont largement étudiées et peuvent être le siège de transmissions d'agents infectieux. Le tube digestif des ruminants domestiques et sauvages, partageant des particularités physiologiques et anatomiques, est porteur de parasites, notamment les SGI. Certains SGI *généralistes* peuvent se transmettre aisément entre les différentes espèces de ruminants, sauvages ou domestiques, si un chevauchement spatial entre les espèces a lieu, c'est-à-dire si les niches écologiques sont partagées à un moment donné.

Dans nos Alpes françaises, les troupeaux d'ovins pâturent en été dans des alpages qui sont habituellement fréquentés par des espèces de ruminants sauvages, comme le bouquetin. Cette espèce, protégée en France, a des habitudes alimentaires et d'habitat qui varient en fonction des saisons. Ainsi, les bouquetins et les moutons utilisent des zones communes à des moments décalés dans l'année, situation propice à des échanges de parasites.

Afin d'évaluer les échanges de SGI entre les ovins domestiques et les bouquetins, nous avons étudié l'excrétion parasitaire fécale et la composition en espèces de SGI chez ces 2 espèces dans 3 zones d'étude : une dans le massif de Belledonne et deux dans le parc national des Ecrins. Dans un premier temps nous avons voulu connaître les parasites que l'on peut retrouver chez l'un ou chez l'autre. Les bouquetins présentent un poly parasitisme avec des nématodes, des *Dicrocoelium dendriticum*, des cestodes, et des *Eimeria* spp. Pour les ovins et pour les bouquetins, les deux parasites les plus prévalents sont les *Eimeria* spp. et les strongles digestifs. Lorsque l'on compare les prélèvements en juillet avec ceux en septembre, certains moutons (7 laux et La Pesée, Belledonne, en 2018) sont plus parasités en strongles digestifs en septembre, ce résultat est à corréliser avec les traitements anthelminthiques qui ont été fait avant la montée en estive. Pour certaines zones d'étude (7 laux, Belledonne, en 2018 et en 2019, Parc des Ecrins - Champsaur), les bouquetins excrètent significativement plus de coccidies et de strongles digestifs que les moutons, on peut alors supposer qu'ils ont « contaminé » les pâtures avant l'arrivée des moutons.

Dans notre étude, deux espèces de strongles digestifs *spécialistes* des ovins (*Trichostrongylus colubriformis* et *Teladorsagia circumcincta*) sont retrouvées dans tous nos élevages de moutons mais également avec une forte prévalence chez les bouquetins, en contact avec les moutons. Cela indique presque certainement une interaction entre ces deux ruminants : hôte réservoir et hôte occasionnel. *H. contortus*, espèce généraliste, présente une prévalence plus faible dans tous nos échantillons chez les deux espèces de ruminants. D'après Zaffaroni et al. (2000), les strongles généralistes sont souvent observés chez plusieurs hôtes, comme c'est le cas ici mais, normalement, jamais comme espèces dominantes. Il serait intéressant de

confirmer que les espèces de strongles observées chez les moutons et les bouquetins appartiennent aux mêmes souches par des analyses moléculaires supplémentaires, et d'évaluer plus précisément les rôles des différents hôtes dans la contamination des pâtures.

BIBLIOGRAPHIE

ALBON, S. D., STIEN, A., IRVINE, R. J., LANGVATN, R., ROPSTAD, E. et HALVORSEN, O., 2002. The role of parasites in the dynamics of a reindeer population. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*. 2002. Vol. 269, n° 1500, pp. 1625-1632. DOI 10.1098/rspb.2002.2064.

ALTIZER, S., DOBSON, A., HOSSEINI, P., HUDSON, P., PASCUAL, M., PEJMAN, R., 2006. Seasonality and the dynamics of infectious diseases. *Ecology Letters*. 2006. Vol. 9, pp. 467-484.

ARMOUR, J., 1989. The influence of host immunity on the epidemiology of trichostrongyle infections in cattle. *Veterinary Parasitology*. 1989. Vol. 32, pp. 5-19.

ARNEBERG, P., FOLSTAD, I., & KARTER, A. J., 1996. Gastrointestinal nematodes depress food intake in naturally infected reindeer. *Parasitology*. 1996. Vol. 112, pp. 213-219.

AVRAMENKO, R. W., REDMAN, E. M., LEWIS, R., BICHUETTE, M. A., PALMEIRA, B. M., YAZWINSKI, T. A. et GILLEARD, J. S., 2017. The use of nemabiome metabarcoding to explore gastro-intestinal nematode species diversity and anthelmintic treatment effectiveness in beef calves. *International Journal for Parasitology*. 2017. Vol. 47, n° 13, pp. 893-902. DOI 10.1016/j.ijpara.2017.06.006.

AVRAMENKO, R. W., REDMAN, E. M., LEWIS, R., YAZWINSKI, T. A., WASMUTH, J. D. et GILLEARD, J. S., 2015. Exploring the Gastrointestinal “Nemabiome” : Deep Amplicon Sequencing to Quantify the Species Composition of Parasitic Nematode Communities. *PLOS ONE*. 2015. Vol. 10, n° 12, pp. e0143559. DOI 10.1371/journal.pone.0143559.

BALBO, T., COSTANTINI, R., LANFRANCHI, P., GALLO, M.G., 1978. Raffronto comparativo della diffusione dei nematodi gastro-intestinali nei ruminanti domestici (*Ovis aries* e *Capra hircus*) e nei ruminanti selvatici (*Capra ibex* e *Rupicapra rupicapra*) delle alpi occidentali. *Parassitologia*. 1978. Vol. 20, pp. 131-137.

BALBO, T., COSTANTINI, R., PERACINO, V., 1975. Diffusion of pulmonary nematoda in the steinbock (*Capra ibex*) and the chamois (*Rupicapra rupicapra*) at the Gran Paradiso National Park and the di Valdieri Reservation. *Parassitologia*. 1975. Vol. 17, pp. 65-68.

BARGER, I.A., LE JAMBRE, L.F., GEORGI, J.R., DAVIES, H.I., 1985. Regulation of *Haemonchus contortus* populations in sheep exposed to continuous infection. *International Journal for Parasitology*. 1985. Vol. 15, pp. 529-533.

BARGER, I.A., 1993. Influence of sex and reproductive status on susceptibility of ruminants to nematode parasitism. *International Journal for Parasitology*. 1993. Vol. 23, n° 4, pp. 463-469. DOI 10.1016/0020-7519(93)90034-V.

BARONE, C. D., WIT, J., HOBERG, E. P., GILLEARD, J.S et ZARLENGA, D. S., 2020. Wild ruminants as reservoirs of domestic livestock gastrointestinal nematodes. *Veterinary Parasitology*. 2020. Vol. 279, pp. 109041. DOI 10.1016/j.vetpar.2020.109041.

- BÉLANGER, D., COCKBURN, A., LEBOEUF, A. ET VILLENEUVE, A., 2017. *Gestion intégrée du parasitisme gastro-intestinal chez les moutons*. [en ligne]. 2017. Faculté de médecine vétérinaire de Montréal. Disponible à l'adresse : https://cepoq.com/wp-content/uploads/2018/09/guide_parasitisme_projetfmv_cepoq-1.pdf
- BELDOMENICO, P. M. et BEGON, M., 2010. Disease spread, susceptibility and infection intensity: vicious circles? *Trends in Ecology & Evolution*. 2010. Vol. 25, n° 1, pp. 21-27. DOI 10.1016/j.tree.2009.06.015.
- BLACKBURN, P.J., CARMICHAEL, I.H. et WALKDEN-BROWN, S.W., 2015. Effects of chronic infection with *Trichostrongylus vitrinus* and immune suppression with corticosteroid on parasitological, immune and performance variables in crossbred meat lambs. *Research in Veterinary Science*. 2015. Vol. 100, pp. 138-147. DOI 10.1016/j.rvsc.2015.03.012.
- BOUVIER, G., HÖRNING, B., 1963. Parasitologische Untersuchungen am Steinwild der Schweiz, unter besonderer Berücksichtigung der Kolonien am Mont Pleureur und am Piz Albris. *Revue Suisse de Zoologie*. 1963. Vol. 70, pp. 611-676.
- BRAMBILLA, A., VON HARDENBERG, A., KRISTO, O., BASSANO, B. et BOGLIANI, G., 2013. Don't spit in the soup: faecal avoidance in foraging wild Alpine ibex, *Capra ibex*. *Animal Behaviour*. 2013. Vol. 86, n° 1, pp. 153-158. DOI 10.1016/j.anbehav.2013.05.006.
- BREMNER, K.C., KEITH, R.K. AND WINKS, R., 1976. Age resistance of cattle to the nodular worm *Oesophagostomum radiatum*. *Research in Veterinary Science*. 1976. Vol. 20, pp. 350-351.
- BROOKER, S., 2010. Estimating the global distribution and disease burden of intestinal nematode infections : Adding up the numbers – A review. *International Journal for Parasitology*. 2010. Vol. 40, n° 10, pp. 1137-1144. DOI 10.1016/j.ijpara.2010.04.004.
- BRUNSDON, R.V., 1962. Age resistance of sheep to infestation with the nematodes *Nematodirus filicollis* and *Nematodirus spathiger*. *The New Zealand Veterinary Journal*. 1962. Vol. 10, pp. 1-6.
- CABARET, J., GASNIER, N., JACQUIET, P., 1998. Faecal eggs counts are representative of digestive-tract strongyle worm burdens in sheep and goats. *Parasite*. 1998. Vol. 5, pp. 137-142.
- CASSINI, R., PÁRRAGA, M. A., SIGNORINI, M., FRANGIPANE DI REGALBONO, A., STURARO, E., ROSSI, L. et RAMANZIN, M., 2015. Lungworms in Alpine ibex (*Capra ibex*) in the eastern Alps, Italy: An ecological approach. *Veterinary Parasitology*. 2015. Vol. 214, n° 1-2, pp. 132-138. DOI 10.1016/j.vetpar.2015.09.026.
- CATUSSE, M., CORTI, R., CUGNASSE, J.M., DUBRAY, D., GIBERT, P., 1996. *La grande faune de montagne*. Paris : Hatier. ISBN 978-2-7438-0051-2.
- CERUTTI, M.C., CITTERIO, C.V., BAZZOCCHI, C., EPIS, S., D'AMELIO, S., FERRARI, N. et LANFRANCHI, P., 2010. Genetic variability of *Haemonchus contortus* (Nematoda: Trichostrongyloidea) in alpine ruminant host species. *Journal of Helminthology*. 2010. Vol. 84, n° 3, pp. 276-283. DOI 10.1017/S0022149X09990587.
- CHARLIER, J., HÖGLUND, J., MORGAN, E. R., GELDHOF, P., VERCRUYSSSE, J. et CLAEREBOU, E., 2020. Biology and Epidemiology of Gastrointestinal Nematodes in Cattle.

Veterinary Clinics of North America : Food Animal Practice. 2020. Vol. 36, n° 1, pp. 1-15. DOI 10.1016/j.cvfa.2019.11.001.

CHINTOAN-UTA, C., MORGAN, E. R., SKUCE, P. J. et COLES, G. C., 2014. Wild deer as potential vectors of anthelmintic-resistant abomasal nematodes between cattle and sheep farms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2014. Vol. 281, n° 1780, pp. 20132985. DOI 10.1098/rspb.2013.2985.

CHOISY, J.P., 1990a. Le bouquetin des Alpes (*Capra ibex* L.) et les facteurs écologiques. Comparaison avec d'autres espèces. *Bulletin mensuel de l'Office National de la Chasse*. 1990a. Vol. 144, pp. 27-37.

CHOISY, J.P., 1990b. Le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex* L.) et les facteurs écologiques. Comparaison avec d'autres espèces. 2e et dernière partie : faits et interprétation. *Bulletin mensuel de l'Office National de la Chasse*. 1990b. Vol. 145, pp. 13-23.

COBON, D.H., O'SULLIVAN, B.M., 1992. Effect of *Haemonchus contortus* on productivity of ewes, lambs and weaners in a semi-arid environment. *Journal of Agricultural Science*. 1992. Vol. 118, pp. 245- 248.

COMBES, C., GAVOTTE, L., MOULIA, C. et SICARD, M., 2018. *Parasitisme : écologie et évolution des interactions durables*. ISBN 978-2-10-076172-2.

COMBES, C., 1995. *Interactions durables : écologie et évolution du parasitisme*. Paris : Dunod : Masson. ISBN 978-2-225-84800-1.

COOPER, J., GORDON, I. J. et PIKE, A. W., 2000. Strategies for the avoidance of faeces by grazing sheep. *Applied Animal Behaviour Science*. 2000. Vol. 69, n° 1, pp. 15-33. DOI 10.1016/S0168-1591(00)00116-7.

COTE, S. D., & FESTA-BIANCHET, M., 2001. Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia*. 2001. Vol. 127, pp. 230-238.

COUTURIER, M.A.J., 1963. *Le bouquetin des Alpes. Capra ibex ibex*. Arthaud. Grenoble.

CRUVEILLE M.H., BOISAUBERT B., 1992. Statut actuel des ongulés sauvages en montagne française. *Bulletin mensuel de l'Office National de la Chasse*. 1992. Vol. 167, pp. 13-20.

DELAHAY, R. J., SPEAKMAN, J. R., & MOSS, R., 1995. The energetic consequences of parasitism: effects of a developing infection of *Trichostrongylus tenuis* (Nematoda) on red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*) energy balance, body weight and condition. *Parasitology*. 1995. Vol. 110, pp. 473- 482.

DEVER, M.L., KAHN, L.P., DOYLE, E.K. et WALKDEN-BROWN, S.W., 2016. Immune-mediated responses account for the majority of production loss for grazing meat-breed lambs during *Trichostrongylus colubriformis* infection. *Veterinary Parasitology*. 2016. Vol. 216, pp. 23-32. DOI 10.1016/j.vetpar.2015.11.017.

DOHI, H., YAMADA, A. et ENTSU, S., 1991. Cattle feeding deterrents emitted from cattle feces. *Journal of Chemical Ecology*. 1991. Vol. 17, n° 6, pp. 1197-1203. DOI 10.1007/BF01402943.

EICHSTADT, M., 2017. *Evaluation de la résistance des strongles gastro-intestinaux aux anthelminthiques dans quatre élevages ovins allaitants de Corrèze*. Thèse de Doctorat Vétérinaire à l'ENVT. Toulouse : Université Paul Sabatier.

EIRAS, D. F., BASABE, J., ROMERO, J. R., 2009. Nutrition and gastrointestinal parasitism in ruminant production. *Archivos de zootecnia*. 2009. Vol. 58, pp. 131-144.

EUZEBY J., 1981. Diagnostic expérimental des helminthoses animales. Travaux pratiques d'helminthologie vétérinaire. Tome I : généralités, diagnostic ante mortem. In : . Informations Techniques des Services Vétérinaires. Paris. pp. 340.

EZENWA, V. O., 2004. Selective defecation and selective foraging : antiparasite behavior in wild ungulates? *Ethology*. 2004. Vol. 110, pp. 851-862.

FORBES, A. B., HUCKLE, C. A., GIBB, M. J., ROOK, A. J., & NUTHALL, R., 2000. Evaluation of the effects of nematode parasitism on grazing behaviour, herbage intake and growth in young grazing cattle. *Veterinary Parasitology*. 2000. Vol. 90(1-2), pp. 111-118.

FOREYT W. J., 1989. Diagnostic parasitology. *Vet. Clin. North. Am. (small animal practice)*, 19, 5, 979-1000. *Veterinary Clinics of North America : Small Animal Practice*. 1989. Vol. 19, n° 5, pp. 979-1000.

GAREL, M., SOLBERG, E. J., SAETHER, B. E., GROGAN, V., TUFTO, J., & HEIM, M., 2009. Age, size and spatiotemporal variation in ovulation patterns of a seasonal breeder, the Norwegian moose (*Alces alces*). *The American Naturalist*. 2009. Vol. 173, pp. 89-104.

GARREL F., 2000. *Etude du comportement spatial et alimentaire des ongulés sauvages dans la réserve de Belledonne-sept Laux*. Mémoire de DEA. Université Grenoble Alpes.

GASSER, R.B., BOTT, N.J., CHILTON, N.B., HUNT, P. & et BEVERIDGE, I., 2008. Toward practical, DNA-based diagnostic methods for parasitic nematodes of livestock- bionomic and biotechnological implications. *Biotechnology Advances*. 2008. Vol. 26, pp. 325-334.

GAUTHIER D., MARTINOT J.P., CHOISY J.P., MICHALLET J., VILLARET J.C., FAURE E., 1991. Le Bouquetin des Alpes. *Revue Ecologie (Terre Vie)*. 1991. Vol. 6, pp. 233-275.

GIBBS, H. C., 1986. Hypobiosis and periparturient rise in sheep. *Veterinary Clinics of North America : Food Animal Practice*. 1986. Vol. 2(2), pp. 345-353.

GIBERT, P., 2018. *Surveillance sanitaire de la faune sauvage : l'oeil d'un vétérinaire pas comme les autres : manuel pratique*. Le Point Vétérinaire. Paris. ISBN 978-2-86326-375-4.

GIBSON, T.E. AND PARFITT, J.W., 1972. The effect of age on the development by sheep of resistance to *Trichostrongylus colubriformis*. *Research in Veterinary Science*. 1972. Vol. 13, pp. 529- 535.

GREER, A.W., MCKENZIE, J.L., MCANULTY, R.W., HUNTLEY, J.F. et MCNEILLY, T.N., 2018. Immune development and performance characteristics of Romney sheep selected for either resistance or resilience to gastrointestinal nematodes. *Veterinary Parasitology*. 2018. Vol. 250, pp. 60-67. DOI 10.1016/j.vetpar.2017.12.013.

GREGG, P., DINEEN, J.K., ROTHWELL, T.L.W. AND KELLY, J.D., 1978. The effect of age

on the response of sheep to vaccination with irradiated *Trichostrongylus colubriformis* larvae. *Veterinary Parasitology*. 1978. Vol. 4, pp. 35-48.

GULLAND, F. M. D., 1992. The role of nematode parasites in Soay sheep (*Ovis aries* L.) mortality during a population crash. *Parasitology*. 1992. Vol. 105, n° 3, pp. 493-503. DOI 10.1017/S0031182000074679.

HAYWARD, A. D., WILSON, A. J., PILKINGTON, J. G., CLUTTON-BROCK, T. H., PEMBERTON, J. M. et KRUIK, L. E. B., 2011. Natural selection on a measure of parasite resistance varies across ages and environmental conditions in a wild mammal: Selection on parasite resistance in the wild. *Journal of Evolutionary Biology*. 2011. Vol. 24, n° 8, pp. 1664-1676. DOI 10.1111/j.1420-9101.2011.02300.x.

HAYWARD, A. D., WILSON, A. J., PILKINGTON, J. G., PEMBERTON, J. et KRUIK, L. E. B., 2009. Ageing in a variable habitat : environmental stress affects senescence in parasite resistance in St Kilda Soay sheep. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*. 2009. Vol. 276, n° 1672, pp. 3477-3485. DOI 10.1098/rspb.2009.0906.

HEISSL A, ARBEITHUBER B, TIEMANN-BOEGE I, 2017. High-Throughput Genotyping with TaqMan Allelic Discrimination and Allele-Specific Genotyping Assays. *Genotyping*. 2017. pp. 29-57.

HETREAU, T., 1983. *Estive et strongles digestifs : suivi de la présence des parasites sur les pâturages et chez les ruminants sauvages d'un alpage*. Thèse de Doctorat Vétérinaire à l'ENVL. Lyon 1 : Université Claude Bernard.

HOBERG, E. P., KOCAN, A. A. et RICKARD, L. G., 2001. Gastrointestinal Strongyles in Wild Ruminants. In : *Parasitic Diseases of Wild Mammals* [en ligne]. Ames, Iowa, USA : Iowa State University Press. pp. 193-227. [Consulté le 16 juin 2020]. ISBN 978-0-470-37700-0. Disponible à l'adresse : <http://doi.wiley.com/10.1002/9780470377000.ch8>

HOBERG, E.P., LICHTENFELS, J.R. & GIBBONS, L., 2004. Phylogeny for species of *Haemonchus* (Nematoda: Trichostrongyloidea): considerations of their evolutionary history and global biogeography among Camilidae and pecora (Artiodactyla). *Journal of Parasitology*. 2004. Vol. 90, pp. 1085-1102.

HRABOK, J.T., OKSANEN, A., NIEMINEN, M., RYDZIK, A., UGGLA, A. et WALLER, P.J., 2006. Reindeer as hosts for nematode parasites of sheep and cattle. *Veterinary Parasitology*. 2006. Vol. 136, n° 3-4, pp. 297-306. DOI 10.1016/j.vetpar.2005.11.020.

HUDSON, P. J., DOBSON, A. P. et NEWBORN, D., 1998. Prevention of Population Cycles by Parasite Removal. *Science*. 1998. Vol. 282, n° 5397, pp. 2256-2258. DOI 10.1126/science.282.5397.2256.

HUGHES, V.L., RANDOLPH, S.E., 2001. Testosterone depresses innate and acquired resistance to ticks in natural rodent hosts : a force for aggregated distributions of parasites. *Journal of Parasitology*. 2001. Vol. 87, pp. 49-54.

HUTCHINGS, M. R., ATHANASIADOU, S., KYRIAZAKIS, I., & GORDON, I. J., 2003. Can animals use foraging behavior to combat parasites ? *Proceedings of the Nutrition Society*. 2003. Vol. 62, pp. 361-370.

INFORMATIONS TECHNIQUES DES SERVICES VÉTÉRINAIRES, 1987. *Faune sauvage d'Europe*. Rosset. Annecy.

KNIGHT, R.A. AND RODGERS, D., 1974. Age resistance of lambs to single inoculation with *Trichostrongylus axei*. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*. 1974. Vol. 41, pp. 16.

LANFRANCHI, P., MANFREDI, M.T., MADONNA, M., ZAFFARONI, E., RATTI, P., 1992. *Annual pattern and dynamics of gastro-intestinal helminths in Alpine ibex of Piz Albris colony...*. Ronda, Spain. Congreso Internacional del Género Capra en Europa.

LANFRANCHI, P., MANFREDI, M.T., ZAFFARONI, E., FRAQUELLI, C., RATTI, P., et GIACOMETTI, M., 1995. Eine dreijährige Untersuchung der Labmagen-Helminthenfauna beim Alpensteinbock (*Capra i. ibex*) der Kolonie Albris, Graubünden Schweiz. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*. 1995. Vol. 41, pp. 24-35.

LEFEVRE P.C., BLANCOU J., CHERNETTE R. HELMINTHOSES DIGESTIVES. IN : LEFEVRE P.C., BLANCOU J., CHERNETTE R., 2003. *Principales maladies infectieuses et parasitaires du bétail : Europe et régions chaudes - parasitaires. Volume 2 : Maladies bactériennes, mycoses, maladies parasitaires*. Lavoisier Tec&Doc/médicales internationale. Paris.

MACRAE, J. C., 1993. Metabolic consequences of intestinal parasitism. *Proceedings of the Nutrition Society*. 1993. Vol. 52, pp. 121-130.

MANDONNET, N., BACHAND, M., MAHIEU, M., ARQUET, R., BAUDRON, F., ABINNE-MOLZA, L., VARO, H. et AUMONT, G., 2005. Impact on productivity of periparturient rise in fecal egg counts in Creole goats in the humid tropics. *Veterinary Parasitology*. 2005. Vol. 134, n° 3-4, pp. 249-259. DOI 10.1016/j.vetpar.2005.07.019.

MANFREDI, M.T., ZAFFARONI, E., FRAQUELLI, C., BONICALZI, A., LANFRANCHI, P., 1996. Diffusione del parassitismo broncopolmonare nello stambecco (*Capra i. ibex*) del Piz Albris. *Supplemento delle Ricerche di Biologia della Selvaggina*. 1996. Vol. 24, pp. 97-104.

MANGA-GONZALEZ, M.Y., GONZALEZ-LANZA, C., CABANAS, E., CAMPO, R., 2001. Contributions to and review of dicrocoeliosis, with special reference to the intermediate hosts of *Dicrocoelium dendriticum*. *Dicrocoelium dendriticum. Parasitology*. 2001. Vol. 123, pp. 91-114.

MANTON, V.J.A., PEACOCK, R., POYNTER, D., SILVERMAN, P.H. AND TERRY, R.J., 1962. The influence of age on naturally acquired resistance to *Trichostrongylus axei* in lambs. *Research in Veterinary Science*. 1962. Vol. 3, pp. 308-313.

MARREROS, N., FREY, C. F., WILLISCH, C. S., SIGNER, C. et RYSER-DEGIORGIS, M-P, 2012. Coprological analyses on apparently healthy Alpine ibex (*Capra ibex ibex*) from two Swiss colonies. *Veterinary Parasitology*. 2012. Vol. 186, n° 3-4, pp. 382-389. DOI 10.1016/j.vetpar.2011.11.009.

MARTIN, C., DUQUESNE, V., ADAM, G., BELLEAU, E., GAUTHIER, D., CHAMPION, J-L, SAEGERMAN, C., THIÉRY, R. et DUBOIS, E., 2015. Pestivirus infections at the wild and domestic ruminants interface in the French Southern Alps. *Veterinary Microbiology*. 2015. Vol. 175, n° 2-4, pp. 341-348. DOI 10.1016/j.vetmic.2014.11.025.

- MCELLIGOT, A. G., GAMMELL, M. P., HARTY, H. C., PAINI, D. R., MURPHY, D. T., WALSH, J. T., et & HAYDEN, T. J. (, 2001. Sexual size dimorphism in fallow deer (*Dama dama*) : do larger, heavier males gain greater mating success? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 49, pp. 266-272. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2001. Vol. 49, pp. 266-272.
- MCGHEE, M.B, NETTLES, V.F., ROLLOR, E. A., PRESTWOOD, A. K. et DAVIDSON, W. R., 1981. Studies on cross-transmission and pathogenicity of *haemonchus contortus* in white-tailed deer, domestic cattle and sheep. *Journal of Wildlife Diseases*. 1981. Vol. 17, n° 3, pp. 353-364. DOI 10.7589/0090-3558-17.3.353.
- MICHALLET J., LOISON A., GAILLARD J.M., GAUTHIER D., 1994. Valeur de critères biométriques externes pour la détermination de l'âge du bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*) : rôle du sexe et de l'habitat. *Gibier Faune Sauvage Game Wildlife*. 1994. pp. 99-118.
- MICK, V., LE CARROU, G., CORDE, Y., GAME, Y., JAY, M. et GARIN-BASTUJI, B., 2014. *Brucella melitensis* in France : Persistence in Wildlife and Probable Spillover from Alpine Ibex to Domestic Animals. *Plos One* [en ligne]. 2014. Vol. 9, n° 4. [Consulté le 28 août 2019]. DOI 10.1371/journal.pone.0094168. Disponible à l'adresse : <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0094168>
- MILHES, M., GUILLERM, M., ROBIN, M., EICHSTADT, M., ROY, C., GRISEZ, C., PRÉVOT, F., LIÉNARD, E., BOUHSIRA, E., FRANC, M. et JACQUIET, P., 2017. A real-time PCR approach to identify anthelmintic-resistant nematodes in sheep farms. *Parasitology Research*. 2017. Vol. 116, n° 3, pp. 909-920. DOI 10.1007/s00436-016-5364-z.
- MONTAGUT, G. H. J., GIBERT, P. PRUD'HOMME, C. HUGONNET L., 1981. Observations sur la pathologie des ruminants sauvages de montagnes (chamois, bouquetins, mouflons) dans le département de la Savoie. *Travaux Scientifique dans le Parc National de la Vanoise*. 1981. Vol. 11, pp. 202-225.
- MOQBEL, R., & MACDONALD, A. J., 1990. Immunological and inflammatory responses in the small intestine associated with helminthic infections. In : *Parasites : immunity and pathology. The consequences of parasitic infection in mammals*. Taylor&Francis. Abingdon-on-Thames. pp. 249-282.
- NAGY, G., CSIVINCSIK, A., SUGÁR, L. et ZSOLNAI, A., 2017. Benzimidazole resistance within red deer, roe deer and sheep populations within a joint habitat in Hungary. *Small Ruminant Research*. 2017. Vol. 149, pp. 172-175. DOI 10.1016/j.smallrumres.2017.02.012.
- NAGY, G., CSIVINCSIK, A., ZSOLNAI, A. et SUGÁR, L., 2016. Benzimidazole resistance in *Haemonchus contortus* recovered from farmed red deer. *Parasitology Research*. 2016. Vol. 115, n° 9, pp. 3643-3647. DOI 10.1007/s00436-016-5155-6.
- NIELSEN, M. K., VIDYASHANKAR, A. N., ANDERSEN, U. V., DELISI, K., PILEGAARD, K., & et KAPLAN, R. M., 2010. Effects of fecal collection and storage factors on strongylid egg counts in horses. *Veterinary Parasitology*. 2010. Vol. 167, pp. 55-61.
- NOCTURE, M., CABARET, J., HUGONNET-CHAPELLE, L., 1998. Protostrongylid nematode infection of chamois (*Rupicapra rupicapra*) at the Bauges massif (French Alps). *Vet. Veterinary Parasitology*. 1998. Vol. 77, pp. 153-161.
- NUSSEY, D. H., WATT, K., PILKINGTON, J. G., ZAMOYSKA, R. et MCNEILLY, T. N.,

2012. Age-related variation in immunity in a wild mammal population : Immune aging in wild sheep. *Aging Cell*. 2012. Vol. 11, n° 1, pp. 178-180. DOI 10.1111/j.1474-9726.2011.00771.x.

OFFICE NATIONAL DE LA CHASSE ET DE LA FAUNE SAUVAGE, 2011. *Enquête Ongulés de montagnes* [en ligne]. 2011. Disponible à l'adresse : http://www.oncfs.gouv.fr/IMG/file/mammiferes/ongules/montagne/Enquete_Ongules_montagne2011_intro.pdf

OYESOLA, O. O., FRÜH, S. P., WEBB, L. M. et TAIT WOJNO, EL D., 2018. Cytokines and beyond: Regulation of innate immune responses during helminth infection. *Cytokine*. 2018. pp. 154527. DOI 10.1016/j.cyto.2018.08.021.

PATO, F.J., VÁZQUEZ, L., DÍEZ-BAÑOS, N., LÓPEZ, C., SÁNCHEZ-ANDRADE, R., FERNÁNDEZ, G., DÍEZ-BAÑOS, P., PANADERO, R., DÍAZ, P. et MORRONGO, P., 2013. Gastrointestinal nematode infections in roe deer (*Capreolus capreolus*) from the NW of the Iberian Peninsula : Assessment of some risk factors. *Veterinary Parasitology*. 2013. Vol. 196, n° 1-2, pp. 136-142. DOI 10.1016/j.vetpar.2013.01.027.

PÉREZ, J.M., GRANADOS, J. E., PÉREZ, M. C., MÁRQUEZ, F. J., FERROGLIO, E. et ROSSI, L., 2003. A survey of the gastrointestinal nematodes of Spanish Ibex (*Capra pyrenaica*) in a high mountain habitat. *Journal of Parasitology*. 2003. Vol. 89, n° 2, pp. 315-318. DOI 10.1645/0022-3395(2003)089[0315:ASOTGN]2.0.CO;2.

PERRY, B.D., RANDOLPH, T.F., 1999. Improving the assessment of the economic impact of parasitic diseases and of their control in production animals. *Veterinary Parasitology*. 1999. Vol. 84, pp. 145-168.

PLOEGER, H.W., KLOOSTERMAN, A. et RIETVELD, F.W., 1995. Acquired immunity against *Cooperia* spp. and *Ostertagia* spp. in calves: effect of level of exposure and timing of the midsummer increase. *Veterinary Parasitology*. 1995. Vol. 58, n° 1-2, pp. 61-74. DOI 10.1016/0304-4017(94)00711-K.

POULIN, R., 1996. Sexual inequalities in helminth infections : a cost of being a male ? *The American Naturalist*. 1996. Vol. 147, pp. 287-295.

PROSL, H., REITER, I., 1984. Vergleichende Untersuchungen zur Gastrointestinal-Nematodenfauna von Gemse (*Rupicapra rupicapra*) und Steinbock (*Capra ibex*). *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*. 1984. Vol. 30, pp. 89- 100.

PRUD'HOMME, C., GAUTHIER, D., 1991. Parasitisme du chamois et des bouquetins de Savoie et évaluation de la méthode coprologique. *Bulletin d'information des pathologies des animaux sauvages*. 1991. Vol. 7, pp. 99-111.

RAPSCH, C., DAHINDEN, T., HEINZMANN, D., TORGERSON, P.R., BRAUN, U., et DEPLAZES, P., HURNI, L., BAR, H., KNUBBEN-SCHWEIZER, G., 2008. An interactive map to assess the potential spread of *Lymnaea truncatula* and the free-living stages of *Fasciola hepatica* in Switzerland. *Veterinary Parasitology*. 2008. Vol. 154, pp. 242-249.

REHBEIN, S., VISSER, M., HAMEL, D., 2009. Beitrag zur Kenntnis der Parasiten des Steinwildes in Deutschland. *Beiträge zur Jagd- & Wildforschung*. 2009. Vol. 34, pp. 427-439.

RICHARD, F., 2012. *Comparaison de différents liquides de flottation en coproscopie des*

ruminants. . Thèse du doctorat vétérinaire. Lyon : Université Claude Bernard.

SENN, L., 2007. *Pasture infectivity and infection levels of hosts : the potential for nematode transmission between sheep and Alpine ibex*. Master Thesis. Zurich, Switzerland : University of Zurich.

SMITH, W.D., JACKSON, F., JACKSON, E. AND WILLIAMS, J., 1985. Age immunity to *Ostertagia circumcincta*, comparisons of the local immune responses of 4.5 and 10 month-old lambs. *Journal of Comparative Pathology*. 1985. Vol. 95, pp. 235-245.

SOROBETEA, D, SVENSSON-FREJ, M et GRENCIS, R, 2018. Immunity to gastrointestinal nematode infections. *Mucosal Immunology*. 2018. Vol. 11, n° 2, pp. 304-315. DOI 10.1038/mi.2017.113.

STEPHENS, David W. et KREBS, J. R., 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press. Princeton, N.J. Monographs in behavior and ecology. ISBN 978-0-691-08441-1. QL756.5 .S74 1986

STIEN, A., IRVINE, R. J., ROPSTAD, E., HALVORSEN, O., LANGVATN, R., & ALBON, S. D., 2002. The impact of gastrointestinal nematodes on wild reindeer : experimental and cross-sectional studies. *Journal of Animal Ecology*. 2002. Vol. 71, pp. 937-945.

TAYLOR, M. A., COOP, R. L. et WALL, R., 2016. *peri*. 4th edition. Chichester, West Sussex ; Ames, Iowa : John Wiley and Sons, Inc. ISBN 978-1-119-07369-7. SF810.A3

TERRIER G., CHOISY J.P., GAUTHIER D., MICHALLET J., VILLARET J.C., 1994. Approche comparative des modalités d'occupation de l'espace par les populations de bouquetins (*Capra ibex* L.) des Alpes françaises. *Travaux Scientifique dans le Parc National de la Vanoise*. 1994. Vol. 18, pp. 249-270.

THUMBI, S. M., BRONSVOORT, B. M., POOLE, E. J., KIARA, H., TOYE, P., NDILA, M., CONRADIE, I., JENNINGS, A., HANDEL, I. G., COETZER, J. A. W., HANOTTE, O. et WOOLHOUSE, M. E. J., 2013. Parasite co-infections show synergistic and antagonistic interactions on growth performance of East African zebu cattle under one year. *Parasitology*. 2013. Vol. 140, n° 14, pp. 1789-1798. DOI 10.1017/S0031182013001261.

TOÏGO, C., MICHALLET, J., BLANC, D., 1995. Structure des groupes chez le Bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*) dans le massif de Belledonne - sept laux (Isère). *Gibier Faune Sauvage Game Wildlife*. 1995. Vol. 12, pp. 133-146.

TOÏGO, C., 1998. Stratégies biodémographiques et sélection sexuelle chez le bouquetin des Alpes (*Capra ibex ibex*),. *Lyon : Université Claude Bernard, Lyon I*. 1998. pp. 180.

TOÏGO, C., 2002. Aménagements durables des espaces montagnards : impact sur la faune sauvage. *Rapport Scientifique de l'Office National de la Chasse et de la faune sauvage*. 2002. pp. 54.

URQUHART, G.M., JARRETT, W.F.H., JENNINGS, F.W., MCLNTYRE, W.I.M. AND MULLIGAN, W., 1966. Immunity to *Haemonchus contortus* infection : Relationship between age and successful vaccination with irradiated larvae. *The American Journal of Veterinary Research*. 1966. Vol. 27, pp. 1645-1648.

- VAN DER WAL, R., IRVINE, J., STIEN, A., SHEPHERD, N. et ALBON, S. D., 2000. Faecal avoidance and the risk of infection by nematodes in a natural population of reindeer. *Oecologia*. 2000. Vol. 124, n° 1, pp. 19-25. DOI 10.1007/s004420050020.
- VELLUT, F., 2002. *Création d'un site internet « Coproscopie parasitologique des animaux de rente »*. Thèse de Doctorat Vétérinaire à l'ENVL. Lyon : Université Claude Bernard Lyon 1.
- VERCRUYSSSE, J., CLAEREBOUT, E., 1997. Immunity development against *Ostertagia ostertagi* and other gastrointestinal nematodes in cattle. *Veterinary Parasitology*. 1997. N° 72, pp. 309– 326.
- VILLANUA, D., PEREZ-RODRIGUEZ, L., GORTAZAR, C., HOFLE, U., & VINUELA, J., 2006. Avoiding bias in parasite excretion estimates : the effect of sampling time and type of faeces. *Parasitology*. 2006. Vol. 133, pp. 251-259.
- VINEY, M. E., RILEY, E. M. et BUCHANAN, K. L., 2005. Optimal immune responses: immunocompetence revisited. *Trends in Ecology & Evolution*. 2005. Vol. 20, n° 12, pp. 665-669. DOI 10.1016/j.tree.2005.10.003.
- WALKER, J. G. et MORGAN, E. R., 2014. Generalists at the interface : Nematode transmission between wild and domestic ungulates. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*. 2014. Vol. 3, n° 3, pp. 242-250. DOI 10.1016/j.ijppaw.2014.08.001.
- WILSON, K., GRENFELL, B.T., PILKINGTON, J.G., BOYD, H.E.G., GULLAND, F.M.D., 2004. Parasites and their impact. In : Clutton-Brock, T.H., Pemberton, J.M. (Eds.), *Soay Sheep: Dynamics and Selection in an Island Population*. Cambridge University Press. 2004. pp. 113-165.
- WINTER, M.D., WRIGHT, C., WAKELIN, D., LEE, D.L., 1996. The serum immune response of young lambs to a primary infection with *Nematodirus battus*. *Parasitology*. 1996. Vol. 113, pp. 491–496.
- XIAO, L., HERD, R. P., & MCCLURE, K. E., 1994. Periparturient rise in the excretion of *Giardia* sp. cysts and *Cryptosporidium parvum* oocysts as a source of infection for lambs. *Journal of Parasitology*. 1994. Vol. 80 (1), pp. 55-59.
- ZAFFARONI, E., MANFREDI, M. T. et LANFRANCHI, P., 1999. Effect of seasonality on abomasal helminth community in alpine ibex (*Capra ibex ibex*). *Parassitologia*. 1999. Vol. 41, n° 4, pp. 567-572.
- ZAFFARONI, E., TERESA MANFREDI, M., CITTERIO, C., SALA, M., PICCOLO, G. et LANFRANCHI, P., 2000. Host specificity of abomasal nematodes in free ranging alpine ruminants. *Veterinary Parasitology*. 2000. Vol. 90, n° 3, pp. 221-230. DOI 10.1016/S0304-4017(00)00240-5.
- ZUK, M. et MCKEAN, K. A., 1996. Sex differences in parasite infections : Patterns and processes. *International Journal for Parasitology*. 1996. Vol. 26, n° 10, pp. 1009-1024. DOI 10.1016/S0020-7519(96)80001-4.
- ZUMBACH, S., KIPFER, H., LÜPS, P., PFISTER, K., 1991. Untersuchungen zum Endoparasitenbefall von Steinböcken (*Capra i. ibex*) im Berner Oberland (Schweiz). *Wiener Tierärztliche Monatsschrift*. 1991. Vol. 78, pp. 383-386.

ANNEXE 1

Protocole de prélèvement de fèces de bouquetins par capture

Matériel :

- Lot de pots en plastique avec couvercle rouge
- Sacs isothermes (2 petits, 2 moyens, 1 grand)
- Gants en latex
- Blocs froids préalablement mis au congélateur du gîte
- Abaisse-langue en bois
- Une balance
- Vermiculite
- Lot de sachets plastiques
- 1 boîte d'envoi en polystyrène
- 8 étiquettes d'envoi préaffranchi
- 8 vignettes de poids (« poids national 0-30kg »)

Le dispositif pour l'envoi des prélèvements (sacs, étiquettes, boîtes, pots...) n'a pas été fourni en grande quantité. Bien veiller à l'utilisation raisonnée de ce matériel (envoi groupé, utilisation adaptée à la taille des échantillons).

Période de collecte :

Durant toute la période de capture (mai-juin). Pendant un maximum de captures par filet tombant ou télémétrie.

Zones de collecte :

- Au moins 2 zones où les bouquetins sont en contact avec des brebis (à définir)
- Au moins 1 zone sans contact avec des brebis (Pic Bunard)

Manip terrain :

- 1) Lors de la capture d'un individu, mettre une nouvelle paire de gants
- 2) Réaliser le prélèvement intra-rectal
- 3) Mettre ce prélèvement dans un pot (un pot par animal)
- 4) Noter les informations sur le pot (date, espèce, individu si connu et localisation/lieu-dit)
- 5) Ranger et redescendre les pots jusqu'au gîte pour passer à la phase traitement...

Manip de conservation et de prétraitement des échantillons

Si n > 8-10 prélèvements et que les prélèvements ont été réalisés entre lundi et mercredi => envoi postal dans la journée à VetAgroSup.

- 1) Les placer dans une boîte en polystyrène avec 1 bloc de froid congelé.
- 2) Bien séparer les fèces du bloc froid avec au moins 2-3 cm d'isolant (carton, papier, bouts de polystyrène).
- 3) Envoyer la boîte à l'adresse suivante :

Gilles Bourgoïn
VetAgroSup – Service de Parasitologie
1 Avenue Bourgelat
69280 Marcy l'Etoile

Sinon, prétraitement au gîte des échantillons :

- 1) Broyer et homogénéiser les fèces dans le pot avec les abaisse-langues en bois.
- 2) En placer 4-5 g dans un sachet plastique, enlever l'air et le fermer. Noter les informations (individu, date de collecte, localisation) sur le sachet puis le placer au frigo.
- 3) Réaliser des prélèvements pour d'autres études si besoin, mais en conserver au moins 20g dans le pot (idéalement >30-40g). Noter sur le pot la quantité de fèces restante dans le pot.
- 4) Ajouter de la vermiculite (volume équivalent à ~ la moitié du volume de fèces)
- 5) Homogénéiser et humidifier légèrement si nécessaire (aspect légèrement humide des fèces)
- 6) Creuser un « puits » au milieu des fèces
- 7) Placer le couvercle en oblique sur le pot en laissant une petite ouverture pour l'aération
- 8) Laisser à température ambiante (20-24°C)

- 9) Tous les 2 jours, ré-humidifier légèrement les fèces

- 10) Envoi postal **max 7 jours après** la collecte à VetAgroSup.
- 11) Fermer les pots en vissant le couvercle et disposer les pots dans une boîte d'envoi en polystyrène. Ajouter dans le colis les fèces dans les sachets plastiques qui étaient stockés au frigo. Mettre un bloc froid avec les sachets plastiques (idem précédemment : pas au contact direct des sachets) mais bien les isoler des pots (il faut éviter d'exposer au froid les pots).



VetAgro Sup

Fiche de relevés terrain: prélèvements fécaux bouquetins



Date:	Opérateurs:
-------	-------------

			Individu (si connu)		Composition du groupe		
Identifiant kit(s)	Localisation (coordonnées)	Température ambiante (°C)	Classe âge	Sexe	Nombre	Classe d'âge	Sexe ratio

ANNEXE 2

Kit QIAamp® PowerFecal® DNA - Protocole modifié d'extraction d'ADN

G. Bourgoïn - 2018-04-08

Notes avant de commencer

Effectuez toutes les étapes de centrifugation à température ambiante (15-25 ° C)

Si la solution C1 a précipité, chauffer à 60 ° C jusqu'à dissolution du précipité.

Shake pour mélanger la solution C4 avant utilisation

Si les échantillons sont dans un tampon de lyse, décongeler et travailler sur de la glace.

1. Transférez le contenu du tube Dry Bead fourni (perles) dans un nouveau tube eppendorf de 1,5 ml.
2. Après l'homogénéisation, transférer l'échantillon (tout ou partie aliquote) dans le tube Dry Bead vide.
 1. Utilisez un embout avec un large orifice si l'échantillon contient beaucoup de débris.
 2. Si l'échantillon contient trop de débris (c'est-à-dire plus de 250 µl de débris après centrifugation, transférez dans 2-3 tubes et effectuez 2-3 extractions pour cet échantillon).
 3. Centrifuger à 3 000 G pendant 4 min pour agglomérer le parasite à l'aide de la grande centrifugeuse et des paniers pour plaques.
 4. Retirer et jeter la majorité du surnageant (ne pas toucher le culot)
 5. Remplir le tube (~ 1,5 ml) avec de l'eau stérile, de qualité PCR et PBS 1X, sans ADN, et remettre le culot en suspension avec une pipette.
 6. Centrifuger à 3 000 G pendant 4 min pour agglomérer le parasite à l'aide de la grosse centrifugeuse et des paniers pour plaques.
 7. Retirer et jeter la majorité du surnageant (ne pas toucher au culot)
 8. Ajoutez 750 µl de solution PowerBead dans le tube à billes. Inverser plusieurs fois
 9. Centrifuger à 3 000 G pendant 4 min pour agglomérer le parasite à l'aide de la grosse centrifugeuse et des paniers pour plaques.
 10. Retirer et jeter 300 µl de surnageant
 11. Transférer les billes du tube eppendorf de 1,5 ml de l'étape 1 dans le tube à billes.
 12. Ajouter 60 µl de solution C1 et inverser plusieurs fois ou vortexer brièvement.

13. Placez sur thermomixer à 65 ° C pendant 10 min avec agitation à 800 tr / min
 14. Utilisez le Beadbeater pendant 5 min
 15. Centrifuger les tubes à 13 000 x g pendant 1 min.
 16. Transférer le surnageant dans un tube collecteur propre de 2 ml (fourni). Attendez-vous entre 400 et 500 µl de surnageant.
 17. Ajouter 250 µl de solution C2 et vortexer brièvement pour mélanger. Incuber à 2-8 ° C pendant 5 min.
 18. Centrifuger les tubes à 13 000 x g pendant 1 min.
 19. En évitant le culot, transférer jusqu'à 600 µl de surnageant dans un tube collecteur propre de 2 ml.
 20. Ajouter 200 µl de solution C3 et vortexer brièvement. Incuber à 2-8 ° C pendant 5 min.
 21. Centrifuger les tubes à 13 000 x g pendant 1 min.
 22. En évitant le culot, transférer le surnageant dans un tube collecteur propre de 2 ml (fourni). Ne transférez pas plus de 750 µl à cette étape.
 23. Ajouter 1200 µl de Solution C4 au surnageant et vortexer pendant 5 s.
 24. Charger 650 µl de surnageant sur une colonne MB Spin et centrifuger à 13 000 x g pendant 1 min. Jeter le flux à travers et répéter jusqu'à ce que tout le surnageant a été traité.
- Remarque : chaque échantillon traité nécessitera un total de trois chargements.
25. Ajouter 500 µl de solution C5 et centrifuger pendant 1 minute à 13 000 x g.
 26. Jeter le flux et centrifuger à nouveau pendant 1 min à 13 000 x g.
 27. Placez soigneusement la colonne MB Spin dans un tube collecteur propre de 2 ml (fourni).
- Remarque : évitez de projeter la solution C5 sur la colonne MB Spin.
28. Ajoutez 50 à 150 µl (voir la feuille de données Excel) d'eau de qualité PCR sans ADN au centre de la membrane filtrante blanche.
 29. Centrifuger à 13 000 x g pendant 1 min et jeter le panier de filtre anti-rotation. L'ADN dans le tube est maintenant prêt pour toute application en aval.
 30. Sur glace, préparer une aliquote à 10% (4 µl dans 36 µl d'eau) pour chaque échantillon

ANNEXE 3

Echantillons	Espèce	Nombre_L3	Volume_élut	Site	<i>Haemonchus contortus</i>	<i>Teladorsagia circumcincta</i>	<i>Trichostrongylus colubriformis</i>	<i>H.contortus</i>	<i>T.circumcincta</i>	<i>T.colubriformis</i>
BM-4	Mouton	310	50	Belledonne	0	> 500	> 500			
BM-9	Mouton	311	50	Belledonne	0	> 500	> 500			
BM-11	Mouton	315	50	Belledonne	0	> 500	> 500			
BM-13	Mouton	310	50	Belledonne	0	> 500	> 500			
BM-15	Mouton	312	50	Belledonne	0	> 500	> 500			
BM-17	Mouton	304	50	Belledonne	45	>500	>500			
BM-23	Mouton	316	50	Belledonne	0	>500	>500			
BM-26	Mouton	340	50	Belledonne	0	102	248	0	29,1	70,9
BM-27	Mouton	304	50	Belledonne	0	>500	>500			
BM-29	Mouton	314	50	Belledonne	0	52	154	0	25,2	74,8
BM-32	Mouton	25	50	Belledonne	0	0	0	0	0	0
BM-34	Mouton	100	50	Belledonne	0	0	424	0	0	100
BM-38	Mouton	87	50	Belledonne	0	0	0	0	0	0
BM-40	Mouton	12	50	Belledonne	0	0	0	0	0	0
PE-2-5	Mouton	212	50	Champsaur	0	22	>500			
PE-2-6	Mouton	307	50	Champsaur	0	>500	>500			
PE-2-9	Mouton	318	50	Champsaur	0	1248	>500			
PE-2-9R	Mouton	318	50	Champsaur	0	900	>500			
PE-2-15	Mouton	304	50	Champsaur	0	586	736	0	44,3	55,7
PE-2-16	Mouton	310	50	Monnetier le	182	4	382	32	0,7	67,3
PE-2-18	Mouton	312	50	Monnetier le	0	68	> 500			
PE-2-25	Mouton	329	50	Monnetier le	> 500	104	134			
PE-2-27	Mouton	302	50	Monnetier le	>500	>500	> 500			
PE-2-28	Mouton	310	50	Monnetier le	> 500	> 500	> 500			
PE-2-37	Mouton	304	50	Monnetier le	0	0	378	0	0	100
PE-2-38	Mouton	500	50	Monnetier le	0	0	46	0	0	100
PE-2-39	Mouton	307	50	Monnetier le	0	0	834	0	0	100
PE-2-42	Mouton	324	50	Monnetier le	998	22	>500			
PE-2-44	Mouton	323	50	Monnetier le	0	30	362	0	7,7	92,3
B-G-2	Bouquetin	315	50	Belledonne	201	19	188	49,3	4,7	46,1
B-G-3	Bouquetin	301	50	Belledonne	> 500	395	> 500			
B-G-19	Bouquetin	482	50	Belledonne	0	> 500	> 500			
B-G-26	Bouquetin	312	50	Belledonne	>500	14	514	85,1	0,4	14,5
B-G-27	Bouquetin	162	50	Belledonne	682	108	588	49,5	7,8	42,7
B-G-30	Bouquetin	315	50	Belledonne	>500	> 500	> 500			
B-G-40	Bouquetin	306	50	Belledonne	240	146	194	41,4	25,2	33,4
BG-34	Bouquetin	308	50	Belledonne	>500	>500	>500			
BG-49	Bouquetin	318	50	Belledonne	>500	>500	>500			
BG-55	Bouquetin	304	50	Belledonne	>500	332	>500			
BG-57	Bouquetin	302	50	Belledonne	>500	>500	>500			
BG-59	Bouquetin	312	50	Belledonne	22	342	722	2	31,5	66,5
BG-64	Bouquetin	367	50	Belledonne	18	55	334	4,4	13,5	82,1
BG-65	Bouquetin	308	50	Belledonne	>500	650	670			
BG-66	Bouquetin	300	50	Belledonne	64	178	6			
PE-G-3	Bouquetin	125	50	Monnetier le	86	120	174	22,6	31,6	45,8
PE-G-6	Bouquetin	150	50	Monnetier le	0	84	18	0	82,4	17,6
PE-G-7	Bouquetin	305	50	Monnetier le	0	>500	272			
PE-G-11	Bouquetin	303	50	Monnetier le	0	568	64	0	89,9	10,1
PE-G-12	Bouquetin	315	50	Monnetier le	0	340	54	0	86,3	13,7
PE-G-13	Bouquetin	301	50	Monnetier le	0	1292	520	0	71,3	28,7
PE-G-21	Bouquetin	310	50	Monnetier le	0	68	26	0	72,3	27,7
PE-G-22	Bouquetin	237	50	Monnetier le	0	>500	>500			
PE-G-23	Bouquetin	112	50	Monnetier le	0	> 500	> 500			
PE-G-26	Bouquetin	287	50	Monnetier le	0	> 500	1348			
PE-G-30	Bouquetin	150	50	Monnetier le	0	522	26	0	95,3	4,7
PE-G-31	Bouquetin	275	50	Monnetier le	0	38	372	0	9,3	90,7
PE-G-32	Bouquetin	300	50	Monnetier le	0	540	0	0	100	0
PE-G-37	Bouquetin	150	50	Monnetier le	0	0	46	0	0	100
PE-G-40	Bouquetin	200	50	Monnetier le	0	1314	272	0	82,8	17,2
PE-G-54	Bouquetin	212	50	Champsaur	762	1430	110	33,1	62,1	4,8
PE-G-56	Bouquetin	200	50	Champsaur	>500	112	0			
PE-G-58	Bouquetin	210	50	Champsaur	>500	>500	286			
PE-G-60	Bouquetin	204	50	Champsaur	>500	232	128			
PE-G-64	Bouquetin	200	50	Champsaur	>500	1438	136			
PE-G-66	Bouquetin	304	50	Champsaur	24	42	2	35,3	61,8	2,9
PE-G-73	Bouquetin	262	50	Champsaur	>500	1874	86			
PE-G-74	Bouquetin	200	50	Champsaur	>500	1438	136			
PE-G-86	Bouquetin	307	50	Champsaur	496	102	8	81,8	16,8	1,3
PE-G-90	Bouquetin	225	50	Champsaur	>500	>500	66			
PE-G-93	Bouquetin	306	50	Champsaur	>500	320	12			
PE-G-94	Bouquetin	313	50	Champsaur	>500	>500	404			
PE-G-95	Bouquetin	345	50	Champsaur	492	36	0	93,2	6,8	0
PE-G-97	Bouquetin	301	50	Champsaur	>500	302	0			
PE-G-98	Bouquetin	320	50	Champsaur	550	4	0	99,3	0,7	0

Résultat complet d'analyse des échantillons par qPCR

GINOT Justine

ETUDE DU PARASITISME GASTRO-INTESTINAL DES BOUQUETINS ET OVINS EN PATURES ESTIVALES DANS LE MASSIF DE BELLEDONNE ET DANS LE PARC DES ECRINS.

Thèse d'Etat de Doctorat Vétérinaire : Lyon, le 15 octobre 2020

RESUME :

Les nématodes gastro-intestinaux entraînent des troubles cliniques. La contamination se fait lors de la prise alimentaire et plusieurs facteurs sont responsables de la variation du parasitisme chez une espèce hôte. Les interactions entre les ruminants domestiques et sauvages peuvent être le siège d'échanges de ces parasites lorsqu'il existe un partage des niches écologiques entre deux espèces.

Dans les Alpes françaises, les troupeaux d'ovins partagent en été les alpages avec des ruminants sauvages. Etudier le parasitisme des ovins et des bouquetins qui pâturent dans les mêmes secteurs peut nous permettre d'évaluer les échanges de parasites entre ces deux ruminants. Pour ce faire, l'utilisation de coproscopies et de coprocultures parasitaires nous a permis de connaître la composition des parasites digestifs. Les deux parasites retrouvés les plus prévalents sont les *Eimeria* spp. et les strongles digestifs. Pour certaines zones d'étude, les bouquetins excrètent significativement plus de coccidies et de strongles digestifs que les moutons, on peut alors supposer qu'ils ont « contaminé » les pâtures fréquentées par les moutons l'été. Enfin, des méthodes moléculaires supplémentaires (qPCR) nous ont permis de connaître plus précisément la prévalence de trois espèces de strongles digestifs. La présence de strongles digestifs spécialistes des ovins dans nos échantillons de matières fécales de bouquetins indique presque certainement une interaction entre ces deux ruminants.

L'utilisation d'analyses moléculaires supplémentaires (le Némabiome) nous permettrait de connaître précisément l'ensemble des espèces de la population de strongles digestifs et d'affiner nos hypothèses d'échanges de parasites digestifs entre les ruminants sauvages et domestiques.

MOTS CLES :

- nématodes gastro-intestinaux
- transmission
- parasitisme
- strongles digestifs
- bouquetins/ovins
- hôte

JURY :

Président : Madame le Professeur Anne-Marie SCHOTT
1er Assesseur : Monsieur le Docteur Gilles BOURGOIN
2ème Assesseur : Madame le Docteur Marie-Pierre CALLAIT CARDINAL

DATE DE SOUTENANCE : le 15 octobre 2020