

ANNEE 2019 THESE : 2019 – TOU 3 – 4091

RYTHME D'ACTIVITE DE LA TIQUE *IXODES RICINUS* : UNE SYNCHRONISATION AVEC L'ACTIVITE DU CHEVREUIL ?

THESE
pour obtenir le grade de
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

Cécile COIFFAIT

Née, le 24 juin 1993 à Toulouse (31)

Directeur de thèse : Mr Philippe JACQUIET

JURY

PRESIDENT :
Mr Christophe PASQUIER

Professeur à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSESEURS :
Mr Philippe JACQUIET
Mr Guillaume LE LOC'H

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE
Maitre de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

MEMBRES INVITES :
Mme Hélène VERHEYDEN
Mme Karine CHALVET-MONFRAY

Directrice adjointe et chargée de recherche à l'INRA
Directrice adjointe de l'Unité Modélisation Dynamique à VetAgroSup

**Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation
ÉCOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE DE TOULOUSE**

Directeur : Professeur Pierre SANS

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

- M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
- M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Physiologie et Thérapeutique*
- Mme **CHASTANT-MAILLARD Sylvie**, *Pathologie de la Reproduction*
- Mme **CLAUW Martine**, *Pharmacie-Toxicologie*
- M. **CONCORDET Didier**, *Mathématiques, Statistiques, Modélisation*
- M. **DELVERDIER Maxence**, *Anatomie Pathologique*
- M. **ENJALBERT Francis**, *Alimentation*
- Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la Reproduction, Endocrinologie*
- M. **PETIT Claude**, *Pharmacie et Toxicologie*
- M. **SHELCHER François**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*

PROFESSEURS 1° CLASSE

- M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et Industrie des aliments*
- M. **BERTHELOT Xavier**, *Pathologie de la Reproduction*
- Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, Anatomie pathologique*
- M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et Industrie des aliments d'Origine animale*
- Mme **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie Vétérinaire*
- M. **DUCOS Alain**, *Zootechnie*
- M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- M. **GUERIN Jean-Luc**, *Aviculture et pathologie aviaire*
- Mme **HAGEN-PICARD, Nicole**, *Pathologie de la reproduction*
- M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
- M. **LEFEBVRE Hervé**, *Physiologie et Thérapeutique*
- M. **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- Mme **TRUMEL Catherine**, *Biologie Médicale Animale et Comparée*

PROFESSEURS 2° CLASSE

- Mme **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
- Mme **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
- M. **GUERRE Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
- Mme **LACROUX Caroline**, *Anatomie Pathologique, animaux d'élevage*
- Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*
- M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des Ruminants*
- M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, Imagerie médicale*
- M. **RABOISSON Didier**, *Productions animales (ruminants)*

PROFESSEURS CERTIFIÉS DE L'ENSEIGNEMENT AGRICOLE

- Mme **MICHAUD Françoise**, *Professeur d'Anglais*
- M. **SEVERAC Benoît**, *Professeur d'Anglais*

MAÎTRES DE CONFÉRENCES HORS CLASSE

- M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la Reproduction*

- Mme **CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
- M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
- M. **JOUGLAR Jean-Yves**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
- M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et Mathématiques*
- M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
- Mme **MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation*
- Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*
- M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et Infectiologie*

MAITRES DE CONFERENCES (classe normale)

- M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
- Mme **BENNIS-BRET Lydie**, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
- Mme **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
- Mme **BOUHSIRA Emilie**, *Parasitologie, maladies parasitaires*
- M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
- M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
- Mme **DANIELS Hélène**, *Microbiologie-Pathologie infectieuse*
- Mme **DAVID Laure**, *Hygiène et Industrie des aliments*
- Mme **DEVIERS Alexandra**, *Anatomie-Imagerie*
- M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie vétérinaire et comparée*
- Mme **FERRAN Aude**, *Physiologie*
- Mme **JOURDAN Géraldine**, *Anesthésie - Analgésie*
- Mme **LALLEMAND Elodie**, *Chirurgie des Equidés*
- Mme **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
- M. **LE LOC'H Guillaume**, *Médecine zoologique et santé de la faune sauvage*
- M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
- Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie Chirurgicale*
- Mme **MILA Hanna**, *Elevage des carnivores domestiques*
- M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction (en disponibilité)*
- Mme **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
- Mme **PAUL Mathilde**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles et porcins*
- M. **VERGNE Timothée**, *Santé publique vétérinaire – Maladies animales règlementées*
- Mme **WASET-SZKUTA Agnès**, *Production et pathologie porcine*

ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT CONTRACTUELS

- M. **DIDIMO IMAZAKI Pedro**, *Hygiène et Industrie des aliments*
- M. **LEYNAUD Vincent**, *Médecine interne*
- Mme **ROBIN Marie-Claire**, *Ophthalmologie*
- Mme **ROMANOS Lola**, *Pathologie des ruminants*
- M. **TOUITOU Florian**, *Alimentation animale*

ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE CONTRACTUELS

- Mme **BLONDEL Margaux**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
- M. **CARTIAUX Benjamin**, *Anatomie-Imagerie médicale*
- M. **COMBARROS-GARCIA Daniel**, *Dermatologie vétérinaire*
- M. **GAIDE Nicolas**, *Histologie, Anatomie Pathologique*
- M. **JOUSSERAND Nicolas**, *Médecine interne des animaux de compagnie*
- M. **LESUEUR Jérémy**, *Gestion de la santé des ruminants – Médecine collective de précision*

Remerciements

À Monsieur Christophe PASQUIER,

Professeur à l'Université Paul Sabatier de Toulouse,
Qui nous fait l'honneur de présider notre jury de thèse,
Mes plus grands respects.

À Monsieur Philippe JACQUIET,

Professeur à l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse,
Qui nous a fait l'honneur d'encadrer ce travail,
Qu'il trouve ici l'expression de ma profonde considération.

À Monsieur Guillaume LE LOC'H,

Maître de Conférences à l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse,
Qui nous fait l'honneur de juger ce travail,
Mes plus sincères remerciements.

À Madame Hélène VERHEYDEN,

Directrice adjointe et chargée de recherche à l'INRA,
Qui nous a fait l'honneur de nous proposer ce sujet,
Pour sa disponibilité et ses conseils tout au long de cette thèse,
Qu'elle trouve ici mes plus sincères remerciements.

À Madame Karine CHALVET-MONFRAY,

Directrice adjointe de l'Unité Modélisation Dynamique à VetAgroSup,
Qui nous a fait l'honneur de nous encadrer dans ce travail,
Pour son aide et sa disponibilité,
Mes profonds remerciements.

**À l'ensemble de l'équipe du CEFS de l'INRA,
Bruno CARGNELUTTI, Nicolas CEBE, Benoit CORACIN, Bruno LOURTET,
Marie-Line MAUBLANC et Jean-Luc RAMES,**

Qui ont participé à ce projet, et ce à toute heure,
Pour leur accueil, leur aide et leur temps,
Qu'ils trouvent ici mes chaleureux remerciements.

Table des matières :

Table des figures :	9
Introduction :	13
I. Matériels et méthodes.....	24
1. Site expérimental du CEFS	24
2. Mesure de l'activité d' <i>Ixodes ricinus</i>	25
3. Mesure de l'activité des chevreuils.....	27
4. Analyse des données	28
II. Résultats	30
1. Activité nyctémérale d' <i>Ixodes ricinus</i>	30
a. Choix du stade d'étude : larve, nymphe ou adultes.....	30
b. Activité nyctémérale d' <i>Ixodes ricinus</i> en fonction des saisons	31
c. Activité nyctémérale d' <i>Ixodes ricinus</i> en fonction des conditions météorologiques	35
2. Activité nyctémérale des chevreuils	42
a. Comparaison des deux périodes hivernales de 2016 et 2017	42
b. Profils d'activité en hiver.....	44
c. Profil d'activité au printemps.....	45
d. Profil d'activité en été	46
e. Profil d'activité sur l'ensemble des trois saisons étudiées	47
3. Représentations des activités d' <i>Ixodes ricinus</i> et des chevreuils simultanément.....	47
a. Représentation de l'activité d' <i>Ixodes ricinus</i> et des chevreuils simultanément pour la période hivernale	48
b. Représentation de l'activité d' <i>Ixodes ricinus</i> et des chevreuils simultanément pour la période printanière.....	49
c. Représentation de l'activité d' <i>Ixodes ricinus</i> et des chevreuils simultanément pour la période estivale.....	50
4. Modélisation de l'activité d' <i>Ixodes ricinus</i> grâce à un modèle multivarié.....	51

III. Discussion	52
1. Patrons d'activités d' <i>Ixodes ricinus</i>	52
2. Patrons d'activité des chevreuils	54
3. Activités simultanées des tiques et des chevreuils	55
4. Étude des modèles univariés et multivariés	56
Conclusion :	57
Bibliographie :.....	59
Annexe :.....	68
Annexe 1 : Fiche de collecte	68

Table des figures :

Figure 1 : Cycle biologique des stades immatures d'Ixodes ricinus (Louise KAUTZMANN et Diane KRAEMER).....	15
Figure 2: Cycle biologique du stade adulte d'Ixodes ricinus (Louise KAUTZMANN et Diane KRAEMER).....	16
Figure 3 : Profil-type de l'activité d'I. ricinus sur une année. Cette figure est extraite de la publication de Kurtenbach et al, 2006.	17
Figure 4 : Moyennes d'activité des chevreuils femelles sur l'ensemble de l'année en fonction de la date et de l'heure à partir d'un Boosted Generalized Additive Model (activité croissante du vert foncé puis rouge et enfin blanc, axe des x correspondant au temps en heure, axe des y correspondant au mois). D'après Stache et al. 2013.	21
Figure 5 : Moyennes d'activité des chevreuils mâles sur l'ensemble de l'année en fonction de la date et de l'heure à partir d'un Boosted Generalized Additive Model (activité croissante du vert foncé puis rouge et enfin blanc, axe des x correspondant au temps en heure, axe des y correspondant au mois). D'après Stache et al. 2013.	22
Figure 6: Plan du grand enclos du site expérimental du CEFS à Gardouch. Un layon est un sentier en forêt.....	24
Figure 7: Illustration de la technique au drap (d'après Kraemer).....	26
Figure 8 : Nombre de nymphes sur 100m ² en fonction de la saison (hiver 2017, printemps et été 2018) avec intervalle de confiance calculé à partir de la loi de Poisson. Pour chaque saison, il y a eu 16 collectes.....	31
Figure 9 : Nombre de nymphes sur 100m ² et son intervalle de confiance durant l'hiver 2017 en fonction de l'heure.....	32
Figure 10 : Nombre de nymphes sur 100m ² et son IC durant le printemps 2018 en fonction de l'heure.....	33
Figure 11 : Nombre de nymphes sur 100m ² et son IC durant l'été 2018 en fonction de l'heure	34

Figure 12 : Nombre de nymphes sur 100m ² et son IC en fonction de l'heure sur l'ensemble des trois saisons (hiver 2017, printemps et été 2018).....	34
Figure 13 : Nombre de nymphes sur 100m ² en vert collectées pendant la première session d'hiver (le 18 et 19 décembre 2017) conjointement à la température T (°C) en rouge et à l'humidité relative HR/4 (%) en bleu. Attention : les valeurs d'humidité relative ont été divisées par 4 pour un souci d'échelle et de lisibilité du graphique.....	35
Figure 14 : Nombre de nymphes sur 100m ² (en vert) collectées pendant la deuxième session d'hiver (le 21 et 22 décembre 2017) conjointement à la température T (°C) en rouge et à l'humidité relative HR/4 (%) en bleu. Attention : les valeurs d'humidité relative ont été divisées par 4 pour un souci d'échelle et de lisibilité du graphique.....	36
Figure 15 : Nombre de nymphes sur 100m ² en vert collectées pendant la première session de printemps (le 7 et 8 mai 2018) conjointement à la température T (°C) en rouge et à l'humidité relative HR/4 (%) en bleu. Attention : les valeurs d'humidité relative ont été divisées par 4 pour un souci d'échelle et de lisibilité du graphique.	37
Figure 16 : Nombre de nymphes sur 100m ² en vert collectées pendant la deuxième session de printemps (le 10 et 11 mai 2018) conjointement à la température T (°C) en rouge et à l'humidité relative HR/4 (%) en bleu. Attention : les valeurs d'humidité relative ont été divisées par 4 pour un souci d'échelle et de lisibilité du graphique.....	38
Figure 17 : Nombre de nymphes sur 100m ² en vert collectées pendant la première session d'été (le 2 et 3 juillet 2018) conjointement à la température T (°C) en rouge et à l'humidité relative HR/4 (%) en bleu. Attention : les valeurs d'humidité relative ont été divisées par 4 pour un souci d'échelle et de lisibilité du graphique.....	39
Figure 18 : Nombre de nymphes sur 100m ² en vert collectées pendant la deuxième session d'été (le 4 et 5 juillet 2018) conjointement à la température T (°C) en rouge et à l'humidité relative HR/4 (%) en bleu. Attention : les valeurs d'humidité relative ont été divisées par 4 pour un souci d'échelle et de lisibilité du graphique.....	40
Figure 19 : Nombre de nymphes sur 100m ² en fonction de la température au printemps. Les points sont bleus lorsque le terrain était mouillé. Le cercle rouge correspond aux points à la suite de l'épisode de pluie. Les flèches rouges correspondent aux points liés à de la condensation.....	41

Figure 20 : Moyenne de la VeDBA du 11 au 29 décembre pour les années 2016 et 2017 pour l'ensemble des six chevreuils.....	42
Figure 21 : Moyenne horaire d'humidité relative pour les périodes du 11 au 29 décembre 2016 (rouge) et 2017 (bleu).....	43
Figure 22 : Moyenne horaire de température pour les périodes du 11 au 29 décembre 2016 (rouge) et 2017 (bleu).....	43
Figure 23 : Moyenne horaire de VeDBA du 11 au 29 décembre 2017 pour les six chevreuils individuellement.....	44
Figure 24 : Moyenne horaire de VeDBA du 11 au 29 décembre 2017 pour l'ensemble des six chevreuils	44
Figure 25 : Moyenne horaire de VeDBA du 30 avril au 18 mai 2016 pour les six chevreuils individuellement.....	45
Figure 26: Moyenne horaire de VeDBA du 30 avril au 18 mai 2016 pour l'ensemble des six chevreuils	45
Figure 27: Moyenne horaire de VeDBA du 25 juin au 13 juillet 2016 pour les six chevreuils individuellement.....	46
Figure 28 : Moyenne horaire de VeDBA du 25 juin au 13 juillet 2016 pour l'ensemble des six chevreuils	46
Figure 29 : Moyenne de VeDBA horaire pour l'hiver (en vert, du 11 au 29 décembre 2017), le printemps (en bleu, du 30 avril au 18 mai 2016) et l'été (en rouge, du 25 juin au 13 juillet 2016). Les flèches pointant vers le haut signent le lever du soleil, celles vers le bas, le coucher du soleil.....	47
Figure 30 : Moyenne horaire de la VeDBA des six chevreuils sur la période du 11 au 29 décembre 2017 (en bas). Nombre de nymphes à l'affût sur 100m ² (en bas), température T (°C) et humidité HR/4 (%) (en haut) le 18 et 19 décembre 2017. Attention, les valeurs d'humidité relative ont été divisées par 4 pour une raison d'échelle et de lisibilité du graphique.	48

Figure 31 : Moyenne horaire de la VeDBA des six chevreuils sur la période du 30 avril au 18 mai (en bas). Nombre de nymphes à l'affût sur 100m² (en bas), température T (°C) et humidité HR/4 (%) (en haut) le 10 et 11 mai 2018. Attention, les valeurs d'humidité relative ont été divisées par 4 pour une raison d'échelle et de lisibilité du graphique.49

Figure 32 : Moyenne horaire de la VeDBA des six chevreuils sur la période du 25 juin au 13 juillet 2018 (en bas). Nombre de nymphes à l'affût sur 100m² (en bas), température T (°C) et humidité HR/4 (%) (en haut) le 2 et 3 juillet 2018. Attention, les valeurs d'humidité relative ont été divisées par 4 pour une raison d'échelle et de lisibilité du graphique.50

Figure 33 : Nombre de nymphes sur 100m² en fonction de la température pour l'ensemble des trois saisons étudiées. Les points rouges correspondent aux données observées sur terrain sec, les points bleus à celles observées sur terrain mouillé. La courbe rouge correspond aux données simulées sur terrain sec, la courbe bleue aux données simulées sur terrain sec.52

Introduction :

Près de 900 espèces de tiques ont été décrites dans le monde dont 41 sont présentes en France (Guiguen and Degeilh 2001; McCoy and Boulanger 2015). Parmi ces dernières, trois genres sont prédominants : le genre *Ixodes*, le genre *Dermacentor* et le genre *Rhipicephalus*. Il est important de noter que les tiques sont les plus importants vecteurs de maladies vectorielles en Europe.

Le genre *Ixodes* regroupe 243 espèces différentes réparties sur l'ensemble des continents. Les tiques du complexe *Ixodes ricinus* sont particulièrement impliquées dans la transmission de maladies vectorielles chez l'homme ainsi que chez les animaux. Ce complexe est composé de diverses espèces dont *I. ricinus* sensu stricto, *I. scapularis*, *I. pacificus*, *I. persulcatus* et *I. inopinatus*. L'espèce la plus couramment rencontrée en Europe de l'Ouest est *Ixodes ricinus*. Cette tique est responsable de la transmission de *Borrelia burgdorferi* sensu lato, à l'origine de la maladie de Lyme, maladie vectorielle la plus fréquente chez l'homme dans l'hémisphère Nord. Son incidence chez l'homme en France est variable en fonction des régions, mais est estimée à 53/100 000 entre 2009 et 2017 (Figoni et al. 2019). En effet, diverses études ont pu montrer une prévalence des bactéries du genre *Borrelia* entre 10 et 15% parmi les nymphes d'*Ixodes ricinus* en France (Estrada-Peña et al. 2011; Ferquel et al. 2006; Estrada-Peña et al. 2018; Rauter and Hartung 2005). Cette prévalence est variable suivant les régions, mais est particulièrement élevée dans l'Est de la France où elle peut dépasser les 40% (Ferquel et al. 2006). *Ixodes ricinus* joue également un rôle dans la transmission d'*Anaplasma phagocytophilum* responsable de l'ehrlichiose granulocytaire humaine (Blanco and Oteo 2002; Piesman and Gern 2004; Stuen, Granquist, and Silaghi 2013). La séroprévalence de cette maladie chez l'homme est de 2% environ en France, mais peut atteindre 17% chez les personnes régulièrement exposées à *I. ricinus*. A la suite de capture de tiques adultes à l'affût sur de la végétation, la séroprévalence chez *I. ricinus* est de 1.25% en France. *Babesia divergens*, *Coxiella burnetii* et le virus responsable de l'encéphalite à tique, arbovirose la plus importante en Europe, sont aussi des agents pathogènes transmis par *I. ricinus*. Une étude effectuée en France a pu démontrer que 20% des *I. ricinus* adultes et nymphes étaient infectées par des *Babesia* sp. et que 7.6% sont co-infectées par au moins deux pathogènes parmi les suivants : *Babesia* sp., *Borrelia burgdorferi* sensu lato et *Bartonella* sp. (Halos et al. 2005).

Le genre *Dermacentor* regroupe deux espèces principales : *Dermacentor marginatus* et *Dermacentor reticulatus*. Ces tiques sont présentes sur l'ensemble du territoire français à l'exception de la Bretagne. *D. marginatus* est notamment impliquée dans la transmission de

Coxiella burnetii, d'*Anaplasma ovis*, de *Babesia caballi*, de *Babesia canis* et de diverses espèces du genre *Rickettsia*. *Dermacentor reticulatus* est quant à elle impliquée dans la transmission d'*Anaplasma ovis*, d'*A. marginale*, de *Babesia canis*, et de *B. caballi*. Enfin, dans le genre *Rhipicephalus*, l'espèce la plus fréquente en France est *Rhipicephalus sanguineus*. Elle est présente dans la moitié sud de la France et est responsable de la transmission de *Babesia vogeli*, de *Hepatozoon canis*, *Ehrlichia canis* et d'*Anaplasma platys*.

En dehors de leur importance médicale, l'ensemble de ces maladies entraînent des coûts économiques majeurs liés au diagnostic, au traitement, aux pertes de productions et à la lutte contre les maladies à tiques. En 1979, les morsures de *Rhipicephalus microplus* chez la vache en Australie a été estimée à 7 milliards de dollars américains (McCosker 1979). Il est fort probable qu'à l'heure actuelle, ce coût soit largement supérieur. Plus récemment, le coût global de la maladie de Lyme a été évalué à plus de 50 millions d'euros en Allemagne en 2008 et 19.3 millions d'euros aux Pays-Bas en 2010 (Van des Wijngaard 2017; Müller et al. 2012).

Pour la grande majorité des maladies précédemment citées, la faune sauvage constitue un réservoir. Une espèce réservoir est une espèce infectée par un agent pathogène et pouvant contaminer sporadiquement d'autres espèces par l'intermédiaire ou non de vecteurs. Pour la maladie de Lyme en Europe, les oiseaux sont considérés comme réservoir de *Borrelia garinii* et les rongeurs, réservoirs de *Borrelia afzelii* (Stere et al. 2016; Piesman and Gern 2004). Les réservoirs d'*Anaplasma phagocytophilum* sont variés et constitués des chevreuils et des cerfs, dont 85% sont infectés par cette bactérie (Petrowec et al. 2002), mais également des rongeurs, dont la prévalence peut atteindre près de 20% (McCoy and Boulanger 2015).

* *
*

Ixodes ricinus est une espèce dite exophile, c'est-à-dire que l'intégralité de son cycle biologique se déroule dans l'environnement ou sur l'hôte, en opposition aux tiques dites endophiles qui vivent dans le terrier de leur hôte ou directement sur ce dernier (Perez-Eid 2007; Cat 2017). Le cycle biologique d'*Ixodes ricinus* est une alternance entre des phases dites libres de plusieurs mois, et des phases dites parasitaires courtes de quelques jours. Durant les phases libres, les tiques sont dans l'environnement, alors que durant les phases parasitaires, les tiques font leur repas de sang sur l'hôte. *I. ricinus* a un cycle triphasique, c'est-à-dire qu'il y a trois phases parasitaires avec un repas au stade larvaire, un repas au stade nymphal et un dernier à la

stase d'adulte. Il existe quatre stases différentes : l'œuf, la larve, la nymphe et l'adulte. L'œuf éclot au bout de 30 à 400j après la ponte et la larve émergente entre dans une phase de durcissement qui dure 3 à 10j. Puis elle entre dans une phase de quête d'hôte pour prendre son repas sanguin. Cette phase est plus ou moins longue en fonction de la durée de capture de l'hôte. Les hôtes principaux de ce stade sont les micromammifères et les chevreuils (McCoy and Boulanger 2015). Il est important de noter qu'*I. ricinus* est une tique ubiquiste et très peu spécifique d'hôte. En effet, elle peut prendre comme hôte tout type de mammifère, oiseau ou reptile. Durant la phase de quête d'hôte, la tique se trouve sur le tiers supérieur de la végétation, dans une position que l'on appelle l'affût, et est donc soumise à une forte déshydratation (Lees 1948). S'en suit une phase de réhydratation au sol si aucun hôte n'a été capturé. La tique peut également entrer en phase de diapause comportementale lorsque les conditions environnementales sont défavorables. Une diapause correspond à une diminution majeure du métabolisme énergétique. Une fois sur l'hôte, la larve fait un repas de sang de 4 à 10j puis une fois gorgée tombe au sol afin de se métamorphoser en nymphe. Cette phase dure de 30 à 200j en fonction des conditions environnementales et peut faire intervenir une diapause physiologique si les conditions sont défavorables. (Cf. Figure 1.)

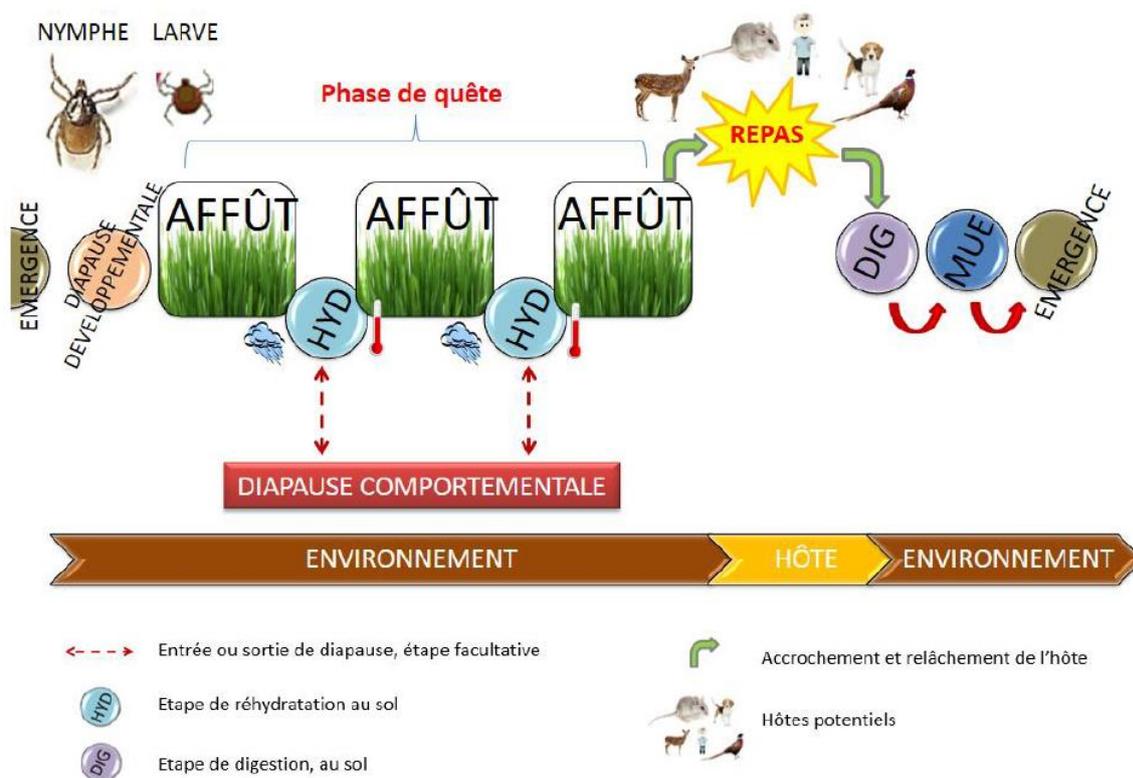


Figure 1 : Cycle biologique des stades immatures d'*Ixodes ricinus* (Louise KAUTZMANN et Diane KRAEMER)

La nymphe a un comportement tout à fait semblable à celui de la larve bien que la proportion d'hôtes micromammifères soit moindre (Perez-Eid 2007; Cat 2017). Le stade d'adulte est lui légèrement différent des stases immatures. En effet, seules les femelles font un repas sanguin. Le mâle accouple la femelle, soit sur un hôte soit directement dans la végétation. Un mâle est capable d'accoupler plusieurs femelles avant de mourir. Il est important de noter que le repas de la femelle ne peut être complet que s'il y a eu accouplement. L'hôte principal pour cette stase est le chevreuil (*Capreolus capreolus*) (McCoy and Boulanger 2015). Le repas dure 6 à 8j à la suite duquel la tique tombe au sol pour la phase de pré-oviposition durant 3 à 25j. À l'issue de cette phase, l'oviposition dure environ 30j avec une ponte unique de 2000 à 3500 œufs puis la femelle meurt (Cf Figure 2). La durée totale du cycle biologique est classiquement de 3 ans, mais il existe une variation possible de 2 à 6 ans (Gardiner, Gettinby, and Gray 1981; Campbell 1948).

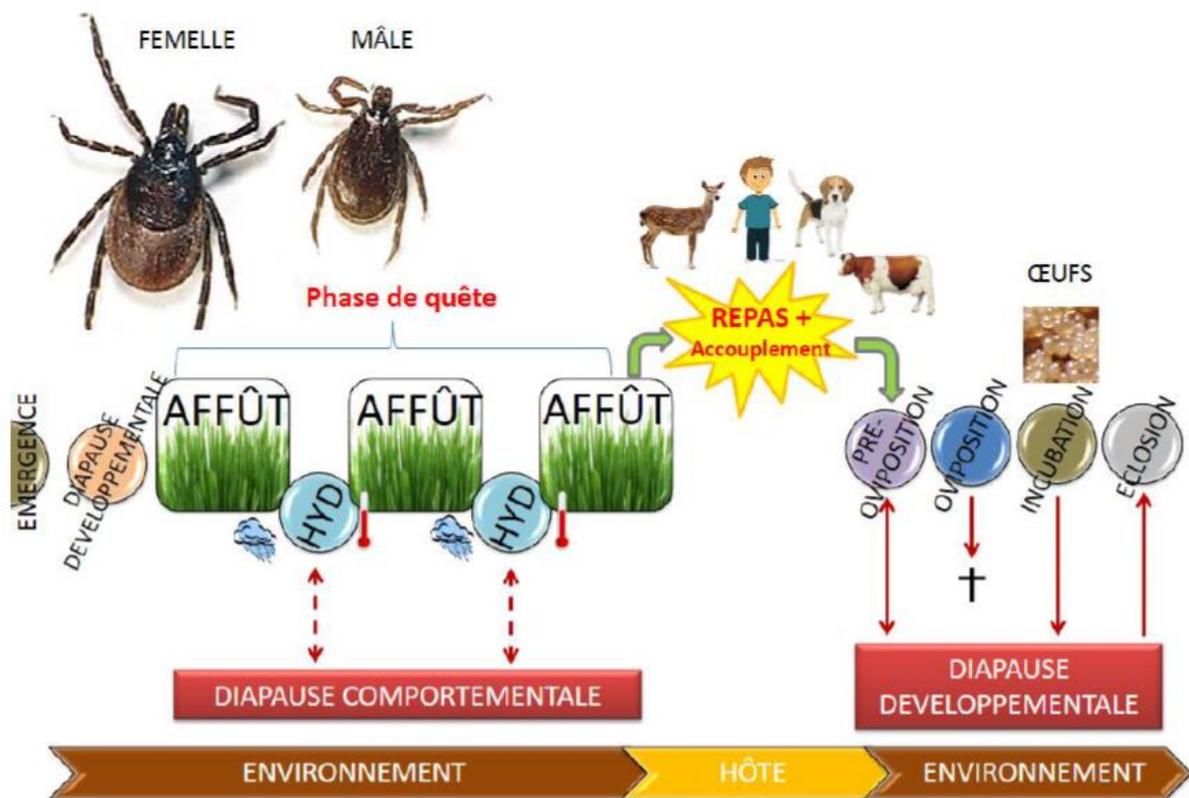


Figure 2: Cycle biologique du stade adulte d'*Ixodes ricinus* (Louise KAUTZMANN et Diane KRAEMER)

Le cycle annuel d'activité d'*Ixodes ricinus* est étalé de mars à octobre-novembre en France. Il est biphasique avec un premier pic au printemps, avec les tiques dites « de printemps », et un second pic, plus faible, en automne, avec les tiques dites « d'automne ». Durant l'été, l'activité diminue fortement. En hiver, elle est considérée comme très faible à nulle (Kurtenbach et al. 2006; Gilot, Pautou, and Moncada 1975; Gray et al. 2009; Gray 1984). La variation d'activité intra-annuelle est principalement liée aux conditions météorologiques qui sont peu favorables en été et non favorables en hiver (Randolph et al. 2002). Il est intéressant de noter cependant qu'il existe une variation des pics d'activité en fonction des stades. En effet, pour les stases nymphales et adultes, les deux pics sont synchrones au printemps, mais en avance de 4 à 6 semaines pour les adultes en automne (Jean-Luc Perret, Rais, and Gern 2004). De plus, il semble que les populations des deux pics soient différentes. Le pic d'automne serait composé de nymphes provenant de larves gorgées au printemps et d'adultes provenant de nymphes également gorgées au printemps. L'activité des larves étant légèrement plus tardive que celle des nymphes au printemps, cela expliquerait le décalage des deux pics en automne. Il existe cependant une variation possible de l'activité inter-annuelle sur un même site (Paul et al. 2016; Gray 1984). (Cf Figure 3).

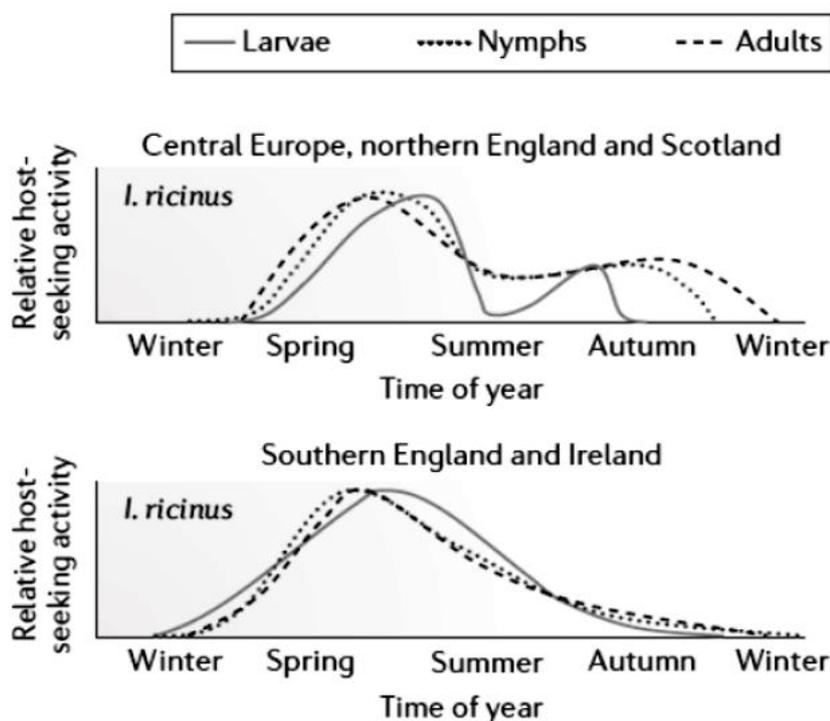


Figure 3 : Profil-type de l'activité d'*I. ricinus* sur une année. Cette figure est extraite de la publication de Kurtenbach et al, 2006.

Comme nous l'avons déjà vu précédemment, *I. ricinus* a un cycle triphasique avec trois repas sanguins sur trois hôtes différents. Après l'éclosion ou la métamorphose, *I. ricinus* a d'abord une phase d'acclimatation, ou de développement, puis une phase dite active avec une alternance de quête avec mise à l'affût et de réhydratation au sol. Lors de l'affût, la tique est immobile au bout d'une feuille généralement avec la première paire de pattes tendues vers l'avant. Ces pattes portent des organes sensitifs, dont l'organe de Haller, permettant la détection d'hôte potentiel (Lees 1948). Dans cette position, la tique peut s'accrocher à son hôte lors d'un passage de ce dernier à proximité d'elle. Ce comportement est évaluable facilement avec la méthode de collecte du drap (Cf. paragraphes suivants) et nous permet d'évaluer l'activité des tiques. Il est important de noter que cette activité ne correspond qu'à une partie des phases actives du cycle biologique d'*I. ricinus*. En effet, les phases actives sont une alternance entre mise à l'affût et réhydratation au sol. Pour avoir une idée réelle de la durée de la phase active intégrale, il faut effectuer des expérimentations en laboratoire de façon contrôlée. Ces études sont très rares et coûteuses. Nous nous contentons donc souvent de la mise à l'affût. De plus, c'est lors de ce comportement que la tique trouve un hôte qui peut être l'homme. Dans une optique de prévention de la transmission des maladies vectorielles à l'homme et aux animaux, c'est la période de choix à étudier. Pour la suite de ce manuscrit, l'activité de la tique correspondra donc à la mise à l'affût. Enfin, il faut bien différencier l'activité de l'abondance. L'abondance correspond au nombre de tiques dans un espace donné qui varie au cours de l'année comme nous l'avons déjà vu. Or l'abondance est constante au cours d'une journée et les variations d'activité correspondent donc bien à des variations de taux de mise à l'affût.

Parmi les facteurs influençant l'activité d'*I. ricinus*, la température et l'hygrométrie jouent un rôle prépondérant. Tout d'abord, une augmentation de la température provoque une diminution du temps d'incubation des œufs, du temps de métamorphose et du temps de pré-oviposition chez *Ixodes ricinus* (Campbell 1948) et *Ixodes scapularis* (Ogden et al. 2004; Campbell 1948) avec des optimums entre 20 et 25°C. La température est également un facteur majeur dans l'entrée en quiescence de la tique en automne et lors de la reprise d'activité au printemps (Gilbert, Aungier, and Tomkins 2014; Tomkins et al. 2011; 2014). Il est intéressant de noter qu'en fonction de la zone géographique d'origine, *I. ricinus* n'aura pas le même comportement en fonction de la même température : dans une zone géographique globalement plus froide, la levée de quiescence s'effectue à des températures plus basses que pour des individus provenant de zones géographiques plus chaudes. L'humidité relative doit être supérieure à 70-75% pour permettre à la tique de lutter contre la dessiccation (Herrmann and Gern 2010; J.-L. Perret et al. 2000; Jean-Luc Perret, Rais, and Gern 2004). En France, l'activité

d'*I. ricinus* commence entre 5 et 10°C puis augmente fortement jusqu'à environ 20°C, le facteur limitant étant la température. De 20 à 35°C, le facteur limitant de l'activité des tiques est l'humidité relative. Au-delà de 35°C, l'activité des tiques est largement diminuée, les conditions d'hygrométrie étant également défavorables (Herrmann and Gern 2010; Kraemer 2018). Il semblerait également que la luminosité du jour ait un effet positif sur la mise à l'affût (J.-L. Perret 2003). Nous n'avons pas trouvé d'études concernant d'autres facteurs potentiels explicatifs des variations d'activité des tiques, comme l'activité des hôtes ou la nature de la végétation.

L'objectif du présent travail est de chercher les différents facteurs conditionnant l'activité des tiques *Ixodes ricinus* en France. Ainsi, nous sommes amenés à quantifier l'activité des tiques sur le terrain. Nous pouvons chercher à étudier cette activité avec notamment l'évaluation du taux de tiques à l'affût. La collecte directe sur les animaux permet d'avoir accès au taux d'infestation par les tiques, mais également d'avoir une estimation de l'abondance des tiques. Pour les tiques endophiles, cela reste la méthode de choix. Pour les tiques exophiles comme *I. ricinus*, cette méthode peut tout de même être utilisée notamment pour rechercher la présence d'agents responsables de maladies vectorielles. Les tiques se concentrent sur les zones à peau fine telles que les oreilles, l'encolure, les mamelles, etc. (Perez-Eid 2007). Pour estimer l'activité des tiques, on peut utiliser la collecte à vue des tiques à l'affût dans la végétation. Elle est facile à mettre en œuvre, mais demande un œil averti, et est donc peu reproductible. En effet, il s'agit d'une méthode intégralement dépendante d'un ou plusieurs observateurs qui peuvent ne pas voir toutes les tiques à l'affût sur la végétation. De plus, elle ne permet pas la collecte d'un grand nombre d'individus. La méthode au drapeau consistant en des passages répétés d'un filet sur la végétation peut permettre la capture d'*I. ricinus* à l'affût. Cependant, cette technique est majoritairement utilisée dans des espaces ouverts tels que des prairies, or cette tique est majoritairement présente en forêt. Cette méthode n'apparaît donc pas comme la plus adaptée. Des leurres olfactifs avec des boîtes à CO₂ peuvent également être mis en place avec un périmètre d'action de 3.5m autour du leurre (Perez-Eid 2007; Gray 1985). Cette méthode permet d'attirer les tiques en quête d'un repas, mais pas forcément à l'affût. Enfin, la méthode la plus utilisée et choisie ici est la méthode de collecte au drap. Il s'agit d'une pièce de tissu blanc (ou de couleur claire) de 1m sur 1m dont deux côtés opposés sont maintenus tendus avec des tiges. Sur un de ces côtés, une ficelle est positionnée de telle sorte que le drap puisse être trainé par un technicien sur le sol en marchant. Le tissu est sélectionné de façon à faciliter l'accroche des tiques lors de son passage. Habituellement, le drap est passé sur des portions déterminées de terrain de 10m de long que l'on appelle transect. À la fin du transect, le tissu est

inspecté à l'œil nu et les tiques comptées. Cela permet d'évaluer le nombre de tiques à l'affût sur le transect à un moment donné. En multipliant le nombre de transects, il est ainsi possible d'étudier de grandes surfaces facilement et de façon peu onéreuse.

* *
*

Comme nous l'avons vu précédemment, le chevreuil (*Capreolus capreolus*) est un des hôtes majeurs d'*Ixodes ricinus*. Toutes les stases peuvent l'infester et en particulier la stase adulte qui a besoin d'un hôte de grande taille. De plus, nous avons vu que les conditions météorologiques comme la température ou l'humidité relative influent fortement sur l'activité d'*I. ricinus*. Nous pouvons alors nous demander si l'activité du chevreuil a une influence sur celle des tiques. Le chevreuil, le cervidé le plus répandu en Europe et en France, a un comportement différent en fonction du sexe, de l'âge et de la saison. Il a été montré que le chevreuil est un animal social et vivant en groupe mixte (mâles et femelles) en automne et en hiver (Gerard et al. 2002; Maublanc, Bideau, and Vincent 1987; Maublanc et al. 2018; Danilkin 1995; Maublanc et al. 2012). En revanche, ils vivent de façon solitaire au printemps et en été. Ce comportement est très marqué chez le mâle qui devient extrêmement territorial. Les femelles le sont aussi, de façon moins marquée, et sont également sédentaires. L'activité au sein d'une même journée est une succession de phases actives et inactives dépendant de facteurs exogènes et endogènes. Les premiers sont constitués du soleil, qui conditionne la durée du jour et les saisons, et des conditions environnementales comme la température, les précipitations et la neige (Nielsen 1984; Danilkin 1995; Turner 1979; Cederlund 1981; Morellet et al. 2013). Parmi les facteurs endogènes, l'alimentation et la digestion jouent un rôle prépondérant. En effet, le chevreuil est un ruminant, donc la recherche et l'ingestion d'aliments suivies de la rumination constituent une grande part de son activité. Mais le chevreuil est également une proie. La recherche et l'ingestion d'aliments doivent donc ne pas l'exposer trop longtemps au risque de prédation (Turner 1979). Un autre facteur endogène décrit est le sexe (Turner 1979; Ellenberg 1978). En effet, il y a une variation de la taille du domaine vital (Ramanzin, Sturaro, and Zanon 2007; Kjellander et al. 2004) et du patron d'activité (Ellenberg 1978; Stache et al. 2013) en fonction du sexe. Par exemple, les mâles possèderaient un domaine vital plus étendu que les femelles (Ramanzin, Sturaro, and Zanon 2007). Il y aurait également une différence d'utilisation de l'environnement entre les deux sexes (Cimino and Lovari 2003; Ratikainen et al. 2007) mais cela reste controversé (Morellet et al. 2011). Le patron d'activité des mâles et

des femelles (Stache et al. 2013; Pagon et al. 2013) sont semblables avec deux pics à l'aube et au crépuscule plus importants pour les femelles d'octobre à mars (Cf. Figures 4 et 5). Les femelles montrent une activité tout au long de la journée d'avril à juin. L'activité se retrouve décalée durant la nuit pour les mois de juillet et d'août. Un troisième pic est observé avant minuit chez les femelles en janvier et février. Cette même étude a également montré qu'il y avait une variation inter-individuelle de l'activité des chevreuils (Stache et al. 2013). Ces patrons d'activité restent équivalents d'une année sur l'autre.

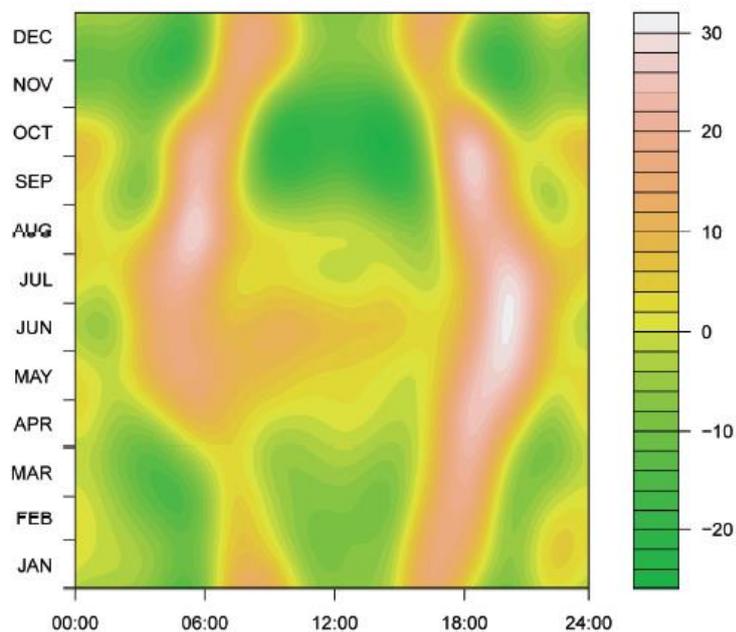


Figure 4 : Moyennes d'activité des chevreuils femelles sur l'ensemble de l'année en fonction de la date et de l'heure à partir d'un Boosted Generalized Additive Model (activité croissante du vert foncé puis rouge et enfin blanc, axe des x correspondant au temps en heure, axe des y correspondant au mois). D'après Stache et al. 2013.

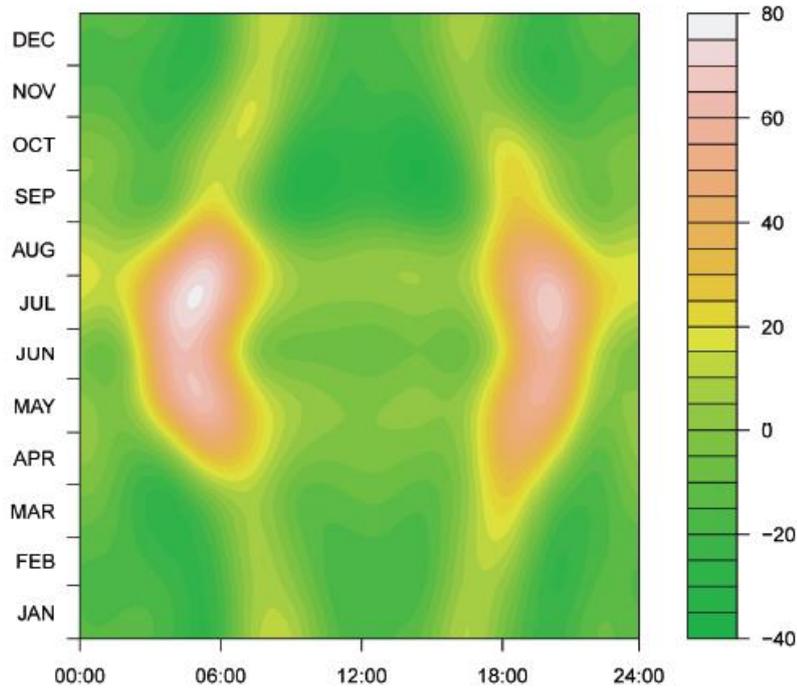


Figure 5 : Moyennes d'activité des chevreuils mâles sur l'ensemble de l'année en fonction de la date et de l'heure à partir d'un Boosted Generalized Additive Model (activité croissante du vert foncé puis rouge et enfin blanc, axe des x correspondant au temps en heure, axe des y correspondant au mois). D'après Stache et al. 2013.

L'activité d'une espèce animale sauvage peut se mesurer de différentes manières. La première méthode décrite est l'observation directe des animaux (Ellenberg 1978). Si elle ne demande pas de matériel spécifique, cette méthode dépend de nombreux facteurs comme le comportement des animaux, l'environnement d'observation, la durée du jour. C'est une méthode très chronophage et la présence de l'observateur peut modifier le comportement des animaux et donc introduire un biais. Elle est principalement utilisée sur des animaux maintenus en captivité dans des enclos. Une autre méthode utilise des pièges photo permettant une surveillance de l'ensemble de la faune sauvage de grande taille autour de points fixes. Cette méthode permet la surveillance d'une grande surface sans pouvoir suivre les animaux de façon individuelle (sauf si les individus sont distinguables les uns des autres). Une troisième méthode classiquement utilisée est le radiopistage *Very High Frequency* (VHF) utilisant des ondes de 30 à 300 MHz émises depuis un collier positionné sur l'animal (Cederlund 1981). Le signal réceptionné est un son dont un changement de volume ou de ton permet de déterminer un comportement actif ou inactif de l'animal. En association avec ce dispositif, des capteurs d'activité liés au mouvement de l'animal permettent de différencier les grands types d'activité (actif immobile ou en mouvement, inactif immobile) liés à des comportements divers comme le repos ou la rumination, l'alimentation, les déplacements... Ces méthodes précédemment

décrites sont particulièrement chronophages sur le terrain et ne permettent pas d'étudier beaucoup d'animaux simultanément sur une longue période. Actuellement, la méthode classiquement utilisée consiste à équiper les animaux de colliers utilisant le *Global Positioning System* (GPS) associé aux mêmes capteurs d'activité ou à des accéléromètres qui sont bien plus sensibles (Gottardi et al. 2010; Stache et al. 2013). Pour les capteurs d'activité, les mesures données sont deux nombres compris entre 0 et 255 correspondant aux mouvements du capteur sur deux axes perpendiculaires l'un par rapport à l'autre (X et Y). Lors d'utilisation d'accéléromètre, un troisième axe est ajouté (Z). La *VeDBA* (*Vector of the dynamic body acceleration*) est la somme vectorielle des mouvements du capteur sur ces deux axes. Elle permet de calculer un indice d'activité physique pour pouvoir comparer les données de ces deux méthodes (Qasem et al. 2012; Grémillet et al. 2018).

* *

*

L'objectif du présent travail est de chercher les différents facteurs conditionnant l'activité ainsi que d'obtenir un patron d'activité quotidien des tiques *Ixodes ricinus* en France. Plusieurs études ont déjà montré que l'activité de ces tiques est fortement liée à la température ainsi qu'à l'humidité relative (Campbell 1948; J.-L. Perret et al. 2000; Jean-Luc Perret, Rais, and Gern 2004; Herrmann and Gern 2010; Kraemer 2018). Notre hypothèse ici est qu'il existe d'autres facteurs influençant l'activité des tiques notamment l'activité de son hôte préférentiel qu'est le chevreuil. Pour cela les patrons d'activité quotidiens des tiques *I. ricinus* et des chevreuils habitant un enclos boisé ont été mesurés ainsi que les paramètres météorologiques. L'activité des tiques a été estimée à l'aide de comptages au drap toutes les trois heures pendant des périodes de 24h à différentes saisons. Nous cherchons ici non pas une variation d'abondance, mais une variation de mise à l'affût des tiques. En effet, l'abondance est constante au cours d'une journée. L'activité des chevreuils a été évaluée grâce à des capteurs d'activité et des accéléromètres inclus dans leur collier GPS. Le site d'étude est un élevage de chevreuil, l'installation expérimentale de Gardouch de l'unité de recherche de l'INRA (Institut National de la Recherche Agronomique) Comportement et Écologie de la Faune Sauvage (CEFS).

I. Matériels et méthodes

Dans cette partie est expliqué le protocole expérimental utilisé pour cette étude. Dans un premier temps, le site expérimental du CEFS (Comportement et Écologie de la Faune Sauvage) sera présenté. Dans un second temps, les protocoles d'obtention des activités d'*Ixodes ricinus* et des chevreuils seront explicités. Enfin, l'analyse des données avec l'obtention des variables d'intérêts sera exposée.

1. Site expérimental du CEFS

L'ensemble des expérimentations se sont déroulées sur l'installation expérimentale de Gardouch, un site de l'unité CEFS à l'INRA au Sud-Est de Toulouse (43°22'N, 1°40'E). Ce site est le seul site en Europe avec un élevage de chevreuil dédié à la recherche en milieu naturel. Le site s'étend sur 14.2 ha. Il comprend un grand enclos de 13 ha dont 8.9 ha de bois dans lequel des chevreuils sont en liberté (Cf. Figure 6). Depuis mars 2002, cet enclos a accueilli entre 4 et 16 chevreuils simultanément. Ce sont ces chevreuils qui sont étudiés ici. Le reste du site est composé d'enclos individuels pour les mâles et des groupes de 2 à 4 femelles.

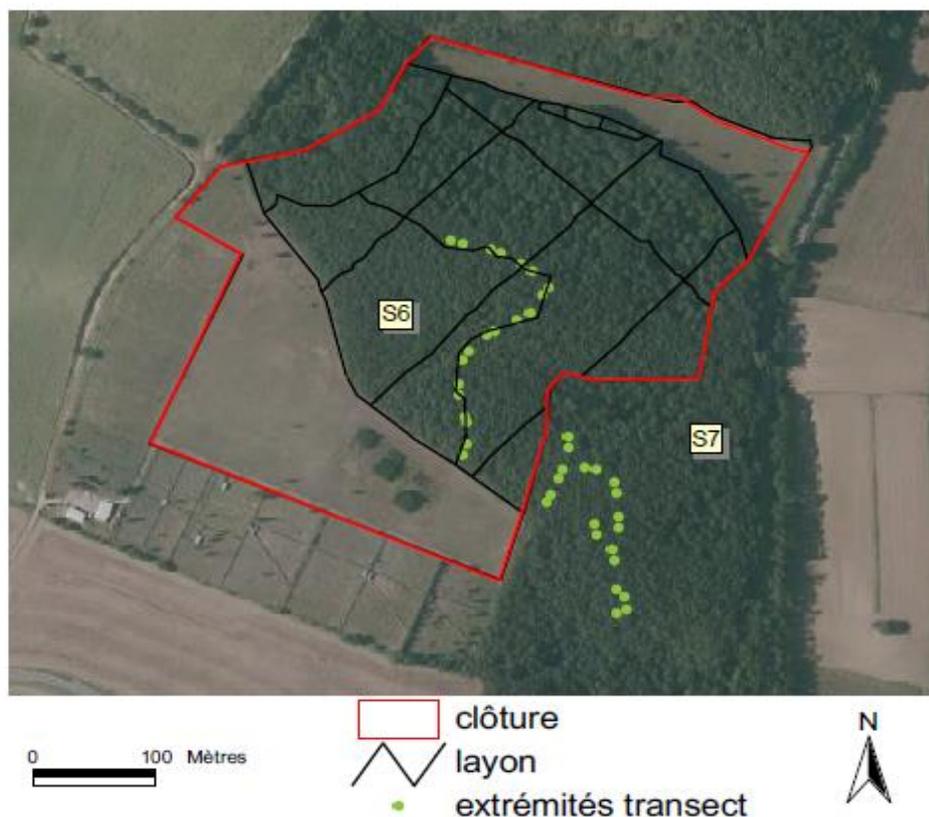


Figure 6: Plan du grand enclos du site expérimental du CEFS à Gardouch. Un layon est un sentier en forêt.

Le grand enclos est composé d'une prairie et d'un bois. Le chêne pubescent (*Quercus pubescens*) est l'espèce d'arbre majoritairement représentée dans la forêt. Il y a également des alisiers des bois (*Sorbus torminalis*), des aubépines monogynes (*Crataegus monogyna*), des prunelliers (*Prunus spinosa*), des rosiers des chiens (*Rosa canina*), des cornouillers sanguins (*Cornus sanguinea*) et des viornes lantanes (*Viburnum lantana*). Les sous-bois sont composés de ronces (*Rubus* sp), de troène commun (*Ligustrum vulgare*), de fragon faux houx (*Ruscus aculeatus*) et de lierre grimpant (*Hedera helix*). La végétation présente dans le grand enclos suffit à subvenir aux besoins des chevreuils.

2. Mesure de l'activité d'*Ixodes ricinus*

Comme précédemment expliquée, l'activité des tiques correspond à la mise à l'affût de celles-ci. Parmi les différentes méthodes d'estimation de la mise à l'affût des tiques, nous avons choisi la méthode du drap. En effet, c'est une méthode fiable, peu onéreuse et simple à mettre en œuvre. Elle consiste en un tissu en coton de 1m² (1m sur 1m) de couleur blanche. Sur deux côtés opposés sont positionnées deux tiges permettant de maintenir le tissu à plat. Sur un de ces deux côtés, une ficelle est fixée afin de permettre au technicien de passer le tissu sur la végétation en marchant lentement (un pas par seconde) (Cf. Figure 7). Lors du passage du drap, les tiques à l'affût s'y accrochent. Le tissu est passé sur une portion délimitée du terrain que l'on appelle transect. Une fois le transect fini, le tissu est inspecté à l'œil nu afin de compter les tiques. Ces transects, au nombre de dix, font 10m de long chacun et sont espacés d'environ 20m, ce qui permet une étude sur 100m² (Cf Figure 6). Pour chaque transect, le nombre exact de nymphe, d'adulte mâle et d'adulte femelle est consigné sur des fiches de terrain (Cf. Annexe 1). Le nombre de larves est quant à lui estimé : il peut être nul, inférieur à 10, entre 10 et 50 ou supérieur à 50. Les tiques sont ensuite retirées à l'aide de pinces fines puis remises sur le transect. Lors de chaque passage, la date, l'heure exacte et les noms des collecteurs sont consignés. La présence ou absence de nuages, ainsi que l'état du sol (mouillé, gelé ou sec) sont également notés.



Figure 7: Illustration de la technique au drap (d'après Kraemer)

Les collectes ont eu lieu toutes les 3 h sur des sessions de 24h. Six collecteurs différents sont intervenus afin de permettre un roulement et un temps de repos adéquat à chacun. Un passage unique a été effectué. Or il a été démontré qu'un passage unique provoque une dispersion des données et que des passages répétés sont préférables (Bord 2014; Kautzmann 2018). Nous avons tout de même décidé d'effectuer des passages uniques, car des passages multiples toutes les 3h auraient trop perturbé les mesures. Il y a eu 6 jours de collectes répartis sur trois saisons différentes :

- En hiver :
 - Du 18 décembre 2017 de 21h au 19 décembre 2017 à 18h, et
 - Du 21 décembre 2017 de 9h au 22 décembre 2017 à 6h.
- Au printemps :
 - Du 7 mai 2018 de 9h au 8 mai 2018 à 6h, et
 - Du 10 mai de 12h au 11 mai 2018 à 9h.
- En été :
 - Du 2 juillet de 6h au 3 juillet 2018 à 3h, et
 - Du 4 juillet de 12h au 5 juillet 2018 à 9h.

Les données météorologiques nécessaires ont été récupérées au centre de météo France le plus proche se situant à Saint Félix Lauraguais.

3. Mesure de l'activité des chevreuils

Le grand enclos accueillait six chevreuils femelles en liberté. Ces chevreuils sont capturés tous les ans et sont équipés de colliers GPS Lotek 3300 depuis 2003. Ces colliers enregistrent toutes les 5 minutes la date, l'heure, la position GPS de l'animal ainsi que des indices d'activités. Ces derniers sont obtenus grâce à deux capteurs sensibles aux mouvements de cou de l'animal. Ils sont constitués de deux cylindres perpendiculaires l'un par rapport à l'autre, dans lesquels se trouvent une bille se déplaçant en fonction des mouvements de l'animal. Le capteur X est positionné afin d'enregistrer les mouvements de droite à gauche de l'animal et donne une valeur entre 0 et 255. Le capteur Y, lui, est positionné de façon à enregistrer les mouvements de tête de haut en bas et donne également une valeur entre 0 et 255. Enfin, grâce au capteur Y, un indice HD est calculé et correspond au pourcentage de temps passé par l'animal la tête en bas en 5 min. Les données sont recueillies une fois les colliers récupérés, donc une fois par an. Elles sont enregistrées à l'aide de l'application Loteck's GPS 3300 Host sur Windows.

Pour cette expérimentation, des colliers contenant des accéléromètres (Daily diary, Wildbyte Technologies, Swansea, UK) ont été placés sur 5 des 6 chevreuils du grand enclos le 8 mars 2018, le dernier n'avait malheureusement pas été capturé. Les données ainsi récoltées devaient donc nous permettre d'obtenir l'activité des chevreuils pour les sessions de printemps et d'été. Ces colliers enregistrent 32 mesures par seconde, permettant une analyse très précise des mouvements des animaux. En effet, les valeurs sont distribuées sur trois axes (X, Y et Z) tous perpendiculaires les uns par rapport aux autres. Lors de la récupération des colliers le 21 novembre 2018, nous nous sommes malheureusement rendu compte que les données avaient été enregistrées uniquement pendant quelques minutes à quelques heures au mieux. Nous n'avons donc pas pu utiliser ces données.

Le chevreuil est un animal globalement sédentaire : c'est-à-dire que les conditions d'habitat changent peu d'une année sur l'autre. De plus, les patrons d'activité, régis par la saison et notamment la durée du jour et de la nuit, se répètent d'une année sur l'autre. Les conditions météorologiques telles que la température et les précipitations n'ont pas d'influence sur leur activité (Stache et al. 2013). C'est pourquoi, afin de palier à la défaillance des accéléromètres, nous avons décidé de travailler avec les données des capteurs d'activité des colliers GPS Lotek 3300 disponibles pour ces mêmes animaux dans le même enclos, mais des années antérieures. Il faut savoir qu'il y a eu à plusieurs reprises des reproductions sur les chevrettes présentes dans le grand enclos. Or la mise bas et les soins prodigués aux faons modifient grandement le

comportement des mères. Nous avons donc choisi d'utiliser les données d'activités de l'année 2016 où les chevrettes n'ont pas eu de faons, afin d'être dans des conditions similaires à celles de 2018 où l'activité des tiques a été mesurée. La mesure hivernale de l'activité des tiques a eu lieu en décembre 2017, période pendant laquelle les chevrettes de l'enclos étaient équipées de collier GPS avec capteur d'activité. Pour cette saison, nous avons donc utilisé des relevés d'activité des tiques et des chevreuils simultanés.

Enfin, pour chaque saison, nous avons pris en compte les données d'activité sur une période d'une semaine avant la première session de 24h et une semaine après la deuxième session de 24h. En effet, la présence des collecteurs dans l'enclos pourrait modifier le comportement des chevreuils nous empêchant d'utiliser les données recueillies les jours de collectes de tiques. Nous faisons cependant l'hypothèse que l'activité des tiques n'est pas modifiée par l'activité humaine ni par celle perturbée des chevreuils. Nous avons donc déterminé le patron d'activité des chevreuils sur les périodes suivantes :

- En hiver : du 11 décembre au 29 décembre inclus.
- Au printemps : du 30 avril au 18 mai inclus.
- En été : du 25 juin au 13 juillet inclus.

4. Analyse des données

Dans un premier temps, les variables X, Y et HD ont été vérifiées. L'enregistrement s'est déroulé correctement pour les six chevreuils sur l'ensemble de l'année 2016 et 2017. De plus, il a été décrit des erreurs dans l'enregistrement des données avec le modèle de colliers Lotek 3300 (Gottardi et al. 2010). Ces données aberrantes correspondaient à des valeurs très élevées de Y (>200) parmi des valeurs basses. L'ensemble des données des six chevreuils ont donc été vérifiées pour les périodes d'intérêts. Aucune donnée aberrante de la sorte n'a été observée.

Pour chaque saison, nous avons 5472 valeurs par chevreuil et indice d'activité (X, Y et HD). Les distributions des valeurs brutes de X et Y, sur l'ensemble des trois saisons pour les 6 chevreuils, montrent une grande majorité de valeurs entre 0 et 50 avec notamment des pics de fréquence pour les valeurs comprises entre 0 et 20. Les distributions de X et Y sont donc décalées à gauche ce qui est cohérent avec Gottardi et al 2010. En ce qui concerne HD, la majorité des pourcentages relevés sont supérieur à 60% avec des pics pour les valeurs supérieures à 80%. La distribution de HD est donc décalée à droite. Des observations non publiées du CEFS sur ces mêmes colliers ont montré une inconstance de HD. En effet, il a été noté que des colliers immobiles donnaient des valeurs de HD très variables. Il a donc été décidé

de ne pas utiliser cette variable afin de déterminer l'activité des chevreuils. À partir des deux autres variables X et Y, nous avons calculé la VeDBA (*Vector of Dynamic Body Acceleration*) correspondant à :

$$\text{VeDBA} = \sqrt{X^2 + Y^2}$$

Cette variable est connue pour être un bon estimateur de la dépense d'énergie liée aux mouvements de l'animal (Qasem et al. 2012; Grémillet et al. 2018). Cette variable a d'abord été créée pour les données des accéléromètres. Une très forte corrélation avec l'activité des animaux a été démontrée (Qasem et al. 2012). De plus, la VeDBA calculée à partir des colliers Lotek 3300 avec les variables X et Y est très corrélée avec la VeDBA calculée à partir des trois variables X, Y et Z des accéléromètres (Benoit 2018). L'utilisation de cette variable permet donc de comparer les valeurs entre les deux types de colliers, mais permet également d'avoir une variable unique dépendante à la fois de X et de Y.

À partir des données brutes X et Y ainsi que la variable calculée VeDBA, nous avons calculé la moyenne par heure pour chaque jour des périodes précédemment citées. Étant donné qu'il y a un enregistrement toutes les 5 minutes, cela correspond à une moyenne de 12 valeurs. Ce travail a été effectué pour les trois variables indépendamment et pour chaque chevreuil individuellement. Puis, a été calculée la moyenne par heure de l'ensemble des 6 chevreuils pour chaque jour des périodes : chaque point étant donc la moyenne de 72 valeurs. Enfin, afin d'obtenir un patron d'activité sur 24h, nous avons fait la moyenne des jours composant les périodes d'intérêts (Cf I. 3.). Ainsi, nous avons obtenu pour chaque heure une valeur correspondant à la moyenne des données sur l'heure, pour l'ensemble de chevreuils et sur l'ensemble de la période. Chaque point correspond donc à la moyenne de 1368 données. La distribution de la variable VeDBA après normalisation suivant une loi bêta de paramètres $\alpha = 0.465$ et $\beta = 2.066$ avec une moyenne de 0.1743 et un écart type de 0.1839, nous n'avons pas pu calculer et représenter d'intervalle de confiance.

En ce qui concerne l'activité des tiques, l'intervalle de confiance a été calculé à l'aide de la loi de Poisson. Les collectes se faisant sur 24h et faisant intervenir six collecteurs différents, nous ne pouvions pas modifier les jours de collectes en fonction des données météorologiques. Or il s'avère qu'il y a eu un épisode de pluie lors d'une des sessions de collectes pour chaque saison. Les données de ces collectes ont, dans un premier temps, été conservées afin d'étudier

l'effet de la pluie sur l'activité d'*Ixodes ricinus*. Puis, ces mêmes données ont été retirées afin de déterminer au mieux les autres facteurs influençant l'activité des tiques.

Les données d'activité d'*Ixodes ricinus*, celle des chevreuils et les données météorologiques ont été ensuite analysées. Des tests de Wilcoxon ont été effectués afin de déterminer si la présence de nuages, de pluie, de vent ou si le terrain mouillé a une influence sur l'activité des tiques. Enfin, un modèle multivarié a été réalisé afin de déterminer l'effet des différents facteurs sur l'activité des tiques comme la température, le sol mouillé ou non, ainsi que l'activité de chevreuils qui nous intéresse dans cette étude.

L'ensemble de ces analyses statistiques ainsi que l'établissement des graphiques a été effectué à l'aide du logiciel R. Les différentes bibliothèques utilisées sont les suivantes : ggplot2 (H. Wickham 2016), readxl (Hadley Wickham and Bryan 2019), gridExtra (Auguie 2017), epitools (Aragon 2017) et fitdistrplus (Delignette-Muller and Dutang 2015).

II. Résultats

Dans un premier temps seront présentés les patrons d'activité d'*Ixodes ricinus* et des chevreuils. Dans un second temps, nous vous présenterons les activités simultanées d'*Ixodes ricinus* et des chevreuils. Enfin, nous analyserons la relation entre ces deux variables d'activité.

1. Activité nycthémérale d'*Ixodes ricinus*

Nous allons tout d'abord décrire l'activité nycthémérale d'*Ixodes ricinus* pour différentes saisons, en fonction du temps, puis en fonction des conditions météorologiques, dont la température et l'humidité relative, qui sont connues pour être des facteurs majeurs de l'activité des tiques.

a. Choix du stade d'étude : larve, nymphe ou adultes

Les collectes ont été effectuées à l'aide de la méthode du drap toutes les 3h sur deux sessions de 24h en hiver, au printemps et en été (Cf. I. 2). Il est important de noter que la méthode du drap est une méthode de capture des nymphes essentiellement. En effet, les adultes se trouvent à l'affût sur de la végétation plus haute. Or, le drap est passé au sol sur de la végétation basse

où sont principalement les nymphes à l'affût. Des adultes peuvent tout de même être capturés en se laissant tomber lors du passage du drap. Cette différence de capture est retrouvée ici, car nous avons collecté toutes saisons confondues 30 adultes contre 1006 nymphes. Les adultes ne représentent que 0.03% des individus capturés.

De plus, en ce qui concerne les larves, elles sont souvent en trop grand nombre pour pouvoir les compter individuellement et c'est pour cela que le nombre de larves est uniquement estimé. En effet, les larves se déplacent verticalement pour se mettre à l'affût et très peu horizontalement. Les œufs étant pondus en une ponte unique (Cf. Introduction), les larves se retrouvent donc toutes au même endroit. Or, pour cette étude, nous cherchons à voir la variation du taux de mise à l'affût des tiques au cours de la journée. Il est donc essentiel d'être le plus précis possible et cela est incompatible avec les estimations de larves. Pour toutes ces raisons, l'activité d'*Ixodes ricinus* a été déterminée en n'étudiant uniquement la stase nymphale.

b. Activité nyctémérale d'*Ixodes ricinus* en fonction des saisons

Les collectes ont eu lieu sur trois saisons différentes : en hiver, au printemps et en été. Sur la Figure 8, nous pouvons voir une grande variation du nombre de nymphes collectées en fonction de la saison. En effet, le nombre de nymphes capturées en hiver (n=126) est largement inférieur au nombre de tiques récoltées au printemps (n=604) et en été (n=276). De plus, nous pouvons voir qu'il y a un pic de capture au printemps.

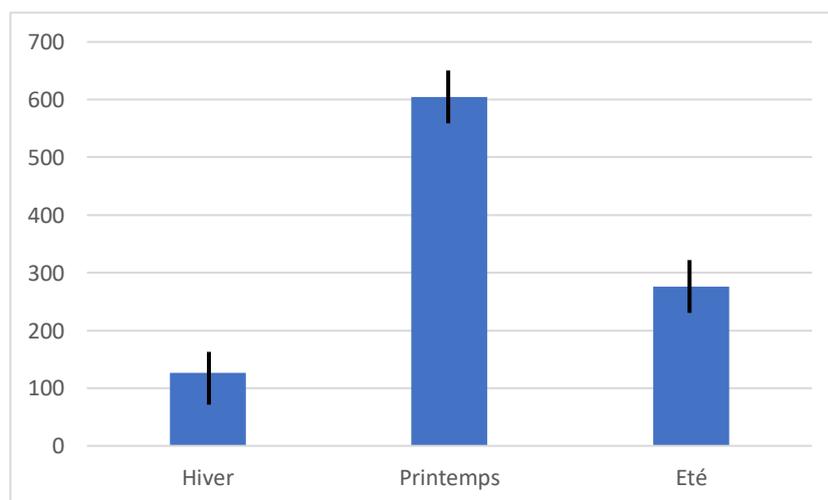


Figure 8 : Nombre de nymphes sur 100m² en fonction de la saison (hiver 2017, printemps et été 2018) avec intervalle de confiance calculé à partir de la loi de Poisson. Pour chaque saison, il y a eu 16 collectes.

La Figure 9 représente le nombre de nymphes sommé sur l'ensemble de 10 transects, soit 100m² en fonction de l'heure pour les deux sessions de 24h d'hiver. Pour ce graphique ainsi que les suivants, l'intervalle de confiance est calculé à l'aide de la loi de Poisson. Nous voyons une augmentation progressive du nombre de nymphes à l'affût tout au long de la journée jusqu'à obtenir un pic pour les deux collectes de 15h et 18h. Le nombre de nymphes à l'affût rechute à la collecte de 21h. Il est intéressant de noter que bien que l'activité soit plus faible de 21h à 6h, elle n'est pas nulle.

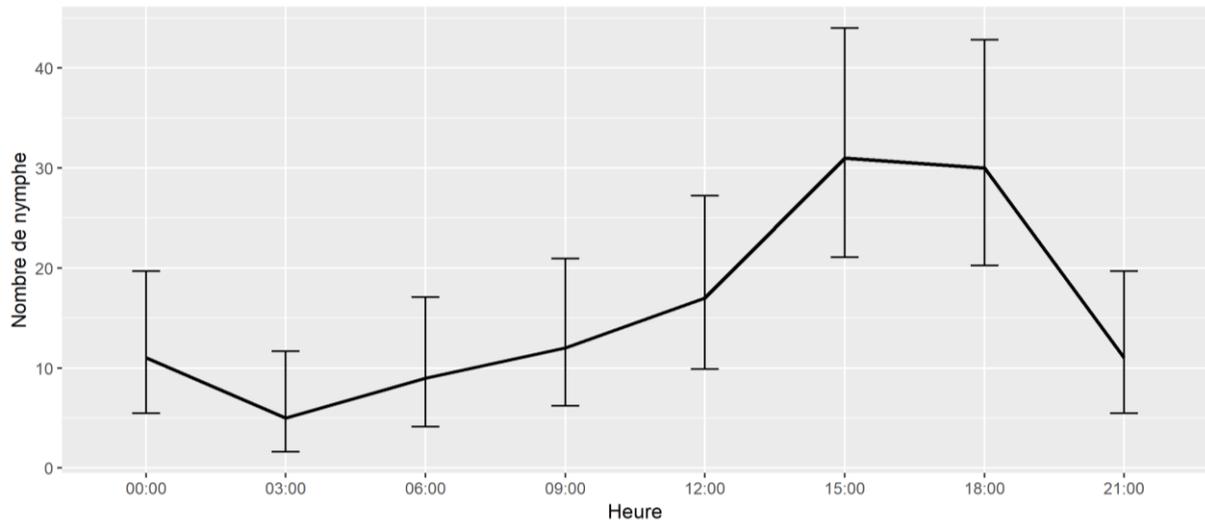


Figure 9 : Nombre de nymphes sur 100m² et son intervalle de confiance durant l'hiver 2017 en fonction de l'heure

Au printemps, nous pouvons voir sur la Figure 10 une augmentation de l'activité de 6h à 12h, une légère diminution à 15h puis un pic à 18h. Nous avons de nouveau une diminution du nombre de nymphes capturées à partir de 21h, et ce jusqu'à 6h. Il est intéressant de noter qu'une fois encore, l'activité nocturne d'*Ixodes ricinus* est certes plus faible, mais non nulle.

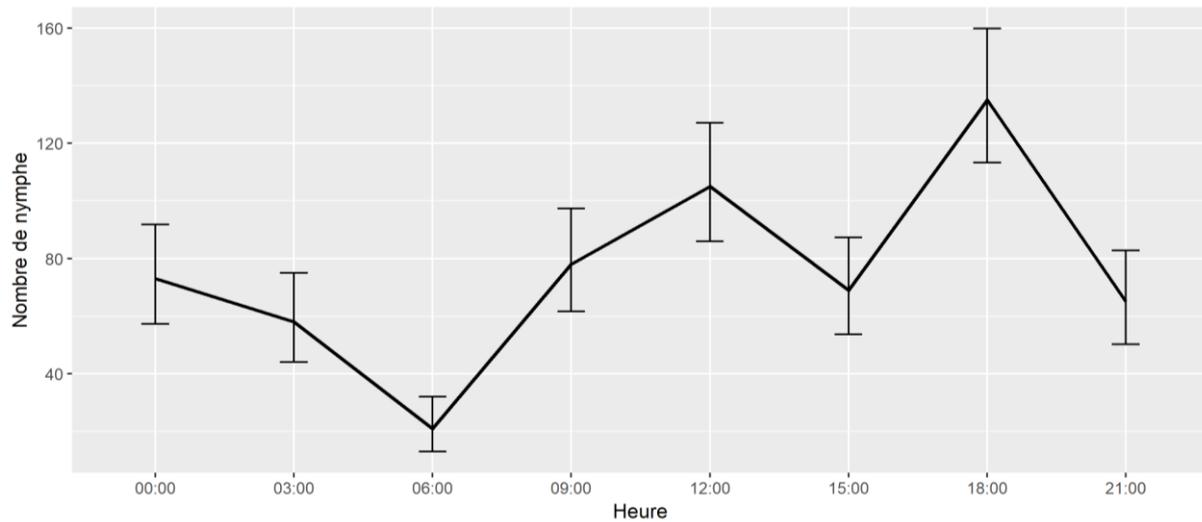


Figure 10 : Nombre de nymphes sur 100m² et son IC durant le printemps 2018 en fonction de l'heure

Enfin, en été, le nombre de nymphes capturées est stable de 00h à 15h puis un pic est observé à 18h (Figure 11). L'activité chute à nouveau à 21h. Nous pouvons noter une fois encore que l'activité nocturne est plus faible, mais est non nulle.

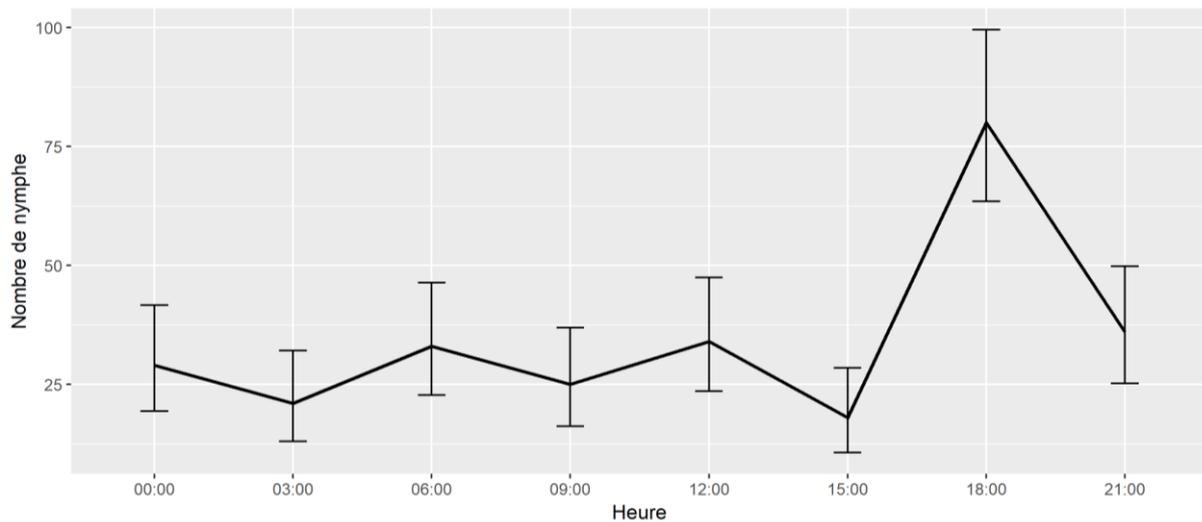


Figure 11 : Nombre de nymphes sur 100m² et son IC durant l'été 2018 en fonction de l'heure

Si nous travaillons sur l'ensemble des trois saisons, nous voyons sur la Figure 12 une augmentation progressive de l'activité à partir de 6h avec un pic à 18h. À partir de 21h et tout au long de la nuit, l'activité diminue pour atteindre un minimum non nul à 6h.

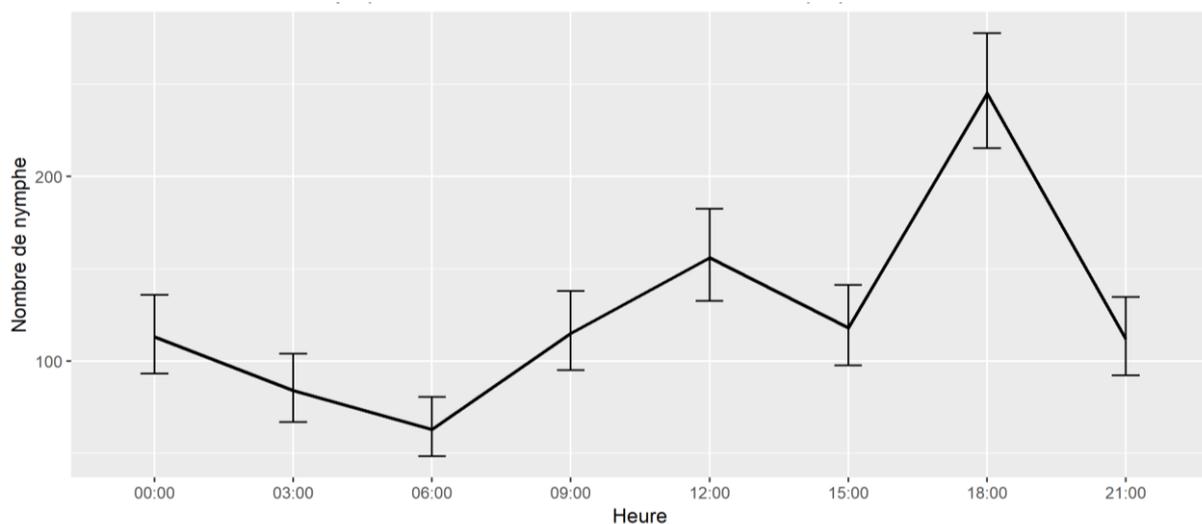


Figure 12 : Nombre de nymphes sur 100m² et son IC en fonction de l'heure sur l'ensemble des trois saisons (hiver 2017, printemps et été 2018)

c. Activité nycthémerale d'*Ixodes ricinus* en fonction des conditions météorologiques

Comme vu précédemment, les conditions météorologiques sont connues pour être des facteurs importants de l'activité des tiques. En particulier, de nombreuses études se sont intéressées à la température et à l'humidité relative.

La Figure 13 représente le nombre de nymphes collectées toutes les 3 heures cumulé sur l'ensemble des 10 transects, soit sur 100m², durant la première session de collecte d'hiver, ainsi que l'évolution sur une période de 24h de la température et de l'humidité relative. L'humidité relative était supérieure à 80% et la température était comprise entre 0°C et 6°C. Nous pouvons observer une diminution de l'activité d'*Ixodes ricinus* lorsque la température diminue, notamment lorsqu'elle est inférieure à 5°C. À l'inverse, elle augmente lorsque la température est supérieure à 5°C bien qu'il y ait une diminution de l'humidité relative.

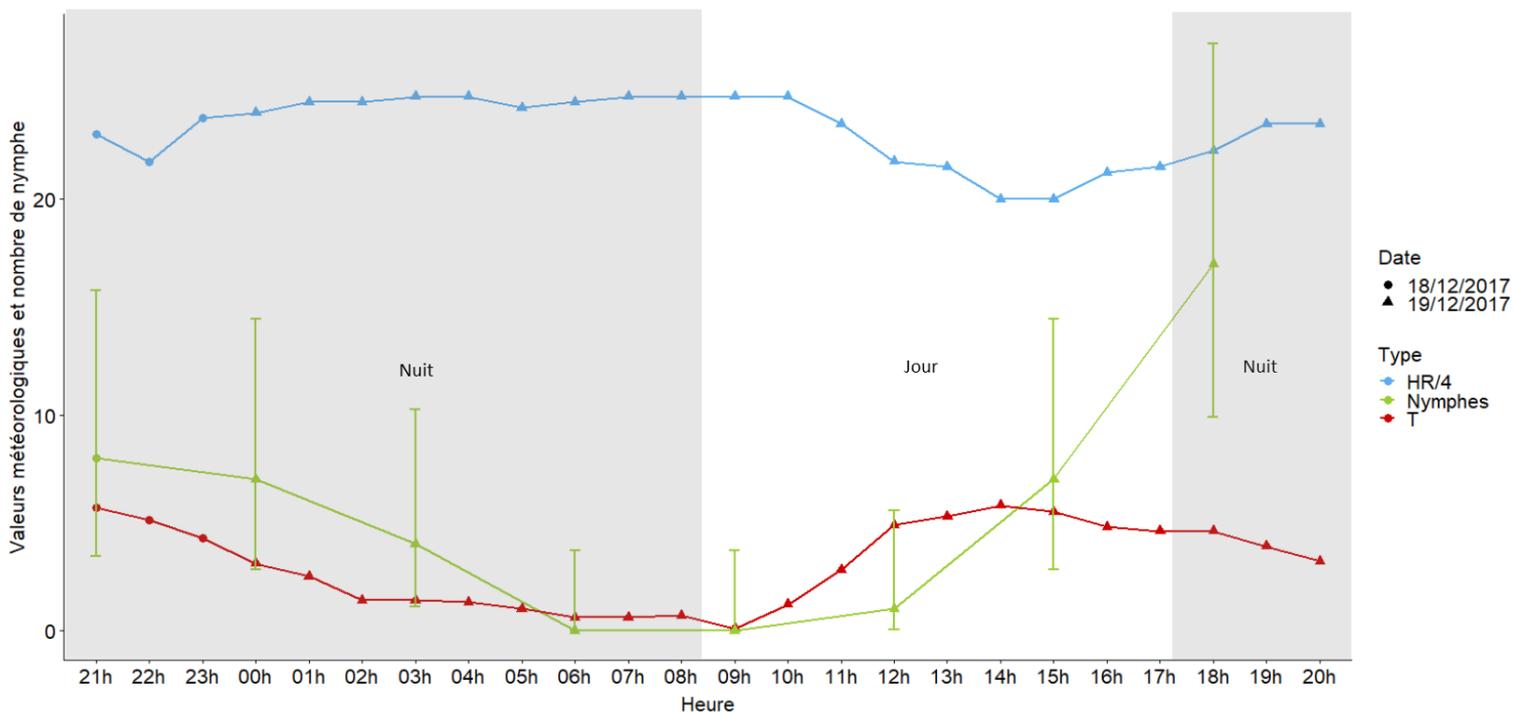


Figure 13 : Nombre de nymphes sur 100m² en vert collectées pendant la première session d'hiver (le 18 et 19 décembre 2017) conjointement à la température T (°C) en rouge et à l'humidité relative HR/4 (%) en bleu. Attention : les valeurs d'humidité relative ont été divisées par 4 pour un souci d'échelle et de lisibilité du graphique.

Durant la deuxième session de collecte (Figure 14), l'humidité relative était supérieure à 95% et la température était comprise entre 4 °C et 6°C. Il est important de noter que durant cette collecte, une légère bruine est tombée à partir de 21h, et ce jusqu'à la fin de la session de 24h. Nous pouvons observer qu'avant l'épisode de pluie, l'activité des nymphes avait augmenté au cours de la journée puis avait diminué à partir du coucher du soleil. Une nette diminution de l'activité est notée pendant l'épisode pluvieux avec tout de même une augmentation de celle-ci à 6h.

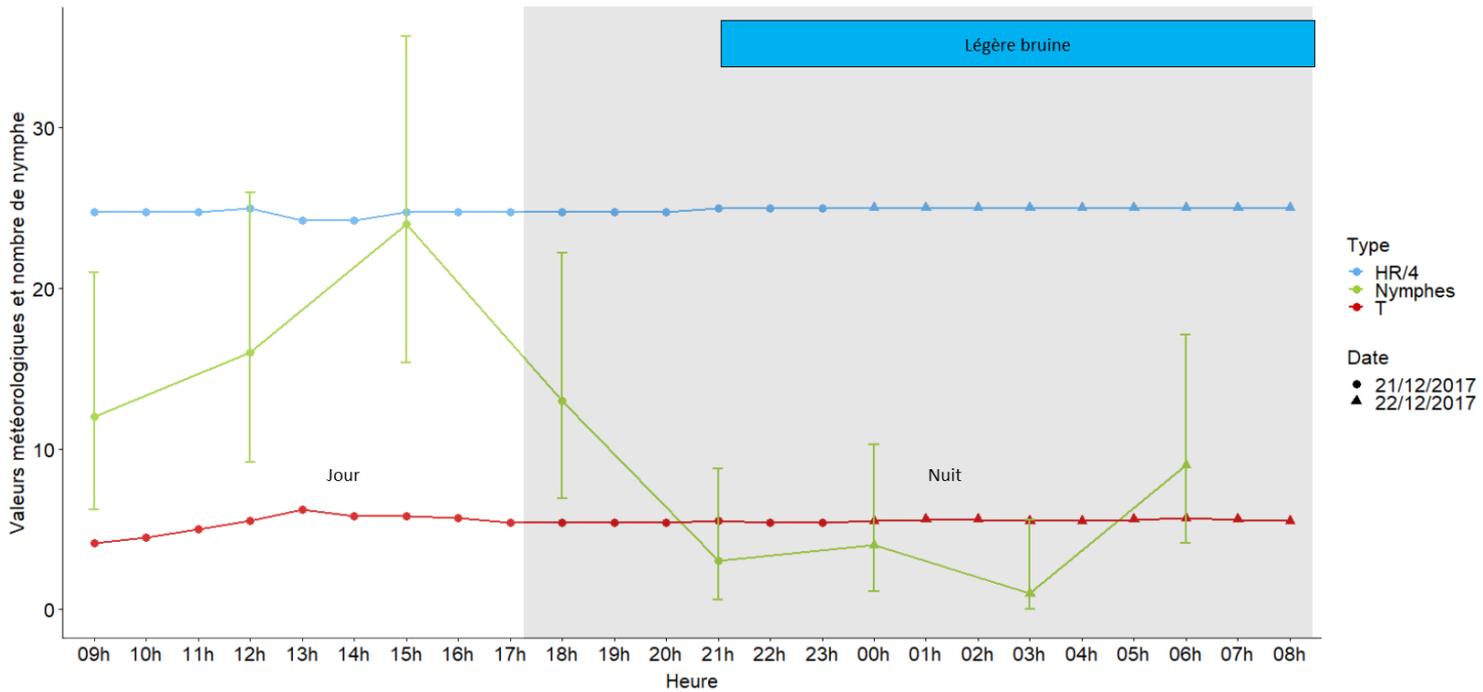


Figure 14 : Nombre de nymphes sur 100m² (en vert) collectées pendant la deuxième session d'hiver (le 21 et 22 décembre 2017) conjointement à la température T (°C) en rouge et à l'humidité relative HR/4 (%) en bleu. Attention : les valeurs d'humidité relative ont été divisées par 4 pour un souci d'échelle et de lisibilité du graphique.

Pour la première session de collecte de printemps représentée sur la Figure 15, l'humidité relative était supérieure à 75% et la température était comprise entre 12°C et 24°C. Nous pouvons voir une diminution de l'activité des nymphes entre 8h et 15h puis un pic d'activité à 18h. La température augmente et l'humidité relative diminue légèrement entre 9h et 17h. À l'inverse, lors du pic à 18h, nous pouvons noter que l'humidité relative avait nettement augmentée et la température légèrement diminuée. À 21h, il y eut un orage à partir duquel l'activité a très nettement chuté. Bien que l'humidité relative ait été plus favorable, l'activité n'a pas augmenté ensuite.

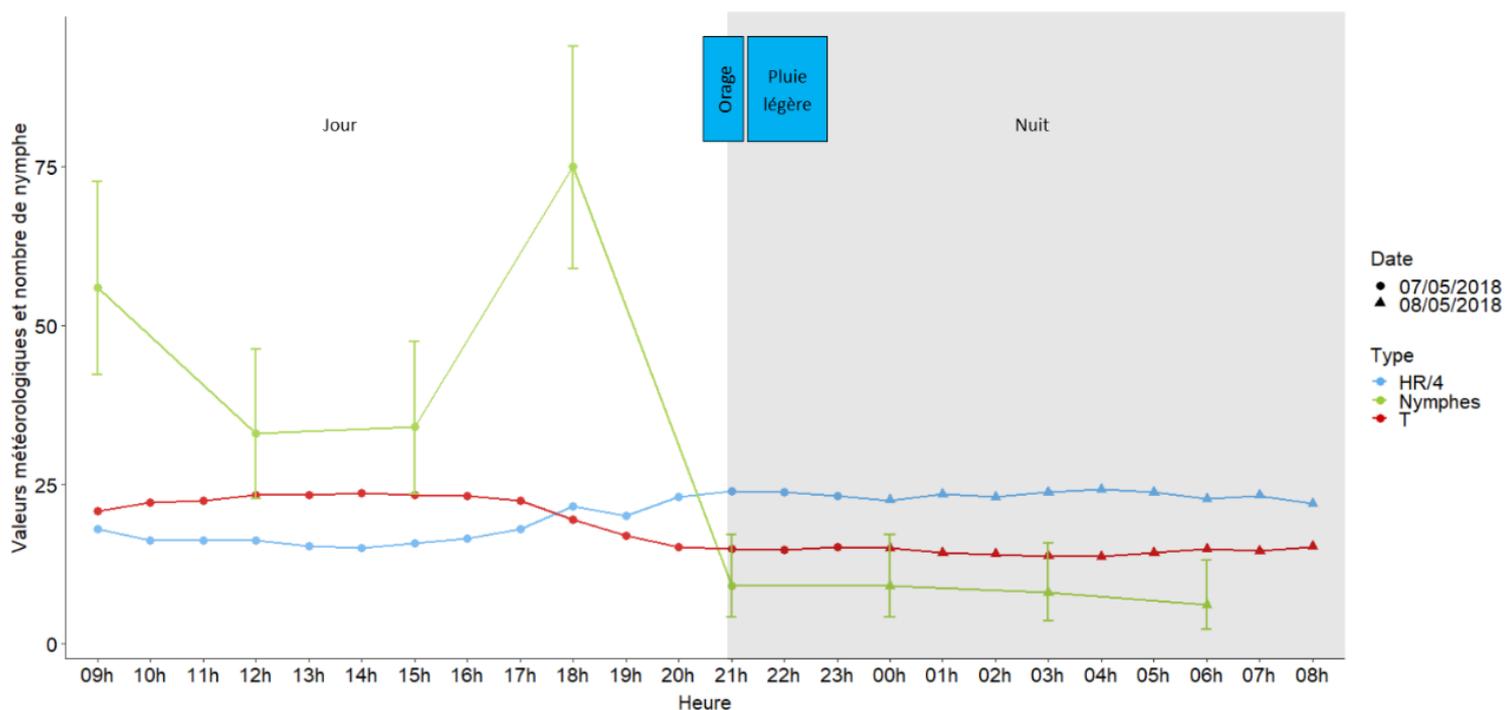


Figure 15 : Nombre de nymphes sur 100m² en vert collectées pendant la première session de printemps (le 7 et 8 mai 2018) conjointement à la température T (°C) en rouge et à l'humidité relative HR/4 (%) en bleu. Attention : les valeurs d'humidité relative ont été divisées par 4 pour un souci d'échelle et de lisibilité du graphique.

En ce qui concerne la deuxième session de collecte de printemps, l'humidité relative a été supérieure à 75% et la température était comprise entre 10°C et 17°C. Nous pouvons voir sur la Figure 16 une diminution de l'activité jusqu'à 15h puis un pic à 18h. De plus, de 12h à 15h, nous pouvons observer une légère augmentation de la température associée à une légère diminution de l'humidité relative. À partir de 15h, l'humidité relative augmente jusqu'à 3h. L'activité des nymphes diminue à partir de 3h, moment où la température, qui était restée stable tout au long de la nuit, diminue nettement. À partir de 6h, la température réaugmente conjointement à l'activité des nymphes.

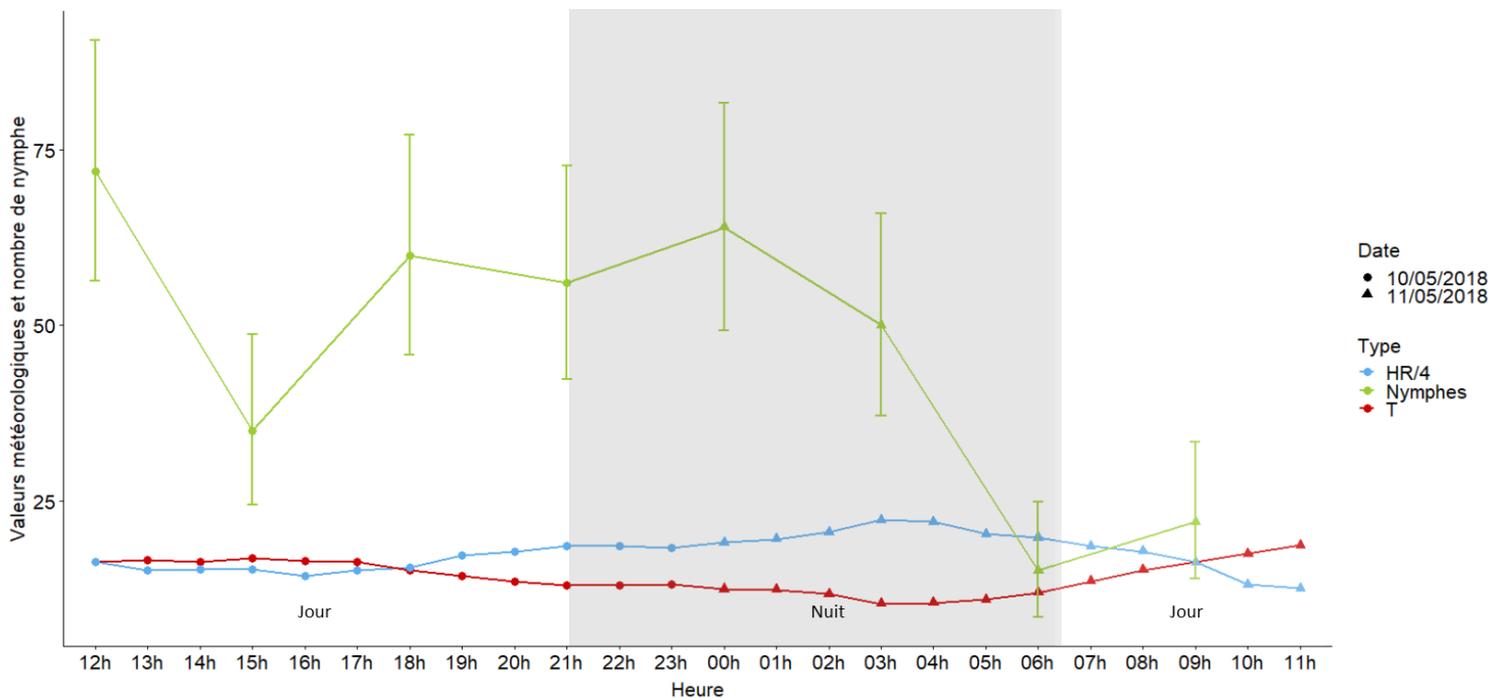


Figure 16 : Nombre de nymphes sur 100m² en vert collectées pendant la deuxième session de printemps (le 10 et 11 mai 2018) conjointement à la température T (°C) en rouge et à l'humidité relative HR/4 (%) en bleu. Attention : les valeurs d'humidité relative ont été divisées par 4 pour un souci d'échelle et de lisibilité du graphique.

Pendant la première session d'été, la température était comprise entre 20°C et 28°C. L'humidité relative était supérieure à 80%. Sur la Figure 17, nous pouvons observer une diminution de l'activité de nymphes de 6h à 15h avec une augmentation de la température ainsi qu'une diminution de l'humidité relative. Nous pouvons voir un pic du nombre de tiques à l'affût à 18h alors que l'humidité relative et la température sont semblables à celles de 12h. Enfin, l'activité des tiques diminue progressivement tout au long de la nuit.

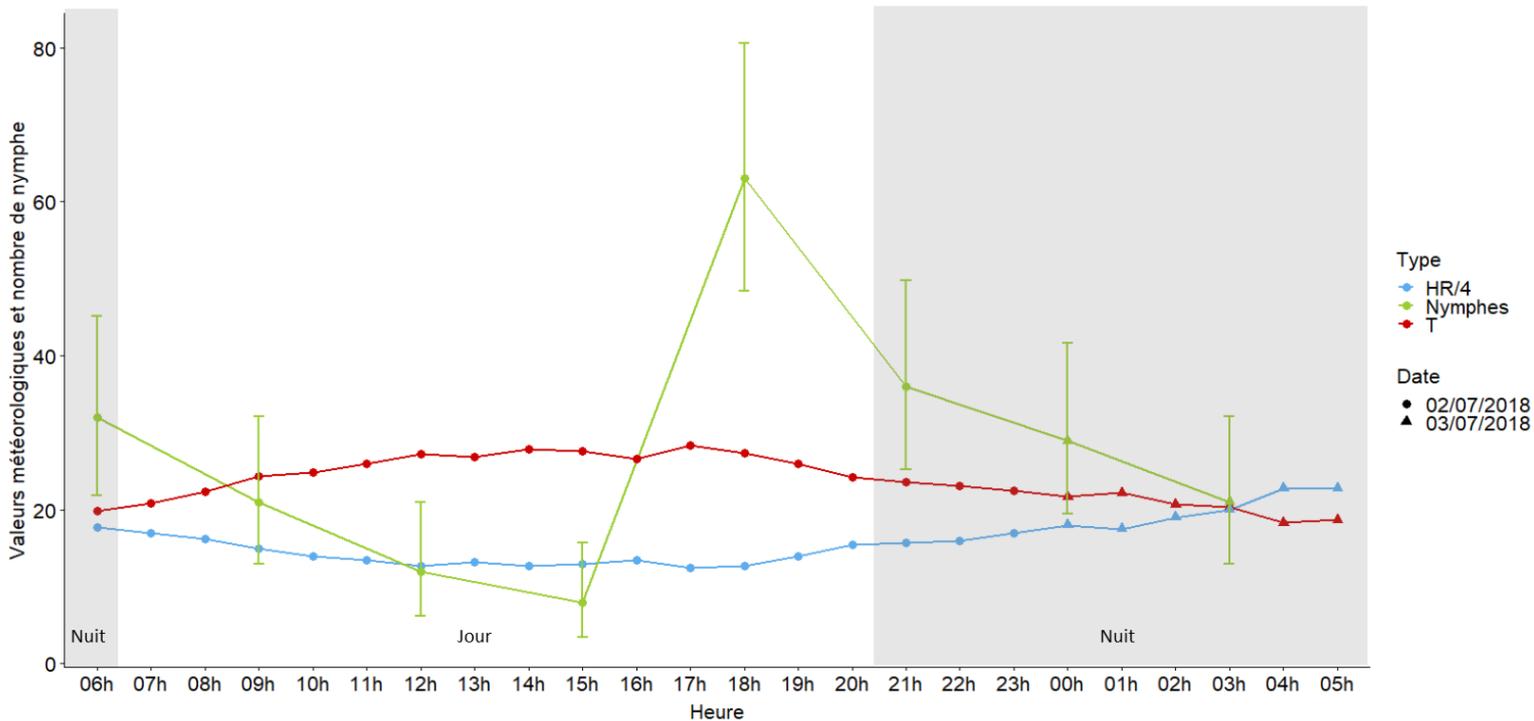


Figure 17 : Nombre de nymphes sur 100m² en vert collectées pendant la première session d'été (le 2 et 3 juillet 2018) conjointement à la température T (°C) en rouge et à l'humidité relative HR/4 (%) en bleu. Attention : les valeurs d'humidité relative ont été divisées par 4 pour un souci d'échelle et de lisibilité du graphique.

Pour finir, durant la deuxième session de collecte d'été, l'humidité relative était inférieure à 60% jusqu'à 18h puis supérieure à 80% (Cf. Figure 18). La température était entre 25 °C et 30°C avant 18h puis entre 15 et 17°C. L'activité des nymphes diminue dans un premier temps avec l'humidité relative de 12h à 15h. Nous notons une augmentation de l'activité à 18h conjointement à l'augmentation de l'humidité relative. À partir de 21h, nous pouvons observer une activité nulle des tiques correspondant à un épisode pluvieux associé à une forte augmentation de l'humidité relative et une forte diminution de la température. À la suite de la pluie, l'activité n'a augmenté qu'à partir de 6h avec une augmentation de la température et le lever du jour.

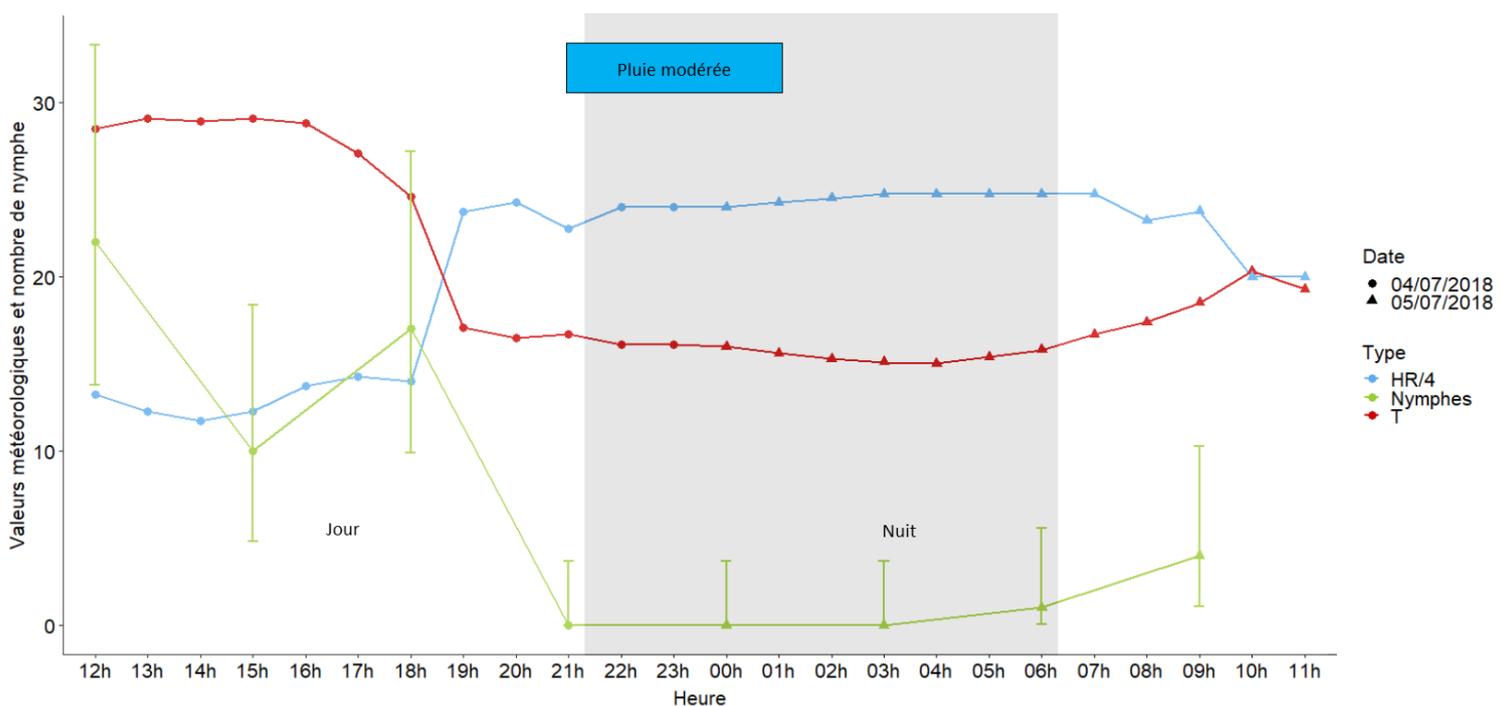


Figure 18 : Nombre de nymphes sur 100m² en vert collectées pendant la deuxième session d'été (le 4 et 5 juillet 2018) conjointement à la température T (°C) en rouge et à l'humidité relative HR/4 (%) en bleu. Attention : les valeurs d'humidité relative ont été divisées par 4 pour un souci d'échelle et de lisibilité du graphique.

Pour chaque collecte, les conditions météorologiques telles que la présence de nuages, de vent ou bien les épisodes pluvieux ont été relevées. L'état du sol a également été évalué, le sol pouvant être sec, gelé ou mouillé. Nous pouvons être tentés de supprimer cette dernière catégorie, par similitude avec les épisodes de pluie. Or le sol reste mouillé pendant plusieurs heures après un tel épisode. De plus, le sol peut être mouillé suite à de la condensation. Même lorsque le drap était mouillé, nous avons capturé des nymphes sur les différents transects. À l'aide de ces différentes variables qualitatives (présence de nuage, sol mouillé, présence de pluie), nous avons pu effectuer des tests de Wilcoxon afin de savoir si ces variables avaient une

influence ou non sur l'activité des tiques. Les tests ont été effectués sur l'ensemble des trois saisons et non chaque saison séparément par manque de données et de puissance du test. Le test était non significatif pour les variables « nuages » et « vent » avec des p-values de 0.54 et 0.08 respectivement. En ce qui concerne les variables « pluie » et « sol mouillé », nous avons eu des p-values de 0.004 et $2.85.10^{-6}$ respectivement.

La Figure 19 représente le nombre de nymphes en fonction de la température au printemps ainsi que l'état du sol pouvant être mouillé ou sec. Durant la première session, il y a eu un épisode de pluie, correspondant au groupe de points bleus entourés par le cercle rouge. Durant la deuxième session, de la condensation s'était formée durant la nuit sur l'ensemble de la végétation. Ces points bleus sont indiqués par les flèches rouges. Nous pouvons observer une nette différence du nombre de nymphes à l'affût entre les deux conditions. Lorsque le terrain est mouillé à cause de pluie, l'effet sur la mise à l'affût des tiques semble majeur avec une forte diminution de celles-ci alors qu'il semble être mineur lorsqu'il y a de la condensation. Cet effet n'a pas pu être étudié plus en détail, car il n'a été rencontré uniquement au printemps.

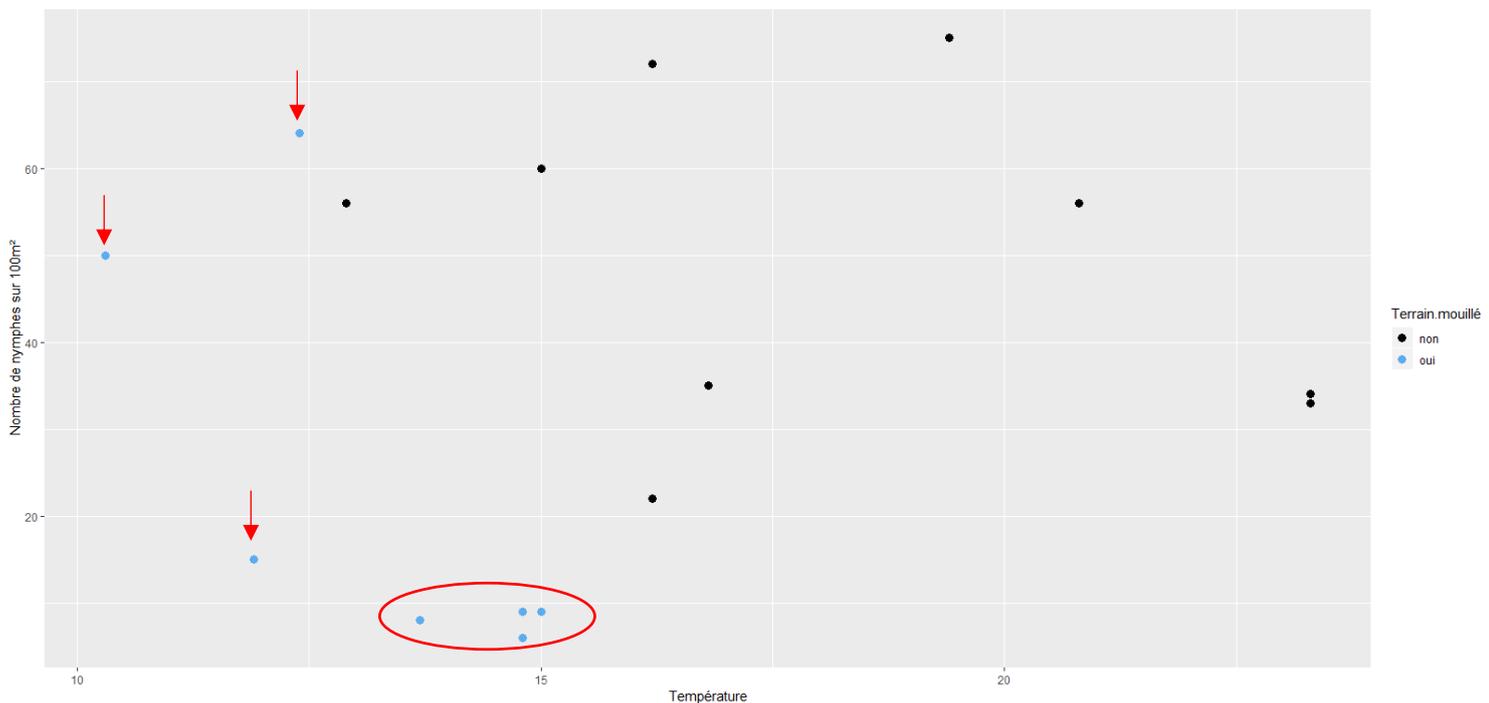


Figure 19 : Nombre de nymphes sur 100m² en fonction de la température au printemps. Les points sont bleus lorsque le terrain était mouillé. Le cercle rouge correspond aux points à la suite de l'épisode de pluie. Les flèches rouges correspondent aux points liés à de la condensation.

2. Activité nycthémerale des chevreuils

Nous allons tout d'abord comparer les activités des chevreuils sur les hivers de 2016 et 2017 afin de vérifier qu'il n'y a pas de différence des rythmes d'activité d'une année sur l'autre, ce qui étayera notre approximation de l'activité des chevreuils au printemps et été 2018 par celle des mêmes chevreuils au printemps et été 2016. Ensuite, nous verrons dans le détail les activités des chevreuils sur les trois saisons étudiées. Comme nous l'avons déjà mentionné précédemment, l'activité des chevreuils a été évaluée en calculant la VeDBA (Cf. I. 3.).

a. Comparaison des deux périodes hivernales de 2016 et 2017

Sur la Figure 20, nous pouvons voir la moyenne par jour et par chevreuil de la VeDBA horaire des six chevreuils pour les périodes du 11 au 29 décembre 2016 et 2017. Nous pouvons constater que les deux profils ont des tendances similaires. En effet, nous pouvons noter un léger pic d'activité à 1h suivi d'une baisse d'activité jusqu'à 5-6h du matin. Puis, nous voyons plusieurs pics à 8h, 12h, 16h et 21h entrecoupés de baisse d'activité. Même si les deux profils ne sont pas rigoureusement identiques, nous pouvons voir que les pics d'activité sont présents aux mêmes heures. Ainsi, nous pouvons faire l'hypothèse que l'activité est équivalente d'une année sur l'autre ce qui nous permet d'utiliser les données relevées en 2016 pour les périodes de printemps et d'été.

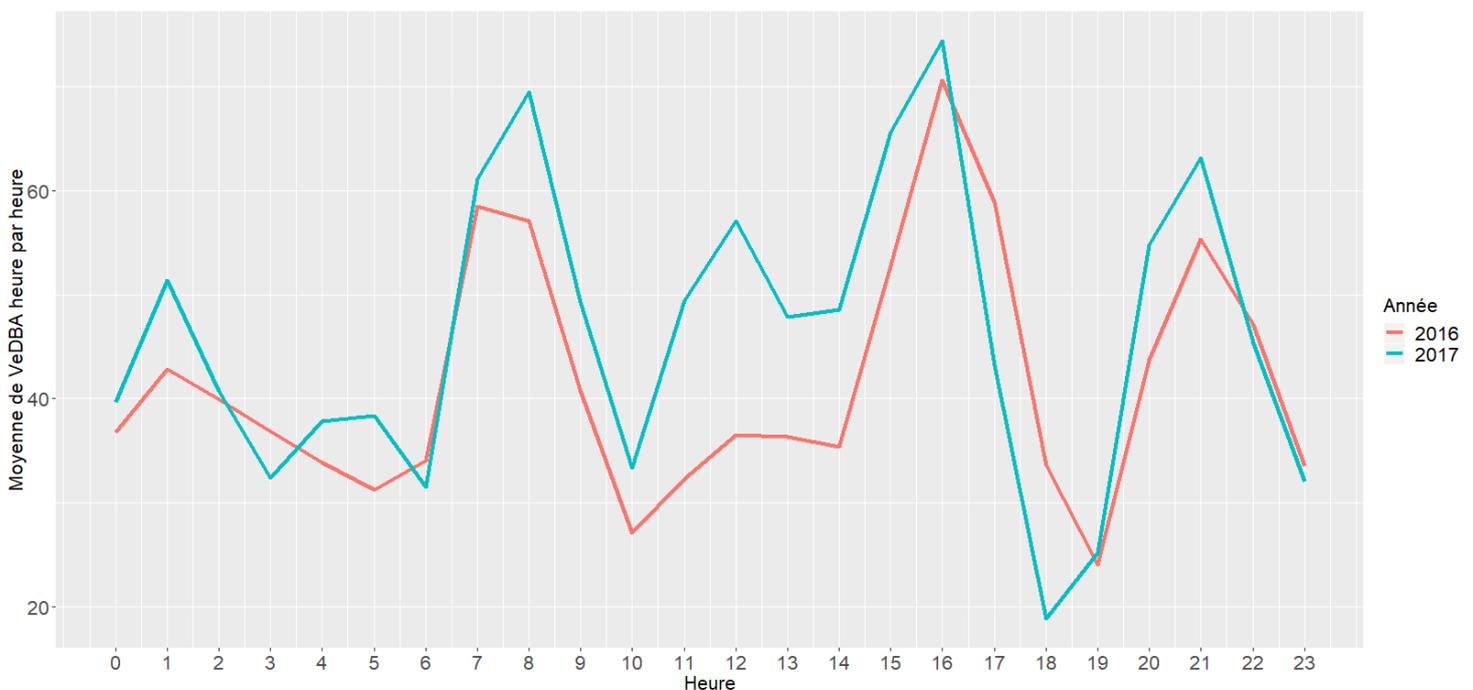


Figure 20 : Moyenne de la VeDBA du 11 au 29 décembre pour les années 2016 et 2017 pour l'ensemble des six chevreuils

Les faibles différences observées peuvent être simplement liées aux conditions météorologiques. En effet, comme le montrent les Figures 21 et 22, bien que la température et l'humidité relative suivent les mêmes variations au cours de la journée, il semble que l'hiver 2017 était plus froid et moins sec que l'hiver 2016.

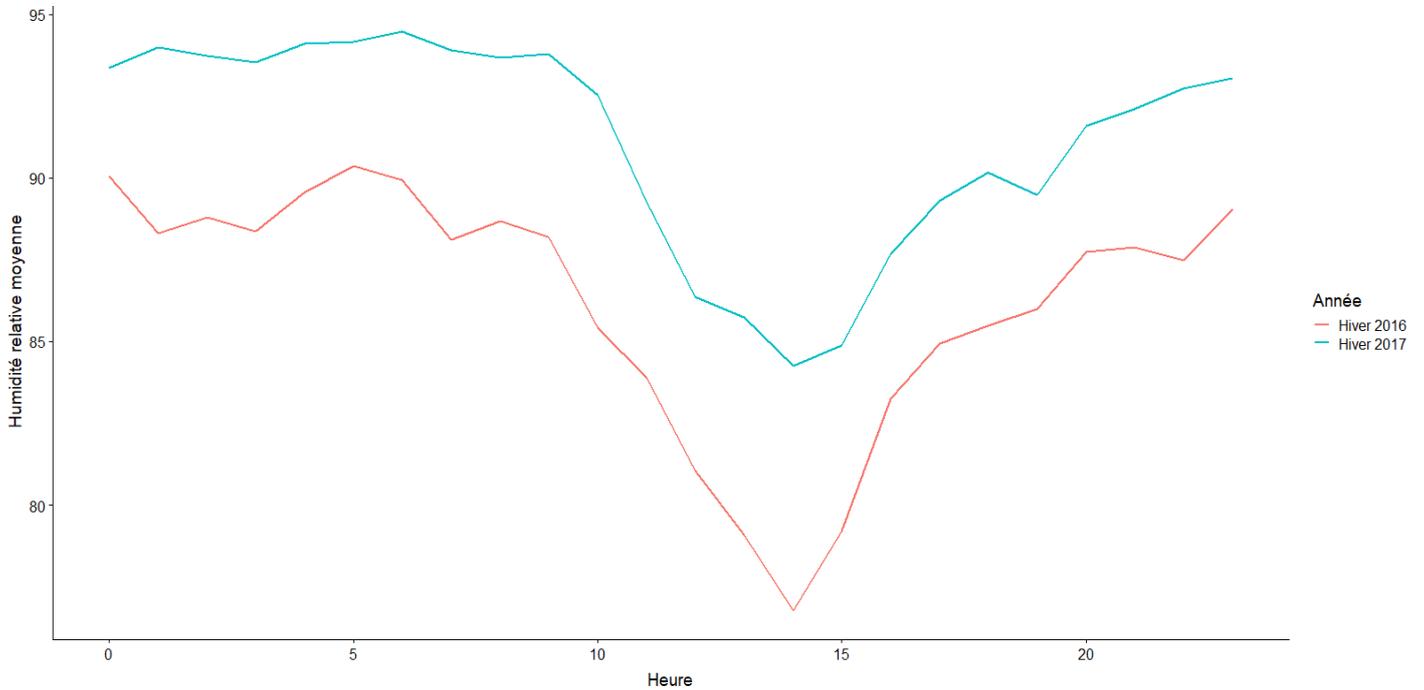


Figure 21 : Moyenne horaire d'humidité relative pour les périodes du 11 au 29 décembre 2016 (rouge) et 2017 (bleu).

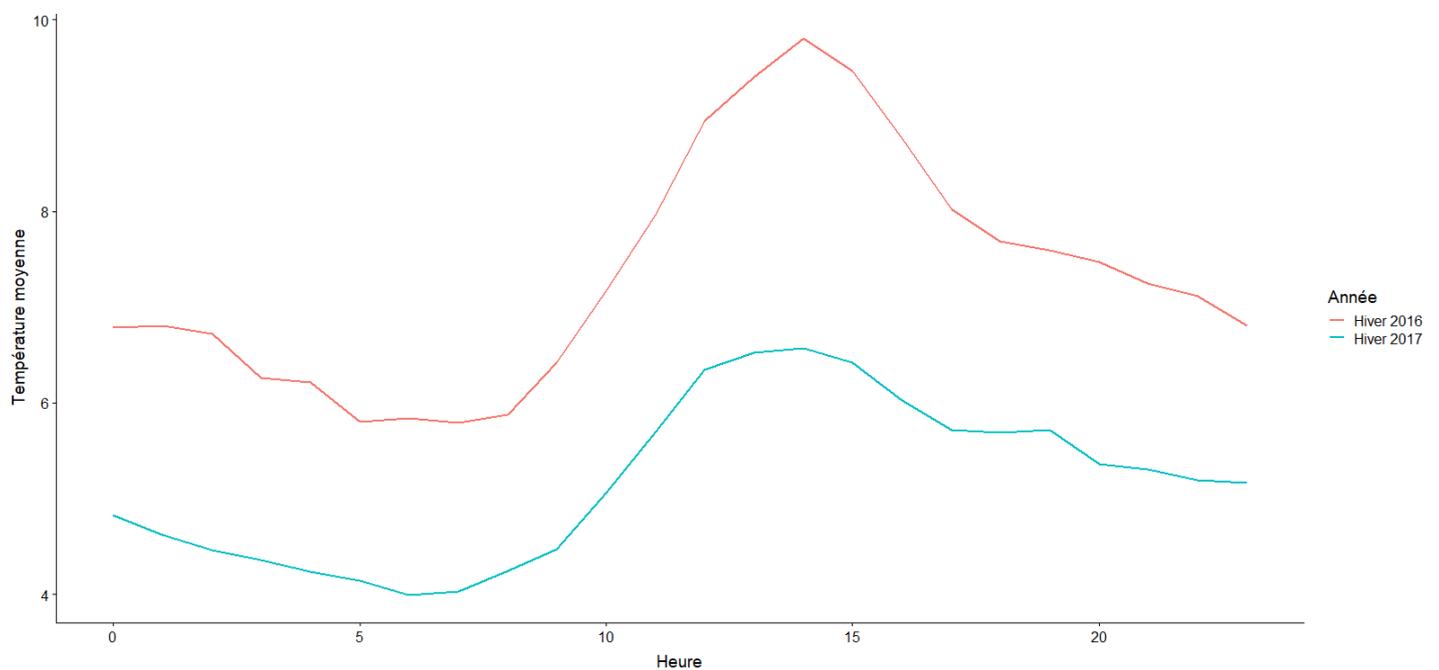


Figure 22 : Moyenne horaire de température pour les périodes du 11 au 29 décembre 2016 (rouge) et 2017 (bleu).

b. Profils d'activité en hiver

La Figure 23 représente les moyennes par jour de la VeDBA horaire des six chevreuils, notés C1 à C6, de façon individuelle pour l'ensemble de la période (du 11 décembre au 29 décembre 2017). Nous pouvons voir qu'il y a une variation d'activité entre les six chevreuils, mais que les tendances sont similaires. En effet, sur l'ensemble des six chevreuils des pics d'activité sont présents à 1h, à 8h, à 12h, à 16h et à 21h. Un pic d'activité est à noter à 4h pour le chevreuil numéro 3. Ces profils d'activité semblables nous permettent d'utiliser la moyenne des six chevreuils comme patron d'activité quotidien pour l'hiver (Cf. Figure 24).

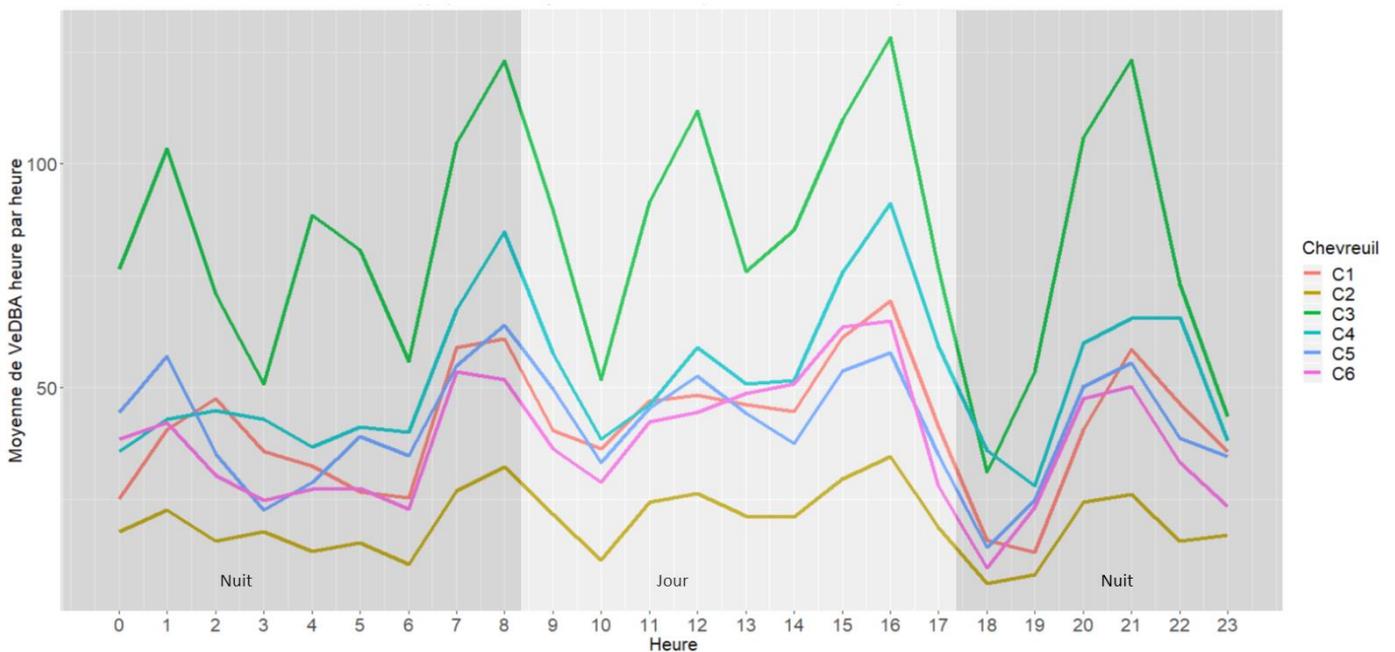


Figure 24 : Moyenne horaire de VeDBA du 11 au 29 décembre 2017 pour les six chevreuils individuellement

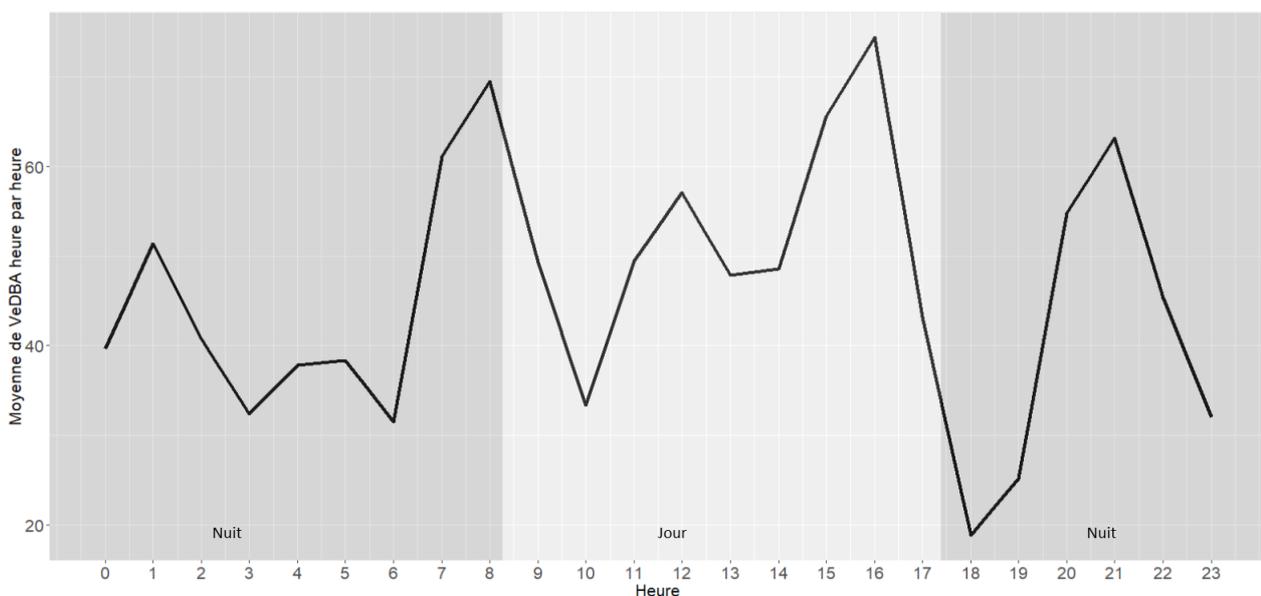


Figure 23 : Moyenne horaire de VeDBA du 11 au 29 décembre 2017 pour l'ensemble des six chevreuils

c. Profil d'activité au printemps

La Figure 25 représente les moyennes par jour de la VeDBA horaire des six chevreuils individuellement sur l'ensemble de la période de printemps, du 30 avril au 18 mai 2016. Nous pouvons voir que les chevreuils n'ont pas le même niveau d'activité absolu, mais qu'une fois encore les tendances d'évolution au cours de la journée sont similaires. En effet, il y a deux pics majeurs d'activité au cours de la journée : un premier entre 4 et 5h et un second entre 18 et 19h. Entre ces deux pics et durant la nuit, l'activité est en revanche diminuée. Enfin, un pic secondaire moins important à 22h est présent pour les chevreuils 3, 4 et 6. Comme les profils des six chevreuils suivent les mêmes tendances, nous avons pu faire la moyenne des six chevreuils sur l'ensemble de la période et ainsi obtenir le patron d'activité quotidien pour le printemps (Cf. Figure 26).

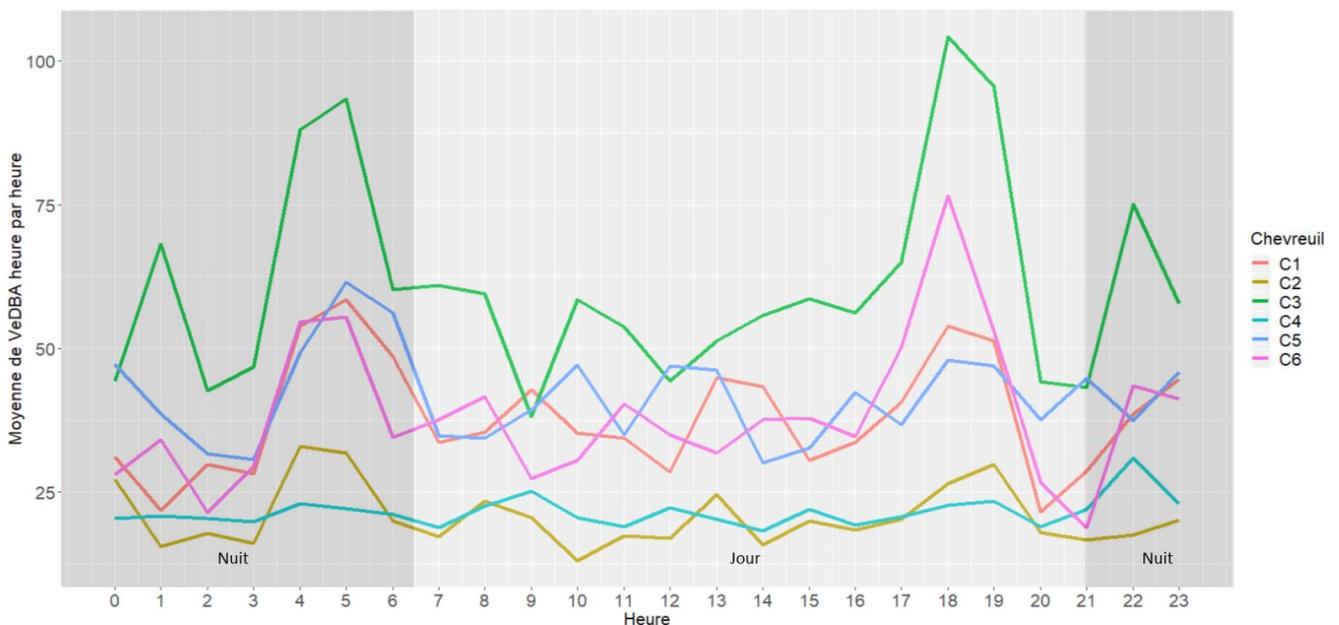


Figure 25 : Moyenne horaire de VeDBA du 30 avril au 18 mai 2016 pour les six chevreuils individuellement

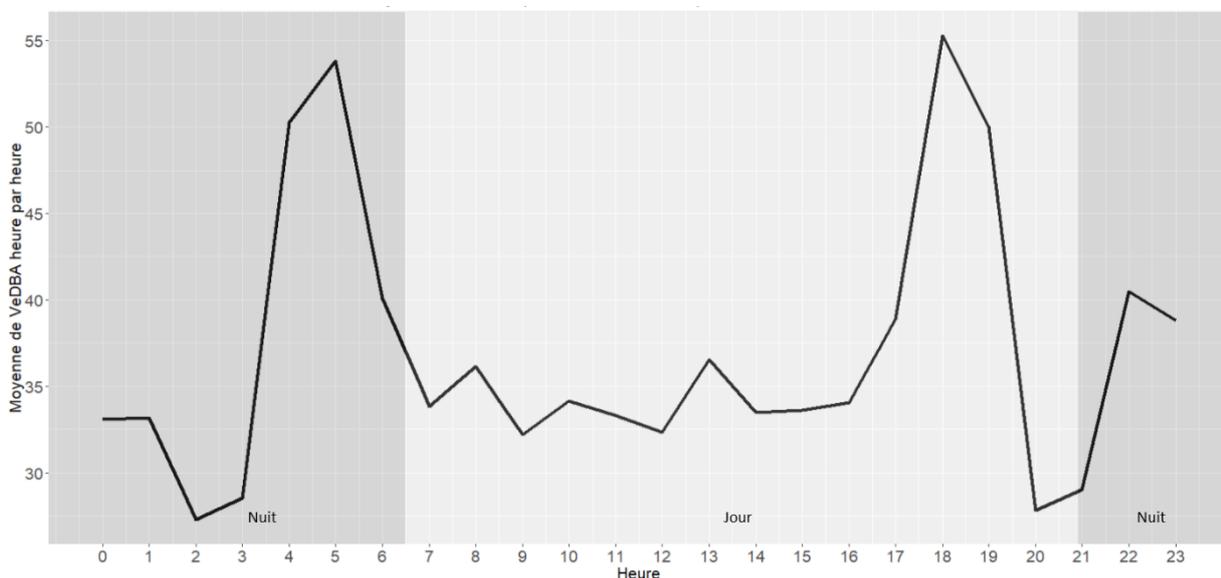


Figure 26: Moyenne horaire de VeDBA du 30 avril au 18 mai 2016 pour l'ensemble des six chevreuils

d. Profil d'activité en été

Enfin, pour la période d'été du 25 juin au 13 juillet 2016 les moyennes par jour de la VeDBA horaire des six chevreuils individuellement sont représentées sur la Figure 27. Nous pouvons observer deux pics majeurs : le premier a lieu entre 4 et 5h du matin, et le second entre 18 et 20h. Entre ces deux pics, l'activité est basse. À l'inverse, durant la nuit, l'activité peut être considérée comme moyenne. Un pic secondaire est observé entre 23h et 0h. De nouveau, même s'il y a des différences de niveau d'activité entre les chevreuils, nous pouvons voir que les tendances sont similaires. Cela nous a permis d'obtenir le patron d'activité quotidien en été en calculant la moyenne des six chevreuils (Cf. Figure 28).

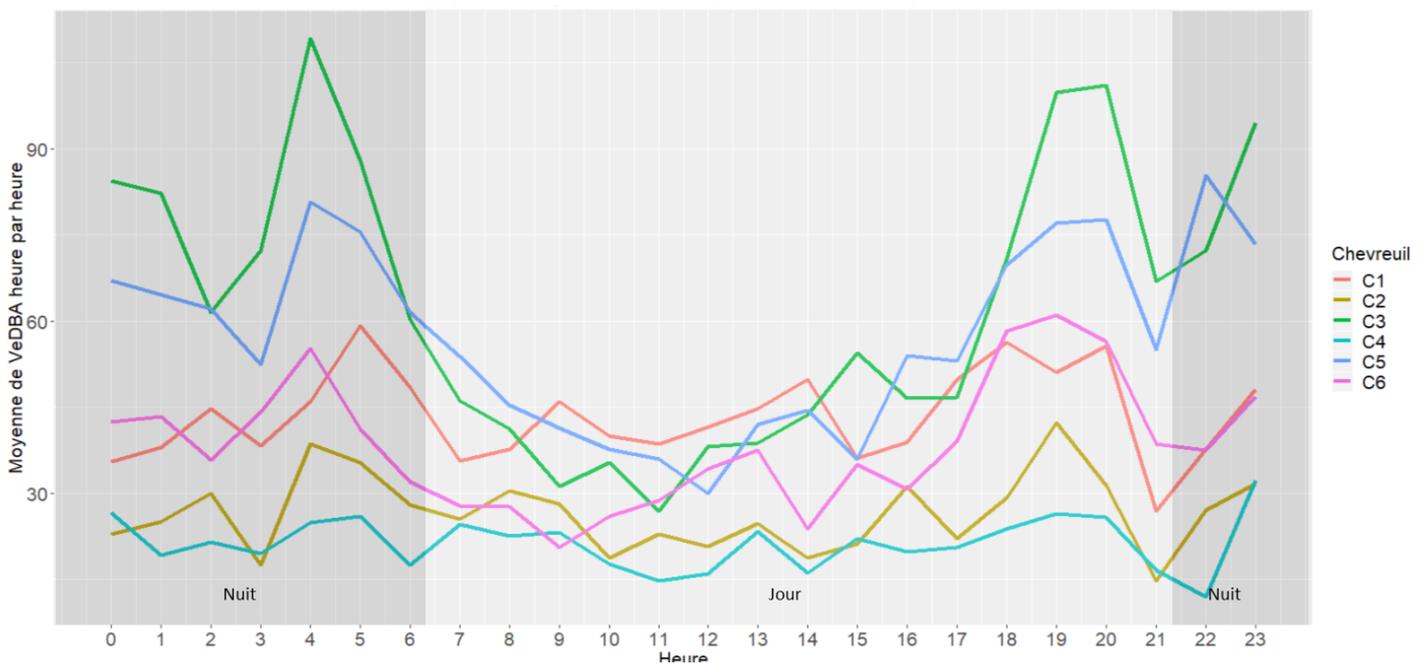


Figure 27: Moyenne horaire de VeDBA du 25 juin au 13 juillet 2016 pour les six chevreuils individuellement.

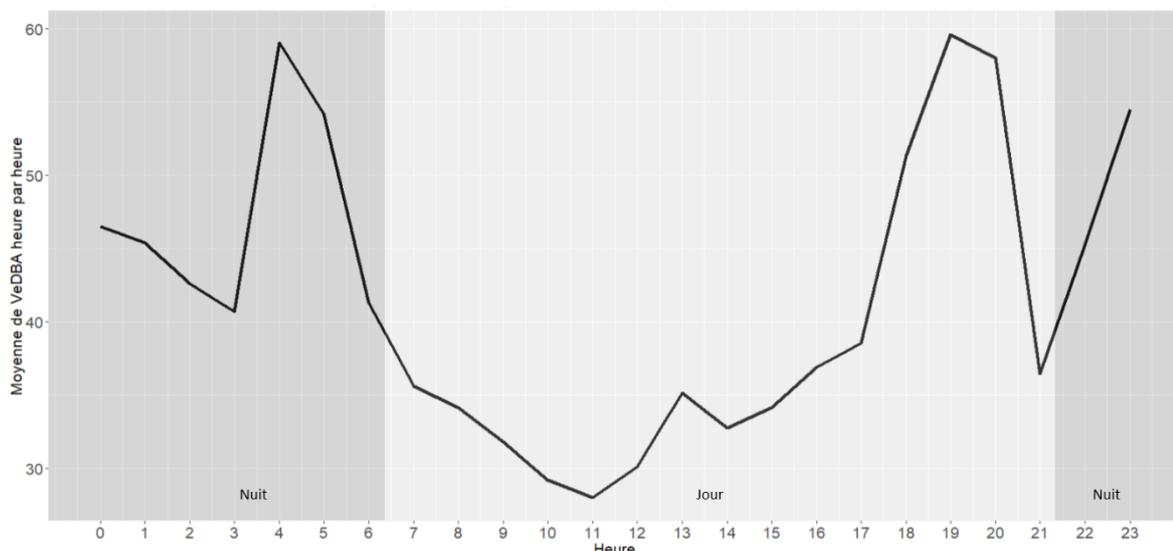


Figure 28 : Moyenne horaire de VeDBA du 25 juin au 13 juillet 2016 pour l'ensemble des six chevreuils

e. Profil d'activité sur l'ensemble des trois saisons étudiées

La Figure 29 montre la moyenne par jour et par chevreuil de la VeDBA horaire de l'ensemble des six chevreuils. Nous pouvons voir qu'il existe deux grands pics d'activité pour chaque saison et que ces pics sont proches du levé et du coucher du soleil. Plus précisément, le premier pic intervient avant l'aube, et le deuxième avant le coucher du soleil. De plus, nous pouvons remarquer qu'ils sont plus importants en hiver qu'en été ou au printemps.

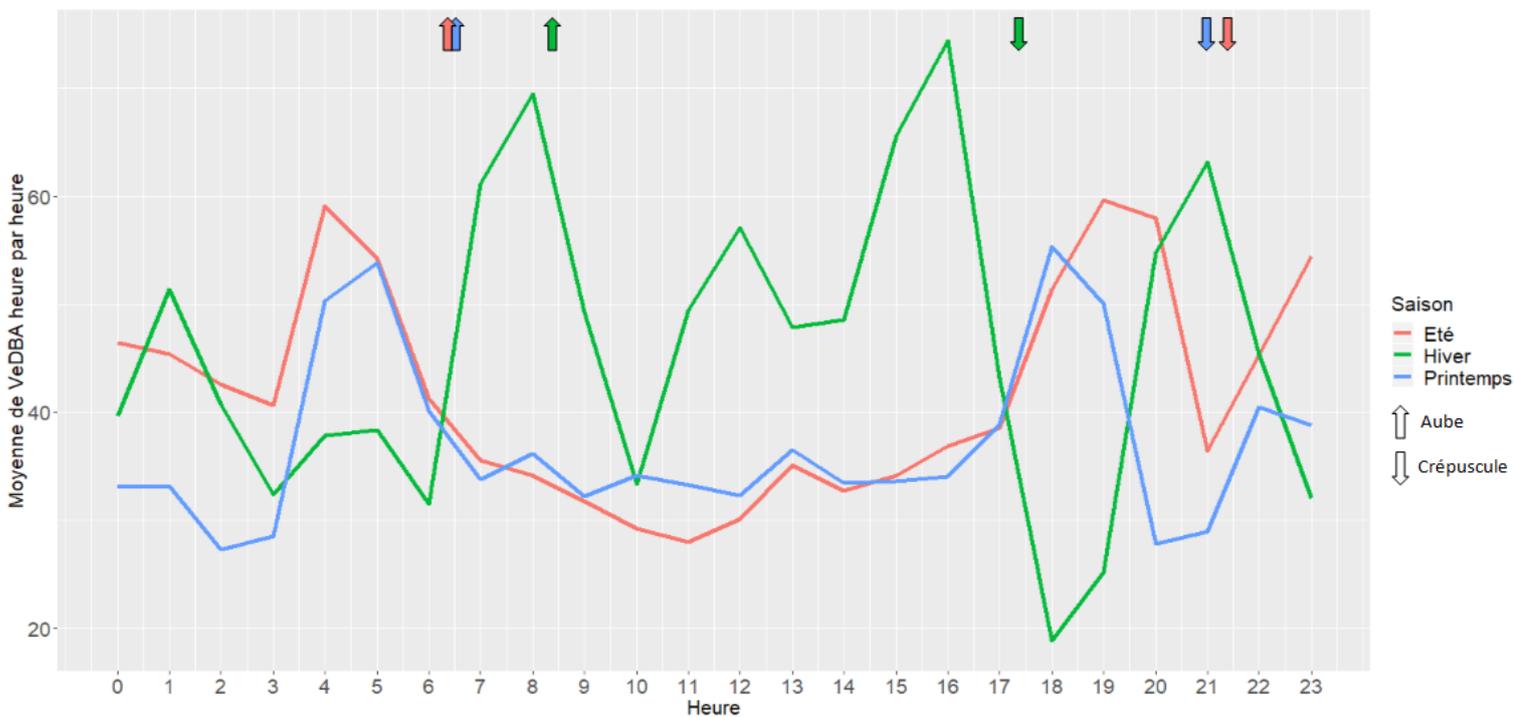


Figure 29 : Moyenne de VeDBA horaire pour l'hiver (en vert, du 11 au 29 décembre 2017), le printemps (en bleu, du 30 avril au 18 mai 2016) et l'été (en rouge, du 25 juin au 13 juillet 2016). Les flèches pointant vers le haut signent le lever du soleil, celles vers le bas, le coucher du soleil.

3. Représentations des activités d'*Ixodes ricinus* et des chevreuils simultanément

Nous allons tout d'abord voir la représentation de l'activité d'*Ixodes ricinus* et des chevreuils pour les collectes d'hiver, puis de printemps et enfin d'été. Notre hypothèse est que l'activité des chevreuils a une influence sur la mise à l'affût des tiques et que ces deux activités sont synchronisées.

a. Représentation de l'activité d'*Ixodes ricinus* et des chevreuils simultanément pour la période hivernale

Sur la Figure 30, nous avons représenté d'une part les données météorologiques, que sont la température et l'humidité relative durant la session de 24h, et d'autre part les activités des chevreuils et des tiques. L'activité des chevreuils correspond à la moyenne horaire de la VeDBA du 11 décembre au 29 décembre 2017 de l'ensemble des six chevreuils. L'activité des tiques correspond au nombre de nymphes à l'affût sur 100m² uniquement sur la première session de collecte. En effet, la deuxième session a été perturbée par un épisode de pluie qui influe grandement sur la mise à l'affût des tiques. Nous avons donc décidé de ne prendre en compte que la première session de collecte. Nous pouvons voir que les deux activités ne sont apparemment pas synchronisées. En effet, les pics d'activités des chevreuils précédemment décrits ne correspondent pas à des pics de mis à l'affût des nymphes. Il y a une augmentation de l'activité des tiques au cours de la journée avec l'augmentation de la température, mais le pic d'activité des nymphes à 18h correspond au moment de la plus faible activité des chevreuils.

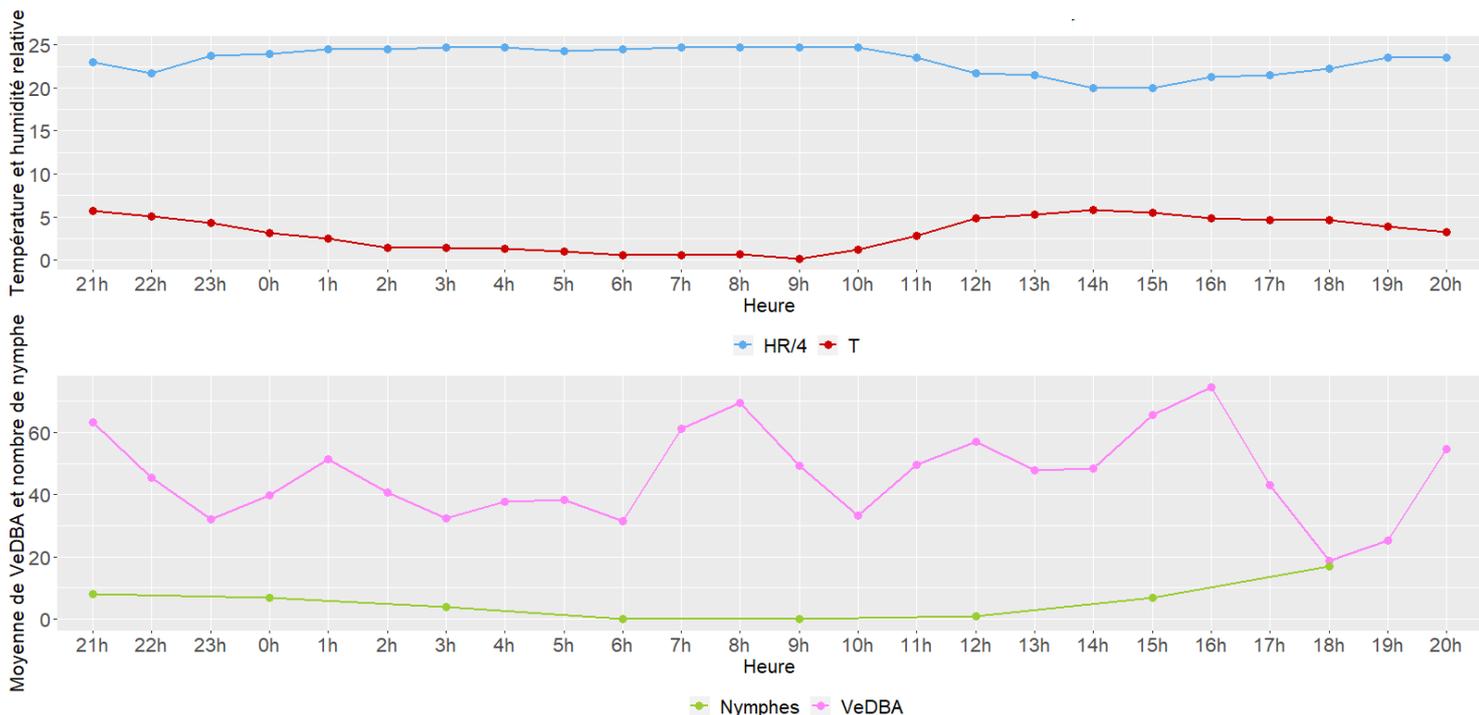


Figure 30 : Moyenne horaire de la VeDBA des six chevreuils sur la période du 11 au 29 décembre 2017 (en bas). Nombre de nymphes à l'affût sur 100m² (en bas), température T (°C) et humidité HR/4 (%) (en haut) le 18 et 19 décembre 2017. Attention, les valeurs d'humidité relative ont été divisées par 4 pour une raison d'échelle et de lisibilité du graphique.

b. Représentation de l'activité d'*Ixodes ricinus* et des chevreuils simultanément pour la période printanière

La Figure 31 représente la moyenne horaire de la VeDBA sur la période du 30 avril au 18 mai 2016 de l'ensemble des six chevreuils. Le nombre de nymphes à l'affût sur 100m², la température et l'humidité relative lors de la deuxième session de collectes de 24h y sont également représentés. En effet, durant la première session de collecte, il y a eu un épisode pluvieux qui nous empêche de la prendre en compte ici. Nous pouvons observer une augmentation de la mise à l'affût des nymphes correspondant à une augmentation d'activité des chevreuils à 18h. De plus, il y a une augmentation de l'activité des tiques au cours de la journée de 6h à 12h avec l'augmentation de la température. Au cours de cette période, l'activité des chevreuils n'est pas très élevée. Au cours de la nuit, l'activité des tiques diminue et est faible au moment du pic d'activité des chevreuils autour de 5h.

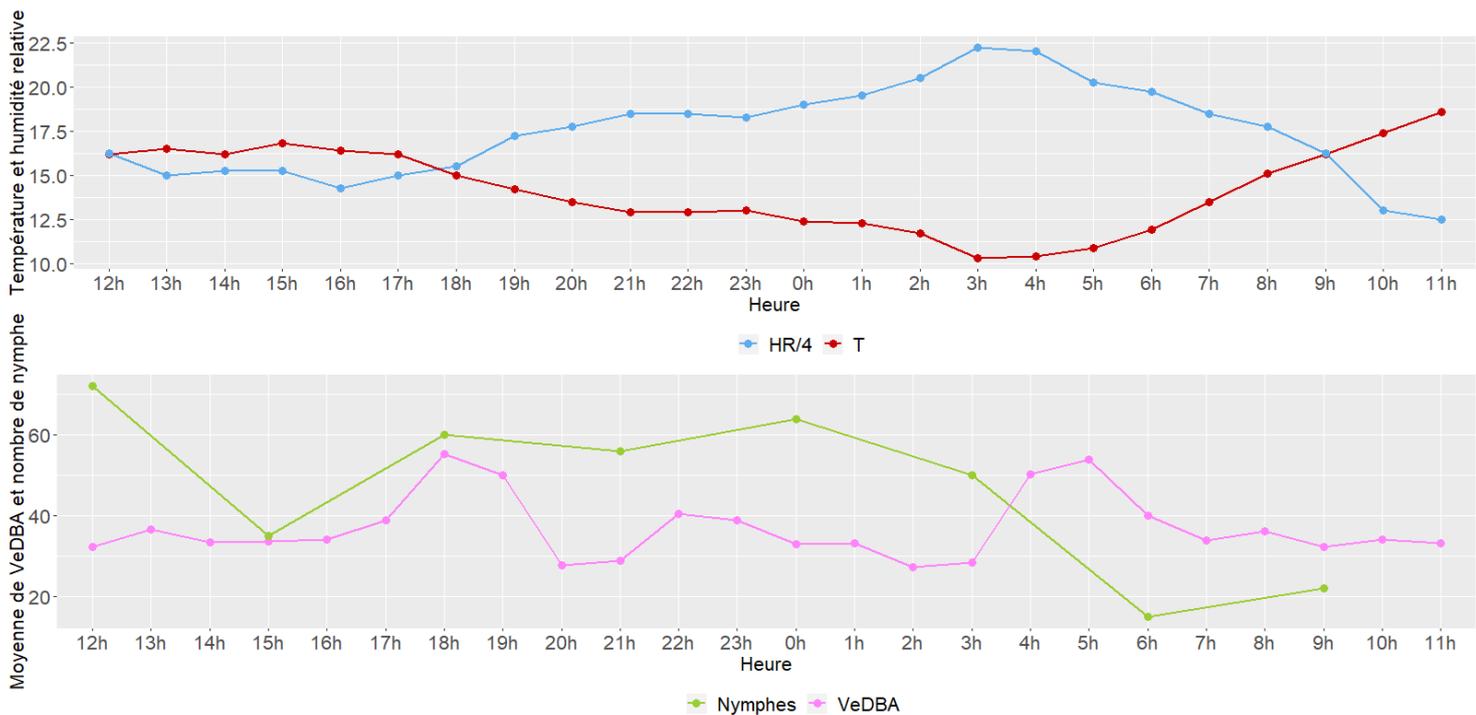


Figure 31 : Moyenne horaire de la VeDBA des six chevreuils sur la période du 30 avril au 18 mai (en bas). Nombre de nymphes à l'affût sur 100m² (en bas), température T (°C) et humidité HR/4 (%) (en haut) le 10 et 11 mai 2018. Attention, les valeurs d'humidité relative ont été divisées par 4 pour une raison d'échelle et de lisibilité du graphique.

c. Représentation de l'activité d'*Ixodes ricinus* et des chevreuils simultanément pour la période estivale

La Figure 32 représente la moyenne horaire de la VeDBA du 25 juin au 13 juillet 2016 de l'ensemble des six chevreuils, ainsi que la température et l'humidité relative durant la première session de collecte. En effet, au cours de la deuxième session de collecte de 24h, il y eut un orage. Pour cette raison, nous n'avons conservé dans la Figure 21 que les données issues de la première session de collecte. Nous pouvons observer une diminution de l'activité des tiques et des chevreuils au cours de la journée, notamment lors de l'augmentation de la température et de la diminution de l'humidité relative. Le pic d'activité des chevreuils à 19-20h est proche du pic d'activité des nymphes de 18h. De même, le pic d'activité des chevreuils à 4h coïncide avec un léger pic d'activité des nymphes vers 6h.

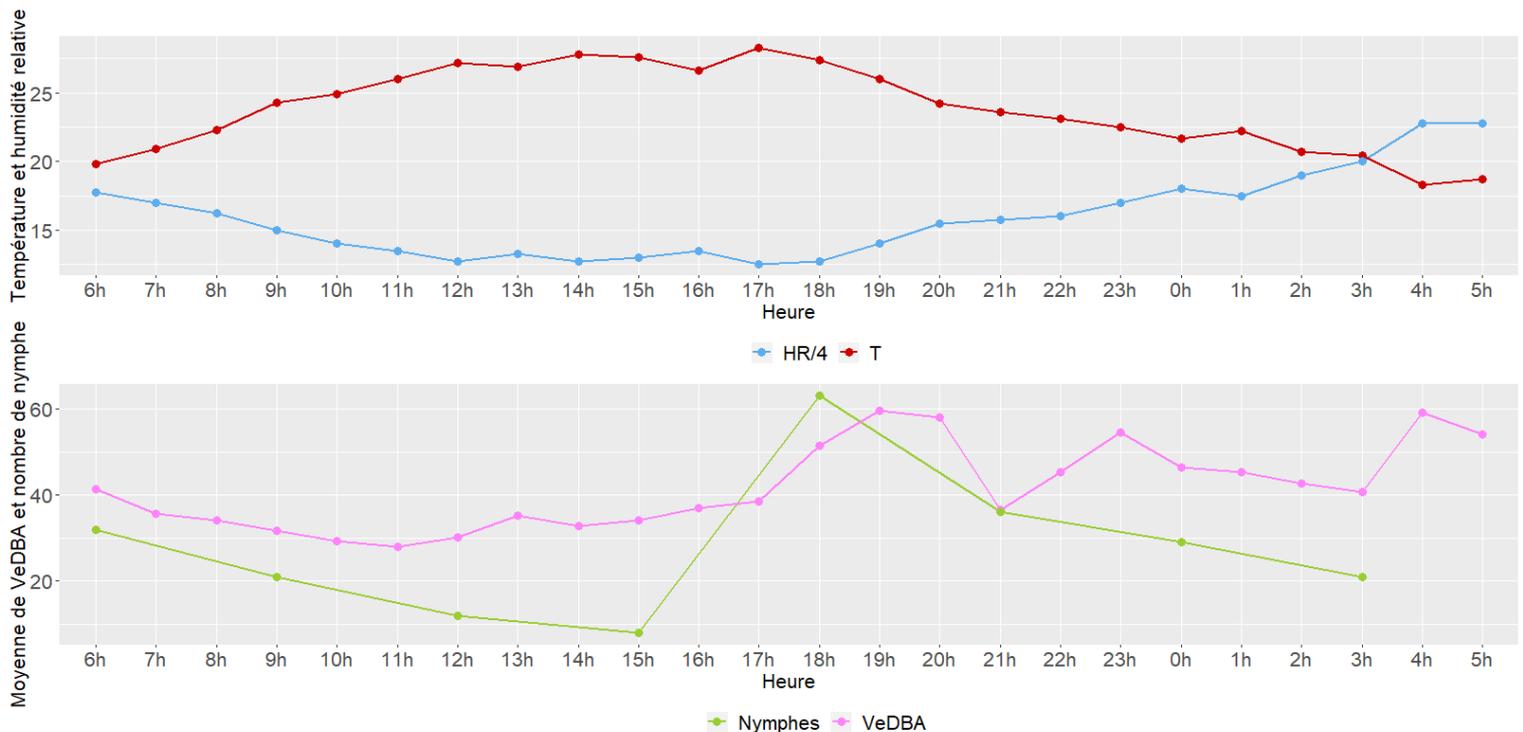


Figure 32 : Moyenne horaire de la VeDBA des six chevreuils sur la période du 25 juin au 13 juillet 2018 (en bas). Nombre de nymphes à l'affût sur 100m² (en bas), température T (°C) et humidité HR/4 (%) (en haut) le 2 et 3 juillet 2018. Attention, les valeurs d'humidité relative ont été divisées par 4 pour une raison d'échelle et de lisibilité du graphique.

4. Modélisation de l'activité d'*Ixodes ricinus* grâce à un modèle multivarié

Nous avons travaillé dans cette partie avec les données de l'ensemble des trois saisons. En effet, le nombre de données par saison est trop faible et ne permet pas d'effectuer un modèle multivarié pour chaque saison. La température et l'humidité relative sont des facteurs explicatifs connus de l'activité d'*Ixodes ricinus*. Or, il s'avère que la température et l'humidité relative sont extrêmement corrélées ($\rho = 0.89$). Nous ne pouvons donc pas intégrer ces deux paramètres en même temps dans le modèle. Le critère d'information d'Akaike (AIC) est un nombre permettant d'évaluer la qualité d'un modèle. Plus ce nombre est petit, plus le modèle étudié est de qualité. Ce nombre permet de sélectionner les paramètres les plus pertinents d'un modèle statistique. Nous avons choisi d'intégrer le paramètre température dont les AIC étaient inférieurs à ceux de l'humidité relative lors des modélisations univariées non détaillées ici. De plus, grâce aux tests de Wilcoxon, nous savons que la pluie et le fait que le terrain soit mouillé sont des facteurs significatifs. Le facteur terrain mouillé étant plus large que le facteur pluie, nous l'avons gardé et intégré dans notre modèle.

Un des objectifs de ce travail étant de voir s'il y a une influence de l'activité des chevreuils sur l'activité des tiques, nous avons également intégré la variable VeDBA dans le modèle. Cependant, la p-value n'était pas significative (0.40) et l'AIC avait augmenté à 366. La VeDBA n'est donc pas un paramètre explicatif pouvant être intégré dans notre modèle.

Le modèle correspondant est :

$$\begin{aligned} \log(\text{nombre de tiques}) \\ = 0.40 + 0.42 \times T - 0.012 \times T^2 + 0.11 \times T \times \text{Terrain} - 0.017 \times T^2 \times \text{Terrain} \\ + \text{terme de surdispersion} \end{aligned}$$

Où T est la température en Celsius, Terrain est une variable dichotomique qui vaut 1 quand le terrain est mouillé et qui vaut 0 quand le terrain est sec.

Les p-values sont de $6.22 \cdot 10^{-10}$ pour la température, de $7.32 \cdot 10^{-8}$ pour la température au carré et de 0.00766 pour l'interaction température au carré et terrain mouillé. L'AIC est de 364. La Figure 33 représente le nombre de nymphes sur 100m² en fonction de la température ainsi que le modèle obtenu.

Nombre de nymphes sur 100 m² en fonction de la température

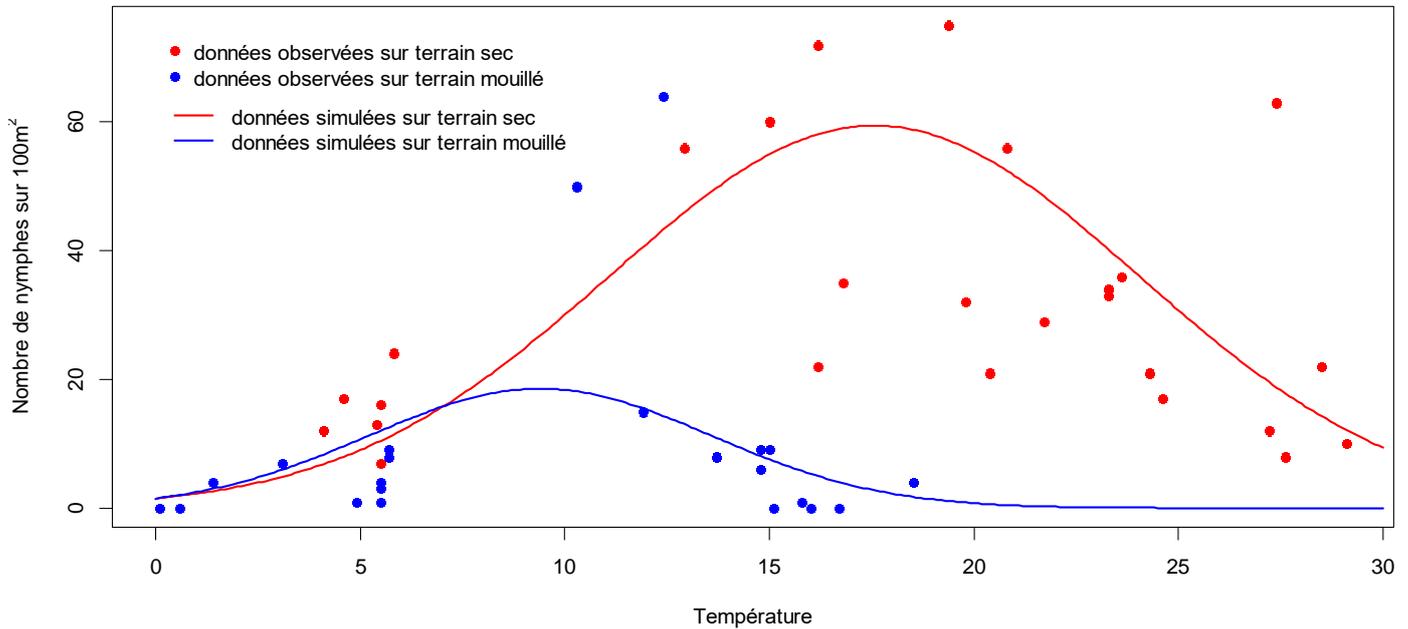


Figure 33 : Nombre de nymphes sur 100m² en fonction de la température pour l'ensemble des trois saisons étudiées. Les points rouges correspondent aux données observées sur terrain sec, les points bleus à celles observées sur terrain mouillé. La courbe rouge correspond aux données simulées sur terrain sec, la courbe bleue aux données simulées sur terrain sec.

III. Discussion

Dans cette partie nous interpréterons les résultats principaux que nous discuterons à la lumière des connaissances de la littérature scientifique et en prenant en compte les limites de notre étude.

1. *Patrons d'activités d'Ixodes ricinus*

En ce qui concerne l'activité annuelle d'*Ixodes ricinus*, un pic d'abondance a été observé au printemps en comparaison avec l'été et l'hiver. Ceci est en totale cohérence avec nos connaissances actuelles sur *Ixodes ricinus* (Kurtenbach et al. 2006; Gilot, Pautou, and Moncada 1975; Gray 1984; Gray et al. 2009; Randolph et al. 2002). De plus, l'activité hivernale, bien que faible, est tout de même présente ce qui est cohérent avec le travail de l'équipe de Dautel (Dautel et al. 2008). Le protocole utilisé ici ne fait intervenir qu'un unique passage du drap lors des collectes. Or, comme nous l'avons vu dans l'introduction, le nombre de passages du drap sur le transect a une influence sur le nombre de tiques capturées. En effet, un passage unique

provoque une dispersion des données alors que des passages répétés permettent une évaluation plus juste du nombre de tiques à l'affût (Bord 2014; Kautzmann 2018). Nous avons choisi ici de ne faire qu'un seul passage afin de ne pas perturber les mesures en modifiant la végétation. Des passages multiples permettraient une évaluation plus fine du nombre de nymphes à l'affût en particulier lorsque ce nombre est faible comme en hiver. Enfin, nous avons effectué ces collectes grâce à six collecteurs différents. Il serait intéressant de vérifier si cela n'introduit pas un biais manipulateur-dépendant.

Durant l'hiver, nous avons pu voir un pic d'activité entre 15h et 18h correspondant aux conditions climatiques les plus favorables. En effet, cela correspond aux heures les plus chaudes de la journée. Le facteur limitant majeur serait donc la température, avec une augmentation de l'activité à partir de 5°C. Au printemps, où les conditions météorologiques sont les plus favorables, nous voyons une activité tout au long du jour. La variation d'activité semble être liée à l'humidité relative qui serait donc le facteur limitant en cette saison. Enfin, en été, nous voyons réapparaître un pic d'activité à 18h. Au cours de la journée, l'activité est diminuée durant les heures les plus chaudes qui sont moins favorables aux tiques. Pour l'ensemble des saisons étudiées, il est important de noter que l'activité durant la nuit, même si elle est diminuée est non nulle. Ces résultats sont en accord avec de nombreuses études soulignant l'effet majeur de la température et de l'humidité relative sur l'activité des tiques (Kraemer 2018; Herrmann and Gern 2010; J.-L. Perret et al. 2000; Jean-Luc Perret, Rais, and Gern 2004). Nous avons étudié ici trois saisons : l'hiver, le printemps et l'été. Par des contraintes de temps, nous n'avons malheureusement pas pu effectuer de collectes en automne. Il serait donc intéressant d'étudier cette dernière saison afin d'avoir une vision annuelle globale. En effet, comme vu précédemment, nous avons un deuxième pic d'abondance de tiques en automne (Jean-Luc Perret, Rais, and Gern 2004). Enfin, nous n'avons effectué que deux sessions de collectes de 24h par saison. Le faible nombre de points a limité l'étendue et la puissance des analyses statistiques. Il serait donc intéressant d'augmenter le nombre de collectes de 24h par saison afin de confirmer les patrons d'activité trouvés dans cette étude.

Durant les trois collectes avec un épisode de pluie, nous avons pu observer une très nette diminution de la mise à l'affût des nymphes. Le terrain peut être mouillé à la suite d'un épisode pluvieux, mais peut également l'être à cause de condensation. Or, lors de cette dernière, l'activité des tiques semble ne pas être changée contrairement à la suite de pluie. L'effet mécanique de la pluie pourrait donc être l'élément induisant une baisse d'activité des tiques. L'effet de la condensation n'a malheureusement pu être observé qu'une fois au printemps. Ces

différents épisodes de pluie ont malheureusement limité le nombre de points dans l'étude statistique pour chercher un lien avec l'activité des chevreuils. Pour poursuivre ce travail, il faudrait donc prendre en compte les intempéries et moduler les collectes en conséquence de celles-ci.

De plus, dans un travail similaire effectué par Diane Kraemer en 2018, il semblait y avoir un épuisement de la population de tiques au fur et à mesure des collectes (Kraemer 2018). Les collectes étaient effectuées avec la méthode du drap toutes les deux heures. Ce phénomène d'épuisement n'a pas été observé ici ce qui laisse suggérer qu'un intervalle de temps de 3h entre chaque collecte évite ce phénomène d'épuisement. Nous pouvons émettre l'hypothèse qu'un intervalle de 3h est suffisant pour la remise à l'affût des nymphes. Cet intervalle de temps nous permet de connaître grossièrement le patron d'activité des tiques. Des collectes plus rapprochées, toutes les heures nous permettraient de connaître plus précisément l'activité quotidienne des nymphes. Cela pourrait également confirmer ou infirmer l'effet d'épuisement des populations.

Pour résumer, nous pouvons dire que l'activité d'*I. ricinus* est différente en fonction des saisons. En hiver et en été, la température semble fortement influencer la mise à l'affût des tiques avec une augmentation de l'activité en fin de journée. Au printemps, l'activité est élevée tout au long de la journée. En ce qui concerne la nuit, pour l'ensemble des trois saisons, une activité est présente.

2. Patrons d'activité des chevreuils

Nous avons tout d'abord comparé les patrons d'activité des chevreuils entre les hivers de 2017 et de 2016 afin de déterminer s'ils sont équivalents d'une année sur l'autre. Il s'avère qu'ils présentaient des pics d'activité aux mêmes heures. Ce résultat est cohérent avec diverses études montrant un patron d'activité semblable alors que les animaux ont été étudiés sur différentes années (Stache et al. 2013; Pagon et al. 2013; Krop-Benesch et al. 2013). Les faibles différences que nous observons entre les deux années pourraient être liées aux conditions météorologiques. En effet, bien que la température et l'humidité relative suivaient les mêmes variations au cours de la journée, l'hiver 2017 semble plus froid et moins sec que l'hiver 2016. Cette hypothèse est cependant peu probable, car plusieurs études ont montré une influence faible à nulle des conditions météorologiques d'un jour sur l'autre chez le chevreuil (Pagon et al. 2013; Stache et al. 2013) et chez d'autres ongulés (Bourgoin et al. 2011).

Ensuite, nous avons étudié, pour chaque saison, les moyennes de VeDBA horaires pour les 6 chevreuils individuellement. Les tendances étaient identiques mais il existe une variation du niveau d'activité entre les six chevreuils. Cette différence peut être due à la sensibilité intrinsèque des colliers, mais également à un facteur individuel. En effet, le chevreuil numéro 3 montre un niveau d'activité largement supérieur aux autres chevreuils. Cette hypothèse est renforcée avec les résultats obtenus par l'équipe de Stache qui montre une variation inter-individuelle de l'activité des chevreuils (Stache et al. 2013).

Enfin, sur la moyenne des six chevreuils, nous avons pu voir que l'activité sur les trois saisons est globalement bimodale. En hiver, divers pics espacés de 4h sont visibles tout au long de la journée. Deux pics d'activité se dégagent cependant à 8h et à 16h, juste avant le lever et le coucher du soleil. Au printemps et en été, l'activité est également bimodale, avec des pics liés à l'aube et au crépuscule. Plusieurs études ont montré que le pic crépusculaire est plus important que celui de l'aube ce qui se retrouve ici (Pagon et al. 2013; Stache et al. 2013; Krop-Benesch et al. 2013). De plus, l'activité durant la journée ainsi que les deux pics du crépuscule et de l'aube, sont plus importants en hiver que pour les autres saisons ce qui est cohérent avec plusieurs études (Pagon et al. 2013; Krop-Benesch et al. 2013). Cette augmentation d'activité peut s'expliquer avec la raréfaction de la végétation en hiver. Enfin, l'activité nocturne est plus importante en été qu'au printemps ce qui est confirmé par plusieurs équipes (Pagon et al. 2013; Krop-Benesch et al. 2013). Cette différence de comportement est probablement liée aux températures élevées durant la journée en été et associées aux insectes piqueurs.

3. Activités simultanées des tiques et des chevreuils

Lorsque l'on observe les activités simultanées d'*Ixodes ricinus* et des chevreuils en hiver, nous pouvons observer un pic d'activité des chevreuils à 16h et des tiques à 18h. Nous pouvons supposer que ce décalage temporel est artificiel et uniquement lié aux intervalles de collectes de 3h. Le pic d'activité d'*Ixodes ricinus* à 18h correspond cependant à une baisse d'activité des chevreuils. Une deuxième hypothèse serait donc que les tiques favoriseraient ce moment afin de faciliter leur accroche sur les chevreuils moins actifs. En effet, lors du repas de sang, la tique reste accrochée sur son hôte grâce à la production de ciment leur prodiguant une accroche durable et solide. La sécrétion de ce ciment prend quelques minutes à quelques heures en fonction des espèces (Binnington and Kemp 1980). Au moment de la sécrétion du ciment, la tique est donc plus susceptible de tomber de son hôte.

Au printemps, il semble que les activités soient plus synchronisées avec un pic simultané chez les chevreuils et chez *Ixodes ricinus*. Cependant, les chevreuils montrent une augmentation de l'activité à 5h qui n'est pas retrouvée chez les tiques. Ceci peut s'expliquer aisément par un manque de points entre les collectes de 3h et 6h. Enfin, en été, nous pouvons de nouveau observer un intervalle de temps de 2h entre les pics d'activité des chevreuils (4h et 20h) et des tiques (6h et 18h) que nous pouvons attribuer à la méthode de collecte toutes les 3h.

Pour terminer, nous avons utilisé ici les données d'activité de 2016 pour les chevreuils pour des raisons techniques. Les données d'activité des tiques et des chevreuils ne sont donc pas issues de la même année sauf pour l'hiver. Une amélioration de cette étude serait donc d'avoir les données d'activité pour les deux espèces sur la même année.

4. Étude des modèles univariés et multivariés

Le modèle multivarié présenté dans ce travail nous permet de mettre en évidence un effet majeur de la température et de l'humidité relative. De plus, cela nous a également permis de souligner l'importance de la pluie qui diminuent très fortement la mise à l'affût des tiques. Il serait également intéressant de confronter l'effet de la pluie et l'effet de la condensation afin de confirmer ou d'infirmer l'observation qui a été faite de ce travail au printemps.

En ce qui concerne l'activité des chevreuils, les modèles univariés et multivariés n'ont pas mis en évidence d'effet sur la mise à l'affût des tiques. Ce résultat reste à confirmer par des études complémentaires. En effet, nous avons ici peu de données sur l'activité des tiques pour pouvoir travailler avec des modèles ayant une meilleure puissance statistique.

Conclusion :

Ixodes ricinus est la tique la plus représentée en Europe de l'Ouest et notamment en France. Elle est vectrice de nombreuses maladies humaines, comme la maladie de Lyme, mais également animales, comme les babésioses et les anaplasmoses. L'étude de cette tique est donc un élément majeur de lutte contre ces maladies.

L'activité d'*Ixodes ricinus* au cours de l'année est bimodale avec un pic d'abondance au printemps et un en automne. L'activité en été se trouve diminuée et est considérée comme faible à nulle en hiver. Ce cycle annuel a longuement été étudié, mais nous n'avons trouvé que peu d'étude s'intéressant à son activité journalière. Nous avons réussi à montrer que l'activité nocturne d'*I. ricinus*, bien que diminuée, n'est pas nulle. De plus, il semble qu'il y ait un pic d'activité en fin de journée.

Il est déjà connu que la mise à l'affût d'*Ixodes ricinus* est fortement liée aux conditions météorologiques comme la température et l'humidité relative. Ce phénomène explique la diminution d'abondance des tiques en hiver et en été en raison de températures défavorables, respectivement trop basses et trop élevées. Nous nous sommes demandé alors s'il existait d'autres facteurs influençant l'activité d'*Ixodes ricinus* comme l'activité de son hôte principal le chevreuil. Nous avons pu montrer que les facteurs principaux conditionnant la mise à l'affût des tiques restent la température, l'humidité relative ainsi que la pluie. L'activité des chevreuils n'intervient apparemment pas sur l'activité d'*I. ricinus*.

Ce travail nous permet d'avoir une idée globale de l'activité quotidienne d'*Ixodes ricinus*. Cela pourrait être utilisé à des fins de prévention des maladies transmises par cette tique. D'autres études doivent être effectuées afin de confirmer les résultats trouvés ici. De plus, ce travail pourrait être étendu avec l'étude des adultes et des larves d'*Ixodes ricinus* sur l'ensemble des quatre saisons.

AGREMENT SCIENTIFIQUE

En vue de l'obtention du permis d'imprimer de la thèse de doctorat vétérinaire

Je soussigné, Philippe JACQUIET, Enseignant-chercheur, de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, directeur de thèse, certifie avoir examiné la thèse de **Cécile COIFFAIT** intitulée « Rythme d'activité de la tique *Ixodes ricinus* : une synchronisation avec l'activité du chevreuil ? » et que cette dernière peut être imprimée en vue de sa soutenance.

Fait à Toulouse, le 05/11/2019
Professeur Philippe JACQUIET
Enseignant-chercheur
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse



Vu :
Le Directeur de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse
Pierre SANS

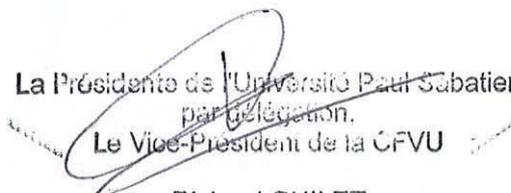


Vu :
Le Président du jury :
Professeur Christophe PASQUIER



Pr Christophe PASQUIER
Virologie - Plateau Technique d'Infectiologie
Institut Fédératif de Biologie
330 av. de Grande Bretagne
F 31059 TOULOUSE Cedex 9

Vu et autorisation de l'impression :
Présidente de l'Université Paul Sabatier
Madame Régine ANDRE-OBRECHT



La Présidente de l'Université Paul Sabatier,
par délégation.
Le Vice-Président de la CFVU
Richard GUILLET

Mme Cécile COIFFAIT
a été admis(e) sur concours en : 2014
a obtenu son diplôme d'études fondamentales vétérinaires le : 18/07/2018
a validé son année d'approfondissement le : 05/09/2019
n'a plus aucun stage, ni enseignement optionnel à valider.

Bibliographie :

- Aragon, Tomas J. 2017. *Epitools: Epidemiology Tools* (version R package version 0.5-10). R. <https://CRAN.R-project.org/package=epitools>.
- Auguie, Baptiste. 2017. *GridExtra: Miscellaneous Functions for “Grid” Graphics* (version R package version 2.3). R. <https://CRAN.R-project.org/package=gridExtra>.
- Benoit, Laura. 2018. “Toward the estimation of costs during natal dispersal in roe deer (*Capreolus capreolus*).” Master 2. Toulouse: Université Toulouse III Paul Sabatier.
- Binnington, K.C., and D.H. Kemp. 1980. “Role of Tick Salivary Glands in Feeding and Disease Transmission.” In *Advances in Parasitology*, 18:315–39. Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0065-308X\(08\)60403-0](https://doi.org/10.1016/S0065-308X(08)60403-0).
- Blanco, J.R., and J.A. Oteo. 2002. “Human Granulocytic Ehrlichiosis in Europe.” *Clinical Microbiology and Infection* 8 (12): 763–72. <https://doi.org/10.1046/j.1469-0691.2002.00557.x>.
- Bord, Severine. 2014. “Estimation Bayésienne de l’abondance par “removal sampling” en présence de variabilité du taux d’échantillonnage: application aux tiques *Ixodes ricinus* en quête d’hôtes.” Thèse universitaire, INRA de Clermont-Ferrand - Theix: Université Blaise Pascal.
- Bourgoin, G., M. Garel, P. Blanchard, D. Dubray, D. Maillard, and J.-M. Gaillard. 2011. “Daily Responses of Mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* Sp.) Activity to Summer Climatic Conditions.” *Canadian Journal of Zoology* 89 (9): 765–73. <https://doi.org/10.1139/z11-046>.
- Campbell. 1948. “Life history and development of the sheep tick *Ixodes ricinus* linnaeus in Scotland under natural and controlled conditions.” Thèse universitaire, University of Edinburgh: University of Edinburgh.
- Cat, Julie. 2017. “Intégrer les effets de la météorologie dans la modélisation de l’activité et de la survie des populations de tiques *Ixodes ricinus* dans le contexte du changement climatique.” Thèse universitaire, Université Clermont Auvergne: UNIVERSITE CLERMONT AUVERGNE.

- Cederlund, G. 1981. *Daily and Seasonal Activity Pattern of Roe Deer in a Boreal Habitat*. Vol. 11. Swed. Wildlife Res.
- Cimino, Luca, and Sandro Lovari. 2003. “The Effects of Food or Cover Removal on Spacing Patterns and Habitat Use in Roe Deer (*Capreolus capreolus*).” *Journal of Zoology* 261 (3): 299–305. <https://doi.org/10.1017/S0952836903004229>.
- Danilkin, A. 1995. *Behavioural Ecology of Siberian and European Roe Deer*. Chapman & Hall Wildlife Ecology and Behaviour Series.
- Dautel, Hans, Cornelia Dippel, Daniel Kämmer, Anita Werkhausen, and Olaf Kahl. 2008. “Winter Activity of *Ixodes ricinus* in a Berlin Forest.” *International Journal of Medical Microbiology* 298 (September): 50–54. <https://doi.org/10.1016/j.ijmm.2008.01.010>.
- Delignette-Muller, Marie Laure, and Christophe Dutang. 2015. *Fitdistrplus: An R Package for Fitting Distributions* (version Journal of Statistical Software, 64(4), 1-34). R. <http://www.jstatsoft.org/v64/i04/>.
- Ellenberg, Von Hermann. 1978. Zur Populationsökologie des Rehes (*Capreolus capreolus* L., *Cervidae*) in Mitteleuropa.
- Estrada-Peña, Agustín, Sally Cutler, Aleksandar Potkonjak, Muriel Vassier-Tussaut, Wim Van Bortel, Hervé Zeller, Natalia Fernández-Ruiz, and Andrei Daniel Mihalca. 2018. “An Updated Meta-Analysis of the Distribution and Prevalence of *Borrelia burgdorferi* s.l. in Ticks in Europe.” *International Journal of Health Geographics* 17 (1). <https://doi.org/10.1186/s12942-018-0163-7>.
- Estrada-Peña, Agustín, Carmelo Ortega, Nely Sánchez, Lorenzo DeSimone, Bertrand Sudre, Jonathan E. Suk, and Jan C. Semenza. 2011. “Correlation of *Borrelia burgdorferi* Sensu Lato Prevalence in Questing *Ixodes ricinus* Ticks with Specific Abiotic Traits in the Western Palearctic.” *Applied and Environmental Microbiology* 77 (11): 3838–45. <https://doi.org/10.1128/AEM.00067-11>.

- Ferquel, E., M. Garnier, J. Marie, C. Bernede-Bauduin, G. Baranton, C. Perez-Eid, and D. Postic. 2006. "Prevalence of *Borrelia burgdorferi* Sensu Lato and *Anaplasmataceae* Members in *Ixodes ricinus* Ticks in Alsace, a Focus of Lyme Borreliosis Endemicity in France." *Applied and Environmental Microbiology* 72 (4): 3074–78. <https://doi.org/10.1128/AEM.72.4.3074-3078.2006>.
- Figoni, J., C. Chirouze, Y. Hansmann, C. Lemogne, V. Hentgen, A. Saunier, K. Bouiller, et al. 2019. "Lyme Borreliosis and Other Tick-Borne Diseases. Guidelines from the French Scientific Societies (I): Prevention, Epidemiology, Diagnosis." *Médecine et Maladies Infectieuses*, May. <https://doi.org/10.1016/j.medmal.2019.04.381>.
- Gardiner, W. P., G. Gettinby, and J. S. Gray. 1981. "Models Based on Weather for the Development Phases of the Sheep Tick, *Ixodes ricinus* L." *Veterinary Parasitology* 9 (1): 75–86.
- Gerard, Jean-François, Eric Bideau, Marie-Line Maublanc, Patrice Loisel, and Carole Marchal. 2002. "Herd Size in Large Herbivores: Encoded in the Individual or Emergent?" *The Biological Bulletin* 202 (3): 275–82. <https://doi.org/10.2307/1543479>.
- Gilbert, Lucy, Jennifer Aungier, and Joseph L. Tomkins. 2014. "Climate of Origin Affects Tick (*Ixodes ricinus*) Host-Seeking Behavior in Response to Temperature: Implications for Resilience to Climate Change?" *Ecology and Evolution* 4 (7): 1186–98. <https://doi.org/10.1002/ece3.1014>.
- Gilot, B., G. Pautou, and E. Moncada. 1975. "Première contribution à l'étude écologique d'"*Ixodes ricinus*" (Linné, 1758) (*Acarina, Ixodoidea*) dans le Sud-Est de la France." *Verlag für Recht und Gesellschaft AG., Basel*. <https://doi.org/10.5169/seals-312089>.
- Gottardi, Elisa, Frédérique Tua, Bruno Cargnelutti, Marie-Line Maublanc, Jean-Marc Angibault, Sonia Said, and Hélène Verheyden. 2010. "Use of GPS Activity Sensors to Measure Active and Inactive Behaviours of European Roe Deer (*Capreolus capreolus*)." *Mammalia* 74 (4). <https://doi.org/10.1515/mamm.2010.058>.
- Gray, J S. 1984. "Studies on the Dynamics of Active Populations of the Sheep Tick, *Ixodes ricinus* L. in Co. Wicklow, Ireland," 13.

- Gray, J S. 1985. “A Carbon Dioxide Trap for Prolonged Sampling of *Ixodes ricinus* L. Populations.” 1985. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/3939717>.
- Gray, J. S., H. Dautel, A. Estrada-Peña, O. Kahl, and E. Lindgren. 2009. “Effects of Climate Change on Ticks and Tick-Borne Diseases in Europe.” *Interdisciplinary Perspectives on Infectious Diseases* 2009: 1–12. <https://doi.org/10.1155/2009/593232>.
- Grémillet, David, Amélie Lescroël, Grant Ballard, Katie M. Dugger, Melanie Massaro, Elizabeth L. Porzig, and David G. Ainley. 2018. “Energetic Fitness: Field Metabolic Rates Assessed via 3D Accelerometry Complement Conventional Fitness Metrics.” Edited by Shaun Killen. *Functional Ecology* 32 (5): 1203–13. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13074>.
- Guiguen, Claude, and Brigitte Degeilh. 2001. “Les tiques d’intérêt médical : rôle vecteur et diagnose de laboratoire,” December 2001, Revue Française des Laboratoires edition, sec. Volume 2001, n°338.
- Halos, Lénéig, Taoufik Jamal, Renaud Maillard, Frederic Beugnet, Arnaud Le Menach, Henri-Jean Boulouis, and Muriel Vayssier-Taussat. 2005. “Evidence of *Bartonella* Sp. in Questing Adult and Nymphal *Ixodes Ricinus* Ticks from France and Co-Infection with *Borrelia Burgdorferi* Sensu Lato and *Babesia* Sp.” *Veterinary Research* 36 (1): 79–87. <https://doi.org/10.1051/vetres:2004052>.
- Herrmann, Coralie, and Lise Gern. 2010. “Survival of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) Under Challenging Conditions of Temperature and Humidity Is Influenced by *Borrelia burgdorferi* Sensu Lato Infection.” *Journal of Medical Entomology* 47 (6): 1196–1204. <https://doi.org/10.1603/ME10111>.
- Kautzmann, Louise. 2018. “Estimation bayésienne du taux d’échantillonnage et de la population à l’affût lors de collecte au drap d’*Ixodes ricinus*.” Thèse vétérinaire, Claude-Bernard Lyon I: VetAgro Sup.
- Kjellander, P., A. J. M. Hewison, O. Liberg, J.-M. Angibault, E. Bideau, and B. Cargnelutti. 2004. “Experimental Evidence for Density-Dependence of Home-Range Size in Roe Deer (*Capreolus capreolus* L.): A Comparison of Two Long-Term Studies.” *Oecologia* 139 (3): 478–85. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1529-z>.

- Kraemer, Diane. 2018. "Variation intra-journalière de l'activité des tiques *Ixodes ricinus* en fonction des données météorologiques." Thèse vétérinaire, Claude-Bernard Lyon I: VetAgro Sup.
- Krop-Benesch, A., A. Berger, H. Hofer, and M. Heurich. 2013. "Long-Term Measurement of Roe Deer (*Capreolus capreolus*) (Mammalia: Cervidae) Activity Using Two-Axis Accelerometers in GPS-Collars." *Italian Journal of Zoology* 80 (1): 69–81.
<https://doi.org/10.1080/11250003.2012.725777>.
- Kurtenbach, Klaus, Klara Hanincová, Jean I. Tsao, Gabriele Margos, Durland Fish, and Nicholas H. Ogden. 2006. "Fundamental Processes in the Evolutionary Ecology of Lyme Borreliosis," 2006, Nature Reviews Microbiology edition.
- Lees, A D. 1948. "The Sensory Physiology of the Sheep Tick, *Ixodes ricinus* l." *Journal of Experimental Biology* 25: 145–207.
- Maublanc, Marie-Line, Eric Bideau, and Jean-Paul Vincent. 1987. "FLEXIBILITÉ DE L ' ORGANISATION SOCIALE DU CHEVREUIL EN FONCTION DES CARACTÉRISTIQUES DE L'ENVIRONNEMENT." *Rev Ecol (Terre Vie)*, no. 42: 109–33.
- Maublanc, Marie-Line, Eric Bideau, Romain Willemet, Clara Bardonnet, Georges Gonzalez, Lionel Desneux, Nicolas Cèbe, and Jean-François Gerard. 2012. "Ranging Behaviour of Roe Deer in an Experimental High-Density Population: Are Females Territorial?" *Comptes Rendus Biologies* 335 (12): 735–43.
<https://doi.org/10.1016/j.crv.2012.11.003>.
- Maublanc, Marie-Line, Lucie Daubord, Éric Bideau, and Jean-François Gerard. 2018. "Experimental Evidence of Socio-Spatial Intolerance between Female Roe Deer." *Ethology Ecology & Evolution* 30 (5): 461–76.
<https://doi.org/10.1080/03949370.2017.1423116>.
- McCosker. 1979. "Global Aspects of the Management and Control of Ticks of Veterinary Importance, in: Recent Advances in Acarology." *Academic Press*, 1979.

- McCoy, Karen D., and Nathalie Boulanger, eds. 2015. *Tiques et maladies à tiques: Biologie, écologie évolutive, épidémiologie*. IRD Éditions.
<https://doi.org/10.4000/books.irdeditions.9001>.
- Morellet, Nicolas, Christophe Bonenfant, Luca Börger, Federico Ossi, Francesca Cagnacci, Marco Heurich, Petter Kjellander, et al. 2013. “Seasonality, Weather and Climate Affect Home Range Size in Roe Deer across a Wide Latitudinal Gradient within Europe.” Edited by Tim Coulson. *Journal of Animal Ecology* 82 (6): 1326–39.
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.12105>.
- Morellet, Nicolas, Bram Van Moorter, Bruno Cargnelutti, Jean-Marc Angibault, Bruno Lourtet, Joël Merlet, Sylvie Ladet, and A. J. Mark Hewison. 2011. “Landscape Composition Influences Roe Deer Habitat Selection at Both Home Range and Landscape Scales.” *Landscape Ecology* 26 (7): 999–1010.
<https://doi.org/10.1007/s10980-011-9624-0>.
- Müller, I., M. H. Freitag, G. Poggensee, E. Scharnetzky, E. Straube, Ch. Schoerner, H. Hlobil, et al. 2012. “Evaluating Frequency, Diagnostic Quality, and Cost of Lyme Borreliosis Testing in Germany: A Retrospective Model Analysis.” *Clinical and Developmental Immunology* 2012: 1–13. <https://doi.org/10.1155/2012/595427>.
- Nielsen, Erik Tetens. 1984. “Relation of Behavioural Activity Rhythms To the Changes of Day and Night. a Revision of Views.” *Behaviour* 89 (1–2): 147–73.
<https://doi.org/10.1163/156853984X00083>.
- Ogden, N. H., L. R. Lindsay, G. Beauchamp, D. Charron, A. Maarouf, C. J. O’Callaghan, D. Waltner-Toews, and I. K. Barker. 2004. “Investigation of Relationships Between Temperature and Developmental Rates of Tick *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) in the Laboratory and Field.” *Journal of Medical Entomology* 41 (4): 622–33.
<https://doi.org/10.1603/0022-2585-41.4.622>.
- Pagon, Nives, Stefano Grignolio, Anna Pipia, Paolo Bongi, Cristiano Bertolucci, and Marco Apollonio. 2013. “Seasonal Variation of Activity Patterns in Roe Deer in a Temperate Forested Area.” *Chronobiology International* 30 (6): 772–85.
<https://doi.org/10.3109/07420528.2013.765887>.

- Paul, Richard E. L., Martine Cote, Evelyne Le Naour, and Sarah I. Bonnet. 2016. "Environmental Factors Influencing Tick Densities over Seven Years in a French Suburban Forest." *Parasites & Vectors* 9 (1). <https://doi.org/10.1186/s13071-016-1591-5>.
- Perez-Eid, Claudine. 2007. *Les tiques : identification, biologie, importance médicale et vétérinaire*. Lavoisier.
- Perret, Jean-Luc, Olivier Rais, and Lise Gern. 2004. "Influence of Climate on the Proportion of *Ixodes ricinus* Nymphs and Adults Questing in a Tick Population." *Journal of Medical Entomology* 41 (3): 361–65. <https://doi.org/10.1603/0022-2585-41.3.361>.
- Perret, J.-L. 2003. "Darkness Induces Mobility, and Saturation Deficit Limits Questing Duration, in the Tick *Ixodes ricinus*." *Journal of Experimental Biology* 206 (11): 1809–15. <https://doi.org/10.1242/jeb.00345>.
- Perret, J.-L., E. Guigoz, O. Rais, and L. Gern. 2000. "Influence of Saturation Deficit and Temperature on *Ixodes ricinus* Tick Questing Activity in a Lyme Borreliosis-Endemic Area (Switzerland)." *Parasitology Research* 86 (7): 554–57. <https://doi.org/10.1007/s004360000209>.
- Petrovec, Miroslav, Andrej Bidovec, John W. Sumner, William L. Nicholson, James E. Childs, and Tatjana Avsic-Zupanc. 2002. "Infection with *Anaplasma phagocytophila* in Cervids from Slovenia: Evidence of Two Genotypic Lineages." *Wiener Klinische Wochenschrift* 114 (13–14): 641–47.
- Piesman, J., and L. Gern. 2004. "Lyme Borreliosis in Europe and North America." *Parasitology* 129 (S1): S191–220. <https://doi.org/10.1017/S0031182003004694>.
- Qasem, Lama, Antonia Cardew, Alexis Wilson, Iwan Griffiths, Lewis G. Halsey, Emily L. C. Shepard, Adrian C. Gleiss, and Rory Wilson. 2012. "Tri-Axial Dynamic Acceleration as a Proxy for Animal Energy Expenditure; Should We Be Summing Values or Calculating the Vector?" Edited by Yan Ropert-Coudert. *PLoS ONE* 7 (2): e31187. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031187>.

- Ramanzin, M., E. Sturaro, and D. Zanon. 2007. "Seasonal Migration and Home Range of Roe Deer (*Capreolus capreolus*) in the Italian Eastern Alps." *Canadian Journal of Zoology* 85 (2): 280–89. <https://doi.org/10.1139/Z06-210>.
- Randolph, S.E, R.M Green, A.N Hoodless, and M.F Peacey. 2002. "An Empirical Quantitative Framework for the Seasonal Population Dynamics of the Tick *Ixodes ricinus*." *International Journal for Parasitology* 32 (8): 979–89. [https://doi.org/10.1016/S0020-7519\(02\)00030-9](https://doi.org/10.1016/S0020-7519(02)00030-9).
- Ratikainen, I. I., M. Panzacchi, A. Mysterud, J. Odden, J. Linnell, and R. Andersen. 2007. "Use of Winter Habitat by Roe Deer at a Northern Latitude Where Eurasian Lynx Are Present." *Journal of Zoology* 273 (2): 192–99. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00314.x>.
- Rauter, C., and T. Hartung. 2005. "Prevalence of *Borrelia burgdorferi* Sensu Lato Genospecies in *Ixodes ricinus* Ticks in Europe: A Metaanalysis." *Applied and Environmental Microbiology* 71 (11): 7203–16. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.11.7203-7216.2005>.
- Stache, Anja, Elizabeth Heller, Torsten Hothorn, and Marco Heurich. 2013. "Activity Patterns of European Roe Deer (*Capreolus capreolus*) Are Strongly Influenced by Individual Behaviour." *Folia Zoologica* 62 (1): 67–75. <https://doi.org/10.25225/fozo.v62.i1.a10.2013>.
- Steere, Allen C., Franc Strle, Gary P. Wormser, Linden T. Hu, John A. Branda, Joppe W. R. Hovius, Xin Li, and Paul S. Mead. 2016. "Lyme Borreliosis." *Nature Reviews Disease Primers* 2 (1). <https://doi.org/10.1038/nrdp.2016.90>.
- Stuen, Snorre, Erik G. Granquist, and Cornelia Silaghi. 2013. "*Anaplasma phagocytophilum*—a Widespread Multi-Host Pathogen with Highly Adaptive Strategies." *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology* 3. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2013.00031>.
- Tomkins, Joseph L., Jennifer Aungier, Wade Hazel, and Lucy Gilbert. 2014. "Towards an Evolutionary Understanding of Questing Behaviour in the Tick *Ixodes ricinus*." Edited by Claudio R. Lazzari. *PLoS ONE* 9 (10): e110028. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110028>.

- Tomkins, Joseph L., Wade N. Hazel, Marissa A. Penrose, Jacek W. Radwan, and Natasha R. LeBas. 2011. "Habitat Complexity Drives Experimental Evolution of a Conditionally Expressed Secondary Sexual Trait." *Current Biology* 21 (7): 569–73.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.02.032>.
- Turner, Dennis. 1979. "An Analysis of Time-Budgeting by Roe Deer (*Capreolus capreolus*) in an Agricultural Area." *Behaviour* 71: 246–89.
- Van des Wijngaard, Cees. 2017. "The Cost of Lyme Borreliosis." *European Journal Of Public Health* Vol. 27 (3): 538–47. <https://doi.org/10.1093/eurpub/ckw269>.
- Wickham, H. 2016. *Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis* (version 2016). R. Springer-Verlag New York.
- Wickham, Hadley, and Jennifer Bryan. 2019. *Readxl: Read Excel Files* (version R Package version 1.3.0). R. <https://CRAN.R-project.org/package=readxl>.

Annexe :

Annexe 1 : Fiche de collecte

Fiche de collecte

Date :

Heure de collecte :

Temps :

Collecteurs :

Transect	T01	T02	T03	T04	T05	T06	T07	T08	T09	T10
Heure										
<i>Ixodes ricinus</i>	M									
	F									
	Nymphes									
Larves (estimation modulo 50)										
Autre genre										

Résumé :

Titre : Rythme d'activité de la tique *Ixodes ricinus* : une synchronisation avec l'activité du chevreuil ?

L'activité d'*Ixodes ricinus* est liée à la température ainsi qu'à l'humidité relative. L'objectif est de chercher les facteurs modulant cette activité ainsi que d'obtenir un patron d'activité quotidien des tiques *Ixodes ricinus* en France. Notre hypothèse est qu'il existe d'autres facteurs influençant cette activité notamment l'activité de son hôte principal qu'est le chevreuil. L'activité des tiques a été estimée toutes les trois heures pendant 24h à différentes saisons. L'activité des chevreuils a été évaluée grâce à des capteurs d'activité inclus dans des collier GPS. L'activité d'*Ixodes ricinus* annuelle est bimodale avec un pic au printemps et en automne. A l'échelle de la journée, il semble qu'il y ait un pic en fin de journée. Durant la nuit, l'activité est non nulle. Les facteurs principaux conditionnant l'activité des tiques sont la température, l'humidité relative et la pluie. L'activité des chevreuils n'intervient apparemment pas sur l'activité d'*Ixodes ricinus*.

Mots-clés : *Ixodes ricinus*, *Capreolus capreolus*, activité, nyctémère

Abstract:

Title: Rhythm of the activity of the tick *Ixodes ricinus*: a synchronisation with roe deer's activity?

Tick's activity is related to temperature and relative humidity. The aim of this study was to evaluate different factors conditioning its activity and to obtain the daily activity pattern of *Ixodes ricinus* in France. We suppose that there are other factors that influence tick's activity especially roe deer's activity, its preferential host. Ticks' activity was estimated every three hours during periods of 24h at different seasons. Roe deer's activity was evaluated with activity captors included in their GPS collar. The activity of *Ixodes ricinus* during the year is bimodal with peak of abundance in spring and in autumn. It appears that there is also an activity peak at the end of the day. During the night, the activity of *Ixodes ricinus* is not non-existent. We show that the main factors conditioning ticks' activity are the temperature, the relative humidity and the rain. Roe deer's activity does not seem to be related to the activity of *Ixodes ricinus*.

Keywords: *Ixodes ricinus*, *Capreolus capreolus*, activity, nyctemeron