



**HAL**  
open science

# Les ongulés en interaction avec leur environnement et les parasites dans un monde hétérogène et changeant

Gilles Bourgoïn

► **To cite this version:**

Gilles Bourgoïn. Les ongulés en interaction avec leur environnement et les parasites dans un monde hétérogène et changeant. Médecine vétérinaire et santé animale. Université Claude Bernard Lyon 1, 2022. tel-04787750

**HAL Id: tel-04787750**

**<https://hal.science/tel-04787750v1>**

Submitted on 18 Nov 2024

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**Mémoire**  
pour l'obtention de  
**L'HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES**

présenté par

**Gilles BOURGOIN**

---

**Les ongulés en interaction avec leur environnement et les  
parasites dans un monde hétérogène et changeant**

---

Université Lyon 1

Soutenue le 8 juin 2022, devant le jury composé de

Pr. Philippe Jacquet	Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse	Rapporteur
Pr. Luca Rossi	Université de Turin	Rapporteur
Dr. Marion Valeix	Chargée de Recherche CNRS	Rapporteur
Pr. Emmanuel Desouhant	Université de Lyon 1	Examineur
Dr. Jean-Michel Gaillard	Directeur de Recherche CNRS	Examineur
Pr. Jacques Guillot	ONIRIS	Examineur
Pr. Eric Morgan	Queen's university Belfast	Examineur





# Remerciements

---

Un grand merci aux rapporteurs et membres du jury qui ont accepté de juger ce travail

Je tiens aussi à remercier chaleureusement les très nombreuses personnes (elles se reconnaîtront) ayant participé de près ou de loin à tous ces travaux cités dans ce document, et aussi aux autres membres des différents établissements pour les échanges, les moments de convivialité, ...:

- Les personnes qui m'ont donné ma chance pour débiter dans la recherche, m'ont accompagné dans mes débuts en recherche et en encadrement d'étudiants, ... et avec qui je continue à interagir avec grand plaisir : Jean-Michel Gaillard, Daniel Maillard, Mathieu Garel, Emmanuelle Gilot-Fromont, Sonia Saïd, Pascal Marchand, Sébastien Devillard, Glenn Yannic, ...
- Les membres du LBBE, et notamment de l'équipe Biodémographie Evolutive
- Les membres de VetAgro Sup, et notamment du labo de parasitologie
- Les membres de l'OFB / ONCFS
- Les nombreux étudiants (doctorants, vétos, master, ...) qui ont participé et valorisé les résultats des différents projets
- ...



# TABLE DES MATIERES

<b>1</b>	<b>INTRODUCTION</b> .....	<b>7</b>
<b>2</b>	<b>CONTEXTE</b> .....	<b>8</b>
2.1	UN ENVIRONNEMENT HETEROGENE ET CHANGEANT.....	8
2.2	DES INDIVIDUS AVEC DES BESOINS PROPRES .....	8
2.3	DES PARASITES AUX CYCLES COMPLEXES .....	10
<b>3</b>	<b>REPONSES COMPORTEMENTALES DES MAMMIFERES DANS UN ENVIRONNEMENT HETEROGENE ET CHANGEANT</b> .....	<b>12</b>
3.1	LE MOUFLON MEDITERRANEEN COMME MODELE D'ETUDE .....	12
3.2	QUAND, OU, ET AVEC QUI ?.....	13
3.2.1	<i>Exploiter l'hétérogénéité de l'environnement en fonction de ses besoins et des contraintes</i> 13	
3.2.2	<i>Réponses des mouflons à une contrainte environnementale forte : les conditions météorologiques estivales</i> .....	14
3.2.3	<i>Déterminants de la ségrégation sexuelle chez le mouflon méditerranéen dans le Caroux-Espinouse</i> 16	
3.3	CONSEQUENCES GENETIQUES DES COMPORTEMENTS SOCIAUX ET SPATIAUX .....	19
3.3.1	<i>Chez les hôtes</i> .....	19
3.3.2	<i>Les comportements sociaux et spatiaux des hôtes influencent-ils la distribution de leurs parasites ?</i> 22	
<b>4</b>	<b>PARASITISME ET RISQUE PARASITAIRE DANS UN ENVIRONNEMENT HETEROGENE ET CHANGEANT</b> 24	
4.1	ETUDE DE L'HETEROGENEITE DU PARASITISME .....	24
4.1.1	<i>Une résistance des hôtes qui varie au cours de leur vie</i> .....	24
4.1.2	<i>« Né avec une cuillère en argent dans la bouche » : une expression valable pour les animaux et leurs relations avec les parasites ?</i> .....	26
4.2	EFFETS DE L'ENVIRONNEMENT (MAIS PAS QUE !) SUR LES PARASITES – FACTEURS SPATIO-TEMPORELS DU RISQUE PARASITAIRE 29	
4.2.1	<i>Comparaisons du parasitisme entre populations</i> .....	30
4.2.2	<i>Evolutions spatio-temporelles du risque parasitaire intra-population</i> .....	37
<b>5</b>	<b>IMPACTS DES ACTIVITES ANTHROPIQUES SUR LES HOTES ET LES PARASITES</b> .....	<b>41</b>
5.1	REPONSES DES HERBIVORES AUX ACTIVITES RECREATIVES ET DE CHASSE .....	41
5.1.1	<i>Réponses comportementales</i> .....	41
5.1.2	<i>Réponses physiologiques et immunitaires : stress et parasitisme</i> .....	43
5.2	PRESSIONS DE SELECTION EXERCEES PAR L'HOMME SUR L'HOTE A TRAVERS LA CHASSE SELECTIVE .....	45
5.3	TRANSMISSION DE PARASITES INTRA- ET INTER-POPULATIONS.....	46
5.4	PRESSIONS DE SELECTION EXERCEES PAR L'HOMME SUR LES PARASITES : RESISTANCES AUX ANTIPARASITAIRES 49	
5.4.1	<i>Etat des lieux des résistances chez les parasites des animaux domestiques</i> .....	50
5.4.2	<i>Parasites résistants et faune sauvage</i> .....	51
<b>6</b>	<b>PERSPECTIVES</b> .....	<b>54</b>
6.1	CHASSE SELECTIVE ET RESISTANCE AUX PARASITES .....	54
6.2	RELATIONS ENTRE LA QUALITE DES HABITATS UTILISES ET DES RESSOURCES ET LE PARASITISME.....	54
6.3	EVALUATION DES RESISTANCES DANS LA FAUNE SAUVAGE LIBRE ET LA FAUNE CAPTIVE : .....	55
6.3.1	<i>Faune captive</i> .....	55

6.3.2	<i>Vers une meilleure compréhension de la dynamique parasitaire à l'interface faune sauvage – faune domestique</i> .....	57
<b>7</b>	<b>CURRICULUM VITAE DU CANDIDAT</b> .....	<b>61</b>
7.1	PRESENTATION GENERALE .....	61
7.2	CURSUS PROFESSIONNEL, FONCTIONS EXERCEES, MOBILITE .....	61
7.3	DIPLOMES ET FORMATIONS .....	61
7.4	ACTIVITES DE RECHERCHE .....	62
7.4.1	<i>Encadrements</i> .....	62
7.4.2	<i>Production scientifique</i> .....	64
7.4.3	<i>Financements</i> .....	71
7.5	ACTIVITES D'ENSEIGNEMENT.....	72
7.5.1	<i>Formations au sein de VetAgros Sup</i> .....	72
7.5.2	<i>Formations hors de VetAgro Sup et diffusions des connaissances auprès du grand public</i> 72	
7.6	AUTRES ACTIVITES .....	73
7.6.1	<i>Activités d'expertise et de prestation de service</i> .....	73
7.6.2	<i>Responsabilité, fonctions et réseaux internes et externes au service de l'établissement</i> ..	74
7.6.3	<i>Participation à des jurys (membre ou rapporteur) internes et externes</i> .....	75
7.6.4	<i>Rayonnement national et international, appartenance à des sociétés savantes</i> .....	75
<b>8</b>	<b>BIBLIOGRAPHIE</b> .....	<b>76</b>

# 1 INTRODUCTION

---

Vétérinaire de formation, j'ai souhaité réaliser une thèse en écologie sur l'utilisation de l'habitat et du temps chez les ongulés sauvages, avant de retourner à l'école vétérinaire en tant qu'enseignant-chercheur en parasitologie et maladies parasitaires. Ce parcours a donné des travaux de recherche sur les thématiques des interactions ongulés – environnement dans lesquels se sont progressivement immiscés les parasites.

La majorité des travaux présentés dans ce manuscrit ont été réalisés avec comme modèles d'étude les ongulés sauvages de montagne et de plaine en France. Ce choix initial de sujet d'étude lors de mon master a perduré par intérêt personnel et, bien évidemment, scientifique, mais aussi grâce aux rencontres et affinités avec les différentes personnes travaillant sur ces espèces. Ce choix permettait également de ne pas travailler sur une thématique de recherche totalement déconnectée de mes enseignements vétérinaires. Alors que l'on parle beaucoup de perte de biodiversité et que de nombreuses espèces disparaissent, les ongulés sauvages s'en sortent mieux sur notre territoire. Ainsi, on observe depuis ces dernières décennies une augmentation marquée des densités et des aires de répartition des différentes espèces d'ongulés sauvages de plaine et de montagne en France (Marchand 2013), à l'origine de chevauchements spatiaux entre espèces sauvages et avec les espèces domestiques. La diversité des espèces (hôtes et parasites), associée aux diversités physiologiques, comportementales, d'habitats et des interactions entre espèces, représente un « terrain de jeu » inépuisable pour tout chercheur.

Après une courte présentation du contexte général, nous aborderons dans une première partie les études sur le comportement social et spatial des ongulés et ses conséquences notamment en termes de structure génétique des populations hôte et de parasites. Dans une deuxième partie, nous détaillerons des travaux portant sur le parasitisme et le risque parasitaire, en étudiant l'influence de différents facteurs liés à l'hôte et à son environnement. Pour finir, nous aborderons des travaux de recherche sur les conséquences des activités humaines sur les hôtes et les parasites, avant de présenter différents projets qui pourraient être mis en place.



## 2 CONTEXTE

---

### 2.1 Un environnement hétérogène et changeant

L'environnement est par définition hétérogène et variable, et cela peut être observé à différentes échelles spatiales et temporelles. Les êtres vivants subissent des changements prévisibles, tels que les changements de saisons, les variations de durée du jour ou encore les conditions climatiques et de disponibilité et qualité de la végétation en fonction de la localisation géographique, de l'altitude, et de la période de l'année. Face à des changements prévisibles de leur environnement, souvent progressifs et cycliques, les êtres vivants ont développé différentes stratégies d'adaptation aussi bien comportementales que physiologiques, permettant de faire face aux conditions environnementales à venir. D'autres modifications de l'environnement sont difficilement prévisibles (stochastiques), telles que des événements climatiques extrêmes (e.g., températures ou pluviométrie extrêmes) (Sæther 1997; Fujiwara and Takada 2017).

A cela, il faut rajouter les changements globaux en grande partie liés aux activités anthropiques (directement ou indirectement; Vitousek et al. 1997). Les changements majeurs, rapides et à grande échelle observés ont des conséquences importantes sur le fonctionnement des écosystèmes et sont à l'origine d'une crise biologique majeure. Parmi les changements observés, on retrouve notamment les changements climatiques (The Intergovernmental Panel on Climate Change 2021), la destruction et la fragmentation d'habitats (Haddad et al. 2015; Mullu 2016; Scanes 2018), le dérangement (Plante et al. 2018; Wilson et al. 2020), la surexploitation des ressources (Ripple et al. 2016; Colloca et al. 2017), l'introduction d'espèces exotiques invasives (Simberloff et al. 2013), ou bien encore, l'utilisation de produits chimiques (Verdú et al. 2018; Azevedo-Santos et al. 2021). Les changements globaux constituent des sources de perturbations nombreuses pour les êtres vivants affectant e.g., la phénologie des ressources alimentaires (Kharouba et al. 2018), leur utilisation de l'habitat et leur rythme d'activité (Aublet et al. 2009; van Beest et al. 2012), leur physiologie (Bernabucci et al. 2010; Alfonso et al. 2021), ou bien encore les risques vis-à-vis des agents pathogènes (Altizer et al. 2013; Ogden and Lindsay 2016; Williams et al. 2021). Ces altérations représentent des risques importants pour le maintien d'espèces et de perturbations des écosystèmes (Traill et al. 2010; Martay et al. 2017).

### 2.2 Des individus avec des besoins propres

Chaque espèce a des besoins physiologiques spécifiques nécessitant des conditions environnementales propres lui permettant d'assurer sa survie et de se reproduire. On parle de *niche écologique* pour désigner l'ensemble des ressources et des conditions environnementales nécessaires à une espèce (Hutchinson 1957). On la représente sous la forme d'un hypervolume à n-dimensions (chaque dimension représentant une ressource ou une condition environnementale). La *niche fondamentale* correspond à la niche d'une espèce en dehors de toute contrainte extérieure, telle que l'absence de prédation, de compétition ou de contraintes aux déplacements. Certaines conditions environnementales rencontrées par les individus d'une espèce au sein de leur niche fondamentale seront considérées comme optimales pour leur valeur sélective, tandis que d'autres (e.g., en périphéries de la niche) seront tolérées, mais avec des niveaux de survie et de reproduction faibles, et ce d'autant plus que l'on se rapprochera des limites de la niche fondamentale et que ces conditions durent dans le temps.

Dans la réalité, les individus subissent de nombreuses contraintes biotiques (e.g., interactions avec des congénères ou d'autres espèces, risque de prédation, dérangement humain) et abiotiques (e.g., contraintes aux déplacements, conséquences directes (e.g., stress thermique) et indirectes (e.g., sur l'abondance et la qualité des ressources alimentaires) des conditions météorologiques) les limitant à une portion de la niche fondamentale, désignée comme la *niche réalisée* (Hutchinson 1957). Les conditions rencontrées temporairement ou de façon durable, peuvent parfois être telles que les animaux ne peuvent pas répondre à leurs besoins (i.e., conditions hors de la niche écologique). La survie des individus et/ou leur capacité à assurer leur descendance peuvent alors être fortement affectées (Boussès et al. 1994, Gaillard et al. 1997, Fisher et al. 2001, Hadjisterkotis 2001). Cette situation est par exemple illustrée avec le développement des œufs de parasites digestifs. Ces organismes et stades ont des besoins relativement simples et contrôlables en laboratoire, permettant ainsi d'évaluer les conditions optimales pour leur développement et leur survie. Les conditions de température et d'humidité permettant le meilleur taux de développement des œufs jusqu'au stade infestant ont ainsi pu être déterminés, ainsi que les conditions tolérées mais moins favorables, et les conditions ne permettant pas la survie du parasite (Figure 1)(O'Connor et al. 2006; Nielsen et al. 2007). De la même façon, on observe chez les êtres vivants, parasites ou non-parasites, par exemple que des températures élevées associées à une sécheresse, ou bien une densité d'individus trop importante par rapport à la capacité du milieu, peuvent conduire à une baisse de leur survie et/ou de leur succès reproducteur (e.g. chez des ongulés : Festa-Bianchet et al. 1998; Garel et al. 2004; Kjellander et al. 2006; Richard et al. 2010).

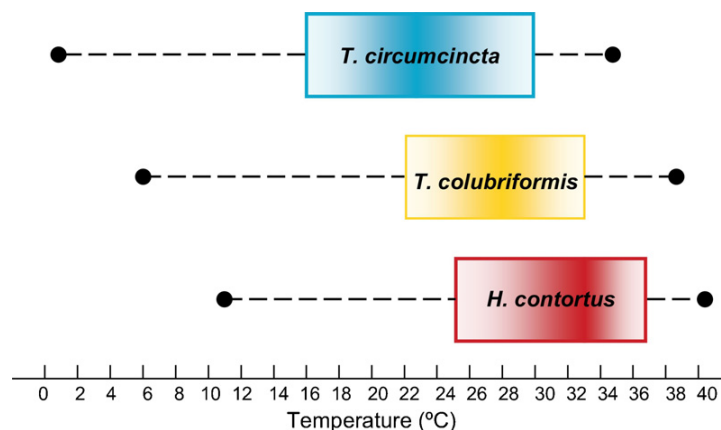


Figure 1 : Intervalles de température permettant le développement du stade œuf au stade infestant (larve de stade 3 ou L3) pour 3 espèces de strongles digestifs : *Haemonchus contortus*, *Trichostrongylus colubriformis*, *Teladorsagia circumcincta*. Les températures optimales correspondent aux boîtes et sont les plus favorables dans les couleurs sombres. Les traits en pointillés représentent les températures limites de développement (O'Connor et al. 2006).

L'identification et la compréhension des mécanismes influençant les relations entre les différents organismes et leur environnement, constituent une étape clé de la compréhension des dynamiques spatio-temporelles des populations. Les conséquences des contraintes biotiques et abiotiques observées à l'échelle des populations, et à large échelle temporelle, résultent de réponses des individus au sein des populations à des échelles spatio-temporelles plus fines. Il apparaît donc important d'identifier les besoins et les réponses des individus (e.g., comportementales, physiologiques) aux différents contraintes de leur environnement, à différentes échelles spatio-temporelles, et leurs conséquences sur les performances individuelles et à l'échelle de la population. Outre l'hétérogénéité de l'environnement, il est indispensable de considérer l'hétérogénéité qui existe

dans les besoins et les réponses entre espèces, mais aussi au sein d'une espèce et d'une population. On retrouve notamment des différences en fonction de l'âge, du sexe ou bien encore du statut reproducteur des individus sur leurs besoins nutritionnels (Parker et al. 2009), leur réponse face au dérangement / risque de prédation (Hamel and Côté 2007; Loveridge et al. 2017), leur comportement social et spatial (Ruckstuhl, 2007) ou bien encore, leur réponse aux conditions climatiques (Alonso et al. 2016; Semenzato et al. 2021). L'acquisition de telles connaissances revêt un caractère d'autant plus important dans le contexte des changements globaux afin d'évaluer les conséquences de ces changements rapides et massifs sur les individus et les écosystèmes, et d'identifier des mesures de gestion.

### 2.3 Des parasites aux cycles complexes

Les êtres vivants, plantes, animaux et Homme, sont exposés à une très grande diversité de parasites (Dobson et al. 2008). Ces derniers sont retrouvés chez les êtres vivants de toutes les régions du globe, de l'équateur aux régions polaires, et un même hôte peut être parasité par plusieurs espèces, aussi bien externes qu'internes, et de type Protozoaire, Métazoaire ou bien fongique (Samuel et al. 2001; Deplazes et al. 2016). La diversité des cycles parasitaires est importante, avec des stades devant se développer dans le milieu extérieur et/ou dans des hôtes intermédiaires ou paraténiques (non indispensables au cycle). Outre les intérêts scientifiques liés à cette diversité et à la complexité des interactions des parasites avec leur(s) hôte(s), les parasites font l'objet de nombreux travaux de recherche du fait de leurs conséquences sur leur(s) hôte(s), mais aussi à des échelles plus importantes telles qu'à l'échelle des communautés et des écosystèmes (Hudson et al. 2006; Tompkins et al. 2011). Les parasites sont particulièrement importants chez l'Homme et les animaux domestiques et sauvages en tant qu'agents ou de vecteurs de maladies, pour les pertes économiques associées, et pour les risques sanitaires liés aux affections zoonosiques (Villeneuve 2003; Deplazes et al. 2016).

La contamination d'un individu par un parasite requiert un certain nombre de conditions. Parmi elles, il faut que l'hôte et le parasite impliqués puissent rentrer en contact (*filtre de rencontre*; Combes 1995), ce qui implique notamment que les caractéristiques environnementales permettent le développement et la survie de l'hôte et des stades infestants du parasite, et que les comportements de l'hôte et les modes/voies de transmission des stades infestants du parasite permettant leur rencontre. Une fois la rencontre établie, une certaine compatibilité entre l'hôte et le parasite est nécessaire (*filtre de compatibilité*) : le parasite doit trouver chez cet hôte des conditions permettant sa survie, son développement et sa reproduction (e.g., couvrir ses besoins physiologiques, échapper aux réponses immunitaires de l'hôte) tandis que l'hôte cherchera à minimiser les effets négatifs du parasite (*tolérance*) et à lutter contre ce dernier en réduisant le nombre de parasites, leur développement et/ou leur reproduction (*résistance*; Read et al. 2008; Medzhitov et al. 2012).

Ces filtres dépendent donc de nombreux paramètres liés aux caractéristiques des hôtes/communautés d'hôte(s), du parasite/communautés de parasites, ainsi que de l'environnement (Combes 1995; Wilson et al. 2002). Associés à des variations individuelles aléatoires, les filtres participent à l'hétérogénéité d'infestation des hôtes dans un système hôte – parasite – environnement (Gourbière et al. 2015), avec une distribution généralement agrégée du parasitisme (la majorité des individus étant peu infestée tandis qu'une faible portion est fortement parasitée; Wilson et al. 2002), ainsi qu'à l'hétérogénéité dans la contribution des hôtes à transmettre un agent pathogène à d'autres individus (*super-spreaders*; Paull et al. 2012; VanderWaal and Ezenwa 2016).

La compréhension de l'hétérogénéité individuelle de l'infestation et des conséquences des parasites sur la santé de l'hôte et sa capacité à transmettre un agent pathogène est donc complexe. Cette étape est importante pour l'identification de stratégies de contrôle des pathogènes et la gestion à long terme des populations chez les espèces domestiques et sauvages, en raison des conséquences négatives majeures des parasites sur les individus et la dynamique des populations (Smith et al. 2009; Paull et al. 2012; VanderWaal and Ezenwa 2016). Elle est d'autant plus cruciale et nécessaire dans le contexte des changements globaux qui perturbe à différents niveaux, et parfois très rapidement, les relations hôte – parasite – environnement.

## 3 REPONSES COMPORTEMENTALES DES MAMMIFERES DANS UN ENVIRONNEMENT HETEROGENE ET CHANGEANT

---

### 3.1 Le mouflon méditerranéen comme modèle d'étude

La population de mouflons méditerranéens (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) du Caroux-Espinouse (sud du Massif Central, département de l'Hérault) a été ma population d'étude au cours de ma thèse et elle reste importante pour nos travaux actuels. Cette population a été créée par introduction de 19 individus entre 1956 et 1960 (Garel et al. 2005). Au sein d'un massif d'environ 20 000 ha, on retrouve une Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS) couvrant une superficie de 1704 ha. Il s'agit d'un milieu de moyenne montagne (altitude variant de 150 à 11214 m) à la confluence de trois régimes climatiques : océanique, méditerranéen et montagnard (Thiebaut 1971). On observe ainsi une prédominance des climats océaniques et montagnards dans les parties ouest et nord du massif avec de fortes pluviosités de septembre à avril, de faibles températures de décembre à février, tandis que le climat méditerranéen prédomine dans la partie sud du massif avec des étés chauds et secs (Baudière 1962; Thiebaut 1971).

Après une phase prospère et de croissance de la population suite à l'introduction des individus, le suivi à long terme de cette population a permis de montrer des impacts négatifs au cours des dernières décennies des activités humaines sur cette population, dues notamment à la déprise pastorale et l'augmentation des activités de production forestière ayant entraîné une fermeture de l'habitat, ainsi qu'aux activités de chasse et de tourisme (e.g., Garel et al. 2007; Marchand et al. 2014b)(voir parties 5.1 et 5.2).

Le mouflon est une espèce de taille moyenne présentant un dimorphisme sexuel de masse corporelle marqué, avec des masses au printemps de 34,4 kg et de 24,5 kg pour les béliers et les brebis adultes, respectivement (Bourgoin et al. 2018, 2021a). Cette espèce est grégaire mais présente une ségrégation sexuelle marquée, vivant en groupes composés la plupart du temps d'individus adultes du même sexe (Le Pendu et al. 1995; Cransac et al. 1998; Bourgoin et al. 2018) (voir 3.2.3). On retrouve ainsi principalement les groupes de mâles adultes et les groupes dits matriarcaux, composés de femelles adultes et de leurs jeunes de l'année en cours et de l'année précédente.

La majorité des études que nous avons réalisées sur l'utilisation du temps et de l'espace ont porté sur la population de mouflons du Caroux-Espinouse. Le développement et le déploiement de colliers GPS ont permis d'acquérir de nombreuses données sur la localisation et l'activité des animaux, avec des pas de temps relativement courts, aussi bien le jour que la nuit, et ce, sur des périodes de plus en plus importantes (> 1 an souvent) grâce aux progrès technologiques et à l'optimisation des programmations des colliers. Lors de ma thèse, j'ai eu la chance de bénéficier de données de colliers GPS déjà disponibles pour les femelles de mouflons qui m'ont permis notamment d'étudier leur rythme d'activité, puis de travailler avec P. Marchand lors de sa thèse (co-supervisé par A Loison (LECA – Chambéry) et M Garel (OFB)) sur les problématiques d'utilisation du temps et des habitats en lien avec l'habitat, le climat et le dérangement anthropique (voir partie 5.1).

## 3.2 Quand, où, et avec qui ?

Les habitats naturels présentent une hétérogénéité spatiale et temporelle. Afin de répondre à leurs différents besoins, notamment physiologiques (ressources alimentaires, abris thermiques, ...), les animaux sauvages devraient théoriquement sélectionner les habitats et les ressources au sein de ces habitats qui répondent le mieux à leurs besoins, en tenant compte de la balance bénéfice –coût/risque (Stephens and Krebs 1986). La disponibilité et la sélection d’habitats de qualité constituent des facteurs essentiels pour la survie et la reproduction des individus, et ainsi la dynamique des populations et leur distribution spatiale (Pulliam and Danielson 1991; Gaillard et al. 2010).

Du fait de l’hétérogénéité spatio-temporelle des ressources, des risques de prédation, de la présence d’autres individus, des contraintes météorologiques, mais aussi des besoins physiologiques des individus, les animaux doivent adapter leur sélection d’habitat, puisqu’un seul habitat ne permet généralement pas de répondre à l’ensemble des besoins d’un individu, et ce même à des échelles de temps courtes. Ainsi, par exemple, l’animal pourra alterner entre des sites d’alimentation et des sites de repos au sein d’une journée, si les sites d’alimentation présentent un risque de prédation ou de dérangement (e.g., fréquentation touristique), ou modifier la période de fréquentation de ces habitats en fonction du risque de prédation/dérangement ou des conditions météorologiques.

Face aux évolutions du climat, aux transformations des habitats (i.e., modifications, fragmentations ou pertes d’habitats) et aux pressions exercées par les activités humaines sur les habitats et les espèces sauvages (e.g., chasse, tourisme, pollution), il importe d’identifier les besoins des espèces sauvages à différentes échelles spatiales et temporelles, leurs réponses aux différents changements en cours, ainsi que les conséquences de ces changements sur les populations sauvages (e.g., comportement, valeur sélective); pré-requis indispensables pour la mise en place de mesures de gestion des populations. Pour cela, nous avons souhaité évaluer dans quelle mesure la sélection d’habitat et le patron d’activité variaient en fonction notamment des caractéristiques individuelles (ex : sexe), de la disponibilité et de la qualité des ressources alimentaires, des conditions météorologiques, et du dérangement / risque de prédation par la chasse, en prenant comme modèle d’étude le mouflon méditerranéen du massif du Caroux-Espinouse.

### 3.2.1 Exploiter l’hétérogénéité de l’environnement en fonction de ses besoins et des contraintes

Les travaux menés par P Marchand (2015a), à partir du suivi par colliers GPS des mouflons, ont montré qu’au printemps et en été, période pendant laquelle la nourriture est abondante et la chasse interdite, les mâles sélectionnent les habitats riches en ressources alimentaires de qualité, ce qui leur permet d’améliorer leur croissance et leur condition corporelle (voir aussi 5.2) et d’ainsi accroître leur succès reproducteur lors du rut à l’automne. Cette sélection à l’échelle du domaine vitale est également marquée lors des phases d’activité des mouflons mâles, tandis qu’en phase de repos, ils sélectionnent les sites « refuges » (zones rocheuses). A l’époque de cette étude, aucun grand prédateur naturel n’était présent sur le site d’étude du Caroux-Espinouse. Seul l’homme exerçait une menace et un dérangement important lors des périodes de chasse (septembre à fin février) et le reste de l’année avec les activités touristiques. Bien que la chasse soit interdite au printemps et en été, les femelles assurent la sécurité de leur agneau en sélectionnant les zones perçues comme sûres (zones rocheuses et landes sur les versants) durant la période suivant la mise-bas (printemps-début d’été) plutôt que les zones riches en ressources alimentaires de bonne qualité, malgré les besoins

énergétiques important liés à la lactation. Cependant, une fois les agneaux sevrés, les femelles suitées utilisent davantage les zones peu sûres et abondantes en ressources alimentaires de qualité lors de leurs phases d'activité, telles que les landes sur les plateaux. A l'inverse, lors de la période de l'automne-hiver, période pendant laquelle le risque de prédation par la chasse est élevé et les ressources alimentaires sont moins abondantes, les mâles et les femelles fréquentent majoritairement les habitats perçus comme sûrs (zones rocheuses et forêts de feuillus). Ainsi, l'abondance de ressources et le risque perçu constituent des déterminants majeurs de la sélection de l'habitat chez le mouflon. D'autres travaux sur le site d'étude comparant des périodes et des zones avec des niveaux de risques contrastés démontrent bien la réponse des mouflons au niveau de risque, avec des modifications de réponses rapides dans le temps (voir 5.1.1).

### 3.2.2 Réponses des mouflons à une contrainte environnementale forte : les conditions météorologiques estivales

En raison des changements climatiques en cours, les épisodes de fortes chaleurs et de sécheresse estivales tendent à augmenter en fréquence et en intensité (The Intergovernmental Panel on Climate Change 2021). Bien que dans l'hémisphère nord et/ou en zone de montagne, les périodes hivernales étaient généralement considérées comme les périodes les plus limitantes pour les animaux, différentes études ont montré également l'importance des épisodes de sécheresse et de chaleur observés ces dernières décennies sur le comportement et la démographie des espèces sauvages (e.g., McKechnie and Wolf 2010; Stillman 2019; Semenzato et al. 2021). Ainsi, chez le mouflon méditerranéen dans le Caroux-Espinouse, suite à la sécheresse et aux températures élevées de l'été 2003, Garel et al. (2004) ont observé une augmentation de la mortalité des agneaux pendant l'été ainsi qu'une baisse de la masse corporelle des adultes prélevés à la chasse l'automne suivant.

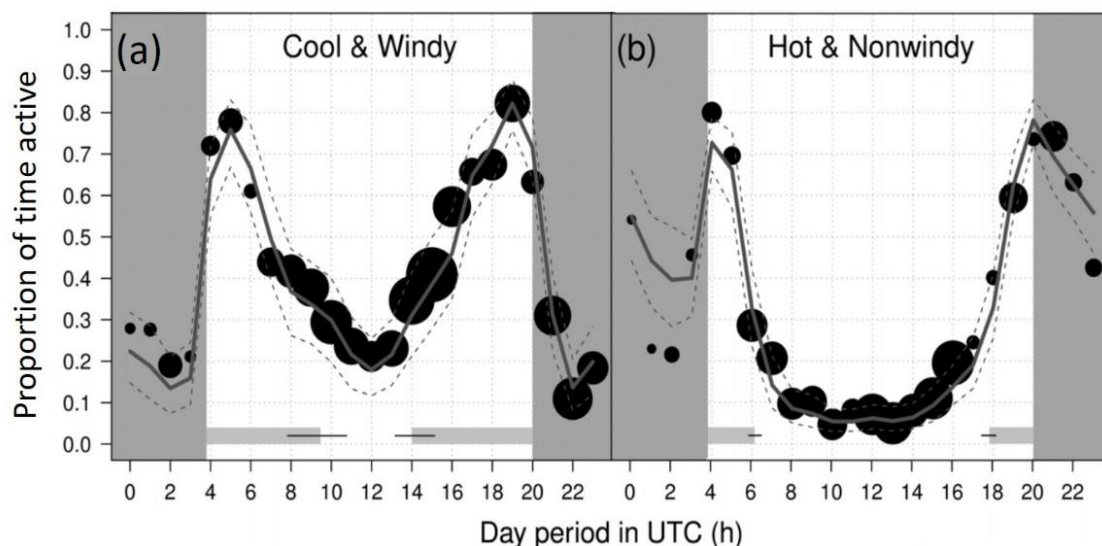


Figure 2 : Proportion de temps passé en activité par heure de la journée par des femelles de mouflon méditerranéen dans le Caroux-Espinouse pendant une journée fraîche et venteuse (a) et une journée chaude et non venteuse (b) en juillet. Les cercles représentent les données observées et leur taille est proportionnelle au nombre de données disponibles). Les bars horizontales grises en bas du graphique représentent les périodes de pic d'activité du matin et du soir avec une proportion d'activité  $>0.3$ . D'après Bourgoïn et al. (2011).

En réponse à des conditions thermiques élevées, les individus peuvent avoir des réponses physiologiques (e.g., transpirer, haleter), ainsi que modifier leur comportement en réduisant leur activité physique et d'alimentation, et en se déplaçant vers des habitats avec un microclimat plus favorable (Mysterud and Østbye 1999). Nous nous sommes intéressés aux réponses comportementales grâce aux données de localisation et d'activité fournies par les colliers GPS portés par les mouflons.

Les premiers travaux réalisés pendant ma thèse ont porté uniquement sur les femelles (les mâles ayant été équipés de colliers GPS plus tardivement). Le suivi annuel de l'activité des mouflons a montré une réduction marquée de leur activité pendant l'été, avec une réduction très forte lors de l'été 2003 (Bourgoin et al. 2008). L'étude du patron d'activité journalier des femelles mouflon au cours de l'été a permis de montrer une réponse comportementale des mouflons fine en fonction des conditions météorologiques rencontrées. Ainsi, les femelles mouflons réduisent fortement leur activité au cours de la journée en été, avec une proportion d'activité plus importante la nuit par rapport aux autres saisons (Bourgoin et al. 2008, 2011)(Figure 2). Ce report de l'activité aux périodes les plus fraîches (la nuit) est d'autant plus marqué que les températures journalières sont élevées. La présence de vent, fréquent sur ce site d'étude, tend à atténuer les contraintes thermiques.

On note aussi des changements de sélection d'habitat en fonction des conditions météorologiques avec des contrastes plus marqués chez les mâles par rapport aux femelles (les femelles privilégiant les habitats sûrs pour leur agneau vis-à-vis d'un risque de prédation)(Figure 3), et le jour (période la plus chaude) par rapport à la nuit (Marchand et al. 2015b). Au-dessus d'un certain seuil de température, on observe une sélection par les mouflons d'habitats dans lesquels les températures ambiantes sont légèrement plus faibles que celles enregistrées par la station météorologique. On observe notamment une sélection des plateaux (zones offrant les meilleures

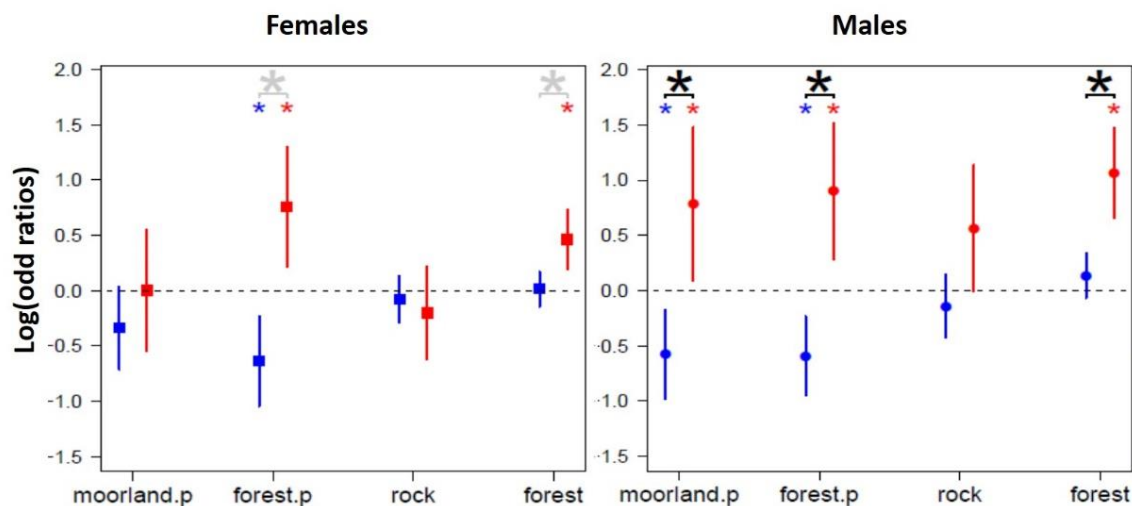


Figure 3 : Sélection de l'habitat par des femelles (gauche) et des mâles (droite) de mouflons méditerranéen dans le Caroux-Espinouse équipés de colliers GPS pendant les étés 2010-2012 en fonction des conditions météorologiques (bleu = frais-venté ; rouge = chaud-non-venté) en période diurne (7-17 h). Les points représentent les logarithmes des rapports de cotes pour un habitat choisi par rapport à un habitat de référence (=la lande dans les pentes) dans nos analyses. Les petites étoiles indiquent des coefficients significativement différents de cette référence, tandis que les grandes étoiles représentaient des IC à 95 % ne se chevauchant pas entre les 2 conditions météorologiques. « .p » : habitats sur les plateaux. D'après Marchand et al. (2015b).



conditions thermiques ainsi que des ressources abondantes) par les mâles, et des forêts pour les 2 sexes, lors de jours chauds sans vent en période diurne (Figure 3) et pendant l'aube et le crépuscule.

Malgré la sélection par les mouflons d'habitats offrant un couvert thermique lors de journées chaudes, la température dans ces habitats continue de croître avec la température enregistrée par la station météorologique (Marchand et al. 2015b). Ainsi, la disponibilité en habitats et le gradient altitudinale sur ce site d'étude ne permettent pas aux mouflons d'éviter un stress thermique durant les journées chaudes et non venteuses. De plus, l'étude du patron d'activité a montré que malgré un report de l'activité pendant la nuit, le temps total sur 24h passé en activité reste plus faible lors de journées chaudes que fraîches (Bourgoin et al. 2011). La compensation n'est donc pas complète, d'autant plus chez les femelles qui doivent faire des compromis dans le choix des habitats pour se nourrir avec le risque de prédation pour leur jeune (Marchand et al. 2015b). Ces résultats, associés sans doute à la baisse de la quantité et qualité des ressources alimentaires lors des périodes de forte chaleur et de sécheresse, expliquent la baisse de masse observée chez les animaux lors de l'automne suivant des étés chauds et secs, et interrogent sur les conséquences à long terme des épisodes répétés de canicules sur des populations sauvages qui ne peuvent que partiellement atténuer les contraintes climatiques par leur sélection d'habitat et les modifications de leurs périodes d'activité.

### 3.2.3 Déterminants de la ségrégation sexuelle chez le mouflon méditerranéen dans le Caroux-Espinouse

Le mouflon est une espèce grégaire, mais présentant une ségrégation sexuelle la majorité du temps, à l'exception de la période du rut. Cela est observé chez de nombreuses espèces, notamment les espèces polygynes présentant un dimorphisme de masse entre les sexes (e.g., mouflon d'Amérique *Ovis canadensis*: Ruckstuhl 1998; renne du Svalbard *Rangifer tarandus platyrhynchus*: Loe et al. 2006; cerf élaphe *Cervus elaphus*: Alves et al. 2013). La ségrégation peut être liée à l'habitat, avec les mâles et les femelles qui occupent des habitats différents, ou sociale, avec une utilisation des mêmes habitats mais avec les mâles et les femelles qui forment des groupes séparés.

Les principales hypothèses avancées dans la ségrégation liée à l'habitat, sont fortement liées aux différences de stratégies d'acquisition et d'allocation des ressources, ainsi qu'au dimorphisme de masse entre les sexes qui en résulte. En effet, chez ces espèces, la pression de sélection sexuelle et la compétition entre mâles pour l'accès aux femelles font que les mâles sont attendus privilégier le développement de leur taille, masse corporelle et de leurs caractères sexuels secondaires (e.g., bois, cornes) pour augmenter leurs chances d'accéder aux femelles lors des périodes d'accouplement. Les femelles privilégieront plutôt les conditions les plus favorables pour la survie et le bon développement de leur progéniture (Ruckstuhl and Neuhaus 2005). On trouve ainsi les hypothèses liées à des différences en besoins nutritionnels (*forage selection hypothesis*; *FSH*), dans les stratégies de reproduction (*reproductive strategy hypothesis*; *RSH*), ou bien encore, dans la sensibilité aux conditions climatiques (*weather sensitivity hypothesis*; *WSH*).

Dans l'hypothèse de stratégie de reproduction, les choix devraient être réalisés par les individus afin de favoriser le succès reproducteur pour chaque sexe. Ainsi, les mâles sont attendus choisir préférentiellement les habitats leur permettant de maximiser leur croissance corporelle et le développement de leurs caractères sexuels secondaires, alors que les femelles choisiront ceux avec un risque de prédation réduit et permettant la survie et le bon développement de leur progéniture (Main et al. 1996; Bleich et al. 1997). La ségrégation est alors attendue être la plus marquée lorsque

les jeunes sont les plus vulnérables, c'est-à-dire pendant les premières semaines à mois de leur vie (Jakimchuk et al. 1987; Main and Coblenz 1996). Dans l'hypothèse de sélection des ressources (FSH), les petits individus ayant des capacités digestives moindres mais des besoins énergétiques relatifs plus importants que ceux des grands individus (Principe de Jarman-Bell; Bell 1971; Jarman 1974), les femelles et jeunes mâles devraient favoriser les habitats avec des ressources alimentaires de qualité, et les mâles matures devraient privilégier les ressources abondantes.

Dans l'hypothèse de la sensibilité aux conditions météorologiques (WSH), les grands individus sont attendus avoir une plus grande sensibilité aux mauvaises conditions météorologiques par rapport aux petits individus. Ces différences peuvent s'expliquer d'une part par un rapport entre la perte de chaleur absolue et l'apport énergétique relativement plus élevé dans des conditions de temps froid (Jackes 1973; Conradt et al. 2000) et d'autre part, par une inertie thermique plus élevée et une conductance plus faible dans des conditions de temps chaud (Porter and Kearney 2009) pour les individus plus grands que pour les plus petits. Dans des conditions météorologiques stressantes, on s'attend à ce que les mâles matures sélectionnent les habitats qui protègent des conditions climatiques difficiles de manière plus marquée que les femelles et les jeunes mâles, même si ces habitats offrent moins de ressources alimentaires.

L'utilisation de l'habitat n'est cependant pas le principal moteur de la ségrégation entre les sexes (Conradt 1999; Singh et al. 2010), ce qui suggère que d'autres facteurs peuvent conduire à la ségrégation sociale. Dès le début de leur vie, les mâles et les femelles présentent des comportements différents qui peuvent conduire à une ségrégation sociale (Bon and Campan 1996; Guilhem et al. 2006). Certaines hypothèses affirment que la ségrégation peut provenir des interactions entre les mâles pour développer leurs compétences de combat et établir des relations hiérarchiques, de l'agressivité des femelles pendant la parturition, ou de l'évitement du harcèlement des mâles par les femelles (Main et al. 1996; Weckerly 2001; Sundaresan et al. 2007; Brask et al. 2011). Cependant, ces facteurs peuvent expliquer la ségrégation principalement pendant des périodes spécifiques de l'année. La préférence observée des individus de la même classe d'âge ou de sexe à interagir, et donc à se regrouper avec des pairs plutôt qu'avec des individus d'autres classes d'âge ou de sexe, est à la base de l'hypothèse de la préférence sociale (*social-preference hypothesis* ; *SPH*). Comme les femelles ont tendance à éviter les interactions agonistiques et que les mâles ont tendance à interagir avec des pairs de la même classe d'âge, la ségrégation sociale entre les sexes et les classes d'âge devrait être observée tout au long de l'année, sauf pendant la période de rut.

Alternativement, la ségrégation sociale pourrait également s'expliquer par des différences dans les rythmes d'activité (*activity budget hypothesis* ; *ABH*). Les individus vivant au sein d'un groupe doivent synchroniser leurs activités pour maintenir la cohésion du groupe (Jarman 1974). Cette synchronisation comportementale peut être coûteuse pour l'individu car elle peut conduire à des rythmes d'activité sous-optimaux et à une utilisation moins efficace des ressources (Ruckstuhl 1998, 1999). Par conséquent, les individus sont attendus se séparer les uns des autres lorsque le comportement est trop asynchrone et que cela représente trop de coûts par rapport aux bénéfices (Conradt 1998; Ruckstuhl 1998, 1999). Ruckstuhl & Neuhaus (2002) ont démontré que les différences entre les sexes dans les rythmes d'activité augmentaient avec le dimorphisme sexuel de taille. En effet, la durée des phases de recherche de nourriture et de rumination diffère souvent de façon marquée entre les individus, avec des différences liées à la masse corporelle et/ou au sexe et à l'âge dans les exigences métaboliques et/ou les capacités digestives. De même, les différences dans les schémas

d'activité peuvent être liées au statut reproductif des femelles, les femelles allaitantes passant plus de temps à chercher de la nourriture et moins de temps à se reposer que les femelles non allaitantes pour compenser les coûts énergétiques élevés de la lactation (e.g., Hamel and Côté 2008).

Ces différents facteurs de ségrégation peuvent avoir des effets indépendants ou peuvent fonctionner en tandem et fluctuer au cours de l'année pour générer les schémas de ségrégation observés. Ainsi, l'importance relative de ces facteurs devrait dépendre de l'âge, du statut physiologique des individus et des conditions environnementales rencontrées.

En accord avec certaines de ces hypothèses, nos études précédentes (3.2.1 et 3.2.2) basées sur les données des colliers GPS ont montré que les mouflons mâles et femelles présentaient des sélections d'habitat différentes, en lien notamment avec des stratégies de reproduction (Marchand et al. 2015a, 2015b). De plus, nous avons noté une différence de sensibilité des sexes aux fortes chaleurs (Marchand et al. 2015b). En complément de ces travaux et afin de pouvoir tester les hypothèses citées précédemment, nous avons travaillé cette fois-ci sur des données d'observations des mouflons du Caroux-Espinouse réalisées tout au long de l'année (Bourgoin et al. 2018).

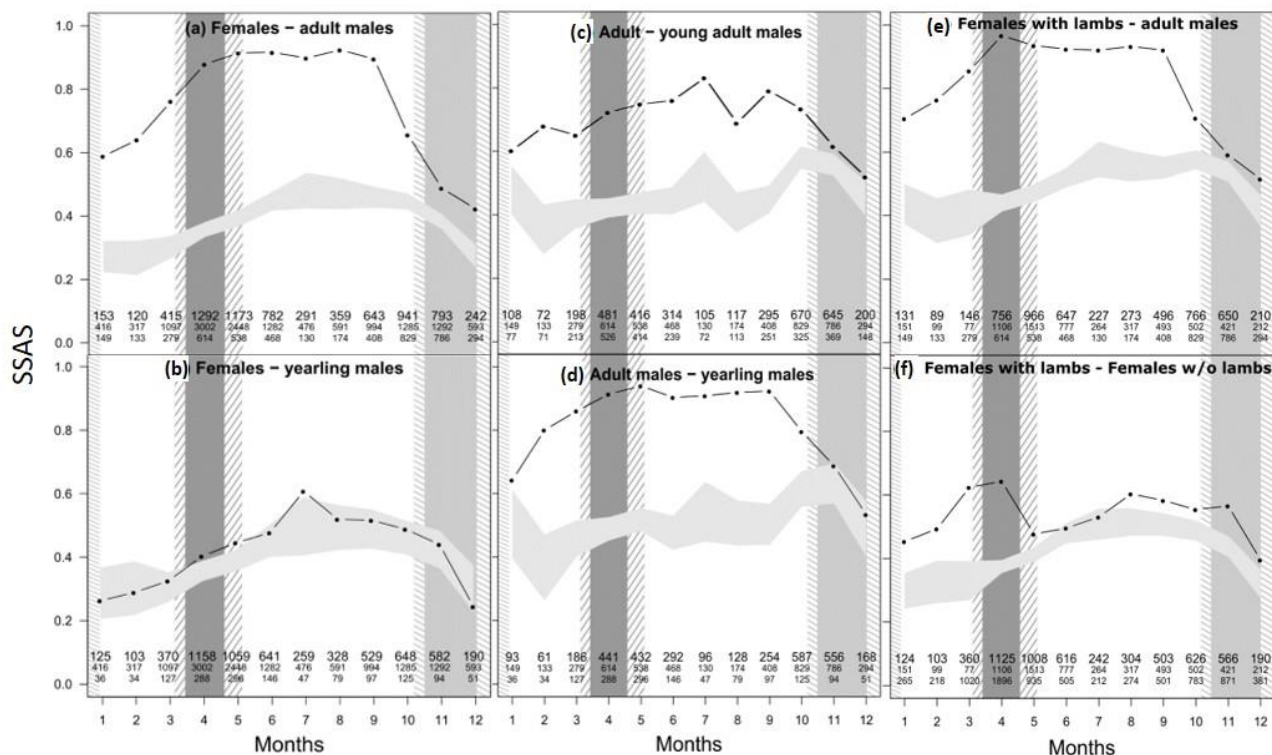


Figure 4: Ségrégation sur l'année pour les femelles avec les mâles adultes (a) et avec les mâles de 1 an (b) ; pour les mâles adultes avec les jeunes mâles (2-3 ans d'âge) (c), avec les mâles de 1 an (d), et avec des femelles suitées (e) ; et en (f), pour les femelles suitées et non suitées, en utilisant la statistique de ségrégation sexuelle et d'agrégation (SSAS). Les valeurs SSAS sont représentées par les points et la ligne en noir. La ségrégation est significative si la valeur SSAS observée est supérieure à la zone grisée (intervalle de confiance de 95 %). Gris clair : période de rut principale ; gris foncé : période d'agnelage principale ; bandes diagonales : périodes de rut et d'agnelage moins intenses (en considérant que les marques sur l'axe des x indiquent le 15<sup>ème</sup> jour de chaque mois). Les nombres au-dessus de l'axe des x (de haut en bas) : (1) nombre de groupes / individus solitaires (grande police), (2) et (3) nombre total d'individus de chaque classe d'âge/sexe/état de reproduction (c'est-à-dire, respectivement, la première et la deuxième classe d'âge/sexe/état de reproduction dans le titre du graphique), utilisés pour calculer le SSAS pour le mois correspondant (Bourgoin et al. 2018).

Les analyses des données d'observation ont confirmé l'existence d'une ségrégation marquée entre femelles et mâles adultes tout au long de l'année, avec les valeurs les plus élevées observées au printemps et en été, suivi d'une diminution à l'automne pendant le rut (Figure 4 a et e). On note que les jeunes mâles se séparent progressivement des femelles en grandissant pour former des groupes de mâles (Figure 4 a et b). Les mâles présentent également une ségrégation entre eux et tendent à se regrouper en fonction de leur classe d'âge (Figure 4 c et d). Parmi les femelles, on note une ségrégation entre les femelles suitées et non-suitées, notamment au moment du pic des naissances au printemps (Figure 4f).

Les différences dans l'utilisation de l'habitat sur la base des données d'observation sont faibles entre les sexes et les classes d'âge et ne semblent pas jouer un rôle important dans la ségrégation. De façon générale, les femelles sont plus observées à proximité des pentes et des prairies, notamment autour de la période de mise-bas, tandis que les mâles utilisaient des habitats moins sûrs et de moindre qualité à mesure qu'ils vieillissaient. Ces résultats soutiennent donc partiellement les hypothèses liées à des différences en besoins nutritionnels (*forage selection hypothesis*) et de stratégies de reproduction (*reproductive strategy hypothesis*). Les mâles adultes ont été préférentiellement observés à une altitude plus élevée que les femelles pendant les journées chaudes d'été afin de se protéger du stress thermique, ce qui est en accord avec l'hypothèse de la sensibilité aux conditions climatiques (*weather sensitivity hypothesis*). En comparant l'activité des animaux au sein des groupes, nous avons également observé une plus grande synchronisation de l'activité dans les groupes homogènes (i.e., composés d'individus de même sexe, de même classe d'âge pour les mâles, ou de femelles ayant le même statut reproductif), en accord avec l'hypothèse sur les rythmes d'activité (*activity budget hypothesis*). Ainsi, il semble que les individus préfèrent interagir et se regrouper avec d'autres mouflons de même sexe et classe d'âge (*activity budget et social-preference hypotheses*), chez le mouflon méditerranéen dans le Caroux-Espinouse.

Cette étude a permis de confirmer la nature multifactorielle de la ségrégation chez le mouflon. Cependant, les biais liés aux données d'observation sous-estiment sans doute l'importance des certaines hypothèses, notamment celles liées à la ségrégation spatiale. L'utilisation de données des colliers GPS équipant les mouflons a permis d'affiner les connaissances sur les différences d'utilisation de l'habitat entre les sexes et de confirmer la part des hypothèses FSH et RSH dans la ségrégation chez les mouflons, au moins à certaines périodes de l'année (3.2.1 et 3.2.2) (Marchand et al. 2015a, 2015b).

### 3.3 Conséquences génétiques des comportements sociaux et spatiaux

#### 3.3.1 Chez les hôtes

Les études sur le comportement social et spatial chez le mouflon montrent les faibles tendances à la dispersion chez cette espèce. Ainsi, les femelles sont philopatrices, établissant souvent leur domaine vital sur leur domaine de naissance (Dubois et al. 1992, 1994). Chez les mâles, différents cas de figure sont observés. En ce qui concerne la dispersion natale, des mâles disperseurs et sédentaires (fidèles à leur aire de naissance) ont été observés (Dubois et al. 1996; King and Brooks 2003). Au moment de la période de reproduction, les mâles peuvent être fidèles à leur site de rut ou bien réaliser des excursions, notamment vers leur site de naissance (Bon et al. 1993; Dubois et al. 1996; Dupuis et al. 2002). De plus, les travaux menés avec P Marchand ont montré que les mouvements des individus et leurs domaines vitaux sont fortement influencés par des structures naturelles du paysage

(e.g., crêtes, lisière de forêt) ou d'origine anthropique (e.g., routes, sentiers de randonnée)(Marchand et al. 2017). Ces structures, bien que facilement franchissables par les mouflons, sont généralement présentes en bordure de leur domaine vital et évitées par les mouflons qui retournent vers des zones familières à leur approche.

A partir des connaissances sur le comportement social et spatial du mouflon, et notamment ses faibles capacités de dispersion affectées par les éléments naturels ou anthropiques du paysage, nous nous attendions à observer une influence des éléments naturels et anthropiques du paysage sur les flux de gènes et une structure génétique résultant d'une structure socio-spatiale de la population. Cet effet était attendu plus marqué chez les femelles du fait de leur fidélité au site de naissance, tandis que certains mâles réalisent des dispersions de reproduction.

A partir de l'analyse de 16 marqueurs microsatellites provenant de plus de 230 mouflons, nous avons étudié l'influence de structures du paysage sur les flux de gène. Nous avons montré chez les femelles que les flux de gènes sont principalement influencés par les structures linéaires naturelles et anthropiques du paysage, des forêts de conifères et des milieux ouverts sur les pentes (mais ces 2 derniers éléments du paysage présentent un effet beaucoup moins robuste)(Figure 5)(Portanier et al. 2018). Ces éléments du paysage agissent clairement comme des barrières comportementales puisqu'elles ne représentent pas un obstacle physique aux déplacements des animaux. A l'inverse, aucun effet de résistance de structures du paysage sur les flux de gènes des mâles n'a été détecté. Cela suggère que les caractéristiques du paysage n'influencent pas ou peu les déplacements des mâles, au moins pendant la période du rut, et donc leur rôle dans les flux de gènes.

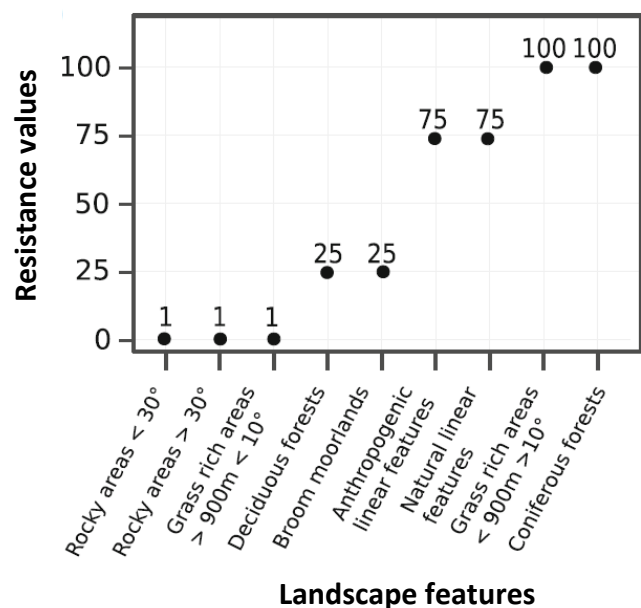


Figure 5: Valeurs de résistance ("Resistance values") de différentes structures du paysage sur les flux de gènes des femelles de mouflon méditerranéen. Une valeur de 100 signifie une résistance totale, tandis qu'une valeur de 1 indique une perméabilité totale aux flux de gènes de la structure du paysage (Portanier et al., 2018).

En accord avec ces résultats, l'étude des structures génétiques de la population a montré une structuration plus marquée chez les femelles que les mâles, avec respectivement trois groupes génétiques pour les femelles et deux pour les mâles (Portanier et al. 2017). En utilisant les données d'observations visuelles de 378 mouflons marqués et de 121 mouflons équipés de colliers GPS, nous avons défini le même nombre de structures socio-spatiales (3 et 2 unités pour les femelles et les mâles, respectivement). La comparaison de la structure génétique avec la structure socio-spatiale ne montre pas de correspondances, suggérant que le comportement socio-spatial du mouflon à lui seul ne permet pas d'expliquer la structure génétique observée pour les 2 sexes (Tableau 1). Aucune différenciation génétique entre les groupes sociaux-spatiaux des mâles n'est observée, contrairement aux femelles

(Portanier et al. 2017). Ces résultats sont en accord avec le comportement philopatricque des femelles et l'absence d'influence des structures du paysage sur les mouvements des mâles vus précédemment (Portanier et al. 2018), et confortent le rôle de ces derniers dans les flux de gènes.

Tableau 1: Proportion d'individus de chaque unité socio-spatiale assignés à chaque groupe génétique. Les valeurs en gras représentent les valeurs les plus élevées au sein de chaque unité socio-spatiale (Portanier et al., 2017).

		Unités socio-spatiales		
		<i>Nf</i>	<i>Cf</i>	<i>Sf</i>
Femelles	Groupe génétique 1	0.16	<b>0.41</b>	0.21
	Groupe génétique 2	0.28	<b>0.48</b>	0.14
	Groupe génétique 3	<b>0.56</b>	0.11	<b>0.64</b>
		<i>Nm</i>	<i>Sm</i>	
Mâles	Groupe génétique 1	<b>0.58</b>	0.48	
	Groupe génétique 2	0.42	<b>0.52</b>	

L'utilisation d'une analyse permettant de prendre en compte la localisation spatiale des individus (sPCA pour Spatial Principal Component Analysis) montre que, parmi les 3 unités socio-spatiales identifiées pour les femelles et réparties selon un gradient Nord – Sud, les femelles occupant la zone Nord du site d'étude sont plus proches génétiquement de celles du Sud, malgré la présence de la 3<sup>ème</sup> unité les séparant spatialement (Figure 6a). Cette observation résulterait de l'origine génétique commune de leurs fondateurs. En effet, les individus introduits au Nord et au Sud en 1956 et 1959

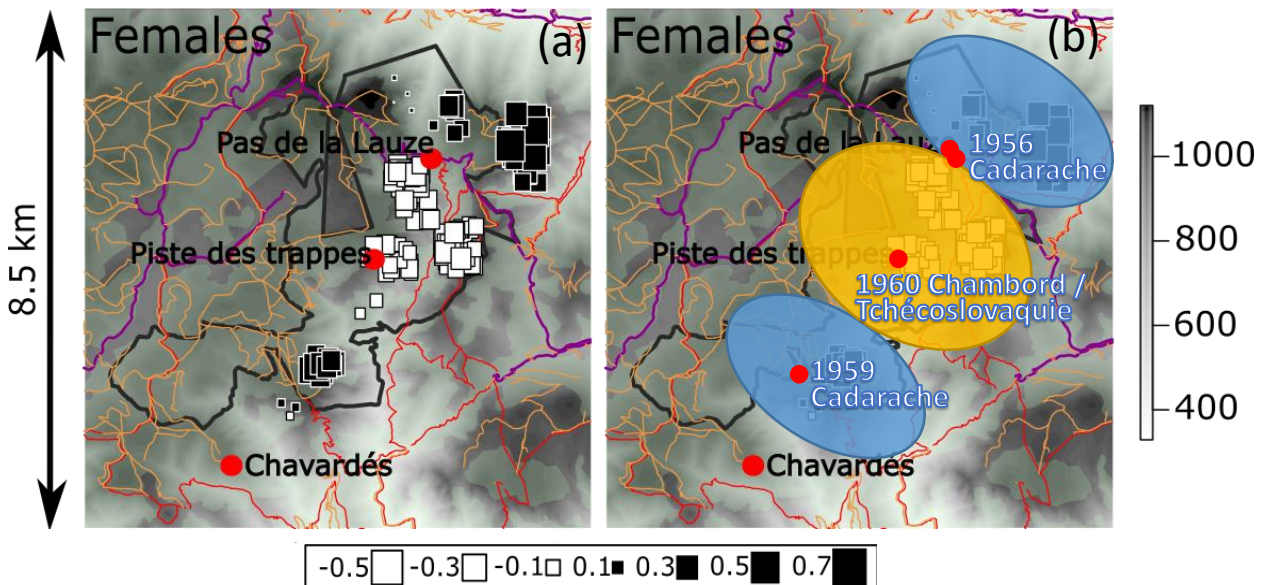


Figure 6: Carte géographique des scores du premier axe de la sPCA (Spatial Principal Component Analysis) pour les femelles (à gauche) de la population de mouflons méditerranéens du massif du Caroux-Espinouse. Les scores des individus sont représentés par des carrés dont la taille est proportionnelle au score, de sorte que la différenciation maximale se situe entre les grands carrés noirs et les grands carrés blancs. La carte à droite représente les mêmes résultats sur lesquels ont été rajoutés les zones et années d'introductions de mouflons et l'origine des mouflons introduits lors de la création de la population. Les lignes rouges représentent les sentiers de randonnée, les lignes orange les pistes, et les lignes violettes les routes principales traversant la zone d'étude. L'échelle de gris indique l'altitude dans le massif (en mètres), et les zones vertes (non colorées) sont des zones fermées/forestières (ouvertes). D'après Portanier et al. (2017).

provenaient majoritairement de la réserve nationale de Cadarache, alors que ceux introduits au cœur de la RNCFS du Caroux-Espinouse provenaient de Tchécoslovaquie et du domaine de Chambord (Figure 6b). Ainsi, plus de 14 générations plus tard, les signatures génétiques de la première introduction sont toujours détectables chez les femelles, et elles représentent le principal facteur qui façonne leur structure génétique actuelle basée sur les microsatellites. Ces résultats montrent bien l'importance de prendre en compte par les gestionnaires les différences entre les sexes dans leurs comportements socio-spatiaux et leurs rôles dans les flux de gènes lors de la préparation de plans de (ré-)introductions d'individus afin de favoriser les échanges génétiques entre les individus introduits et d'origines différentes.

### **3.3.2 Les comportements sociaux et spatiaux des hôtes influencent-ils la distribution de leurs parasites ?**

Les flux de gènes sont d'une importance majeure pour le maintien de la diversité génétique et de l'hétérozygotie au sein des populations. Cela s'applique aussi bien aux populations hôtes qu'à leurs parasites, et joue un rôle majeur dans la co-évolution hôtes-parasites. L'environnement (e.g., rivière, autoroute) et le comportement socio-spatial de l'hôte (e.g., cas de nos mouflons) peuvent limiter les mouvements de l'hôte, et donc également la dispersion des parasites qu'ils hébergent. Dès lors, outre les informations obtenues sur la structure génétique de la population de parasites, l'étude des populations de parasites pourrait fournir indirectement des informations sur les mouvements de leurs hôtes.

Cependant, différents cas de figures peuvent être observés selon les parasites et leur cycle de vie. Lorsque le cycle d'un parasite fait intervenir plusieurs hôtes, parfois évoluant dans des habitats différents et avec des comportements socio-spatiaux différents, et que ces parasites ont des capacités de déplacement importantes (e.g., insectes volants) et aidés parfois par des facteurs extérieurs (e.g., vent), alors cela peut aboutir à différents flux de gènes entre l'hôte et ses parasites, avec une structure génétique moins marquée chez le parasite que chez son hôte (e.g., Keeney et al. 2009). A l'inverse, dans le cas des parasites avec des cycles monoxènes, parasitant une seule ou peu d'espèces, et ayant des capacités de déplacement propre nulles ou très faibles, on peut s'attendre à observer des structures génétiques fines. Parfois l'étude des parasites apporte des informations plus précises sur les déplacements des hôtes que les études génétiques portant sur les hôtes eux-mêmes (McCoy et al. 2005; Criscione et al. 2006), et il apparaît dès lors intéressant d'étudier simultanément les structures génétiques spatiales des hôtes et de leurs parasites.

Nous avons mis en évidence l'existence d'une structure génétique spatiale chez les mouflons du Caroux-Espinouse, notamment chez les femelles. Celle-ci résulterait en partie de l'histoire d'introduction des mouflons sur le site d'étude à l'origine de la population actuelle, du comportement philopatry marqué chez les femelles, ainsi que de l'influence du paysage sur les déplacements des animaux (Portanier et al. 2017, 2018). On peut dès lors s'attendre à ce que ces éléments à l'origine d'une structure génétique spatiale chez le mouflon structurent également la population de leurs parasites à cycle simple. Il est à noter aussi que les flux de gènes chez les mouflons semblent majoritairement assurés par les mâles au moment du rut. En se déplaçant pour se reproduire, les mâles dispersent également leurs parasites, mais cela ne dure que sur une période courte de l'année, et de ce fait, nous attendions un effet faible du rut sur les flux de gènes des parasites, avec une structure spatiale des parasites égale, voire plus fine, que celle de leur hôte. Pour étudier cela, nous avons choisi

comme modèle de parasite le strongle digestif *Haemonchus contortus*. Outre son importance médicale, ce parasite était un bon modèle pour notre étude du fait de sa spécificité vis-à-vis des ruminants et de son cycle monoxène.

Au cours de la saison de chasse 2011-2012, nous avons récupéré et analysé des caillottes de mouflons. Un total de 115 adultes d'*H. contortus* a été isolé et sélectionné, à partir de 43 caillottes (33 mâles et 10 femelles), avec un nombre moyen de 2,7 parasites par caillotte (min=1, max=7), et répartis sur l'ensemble de la zone d'étude (Figure 7). Afin d'étudier la structure génétique des *H. contortus*, nous avons amplifié 7 microsattellites, dont 5 ont pu être analysés. Contrairement à ce que nous attendions, leur analyse n'a montré aucune structure spatiale chez *H. contortus* à l'échelle du massif du Caroux-Espinouse (Portanier et al. 2019a).

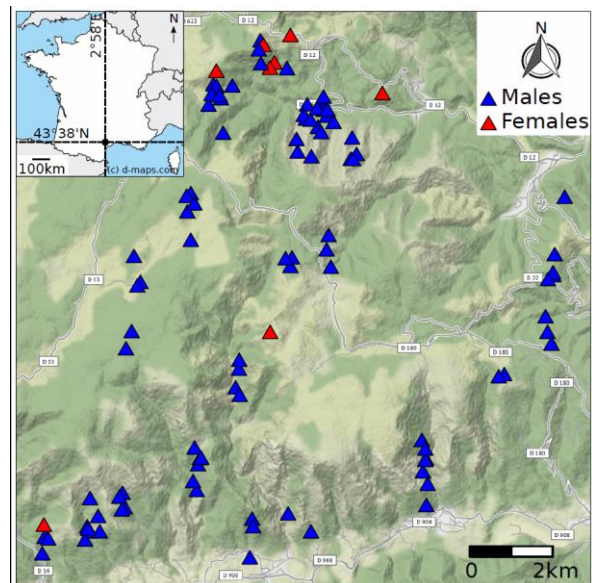


Figure 7: Répartition des individus *Haemonchus contortus* échantillonnés dans des caillottes de mouflons mâles (bleu) et femelles (rouge) tués à la chasse sur le site du massif du Caroux-Espinouse durant l'automne-hiver 2011-2012. Lorsque plusieurs parasites ont été échantillonnés dans la caillotte d'un même mouflon, un bruit aléatoire a été appliqué à sa localisation (Portanier et al., 2019a).

L'absence de détection de structure génétique spatiale peut s'expliquer par des flux de gènes du parasite *H. contortus* importants, bien que les mouvements de son hôte soient limités. Les parasites ont une phase patente pouvant atteindre quelques mois au cours desquels ils vont contaminer tous les environnements fréquentés par leur hôte via l'élimination d'œufs avec les fèces. De plus, ces stades libres du parasite vont eux-mêmes pouvoir persister plusieurs mois dans l'environnement avant d'être ingérés par un autre hôte potentiel. Ces contaminations persistantes de l'environnement, et le fait que les hôtes n'aient pas besoin d'être en contact direct entre eux pour se contaminer, mais juste de partager des zones d'alimentation, peuvent suffire pour permettre la contamination de proche en proche des animaux ou également au moment de leurs dispersions natales et de reproduction, aboutissant à un brassage génétique important chez leurs *H. contortus*. Il convient aussi de noter qu'un autre hôte potentiel d'*H. contortus*, le chevreuil *Capreolus capreolus*, est présent à faible densité sur le site d'étude et de ce fait, peut participer à la dispersion du parasite. Enfin, on ne peut exclure des problèmes méthodologiques avec par exemple un manque de puissance statistique dû au faible nombre de microsattellites exploitables, ou bien encore du fait que les parasites provenaient majoritairement de mouflons mâles réalisant plus de déplacements que les femelles.



## 4 PARASITISME ET RISQUE PARASITAIRE DANS UN ENVIRONNEMENT HETEROGENE ET CHANGEANT

---

### 4.1 Etude de l'hétérogénéité du parasitisme

L'égalité n'est clairement pas une notion qui s'applique aux êtres vivants face aux parasites. Des individus exposés aux mêmes sources de contamination (ex : un troupeau de moutons sur une pâture) présenteront une hétérogénéité forte d'infestation par les parasites, avec généralement une distribution qualifiée de « sur dispersée » ou agrégée : la majorité des individus présente des niveaux de contamination peu élevés, et le reste des animaux, des niveaux parfois très élevés. Parmi les facteurs pouvant expliquer ces différences entre individus, on retrouve par exemple des mécanismes écologiques et éthologiques pouvant modifier la rencontre entre l'hôte et le parasite, et l'infestation par le parasite (ex : alimentation dans des zones fortement contaminées, sélection des zones d'alimentation ou de plantes). Des infestations expérimentales ont de plus permis de montrer des hétérogénéités liées aux individus dans l'installation, le développement, la fécondité et la survie des parasites, démontrant une hétérogénéité dans la résistance des hôtes aux parasites et de leur rôle dans la contamination de l'environnement (Jacquet et al. 2009).

#### 4.1.1 Une résistance des hôtes qui varie au cours de leur vie

L'identification des différents facteurs influençant la résistance des hôtes et/ou l'élimination de propagules de parasites (ex : œufs, larves) dans l'environnement sont des prérequis indispensables pour comprendre la dynamique des relations hôte-pathogène et ses conséquences sur la dynamique des populations hôte. L'évaluation de la résistance aux parasites passe par différentes méthodes et notamment par des mesures d'un phénotype ou la recherche de marqueurs génétiques. L'un des principaux phénotypes mesurés pour l'évaluation du parasitisme interne par les macro- et micro-parasites est l'excrétion en œufs de parasites dans les fèces. Cette méthode a l'avantage de permettre des mesures sur du matériel facile à collecter, sans être trop invasif sur des animaux vivants, et de ce fait est particulièrement privilégiée chez des espèces domestiques et sauvages.

Les suivis des populations de mouflons dans le Caroux-Espinouse (captures au printemps-début d'été) et de chevreuils à Trois Fontaines (Marne) et Chizé (Deux-Sèvres ; captures en janvier-février principalement) ont permis d'identifier des caractéristiques des individus en lien avec le niveau d'élimination des propagules. Les helminthes (et notamment les strongles digestifs) et les coccidies du genre *Eimeria* sont les groupes de parasites les plus fréquemment et abondamment détectés chez les ongulés sauvages suivis.

On retrouve généralement des évolutions du niveau de l'excrétion en propagules de parasites avec l'âge des individus, avec les niveaux les plus faibles d'excrétion chez les animaux adultes par rapport aux animaux jeunes et âgés, comme nous avons pu le voir chez le mouflon et/ou le chevreuil (Cheynel et al. 2017; Portanier et al. 2019b; Bourgoïn et al. 2021c). L'âge serait un proxy du statut immunitaire des individus. Les individus jeunes ont un système immunitaire naïf qui nécessite parfois plusieurs mois de contact avec les parasites avant d'être capable de limiter l'installation, le développement et la fécondité des parasites (e.g., McRae et al. 2015). De ce fait, une proportion élevée des parasites ingérés par des individus pas ou peu immunisés se développera en parasites adultes qui

pourront survivre longtemps chez l'hôte et pondre abondamment. Une fois une réponse immunitaire acquise, les hôtes sont plus à même de maîtriser les infestations et la ponte des parasites (voir Figure 8 pour nos résultats chez le mouflon)(Bourgoin et al. 2021c), au moins en ce qui concerne les espèces de parasites qui n'échappent pas complètement aux défenses immunitaires de l'hôte. Cependant, chez les individus âgés, une dégradation de diverses fonctions, dont la capacité des individus à monter une réponse immunitaire efficace (« immunosenescence ») peut être observée. Chez les chevreuils, on note une augmentation des marqueurs de l'inflammation et une baisse de la réponse immunitaire adaptative avec l'âge, tandis que la charge parasitaire augmente (Cheynel et al. 2017).

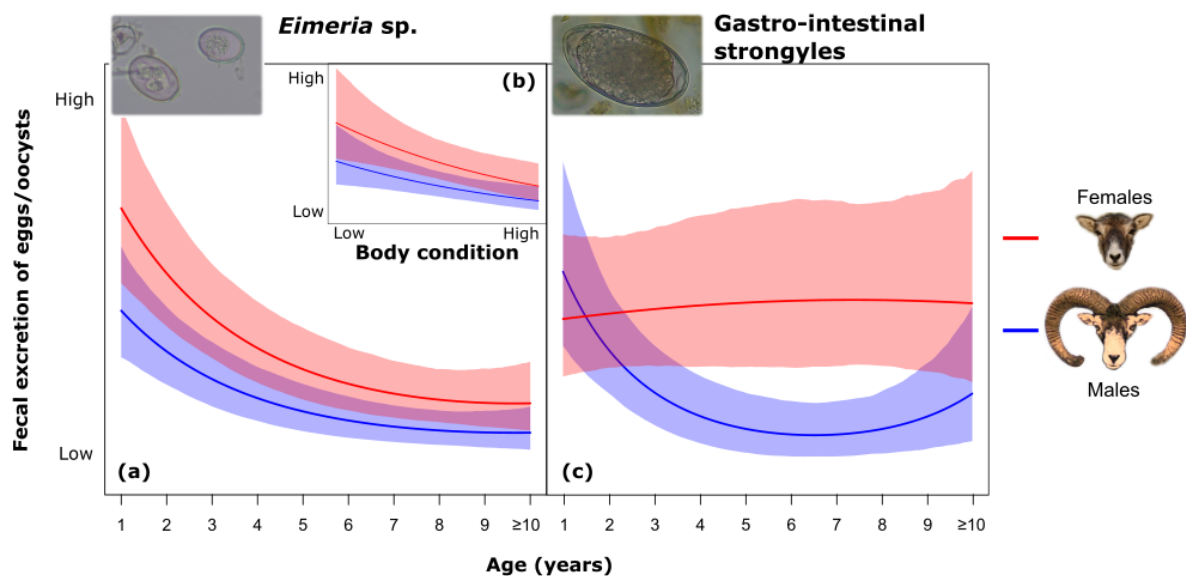


Figure 8 : Valeurs prédites de l'excrétion fécale en oocystes d'*Eimeria* spp. en fonction (a) de l'âge et (b) de la condition corporelle, et (c) en œufs de strongles gastro-intestinaux en fonction de l'âge des mouflons mâles et femelles dans le Caroux-Espinouse au printemps (Bourgoin et al. 2021c).

Des différences d'excrétion de propagules entre les sexes sont régulièrement rapportées chez les espèces de mammifères, avec généralement une charge parasitaire plus élevée chez les mâles que chez les femelles (Poulin 1996; Klein 2004). On pense que cette différence entre les sexes serait la conséquence de différences dans les réponses immunitaires entre les sexes, résultant d'effets directs (c'est-à-dire liés à des gènes situés sur les chromosomes X ou Y) et indirects (par exemple, les hormones sexuelles) liés au sexe, mais aussi à des probabilités d'exposition différentes aux agents pathogènes (Klein 2000; Markle and Fish 2014).

Nos résultats montrent des niveaux de parasitisme plus élevés chez les mâles que les femelles chez les mouflons (mais voir plus bas l'explication pour les strongles digestifs ; Figure 8a et c) et les chevreuils pour certains parasites, avec des différences qui tendent à s'accroître avec l'âge chez les chevreuils âgés (Cheynel et al. 2017; Bourgoin et al. 2021c). En parallèle, on note une baisse des neutrophiles avec l'âge, un niveau plus faible d'éosinophiles, et des valeurs plus élevées des marqueurs de l'inflammation chez les mâles que chez les femelles de chevreuils, qui pourraient expliquer des différences du statut sanitaire et de la survie entre les sexes (Cheynel et al. 2017).

La susceptibilité des animaux aux parasites peut également augmenter considérablement

pendant les périodes de reproduction en raison de divers facteurs tels que l'augmentation des hormones immunosuppressives, le stress et un bilan énergétique négatif (Connan 1976; Hayward 2013). Les femelles éliminent donc généralement plus d'œufs de parasites dans leurs fèces pendant la période de fin de gestation et de lactation, tant chez les espèces domestiques (Dunsmore 1965) que chez les espèces sauvages (Wilson et al. 2004), par rapport aux femelles non reproductrices. Ce « *peri-parturient rise* » est bien décrit chez les petits ruminants comme les ovins (e.g., Clutton-Brock and Pemberton 2004; Taylor et al. 2016 p. 201). Nous avons montré chez le mouflon dans le Caroux-Espinouse une baisse de l'excrétion fécale en œufs de strongles digestifs chez les mâles, notamment durant les premières années de vie, tandis que les femelles gardaient un niveau d'excrétion stable et élevé au cours de leur vie (Figure 8c). Les captures et mesures parasitaires ayant lieu au printemps (pendant et après la période de mise bas), ces différences entre mâles et femelles s'expliquent en grande partie par l'investissement des femelles dans la reproduction. En effet, plus de 90% des femelles adultes (i.e.,  $\geq 2$  ans) donnent naissance à un jeune, et nous avons montré que les femelles qui élèvent un jeune ont un niveau d'excrétion parasitaire plus élevé que celles non suivies (Bourgoin et al. 2021c).

#### 4.1.2 « Né avec une cuillère en argent dans la bouche » : une expression valable pour les animaux et leurs relations avec les parasites ?

##### 4.1.2.1 Avoir les bons gènes

Nous avons vu que des caractéristiques individuelles telles que l'âge ou le sexe ont des conséquences sur les relations hôte-parasites. Cependant, ces caractéristiques n'expliquent qu'en partie l'hétérogénéité du parasitisme au sein d'une population puisque même en considérant des lots homogènes, une hétérogénéité persiste.

Comme évoqué précédemment, l'hétérogénéité de résistance aux parasites résulte en partie de l'expression et de la régulation de nombreux gènes, dont l'identité, les interactions et les rôles ne sont pas encore élucidés. Parmi ces gènes, on retrouve notamment ceux associés à la fonction immunitaire, comme e.g., ceux du Complexe Majeur d'Histocompatibilité (CMH), de l'Interféron gamma ou des récepteurs de type Toll (e.g., Jacquet et al. 2009). La résistance aux parasites présente un certain degré d'héritabilité, même s'il reste modéré ( $0,2 < h^2 < 0,4$ ). De part leurs conséquences sur la valeur sélective de leurs hôtes, les parasites exercent une pression de sélection sur leurs hôtes (plus ou moins forte selon les parasites, la population d'hôte(s) et les conditions environnementales). Alors que chez les animaux domestiques, la sélection génétique des individus est principalement tournée vers le niveau et la qualité de production, et que la pression parasitaire est maintenue à un niveau compatible avec la santé et la production des animaux souvent à l'aide de traitements antiparasitaires, les populations animales sauvages ne sont soumises qu'aux pressions de leur environnement, dont celles des agents pathogènes (cependant la chasse, notamment sélective, peut créer un biais de sélection, surtout si la théorie de la sélection sexuelle médiée par les parasites se vérifie (Hamilton and Zuk 1982); voir partie 6.1 dans les Perspectives). Elles représentent donc des modèles particulièrement intéressants pour étudier les mécanismes génétiques de résistance aux parasites.

Lors de sa thèse, E. Portanier a utilisé le mouflon du Caroux-Espinouse comme modèle pour étudier les liens entre la diversité génétique neutre (microsatellites) et du gène du DRB1 sur la résistance aux parasites (Portanier et al. 2019b). Nous avons ainsi observé une relation quadratique

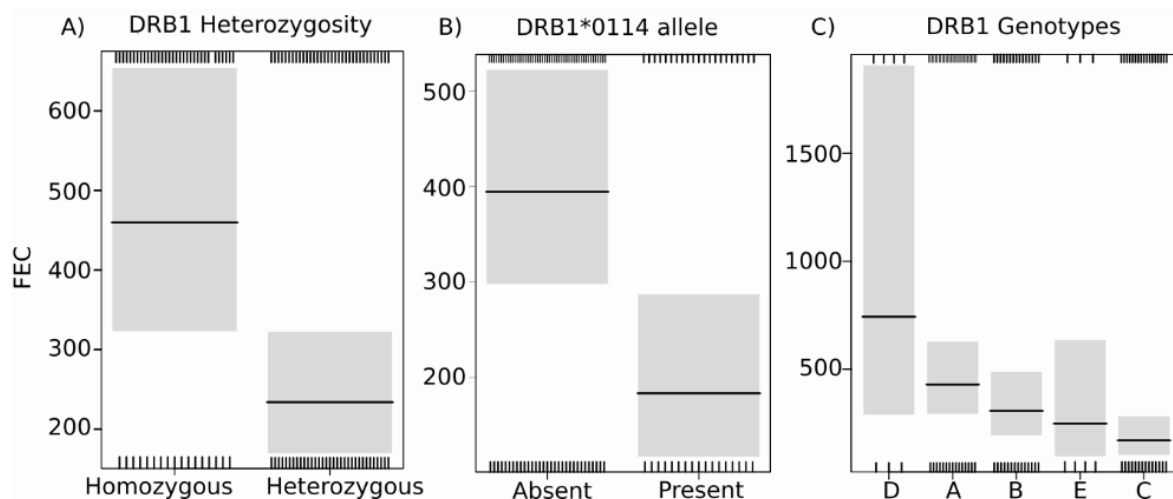


Figure 9 : Valeurs prédites d'excrétion fécale en œufs de strongles gastro-intestinaux (FEC = fecal egg count) en fonction A) du statut homo- ou hétérozygote au DRB1, B) de la présence de l'allèle DRB1\*0114 et C) du génotype au DRB1 porté par l'individu (Portanier et al., 2019).

avec l'hétérozygotie ; les individus ayant une hétérozygotie intermédiaire étant les moins parasités par les strongles gastro-intestinaux. Ce résultat va dans le sens d'un compromis entre consanguinité et croisements délétères pour la descendance (*optimal outbreeding theory*, Bateson 1983). Nous avons également montré que le statut hétérozygote et la présence d'allèles spécifiques au gène DRB1 du CMH sont liés à la résistance aux strongles gastro-intestinaux (Figure 9) suggérant l'intervention de plusieurs mécanismes de diversité génétique au CMH dans la résistance (avantage aux hétérozygotes, avantage aux allèles rares et/ou sélection fluctuante). Ces résultats confirment l'importance de maintenir de la diversité génétique au sein des populations, entre autres, pour leur santé.

Ainsi, des différences majeures dans la résistance aux parasites déterminées génétiquement existent entre individus dès la naissance. Cependant, de nombreux autres facteurs, liés e.g., à l'environnement et à la pression parasitaire, interviennent dans les différences spatio-temporelles observées du parasitisme et de ses effets négatifs sur l'hôte.

#### 4.1.2.2 Importance de l'habitat et des ressources alimentaires sur les relations hôte - parasites

L'abondance et la qualité des ressources varient dans le temps et dans l'espace dans les milieux naturels. Ainsi, P. Marchand a montré l'importance de certaines caractéristiques de l'habitat sur la masse corporelle des mouflons (Marchand et al. 2014b). Ces caractéristiques (abondance d'habitats ouverts, diversité des expositions et pente moyenne) seraient liées à l'abondance des ressources et à leur répartition spatiale. Or, comme le développement et le maintien de réponses immunitaires efficaces sont coûteux en énergie, le manque de ressources alimentaires de qualité peut conduire à des compromis dans l'allocation des ressources entre différentes fonctions de l'organisme, comme par exemple l'immunité (Lochmiller and Deerenberg 2000; Beldomenico et al. 2008). Dès lors, des animaux en mauvaise condition corporelle seraient moins à même de lutter contre les parasites, comme le montrent les relations négatives entre l'excrétion de propagules de parasites et la condition corporelle que nous avons observées chez le mouflon du Caroux-Espinouse, notamment avec les *Eimeria* sp. (Figure 8b)(Bourgoin et al. 2021c) et chez les chevreuils de Chizé et de Trois Fontaines (Cheynel et al.

2017). Chez ces derniers, nous avons montré également des différences entre les 2 populations pour différents marqueurs de l'immunité mesurés et dans leur évolution avec l'âge (e.g., investissement dans la réponse humorale adaptative plus marqué à Chizé qu'à Trois Fontaines), qui pourraient s'expliquer en partie par les différences de disponibilité en ressources entre les 2 sites (ressources plus limitantes à Chizé) (Cheynel et al. 2017).

Outre l'influence de la qualité et de la quantité des ressources sur les capacités immunitaires de l'hôte, il est important aussi de considérer les conséquences négatives des parasites sur leur hôte (e.g., spoliation, dégâts tissulaires, baisse de la prise alimentaire) pouvant affecter leur condition physiologique. Nous avons souhaité évaluer les effets du parasitisme sur la condition des individus via les relations avec la condition corporelle mais aussi des marqueurs sanguins ; marqueurs plus fins et précoces que la masse corporelle des effets négatifs du parasitisme sur l'hôte. Nous avons pu observer des relations négatives entre le parasitisme et la masse corporelle et les paramètres sanguins (hématocrite, créatinine et fructosamine) des chevreuils. Ces relations négatives sont d'autant plus marquées à Chizé, où l'habitat est plus pauvre qu'à Trois Fontaines, lors de mauvaises années et chez les chevreuils sénescents que chez les adultes (Jégo et al. 2014a), ce qui expliquerait en partie la décroissance de paramètres sanguins chez les animaux âgés (Jégo et al. 2014b). Bien qu'il soit difficile de déterminer en milieu naturel le rôle respectif des ressources et des parasites sur la condition physiologique et la résistance de l'hôte aux parasites, ces résultats semblent conforter l'idée qu'un cercle vicieux entre le parasitisme et la résistance de l'hôte peut s'installer, notamment lorsque les conditions environnementales sont défavorables pour l'hôte et/ou très favorables aux parasites (Beldomenico et al. 2008).

#### *4.1.2.3 De l'importance de naître sous une bonne étoile : effets cohortes, effets maternels et parasitisme*

Les individus jeunes, notamment durant leur première année de vie, ont une survie et un développement qui dépendent fortement des conditions environnementales rencontrées au début de leur vie (effets cohortes) et de l'investissement maternel (effets maternels) (Boonstra and Hochachka 1997; Lindström 1999; Gaillard et al. 2003). Des effets maternels interviennent lorsque le phénotype de la mère (ex : âge, masse corporelle, taille de portée) influence celui de son jeune (ex : masse corporelle), en plus des effets liés aux gènes transmis. Les variations dans les traits d'histoire de vie observées entre les cohortes (i.e., les individus nés la même année) s'expliquent principalement par les conditions environnementales, au sens large du terme, rencontrées (ex : conditions météorologiques, densité de population, quantité de nourriture). Parmi les traits du jeune influencés par ces effets maternels et cohortes, on retrouve l'immunocompétence du jeune, qui dépend par exemple du transferts d'anticorps de la mère au jeune via le colostrum dans ses premiers heures/jours de vie. Dans une étude sur le mouton de Soay, les auteurs ont notamment montré que les agneaux nés seuls et de mères d'âge moyen excrétaient moins de propagules de parasites que lors de naissance multiple et/ou avec une mère jeune ou âgée, et que cette tendance persistait lorsque l'individu devenait adulte (Hayward et al. 2010).

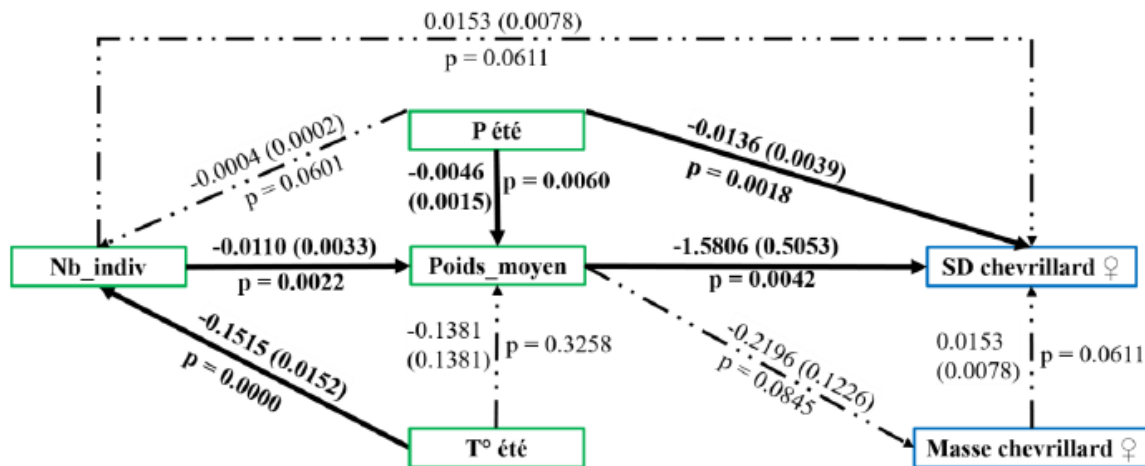


Figure 10 : Représentation de l'analyse des chemins montrant l'influence (coefficients  $\pm$  erreur standard) des effets cohorte (rectangles verts) sur la masse corporelle et le parasitisme par les strongles digestifs des chevrellards à Trois-Fontaines (rectangles bleus) (Ricoux et al. en cours; Ricoux 2019).

Nb\_indiv : densité de population ; T° été : température moyenne estivale ; P été : précipitation cumulée estivale ; Poids moyen : poids moyen des chevrellards de l'année ; SD : œufs de strongles digestifs

A partir des données de suivi des faons de chevrellards de Trois-Fontaines, M-S Ricoux, étudiante en master 2, a étudié les influences des effets cohortes et maternels sur l'excrétion parasitaire du chevrellard capturé en hiver avec des analyses de chemins (Ricoux 2019; Ricoux et al. en cours). Des effets maternels sur le parasitisme sont retrouvés chez les chevrellards avec un effet significatif (indices de Shannon et excrétion en œufs de trichures chez les chevrellards) ou une tendance montrant une augmentation du parasitisme des chevrellards avec un âge plus important de la mère. Nous n'avons pas pu tester des effets de la taille de portée du fait de leur faible variabilité à Trois-Fontaines. Les effets environnementaux influencent notamment les excrétions en œufs de strongles digestifs et en larves de Protostrongles. On retrouve des effets des conditions environnementales (précipitations, températures, densité de chevrellards) sur le poids moyen des chevrellards (proxi de la qualité de l'année), et plus le poids moyen des chevrellards augmente (et donc la qualité de l'année) plus la quantité d'œufs de strongles diminue dans les fèces des chevrellards (Figure 10). On retrouve une corrélation positive entre le nombre de larves de Protostrongles chez les chevrellards et les précipitations estivales (ces parasites font intervenir des gastéropodes terrestres en tant qu'hôtes intermédiaires). Ces effets liés aux conditions environnementales proviennent à la fois de l'abondance et de la qualité des ressources alimentaires, qui impactent l'immunocompétence des jeunes, ainsi que sur la survie et le développement des parasites.

#### 4.2 Effets de l'environnement (mais pas que !) sur les parasites – facteurs spatio-temporels du risque parasitaire

La plupart des espèces de parasites ont au cours de leur cycle de vie une phase de vie libre dans l'environnement. Cette phase peut être assez courte (quelques jours) avant de trouver un autre hôte intermédiaire ou définitif et minoritaire dans la vie du parasite, ou au contraire, très longue et majoritaire dans la vie du parasite (ex : tiques, insectes volants parasites). Alors que les conditions environnementales et la disponibilité en ressources alimentaires rencontrées lors de la phase de vie

parasitaire sont relativement stables et prévisibles, notamment pour les endo- et méso-parasites<sup>1</sup> (ex : température et pH dans la caillette d'un ruminant), les stades libres des parasites sont exposés à des conditions environnementales fluctuantes. Les conditions environnementales (température et humidité notamment) jouent un rôle majeur sur le développement et la survie des formes libres des parasites ou des hôtes intermédiaires poïkilothermes. Chaque espèce possède une niche écologique propre avec, par exemple, un spectre d'hôtes plus ou moins large pour sa phase parasitaire (parasites spécialistes vs généralistes ; voir partie 5.3) et des intervalles de température et d'humidité optimales pour son développement, sa survie et son activité lors des phases libres (e.g., O'Connor et al. 2006). Ceci explique en partie la distribution géographique historique des espèces de parasites, mais aussi les évolutions observées. En effet, les changements globaux (e.g., réchauffement climatique, modifications de l'habitat, perte de biodiversité, modifications de la distribution des espèces, ...) sont susceptibles de modifier les relations hôtes-parasites, de part les actions variées directes et indirectes qu'ils peuvent avoir sur l'hôte, les parasites et l'environnement. De nombreuses études, rétrospectives ou prédictives, portent sur les modifications de prévalence et de distribution des parasites et des maladies transmises par des vecteurs (ex : tiques, culicoïdes, ...), et sur les facteurs impliqués dans ces changements. Parmi ces facteurs, on retrouve notamment les facteurs humains (ex : nombreux déplacements d'humains et d'animaux), les modifications de l'environnement (ex : fragmentation de l'habitat, pollution), les changements climatiques et l'évolution des populations hôtes domestiques et sauvages (Harrus and Baneth 2005). Par exemple, lorsque les personnes et les animaux se déplacent, ils emmènent avec eux l'ensemble des micro- et macro-organismes qu'ils hébergent et les disséminent. Ainsi, des espèces telles que *Dicrocoelium dendriticum* et *Echinococcus multilocularis* ont été introduites au Canada avec l'importation d'animaux domestiques, où elles ont trouvé des hôtes et des conditions environnementales permettant de réaliser leur cycle localement (Gesby et al. 2013; van Paridon et al. 2017).

Afin de mieux connaître les variations du risque parasitaire et les facteurs l'influençant, nous avons mis en place des études comparatives inter-populations ainsi que des suivis temporels intra-populations. Ces étapes constituent des prérequis importants pour comprendre la distribution des espèces de parasites et leurs potentielles évolutions, mais aussi, dans un deuxième temps, pour identifier des situations contrastées permettant de travailler sur les relations hôtes-parasites et notamment, les conséquences du parasitisme sur la dynamique des populations hôtes.

#### 4.2.1 Comparaisons du parasitisme entre populations

Les études développées ont porté sur des populations d'ongulés de plaine et de montagne, et sur des endo- et des ectoparasites, en France et au Canada.

##### 4.2.1.1 Cas des strongles gastro-intestinaux

Plusieurs études ont été mises en place ces dernières années afin de déterminer les communautés de strongles, ou nématobiome, et leurs variations, dans plusieurs populations d'une même espèce hôte. Parmi ces projets, nous avons étudié le parasitisme dans des populations de

---

<sup>1</sup> Les endo- et méso-parasites sont localisés à l'intérieur de leur hôte (par opposition aux ectoparasites restant en surface de l'hôte et en contact direct avec le milieu extérieur). Un parasite est qualifié de mésoparasite lorsqu'il se localise dans un organe de son hôte qui communique avec le milieu extérieur (ex : appareils digestif et respiratoire), contrairement aux endoparasites (ex : appareil circulatoire).

chevreuils en France (Beaumelle et al. 2021) et des populations de mouflons d'Amérique (*Ovis canadensis*) dans l'ouest canadien, en collaboration avec des collègues de l'université de Calgary.

L'étude du parasitisme par les endoparasites peut se faire par des analyses coproscopiques, avec l'identification et la quantification des propagules, tels que des œufs ou des larves. Cependant, bien que la réalisation des prélèvements et leur analyse soient relativement faciles, l'interprétation des résultats reste limitée et délicate. En effet, de nombreux facteurs liés à l'individu hôte et aux parasites sont à l'origine de variations parfois importantes de l'excrétion des propagules, ne permettant souvent pas d'évaluer la charge en parasites des animaux. De plus, le niveau d'identification taxonomique des éléments retrouvés en coproscopie est souvent grossier, même si la coproculture permet d'améliorer le niveau d'identification. Seule l'autopsie d'animaux permet de quantifier et d'identifier précisément les espèces présentes, mais cette méthode comporte de nombreuses limites (coûteuse en temps, expertise nécessaire pour l'identification des espèces, nombre de cadavres accessibles souvent limité, suivi longitudinal des individus impossible, ...). Nous avons décidé d'adapter aux ongulés sauvages une méthode initialement développée à l'université de Calgary chez les bovins, puis adaptée aux ovins et bisons, permettant d'identifier semi-quantitativement les strongles retrouvés dans les fèces des animaux (Avramenko et al. 2015, 2018; Redman et al. 2019). Cette méthode, comparable à celle employée pour l'étude du microbiome, est basée sur le séquençage haut-débit du gène de l'ITS-2 des strongles.

Les résultats de notre étude sur les parasites des chevreuils seront développés dans la partie 5.3, où nous développons davantage la problématique des interactions avec la faune domestique et ses conséquences, puisqu'il s'agissait de l'objectif principal de cette étude. Nous prendrons ici comme illustration les résultats de l'étude sur le mouflon d'Amérique au Canada (Figure 11), pour lequel nous souhaitons identifier les communautés de strongles et leurs variations, et notamment évaluer la présence du parasite *Haemonchus contortus* (article en cours)(Bourgoin et al. 2021b). Ce strongle, pathogène majeur des petits ruminants, s'est implanté, puis fortement développé, ces 20 dernières années dans les élevages de moutons domestiques dans l'ouest canadien et pourrait contaminer des espèces d'ongulés sauvages.

Des prélèvements de fèces provenant de plusieurs individus ont été réalisés dans 13 populations de mouflons dans l'ouest canadien entre mai et début juillet 2017. Nous avons isolé, quantifié puis cultivé pendant 48h les œufs de strongles digestifs présents. Nous avons ensuite extrait l'ADN des parasites puis séquencé le gène de l'ITS-2. Les séquences obtenues ont été comparées aux séquences disponibles sur GenBank afin d'identifier les espèces de parasites présentes.



Figure 11: Mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*) à Waterton National Park, ALberta (Photo: G Bourgoin).



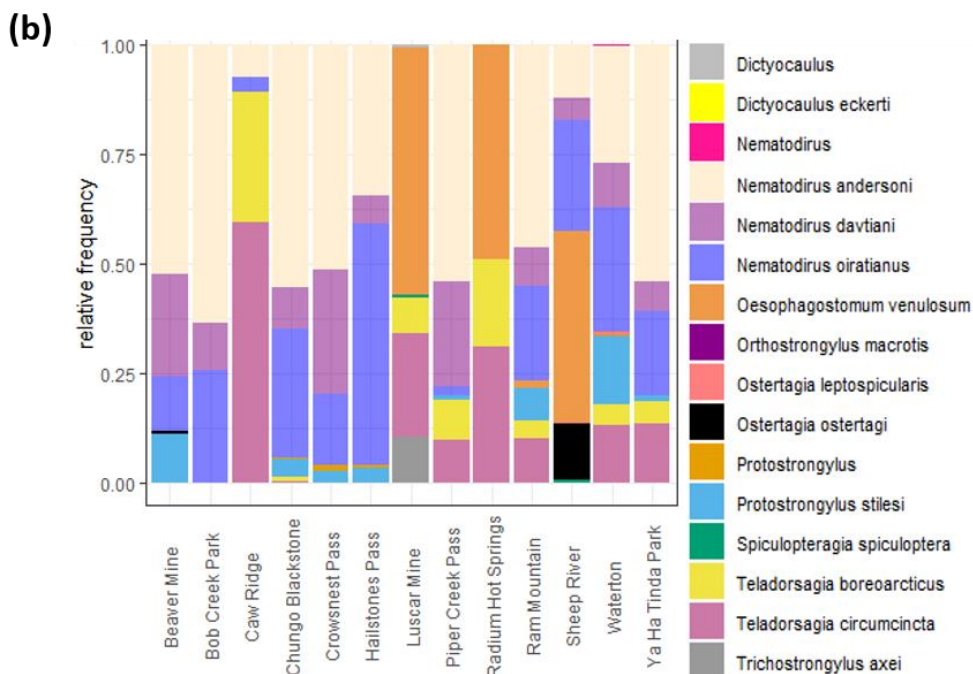
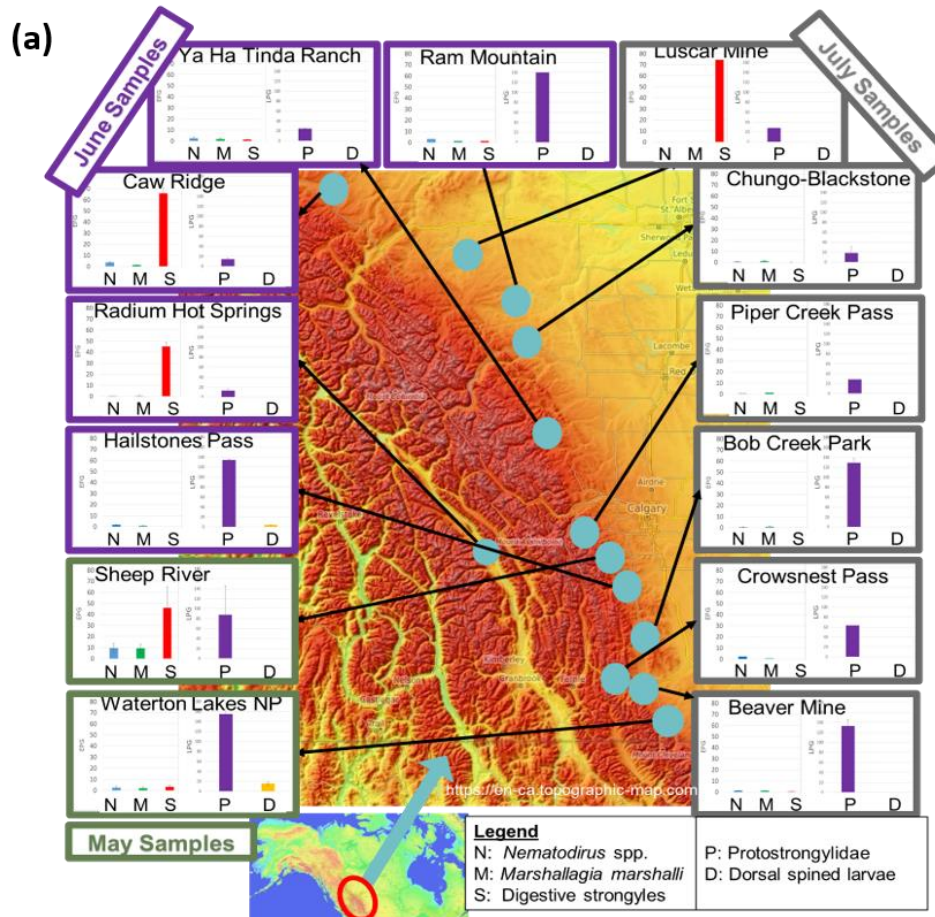


Figure 12: Présentation (a) de la localisation géographiques des 13 populations de mouflons d'Amérique échantillonnées et des résultats de comptages d'œufs et de larves par examen de mélange des fèces pour chacune des populations et (b) des compositions en espèces de strongles digestifs et respiratoires par population obtenues par séquençage haut-débit de l'ITS-2 (*Marshallagia marshalli* non inclus) (Bourgoin et al. 2021b).

Des œufs de *Nematodirus* spp. et de *Marshallagia marshalli* ont été retrouvés en faible quantité dans la plupart des populations de mouflons d'Amérique. Les infestations par les strongles digestifs sont peu importantes, sauf dans 4 populations (Figure 12a), sans que nous ayons pu trouver d'explications pour le moment. Parmi les espèces de strongles gastro-intestinaux majoritairement retrouvés et ayant pu être identifiées, on retrouve, outre *Marshallagia marshalli*, *Nematodirus davtiani*, *N. oiratianus*, *Oesophagostomum venulosum*, *Ostertagia* sp., *Teladorsagia circumcincta* (Figure 12b). Certaines séquences n'ont cependant pas pu être identifiées du fait de l'absence de séquences d'ITS-2 de référence disponibles. On note également la présence d'*Ostertagia ostertagii* dans 2 populations, et notamment à Sheep River où les mouflons sont en contact avec des bovins en extensif.

La méthode d'analyse du nématobiome nous permet d'évaluer la diversité parasitaire de manière semi-quantitative au sein de populations d'ongulés sauvages, à partir de simples prélèvements de fèces. Il conviendra d'accroître la base de données des séquences de référence pour les espèces de strongles présentes dans la faune sauvage (mouflon d'Amérique, et voir aussi 5.3 pour les résultats chez les chevreuils) afin d'améliorer le niveau d'identification des espèces.

#### 4.2.1.2 Hétérogénéité du risque vectoriel par les tiques

Les tiques constituent une menace majeure pour la santé humaine et animale, car elles sont l'un des plus importants vecteurs d'agents pathogènes tant pour l'homme que pour les animaux sauvages et domestiques. Elles ont un cycle de vie comportant 3 stades, avec une phase de vie parasitaire courte (quelques jours) à chacun des stades, avant de retourner dans le milieu extérieur pour y muer ou pondre. Lorsque les conditions environnementales sont favorables, les nouveaux stades qui se sont développés dans l'environnement se mettent à l'affût du passage d'un hôte à proximité, e.g., en



Figure 13 : Tiques à l'affût d'un hôte (photo de gauche) et en train de monter le long du pantalon d'une personne (entourées par des cercles blancs ; photo de gauche) (Photos : J Appolinaire ; ONCFS/OFB).

montant à l'extrémité de brins d'herbe (Figure 13). Les phases de vie libre sont beaucoup plus longues que le temps passé sur les animaux et par conséquent, la réalisation du cycle et sa durée sont très fortement influencées par les conditions de température et d'humidité rencontrées par les tiques. Les changements climatiques ont des effets marqués sur les arthropodes vecteurs, avec des effets sur la dynamique de population, des extensions de l'aire de distribution et des périodes d'activité étendues (e.g., Ogden and Lindsay 2016).



Figure 14: Photos de tiques sur des isards capturés au niveau des aines et aisselles (photo de gauche) et des oreilles (photo de droite) sur le site du pic du Bazès (Hautes-Pyrénées) (Photos : J Appolinaire ; ONCFS/OFB).

Les faibles températures représentent une limite pour la survie, le développement et l'activité des stades libres des parasites. L'augmentation des températures moyennes au cours des dernières décennies a globalement permis une augmentation de la survie, de la reproduction, de la vitesse de développement, de la durée des périodes favorables, et donc un accroissement des populations de parasites ayant une phase libre (Dantas-Torres 2015). Des zones géographiques dont les conditions climatiques ne permettaient jusque-là pas la survie et le développement de parasites malgré la présence d'hôtes potentiels, leur offrent maintenant des conditions plus favorables. C'est ce qui explique en partie les extensions latitudinales et altitudinales des aires de distribution de certains parasites, dont la tique *Ixodes ricinus*. Par exemple, en Suède, sa densité a augmenté dans les zones où elle était déjà présente (Sud et centre de la Suède) et elle s'est implantée dans de nouvelles zones plus au nord au cours des 30 dernières années (Lindgren et al. 2000; Jaenson et al. 2012). Cette évolution s'explique à la fois par des conditions climatiques plus favorables (hivers plus doux, printemps et automnes plus longs), et par une augmentation de la densité de chevreuils. Les conditions climatiques deviennent également moins défavorables aux tiques aux altitudes élevées. Ainsi, en République Tchèque, le suivi météorologique a montré une élévation moyenne de 1,4° C à une altitude de 1000 m entre 1960 et 2005, ce qui s'est traduit par une montée en altitude de la limite de l'aire de répartition de la tique *Ixodes ricinus* de 800 m à 1100 m d'altitude (Materna et al. 2008). Les zones de montagne sont des zones majeures pour le suivi des conséquences des changements climatiques sur le risque parasitaire et vectoriel, aussi bien pour les animaux sauvages et domestiques que l'homme.

En collaboration avec l'Office Français de la Biodiversité, nous avons mis en place des suivis des tiques dans plusieurs sites d'étude de montagne (Figure 15), afin d'évaluer dans un premier temps l'abondance et les espèces de tiques, ainsi que les agents pathogènes qu'elles portent. Les tiques sont comptées sur 3 zones du corps sur les animaux capturés : la tête avec les oreilles, l'aîne et les aisselles

(Figure 14). Des échantillonnages aléatoires de tiques ont aussi été réalisés afin de déterminer les espèces de tiques parasitant les ongulés sauvages sur chaque site ainsi que les agents pathogènes dont elles sont porteuses.

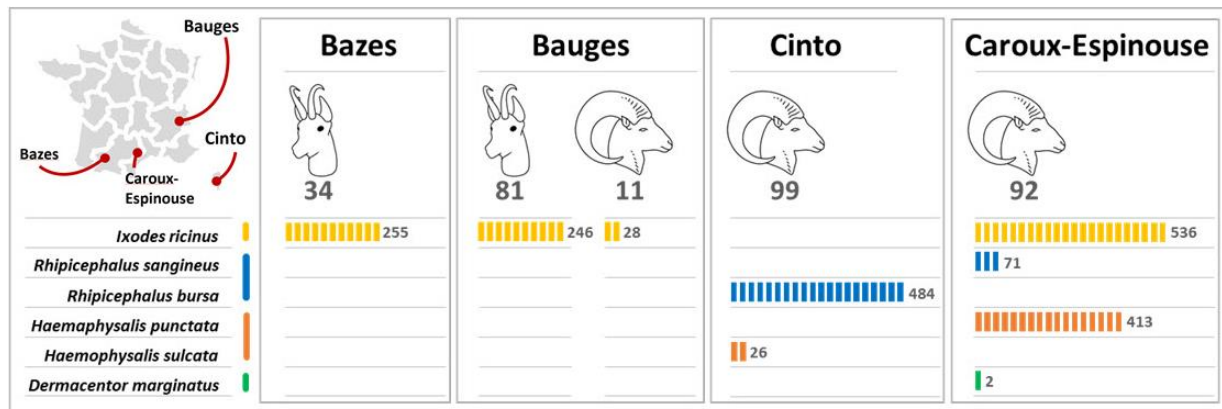


Figure 15 : Localisation géographique des différents sites d'étude en zone de montagne pour le suivi des infestations par les tiques(en haut à gauche) et nombre et espèces de tiques collectées par site et espèce hôte (Schéma : L. Zenner ; Habib et al., 2019).

Il ressort de ce suivi une forte disparité en abondance et en espèces de tiques entre les sites. Sur le site des Bauges (Savoie, Alpes), les tiques sont retrouvées occasionnellement sur les animaux et en faible nombre, tandis que dans le Caroux-Espinouse (Hérault), le pic du Bazès (Hautes-Pyrénées) et à Cinto (Haute-Corse), elles sont bien plus nombreuses (Tableau 2). Des différences importantes ressortent aussi sur les espèces de tiques fixées sur les animaux et échantillonnées (Figure 15). Sur les sites ayant un climat typiquement de haute montagne, on retrouve uniquement la tique *Ixodes ricinus*. Ceci s'explique par la niche écologique de cette espèce qui est peu thermophile et très hygrophile. De ce fait, elle est très présente en France, à l'exception des zones chaudes et sèches (pourtour méditerranéen) et aux altitudes élevées. Alors que la littérature décrit une limite altitudinale de présence d'*I. ricinus* autour de 1300-1500 m (Pérez-Eid 2007), le suivi des tiques dans l'environnement mis en place sur le pic du Bazès a montré une présence importante d'*I. ricinus* actives à des altitudes supérieures et ce, jusqu'au point le plus élevé du site d'étude (1800 m) (Bourgoin et al. 2012), ce qui pourrait s'expliquer par les évolutions climatiques. Les sites d'étude du Caroux-Espinouse et de Cinto offrent des conditions météorologiques plus clémentes, avec une part de climat méditerranéen, permettant le développement d'autres espèces de tiques.

Outre la spoliation de sang, le rôle pathogène majeur des tiques est celui de vecteurs d'agents pathogènes avec des conséquences pour la santé des animaux et de l'homme. Avec L. Zenner, nous avons encadré des étudiants vétérinaires (A Mercier) et de master 2 de l'Université Libanaise (T Akl et J Habib) afin d'évaluer les agents pathogènes bactériens et parasitaires majeurs portés par les tiques collectées sur les animaux (Habib et al. 2019, en cours) et, pour le Bazès, aussi dans l'environnement (Akl et al. 2019).

Tableau 2 : Présentation des caractéristiques de chaque site de montagne pour lequel des suivis de tiques sur les ongulés sauvages sont réalisés et présentation des données de prévalence et d'intensité d'infestation par les tiques.

Site	Périodes de suivi		Altitude du site (m)	Espèces d'ongulés capturés	Nombre d'ongulés inspectés	Prévalence infestation (%)	Nombre de tiques par animal infesté (médiane et intervalle à 95%)
	Années	Mois					
Bauges (Savoie)	2012-2018	06-09	800-2217	Mouflon méditerranéen ( <i>Ovis gmelini musimon</i> x <i>Ovis</i> sp.)	29	44,8	2 [1 ; 5]
	2012-2019	04-09		Chamois ( <i>Rupicapra rupicapra</i> )	287	45,3	3 [1 ; 20]
Bazès (Hautes-Pyrénées)	2008-2017	04-05 & 08-10	1000-1800	Isard ( <i>Rupicapra pyrenaica pyrenaica</i> )	57	100	22 [2 ; 91]
Caroux-Espinouse (Hérault)	2002-2020	04-07	150-1124	Mouflon méditerranéen ( <i>Ovis gmelini musimon</i> x <i>Ovis</i> sp.)	1308	89,7	9 [1 ; 43]
Cinto (Haute-Corse)	2011-2017	01-03	400-2700	Mouflon de Corse ( <i>Ovis gmelini musimon</i> )	54	98,1	≥20 [2 ; 55] *

\*Comptage par classes quand >10 tiques par zone du corps

Les analyses par PCR ont montré le portage de différents agents pathogènes dont certains avec un potentiel zoonosique (Tableau 3). On retrouve notamment la bactérie *Borrelia burgdorferi* s.l., agent de la maladie de Lyme, dans les différents sites d'étude où son vecteur *I. ricinus* était présent. Les prévalences retrouvées dans le Caroux-Espinouse et dans le Bazès (8,4% pour les tiques collectées au sol ; Akl et al. 2019) sont relativement importantes. Outre *Borrelia burgdorferi* s.l., des rickettsies appartenant au groupe des fièvres boutonneuses : *Rickettsia massiliae*, Candidatus *Rickettsia barbariae* et, détecté et décrit pour la première fois en France, *R. monacensis* pour les 3 sites d'étude où *I. ricinus* est présente, et *R. hoogstraalii* en Corse (Akl et al. 2019; Habib et al. en cours).

D'autres agents pathogènes plus spécifiques des ruminants (e.g., *Babesia* sp. EU1, *Theileria ovis*, *Anaplasma* sp.) ont été détectés. Alors que les conséquences cliniques et économiques de ces agents vectorisés sont bien connues chez les animaux domestiques, peu d'informations sont disponibles sur leurs conséquences dans la faune sauvage.

Bien que les prévalences des différents agents pathogènes semblent faibles, il est important de considérer l'abondance des tiques, et donc les risques de pique par les tiques, dans les zones d'études. Considérant la présence importante de tiques dans certains sites d'étude (notamment le Bazès, Cinto et le Caroux-Espinouse ; voir aussi 4.2.2 pour le Bazès et le Caroux), les risques de contamination des animaux sauvages et des randonneurs et chasseurs par des agents pathogènes sont non négligeables.

Tableau 3 : Résultats des recherches d'agents pathogènes vectorisés par les tiques collectées sur les ongulés sauvages de 4 sites d'étude en France. Les données du tableau donnent le nombre de positifs / nombre de tiques testées suivis du pourcentage de positifs entre parenthèses (Habib et al. en cours).

Sites	Espèces	Theileria						Rickettsia	
		<i>Babesia/ Theileria</i> spp	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	Anaplasmatacea	<i>A. phagocytophilum</i>	<i>A. marginale</i>	<i>A. ovis</i>	<i>Rickettsia</i> spp	SFG <i>Rickettsia</i>
Cinto	<i>Rhipicephalus bursa</i>	5/206 (2.4)	-	37/206 (17.9)	0/37 (0)	0/37 (0)	0/37 (0)	11/206 (5.3)	2/11 (18.1)
	<i>Haemaphysalis sulcata</i>	0/14 (0)	-	2/14 (14.3)	0/2 (0)	0/2 (0)	0/2 (0)	11/14 (78.5)	0/11 (0)
Caroux-Espinouse	<i>Ixodes ricinus</i>	1/95 (1.05)	8/95 (8.4)	70/95 (73.7)	14/70 (20.0)	0/70 (0)	1/70 (1.4)	3/95 (3.2)	1/3 (33.3)
	<i>Rhipicephalus sanguineus</i>	0/56 (0)	-	7/56 (12.5)	0/7 (0)	0/7 (0)	5/6 (83.3)	3/56 (5.4)	3/3 (100)
	<i>Haemaphysalis punctata</i>	0/71 (0)	-	8/71 (11.3)	0/8 (0)	0/8 (0)	0/7 (0)	0/71 (0)	-
Bazès	<i>Ixodes ricinus</i>	1/202 (0.5)	0/202 (0)	62/202 (30.7)	2/62 (3.2)	0/62 (0)	0/62 (0)	12/202 (5.9)	2/12 (16.6)
Bauges	<i>Ixodes ricinus</i>	0/155 (0)	1/155 (0.6)	102/155 (65.8)	18/102 (17.6)	0/102 (0)	0/102 (0)	68/155 (43.9)	10/68 (14.7)

#### 4.2.2 Evolutions spatio-temporelles du risque parasitaire intra-population

Les écarts de risque et de niveau d'infestation par les parasites constatés à large échelle, entre sites d'études, s'expliquent par les besoins spécifiques en conditions environnementales des différentes espèces de parasites et par la disponibilité en hôtes. Cependant, même à des échelles spatiales plus fines, les conditions environnementales rencontrées par les parasites peuvent être très hétérogènes dans le temps et dans l'espace, pouvant conduire à des variations spatio-temporelles de la répartition des parasites (Afonso et al. 2008; Weaver et al. 2010; Alberly et al. 2019). Les travaux publiés et en cours sur l'évolution spatio-temporelle des risques parasitaires ont pour le moment majoritairement porté sur les tiques.

Léa Bariod a soumis récemment les résultats d'une étude sur le parasitisme des faons de chevreuil par les tiques durant leurs premiers jours de vie à Trois-Fontaines (Bariod et al. 2021, en révision). Le parasitisme par les tiques a été mesuré au niveau de la tête et noté en classes (< 10 ; 10 - 20 ; et > 20 tiques). Sur la base des données collectées entre 1992 et 2018 (N=965 faons), nous avons évalué les influences de l'habitat et des conditions climatiques rencontrées durant les jours précédant la capture sur le parasitisme des faons. Un échantillonnage de tiques collectées sur des faons (N=131) avait révélé que toutes les tiques étaient des *Ixodes ricinus*.

Logiquement, nous avons observé une augmentation du niveau d'infestation des faons par les tiques lorsque les faons vieillissent, et qui se stabilise après 5 jours d'âge. Pendant les premiers jours de vie, les faons se déplacent peu, sur de courtes distances, entre des sites de repos et leur mère pour téter. Ils peuvent rencontrer des tiques pendant ces déplacements, qui tendent à augmenter avec l'âge ainsi que leur masse corporelle (augmentant ainsi les risques de rencontrer des tiques à l'affût). Ils

acquièrent donc progressivement avec l'âge des tiques. Après 5 jours d'âge, la stabilisation de la charge en tiques peut notamment s'expliquer par le fait que les tiques, après un gorgement de quelques jours, se détachent de leur hôte et se laissent tomber dans l'environnement. Nous avons également mis en évidence une relation positive de l'humidité de l'air avec la charge en tiques des faons. L'humidité est un paramètre connu pour jouer un rôle important sur la survie et l'activité des tiques. Aucune évolution temporelle sur la charge en tiques n'a été observée sur la période de suivi. Cependant, des variations inter-annuelles marquées de la charge en tiques sont à noter sur la période 2000-2009 (Figure 16). Durant cette période, la densité de chevreuils a fortement varié, avec une augmentation progressive de la densité jusqu'en 2005, avant de redescendre. Mais aucun lien n'a été montré entre la charge en tiques et la densité de chevreuils. La variabilité inter-annuelle de la charge en tiques pourrait être liée à la tempête Lothar (décembre 1999) qui a ouvert partiellement la forêt, créant une hétérogénéité forte de l'habitat, et ainsi, des hétérogénéités de densités d'hôtes (*I. ricinus* est une tique ubiquiste pouvant se nourrir sur de très nombreuses espèces animales : micro- et macro-mammifères, oiseaux, reptiles, ...) et de micro-climat.

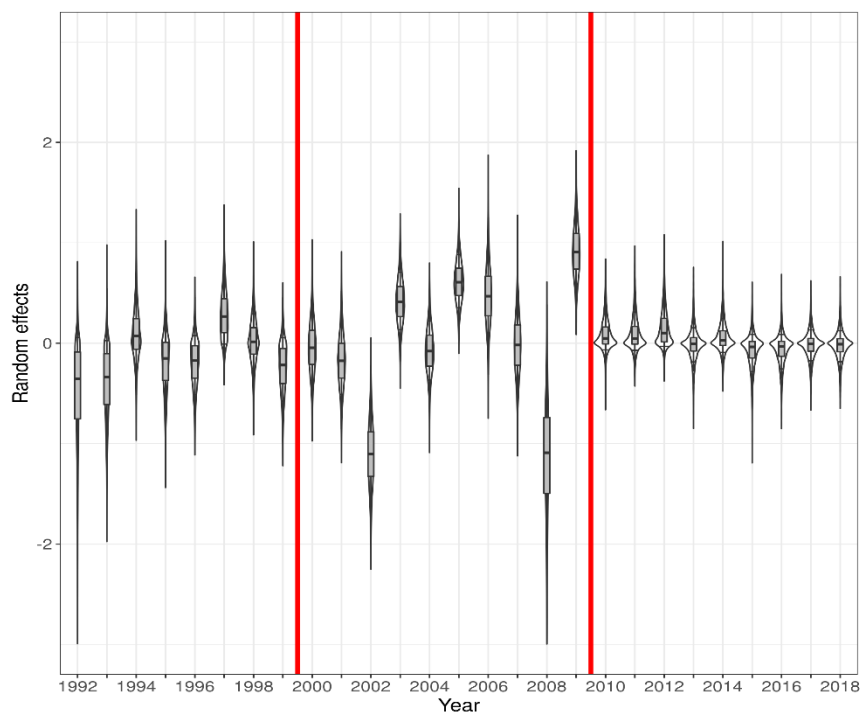


Figure 16: Représentation de la distribution postérieure des effets de l'année sur la charge parasitaire des faons par les tiques à Trois-Fontaines. Les lignes verticales rouges délimitent les trois périodes : la période entre 2000 et 2009 correspond aux 10 années suivant l'ouragan Lothar (Bariod et al., en révision).

Malgré la grande quantité de données et la longue période de suivi, les suivis sur faons n'ont pas permis de mettre en évidence beaucoup des effets attendus, notamment liés aux conditions météorologiques. Cela peut en partie s'expliquer par l'absence de données fines de comptage des tiques, puisque seules 3 classes sont rapportées sur les fiches de capture.

Un suivi des tiques libres dans l'environnement par la technique du drap et le suivi mensuel de transects bien définis sur le pic du Bazès (Pyrénées) a été mis en place en 2009. Ce suivi a permis de montrer une dynamique saisonnière d'activité des tiques *I. ricinus* élevée, avec un maximum d'activité au printemps et une forte hétérogénéité du nombre de tiques à l'affut d'un hôte selon les zones échantillonnées (Figure 17)(Bourgoin et al. 2012) et qui s'expliquent en partie par la température (liée à l'altitude et à l'exposition du versant), la végétation et la fréquentation par les animaux.

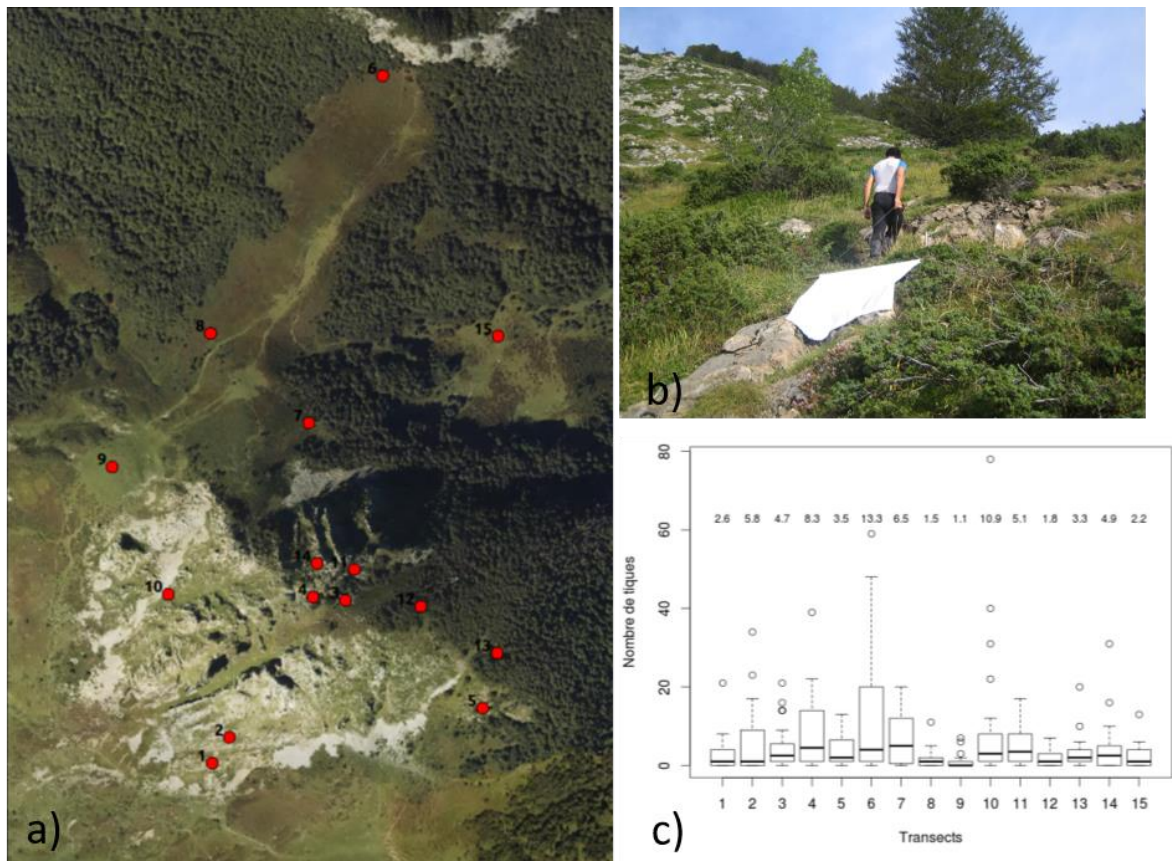


Figure 17 : Collecte de tiques par la méthode du drapeau (b) réalisée sur 15 transects dans la zone du pic du Bazès (Hautes-Pyrénées), et résultats des valeurs de comptage par transect (c). (Photo : J. Appolinaire ; OFB/ONCFS)

Un suivi de l'infestation des mouflons méditerranéen dans le massif du Caroux-Espinouse avait été initié dès 2006. Les données de comptage précis des tiques fixées sur la tête, l'aîne et les aisselles sont disponibles pour plus de 1471 mouflons sur la période 2006-2018. L'analyse des données montre une relation positive entre la masse des individus (corrigée pour évaluer la surface corporelle des individus) et le nombre de tiques sur les animaux. Ce résultat s'explique notamment par une probabilité plus élevée de rentrer en contact avec des tiques à l'affut lors de leurs déplacements lorsque la surface corporelle augmente. D'après le modèle retenu, le nombre de tiques sur les animaux diminue lorsque la température ambiante moyenne augmente et au fil de la saison de capture (de fin avril à début juillet ; Figure 18a). Ces résultats sont en accord avec les connaissances sur les besoins en température et en humidité des tiques pour leur activité, puisque les fins de printemps et l'été tendent à être chauds et secs sur ce site d'étude ; conditions généralement défavorables à l'activité des tiques. Concernant l'évolution temporelle au fil des années du suivi, après correction par les différents facteurs explicatifs, on note un accroissement du nombre de tiques sur les animaux au fil des ans (Figure 18b).



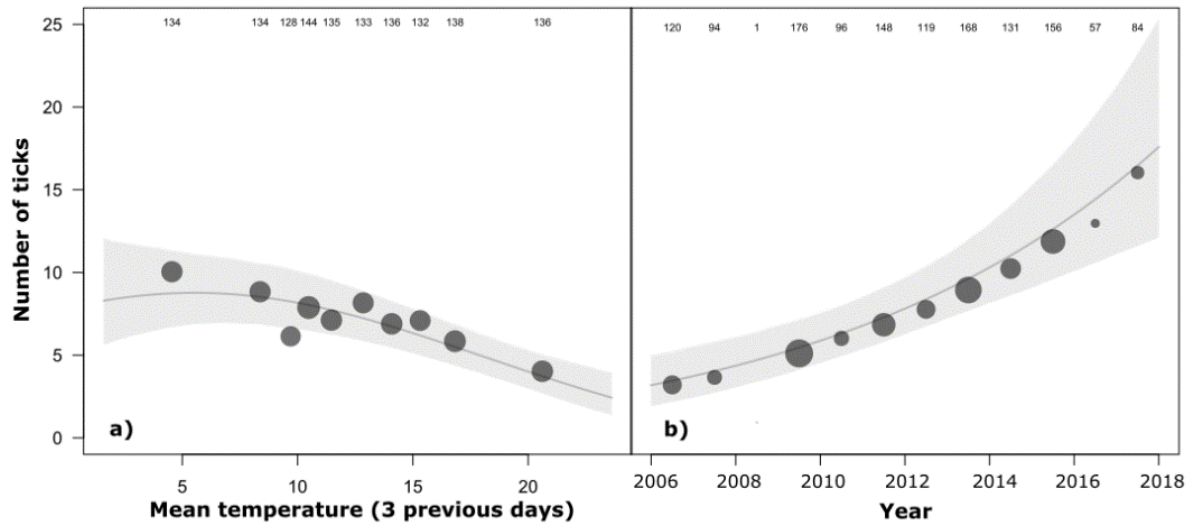


Figure 18 : Valeurs prédites a) des effets de la température ambiante sur les 3 jours précédant la capture et b) de l'évolution au cours des années du nombre de tiques comptées sur les mouflons capturés du Caroux-Espinouse entre fin avril et début juillet sur la période 2006-2018. Les ronds représentent les résidus corrigés des données observées et leur taille est proportionnelle au nombre de mouflons (valeurs en haut des graphes).

De nombreux facteurs peuvent expliquer les variations d'abondance des tiques au cours du temps, tels que l'évolution des conditions climatiques (permettant d'allonger les saisons propices à l'activité des tiques et à la réalisation plus rapide de leur cycle) et de la densité en hôtes. Nous n'avons ici qu'une vision globale des tiques alors que plusieurs espèces sont présentes sur les mouflons avec des besoins en conditions environnementales et en hôtes différentes. Il conviendra de revoir le plan d'échantillonnage afin de pouvoir suivre indépendamment les évolutions des différentes espèces de tiques.

## 5 IMPACTS DES ACTIVITES ANTHROPIQUES SUR LES HOTES ET LES PARASITES

---

### 5.1 Réponses des herbivores aux activités récréatives et de chasse

Outre les effets létaux de la prédation, l'exposition des individus à un risque de prédation a de nombreuses conséquences indirectes, faisant l'objet d'un nombre croissant d'études (écologie de la peur, Brown et al. 1999; Say-Sallaz et al. 2019). Parmi les réponses des proies, on retrouve notamment l'adoption de nombreux comportements permettant de réduire le risque de prédation. De plus, les animaux tendent à adapter leurs réponses en fonction de la variabilité spatio-temporelle du risque (ex : zone protégée vs chassée, période de chasse autorisée vs non-autorisée), mais aussi en fonction du risque propre à l'espèce, lié par exemple à leur statut d'espèce protégée (Proffitt et al. 2009; Valeix et al. 2009). L'homme représente le principal prédateur pour la majorité des espèces d'ongulés sauvages en France métropolitaine, chassant pendant des périodes définies réglementairement, dans des secteurs autorisés et choisissant souvent les animaux abattus en fonction de caractéristiques phénotypiques. Les activités récréatives, non-létales, sont nombreuses, variées et croissantes (Balmford et al. 2015). Même si ces activités n'ont pas de conséquences négatives directes sur une espèce sauvage, la simple fréquentation de leur habitat par l'homme peut entraîner du stress chez les animaux. Parmi les réponses au stress, on retrouve des réponses comportementales, avec par exemple des réactions d'évitement de la source de stress (ex : fuite), des modifications de leur rythme d'activité ou des habitats utilisés, avec parfois des conséquences sur la valeur sélective des individus (e.g., French et al. 2010, 2011; Gaynor et al. 2018; Daboné et al. 2019). Une partie de nos études a pour objectifs d'évaluer les réponses des individus soumis à des activités anthropiques récréatives et de chasse, et leurs conséquences sur les populations. Nous détaillerons ici des résultats de travaux publiés et en cours.

#### 5.1.1 Réponses comportementales

Les chasseurs, les randonneurs et les cueilleurs de champignons se succèdent au cours de l'année sur le massif du Caroux-Espinouse, mais de façon hétérogène sur le site puisque la chasse est interdite dans la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS) et les sentiers de randonnée y sont peu nombreux. Ce site offre ainsi des secteurs et des périodes avec des pressions anthropiques contrastées permettant d'évaluer les réponses et les conséquences des activités anthropiques récréatives sur les mouflons. Dans une première étude, nous voulions évaluer et comparer les réponses comportementales des mouflons aux pressions touristiques et cynégétiques (Marchand et al. 2014a). Pour cela, les données de localisation et des capteurs d'activités de 66 colliers GPS ont été utilisées, en tenant compte de situations contrastées. Les données ont été analysées à deux périodes de l'année (saisons touristique vs. de chasse), en comparant des journées dérangées et non-dérangées (dimanche vs. lundi) et dans trois secteurs du site avec des niveaux de dérangement variables (RNCFS : sans chasse, et avec une faible pression touristique ; le plo des Brus : tourisme faible, chasse importante ; et le plateau du Caroux : fortes pressions touristique et de chasse ; Figure 19).

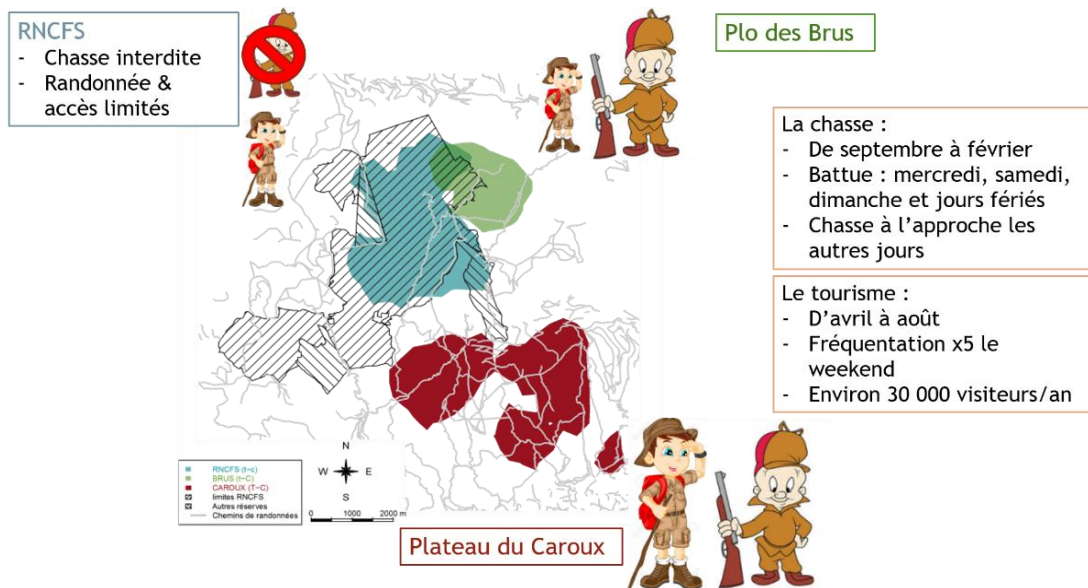


Figure 19 : Représentation de la localisation et des caractéristiques principales de la RNCFS (secteur rayé) et des 3 zones utilisées par des mouflons équipés de colliers GPS et présentant des pressions anthropiques contrastées (secteurs colorés ; intensités de pression touristique et cynégétique représentées par la taille des bonhommes). D'après Marchand et al. (2014a).

Il ressort de cette étude que la fréquentation touristique a un impact limité sur le comportement des mouflons, contrairement à la chasse. En période touristique, le niveau de fréquentation par les randonneurs n'entraîne pas de modifications de la sinuosité des mouvements et de l'utilisation de l'habitat par les mouflons. Par contre, dans le secteur du plateau du Caroux, les mouflons sont moins actifs en journée en réponse à la forte fréquentation touristique et reportent leur activité en début de nuit lorsque le dérangement n'est plus présent (Figure 20a). Les dérangements sont en revanche plus importants en période de chasse comme en témoignent la forte baisse d'activité et de sinuosité des déplacements en période diurne, avec un report de l'activité en zones d'alimentation durant la nuit, dans les 2 secteurs fortement chassés (plo des Brus et plateau du

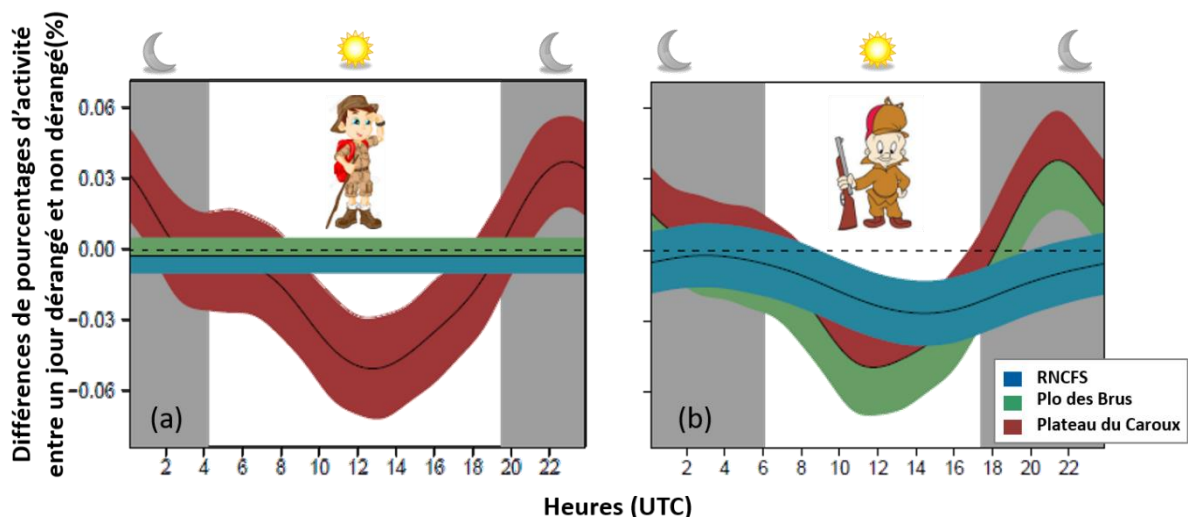


Figure 20 : Différences de pourcentage d'activité horaire chez le mouflon méditerranéen entre un jour dérangé et non-dérangé par des activités touristiques (a) et cynégétiques (b) dans trois secteurs du Caroux-Espinouse (RNCFS : tourisme faible - absence de chasse ; le plo des Brus : tourisme faible – chasse élevée ; et le plateau du Caroux : tourisme et chasse élevés). En (b), la courbe est identique pour les secteurs du plo des brus et du plateau du Caroux. D'après Marchand et al. (2014a).

Caroux). Bien que la chasse soit interdite au sein de la RNCFS, il est intéressant de noter que les activités de chasse en périphérie de la réserve entraînent malgré tout une modification du rythme d'activité des mouflons au sein de la RNCFS (Figure 20b).

Ces résultats, en accord avec d'autres études, montrent que les animaux sont capables d'évaluer un niveau de risque face à une présence humaine, et d'adapter leur comportement afin d'optimiser le rapport bénéfique / risque (chasse/tourisme, randonneurs sur/en dehors des sentiers ; Martinetto and Cugnasse 2001; Taylor and Knight 2003).

### 5.1.2 Réponses physiologiques et immunitaires : stress et parasitisme

Les modifications comportementales, avec l'évitement de l'homme, sont une des réponses des animaux face à une situation de stress et sont souvent les plus étudiées (Say-Sallaz et al. 2019 p.). Lors de situation stressante, l'axe hypothalamo-hypophysaire est stimulé engendrant la production notamment des glucocorticoïdes, comme cela a été montré chez divers espèces en réponse aux activités récréatives par exemple (Barja et al. 2007; Zwiżacz-Kozica et al. 2013). Ces hormones sont à l'origine du déclenchement d'un ensemble de réponses adaptatives, dont les réactions comportementales déjà observées chez le mouflon méditerranéen (voir partie précédente). Afin de confirmer et quantifier le stress lié aux activités touristiques et cynégétiques, nous avons collecté des fèces de mouflons dans les 3 secteurs de l'étude précédente et à des périodes contrastées (été : saison touristique ; octobre : début de la saison de chasse ; fin février : fin de la saison de chasse). Les prélèvements collectés ont été pré-analysés par E. Barge dans le cadre de sa thèse d'exercice vétérinaire que j'ai encadrée (Barge 2017). Les extraits fécaux ont ensuite été analysés par R. Palme (Université de Vienne, Autriche) dans le cadre d'une collaboration pour quantifier les métabolites fécaux des glucocorticoïdes (FGM) présents dans les fèces.

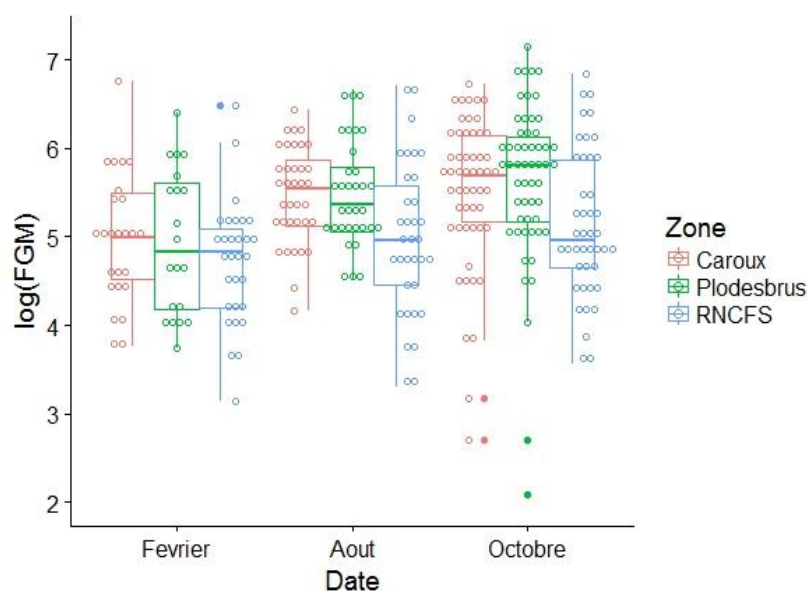


Figure 21 : Répartition des concentrations en métabolites fécaux des glucocorticoïdes (FGM ; transformé en logarithme) chez le mouflon Méditerranéen dans le Caroux-Espinouse, en fonction de la période de prélèvement et du secteur (RNCFS : tourisme faible - absence de chasse ; le plo des Brus : tourisme faible – chasse élevée ; et le plateau du Caroux : tourisme et chasse élevés)(Barge 2017).

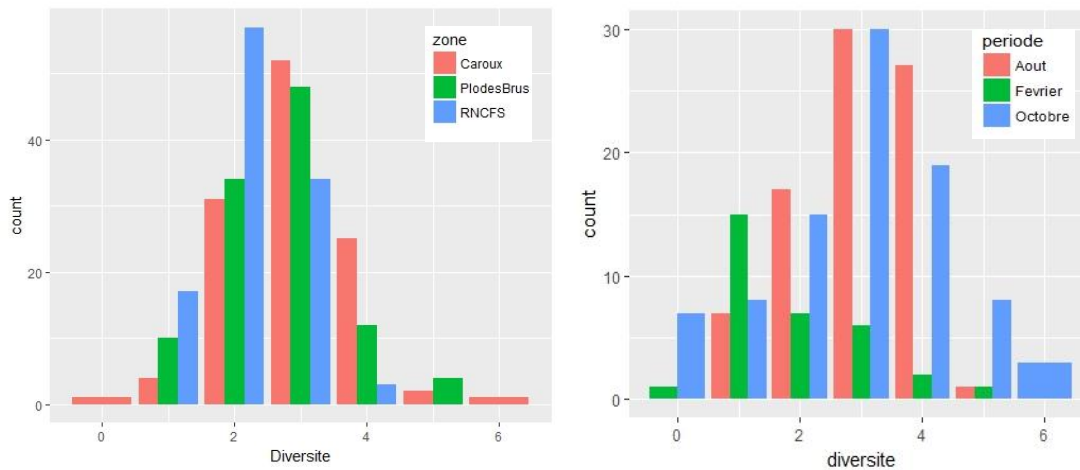


Figure 22 : Diversité parasitaire (nombre de genres de parasites détectés par échantillon) en fonction du secteur (gauche) et de la période de l'année (droite). D'après Barge (2017).

Les analyses statistiques des données ont montré une variation saisonnière des valeurs de FGM, avec les plus faibles valeurs observées en février (fin de la chasse et peu/pas de tourisme), quel que soit le secteur (Figure 21). De plus, les plus faibles valeurs de FGM sont enregistrées dans la zone protégée de la RNCFS, sans différence entre les 2 zones les plus dérangées (plo des Brus et plateau du Caroux), confirmant le stress engendré par les activités humaines récréatives et de chasse.

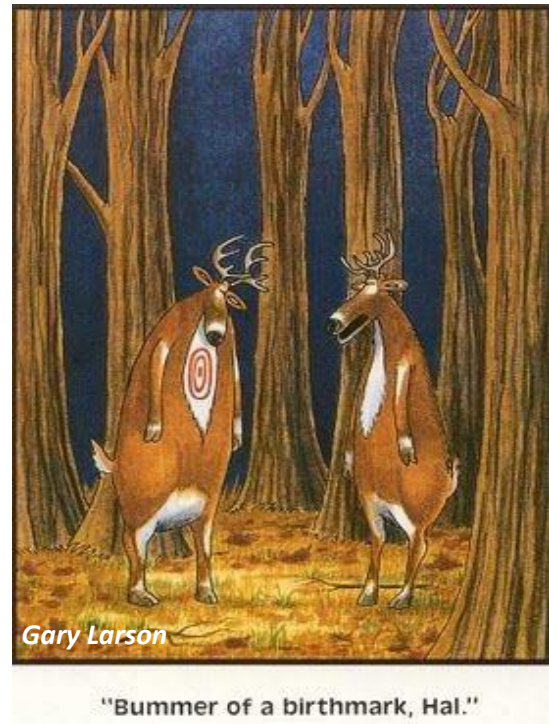
Le stress aiguë est souvent considéré comme ayant un effet positif sur la survie des individus face par exemple à un risque de prédation en favorisant la réactivité et l'activité des animaux (Romero and Butler 2007). Cependant, lorsque la stimulation de l'axe hypothalamo-hypophysaire dure dans le temps, avec des valeurs basales en glucocorticoïdes augmentées en moyenne, les réponses au stress chronique peuvent avoir des conséquences néfastes sur l'organisme, et en particulier sur la santé du sujet (Balm 1999; Romero and Butler 2007). Une libération prolongée d'hormones glucocorticoïdes entraîne l'utilisation des ressources énergétiques, une baisse des performances de reproduction, des changements de comportement et des modifications de la réponse immunitaire, à l'origine d'une moindre résistance aux agents pathogènes (Romero and Butler 2007; Dhabhar 2014).

Sur les mêmes prélèvements de fèces que ceux analysés pour quantifier les FGM, nous avons mesuré l'excrétion en œufs de parasites (comme mesure indirecte de l'infestation parasitaire et de la résistance aux parasites) afin d'évaluer les conséquences du stress lié aux activités humaines sur la résistance aux agents pathogènes chez le mouflon. Les analyses statistiques ont été réalisées sur les principaux parasites détectés, quelle que soient la saison et le secteur : les *Eimeria* et les strongles digestifs. Seules des variations saisonnières d'excrétion en kystes d'*Eimeria* sont observées, sans différences entre les secteurs. Pour les strongles digestifs et la diversité en espèces de parasites, nous notons des variations saisonnières classiques (valeurs maximales en été et automne, respectivement) mais aussi entre les secteurs, avec les plus faibles valeurs d'excrétions parasitaires dans la RNCFS (pas de différences pour les 2 secteurs dérangés du plo des Brus et du plateau du Caroux ; Figure 22). Ces résultats vont dans le sens attendu d'un plus fort parasitisme chez des animaux exposés à un stress chronique, mais seule la diversité en espèces de parasites augmente significativement avec les valeurs de FGM en été et en automne. Les résultats de ces études confirment l'intérêt des zones protégées sur le stress des populations sauvages lié aux activités humaines.

## 5.2 Pressions de sélection exercées par l'homme sur l'hôte à travers la chasse sélective

Nous avons vu précédemment les conséquences de la chasse sur le comportement et le stress des animaux, même lorsqu'ils ne sont pas ciblés (ex : battues aux sangliers ne ciblant pas les mouflons). Outre ces conséquences indirectes, la chasse, par définition, élimine d'une population une partie de ses individus, et souvent en ciblant préférentiellement les individus avec des caractéristiques phénotypiques intéressantes aux yeux du chasseur (ex : grandes cornes/bois, grande taille et belle apparence physique). Une pression de sélection par la chasse parfois importante et durable entraîne des modifications des caractéristiques phénotypiques au sein d'une population, avec par exemple une diminution de la taille et une modification de la conformation des trophées (e.g., mouflon méditerranéen : Garel et al. 2007; mouflon d'Amérique *Ovis canadensis* : Festa-Bianchet et al. 2014; mouflon de Stone *Ovis dalli stonoi* : Douhard et al. 2016). A ces conséquences impactant l'attrait du chasseur pour une population, d'autres effets pernicieux de la chasse sélective sont possibles.

Chez les espèces d'ongulés polygynes, le succès de reproduction des femelles dépend en grande partie de leur accès aux ressources alimentaires, alors que les mâles rentrent en compétition entre eux pour avoir accès aux femelles pendant la saison du rut. Cette sélection sexuelle a favorisé les mâles à croissance rapide et de grande taille chez de nombreuses espèces d'ongulés. De plus, les périodes d'allocation d'énergie à la reproduction diffèrent entre les sexes. Ainsi, chez les femelles, la période de plus forte dépense énergétique pour la reproduction se situe en fin de gestation et de lactation. Chez de nombreuses espèces, elles anticipent ces coûts en accumulant de l'énergie sous forme de graisse (*capital breeder*) pendant les mois précédant la période de forte demande énergétique de fin de gestation – lactation (Clutton-Brock et al. 1989). Au contraire, les mâles dépensent le plus d'énergie pour la reproduction pendant la saison du rut. Les mâles matures investissent dans le développement de traits sexuels secondaires, tels que les cornes ou les bois, pour être plus attrayants et avoir plus facilement accès aux femelles que les jeunes mâles, et consacrent plus de temps et d'énergie à la compétition intra-sexe et/ou à la défense (*tending*) de femelles/territoires (Clutton-Brock 1989; Clutton-Brock et al. 1992; Byers and Waits 2006). En revanche, les jeunes mâles passent plus de temps à se nourrir et utilisent d'autres tactiques de reproduction, comme la poursuite (*coursing*) (Bon et al. 1995; Pelletier et al. 2006). Leur investissement énergétique pour la reproduction est donc supposé être plus faible que celui des mâles matures (Mysterud et al. 2004). Cependant, dans les populations confrontées à une pression de chasse élevée sur les mâles matures, les jeunes mâles subissent une moindre concurrence par les mâles matures. Les jeunes mâles participent alors davantage au rut, comme cela a été observé chez le mouflon du Caroux-Espinouse (Bon et al. 1992, 1995). Nous avons souhaité quantifier l'investissement en énergie des mouflons du Caroux-Espinouse durant le rut, en étudiant les variations



spécifiques à l'âge et au sexe des masses graisseuses rénales d'animaux tirés à la chasse du début de l'automne à la fin de l'hiver (Bourgoin et al. 2021a).

Nous avons constaté que les femelles accumulaient de l'énergie entre les périodes précédant et suivant le rut, en prévision sans doute des coûts énergétiques importants de la gestation/lactation à venir (Figure 23). À l'inverse, la masse graisseuse rénale diminue fortement chez les mâles, et ce, à des niveaux comparables chez les jeunes et les matures. Le modèle statistique retenu ne tient pas compte de la classe d'âge des mâles, ce qui suggère un investissement énergétique dans les activités du rut des mâles de tous âges dans cette population. Cet investissement des jeunes mâles pourrait être lié à la pression de chasse sélective sur les mâles adultes à laquelle cette population est confrontée bien qu'il ne soit pas possible de le confirmer en l'absence de population « contrôle » (i.e., non chassée ou avec une pression de chasse faible) dans notre étude. Cette allocation d'énergie élevée des jeunes mâles dans les activités du rut se fait sans doute au détriment d'autres besoins, et notamment de la croissance. Nous pouvons dès lors nous interroger sur les conséquences de cet investissement énergétique important et précoce à court et à long-terme sur la valeur sélective des individus.

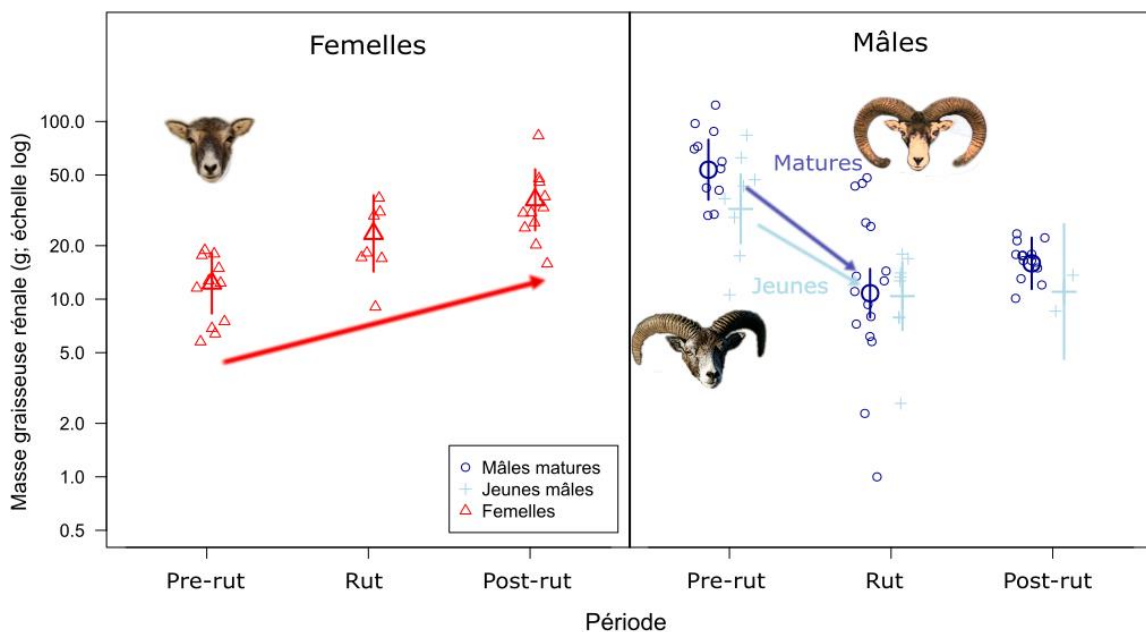


Figure 23 : Valeurs prédites (second meilleur modèle) et observées de l'évolution de la masse graisseuse rénale entre les périodes de pré-rut et de post-rut chez les femelles et les mâles, jeunes et matures, de mouflon méditerranéen dans le Caroux-Espinouse. D'après Bourgoin et al. (2021a).

### 5.3 Transmission de parasites intra- et inter-populations

Qu'il s'agisse d'animaux de compagnie, de sport et de loisir ou bien d'animaux de rente, le nombre d'animaux domestiques est croissant à travers le monde. L'utilisation de mêmes zones d'alimentation par des espèces domestiques et sauvages, de façon continue ou temporaire (ex : montée en estive de moutons), peut permettre la transmission de parasites entre ces espèces, même si l'utilisation de ces zones est asynchrone entre les espèces. En effet, de nombreux agents pathogènes, dont les parasites peuvent survivre dans l'environnement ou dans des hôtes intermédiaires, parfois pendant plusieurs mois, voire années. Outre la rencontre, une certaine compatibilité entre l'hôte potentiel et le parasite est nécessaire (Combes 1995). On tend à classer les parasites en fonction du

nombre d'espèces hôtes le long d'un gradient allant des parasites *spécifiques* (= sténoxènes ; une seule espèce hôte) aux parasites *ubiquistes / généralistes* (= polyxènes ; plusieurs espèces hôtes éloignées), en passant par des parasites *spécialistes* (=oligoxènes ; quelques espèces proches phylogénétiquement). Par exemple, les coccidies du genre *Eimeria* sont des parasites spécifiques de chaque espèce hôte, et la contamination croisée entre des espèces telles que les bovins, ovins, cervidés, et lagomorphes n'a pas lieu. Des espèces telles que *Teladorsagia circumcincta* (caprins et ovins domestiques et sauvages) et *Spiculoptera spiculoptera* (chevreuil) sont plutôt considérées comme spécialistes, tandis que *Fasciola hepatica*, *Ixodes ricinus*, *Trichostrongylus axei*, *Haemonchus contortus*, par exemple, sont considérées comme généralistes (L'Hostis et al. 2012).

Du fait des valeurs de densité plus élevées des ruminants domestiques et des contaminations élevées des pâtures en parasites, la proximité avec les élevages constitue un risque d'infestation parasitaire accru pour la faune sauvage (Verheyden et al. 2020), avec notamment la transmission de parasites généralistes, et éventuellement des spécialistes, entre les 2 réservoirs. Dans le cadre de mon année sabbatique, nous avons monté un projet de recherche avec John Gilleard de l'université de Calgary, visant à étudier la transmission de strongles digestifs (et notamment les parasites résistants aux anthelminthiques ; voir partie 5.4.2) entre les moutons domestiques et les cervidés sauvages au Canada. La collecte de fèces de cervidés s'est avérée complexe et leurs niveaux d'infestation parasitaires étaient très faibles. Nous avons donc transposé cette étude en France sur les populations de chevreuils de Chizé, Trois-Fontaines et Aurignac avec les collègues du LBBE, de l'OFB, de l'INRAE-CEFS (H Verheyden et coll.) et de l'ENVT (Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse ; P Jacquiet et deux étudiantes vétérinaires dans le cadre de leur thèse d'exercice : Noémie Bégo et Florence Veysière). Les populations de chevreuils de Chizé et Trois-Fontaines n'ont pas de contacts directs avec des ruminants domestiques (sites enclos dont les grillages empêchent la sortie ou l'entrée d'ongulés) et leur nombre, en périphérie des sites, est très limité (4-6 moutons en bordure de Trois-Fontaines). A l'inverse, les chevreuils d'Aurignac sont libres de leurs déplacements (zone non enclose) et se trouvent dans une zone de forte activité agricole, avec une présence importante de ruminants domestiques.

Nous nous attendions à observer majoritairement des parasites spécifiques du chevreuil dans les populations isolées de Chizé et de Trois Fontaines, tandis que dans la population de chevreuils d'Aurignac, la présence de nombreux animaux domestiques et l'absence de réelles contraintes physiques de chevauchement spatial, devraient favoriser le partage de parasites généralistes/spécialistes entre ruminants domestiques et sauvages. Afin de tester ces hypothèses, nous avons analysé le néмобиome des chevreuils et des moutons par séquençage haut-débit de l'ITS-2 des L3 isolées de leurs fèces (voir aussi partie 4.2.1.1)(Avramenko et al. 2015, 2018).



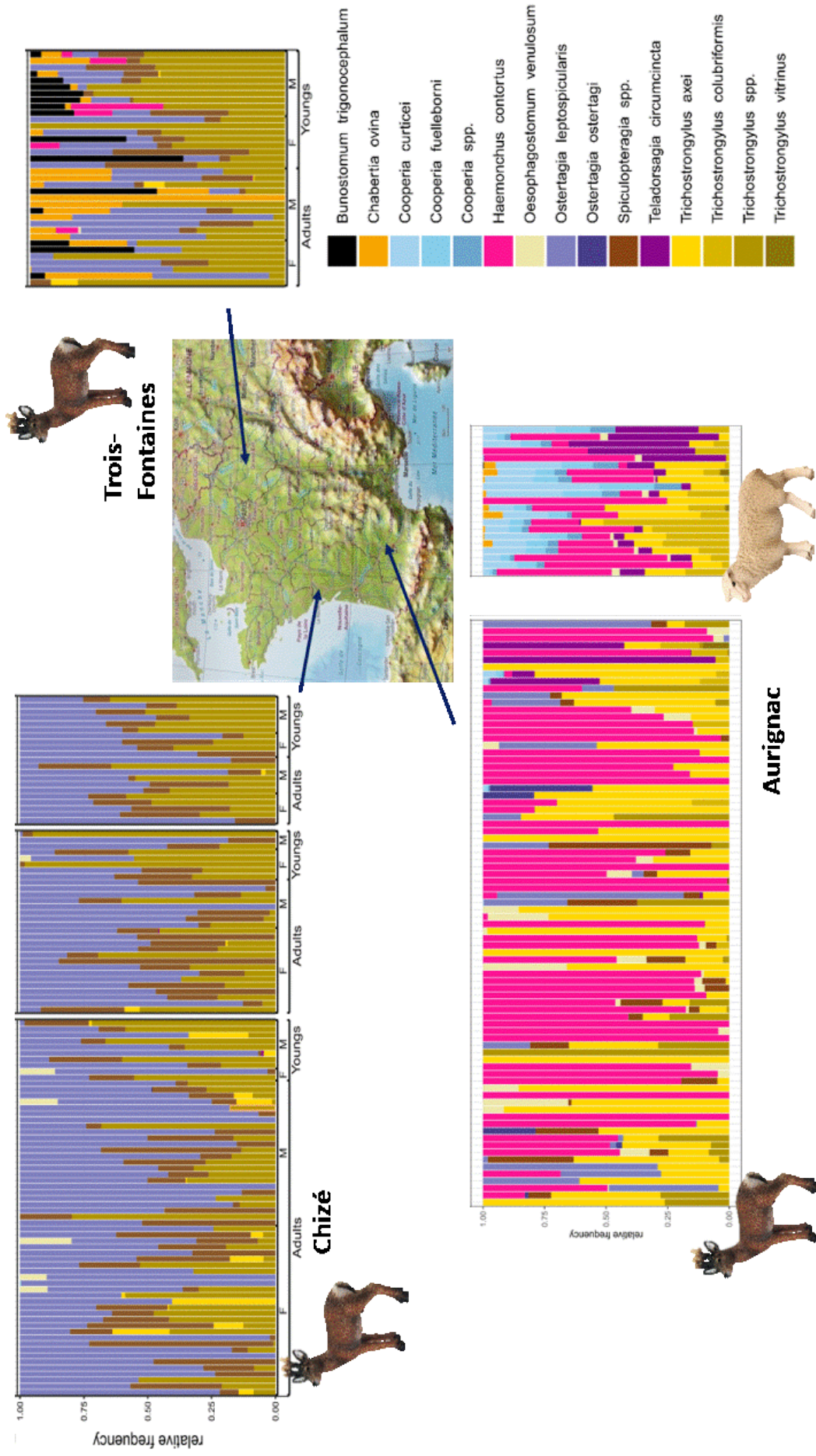


Figure 24 : Némabiomes de chevreuils de Chizé, Trois Fontaines (populations de chevreuils isolées, sans contact direct avec des animaux domestiques) et Aurignac, et de moutons d'Aurignac obtenus par analyse de séquençage de l'ITS-2 de larves de stade 3 de strongles digestifs (d'après Beaumelle et al. 2021 ; Bégoc & Veyssière 2020).

Camille Beaumelle (co-encadrée par Glenn Yannic et moi-même) a étudié dans un premier temps le nématobiome des populations isolées de chevreuils (Chizé et Trois-Fontaines; Beaumelle et al. 2021). Nous avons détecté 10 genres différents comprenant des parasites de Cervidés (par ex., *Ostertagia leptospicularis*, *Spiculoptera* spp.), comme attendu, mais aussi 4 espèces, principalement observées chez les petits ruminants domestiques, et dont certaines sont pathogènes et mentionnées pour la première fois dans ces populations (*Haemonchus contortus*, *Bunostomum trigonocephalum*, *Teladorsagia circumcincta*, *Cooperia punctata*, Figure 24)(Beaumelle et al. 2021). Parmi les chevreuils, les jeunes et les mâles hébergent la plus grande diversité de nématodes gastro-intestinaux, avec des différences liées au sexe et à l'âge plus marquées dans la population de Trois Fontaines.

La composition du nématobiome des chevreuils d'Aurignac est très différente de celle des deux populations isolées, et se rapproche fortement de celle des moutons domestiques échantillonnés à proximité (Bégoc and Veyssière 2020). Les nématodes spécialistes de chevreuils sont fréquemment observés dans les échantillons, mais leur abondance relative est faible, tandis qu'*Haemonchus contortus* et *Trichostrongylus axei*, parasites généralistes très présents chez les moutons de la zone d'étude, ont les prévalences et les abondances relatives les plus élevées chez les chevreuils (Figure 24). L'analyse des données de séquençage du *nad4* de l'ADN mitochondrial ne montre pas de structure génétique chez les *H. contortus* isolés chez les chevreuils et les moutons, ce qui témoigne de la transmission de parasites gastro-intestinaux entre les ruminants domestiques et sauvages. Il semble aussi que ces parasites circulent librement et réalisent en partie leur cycle au sein de la population de chevreuils puisqu'ils sont observés à des prévalences et des abondances relatives similaires même chez les chevreuils vivants dans des zones sans animaux domestiques à proximité.

#### **5.4 Pressions de sélection exercées par l'homme sur les parasites : résistances aux antiparasitaires**

Le développement et l'utilisation de molécules antiparasitaires ont constitué des avancées majeures pour la santé humaine et animale, en permettant dans un premier temps un meilleur contrôle du parasitisme et de ses impacts médicaux et économiques. Cependant, leur utilisation importante et répétée a favorisé à travers le monde le développement de souches de parasites résistantes à certains antiparasitaires, avec des niveaux de résistance parfois très élevés (Sutherland and Leathwick 2011; Kaplan and Vidyashankar 2012) et inquiétants pour l'industrie de l'élevage (Miller et al. 2012), notamment chez les petits ruminants (Rose et al. 2015a; Ploeger and Everts 2018). La résistance aux antiparasitaires (ou chimiorésistance) étant définie comme une modification génétique chez certains parasites qui leur confère la capacité de résister à des doses d'antiparasitaires normalement létales pour la majorité des parasites d'une population normale (classiquement, le seuil de 95% est retenu). Bien que les mécanismes de la résistance ne soient pas connus pour toutes les familles d'antiparasitaires, nous savons qu'ils ont une composante génétique héritable. En traitant fréquemment tous les animaux présents sur une pâture avec une même famille d'antiparasitaires, l'homme exerce une pression de sélection forte sur les SGI, favorisant le développement et la reproduction des individus parasites porteurs du/des gènes conférant une résistance à l'antiparasitaire au sein de la population de SGI.

Depuis quelques années, je participe au groupe de travail du Réseau Français en Santé Animale (RFSA) sur les résistances aux antiparasitaires, et développe des collaborations sur cette thématique chez les animaux domestiques et sauvages. La plupart des études sont encore en cours, car nous avons

dû faire face à plusieurs problèmes qui ont soit retardé le calendrier prévisionnel (ex : échantillonnage trop faible, analyse des échantillons à Calgary impossible du fait du Covid-19), soit qui n'ont pas permis d'évaluer les résistances (difficultés de mise au point des tests de résistance aux anthelmintiques). Je vous présenterai les différentes études en cours ainsi que leur état d'avancement.

#### 5.4.1 Etat des lieux des résistances chez les parasites des animaux domestiques

Les résistances aux antiparasitaires sont principalement décrites et étudiées chez les strongles digestifs des équidés et des petits ruminants. Du fait de la fréquence de vermifugations et de la proportion d'individus vermifugés, les résistances chez les parasites des carnivores domestiques sont pour le moment peu rapportées, mais des cas de résistances de la filaire cardiaque *Dirofilaria immitis* en Amérique du Nord sont bien étudiés depuis quelques années (Pulaski et al. 2014) ou aussi pour *Ancylostoma caninum* avec des cas de résistances multiples (Kitchen et al. 2019; Jimenez Castro et al. 2019).

*Giardia duodenalis* est un parasite unicellulaire émergent chez les jeunes chiens et chats, mais aussi chez l'homme. Le contrôle de cette parasitose est parfois difficile, notamment du fait de recontaminations parfois rapides des individus. De plus, des cas de résistances au métronidazole (molécule couramment employée chez l'homme) sont régulièrement rapportés chez l'homme. Chez les carnivores domestiques, c'est principalement le fenbendazole (famille des benzimidazoles) qui était employé depuis de nombreuses années (utilisation du médicament sans indication pour cette parasitose), même si depuis 2015, des médicaments à base de métronidazole ont une AMM<sup>2</sup> et devraient donc être prescrits en priorité. Cependant, les études sur les résistances aux benzimidazoles chez les carnivores domestiques sont rares. Le campus vétérinaire de VetAgro Sup est fréquenté par de nombreux animaux de propriétaires venant se faire soigner mais aussi et surtout, par les animaux des étudiants. Cette densité élevée d'animaux, avec l'arrivée régulière de chiots, favorise le parasitisme par *G. duodenalis*, qui est une problématique importante pour les étudiants propriétaires d'animaux. Des traitements au fenbendazole sont donc fréquemment administrés aux animaux du site et l'absence d'amélioration clinique observée chez certains animaux malgré un traitement adapté, suggèraient le développement de souches résistantes. Dans le cadre de sa thèse d'exercice vétérinaire (Kaufmann 2020; Kaufmann et al. en révision), Hugo Kaufman a suivi 23 chiens d'étudiants de VetAgro Sup naturellement atteints de giardiose, afin de déterminer si le fenbendazole entraînait une réduction suffisante de l'excrétion de kystes de *G. duodenalis*. Le suivi par coproscopie et immunofluorescence directe montre une réduction d'au moins 90% de l'excrétion parasitaire (seuil permettant d'affirmer que le traitement est efficace selon la WAAVP<sup>3</sup>) chez seulement un peu plus d'un tiers des animaux suivis (Figure 25). Ces résultats témoignent d'un manque d'efficacité du fenbendazole et nous fait suspecter une résistance de *G. duodenalis* à cette molécule sur le campus vétérinaire.

---

<sup>2</sup> Autorisation de mise sur le marché

<sup>3</sup> World Association for the Advancement of Veterinary Parasitology

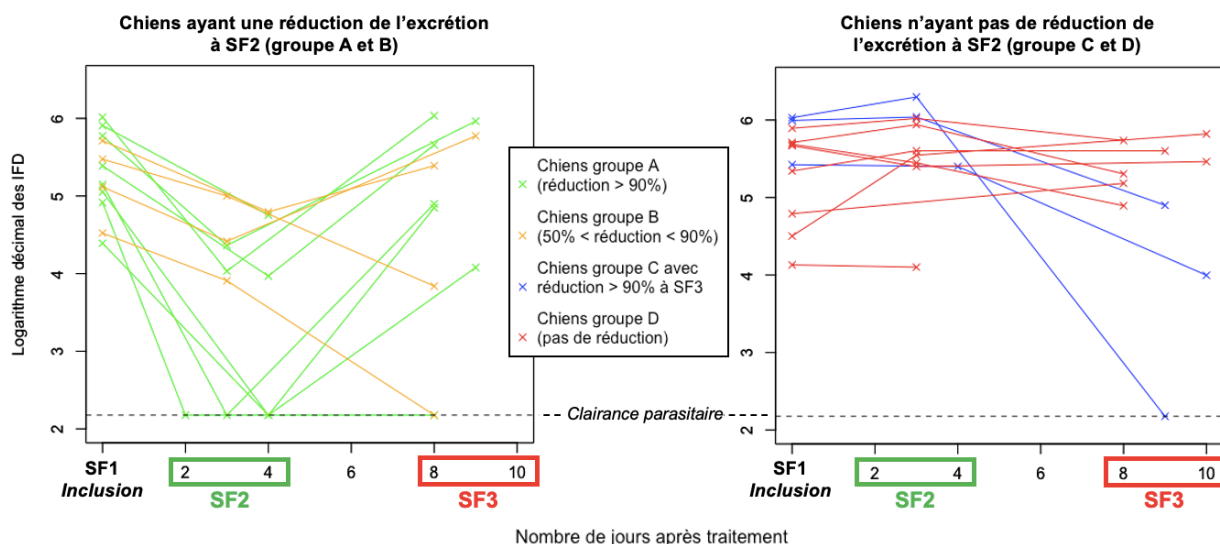


Figure 25 : Excrétion de kystes de *Giardia duodenalis* des chiens du campus vétérinaire de VetAgro Sup avant traitement (SF1), 2-4 j (SF2) puis 8-10 j (SF3) après traitement au fenbendazole. Le graphique de gauche présente les animaux ayant bien (>90%) ou moyennement (>50%) répondu au traitement à SF2 et celui de droite, ceux avec une très faible ou aucune réduction de l'excrétion fécale de kystes à SF2 (Kaufmann 2020).

Mes travaux sur les résistances aux anthelminthiques portent cependant principalement sur les strongles gastro-intestinaux (SGI) des ruminants, et notamment des petits ruminants. Les SGI sont des parasites cosmopolites des ruminants, engendrant des pertes de production, des troubles cliniques, et d'importantes pertes économiques. Alors que les bovins parviennent à développer une réponse immunitaire relativement efficace après un contact suffisamment long et important avec les SGI, ce n'est pas le cas des ovins et des caprins qui restent assez sensibles aux SGI tout au long de leur vie. De ce fait, l'utilisation de traitements antiparasitaires, parfois plusieurs fois dans l'année et tout au long de la vie des animaux, est une pratique classique dans les élevages de petits ruminants ayant favorisé un développement important des parasites résistants. Nous réalisons actuellement une étude de l'efficacité de deux familles d'antiparasitaires autorisées en caprins dans des élevages de la région Auvergne-Rhône-Alpes dont les résultats sur les premiers élevages inclus montrent généralement une faible efficacité des benzimidazoles et une efficacité moyenne de l'éprinomectine en *pour on* (Projet PEPIT ParCap AuRA).

#### 5.4.2 Parasites résistants et faune sauvage

Parmi les SGI, les parasites généralistes peuvent être échangés indirectement via l'environnement entre différents espèces hôtes, qu'elles soient domestiques et/ou sauvages, comme nous avons pu le voir avec les moutons et les chevreuils de la population d'Aurignac (voir la partie 5.3 plus haut). Or, au sein de ces populations de parasites généralistes, on peut retrouver des parasites résistants aux anthelminthiques, sélectionnés par l'utilisation répétée de traitements antiparasitaires. Ainsi, on peut supposer que les animaux sauvages vivant en contact avec des animaux d'élevage traités régulièrement et parasités par des souches de parasites résistants aux antiparasitaires, soient aussi contaminés par des parasites résistants.

Peu d'études se sont intéressées aux résistances aux anthelminthiques chez les ongulés sauvages, mais elles ont montré la présence d'*Haemonchus contortus* résistants chez des chevreuils (e.g., Chintoan-Uta et al. 2014; Csinvincsik et al. 2017; Nagy et al. 2017). Les projets que nous avons

développés ces dernières années visent dans un premier temps à étudier la présence de parasites résistants au sein de populations d'ongulés sauvages puis, dans un second temps, d'évaluer le rôle de la faune sauvage dans le maintien et la dispersion des parasites résistants.

Les études précédentes sur les résistances aux antiparasitaires dans la faune sauvage se sont généralement focalisées sur une seule mutation conférant la résistance aux benzimidazoles (cf infra) et seulement chez le parasite généraliste *H. contortus* isolé chez des cervidés (cerfs et chevreuils). Cela s'explique notamment par les difficultés d'étudier les résistances (et encore plus sur des animaux sauvages) qui passent souvent par la réalisation de tests *in vivo* en comparant des lots témoins et traités, ou bien par des études *in vitro* (Coles et al. 2006), dont les valeurs de référence pour les seuils d'efficacité des traitements sont adaptées aux espèces de SGI des animaux domestiques. A l'heure actuelle, les mécanismes génétiques de la résistance ne sont pas toujours bien connus, et le diagnostic par analyses génétiques n'est bien développé que pour les antiparasitaires de la famille des benzimidazoles. Les benzimidazoles agissent normalement en inhibant la polymérisation de la  $\beta$ -tubuline en microtubules (constituant majeur du cytosquelette cellulaire). Trois mutations ponctuelles différentes sur le gène codant pour l'isotype 1 de la  $\beta$ -tubuline des strongles ont été décrites (codons 167, 198 et 200) qui réduisent l'affinité des benzimidazoles pour la  $\beta$ -tubuline, et donc son activité sur les SGI.

Nous avons réalisé des prélèvements de fèces chez des chevreuils dans un milieu fortement anthropisé (plaine cultivée et avec une densité importante d'élevages) dans le canton d'Aurignac (31). Les L3 de SGI obtenus à partir de ces prélèvements ont ensuite été analysées par séquençage haut-débit de l'ITS-2 (voir partie 5.3) puis du gène codant pour l'isotype 1 de la  $\beta$ -tubuline, afin de détecter la présence de mutations conférant une résistance aux benzimidazoles chez les différentes espèces de strongles (Avramenko et al. 2019).

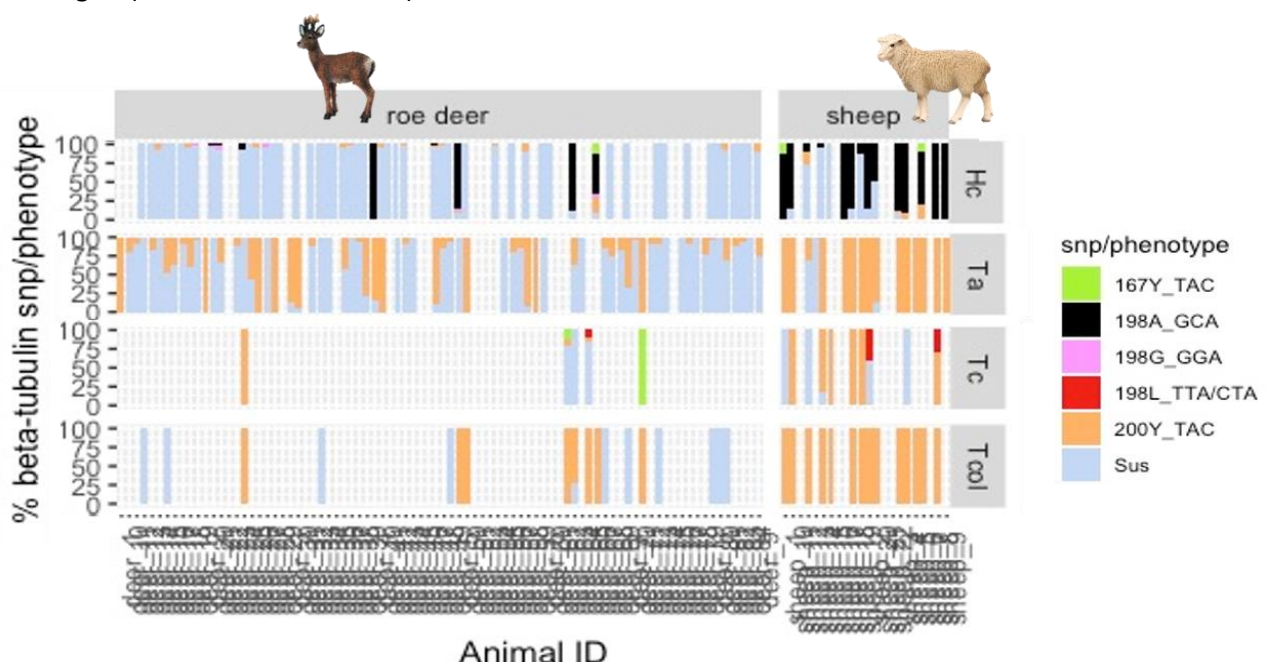


Figure 26 : Abondances relatives des différents allèles du gène codant pour l'isotype 1 de la  $\beta$ -tubuline chez *Haemonchus contortus* (Hc), *Trichostrongylus axei* (Ta), *Teladorsagia circumcincta* (Tc), et *Trichostrongylus colubriformis* (Tco1), pour chaque échantillon de mouton et de chevreuils prélevés dans la région d'Aurignac, France (d'après Redman et al. 2020).

Sus : sensible aux benzimidazoles

Les analyses des prélèvements de chevreuils et de moutons de la population d'Aurignac ont montré une proportion importante de SGI résistants aux benzimidazoles dans les élevages, avec des mutations différentes selon les espèces de strongles (Figure 26)(Bégoc and Veyssière 2020; Redman et al. 2020). Les mêmes mutations sont retrouvées chez les parasites isolés chez les chevreuils que ceux des moutons, mais souvent en proportion plus faible. De plus, pour *H. contortus*, la proportion de parasites résistants chez les chevreuils tend à diminuer avec l'éloignement des chevreuils des élevages ovins. Ces résultats confirment le rôle des chevreuils en tant que réservoirs de parasites résistants, et il convient maintenant d'essayer d'évaluer les niveaux des échanges de parasites sensibles et résistants entre les réservoirs domestiques et sauvages et de déterminer le rôle des ongulés sauvages dans la dispersion entre élevages des résistances.

## 6 PERSPECTIVES

---

### 6.1 Chasse sélective et résistance aux parasites

Nous avons vu dans la partie 4.1 l'existence de relations négatives entre la condition physiologique et l'excrétion fécale de propagules de parasites des ongulés. En l'absence d'expérimentation, il est cependant difficile d'identifier la direction de ces relations et qui influe sur l'autre, mais il est fort vraisemblable qu'un cercle vicieux existe entre l'infestation parasitaire et la résistance de l'hôte (Beldomenico et al. 2008, 2008). Les individus fortement parasités ont souvent une condition corporelle dégradée ainsi qu'un pelage piqué et hirsute, peu flatteurs et qui pourraient rendre l'individu moins attractif pour un chasseur. Dans ce cas, la chasse sélective, en maintenant les individus « moches » et en retirant principalement les « beaux » individus d'une population, va contre-sélectionner les individus résistants aux parasites et inversement, favoriser ceux qui contaminent fortement l'environnement.

La pression de chasse s'exerce principalement sur les individus portant de beaux et grands caractères sexuels secondaires. L'élaboration de caractères sexuels secondaires, parfois particulièrement élaborés, est coûteuse. Mais le maintien et la sélection de tels caractères témoignent d'un avantage sélectif pour les individus qui les portent, à travers notamment le choix du partenaire par les femelles (Andersson 1994). Partant du principe que le développement et le maintien de ces caractères sexuels secondaires représentent, entre autres choses, un investissement énergétique majeur, seuls les individus de bonne qualité phénotypique et /ou génétique seraient capables de supporter ce coût. Ainsi, selon la théorie du handicap, les caractères sexuels d'un animal constitueraient un signal honnête de ses qualités pour les autres individus (Zahavi 1975; Zahavi and Zahavi 1997). Parmi les qualités « exposées » par ces traits, Hamilton & Zuk (1982) ont proposé l'idée qu'ils reflèteraient l'état de santé et la résistance aux parasites de l'individu qui les porte, car seuls ceux en bonne santé auraient la capacité de produire de beaux caractères sexuels secondaires (e.g., chez le buffle d'Afrique *Syncaerus caffer*; Ezenwa and Jolles 2008). Ainsi, on aurait une sélection sexuelle médiée par les parasites avec des femelles qui, en choisissant des mâles avec des beaux caractères sexuels secondaires, éviteraient d'attraper des parasites à son contact et permettrait la transmission de gènes de résistance aux parasites à sa descendance.

Dans le contexte de la chasse sélective éliminant les individus avec de grands et beaux trophées, nous pouvons nous interroger sur les conséquences de cette pression de sélection sur la santé des populations. Il serait donc intéressant d'évaluer les liens entre la qualité des trophées et le parasitisme notamment chez les mouflons méditerranéens mâles du Caroux-Espinouse.

### 6.2 Relations entre la qualité des habitats utilisés et des ressources et le parasitisme

Nous avons pu voir l'importance de certains facteurs individuels sur la charge ou l'excrétion de parasites, en partie expliqué par la résistance des individus aux infestations. A cette hétérogénéité de résistance aux parasites de l'hôte, il convient de rajouter l'hétérogénéité spatiale et temporelle d'abondance des parasites. Celle-ci dépend de la résistance des hôtes et de leur densité (Body et al. 2011; Debeffe et al. 2016; Portanier et al. 2019b), mais aussi de l'ensemble des facteurs environnementaux influençant le développement, la survie et la dispersion des parasites (tel que le

microclimat qui est dépendant, entre autres, de l'exposition et du couvert végétal) et d'autres hôtes intervenant dans le cycle et la dispersion des parasites (e.g., hôtes intermédiaires)(Sol et al. 2000; Randolph 2004; O'Connor et al. 2006; Olsen et al. 2015; Albery et al. 2019).

Au sein d'une population, des différences de qualité d'habitat existent dans les domaines vitaux des individus qui la composent (e.g., Saïd et al. 2009), ainsi qu'au sein de chaque domaine vital. On observe un certain degré d'hétérogénéité des habitats (e.g., la composition en végétaux, la nature et qualité du sol, ou encore le microclimat). Cette hétérogénéité a des conséquences sur la qualité, la composition ou bien encore la phénologie de la végétation, mais aussi, directement et indirectement, sur les hôtes et les parasites. La disponibilité en ressources de qualité va influencer sur la condition corporelle des individus, leur capacité à contrôler le parasitisme, et *in fine* leur valeur sélective (Beldomenico et al. 2008; Leivesley et al. 2019). Des études sur les relations entre la condition corporelle et les paramètres hémato-biochimiques ont permis de montrer des liens avec le parasitisme et la réponse immunitaire (e.g., chez le chevreuil : Body et al. 2011; Gilot-Fromont et al. 2012; Jégo et al. 2014a). Il est de plus reconnu que des carences en minéraux et vitamines (e.g., Cu, Zn, Se, Vitamine E) ont des conséquences importantes sur e.g., les performances zootechniques et immunitaires des individus (Kincaid 2000; Herdt and Hoff 2011). Ainsi, des carences peuvent favoriser l'établissement, la survie et la fécondité de parasites, celles-ci pouvant être accentuées par les parasites eux-mêmes (Dautremepuits et al. 2004; Adogwa et al. 2005). Les liens entre les carences et le parasitisme dépendent à la fois du type et du niveau des carences, des caractéristiques des individus (e.g., âge, sexe), du contexte (climat/saison, habitat) et des parasites impliqués (Koski and Scott 2001; Roug et al. 2015; Pacyna et al. 2018).

Dans le cadre de sa thèse, Léa Bariod évaluera les liens entre l'hétérogénéité spatiale du parasitisme des individus avec l'habitat et les ressources disponibles, et avec leur utilisation du temps et de l'espace, en milieu « naturel », non anthropisé. En utilisant les valeurs en oligo-éléments dosés dans les poils des individus, elle évaluera également les liens entre les valeurs en oligo-éléments et les marqueurs immunitaires et le parasitisme des chevreuils de Chizé et de Trois-Fontaines. Du fait des différences de qualité des habitats entre les 2 sites et des conséquences observées sur les traits d'histoire de vie des chevreuils de ces 2 populations, on s'attend à trouver des différences de statut en minéraux entre les 2 sites que nous mettrons en parallèle des différences déjà observées dans les profils immunitaires et parasitaires (Gilot-Fromont et al. 2012; Cheynel et al. 2017).

## **6.3 Evaluation des résistances dans la faune sauvage libre et la faune captive :**

### **6.3.1 Faune captive**

Parmi les espèces sauvages, outre les individus libres dans la nature, de nombreuses espèces sont maintenues captives, soit dans un objectif de production (e.g., élevages de cerfs, d'autruches), soit à des fins de présentation au public et/ou de conservation (e.g., parcs zoologiques). Pour ces deux situations, les animaux sont souvent gardés en petits groupes, sur des surfaces restreintes, et ce toute l'année. De plus, nous constatons au cours des dernières décennies une évolution de l'aménagement des enclos hébergeant ces animaux dans un objectif d'amélioration de leur bien-être. Par exemple, les nouveaux enclos peuvent être plus spacieux, avoir un sol naturel et végétalisé plutôt que bétonné, et parfois plusieurs espèces animales partagent un même espace. Cependant, ces améliorations du point de vue du bien-être animal rendent la gestion sanitaire plus compliquée, notamment vis-à-vis du



parasitisme. En raison de ces modes d'hébergement et des conséquences potentielles du parasitisme sur la santé des individus (dont certains appartiennent à des espèces à enjeux de conservation), on comprend que la gestion du parasitisme soit considérée comme une mesure importante pour la santé des individus par les gestionnaires des parcs zoologiques (Isaza et al. 1990; Mañas et al. 2019). Les problématiques de gestion du parasitisme et du développement des résistances sont sans doute aussi importantes voir plus chez les espèces sauvages captives, que celles présentes dans les élevages d'animaux domestiques. En effet plusieurs problématiques propres à la faune captive rendent la gestion du parasitisme parfois complexe.

Concernant les mesures agro-écologiques, celles-ci sont très limitées, puisque souvent les animaux ne disposent que d'un seul enclos et ces espèces sont généralement difficiles à manipuler et déplacer (Goossens et al. 2006). Dès lors, les mesures préconisées en élevage telles que des rotations de pâturage, des alternances entre espèces animales et des cultures, ... sont pratiquement inapplicables en parcs zoologiques. L'utilisation en continue d'un même espace favorise les ré-infestations successives des animaux et une accumulation de la charge parasitaire. Ce phénomène sera d'autant plus marqué si la nature des sols permet le développement et la survie des parasites, et ne peut pas subir un nettoyage et une désinfection convenable régulièrement (e.g., pâture vs surface bétonnée). La surface limitée des enclos permet cependant de gérer partiellement le parasitisme par le ramassage régulier des excréments, mais cela peut s'avérer compliqué à mettre en place (Fagiolini et al. 2010). Enfin, le partage d'un enclos par plusieurs espèces (e.g., plaines africaines) constitue une situation complexe qui pourra être bénéfique ou négative sur le risque parasitaire en fonction des espèces animales associées et des espèces de parasites qu'elles hébergent. Ainsi, la cohabitation de plusieurs espèces animales peut dans certains cas permettre la réduction de la charge de certaines espèces de parasites et/ou l'augmentation d'autres espèces, avec des niveaux de sensibilité des hôtes variables à certaines espèces de parasites.

Dès lors, la gestion du parasitisme repose en grande partie sur le suivi du parasitisme par examens coproscopiques et l'administration de traitements antiparasitaires lorsque cela semble nécessaire. Aucun antiparasitaire ne possède d'indication pour les espèces sauvages. De plus, peu d'études de pharmacocinétiques d'antiparasitaires ont été réalisées sur des espèces sauvages (e.g., Jarvinen et al. 2002; Gandolf et al. 2009). Les posologies choisies sont généralement extrapolées à partir de celles appliquées chez les espèces domestiques (Geurden and Van Hemelrijk 2005; Lia et al. 2010) et l'évaluation de l'efficacité des traitements est souvent réalisée via des tests de réduction d'excrétion fécale (e.g., Young et al. 2000; Goossens et al. 2005). Le poids des animaux n'est pas toujours connu précisément et l'administration des antiparasitaires par voie orale, en les mélangeant à la nourriture, est parfois privilégiée du fait de la complexité et des risques (pour l'animal et le manipulateur) associés à la manipulation de certains animaux. L'ivermectine et le fenbendazole sont les antiparasitaires les plus fréquemment employés pour gérer le parasitisme gastro-intestinal (Isaza et al. 1990; Mañas et al. 2019), notamment car ils présentent les avantages de pouvoir être administrés par voie orale et d'avoir une bonne marge thérapeutique. Des différences dans le métabolisme des anthelmintiques, des erreurs dans l'évaluation de la masse corporelle, des contraintes pour l'accès à l'alimentation (et donc à l'antiparasitaire lorsqu'il est mélangé aux aliments ; e.g., dominants limitant l'accès à la nourriture aux dominés), le faible nombre de familles d'anthelmintiques utilisées, le traitement simultané et systématique de tous les animaux de la parcelle, ... sont autant de facteurs favorisant des sous-dosages et la sélection de souches résistantes de parasites.

Malgré cela, relativement peu d'études se sont penchées sur les résistances / manque d'efficacité des traitements dans les parcs zoologiques (mais voir, e.g., Isaza et al. 1995; Goossens et al. 2005; Garretson et al. 2009; Nalubamba and Mudenda 2012). Cela s'explique en partie par la complexité de réalisation et d'interprétation des résultats des tests de réduction d'excrétion fécale, déjà chez les animaux d'élevage, et encore plus chez des espèces de zoo difficilement manipulables, chez lesquelles la quantité d'antiparasitaire ingérée par rapport à la masse de l'animal est approximative. D'autres méthodes d'évaluation des résistances peuvent être envisagées, comme les tests *in vitro*. Ceux-ci ont déjà été employés, parfois en parallèle de tests *in vivo*, et ont permis de confirmer des cas de résistance (e.g., Goossens et al. 2005; Garretson et al. 2009).

Avec un étudiant vétérinaire et les vétérinaires de parcs zoologiques, nous souhaitons mettre en place une étude sur l'efficacité des anthelminthiques, chez les ongulés dans un premier temps, dans plusieurs parcs zoologiques en France. Pour cela, nous réaliserons des tests de réduction d'excrétion fécale lorsque cela sera possible, ainsi que des tests *in vitro* de développement larvaire. Ce dernier test consiste à cultiver des œufs de strongles isolés à partir des fèces jusqu'au stade larve 3 (L3) et en les exposant à des concentrations croissantes d'anthelminthiques. Outre le fait que l'utilisation de tests *in vitro* permet de s'affranchir des biais liés au traitement des animaux (e.g., posologie non adaptée à l'espèce, antiparasitaire mélangé à la nourriture), l'autre intérêt de ce test est de pouvoir évaluer l'efficacité de plusieurs molécules dans un même test (ce qui est difficilement réalisable avec un faible effectif d'individus de la même espèce animale pour les tests de réduction d'excrétion fécale). Le test offre alors des informations précieuses aux vétérinaires de parcs sur le niveau de résistance, voire de multi-résistances, et à l'inverse, sur les molécules encore efficaces qui peuvent être utilisées dans la gestion du parasitisme chez cette espèce animale. Enfin l'analyse morphologique et/ou génétique des L3 dans les puits témoin en comparaison de ceux où les œufs/larves ont été exposés à des anthelminthiques, permet d'évaluer des genres / espèces de strongles digestifs résistants aux différentes molécules.

### **6.3.2 Vers une meilleure compréhension de la dynamique parasitaire à l'interface faune sauvage – faune domestique**

Comme montré par certains auteurs chez les cervidés (e.g., Chintoan-Uta et al. 2014; Nagy et al. 2017), nos études en cours chez le chevreuil constituent une première étape permettant de constater la présence d'espèces et de parasites résistants dans la faune sauvage partagées avec les espèces domestiques vivant à proximité, ainsi que l'excrétion d'œufs de souches résistantes par les espèces sauvages. Il a également été montré la transmission et le développement de stades adultes féconds entre espèces, soit par des infestations contrôlées, soit par la partage de pâtures contaminées (Chintoan-Uta et al. 2014; Laca Megyesi et al. 2020). Cependant, en dehors de ces constatations, le rôle épidémiologique des ongulés sauvages vis-à-vis des parasites partagés, et notamment des souches résistantes, reste peu connu. Les ongulés sauvages peuvent jouer le rôle de source de parasites pour les espèces domestiques et *vice versa*, participer à leur dispersion entre élevages, mais aussi apporter des souches sensibles de parasites dans des pâtures d'animaux domestiques où les souches résistantes sont dominantes. Afin de mieux évaluer les rôles respectifs des espèces sauvages, des espèces domestiques et pratiques d'élevage et de l'environnement, dans l'épidémiologie des parasites, et notamment des souches résistantes, à l'interface faune sauvage – faune domestique, plusieurs projets pourraient être développés.

### 6.3.2.1 *Montée en estive et parasites résistants chez les ongulés sauvages de montagne*

Afin d'évaluer un peu mieux l'influence des animaux domestiques et des pratiques pastorales, sur le parasitisme à l'interface faune domestique – faune sauvage, une approche expérimentale similaire à ce qui a été réalisé avec les chevreuils sur Aurignac a été mise en place dans les Alpes françaises. En montagne, les moutons ne sont présents sur les alpages que pendant une période limitée, l'été, et les troupeaux sont souvent de taille importante, regroupant des moutons en provenance parfois de plusieurs élevages. Alors que durant la saison d'estive les moutons sont en pâturage extensif, le reste de l'année, ces animaux ont des conditions d'élevage plus classiques, avec une pression parasitaire pouvant nécessiter l'administration de traitements anthelmintiques. Ainsi, on retrouve en été sur les alpages des moutons d'origines variées et qui sont venus avec leur cortège parasitaire, qui comprend vraisemblablement des strongles résistants aux anthelmintiques. De plus, le mélange de moutons provenant de différents élevages en un seul gros troupeau pour être gardés sur une zone d'estive par un berger, permet les échanges de ces parasites au cours de l'estive, dont les parasites résistants (Collignon et al. 2021).

Des prélèvements de fèces de bouquetins et de moutons ont été réalisés au printemps-début d'été en 2018-2019 sur le massif de Belledonne et dans 2 secteurs du Parc National des Ecrins. Les prélèvements sur les bouquetins ont été réalisés avant l'arrivée des moutons afin d'évaluer les parasites qu'ils hébergent en dehors d'une influence directe récente des moutons. Les moutons ont été prélevés dans les jours suivant leur arrivée en zone d'estive afin d'évaluer les parasites qu'ils apportent sur les sites. Des prélèvements à l'automne auraient permis d'évaluer l'influence de la présence des moutons sur le némabiome des bouquetins mais les prélèvements n'ont pas pu être réalisés. Des analyses préliminaires par PCR des prélèvements de printemps ont montré la présence d'*H. contortus* dans certaines populations de bouquetins et élevages de moutons, et rarement, de parasites résistants aux benzimidazoles chez des moutons. De manière surprenante, la présence d'*H. contortus* est détectée soit chez les bouquetins, soit chez les moutons fréquentant une zone (Ginot 2020; Serafino 2020). Afin d'affiner ces résultats préliminaires sur le némabiome et la présence de parasites résistants aux benzimidazoles, ces prélèvements seront prochainement analysés par séquençage haut-débit au niveau de l'ITS-2 et de l'isotype 1 de la  $\beta$ -tubuline par C. Beaumelle dans le cadre de sa thèse.

### 6.3.2.2 *Modélisation de la dynamique parasitaire à l'interface faune domestique – faune sauvage*

L'utilisation de modèles épidémiologiques est particulièrement intéressante pour mieux explorer et comprendre la complexité de la dynamique parasitaire et appréhender l'influence de différents paramètres et mesures (Rose Vineer 2020). De nombreux modèles ont été développés pour les parasites des herbivores domestiques permettant de modéliser la dynamique parasitaire des stades libres et des stades parasites (e.g., Rose et al. 2015b; Leathwick et al. 2015; Rose Vineer et al. 2020). Devant l'importance croissante des résistances aux anthelmintiques, des modèles prenant en compte les sous-populations de parasites résistants ont été développés (Leathwick et al. 2009; Leathwick 2013). Ces modèles offrent des perspectives intéressantes pour pré-sélectionner différentes stratégies de gestion des parasites, incluant une utilisation plus raisonnée des anthelmintiques et permettant de retarder l'apparition ou le développement trop important de résistances chez les helminthes, avant de les tester sur le terrain.

Ces modèles montrent cependant bien la complexité de la dynamique parasitaire au sein d'une

même population d'animaux domestiques connue, où les études et prélèvements sont pourtant « facilement » réalisables et différents paramètres peuvent être contrôlés (e.g., animaux limités à une pâture, alimentation, population d'âge homogène). L'étude de la dynamique des parasites est encore plus complexe lorsque l'on s'intéresse à un système multi-hôtes, d'autant plus s'il contient une espèce sauvage pour laquelle l'acquisition de connaissances et de données de qualité est compliquée. Nous souhaiterions adapter des modèles multi-espèces existants (Morgan et al. 2006) afin de modéliser la dynamique des parasites, incluant les parasites résistants. Ce modèle visera à évaluer le rôle potentiel des ongulés sauvages dans le maintien et la dissémination des souches résistantes. Il permettra aussi d'identifier les paramètres importants dans la transmission des parasites résistants, dont ceux pour lesquels l'acquisition de données pourra être nécessaire afin d'affiner notre compréhension du système.

### 6.3.2.3 *Ecologie du mouvement*

L'étude des déplacements et la caractérisation des différences individuelles d'utilisation de l'habitat par les animaux sauvages en sympatrie avec des animaux domestiques (Figure 27) permettraient d'affiner nos connaissances sur la transmission des parasites entre espèces et le rôle potentiel des espèces sauvages dans la dissémination des parasites entre élevages. Les parasites pouvant survivre plusieurs mois dans l'environnement ainsi que dans leur hôte, leurs transmissions indirectes ne nécessitent pas une utilisation simultanée des zones de pâturage par les différentes espèces. Dès lors, un suivi de l'utilisation de l'habitat des animaux sauvages doit être réalisé aussi bien en saison de pâturage des animaux domestiques, mais aussi lorsqu'ils n'utilisent plus les pâturages (e.g., animaux rentrés en bergerie en hiver pour les pâtures, hors saison d'estive pour les alpages).

Le marquage et le suivi d'individus équipés de colliers GPS permet de suivre les animaux aussi bien le jour que la nuit et ce toute l'année. Sur le massif de Belledonne, en Isère, le suivi par GPS des moutons de 5 élevages et des bouquetins se trouvant dans cette zone a permis de montrer un chevauchement spatial des aires utilisées par les 2 espèces compris entre 26 et 43% pour les femelles et les mâles de bouquetins, respectivement, au cours de l'été (Margaillan 2021). Les analyses à plus fine échelle montrent une sélection d'habitat assez proche entre les mâles de bouquetins et les moutons. Les résultats varient cependant selon la période de suivi : les mâles bouquetins sélectionnent les zones qui seront pâturées par les moutons, mais avant leur arrivée. Une fois les moutons présents, les bouquetins tendent à éviter ces zones, et elles ne sont plus sélectionnées, au moins durant le mois suivant leur départ. Les zones ayant été pâturées durant l'été par les moutons sont moins riches en ressources alimentaires, ce qui peut expliquer l'absence de sélection de ces habitats malgré le départ des moutons.



Figure 27: Partage de pâture entre moutons et chevreuils (source: <http://masdagenais.blogs.sudouest.fr/media/01/00/1516544784.JPG>).

Ces résultats montrent bien l'importance des échelles temporelle et

spatiale utilisées ainsi que des différences entre individus (ici, l'effet du sexe) sur les résultats, et donc sur l'évaluation des risques de transmission d'agents pathogènes. Cette étude avait pour objectif d'évaluer l'influence de la présence de moutons sur l'utilisation de l'habitat des bouquetins, et de ce fait, la période d'étude se concentrait autour de la période d'estive (i.e., du mois précédant l'arrivée jusqu'au mois suivant le départ des moutons). Les parasites pouvant persister plusieurs mois dans l'environnement, une étude de l'utilisation de l'habitat sur l'ensemble de l'année permettrait d'affiner le risque de transmission de parasites entre espèces domestiques et sauvages. Ainsi, nous souhaitons travailler sur les données GPS des populations de Bouquetins de Belledonne et de chevreuils d'Aurignac afin d'évaluer (1) l'influence de la présence des animaux domestiques dans les pâtures sur la fréquentation des pâtures par les ongulés sauvages, et si des différences de réponses des chevreuils sont observées vis-à-vis des différentes espèces domestiques ; (2) l'importance de l'hétérogénéité individuelle dans les risques de transmission des parasites (Tompkins et al. 2011) par l'étude des différences inter-individuelles d'utilisation des pâtures, en lien avec les caractéristiques individuelles ; (3) les risques de transmission potentielle de maladies entre élevages via la faune sauvage, en regardant le nombre de pâtures fréquentées par les ongulés sauvages et leur répartition spatiale. Les données recueillies pourront servir à améliorer le modèle épidémiologique de dynamique des parasites à l'interface domestique – sauvage (voir partie précédente).

## 7 CURRICULUM VITAE DU CANDIDAT

---

### 7.1 Présentation générale

Né le 08/12/1979

DVM, PhD

Maître de conférences de l'enseignement supérieur classe normale en parasitologies et maladies parasitaires » depuis le 01/09/2008, à VetAgro Sup (ex-Ecole nationale vétérinaire de Lyon).

#### Etablissements de rattachement :

**VetAgro Sup**

1, avenue Bourgelat  
69280 Marcy l'Etoile

**Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive –  
UMR 5558**

43 Bd du 11 novembre  
Université Lyon 1  
69622 Villeurbanne cedex

### 7.2 Cursus professionnel, fonctions exercées, mobilité

- 2005-2008**                    **Enseignements** (vacations) à l'ENVL pour le service de parasitologie et maladies parasitaires aux étudiants de S6 (24 h de TD et 24 h de TP).
- 2006-2008**                    **Enseignements** (vacations) aux étudiants en 2<sup>ème</sup> année de Diplôme Universitaire de Technologie (DUT) en *Statistiques et Traitement Informatique des Données* (STID) à l'Institut Universitaire de Technologie Lumière – Lyon 2 (14 h de TD et 36 h de TP).
- 2008-**                            **Maître de conférences** à VetAgro Sup en parasitologie.
- Sept 2016-sept 2017**        **Congé pour recherche et conversion thématique (CRCT) au sein de l'Université de Calgary – Faculté de médecine vétérinaire** dans les équipes de recherche de John Gilleard et Susan Kutz

### 7.3 Diplômes et formations

- 1997**                            **Baccalauréat série S**-option physique-chimie, mention AB. Lycée Blaise Pascal, Charbonnières-les-Bains.
- 2000-2004**                    **Certificat de Maîtrise de Sciences Biologiques et Médicales (MSBM)** d'*environnement et santé*. Université Claude Bernard - Lyon 1, Lyon. Travail de synthèse sur les *pollutions par les boues d'épandage issues des élevages de porc* sous la direction de G. Keck (ENVL).

- 2001-2002** **Certificat MSBM** de *physiologie et biologie des systèmes intégrés*. Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon. Stage portant sur l'étude du *polymorphisme génétique et du polymorphisme phénotypique de la FMO2 chez le rat (Rattus norvegicus)* sous la direction de E. Benoit (ENVL).
- 2003** **Diplôme d'Etudes Fondamentales Vétérinaire**, ENVL, Marcy l'Etoile.
- 2003-2004** **Certificat MSBM** de *différenciation et oncogénèse*. Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon.
- Déc. 2004** **MSBM**, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon.
- 2004-2005** **Master 2** à finalité recherche, mention *Ecologie, écologie microbienne et évolution*, mention AB. Université Claude Bernard - Lyon 1, Lyon. Stage de recherche sur l'étude de la *sélection de l'habitat par le chevreuil à l'aide d'un modèle individu-centré* sous la direction de J-M Gaillard (UMR CNRS 5558 - LBBE).
- Février 2005** **Thèse de doctorat vétérinaire**. Thèse expérimentale sous la direction du Professeur E. Viguier (ENVL). Titre : « *Evaluation de la densité osseuse chez le chat sain à l'aide d'un appareil de type DEXA (Dual-Energy X-Ray Absorptiometry)* », mention « très honorable avec félicitations du jury ». Université Claude Bernard - Lyon 1, Lyon.
- Juin 2008** **Thèse de doctorat d'Université** : Etude des variations spatio-temporelles de l'activité et de l'utilisation des ressources par les herbivores. L'exemple du mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) et du chevreuil (*Capreolus capreolus*). Université de Lyon - Lyon 1.
- Juin 2021** Formation à **l'utilisation d'animaux de la faune sauvage non hébergée** à fins scientifiques – niveau **concepteur**.

## 7.4 Activités de recherche

### 7.4.1 Encadrements

#### Thèses d'université :

1. Bariod L. (2020 – 2023) Déterminants de l'hétérogénéité spatio-temporelle des agents pathogènes dans des populations d'ongulés sauvages : exemple du chevreuil. *Université Lyon 1 ; co-encadrement G Bourgoïn & S Saïd*
2. Beaumelle C. (2019 – 2022) Etude des conséquences sur la faune sauvage de l'utilisation d'antiparasitaires en élevages : recherche de résidus d'antiparasitaires et de parasites résistants aux antiparasitaires chez les ongulés sauvages. *Université Lyon 1 ; co-encadrement G Bourgoïn & G Yannic (Université Savoie-Mont-Blanc)*
3. Portanier E. (2015 – 2018) Parasitisme et structuration génétique et spatiale. Exemple chez le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.). *Université Lyon 1 ; co-encadrement S. Devillard, G Bourgoïn, M. Garel & D. Maillard*

4. Jégo M. (2011 – 2014) Body condition, immunocompetence and parasitism in a natural population of roe deer. *Université Lyon 1 ; co-encadrement E. Gilot-Fromont & G Bourgoin*

#### Master 2:

1. Daval, A. (2022) Modélisation de la dynamique parasitaire à l'interface ongulés domestiques-ongulés sauvages. *University Paul Sabatier Toulouse; co-encadrement T Porphyre.*
2. Minot, E. (2022) Influence de la présence d'animaux domestiques sur l'utilisation de l'habitat par le chevreuil en vue d'évaluer les risques de transmissions d'agents pathogènes. *Université Paris Sorbonne Nord; co-encadrement N. Morellet.*
3. Habib J (2019) Tick species and tick-borne pathogens collected on mountain ungulates in French Alps, Pyrenees and Corsica. *Université Libanaise; co-encadrement L Zenner & G Bourgoin*
4. Ricoux M-S (2019) Influence of the maternal investment in reproduction on parasite resistance of roe deer fawns. *Université Lyon 1 ; co-encadrement G Bourgoin, J-F Lemaitre & J-M Gaillard*
5. Akl, T (2018) Investigating tick-borne pathogens in ticks from Pyrenees, France. *Université Libanaise; co-encadrement L Zenner & G Bourgoin.*
6. Bonneau E (2014) Structuration génétique chez le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) dans le massif du Caroux-Espinouse. *Master "Biologie Intégrée : Molécules, Populations et Développement Durable", Université de Perpignan Via Domitia ; co-encadrement S Devillard & M Garel.*

#### Master 1 :

1. Maurin C (2016) Influence de la luminosité nocturne sur le rythme d'activité du cerf élaphe (*Cervus elaphus*). *Master "Sciences De l'Univers, Environnement, Ecologie", Université Pierre et Marie Curie Paris VI ; co-encadrement G Bourgoin & S Saïd*
2. Soltys Thibault (2015) Comparaison des rythmes d'activité chez le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.). *Master "Ecologie & Ethologie", Université Jean Monnet, Saint-Etienne ; co-encadrement G Bourgoin & M Garel .*
3. Mermet A (2014) Etude du rôle du cycle lunaire sur l'activité nocturne du mouflon méditerranéen en fonction du sexe et de la pression anthropique. *Master "Patrimoine Naturel et Biodiversité", Université de Rennes 1 ; co-encadrement G. Bourgoin, P Marchand & M Garel.*
4. Corsin M. (2010) Parasitisme des faons par les tiques. *Master « Ecologie, Microbiologie », Université Lyon 1 ; encadrement : G. Bourgoin*

#### Thèses de doctorat vétérinaire expérimentales :

1. Garabedian, J. (2021) Etude de la prévalence d'*Angiostrongylus vasorum* chez le renard dans trois départements de France.
2. Bégoc, N., & Veyssièrre, F. (2020). Evaluation de la transmission de nématodes gastro-intestinaux résistants aux benzimidazoles entre *Ovis aries* et *Capreolus capreolus* dans le canton d'Aurignac (31). Université fédérale Toulouse Midi-Pyrénées. [Co-encadrement avec P. Jacquiet (ENVT) et H. Verheyden (INRAe)]



3. Ginot, J. (2020). Etude du parasitisme gastro-intestinal des bouquetins et ovins en pâtures estivales dans le massif de Belledonne et dans le Parc des Ecrins.
4. Kaufmann, H. (2020). Etude de l'efficacité et de la chimio-résistance au fenbendazole lors de giardiose canine. [**Médaille de bronze et prix des sciences du médicament vétérinaire**]
5. Serafino, A. (2020). Etude de la transmission de strongles digestifs résistants aux anthelminthiques entre les bouquetins des alpes et les moutons domestiques en co-pâturage dans le massif de Belledonne et le parc national des Ecrins.
6. Jolivet, L. (2020) Evaluation des alternatives à la gestion médicamenteuse du parasitisme digestif chez les bovins : essai d'un bolus à base de plantes, de minéraux et de vitamines chez des génisses laitières en première saison de pâturage.
7. Mongellaz, C. (2019) Evaluation *in vitro* de la résistance aux anthelminthiques des strongles gastro-intestinaux des ruminants.
8. Barge, E. (2017) Conséquences des activités récréatives et cynégétiques sur le stress et le parasitisme du mouflon méditerranéen. [**Médaille de bronze et prix Xavier Bernard de l'académie vétérinaire de France**]
9. Lurier, T. (2016) Le diagnostic de la dictyocaulose bovine par lavage broncho-alvéolaire : étude comparative.
10. Maerten, J. (2014) Détermination du parasitisme de l'abomasum chez le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* X *Ovis* sp.) dans le massif du Caroux-Espinouse.
11. Pratviel, G. (2014) Évaluation des facteurs de variation de la réponse immunitaire au parasitisme par *Haemonchus* sp. chez le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) dans le massif du Caroux-Espinouse.
12. Cockenpot, A. (2013) Etude des facteurs de variation de l'excrétion parasitaire mesurée par analyse coproscopique chez le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) dans le massif du Caroux-Espinouse.
13. Laurent, A. (2013) Facteurs de variation de la condition corporelle et investissement énergétique dans la reproduction du mouflon méditerranéen au cours de l'automne-hiver.

#### Autres étudiants:

- Etudiant vétérinaire étranger: Storms, S. (2016 ; University of Illinois; 2 mois). The effects of human interactions on gastrointestinal parasites in Mediterranean Mouflon in Southern France.
- Undergraduate student: Hough G. (2017 ; University of Calgary ; 4 mois) Parasite diversity and intensity variation in bighorn sheep populations across southwestern Canada.

#### 7.4.2 Production scientifique

*NB : noms soulignés = noms des étudiants (co-)encadrés*

- **Articles dans des périodiques à comité de lecture**
  - Articles acceptés, en révision et en préparation

1. Magdález J., **Bourgoin G.**, Vadlejch G. Non-native nematode *Ashworthius sidemi* currently dominates the abomasal parasite community of cervid hosts in the Czech Republic. *Frontiers in Veterinary Science*. *Accepté*
2. **Bourgoin, G.**, Callait-Cardinal, M.-P., Bouhsira E., Polack B., Bourdeau P., Roussel Ariza C, Carassou L, Lienard E., Drake J. Prevalence of major digestive and respiratory helminths in dogs and cats in France: results of a multicentric study. *Parasites & Vectors*. *En révision après retour des reviewers*.
3. Bariod L., Saïd S., Calenge C., Chabot S., Badeau V., Bourgoin G. Parasitized or non-parasitized, why? A study of factors influencing tick burden in roe deer neonates. *PlosOne*. *En révision après retour des reviewers*.
4. Kaufmann H., Zenner L., Benabed S., Poirel M.-T., **Bourgoin G.** Lack of efficacy of fenbendazole against *Giardia duodenalis* in a naturally infected population of dogs in France. *Parasite*. *Soumis*
5. Habib, J., Garel, M., Poirel, M-T, Itty, C., Appolinaire, J., Amblard, T., Benedetti, P., Sanchis, F., Souq, M.-L., Benabed, S., Gibert, P., Abi Rizk, G., Zenner, L., **Bourgoin, G.** Prevalence of tick-borne pathogens in mountain ungulates in 4 regions in France. *En preparation*
6. **Bourgoin, G.**, Poissant, J, Wit, J., Ruckstuhl, K., Hough, G., Letain, C., Gilleard, J., Kutz, S. Strongyle diversity in populations of bighorn sheep in Western Canada. *En preparation*

- Articles publiés

1. Portanier, E., Chevret, P., Gélín, P., Benedetti, P., Sanchis, F., Barbanera, F., Kaerle, C., Queney, G., **Bourgoin, G.**, Devillard, S., & Garel, M. (2022). New insights into the past and recent evolutionary history of the Corsican mouflon (*Ovis gmelini musimon*) to inform its conservation. *Conservation Genetics*. 23: 91-107
2. Beaumelle, C., Redman, E.M., de Rijke, J., Wit, J., Benabed, S., Debias, F., Duhayer, J., Pardonnet, S., Poirel, M.-T., Capron, G., Chabot, S., Rey, B., Yannic, G., Gilleard, J.S., and **Bourgoin, G.** (2021). Metabarcoding in two isolated populations of wild roe deer (*Capreolus capreolus*) reveals variation in gastrointestinal nematode community composition between regions and among age classes. *Parasites & Vectors* 14(1): 594.
3. **Bourgoin, G.**, Laurent, A., Marchand, P., Duhayer, J., Poirel, M.-T., Michel, P., Itty, C., & Garel, M. (2021). Young and mature males have similar energy expenditure during the rut in a trophy-hunted population of Mediterranean mouflon. *Mammalian Biology*, 101, 35–42.
4. **Bourgoin, G.**, Portanier, E., Poirel, M.-T., Itty, C., Duhayer, J., Benabed, S., Cockenpot, A., Callait-Cardinal, M.-P., & Garel, M. (2021). Reproductive females and young mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) in poor body condition are the main spreaders of gastrointestinal parasites. *Parasitology*, 148(7), 809–818.
5. Freyburger, L., Callait Cardinal, M.-P., Zenner, L., Abitbol, M., Audrin, J.-F., Ayral, F., Bisson, C., **Bourgoin, G.**, ... Thary, V. (2020). Note technique sur la reprise progressive des activités de médecine préventive à la levée du confinement le 11 mai – Gestion des protocoles vaccinaux. *Revue Vétérinaire Clinique*, 55(3), 73–93.

6. Portanier, E., Garel, M., Devillard, S., Duhayer, J., Poirel, M-T., Henri, H., Régis, C., Maillard, D., Redman, E., Itty, C., Michel, P. and **Bourgoin, G.** (2019) Does host socio-spatial behavior lead to fine-scale spatial genetic structure of its associated parasite? *Parasite*, 26, 64
7. Akl, T., **Bourgoin, G.**, Souq, M.-L., Appolinaire, J., Poirel, M.-T., Gibert, P., Abi Rizk, G. Garel, M., Zenner, L. (2019). Detection of tick-borne pathogens in questing *Ixodes ricinus* in the French Pyrenees and first identification of *Rickettsia monacensis* in France. *Parasite*, 26, 20.
8. Portanier, E., Garel, M., Devillard, S., Maillard, D., Poissant, J., Galan, M., ... **Bourgoin, G.** (2019). Both candidate gene and neutral genetic diversity correlate with parasite resistance in female Mediterranean mouflon. *BMC Ecology*, 19(1), 12.
9. **Bourgoin, G.**, Jacquet-Viallet, P., and Zenner, L. (2018) Fatal strongyloidiasis in a puppy from France. *Veterinary Record Case Reports*. 6(2)
10. **Bourgoin, G.**, Marchand, P., Hewison, A.J.M., Ruckstuhl, K.E. & Garel, M. (2018) Social behaviour as a predominant driver of sexual, age-dependent and reproductive segregation in Mediterranean mouflon. *Animal Behaviour*, 136, pp.87-100.
11. Lurier, T., Delignette-Muller, M.L., Rannou, B., Strube, C., Arcangioli, M.-A., and **Bourgoin, G.** (2018) Diagnosis of bovine dictyocaulosis by bronchoalveolar lavage technique: A comparative study using a Bayesian approach. *Preventive Veterinary Medicine*. 154: 124–131.
12. Lemaître, J.-F., Cheynel, L., Douhard, F., **Bourgoin, G.**, Débias, F., Ferté, H., Gilot-Fromont, E., Pardonnet, S., Pellerin, M., and Rey, B. (2018) The influence of early-life allocation to antlers on male performance during adulthood: Evidence from contrasted populations of a large herbivore. *Journal of Animal Ecology*. 87(4): 921–932.
13. Portanier, E., Larroque, J., Garel, M., Marchand, P., Maillard, D., **Bourgoin, G.**, and Devillard, S. (2018) Landscape genetics matches with behavioral ecology and brings new insight on the functional connectivity in Mediterranean mouflon. *Landscape Ecology*. 33(7): 1069–1085.
14. Portanier, E., Garel, M., Devillard, S., Marchand, P., Andru, J., Maillard, D. & **Bourgoin, G.** (2017) Introduction history overrides social factors in explaining genetic structure of females in Mediterranean mouflon. *Ecology and Evolution*, 7, pp.9580-9591.
15. Cheynel, L., Lemaître, J.-F., Gaillard, J.-M., Rey, B., **Bourgoin, G.**, Ferté, H., Jégo, M., Débias, F., Pellerin, M., Jacob, L. & Gilot-Fromont, E. (2017) Immunosenescence patterns differ between populations but not between sexes in a long-lived mammal. *Scientific Reports*, 7, 13700.
16. Marchand P, Garel M, **Bourgoin G**, Duparc A, Dubray D, Maillard D, Loison A (2017) Combining familiarity and landscape features helps breaking down the barriers between movements and home ranges in a large herbivore, *Journal of Animal Ecology* 86: 371-383
17. Marchand P, Garel M, **Bourgoin G**, Dubray D, Maillard D, Loison A (2015) Coupling scale-specific habitat selection and activity reveals sex-specific food/cover trade-offs in a large herbivore, *Animal Behaviour*, vol. 102 pp.169-187.
18. Marchand P, Garel M, **Bourgoin G**, Dubray D, Maillard D, Loison A (2015) Sex-specific adjustments in habitat selection contribute to buffer mouflon against summer conditions, *Behavioral Ecology*, vol. 26 pp.472-482.

19. Darmon G, **Bourgoin G**, Marchand P, Garel M, Dubray D, Jullien JM, Loison A (2014) Do ecologically close species shift their daily activities when in sympatry? A test on chamois in the presence of mouflon, *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 111 pp.621-626.
20. Jego M, Ferte H, Gaillard JM, Klein F, Crespin L, Gilot-Fromont E, **Bourgoin G** (2014) A comparison of the physiological status in parasitized roe deer (*Capreolus capreolus*) from two different populations, *Veterinary Parasitology*, vol. 205 pp.717-720.
21. Jego M, Lemaitre JF, **Bourgoin G**, Capron G, Warnant C, Klein F, Gilot-Fromont E, Gaillard JM (2014) Haematological parameters do senesce in the wild: evidence from different populations of a long-lived mammal, *Journal of Evolutionary Biology*, vol. 27 pp.2745-52.
22. Marchand P, Garel M, **Bourgoin G**, Dubray D, Maillard D, Loison A (2014) Impacts of tourism and hunting on a large herbivore's spatio-temporal behavior in and around a French protected area, *Biological Conservation*, vol. 177 pp.1-11.
23. Marchand P, Garel M, **Bourgoin G**, Michel P, Maillard D, Loison A (2014) Habitat-related variation in carcass mass of a large herbivore revealed by combining hunting and GPS data, *The Journal of Wildlife Management*, vol. 78 pp.657-670.
24. **Bourgoin G**, Garel M, Blanchard P, Dubray D, Maillard D, Gaillard J-M (2011) Daily responses of mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) activity to summer climatic conditions, *Canadian Journal of Zoology*, vol. 89 pp.765-773.
25. **Bourgoin G**, Garel M, Dubray D, Maillard D, Gaillard J-M (2009) What determines global positioning system fix success when monitoring free-ranging mouflon?, *European Journal of Wildlife Research*, vol. 55 pp.603-613.
26. Saïd S, Gaillard J-M, Widmer O, Débias F, **Bourgoin G**, Delorme D, Roux C (2009) What shapes intra-specific variation in home range size? A case study of female roe deer, *Oikos*, vol. 118 pp.1299-1306.
27. **Bourgoin G**, Garel M, Van Moorter B, Dubray D, Maillard D, Marty E, Gaillard J-M (2008) Determinants of seasonal variation in activity patterns of mouflon, *Canadian Journal of Zoology*, vol. 86(12) pp.1410-1418.

- **Articles de recherche dans des périodiques sans comité de lecture / rapports à diffusion restreinte**

1. **Bourgoin, G.**, Garel, M., Dubray, D., Maillard, D., Marty, E., & Gaillard, J.-M. (2007). Échecs de localisation des colliers GPS: une source d'erreurs à maîtriser. Rapport scientifique ONCFS.
2. **Bourgoin, G.**, Garel M., Van Moorter, Dubray, Maillard, Marty, E., & Gaillard, J.-M. (2009). Vers une meilleure compréhension du rythme d'activité des ongulés de montagne. Rapport Scientifique - ONCFS, 39.
3. Marchand, P., Itty, C., Duhayer, J., Garel, M., **Bourgoin, G.**, & Dubray, D. (2015). Dérangements par le tourisme et la chasse : quelles réponses du mouflon - Bilan de suivis par colliers GPS dans le massif du Caroux-Espinouse. Rapport technique ONCFS.
4. Marchand, P., Portanier, E., Itty, C., **Bourgoin, G.**, Devillard, S., Duparc, A., ... Garel, M. (2017). Les structures linéaires du paysage : influences sur le comportement et la génétique du mouflon méditerranéen. *Faune Sauvage*, 316, 31–36.

- **Communications dans des congrès scientifiques**

- Communications orales

1. Beaumelle, C., Redman, E., de Rijke, J., Benabed, S., Duhayer, J., Pardonnet, S., Poirel, M.-T., Capron, G., Rey, B., Chabot, S., Yannic, G., Gilleard, J.S., and **Bourgoin, G.** (2021) ITS-2 rDNA metabarcoding in two isolated populations of roe deer (*Capreolus capreolus*) reveals variation in the nemabiome among age classes. 28<sup>th</sup> International Conference of the World Association for the Advancement of Veterinary Parasitology, 19<sup>th</sup> -22<sup>nd</sup> July 2021, Dublin, Ireland.
2. Redman, E., Rijke, J. de, Zhu, S., Chen, R., Revo, A., Jacquiet, P., Verheyden, H., Bégoc, N., Benabed, S., Capron, G., Cargnelutti, B., Débias, F., Duhayer, J., Lourtet, B., Pardonnet, S., Poirel, M.-T., Rey, B., Veyssièrè, F., Warnant, C., **Bourgoin, G.** and Gilleard, J.S. (2020) Evidence for wild cervids as transmission vectors of small ruminant drug resistant gastrointestinal nematode parasites. June 20-22, 2021; American Association of Veterinary Parasitologists, 65<sup>th</sup> Annual Meeting, virtual meeting.
3. Beaumelle, C., Verheyden, H., Redman, E., de Rijke, J., Veyssièrè, F., Bégoc, N., Benabed, S., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Poirel, M.-T., Yannic, G., Jacquiet, P., Gilleard, J.S., and **Bourgoin, G.** (2021) Investigating the transmission of gastro intestinal nematodes between livestock and roe deer using deep sequencing analyses. 69<sup>th</sup> WDA / 14<sup>th</sup> EWDA - Joint Virtual Conference, Aug 31 - Sept. 2, 2021, Cuenca, Spain.
4. Marchand, P., Chauveau, V., Margailan, L., Anselme-Martin, S., **Bourgoin, G.**, Garel, M., Gilot-Fromont, E., Hars, J., Lambert, S., Petit, E., Toïgo, C., and Rossi, S. (2021) Apports des technologies GPS et du biollogging pour une meilleure compréhension de l'écologie des ongulés de montagne dans un contexte de changements globaux. 38<sup>èmes</sup> Rencontres du GEEFSM, 7-10<sup>th</sup> October 2021, Lanslebourg, France.
5. Lurier, T., Arcangioli, M.-A., **Bourgoin, G.** & Delignette-Müller, M.-L. (2019). Assessment of diagnostic tests in the absence of a gold standard: a Bayesian approach simultaneously using latent class and mixture models for the diagnosis of bovine dictyocaulosis. BAYES2019 Lyon: Bayesian Biostatistics, 21-24 May 2019, Lyon, France.
6. Portanier, E., Garel, M., Devillard, S., Maillard, D., Poissant, J., Galan, M., Benabed, S., Poirel, M.-T., Duhayer, J., Itty, C., & **Bourgoin, G.** (2019). Genetic resistance against parasitism in female Mediterranean mouflon: Implications of both neutral and adaptive genetic diversity. Annual Meeting Ecofect, May 24, 2019, Lyon, France.
7. Cheynel, L., Gaillard, J.-M., Rey, B., **Bourgoin, G.**, Hubert, F., Nussey, D. H., Wilbourn, R. V., Froy, H., Gilot-Fromont, E., & Lemaître, J.-F. (2019). Immune senescence in two populations of a wild mammal, the roe deer. Annual Meeting ECOFECT, May 24, 2019, Lyon, France.
8. Akl, T., **Bourgoin, G.**, Abi Rizk, G., & Zenner, L. (2019). Maladies vectorisées par les tiques chez les ongulés sauvages de montagne : revue systématique. 37<sup>èmes</sup> Rencontres du GEEFSM, 13-16 June 2019: 3, Etroubles, Italy.
9. Habib, J., Akl, T., Poirel, M.-T., Itty, C., Appolinaire, J., Amblard, T., Benedetti, P., Sanchis, F., Garel, M., Souq, M.-L., Benabed, S., Gibert, P., Abi Rizk, G., Zenner, L., & **Bourgoin, G.** (2019). Prévalence des pathogènes portés par les tiques chez les ongulés de montagne dans 4 régions de France. 37<sup>èmes</sup> rencontres du GEEFSM, 13-16 June 2019: 24, Etroubles, Italy.
10. **Bourgoin, G.**, Poissant, J., Wit, J., Ruckstuhl, K. E., Hough, G., Letain, C., Gilleard, J. S., & Kutz, S. J.

- (2018). Etude du parasitisme par les strongles gastro-intestinaux chez le mouflon des rocheuses de l'ouest canadien par séquençage haut-débit. 36èmes Rencontres du GEEFSM, 13-16 September 2018, Réserve d'Orlu, France.
11. **Bourgoin, G.**, Barge, E., Poirel, M.-T., Benabed, S., Itty, C., Palme, R., Buronfosse, T., Storms, S., Marchand, P., & Garel, M. (2018). Evaluation de l'impact des activités humaines sur la santé du mouflon méditerranéen. 36èmes Rencontres du GEEFSM, 13-16 September 2018, Réserve d'Orlu, France.
  12. Portanier, E., Larroque, J., Garel, M., Marchand, P., Maillard, D., **Bourgoin, G.**, & Devillard, S. (2017). Sex-specific impacts of landscape on gene flow in Mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.). 33<sup>rd</sup> IUGB Congress - 14th Perdrix Congress, August 2017, Montpellier, France.
  13. Lurier, T., **Bourgoin, G.**, Rannou, B., Strube, C., Delignette-Müller, M.-L., & Arcangioli, M.-A. (2017). Diagnosis of bovine dictyocaulosis using bronchoalveolar lavage technique: a comparative study. 5<sup>th</sup> European Buiatrics Forum, Bilbao, Spain.
  14. Cheynel, L., Lemaitre, J.-F., Gaillard, J.-M., Rey, B., **Bourgoin, G.**, Pellerin, M., & Gilot-Fromont, E. (2017). Immuno-senescence patterns in two populations of a long-lived mammal. Annual Meeting of the immuno-ecology working group of the REID (French network of sustainable interactions ecology), September 2017, Montpellier, France.
  15. Gilot-Fromont, E., **Bourgoin, G.**, Bonenfant, C., Lemaitre, J.-F., Klein, F., & Gaillard, J.-M. (2016). Life history correlates of immune profile in roe deer. 12<sup>th</sup> Conference of the European Wildlife Disease Association (EWDA), 27-31 August 2016, Berlin, Germany.
  16. Portanier, E., Garel, M., Devillard, S., Marchand, P., Andru, J., Maillard, D., & **Bourgoin, G.** (2016). Is genetic structure under the influence of social structure or past introduction in a Mediterranean mouflon population? 6<sup>th</sup> World Congress on mountain ungulates & 5th International Symposium on mouflon, 28<sup>th</sup> August - 1<sup>st</sup> September, 2016, Nicosia, Cyprus.
  17. Gilot-Fromont, E., Garel, M., Jullien, J.-M., Toïgo, C., Menaut, P., Smith, K., Gibert, P., **Bourgoin, G.** (2015). Interactions entre condition corporelle, immunité et parasitisme chez les ongulés de montagne. 33<sup>èmes</sup> rencontres du GEEFSM, 21-24 mai 2015, Balme, Italie.
  18. **Bourgoin G** (2015) État des lieux et évolution du risque parasitaire en lien avec les changements climatiques et la faune sauvage. Journées Nationales des GTV : parasitisme – enjeux et opportunités, 20-22 mai 2015, Nantes, France
  19. **Bourgoin, G.**, Garel, M., Mercier, A., Massot, R., Poirel, M.-T., Itty, C., & Duhayer, J. (2014). Increased infestation of mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) by ticks in France. International Congress on Parasites of Wildlife, 14-18 September, 2014, South Africa.
  20. **Bourgoin, G.**, Garel, M., Poirel, M.-T., Cockenpot, A., Itty, C., & Duhayer, J. (2014). Gastro-intestinal parasitism in a population of mediterranean mouflon (*Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp.) in France. International Congress on Parasites of Wildlife, 14-18 September, South Africa.
  21. Jégo, M., **Bourgoin, G.**, Warnant, C., Klein, F., Gaillard, J.-M., & Gilot-Fromont, E. (2014). Males roe deer trade their immune system for sexual ornamentation in the wild. Congress of the European Wildlife Disease Association, 25-29 August 2014, Edinburgh, Scotland.

22. Gilot-Fromont, E., Garel, M., Gibert, P., & **Bourgoin, G.** (2014). Interactions between body condition, immunity and parasitism in mountain ungulates. Congress of the European Wildlife Disease Association, 25-29 August 2014, Edinburgh, Scotland.
23. **Bourgoin, G.**, Loison, A., Cockenpot, A., Poirel, M.-T., Itty, C., Duhayer, J., & Garel, M. (2013). Le phénotype : un bon indicateur du statut parasitaire d'un individu ? Cas du mouflon méditerranéen. 31<sup>èmes</sup> rencontres du GEEFSM, 14-16 juin 2013, Canillo, Andorre.
24. **Bourgoin, G.**, Souq, M.-L., Appolinaire, J., Zenner, L., Gibert, P., & Garel, M. (2012). Etude de la population de tiques du pic du Bazès. 30<sup>èmes</sup> rencontres du GEEFSM, 20-23 septembre 2012, Cauterets, France.
25. Foulché, K., Garel, M., Maillard, D., Loison, A., Dubray, D., Appolinaire, J., ... **Bourgoin, G.** (2012). Les Indicateurs de Changement Ecologique pour la gestion des populations d'isards et de chamois. 30<sup>èmes</sup> rencontres du GEEFSM, 20-23 September 2012, Cauterets, France.
26. Tablado, Z., Loison, A., Saïd, S., & **Bourgoin, G.** (2010). Différences inter-spécifiques du déplacement de grands herbivores en milieu alpin. Ecologie 2010 - Colloque national d'écologie scientifique, Montpellier, France.

○ **Posters présentés à des congrès scientifiques**

1. Bariod, L., Saïd, S., Calenge, C., Chabot, S., Badeau, V., and **Bourgoin, G.** (2021) Tick risk in roe deer fawns : what links with environment and individual characteristics. 69th WDA / 14th EWDA - Joint Virtual Conference, Aug. 31 - Sept. 2, 2021, Cuenca, Spain.
2. Bariod, L., Saïd, S., Calenge, C., Chabot, S., Badeau, V., and **Bourgoin, G.** (2021) Parasitized, non parasitized , why ? A study of factors influencing tick burden in roe deer neonates. Lyon, France.
3. **Bourgoin, G.**, Poissant, J., Wit, J., Ruckstuhl, K.E., Beaumelle, C., Hough, G., Gilleard, J.S., and Kutz, S.J. (2021) Parasitic nematode abundance and diversity variation in bighorn sheep populations across southwestern Canada. Dublin, Ireland, 19th -22nd July 2021.
4. **Bourgoin, G.**, Hough, G., Poissant, J., Ruckstuhl, K., Wit, J., Letain, C., Gilleard, J.S., and Kutz, S. (2018) Improving the study of parasitism in wildlife using deep sequencing analyses. **Poster** presented at the 5<sup>th</sup> AgreenSkills Annual meeting, 11-14 June 2018, Edinburgh, Scotland.
5. Hough, G., **Bourgoin, G.**, Poissant, J., Ruckstuhl, K., Letain, C., Gilleard, J.S., and Kutz, S. (2017) Parasite diversity and abundance variation in bighorn sheep populations across southwestern Canada. **Poster** presented at the University of Calgary Faculty of Veterinary undergraduate SURE Research Day, August 18, 2017, Calgary, Canada.
6. Cheynel, L., Lemaître, J.-F., Gaillard, J.-M., Rey, B., **Bourgoin, G.**, Ferté, H., Jégo, M., Débias, F., Pellerin, M., Jacob, L., & Gilot-Fromont, E. (2016). Patterns of immunosenescence differ between two contrasted populations of a long-lived mammal. Journée Labex Ecofect, December 2016, Lyon, France.
7. Cheynel, L., Lemaître, J.-F., Gaillard, J.-M., Rey, B., **Bourgoin, G.**, Pellerin, M., & Gilot-Fromont, E. (2016). Patterns of immunosenescence differ between two contrasted populations of a long-lived mammal. British Ecological Society Meeting, Liverpool, England.

8. De Guio, C., Nottrott, K., Schramme, M., **Bourgoin, G.**, & Ségard, E. (2016). Radiographic and computed tomographic features of *Oestrus ovis* infestation in a sheep. European College of Veterinary Diagnostic Imaging meeting 2016, Wroclaw, Poland.
9. Storms, S., Barge, E., Poirel, M.-T., Benabed, G., Garel, M., Marchand, P., Itty, C., **Bourgoin, G.** (2016). The effects of human interactions on gastrointestinal parasites in Mediterranean Mouflon in Southern France. 27th Annual Meril-NIH Veterinary Scholars Symposium.
10. Smith, K., **Bourgoin, G.**, Jullien, J.-M., Toigo, C., Garel, M., Gibert, P., & Gilot-Fromont, E. (2014). Ecoimmunology of French Mountain Ungulates: relationships between disease, body condition, and immunocompetence. 25th Annual Meril-NIH Veterinary Scholars Symposium.
11. Darmon, G., Loison, A., **Bourgoin, G.**, Jean-Michel, J., Calenge, C., Marchand, P., ... Maillard, D. (2013). What mechanisms enable coexistence between native chamois and introduced mouflon in the northern French Alps? 2nd International Symposium on Rupicapra: Biology, Health, Monitoring and Management, 24-25 Octobre 2013, Bellver de Cerdanya, Catalogne, Espagne.
12. Moinet, M., Gibert, P., Gauthier, G., Revelli, P., Reynaud, G., Game, Y., **Bourgoin, G.**, Mastain, O. (2010). Cerebral coenurosis in mountain ungulates in the french alps: an interaction between domestic life and wildlife or an evidence of a sylvatic cycle? EWDA 9th conference, 13-16 September 2010, Vlieland, Netherlands.

### 7.4.3 Financements

- Programme RESPOND – Scientific Breakthrough, Université Lyon: “ From ecological roots to molecular determinants of orthonairoviruses emergence: modelling, treating, and predicting an emerging infectious disease (2021-2024) **Partenaire. 684 k€**
- Programme ParCap’AuRA – PEPIT – Axe 4: Evaluation de l’efficacité des anthelminthiques chez les caprins en région Auvergne-Rhône-Alpes (2019-2022) **Partenaire. 300 k€**
- Bourse de mobilité pour recherche Agreenskills+ (séjour à l’Université de Calgary dans le cadre de mon CRCT) (2017-2018). **30 k€**
- 6 demi-bourses de thèse (2011, 2015, 3 en 2019, 2020) financées par VetAgro Sup et par l’Université de Lyon. “*Etude des conséquences sur la faune sauvage de l’utilisation d’antiparasitaires en élevages : recherche de résidus d’antiparasitaires et de parasites résistants aux antiparasitaires chez les ongulés sauvages* ». **Co-coordonateur. 45k€/demi-bourse**
- Impulsion - Santé Globale - VetAgro Sup. “Epidémiologie des nématodes gastro-intestinaux résistants aux antiparasitaires à l’interface faune domestique et sauvage » (2018) **Coordinateur principal. 5k€**
- Alberta Conservation Association (ACA) Research Grant: “Parasite communities of Bighorn sheep in Canada” (2017-2018) **Co-coordonateur. 32k€**
- ANR “Mov-It : Ungulates MOVing across heterogeneous landscapes: identifying behavioural processes linking global change to spatially- explicit demographic performance and management”. (2017-2022). **Partenaire dans 2 work-packages; 533 k€**
- Bourse jeune chercheur VetAgro Sup (2010). **Coordinateur principal 5 k€**
- Bourse jeune chercheur LBBE– UMR CNRS 5558 (2010). **Coordinateur principal 5 k€**



## 7.5 Activités d'enseignement

### 7.5.1 Formations au sein de VetAgros Sup

Je participe aux différents types d'enseignements (cours magistraux [CM], travaux dirigés [TD], travaux pratiques [TP] et travaux cliniques [TC]) pour des étudiants de différents niveaux, à raison de 190-215h équivalent TD par an. Mes enseignements ont porté sur (1) la biologie et la diagnose des parasites externes et internes (A2-A3), et sur (2) les maladies parasitaires, leur prophylaxie et les traitements (A4-A6).

Une partie importante de mes enseignements s'est faite en collaboration et/ou dans le cadre de modules autres que celui de parasitologie pure (e.g., TC de médecine préventive des carnivores domestiques en collaboration avec les enseignants-chercheurs de pathologie infectieuse, et d'épidémiologie, notamment). Ainsi, j'interviens à raison d'environ 30 matinées par an, en consultation de médecine préventive des animaux de compagnie et participe à l'encadrement des étudiants de A4 et A5. Au cours de ces matinées, nous encadrons des étudiants lorsqu'ils réalisent des consultations de médecine préventive et des TD sont réalisés à la suite des consultations. Cette implication me permet de suivre la mise en application par les étudiants des enseignements de parasitologie reçus au cours des 3 premières années d'études vétérinaires, mais aussi d'élargir mon enseignement à d'autres thématiques que la parasitologie (infectiologie, immunologie, alimentation, ...).

### 7.5.2 Formations hors de VetAgro Sup et diffusions des connaissances auprès du grand public

#### Formations initiales et continues diplômantes d'étudiants et de professionnels :

- Licence professionnelle « Productions animales : technologies en physiologie et physiopathologie » à VetAgro Sup (3h) depuis 2011
- auprès des élèves ingénieurs agronomes en dernière année d'étude de l'Institut supérieur d'agriculture et d'agroalimentaire Rhône-Alpes (ISARA), chaque année depuis 2017
- « Entomology Summer course » à l'ENVT, 26-30 août 2019
- DU de pharmacie vétérinaire à l'université Claude Bernard-Lyon (3h de CM) en 2012.

#### Formations continues / diffusion des connaissances pour des vétérinaires praticiens et du grand publique :

- 2017 : « Les parasites internes : toujours d'actualité ? » (1 soirée)
- 2 chroniques sonores diffusées à la radio en 2017
- 2015- 2016 : « La coproscopie en pratique pour les carnivores domestiques » (2 soirées de formation)
- 2015 : « Et si nous pensions à la dirofilariose ? – Zoonoses parasitaires chez l'animal et l'homme : ce que vous devez savoir » (1 soirée)

- 2014 – 2015 : « La vermifugation raisonnée des carnivores domestiques » (2 soirées de formation)
- 2014 : Biologie des tiques ; réunion grand publique « tiques et maladies à tiques », Fédération des chasseurs de Savoie, Saint Pierre d’Albigny, France

## 7.6 Autres activités

### 7.6.1 Activités d'expertise et de prestation de service

- **Expertise :**
  - Avec mes collègues, nous sommes régulièrement **contactés par des confrères vétérinaires** confrontés à des problèmes de parasitisme. Dans ces cas-là, le confrère étant généralement confronté à une situation problématique, avec des animaux cliniquement atteints et des clients inquiets à gérer, nous devons assez rapidement (et bénévolement) leur donner notre avis, réaliser des recherches bibliographiques, ... (15-40 sollicitations par an), et ce, souvent au détriment de nos activités quotidiennes d’enseignement et de recherche.
  - Réalisation de diaporamas de formation à la demande de laboratoires ELANCO (1 en 2014 ; 1 en 2017);
  - Réalisation de journées de formation pour du personnel de Novartis (2014) et d’ELANCO (2018) ;
  - Animation d’un stand sur les parasites des animaux domestiques lors des Journées Portes Ouvertes de VetAgro Sup (2017-2019) à la demande du laboratoire MSD.
- **Prestation de services :**
  - Avec mes collègues, nous **participons aux activités du laboratoire de parasitologie de VetAgro Sup** (directeur : L Zenner ; <http://www.vetagro-sup.fr/recherche-expertise/laboratoires-analyse/parasitologie/>) qui réalise des analyses parasitologiques pour les cliniques de VetAgro Sup ou à la demande de toute personne extérieure à l’établissement (vétérinaires, particuliers, éleveurs). Dans ce cadre, j’interviens régulièrement avec mes collègues comme support aux techniciennes pour des diagnostics et analyses parasitologiques courantes, pour développer et tester de nouvelles analyses, palier à des absences/congés des techniciennes, ainsi que pour la gestion administrative du laboratoire (ex : signature des compte-rendu d’analyses, réponses à des confrères pour l’interprétation des résultats).
  - Nous sommes sollicités, via notamment notre laboratoire d’analyses, pour aider au **montage d’études expérimentales**, pour **collecter des échantillons** et/ou pour **réaliser des analyses** (ex : pour ELANCO en 2017-2018 ; pour le suivi du parasitisme d’élevages de bovins par l’association Arthropologia en 2018).

## 7.6.2 Responsabilité, fonctions et réseaux internes et externes au service de l'établissement

### - Instances internes :

- Membre du **conseil scientifique** de VetAgro Sup depuis 2019.
- Membre du **comité de pilotage** du pôle d'Expertise Vétérinaire et Agronomique Animaux Sauvages (**EVAAS**) de VetAgro Sup depuis 2018
- Membre de la **cellule d'écoute des étudiant(e)s** de l'école. Suite à une formation suivie sur l'école (« Etudiants en mal être : savoir les repérer et réagir » en 2017), nous avons commencé à mettre en place cette cellule et à communiquer auprès des étudiants sur son existence. Outre les étudiants que je suis au cours de leur cursus en tant qu'enseignant tuteur et que je reçois régulièrement, je fais partie d'une liste d'enseignants que n'importe quel étudiant peut venir voir pour discuter de tout problème.
- Membre de la **commission des prix de thèse** de VetAgro Sup depuis 2021 qui évalue et classe les thèses d'exercice vétérinaire proposées pour un prix de thèse

### - Responsabilités en formation :

- **Enseignant coordinateur** de l'unité d'enseignement (**UE**) « **Maladies parasitaires des ruminants domestiques** » des étudiants en S9. Dans ce cadre, en coordination avec la DEVE, j'assure l'organisation pratique de l'enseignement de ce module, je suis l'interlocuteur des étudiants pour ce module, et enfin j'organise les examens de validation des acquis.
- **Chef de service clinique adjoint (CSCA)** de M-P Callait-Cardinal pour le **service de médecine préventive** du Centre hospitalo-universitaire vétérinaire (CHUV) depuis fin 2019. Nous avons en charge d'organiser, en lien avec les responsables et collègues du CHUV, le bon déroulement du service de médecine préventive (organisation du planning, gestion des stocks, participation aux réunions...).
- **Responsable adjoint** d'E Gilot-Fromont de l'enseignement personnalisé (**EP**) « **Faune Sauvage** ». Je participe à la sélection des étudiants participant à ce module et au suivi du travail personnalisé (réalisation de fiches sur des espèces animales et leur présentation, encadrement d'étudiants) et l'évaluation.
- Depuis 2019, **suppléant** d'E Gilot-Fromont dans le **comité d'organisation et de formation (COF)** du nouveau **diplôme inter-école (DIE)** « Santé de la faune sauvage non captive » qui a débuté en 2020. Je participe aux différentes réunions de construction du DIE et de son programme, et de sélection des candidatures.
- Nous tâchons de faire une réunion avec nos collègues parasitologistes des écoles vétérinaires francophones tous les 1 à 2 ans. En 2019, j'ai initié et organisé cette réunion au cours de laquelle nous avons échangé sur nos méthodes pédagogiques et sur des idées de mise en place de mutualisation d'outils pédagogiques.

- **Laboratoire de parasitologie de VetAgro Sup** : participation aux activités, à la gestion et au développement du laboratoire.

- **Représentation de l'établissement dans des instances et groupes de travail externes :**

Je suis membre, représentant de VetAgro Sup, dans les groupes de travail et associations suivants :

- **Commission parasitologie de la SNGTV** (Société Nationale des Groupements Techniques Vétérinaires) depuis 2018
- **Groupe de travail du RFSA** (Réseau Français en Santé Animale) sur les antiparasitaires depuis 2018
- Membre du **bureau de l'association ESCCAP** France (European Scientific Counsel Companion Animal Parasites) depuis 2015

**7.6.3 Participation à des jurys (membre ou rapporteur) internes et externes**

- **Evaluation des activités scientifiques** (rapport et évaluation calqués sur les évaluations HCERES) et participation à la rédaction du rapport pour **3 laboratoires de l'ANSES** en tant que **président du jury** pour un laboratoire, et **membre du jury** pour les 2 autres laboratoires évalués (évaluations en fév. 2022).
- Jury de **concours poste AERC** en parasitologie à l'ENVT (déc. 2021)
- Jury de **soutenance de thèse d'Université : 2**
- Jury de **soutenance de thèses d'exercice vétérinaire** (1<sup>er</sup> et 2<sup>ème</sup> assesseur) : **31**

**7.6.4 Rayonnement national et international, appartenance à des sociétés savantes**

- **Révision (review) d'articles pour des revues scientifiques:** Wildlife Biology, Folia Zoologica, Canadian Journal of Zoology, European Journal of Wildlife Research, Journal of Wildlife Management, Behavioral Ecology and Sociobiology, Revue d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux, Revue scientifique et technique de l'OIE
- **Organisation de congrès : membre des comités d'organisation :**
  - du meeting annuel Ecofect (Lyon, 24 mai 2019)
  - du congrès international de la Wildlife Disease Association (« Joint WDA EWDA conference » ; Lyon, 22-27 juillet 2012).
  - du congrès international : « 5èmes Rencontres Ecologie et Comportement » (Sainte-Foy-Lès-Lyon, 6-10 avril 2009)
- **Activités avec le secteur privé :** Expertise, demande de création de diaporamas, demande de formations continues, demande de communications orales, animations scientifiques par des laboratoires pharmaceutiques vétérinaires (Novartis, Elanco, Ceva, MSD).
- **Appartenance à des sociétés savantes et groupes d'experts**
  - Membre depuis 2008 de la Société Française de Parasitologie (SFP)
  - Membre de la WAAVP (World Association for the Advancement in Veterinary Parasitology) depuis 2021
  - Membre du Groupe d'Etudes sur l'Eco-pathologie de la Faune Sauvage de Montagne (GEEFSM)

## 8 BIBLIOGRAPHIE

---

- Adogwa, A., Mutani, A., Ramnanan, A., and Ezeokoli, C. 2005. The effect of gastrointestinal parasitism on blood copper and hemoglobin levels in sheep. *Can Vet J* **46**(11): 1017–1021.
- Afonso, E., Lemoine, M., Pouille, M.-L., Ravat, M.-C., Romand, S., Thulliez, P., Villena, I., Aubert, D., Rabilloud, M., Riche, B., and Gilot-Fromont, E. 2008. Spatial distribution of soil contamination by *Toxoplasma gondii* in relation to cat defecation behaviour in an urban area. *International Journal for Parasitology* **38**(8): 1017–1023. doi:10.1016/j.ijpara.2008.01.004.
- Akl, T., Bourgoïn, G., Souq, M.-L., Appolinaire, J., Poirel, M.-T., Gibert, P., Abi Rizk, G., Garel, M., and Zenner, L. 2019. Detection of tick-borne pathogens in questing *Ixodes ricinus* in the French Pyrenees and first identification of *Rickettsia monacensis* in France. *Parasite* **26**: 20. doi:10.1051/parasite/2019019.
- Albery, G.F., Becker, D.J., Kenyon, F., Nussey, D.H., and Pemberton, J.M. 2019. The fine-scale landscape of immunity and parasitism in a wild ungulate population. *Integr Comp Biol* **59**(5): 1165–1175. doi:10.1093/icb/icz016.
- Alfonso, S., Gesto, M., and Sadoul, B. 2021. Temperature increase and its effects on fish stress physiology in the context of global warming. *Journal of Fish Biology* **98**(6): 1496–1508. doi:10.1111/jfb.14599.
- Alonso, J.C., Salgado, I., and Palacín, C. 2016. Thermal tolerance may cause sexual segregation in sexually dimorphic species living in hot environments. *Behav Ecol* **27**(3): 717–724. Oxford Academic. doi:10.1093/beheco/arv211.
- Altizer, S., Ostfeld, R.S., Johnson, P.T.J., Kutz, S., and Harvell, C.D. 2013. Climate change and infectious diseases: from evidence to a predictive framework. *Science*. American Association for the Advancement of Science. doi:10.1126/science.1239401.
- Alves, J., da Silva, A.A., Soares, A.M.V.M., and Fonseca, C. 2013. Sexual segregation in red deer: is social behaviour more important than habitat preferences? *Animal Behaviour* **85**(2): 501–509.
- Andersson, M.B. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Aublet, J.-F., Festa-Bianchet, M., Bergero, D., and Bassano, B. 2009. Temperature constraints on foraging behaviour of male Alpine ibex (*Capra ibex*) in summer. *Oecologia* **159**(1): 237–247.
- Avramenko, R.W., Bras, A., Redman, E.M., Woodbury, M.R., Wagner, B., Shury, T., Liccioli, S., Windeyer, M.C., and Gilleard, J.S. 2018. High species diversity of trichostrongyle parasite communities within and between Western Canadian commercial and conservation bison herds revealed by nemabiome metabarcoding. *Parasites Vectors* **11**(1): 299. doi:10.1186/s13071-018-2880-y.
- Avramenko, R.W., Redman, E.M., Lewis, R., Yazwinski, T.A., Wasmuth, J.D., and Gilleard, J.S. 2015. Exploring the gastrointestinal “Nemabiome”: deep amplicon sequencing to quantify the species composition of parasitic nematode communities. *PLoS one* **10**(12): e0143559.
- Avramenko, R.W., Redman, E.M., Melville, L., Bartley, Y., Wit, J., Queiroz, C., Bartley, D.J., and Gilleard, J.S. 2019. Deep amplicon sequencing as a powerful new tool to screen for sequence polymorphisms associated with anthelmintic resistance in parasitic nematode populations. *International journal for parasitology* **49**(1): 13–26.
- Azevedo-Santos, V.M., Brito, M.F.G., Manoel, P.S., Perroca, J.F., Rodrigues-Filho, J.L., Paschoal, L.R.P., Gonçalves, G.R.L., Wolf, M.R., Blettler, M.C.M., Andrade, M.C., Nobile, A.B., Lima, F.P., Ruocco, A.M.C., Silva, C.V., Perbiche-Neves, G., Portinho, J.L., Giarrizzo, T., Arcifa, M.S., and Pelicice, F.M. 2021. Plastic pollution: A focus on freshwater biodiversity. *Ambio* **50**(7): 1313–1324. doi:10.1007/s13280-020-01496-5.
- Balm, P.H.M. 1999. *Stress physiology in animals*. Academic Press Ltd. Available from <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=NL2001004263> [accessed 22 June 2020].
- Balmford, A., Green, J.M.H., Anderson, M., Beresford, J., Huang, C., Naidoo, R., Walpole, M., and Manica, A. 2015. Walk on the wild side: Estimating the global magnitude of visits to protected areas. *PLOS Biology* **13**(2): e1002074. Public Library of Science.

doi:10.1371/journal.pbio.1002074.

- Barge, E. 2017. Consequences des activités récréatives et cynégétiques sur le stress et le parasitisme du mouflon méditerranéen. Veterinary thesis, VetAgro Sup, Lyon, France.
- Bariod, L., Saïd, S., Calenge, C., Chabot, S., Badeau, V., and Bourgoïn, G. 2021. Tick risk in roe deer fawns : what links with environment and individual characteristics. Poster, Cuenca, Spain.
- Bariod, L., Saïd, S., Calenge, C., Chabot, S., Badeau, V., and Bourgoïn, G. en révision. Parasitized or non-parasitized, why? A study of factors influencing tick burden in roe deer neonates. Soumis à PLoS One.
- Barja, I., Silván, G., Rosellini, S., Piñeiro, A., González-Gil, A., Camacho, L., and Illera, J.C. 2007. Stress physiological responses to tourist pressure in a wild population of European pine marten. The Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology **104**(3): 136–142. doi:10.1016/j.jsbmb.2007.03.008.
- Bateson, P. 1983. Optimal outbreeding. In Mate choice; P. Bateson (Ed.), Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom. pp. 257–277.
- Baudière, A. 1962. Le Parc National du Caroux – essai de synthèse climatique. **33**: 169–186.
- Beaumelle, C., Redman, E.M., de Rijke, J., Wit, J., Benabed, S., Debias, F., Duhayer, J., Pardonnet, S., Poirel, M.-T., Capron, G., Chabot, S., Rey, B., Yannic, G., Gilleard, J.S., and Bourgoïn, G. 2021. Metabarcoding in two isolated populations of wild roe deer (*Capreolus capreolus*) reveals variation in gastrointestinal nematode community composition between regions and among age classes. Parasites Vectors **14**(1): 594. doi:10.1186/s13071-021-05087-5.
- van Beest, F.M., Van Moorter, B., and Milner, J.M. 2012. Temperature-mediated habitat use and selection by a heat-sensitive northern ungulate. Animal Behaviour **84**(3): 723–735.
- Bégoc, N., and Veyssière, F. 2020. Evaluation de la transmission de nématodes gastro-intestinaux résistants aux benzimidazoles entre *Ovis aries* et *Capreolus capreolus* dans le canton d’Aurignac (31). Thèse de Doctorat vétérinaire, Université fédérale Toulouse Midi-Pyrénées, ENVT, Toulouse, France.
- Beldomenico, P.M., Telfer, S., Gebert, S., Lukomski, L., Bennett, M., and Begon, M. 2008. Poor condition and infection: a vicious circle in natural populations. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences **275**(1644): 1753–1759. doi:10.1098/rspb.2008.0147.
- Bell, R.H.V. 1971. A grazing ecosystem in the Serengeti. Scientific American **225**: 86–93.
- Bernabucci, U., Lacetera, N., Baumgard, L.H., Rhoads, R.P., Ronchi, B., and Nardone, A. 2010. Metabolic and hormonal acclimation to heat stress in domesticated ruminants. animal **4**(7): 1167–1183. Cambridge University Press. doi:10.1017/S175173111000090X.
- Bleich, V.C., Bowyer, R.T., and Wehausen, J.D. 1997. Sexual segregation in mountain sheep: resources or predation? Wildlife Monographs: 3–50.
- Body, G., Ferté, H., Gaillard, J.-M., Delorme, D., Klein, F., and Gilot-Fromont, E. 2011. Population density and phenotypic attributes influence the level of nematode parasitism in roe deer. Oecologia **167**(3): 635–646.
- Bon, R., and Campan, R. 1996. Unexplained sexual segregation in polygamous ungulates: a defense of an ontogenetic approach. Behavioural Processes **38**(2): 131–154.
- Bon, R., Dubois, M., and Maublanc, M.-L. 1993. Does age influence between-rams companionship in mouflon (*Ovis gmelini*)?
- Bon, R., Gonzalez, G., Bosch, M.D., and Cugnasse, J.-M. 1992. Ram rut-involvement in a hunted population of mouflons. Acta Theriologica **37**(1–2): 63–71.
- Bon, R., Recarte, J.M., Gonzalez, G., and Cugnasse, J.-M. 1995. Courtship and behavioral maturation of male mouflons. Acta Theriologica **40**(3): 283–294.
- Boonstra, R., and Hochachka, M. 1997. Maternal effects and additive genetic inheritance in the collared lemming *Dicrostonyx groenlandicus*. Evolutionary Ecology **11**(2): 169–182. doi:10.1023/A:1018447815825.
- Bourgoïn, G., Garel, M., Blanchard, P., Dubray, D., Maillard, D., and Gaillard, J.-M. 2011. Daily responses of mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) activity to summer climatic conditions. Can. J. Zool. **89**(9): 765–773. doi:10.1139/z11-046.

- Bourgoin, G., Garel, M., Van Moorter, B., Dubray, D., Maillard, D., Marty, E., and Gaillard, J.-M. 2008. Determinants of seasonal variation in activity patterns of mouflon. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne de Zoologie* **86**(12): 1410–1418.
- Bourgoin, G., Laurent, A., Marchand, P., Duhayer, J., Poirel, M.-T., Michel, P., Itty, C., and Garel, M. 2021a. Young and mature males have similar energy expenditure during the rut in a trophy-hunted population of Mediterranean mouflon. *Mamm Biol* **101**: 35–42. doi:10.1007/s42991-020-00084-0.
- Bourgoin, G., Marchand, P., Hewison, A.M., Ruckstuhl, K.E., and Garel, M. 2018. Social behaviour as a predominant driver of sexual, age-dependent and reproductive segregation in Mediterranean mouflon. *Animal Behaviour* **136**: 87–100.
- Bourgoin, G., Poissant, J., Wit, J., Ruckstuhl, K.E., Beaumelle, C., Hough, G., Giljeard, J.S., and Kutz, S.J. 2021b. Parasitic nematode abundance and diversity variation in bighorn sheep populations across southwestern Canada. Poster, Dublin, Ireland, 19th -22nd July 2021.
- Bourgoin, G., Portanier, E., Poirel, M.-T., Itty, C., Duhayer, J., Benabed, S., Cockenpot, A., Callait-Cardinal, M.-P., and Garel, M. 2021c. Reproductive females and young mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) in poor body condition are the main spreaders of gastrointestinal parasites. *Parasitology* **148**(7): 809–818. Cambridge University Press. doi:10.1017/S0031182021000329.
- Bourgoin, G., Souq, M.-L., Appolinaire, J., Zenner, L., Gibert, P., and Garel, M. 2012. Etude de la population de tiques du pic du Bazès. Oral presentation, 20-23 septembre 2012, Caudebec, France.
- Brask, J.B., Croft, D.P., Thompson, K., Dabelsteen, T., and Darden, S.K. 2011. Social preferences based on sexual attractiveness: a female strategy to reduce male sexual attention. *Proc. R. Soc. B: rspb20112212*. doi:10.1098/rspb.2011.2212.
- Brown, J.S., Landré, J.W., and Gurung, M. 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy* **80**(2): 385–399.
- Byers, J.A., and Waits, L. 2006. Good genes sexual selection in nature. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **103**(44): 16343–16345.
- Cheynel, L., Lemaître, J.-F., Gaillard, J.-M., Rey, B., Bourgoin, G., Ferté, H., Jégo, M., Débias, F., Pellerin, M., Jacob, L., and Gilot-Fromont, E. 2017. Immunosenescence patterns differ between populations but not between sexes in a long-lived mammal. *Scientific Reports* **7**(1): 13700. doi:10.1038/s41598-017-13686-5.
- Chintoan-Uta, C., Morgan, E., Skuce, P., and Coles, G. 2014. Wild deer as potential vectors of anthelmintic-resistant abomasal nematodes between cattle and sheep farms. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **281**(1780): 20132985.
- Clutton-Brock, T.H. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **236**(1285): 339–372.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., and Guinness, F.E. 1989. Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature* **337**(6204): 260–262.
- Clutton-Brock, T.H., and Pemberton, J.M. 2004. *Soay sheep: dynamics and selection in an island population*. Cambridge University Press.
- Clutton-Brock, T.H., Price, O.F., and MacColl, A.C. 1992. Mate retention, harassment, and the evolution of ungulate leks. *Behavioral Ecology* **3**(3): 234–242.
- Coles, G.C., Jackson, F., Pomroy, W.E., Prichard, R.K., von Samson-Himmelstjerna, G., Silvestre, A., Taylor, M.A., and Vercruysse, J. 2006. The detection of anthelmintic resistance in nematodes of veterinary importance. *Veterinary Parasitology* **136**(3): 167–185. doi:10.1016/j.vetpar.2005.11.019.
- Collignon, M.P., Colliot, F., Cazajous, T., Marlot, C., Alzieu, J.-P., Schelcher, F., Bordes, L., Prevot, F., Grisez, C., and Jacquiet, P. 2021. Cross-contamination of ivermectin resistant *Haemonchus contortus* worms between sheep flocks during transhumance in French Pyrenees. Poster presentation, Dublin, Ireland.
- Colloca, F., Scarcella, G., and Libralato, S. 2017. Recent trends and impacts of fisheries exploitation on

- Mediterranean stocks and ecosystems. *Frontiers in Marine Science* **4**: 244. doi:10.3389/fmars.2017.00244.
- Combes, C. 1995. *Interactions durables: écologie et évolution du parasitisme*. Masson Paris.
- Connan, R.M. 1976. Effect of lactation on the immune response to gastrointestinal nematodes. *Vet. Rec.* **99**(24): 476–477.
- Conradt, L. 1998. Could asynchrony in activity between the sexes cause intersexual social segregation in ruminants? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **265**(1403): 1359–1368.
- Conradt, L. 1999. Social segregation is not a consequence of habitat segregation in red deer and feral soay sheep. *Animal Behaviour* **57**(5): 1151–1157.
- Conradt, L., Clutton-Brock, T.H., and Guinness, F.E. 2000. Sex differences in weather sensitivity can cause habitat segregation: red deer as an example. *Animal Behaviour* **59**(5): 1049–1060.
- Cransac, N., Gérard, J.-F., Maublanc, M.-L., and Pépin, D. 1998. An example of segregation between age and sex classes only weakly related to habitat use in mouflon sheep (*Ovis gmelini*). *Journal of Zoology* **244**(03): 371–378.
- Criscione, C.D., Cooper, B., and Blouin, M.S. 2006. Parasite genotypes identify source populations of migratory fish more accurately than fish genotypes. *Ecology* **87**(4): 823–828.
- Csivincsik, Á., Nagy, G., Halász, T., and Zsolnai, A. 2017. Shared pastures and anthelmintic resistance in wildlife and livestock. *Agriculturae Conspectus Scientificus* **82**(2): 189–191.
- Daboné, C., Buij, R., Oueda, A., Adjakpa, J.B., Guenda, W., and Weesie, P.D. 2019. Impact of human activities on the reproduction of Hooded Vultures *Necrosyrtes monachus* in Burkina Faso. *Ostrich* **90**(1): 53–61. Taylor & Francis. doi:10.2989/00306525.2018.1544175.
- Dantas-Torres, F. 2015. Climate change, biodiversity, ticks and tick-borne diseases: The butterfly effect. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* **4**(3): 452–461. doi:10.1016/j.ijppaw.2015.07.001.
- Dautremepuits, C., Paris-Palacios, S., Betoulle, S., and Vernet, G. 2004. Modulation in hepatic and head kidney parameters of carp (*Cyprinus carpio* L.) induced by copper and chitosan. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology* **137**(4): 325–333. doi:10.1016/j.cca.2004.03.005.
- Debeffe, L., Mcloughlin, P.D., Medill, S.A., Stewart, K., Andres, D., Shury, T., Wagner, B., Jenkins, E., Gilleard, J.S., and Poissant, J. 2016, July. Negative covariance between parasite load and body condition in a population of feral horses. Available from /core/journals/parasitology/article/div-classtitlenegative-covariance-between-parasite-load-and-body-condition-in-a-population-of-feral-horsesdiv/7090147F3F91CB2FCA6B36A067DC80BF [accessed 27 December 2016].
- Deplazes, P., Eckert, J., Mathis, A., Samson-Himmelstjerna, G. von, and Zahner, H. 2016. *Parasitology in veterinary medicine*. Parasitology in veterinary medicine. Wageningen Academic Publishers. Available from <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20183101920> [accessed 3 November 2020].
- Dhabhar, F.S. 2014. Effects of stress on immune function: the good, the bad, and the beautiful. *Immunol Res* **58**(2–3): 193–210. doi:10.1007/s12026-014-8517-0.
- Dobson, A., Lafferty, K.D., Kuris, A.M., Hechinger, R.F., and Jetz, W. 2008. Homage to Linnaeus: How many parasites? How many hosts? *PNAS* **105**(Supplement 1): 11482–11489. National Academy of Sciences. doi:10.1073/pnas.0803232105.
- Douhard, M., Festa-Bianchet, M., Pelletier, F., Gaillard, J.-M., and Bonenfant, C. 2016. Changes in horn size of Stone's sheep over four decades correlate with trophy hunting pressure. *Ecological Applications* **26**(1): 309–321.
- Dubois, M., Bon, R., Cransac, N., and Maublanc, M.-L. 1994. Dispersal patterns of Corsican mouflon ewes: importance of age and proximate influences. *Applied Animal Behaviour Science* **42**(1): 29–40.
- Dubois, M., Gerard, J.-F., and Maublanc, M.-L. 1992. Seasonal movements of female Corsican mouflon (*Ovis ammon*) in a Mediterranean mountain range, southern France. *Behavioural Processes*



- 26(2): 155–165. doi:10.1016/0376-6357(92)90010-B.
- Dubois, M., Khazraïe, K., Guilhem, C., Maublanc, M.-L., and Le Pendu, Y. 1996. Philopatry in mouflon rams during the rutting season: Psycho-ethological determinism and functional consequences. *Behavioural Processes* **35**(1): 93–100. doi:10.1016/0376-6357(95)00044-5.
- Dunsmore, J.D. 1965. *Ostertagia* spp. in lambs and pregnant ewes. *Journal of helminthology* **39**(2–3): 159–184.
- Dupuis, J., Badia, J., Maublanc, M.-L., and Bon, R. 2002. Survival and spatial fidelity of mouflon (*Ovis gmelini*): A Bayesian analysis of an age-dependent capture-recapture model. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* **7**(2): 277–298.
- Ezenwa, V.O., and Jolles, A.E. 2008. Horns honestly advertise parasite infection in male and female African buffalo. *Animal Behaviour* **75**(6): 2013–2021. doi:10.1016/j.anbehav.2007.12.013.
- Fagiolini, M., Lia, R.P., Laricchiuta, P., Cavicchio, P., Mannella, R., Cafarchia, C., Otranto, D., Finotello, R., and Perrucci, S. 2010. Gastrointestinal parasites in mammals of two Italian zoological gardens. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* **41**(4): 662–670. doi:10.1638/2010-0049.1.
- Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.-M., and Jorgenson, J.T. 1998. Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *The American Naturalist* **152**(3): 367–379.
- Festa-Bianchet, M., Pelletier, F., Jorgenson, J.T., Feder, C., and Hubbs, A. 2014. Decrease in horn size and increase in age of trophy sheep in Alberta over 37 years. *The Journal of Wildlife Management* **78**(1): 133–141. doi:https://doi.org/10.1002/jwmg.644.
- French, S.S., DeNardo, D.F., Greives, T.J., Strand, C.R., and Demas, G.E. 2010. Human disturbance alters endocrine and immune responses in the Galapagos marine iguana (*Amblyrhynchus cristatus*). *Hormones and Behavior* **58**(5): 792–799. doi:10.1016/j.yhbeh.2010.08.001.
- French, S.S., González-Suárez, M., Young, J.K., Durham, S., and Gerber, L.R. 2011. Human Disturbance Influences Reproductive Success and Growth Rate in California Sea Lions (*Zalophus californianus*). *PLOS ONE* **6**(3): e17686. Public Library of Science. doi:10.1371/journal.pone.0017686.
- Fujiwara, M., and Takada, T. 2017. Environmental stochasticity. eLS. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester: 1–8. doi:DOI: 10.1002/9780470015902.a0021220.pub2.
- Gaillard, J.-M., Hebblewhite, M., Loison, A., Fuller, M., Powell, R., Basille, M., and Van Moorter, B. 2010. Habitat–performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **365**(1550): 2255–2265. Royal Society. doi:10.1098/rstb.2010.0085.
- Gaillard, J.-M., Loison, A., Toïgo, C., Delorme, D., and Van Laere, G. 2003. Cohort effects and deer population dynamics. *Ecoscience* **10**(4): 412–420.
- Gandolf, A.R., Lifschitz, A., Stadler, C., Watson, B., Galvanek, L., Ballent, M., and Lanusse, C. 2009. The pharmacokinetics of orally administered ivermectin in african elephants (*Loxodonta africana*): implications for parasite elimination. *zamd* **40**(1): 107–112. American Association of Zoo Veterinarians. doi:10.1638/2008-0082.1.
- Garel, M., Cugnasse, J.-M., Gaillard, J.-M., Loison, A., Gibert, P., Douvre, P., and Dubray, D. 2005. Reproductive output of female mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.): a comparative analysis. *Journal of Zoology* **266**(1): 65–71.
- Garel, M., Cugnasse, J.-M., Maillard, D., Gaillard, J.-M., Hewison, A.J., and Dubray, D. 2007. Selective harvesting and habitat loss produce long-term life history changes in a mouflon population. *Ecological Applications* **17**(6): 1607–1618.
- Garel, M., Loison, A., Gaillard, J.-M., Cugnasse, J.-M., and Maillard, D. 2004. The effects of a severe drought on mouflon lamb survival. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **271**(Suppl 6): S471–S473.
- Garretson, P.D., Hammond, E.E., Craig, T.M., and Holman, P.J. 2009. Anthelmintic resistant *Haemonchus contortus* in a giraffe (*Giraffa camelopardalis*) in Florida. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* **40**(1): 131–139. doi:10.1638/2007-0094.1.
- Gaynor, K.M., Hojnowski, C.E., Carter, N.H., and Brashares, J.S. 2018. The influence of human

- disturbance on wildlife nocturnality. *Science* **360**(6394): 1232–1235. American Association for the Advancement of Science. doi:10.1126/science.aar7121.
- Gesy, K., Hill, J.E., Schwantjes, H., Liccioli, S., and Jenkins, E.J. 2013. Establishment of a European-type strain of *Echinococcus multilocularis* in Canadian wildlife. *Parasitology*; Cambridge **140**(9): 1133–7. doi:http://dx.doi.org/10.1017/S0031182013000607.
- Geurden, T., and Van Hemelrijk, K. 2005. Ivermectin treatment against gastrointestinal nematodes in New World camelids in Belgium. *Small Ruminant Research* **58**(1): 71–73. doi:10.1016/j.smallrumres.2004.09.002.
- Gilot-Fromont, E., Jégo, M., Bonenfant, C., Gibert, P., Rannou, B., Klein, F., and Gaillard, J.-M. 2012. Immune phenotype and body condition in roe deer: individuals with high body condition have different, not stronger immunity. *PLOS ONE* **7**(9): e45576. Public Library of Science. doi:10.1371/journal.pone.0045576.
- Ginot, J. 2020. Etude du parasitisme gastro-intestinal des bouquetins et ovins en pâtures estivales dans le massif de Belledonne et dans le Parc des Ecrins. Thèse de Doctorat vétérinaire, Université Lyon 1, VetAgro Sup, Lyon, France.
- Goossens, E., Dorny, P., Vercammen, F., and Vercruyssen, J. 2005. Field evaluation of the efficacy of fenbendazole in captive wild ruminants. *Veterinary Record* **157**(19): 582–586. doi:10.1136/vr.157.19.582.
- Goossens, E., Vercruyssen, J., Vercammen, F., and Dorny, P. 2006. Evaluation of three strategic parasite control programs in captive wild ruminants. *J Zoo Wildl Med* **37**(1): 20–26. doi:10.1638/05-041.1.
- Gourbière, S., Morand, S., and Waxman, D. 2015. Fundamental factors determining the nature of parasite aggregation in hosts. *PLOS ONE* **10**(2): e0116893. Public Library of Science. doi:10.1371/journal.pone.0116893.
- Guilhem, C., Bideau, E., Gerard, J.-F., Maublanc, M.-L., and Pépin, D. 2006. Early differentiation of male and female interactive behaviour as a possible mechanism for sexual segregation in mouflon sheep (*Ovis gmelini*). *Applied Animal Behaviour Science* **98**(1): 54–69.
- Habib, J., Akl, T., Poirel, M.-T., Itty, C., Appolinaire, J., Amblard, T., Benedetti, P., Sanchis, F., Garel, M., Souq, M.-L., Benabed, S., Gibert, P., Abi Rizk, G., Zenner, L., and Bourgoïn, G. 2019. Prévalence des pathogènes portés par les tiques chez les ongulés de montagne dans 4 régions de France. Oral presentation, Etroubles, Italy.
- Habib, J., Zenner, L., Garel, M., Mercier, A., Poirel, M.-T., Itty, C., Appolinaire, J., Amblard, T., Benedetti, P., Sanchis, F., Benabed, S., Gibert, P., Abi Rizk, G., and Bourgoïn, G. en cours. Prevalence of tick-borne pathogens in mountain ungulates in 4 regions in France.
- Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., Lovejoy, T.E., Sexton, J.O., Austin, M.P., Collins, C.D., Cook, W.M., Damschen, E.I., Ewers, R.M., Foster, B.L., Jenkins, C.N., King, A.J., Laurance, W.F., Levey, D.J., Margules, C.R., Melbourne, B.A., Nicholls, A.O., Orrock, J.L., Song, D.-X., and Townshend, J.R. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*. American Association for the Advancement of Science. doi:10.1126/sciadv.1500052.
- Hamel, S., and Côté, S.D. 2007. Habitat use patterns in relation to escape terrain: are alpine ungulate females trading off better foraging sites for safety? *Canadian Journal of Zoology* **85**(9): 933–943.
- Hamel, S., and Côté, S.D. 2008. Trade-offs in activity budget in an alpine ungulate: contrasting lactating and nonlactating females. *Animal Behaviour* **75**(1): 217–227.
- Hamilton, W.D., and Zuk, M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science, New Series* **218**(4570): 384–387.
- Harrus, S., and Baneth, G. 2005. Drivers for the emergence and re-emergence of vector-borne protozoal and bacterial diseases. *International journal for parasitology* **35**(11): 1309–1318.
- Hayward, A.D. 2013. Causes and consequences of intra- and inter-host heterogeneity in defence against nematodes. *Parasite Immunology* **35**(11): 362–373. doi:10.1111/pim.12054.
- Hayward, A.D., Pilkington, J.G., Pemberton, J.M., and Kruuk, L.E.B. 2010. Maternal effects and early-

- life performance are associated with parasite resistance across life in free-living Soay sheep. *Parasitology* **137**(8): 1261–1273.
- Herdt, T.H., and Hoff, B. 2011. The use of blood analysis to evaluate trace mineral status in ruminant livestock. *Veterinary Clinics of North America: Food Animal Practice* **27**(2): 255–283. doi:10.1016/j.cvfa.2011.02.004.
- Hudson, P.J., Dobson, A.P., and Lafferty, K.D. 2006. Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends in Ecology & Evolution* **21**(7): 381–385. doi:10.1016/j.tree.2006.04.007.
- Isaza, R., Courtney, C.H., and Kollias, G.V. 1990. Survey of parasite control programs used in captive wild ruminants. *Zoo Biology* **9**(5): 385–392. doi:10.1002/zoo.1430090506.
- Isaza, R., Courtney, C.H., and Kollias, G.V. 1995. The prevalence of benzimidazole-resistant trichostrongyloid nematodes in antelope collections in Florida. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*: 260–264. JSTOR.
- Jackes, A. 1973. The use of wintering grounds by red deer in Ross-shire, Scotland. Thesis, Univ. Edinburgh, Scotland. 73pp.
- Jacquet, P., Barillet, F., Bouix, J., François, D., Moreno, C., and Terefe, G. 2009. La résistance génétique des ovins aux strongles gastro-intestinaux. *Bulletin de l'Académie Vétérinaire de France* **162**(1): 39–46.
- Jaenson, T.G., Jaenson, D.G., Eisen, L., Petersson, E., and Lindgren, E. 2012. Changes in the geographical distribution and abundance of the tick *Ixodes ricinus* during the past 30 years in Sweden. *Parasites Vectors* **5**(1): 8. doi:10.1186/1756-3305-5-8.
- Jakimchuk, R.D., Ferguson, S.H., and Sopuck, L.G. 1987. Differential habitat use and sexual segregation in the Central Arctic caribou herd. *Canadian Journal of Zoology* **65**(3): 534–541.
- Jarman, P.J. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* **48**(3/4): 215–267.
- Jarvinen, J.A., Miller, J.A., and Oehler, D.D. 2002. Pharmacokinetics of ivermectin in llamas (*Lama glama*). *Veterinary Record* **150**(11): 344–346. doi:10.1136/vr.150.11.344.
- Jégo, M., Ferté, H., Gaillard, J., Klein, F., Crespin, L., Gilot-Fromont, E., and Bourgoïn, G. 2014a. A comparison of the physiological status in parasitized roe deer (*Capreolus capreolus*) from two different populations. *Veterinary parasitology* **205**(3): 717–720. doi:https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2014.09.016.
- Jégo, M., Lemaître, J.-F., Bourgoïn, G., Capron, G., Warnant, C., Klein, F., Gilot-Fromont, E., and Gaillard, J.-M. 2014b. Haematological parameters do senesce in the wild: evidence from different populations of a long-lived mammal. *Journal of evolutionary biology* **27**(12): 2745–2752. doi:https://doi.org/10.1111/jeb.12535.
- Jimenez Castro, P.D., Howell, S.B., Schaefer, J.J., Avramenko, R.W., Gilleard, J.S., and Kaplan, R.M. 2019. Multiple drug resistance in the canine hookworm *Ancylostoma caninum*: an emerging threat? *Parasites & Vectors* **12**(1): 576. doi:10.1186/s13071-019-3828-6.
- Kaplan, R.M., and Vidyashankar, A.N. 2012. An inconvenient truth: Global worming and anthelmintic resistance. *Veterinary Parasitology* **186**(1–2): 70–78. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.vetpar.2011.11.048.
- Kaufmann, H. 2020. Etude de l'efficacité et de la chimio-résistance au fenbendazole lors de giardiose canine. Thèse de Doctorat vétérinaire, VetAgro Sup, Lyon.
- Kaufmann, H., Zenner, L., Benabed, S., Poirel, M.-T., and Bourgoïn, G. en révision. Lack of efficacy of fenbendazole against *Giardia duodenalis* in a naturally infected population of dogs in France. Soumis à Parasite.
- Keeney, D.B., King, T.M., Rowe, D.L., and Poulin, R. 2009. Contrasting mtDNA diversity and population structure in a direct-developing marine gastropod and its trematode parasites. *Molecular Ecology* **18**(22): 4591–4603. doi:10.1111/j.1365-294X.2009.04388.x.
- Kharouba, H.M., Ehrlén, J., Gelman, A., Bolmgren, K., Allen, J.M., Travers, S.E., and Wolkovich, E.M. 2018. Global shifts in the phenological synchrony of species interactions over recent decades. *PNAS* **115**(20): 5211–5216. National Academy of Sciences. doi:10.1073/pnas.1714511115.
- Kincaid, R.L. 2000. Assessment of trace mineral status of ruminants: A review. *Journal of Animal*

- Science **77**(E-Suppl): 1. doi:10.2527/jas2000.77E-Suppl1x.
- King, R., and Brooks, S.P. 2003. Survival and spatial fidelity of mouflons: The effect of location, age, and sex. *Journal of agricultural, biological, and environmental statistics* **8**(4): 486–513.
- Kitchen, S., Ratnappan, R., Han, S., Leasure, C., Grill, E., Iqbal, Z., Granger, O., O'Halloran, D.M., and Hawdon, J.M. 2019. Isolation and characterization of a naturally occurring multidrug-resistant strain of the canine hookworm, *Ancylostoma caninum*. *International Journal for Parasitology* **49**(5): 397–406. doi:10.1016/j.ijpara.2018.12.004.
- Kjellander, P., Gaillard, J.-M., and Hewison, A.M. 2006. Density-dependent responses of fawn cohort body mass in two contrasting roe deer populations. *Oecologia* **146**(4): 521–530.
- Klein, S.L. 2000. The effects of hormones on sex differences in infection: from genes to behavior. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **24**(6): 627–638. doi:10.1016/S0149-7634(00)00027-0.
- Klein, S.L. 2004. Hormonal and immunological mechanisms mediating sex differences in parasite infection. *Parasite immunology* **26**(6–7): 247–264.
- Koski, K.G., and Scott, M.E. 2001. Gastrointestinal nematodes, nutrition and immunity: breaking the negative spiral. *Annual review of nutrition* **21**(1): 297–321. Annual Reviews 4139 El Camino Way, PO Box 10139, Palo Alto, CA 94303-0139, USA.
- Laca Megyesi, Š., Königová, A., Babják, M., Molnár, L., Rajský, M., Szestáková, E., Major, P., Soroka, J., Urda Dolinská, M., Komáromyová, M., and Várady, M. 2020. Wild ruminants as a potential risk factor for transmission of drug resistance in the abomasal nematode *Haemonchus contortus*. *Eur J Wildl Res* **66**(1): 9. doi:10.1007/s10344-019-1351-x.
- Le Pendu, Y., Briedermann, L., Gerard, J.-F., and Maublanc, M.-L. 1995. Inter-individual associations and social structure of a mouflon population (*Ovis orientalis musimon*). *Behavioural processes* **34**(1): 67–80.
- Leathwick, D.M. 2013. Managing anthelmintic resistance – Parasite fitness, drug use strategy and the potential for reversion towards susceptibility. *Veterinary Parasitology* **198**(1): 145–153. doi:10.1016/j.vetpar.2013.08.022.
- Leathwick, D.M., Donecker, J.M., and Nielsen, M.K. 2015. A model for the dynamics of the free-living stages of equine cyathostomins. *Veterinary Parasitology* **209**(3): 210–220. doi:10.1016/j.vetpar.2015.02.031.
- Leathwick, D.M., Hosking, B.C., Bisset, S.A., and McKay, C.H. 2009. Managing anthelmintic resistance: Is it feasible in New Zealand to delay the emergence of resistance to a new anthelmintic class? *New Zealand Veterinary Journal* **57**(4): 181–192. Taylor & Francis. doi:10.1080/00480169.2009.36900.
- Leivesley, J.A., Bussière, L.F., Pemberton, J.M., Pilkington, J.G., Wilson, K., and Hayward, A.D. 2019. Survival costs of reproduction are mediated by parasite infection in wild Soay sheep. *Ecology Letters*. doi:10.1111/ele.13275.
- L'Hostis, M., Agoulon, A., Bastian, S., Chartier, C., and Chauvin, A. 2012. Parasitisme des ruminants domestiques et sauvages. *Le Point Vétérinaire - N° spécial Parasitologie interne des ruminants* **43**: 114–116.
- Lia, R.P., Traversa, D., Laricchiuta, P., Dantas-Torres, F., Paradies, R., Alvinerie, M., Krecek, R.C., and Otranto, D. 2010. Efficacy of an in-feed formulation containing ivermectin for the control of intestinal strongyles in captive zebras (*Equus burchelli* (Gray, 1824)). *Veterinary Parasitology* **169**(1): 133–137. doi:10.1016/j.vetpar.2009.12.028.
- Lindgren, E., Tälleklint, L., and Polfeldt, T. 2000. Impact of climatic change on the northern latitude limit and population density of the disease-transmitting European tick *Ixodes ricinus*. *Environmental health perspectives* **108**(2): 119–123.
- Lindström, J. 1999. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution* **14**(9): 343–348.
- Lochmiller, R.L., and Deerenberg, C. 2000. Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? *Oikos* **88**(1): 87–98. doi:10.1034/j.1600-0706.2000.880110.x.
- Loe, L.E., Irvine, R.J., Bonenfant, C., Stien, A., Langvatn, R., Albon, S.D., Mysterud, A., and Stenseth, N.C. 2006. Testing five hypotheses of sexual segregation in an arctic ungulate. *Journal of Animal*

- Ecology **75**(2): 485–496.
- Loveridge, A.J., Valeix, M., Elliot, N.B., and Macdonald, D.W. 2017. The landscape of anthropogenic mortality: how African lions respond to spatial variation in risk. *Journal of Applied Ecology* **54**(3): 815–825. doi:10.1111/1365-2664.12794.
- Main, M.B., and Coblenz, B.E. 1996. Sexual segregation in Rocky Mountain mule deer. *The Journal of Wildlife Management* **60**(3): 497–507.
- Main, M.B., Weckerly, F.W., and Bleich, V.C. 1996. Sexual segregation in ungulates: new directions for research. *Journal of Mammalogy* **77**(2): 449–461.
- Mañas, E.M., Juan, M.G., Carnero, M. del R.R. de Y., Gilbert, T., Ortiz, J., Espeso, G., Benzal, J., Ibáñez, B., and Hernández, F.V. 2019. Survey of husbandry practices for bovidae in zoos: the importance of parasite management for reintroduction programmes. *Veterinary Record* **184**(9): 282–282. doi:10.1136/vr.104985.
- Marchand, P. 2013. Déterminants spatio-temporels de la sélection de l’habitat chez le mouflon méditerranéen (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.). Université de Grenoble.
- Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Dubray, D., Maillard, D., and Loison, A. 2014a. Impacts of tourism and hunting on a large herbivore’s spatio-temporal behavior in and around a French protected area. *Biological Conservation* **177**: 1–11.
- Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Dubray, D., Maillard, D., and Loison, A. 2015a. Coupling scale-specific habitat selection and activity reveals sex-specific food/cover trade-offs in a large herbivore. *Animal Behaviour* **102**: 169–187.
- Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Dubray, D., Maillard, D., and Loison, A. 2015b. Sex-specific adjustments in habitat selection contribute to buffer mouflon against summer conditions. *Behav Ecol* **26**(2): 472–482. doi:10.1093/beheco/aru212.
- Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Duparc, A., Dubray, D., Maillard, D., and Loison, A. 2017. Combining familiarity and landscape features helps break down the barriers between movements and home ranges in a non-territorial large herbivore. *Journal of Animal Ecology* **86**(2): 371–383.
- Marchand, P., Garel, M., Bourgoïn, G., Michel, P., Maillard, D., and Loison, A. 2014b. Habitat-related variation in carcass mass of a large herbivore revealed by combining hunting and GPS data. *The Journal of Wildlife Management* **78**(4): 657–670.
- Margaillan, L. 2021. Simultaneous GPS monitoring during summer reveals habitat selection in male Alpine ibex is shaped by resource and interference competition with sheep herds. Master 2, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Université Paris PLS.
- Markle, J.G., and Fish, E.N. 2014. Sex matters in immunity. *Trends in Immunology* **35**(3): 97–104. doi:10.1016/j.it.2013.10.006.
- Martay, B., Brewer, M.J., Elston, D.A., Bell, J.R., Harrington, R., Brereton, T.M., Barlow, K.E., Botham, M.S., and Pearce-Higgins, J.W. 2017. Impacts of climate change on national biodiversity population trends. *Ecography* **40**(10): 1139–1151. doi:10.1111/ecog.02411.
- Martinetto, K., and Cugnasse, J.-M. 2001. Reaction distance in Mediterranean Mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) in the presence of hikers with a dog on the Caroux plateau (Hérault, France). *Revue d’écologie* **56**: 231–242. Société nationale de protection de la nature et d’acclimatation de France ....
- Materna, J., Daniel, M., Metelka, L., and Harcarik, J. 2008. The vertical distribution, density and the development of the tick *Ixodes ricinus* in mountain areas influenced by climate changes (The Krkonoše Mts., Czech Republic). *International Journal of Medical Microbiology* **298**, Supplement 1(0): 25–37. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.ijmm.2008.05.004.
- McCoy, K.D., Boulinier, T., and Tirard, C. 2005. Comparative host–parasite population structures: disentangling prospecting and dispersal in the black-legged kittiwake *Rissa tridactyla*. *Molecular Ecology* **14**(9): 2825–2838. doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02631.x.
- McKechnie, A.E., and Wolf, B.O. 2010. Climate change increases the likelihood of catastrophic avian mortality events during extreme heat waves. *Biology Letters* **6**(2): 253–256. Royal Society. doi:10.1098/rsbl.2009.0702.

- McRae, K.M., Stear, M.J., Good, B., and Keane, O.M. 2015. The host immune response to gastrointestinal nematode infection in sheep. *Parasite immunology* **37**(12): 605–613.
- Medzhitov, R., Schneider, D.S., and Soares, M.P. 2012. Disease tolerance as a defense strategy. *Science*. American Association for the Advancement of Science. doi:10.1126/science.1214935.
- Miller, C.M., Waghorn, T.S., Leathwick, D.M., Candy, P.M., Oliver, A.-M.B., and Watson, T.G. 2012. The production cost of anthelmintic resistance in lambs. *Veterinary Parasitology* **186**(3–4): 376–381. doi:10.1016/j.vetpar.2011.11.063.
- Morgan, E.R., Lundervold, M., Medley, G.F., Shaikenov, B.S., Torgerson, P.R., and Milner-Gulland, E.J. 2006. Assessing risks of disease transmission between wildlife and livestock: The Saiga antelope as a case study. *Biological Conservation* **131**(2): 244–254. doi:10.1016/j.biocon.2006.04.012.
- Mullu, D. 2016. A review on the effect of habitat fragmentation on ecosystem. *Journal of Natural Sciences Research* **6**(15): 15.
- Mysterud, A., Langvatn, R., and Stenseth, N.C. 2004. Patterns of reproductive effort in male ungulates. *Journal of Zoology* **264**(2): 209–215.
- Mysterud, A., and Østbye, E. 1999. Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* **27**(2): 385–394. [Wiley, Wildlife Society].
- Nagy, G., Cservincsik, Á., Sugár, L., and Zsolnai, A. 2017. Benzimidazole resistance within red deer, roe deer and sheep populations within a joint habitat in Hungary. *Small Ruminant Research* **149**: 172–175. doi:10.1016/j.smallrumres.2017.02.012.
- Nalubamba, K.S., and Mudenda, N.B. 2012. Anthelmintic efficacy in captive wild impala antelope (*Aepyceros melampus*) in Lusaka, Zambia. *Veterinary Parasitology* **186**(3–4): 532–537. doi:10.1016/j.vetpar.2011.11.020.
- Nielsen, M.K., Kaplan, R.M., Thamsborg, S.M., Monrad, J., and Olsen, S.N. 2007. Climatic influences on development and survival of free-living stages of equine strongyles: Implications for worm control strategies and managing anthelmintic resistance. *The Veterinary Journal* **174**(1): 23–32. doi:10.1016/j.tvjl.2006.05.009.
- O'Connor, L.J., Walkden-Brown, S.W., and Kahn, L.P. 2006. Ecology of the free-living stages of major trichostrongylid parasites of sheep. *Veterinary Parasitology* **142**(1): 1–15. doi:10.1016/j.vetpar.2006.08.035.
- Ogden, N.H., and Lindsay, L.R. 2016. Effects of climate and climate change on vectors and vector-borne diseases: ticks are different. *Trends in Parasitology* **32**(8): 646–656. doi:10.1016/j.pt.2016.04.015.
- Olsen, A., Frankena, K., Bødker, R., Toft, N., Thamsborg, S.M., Enemark, H.L., and Halasa, T. 2015. Prevalence, risk factors and spatial analysis of liver fluke infections in Danish cattle herds. *Parasites Vectors* **8**(1): 160. doi:10.1186/s13071-015-0773-x.
- Pacyna, A.D., Kozirowska, K., Chmiel, S., Mazerski, J., and Polkowska, Ż. 2018. Svalbard reindeer as an indicator of ecosystem changes in the Arctic terrestrial ecosystem. *Chemosphere* **203**: 209–218. doi:10.1016/j.chemosphere.2018.03.158.
- van Paridon, B.J., Colwell, D.D., Goater, C.P., and Gilleard, J.S. 2017. Population genetic analysis informs the invasion history of the emerging trematode *Dicrocoelium dendriticum* into Canada. *International Journal for Parasitology* **47**(13): 845–856. doi:10.1016/j.ijpara.2017.04.006.
- Parker, K.L., Barboza, P.S., and Gillingham, M.P. 2009. Nutrition integrates environmental responses of ungulates. *Functional Ecology* **23**(1): 57–69. doi:10.1111/j.1365-2435.2009.01528.x.
- Paull, S.H., Song, S., McClure, K.M., Sackett, L.C., Kilpatrick, A.M., and Johnson, P.T.J. 2012. From superspreaders to disease hotspots: linking transmission across hosts and space. *Front Ecol Environ* **10**(2): 75–82. doi:10.1890/110111.
- Pelletier, F., Hogg, J.T., and Festa-Bianchet, M. 2006. Male mating effort in a polygynous ungulate. *Behav Ecol Sociobiol* **60**(5): 645–654. doi:10.1007/s00265-006-0208-y.
- Pérez-Eid, C. 2007. Les tiques: identification, biologie, importance médicale et vétérinaire. Lavoisier.
- Plante, S., Dussault, C., Richard, J.H., and Côté, S.D. 2018. Human disturbance effects and cumulative

- habitat loss in endangered migratory caribou. *Biological Conservation* **224**: 129–143. doi:10.1016/j.biocon.2018.05.022.
- Ploeger, H.W., and Everts, R.R. 2018. Alarming levels of anthelmintic resistance against gastrointestinal nematodes in sheep in the Netherlands. *Veterinary parasitology* **262**: 11–15.
- Portanier, E., Garel, M., Devillard, S., Duhayer, J., Poirel, M.-T., Henri, H., Régis, C., Maillard, D., Redman, E., Itty, C., Michel, P., and Bourgoïn, G. 2019a. Does host socio-spatial behavior lead to a fine-scale spatial genetic structure in its associated parasites? *Parasite* **26**(64). doi:10.1051/parasite/2019062.
- Portanier, E., Garel, M., Devillard, S., Maillard, D., Poissant, J., Galan, M., Benabed, S., Poirel, M.-T., Duhayer, J., Itty, C., and Bourgoïn, G. 2019b. Both candidate gene and neutral genetic diversity correlate with parasite resistance in female Mediterranean mouflon. *BMC Ecology* **19**(1): 12. doi:10.1186/s12898-019-0228-x.
- Portanier, E., Garel, M., Devillard, S., Marchand, P., Andru, J., Maillard, D., and Bourgoïn, G. 2017. Introduction history overrides social factors in explaining genetic structure of females in Mediterranean mouflon. *Ecol Evol* **7**(22): 9580–9591. doi:10.1002/ece3.3433.
- Portanier, E., Larroque, J., Garel, M., Marchand, P., Maillard, D., Bourgoïn, G., and Devillard, S. 2018. Landscape genetics matches with behavioral ecology and brings new insight on the functional connectivity in Mediterranean mouflon. *Landscape Ecol* **33**(7): 1069–1085. doi:10.1007/s10980-018-0650-z.
- Porter, W.P., and Kearney, M. 2009. Size, shape, and the thermal niche of endotherms. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**(Supplement 2): 19666–19672.
- Poulin, R. 1996. Sexual inequalities in helminth infections: a cost of being a male? *The American Naturalist* **147**(2): 287–295.
- Proffitt, K.M., Grigg, J.L., Hamlin, K.L., and Garrott, R.A. 2009. Contrasting effects of wolves and human hunters on elk behavioral responses to predation risk. *The Journal of Wildlife Management* **73**(3): 345–356. doi:https://doi.org/10.2193/2008-210.
- Pulaski, C., Malone, J., Bourguinat, C., Prichard, R., Geary, T., Ward, D., Klei, T., Guidry, T., Smith, G., Delcambre, B., Bova, J., Pepping, J., Carmichael, J., Schenker, R., and Pariaut, R. 2014. Establishment of macrocyclic lactone resistant *Dirofilaria immitis* isolates in experimentally infected laboratory dogs. *Parasites & Vectors* **7**(1): 494. doi:10.1186/s13071-014-0494-6.
- Pulliam, H.R., and Danielson, B.J. 1991. Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *The American Naturalist* **137**: S50–S66. The University of Chicago Press. doi:10.1086/285139.
- Randolph, S.E. 2004. Tick ecology: processes and patterns behind the epidemiological risk posed by ixodid ticks as vectors. *Parasitology* **129**(S1): S37–S65. doi:10.1017/S0031182004004925.
- Read, A.F., Graham, A.L., and Råberg, L. 2008. Animal defenses against infectious agents: is damage control more important than pathogen control. *PLOS Biology* **6**(12): e1000004. Public Library of Science. doi:10.1371/journal.pbio.1000004.
- Redman, E., Queiroz, C., Bartley, D.J., Levy, M., Avramenko, R.W., and Gilleard, J.S. 2019. Validation of ITS-2 rDNA nemabiome sequencing for ovine gastrointestinal nematodes and its application to a large scale survey of UK sheep farms. *Veterinary Parasitology* **275**: 108933. doi:10.1016/j.vetpar.2019.108933.
- Redman, E., Rijke, J. de, Zhu, S., Chen, R., Revo, A., Jacquiet, P., Verheyden, H., Bégoc, N., Benabed, S., Capron, G., Cargnelutti, B., Débias, F., Duhayer, J., Lourtet, B., Pardonnet, S., Poirel, M.-T., Rey, B., Veyssièrre, F., Warnant, C., Bourgoïn, G., and Gilleard, J.S. 2020, June 20. Evidence for wild cervids as transmission vectors of small ruminant drug resistant gastrointestinal nematode parasites. virtual meeting.
- Richard, E., Gaillard, J.-M., Saïd, S., Hamann, J.-L., and Klein, F. 2010. High red deer density depresses body mass of roe deer fawns. *Oecologia* **163**(1): 91–97.
- Ricoux, M.-S. 2019. Consequences of maternal and cohort effects on parasite infestation of free ranging roe deer fawns. Master 2, Université Lyon 1, Lyon, France.
- Ricoux, M.-S., Gaillard, J.-M., Lemaître, J.-F., Débias, F., and Bourgoïn, G. *en cours*. Consequences of

- maternal and cohort effects on parasite infestation of free ranging roe deer fawns.
- Ripple, W.J., Abernethy, K., Betts, M.G., Chapron, G., Dirzo, R., Galetti, M., Levi, T., Lindsey, P.A., Macdonald, D.W., Machovina, B., Newsome, T.M., Peres, C.A., Wallach, A.D., Wolf, C., and Young, H. 2016. Bushmeat hunting and extinction risk to the world's mammals. *Royal Society Open Science* **3**(10): 160498. Royal Society. doi:10.1098/rsos.160498.
- Romero, M.L., and Butler, L.K. 2007. Endocrinology of stress. *International Journal of Comparative Psychology* **20**(2): 8.
- Rose, H., Rinaldi, L., Bosco, A., Mavrot, F., de Waal, T., Skuce, P., Charlier, J., Torgerson, P.R., Hertzberg, H., Hendrickx, G., and others. 2015a. Widespread anthelmintic resistance in European farmed ruminants: a systematic review. *Vet Rec* **176**(21): 546.
- Rose, H., Wang, T., van Dijk, J., and Morgan, E.R. 2015b. GLOWORM-FL: A simulation model of the effects of climate and climate change on the free-living stages of gastro-intestinal nematode parasites of ruminants. *Ecological Modelling* **297**: 232–245. doi:10.1016/j.ecolmodel.2014.11.033.
- Rose Vineer, H. 2020. What modeling parasites, transmission, and resistance can teach us. *Veterinary Clinics of North America: Food Animal Practice* **36**(1): 145–158. doi:10.1016/j.cvfa.2019.11.002.
- Rose Vineer, H., Verschave, S.H., Claerebout, E., Vercruyse, J., Shaw, D.J., Charlier, J., and Morgan, E.R. 2020. GLOWORM-PARA: a flexible framework to simulate the population dynamics of the parasitic phase of gastrointestinal nematodes infecting grazing livestock. *International Journal for Parasitology* **50**(2): 133–144. doi:10.1016/j.ijpara.2019.11.005.
- Roug, A., Swift, P.K., Gerstenberg, G., Woods, L.W., Kreuder-Johnson, C., Torres, S.G., and Puschner, B. 2015. Comparison of trace mineral concentrations in tail hair, body hair, blood, and liver of mule deer (*Odocoileus hemionus*) in California. *J VET Diagn Invest* **27**(3): 295–305. doi:10.1177/1040638715577826.
- Ruckstuhl, K.E. 1998. Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Animal Behaviour* **56**(1): 99–106.
- Ruckstuhl, K.E. 1999. To synchronise or not to synchronise: a dilemma for young bighorn males? *Behaviour* **136**(6): 805–818.
- Ruckstuhl, K.E., and Neuhaus, P. 2002. Sexual segregation in ungulates: a comparative test of three hypotheses. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **77**(01): 77–96.
- Ruckstuhl, K.E., and Neuhaus, P. 2005. *Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Sæther, B.-E. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology & Evolution* **12**(4): 143–149. Elsevier.
- Saïd, S., Gaillard, J.-M., Widmer, O., Débias, F., Bourgoïn, G., Delorme, D., and Roux, C. 2009. What shapes intra-specific variation in home range size? A case study of female roe deer. *Oikos* **118**(9): 1299–1306.
- Samuel, W.M., Pybus, M.J., and Kocan, A.A. 2001. Parasitic diseases of wild mammals. *In* 2nd edition. William M. Samuel, Margo J. Pybus, and A. Alan Kocan.
- Say-Sallaz, E., Chamaillé-Jammes, S., Fritz, H., and Valeix, M. 2019. Non-consumptive effects of predation in large terrestrial mammals: Mapping our knowledge and revealing the tip of the iceberg. *Biological Conservation* **235**: 36–52. doi:10.1016/j.biocon.2019.03.044.
- Scanes, C.G. 2018. Chapter 19 - Human activity and habitat loss: destruction, fragmentation, and degradation. *In* *Animals and Human Society*. Edited by C.G. Scanes and S.R. Toukhsati. Academic Press. pp. 451–482. doi:10.1016/B978-0-12-805247-1.00026-5.
- Semenzato, P., Cagnacci, F., Ossi, F., Eccel, E., Morellet, N., Hewison, A.J.M., Sturaro, E., and Ramanzin, M. 2021. Behavioural heat-stress compensation in a cold-adapted ungulate: Forage-mediated responses to warming Alpine summers. *Ecology Letters* **24**(8): 1556–1568. doi:10.1111/ele.13750.
- Serafino, A. 2020. Etude de la transmission de strongles digestifs résistants aux anthelminthiques entre les bouquetins des alpes et les moutons domestiques en co-pâturage dans le massif de



- belledonne et le parc national des écrins. Université Lyon 1, VetAgro Sup, Lyon, France.
- Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E., and Vilà, M. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution* **28**(1): 58–66. doi:10.1016/j.tree.2012.07.013.
- Singh, N.J., Bonenfant, C., Yoccoz, N.G., and Côté, S.D. 2010. Sexual segregation in Eurasian wild sheep. *Behavioral Ecology* **21**(2): 410–418.
- Smith, K.F., Acevedo-Whitehouse, K., and Pedersen, A.B. 2009. The role of infectious diseases in biological conservation. *Animal Conservation* **12**(1): 1–12. doi:10.1111/j.1469-1795.2008.00228.x.
- Sol, D., Jovani, R., and Torres, J. 2000. Geographical variation in blood parasites in feral pigeons: the role of vectors. *Ecography* **23**(3): 307–314. doi:10.1111/j.1600-0587.2000.tb00286.x.
- Stephens, D.W., and Krebs, J.R. 1986. Foraging theory. *In* Princeton University Press.
- Stillman, J.H. 2019. Heat waves, the new normal: summertime temperature extremes will impact animals, ecosystems, and human communities. *Physiology* **34**(2): 86–100. doi:10.1152/physiol.00040.2018.
- Sundaresan, S.R., Fischhoff, I.R., and Rubenstein, D.I. 2007. Male harassment influences female movements and associations in Grevy's zebra (*Equus grevyi*). *Behavioral Ecology* **18**(5): 860–865.
- Sutherland, I.A., and Leathwick, D.M. 2011. Anthelmintic resistance in nematode parasites of cattle: a global issue? *Trends in Parasitology* **27**(4): 176–181. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.pt.2010.11.008.
- Taylor, A.R., and Knight, R.L. 2003. Wildlife responses to recreation and associated visitor perceptions. *Ecological Applications* **13**(4): 951–963. doi:https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)13[951:WRTRAA]2.0.CO;2.
- Taylor, M., Coop, R.L., and Wall, R. 2016. Veterinary parasitology. *In* Fourth edition. Wiley-Blackwell.
- The Intergovernmental Panel on Climate Change. 2021. AR6 Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Available from <https://www.ipcc.ch/report/sixth-assessment-report-working-group-i/>.
- Thiebaut, B. 1971. La transition climatique dans le massif de l'Agoût. *Vie Milieu* **22**: 167–206.
- Tompkins, D.M., Dunn, A.M., Smith, M.J., and Telfer, S. 2011. Wildlife diseases: from individuals to ecosystems. *Journal of Animal Ecology* **80**(1): 19–38. doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01742.x.
- Traill, L.W., Lim, M.L.M., Sodhi, N.S., and Bradshaw, C.J.A. 2010. Mechanisms driving change: altered species interactions and ecosystem function through global warming. *Journal of Animal Ecology* **79**(5): 937–947. doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01695.x.
- Valeix, M., Fritz, H., Loveridge, A.J., Davidson, Z., Hunt, J.E., Murindagomo, F., and Macdonald, D.W. 2009. Does the risk of encountering lions influence African herbivore behaviour at waterholes? *Behav Ecol Sociobiol* **63**(10): 1483–1494. doi:10.1007/s00265-009-0760-3.
- VanderWaal, K.L., and Ezenwa, V.O. 2016. Heterogeneity in pathogen transmission: mechanisms and methodology. *Funct Ecol* **30**(10): 1606–1622. doi:10.1111/1365-2435.12645.
- Verdú, J.R., Lobo, J.M., Sánchez-Piñero, F., Gallego, B., Numa, C., Lumaret, J.-P., Cortez, V., Ortiz, A.J., Tonelli, M., García-Teba, J.P., Rey, A., Rodríguez, A., and Durán, J. 2018. Ivermectin residues disrupt dung beetle diversity, soil properties and ecosystem functioning: An interdisciplinary field study. *Science of The Total Environment* **618**: 219–228. doi:10.1016/j.scitotenv.2017.10.331.
- Verheyden, H., Richomme, C., Sevilla, J., Merlet, J., Lourtet, B., Chaval, Y., and Hoste, H. 2020. Relationship between the excretion of eggs of parasitic helminths in roe deer and local livestock density. *Journal of Helminthology* **94**. Cambridge University Press. doi:10.1017/S0022149X20000449.
- Villeneuve, A. 2003. Les zoonoses parasitaires: l'infection chez les animaux et chez l'homme. PUM.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., and Melillo, J.M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* **277**(5325): 494–499.
- Weaver, H.J., Hawdon, J.M., and Hoberg, E.P. 2010. Soil-transmitted helminthiasis: implications of

- climate change and human behavior. *Trends in Parasitology* **26**(12): 574–581. doi:10.1016/j.pt.2010.06.009.
- Weckerly, F.W. 2001. Are large male Roosevelt elk less social because of aggression? *Journal of Mammalogy* **82**(2): 414–421.
- Williams, P.C., Bartlett, A.W., Howard-Jones, A., McMullan, B., Khatami, A., Britton, P.N., and Marais, B.J. 2021. Impact of climate change and biodiversity collapse on the global emergence and spread of infectious diseases. *Journal of Paediatrics and Child Health* **57**(11): 1811–1818. doi:10.1111/jpc.15681.
- Wilson, K., Bjørnstad, O.N., Dobson, A.P., Merler, S., Pogliayen, G., Randolph, S.E., Read, A.F., and Skorping, A. 2002. Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and processes. *In* *The ecology of wildlife diseases*. Oxford University Press. pp. 6–44.
- Wilson, K., Grenfell, B.T., Pilkington, J.G., Boyd, H.E.G., and Gulland, F.M.D. 2004. Parasites and their impact. *In* *Soay sheep: dynamics and selection in an island population*, T. H. Clutton-Brock & J. M. Pemberton. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. pp. 113–165.
- Wilson, M.W., Ridlon, A.D., Gaynor, K.M., Gaines, S.D., Stier, A.C., and Halpern, B.S. 2020. Ecological impacts of human-induced animal behaviour change. *Ecology Letters* **23**(10): 1522–1536. doi:10.1111/ele.13571.
- Young, K.E., Jensen, J.M., and Craig, T.M. 2000. Evaluation of anthelmintic activity in captive wild ruminants by fecal egg reduction tests and a larval development assay. *zamd* **31**(3): 348–352. American Association of Zoo Veterinarians. doi:10.1638/1042-7260(2000)031[0348:EOAAIC]2.0.CO;2.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection—a selection for a handicap. *Journal of theoretical Biology* **53**(1): 205–214.
- Zahavi, A., and Zahavi, A. 1997. The handicap principle: A missing piece of Darwin’s puzzle. *In* *Oxford University Press. Press. Working Papers of the Institute for Empirical Research in Economics No, New York.*
- Zwijacz-Kozica, T., Selva, N., Barja, I., Silván, G., Martínez-Fernández, L., Illera, J.C., and Jodłowski, M. 2013. Concentration of fecal cortisol metabolites in chamois in relation to tourist pressure in Tatra National Park (South Poland). *Acta Theriol* **58**(2): 215–222. doi:10.1007/s13364-012-0108-7.