VETAGRO SUP
CAMPUS VETERINAIRE DE LYON

Année 2018 - Thèse n° 047

*ESTIMATION BAYÉSIENNE DU TAUX D'ÉCHANTILLONNAGE ET DE LA POPULATION À L'AFFÛT LORS DE COLLECTE AU DRAP D'*IXODES RICINUS

THESE

Présentée à l'UNIVERSITE CLAUDE-BERNARD - LYON I
(Médecine - Pharmacie)
et soutenue publiquement le 12 octobre 2018
pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

par

Louise KAUTZMANN

VetAgro Sup

UNIVERSITÉ DE LYON

VETAGRO SUP
CAMPUS VETERINAIRE DE LYON

Année 2018 - Thèse n° 047

*ESTIMATION BAYÉSIENNE DU TAUX D'ÉCHANTILLONNAGE ET DE LA POPULATION À L'AFFÛT LORS DE COLLECTE AU DRAP D'*IXODES RICINUS

THESE

Présentée à l'UNIVERSITE CLAUDE-BERNARD - LYON I
(Médecine - Pharmacie)
et soutenue publiquement le 12 octobre 2018
pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

par

Louise KAUTZMANN

VetAgro Sup

UNIVERSITÉ DE LYON

Attribution – Pas d'Utilisation Commerciale – Partage dans les Mêmes Conditions – CC BY-NC-SA

Liste des Enseignants du Campus Vétérinaire de Lyon (1er mars 2018)

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

À Monsieur le Professeur René ECOCHARD

De la Faculté de Médecine de Lyon
Pour avoir accepté la présidence de notre jury de thèse et pour l'intérêt porté à notre travail.
Qu'il trouve ici l'expression de notre respectueuse reconnaissance.

À Madame le Professeur Karine CHALVET-MONFRAY

De VetAgro Sup – Campus vétérinaire de Lyon
Pour l'encadrement de notre travail, pour sa disponibilité et sa bienveillance.
Qu'elle soit assurée de notre profond respect.

À Madame le Docteur Magalie RENE-MARTELLET

De VetAgro Sup – Campus vétérinaire de Lyon
Pour nous avoir fait l'honneur de faire partie de notre jury de thèse, pour son œil d'experte en tiques et la pertinence de ses remarques.
Qu'elle trouve ici le témoignage de notre profonde gratitude.

À Madame le Docteur Séverine BORD

De l'INRA MIA – Paris
Pour m'avoir initiée au monde du Bayésien, pour son soutien pendant toute la durée de cette thèse, pour ses conseils précieux et sa patience.
Amitiés, respect et sincères remerciements.

Table des matières

Table des annexes 11

Table des figures 13

Table des tableaux 15

Table des encadrés 17

INTRODUCTION 19

PREMIÈRE PARTIE : Étude bibliographique 21

I. Généralités sur les tiques – Rappels bibliographiques 21

A) Morphologie, biologie et cycle de vie 21

1) Morphologie 21

2) Cycle de vie 22

a. Cycles monophasiques 23

b. Cycles diphasiques 23

c. Cycles triphasiques 23

3) Espèces-hôtes 25

4) Le comportement des tiques en quête d'hôtes 25

a. La chasse active 25

b. L'affût 25

B) Espèces présentes en France métropolitaine et leur importance 27

C) Diagnose et particularités biologiques d'*Ixodes ricinus* 28

1) Diagnose d'Ixodes ricinus 29

a. Femelles 29

b. Mâles 29

c. Nymphes 29

d. Larves 29

2) Différences morphologiques avec Ixodes hexagonus 30

3) Cycle biologique d'Ixodes ricinus 30

II. Enjeux actuels de l'estimation des populations de tiques et du risque encouru 33

A) Présentation du projet CC-EID 33

B) Les différentes méthodes de collecte de tiques 34

1) Les filets fauchoirs 34

2) La collecte « en marchant » 34

3) La collecte sur hôtes 34

4) Les leurres olfactifs : les pièges à CO_2 35
5) Les leurres mécaniques : méthode du drap 36
6) Association de méthodes : le drap à CO_2 36
C) Données bibliographiques concernant le taux d'échantillonnage des tiques lors de collecte au drap 37
DEUXIÈME PARTIE : Étude expérimentale - Estimation du taux d'échantillonnage et de la densité de population d'*Ixodes ricinus* avec la méthode du drap 39
A) Matériel et méthode 39
1) Zones de collecte 39
2) Protocole de collecte 41
a. Protocole du projet CC-EID 41
b. Adaptation du protocole CC-EID à notre étude 41
3) Périodes de collecte 42
4) Mise en place d'une modélisation bayésienne 43
a. Algorithme d'estimation 44
b. Paramètres des modèles 44
B) Résultats 46
1) Estimation des paramètres par transect 47
2) Estimation des paramètres par site 49
3) Estimation des paramètres en fonction du nombre de passages du drap 50
4) Comparaison de deux types de végétations : herbe et feuilles mortes 52
5) Données du site de Gardouch 55
a. Comparaison des différents types de végétations 55
b. Comparaison de la hauteur de végétation 56
C) Discussion 58
1) Valeur et précision du taux d'échantillonnage 58
2) Valeur et précision de la population à l'affût 60
3) Influence de la saisonnalité sur l'activité d'Ixodes ricinus 62
4) Recommandations 63
CONCLUSION 65
BIBLIOGRAPHIE 67
ANNEXES 71

Table des annexes

Annexe 1 : Exemples de traces et diagrammes d'autocorrélation lors de l'estimation des paramètres après 5 passages du drap sur le nouveau terrain. 71
Annexe 2 : Exemples de traces et diagrammes d'autocorrélation lors de l'estimation des paramètres après 2 passages du drap sur le nouveau terrain. 71
Annexe 3 : Exemples de traces et diagrammes d'autocorrélation lors de l'estimation des paramètres après 3 passages du drap sur le nouveau terrain. 71
Annexe 4 : Exemples de traces et diagrammes d'autocorrélation lors de l'estimation des paramètres après 4 passages du drap sur le nouveau terrain. 72
Annexe 5 : Traces et diagrammes d'autocorrélation pour les τ sur l'herbe et sur les feuilles mortes, sur le nouveau terrain. 72
Annexe 6 : Traces et diagrammes d'autocorrélation pour les τ sur chaque type de végétation, sur les transects de Gardouch. 73
Annexe 7 : Traces et diagrammes d'autocorrélation pour les τ de chaque hauteur de végétation, sur les transects de Gardouch. 74

Table des figures

Figure 1 : Morphologie générale schématique des Ixodidae, d'après McCoy (2017). 22
Figure 2 : Cycle de vie simplifié de la tique. 24
Figure 3 : Tiques du genre *Dermacentor* à l'affût en-haut d'un brin d'herbe (© UMR INRA EPIA). 26
Figure 4 : Carte de densité d'*Ixodes ricinus* en France métropolitaine en juillet 2018 (*Beugnet*, 2018) 28
Figure 5 : *Ixodes ricinus* adulte femelle à l'affût sur un brin d'herbe (© UMR INRA EPIA). 31
Figure 6 : Cycle de vie d'*Ixodes ricinus*. 32
Figure 7 : Carte du réseau d'observatoires de collecte de tiques du projet CC-EID (*Chalvet-Monfray et al.*, 2016) 33
Figure 8 : Exemple de piège à tiques (*Ginsberg, Ewing*, 1989). 35
Figure 9 : Dispositif du drap à CO_2 (*Gherman et al.*, 2012). 37
Figure 10 : DAG du modèle HBM1, d'après Bord (2014) 44
Figure 11 : DAG du modèle HBM2, d'après Bord (2014) 46
Figure 12 : Estimation bayésienne du τ sur chaque transect (= 10 m²), basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %. 47
Figure 13 : Estimation bayésienne de la PA sur chaque transect (= 10 m²), basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %. 47
Figure 14 : Estimation bayésienne du τ sur chaque transect (= 10 m²) lors de la meilleure collecte (plus grand nombre de tiques capturées), basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %. 48
Figure 15 : Estimation bayésienne de la PA sur chaque transect (= 10 m²) lors de la meilleure collecte (plus grand nombre de tiques capturées), basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %. 48
Figure 16 : Nombre de tiques collectées (nymphes + adultes) sur 100 m² lors de chaque collecte. ... 49
Figure 17 : Estimation bayésienne du τ sur 100 m² lors des différentes collectes, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %. 49
Figure 18 : Estimation bayésienne de la PA sur 100m² lors des différentes collectes, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %. 50
Figure 19 : Estimation bayésienne du τ en fonction du nombre de passages du drap sur 100 m², basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %. 51
Figure 20 : Estimation bayésienne de la PA en fonction du nombre de passages du drap sur 100 m², basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %. 51
Figure 21 : Largeur des intervalles de crédibilité des distributions *a posteriori* du τ. 52
Figure 22 : Largeur des intervalles de crédibilité des distributions *a posteriori* de la PA. 52
Figure 23 : Estimation bayésienne du τ sur l'herbe (30 m²) lors des 5 collectes étudiées, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %. 53
Figure 24 : Estimation bayésienne de la PA sur les 3 transects avec herbe lors des 5 collectes étudiées, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %. 53
Figure 25 : Estimation bayésienne du τ sur les feuilles mortes (60 m²) lors des 5 collectes étudiées, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %. 54
Figure 26 : Estimation bayésienne de la PA sur les 6 transects avec feuilles mortes lors des 5 collectes étudiées, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %. 54

Figure 27 : Estimation bayésienne du τ selon le type de végétation des transects, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %. 55
Figure 28 : Estimation bayésienne de la PA sur chaque transect selon son type de végétation, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95%. 56
Figure 29 : Estimation bayésienne du τ selon la hauteur de végétation des transects, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %. 57
Figure 30 : Estimation bayésienne de la PA sur les transects à végétation haute, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %. 57
Figure 31 : Estimation bayésienne de la PA sur les transects à végétation basse, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %. 58
Figure 32 : Schéma récapitulatif de la valeur du τ en fonction du type de végétation. 61
Figure 33 : Phénologie de l'activité de recherche d'hôtes d'*Ixodes ricinus*, d'après Kurtenbach et al. (2006). 62
Figure 34 : Exemples de courbes d'activité des tiques adultes observées lors de 3 années consécutives (*Gilot et al.*, 1975). 63

Table des tableaux

Tableau I : Liste des espèces du genre *Ixodes* présentes en France métropolitaine (*Muséum national d'Histoire naturelle [Ed]*, 2018; *Species 2000 et al.*, 2018) 27
Tableau II : Description de la végétation des transects du site CC-EID (ancien terrain)..... 39
Tableau III : Description de la végétation des transects du site DK (ancien terrain)..... 40
Tableau IV : Description de la végétation des transects du nouveau terrain..... 40
Tableau V : Nombre de transects de Gardouch possédant le même type de végétation..... 41
Tableau VI : Comparaison des τ sur herbe et sur feuilles mortes entre La Tour de Salvagny et Gardouch..... 59
Tableau VII : Série théorique de collectes obtenue si la PA est de 100 tiques et le τ est de 0,5..... 60
Tableau VIII : Conditions de température et humidité lors des collectes sur l'ancien et le nouveau terrain..... 64

Table des encadrés

Encadré 1 : Utilisation des termes de stase et stade (*McCoy*, 2017). 22
Encadré 2 : Principes de base en statistiques fréquentistes et bayésiennes 43

INTRODUCTION

Les tiques sont des acariens hématophages, ectoparasites des hommes et des animaux. Elles sont présentes sur tous les continents et transmettent un grand nombre d'agents pathogènes de tous types (virus, bactéries, parasites). En Europe, la tique la plus fréquemment rencontrée est *Ixodes ricinus* (*McCoy*, 2017). Il s'agit de l'espèce de tique qui pose le plus de problèmes d'un point de vue sanitaire puisque, étant peu spécifique dans le choix des hôtes à chaque stade de son cycle, elle est capable de transmettre très facilement un agent pathogène d'une espèce réservoir à une autre espèce.

Pourtant, les connaissances concernant *Ixodes ricinus*, bien qu'en pleine expansion ces dernières décennies, restent encore incomplètes sur certains aspects, notamment épidémiologiques et biologiques. Actuellement, le changement climatique entraîne une expansion des populations de tiques vers le Nord et vers des altitudes plus élevées (*Gray et al.*, 2009). Dans ce contexte et avec la prise de conscience collective de l'importance des tiques, notamment pour leur rôle de vecteur de la maladie de Lyme, il est primordial de connaître les milieux de vie favorables à la présence de tiques pour évaluer le risque de piqûre. L'objectif est de conseiller la population pour savoir à quelle saison, à quel moment de la journée et à quel endroit éviter les piqûres de tiques.

Pour estimer la taille des populations de tiques, il est nécessaire de réaliser des collectes sur le terrain. Il n'existe à ce jour aucune méthode de référence : la plus utilisée est la méthode du drap, décrite par Macleod (1932), qui consiste à tirer un drap en tissu derrière soi puis de compter le nombre de tiques qui se sont accrochées à ce leurre. Cette méthode permet d'estimer la population de tiques à l'affût et non la population totale de tiques présente (*Cat*, 2017) : elle reflète donc le risque de se faire piquer à un instant *t*.

Il semble indispensable de pouvoir comparer les données collectées entre elles pour proposer des consignes de prévention au grand public. Pour cela, il faut déterminer avec précision la population de tiques sur le terrain à l'aide d'outils statistiques, et donc connaître le taux d'échantillonnage de la méthode de collecte utilisée. Or, très peu de données chiffrées concernant le taux d'échantillonnage des tiques avec la méthode du drap sont disponibles. Bord (2014) propose un modèle bayésien hiérarchique d'estimation simultanée du taux d'échantillonnage et de la population de tiques à l'affût, qui a l'avantage de prendre en compte les données de terrain et les dires d'experts. Notre travail reprend ce modèle statistique et propose d'y appliquer d'autres conditions d'échantillonnage.

Dans cette thèse, nous ferons dans un premier temps quelques rappels bibliographiques, nécessaires pour la reconnaissance des tiques et la compréhension de leur comportement d'affût. Nous verrons ensuite quels sont les enjeux actuels de l'estimation des populations de tiques et du risque encouru, et nous présenterons les différentes méthodes de collecte existantes.

Dans un second temps, nous présenterons nos travaux de modélisation sur l'estimation du taux d'échantillonnage et de la population de tiques. Nous étudierons l'influence de l'unité choisie et du type de végétation sur l'estimation de ces deux paramètres.

PREMIÈRE PARTIE : Étude bibliographique

I. Généralités sur les tiques – Rappels bibliographiques

Nous allons tout d'abord étudier la biologie et le cycle de vie des tiques. Nous reviendrons ensuite sur les espèces de tiques présentes en France métropolitaine, avant de nous concentrer sur les particularités de l'espèce *Ixodes ricinus*, qui nous intéresse dans ce travail.

A) Morphologie, biologie et cycle de vie

Les tiques sont des ectoparasites faisant partie de l'embranchement des arthropodes, classe des Arachnida, ordre des Ixodida. Ce sont des acariens hématophages stricts, vecteurs d'un grand nombre d'agents pathogènes. Elles sont classiquement séparées en trois familles (*Species 2000 et al.*, 2018) :

- Argasidae, ou tiques molles ;
- Ixodidae, ou tiques dures ;
- Nuttalliellidae, très anecdotique puisque représentée par une seule espèce, *Nuttalliella namaqua*.

Dans ce travail, nous nous intéresserons uniquement à la famille des Ixodidae. Nous verrons les différents types de cycles qui existent, en fonction du nombre de phases parasitaires et de la préférence d'hôte des différents stades, puis les particularités du comportement de chasse des Ixodidae.

1) Morphologie

Nous nous appuyons sur les travaux de Pérez-Eid (2007) et McCoy (2017).

Le corps des tiques est divisé en deux parties, appelées tagmes. En position antérieure on trouve le capitulum, composé d'une paire de palpes symétriques à rôle sensoriel et de chélicères permettant de couper la peau de l'hôte, et l'hypostome ou organe d'ancrage de la tique sur la peau de l'hôte. En position postérieure, on trouve l'idiosome, partie sacculaire indivise possédant un décrochement où se loge le capitulum (Cf. **Figure 1**).

L'idiosome des tiques dures est composé de parties sclérifiées qui leur donnent ce nom, ainsi que d'une cuticule extensible qui permet sa dilatation lors du repas sanguin. L'idiosome porte un grand nombre d'organes sensoriels et excréteurs, dont la fonction n'est pas toujours élucidée. Les pattes y sont fixées : on en compte quatre paires, sauf chez les larves où il y en a trois paires. Elles sont composées de 6 articles, dont les premiers sont la coxa et le trochanter. L'extrémité distale de la première paire de pattes, appelée tarse, porte sur sa face dorsale un organe sensoriel utilisé par les tiques pour détecter la présence de CO_2 produit par leurs hôtes (*Degeilh*, 2007), appelé organe de Haller. Cet organe joue un rôle essentiel dans la recherche d'hôtes et l'analyse des phéromones.

La diagnose des Ixodidae est basée sur l'absence d'yeux et le sillon anal en forme d'arche.

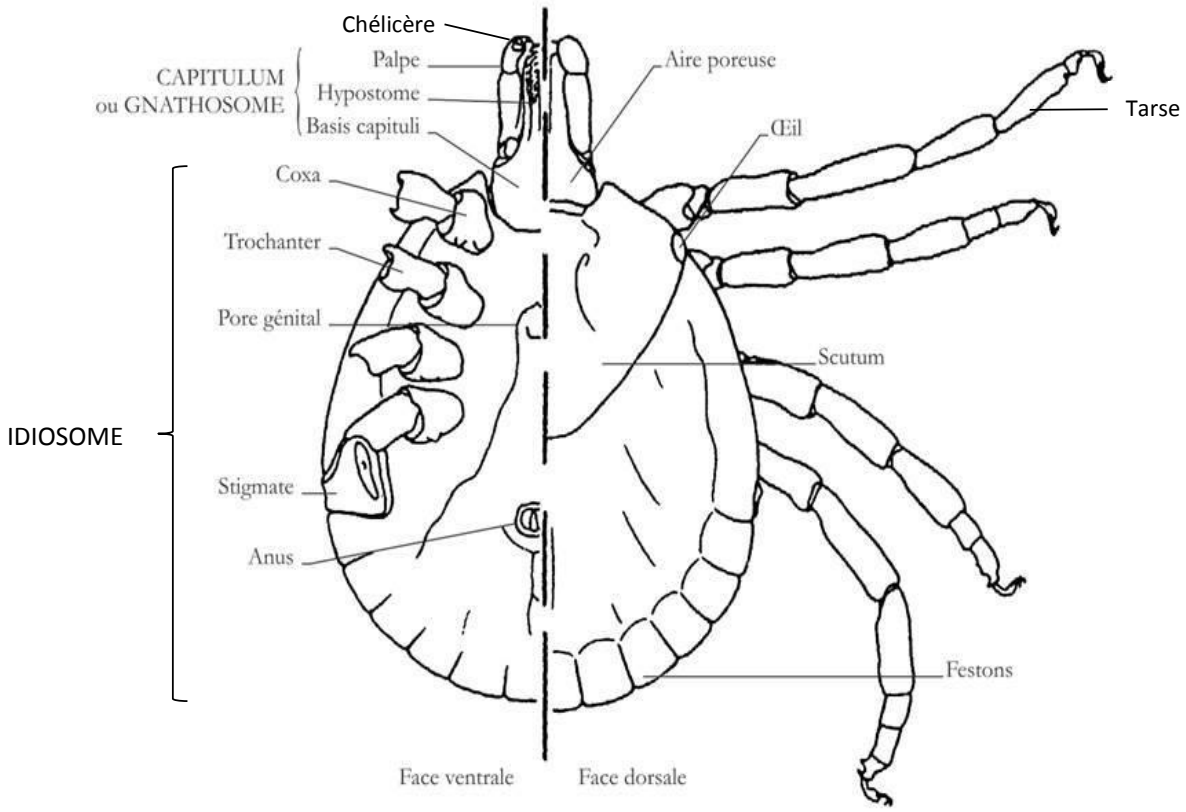


Figure 1 : Morphologie générale schématique des Ixodidae, d'après McCoy (2017).

2) Cycle de vie

Le cycle de vie des tiques se compose de trois stades ou stases (Cf. **Encadré 1**) : larve, nymphe et adulte. L'œuf éclot dans le milieu extérieur et laisse émerger une larve. La larve part en quête d'un hôte pour prendre son repas sanguin, qui dure en moyenne 2,5 à 8 jours (*Anderson, Magnarelli*, 2008). Une première mue intervient et la larve se transforme en nymphe. Celle-ci prend son repas sanguin avant de muer en adulte. Le repas sanguin des nymphes et des adultes dure de 5 à 12 jours (*Anderson, Magnarelli*, 2008). Le sexe des tiques est déterminé par le volume de gorgement des nymphes : s'il est important, cela donne une femelle (*Degeilh*, 2007).

Stase : il s'agit d'une étape de développement. Larve, nymphe et adulte sont les 3 stases des tiques.

Stade : il s'agit des mues successives sans métamorphose.

Chez les tiques dures, au contraire des tiques molles, il n'y a pas de mue intermédiaire au milieu d'une stase : les deux termes sont équivalents. Nous utiliserons donc uniquement le terme de stade dans ce travail.

Encadré 1 : Utilisation des termes de stase et stade (*McCoy*, 2017).

Lors des mues, les tiques se trouvent soit sur l'hôte, soit dans l'environnement selon le type de cycle qu'elles réalisent. Il existe trois types de cycles pour les Ixodidae (*Jongejan, Uilenberg*, 2004) : les cycles monophasiques, diphasiques et triphasiques.

a. Cycles monophasiques

Les tiques présentant ce type de cycle ont une seule phase de vie sur l'hôte (= phase parasitaire). La phase de vie libre est relativement courte. Les mues et les repas de tous les stades ont lieu sur le même hôte. Elles se décrochent de l'hôte après leur repas d'adulte, et la femelle pond une petite quantité d'œufs dans le milieu extérieur.

Les cycles monophasiques concernent cinq espèces de *Rhipicephalus* (anciennement *Boophilus*), deux espèces de *Dermacentor* (anciennement *Anocentor*), les trois espèces de *Margaropus* et *Hyalomma truncatum* (*Species 2000 et al.*, 2018; *Pérez-Eid*, 2007).

b. Cycles diphasiques

Lors de cycle diphasique, les tiques ont deux phases parasitaires sur deux hôtes différents. La mue pour passer du stade larvaire au stade nymphal a lieu sur l'hôte, et la mue pour passer du stade nymphal au stade adulte a lieu dans l'environnement. La larve et la nymphe prennent leur repas sur le même hôte, mais en deux sites différents proches. La femelle pond une quantité intermédiaire d'œufs dans l'environnement.

Seules quelques espèces des genres *Rhipicephalus* et *Hyalomma* présentent ce type de cycle (*Perez-Eid, Gilot*, 1998).

c. Cycles triphasiques

C'est le type de cycle le plus répandu : pour chaque stade, il y a un hôte sur lequel la tique prend un seul repas sanguin (Cf. **Figure 2**). Les trois stades alternent une phase de vie libre pouvant durer de quelques semaines à plusieurs mois, puis une phase parasitaire sur l'hôte qui est de courte durée. Chaque stade peut survivre au moins un an sans se nourrir (*Macleod*, 1936), en fonction de l'espèce et des conditions météorologiques.

Le passage d'un stade à un autre se fait en plusieurs étapes. Dans un premier temps, il y a une diapause morphogénétique durant laquelle le repas sanguin est digéré (*Sonenshine*, 1993). Cette étape peut durer un peu plus longtemps que le temps de digestion, en attendant que les conditions soient idéales pour reprendre le développement. La seconde étape est la mue : c'est une métamorphose complète (*Degeilh*, 2007). Enfin, il y a une phase de diapause développementale, constituée par un temps de durcissement et par l'attente de conditions idéales pour démarrer la phase de quête.

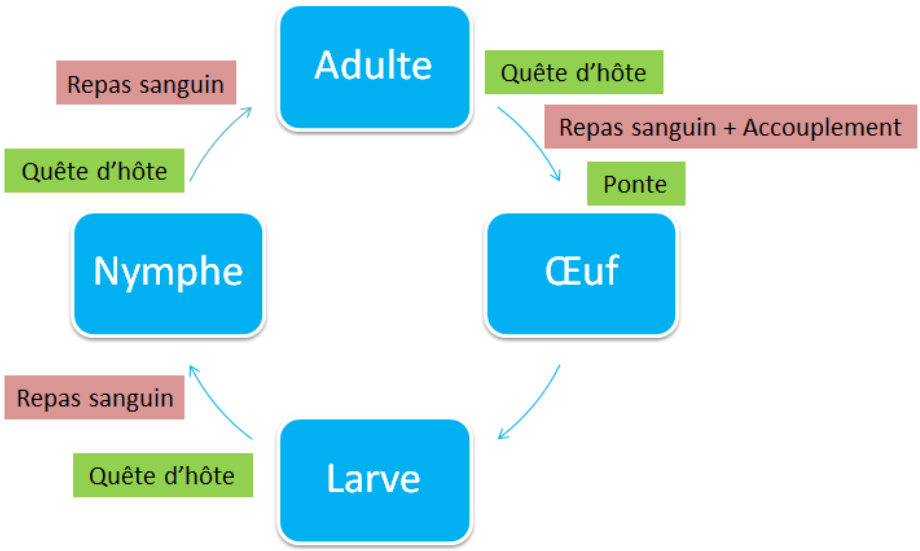


Figure 2 : Cycle de vie simplifié de la tique.
= vie libre ; = vie parasitaire ; Nymphe = un stade.

L'accouplement a lieu sur l'hôte ou dans l'environnement (*Degeilh*, 2007; *Pérez-Eid*, 2007). Le mâle peut rester sur l'hôte pendant plusieurs mois avant de s'accoupler (*Jongejan, Uilenberg*, 2004) et meurt juste après. Le mâle adulte ne s'alimente pas (*Degeilh*, 2007; *Perez-Eid, Gilot*, 1998). La femelle prend son repas sanguin après avoir été fécondée par le mâle. Après son repas sanguin, la femelle entre dans une période dite de pré-oviposition, durant laquelle la digestion du repas et l'ovogenèse ont lieu. Cette période dure de 8 à 30 jours (*Degeilh*, 2007). Enfin, lors de l'oviposition, la femelle pond une très grande quantité d'œufs dans l'environnement, allant de 2 000 à 3 000 œufs en fonction de l'espèce et de l'importance du repas sanguin (*Degeilh*, 2007). Cette phase dure de 10 à 200 jours (*Cat*, 2017). Elle meurt quelques jours à quelques semaines après (*Degeilh*, 2007).

Il est intéressant de noter que plus il y a d'hôtes dans le cycle, plus la ponte est de grande taille. Ce comportement peut s'expliquer d'un point de vue évolutionniste : pour que l'espèce se maintienne alors qu'un grand nombre d'individus meurt lors des trois phases de quête, il faut que la population initiale soit plus importante que s'il y a une seule phase de quête (*Jongejan, Uilenberg*, 2004).

En zone tempérée, le cycle de vie dure de un an et demi à quatre ans et demi (*Macleod*, 1936), voire plus. La durée de vie des tiques est très longue en raison de leur mode de chasse (Cf. paragraphe « L'affût ») et de la lenteur de leur métabolisme : les étapes (digestion, mue, diapause développementale) peuvent durer de plusieurs semaines à plusieurs mois (*Perez-Eid, Gilot*, 1998).

Dans la suite de notre travail, nous nous intéresserons uniquement aux tiques à cycle triphasique. Nous verrons qu'elles peuvent parasiter une large gamme d'hôtes et que les différents stades ne parasitent pas forcément les mêmes hôtes.

3) Espèces-hôtes

Il existe trois catégories de cycles en fonction des préférences d'hôtes des tiques (*Pérez-Eid*, 2007) :

- Les cycles monoxènes : tous les stades ont la même préférence d'hôte et vivent dans les terriers ou les nids : on les qualifie alors d'endophiles. Ce type de cycle est peu fréquent chez les tiques (seules quelques espèces du genre *Rhipicephalus* réalisent un cycle monoxène).
- Les cycles dixènes : les larves et les nymphes ont la même préférence d'hôte et vivent dans les terriers ou les nids. Les adultes vivent en milieux ouverts et parasitent les grands mammifères. Seules quelques espèces des genres *Dermacentor*, *Rhipicephalus* et *Hyalomma* ont un tel cycle.
- Les cycles trixènes : chaque stade a une préférence d'hôte différente. Elles sont généralement exophiles, c'est-à-dire qu'elles vivent en milieux ouverts C'est le cas de toutes les tiques des genres *Ixodes*, *Amblyomma* et *Haemaphysalis*.

Les tiques présentant un cycle trixène sont d'une grande importance médicale. En effet, leur rôle de vecteur leur permet de transmettre des agents pathogènes d'une espèce à l'autre. Dans la suite de ce travail, nous nous intéresserons uniquement aux tiques exophiles à cycle trixène. Deux types de comportements de quête existent pour ces tiques-là.

4) Le comportement des tiques en quête d'hôtes

Comme nous l'avons vu précédemment, à chaque stade, les tiques partent en quête d'un hôte. Il existe deux méthodes de quête : la chasse et l'affût.

a. La chasse active

Certaines espèces de tiques des genres *Hyalomma* et *Amblyomma* vivent dans des conditions environnementales extrêmes (*Sonenshine, Roe*, 2013). Elles ne peuvent pas survivre très longtemps dans le milieu extérieur, sous peine de se dessécher, et restent cachées dans des endroits où les conditions de vie leur sont favorables (dans les crevasses, sous les cailloux, …).

Ces tiques ont développé une méthode de chasse active : elles détectent la présence d'un hôte à proximité de leur cache grâce à leur organe de Haller et se déplacent très vite vers lui, parfois sur plusieurs mètres (*Sonenshine*, 1993).

b. L'affût

La méthode de quête passive, aussi appelée affût, consiste à se placer en-haut des brins d'herbe, avec la première paire de pattes écartée en l'air (Cf. **Figure 3**). Les tiques attendent passivement qu'un hôte passe à portée pour s'y accrocher.

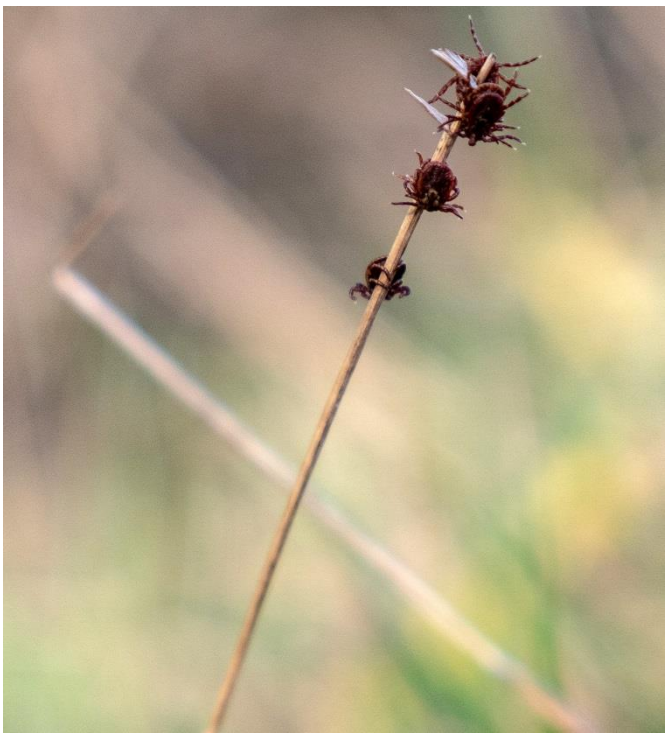


Figure 3 : Tiques du genre *Dermacentor* à l'affût en-haut d'un brin d'herbe (© UMR INRA EPIA).

Cette attente peut parfois être très longue. Or, en-haut des brins d'herbe, les tiques sont exposées à la température et à l'humidité extérieures, et donc à la dessiccation (*Perret et al.*, 2000). Lorsque la température est trop élevée ou que l'humidité relative est trop basse, le déficit en saturation (= pouvoir de dessiccation) de l'air est trop important (*Perret et al.*, 2004; *Tomkins et al.*, 2014) : les tiques se dirigent alors vers le couvert de feuilles mortes, à fort taux d'humidité, pour se réhydrater (*Anderson, Magnarelli*, 2008). Ainsi, à un instant *t* dans une population de tiques, seul un certain pourcentage d'individus est à l'affût et est accessible à la collecte.

C'est cette méthode de quête de l'hôte qui va nous intéresser dans notre travail. En effet, les tiques à l'affût peuvent être capturées par une méthode simple à mettre en place (Cf. paragraphe « Les leurres mécaniques : méthode du drap »). Nous allons maintenant expliquer le choix de l'espèce d'étude.

B) Espèces présentes en France métropolitaine et leur importance

En France métropolitaine, une quarantaine d'espèces de tiques sont recensées à l'heure actuelle (*Muséum national d'Histoire naturelle [Ed]*, 2018), dont 18 appartiennent au genre *Ixodes* (Cf. **Tableau I**).

Tableau I : Liste des espèces du genre *Ixodes* présentes en France métropolitaine (*Muséum national d'Histoire naturelle [Ed]*, 2018; *Species 2000 et al.*, 2018)

Espèces du genre *Ixodes* présentes en France métropolitaine
Ixodes acuminatus Neumann, 1901
Ixodes arboricola Schulze & Schlottke, 1930
Ixodes berlesei Birula, 1895
Ixodes caledonicus Nuttall, 1910
Ixodes canisuga Johnston, 1849
Ixodes festai Rondelli, 1926
Ixodes frontalis Panzer, 1795
Ixodes hexagonus Leach, 1815
Ixodes lividus Koch, 1844
***Ixodes ricinus* Linné, 1758**
Ixodes rothschildi Nuttall & Warburton, 1911
Ixodes rugicollis Schulze & Schlottke, 1930
Ixodes simplex Neumann, 1906
Ixodes trianguliceps Birula, 1895
Ixodes unicavatus Neumann, 1908
Ixodes uriae White, 1852
Ixodes ventalloi Gil Collade, 1936
Ixodes vespertilionis Koch, 1844

Ixodes ricinus est la principale espèce vectrice en France (*EFSA*, 2010; *Chemlal, Jestin*, 2017). On la trouve sur presque tout le territoire métropolitain (Cf. **Figure 4**). Elle n'a pas de préférence d'hôte (*Jongejan, Uilenberg*, 2004) et peut donc parasiter un grand nombre d'espèces de mammifères, d'oiseaux et de reptiles (*Pérez-Eid*, 2007).

Cette espèce représente un grand danger, tant en médecine humaine qu'en médecine vétérinaire. En effet, elle est vectrice d'un grand nombre d'agents pathogènes (*Jongejan, Uilenberg*, 2004) dont les plus connus sont :

- *Borrelia burgdorferi* (agent de la maladie de Lyme),
- *Babesia divergens* et *B. microti* (agents de la piroplasmose)
- *Anaplasma phagocytophilum* (agent de l'ehrlichiose)
- *Rickettsia helvetica* (agent de la rickettsiose)
- Le virus de l'encéphalite à tiques
- Le virus de Louping ill (agent de l'encéphalite virale ovine).

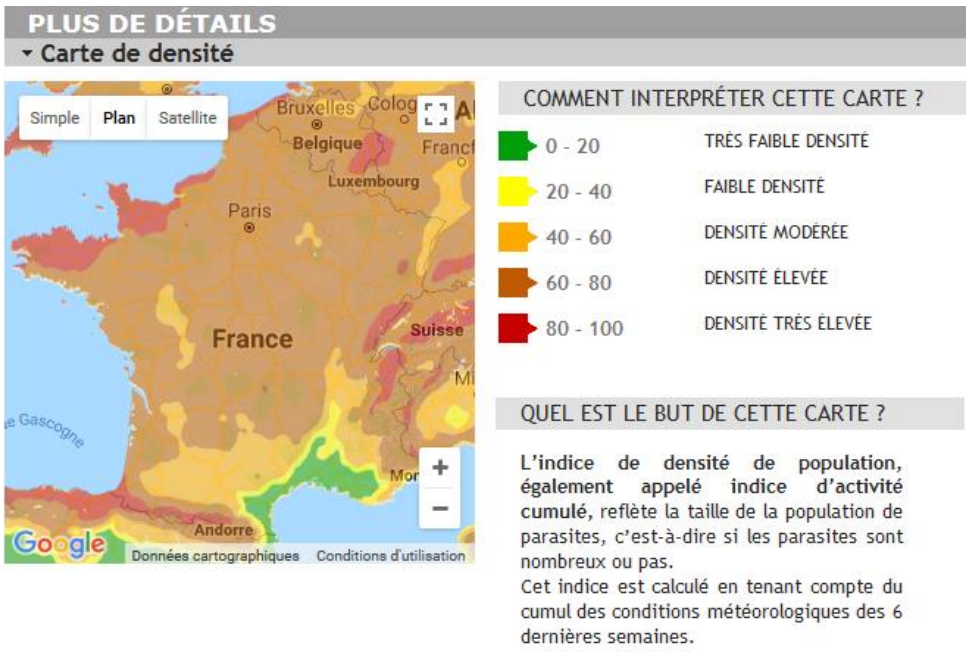


Figure 4 : Carte de densité d'*Ixodes ricinus* en France métropolitaine en juillet 2018 (*Beugnet*, 2018).

Nous nous intéresserons tout particulièrement à l'espèce *Ixodes ricinus*, ubiquiste, très présente en France métropolitaine et vectorisant un grand nombre d'agents pathogènes. De plus, elle est très fréquemment rencontrée chez l'homme et les animaux domestiques.

C) Diagnose et particularités biologiques d'*Ixodes ricinus*

Il faut tout d'abord noter qu'il existe un complexe d'espèces, appelé « complexe *Ixodes ricinus* », qui regroupe 5 espèces présentes dans les régions tempérées de l'hémisphère Nord : *I. ricinus* sensu stricto, *I. scapularis*, *I. pacificus*, *I. persulcatus* et *I. inopinatus* (*McCoy*, 2017). Il s'agirait de plusieurs populations d'une même espèce d'origine, chaque population s'étant adaptée aux conditions environnementales locales (*Estrada-Peña et al.*, 2014). C'est pourquoi nous nous permettrons quelques extrapolations de publications étudiant des espèces appartenant au complexe *Ixodes ricinus* dans la suite de notre travail.

Dans notre étude, il est primordial de connaître la morphologie de tous les stades d'*Ixodes ricinus* afin de les différencier des autres espèces présentes dans le biotope. Par ailleurs, la connaissance de son comportement et de son milieu de vie influence la recherche de sites de collecte ainsi que la conception des protocoles de collecte.

1) *Diagnose d'*Ixodes ricinus

Les diagnoses des différents stades s'appuient sur les monographies de Pérez-Eid (2007).

a. Femelles

À l'œil nu, les femelles non gorgées de l'espèce *Ixodes ricinus* mesurent environ 3 mm. Les femelles gorgées peuvent atteindre 1 cm. L'idiosome est de couleur rouge : il peut faire plus de 10 fois sa taille initiale et prendre une couleur grise.

À la loupe binoculaire, la diagnose est faite grâce à la présence d'un scutum arrondi, un peu plus long que large. L'ouverture génitale est située en face de la coxa 4. Les coxæ sont simples et possèdent chacune une épine externe, sauf la première qui possède en plus une épine interne. Les trochanters et le premier article du palpe ne possèdent pas d'épine ventrale. Enfin, les femelles possèdent deux paires de soies sous-hypostomales, qui forment les sommets d'un trapèze en face ventrale.

b. Mâles

À l'œil nu, les mâles de l'espèce *Ixodes ricinus* mesurent 2 à 3 mm. L'idiosome est quasi entièrement recouvert du scutum, qui est de couleur noire.

À la loupe binoculaire, le capitulum est massif et possède des cornes basiventrales bien marquées qui forment un angle droit. Il n'y a pas de cornes basidorsales et on note l'absence de soies en partie postérieure du corps. Les coxæ sont simples et ont chacune une épine marquée. L'hypostome n'est pas échancré à son apex, mais possède des dents externes marquées. Le troisième article du palpe possède un apex non effilé.

c. Nymphes

À l'œil nu, les nymphes de l'espèce *Ixodes ricinus* mesurent environ 1 mm. Il est difficile de les différencier de nymphes d'autres espèces de tiques.

À la loupe binoculaire, le capitulum porte des cornes basiventrales et possède un aspect élancé. Le scutum est de forme hexagonale, presque aussi large que long. On note la présence de deux paires de soies sous-hypostomales, formant les sommets d'un trapèze à base antérieure. Les palpes sont d'épaisseur quasi-constante sur la longueur des articles 2 et 3. Les coxæ portent des épines externes bien visibles.

d. Larves

À l'œil nu, les larves sont difficilement visibles. Elles mesurent moins d'un millimètre et sont souvent agrégées par plusieurs dizaines voire centaines. Ces caractéristiques rendent leur comptage difficile, c'est pourquoi nous ne nous y intéressons pas dans notre étude.

Il est important de distinguer *Ixodes ricinus* d'une espèce avec laquelle elle peut parfois être confondue : *Ixodes hexagonus*.

2) *Différences morphologiques avec* Ixodes hexagonus

Ixodes hexagonus est l'une des tiques les plus répandues en Europe (*Toutoungi et al.*, 1993). Elle est très proche phylogénétiquement d'*Ixodes ricinus*, mais reste peu étudiée par rapport à elle. Aussi appelée « Tique du hérisson », elle réalise un cycle triphasique, endophile et monotrope (Cf. partie A) « Morphologie, biologie et cycle de vie »).

Contrairement à *Ixodes ricinus*, la coxa 1 des femelles possède une épine interne peu marquée et le sillon scapulaire est absent. L'ouverture génitale est située en face de la coxa 3 (*Estrada-Peña et al.*, 2004; *Pérez-Eid*, 2007) et leur partie sacculaire est blanche à beige clair.

Les mâles possèdent des tarses trapus, se terminant brutalement par un talus préapical. L'hypostome possède un apex échancré et les plaques adanales ont une longueur 3 à 4 fois supérieure à leur largeur.

Les nymphes ont des coxæ portant des épines externes peu marquées.

À l'œil nu, on distingue assez facilement les femelles et les nymphes *Ixodes hexagonus* grâce à leur partie sacculaire blanche à beige clair, tandis que celle d'*Ixodes ricinus* est de couleur rougeâtre. La nymphe d'*Ixodes ricinus* est aussi légèrement plus petite que celle d'*Ixodes hexagonus*.

Lors des collectes, au-delà de la reconnaissance visuelle de l'espèce *Ixodes ricinus*, il est indispensable de connaître les caractéristiques de son cycle biologique.

3) *Cycle biologique d'*Ixodes ricinus

Ixodes ricinus réalise un cycle trixène (Cf. paragraphe « Espèces-hôtes »). Elle est exophile à tous les stades : elle pratique donc l'affût (Cf. **Figure 5**). Le repas sanguin dure 3 à 5 jours pour les larves et les nymphes, et 6 à 8 jours pour les femelles gorgées (*McCoy*, 2017). Les 3 stades alternent des phases d'affût en-haut des brins d'herbe avec des phases de réhydratation au sol. Lorsque les conditions environnementales sont défavorables à l'affût alors que la tique est correctement hydratée, elle peut entrer dans une phase de diapause comportementale où elle attend la survenue de paramètres plus favorables pour la recherche d'hôtes. La diapause est déclenchée par la photopériode et modulée par la température, afin de diminuer la mortalité des tiques lors des périodes défavorables à la recherche d'hôtes (*Gray*, 1998). Les détails des 3 stades sont résumés dans la **Figure 6**.

C'est une espèce ubiquiste, c'est-à-dire qu'elle peut parasiter une large gamme d'hôtes : petits et grands mammifères, oiseaux et reptiles. Cependant, chaque stade a une préférence d'hôtes : les larves et nymphes se trouvent plutôt sur les petits mammifères et les oiseaux, tandis que les adultes préfèrent les grands mammifères (*Perez-Eid, Gilot*, 1998 ; *Degeilh*, 2007). La hauteur de quête a une influence sur le type d'hôte visé, puisqu'elle varie en fonction des stades : les larves se placent plutôt proches de la base de la végétation, tandis que les adultes montent plus haut. Ainsi, les adultes d'*Ixodes pacificus* se placent en moyenne à 55 cm au-dessus du sol, ce qui permet d'être en contact avec les pattes des cerfs et avec tout le corps des lagomorphes, mais exclut les petits mammifères (*Sonenshine*, 1993).

Figure 5 : *Ixodes ricinus* adulte femelle à l'affût sur un brin d'herbe (© UMR INRA EPIA).

Ixodes ricinus est la principale espèce ubiquiste en France métropolitaine (*Pérez-Eid*, 2007). D'une manière moins importante, *Ixodes hexagonus* est relativement ubiquiste (*Jameson*, 2011). De même *Hyalomma marginatum*, espèce ubiquiste (*Diakou et al.*, 2016) et envahissante, vient de s'installer en France (*Vial et al.*, 2016).

Le rôle de vecteur d'*Ixodes ricinus* est très important à prendre en compte, du fait de son ubiquité. En effet, elle est amenée à transmettre des agents pathogènes d'une espèce à l'autre. Elle possède donc une grande importance médicale, d'autant plus qu'un certain nombre d'agents pathogènes vectorisés sont zoonotiques. Ainsi, il est très important d'étudier la taille des populations de tiques et son évolution pour pouvoir estimer le risque encouru par la population humaine.

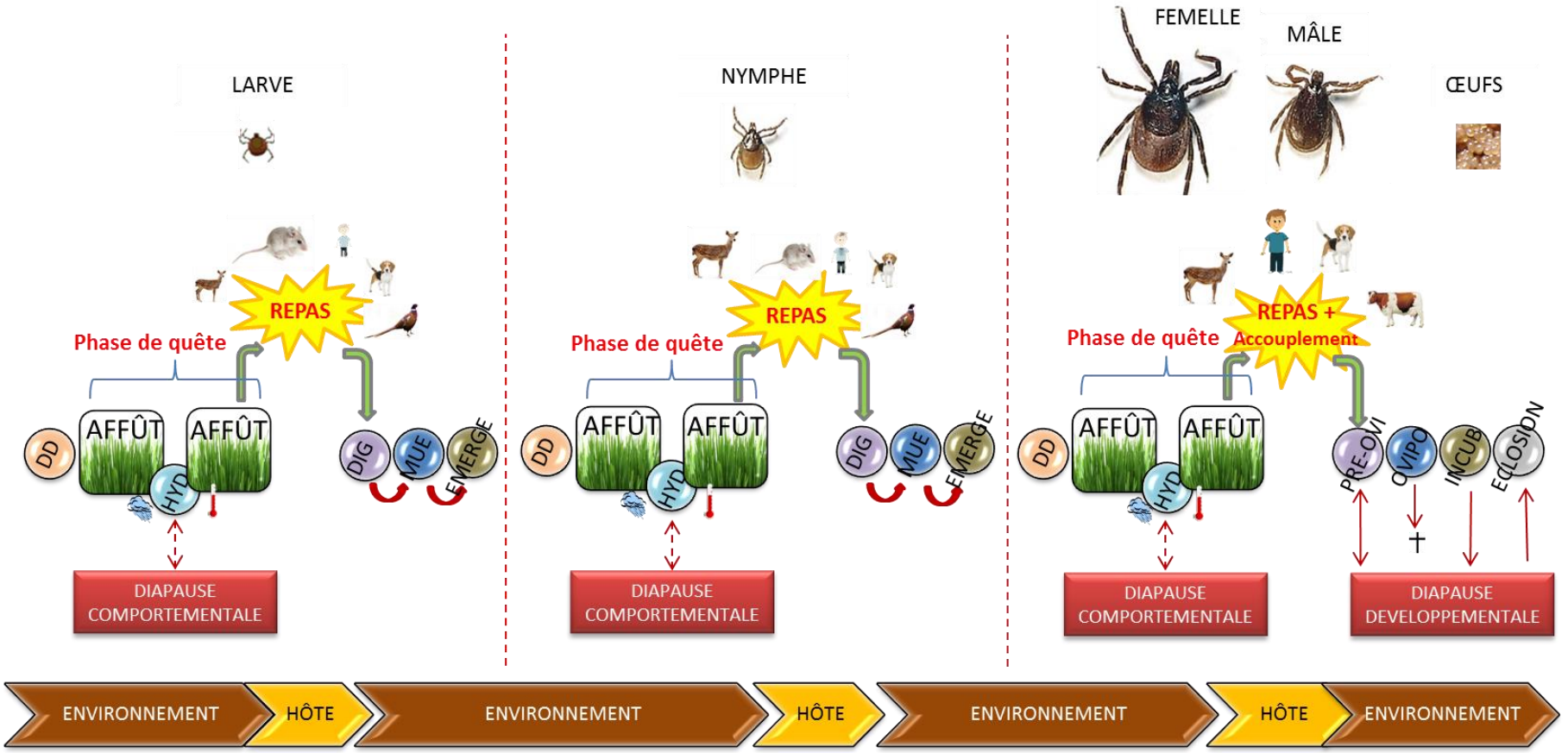


Figure 6 : Cycle de vie d'*Ixodes ricinus*.

<u>Légende</u> : DD = Diapause Développementale. HYD = hydratation au sol, lorsque la tique est déshydratée. Cette phase est dépendante des conditions de température et d'humidité. La diapause comportementale intervient lorsque les conditions sont très défavorables à l'affût. DIG = digestion du repas sanguin. EMERGE = émergence. OVIPO = oviposition. Le mâle meurt après l'accouplement ; la femelle meurt après l'oviposition. INCUB = incubation des œufs.

II. Enjeux actuels de l'estimation des populations de tiques et du risque encouru

De par son rôle de vecteur de nombreux pathogènes, *Ixodes ricinus* est une menace pour la santé des populations humaines et animales. Il est donc important d'estimer la taille de sa population afin d'approcher le risque encouru. Pour cela, nous verrons les méthodes pour collecter les tiques, puis les méthodes pour estimer le nombre de tiques à l'affût et leur taux d'échantillonnage. Enfin, nous ferons un tour d'horizon de la bibliographie disponible concernant les valeurs de taux d'échantillonnage et nous verrons l'intérêt de l'estimation bayésienne dans ce travail.

A) Présentation du projet CC-EID

Le contexte actuel de changement climatique et d'expansion des populations de vecteurs nous pousse à réfléchir aux problématiques de santé publique pouvant apparaître dans un futur assez proche. En effet, les maladies vectorielles sont en train de s'étendre, et avec elles le risque d'apparition d'épidémies de maladies vectorielles (*INRA*, 2014; *ANSES*, 2018). Or, à ce jour, les connaissances concernant les relations entre la biologie des vecteurs et les conditions météorologiques sont très incomplètes.

Le projet « Climate Change and Emergent Infectious Diseases » (CC-EID) regroupe un réseau de 7 observatoires français (Cf. **Figure 7**). Le but de ce projet est d'étudier les populations de vecteurs et de réservoirs d'agents pathogènes en fonction des conditions météorologiques. Plus précisément, le projet CC-EID s'intéresse à l'évolution des populations de tiques et de rongeurs. L'un de ses objectifs est d'estimer les variations temporelles de l'abondance des tiques à l'affût, qui est proportionnelle au risque de piqûre de tique. Ceci permet d'étudier la phénologie des tiques à l'affût et de réaliser des modèles de prévision des risques associés aux tiques, sous la forme de cartes de risque hebdomadaires (*Chalvet-Monfray et al.*, 2016). Ce projet entre dans le cadre d'un grand réseau national d'observatoires de la phénologie en général, qui a pour but d'harmoniser les pratiques, d'échanger plus facilement et d'informer le grand public : SOERE Tempo (*INRA*, 2017)

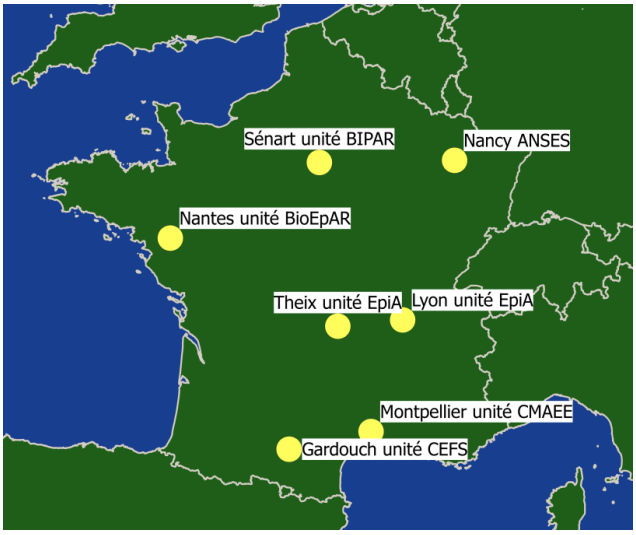


Figure 7 : Carte du réseau d'observatoires de collecte de tiques du projet CC-EID (*Chalvet-Monfray et al.*, 2016).

Des collectes mensuelles de tiques, ainsi que des collectes quotidiennes de données météorologiques, sont réalisées dans les 7 observatoires nationaux. Ces données sont analysées ensemble, puis comparées à des simulations rétrospectives utilisant des modèles préexistants. Elles vont ensuite permettre de créer de nouveaux modèles de dynamique des populations de tiques et de rongeurs. Les tiques capturées sont conservées à -80 °C afin d'étudier leur âge ainsi que les agents pathogènes qu'elles contiennent lors d'un projet ultérieur.

Dans le cadre du projet CC-EID, les tiques sont capturées à l'aide d'une méthode standardisée. Il existe cependant plusieurs méthodes de collecte de tiques, dont nous allons développer les principales dans la suite de notre travail.

B) Les différentes méthodes de collecte de tiques

Il n'existe aucune méthode de référence pour collecter les tiques. Nous allons ici présenter les principales méthodes existantes. Nous nous intéresserons uniquement aux méthodes permettant de collecter les tiques exophiles, telles qu'*Ixodes ricinus*.

1) Les filets fauchoirs

Il s'agit d'utiliser le même type de filet que pour capturer les insectes. A chaque pas, on réalise un demi-cercle de 180 ° avec le filet devant soi : il faut donc le manier convenablement (*Pérez-Eid*, 2007). Cette méthode n'est utilisable que dans les zones à végétation ouverte (exemple : prairies).

2) La collecte « en marchant »

Certains auteurs proposent une méthode de collecte lors de laquelle l'opérateur porte des vêtements en coton clair, de façon à ce qu'aucune partie basse de son corps ne soit accessible aux tiques. Il suffit alors de parcourir la zone d'étude puis de compter les tiques présentes sur les vêtements (*Ginsberg, Ewing*, 1989). Cette méthode est représentative de ce qui se passe réellement pour les hôtes, mais son inconvénient majeur est qu'elle est opérateur-dépendante. En effet, pour une même espèce d'hôte, les tiques ont tendance à préférer certains individus plutôt que d'autres (*Heylen, Matthysen*, 2011; *Dallas, Foré*, 2013; *Colombo et al.*, 2015).

3) La collecte sur hôtes

Malgré le fait que la phase parasitaire des tiques soit très courte, les tiques sont plus facilement visibles sur les hôtes que dans l'environnement.

Cette méthode peut être utilisée :

- Sur animal vivant, éventuellement anesthésié en fonction de la facilité de manipulation de l'espèce étudiée (rongeurs, lapins, moutons, …). Les tiques peuvent être retirées sur place en inspectant des zones précises (plis axillaires, tête, mamelles, …) ou alors au laboratoire, où l'on attend qu'elles tombent une fois gorgées. Une étude a montré qu'en ce qui concerne les souris à pattes

blanches (*Peromyscus leucopus*), le nombre de tiques sur chaque hôte est dépendant du site de collecte (*Falco, Fish*, 1992). Ce résultat n'est pas surprenant puisque le nombre de tiques sur chaque hôte est dépendant de l'abondance de tiques sur le site (effet du site de collecte) et de l'hôte (effet de l'individu).

- Sur animal mort, méthode censée être plus exhaustive puisque toutes les parties du corps de l'animal peuvent être inspectées, mais les tiques quittent assez rapidement les animaux morts. Cette méthode a été utilisée de manière qualitative sur des pieds de chevreuils prélevés lors de la chasse (*Gilot et al.*, 1994). Dans cette étude, il s'agissait d'étudier la présence ou l'absence de tiques dans plusieurs forêts.

4) Les leurres olfactifs : les pièges à CO_2

Les tiques étant attirées par les sources de CO_2 (*Garcia*, 1962), une technique de collecte consiste à fabriquer des « pièges à tiques », sous la forme de leurres olfactifs. Une boîte trouée sur les côtés et contenant de la carboglace est posée sur une base dont les bords sont biseautés (Cf. **Figure 8**). Du ruban adhésif est placé juste en-dessous des trous de la boîte, de sorte que les tiques viennent se coller dessus. Ainsi, il suffit de retirer le ruban adhésif pour dénombrer les tiques.

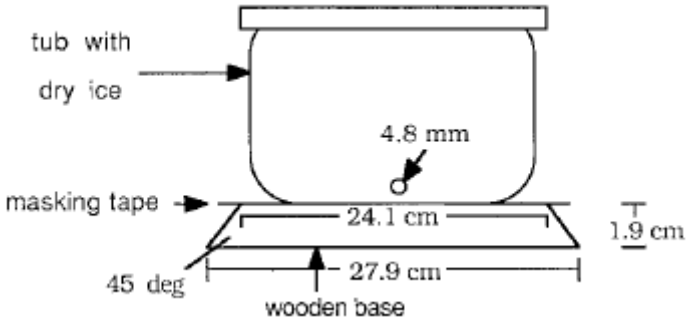


Figure 8 : Exemple de piège à tiques (*Ginsberg, Ewing*, 1989).

L'avantage de ces pièges est qu'ils peuvent être placés dans tous types de végétations (*Ginsberg, Ewing*, 1989) et permettent donc de comparer plusieurs types d'environnements. De plus, ils permettent d'obtenir des résultats 4 à 5 fois plus rapidement que d'autres méthodes (*Nosek, Kozuch*, 1969).

La réponse des tiques à ce type de piège est néanmoins dépendante de l'espèce (*Ginsberg, Ewing*, 1989). En effet, selon l'espèce de tique, le comportement de chasse, la vitesse de déplacement et la facilité à s'échapper du ruban adhésif sont variables. Cette méthode semble plus adaptée aux tiques endophiles, même si elle peut tout de même être utilisée pour collecter des tiques exophiles (*Falco, Fish*, 1992). Elle est intéressante pour les espèces qui ne pratiquent pas l'affût.

5) Les leurres mécaniques : méthode du drap

L'utilisation de leurres mécaniques consiste à imiter le passage d'un hôte en passant un morceau de tissu sur la végétation. Ce tissu peut être manipulé horizontalement, dans ce cas on parle de drap. On peut aussi le manipuler verticalement, afin de balayer toute la hauteur de la végétation : on parle alors de drapeau.

Le drap peut être en laine (*Macleod*, 1932), en fibres synthétiques (*Gray, Lohan*, 1982), en coton (*Ginsberg, Ewing*, 1989), en flanelle (*Falco, Fish*, 1992),… Il peut être de dimensions variables. Il est de couleur claire de façon à repérer facilement les tiques qui s'y attachent.

Cette technique est difficile à utiliser lorsqu'il pleut, qu'il y a des vents violents ou que la végétation est dense ou contient beaucoup d'épineux. Elle nécessite plus de main-d'œuvre que les pièges à tiques (*Wilson et al.*, 1972). De plus, l'efficacité de l'échantillonnage est dépendante de la hauteur à laquelle les tiques sont à l'affût (*Gray, Lohan*, 1982).

Certains auteurs ont essayé de contourner ce problème en utilisant un drap « à bandes » (*Gray, Lohan*, 1982; *Tack et al.*, 2011). Cette variante semble plus efficace sur les larves, qui sont à l'affût à des hauteurs plus basses dans la végétation, mais n'a pas d'incidence significative sur les nymphes et les adultes.

La méthode du drap a pour avantages de pouvoir délimiter précisément le site de collecte et d'être peu chère. Elle permet de collecter un plus grand nombre de nymphes que d'autres méthodes et semble donc être la méthode la plus fiable (*Falco, Fish*, 1992), en particulier pour collecter l'espèce *Ixodes ricinus* (*Tack et al.*, 2011). C'est la méthode la plus utilisée aujourd'hui, et c'est également celle qui est utilisée pour le projet CC-EID ainsi que pour notre thèse.

6) Association de méthodes : le drap à CO_2

Plus récemment, des auteurs ont tenté d'associer la méthode du drap avec des leurres olfactifs. L'équipe de Gherman (2012) a placé un dispositif excrétant du CO_2 sur un drap (Cf. **Figure 9**). Selon cette étude, le drap à CO_2 a permis de collecter 45 % de tiques en plus que le drap classique.

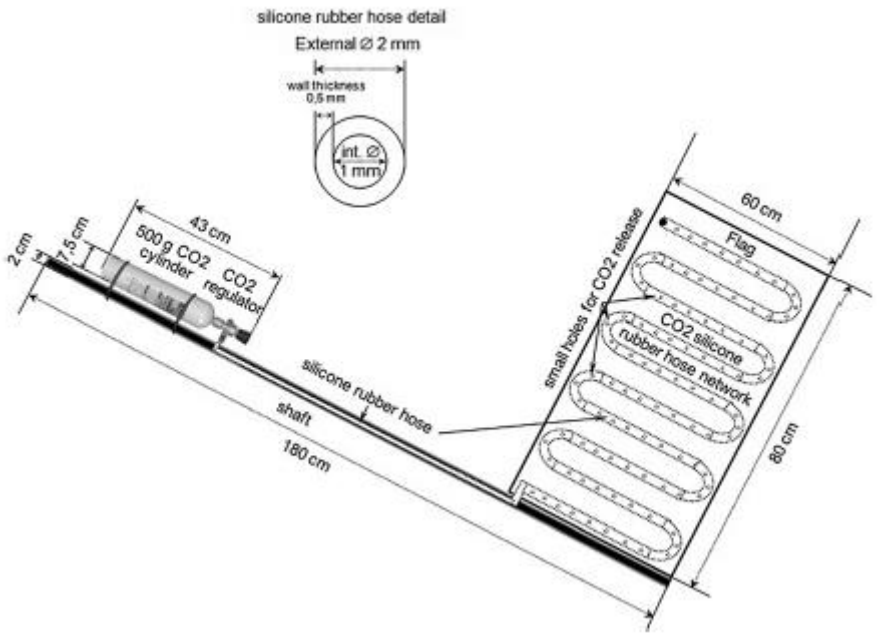


Figure 9 : Dispositif du drap à CO_2 (*Gherman et al.*, 2012).

Cependant, cette méthode nécessite un dispositif complexe et cher, pour un bénéfice de collecte qui n'est pas forcément suffisant par rapport aux investissements qu'il suppose.

C) Données bibliographiques concernant le taux d'échantillonnage des tiques lors de collecte au drap

Très peu de données concernant le taux d'échantillonnage des tiques lors de collecte au drap sont disponibles dans la littérature. Zimmerman et Garris (1985) ont été les premiers à estimer ce paramètre pour une espèce d'Ixodidae, *Rhipicephalus microplus*. Le taux d'échantillonnage a été estimé à 10,29 % lors de passages uniques sur des parcelles de 67 m de long, en faisant appel au test de Wilcoxon.

A notre connaissance, seules trois études se sont intéressées à des espèces appartenant au complexe *Ixodes ricinus*. Tälleklint-Eisen et Lane (2000) ont estimé que lors d'un passage unique du drap, 5 à 10 % des nymphes *Ixodes pacificus* sont collectées. Les auteurs se sont appuyés sur l'utilisation des tests de Wilcoxon et de Kruskal Wallis. D'après l'équipe de Daniels (2000), le taux d'échantillonnage des nymphes *Ixodes scapularis* varie de 3,3 % à 9,1 % avec une moyenne à 6,7 %. Ces résultats ont été obtenus en inspectant le drap tous les 20 m, en passage unique. Ils estiment également que le taux d'échantillonnage de tous les stades est indépendant de la densité de tiques. Ces deux études trouvent donc des taux d'échantillonnage inférieurs à 10 %, mais étudient l'efficacité d'un unique passage sur les transects.

Seule l'étude de Bord (2014) concerne l'espèce *Ixodes ricinus*. Elle démontre que le taux d'échantillonnage des nymphes lors du premier passage est dépendant du type de végétation et de l'heure d'échantillonnage. L'estimation du taux d'échantillonnage est réalisée après 3 à 5 passages successifs sur chaque transect. Le taux d'échantillonnage varie de 33,9 % à 47,4 % pour les arbustes, et de 53,6 % à 66,7 % pour les feuilles mortes. Contrairement aux études citées précédemment, ce travail utilise une modélisation bayésienne du taux d'échantillonnage et de la densité de population de tiques.

Les capacités techniques de la méthode du drap restent peu étudiées à ce jour, alors que c'est une méthode très souvent employée pour collecter les tiques du genre *Ixodes*. Il semble intéressant de réaliser plusieurs passages successifs pour avoir un meilleur taux d'échantillonnage. Notre travail intervient dans la continuité de celui de Bord puisqu'il utilise le même modèle statistique bayésien, qui propose une meilleure prise en compte des données connues *a priori*.

DEUXIÈME PARTIE : Étude expérimentale - Estimation du taux d'échantillonnage et de la densité de population d'*Ixodes ricinus* avec la méthode du drap

A) Matériel et méthode

1) Zones de collecte

Les collectes de tiques ont eu lieu principalement sur deux terrains différents à La Tour de Salvagny, proches de VetAgro Sup Lyon. Les terrains ont été choisis en raison de la présence d'une forêt, habitat de prédilection pour *Ixodes ricinus*, ainsi que de la présence d'ongulés, qui sont des hôtes de choix pour cette espèce de tique.

Afin de faciliter les calculs, nos études ont porté à chaque fois sur une surface de collecte de 100 m², répartie en 10 transects de 10 m².

- Le terrain 1, nommé « Ancien terrain » : petite forêt se trouvant entre un étang et une route passante. Deux sites de 100 m² chacun ont été définis sur ce terrain : CC-EID et DK. Le site CC-EID présente une végétation plutôt hétérogène et variée, tandis que le site DK est principalement constitué d'herbe et de feuilles mortes (Cf. **Tableau II** et **Tableau III**). Les collectes ont eu lieu sur ce terrain en 2016.

- Le terrain 2, nommé « Nouveau terrain » : forêt et sa lisière, connectée avec une grande forêt qui se prolonge dans les Monts du Lyonnais. La végétation présente sur ce site est principalement constituée d'herbe et de feuilles mortes (Cf. **Tableau IV**). Les collectes ont eu lieu sur ce terrain en 2017 et 2018.

Le **Tableau II**, le **Tableau III** et le **Tableau IV** résument le type de végétation présent sur chaque transect.

Tableau II : Description de la végétation des transects du site CC-EID (ancien terrain)

Numéros des transects	Type de végétation	Hauteur	Taux constant / Uniformité
T1	Herbe	Haute	Oui
T2	Herbe + terre	Basse	Non
T3	Herbe	Basse	Oui
T4	Herbe + ronces	Haute	Non
T5	Lierre + terre	Basse	Non
T6	Herbe	Basse	Oui
T7	Lierre	Basse	Oui
T8	Herbe	Haute	Non
T9	Herbe + ronces	Haute	Non
T10	Lierre + feuilles mortes	Basse	Oui

Tableau III : Description de la végétation des transects du site DK (ancien terrain)

Numéros des transects	Type de végétation	Hauteur	Taux constant / Uniformité
T1	Herbe + ronces	Basse	Oui
T2	Lierre + terre	Basse	Oui
T3	Lierre + terre	Basse	Oui
T4	Lierre + feuilles mortes	Basse	Oui
T5	Lierre + terre	Basse	Oui
T6	Lierre + terre	Basse	Oui
T7	Arbustes + ronces	Basse	Non
T8	Herbe	Haute	Oui
T9	Herbe	Haute	Oui
T10	Herbe + ronces	Haute	Non

Tableau IV : Description de la végétation des transects du nouveau terrain

Numéros des transects	Type de végétation	Hauteur	Taux constant / Uniformité
T1	Herbe + lierre	Basse	Oui
T2	Lierre + feuilles mortes	Basse	Oui
T3	Herbe + feuilles mortes	Basse	Oui
T4	Lierre + feuilles mortes	Basse	Oui
T5	Lierre + terre	Basse	Oui
T6	Herbe + ronces	Haute	Non
T7	Herbe	Basse	Oui
T8	Feuilles mortes	Basse	Oui
T9	Feuilles mortes + ronces	Basse	Oui
T10	Feuilles mortes + ronces	Basse	Oui

Au cours de notre travail, nous avons voulu tester notre modèle sur un autre site, à Gardouch. Ce terrain se situe près de Toulouse et a la particularité d'abriter un élevage de chevreuils, *Capreolus capreolus*. Les données de collecte sur les 89 transects de 10 m² nous ont été fournies par S. Bord.

On trouve 6 types de végétations différents sur les transects de Gardouch : « herbe », « feuilles mortes », « mousse », « feuilles mortes + herbe », « herbe + mousse » et « feuilles mortes + mousse » (Cf. **Tableau V**). Chaque transect est réparti dans un seul de ces 6 groupes. Nous avons ensuite regroupé les transects en fonction de la hauteur de végétation pour former deux groupes : végétation haute (les 66 transects des groupes « herbe » et « herbe + mousse ») et végétation basse (les 23 transects des groupes « feuilles mortes », « mousse », « feuilles mortes + herbe » et « feuilles mortes + mousse »).

Tableau V : Nombre de transects de Gardouch possédant le même type de végétation.

Type de végétation	Nombre de transects concernés
Herbe	64
Mousse	3
Feuilles mortes	3
Feuilles mortes + Herbe	12
Herbe + Mousse	2
Feuilles mortes + Mousse	5

2) Protocole de collecte

Notre protocole s'appuie sur la méthode de « removal sampling », c'est-à-dire des échantillonnages successifs sans remise. Les autres techniques couramment utilisées en écologie ont été écartées car elles ne sont pas adaptées aux tiques (« distance sampling » et capture – marquage – recapture) (*Bord*, 2014) ou à l'estimation de l'abondance d'une population (comptage unique).

a. Protocole du projet CC-EID

Nous utilisons la méthode du drap décrite par Macleod (*Macleod*, 1932). Il est important de préciser que cette méthode permet de capturer seulement une partie de la population de tiques présente sur le terrain, en l'occurrence celles qui se trouvent à l'affût lors de la collecte. Un drap de 1 x 1 m en coton est tiré sur une bande de 10 x 1 m : la zone couverte pour chaque bande est donc de 10 m². Chaque site est constitué de 10 bandes appelées transects. La longueur des transects est suffisamment importante pour capturer un certain nombre de tiques et assez courte pour limiter leur détachement du drap.

Trois passages successifs sont réalisés sur chaque transect. À la fin de chaque passage, le drap est inspecté sur les deux faces et le nombre de nymphes et d'adultes est relevé. La présence de larves est évaluée qualitativement car elles sont agrégées, donc leur capture n'est pas représentative de leur densité totale. Les nymphes et les adultes sont placés dans un pot à prélèvement et sont amenés au laboratoire, où ils sont congelés pour une étude ultérieure.

La température et l'hygrométrie globales du terrain sont mesurées en continu par une station météorologique en un point du terrain (mesures de l'air ambiant). Nous supposons que les variables mesurées à la station sont identiques en tout point du site d'étude.

Le site de Gardouch a été collecté avec ce protocole par 3 collecteurs différents, à une seule date pour chacun des 89 transects.

b. Adaptation du protocole CC-EID à notre étude

Tous les sites ont été collectés avec le protocole de base de notre étude.

Nous réalisons 5 passages par transect, contrairement au protocole CC-EID qui n'en prévoit que 3. L'objectif étant d'estimer la densité totale de tiques à l'affût, il faut faire un maximum de passages pour collecter le plus de tiques possible. Or, d'après Bord (2014), le

nombre de tiques capturées n'augmente pas beaucoup au-delà du 5e passage. De plus, le passage du drap abîme la végétation et peut donc fausser les résultats ultérieurs.

Nous ne nous intéressons qu'aux nymphes et aux adultes : les larves ne sont pas incluses dans l'étude et ne sont donc pas comptées dans la collecte. Nos analyses portent sur le nombre total de nymphes et d'adultes collectés. Pour chaque transect, les tiques sont placées dans un pot à prélèvement à la fin de chaque passage, puis remises sur place après le cinquième passage.

L'une de nos hypothèses importantes est l'étude sur une population fermée : nous supposons que la population à l'affût est identique entre le premier et le cinquième passage. Afin de limiter notre influence en tant qu'hôtes, c'est-à-dire d'éviter de provoquer la mise à l'affût de tiques supplémentaires, nous sommes attentifs à maintenir un temps inférieur à 3 minutes entre chaque passage. Etant donné que nous sommes toujours deux collectrices, les collectes entières durent entre 1h30 et 2h de temps. Nous faisons l'hypothèse qu'il n'y a pas d'effet collecteur.

Les dates de collecte sont décidées de telle sorte que la météo soit favorable à la mise à l'affût des tiques. En effet, notre objectif est d'estimer un taux d'échantillonnage : nous cherchons donc à capturer le plus grand nombre de tiques possible pour que nos résultats soient exploitables. Les jours de collecte ne sont ni pluvieux, ni trop venteux, avec des températures qui ne sont pas extrêmes. Par ailleurs, les collectes ne sont pas effectuées en présence de rosée, car cela fausserait les manipulations notamment en mouillant le drap.

L'heure de début de collecte est déterminée la veille à l'aide des données de Météo France, de façon à avoir le moins de variations abiotiques possibles sur toute la durée de la collecte.

3) Périodes de collecte

Les collectes ont lieu principalement au printemps, afin de repérer le maximum d'activité des tiques. Nous avons également réalisé quelques collectes en été et en début d'automne. Compte tenu de la faible activité des tiques durant l'hiver (*Cat*, 2017), nous n'avons pas réalisé de collecte à cette saison.

Entre deux collectes, nous laissons au moins une semaine d'intervalle pour ne pas fatiguer les tiques et pour éviter de créer un biais lié à l'état de la végétation. En effet, les collecteurs piétinent la végétation lors des 5 passages, ce qui est susceptible de modifier l'environnement local des transects et donc potentiellement d'influer sur la faune présente à cet endroit.

Nous avons réalisé 4 collectes sur le site CC-EID et 3 collectes sur le site DK, entre avril et juillet 2016. Sur le nouveau terrain, nous avons réalisé 5 collectes d'avril à septembre 2017, puis 2 collectes en avril et juin 2018. Toutes les collectes ont eu lieu le matin, à l'exception de deux effectuées en début d'après-midi. Sur le site CC-EID, la température a varié de 9,6 °C à 26,3 °C, avec une médiane à 15,6 °C. L'hygrométrie a varié de 56 % à 99 %, avec une médiane à 72,1 %. Sur le site DK, la température a varié de 10,6 °C à 24,5 °C, avec une médiane à 16,6 °C. L'hygrométrie a varié de 53 % à 91 %, avec une médiane à 70,3 %. Sur le nouveau terrain, la température a varié de 5,9 °C à 24,2 °C, avec une médiane à 19,7 °C. L'hygrométrie a varié de 20 % à 100 %, avec une médiane à 63,5 %.

Les collectes du site de Gardouch ont eu lieu du 6 au 9 juin 2017, le matin entre 9h et 12h ou l'après-midi entre 13h et 17h. La température a varié de 19,4 °C à 27,6 °C, avec une médiane à 21,5 °C. L'hygrométrie a varié de 46 % à plus de 90 %, avec une médiane à 61 %.

4) Mise en place d'une modélisation bayésienne

Notre travail s'appuie sur la thèse de Bord (2014). L'objectif est d'estimer la taille de la population de tiques à l'affût (adultes et nymphes) ainsi que le taux d'échantillonnage de cette même population à l'aide de la méthode du drap.

Nous émettons l'hypothèse de population fermée au cours d'une collecte. Nous supposons qu'il n'y a pas d'hôte qui passe sur les transects au cours de la collecte.

Les méthodes fréquentistes pour estimer simultanément la taille d'une population et son taux d'échantillonnage possédant de nombreuses limites (*Bord*, 2014), nous utilisons un modèle basé sur l'inférence bayésienne. L'**Encadré 2** présente les caractéristiques principales de chacune de ces deux méthodes.

En statistique fréquentiste, pour estimer la valeur d'un paramètre, on utilise comme estimateur le maximum de vraisemblance : l'estimation est donc basée sur une valeur unique.

En statistique bayésienne, la vraisemblance obtenue à partir des observations est combinée aux connaissances *a priori* sur les paramètres pour obtenir une distribution *a posteriori* à partir de laquelle une estimation ponctuelle sera déduite (mode, moyenne, médiane, …). La loi de probabilité est nommée P(θ), avec θ une variable aléatoire. La loi *a posteriori* est obtenue grâce au théorème de Bayes :

$$P(\theta|Y) = \frac{P(Y|\theta) \times P(\theta)}{P(Y)} \propto P(Y|\theta) \times P(\theta)$$

P(Y|θ) est la vraisemblance.

L'étendue des valeurs probables autour de l'estimation centrale d'un paramètre est appelée intervalle de crédibilité. A partir des quantiles à (α/2) et (1-α/2) de la loi *a posteriori*, on définit un intervalle de crédibilité tel que le paramètre estimé soit dans l'intervalle avec une probabilité égale à (1-α), dans lequel l'estimateur a 95 % de chances de se trouver. De manière générale, on utilise les quantiles décrits ci-dessus avec α = 5, soit les quantiles à 2,5% et à 97,5%.

Le calcul de la loi a posteriori peut être facilement réalisé par des simulations de Monte Carlo par chaînes de Markov (MCMC) grâce à des logiciels tels que BUGS, JAGS,… Dans notre travail, nous utilisons le logiciel OpenBUGS (*2010-2011 Members of OpenBUGS Project Management Group et al.*, 2014) à partir de l'interface R Studio (*R Core Team*, 2014).

Une chaîne de Markov est une séquence de variables aléatoires θ_1, θ_2,… pour lesquelles, pour chaque valeur *t*, la distribution de θ_t en fonction de tous les θ précédents dépend uniquement de la dernière valeur θ_{t-1} (*Gelman et al.*, 2013).

Encadré 2 : Principes de base en statistiques fréquentistes et bayésiennes

a. Algorithme d'estimation

Trois chaînes de Markov sont estimées, chacune comptant plusieurs dizaines de milliers de valeurs. Afin de limiter l'effet des valeurs initiales des chaînes de Markov, la première moitié des itérations est supprimée (on parle de « burning »). Parmi les valeurs restantes, seule une valeur sur 20 est conservée (on parle de « thinning ») afin de réduire l'autocorrélation de l'échantillon. La convergence des MCMC est vérifiée par analyse visuelle des traces et des diagrammes d'autocorrélation.

Dans notre travail, les estimateurs utilisés sont la moyenne et la médiane de la distribution *a posteriori*. Pour limiter l'influence des valeurs extrêmes de la distribution *a posteriori*, nous privilégions souvent la médiane.

b. Paramètres des modèles

Soit $X = (X_1, \ldots, X_K)$ la séquence de captures observées sur un transect donné, où K est le nombre total de passages successifs effectués. Soit X_i le nombre de tiques collectées lors du i^{ème} passage. On note N_i la population restante après le i^{ème} passage, pour laquelle $N_i = N_{i-1} - X_i$, pour $i \in 1, \ldots, K$. On suppose que chaque individu de la population étudiée a la même probabilité d'être capturé et que les individus sont capturés indépendamment les uns des autres. Par conséquent, on suppose que les X_i suivent une loi binomiale avec pour paramètres la taille de population N_{i-1} et la probabilité de capture τ :

$(X_i | N_{i-1}, \tau) \sim B(N_{i-1}, \tau)$, où $N_I = N_{i-1} - X_i$.

Le DAG (Directed Acyclic Graph) en **Figure 10** représente le modèle utilisé en montrant les liens entre les données observées, les paramètres inconnus à estimer et les distributions *a priori* choisies. Les lignes représentent les relations et la hiérarchie entre les données (X_i) et les paramètres (PA, τ).

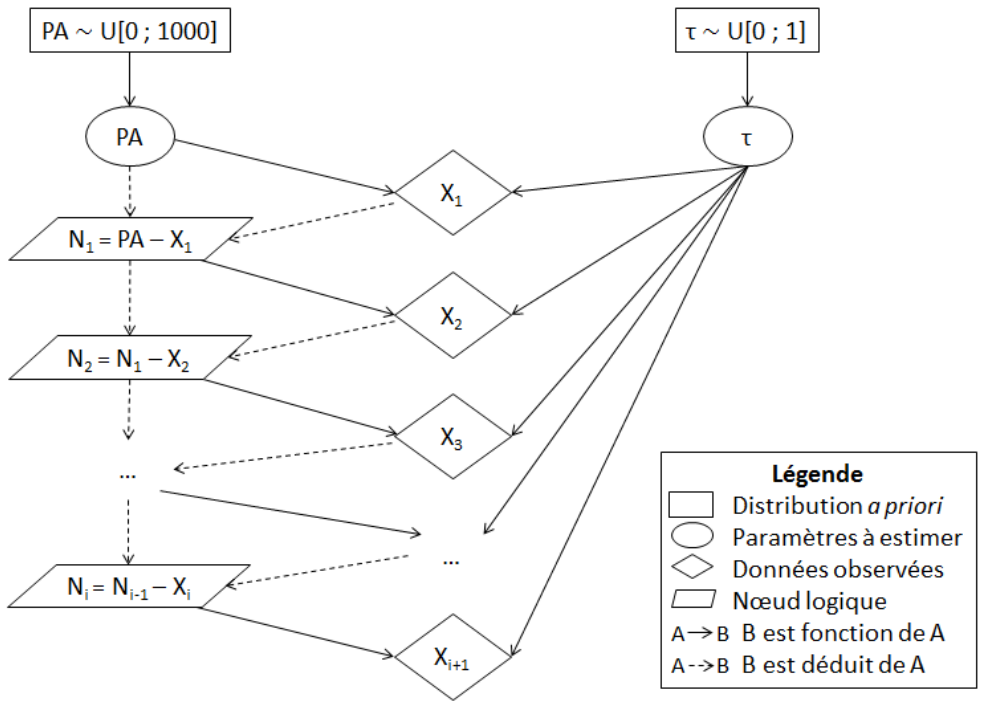


Figure 10 : DAG du modèle HBM1, d'après Bord (2014)

Etant donné que seules les tiques à l'affût peuvent être capturées avec la méthode du drap, nous cherchons à étudier la taille de la Population à l'Affût, notée par la suite PA. Le taux d'échantillonnage, noté par la suite τ, est la proportion de tiques capturées parmi la population à l'affût.

Nous allons utiliser 2 modèles : le premier est nommé HBM1 pour Hierarchical Bayesian Model 1. On suppose que la taille de la PA et le τ sont spécifiques à chaque transect. Pour rappel, un transect est une unité d'observation de 10 m², sur lequel on réalise successivement 5 passages du drap.

N'ayant que peu de connaissances sur le paramètre PA, nous choisissons comme loi *a priori* une loi Uniforme sur [0 ; 1000]. Etant donné que nous étudions une population de petite taille, nous faisons l'hypothèse que la PA est toujours inférieure à 1000 tiques. Ainsi, toutes les valeurs comprises dans l'intervalle [0 ; 1000] sont équiprobables.

Pour le paramètre τ, nous choisissons une loi peu informative, de type $\beta(2,2)$. En effet, combinée à une loi Uniforme pour PA, la loi $\beta(1,1)$ offre une mauvaise convergence de la loi *a posteriori* (*Bord et al.*, 2018).

Pour le second modèle, nommé HBM2, le taux d'échantillonnage τ_c est supposé constant pour des conditions d'échantillonnage *c* identiques (hauteur de végétation par exemple). Nous y ajoutons de petites variations aléatoires, notées ε, dues aux caractéristiques intrinsèques du transect observé. Ces petites variations sont considérées comme un effet aléatoire et leur variance est spécifique aux conditions d'échantillonnage. Nous utilisons une approche hiérarchique, c'est-à-dire un modèle à plusieurs niveaux de paramètres. Nous utilisons ici la transformation logit du taux d'échantillonnage :

$\text{logit}(\tau) = \text{logit}(\tau_c) + \varepsilon$

Nous considérons que le τ suit une loi peu informative de type $\beta(1,1)$. D'après l'étude de l'équipe de Bord (2018), la convergence de la loi *a posteriori* est suffisante dans le cas du modèle HBM2. Nous assignons comme distribution *a priori* pour τ_c une loi Uniforme sur l'intervalle [0 ; 1]. Pour l'effet aléatoire ε, nous considérons une loi Normale $N[0 ; \sigma^2_c]$, avec σ^2_c la gamme de variation de ε, dépendante des conditions d'échantillonnage *c* telle que $\sigma^2_c \sim U[0 ; 3]$ (Cf. **Figure 11**).

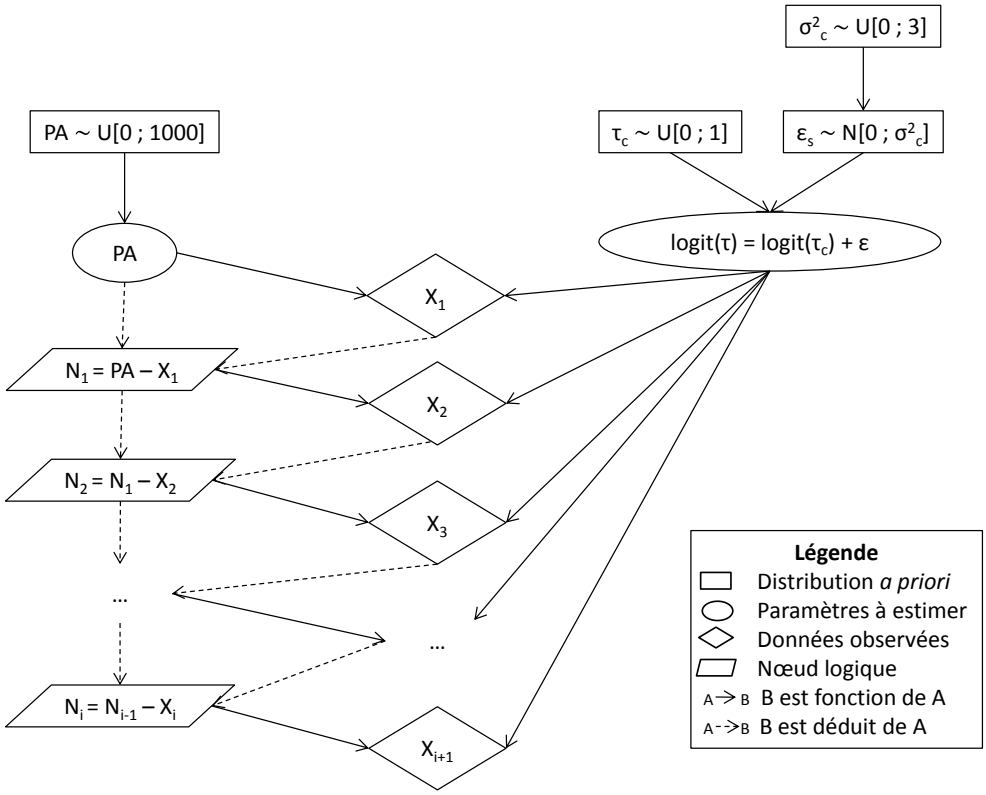


Figure 11 : DAG du modèle HBM2, d'après Bord (2014)

B) Résultats

Dans un premier temps, nous estimerons la PA et le τ pour chaque transect : nous utiliserons les séquences de capture de chaque transect individuellement. Nous travaillerons avec le modèle HBM1.

Dans un second temps, nous estimerons la PA et le τ pour le site entier. Pour cela, nous utiliserons les séquences de capture des 10 transects, c'est-à-dire que nous ferons la somme des captures des 10 transects au premier passage du drap, puis au deuxième passage,…, puis au cinquième passage. Nous appellerons ce jeu de données « données agrégées » ; il sera analysé avec le modèle HBM1. Etant donné que nous travaillerons sur une population de grande taille, nous utiliserons pour la PA une loi Uniforme sur [0 ; 5000].

Dans un troisième temps, nous comparerons avec le modèle HBM1 l'effet du nombre de passages du drap sur l'estimation de nos paramètres.

Enfin, nous utiliserons le modèle HBM2 pour comparer plusieurs conditions d'échantillonnage. Sur les sites de La Tour de Salvagny, nous comparerons les τ et la PA pour l'herbe et les feuilles mortes, qui sont les types de végétations les plus représentés. Nous utiliserons uniquement les données du nouveau terrain, car l'ancien terrain contient un seul transect avec des feuilles mortes (Cf. **Tableau II** et **Tableau III**). Les données pour l'herbe seront calculées pour 3 transects (numérotés 1, 6 et 7), c'est-à-dire 30 m², tandis que les données pour les feuilles mortes seront calculées pour 6 transects (numérotés de 2 à 4 et de 8 à 10), c'est-à-dire 60 m² (Cf. **Tableau IV**). Nous éliminerons le transect numéro 5, qui possède un type de végétation différent des autres. Afin que nos résultats soient interprétables, nous utiliserons uniquement les collectes de printemps et d'été, où nous avons collecté plus de 50 tiques sur les 100 m². En effet, plus le nombre de tiques collectées

est faible, plus l'écart d'une unité collectée entraîne de fortes variations de la distribution *a posteriori*.

Sur le site de Gardouch, nous comparerons les τ et la PA en fonction des types de végétations présents (Cf. **Tableau V**) et de la hauteur de végétation.

1) Estimation des paramètres par transect

Nous avons utilisé pour chaque transect la collecte traduisant le risque le plus élevé, c'est-à-dire celle où nous avons collecté le plus de tiques. Les analyses ont été réalisées avec le modèle HBM1 ; les chaînes MCMC n'ont pas très bien convergé. Les τ et les PA estimés pour chaque transect sont présentés respectivement en **Figure 12** et en **Figure 13**.

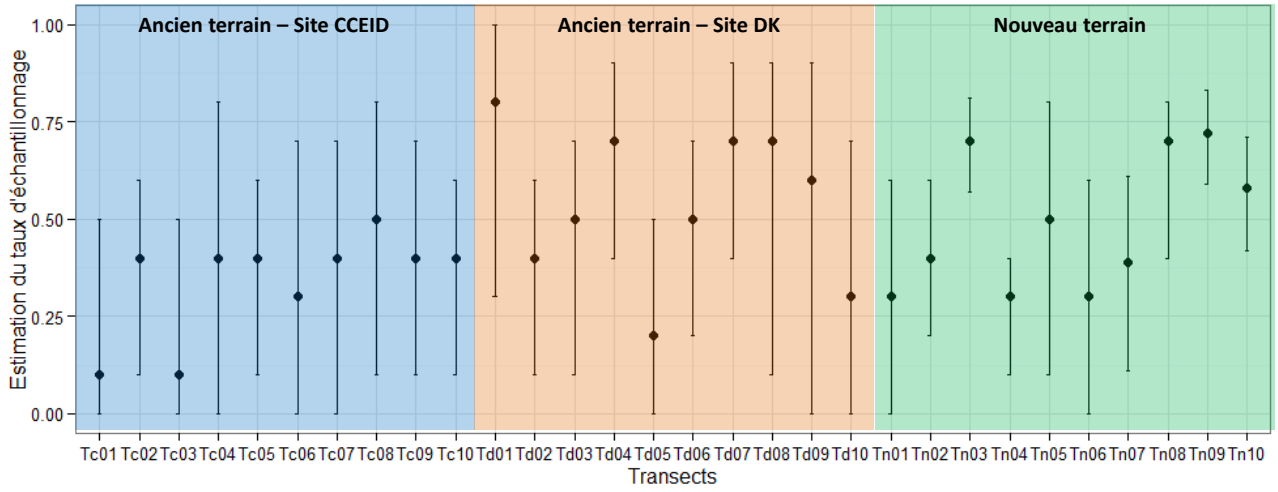


Figure 12 : Estimation bayésienne du τ sur chaque transect (= 10 m²), basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %.
Légende : Tc = transects de l'ancien terrain, site CC-EID ; Td = transects de l'ancien terrain, site DK ; Tn = transects du nouveau terrain.

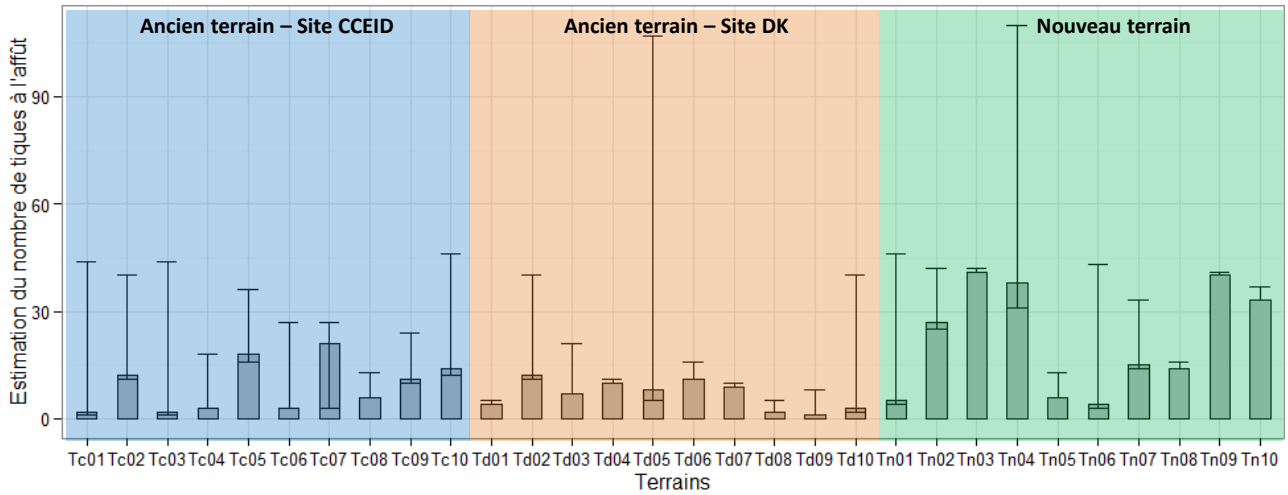


Figure 13 : Estimation bayésienne de la PA sur chaque transect (= 10 m²), basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %.
Légende : Tc = transects de l'ancien terrain, site CC-EID ; Td = transects de l'ancien terrain, site DK ; Tn = transects du nouveau terrain.

Afin de vérifier la cohérence des figures précédentes, nous avons représenté l'estimation du τ (**Figure 14**) et de la PA (**Figure 15**) lors de la meilleure collecte (plus grand nombre de tiques collecté sur 100 m²). Il s'agit d'une collecte réalisée sur le nouveau terrain, le 5 juin 2018.

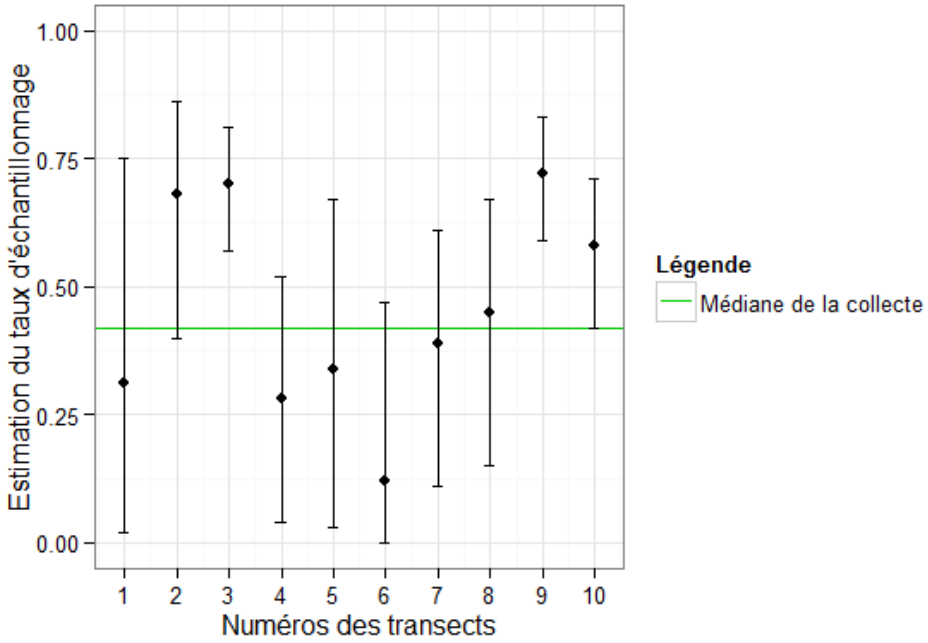


Figure 14 : Estimation bayésienne du τ sur chaque transect (= 10 m²) lors de la meilleure collecte (plus grand nombre de tiques capturées), basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %.

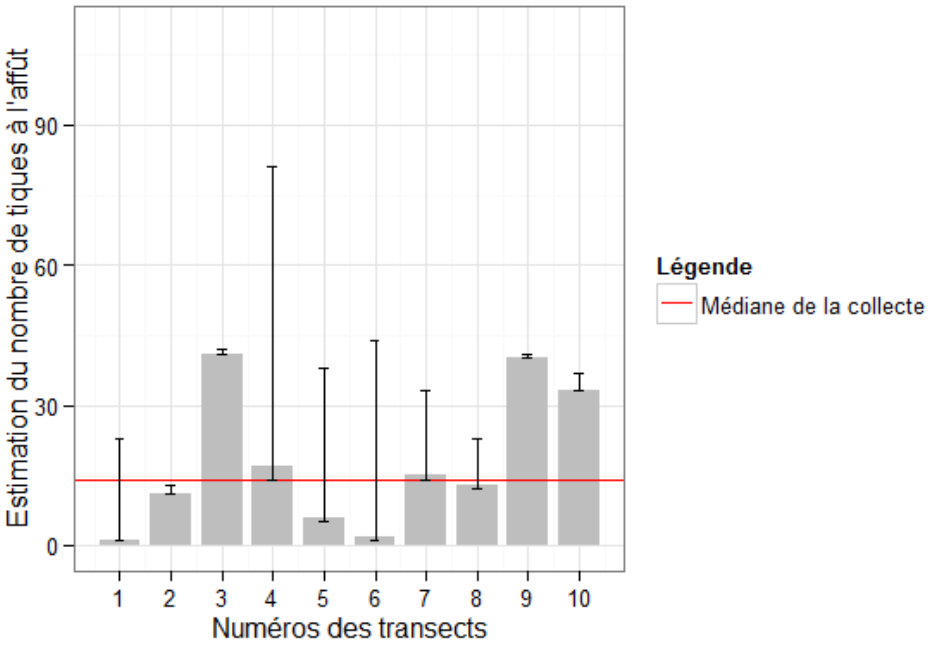


Figure 15 : Estimation bayésienne de la PA sur chaque transect (= 10 m²) lors de la meilleure collecte (plus grand nombre de tiques capturées), basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %.

2) *Estimation des paramètres par site*

L'estimation de la PA et du τ sur 100 m² à l'aide du modèle HBM1 est présentée dans ce paragraphe. Les chaînes MCMC ont convergé de manière satisfaisante (Cf. **Annexe 1**). La **Figure 16** présente le nombre de tiques total capturé à chaque collecte.

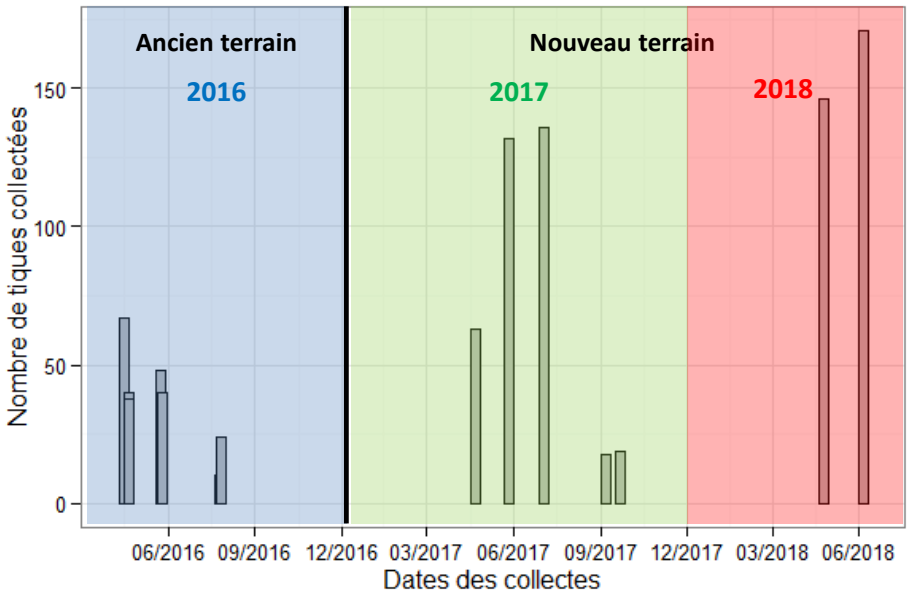


Figure 16 : Nombre de tiques collectées (nymphes + adultes) sur 100 m² lors de chaque collecte.

Les τ et les PA estimés pour chaque collecte sont présentés respectivement en **Figure 17** et en **Figure 18**. Le τ varie de 0,20 à 0,60 selon les collectes.

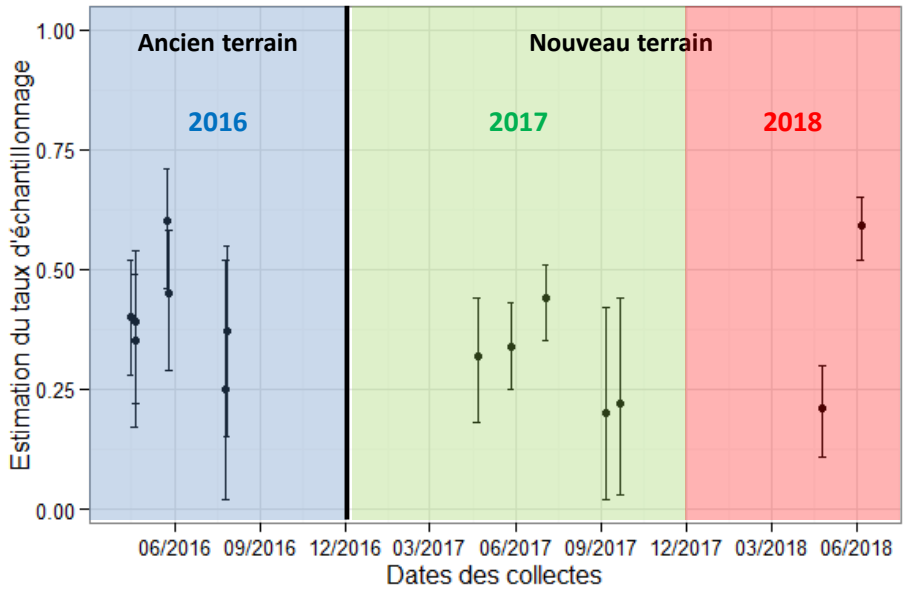


Figure 17 : Estimation bayésienne du τ sur 100 m² lors des différentes collectes, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %.
Les collectes de 2016 ont eu lieu sur l'ancien terrain. Celles de 2017 et 2018 ont eu lieu sur le nouveau terrain.

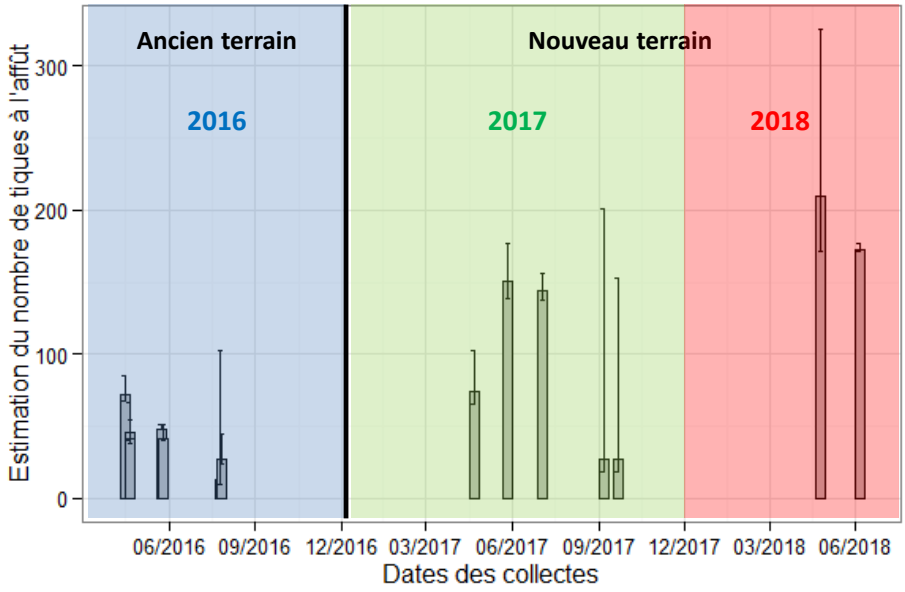


Figure 18 : Estimation bayésienne de la PA sur 100m² lors des différentes collectes, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %.
Les collectes de 2016 ont eu lieu sur l'ancien terrain. Celles de 2017 et 2018 ont eu lieu sur le nouveau terrain.

3) Estimation des paramètres en fonction du nombre de passages du drap

Pour estimer le τ et la PA en fonction du nombre de passages du drap, nous avons utilisé uniquement les collectes du nouveau terrain effectuées au printemps et en été, afin d'avoir un nombre suffisant de tiques pour que nos résultats soient significatifs. Les analyses ont été réalisées avec le modèle HBM1 en agrégeant les données lors de chaque collecte. La **Figure 19** et la **Figure 20** présentent respectivement les estimations du τ et de la PA en fonction du nombre de passages effectués à chaque collecte. Nous n'avons pas estimé nos paramètres pour un seul passage du drap car notre modèle n'est pas adapté à ce type d'analyse. Les chaînes MCMC ont convergé de manière satisfaisante (Cf. **Annexe 2**, **Annexe 3** et **Annexe 4**).

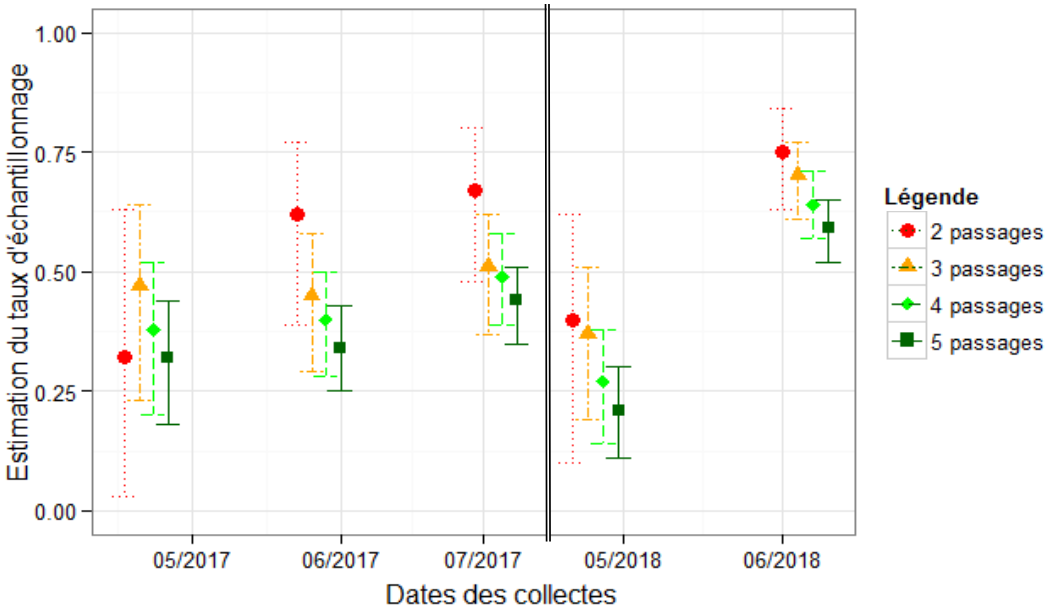


Figure 19 : Estimation bayésienne du τ en fonction du nombre de passages du drap sur 100 m², basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %.

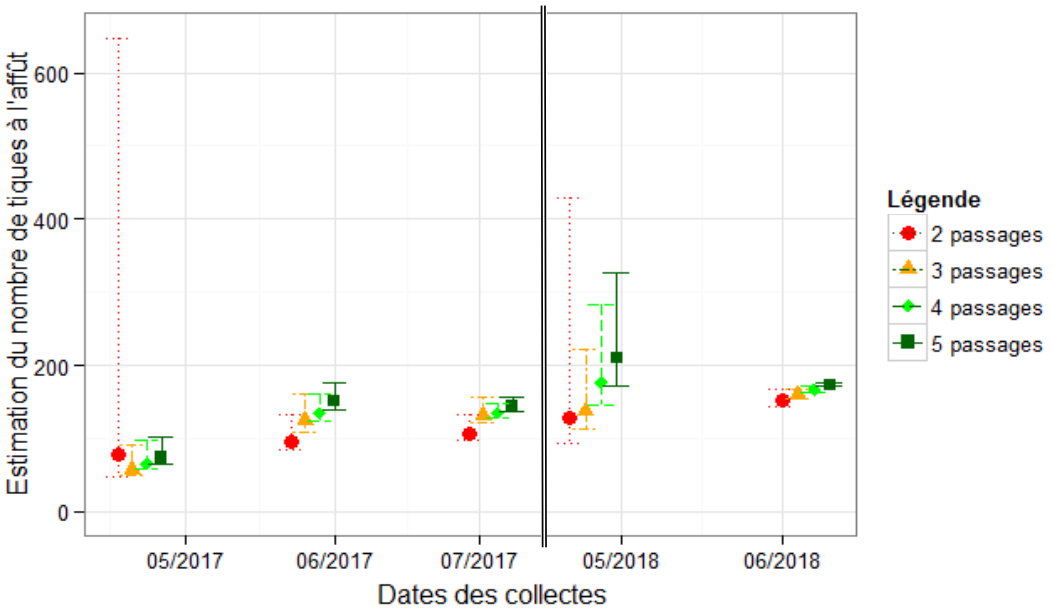


Figure 20 : Estimation bayésienne de la PA en fonction du nombre de passages du drap sur 100 m², basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %.

La **Figure 21** et la **Figure 22** présentent la largeur des intervalles de crédibilité, respectivement pour le τ et la PA, lors des différentes collectes en fonction du nombre de passages du drap.

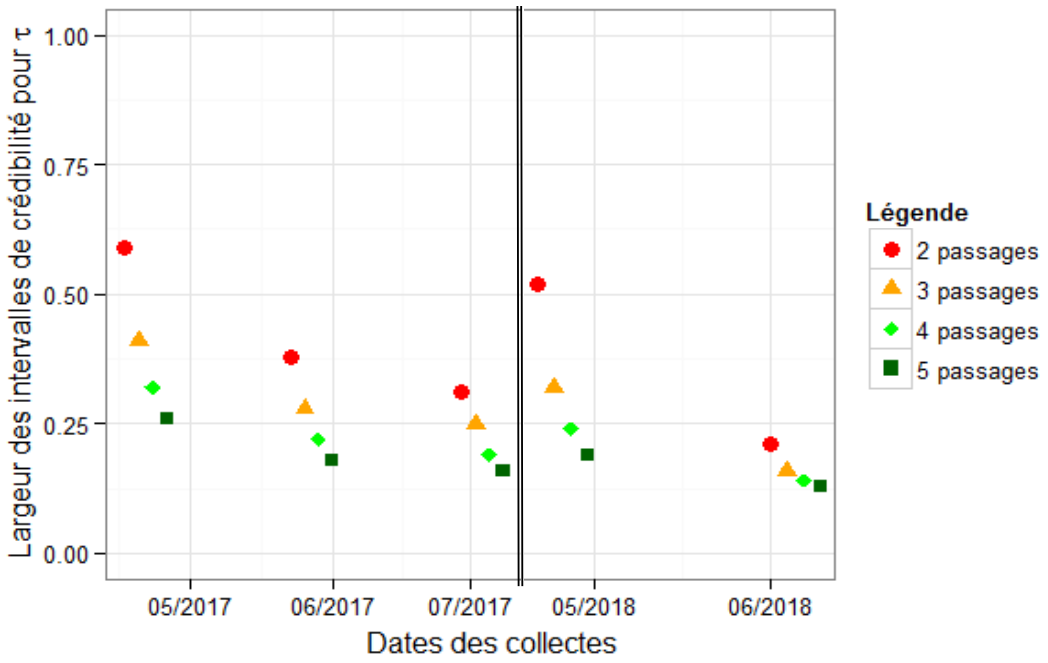


Figure 21 : Largeur des intervalles de crédibilité des distributions *a posteriori* du τ.

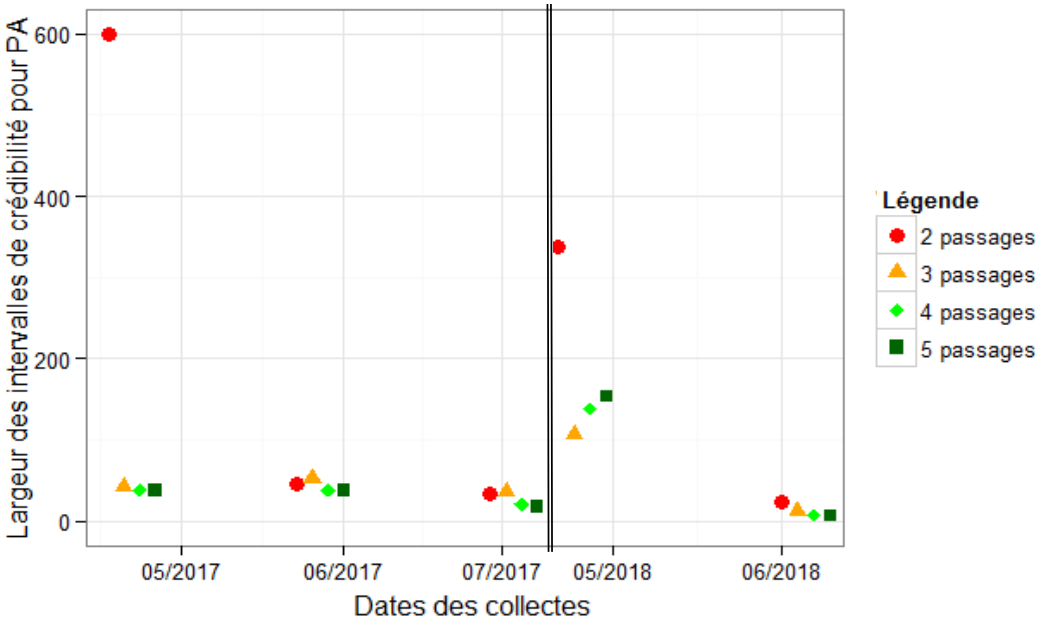


Figure 22 : Largeur des intervalles de crédibilité des distributions *a posteriori* de la PA.

4) Comparaison de deux types de végétations : herbe et feuilles mortes

Les analyses ont été réalisées avec le modèle HBM2. La convergence des chaînes est satisfaisante pour les deux τ (Cf. **Annexe 5**).

Sur l'herbe, le τ estimé est quasi nul (Cf. **Figure 23**) et l'estimation de la PA est très peu précise (Cf. **Figure 24**).

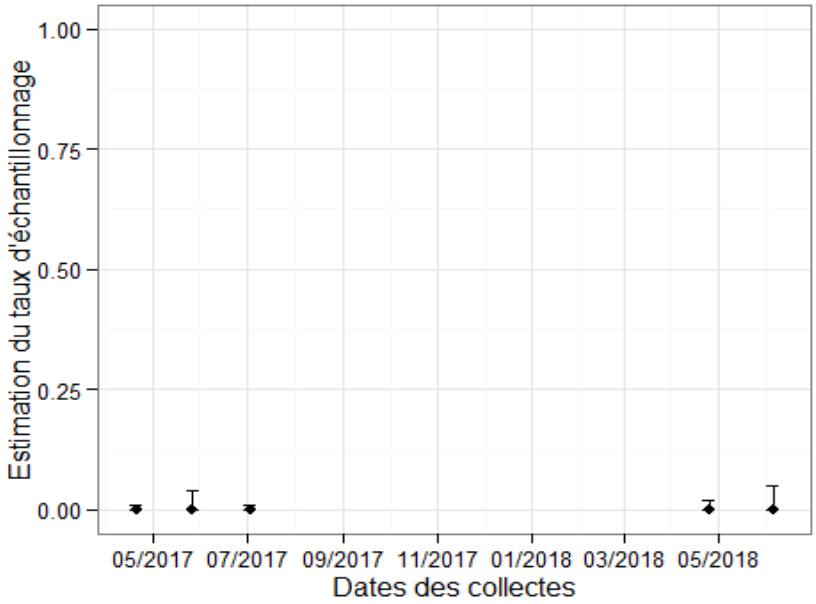


Figure 23 : Estimation bayésienne du τ sur l'herbe (30 m²) lors des 5 collectes étudiées, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %.

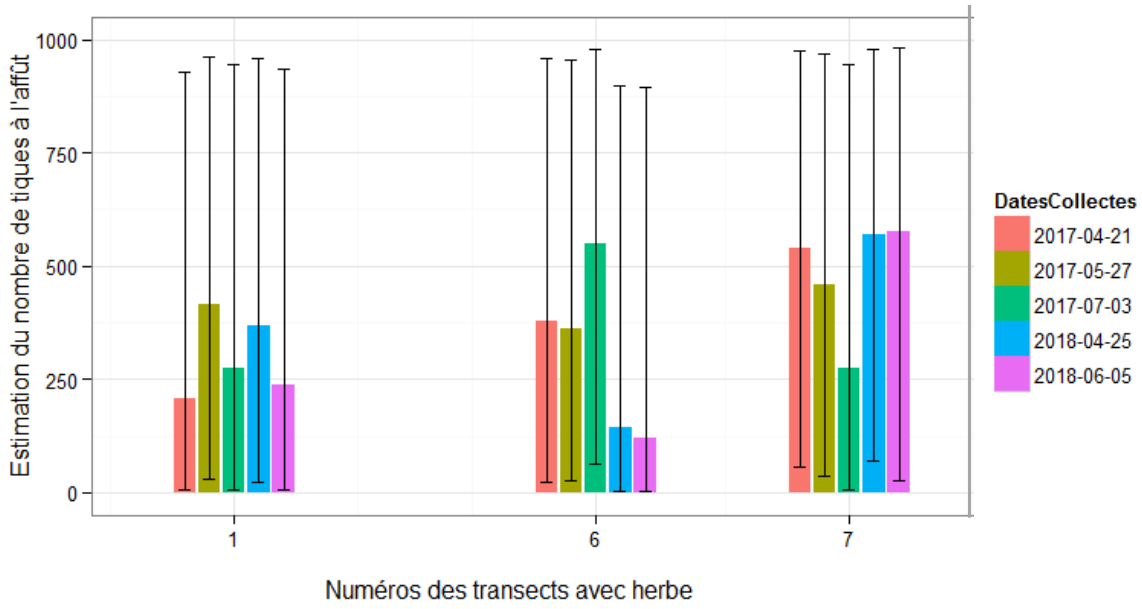


Figure 24 : Estimation bayésienne de la PA sur les 3 transects avec herbe lors des 5 collectes étudiées, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %.

Les τ obtenus pour les feuilles mortes varient de 0,01 à 0,58, avec une médiane à 0,04 (Cf. **Figure 25**). L'estimation de la PA sur feuilles mortes est globalement plus précise que sur l'herbe, sauf pour les collectes du 21 avril 2017 et du 25 avril 2018 (Cf. **Figure 26**).

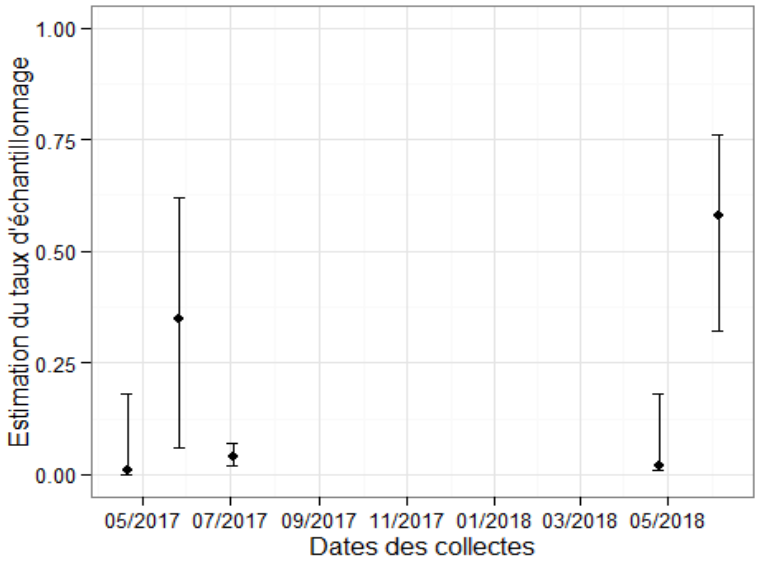


Figure 25 : Estimation bayésienne du τ sur les feuilles mortes (60 m²) lors des 5 collectes étudiées, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %.

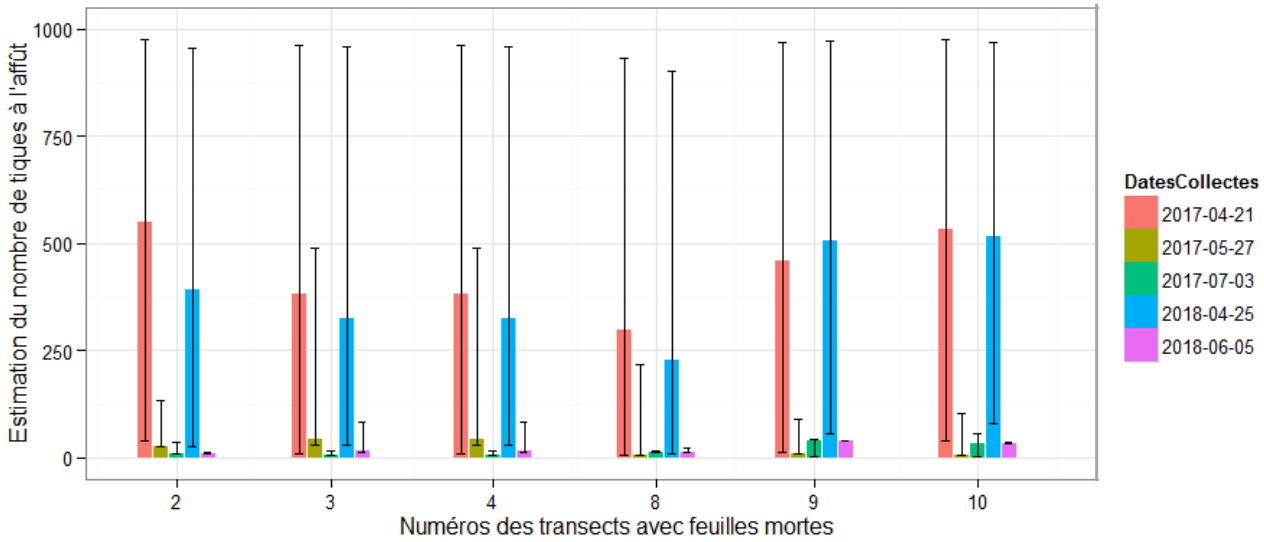


Figure 26 : Estimation bayésienne de la PA sur les 6 transects avec feuilles mortes lors des 5 collectes étudiées, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %.

5) Données du site de Gardouch

Nous nous sommes intéressés à l'influence de la végétation sur le τ et la PA.

a. Comparaison des différents types de végétations

Les effectifs sont hétérogènes puisqu'une large majorité des transects possède de l'herbe (Cf. **Tableau V**). Les analyses ont été réalisées avec le modèle HBM2. Les chaînes MCMC ont mal convergé (Cf. **Annexe 6**), donc les résultats doivent être interprétés avec précaution.

Le τ varie de 0,007 pour les transects « herbe » à 0,478 pour les transects « mousse » (Cf. **Figure 27**). Pour la PA, seules les estimations sur les transects présentant certains types de végétations sont précises, à savoir les types « mousse », « feuilles mortes + mousse » et « feuilles mortes + herbe » (Cf. **Figure 28**).

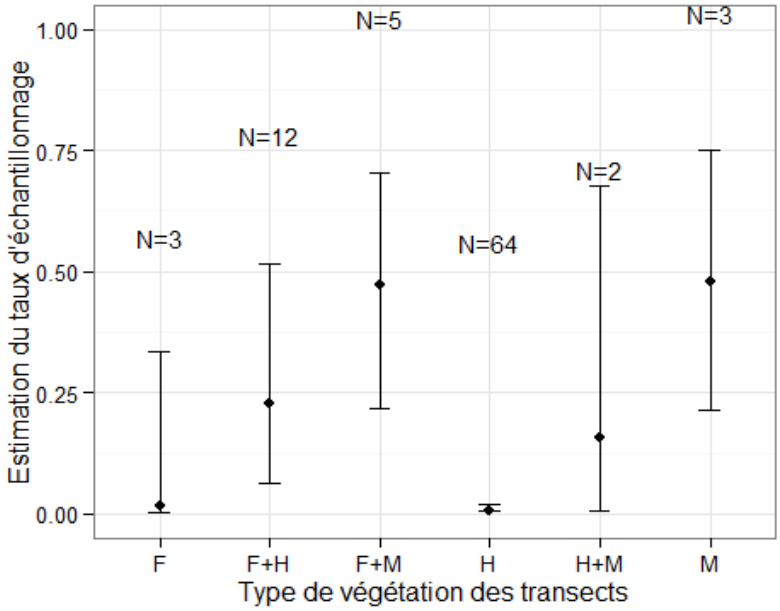


Figure 27 : Estimation bayésienne du τ selon le type de végétation des transects, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %.
<u>Légende</u> : F = feuilles mortes ; H = herbe ; M = mousse. N=X représente le nombre de transects pris en compte pour le calcul de chaque τ.

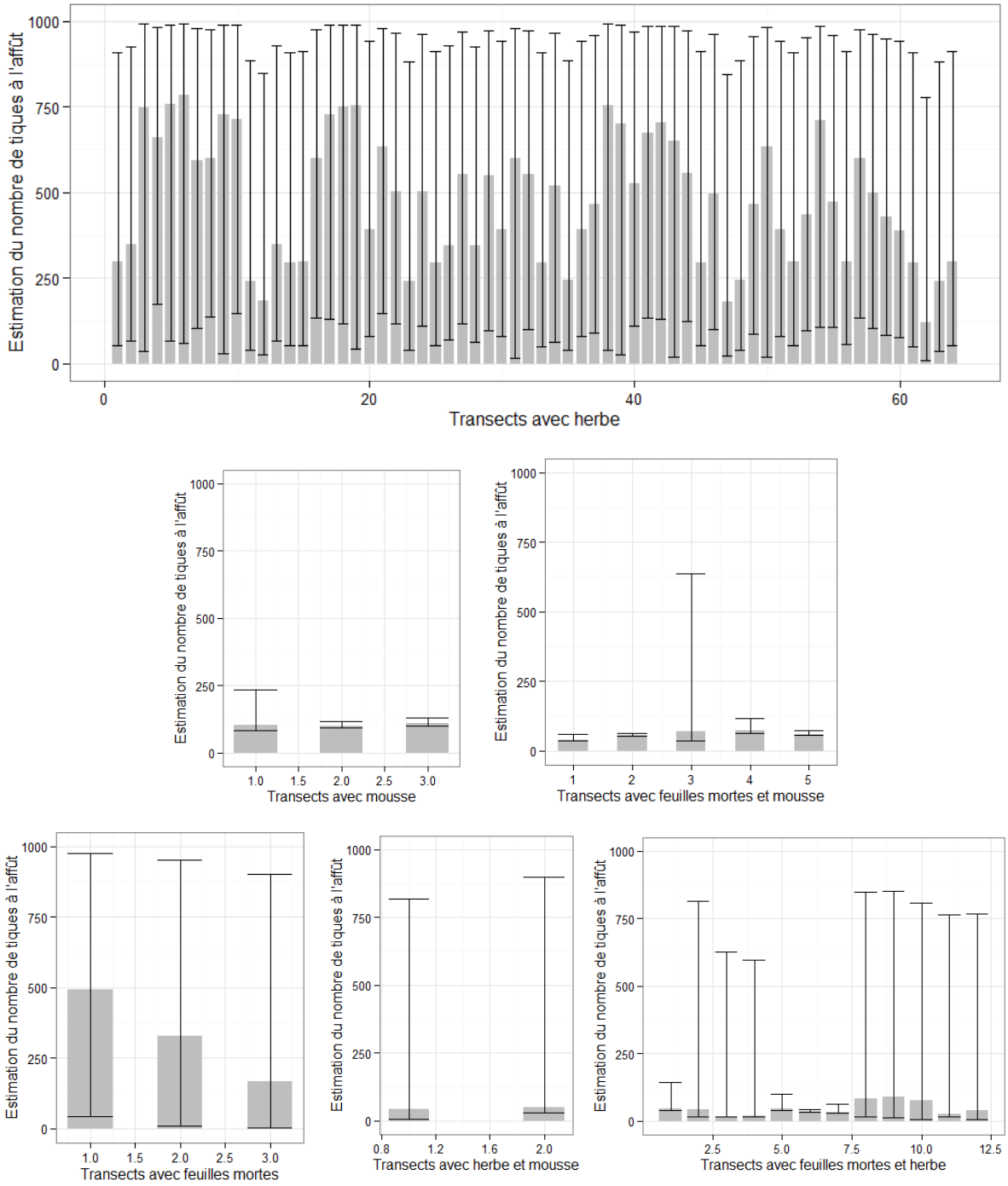


Figure 28 : Estimation bayésienne de la PA sur chaque transect selon son type de végétation, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95%.

b. Comparaison de la hauteur de végétation

Les analyses ont été réalisées avec le modèle HBM2. Les chaînes MCMC n'ont pas très bien convergé (Cf. **Annexe 7**) : les résultats doivent donc être interprétés avec précaution. Le τ sur la végétation haute est très faible : il est de 0,008. Le τ sur végétation basse est plus élevé : il est de 0,326 (Cf. **Figure 29**). On constate que l'estimation de la PA sur la végétation haute n'est pas précise (Cf. **Figure 30**), alors qu'elle est globalement meilleure sur la végétation basse (Cf. **Figure 31**). La PA est globalement mieux estimée sur les transects à végétation basse.

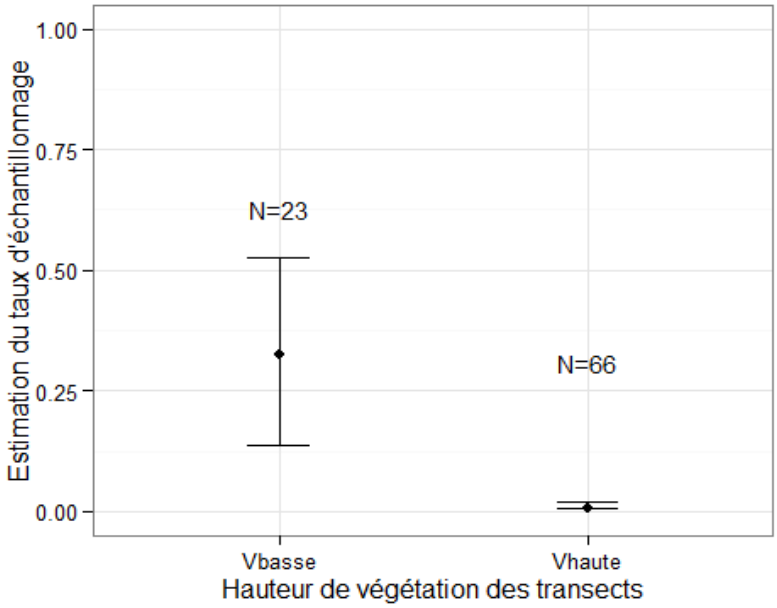


Figure 29 : Estimation bayésienne du τ selon la hauteur de végétation des transects, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %.

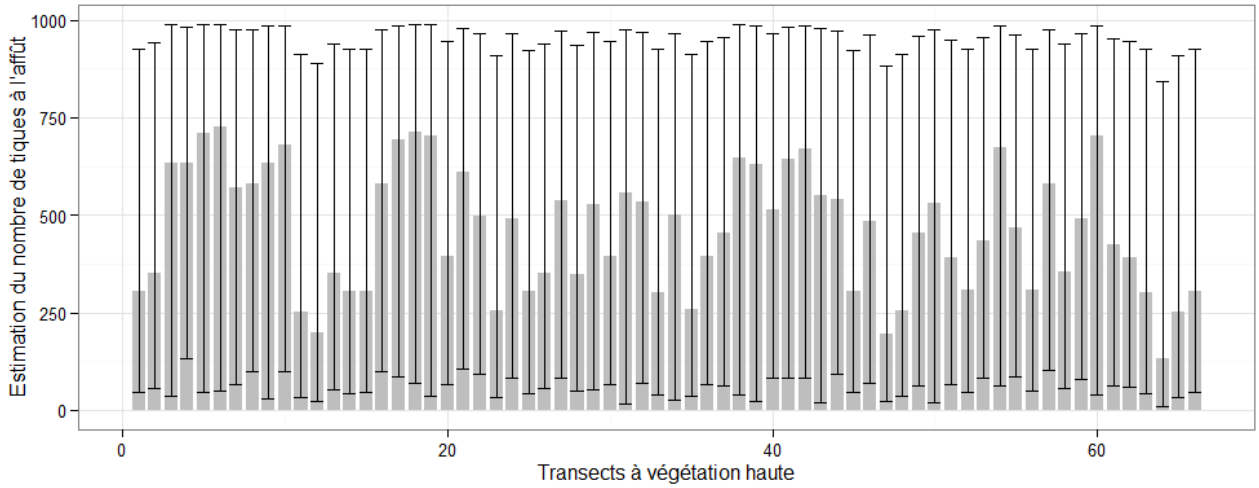


Figure 30 : Estimation bayésienne de la PA sur les transects à végétation haute, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %.

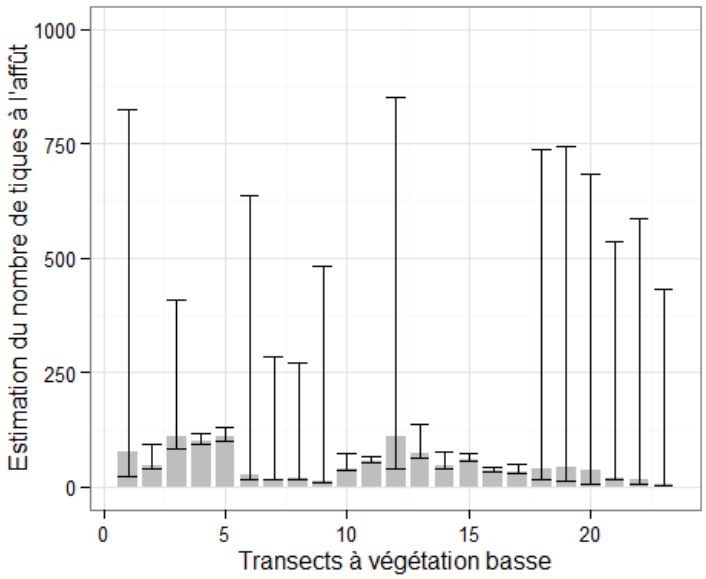


Figure 31 : Estimation bayésienne de la PA sur les transects à végétation basse, basée sur la médiane de la distribution *a posteriori* et son intervalle de crédibilité à 95 %.

C) Discussion

Nous verrons dans un premier temps quels paramètres influencent la valeur et la précision du taux d'échantillonnage, puis nous ferons le même type d'analyse pour la population à l'affût. Dans un second temps, nous proposerons des recommandations pour toute étude ultérieure ayant pour objectif d'estimer le τ et la PA.

1) Valeur et précision du taux d'échantillonnage

Nos résultats illustrent le fait que la valeur et la précision du τ dépendent de l'allure de la décroissance de la série de collectes qui est réalisée. Une série de collectes correspond au nombre de tiques collectées lors de chacun des 5 passages du drap. Il y a 4 types de situations possibles :

- La série de collectes décroît rapidement. Dans ce cas, la valeur du τ est élevée et estimée avec précision.
- La série de collectes décroît lentement. Dans ce cas, la valeur du τ est faible et estimée avec précision.
- La série de collectes décroît rapidement, mais de manière irrégulière. Dans ce cas, la valeur du τ est élevée mais n'est pas estimée avec précision.
- La série de collectes décroît lentement ou ne décroît pas du tout. Dans ces cas-là, la valeur du τ est faible et n'est pas estimée avec précision.

Si l'on collecte peu de tiques, l'estimation du τ n'est pas précise. En effet, plus les nombres sont petits, plus on s'approche de la nature quantique de la tique ! Ainsi, la différence d'une tique capturée représente une grande variation de la population totale capturée. Cela explique le fait que le τ est estimé avec plus de précision sur le nouveau terrain (Cf. **Figure 12**).

De manière générale, la précision de l'estimation du τ dépend de l'unité d'observation. En effet, même lors des meilleures collectes, l'estimation du τ n'est pas très

précise sur 10 m² (Cf. **Figure 14**) : les intervalles de crédibilité sont globalement plus larges que lorsque l'on agrège les données sur 100 m² (Cf. **Figure 17** et **Figure 18**). À l'échelle du transect, nous obtenons parfois des résultats incohérents, avec une population estimée égale au nombre de tiques collectées et un τ inférieur à 1 (par exemple : nous avons collecté 6 tiques et la PA est estimée à 6 tiques, mais le τ est estimé à 0,50). Par ailleurs, le grand nombre de transects pris en compte pour la végétation haute et pour l'herbe explique le fait que l'estimation du τ sur soit très précise, alors que pour les autres types de végétations, les intervalles de crédibilité sont larges. Toutefois, malgré le gain de précision que cela entraîne, le fait de regrouper des transects ayant des végétations différentes provoque une perte d'information.

La valeur du τ ne dépend pas de l'abondance de tiques, mais des conditions d'échantillonnage. Notre travail montre que le τ varie de manière significative selon le type de végétation, quel que soit le terrain étudié. Ces résultats poursuivent et corroborent ceux de Bord (2014) en confirmant l'importance de la prise en compte du type de végétation lorsque l'on cherche à estimer un τ.

Le τ sur végétation haute est quasi nul, tandis que le τ sur végétation basse est plus élevé. Cette différence peut s'expliquer par le fait que les tiques sont à l'affût à différentes hauteurs de la végétation (les tiques sont postées tout le long des brins d'herbe), tandis que le drap passe uniquement au niveau de la partie supérieure. Ainsi, lorsque la végétation est haute, le drap permet uniquement de collecter les tiques qui se trouvent en partie supérieure. A l'inverse, lorsque la végétation est basse, les tiques se trouvent toutes à l'affût à la même hauteur, dans la partie sur laquelle passe le drap, d'où un meilleur τ.

Les résultats sont cohérents entre nos terrains de La Tour de Salvagny et de Gardouch (Cf. **Tableau VI**). En effet, les τ sur l'herbe de tous les terrains confirment la tendance observée sur les transects à végétation haute de Gardouch. Les τ sur les transects « mousse » et « feuilles mortes + mousse » confirment quant à eux la tendance observée sur les transects à végétation basse, avec des valeurs autour de 0,5.

Tableau VI : Comparaison des τ sur herbe et sur feuilles mortes entre La Tour de Salvagny et Gardouch.

Localisation du terrain	τ sur herbe	τ sur feuilles mortes
La Tour de Salvagny	0,002 [0 ; 0,025]	0,045 [0,022 ; 0,182]
Gardouch	0,008 [0,005 ; 0,019]	0,018 [0,003 ; 0,336]

Le τ sur les transects « feuilles mortes + herbe » est intermédiaire et se situe autour de 0,25. Cela peut s'expliquer par le fait que les feuilles mortes sont une végétation basse et l'herbe est une végétation haute : le drap permet de collecter plus efficacement sur la partie du transect contenant des feuilles mortes que sur celle contenant de l'herbe. Les transects ayant pour végétation « herbe + mousse » sont classés dans la catégorie « végétation haute », mais le τ n'est pas estimé avec précision et ne nous permet donc pas de conclure. Cela peut s'expliquer par le fait que l'estimation ne soit basée que sur 2 transects, sur lesquels la proportion respective d'herbe et de mousse n'est pas connue.

Dans la catégorie « végétation basse », seuls les transects « feuilles mortes » donnent une estimation du τ proche de zéro. Ces résultats sont très inférieurs à ceux de Bord (2014), qui trouve un τ compris entre 0,536 et 0,667 sur feuilles mortes, tandis que sur l'ensemble de nos terrains nous obtenons une médiane de 0,031. On peut se demander si les résultats obtenus lors des collectes du 21 avril 2017 et du 25 avril 2018 sont interprétables, puisqu'ils sont en décalage avec les trois autres collectes (Cf. **Figure 26**). Si l'on ne prend pas en compte les collectes d'avril 2017 et d'avril 2018, la médiane est de 0,35, ce qui est plus en accord avec l'ordre de grandeur des τ sur feuilles mortes estimés par Bord et avec nos estimations sur végétation basse.

En avril et juin 2018, nous avons collecté un nombre de tiques de même ordre de grandeur (Cf. **Figure 16**), mais l'estimation du τ est beaucoup plus faible en avril (Cf. **Figure 17**). En effet, au mois de juin, il y a eu une décroissance de la quantité de tiques capturées avec le nombre de passages du drap, contrairement au mois d'avril où nous avons collecté une quantité presque constante de tiques à partir du deuxième passage. Ainsi, en avril, nous avons été très loin du schéma théorique de collecte, dans lequel on réalise un épuisement progressif de la PA (Cf. **Tableau VII**). Ceci explique l'estimation d'un τ faible.

On sait également qu'au mois d'avril, il y a un mélange de populations : les nymphes et adultes ayant émergé au printemps de l'année N se retrouvent avec les nymphes et adultes qui ont émergé à l'automne de l'année N-1 et qui ont passé l'hiver en diapause (*Cat*, 2017). Au mois de juin, la population est plus homogène et ce mélange de générations n'a plus lieu : les tiques ayant émergé à l'automne de l'année N-1 et n'ayant toujours pas trouvé d'hôte sont probablement mortes.

Tableau VII : Série théorique de collectes obtenue si la PA est de 100 tiques et le τ est de 0,5.

PA = 100 tiques ; τ = 0,5	Nombre de tiques collectées en théorie
1er passage	50
2e passage	25
3e passage	13
4e passage	6
5e passage	3

2) Valeur et précision de la population à l'affût

Nos résultats indiquent que la valeur et la précision de la PA dépendent de la forme de la série de collectes qui est réalisée. Comme pour le τ, les 4 types de situations suivantes sont possibles :

- La série de collectes décroît rapidement. Dans ce cas, la PA est estimée avec précision et sa valeur est de même ordre de grandeur que le nombre de tiques collectées au premier passage.
- La série de collectes décroît lentement. Dans ce cas, la PA n'est pas estimée avec précision et sa valeur est très éloignée du nombre de tiques collectées au premier passage.
- La série de collectes décroît rapidement, mais de manière irrégulière. Dans ce cas, la PA n'est pas estimée avec précision et sa valeur est de même ordre de grandeur que le nombre de tiques collectées au premier passage.

- La série de collectes décroît lentement ou ne décroît pas du tout. Dans ces cas-là, la PA n'est pas estimée avec précision et sa valeur n'est pas du même ordre de grandeur que le nombre de tiques collectées au premier passage.

La valeur du τ influence fortement la précision de l'estimation de la PA : plus le τ est élevé, plus l'estimation de la PA est de faible valeur. A l'inverse, plus le τ est faible, plus la PA est imprécise et plus sa valeur est élevée. Ainsi, la PA n'est pas estimée avec précision sur l'herbe (Cf. **Figure 29**) car le τ est quasi nul. La **Figure 32** illustre la complexité de la relation entre la valeur du τ et la précision de la PA en fonction du type de végétation.

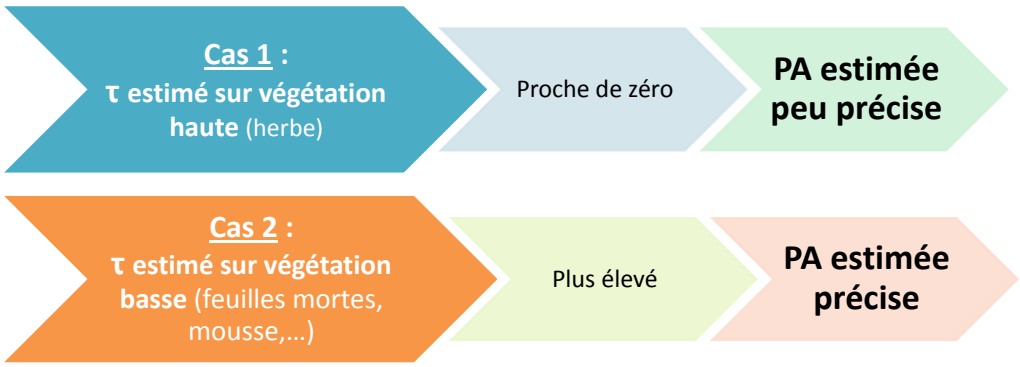


Figure 32 : Schéma récapitulatif de la valeur du τ en fonction du type de végétation.

Lorsque l'abondance de tiques est faible, l'estimation du taux d'échantillonnage est toujours peu précise. Il existe des cas où ce taux imprécis est de faible valeur et nous mène à une situation paradoxale : l'estimation d'une population à l'affût de grande taille, bien que le nombre de tiques collectées soit faible.

On constate que la PA est plus petite sur l'ancien terrain que sur le nouveau terrain (Cf. **Figure 18**). Cela peut s'expliquer par une différence de technique, d'environnement, de présence d'hôtes ou encore de temporalité. Nous excluons la première hypothèse, puisque le protocole, la technique et le matériel de collecte sont les mêmes sur les deux terrains, et que les collecteurs n'ont pas changé.

Sur l'ancien terrain, la grande majorité des transects a une végétation haute (principalement de l'herbe) (Cf. **Tableau II** et **Tableau III**). Or, nos estimations de taille de PA pour ce type de végétation sont très imprécises (Cf. **Figure 23** et **Figure 28**). Par ailleurs, l'absence d'éclairement est un facteur limitant de la pousse de l'herbe (*Durand, Lafarge*, 2013) : l'exposition d'un transect au soleil implique donc la présence d'herbe. Ainsi, les transects avec herbe, étant plus exposés au soleil, présentent des conditions d'humidité plus basse et de température plus haute, ce qui est moins favorable pour la mise à l'affût d'*Ixodes ricinus* (*Perret*, 2003).

Certains indices laissent à penser que l'ancien terrain est moins fréquenté par les ongulés : il est attenant à une route très passante, à proximité d'une autoroute et il s'agit d'une petite forêt isolée, contrairement au nouveau terrain. Pour des raisons pratiques, nous n'avons pas étudié les populations d'hôtes. Cependant, sur le nouveau terrain, nous avons aperçu plusieurs fois des ongulés durant les collectes et nous avons observé leurs empreintes sur le sol, alors que nous n'avions aperçu que des empreintes sur l'ancien terrain. Or, les ongulés sont des hôtes de choix pour *Ixodes ricinus* : ils passent la majeure partie de leur temps en forêt et peuvent déplacer de grands nombres de tiques d'un endroit à un autre. La présence d'ongulés permet de maintenir les populations de tiques.

Les collectes n'ont pas été réalisées la même année sur les deux terrains : il est donc difficile de comparer l'ancien et le nouveau terrain. En effet, les conditions météorologiques et l'activité des tiques sont très variables d'une année à l'autre (*Gilot et al.*, 1975). Le projet CC-EID, qui a démarré en 2014, a été mené sur l'ancien terrain jusqu'en 2016 puis a continué sur le nouveau terrain pour des raisons techniques. Il sera possible de comparer les deux terrains avec les années pour limiter l'influence de la variation interannuelle et vérifier que la différence de PA persiste.

3) *Influence de la saisonnalité sur l'activité d'*Ixodes ricinus

Nous avons cherché à mettre en évidence le maximum d'activité des tiques pour que nos estimations soient les plus précises possibles, et ainsi affiner la méthode de collecte au drap. Ce moment n'a pas pu être mis en évidence sur l'ancien terrain en 2016 : seule une décroissance de la population de tiques a été observée. Nous avons détecté un maximum d'activité fin juin - début juillet 2017 sur le nouveau terrain (Cf. **Figure 16**), lorsque l'hygrométrie était de 62 % et la température de 24 °C environ. En 2018, le maximum d'activité semble avoir eu lieu au mois de juin, pour une hygrométrie de 83 % et une température de 21 °C environ.

Nos résultats sur données agrégées suggèrent un pic d'activité en fin de printemps (Cf. **Figure 18**) et se rapprochent de la phénologie de l'activité de recherche d'hôtes d'*Ixodes ricinus* en Europe centrale, proposée par Kurtenbach et al. (2006) (Cf. **Figure 33**). Nous avons observé un pic d'activité, mais il est difficile d'être sûr que ce pic reflète réellement le maximum d'activité des tiques. En effet, plusieurs cinétiques différentes sont possibles : on peut par exemple voir un pic d'abondance bref, ou encore une longue période d'abondance où l'on atteint un plateau (Cf. **Figure 34**). De plus, nous n'avons pas réalisé de collectes à intervalles rapprochés pour ne pas fatiguer les tiques ni abîmer la végétation : la date du pic d'activité peut donc être décalée par rapport à nos observations.

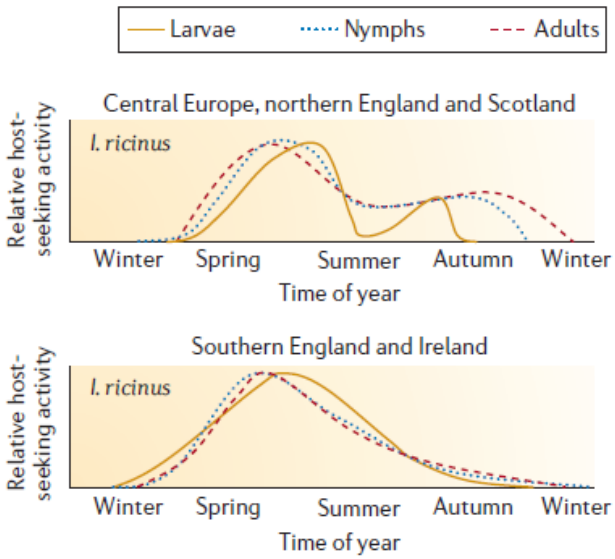


Figure 33 : Phénologie de l'activité de recherche d'hôtes d'*Ixodes ricinus*, d'après Kurtenbach et al. (2006).

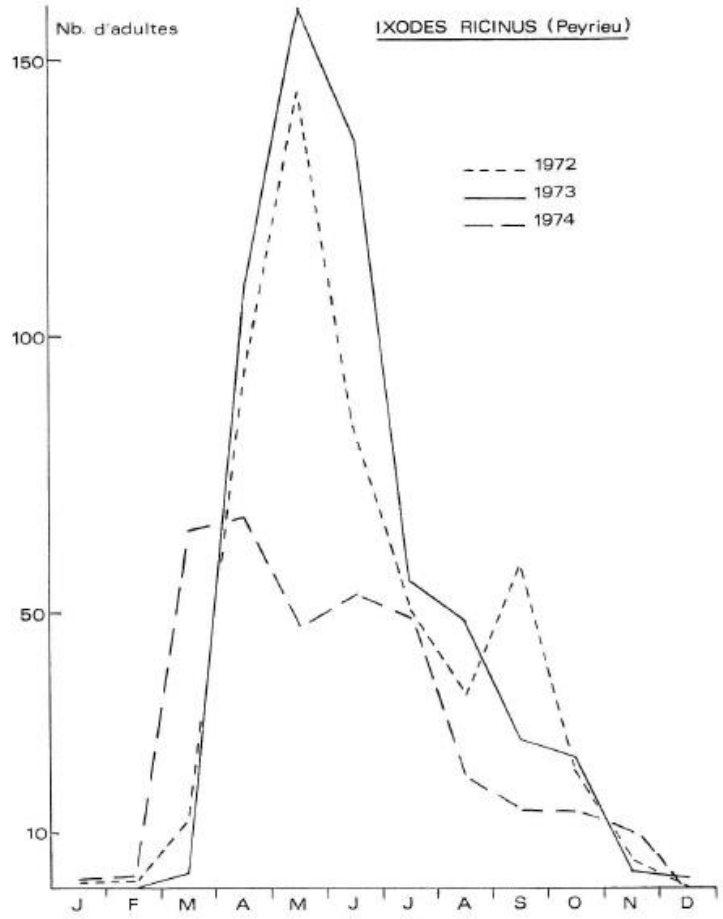


Figure 34 : Exemples de courbes d'activité des tiques adultes observées lors de 3 années consécutives (*Gilot et al.*, 1975).

En 2017, nous avons fait deux collectes à l'automne, dans le but de voir si un pic d'activité de plus faible amplitude avait lieu à cette saison. Nous n'avons collecté respectivement que 18 et 19 tiques sur 100m², ce qui explique la largeur des intervalles de crédibilité à l'automne. Les études en cours dans le projet CC-EID tendent à montrer que l'activité des tiques est relativement faible en automne, et que le petit pic d'activité proposé par l'équipe de Kurtenbach est très rarement mis en évidence (communication personnelle du Pr Chalvet-Monfray).

4) Recommandations

Pour estimer correctement le τ et la PA, il est nécessaire que le terrain d'étude soit assez riche en tiques. L'étude préliminaire doit prendre en compte le passage d'hôtes, la localisation et l'environnement de la forêt d'étude, et la réalisation de passages du drap pour estimer l'abondance de tiques. La végétation doit être homogène pour que le τ soit constant sur tout le transect, et basse (de type feuilles mortes ou mousse par exemple) pour avoir un τ élevé. De plus, si la végétation est basse, c'est que le transect est à l'ombre, avec des conditions d'humidité et de température qui sont plus favorables à la mise à l'affût des tiques.

Il faut être dans de bonnes conditions de collecte pour que les estimations soient interprétables. Il faut privilégier les études de printemps, saison à laquelle on observe le pic d'activité des tiques en Europe centrale (*Kurtenbach et al.*, 2006). Les résultats de la thèse de Kraemer (2018), effectuée conjointement à notre étude et sur les mêmes terrains, suggèrent

que l'heure idéale de collecte en fin de printemps se situe entre 7h et 8h du matin. Par ailleurs, ses résultats montrent que plus l'humidité est élevée, meilleures sont les conditions pour la mise à l'affût des tiques, et que la température idéale de collecte se situe autour de 15°C. Dans notre étude, nous n'avons pas systématiquement collecté lorsque les conditions étaient idéales (Cf. **Tableau VIII**).

Tableau VIII : Conditions de température et humidité lors des collectes sur l'ancien et le nouveau terrain.

Dates Ancien terrain	Température moyenne	Humidité moyenne	Dates Nouveau terrain	Température moyenne	Humidité moyenne
15.04.2016	14,77°C	82,63 %	21.04.2017	13,00°C	23,67 %
20.04.2016	16,65°C	65,51 %	27.05.2017	23,40°C	60,00 %
21.04.2016	16,60°C	70,30 %	03.07.2017	23,15°C	54,50 %
24.05.2016	10,93°C	88,00 %	06.09.2017	18,80°C	64,67 %
26.05.2016	11,83°C	90,00 %	27.09.2017	10,19°C	82,95 %
26.07.2016	24,60°C	63,00 %	25.04.2017	17,13°C	73,86 %
27.07.2016	23,07°C	57,67 %	05.06.2017	21,07°C	83,52 %

Lors de cette étude, nous avons trouvé que la réalisation de 5 passages consécutifs du drap nécessitait parfois un temps assez long, puisque le drap est passé lentement sur le transect afin que les tiques puissent s'y accrocher plus facilement et ne s'en détachent pas. Il nous semble que le temps nécessaire pour faire plus de 5 passages est trop important, car la météo a le temps de changer radicalement entre le début et la fin de la collecte. Or, l'activité des tiques est influencée par la météo (*Kraemer*, 2018). De plus, les manipulations abîment beaucoup la végétation et sont susceptibles de modifier le comportement des tiques. Ces arguments remettent en cause l'hypothèse de population fermée, or notre modèle n'est pas adapté à l'étude d'une population non fermée.

A l'inverse, on constate que la précision de nos résultats est mauvaise si l'on ne réalise que 2 passages du drap (Cf. **Figure 19** et **Figure 20**), et Bord (2016) a démontré l'importance de réaliser plusieurs passages pour estimer la PA et le τ. Etant donné que le gain en précision est faible au cinquième passage par rapport au quatrième passage (Cf. **Figure 21** et **Figure 22**), il nous semble suffisant de réaliser 3 ou 4 passages consécutifs du drap pour avoir une estimation satisfaisante du τ et de la PA.

CONCLUSION

Les tiques sont des vecteurs d'importance majeure, aussi bien en médecine humaine qu'en médecine vétérinaire. Comme toutes les tiques, l'espèce *Ixodes ricinus* réalise une spoliation directe de son hôte. Son caractère ubiquiste lui permet de transmettre un grand nombre d'agents pathogènes à un large panel d'hôtes. De plus, on la trouve sur quasiment tout le territoire français métropolitain. Son abondance est toutefois variable à l'échelle régionale et locale, et dépend des conditions de température, d'humidité, de la saison, du type de végétation présent et de l'abondance d'hôtes.

L'estimation de l'abondance d'*Ixodes ricinus* est primordiale, puisqu'elle permet d'évaluer le risque de piqûre et d'en informer le grand public. Pour cela, il est nécessaire de réaliser des collectes au drap, méthode pour laquelle il existe peu d'informations quantitatives. Notre travail de modélisation a permis de proposer des valeurs de taux d'échantillonnage selon le terrain d'étude et la végétation présente, afin d'estimer plus précisément la population de tiques à l'affût. Cependant, il faut se méfier des situations paradoxales : lorsque l'on collecte sur des terrains où l'abondance de tiques est faible, l'estimation du taux d'échantillonnage est toujours peu précise. Il existe des cas où ce taux imprécis est faible : on aboutit alors à l'estimation d'une population à l'affût de grande taille, bien que le nombre de tiques collectées soit faible.

Pour affiner l'estimation de la population à l'affût, nous proposons de collecter sur des transects à végétation basse (de type feuilles mortes ou mousse), sur lesquels le taux d'échantillonnage est meilleur. Il est vrai que cela entraîne une sélection drastique des transects et pourrait majorer le risque, mais ces transects sont bien souvent des zones facilement accessibles, et donc des passages privilégiés pour les hôtes que sont notamment les hommes et les ongulés. Les zones à herbe haute étant déjà considérées par le grand public comme des zones à risque de piqûre de tiques, il nous semble important d'étendre aussi ce risque aux zones à végétation basse.

Enfin, il serait intéressant d'étudier l'influence des paramètres météorologiques sur le taux d'échantillonnage, pour affiner encore l'estimation de la population de tiques à l'affût.

BIBLIOGRAPHIE

2010-2011 MEMBERS OF OPENBUGS PROJECT MANAGEMENT GROUP, 1990-1996 MEDICAL RESEARCH COUNCIL (MRC) et 1996-2010 MRC, UK, AND IMPERIAL COLLEGE, UK. 2014. *OpenBUGS*.

ANDERSON J.F. et MAGNARELLI L.A. 2008. Biology of Ticks. *Infectious Disease Clinics of North America*. Vol. 22, n° 2, pp. 195‑215.

ANSES. 2013-SA-0216 : *Evaluation des risques induits par le changement climatique sur la santé des travailleurs*. Maisons-Alfort : ANSES.

BEUGNET F. FleaTickRisk. [en ligne] 2018. Disponible à l'adresse : http://www.fleatickrisk.com/FR/Pages/Home.aspx [Consulté le 20 juillet 2018].

BORD S. 2014. *Estimation Bayésienne de l'abondance par « removal sampling » en présence de variabilité du taux d'échantillonnage : Application aux tiques Ixodes ricinus en quête d'hôtes*. Thèse. Theix : INRA Clermont-Ferrand.

BORD S. 2016. *Pourquoi réaliser des échantillonnages successifs pour estimer l'abondance des tiques ?*

BORD S., BIOCHE C. et DRUILHET P. 2018. A cautionary note on Bayesian estimation of population size by removal sampling with diffuse priors. *Biometrical Journal*. Vol. 60, n° 3, pp. 450‑462.

BORD S., DRUILHET P., GASQUI P., ABRIAL D. et VOURC'H G. 2014. Bayesian estimation of abundance based on removal sampling under weak assumption of closed population with catchability depending on environmental conditions. Application to tick abundance. *Ecological Modelling*. Vol. 274, pp. 72‑79.

CAT J. 2017. *Intégrer les effets de la météorologie dans la modélisation de l'activité et de la survie des populations de tiques Ixodes ricinus dans le contexte du changement climatique.* Thèse. Marcy l'Etoile : Université Clermont-Auvergne.

CHALVET-MONFRAY K., CAT J., AGOULON A., BEUGNET F., BOUE F., CEBE N. et al. 2016. *CC-EID : Un projet pour relier météo et activité des tiques afin de réaliser des cartes de risque hebdomadaires.* 2016.

CHEMLAL K. et JESTIN C. 2017. *Prévention de la borréliose de Lyme*. 2017. Santé publique France.

COLOMBO V.C., NAVA S., ANTONIAZZI L.R., MONJE L.D., RACCA A.L., GUGLIELMONE A.A. et al. 2015. Ecology of the interaction between Ixodes loricatus (Acari: Ixodidae) and Akodon azarae (Rodentia: Criceridae). *Parasitology Research*. Vol. 114, n° 10, pp. 3683‑3691.

DALLAS T. et FORÉ S. 2013. Chemical attraction of Dermacentor variabilis ticks parasitic to Peromyscus leucopus based on host body mass and sex. *Experimental and Applied Acarology*. Vol. 61, n° 2, pp. 243‑250.

DANIELS T.J., FALCO R.C. et FISH D. 2000. Estimating Population Size and Drag Sampling Efficiency for the Blacklegged Tick (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology*. Vol. 37, n° 3, pp. 7.

DEGEILH B. 2007. Données fondamentales à la base des mesures préventives. *Médecine et Maladies Infectieuses*. Vol. 37, n° 7, pp. 360‑367.

DIAKOU A., NORTE A.C., LOPES DE CARVALHO I., NÚNCIO S., NOVÁKOVÁ M., KAUTMAN M. et al. 2016. Ticks and tick-borne pathogens in wild birds in Greece. *Parasitology Research*. Vol. 115, n° 5, pp. 2011‑2016.

DURAND, J-L et LAFARGE, M. 2013. *Comment l'herbe pousse: Développement végétatif, structures clonales et spatiales des graminées*. Quae.

EFSA. 2010. Scientific Opinion on Geographic Distribution of Tick-borne Infections and their Vectors in Europe and the other Regions of the Mediterranean Basin. *EFSA Journal*. Vol. 8, n° 9.

ESTRADA-PEÑA, A, BOUATTOUR, A, CAMICAS, J-L et al. 2004. *Ticks of Domestic Animals in the Mediterranean Region*.

ESTRADA-PEÑA A., NAVA S. et PETNEY T. 2014. Description of all the stages of Ixodes inopinatus n. sp. (Acari: Ixodidae). *Ticks and Tick-borne Diseases*. Vol. 5, n° 6, pp. 734‑743.

FALCO R.C. et FISH D. 1992. A comparison of methods for sampling the deer tick, Ixodes dammini, in a Lyme disease endemic area. *Experimental & Applied Acarology*. Vol. 14, n° 2, pp. 165‑173.

GARCIA R. 1962. Carbon Dioxide as an Attractant for Certain Ticks (Acarina: Argasidae and Ixodidae). *Annals of the Entomological Society of America*. Vol. 55, n° 5, pp. 605‑606.

GELMAN, A, CARLIN, JB, STERN, HS et al. 2013. *Bayesian Data Analysis, Third Edition*. CRC Press.

GHERMAN C.M., MIHALCA A.D., DUMITRACHE M.O., GYÖRKE A., OROIAN I., SANDOR M. et al. 2012. CO2 flagging - an improved method for the collection of questing ticks. *Parasites & Vectors*. Vol. 5, pp. 125.

GILOT B., BONNEFILLE M., DEGEILH B., BEAUCOURNU J.-C., PICHOT J. et GUIGUEN C. 1994. La colonisation des massifs forestiers par *Ixodes ricinus* (linné, 1758) en France : utilisation du chevreuil, *Capreolus capreolus* (l. 1758) comme marqueur biologique. *Parasite*. Vol. 1, n° 1, pp. 81‑86.

GILOT B., PAUTOU G. et MONCADA E. 1975. Première contribution à l'étude écologique d'"Ixodes ricinus" (Linné, 1758) (Acarina, Ixodoidea) dans le Sud-Est de la France. .

GINSBERG H.S. et EWING C.P. 1989. Comparison of flagging, walking, trapping, and collecting from hosts as sampling methods for northern deer ticks, Ixodes dammini, and lone-star ticks, Amblyomma americanum (Acari: Ixodidae). *Experimental & Applied Acarology*. Vol. 7, n° 4, pp. 313‑322.

GRAY J.S. 1998. Review The ecology of ticks transmitting Lyme borreliosis. *Experimental & Applied Acarology*. Vol. 22, n° 5, pp. 249‑258.

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*. Vol. 2009, pp. 593232.

GRAY J.S. et LOHAN G. 1982. The development of a sampling method for the tick Ixodes ricinus and its use in a redwater fever area. *Annals of Applied Biology*. Vol. 101, n° 3, pp. 421‑427.

HEYLEN D.J.A. et MATTHYSEN E. 2011. Experimental evidence for host preference in a tick parasitizing songbird nestlings. *Oikos*. Vol. 120, n° 8, pp. 1209‑1216.

INRA. Projet CC-EID - Changement climatique et risque d'émergence de maladies infectieuses zoonotiques dans les agro-écosystèmes forestiers et cultivés. [en ligne]. 2014. Disponible à l'adresse :

http://www.accaf.inra.fr/Actions-et-Projets/Adaptation-et-sante-animale-et-vegetale/CC-EID/(key)/1 [Consulté le 27 juin 2017].

INRA. SOERE TEMPO - Réseau national d'observatoirs de la phénologie. [en ligne]. 2017. Disponible à l'adresse : https://www6.inra.fr/soere-tempo [Consulté le 7 mai 2018].

JAMESON. Tick Surveillance in Great Britain | Vector-Borne and Zoonotic Diseases. *Mary Ann Liebert, Inc., publishers* [en ligne]. 2011. Disponible à l'adresse : https://www.liebertpub.com/doi/pdf/10.1089/vbz.2010.0079 [Consulté le 25 avril 2018].

JONGEJAN F. et UILENBERG G. 2004. The global importance of ticks. *Parasitology*. Vol. 129 Suppl, pp. S3-14.

KRAEMER D. 2018. *Variation intra-journalière de l'activité des tiques Ixodes ricinus en fonction des données météorologiques.* Lyon : Université Claude Bernard.

KURTENBACH K., HANINCOVÁ K., TSAO J.I., MARGOS G., FISH D. et OGDEN N.H. 2006. Fundamental processes in the evolutionary ecology of Lyme borreliosis. *Nature Reviews Microbiology*. Vol. 4, n° 9, pp. 660‑669.

MACLEOD J. 1932. The Bionomics of Ixodes ricinus L., The "Sheep Tick" of Scotland. *Parasitology*. Vol. 24, n° 3, pp. 382‑400.

MACLEOD J. 1936. Ixodes ricinus in Relation to its Physical Environment: IV. An Analysis of the Ecological Complexes Controlling Distribution and Activities. *Parasitology*. Vol. 28, n° 3, pp. 295‑319.

MCCOY, KD. 2017. *Tiques et maladies à tiques: Biologie, écologie évolutive, épidémiologie*. IRD Éditions.

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE [ED]. Inventaire National du Patrimoine Naturel. [en ligne]. 2018. Disponible à l'adresse : https://inpn.mnhn.fr/ [Consulté le 8 mai 2018].

NOSEK J. et KOZUCH O. 1969. The use of carbon dioxide for collecting of ticks. *Zentralblatt fur Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten und Hygiene, Abt. I (Originale)*. Vol. 211, n° 3, pp. 400‑402.

PÉREZ-EID, C. 2007. *Les Tiques : Identification, biologie, importance médicale et vétérinaire*. Tec et Doc - Lavoisier, Editions médicales internationales - Lavoisier (EM inter). Monographies de microbiologie, 1.

PEREZ-EID C. et GILOT B. 1998. Les tiques : cycles, habitats, hôtes, rôle pathogène, lutte. *Médecine et Maladies Infectieuses*. Vol. 28, n° 4, pp. 335‑343.

PERRET J.-L. 2003. Darkness induces mobility, and saturation deficit limits questing duration, in the tick Ixodes ricinus. *Journal of Experimental Biology*. Vol. 206, n° 11, pp. 1809‑1815.

PERRET J.-L., GUIGOZ E., RAIS O. et GERN L. 2000. Influence of saturation deficit and temperature on Ixodes ricinus tick questing activity in a Lyme borreliosis-endemic area (Switzerland). *Parasitology Research*. Vol. 86, n° 7, pp. 554‑557.

PERRET J.-L., RAIS O. et GERN L. 2004. Influence of climate on the proportion of Ixodes ricinus nymphs and adults questing in a tick population. *Journal of Medical Entomology*. Vol. 41, n° 3, pp. 361–365.

R CORE TEAM. 2014. *R : A language and environment for statistical computing.* [en ligne]. Vienna, Austria. R Foundation for Statistical Computing. Disponible à l'adresse : http://www.R-project.org/

SONENSHINE, DE et ROE, RM. 2013. *Biology of Ticks, vol. 2*. OUP USA.

SPECIES 2000, ITIS CATALOGUE OF LIFE et TICKSBASE. Catalogue of Life. [en ligne]. 2018. Disponible à l'adresse : http://www.catalogueoflife.org/col/search/all [Consulté le 11 mai 2018].

TACK W., MADDER M., FRENNE P.D., VANHELLEMONT M., GRUWEZ R. et VERHEYEN K. 2011. The effects of sampling method and vegetation type on the estimated abundance of Ixodes ricinus ticks in forests. *Experimental and Applied Acarology*. Vol. 54, n° 3, pp. 285‑292.

TÄLLEKLINT-EISEN L. et LANE R.S. 2000. Spatial and Temporal Variation in the Density of Ixodes pacificus (Acari: Ixodidae) Nymphs. *Environmental Entomology*. Vol. 29, n° 2, pp. 272‑280.

TOMKINS J.L., AUNGIER J., HAZEL W. et GILBERT L. 2014. Towards an Evolutionary Understanding of Questing Behaviour in the Tick Ixodes ricinus. *PLOS ONE*. Vol. 9, n° 10, pp. e110028.

TOUTOUNGI L.N., GERN L. et AESCHLIMANN A. 1993. Biology of Ixodes (Pholeoixodes) hexagonus under laboratory conditions. Part I. Immature stages. *Experimental & Applied Acarology*. Vol. 17, n° 9, pp. 655‑662.

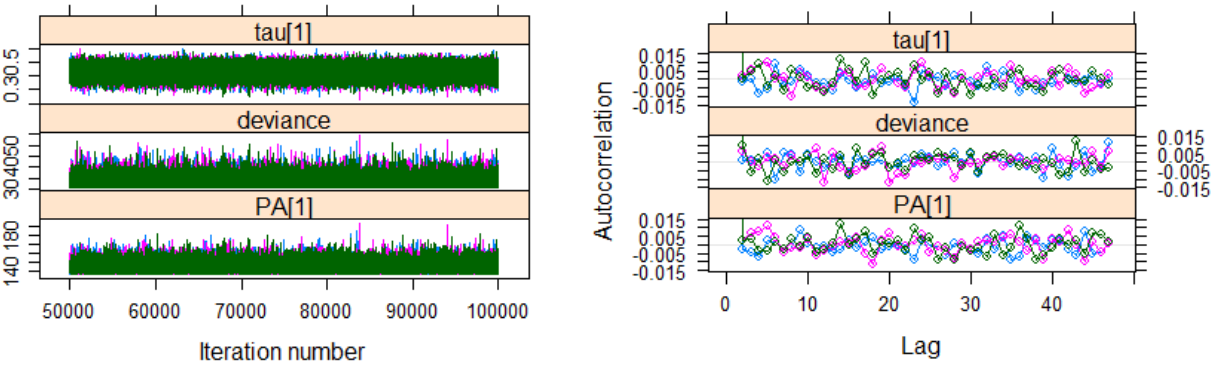
VIAL L., STACHURSKI F., LEBLOND A., HUBER K., VOURC'H G., RENÉ-MARTELLET M. et al. 2016. Strong evidence for the presence of the tick Hyalomma marginatum Koch, 1844 in southern continental France. *Ticks and Tick-borne Diseases*. Vol. 7, n° 6, pp. 1162‑1167.

WILSON J.G., KINZER D.R., SAUER J.R. et HAIR J.A. 1972. Chemo-Attraction in the Lone Star Tick (Acarina: Ixodidae): I. Response of different developmental stages to carbon dioxide administered via traps. *Journal of Medical Entomology*. Vol. 9, n° 3, pp. 245‑252.

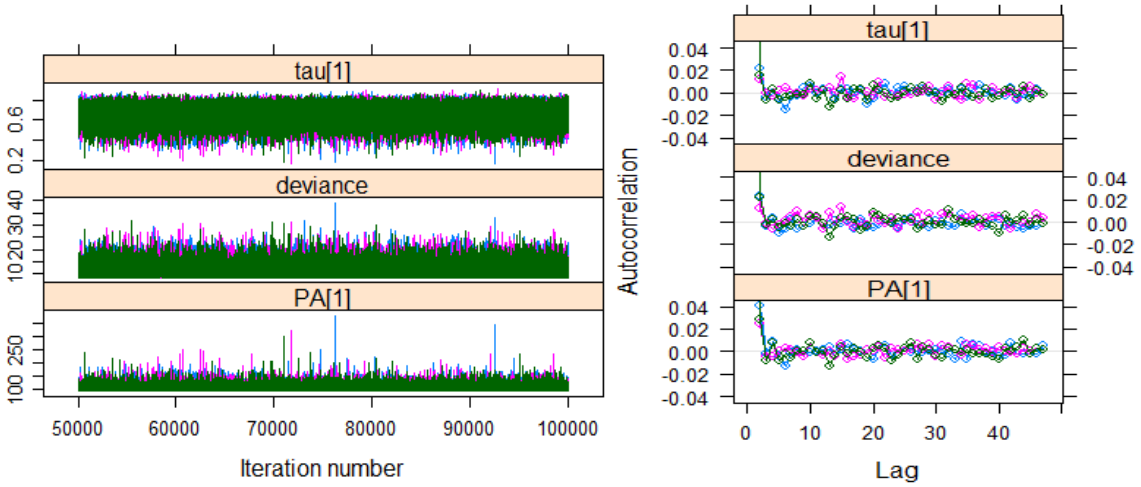
ZIMMERMAN R.H. et GARRIS G.I. 1985. Sampling Efficiency of Three Dragging Techniques for the Collection of Nonparasitic Boophilus microplus (Acari: Ixodidae) Larvae in Puerto Rico. *Journal of Economic Entomology*. Vol. 78, n° 3, pp. 627‑631.

ANNEXES

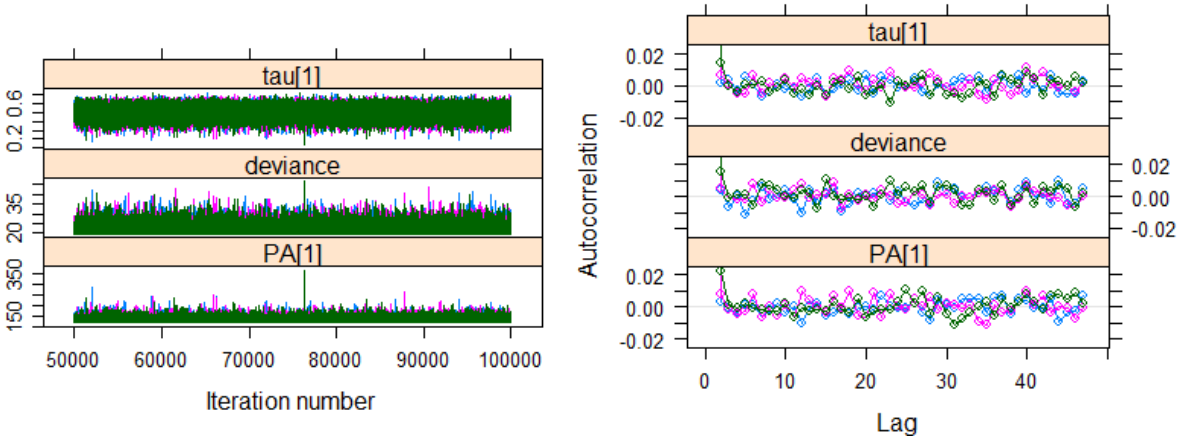
Annexe 1 : Exemples de traces et diagrammes d'autocorrélation lors de l'estimation des paramètres après 5 passages du drap sur le nouveau terrain.



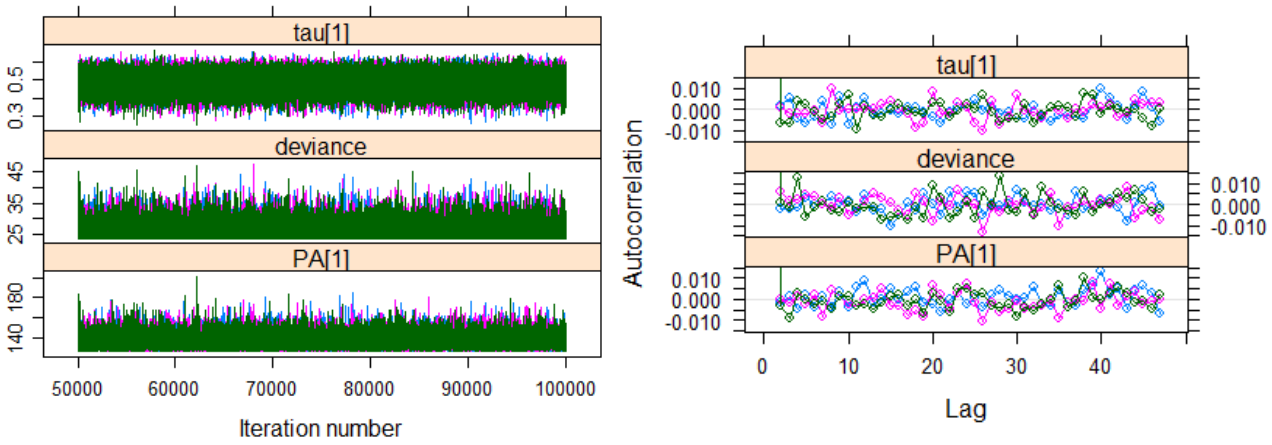
Annexe 2 : Exemples de traces et diagrammes d'autocorrélation lors de l'estimation des paramètres après 2 passages du drap sur le nouveau terrain.



Annexe 3 : Exemples de traces et diagrammes d'autocorrélation lors de l'estimation des paramètres après 3 passages du drap sur le nouveau terrain.

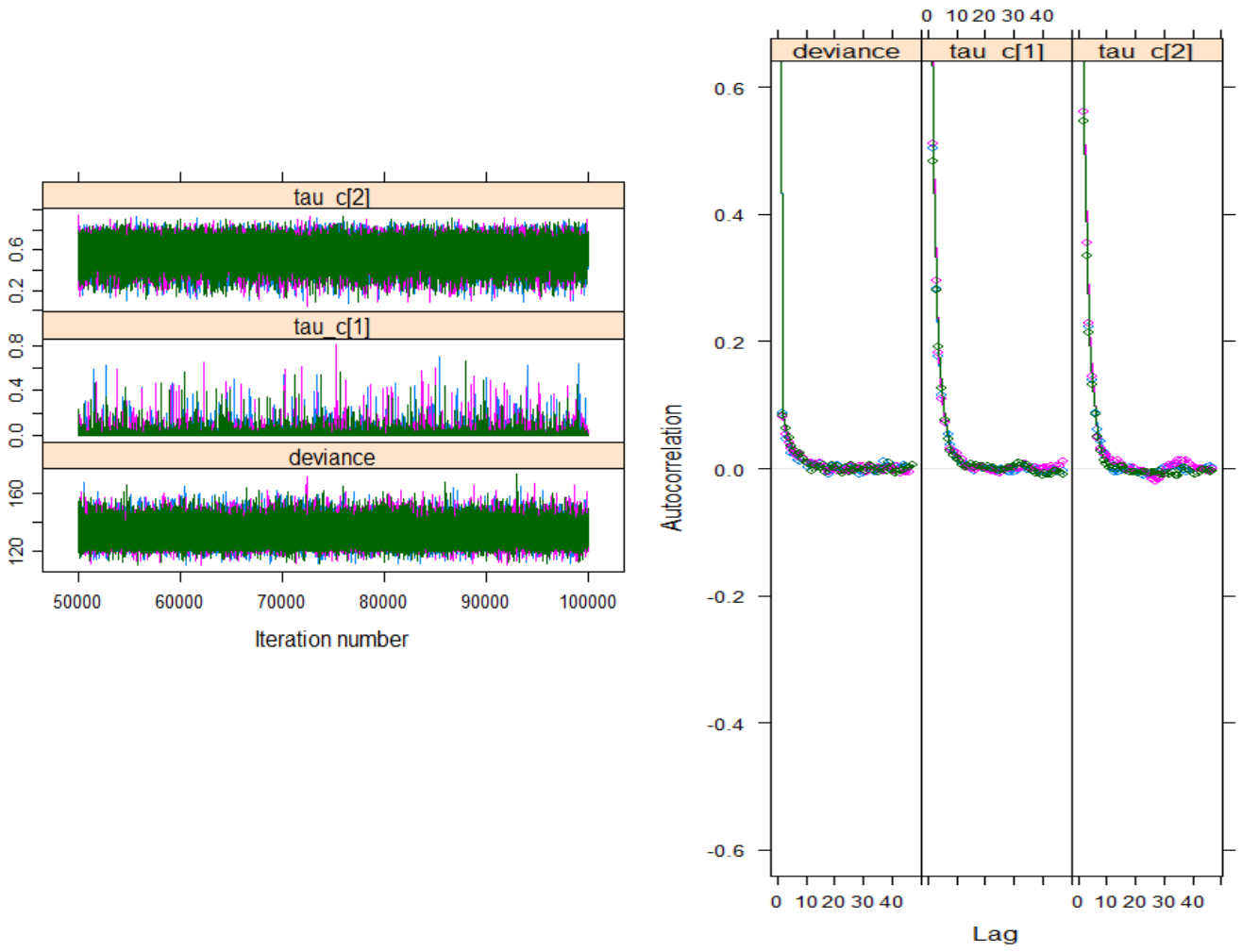


Annexe 4 : Exemples de traces et diagrammes d'autocorrélation lors de l'estimation des paramètres après 4 passages du drap sur le nouveau terrain.



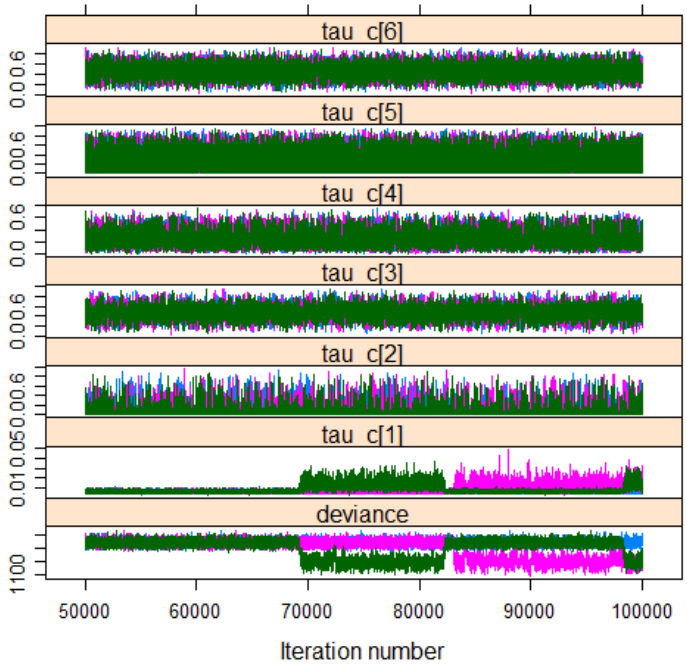
Annexe 5 : Traces et diagrammes d'autocorrélation pour les τ sur l'herbe et sur les feuilles mortes, sur le nouveau terrain.

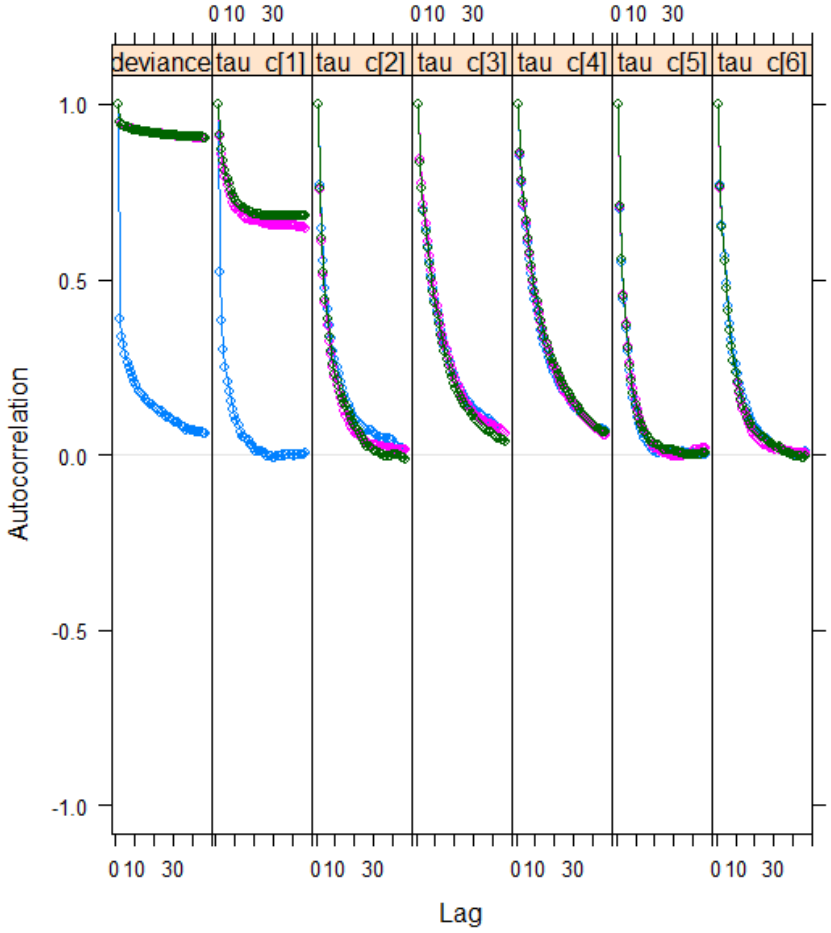
<u>Légende</u> : tau_c[1] = τ sur herbe. tau_c[2] = τ sur feuilles mortes.



Annexe 6 : Traces et diagrammes d'autocorrélation pour les τ sur chaque type de végétation, sur les transects de Gardouch.

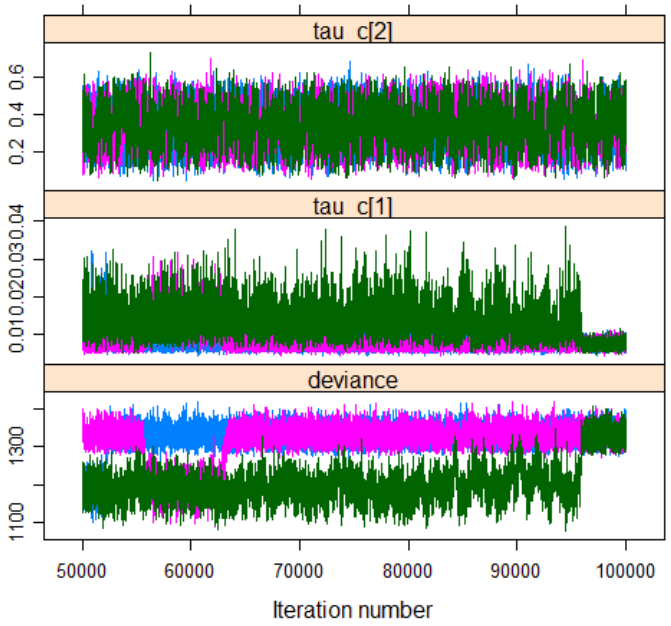
<u>Légende</u> : tau_c[1] = τ sur herbe. tau_c[2] = τ sur feuilles mortes. tau_c[3] = τ sur mousse. tau_c[4] = τ sur feuilles mortes + herbe. tau_c[5] = τ sur herbe + mousse. tau_c[6] = τ sur feuilles mortes + mousse.

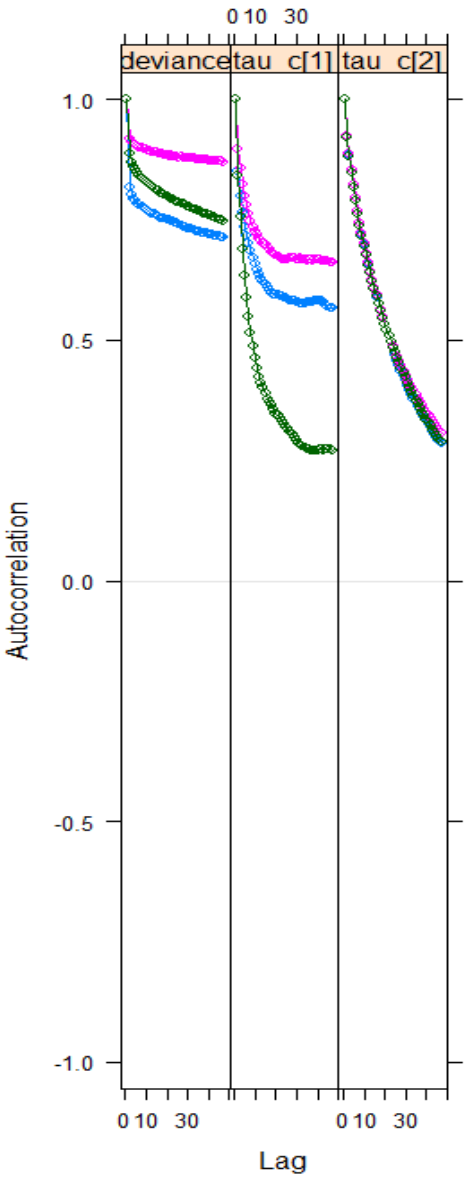




Annexe 7 : Traces et diagrammes d'autocorrélation pour les τ de chaque hauteur de végétation, sur les transects de Gardouch.

<u>Légende</u> : tau_c[1] = τ sur végétation haute. tau_c[2] = τ sur végétation basse.





KAUTZMANN Louise

ESTIMATION BAYÉSIENNE DU TAUX D'ÉCHANTILLONNAGE ET DE LA POPULATION À L'AFFÛT LORS DE COLLECTE AU DRAP D'*IXODES RICINUS*

Thèse d'État de Doctorat Vétérinaire : Lyon, 12 octobre 2018

RÉSUMÉ :

L'espèce *Ixodes ricinus* est le principal vecteur d'agents pathogènes en France métropolitaine, tant en médecine humaine qu'en médecine vétérinaire. L'appréciation du risque lié à *Ixodes ricinus* passe par l'estimation du risque de piqûre de tique, qui ne peut se faire qu'après estimation de la taille de la population de tiques à l'affût. Pour cela, nous avons réalisé des collectes au drap dans un observatoire de tiques proche de VetAgro Sup Lyon. En complément, des données de collecte d'un terrain proche de Toulouse nous ont été fournies. Nous avons ensuite réalisé un travail de modélisation bayésienne hiérarchique afin d'estimer le taux d'échantillonnage et la taille de la population à l'affût. Enfin, nous avons comparé les taux d'échantillonnages en fonction du terrain d'étude et du type de végétation présent. Nous avons constaté que le taux d'échantillonnage est proche de zéro lorsque la végétation est haute (herbe,…) et qu'il est plus élevé lorsque la végétation est basse (feuilles mortes, mousse,…). Par ailleurs, plus le taux d'échantillonnage est bas, plus l'estimation de la population à l'affût est précise. Ainsi, pour qu'elle soit précise, l'estimation de la population de tiques à l'affût doit avoir lieu sur des zones où le taux d'échantillonnage est important.

MOTS CLÉS :

- Ixodes
- Statistique bayésienne
- Échantillonnage (statistique)
- Estimation de paramètres
- Méthode du drap

JURY :

Président :	Monsieur le Professeur René ECOCHARD
1er Assesseur :	Madame le Professeur Karine CHALVET-MONFRAY
2ème Assesseur :	Madame le Docteur Magalie RENE-MARTELLET
Membre invité :	Madame le Docteur Séverine BORD

DATE DE SOUTENANCE : 12 octobre 2018