MASTER
BIODIVERSITÉ- ÉCOLOGIE- ÉVOLUTION
PARCOURS EPI
Émergence des Maladies Parasitaires et Infectieuses

RAPPORT DE STAGE DE MASTER 1ère ANNÉE

État de l'art des données disponibles sur le lac de Grand-Lieu en vue d'une modélisation de la dynamique des virus influenza A par une approche hydrologique et épidémiologique.

Présenté par

David CENTIS

Réalisé sous la direction de : Christophe Sorin et Olivier Boutron

Organismes : Fédération Départementale des Chasseurs de Loire-Atlantique ; Réserve naturelle nationale et régionale du lac de Grand-Lieu ; Tour du Valat, institut de recherche pour la conservation des zones humides méditerranéennes.

Période du stage : Du 25 mars au 21 juin 2019

Date de soutenance : 27 juin 2019

Année universitaire 2018-2019

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier d'une part la FDC 44, notamment Christophe Sorin et la SNPN Grand-Lieu, en particulier Jean-Marc Gillier, Sébastien Reeber et Philippe Gallais pour m'avoir accueilli pendant la première moitié de mon stage à Grand-Lieu. Merci à vous de m'avoir fait découvrir ce site exceptionnel, de votre gentillesse, de votre disponibilité.

D'autre part, je voudrais remercier la Tour du Valat et plus précisément Marion Vittecoq et Olivier Boutron. Merci à vous deux pour m'avoir guidé le long de mon stage. Merci Olivier pour ta patience et ta pédagogie. Je vous suis très reconnaissant de m'avoir fait participer à ce projet.

Merci également à toutes les personnes avec qui j'ai pu entrer en contact dans le cadre de ce stage, notamment Hervé De Villepin du SAH, Matthieu Guillemain et Anne Van De Wiele de l'ONCFS et Alexandrine Pannard de l'Université de Rennes. Merci à vous d'avoir pris le temps de répondre à mes demandes.

Enfin je voudrais remercier tout les stagiaires, services civiques et employés que j'ai côtoyé pendant ces trois mois. Vous avez rendu mes séjours à Nantes et en Camargue parfaits. Merci pour votre bonne humeur, votre gentillesse et pour toutes les soirées et autres activités que nous avons passé ensemble.

Résumé :

L’émergence d’une maladie zoonotique comme la grippe aviaire peut avoir de graves conséquences sanitaires et économiques. Les virus de grippe aviaire (VIA) sont majoritairement transmis par les oiseaux sauvages et leur introduction dans des élevages a déjà engendré de grandes épidémies. La surveillance des VIA au niveau de carrefour migratoire est donc nécessaire afin de limiter leur transmission. Depuis 2015 la fondation de la Tour du Valat développe des outils de modélisation de la dispersion des VIA en Camargue, ces outils reposant sur l'utilisation conjointe d'un modèle hydrodynamique et d'un modèle épidémiologique à compartiment de type SIR.

Le but de ce stage est de collecter des données de comptages, de dynamique des VIA ainsi que les informations nécessaires à l'application de cette approche de modélisation pour un autre carrefour migratoire important, le lac de Grand-Lieu. L’étude bibliographique réalisée suggère d’utiliser les données correspondantes à la période entre Août 2009 et Mars 2010 pour calibrer le modèle. L’architecture d'un premier modèle SIR général et simplifié a également été réalisée.

SOMMAIRE

1. Introduction……..1

2. Matériel et Méthode…….4

2.1 Le site de Grand-Lieu…….4

2.1.1 Végétation…….4

2.1.2 Bathymétrie……...5

2.2 Hydrographie……..5

2.2.1 Données de niveaux d'eau……5

2.2.2 Données d'entrées et de sorites d'eau……...6

2.2.3 Données météorologiques…….7

2.3 Données Oiseaux…….7

2.4 Données sur la dynamique de VIA……..8

2.5 Les modèles…….9

3. Résultats……..11

3.1 Tableau synthétique……11

3.2 Test de corrélation entre température atmosphérique et température de l'eau...12

3.3 Calcul des prévalences……..12

3.4 Le Modèle Numérique de Terrain……12

3.5 Le modèle SIR……..12

4. Discussion……...13

1. Introduction :

Une maladie émergente est une maladie dont l'incidence réelle augmente de manière significative dans une population donnée, d'une région donnée et durant une période donnée, par rapport à la situation épidémiologique habituelle de cette maladie. (Toma et Thiry, 2003).
L'émergence de maladies zoonotiques peut être expliquée par un ensemble complexe de facteurs tels que l'urbanisation, l'amplification des pratiques agricoles et la transformation des écosystèmes. Ainsi au cours des trente dernières années, l'incidence et la fréquence des épidémies ont largement augmenté (Wilcox et Gubler, 2005).

Ces multiplications ne sont pas sans conséquences. L'émergence de maladies comme le SRAS en 2003, la grippe H1N1 en 2009 ou la flambée d'Ebola en 2013 en sont des exemples avec de nombreuses victimes et des répercussions économiques importantes. L'étude des différents facteurs favorisant l'émergence de telles maladies est donc primordial. Cela passe par une connaissance précise de l'écologie de l'agent pathogène, de son hôte et des voies de transmission.

Les virus influenza aviaire (VIA) sont des virus à ARN appartenant à la famille des Orthomyxoviridae (Webster et al,. 1992). Ils sont la cause de maladies nommées influenza aviaire et ont provoqués de nombreuses épidémies à travers le monde (Potter, 2001). Découverts en 1900 en Italie (Lupiani et al, 2008) et isolés chez la sterne en 1961 (Becker et al., 1966), les VIA ont été identifiés sur tous les continents (Olsen et al., 2006) et les pertes économiques liées aux épidémies d'influenza aviaire s'expriment en milliards de dollars (Mc Leod et al., 2005). Cette présence à l'échelle globale peut être expliquée par la diversité des souches et l'importance du spectre d'hôtes des VIA.

Ces virus sont classés selon la combinaison de deux protéines de surface, l'hémagglutinine (HA, 16 types possibles) et la neuraminidase (NA, 9 types possible) (Webster et al., 1992). Ainsi 144 sous-types de VIA sont possibles. Parmi ces sous-types, nous pouvons discerner les souches faiblement pathogènes (IAFP), engendrant peu ou pas de signes cliniques et les souches hautement pathogènes (IAHP), provoquant des symptômes graves et de fortes mortalités au sein des populations infectées (OIE). Nous retrouvons ces IAHP notamment chez les sous-types H5 et H7 (Alexander, 2006).

L'autre raison pouvant expliquer la dispersion globale des VIA est leur spectre d'hôtes. Ces virus ont été retrouvés chez le porcs, le cheval, les mammifères marins, l'homme, etc. Cependant il a été montré que les réservoirs communs à tout les VIA sont les oiseaux marins (Webster et al., 1992). Ces virus ont été isolés dans au moins 90 espèces d'oiseaux, représentant 12 ordres (Stalknecht et Shane, 1988), notamment les Ansériformes (au moins 30 espèces) et les Charadiiformes (au moins 20 espèces) (Stalknecht, 2003). Ainsi la diffusion des VIA est fortement

liée aux trajets migratoires qu'emprunte l'avifaune sauvage. Certaines souches peuvent infecter les hommes, comme lors de l'épidémie de grippe H1N1 en 2009. Cependant la plupart des épidémies touchent les élevages de volailles, entraînant des pertes économiques importantes pour les éleveurs.

De nombreuses campagnes de surveillance des VIA existent dans plusieurs pays d'Europe, ce qui permet un suivi régulier et rigoureux des élevages de volailles et des oiseaux sauvages (Adlhoch et al., 2009 ; Hoye et al., 2010). Il existe deux types de surveillance : active et passive. En France, des programmes de surveillance active ont été effectués entre les années 2006 et 2011 (Hars et al., 2008 ; Hars et al., 2011). Aujourd'hui, la probabilité d'infection par une souche fortement pathogène étant basse et la surveillance active coûteuse lorsqu'elle est aléatoire, seule une surveillance évènementielle est réalisée (Sadonès et al., 2011).

Il existe deux voies de transmission des VIA. La transmission peut se faire par contact direct entre un individu sain et un hôte infecté ou indirectement par ingestion d'eau contaminée par des fèces d'animaux infectés. En effet chez les oiseaux, le virus se réplique dans les cellules épithéliales du tractus intestinal. De ce fait de nombreux virus se retrouvent dans les excréments qui sont libérés dans l'eau. (Webster et al., 1992). L'étude de la transmission liée à l'environnement est donc indispensable pour comprendre la dispersion des VIA. Plusieurs travaux ont montré que la persistance des VIA dépend de facteurs abiotiques. Ainsi une température et une salinité basse accompagnées d'un pH neutre entraînent une augmentation de la persistance des VIA dans l'eau (Keeler et al., 2014). De plus des études de modélisation ont montré que le compartiment aquatique possède un rôle crucial dans la persistance et la transmission des VIA (Roche et al., 2009).

Les zones humides sont souvent des carrefours lors des migrations hivernales et estivales de l'avifaune sauvage. Elles regroupent ainsi à la fois des populations d'oiseaux d'eau sauvages et des plans d'eau importants. L'analyse des ces sites dans un cadre de surveillance et de prévention est donc très intéressante afin de comprendre la dispersion de ces virus. Des études dans la région de Camargue, dans l'hydrosytème du Vaccarès, ont permis d'établir un modèle de dispersion des VIA (Vittecoq et al., 2017; Baudel, 2018) . Cette région représente une zone d'hivernage majeure pour les canards et donc un site favorable à l'introduction de VIA. Ce modèle associe un modèle hydrodynamique à un modèle épidémiologique à compartiments (Baudel, 2018). Il a permis de créer différentes cartes de diffusion des VIA dans l'hydrosystème selon plusieurs scenarios d'introduction du virus. Il a été montré que dans ce réseau humide complexe, il existe une hétérogénéité spatiale et temporelle dans la transmission et la diffusion des VIA. Ce modèle a également permis de mettre en évidence que pour l'hydrosystème Vaccarès la dynamique des VIA est en majorité liée au fonctionnement hydraulique (mouvements de l'eau, hauteurs d'eau, surface en eau) des étangs de ce système, ainsi qu'à la salinité et à la température de l'eau. L'élaboration de ce

modèle permet d'enrichir la surveillance en identifiant les « hotspots » probables d'introduction du virus dans un système complexe de zones humides (Baudel, 2018).

L'objectif général du projet dans lequel se situe ce stage est d'appliquer ce modèle à un autre site d'hivernage majeur qui est le Lac de Grand-Lieu, situé en Loire-Atlantique (Figure 1). Plus spécifiquement, il s'agit de cartographier le risque de présence des VIA dans l'eau et chez les canards sur le lac de Grand-Lieu. En effet ce lac possède la deuxième plus grande richesse ornithologique en France derrière la Camargue et les populations de canards, hôtes majeurs des VIA, y sont notamment abondantes. De plus il est le plus grand lac de plaine français (http://www.reserves-naturelles.org/lac-de-grand-lieu) et possède des différences importantes avec l'hydrosystème Vaccarès, en particulier en terme de profondeurs et de salinité (le Lac de Grand Lieu étant plus profond et beaucoup moins salé que l'hydrosystème Vaccarès). Ces paramètres font de Grand-Lieu un « hotspot » potentiel dans l'émergence et la diffusion des VIA.

Ce stage vise à estimer si l'approche développée en Camargue par Baudel (2018) est applicable au lac de Grand Lieu. Plus précisément il permettre de répondre aux questions suivantes :

- Quelles sont les données disponibles concernant l'hydrodynamique, la dynamique des populations de canards et les prévalences de VIA sur le lac de Grand-Lieu ?

- Parmi ces données lesquelles seront utiles pour mettre en place l'approche de Baudel, 2018 ?

- Comment ces dernières peuvent-elles être spatialisées pour obtenir une modélisation optimale du risque de présence des VIA dans le temps et dans l'espace (quelle est la meilleure balance entre précision et pertinence de la spatialisation) ?

Afin d'apporter des réponses à ces questions, nous avons collecté des informations sur les données de comptages, de dynamique de VIA et sur l'hydrologie du lac. Un premier modèle SIR simple à une seule zone a ensuite été réalisé, première étape vers le modèle SIR à zones multiples développé par Baudel, 2018.



Figure 1 : Vue aérienne du lac de Grand-Lieu (source : IGN).

2. Matériels et Méthodes :

Les informations concernant les caractéristiques du lac ainsi qu'une partie des données hydrologiques proviennent du plan de gestion de la Réserve Naturelle Nationale (RNN) de Grand-Lieu (Gillier et Reeber, 2018). Des données relatives aux niveaux d'eau et à la température de l'eau en plusieurs endroits du Lac ont également été fournies par Alexandrine Pannard-Launay du laboratoire ECOBIO, Université de Rennes 1.

2.1 Le site de Grand-Lieu :

Le lac de Grand-Lieu est une cuvette ancienne, plate et peu profonde qui a commencé à se former dès le Crétacé (entre -90 et -65 millions d'années). Il fait parti du réseau des grandes zones humides de l'ouest de la France, situé entre la Brière, l'estuaire de la Loire, le marais breton, les marais de Goulaine et de l'Erdre (coordonnées : 47°05'40N/1°41'20W).

2.1.1 Végétation :

La végétation du lac peut avoir un impact important sur la dispersion des VIA. En effet les différents canaux et douves délimités par la flore du lac forment des couloirs d'eau. De plus les différentes strates végétatives accueillent les oiseaux dans leur quête de nourriture et de nidification.

Cette végétation est organisée en ceintures concentriques (Figure 2) qui se succèdent autour de la zone centrale d'eau libre. La flore est plus abondante sur la partie occidentale du lac en raison de la direction des vents dominants (sud-ouest). Ces derniers s'abattent sur la côte orientale limitant le développement de la végétation. Nous retrouvons quatre strates végétatives.

Tout d'abord la zone d'eau libre, dont la présence est continue tout le long de l'année. Ce secteur de 2300 ha occupe la majeure partie du lac. Il est lui-même composé d'une zone centrale sans végétation et d'une zone dominée par les macrophytes ou herbiers flottants, comme *Trapa natans*, *Nymphoides peltata* et d'autres espèces des genres *Nuphar* (*Nuphar lutea*) et *Nympheae (Nymphaea alba)*. Les herbiers sont favorables à la présence de fuligules milouins, constituants des cachettes pour les poussins et une source de nourriture. Durant l'hiver, les herbiers disparaissent sous l'eau. La période de présence des herbiers est de mi-avril jusqu'à octobre (leur présence dépend des niveaux d'eau). La vasière centrale est aussi appréciée par les sarcelles d'hiver, elles aussi à la recherche d'un lieu d'alimentation.

Cette grande zone est entourée par une autre strate végétative, les roselières boisées. Elles regroupent plusieurs espèces disposées en mosaïques sur une surface de 1600 ha.

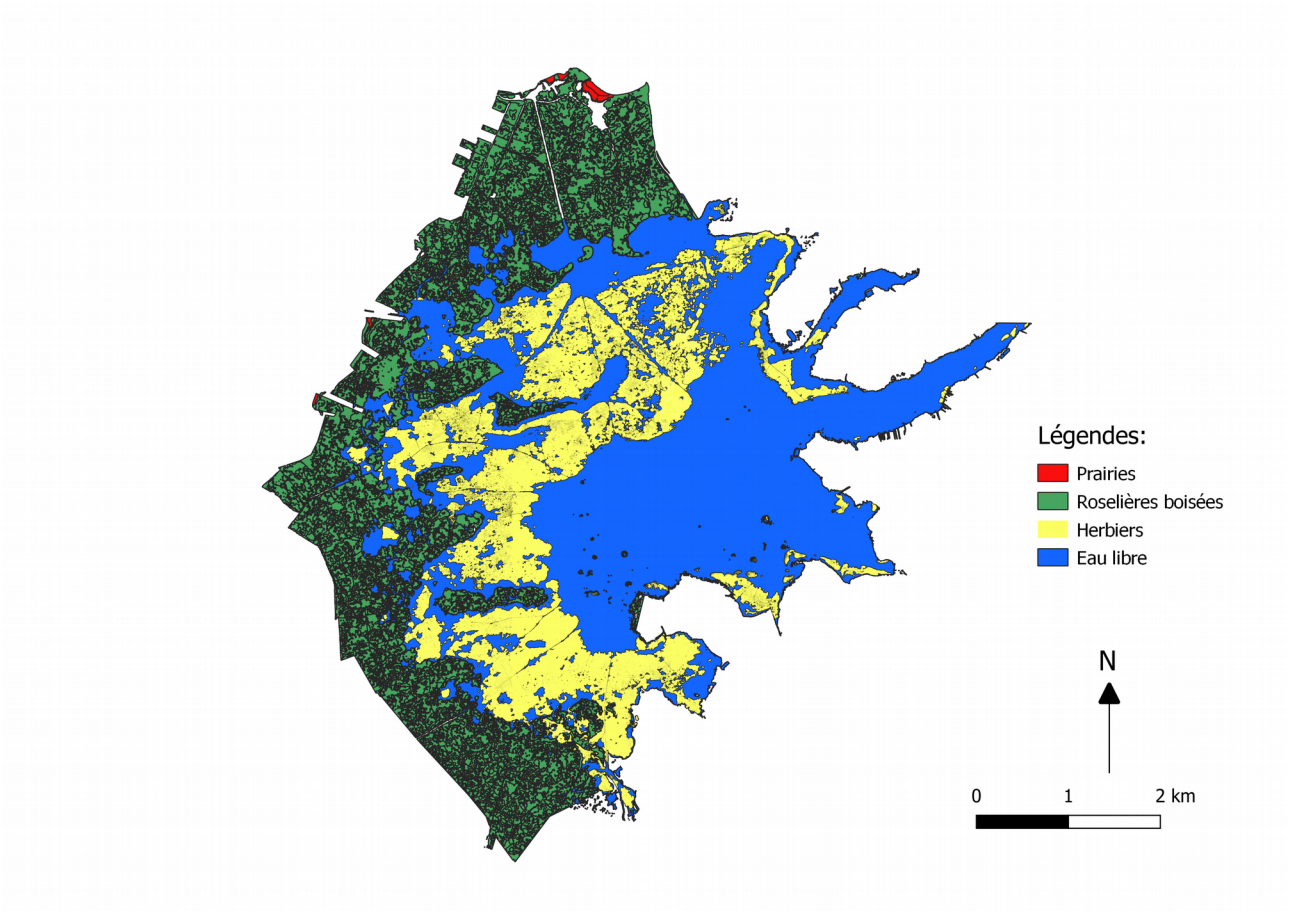


Figure 2 : Carte de la végétation du lac (source ; Gillier et Reeber, 2018).

Cette zone majoritairement présente sur la partie ouest du lac est composée de vasières, pelouses amphibies *(Cyperus fuscus, Ludwigia palustris* ou *Juncus bufonius)*, roselières *(Phragmites australis, Phalarisarundinacea* et *Glyceria maxima*), aulnaies et saulaies (*Salix atrocinerea*, *Salix fragilis*). Cet ensemble d'espèces peut parfois former des « levis », des zones flottantes et mobiles, dont la dynamique est mal comprise. Les roselières boisées sont utilisées par de nombreuses espèces pour dissimuler leur nids.

Une dernière strate de végétation est présente en minorité sur la RNN de Grand-Lieu. Il s'agit des prairies inondables ou pré-marais. Ils sont étalés sur environ 1600 ha et restent inondés 4 à 7 mois dans l'année. Composés essentiellement d' agrostis (*A. canina* et *A. stolonifera*) et *Carex acuta*, les pré-marais sont soumis au fauchage et au pâturage. En hiver, ces prairies constituent le gagnage principal des anatidés hivernants.

2.1.2 Bathymétrie :

Outre sa végétation, le lac est caractérisé par sa bathymétrie relativement plate, avec une profondeur de maximum 3 mètres (Figure 3). Les mesures de bathymétrie ont été réalisées par la Société Nationale de la Protection de la Nature (SNPN), gérante de la RNN en 2010, à la perche, de façon manuelle. 2000 points du lac ont été mesurés. Les profondeurs indiquées sur la carte sont standardisées pour un lac à la cote 1,14 m IGN (cote atteinte lors de la période fin juillet à fin août). Il faut y rajouter 1 mètre pour obtenir les profondeurs hivernales.

2.2 Hydrographie:

Le lac de Grand-Lieu et la gestion des ses eaux sont d'une importance capitale pour le développement de plusieurs secteurs d'activité comme l'agriculture, la chasse ou la pêche. La superficie du lac varie selon les saisons. Sa surface fluctue entre 3000 ha l'été pour atteindre jusqu'à 6300 ha l'hiver. Le fonctionnement hydraulique a fortement évolué au cours des années, impacté par les activités anthropiques et notamment la construction du vannage de Bouaye.

2.2.1 Données de niveaux d'eau :

Les niveaux du lac sont mesurés quotidiennement au niveau du vannage de Bouaye (Figure 4). Le niveau d'eau est fortement influencé par les taux de précipitations, surtout durant l'hiver. Le vannage est fermé durant l'été et ré-ouvert dans le courant de l'hiver selon l'intensité des précipitations. Les vannes restent ouvertes jusqu'au printemps. L'étiage a lieu entre septembre et octobre. Le lac atteint son niveau le plus élevé entre janvier et mars. Le cycle annuel des niveaux d'eau est stable dans le temps. La période hivernale est dynamique avec des hauts niveaux d'eau et un transit rapide. La phase estivale est plus calme.

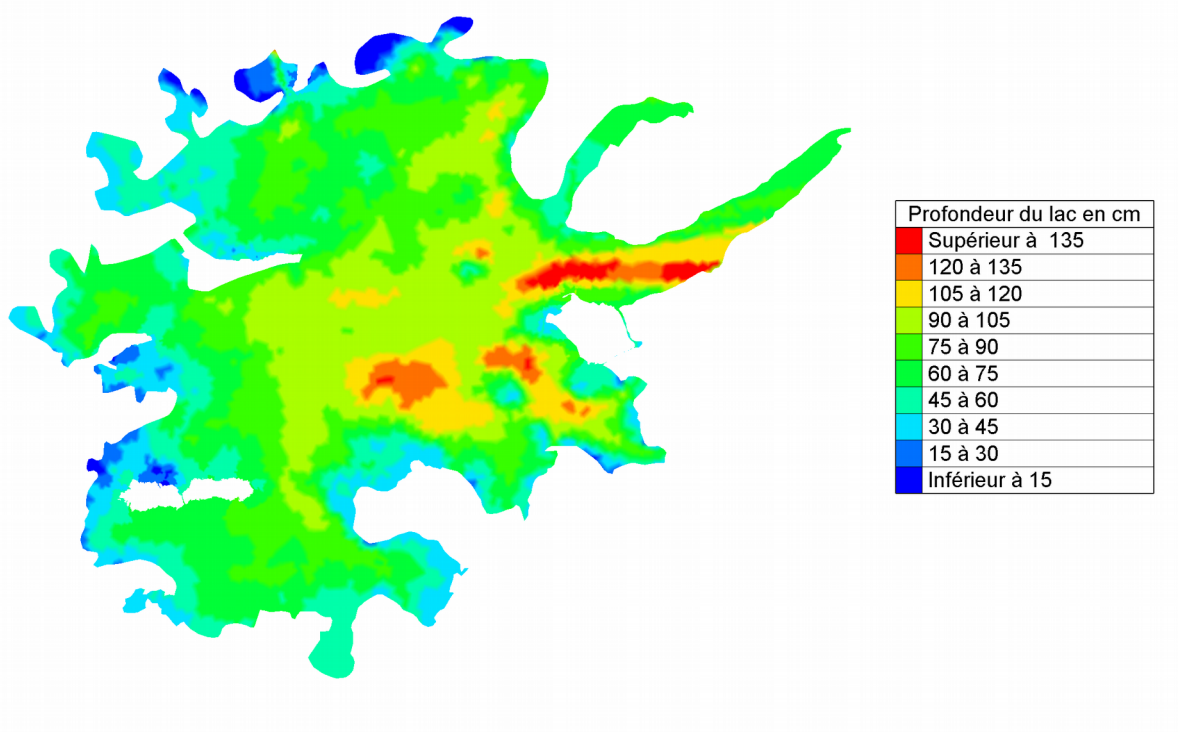


Figure 3 : Carte de la bathymétrie, établie par les données de bathymétrie fournies par la RNN

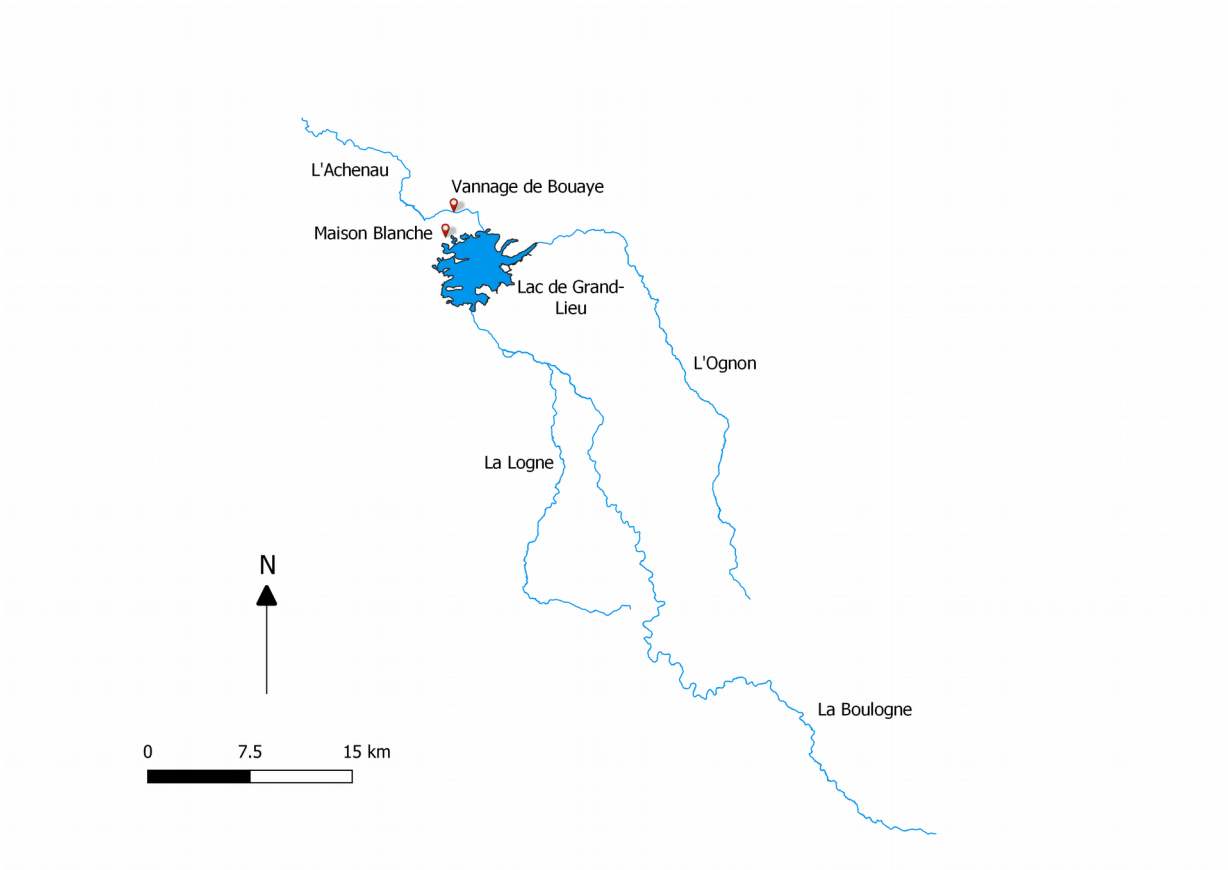


Figure 4 : Les cours d'eau et voies d'évacuation du lac (sources : Open Street Map).

Les cotes sont exprimées en cote Buzay (1 m cote Buzay = 0,55 m cote IGN). Le temps moyen de renouvellement des eaux du lac est de 200 jours (Gillier et Reeber, 2018).

2.2.2 Données d'entrée et de sortie d'eau :

Le lac de Grand-Lieu possède un bassin versant de 830 km² (Annexe 1). Les eaux de ce bassin s'écoulent dans le lac par deux cours d'eau, l'Ognon d'une longueur de 48 km et la Boulogne longue de 83 km (Figure 4). Cette dernière est alimenté par la Logne et l'Issoire (non représenté sur la figure).

Le volume d'eau arrivant à Grand-Lieu varie entre 50 et 300 millions de m³ par an. Les débits entrants sont mesurés par la DREAL (Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement). Des débits horaires, quotidiens ou mensuels sont disponibles et publiques (http://www.hydro.eaufrance.fr). Deux stations sont utilisées. Celle de Saint Colomban (code station : M8144010) mesure le débit de la Logne. La station des Sorinières (code station : M8205020) mesure le débit de l'Ognon.

Il existe deux sources d'évacuation de l'eau du lac (Figure 4). Le principal, le vannage de Bouaye, et le seuil de Maison Blanche, minoritaire. Ces deux voies de sortie évacuent l'eau dans l'Achenau. Le vannage de Bouaye est composé de 5 vannes. Quatre d'entre elles sont des vannes périphériques et ont une largeur de 4 mètres. La cinquième est la vanne centrale et possède 2 seuils déversant. La cote de déversement des seuils est de 1.93 m cote IGN69 environ. La vanne à 2 panneaux permet de réguler le lac à l'aide d'un déversoir entre 1.93 et 1.55 m cote IGN69. Au-delà de 1.93 m cote IGN69 ou lors de crues, les vannes sont ouvertes. Le seuil de Maison Blanche est situé au sud-ouest du vannage de Bouaye (Figure 4). Il est composé de 3 dalots de 1.80m*0.7 m. La cote de radier est à 1.35 m cote IGN69. Il participe à l'évacuation des hautes eaux (d'octobre à début juillet). Les débits de sorties sont mesurés par le SAH (Syndicat d'Aménagement Hydraulique de Loire Atlantique). Les relevés sont effectués tout les jours. Le calcul du débit de sortie est déterminé par la formule suivante : $Q = CxS\sqrt{(2gDH)}$, avec :

Q : débit (en $m^3 \cdot s^{-1}$)

S : section ouverte (en m²)

DH : différence de hauteur d'eau entre amont et aval (en m cote IGN)

C : coefficient de débit (sans unité)

g : accélération terrestre (en $m \cdot s^{-2}$)

2.2.3 Données météorologiques :

Afin de pouvoir réaliser des simulations avec un modèle hydrodynamique, la température de l'air, l'humidité relative, la vitesse et la direction du vent ainsi que le rayonnement global sont nécessaires. Ces données permettent de simuler l'influence du vent sur les écoulements, de calculer l'évaporation du lac, et également de calculer les échanges thermiques entre l'atmosphère et la surface du lac, qui vont notamment déterminer la température de l'eau. Ces données sont mesurées à pas de temps horaire à la station Météo-France de Nantes-Bouguenais (coordonnées : 47°08'59"N/1°36'31"O).

Le lac de Grand-Lieu est soumis à un climat océanique avec des températures moyennes de 12°C, des minimales moyennes de 8°C et des maximales (moyennes) de 16°C. Les pluies sont peu intenses (cumul moyen mensuel compris entre 100 mm en hiver et 40 mm en été) et les vents dominants d'Ouest à Sud-ouest (DREAL, SAH, 2014).

Depuis le mois de juillet 2018, 15 stations distribuées sur l'ensemble du lac (Annexe 2) permettent de déterminer les températures de l'eau à différentes profondeurs Ces données nous ont été fournies par Alexandrine Pannard-Launay du laboratoire ECOBIO, Université de Rennes 1.

2.3 Données Oiseaux :

Le protocole détaillé des suivis de comptage est présenté dans l'inventaire des oiseaux du lac (Reeber, 2006).

Chaque année des recensements des populations aviaires sont effectués par les Réserves Naturelles Nationale et Régionale (RNN et RNR) sur l'ensemble du lac de Grand-Lieu. Ces suivis ont pour but de mieux connaître les effectifs des espèces hivernantes migratrices et estivantes présentes sur le lac. Afin de faciliter les comptages, le lac est divisé en 19 secteurs (Figure 5). Les suivis sont mensuels. Les comptages sont réalisés à la jumelle et à la longue-vue sur terre ferme pour le secteur des pré-marais, ou par bateau, pour les autres secteurs. La courbe du suivi des espèces d'Anatidés entre Août 2009 et Mars 2010 est présenté en Figure 6.

Dans le cadre de notre étude, nous nous intéresserons aux suivis des espèces d'Anatidés présentes sur le lac. Parmi celles-ci se trouvent notamment le canard colvert (*Anas platyrhyncos)*, la sarcelle d'hiver (*Anas crecca*), le canard souchet (*Anas clypeata*) et la Fuligule milouin (Aythya ferina). Ces quatre espèces sont présentes en abondance sur le lac et représentent les principaux réservoirs des VIA (Webster et al, 1992). La description des espèces est détaillée en annexe (Annexe 3).

2.4 Données sur la dynamique de VIA :

Plusieurs études et programmes de surveillance des VIA ont été réalisés en France et sur le site du lac de Grand-Lieu entre 2006 et 2011. Grâce à l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS), nous avons eu accès à l'étude portant sur la période 2009-2010 (programme FRIA 08-010). Le protocole détaillé est présenté dans Hars et al, 2011.

Cette étude était dirigée par l'ONCFS et l'Agence nationale de sécurité sanitaire, de l'alimentation, de l'environnement et du travail (Anses) et en collaboration avec d'autres partenaires, notamment la Fédération Départementale des Chasseurs de Loire-Atlantique (FDC44) pour le site de Grand-Lieu.

L'objectif principal de ce programme de surveillance était de mieux connaître la circulation des VIA FP et HP chez les Anatidés sauvages et leur statut immunitaire en France.

Cette étude consistait en des suivis virologiques et sérologiques sur des canards sauvages capturés vivants ou tués à la chasse et sur des canards sentinelles maintenus près des plans d'eau des sites étudiés. La durée des échantillonnages s'étendait sur tout la période de migration hivernale, c'est-à-dire entre juillet 2009 et mars 2010.

Les canards sauvages ont été capturés grâce à des pièges ou des filets. Les canards sentinelles étaient originaires de trois élevages différents. Ils possédaient des probabilités croissantes d'avoir déjà été en contact avec des VIA selon leur élevage d'origine. Des prélèvements cloacaux ont été réalisés sur tout les individus sauvages et sentinelles. Les prélèvements de sang ont été effectués sur tout les sentinelles et 1/3 des canards sauvages.

Les différents prélèvements ont été envoyés au réseau de laboratoires vétérinaires de proximité (LDAV). Ces laboratoire réalisent des analyses de RT-PCR en temps réel pour rechercher des traces du gène M, puis H5 sur les écouvillons. Les sérum ont été testés par des techniques ELISA utilisant des anticorps anti NP. Lorsqu'un échantillon était douteux ou positif, il était envoyé au Laboratoire National de Référence (LNR) de l'Anses (Laboratoire de Ploufragan - Plouzané) afin de réaliser des analyses supplémentaires et/ou un séquençage.

Les résultats des analyses virologiques sont présentés en Figure 7. Il n'y a pas eu de prélèvements effectués en Août et en Mars. Les résultats des analyses virologiques des canards sentinelles sont présentés en annexe (Annexe 4).

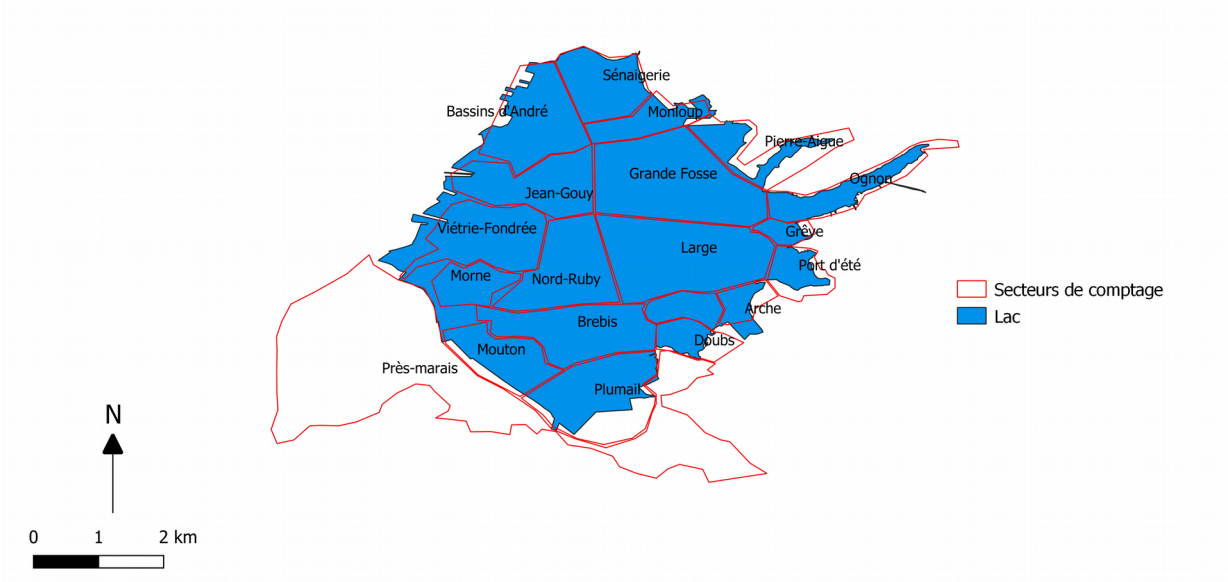


Figure 5 : Les secteurs de comptages.

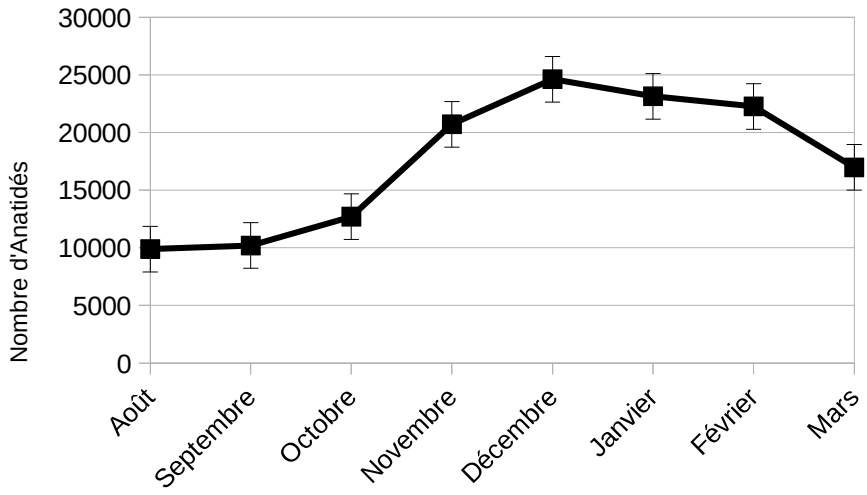


Figure 6 : Suivi mensuel des Anatidés entre Août 2009 et Mars 2010.

Mois de prélèvement	Nombre de pools sauvages testés pour le gène M	Nombre de pools sauvages positifs au gène M
08/2009	/	/
09/2009	4	0
10/2009	18	3
11/2009	49	2
12/2009	26	2
01/2010	10	0
02/2010	2	1
03/2010	/	/

Tableau 1 : Résultat des analyses virologiques (Hars et al., 2011).

2.5 Les modèles :

Afin de caractériser la dynamique des VIA sur le lac, une première architecture de modèle SIR a été élaborée au cours de ce stage. L'objectif du stage n'était pas de développer un modèle SIR, le calibrer et le valider, mais de commencer à en coder une première version, dont le développement sera poursuivi dans le cadre d'autres travaux.

Un modèle SIR est un modèle mathématique permettant de suivre l'état d'une population dans le contexte d'une épidémie. Cette population est divisée en trois compartiments. Les Susceptibles (S), représentant les individus sain et pouvant être infectés. Les Infectés (I), qui sont atteints par l'agent pathogène et pouvant le transmettre. Les Rétablis (R), regroupant les individus ayant été infectés et qui ont guéri. Ces derniers ont acquit une immunité les empêchant d'être infectés de nouveau.

Dans cette étude, nous nous sommes basés sur les équations présentées par Roche et al. en 2009. Ainsi un quatrième compartiment est pris en compte, le compartiment aquatique, représenté par la concentration du virus dans l'eau (C). Ce dernier est exprimé en $EID_{50}.m^3$ (Egg Infective Dose), c'est-à-dire la concentration minimale permettant d'infecter 50 % des oiseaux par mètre cube d'eau.

Les équations du modèle à pas de temps journalier sont donc :

$$\frac{dS_i}{dt} = b_i N_i - \left(\lambda_i + d_i\right) S_i \quad [1]$$

$$\frac{dI_i}{dt} = \lambda_i S_i - \left(\sigma + d_i\right) I_i \quad [2]$$

$$\frac{dR_i}{dt} = \sigma I_i - d_i R_i \quad [3]$$

$$\frac{dC_i}{dt} = \frac{\gamma I_i}{V_i} - f_{decay} C_i \quad [4]$$

N_i est le nombre d'individus total, b_i et d_i (jours^{-1}) représentent les entrées (naissances et immigration) et sorties (décès et émigration) des oiseaux. Trois hypothèses ont été faites pour estimer les valeurs de b_i et d_i au cours du temps :

- si N_i augmente d'un jour à l'autre et que cette augmentation est supérieure au taux de sortie, alors : $b_i = \frac{N_i^{t+1} - N_i^t}{N_i^t} + d_i$ et d_i = 0,04286 (constante établit par Guillemain et al., 2010 pour le cas spécifique de l'hydrosystème Vaccarès et appliquée dans un premier temps à Grand Lieu pour développer l'architecture du modèle).

- si N_i augmente d'un jour à l'autre et que cette augmentation est inférieure au taux de sortie, alors :

$$b_i = \frac{N_i^{t+1} - N_i^t}{N_i^t} \quad \text{et } d_i = 0$$

- si N_i reste constant d'un jour à l'autre, alors : $b_i = d_i = 0{,}04286$
- si N_i diminue d'un jour à l'autre, alors :

$b_i = 0$ et $d_i = \frac{N_i^{t-1} - N_i^t}{N_i^{t-1}}$

λ est le taux d'infection. L'infection d'un individus peut être expliquée par deux composantes : la contamination directe (dans le cas présent l'architecture du modèle a été développée avec une hypothèse de densité dépendance) et la contamination indirecte via l'ingestion d'eau contaminée. On a donc dans cette première architecture de modèle: :

$$\lambda_i = \beta \frac{I_i}{A_i} + \omega \frac{M_i}{M_i + \theta} \quad [5]$$

β est le taux de transmission entre individus, A_i la surface en eau du lac (m^2), M_i la quantité de virus dans 1 volume d'eau de référence (égal ici à 1 mL), θ la charge virale dans le volume d'eau de référence et correspondant à une probabilité d'infection de 50 % lorsque l'oiseau consomme le volume de référence. ω est le taux d'ingestion du volume d'eau de référence. Ce taux d'ingestion a été défini par Rohani et al., 2009 comme étant étant situé entre $2*10^3$ et $4.1*10^4$ mL par jour.

σ est le taux de rémission, γ le taux d'excrétion virale et V_i le volume d'eau (m^3). Enfin f_{decay} est la fonction représentant le taux de dégradation du virus dans l'eau. f_{decay} est liée au temps nécessaire pour conduire à l'inactivation de 90% de la quantité initiale de virus Rt par la relation :

$$f_{decay} = \frac{0{,}9}{Rt_i} \quad [6]$$

Nous avons considéré plusieurs formulations pour Rt. Dans un premier temps nous avons considéré que Rt était constant au cours du temps (Vittecoq et al., 2017), et testé 3 valeurs constantes différentes : 3.1, 30 et 67.1 jours (Vittecoq et al., 2017). Nous avons ensuite considéré dans un second temps que Rt n'était pas constant au cours du temps mais variait en fonction de la température de l'eau Teau: $f_{decay} = 105.84\, e^{-0.08 * Teau}$ [7] (Brown 2009, Baudel, 2018).

Les valeurs numériques utilisées dans notre architecture de modèle sont présentées dans le tableau 2. Ces valeurs sont celles du modèle développé pour l'hydrosystème Vaccarès (Baudel, 2018).

Elles devront dans le futur être adaptées au contexte du Lac de Grand Lieu mais ont permis de développer une première architecture du modèle SIR pour le stage.

Variables	Valeurs	Unités
β	13	$Ind.m^2.jours^{-1}$
ω	$4.1*10^4$	$jours^{-1}$
θ	$10^{4,7}$	EID_{50}
σ	1/7	$jours^{-1}$
γ	10^7	$EID_{50}.jours^{-1}.Ind^{-1}$

Tableau 2 : Valeurs des paramètres utilisées dans le modèle.

Nous retrouvons dans les équations du modèle la surface en eau (A_i) et le volume (V_i) du lac. Afin d'obtenir ces données, un modèle numérique de terrain (MNT) a été construit au cours de ce stage grâce au logiciel BlueKenue (http://www.nrccnrc.gc.ca/fra/solutions/consultatifs/blue_kenue/telecharger_blue_kenue.html) et aux données de bathymétrie fournie par la SNPN.

Ce MNT nous a ensuite permis de relier à chaque instant considéré le niveau d'eau dans le lac à la surface en eau et au volume correspondants.

3. Résultats :

3.1 Tableau synthétique :

Après récolte et analyse des données existantes sur le lac de Grand-Lieu, un tableau récapitulatif des données disponibles chaque année a été élaboré et est présenté en Figure 7. Nous pouvons constater qu'aucune année ne possède l'ensemble des données nécessaires à l'application de la modélisation de Baudel (2018) au lac de Grand Lieu. Dans notre cas les années 2009 et 2010 sont celles qui regroupent le plus de données, notamment des informations sur des programmes de surveillance de VIA (Hars et al., 2011). Seule la température de l'eau est absente durant cette période, son suivi n'ayant débuté qu'à partir de juillet 2018. Ce paramètre est toutefois important car la température de l'eau apparaît dans la fonction decay (voir 2.5, [7]).

Pour pallier à cela, nous pouvons émettre l'hypothèse que la température de l'eau en surface est liée à la température atmosphérique. Un test statistique a été réalisé pour démontrer cette corrélation.

Année	Comptage	VIA	T°C (h)	Précipitations (h)	Vents (h)	Humidité (h)	Rayonnement (h ou jours)	Entrée d'eau (h)	Sortie d'eau (jours)	Cotes du lac (jours)	T°C de l'eau (toutes les 10 mins)	Surface du lac (jours)	ETP (jours)
2006													
2007													
2008													
2009													
2010													
2011													
2012													
2013													
2014													
2015													
2016													
2017													
2018											A partir du 13/07		

Données disponibles Données non disponibles

Figure 7 : Tableau synthétique des données disponibles chaque année entre 2006 et 2018.

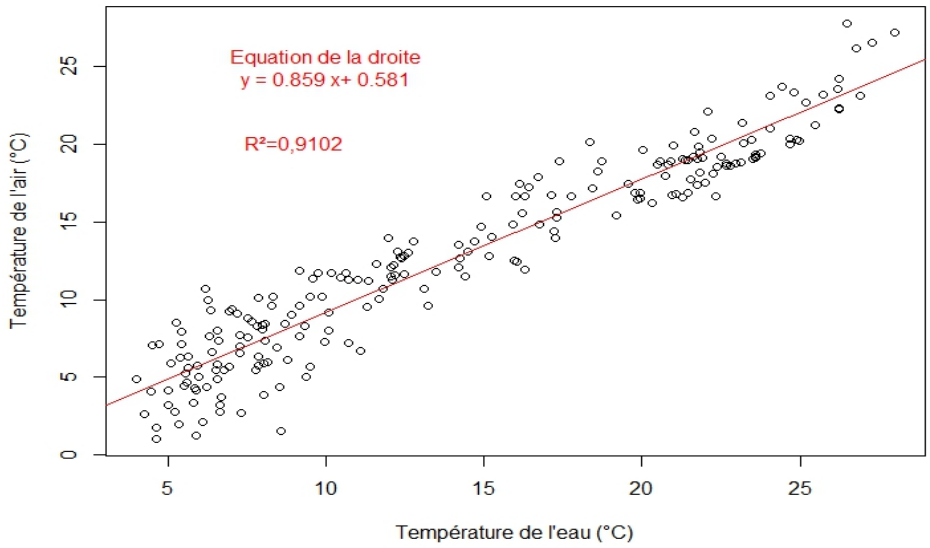


Figure 8 : Température atmosphérique en fonction de la température de surface de l'eau entre le 14/07/2018 et le 15/02/2019.

test de Spearman : p-value < $2.2*10^{-16}$;
rho = 0.947

3.2. Test de corrélation entre température atmosphérique et température de l'eau :

Ce test a pour but de valider l'hypothèse que la température de l'eau en surface est liée à la température atmosphérique. La Figure 8 illustre la relation graphique entre les températures des deux milieux et présente un coefficient de détermination R^2 de 0.91. Le test de Pearson qui en découle possède une p-value < $2.2*10^{-16}$ et un coefficient de corrélation de 0.947. Nous pouvons valider l'hypothèse que la température de l'eau en surface est corrélée à la température atmosphérique. Les valeurs de cette dernière seront donc utilisées dans la fonction decay.

3.3 Calcul des prévalences :

Les prévalences mensuelles (en %) sont présentées ci-dessous et leurs intervalles de confiance ont été déterminés par la méthode Wilson (Brown, 2001) au seuil 95 % : Septembre : 0 (0, 49) ; Octobre : 16,67 (6, 39) ; Novembre : 4,08 (1, 14) ; Décembre : 7,69 (2, 24) ; Janvier : 0 (0, 28) ; Février : 50 (9, 90) ; (pas de prélèvements réalisés au mois de Mars).

3.4 Le Modèle Numérique de Terrain :

Ce MNT représente la zone centrale du lac. L'élaboration de ce modèle au cours du stage (Figures 9) a permis d'obtenir les valeurs de surface et de volume en fonction du niveau d'eau (termes Ai et Vi des équations [4] et [5]) nécessaires à la modélisation de la dynamique des VIA par une approche SIR. Ces relations sont représentées en Figure 10 et 11.

3.5 Le modèle SIR :

Un premier modèle SIR a été programmé sous le logiciel R au cours du stage. Dans ce modèle à pas de temps journalier, où le lac de Grand Lieu est représenté comme une seule zone homogène, une certaine quantité de virus excrétée dans un endroit du lac va par hypothèse de modélisation automatiquement s'homogénéiser en une journée sur l'ensemble du volume d'eau du lac. Cette hypothèse très réductrice implique que les concentrations en virus dans le lac de Grand Lieu sont très faibles avec ce type de modélisation à une zone, et n'ont pas d'effet notable sur la dynamique simulée des VIA. Cela explique pourquoi dans des zones hétérogènes comme la Camargue ou le Lac de Grand Lieu, une modélisation de type SIR ne peut se faire qu'en séparant le site d'étude en plusieurs zones, chaque zone étant modélisée par un modèle SIR (Baudel 2018). De par la non disponibilité de données historiques de comptages spatialisés mensuels sur le lac de Grand Lieu, cette approche à plusieurs zones n'a pu être mise en œuvre.

Une seconde version du modèle SIR à une zone a donc été codée, dans laquelle nous avons fait l'hypothèse que les oiseaux n'étaient répartis que sur 10 % de la surface en eau du lac.

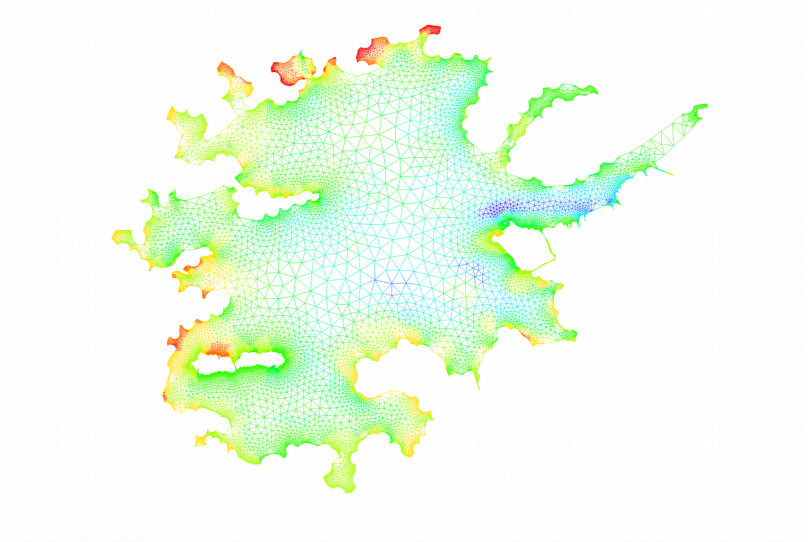


Figure 9: Maillage de la zone d'eau libre en fonction de la bathymétrie.

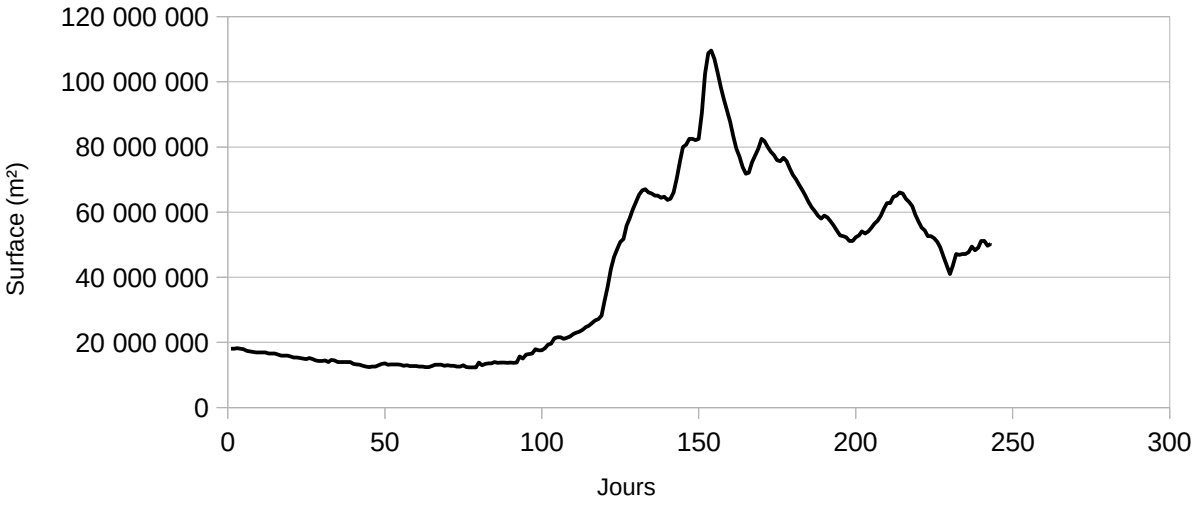


Figure 10 : Evolution de la surface entre Août 2009 et Mars 2010 d'après le MNT.

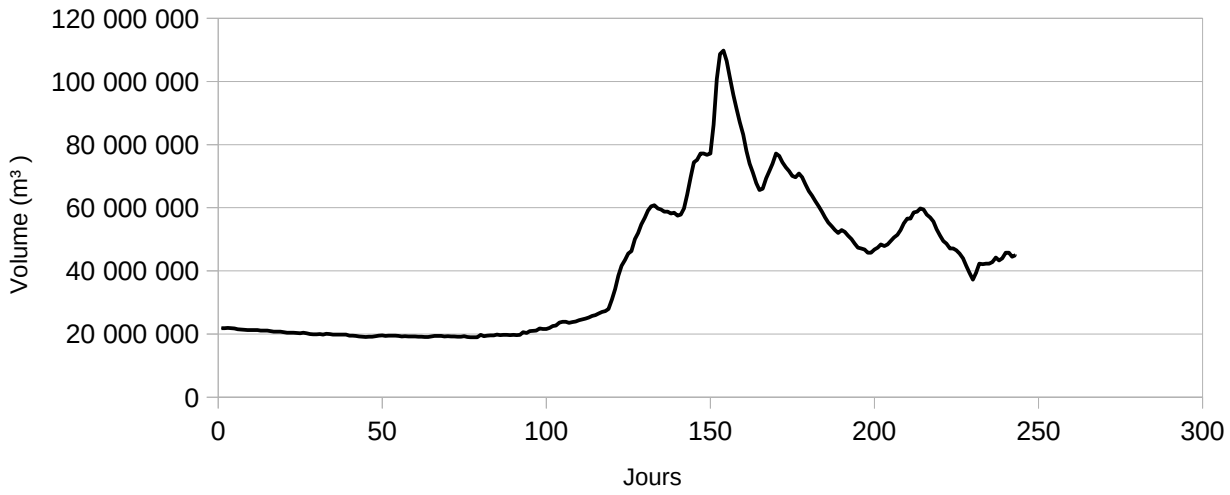


Figure 11 : Evolution du volume entre Août 2009 et Mars 2010, d'après le MNT.

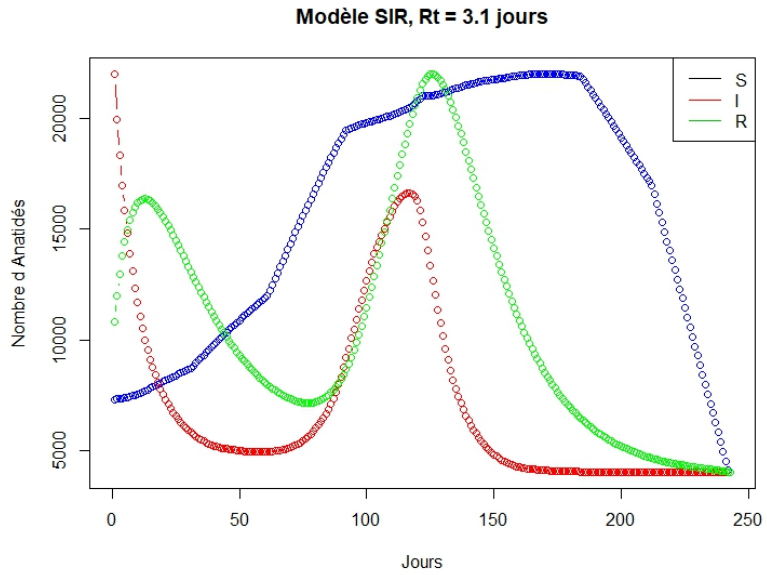


Figure 12 : Modèle SIR avec Rt = 3,1 jours.

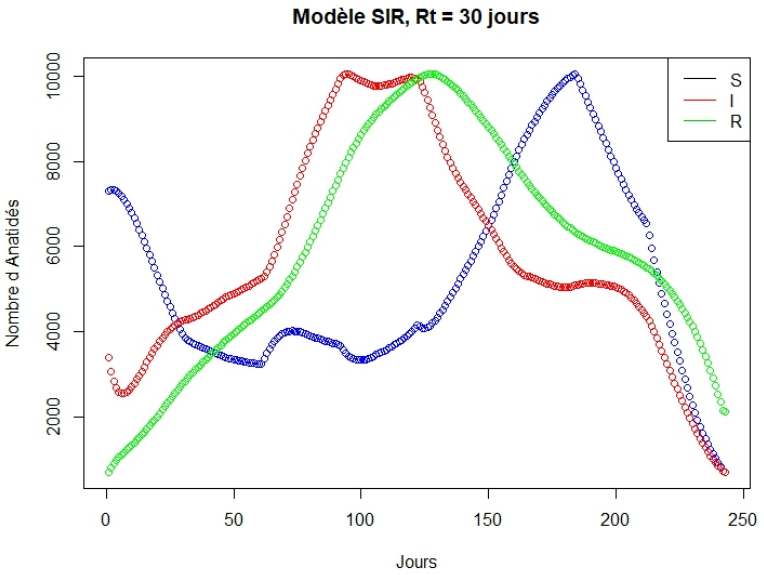


Figure 13 : Modèle SIR avec Rt = 30 jours.

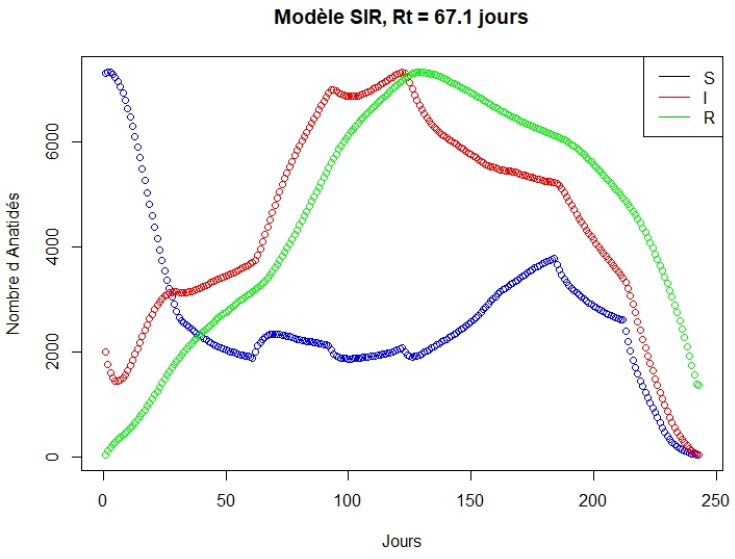


Figure 14 : Modèle SIR avec Rt = 67,1 jours.

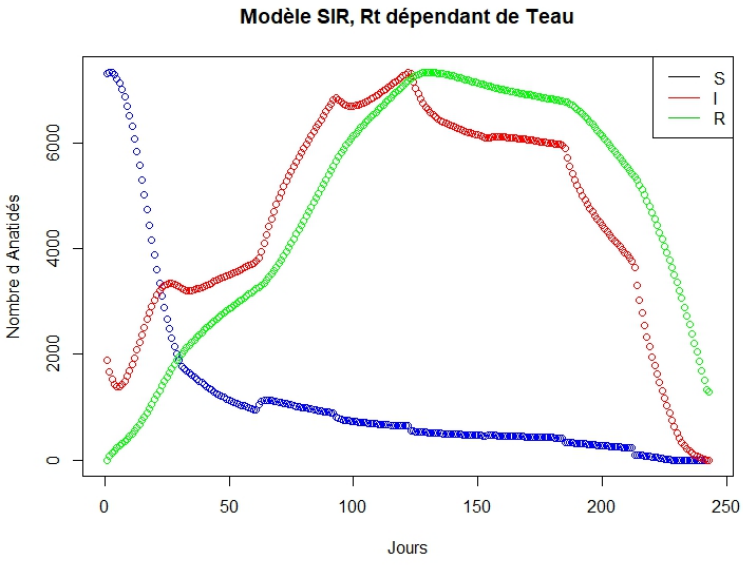


Figure 15 : Modèle SIR avec Rt dépendant de la température de l'eau.

Cette hypothèse avait pour but de permettre de réaliser des premières simulations, mais ne devra pas dans l'avenir être la voie de modélisation préférentielle, l'approche à plusieurs zones étant celle qui devra être mise en œuvre. Avec cette nouvelle version du modèle SIR, 4 simulations ont été faites, avec trois valeurs de Rt constantes au cours du temps, et un Rt dépendant de la température de l'eau (Figures 12, 13, 14 et 15).

D'après ces graphiques, nous pouvons constater que plus le Rt est petit, moins il y a de canards infectés. Cela est illustré notamment dans les Figures 12 et 14. Dans la première, où le Rt est faible, le nombre d'infectés ne dépasse jamais le nombre de susceptibles. Dans la seconde figure, le nombre d'oiseaux infectés augmente rapidement au dépend de la proportion naïve de la population. De plus lorsque le Rt dépend de la température, il y a un pic d'infection en hiver, quand l'eau est plus froide.Ce pic diminue progressivement à la fin de la période d'étude quand l'eau se réchauffe.

4. Discussion :

L'objectif de ce stage était d'estimer si l'approche développée en Camargue par Baudel (2018) était applicable au lac de Grand Lieu avec les données existantes pour ce site. Pour cela de nombreuse informations ont été récoltées très rapidement grâce à la précieuse collaboration de différentes acteurs, notamment la SNPN Grand-Lieu, la FDC44, l'ONCFS, le SAH et l'Université Rennes 1 - UMR 6553 CNRS ECOBIO. Au vu des résultats présentés plus haut, nous pouvons dire que les données historiques ne permettent pas d'appliquer directement l'approche de Baudel (2018), de par la non disponibilité de données spatialisées de comptages mensuelles.

La non spatialisation des données de comptages peut être expliquée par des suivis mensuels complexes à réaliser et dont la fiabilité varie en fonction des espèces. Certaines sont plus discrètes que d'autres et sont donc plus difficiles à recenser (Reeber, 2006). C'est la cas par exemple de la sarcelle d'hiver qui fréquente les milieux fermés. Pour d'autres espèces comme le colvert qui occupe des milieux très diversifiés, aucune méthode de suivi permettant une fiabilité satisfaisante n'a été mise au point (Reeber, 2006). Il est également difficile d'estimer le nombre de migrateurs, en particulier pour les espèces chassées, comme le colvert, où des lâchers cynégétiques sont importants. Enfin au niveau de la spatialisation, les données de comptage sont aussi biaisées par les conditions climatiques. Le vent notamment peut entraîner des mouvements importants d'individus d'une zone de comptage à une autre. De plus certaines zones flottantes (les levis) sur lesquels les oiseaux peuvent nicher sont mobiles. Il est donc très complexe de spatialiser précisément ces données de comptage.

Les programmes de surveillance des VIA utilisés pour cette étude étaient issus de projets nationaux. Plusieurs sites étaient testés, dont le lac de Grand-Lieu. Ainsi le nombre d'échantillons testés étaient grands. Cependant le nombre de mélanges testé chaque mois pour la région Loire-Atlantique était faible (109 mélanges testés sur les 8 mois). De ce fait les calculs de prévalence et les intervalles de confiances sont parfois importants (voir 3.3). Les prévalences associées à un échantillon décent correspondent toutefois à des taux retrouvés dans d'autres études en Europe pour cette période (Baumer et al., 2010 ; Lewis et al., 2013 ; Vittecoq et al., 2017).

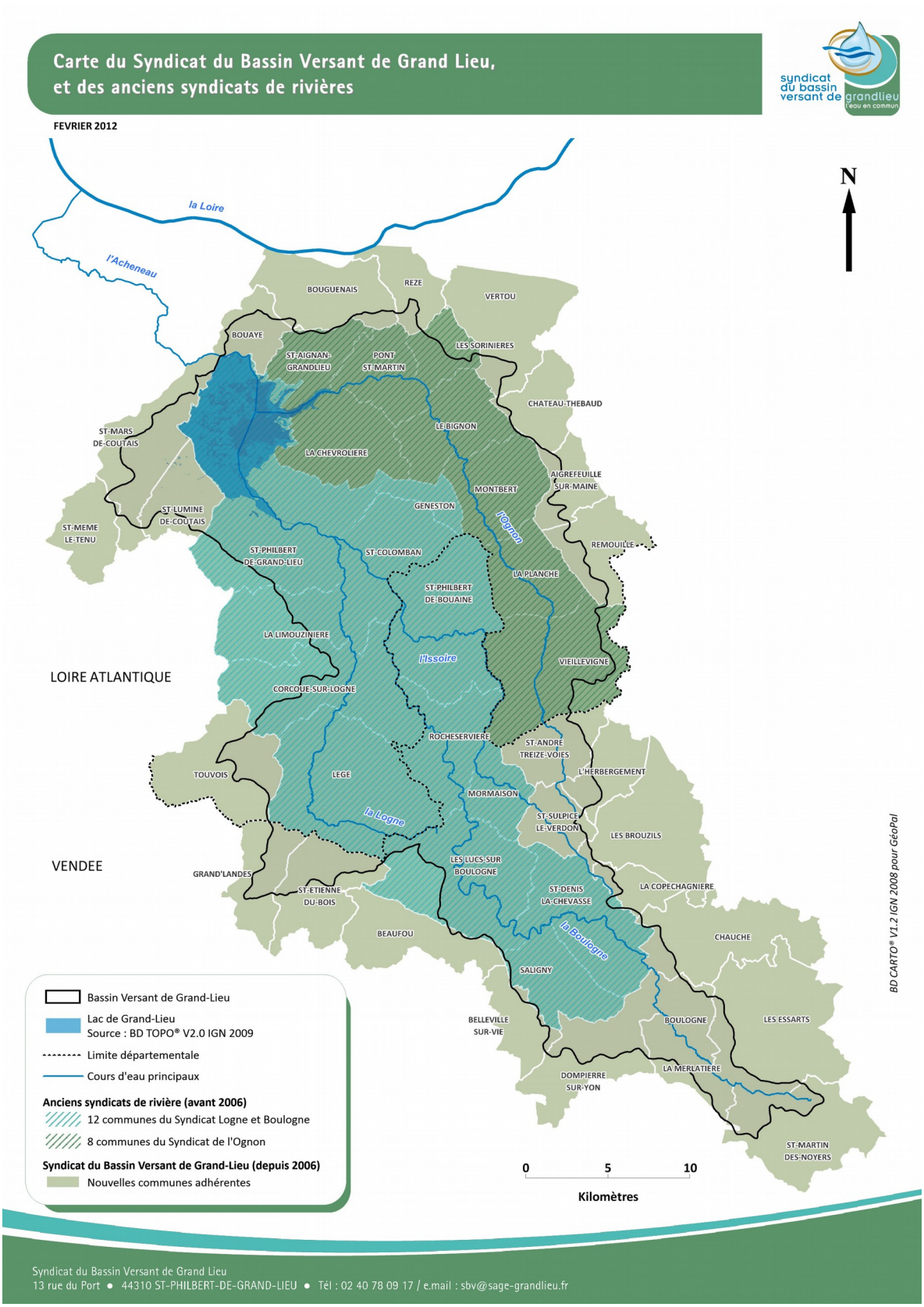
La spatialisation de suivi étant impossible à réaliser avec les données que nous possédons actuellement, nous avons essayé de réaliser une première architecture de modèle SIR. Ces modèles présentés dans cette étude (Figures 12, 13 et 14) restent des ébauches et ne peuvent pas en l'état être utilisés pour simuler populations d'Anatidés susceptibles, infectés et rétablis sur le lac de Grand-Lieu. Les graphiques obtenus sont toutefois cohérents avec l'étude de Brown et al., 2009 qui démontre que des températures d'eau basses favorisent la persistance des VIA dans le compartiment aquatique. De nombreux biais peuvent être relevés dans l'élaboration de ces modèles. Tout d'abord les paramètres utilisés dans les équations différentielles ont été établis pour l'étude effectuée en Camargue qui présente des différences de profondeur et de salinité importantes avec le lac de Grand-Lieu. De plus seule la zone centrale du lac a été modélisée dans notre étude, rendant le modèle incomplet (zones périphériques au lac non prises en compte).

Le biais le plus gênant dans l'élaboration du modèle SIR reste la non spatialisation des données de comptages. De ce fait, nous avons considéré le lac de Grand-Lieu comme une seule grande zone où le virus, une fois injecté, se dilue de façon homogène. La concentration en virus est donc la même partout sur le lac. Dans le cas présent, un modèle SIR prend en compte une concentration moyenne dans tout le lac qui va être diluée dans un volume d'eau largement supérieur. Le résultat est que la concentration en virus simulée dans l'eau est globalement très faible en comparaison à la réalité où des zones vont présenter des concentrations élevées et d'autres des concentrations nulles. Cette concentration simulée, dans le cas d'une dilution des virus dans le volume total du lac, n'a ainsi pas d'influence sur les populations d'Anatidés.

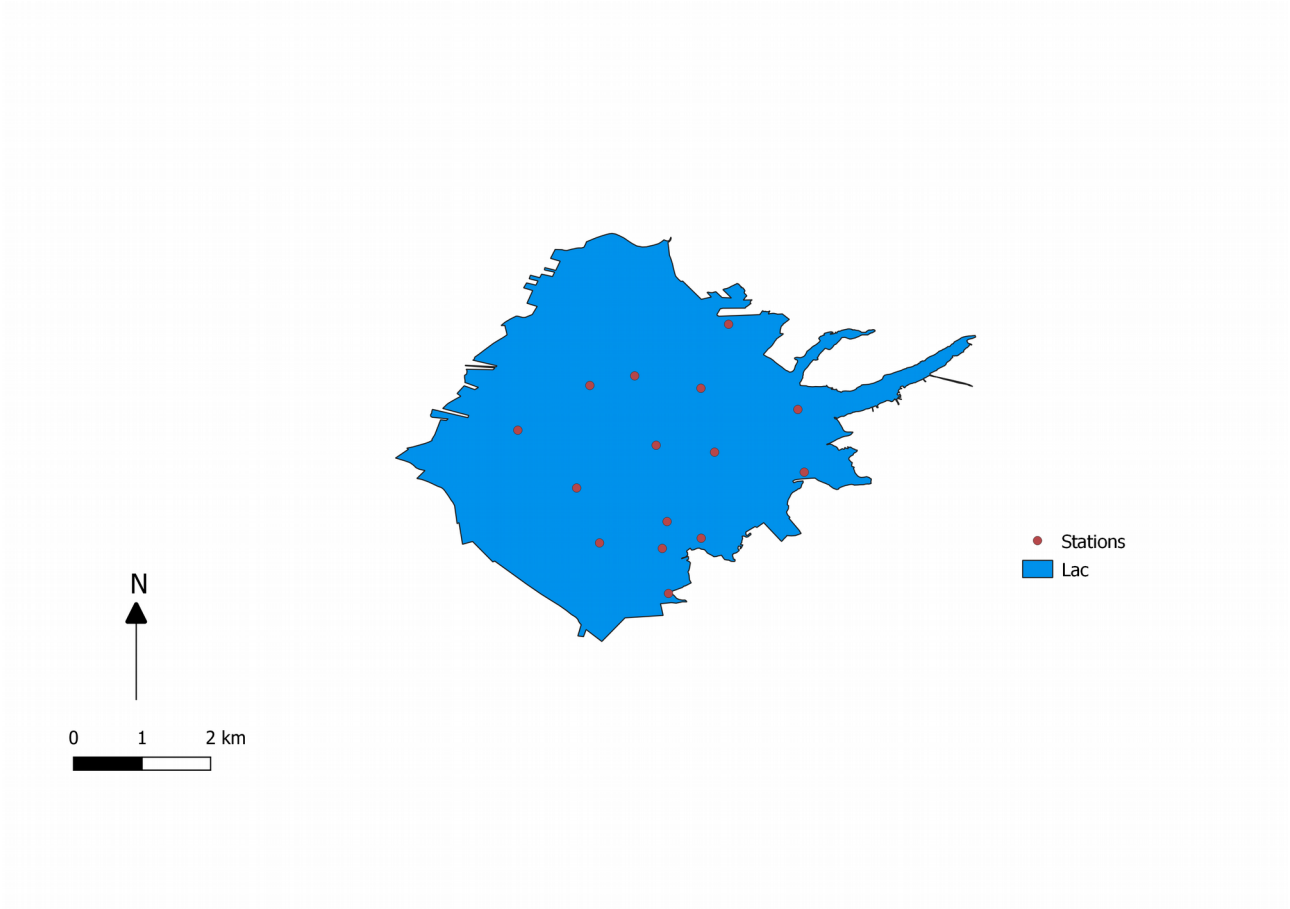
Plusieurs améliorations sont ainsi à envisager afin d'affiner le modèle. En premier lieu, une spatialisation des données de comptage semble primordiale car en réalité, il existe une hétérogénéité sur le lac comme a montré l'étude de Vittecoq et al., 2017. La spatialisation du lac permettrait d'obtenir des sous-zones à l'intérieur desquelles l'hypothèse de concentration homogène des virus dans l'eau serait plus justifiée Nous avons pensé que les secteurs de comptage déjà existants pourraient très bien être utilisés comme sous-zones pour cette spatialisation.

Annexes

Annexe 1 : Le bassin versant du lac de Grand-Lieu ;



Annexe 2 : Les stations de mesure de la température de l'eau :



Annexe 3 : Description des espèces d'intérêt (sarcelle, colvert, souchet et milouin) :

La sarcelle d'hiver est un nicheur rare en France. La ponte chez cette espèce se situe entre la mi-avril et début mai. Les premiers migrateurs arrivent fin juillet et les effectifs augmentent jusqu'en janvier. Puis le nombre d'individus diminue entre février et mi-avril, où il ne reste plus que les nicheurs. Plusieurs secteur préférentiels ont été constatés, comme la presqu'île du Bonhomme, l'embouchure de la Boulogne, les douves du grand port, le secteur de Parielle et la Vasière de mars.

La population de canards colverts a été largement artificialisée dans les années 60 et des lâchers de centaines d'individus pour des fins cynégétiques. La reproduction de cette espèce semble étalée dans le temps avec des pontes allant de la mi-mars jusqu'au mois de juin. Tout les secteurs du lac sont utilisés par les canards colverts. Nous pouvons néanmoins relever quelques secteurs préférentiels tels que les milieux boisés en bordure de zone humide.

Chez le canard souchet, l'accouplement est réalisé à parti de fin février et la ponte entre la mi-mars et fin-mai. La majorité des couples se trouvent sur le secteur des pré-marais et des roselières avoisinantes. Quelques couples s'installent sur d'autres zones comme l'embouchure de la Boulogne, la presqu'île du Bonhomme et les douves de la vasière de mars. La migration post-

nuptial du souchet se situe entre la fin juillet et décembre. La migration pré-nuptiale débute dès février, avec un pic à la mi-mars.

La majorité des nids de fuligules milouins se trouvent dans les baldingères et les levis bordants la zone d'eau libre, au centre du lac. D'autres nids sont retrouvés dans les roselières, le long desquelles la population de milouins est largement distribuée. Les secteurs possédant les effectifs les plus importants sont l'Arche, l'embouchure de la Boulogne, la Chiffonière et Viétrie. Nous constatons une hausse des effectifs entre octobre et janvier, puis une baisse à partir de mars.

Annexe 4 : Résultats des analyses virologiques chez les canards sentinelles :

Mois de prélèvement	Nombre de pools de sentinelles positifs
07/2009	2
08/2009	2
09/2009	0
10/2009	0
11/2009	0
12/2009	0
01/2010	/
02/2010	/
03/2010	/

Bibliographie

Baudel, H. (2018). Modélisation du devenir des virus Influenza A au sein des zones humides : coupler hydrodynamique et épidémiologie. Tour du Valat. 29p.

Brown, J.D., Goekjian, G., Poulson, R., Valeika, S., Stallknecht, D.E., 2009. Avian influenza virus in water: Infectivity is dependent on pH, salinity and temperature. Vet. Microbiol. 136, 20–26. https://doi.org/10.1016/j.vetmic.2008.10.027

Baumer, A., Feldmann, J., Renzullo, S., Müller, M., Thür, B., & Hofmann, M. A. (2010). Epidemiology of avian influenza virus in wild birds in Switzerland between 2006 and 2009. *Avian diseases*, *54*(2), 875-884.

Becker, W. B. (1966). The isolation and classification of tern virus: influenza virus A/tern/South Africa/1961. *Epidemiology & Infection*, *64*(3), 309-320.

Brown, L. D., Cai, T. T., & DasGupta, A. (2001). Interval estimation for a binomial proportion. *Statistical science*, 101-117.

DREAL Pays de la Loire, SAH Sud Loire (2014). Mise en place d'un protocole expérimental de gestion de niveaux d'eau du lac de Grand-Lieu. 172 p.

EFSA (European Food Safety Authority), ECDC (European Centre for Disease Prevention and Control), EURL (European Reference Laboratory for Avian Influenza), Adlhoch C, Kuiken T, Monne I, Mulatti P, Smietanka K, Staubach C, Muñoz I and Baldinelli F, 2019. Scientific report: Avian influenza overview November 2018 – February 2019. EFSA Journal 2019;17(3):5664, 35 pp. doi:10.2903/j.efsa.2019.5664

Food and Agriculture Organization of the United Nations (2005) A Global Strategy for the Progressive Control of Highly Pathogenic Avian Influenza (Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome).

Gillier, JM., Reeber, S. (2018). Plan de gestion 2018-2027, Réserve Naturelle Nationale du lac de Grand-Lieu. Société Nationale Protection de la Nature, Conservatoire du littoral. 274 p.

Guillemain, M., Devineau, O., Brochet, A-L., Fuster, J., Fritz, H., Green, A., Gauthier-Clerc, M. (2010). What is the spatial unit for a wintering teal anas crecca? weekly day roost fidelity inferred from nasal saddles in the camargue, southern france, Wildlife Biology 16, 215–220.

Hars J, Brochet A.L., Niqueux E. & Jestin V. (2011). FRIA 08-010 : Mieux connaître la circulation des virus IA FP et HP chez les oiseaux sauvages et leur statut immunitaire en France. Rapport final. ONCFS, ANSES, 75 p.

Hars, J., Niqueux, E., Briand, F. X., Schmitz, A., Caizergues, A., Guillemain, M., Simon, L., Cornuau, C., Jestin, V. (2008). Programme de surveillance active de l'infection de l'avifaune sauvage par les virus Influenza en France en 2007. *Rapport final ONCFS/Anses*.

Hoye BJ, Munster VJ, Nishiura H, Klaassen M, Fouchier RAM. Surveillance of wild birds for avian influenza virus. Emerg Infect Dis. 2010 Dec

Keeler, S. P., Dalton, M. S., Cressler, A. M., Berghaus, R. D., & Stallknecht, D. E. (2014). Abiotic factors affecting the persistence of avian influenza virus in surface waters of waterfowl habitats. *Appl. Environ. Microbiol.*, *80*(9), 2910-2917.

Kilpatrick, A. M., Chmura, A. A., Gibbons, D. W., Fleischer, R. C., Marra, P. P., & Daszak, P. (2006). Predicting the global spread of H5N1 avian influenza. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*(51), 19368-19373.

Lupiani, B., & Reddy, S. M. (2009). The history of avian influenza. *Comparative Immunology, Microbiology and Infectious Diseases*, *32*(4), 311-323.

Lewis, N. S., Javakhishvili, Z., Russell, C. A., Machablishvili, A., Lexmond, P., Verhagen, J. H., ... & Fouchier, R. A. (2013). Avian influenza virus surveillance in wild birds in Georgia: 2009–2011. *PloS one*, *8*(3), e58534.

McLeod, A., Morgan, N., Prakash, A., & Hinrichs, J. (2005, November). Economic and social impacts of avian influenza. In *Proceedings of the joint FAO/OMS/OIE/World Bank conference on avian influenza and human pandemic influenza, November*(pp. 7-9).

OIE, http://oie.int/fileadmin/Home/fr/Media_Center/docs/pdf/Disease_cards/AI-FR.pdf

Olsen, B., Munster, V. J., Wallensten, A., Waldenström, J., Osterhaus, A. D., & Fouchier, R. A. (2006). Global patterns of influenza A virus in wild birds. *science*, *312*(5772), 384-388.

Potter, C. W. (2001). A history of influenza. *Journal of applied microbiology*, *91*(4), 572-579.

Reeber, S. (2006). Les oiseaux du lac de Grand-Lieu. *Inventaire actualisé, statut et conservation de l'avifaune du lac de Grand-Lieu. SNPN*.

Roche, B., Lebarbenchon, C., Gauthier-Clerc, M., Chang, C. M., Thomas, F., Renaud, F., ... & Guegan, J. F. (2009). Water-borne transmission drives avian influenza dynamics in wild birds: the case of the 2005–2006 epidemics in the Camargue area. *Infection, Genetics and Evolution*, *9*(5), 800-805.

Rohani, P., Breban, R., Stallknecht, D.E., Drake, J.M. (2009). Environmental transmission of low pathogenicity avian influenza viruses and its implications for pathogen invasion. Proc. Natl. Acad. Sci. 106, 10365–10369.

Sadonès, H., Hars, J., Schmitz, A., Briand, F. X., & Niqueux, E. (2012). Surveillance de l'influenza aviaire et de la maladie de Newcastle en France en 2011.[Summary of surveillance for avian Influenza and Newcastle disease in France, 2011]. *Bull Epid Santé Anim Alim*, *54*, 49-53.

Stallknecht, D.E., and S.M. Shane. Host range of avian influenza virus in free-living birds. Vet. Res. Comm. 12;125-141. 1988.

Stallknecht, D. E. (2003). Ecology and epidemiology of avian influenza viruses in wild bird populations: waterfowl, shorebirds, pelicans, cormorants, etc. *Avian diseases*, *47*, 61-69.

Site de la DREAL Pays de la Loire, http://www.pays-de-la-loire.developpement-durable.gouv.fr/bulletins-de-situation-hydrologique-r490.html

Site de la Réserve naturelle de Grand-Lieu, http://www.reserves-naturelles.org/lac-de-grand-lieu

Toma, B., & Thiry, E. (2003). Qu'est-ce qu'une maladie émergente. *Epidemiol. et santé anim*, *44*, 1-11.

Vittecoq, M., Gauduin, H., Oudart, T., Bertrand, O., Roche, B., Guillemain, M., & Boutron, O. (2017). Modeling the spread of avian influenza viruses in aquatic reservoirs: a novel hydrodynamic approach applied to the Rhône delta (southern France). *Science of the Total Environment*, *595*, 787-800.

Webster, R. G., Bean, W. J., Gorman, O. T., Chambers, T. M., & Kawaoka, Y. (1992). Evolution and ecology of influenza A viruses. *Microbiology and molecular biology reviews*, *56*(1), 152-179.

Webster, R. G., Yakhno, M., Hinshaw, V. S., Bean, W. J., & Murti, K. C. (1978). Intestinal influenza: replication and characterization of influenza viruses in ducks. *Virology*, *84*(2), 268-278.

Wilcox, B. A., & Gubler, D. J. (2005). Disease ecology and the global emergence of zoonotic pathogens. *Environmental Health and Preventive Medicine*, *10*(5), 263-272.