

Implication du chevreuil dans le risque de maladies à tiques



Florian Berland
Master 2 Biodiversité, Ecologie et Evolution
Parcours Ecologie Evolutive et Fonctionnelle
2021/2022



Stage du 24/01 au 29/07/2022 – Soutenance du 21/06/2022
l'Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et
l'environnement (INRAE) - Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage
(CEFS)

Encadrants : Hélène Verheyden et Valentin Ollivier

Remerciements :

Je tiens à remercier l'ensemble de l'équipe du CEFS, chercheurs, techniciens et bénévoles lors des captures, qui ont su m'apporter leurs conseils tout au long de ce stage et m'ont permis de développer de nouvelles compétences et connaissances. Celles-ci me serviront grandement dans la suite de mon parcours.

Je remercie également toute l'équipe des stagiaires et doctorants avec qui le travail en équipe a été un vrai plaisir et qui m'ont permis de découvrir de réelles amitiés, même dans un environnement professionnel.

Un grand merci à Valentin Ollivier et à Hélène Verheyden pour leur encadrement et leur grand investissement tout au long de ce stage.

Je tiens à citer la participation de Matthieu Bastien et Benoit Combes, à travers le projet ELIZ (Entente de Lutte et d'Intervention contre les Zoonoses) nous ayant permis d'avoir les prévalences de pathogènes sur un grand nombre de tiques et d'années.

Un grand merci à Joël Merlet et Clara Lelay pour avoir réalisé les extractions d'ADN chez les tiques et les mesures de glandée nous permettant de réaliser nos analyses.

Ces données ont été également disponibles grâce à la participation de Sara Moutailler et Clémence Gallon de l'UMR BIPAR, ayant réalisé la détection des pathogènes chez les tiques.

Un grand merci à Karine Chalvet-Monfray et Xavier Bailly de l'UMR EPIA pour tous leur précieux conseils dans l'incorporation des données météorologiques au sein de nos analyses statistiques.

Ce fut également un plaisir de participer au groupe Tiques et Maladies à Tiques (TMT) ayant eu lieu en mars 2022 et durant lequel j'ai pu m'entretenir avec de nombreux chercheurs. Je tiens donc à remercier tous les chercheurs présents lors de cette assemblée pour leur accessibilité et leur dévouement.

Nous tenions également à remercier METEO-FRANCE qui nous a données accès aux données météorologiques des stations de Blajan et Palaminy et qui nous ont permis d'inclure les variables climatiques dans nos analyses.

Enfin, ce stage a été permis grâce au soutien financier des projets OSCAR, FRISQUE et CERVIMATIQUE financés respectivement par ANR, DAPP, RIVOC et la Région Occitanie.

Résumé

En Europe, les tiques *Ixodes ricinus* sont vectrices de nombreux pathogènes. Parmi eux, les bactéries du genre *Borrelia* et *Anaplasma* représentent un risque sanitaire pour l'Homme et la faune domestique. Le chevreuil est un hôte abondant des tiques, exploitant des milieux au contact des activités humaines et de la faune domestique, et dont la compétence de réservoir varie selon le pathogène étudié. La dynamique de la population du cervidé pourrait donc influencer sur le risque de maladies à tiques. Nous nous sommes intéressés aux effets de la communauté d'hôtes et du climat sur l'abondance en tiques et sur la prévalence de pathogènes. Nos résultats révèlent un effet positif des températures hivernales douces et de l'abondance automnale des glands sur la charge en tiques des chevreuils en hiver, un indicateur de la densité des tiques dans le milieu. Cet effet de la glandée est révélateur d'une cascade gland-micromammifère-tique plus rapide qu'attendu d'après la littérature. Contrairement à nos attendus, nous relevons un effet négatif de la densité en bétail et pas d'effet de la densité en chevreuils sur l'abondance en tiques dans le milieu. Nous n'avons pas pu montrer d'effet clair de la densité de chevreuils sur la prévalence de *Borrelia* (dilution) et d'*Anaplasma* (réservoir) dans les tiques, probablement en raison d'une trop faible variabilité des densités en chevreuils. Nous proposons d'élargir notre étude à d'autres sites et populations afin d'approfondir nos connaissances concernant l'influence du chevreuil sur le risque de maladies à tiques.

Summary

In Europe, *Ixodes ricinus* ticks are the main vector of numerous pathogens. Among them, *Borrelia* and *Anaplasma* bacteria represent a sanitary risk to human being and domestic animals. Roe deer is an abundant tick host, exploiting areas with human activities and domestic animals, and with a reservoir competence depending on the studied pathogene. Dynamic of roe deer population could influence the tick disease risk. We decided to study the effects of hosts community and climate on this risk by the effects on tick abundance and pathogens prevalence. Our results reveal a positive effect of warmer temperature in winter and higher acorn abundance on roe deer tick burden, indicator of tick density in the environment. This result describes an acorn-rodent-tick cascading effect with a shorter response delay than the one found in previous studies. We also demonstrated an unexpected negative effect of livestock density and no effect of roe deer density on tick abundance. We didn't find clear effect of roe deer density on *Borrelia* (dilution) or *Anaplasma* (reservoir) prevalence in ticks probably due to the little variability of roe deer density. We suggest to enlarge our study on new sites and populations to understand the influence of roe deer on tick disease risk.

Sommaire

Introduction	1-5
Matériel et Méthodes	5-11
Site d'étude.....	5
Capture des chevreuils et variables associées	6
Variables environnementales.....	6-7
Communauté d'hôtes.....	7-8
Analyse des pathogènes chez les tiques	9
Analyses statistiques.....	10-11
<i>Analyse des facteurs corrélés l'abondance en tiques</i>	10-11
<i>Analyses des facteurs corrélés à la prévalence de pathogènes chez les tiques</i>	11
Résultats	11-14
Facteurs corrélés à l'abondance en tiques	11-13
<i>Analyse à l'échelle du site de capture</i>	11-12
<i>Analyse à l'échelle du domaine vital</i>	13
<i>Analyse à l'échelle du domaine vital et de la mobilité journalière</i>	13
Facteurs corrélés à la prévalence de pathogène chez les tiques	14
Discussion	15-22
Effet de la communauté d'hôtes, du climat et du milieu sur l'abondance en tiques	15-19
<i>Effet de la température</i>	15-16
<i>Effet de la densité en micro-mammifères</i>	16-17
<i>Effet de la densité en bétail</i>	17-18
<i>Effet de la densité en chevreuils</i>	18-19
Effet de la communauté d'hôtes sur la prévalence des agents pathogènes dans les tiques	19-20
<i>Limites des modèles</i>	19-20
Conclusion.....	20
Perspectives	20-22
Références bibliographiques :	22-27
Annexes	28-30

Introduction

Le contexte écologique actuel est marqué par l'émergence et la réémergence de zoonoses à travers le monde. La fragmentation des habitats et l'expansion des activités anthropiques engendrent une augmentation des contacts et des transmissions de pathogènes entre faune sauvage, faune domestique et population humaine (LoGiudice et al. 2003). Les changements climatiques peuvent également influencer les risques de transmission en modifiant la survie, la phénologie et les aires de répartition des pathogènes et de leurs vecteurs (Jaenson et al. 2012 ; Medlock et al. 2013 ; Bogdziewicz, Szymkowiak 2016 ; Razanske et al. 2019). Les maladies à tiques représentent une grande partie des zoonoses répertoriées (Ostfeld et al. 2001 ; Ostfeld et al. 2006 ; Medlock et al. 2013 ; Hofmeester et al. 2017 ; Fabri et al. 2021). Actuellement, près de 900 espèces de tiques sont recensées à travers le monde, chacune possédant un microbiote spécifique pouvant inclure des micro-organismes pathogènes (Duron, Gottlieb 2020). De plus, certaines espèces ont une diversité d'hôtes importantes, variant au cours de leur développement, ce qui facilite la transmission entre les différentes espèces d'hôtes (Ostfeld et al. 2006 ; Rosef, Paulauskas, Radzijeuskaja 2009 ; Mysterud et al. 2016 ; Razanske et al. 2019).

Parmi les nombreuses maladies à tiques, l'étude des bactéries du genre *Borrelia* est un enjeu important pour la santé humaine dans l'hémisphère Nord (Ostfeld, Keesing 2000 ; Ostfeld et al. 2006 ; Rosef, Paulauskas, Radzijeuskaja 2009 ; Jaenson et al. 2012 ; Medlock et al. 2013 ; Mysterud et al. 2016). Le genre *Borrelia* comporte 35 espèces identifiées à ce jour (Wang, Guiqing 2015). Parmi elles, *Borrelia burgdorferi s.s.*, *B. afzelii* et *B. garinii* ont été démontrées comme pathogènes et responsables de la borréliose de Lyme chez l'Homme (Rosef, Paulauskas, Radzijeuskaja 2009 ; Mysterud et al. 2016). Elles sont principalement retrouvées en Eurasie et également en Amérique du Nord pour *B. burgdorferi s.s.*. Le nombre de cas de maladie de Lyme chez l'être humain est en augmentation depuis près de 20 ans, avec une estimation de 60 033 cas en France en 2020 contre 29 072 cas en 2009 (Santé Publique France). Les symptômes de cette maladie sont divers et peuvent engendrer de graves complications notamment via des lésions neurologiques, articulaires, musculaires et cardiaques.

Anaplasma phagocytophylum est également un pathogène étudié parmi les maladies à tiques (De la Fuente et al. 2008 ; Rosef, Paulauskas, Radzijeuskaja 2009 ; Andersen et al. 2019 ; Razanske et al. 2019). Il s'agit d'une bactérie intracellulaire Gram négatif, connue pour être responsable de l'anaplasmose ovine et bovine, et retrouvées chez les équidés, les ongulés, les micromammifères ainsi que chez un grand nombre d'animaux domestiques en Europe (De la

Fuente et al. 2008 ; Rosef, Paulauskas, Radzijeuskaja 2009 ; Razanske et al. 2019). Dans la majorité des cas, celle-ci engendre une neutropénie, une baisse du rendement laitier, des avortements et une baisse de fertilité chez les bovins et les ovins (De la Fuente et al. 2008 ; Razanske et al. 2019). Elle peut aussi être à l'origine de l'anaplasmose granulocytaire humaine (HGA) caractérisée par une fièvre élevée, des courbatures, des myalgies généralisées, des maux de tête sévères et des malaises (Rosef, Paulauskas, Radzijeuskaja 2009). La prévalence du pathogène dans la population humaine est aussi en augmentation depuis de nombreuses années. Le Centre de contrôle des maladies (CDC) recensait 4151 cas de HGA aux Etats-Unis en 2016 contre 1761 en 2010 et 346 en 2000.

Les bactéries du genre *Borrelia* et *Anaplasma* ont pour vecteur commun les tiques. Les espèces vectrices varient selon la localisation géographique mais appartiennent pour la plupart au genre *Ixodes*. En Europe, la majeure partie des tiques vectrices de ces pathogènes sont de l'espèce *Ixodes ricinus* (Ostfeld, Keesing 2000 ; Ostfeld et al. 2006 ; Rosef, Paulauskas, Radzijeuskaja 2009 ; Jaenson et al. 2012 ; Mysterud et al. 2016 ; Hofmeester et al. 2017 ; Bregnard et al. 2021 ; Fabri et al. 2021). Elles deviennent infectées par les bactéries en se nourrissant sur leurs hôtes. A notre connaissance, chez *Ixodes ricinus*, il n'y a pas de transmission verticale de la mère aux œufs ni pour *A. phagocytophilum* (Woldehiwet 2006) ni pour les *Borrelia* (Piesman et al. 1986) à l'exception de *B. miyamotoi* (Han et al. 2019). Le cycle de vie des tiques *Ixodes* comporte trois stades (voir Annexe 1), larves, nymphes, adultes sexués, nécessitant chacun un engorgement de sang pour effectuer une mue (larve et nymphe) ou pour se reproduire (adulte). Les espèces d'hôtes potentiels pour ces tiques vont également varier selon le stade de développement (Bogdziewicz et Szymkowiak 2016 ; Hofmeester 2017 ; Bregnard et al. 2021). Les femelles tiques adultes, nécessitant un plus grand repas sanguin pour se reproduire, vont se gorger sur des hôtes de plus grande taille tels que les grands herbivores sauvages (Ostfeld et al. 2006 ; Mysterud et al. 2016 ; Hofmeester 2017 ; Fabri et al. 2021) et domestiques (Barandika et al. 2006 ; Lihou, Vineer, Wall 2020) tandis que les larves, beaucoup plus petites, s'agglomèrent et se nourrissent sur des hôtes de plus petite taille comme les micro-mammifères (Ostfeld et al. 2001 ; Ostfeld et al. 2006 ; Mysterud et al. 2016 ; Hofmeester et al. 2016 ; Hofmeester et al. 2017). Chez l'être humain, la majorité des piqûres sont causées par des tiques au stade nymphe (Ostfeld, Keesing 2000). La survie et l'activité des tiques sont favorisées par un climat plus doux et humide alors que les températures extrêmes et la sécheresse sont défavorables, ce qui engendre une variation saisonnière de l'abondance des tiques actives dans l'environnement. La phénologie des différents stades de développement va

dépendre des conditions climatiques mais aussi de la dynamique des hôtes présents dans le milieu (Ostfeld et al. 2001 ; Medlock et al. 2013 ; Bregnard et al. 2021). Les larves se nourrissant au printemps peuvent devenir des nymphes dans l'automne de la même année ou marquer une diapause hivernale et effectuer leur mue au cours printemps suivant (Ostfeld et al. 2001 ; Bregnard et al. 2021). La durée totale du cycle de vie d'une tique varierait ainsi entre 2 et 4 ans.

Parmi les hôtes sauvages des tiques *Ixodes ricinus*, le chevreuil (*Capreolus capreolus*) est considéré comme important (Ostfeld et al. 2006 ; Mysterud et al. 2016 ; Hofmeester 2017 ; Fabri et al. 2021). Cette espèce héberge les trois stades du cycle de vie et est un hôte primordial pour la reproduction des tiques (Hofmeester et al. 2016). L'espèce, exploitant à l'origine des milieux forestiers, s'est étendue peu à peu dans les milieux ruraux fragmentés avec un couvert boisé plus restreint et dans les plaines agricoles lors d'une phase d'expansion et d'explosion démographique en Europe (Linnell, Zachos 2010). En France, l'espèce est retrouvée dans tous les départements (excepté la Corse) et le nombre actuel d'individus sur le territoire est estimé à environ 1.5 millions selon l'Office Français de la Biodiversité (OFB). Les changements de densité ou de répartition des chevreuils pourrait ainsi avoir un impact sur la dynamique des populations de tiques dans l'environnement (Medlock et al. 2013 ; Hofmeester 2017 ; Razanske et al. 2019 ; Fabri et al. 2021). La présence de chevreuils dans de nouveaux milieux et l'augmentation de leur densité pourrait augmenter l'abondance en tiques dans l'environnement (Hofmeester et al. 2017 ; Dickinson, Millins, Biek 2020). Les chevreuils influeraient également l'aire de répartition des tiques, l'expansion du parasite étant souvent associé à l'apparition du cervidé dans de nouveaux milieux (Jaenson et al. 2012 ; Medlock et al. 2013 ; Razanske et al. 2019 ; Fabri et al. 2021).

Les chevreuils sont connus pour être porteurs de la bactérie à tique *A. phagocytophilum* (De la Fuente et al. 2008 ; Rosef, Paulauskas, Radzijeuskaja 2009 ; Andersen et al. 2019 ; Razanske et al. 2019 ; Fabri et al. 2021). Il n'y a pas de transmission verticale du pathogène chez les chevreuils qui sont infectés uniquement par l'intermédiaire des piqûre de tiques (Takumi, Hofmeester, Sprong 2021). De fortes prévalence ont été retrouvées chez les populations des pays scandinaves avec 88.1% de chevreuils infectés en Norvège (Razanske et al. 2019) et 94% au Danemark (Andersen et al. 2019). En France, l'étude de Chastagner et al. 2017, effectuée sur 79 chevreuils, révèle une prévalence de 76% pour *A. phagocytophilum*. Le chevreuil pourrait donc jouer le rôle de réservoir pour le pathogène et transmettre ce dernier aux tiques « saines » lors des engorgements (Rosef, Paulauskas, Radzijeuskaja 2009 ; Hofmeester et al.

2017 ; Razanske et al. 2019 ; Fabri et al. 2021). Les micromammifères et le bétail sur lesquels se nourrissent les larves sont également porteurs de la bactérie et peuvent aussi être une source d'infection pour les tiques (Ogden et al. 1998 ; De la Fuente et al. 2008 ; Víchová et al. 2014 ; Chastagner et al. 2017).

Concernant les bactéries du genre *Borrelia*, il a été démontré que le sérum du chevreuil a un effet bactéricide sur les pathogènes via l'action du système complément (Kurtenbach et al. 1998). De plus, l'étude de Pacilly et al. 2014 montre une prévalence plus faible de *Borrelia burgdorferi s.s.* chez les nymphes s'étant nourries de sang de chevreuil (0.9%) par rapport aux nymphes non gorgées (12.5%) suggérant un potentiel effet bactéricide du sang de chevreuil à l'intérieur du corps de la tique. Le chevreuil est ainsi catégorisé comme étant un hôte non-compétent pour la borréliose de Lyme. La compétence d'une espèce peut être définie par sa faculté d'être infectée par un pathogène et de le retransmettre à une espèce cible, aux vecteurs ou à d'autres réservoirs (Boulanger, McCoy 2017). L'immunité du chevreuil face au pathogène rend donc sa compétence quasi-nulle. Il existe actuellement de nombreux débats autour de l'effet de dilution et de l'influence du chevreuil sur celui-ci (Ostfeld, Keesing 2000 ; Rosef, Paulauskas, Radzijeuskaja 2009 ; Mysterud et al. 2016 ; Fabri et al. 2021). L'effet de dilution peut être défini par la réduction de la prévalence locale d'un agent infectieux du fait de la présence d'une espèce non-compétente qui réduit le taux de transmission vers des espèces réservoirs compétentes (Boulanger, McCoy 2017). Ce concept écologique propose que l'augmentation de la biodiversité, avec la présence d'espèces non-compétentes comme le chevreuil, devrait réduire la prévalence de *Borrelia* dans les tiques puisqu'une moins grande proportion se gorgera sur les seuls hôtes compétents comme les micro-mammifères (Ostfeld, Keesing 2000 ; LoGiudice et al. 2003).

Notre étude s'inscrit dans la continuité des recherches autour du rôle du chevreuil dans le risque de maladies à tiques. Notre objectif est d'identifier les facteurs pouvant influencer le risque pour l'anaplasmose et borréliose de Lyme. Nous souhaitons comprendre l'influence du chevreuil sur les deux composantes de l'aléa acarologique : l'abondance en tiques dans l'environnement et la prévalence de *Borrelia* et *A. phagocytophilum* chez les tiques. Nous étudierons pour cela les effets de la communauté d'hôtes (chevreuils mais aussi bétail et micromammifères) et du climat.

Nous supposons 1) que la densité en tiques *Ixodes ricinus*, indexée par la charge en tiques des oreilles de chevreuils en hiver, augmente avec la densité en chevreuils, en plus de l'effet des autres facteurs (densité des autres hôtes, douceur des température, importance du milieu

forestier). Une plus forte densité en hôtes, des températures plus douces et un milieu boisé seraient favorables à la survie et à l'activité des tiques en hiver et augmenteraient ainsi la charge en tiques retrouvées lors des captures. 2) Concernant l'influence du chevreuil sur la prévalence de pathogènes zoonotiques, nous émettons l'hypothèse que la prévalence d'*A. phagocytophilum* dans les tiques augmente et que celle des *Borrelia* diminue lorsque que la densité de chevreuils augmente (effet réservoir et effet dilution respectivement). La densité des autres hôtes réservoirs devrait également être positivement corrélée à la prévalence des pathogènes dans les tiques : bétail et micro-mammifères pour *Anaplasma* et micro-mammifères pour *Borrelia*.

Matériel et Méthodes

Site d'étude

Les données utilisées ont été récoltées dans la zone atelier PyGar, sur le site vallons et coteaux de Gascogne. Le site, suivi par le CEFS, mesure 7500 ha et est situé dans le sud-ouest de la France (43°13'N, 0°52'E, Figure 1). Le climat est océanique avec une température moyenne annuelle entre 11 et 12°C. La zone présente un paysage rural fragmenté constitué de terres agricoles cultivées, de prairies pâturées (vaches, moutons, chevaux) ou fauchées, de bois et de forêts dans des proportions variables selon les secteurs. La zone a été divisé en 3 types de secteurs (Ouverts, Mixte et Fermé) catégorisés en fonction de l'importance croissante de leur couvert forestier. Les 6 sites de capture de chevreuils se répartissent dans les 3 secteurs (Ouvert = Fabas plaine, Peyrissas et Embargade ; Mixte = Réservoir Nord et Bois communal ; Fermé = Forêt de Mauboussin).

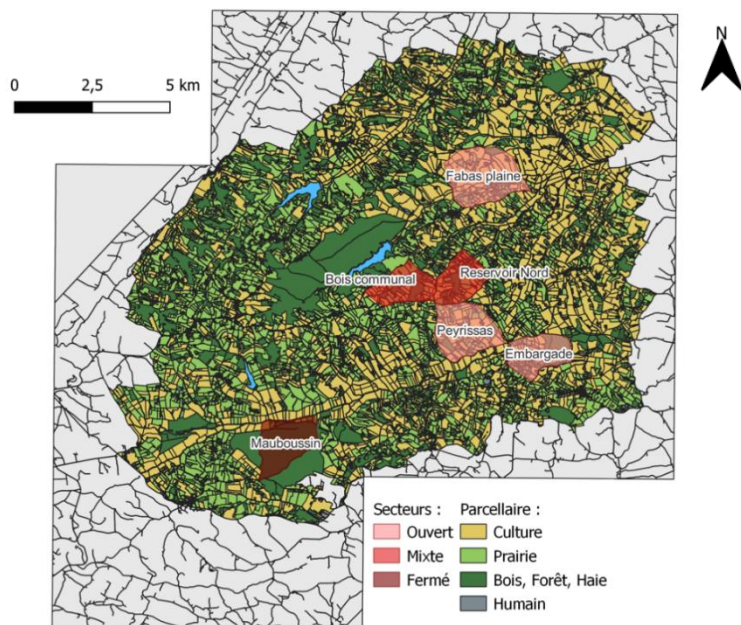


Figure 1 : Plan de la zone atelier PyGar (réalisé sur Qgis) située sur le site vallons et coteaux de Gascogne. Représentation des différents secteurs (Ouvert, Mixte et Fermé), des 6 sites de captures de chevreuils et de l'occupation du sol.

Capture des chevreuils et variables associées

Chaque année depuis 2003, des captures sont effectués entre janvier et mars (une capture par site et par an). Un périmètre de filet est délimité autour de chaque site et des rabats successifs permettent la capture des individus. Ces derniers sont ensuite tranquilisés avec un injection d'acepromazine en intramusculaire, placés dans des caisses de contention, puis manipulés à la fin des captures afin d'effectuer des prélèvements biologiques, des mesures et de les équiper avec un collier GPS avant de les relâcher. Entre 2010 et 2022, 686 chevreuils ont été capturés dont 108 recapturés au moins une fois. Pour certains individus, un collier GPS a été placé autour du cou afin de suivre leur utilisation du milieu pendant une dizaine de mois.

La charge en tique des chevreuils est mesurée depuis 2016, par le nombre total de nymphes *Ixodes ricinus* comptées sur les deux oreilles lors des captures hivernales. Cette variable servira à indexer l'abondance en nymphes actives dans l'environnement.

L'espace utilisé par les chevreuils en hiver est défini par le domaine vital, calculé en utilisant les positions GPS relevées toutes les 6h durant une période de 15 jours après la capture (en excluant les 11 premier jours susceptibles de refléter des changements de comportement spatial liés à la capture, Morellet et al. 2009). Le domaine vital a été calculée avec la méthode kernel à 90% (Börger et al. 2006) à l'aide du package R, *adehabitatHR* (Calenge 2006). La surface du domaine vital est calculée sous Postgres.

La distance moyenne parcourue en 24h a été mesurée pour les individus dont nous disposions des localisations GPS relevées toutes les 10min, 2 jours par mois, entre janvier et juin. Les individus effectuant leur dispersion post-natale pendant cette période n'ont pas été considéré dans cette étude car leur comportement spatial n'est pas stabilisé.

Variables environnementales

Le pourcentage de surface boisée (par rapport à la surface totale) du domaine vital a été calculé pour les individus disposant d'un collier GPS. Pour cela, le domaine vital de chaque individu a été intersecté (sous Postgres) avec la carte d'occupation du sol mise à jour chaque année.

Afin d'étudier l'effet de la température sur l'abondance en tiques dans l'environnement, le nombre de degrés jours cumulés (Degree Day Accumulation : DDA) a été calculé à partir des mesures de températures relevées par les stations météorologiques de Palaminy et de Blajan situées sur la zone d'étude (données fournies par METEO-FRANCE). La température minimale

limite a été fixée à 4.5°C, seuil en dessous duquel les tiques sont inactives (Duffy, Campbell 1994 ; Kiewra, Sobczyński 2006). Le DDA de chaque journée a été calculé de la manière suivante :

$$DDA = \frac{T_{max} + T_{min}}{2} - 4,5 \text{ if } DDA = \frac{T_{max} + T_{min}}{2} - 4.5 > 0$$

else DDA = 0

Les DDA des 15 jours précédents la capture de chaque individu ont ensuite été sommés afin d’obtenir une quantification des températures favorables à l’activité des tiques au cours de cette période précédant la capture. Le DDA a été calculé pour chacune des stations météorologiques puis la valeur moyenne des DDA a été utilisée au cours de nos analyses.

Communauté d’hôtes

La densité en chevreuil a été estimée tous les un ou deux ans pour chaque site de capture (sauf Embargade et Mauboussin) depuis 2005 par une méthode de capture-marquage-recapture (CMR, Hewison et al. 2007). Les chevreuils sont capturés et marqués avec un collier en hiver. En avril, 3 journées de battue sont effectuées par site de capture et des observateurs comptent et identifient les chevreuils (marqués ou non) qui sont déplacés par la battue. Pour chacun des sites, le nombre total d’individus marqués (portant un collier) présents dans le site lors de la battue est connu. Le nombre d’individus marqués observés lors de la battue rapporté au nombre total d’individus marqués présents dans le dispositif correspond à la probabilité d’observation. Le nombre d’individus observé non-marqués divisé par cette probabilité nous donne le nombre total estimé de chevreuils non-marqués présents. Le nombre total d’individus marqués et le nombre total estimé d’individus non-marqués sont ensuite additionnés puis divisé par la surface du site de battue afin d’obtenir la densité en chevreuil de chaque relevé. La densité annuelle par site est ensuite calculée par la moyenne des 3 relevés. Dans la suite de nos analyse, nous avons considéré la densité moyenne par site sur l’ensemble de la période d’étude (2005 et 2021).

Le milieu très forestier du site de Mauboussin rend les estimations de densité en chevreuils par CMR difficiles car il est impossible d’observer les individus. Des relevés de fèces ont été réalisés dans 25 placettes de 50m², réparties sur tout le site de Mauboussin. Le taux de défécation des chevreuils mesuré en milieu forestier dans Mitchell et al. 1985 et la méthode d’estimation par accumulation des fèces (FAR) décrite dans Marcon et al. 2019 ont été utilisés afin d’obtenir une densité moyenne en chevreuil sur le site de capture.

La densité en bétail a été calculé à partir du comptage hebdomadaire d'animaux, réalisé pendant la saison de pâturage entre avril et décembre 2012. Nous nous sommes référés aux taux de conversion en Livestock Unit (LU) expliqué dans le tableau en annexe II du Journal officiel de l'Union Européenne publié en avril 2016 afin de pondérer nos abondances entre les espèces en fonction de leur besoin énergétique. Les bovins et les équidés ont été considérés comme équivalent à 0.15 ovins sur notre zone d'étude. La densité en bétail est la somme des abondances mensuelles sur la période de pâturage, rapportée à la superficie, soit de chaque site de capture, soit de chaque domaine vital.

La densité de micro-mammifères a été indexée de manière très indirecte par l'abondance de la glandée comme utilisé par Bregnard et al. 2021 et d'Ostfeld et al. 2001. La glandée est une source de nourriture importante pour de nombreuses espèces de rongeurs (McShea 2000). En effet les variations de densité en micro-mammifères sont connues pour suivre les variations de fructifications forestières qui affectent leur survie et leur reproduction (McShea 2000 ; Clotfelter et al. 2007). Ces travaux montrent un décalage de 2 ans entre la variation de glandée en automne et celle de la densité en nymphes au printemps, du fait du délai nécessaire pour le gorgement des larves sur les micromammifères et leur métamorphose en nymphes, que nous considèreront au cours de nos analyses.

Depuis 2010, la glandée est mesurée sous 24 arbres situés en sous-bois sur les sites forêt de Mauboussin (14 arbres) et Bois communal (10 arbres). Les arbres sélectionnés ont une bonne santé, un diamètre supérieur à 40cm et sont séparés les uns des autres d'au moins 150m. Chaque année, deux relevés sont effectués mi-octobre et début novembre à l'aplomb du houppier où les glands tombés dans une placette de 1m² sont ramassés. Les glands sont ensuite placés en étuve à 80°C durant 48h pour être séchés puis pesés afin d'obtenir la biomasse sèche de glands produite par chaque arbre (somme des productions de mi-octobre et début novembre). Nous avons calculé chaque année la glandée moyenne (g/m²) produite en secteur forestier (Mauboussin) et dans les bois des secteurs mixte et ouvert (Bois communal). Comme chacun des sites de capture ou des domaines vitaux contient une surface de bois variable, nous avons indexé la densité de micro-mammifères par la densité de glands, calculée en multipliant la glandée moyenne par la surface de bois puis en rapportant celle-ci à la surface totale du site de capture ou du domaine vital (g/m²).

Analyse des pathogènes chez les tiques

Entre 2012 et 2013 et entre 2018 et 2021, 3353 tiques actives ont été récoltées dans la végétation au printemps, dans les différents sites de capture (Mauboussin, Bois communal, Fabas plaine et Peyrissas) à l'aide d'un drap et d'un drapeau blancs tirés le long de transects. Pour les tiques prélevés entre 2012 et 2013, l'ADN a été extrait en suivant le protocole basé sur l'ammoniac décrit dans Schouls et al. 1999. Les bactéries du genre *Borrelia* (*B. burgdorferi*, *B. afzelii* et *B. garinii*) ont été détectées par qPCR à l'aide des amorces spécifiques aux gènes FlaB et OspC (Gómez-Díaz et al. 2011) et les amplicons ont été directement séquencés en utilisant la Technologie Sanger (Eurofins, France). Pour *A. phagocytophilum*, l'amorce spécifique au gène msp2/p44 a été utilisé pour réaliser la PCR et le séquençage a été réalisé sur les gènes groEL, msp4 et ankA. Les données et les protocoles utilisées pour ces tiques sont disponible dans Lebert et al. 2020.

Pour les tiques prélevées entre 2018 et 2021, l'ADN a été extrait avec le kit Nucleospin DNA insect de Macherey-Nagel (Kranzfelder et al. 2015). La détection de pathogènes a ensuite été effectuée avec une première analyse par puces micro-fluidiques. La détection des *Borrelia* a été réalisée à l'aide des amorces pour les gènes rpoB et FlaB. Pour détecter *A. phagocytophilum*, les amorces pour le gène msp2 ont été utilisées. L'analyse via les puces micro-fluidiques a été validée par qPCR de confirmation avec les amorces FlaB pour les bactéries du genre *Borrelia* (Barbour et al. 1996 ; Clark et al. 2013) et les amorces EHR pour *A. phagocytophilum* (Rar et al. 2005). Les amplicons obtenus sont mis à migrer sur un gel d'agarose 2% à 100V pendant 1h45. En fonction de la qualité de la migration, les amplicons sont ensuite envoyés directement au séquençage ou purifiés sur gel à l'aide du kit Macherey Nagel NucleoSpin Gel and PCR clean up avant d'être quantifiés au Nanodrop, dilués selon les concentration recommandé par Eurofins et envoyés au séquençage. Les séquences obtenues sont analysées à l'aide du logiciel BioEdit et comparées avec la base de données NCBI.

Des amorces témoins spécifiques au gène ITS2, compris dans l'ADN des tiques, ont été utilisées pour vérifier l'extraction de l'ADN. Pour la vérification de la qPCR, un témoin PCR pour *Escherichia coli* a été utilisé. Seul les individus pour lesquels l'extraction de l'ADN et la qPCR étaient confirmées, ont été conservés lors de nos analyses.

Analyses statistiques

Analyse des facteurs corrélés l'abondance en tiques

Les analyses statistiques visant à identifier les facteurs impliqués dans la variation de la charge en tiques ont été effectuée à l'aide de Modèles Linéaires Généralisés (GLM) ajustés pour une variable dépendante suivant une distribution négative binomiale. Les conditions des modèles ont été vérifiées à l'aide du package DHARMA et d'une analyse des résidus. Nous avons pris la décision de ne pas réaliser de Modèles Linéaires Généralisés Mixtes (GLMM) incluant un effet aléatoire de l'année ou du site. Nous avons considéré que la variation pouvant résulter de l'effet année était déjà incluse dans les variables glandée (calculée chaque année), DDA (calculée chaque année), et que la variation pouvant résulter de l'effet site était incluse dans les variables calculée pour chaque site avec la densité en bétail, en chevreuils et le couvert boisé. Le taux de recapture des chevreuils est faible (15.74%), nous avons choisi d'ignorer un potentiel effet aléatoire issu de l'individu.

Trois jeux de données ont été constitués afin d'identifier les facteurs pouvant influencer l'abondance en tique dans le milieu, indexée par la charge en tiques retrouvées sur les chevreuils, à l'échelle du site de capture (Jeu de données 1), du domaine vital des individus (Jeu de données 2) ou en considérant aussi le mouvement quotidien des individus (distance journalière parcourue, Jeu de données 3).

Le jeu de données 1 comporte 324 individus capturés entre 2016 et 2021. Les variables explicatives sont la densité en bétail et en chevreuils mesurées sur le site (/100ha), la densité en micro-mammifères indexée par la glandée (g/m^2) de l'année n-2 (deux années précédant l'année n de capture) et de l'année n-1, afin de considérer un délai variable de la réponse sur les nymphes, et du DDA des 15 jours précédents la date de capture de l'individu ($^{\circ}C$).

Le jeu de données 2 comporte 166 individus capturés entre 2016 et 2020. Les variables explicatives sont les mêmes que pour le jeu de données 1 mais calculée à l'échelle du domaine vital pour la densité en bétail et la densité en micro-mammifères. Nous considérons en plus la variable pourcentage de surface boisé mesurés dans le domaine vital de chaque individu.

Le jeu de données 3 comporte 105 individus capturés entre 2016 et 2020. Les variables explicatives sont les mêmes que pour le jeu de données 2 avec en plus la distance journalière parcourue par chaque individu.

Chaque modèle et leur sous-modèle ont été lancé sur Rstudio à l'aide du package *MuMIn* et de la fonction *dredge()* permettant le calcul des valeurs du Critère d'Information d'Akaike

(AIC). Nous avons retenu le modèle ayant la plus faible valeur d'AIC (voir Annexe 2, 3 et 4). La multi-colinéarité entre les variables a également été vérifiée chez les modèles sélectionnés à l'aide du facteur d'inflation de la variance (VIF). Aucune valeur de VIF ne dépassait 5 et les variables conservées dans les modèles sélectionnés ont été considérées comme indépendantes.

Analyses des facteurs corrélés à la prévalence de pathogènes chez les tiques

Les analyses statistiques visant à identifier les facteurs impliqués dans la variation de la prévalence d'*Anaplasma phagocytophilum* et des *Borrelia* chez les tiques ont été effectuée à l'aide de Modèles Linéaires Généralisés (GLM) ajustés pour une variable dépendante suivant une distribution binomiale (1 = présence du pathogène ou 0 = absence du pathogène dans la tique). Les conditions des modèles ont été vérifiés à l'aide du package DHARMA et d'une analyse des résidus.

Le premier modèle analyse la prévalence des bactéries du genre *Borrelia* (*B. burgdorferi*, *B. afzelii* et *B. garinii*) dans les tiques (2933 tiques) en fonction de la communauté d'hôtes présente sur le site de prélèvement. Les variables explicatives considérées sont la densité en chevreuils, en bétail et en micro-mammifères indexée par la glandée de l'année n-1.

Le deuxième modèle analyse la prévalence d'*Anaplasma phagocytophilum* (2947 tiques) en fonction de la communauté d'hôtes présente sur le site de prélèvement. Les variables explicatives considérées sont identiques au modèle précédent.

Résultats

Facteurs corrélés à l'abondance en tiques

Analyse à l'échelle du site de capture

La charge en tique sur les oreilles des chevreuils en hiver varie de 0 à 15 nymphes. A l'échelle du site de capture (Jeu de données 1), le modèle retenu (voir Annexe 2) comporte les effets de la glandée de l'année n-1, du DDA des 15 jours avant la capture et de la densité en bétail présent sur le site. Le modèle explique 9.8% de la variance de la charge en tiques sur les oreilles des chevreuils. L'analyse révèle un effet positif significatif de la glandée de l'année n-1 sur la charge en tiques (p-value = 4.98e-07, $\alpha = 0.0037439$). Lorsque la glandée augmente de 0 à 300 g/m², le modèle prédit une augmentation de la charge en tiques de 2 à 6 nymphes par individus (Figure 2). Le modèle révèle également un effet positif significatif du DDA des 15 jours précédant la capture sur la charge en tiques (p-value = 0.00162, $\alpha = 0.0085575$). Les prédictions

montrent une charge en tiques passant de 2 à 3 nymphes par individu lors d'une augmentation du DDA de 25 à 80°C (Figure 3). Il existe également une tendance à un effet négatif de la densité de bétail (p -value = 0.10465, α = -0.0891793) sur la charge en tiques des chevreuils, allant à l'encontre de nos hypothèses de départ.

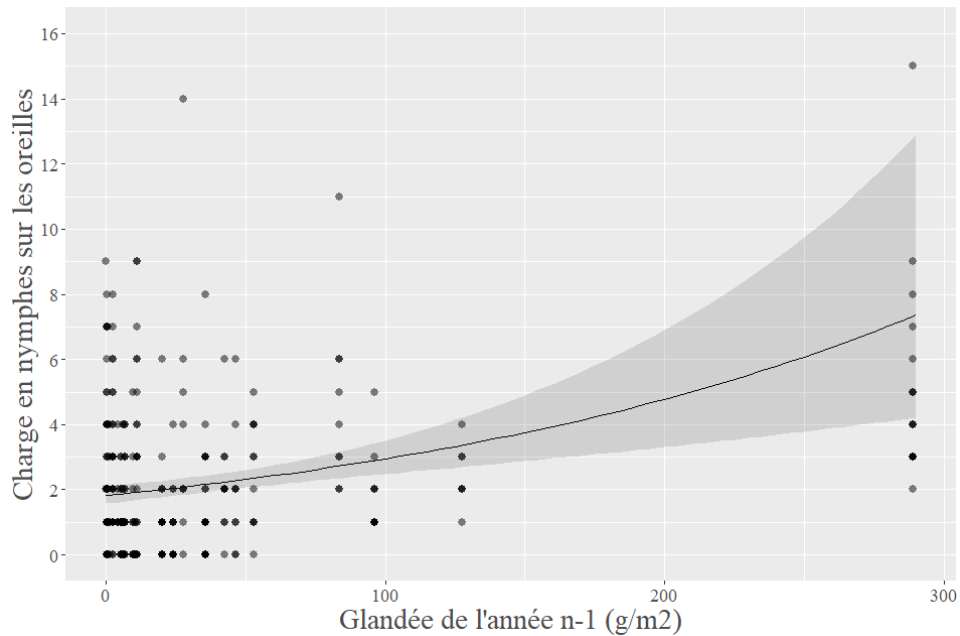


Figure 2 : Variation de la charge en nymphes relevée sur les oreilles des chevreuils en hiver en fonction de la densité en micromammifères indexée par la glandée de l'année précédente (g/m^2). La courbe est prédite par le modèle, les points sont les valeurs observées, l'enveloppe grisée est l'intervalle de confiance à 95 %.

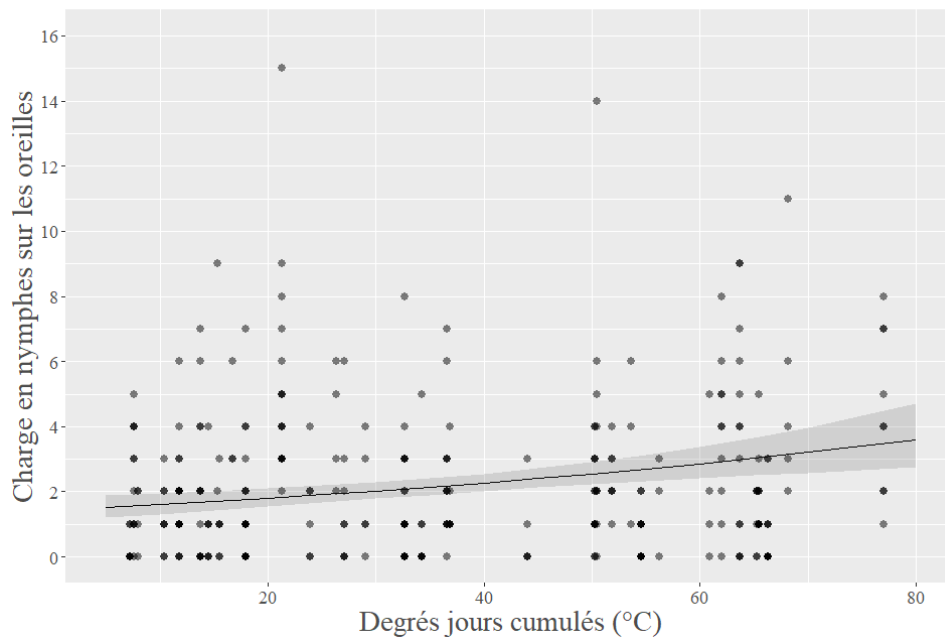


Figure 3 : Variation de la charge en nymphes relevée sur les oreilles des chevreuils en hiver en fonction du Degree Day Accumulation des 15 jours avant la date de capture ($^{\circ}C$). La courbe est prédite par le modèle, les points sont les valeurs observées, l'enveloppe grisée est l'intervalle de confiance à 95 %.

Analyse à l'échelle du domaine vital

A l'échelle du domaine vital (Jeu de données 2), le modèle avec la plus petite valeur AIC (voir Annexe 3) conserve également les effets de la glandée de l'année n-1, du DDA des 15 jours avant la capture et de la densité en bétail. Le modèle explique 6% de la variance de la charge en tiques sur les oreilles des chevreuils. Nous retrouvons à nouveau l'effet positif du DDA sur la charge en tique (p-value = 0.0425, $\alpha = 0.15501$). D'après les prédictions du modèle, la charge en nymphes par individus passe de 2 à 3 nymphes lorsque le DDA augmente de 40 à 70°C. L'effet positif de la glandée sur la charge en nymphes est proche d'être significatif (p-value = 0.0762, $\alpha = 0.12331$) avec une charge en nymphe qui augmente de 2 à 4 nymphes pour une augmentation de la glandée de 50 à 325 g/m². L'effet négatif de la densité en bétail reste une tendance (p-value = 0.1162, $\alpha = -0.12447$).

Analyse à l'échelle du domaine vital et de la mobilité journalière

Si on considère aussi l'effet de la mobilité journalière des chevreuils (Jeu de données 3) sur la charge en tiques, le modèle retenu (voir Annexe 4) conserve seulement les effets de la densité en bétail et de la glandée de l'année n-1 mesurés sur le domaine vital. Le modèle explique 8% de la variance de la charge en nymphe sur les oreilles des chevreuils. L'effet négatif de la densité en bétail est significatif (p-value = 0.0191, $\alpha = -0.23079$). La charge en tique diminue de 2 à 1 lorsque la densité en bétail augmente de 6.25 à 22.5/100 ha sur le domaine (Figure 4). L'effet positif de la glandée n'est qu'une tendance (p-value = 0.1310, $\alpha = 0.12201$).

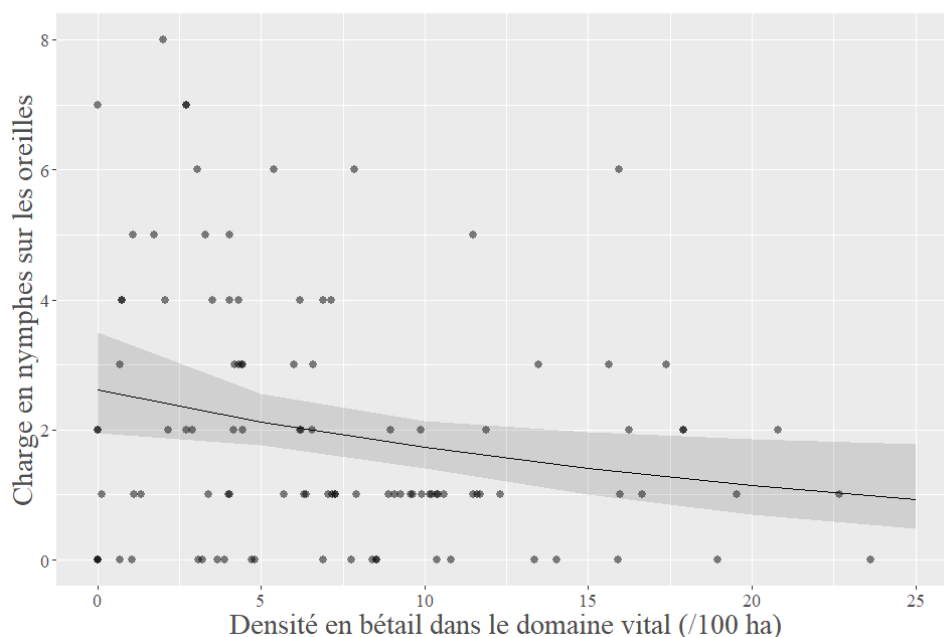


Figure 4 : Variation de la charge en nymphes relevée sur les oreilles des chevreuils en hiver en fonction de la densité en bétail mesurée sur le domaine vital (/100 ha). La courbe est prédite par le modèle, les points sont les valeurs observées, l'enveloppe grisée est l'intervalle de confiance à 95 %.

Facteurs corrélés à la prévalence de pathogène chez les tiques

La prévalence de *Borrelia* dans les tiques collectées sur la végétation au printemps varie de 0 à 13 % selon les années et les sites. La prévalence d'*Anaplasma* dans les tiques collectées sur la végétation varie de 0 à 9.6% selon les années et les sites.

Le modèle retenu pour expliquer la prévalence des bactéries du genre *Borrelia* chez les tiques (voir Annexe 5) comporte les effets de la densité en chevreuils (p-value = 0.0685), en bétail (p-value = 0.6993) et en micro-mammifères (indexée par la glandée de l'année n-1, p-value = 0.8581) explique seulement 0.15% de la variance ($R^2 = 0.001553306$) et ne révèle qu'une tendance à un effet négatif de la densité en chevreuils sur la prévalence du pathogène (p-value = 0.0685, $\alpha = -0.0767253$).

Le modèle retenu (voir Annexe 6) analysant les facteurs impliqués dans la prévalence d'*Anaplasma phagocytophilum* chez les tiques comporte les effets des mêmes variables explicatives que le modèle précédent et explique seulement 0.32% de la variance ($R^2 = 0.003188855$). Le seul effet significatif est l'effet positif de de la densité en chevreuils (p-value = 0.00303, $\alpha = 0.095484$, Figure 5).

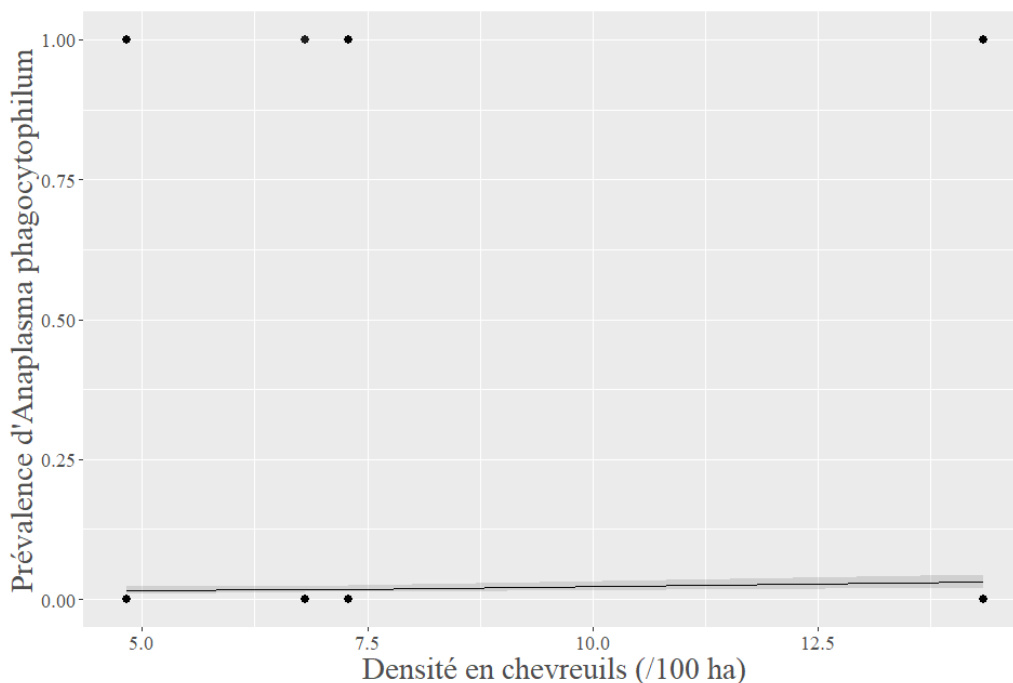


Figure 5 : Variation de la prévalence d'*Anaplasma phagocytophilum* chez les tiques prélevées au printemps en fonction de la densité en chevreuil mesurée sur le site de prélèvement (/100 ha). La courbe est prédite par le modèle, les points sont les valeurs observées, l'enveloppe grisée est l'intervalle de confiance à 95 %.

Discussion

Effet de la communauté d'hôtes, du climat et du milieu sur l'abondance en tiques

Effet de la température

Nos modèles à l'échelle du site de capture et du domaine vital ont révélé un effet positif significatif des Degrés jours cumulés précédant la capture des chevreuils sur la charge en nymphe sur leurs oreilles. Ce résultat indique que des températures plus chaudes en hiver favoriseraient l'abondance de tiques actives en quête d'hôtes en cette période. Cela pourrait s'expliquer d'une part par une meilleure survie des larves et des nymphes durant l'hiver due à un climat plus doux et des conditions moins extrêmes. Les tiques *Ixodes* ont été montrées comme souffrant d'une mortalité accrue lors d'une exposition prolongée à des température $<0^{\circ}\text{C}$ (Lindsay 1995 ; Burks et al. 1996 ; Vandyk et al. 1996 ; Dautel, Knülle 1997 ; Ogden et al. 2004). Une augmentation des températures durant l'hiver pourrait ainsi favoriser la survie des tiques et augmenterait leur abondance dans le milieu (Dautel, Knülle 1997 ; Jaenson et al. 2012).

Cela pourrait s'expliquer d'autre part, par une augmentation de l'activité des tiques en hiver. Les tiques possèdent un organe sensoriel, appelé organe de Haller, leur permettant de déceler les variations de température, d'humidité et de luminosité afin d'établir le moment propice à la quête d'un hôte (Medlock et al. 2013 ; Leal et al. 2020). Plusieurs études ont révélé une température limite (entre 4 et 4.5°C) en dessous de laquelle les tiques deviennent inactives (Duffy, Campbell 1994 ; Kiewra, Sobczykński 2006). Lors des périodes hivernales, les tiques *Ixodes ricinus* peuvent réaliser une diapause durant laquelle elles arrêtent leur activité et la reprennent au printemps lorsque les conditions climatiques sont plus favorables et les hôtes plus abondants (Ogden et al. 2004 ; Bregnard et al. de 2021). Cet état de diapause permet de limiter les dommages physiologiques pouvant être causés par les gelées en hiver. Dans ce cas de figure, les larves et les nymphes passent l'hiver en diapause et atteignent le prochain stade de développement à partir du printemps de l'année suivante. Cependant, lors de l'automne et l'hiver 2006-2007, en Allemagne de l'Est, des tiques actives ont été retrouvées entre novembre et début mars, en raison de températures supérieures aux moyennes de saison ($+3.4^{\circ}\text{C}$ en automne et $+4.6^{\circ}\text{C}$ en hiver, Gray et al. 2009). La hausse de température pourrait être à l'origine d'une réduction de la période de diapause par la prolongation d'une activité en automne et l'apparition d'une activité plus précoce en hiver (Gray et al. 2009 ; Jaenson et al. 2012), voire une activité permanente dans les climats doux. Ce maintien de l'activité des tiques en hiver

expliquerait l'augmentation de la charge en tiques mesurée sur les oreilles des chevreuils avec la douceur des températures.

L'effet positif de la température sur la charge en nymphes pourrait donc s'expliquer par deux raisons. La hausse des températures en hiver améliorerait la survie des larves et des nymphes (Dautel, Knülle 1997) et maintiendrait aussi une activité plus longue en automne et plus précoce, voire constante, en hiver (Gray et al. 2009 ; Jaenson et al. 2012) entraînant ainsi une augmentation de la densité en nymphes actives dans l'environnement.

Effet de la densité en micro-mammifères

Nos modèles à l'échelle du site de capture révèlent également un effet positif de l'abondance de la glandée de l'automne de l'année n-1 (indexant la densité en micro-mammifères) sur la charge en nymphes retrouvés sur les oreilles des chevreuils de l'hiver suivant (année n). La glandée a été plusieurs fois démontrée comme corrélée avec la densité en micro-mammifères (McShea 2000 ; Schnurr et al. 2002 ; Clotfelter et al. 2007). Plusieurs études montrent une augmentation de la densité en rongeurs à la suite d'une forte glandée lors de l'automne de l'année précédente (McShea 2000 ; Schnurr et al. 2002 ; Clotfelter et al. 2007). Ces variations de glandée et de densité en micro-mammifères ont également été montrées comme corrélées aux variations de densité en nymphes dans l'environnement. Les études de Bregnard et al. 2021 et Ostfeld et al. 2001 montrent un décalage de 2 ans entre l'augmentation de la glandée et celle de la densité en nymphes, ainsi qu'un décalage de 1 an entre l'augmentation de la densité en micro-mammifères et celle de la densité en nymphes. Leur résultats soutiendraient que l'augmentation de la glandée aurait un effet positif sur la densité en rongeurs de l'année suivante, qui elle-même aurait un effet positif sur l'abondance en nymphes de l'année d'après (voir Annexe 7). Cependant, nos résultats soutiennent un effet de la glandée sur l'abondance en nymphes beaucoup plus rapide avec un décalage temporel de quelques mois (de l'automne à l'hiver). Ce résultat pourrait provenir des différences de climat et d'espèces de micro-mammifères présentes sur notre zone atelier par rapport au site des deux études citées précédemment. Les études de Bregnard et al. 2021 et Ostfeld et al. 2001 ont été menées respectivement en Suisse et dans le Centre / Est de Etats-Unis. Dans ces régions, la reproduction et la prolifération des rongeurs à lieu durant le printemps et en début d'automne (Brown 1964 ; Long 1973). Le climat plus rude en été et en hiver est défavorable à la reproduction des rongeurs en ces périodes (Brown 1964 ; Long 1973). En comparaison, notre site d'étude se situe sur des latitudes plus basses, avec des températures hivernales plus douces exposant les rongeurs à des conditions moins extrêmes. Leur reproduction est possible du printemps à l'automne, et même

en hiver, lors des années de fortes glandées, (Le Louarn, Schmitt 1972 ; Vincent 1977). L'apport nutritif de la glandée permet également aux rongeurs d'avoir un accès aux ressources leur permettant de tenir l'hiver et d'améliorer leur survie (Le Louarn, Schmitt 1972 ; Vincent 1977 ; McShea 2000 ; Schnurr et al. 2002 ; Clotfelter et al. 2007). La glandée pourrait ainsi avoir un effet direct et rapide sur la dynamique de la population de rongeurs et augmenter ainsi le gorgement des larves de tiques dès la fin de l'automne.

De plus, le rythme de développement entre les différents stades de la tique dépend des conditions de températures dans son milieu (Ogden et al. 2004). La ponte, l'éclosion des œufs et le temps de mues entre les 3 stades covarient de manière non-linéaire avec les conditions de température (Chilton, Bull 1994 ; Ogden et al. 2004). Pour les larves et les nymphes, une augmentation des températures diminue le temps nécessaire pour passer d'un stade à un autre (Ogden et al. 2004). Nous pouvons émettre l'hypothèse que le temps de mue nécessaire aux larves s'étant nourries sur les micro-mammifères en fin d'automne soit réduit par les températures plus chaudes recensées sur notre site d'étude. Cette accélération de leur développement leur permettrait de devenir des nymphes actives dès janvier-février.

Cette augmentation rapide de la densité d'hôtes à la suite d'une forte glandée, combinée à l'accélération du développement des larves, se gorgeant sur ces derniers en fin d'automne, pourraient ainsi expliquer le court décalage temporel entre la variation de glandée et la variation de l'abondance en nymphes sur les oreilles des chevreuils. La concomitance entre l'augmentation de la densité en micro-mammifères et l'activité des larves et les conditions climatiques favorables permettraient ainsi le gorgement et la survie d'un plus grand nombre de parasites, accéléreraient leur développement et augmenteraient la densité en nymphes actives dans le milieu (voir Annexe 7 pour un schéma des effets de cascade dans le temps).

Effet de la densité en bétail

Nos analyses statistiques révèlent que la densité en bétail mesurée dans le domaine vital des chevreuils est négativement corrélée à la charge en nymphes retrouvées sur les oreilles de ces derniers. Ce résultat est contradictoire avec notre hypothèse de départ. En effet, le bétail tel que les bovins, les équidés et les ovins peuvent être les hôtes des trois stades de développement de la tique *Ixodes ricinus* (Hofmeester et al. 2016 ; Gray, Kahl, Zintl 2021). Le nom vernaculaire de cette espèce est d'ailleurs « sheep tick » ou « tiques des moutons ». La présence de bétail et la variation de leur abondance a déjà été montré comme un facteur influençant l'abondance de tiques dans l'environnement (Barandika et al. 2006 ; Lihou, Vineer, Wall 2020). Nous étions donc partis du postulat que les chevreuils, vivant dans des sites et des domaines

vitaux avec une plus forte densité en bétail, auraient une charge en nymphes sur les oreilles plus importante en conséquence d'une plus forte densité en nymphes dans l'environnement. Cependant, certaines études viennent nuancer l'effet des grands herbivores tels que les bovins et les ovins, sur l'abondance en tiques dans le milieu (Gassner et al. 2008 ; Van Wieren, Hofmeester 2016). En effet, le pâturage effectué par ses espèces entraîne de forte modification sur la végétation. Le broutage des grands herbivores va engendrer l'apparition et le maintien d'une strate herbacée basse et ouverte en réduisant la strate arbustive et en diminuant l'épaisseur de la litière (Van Wieren, Hofmeester 2016). Cette végétation plus basse et moins dense engendrerait une exposition plus forte des tiques au soleil et augmenterait le risque de dessiccation (Walker et al. 2001 ; Gassner et al. 2008). Il est également possible que la présence de bétail et son impact sur la végétation puisse avoir un effet négatif sur l'abondance d'autres hôtes d'*Ixodes ricinus* comme les micro-mammifères ou les chevreuils (Van Wieren, Hofmeester 2016). Les rongeurs nécessitent un couvert végétale important utilisé comme zone refuge (Smit et al. 2001). La formation d'une strate végétale plus basse et moins dense pourrait réduire ces zones refuges pour les micro-mammifères et augmenter leur risque de prédation (Smit et al. 2001 ; Van Wieren, Hofmeester 2016). Une compétition pour l'accès aux ressources peut également avoir lieu entre les grands herbivores domestiques et les grands herbivores sauvages pouvant mener jusqu'à une exclusion totale des herbivores sauvages dans le milieu durant les périodes de pâturage (Van Wieren, Hofmeester 2016). La présence de bétail pourrait donc diminuer l'abondance en tiques par un effet direct sur la survie des tiques (augmentation de la dissecation) et par un effet indirect issu de l'exclusion des hôtes sauvages potentiels de la tiques (micro-mammifères et chevreuils). Les chevreuils ayant une plus forte densité en bétail au sein de leur domaine vital circuleraient donc dans des milieux pâturés avec une plus faible densité en tiques expliquant ainsi la plus faible charge en nymphes retrouvés sur leurs oreilles.

Effet de la densité en chevreuils

Nos modèles n'ont révélé aucun effet de la densité en chevreuils sur l'abondance en tiques dans le milieu. Ce résultat est à l'encontre de nos hypothèses de départ car le chevreuil est un des hôtes principaux d'*Ixodes ricinus* et héberge plusieurs stades de développement de la tique (Ostfeld et al. 2006 ; Mysterud et al. 2015 ; Hofmeester et Sprong 2017 ; Fabri et al. 2021). Celui-ci jouerait donc un rôle majeur dans le cycle de vie du parasite et devrait influencer sur son abondance dans le milieu (Ostfeld et al. 2006 ; Mysterud et al. 2015 ; Hofmeester et Sprong 2017 ; Fabri et al. 2021). Plusieurs étude montrent que la présence de chevreuils dans l'environnement entraîne une augmentation de la densité en tiques (Gilbert et al. 2012 ;

Hofmeester et al. 2017). Cependant, même si l'effet de la présence/absence du cervidé a été démontré comme un facteur majeur influençant l'abondance en tique dans le milieu, la corrélation entre la densité du cervidé et celle du parasite restent encore à être éclaircie (Hofmeester et al. 2017). La relation entre les deux densités pourrait ne pas suivre une relation linéaire. Le chevreuil est un animal non-grégaire vivant isolé ou en petits groupes de deux à trois individus (Danilkin, Hewison 1996) en forêt ou en milieu rural avec des boisement fragmentés. Une augmentation de sa densité dans le milieu entraîne une augmentation de la taille des groupes en hiver, avec l'apparition de groupes de plus de 5 individus, mais ceux-ci représentent encore un faible pourcentage de la population (8.1%, Vincent et al. 1995). Une augmentation de la densité en chevreuils n'engendrerait donc pas la formation de grands groupes, ni ne conduirait à des densités localement très fortes, et auraient donc un impact finalement faible sur la dynamique des tiques. L'effet de l'abondance en chevreuils sur l'abondance en tiques ne se résumerait donc pas à une simple relation linéaire mais suivrait plutôt une relation à seuils (Van Buskirk, Ostfeld 2016 ; Hofmeester et al. 2017). Cette relation complexe pourrait demander une analyse plus approfondie basée sur des modèles à seuils.

De plus, nous ne disposons que de valeur moyenne de densité en chevreuils pour chaque site de capture. Cette valeur était constante d'année en année. L'absence de variation temporelle de cette densité ne nous permet pas d'avoir un aperçu complet de la relation entre l'abondance en chevreuils et l'abondance en tiques. Enfin dans notre étude, nous ne disposons pas de secteurs où la densité en chevreuils est nulle (chevreuil absent) ou au contraire forte ($> 20 / 100\text{ha}$) ce qui limite la potentielle détection d'un effet densité. Il est possible que la faible variation au sein de la variable explicative diminue l'effet de ce facteur sur la variable dépendante et expliquerait l'absence d'effet significatif.

Effet de la communauté d'hôtes sur la prévalence des agents pathogènes dans les tiques

Limites des modèles

Nos modèles visant à étudier les effets de la communauté d'hôtes sur la prévalence de pathogènes chez les tiques ont des valeurs explicatives très faibles ($< 1\%$).

Les tiques s'infectant lors des gorgements de sang, nous étions partis du postulats que les densités des différents hôtes présents sur notre site d'étude influeraient sur la prévalence de pathogènes chez le parasite. La prévalence d'*A.phagocytophylum* chez les tiques pourraient augmenter parallèlement à la densité en micro-mammifères (Ogden et al. 1998, Víchová et al.

2014), en bétail (De la Fuente et al. 2008, Chastagner et al. 2017) et en chevreuils (De la Fuente et al. 2008, Rosef et al. 2009, Razanske et al. 2019, Fabri et al. 2021) du fait de leur compétence de réservoir. Pour les bactéries du genre *Borrelia*, la prévalence du pathogène devrait être positivement corrélée à la densité en hôtes compétents tels que les rongeurs. Nous avons également émis comme hypothèse qu'une plus forte densité en hôtes non-compétent comme le chevreuil pourrait engendrer un effet de dilution et réduirait la prévalence du pathogène chez les tiques.

Même si nos modèles révèlent un effet significatif de la densité en chevreuils (*Anaplasma*) et une tendance (*Borrelia*) en accord avec nos hypothèses, nous ne pouvons émettre de conclusion sur un réel effet biologique de ce facteur. Nous pensons que la faible valeur explicative de nos modèles provient, encore une fois, de la faible variance au sein des variables explicatives, en particulier de la densité en chevreuils pour chaque site de capture. Le prélèvement des tiques n'ayant lieu que sur 4 sites (Fabas plaine, Peyrissas, Mauboussin et Réservoir Nord) nous ne considérons que 4 valeurs différentes de densité pour les chevreuils et le bétail.

Conclusion

Notre étude, centrée à l'origine sur l'influence du chevreuil dans le risque de maladies à tiques, n'a pu mettre en évidence les effets de la dynamique du cervidé sur l'abondance en tiques et la prévalence de pathogènes chez le parasite. Néanmoins, nos résultats apportent une vision novatrice des facteurs influençant ces composantes du risques. En plus de confirmer l'impact positif des températures hivernales plus douces sur la densité en tiques, nous montrons un délai de réponse à l'abondance de glandées de seulement quelque mois ce qui, à notre connaissance, n'a jamais été répertorié dans la littérature. Ce résultat met en évidence l'aspect climat et contexte dépendant des effets de la communauté d'hôtes et montre l'importance de la prise en compte de la phénologie de la tique et de ses hôtes dans l'analyse du risque de maladies à tiques. Nous aimerions poursuivre nos analyses de données sur un plus grand nombre de sites/population et d'années afin de vraiment comprendre le rôle du chevreuil sur la dynamique des tiques.

Perspectives

Notre études révèlent que les deux facteurs majeurs positivement corrélés à la charge en nymphes sur les oreilles des chevreuils sont la densité en micro-mammifères et la température en hiver. Plusieurs hypothèses semblent expliquer et appuyer nos résultats mais celles-ci restent encore à être confirmée sur notre site d'étude. Pour cela, nous pourrions réaliser des captures de micro-mammifères, en suivant le protocole de Lebert et al. 2020, avec un suivi saisonnier

afin de voir si la densité en rongeur suit bel et bien la glandée de la même année. Il serait possible de voir si des reproductions ont bien lieu durant l'automne et l'hiver et s'il y a une augmentation de l'abondance en micro-mammifères sur le site concomitante à l'importance de la glandée pendant ces périodes. Nous pourrions, par la même occasion, suivre l'activité des tiques en hiver en réalisant des relevés sur les rongeurs capturés afin de mettre en évidence une activité prolongée des larves et nymphes en hiver et le rôle des micro-mammifères sur la dynamique de la population de tiques. Il serait nécessaire de savoir si les larves s'étant nourries sur les rongeurs en fin d'automne ont été capables de se métamorphoser en nymphes actives dès les mois de janvier et février. Pour cela, il serait certainement nécessaire de réaliser un protocole expérimentale visant à étudier le temps de métamorphose d'une larve en nymphe sous des conditions de températures semblables à celles retrouvées en hiver dans nos régions. Au cours de la réunion du groupe Tiques et Maladie à Tiques, ayant lieu en mars 2022, plusieurs équipes présentaient leur études reposant sur l'élevage de tiques en laboratoire. Une collaboration avec ces équipes serait envisageable afin d'approfondir nos recherches sur la vitesse de développement des larves.

Notre analyse révèle également un effet négatif de la densité en bétail dans le domaine vital des chevreuils sur la charge en nymphes de leurs oreilles. Cette relation est probablement issue de l'impact négatif du pâturage sur la survie des tiques et sur l'abondance en hôtes sauvages. Pour confirmer cette hypothèse, nous pourrions étudier les variations de densité en tiques entre les prairies pâturées et non-pâturées à partir de relevés au draps blancs sur la zone atelier (Lebert et al. 2020), suivre la densité en micro-mammifères sur ces prairies et utiliser les données GPS disponibles pour étudier le comportement du chevreuils dans les zones pâturées.

Aucun effet de la densité en chevreuils sur la densité en nymphes n'a été révélé par nos analyses. Ce résultat peut être expliqué par la complexité de la relation entre ces deux variables nécessitant d'être analysé sur la base d'un modèle à seuil. Il est également possible que l'absence d'effet puisse provenir de l'absence de variation temporelle de la densité pour chaque site et de la faible variation spatiale. Pour remédier à cela, nous pourrions utiliser les mesures de densité en tiques et en chevreuils récoltées sur l'installation expérimentale de Gardouch (43°23'25.7"N 1°41'02.1"E) de l'unité Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage (CEFS) de l'INRAE. L'installation est constituée d'un grand enclos boisé dans lequel des chevreuils ont été placés. Des prélèvements de tiques et des relevés de leur densité dans la végétation, à l'intérieur et l'extérieur de l'enclos, sont réalisés chaque mois. La glandée est également mesurée chaque année sur plusieurs chênes présents dans l'installation. La densité en chevreuils sur le site est connue et relevées tout au long de l'année depuis 2001. L'abondance en chevreuils

dans le grand enclos a connue de grande variation au cours des années variant entre 2 et 16 individus, soit 15 à 100 chevreuils/100 ha. Cela nous permettrait d'avoir une mesure précise et variable de la densité en chevreuils sur le site. Nous pourrions également travailler avec des relevés direct de la densité en tiques actives dans la végétation et étudier à nouveau les effets de la communauté d'hôtes (chevreuils et micro-mammifères) sur ces densités.

Aucun résultat n'a pu être ressorti de l'analyse statistiques des prévalences de pathogènes chez les tiques, en raison d'une trop faible valeur explicative de nos modèles. Afin d'étudier les effets de la densité en chevreuils et en micro-mammifères sur les prévalences de *Borrelia* et *Anaplasma*, nous proposons également d'utiliser les données récoltées sur l'installation expérimentale de Gardouch. Cela nous permettra d'avoir une mesure précise de la densité en chevreuils présents sur notre site d'étude ainsi qu'une mesure de la densité en rongeurs (indexée par la glandée) variant grandement au cours du temps. Cette démarche nécessiterait l'extraction de l'ADN et la détection des pathogènes par qPCR pour les tiques prélevées sur l'installation au cours des années. Avec l'ensemble de ces données, nous pourrions réitérer notre analyse statistique à l'aide de modèles plus explicatifs.

Références bibliographiques :

ANDERSEN, Nanna Skaarup, LARSEN, Sanne Løkkegaard, OLESEN, Carsten Riis, STIASNY, Karin, KOLMOS, Hans Jørn, JENSEN, Per Moestrup et SKARPHÉDINSSON, Sigurdur, 2019. Continued expansion of tick-borne pathogens: Tick-borne encephalitis virus complex and *Anaplasma phagocytophilum* in Denmark. *Ticks and Tick-borne Diseases*. janvier 2019. Vol. 10, no. 1, pp. 115-123. DOI [10.1016/j.ttbdis.2018.09.007](https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2018.09.007).

BARANDIKA, J. F., BERRIATUA, E., BARRAL, M., JUSTE, R. A., ANDA, P. et GARCIA-PEREZ, A. L., 2006. Risk factors associated with ixodid tick species distributions in the Basque region in Spain. *Medical and Veterinary Entomology*. juin 2006. Vol. 20, no. 2, pp. 177-188. DOI [10.1111/j.1365-2915.2006.00619.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.2006.00619.x).

BARBOUR, Alan G., MAUPIN, Gary O., TELTOW, Glenna J., CARTER, Carol J. et PIESMAN, Joseph, 1996. Identification of an Uncultivable *Borrelia* Species in the Hard Tick *Amblyomma americanum*: Possible Agent of a Lyme Disease-like Illness. *The Journal of Infectious Diseases*. 1 février 1996. Vol. 173, no. 2, pp. 403-409. DOI [10.1093/infdis/173.2.403](https://doi.org/10.1093/infdis/173.2.403).

BOGDZIEWICZ, Michał et SZYMKOWIAK, Jakub, 2016. Oak acorn crop and Google search volume predict Lyme disease risk in temperate Europe. *Basic and Applied Ecology*. juin 2016. Vol. 17, no. 4, pp. 300-307. DOI [10.1016/j.baae.2016.01.002](https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.01.002).

BÖRGER, Luca, FRANCONI, Novella, FERRETTI, Francesco, MESCHI, Fiora, MICHELE, Giampiero De, GANTZ, Alberto et COULSON, Tim, 2006. An Integrated Approach to Identify Spatiotemporal and Individual-Level Determinants of Animal Home Range Size. *The American Naturalist*. octobre 2006. Vol. 168, no. 4, pp. 471-485. DOI [10.1086/507883](https://doi.org/10.1086/507883).

Borréliose de lyme, [sans date]. [en ligne]. [Consulté le 10 juin 2022]. Disponible à l'adresse: <https://www.santepubliquefrance.fr/maladies-et-traumatismes/maladies-a-transmission-vectorielle/borreliose-de-lyme>

BOULANGER, Nathalie et MCCOY, Karen D. (éd.), 2017. *Tiques et maladies à tiques : Biologie, écologie évolutive, épidémiologie*. [en ligne]. Marseille: IRD Éditions. [Consulté le 10 juin 2022]. Didactiques. ISBN 978-2-7099-2101-5. Disponible à l'adresse: <http://books.openedition.org/irdeditions/9001>

- BREGNARD, Cindy, RAIS, Olivier, HERRMANN, Coralie, KAHL, Olaf, BRUGGER, Katharina et VOORDOUW, Maarten J., 2021. Beech tree masting explains the inter-annual variation in the fall and spring peaks of *Ixodes ricinus* ticks with different time lags. *Parasites & Vectors*. décembre 2021. Vol. 14, no. 1, pp. 570. DOI [10.1186/s13071-021-05076-8](https://doi.org/10.1186/s13071-021-05076-8).
- BROWN, L. N., 1964. Reproduction of the Brush Mouse and White-Footed Mouse in the Central United States. *American Midland Naturalist*. juillet 1964. Vol. 72, no. 1, pp. 226. DOI [10.2307/2423225](https://doi.org/10.2307/2423225).
- BURKS, Charles S., STEWART JR, Richard L., NEEDHAM, Glen R. et LEE JR, Richard E., 1996. The role of direct chilling injury and inoculative freezing in cold tolerance of *Amblyomma americanum*, *Dermacentor variabilis* and *Ixodes scapularis*. *Physiological Entomology*. 1996. Vol. 21, no. 1, pp. 44-50. DOI [10.1111/j.1365-3032.1996.tb00833.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1996.tb00833.x).
- CALENGE, Clément, 2006. The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*. 25 août 2006. Vol. 197, no. 3, pp. 516-519. DOI [10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017).
- CHASTAGNER, Amélie, PION, Angélique, VERHEYDEN, Hélène, LOURTET, Bruno, CARGNELUTTI, Bruno, PICOT, Denis, POUX, Valérie, BARD, Émilie, PLANTARD, Olivier, MCCOY, Karen D., LEBLOND, Agnes, VOURC’H, Gwenaél et BAILLY, Xavier, 2017. Host specificity, pathogen exposure, and superinfections impact the distribution of *Anaplasma phagocytophilum* genotypes in ticks, roe deer, and livestock in a fragmented agricultural landscape. *Infection, Genetics and Evolution*. novembre 2017. Vol. 55, pp. 31-44. DOI [10.1016/j.meegid.2017.08.010](https://doi.org/10.1016/j.meegid.2017.08.010).
- CHILTON, Neil B. et BULL, C. Michael, 1994. Influence of environmental factors on oviposition and egg development in *Amblyomma limbatum* and *Aponomma hydrosauri* (Acari: Ixodidae). *International Journal for Parasitology*. 1 février 1994. Vol. 24, no. 1, pp. 83-90. DOI [10.1016/0020-7519\(94\)90061-2](https://doi.org/10.1016/0020-7519(94)90061-2).
- CLARK, Kerry L., LEYDET, Brian et HARTMAN, Shirley, 2013. Lyme Borreliosis in Human Patients in Florida and Georgia, USA. *International Journal of Medical Sciences*. 23 mai 2013. Vol. 10, no. 7, pp. 915-931. DOI [10.7150/ijms.6273](https://doi.org/10.7150/ijms.6273).
- CLOTFELTER, Ethan D., PEDERSEN, Amy B., CRANFORD, Jack A., RAM, Nilam, SNAJDR, Eric A., JR., Val Nolan et KETTERSON, Ellen D., 2007. Acorn Mast Drives Long-Term Dynamics of Rodent and Songbird Populations. *Oecologia*. 2007. Vol. 154, no. 3, pp. 493-503.
- COMMISSION IMPLEMENTING REGULATION (EU) 2016/ 669 - of 28 April 2016 - amending Implementing Regulation (EU) No 808 / 2014 as regards the amendment and the content of rural development programmes, the publicity for these programmes, and the conversion rates to livestock units, [sans date]. . pp. 4.
- DANILKIN, A., et HEWISON, M., 1996. *Behavioural Ecology of Siberian and European Roe Deer*. [en ligne]. [Consulté le 10 juin 2022]. Disponible à l’adresse: <https://link.springer.com/book/9780412638800>
- DAUTEL, H. et KNÜLLE, W., 1997. Cold hardiness, supercooling ability and causes of low-temperature mortality in the soft tick, *Argas reflexus*, and the hard tick, *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodoidea) from Central Europe. *Journal of Insect Physiology*. 1 septembre 1997. Vol. 43, no. 9, pp. 843-854. DOI [10.1016/S0022-1910\(97\)00025-5](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(97)00025-5).
- DE LA FUENTE, José, RUIZ-FONS, Francisco, NARANJO, Victoria, TORINA, Alessandra, RODRÍGUEZ, Oscar et GORTÁZAR, Christian, 2008. Evidence of *Anaplasma* infections in European roe deer (*Capreolus capreolus*) from southern Spain. *Research in Veterinary Science*. juin 2008. Vol. 84, no. 3, pp. 382-386. DOI [10.1016/j.rvsc.2007.05.018](https://doi.org/10.1016/j.rvsc.2007.05.018).
- DICKINSON, Eleanor R, MILLINS, Caroline et BIEK, Roman, 2020. Sampling scale and season influence the observed relationship between the density of deer and questing *Ixodes ricinus* nymphs. *Parasites & Vectors*. décembre 2020. Vol. 13, no. 1, pp. 493. DOI [10.1186/s13071-020-04369-8](https://doi.org/10.1186/s13071-020-04369-8).

DUFFY, David Cameron et CAMPBELL, Scott R., 1994. Ambient Air Temperature as a Predictor of Activity of Adult *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology*. 1 janvier 1994. Vol. 31, no. 1, pp. 178-180. DOI [10.1093/jmedent/31.1.178](https://doi.org/10.1093/jmedent/31.1.178).

DURON, Olivier et GOTTLIEB, Yuval, 2020. Convergence of Nutritional Symbioses in Obligate Blood Feeders. *Trends in Parasitology*. octobre 2020. Vol. 36, no. 10, pp. 816-825. DOI [10.1016/j.pt.2020.07.007](https://doi.org/10.1016/j.pt.2020.07.007).

FABRI, Nannet D., SPRONG, Hein, HOFMEESTER, Tim R., HEESTERBEEK, Hans, DONNARS, Björn F., WIDEMO, Fredrik, ECKE, Frauke et CROMSIGT, Joris P. G. M., 2021. Wild ungulate species differ in their contribution to the transmission of *Ixodes ricinus*-borne pathogens. *Parasites & Vectors*. décembre 2021. Vol. 14, no. 1, pp. 360. DOI [10.1186/s13071-021-04860-w](https://doi.org/10.1186/s13071-021-04860-w).

GASSNER, Fedor, VERBAARSCHOT, Patrick, SMALLEGANGE, Renate C., SPITZEN, Jeroen, VAN WIEREN, Sipke E. et TAKKEN, Willem, 2008. Variations in *Ixodes ricinus* Density and *Borrelia* Infections Associated with Cattle Introduced into a Woodland in The Netherlands. *Applied and Environmental Microbiology*. décembre 2008. Vol. 74, no. 23, pp. 7138-7144. DOI [10.1128/AEM.00310-08](https://doi.org/10.1128/AEM.00310-08).

GILBERT, L, MAFFEY, G. L., RAMSAY, S. L. et HESTER, A. J., 2012. The effect of deer management on the abundance of *Ixodes ricinus* in Scotland. *Ecological Applications*. mars 2012. Vol. 22, no. 2, pp. 658-667. DOI [10.1890/11-0458.1](https://doi.org/10.1890/11-0458.1).

GÓMEZ-DÍAZ, Elena, BOULINIER, Thierry, SERTOURE, Natacha, CORNET, Muriel, FERQUEL, Elisabeth et MCCOY, Karen D., 2011. Genetic structure of marine *Borrelia garinii* and population admixture with the terrestrial cycle of Lyme borreliosis. *Environmental Microbiology*. 2011. Vol. 13, no. 9, pp. 2453-2467. DOI [10.1111/j.1462-2920.2011.02515.x](https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2011.02515.x).

GRAY, J. S., DAUTEL, H., ESTRADA-PEÑA, A., KAHL, O. et LINDGREN, E., 2009. Effects of Climate Change on Ticks and Tick-Borne Diseases in Europe. *Interdisciplinary Perspectives on Infectious Diseases*. 2009. Vol. 2009, pp. 1-12. DOI [10.1155/2009/593232](https://doi.org/10.1155/2009/593232).

GRAY, Jeremy, KAHL, Olaf et ZINTL, Annetta, 2021. What do we still need to know about *Ixodes ricinus*? *Ticks and Tick-borne Diseases*. mai 2021. Vol. 12, no. 3, pp. 101682. DOI [10.1016/j.ttbdis.2021.101682](https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2021.101682).

HAN, Seungeun, LUBELCZYK, Charles, HICKLING, Graham J., BELPERRON, Alexia A., BOCKENSTEDT, Linda K. et TSAO, Jean I., 2019. Vertical transmission rates of *Borrelia miyamotoi* in *Ixodes scapularis* collected from white-tailed deer. *Ticks and Tick-borne Diseases*. avril 2019. Vol. 10, no. 3, pp. 682-689. DOI [10.1016/j.ttbdis.2019.02.014](https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2019.02.014).

HEWISON, A. J. Mark, ANGIBAUT, Jean-Marc, CARGNELUTTI, Bruno, COULON, Aurélie, RAMES, Jean-Luc, SERRANO, Emmanuel, VERHEYDEN, Hélène et MORELLET, Nicolas, 2007. Using Radio-tracking and Direct Observation to Estimate Roe Deer *Capreolus Capreolus* Density in a Fragmented Landscape: A Pilot Study. *Wildlife Biology*. septembre 2007. Vol. 13, no. 3, pp. 313-320. DOI [10.2981/0909-6396\(2007\)13\[313:URADOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2007)13[313:URADOT]2.0.CO;2).

HOFMEESTER, T R, COIPAN, E C, VAN WIEREN, S E, PRINS, H H T, TAKKEN, W et SPRONG, H, 2016. Few vertebrate species dominate the *Borrelia burgdorferi* s.l. life cycle. *Environmental Research Letters*. 1 avril 2016. Vol. 11, no. 4, pp. 043001. DOI [10.1088/1748-9326/11/4/043001](https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/4/043001).

HOFMEESTER, Tim R., JANSEN, Patrick A., WIJNEN, Hendrikus J., COIPAN, Elena C., FONVILLE, Manoj, PRINS, Herbert H. T., SPRONG, Hein et VAN WIEREN, Sipke E., 2017. Cascading effects of predator activity on tick-borne disease risk. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 26 juillet 2017. Vol. 284, no. 1859, pp. 20170453. DOI [10.1098/rspb.2017.0453](https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0453).

HOFMEESTER, Tim R., SPRONG, Hein, JANSEN, Patrick A., PRINS, Herbert H. T. et VAN WIEREN, Sipke E., 2017. Deer presence rather than abundance determines the population density of the sheep tick, *Ixodes ricinus*, in Dutch forests. *Parasites & Vectors*. décembre 2017. Vol. 10, no. 1, pp. 433. DOI [10.1186/s13071-017-2370-7](https://doi.org/10.1186/s13071-017-2370-7).
JAENSON, Thomas GT, JAENSON, David GE, EISEN, Lars, PETERSSON, Erik et LINDGREN, Elisabet, 2012. Changes in the geographical distribution and abundance of the tick *Ixodes ricinus* during the past 30 years in Sweden. *Parasites & Vectors*. décembre 2012. Vol. 5, no. 1, pp. 8. DOI [10.1186/1756-3305-5-8](https://doi.org/10.1186/1756-3305-5-8).

KRANZFELDER, Petra, EKREM, Torbjørn et STUR, Elisabeth, 2016. Trace DNA from insect skins: a comparison of five extraction protocols and direct PCR on chironomid pupal exuviae. *Molecular Ecology Resources*. janvier 2016. Vol. 16, no. 1, pp. 353-363. DOI [10.1111/1755-0998.12446](https://doi.org/10.1111/1755-0998.12446).

KURTENBACH, Klaus, SEWELL, Henna-Sisko, OGDEN, Nick H., RANDOLPH, Sarah E. et NUTTALL, Patricia A., 1998. Serum Complement Sensitivity as a Key Factor in Lyme Disease Ecology. *Infection and Immunity*. mars 1998. Vol. 66, no. 3, pp. 1248-1251. DOI [10.1128/IAI.66.3.1248-1251.1998](https://doi.org/10.1128/IAI.66.3.1248-1251.1998).

LE LOUARN, H. et SCHMITT, A., 1972. Relations observées entre la production de Faines et la dynamique de population du Mulot, *Apodemus sylvaticus* L. en forêt de Fontainebleau. *Annales des Sciences Forestières*. 1972. Vol. 29, no. 2, pp. 205-214. DOI [10.1051/forest/19720203](https://doi.org/10.1051/forest/19720203).

LEAL, Brenda, ZAMORA, Emily, FUENTES, Austin, THOMAS, Donald B et DEARTH, Robert K, 2020. Questing by Tick Larvae (Acari: Ixodidae): A Review of the Influences That Affect Off-Host Survival. REDDY, Gadi V P (éd.), *Annals of the Entomological Society of America*. 20 novembre 2020. Vol. 113, no. 6, pp. 425-438. DOI [10.1093/aesa/saaa013](https://doi.org/10.1093/aesa/saaa013).

LEBERT, Isabelle, AGOULON, Albert, BASTIAN, Suzanne, BUTET, Alain, CARGNELUTTI, Bruno, CÈBE, Nicolas, CHASTAGNER, Amélie, LÉGER, Elsa, LOURTET, Bruno, MASSEGLIA, Sébastien, MCCOY, Karen, MERLET, Joël, NOËL, Valérie, PEREZ, Grégoire, PICOT, Denis, PION, Angélique, POUX, Valérie, RAMES, Jean-Luc, RANTIER, Yann, VERHEYDEN, Hélène, VOURC'H, Gwenael et PLANTARD, Olivier, 2020. Distribution of ticks, tick-borne pathogens and the associated local environmental factors including small mammals and livestock, in two French agricultural sites: the OSCAR database. *Biodiversity Data Journal*. 5 mai 2020. Vol. 8, pp. e50123. DOI [10.3897/BDJ.8.e50123](https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e50123).

Les fiches de synthèse du suivi des ongulés sauvages | Le portail technique de l'OFB, [sans date]. [en ligne]. [Consulté le 10 juin 2022]. Disponible à l'adresse: <https://professionnels.ofb.fr/fr/node/869>

LIHOU, Katie, ROSE VINEER, Hannah et WALL, Richard, 2020. Distribution and prevalence of ticks and tick-borne disease on sheep and cattle farms in Great Britain. *Parasites & Vectors*. décembre 2020. Vol. 13, no. 1, pp. 406. DOI [10.1186/s13071-020-04287-9](https://doi.org/10.1186/s13071-020-04287-9).

LINDSAY, L. Robbin, BARKER, Ian K., SURGEONER, Gordon A., MCEWEN, Scott A., GILLESPIE, Terry J. et ROBINSON, Jeffrey T., 1995. Survival and Development of Ixodes scapularis (Acari: Ixodidae) Under Various Climatic Conditions in Ontario, Canada. *Journal of Medical Entomology*. 1 mars 1995. Vol. 32, no. 2, pp. 143-152. DOI [10.1093/jmedent/32.2.143](https://doi.org/10.1093/jmedent/32.2.143).

LINNELL, J. D. C. et ZACHOS, F. E., 2010. Status and distribution patterns of European ungulates: genetics, population history and conservation. *Ungulate management in Europe: problems and practices*. 2010. pp. 12-53.

LOGIUDICE, Kathleen, OSTFELD, Richard S., SCHMIDT, Kenneth A. et KEESING, Felicia, 2003. The ecology of infectious disease: Effects of host diversity and community composition on Lyme disease risk. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 21 janvier 2003. Vol. 100, no. 2, pp. 567-571. DOI [10.1073/pnas.0233733100](https://doi.org/10.1073/pnas.0233733100).

LONG, Charles A., 1973. Reproduction in the White-Footed Mouse at the Northern Limits of Its Geographical Range. *The Southwestern Naturalist*. 30 mars 1973. Vol. 18, no. 1, pp. 11. DOI [10.2307/3669906](https://doi.org/10.2307/3669906).

Lyme Disease Charts and Figures: Most Recent Year | Lyme Disease | CDC, 2021. [en ligne]. [Consulté le 10 juin 2022]. Disponible à l'adresse: <https://www.cdc.gov/lyme/datasurveillance/charts-figures-recent.html>

MARCON, Andrea, BATTOCCHIO, Daniele, APOLLONIO, Marco et GRIGNOLIO, Stefano, 2019. Assessing precision and requirements of three methods to estimate roe deer density. MOUSSEAU, Tim A. (éd.), *PLOS ONE*. 10 octobre 2019. Vol. 14, no. 10, pp. e0222349. DOI [10.1371/journal.pone.0222349](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222349).

MCSHEA, William J., 2000. THE INFLUENCE OF ACORN CROPS ON ANNUAL VARIATION IN RODENT AND BIRD POPULATIONS. *Ecology*. janvier 2000. Vol. 81, no. 1, pp. 228-238. DOI [10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0228:TIOACO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0228:TIOACO]2.0.CO;2).

MEDLOCK, Jolyon M, HANSFORD, Kayleigh M, BORMANE, Antra, DERDAKOVA, Marketa, ESTRADA-PEÑA, Agustín, GEORGE, Jean-Claude, GOLOVLJOVA, Irina, JAENSON, Thomas G T, JENSEN, Jens-Kjeld, JENSEN, Per M, KAZIMIROVA, Maria, OTEO, José A, PAPA, Anna, PFISTER, Kurt, PLANTARD, Olivier, RANDOLPH, Sarah E, RIZZOLI, Annapaola, SANTOS-SILVA, Maria Margarida, SPRONG, Hein, VIAL, Laurence, HENDRICKX, Guy, ZELLER, Herve et VAN BORTEL, Wim, 2013. Driving forces for changes in geographical distribution of Ixodes ricinus ticks in Europe. *Parasites & Vectors*. décembre 2013. Vol. 6, no. 1, pp. 1. DOI [10.1186/1756-3305-6-1](https://doi.org/10.1186/1756-3305-6-1).

MITCHELL, B., ROWE, Judith J., RATCLIFFE, P. et HINGE, M., 1985. Defecation frequency in Roe deer (*Capreolus capreolus*) in relation to the accumulation rates of faecal deposits. *Journal of Zoology*. 1985. Vol. 207, no. 1, pp. 1-7. DOI [10.1111/j.1469-7998.1985.tb04910.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1985.tb04910.x).

MORELLET, Nicolas, VERHEYDEN, Hélène, ANGIBAULT, Jean-Marc, CARGNELUTTI, Bruno, LOURTET, Bruno et HEWISON, Mark A. J., 2009. The Effect of Capture on Ranging Behaviour and Activity of the European Roe Deer *Capreolus capreolus*. *Wildlife Biology*. septembre 2009. Vol. 15, no. 3, pp. 278-287. DOI [10.2981/08-084](https://doi.org/10.2981/08-084).

MYSTERUD, Atle, EASTERDAY, William Ryan, STIGUM, Vetle Malmer, AAS, Anders Bjørnsgaard, MEISINGSET, Erling L. et VILJUGREIN, Hildegunn, 2016. Contrasting emergence of Lyme disease across ecosystems. *Nature Communications*. septembre 2016. Vol. 7, no. 1, pp. 11882. DOI [10.1038/ncomms11882](https://doi.org/10.1038/ncomms11882).

OGDEN, N. H., BOWN, K., HORROCKS, B. K., WOLDEHIWET, Z. et BENNETT, M., 1998. Granulocytic *Ehrlichia* infection in Ixodid ticks and mammals in woodlands and uplands of the U.K.: Ehrlichia infection in Ixodid ticks. *Medical and Veterinary Entomology*. décembre 1998. Vol. 12, no. 4, pp. 423-429. DOI [10.1046/j.1365-2915.1998.00133.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2915.1998.00133.x).

OGDEN, N. H., LINDSAY, L. R., BEAUCHAMP, G., CHARRON, D., MAAROUF, A., O'CALLAGHAN, C. J., WALTNER-TOEWS, D. et BARKER, I. K., 2004. Investigation of Relationships Between Temperature and Developmental Rates of Tick *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) in the Laboratory and Field. *Journal of Medical Entomology*. 1 juillet 2004. Vol. 41, no. 4, pp. 622-633. DOI [10.1603/0022-2585-41.4.622](https://doi.org/10.1603/0022-2585-41.4.622).

OSTFELD, Richard S. et KEESING, Felicia, 2000. Biodiversity and Disease Risk: the Case of Lyme Disease. *Conservation Biology*. juin 2000. Vol. 14, no. 3, pp. 722-728. DOI [10.1046/j.1523-1739.2000.99014.x](https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99014.x).

OSTFELD, Richard S., SCHAUBER, Eric M., CANHAM, Charles D., KEESING, Felicia, JONES, Clive G. et WOLFF, Jerry O., 2001. Effects of Acorn Production and Mouse Abundance on Abundance and *Borrelia burgdorferi* Infection Prevalence of Nymphal *Ixodes scapularis* Ticks. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*. mars 2001. Vol. 1, no. 1, pp. 55-63. DOI [10.1089/153036601750137688](https://doi.org/10.1089/153036601750137688).

OSTFELD, Richard S., CANHAM, Charles D., OGGENFUSS, Kelly, WINCHCOMBE, Raymond J et KEESING, Felicia, 2006. Climate, Deer, Rodents, and Acorns as Determinants of Variation in Lyme-Disease Risk. DOBSON, Andy (éd.), *PLoS Biology*. 9 mai 2006. Vol. 4, no. 6, pp. e145. DOI [10.1371/journal.pbio.0040145](https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040145).

PACILLY, F.C.A., BENNING, M.E., JACOBS, F., LEIDEKKER, J., SPRONG, H., VAN WIJEREN, S.E. et TAKKEN, W., 2014. Blood feeding on large grazers affects the transmission of *Borrelia burgdorferi* sensu lato by *Ixodes ricinus*. *Ticks and Tick-borne Diseases*. octobre 2014. Vol. 5, no. 6, pp. 810-817. DOI [10.1016/j.ttbdis.2014.06.004](https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2014.06.004).

PIESMAN, Joseph, DONAHUE, James G., MATHER, Thomas N. et SPIELMAN, Andrew, 1986. Transovarially Acquired Lyme Disease Spirochetes (*Borrelia burgdorferi*) in Field-Collected Larval *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae)1. *Journal of Medical Entomology*. 31 mars 1986. Vol. 23, no. 2, pp. 219. DOI [10.1093/jmedent/23.2.219](https://doi.org/10.1093/jmedent/23.2.219).

RAR, Vera A., FOMENKO, Natalia V., DOBROTVORSKY, Andrey K., LIVANOVA, Natalya N., RUDAKOVA, Svetlana A., FEDOROV, Evgeniy G., ASTANIN, Vadim B. et MOROZOVA, Olga V., 2005. Tickborne Pathogen Detection, Western Siberia, Russia. *Emerging Infectious Diseases*. novembre 2005. Vol. 11, no. 11, pp. 1708-1715. DOI [10.3201/eid1111.041195](https://doi.org/10.3201/eid1111.041195).

RAZANSKE, Irma, ROSEF, Olav, RADZIJEVSKAJA, Jana, BRATCHIKOV, Maksim, GRICIUVIENE, Loreta et PAULAUSKAS, Algimantas, 2019. Prevalence and co-infection with tick-borne *Anaplasma phagocytophilum*

and Babesia spp. in red deer (*Cervus elaphus*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) in Southern Norway. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*. avril 2019. Vol. 8, pp. 127-134. DOI [10.1016/j.ijppaw.2019.01.003](https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2019.01.003).

ROSEF, Olav, PAULAUSKAS, Algimantas et RADZIJEVSKAJA, Jana, 2009. Prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato and *Anaplasma phagocytophilum* in questing *Ixodes ricinus* ticks in relation to the density of wild cervids. *Acta Veterinaria Scandinavica*. décembre 2009. Vol. 51, no. 1, pp. 47. DOI [10.1186/1751-0147-51-47](https://doi.org/10.1186/1751-0147-51-47).

SCHNURR, Jaclyn L., OSTFELD, Richard S. et CANHAM, Charles D., 2002. Direct and indirect effects of masting on rodent populations and tree seed survival. *Oikos*. 2002. Vol. 96, no. 3, pp. 402-410. DOI [10.1034/j.1600-0706.2002.960302.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.960302.x).

SCHOOLS, Leo M., VAN DE POL, Ingrid, RIJPKEMA, Sjoerd G. T. et SCHOT, Corrie S., 1999. Detection and Identification of Ehrlichia, Borrelia burgdorferi Sensu Lato, and Bartonella Species in Dutch Ixodes ricinus Ticks. *Journal of Clinical Microbiology*. juillet 1999. Vol. 37, no. 7, pp. 2215-2222. DOI [10.1128/JCM.37.7.2215-2222.1999](https://doi.org/10.1128/JCM.37.7.2215-2222.1999).

SMIT, R., BOKDAM, J., DEN OUDEN, J., OLFF, H., SCHOT-OPSCHOOR, H. et SCHRIJVERS, M., 2001. Effects of introduction and exclusion of large herbivores on small rodent communities. *Plant Ecology*. 2001. Vol. 155, no. 1, pp. 119-127. DOI [10.1023/A:1013239805915](https://doi.org/10.1023/A:1013239805915).

TAKUMI, Katsuhisa, HOFMEESTER, Tim R. et SPRONG, Hein, 2021. Red and fallow deer determine the density of *Ixodes ricinus* nymphs containing *Anaplasma phagocytophilum*. *Parasites & Vectors*. décembre 2021. Vol. 14, no. 1, pp. 59. DOI [10.1186/s13071-020-04567-4](https://doi.org/10.1186/s13071-020-04567-4).

VAN BUSKIRK, Josh et OSTFELD, Richard S., 1995. Controlling Lyme Disease by Modifying the Density and Species Composition of Tick Hosts. *Ecological Applications*. novembre 1995. Vol. 5, no. 4, pp. 1133-1140. DOI [10.2307/2269360](https://doi.org/10.2307/2269360).

VAN WIEREN, Sipke E. et HOFMEESTER, Tim R., 2016. 6. The role of large herbivores in *Ixodes ricinus* and *Borrelia burgdorferi* s.l. dynamics. In: BRAKS, Marieta A.H., VAN WIEREN, Sipke E., TAKKEN, Willem et SPRONG, Hein (éd.), *Ecology and Control of Vector-borne Diseases*. [en ligne]. The Netherlands: Wageningen Academic Publishers. pp. 75-89. [Consulté le 10 juin 2022]. ISBN 978-90-8686-293-1.

VANDYK, John K., BARTHOLOMEW, David M., ROWLEY, Wayne A. et PLATT, Kenneth B., 1996. Survival of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) Exposed to Cold. *Journal of Medical Entomology*. 1 janvier 1996. Vol. 33, no. 1, pp. 6-10. DOI [10.1093/jmedent/33.1.6](https://doi.org/10.1093/jmedent/33.1.6).

VÍCHOVÁ, Bronislava, MAJLÁTHOVÁ, Viktória, NOVÁKOVÁ, Mária, STANKO, Michal, HVIŠČOVÁ, Ivana, PANGRÁCOVÁ, Lucia, CHRUDIMSKÝ, Tomáš, ČURLÍK, Ján et PETKO, Branislav, 2014. Anaplasma infections in ticks and reservoir host from Slovakia. *Infection, Genetics and Evolution*. 1 mars 2014. Vol. 22, pp. 265-272. DOI [10.1016/j.meegid.2013.06.003](https://doi.org/10.1016/j.meegid.2013.06.003).

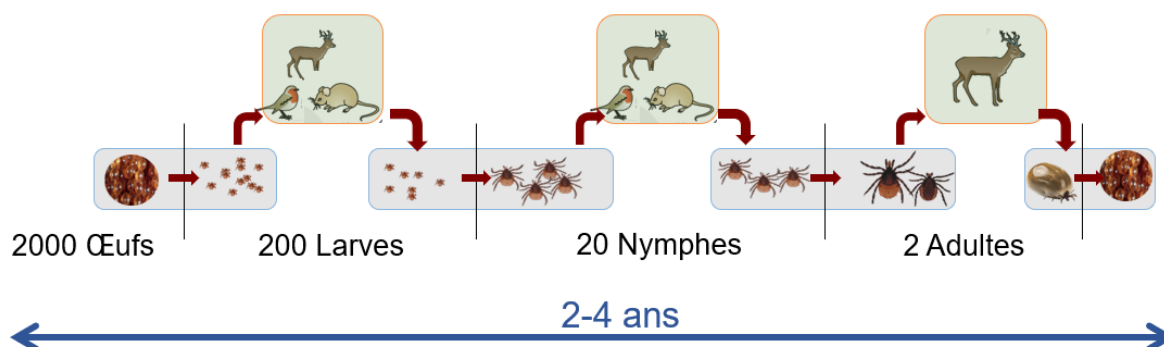
VINCENT, J. P., BIDEAU, E., HEWISON, A. J. M. et ANGIBAULT, J. M., 1995. The influence of increasing density on body weight, kid production, home range and winter grouping in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Journal of Zoology*. 1995. Vol. 236, no. 3, pp. 371-382. DOI [10.1111/j.1469-7998.1995.tb02719.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1995.tb02719.x).

VINCENT, J. P., 1977. Interaction entre les micromammifères et la production de semences forestières. *Annales des Sciences Forestières*. 1977. Vol. 34, no. 1, pp. 77-87. DOI [10.1051/forest/19770105](https://doi.org/10.1051/forest/19770105).

WANG, GUIQING, 2015. Chapter 104 - *Borrelia burgdorferi* and Other *Borrelia* Species. In: TANG, Yi-Wei, SUSSMAN, Max, LIU, Dongyou, POXTON, Ian et SCHWARTZMAN, Joseph (éd.), *Molecular Medical Microbiology (Second Edition)*. [en ligne]. Boston: Academic Press. pp. 1867-1909. [Consulté le 30 mai 2022]. ISBN 978-0-12-397169-2.

WOLDEHIWET, Z., 2006. *Anaplasma phagocytophilum* in Ruminants in Europe. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1 octobre 2006. Vol. 1078, no. 1, pp. 446-460. DOI [10.1196/annals.1374.084](https://doi.org/10.1196/annals.1374.084).

Annexes



Annexe 1 : Cycle de vie des tiques *Ixodes ricinus*. Modifié à partir de la présentation du 18/03/2022 de Karine Chalvet-Monfray EPIA INRAE-VetagroSup, et Hélène Verheyden CEFS INRAE.

(Intercept)	Densité en bétails	Densité en Chevreuils	Degrés jours cumulés	Glandée année n-1	Glandée année n-2	df	AICc	delta
0,748901753	-0,116673075		0,011694946	0,003822198		5	1296,613229	0
0,908782346	-0,128570566	-0,012013972	0,011232399	0,004054591		6	1298,333747	1,720517801
0,71044603	-0,116299495		0,012029336	0,003949579	0,00048208	6	1298,46686	1,853631072
0,26089821			0,010582943	0,00387727		4	1298,790992	2,17776271
1,040232205	-0,146032922	-0,030804286	0,011541767	0,004811093	0,001487187	7	1299,176444	2,563215002
0,221597932			0,010946696	0,004011366	0,000512816	5	1300,604671	3,991441984
0,239717671		0,002313573	0,010693754	0,003831079		5	1300,839175	4,225945932
0,258921767		-0,00563414	0,010809185	0,004172432	0,000698796	6	1302,625907	6,0126778
1,42083132	-0,108006614	-0,033282147		0,00409947		5	1311,163732	14,55050254

Annexe 2 : Table de sélection de modèle du jeu de données 1. Mesure des coefficients associés aux variables de la communauté d'hôtes (bétail, chevreuils et glandée indicateur des micro-mammifères) et du climat (Degrés jours cumulés). Sélection du modèle par le Critère d'Information d'Akaike (AIC).

(Intercept)	Densité en bétails	Densité en Chevreuils	Degrés jours cumulés	Glandée année n-1	Glandée année n-2	% de milieu boisé	df	AICc	delta
0,677764652	-0,126764475		0,171004971	0,124420077			5	628,194819	0
0,685451468			0,1683807	0,137042672			4	628,7680982	0,573279258
0,679370894	-0,139190615		0,188618875			0,122778247	5	628,9377301	0,742911107
0,686872171	-0,143075324		0,167412587				4	629,4716392	1,276820288
0,675587496	-0,128356469		0,18295675	0,093802086		0,075069992	6	629,5532208	1,35840185
0,675912431	-0,120017936		0,17319509	0,142875294	0,066252193		6	629,6639013	1,469082315
0,682712024			0,171176341	0,158380763	0,079217898		5	629,917926	1,723107
0,676858211	-0,12429978	0,04506486	0,179476608	0,109542092			6	630,0223923	1,827573329
0,688713688			0,185978422			0,127050229	4	630,0918947	1,897075786
0,682824997	-0,13442507	0,08862544	0,185077364				5	630,1680383	1,973219299

Annexe 3 : Table de sélection de modèle du jeu de données 2. Mesure des coefficients associés aux variables de la communauté d'hôtes (bétail, chevreuils et glandée indicateur des micro-mammifères), du climat (Degrés jours cumulés) et du milieu boisé dans le domaine vital. Sélection du modèle par le Critère d'Information d'Akaike (AIC).

(Intercept)	Densité en bétails	Densité en Chevreuils	Distance journalière parcourue	Degrés jours cumulés	Glandée année n-1	Glandée année n-2	% de milieu boisé	df	AICc	delta
0,660762773	-0,230785148				0,122013024			4	392,9339684	0
0,668127766	-0,251068189							3	393,0143067	0,080338258
0,657821876	-0,234036831			0,072146491	0,123124364			5	394,4871266	1,553158143
0,666045433	-0,240332202						0,06993851	4	394,5625231	1,628554654
0,665789132	-0,254110739			0,068382018				4	394,6013161	1,667347696
0,659231961	-0,226436009				0,139394281	0,064845505		5	394,6730964	1,739127959
0,667422059	-0,242558598	0,040786998						4	394,9600696	2,026101212
0,660698211	-0,231138799		-0,007496132		0,122195871			5	395,1332027	2,199234284
0,660755305	-0,230999255	-0,001329832			0,122408895			5	395,1398206	2,205852123
0,660762738	-0,230785927				0,122017891		-1,01331E-05	5	395,140029	2,206060597

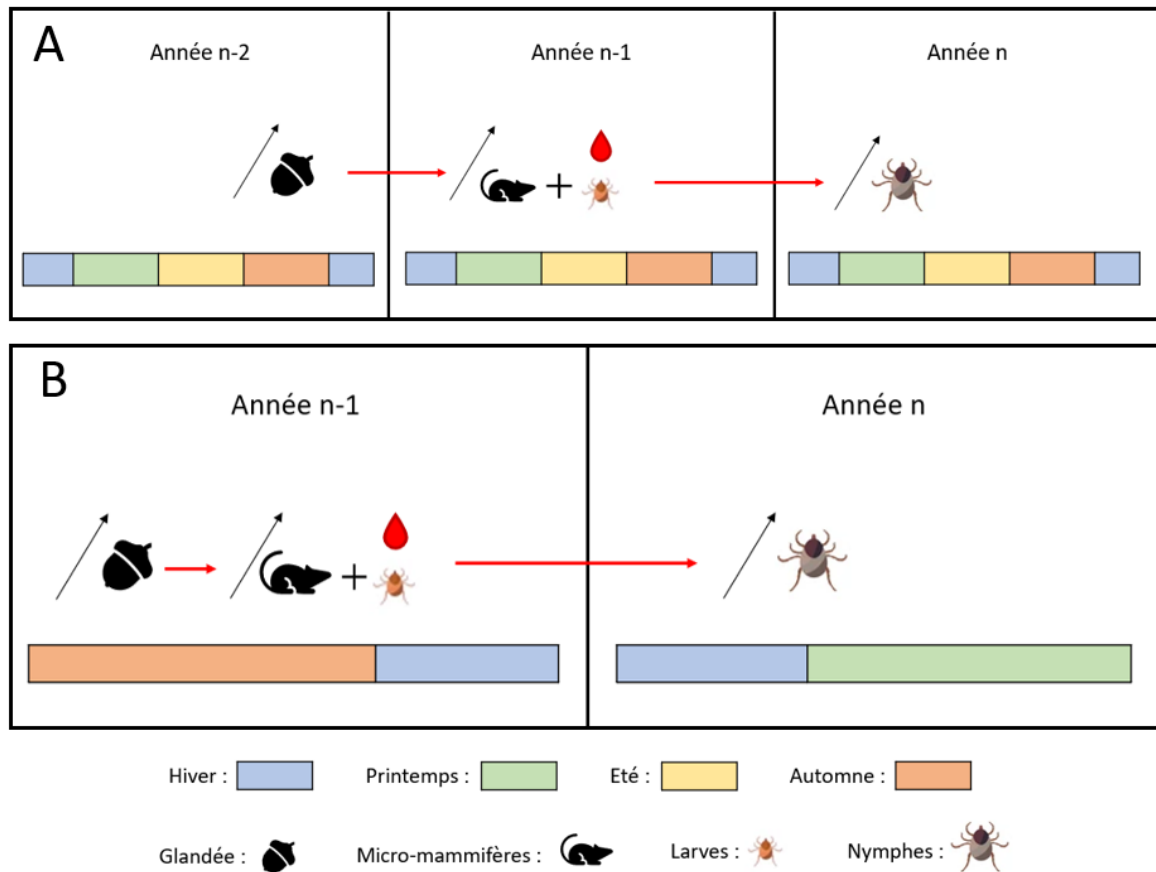
Annexe 4 : Table de sélection de modèle du jeu de données 3. Mesure des coefficients associés aux variables de la communauté d'hôtes (bétail, chevreuils et glandée indicateur des micro-mammifères), du climat (Degrés jours cumulés), du milieu boisé dans le domaine vital et de la distance journalière moyenne des individus. Sélection du modèle par le Critère d'Information d'Akaike (AIC).

(Intercept)	Densité en bétails	Densité en Chevreuils	Glandée année n-1	df	AICc
-3,184834939	-0,061563529	-0,076725282	0,00052386	4	510,0883533

Annexe 5 : Coefficient des variables explicatives du modèle analysant les prévalences de *Borrelia* chez les tiques. Effets de la communauté d'hôtes (bétail, chevreuils et glandée indicateur des micro-mammifères).

(Intercept)	Densité en bétails	Densité en Chevreuils	Glandée année n-1	df	AICc
-4,102957345	-0,098725204	0,075941084	-0,001562968	4	610,6887479

Annexe 6 : Coefficient des variables explicatives du modèle analysant les prévalences d'*Anaplasma* chez les tiques. Effets de la communauté d'hôtes (bétail, chevreuils et glandée indicateur des micro-mammifères).



Annexe 7 : Schéma représentatif du délai de réponse de la densité en nymphe aux variations de glandée. A) Délai de 2 ans entre l'augmentation de la glandée et celle de la densité en nymphe répertorié dans les études de Bregnard et al. 2021 et Ostfeld et al. 2001. B) Délai de quelques mois entre l'augmentation de la glandée et celle de la densité en nymphe sur la zone atelier Pygar révélé lors de nos analyses.