

**VETAGRO SUP**  
**CAMPUS VÉTÉRINAIRE DE LYON**

Année 2018 - Thèse n°049

**VARIATION INTRA-JOURNALIÈRE DE  
L'ACTIVITÉ DES TIQUES *IXODES RICINUS*  
EN FONCTION DES DONNÉES  
MÉTÉOROLOGIQUES**

**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

KRAEMER Diane



VetAgro Sup





**VETAGRO SUP  
CAMPUS VÉTÉRINAIRE DE LYON**

Année 2018 - Thèse n°049

**VARIATION INTRA-JOURNALIÈRE DE  
L'ACTIVITÉ DES TIQUES *IXODES RICINUS*  
EN FONCTION DES DONNÉES  
MÉTÉOROLOGIQUES**

**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

KRAEMER Diane



VetAgro Sup





## 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
DJELLOUADJI	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	Dorothee	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	Aurélié	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	Dorothee	DEPT-AC-LOISIR-SPORT	Maître de conférences Contractuel
ZENNER	Lionel	DEPT-ELEVAGE-SPV	Professeur



## REMERCIEMENTS

**A monsieur le professeur René ECOCHARD,**  
De la Faculté de Médecine de Lyon,  
Qui nous fait l'honneur de présider notre jury de thèse,  
Mes plus grands respects.

**A madame la professeur Karine CHALVET-MONFRAY,**  
De VetAgro-sup, campus vétérinaire de Lyon,  
Qui nous a fait l'honneur d'encadrer ce travail,  
Pour sa disponibilité et ses conseils tout au long de cette thèse,  
Qu'elle trouve ici l'expression de ma profonde considération.

**A madame le docteur Magalie RENE MARTELLET,**  
De VetAgro-sup, campus vétérinaire de Lyon,  
Qui nous fait l'honneur de juger notre travail,  
Pour son intérêt et ses conseils,  
Mes plus sincères remerciements.







# Table des matières

Table des matières .....	9
Table des Figures.....	11
Table des tableaux.....	13
Partie 1 : Etude bibliographique.....	15
I) Introduction.....	15
II) Présentation des tiques du genre <i>Ixodes</i> et <i>Dermacentor</i> présentes en France métropolitaine.....	16
1. Position taxinomique.....	16
2. Quelques éléments de biologie et morphologie d' <i>Ixodes ricinus</i> .....	18
3. Morphologie et biologie d' <i>Ixodes hexagonus</i> .....	21
4. Morphologie et biologie de <i>Dermacentor reticulatus</i> .....	22
5. <i>Ixodes persulcatus</i> et <i>Ixodes scapularis</i> , deux espèces très proches d' <i>Ixodes ricinus</i> ....	23
III) Biologie et écologie parasitaire d' <i>Ixodes ricinus</i> .....	25
1. Cycle biologique .....	25
2. Activité dans le milieu extérieur.....	28
3. <i>Ixodes ricinus</i> et ses hôtes .....	31
IV) Influence des paramètres environnementaux sur les tiques <i>Ixodes ricinus</i> .....	33
1. Rythme saisonnier d' <i>Ixodes ricinus</i> .....	33
2. Influence de la température et de l'humidité sur la survie de la tique.....	38
3. Influence de la température et de l'humidité sur le développement de la tique.....	41
4. Influence de la température et de l'humidité sur l'activité et l'affût de la tique .....	44
5. Bilan des études bibliographiques sur l'activité d' <i>Ixodes ricinus</i> et courbe hypothétique d'activité.....	55
V) Méthodes de collecte d' <i>Ixodes ricinus</i> sur le terrain.....	56
1. Collecte directe : à vue .....	57
2. Collecte au filet fauchoir .....	57
3. Collecte au drap ou technique du drap.....	58
4. Utilisation d'un leurre olfactif .....	59
5. Collecte sur hôtes.....	59
Partie 2 : Etude expérimentale.....	61
I) Matériel et méthode .....	61
1. Sites de collecte et variabilité des terrains.....	61
2. Protocole de collecte.....	68

3. Données météorologiques .....	72
4. Méthode d'analyse des résultats .....	73
II) Résultats .....	73
1. Observation des résultats terrains 1 et 2 regroupés.....	73
2. Analyse des résultats terrains 1 et 2 séparés .....	76
VI) Discussion .....	91
1. Température, humidité et activité .....	91
2. Variations journalières de l'activité et lien avec la température et l'humidité .....	92
3. Collectes aux deux heures et épuisement de la population .....	92
<b>CONCLUSION</b> .....	95
Bibliographie.....	97
Annexes .....	101
Lexique .....	101
Annexe 1 : Morphologie d' <i>Ixodes ricinus</i> .....	102
Annexe 2 : modélisation des données météorologiques .....	102

# Table des Figures

Figure 1 : Classification simplifiée des tiques (Selon Camicas et al. 1998). .....	17
Figure 2 : Morphologie des Ixodidae (d'après Perez-Eid, 2007) .....	18
Figure 3 : Morphologie des Amblyommidae (d'après Perez-Eid, 2007).....	18
Figure 4 : morphologie d'Ixodes ricinus femelle (Perez-Eid, 2007).....	19
Figure 5 : morphologie d'Ixodes ricinus mâle (Perez-Eid, 2007) .....	20
Figure 6 : morphologie d'Ixodes ricinus nymphe (Perez-Eid, 2007).....	21
Figure 7 : Aspect macroscopique de Dermacentor Reticulatus (MSD, 2017) .....	23
Figure 8 : Aire de répartition des tiques Ixodes ricinus, Ixodes persulcatus et Ixodes scapularis dans le monde (Nature, 2017) .....	24
Figure 9 : cycle biologique d'Ixodes ricinus (établi en collaboration avec Louise Kautzmann).....	25
Figure 10 : cycle biologique des stades immatures d'Ixodes ricinus (établi avec Louise Kautzmann) .....	27
Figure 11 : cycle biologique de l'adulte d'Ixodes ricinus (établi avec Louise Kautzmann) .....	28
Figure 12 : Distribution d'Ixodes ricinus en Europe (2017) ("Ixodes ricinus - current known distribution in Europe, April 2017," 2017) .....	29
Figure 13 : Nombre de tiques collectées sur les draps en fonction du mois de l'année (D'après Gray, J.S., 1984) .....	34
Figure 14 : moyenne du nombre de tiques collectées sur les moutons en fonction du mois de l'année (D'après Gray, J.S., 1984).....	35
Figure 15 : Répartition de l'activité d'Ixodes ricinus adulte durant l'année selon la région (Babenko, 1958 dans Korenberg, 2000) .....	36
Figure 16 : Activité annuelle d'Ixodes ricinus selon la région (D'après Kurtenbach et al., 2006) ..	37
Figure 17 : Activité d'Ixodes ricinus selon la végétation du milieu en climat tempéré (D'après Korenberg, 2000).....	37
Figure 18 : Humidité relative minimale nécessaire pour une survie de 15 jours d'au moins 1% d'une population de tiques Ixodes ricinus en fonction de la température (D'après MacLeod, 1935).....	39
Figure 19 : Courbes de développement d'Ixodes scapularis en fonction du mois de l'année (d'après Ogden et al., 2005). .....	43
Figure 20 : Activité des tiques Ixodes ricinus en automne et hiver des années 2016-2017 dans une forêt de Berlin (D'après Dautel et al., 2008) .....	45
Figure 21 : Pourcentage cumulé de tiques à l'affût en fonction de la température et selon l'origine géographique des tiques (D'après Tomkins et al., 2014) .....	47
Figure 22 : Activité des nymphes Ixodes ricinus issues de différents pays, soumises à une température variable en fonction du temps et degrés-temps correspondant (Tomkins et al., 2014).....	49
Figure 23 : Correspondance entre l'activité des tiques Ixodes ricinus et l'humidité relative, et entre l'activité et le déficit de saturation sur une année (D'après Perret et al., 2004) .....	51
Figure 24 : Rythme d'activité journalière des adultes Ixodes ricinus à l'affût (D'après Lees and Milne, 1951) .....	53
Figure 25 : hypothèse de l'activité d'Ixodes ricinus en fonction de la température .....	55
Figure 26 : Femelle Ixodes ricinus à l'affût (Magalie René Martellet, INRA).....	57
Figure 27 : Illustration de la technique du drap .....	58

Figure 28 : transects "DK" (bleu) et "CC-EID" (jaune) sur le terrain 1 (images obtenues avec Google Earth® ).....	62
Figure 29 : position des dix transects sur le terrain 2 (images obtenues avec Google Earth©) ....	63
Figure 30 : Image satellite des sites de collectes (image obtenue à partir de GoogleEarth©).....	64
Figure 31 a et b : Végétations du transect T4 "CC-EID" (gauche) et du transect T10 "CC-EID" (droite).....	65
Figure 32 a et b : Végétations du transect T1 "DK" (gauche) et du transect T7 "DK" (droite).....	66
Figure 33 a et b : Végétations des transect T3 "Terrain 2" (gauche) et transect T6 "Terrain 2" (droite).....	67
Figure 34 a et b : adulte femelle (gauche) et adulte mâle <i>Ixodes ricinus</i> (droite) .....	71
Figure 35 : nymphes <i>Ixodes ricinus</i> .....	71
Figure 36 a et b : larves <i>Ixodes ricinus</i> .....	71
Figure 37 : photographie de la station météorologique du terrain 2 .....	72
Figure 38 : nombre de nymphes en fonction de la température en C° sur le terrain 1.....	74
Figure 39 : nombre de nymphes en fonction de la température en °C sur le terrain 2.....	74
Figure 40 : nombre de nymphes en fonction de l'humidité relative en % sur le terrain 1 .....	75
Figure 41 : nombre de nymphes en fonction de l'humidité relative en % sur le terrain 2 .....	75
Figure 42 : Activité des nymphes <i>Ixodes ricinus</i> en fonction de la température et du jour de collecte sur le terrain 1.....	77
Figure 43 : activité des nymphes en fonction de la température en C° entre 6 et 20°C sur le terrain 1.....	78
Figure 44 : Activité des nymphes en fonction de la température en C° pour des températures comprises entre 20 et 35°C.....	79
Figure 45 : Activité d' <i>Ixodes ricinus</i> en fonction de la température et du jour de collecte sur le terrain 2.....	80
Figure 46 : activité des nymphes en fonction de la température en C° entre 3 et 15°C sur le terrain 2.....	81
Figure 47 : activité d' <i>Ixodes ricinus</i> en fonction de la température en C° pour une température supérieure à 15°C sur le terrain 2.....	82
Figure 48 : activité d' <i>Ixodes ricinus</i> en fonction de l'humidité relative en % sur le terrain 1 .....	83
Figure 49 : activité d' <i>Ixodes ricinus</i> en fonction de l'humidité relative en % sur le terrain 2 .....	84
Figure 50 : activité des nymphes en fonction du déficit de saturation en mmHg sur le terrain 1.....	85
Figure 51 : activité des nymphes en fonction du déficit de saturation en mmHg sur le terrain 2.....	86
Figure 52 a et b : représentations tridimensionnelles de l'activité des nymphes en fonction de l'humidité relative en % et de la température en C° sur le terrain 1 (gauche) et 2 (droite).....	87
Figure 53 : activité des nymphes <i>Ixodes ricinus</i> en fonction de l'humidité relative en % et de la température en C° sur le terrain 1 .....	88
Figure 54 : activité des nymphes <i>Ixodes ricinus</i> en fonction de l'humidité relative en % et de la température en C° sur le terrain 2 .....	89
Figure 55 : activité des nymphes en fonction de l'heure de collecte sur le terrain 1 .....	90
Figure 56 : activité des nymphes en fonction de l'heure de collecte sur le terrain 2 .....	90
Figure 57 : activité des nymphes <i>Ixodes ricinus</i> en fonction de la température en C° en ne prenant en compte que les premières collectes du jour sur le terrain 1 (gauche) et le terrain 2 (droite).....	93
Figure 58 : morphologie simplifiée d' <i>Ixodes ricinus</i> .....	102
Figure 59 : Relation entre la température des stations T et A et intervalle de confiance du modèle.....	103
Figure 60 : Relation entre l'humidité des stations T et A et intervalle de confiance du modèle.....	105

# Table des tableaux

Tableau I : courbes de développement d'Ixodes ricinus en fonction de la température et constantes associées (d'après Gardiner et al., 1981).....	43
Tableau II : Coefficients de corrélations entre le nombre de tiques à l'affût et la température selon la saison et le mode de collecte (D'après Gray, J.S., 1984) .....	46
Tableau III : Pourcentage d'activité d'Ixodes ricinus en fonction de la température et de l'humidité relative moyenne sur 7 jours (D'après Beugnet et al., 2009; à partir des travaux de FAO, 1984; Gray et al., 2009; Pérez-Eid, 2007). .....	54
Tableau IV : Principales caractéristiques des deux terrains étudiés .....	63
Tableau V : Végétation des transects « CC-EID » sur le terrain 1, d'après L. Kautzmann .....	64
Tableau VI : Végétation des transects « DK » sur le terrain 1, d'après L. Kautzmann .....	65
Tableau VII : Végétation des transects sur le terrain 2, d'après L. Kautzmann.....	66
Tableau VIII : Critères morphologiques de reconnaissance d'Ixodes ricinus sur le terrain .....	70



# Partie 1 : Etude bibliographique

## I) Introduction

Parmi les nombreuses espèces de tiques présentes en France, *Ixodes ricinus* est l'espèce la plus répandue et joue un rôle majeur dans la transmission de pathogènes à l'homme comme à l'animal (Guiguen and Degeilh, 2001). En effet, ce parasite, qui se retrouve dans une très grande partie de l'Europe ainsi qu'au nord de l'Afrique, est vecteur de multiples agents pathogènes notamment les bactéries du groupe *Borrelia burgdorferi* sensu lato responsables de la maladie de Lyme, maladie à tiques avec la plus forte prévalence en France avec jusqu'à 42% des tiques vectrices dans certaines régions (Ferquel et al., 2006). *Ixodes ricinus* est aussi vectrice de *Rickettsia helvetica*, d'*Anaplasma phagocytophilum* causant l'*Ehrlichiose granulocytaire* humaine et animale, du virus de la méningo-encéphalite à tiques et celui du louping ill, de certaines Babesia responsables de piroplasmoses, ainsi que d'autres pathogènes affectant les mammifères et les oiseaux (Fournier et al., 2000; Joncour et al., 2006; Karen D. McCoy and Nathalie Boulanger, 2015; Perez-Eid et al., 1992; Strle, 2004). De plus, environ 30% des tiques infectées sont porteuses de plusieurs agents pathogènes en même temps (Halos et al., 2005). Elles sont responsables de co-infections provoquant chez l'hôte des formes cliniques atypiques difficiles à diagnostiquer et à soigner (Franke et al., 2010).

Le rôle majeur d'*Ixodes ricinus* dans la transmission de pathogènes en fait une cible primordiale dans la lutte contre les maladies humaines et animales. Le coût global de la lutte contre les tiques a été évalué à plus de 7 milliards d'US dollars en 1979, mais ce chiffre est probablement largement sous-estimé (McCosker, 1979). Les pertes économiques liées au diagnostic, au traitement et à la perte de production dues aux maladies vectorisées par *Ixodes ricinus* sont également très importantes : aux Pays bas, les pertes dues à la Borréliose de Lyme sont estimées à 19,3 millions d'euros en 2010 (Van et al., 2017) ; pour la même maladie en Allemagne, le coût total dépassait 50 millions d'euros en 2008 (Müller et al., 2012).

La lutte contre ces parasites peut être effectuée à l'aide de différents outils. La lutte chimique, consistant en l'utilisation d'acaricides sur les hôtes, est très difficile en raison du mode de vie d'*Ixodes ricinus*, qui passe la très grande majorité de sa vie dans le milieu extérieur et possède un spectre d'hôte très large. La lutte biologique, avec des parasitoïdes, prédateurs ou bio-pesticides, ainsi que l'utilisation de phéromones couplées à des pesticides, sont à l'étude et ne sont pas encore suffisamment développées pour être efficaces. Enfin, la lutte zootechnique revient à limiter le contact entre le parasite et l'hôte, en évitant les lieux et moments de forte activité du parasite, et en l'éliminant aux

moments les plus propices, ce qui nécessite d'avoir une connaissance poussée de la biologie et de l'écologie de la tique (Karen D. McCoy and Nathalie Boulanger, 2015).

Dans un contexte de nécessité de diminution de l'utilisation des pesticides et d'apparition de résistances à ces derniers, la lutte zootechnique présente un intérêt croissant contre les tiques. La bio-écologie d'*Ixodes ricinus* est étudiée depuis une petite centaine d'années mais certaines subtilités de son activité restent peu connues, notamment l'effet de la météorologie sur l'activité à court terme de la tique, au sein d'une journée.

Notre étude a pour objectif d'apporter de nouvelles données sur les variations d'activité d'*Ixodes ricinus* à une échelle intra-journalière, en fonction de la température et de l'humidité, à partir de l'étude des tiques présentes dans une forêt de l'ouest lyonnais. Dans un premier temps nous détaillerons les données bibliographiques à propos d'*Ixodes ricinus* pouvant être importantes pour notre étude ; puis dans un second temps, après avoir décrit le fonctionnement de notre étude, nous analyserons les résultats obtenus.

## II) Présentation des tiques du genre *Ixodes* et *Dermacentor* présentes en France métropolitaine

Nous allons dans cette partie décrire la position phylogénique et les bases morphologiques de l'espèce *Ixodes ricinus* ainsi que des espèces *Ixodes scapularis*, *Ixodes persulcatus*, *Ixodes hexagonus* et du genre *Dermacentor*. En effet, au cours de notre étude sur *Ixodes ricinus*, nous serons amenés à rencontrer ces différentes espèces et il est nécessaire de déterminer la proximité phylogénique des espèces entre elles et leurs différences morphologiques et biologiques permettant de les distinguer pendant notre étude.

### 1. Position taxinomique

Depuis 1998, la systématique des tiques a été fortement modifiée, avec de nombreuses controverses notamment au niveau du nom de certaines espèces. Dans un souci de simplicité, la classification présentée ici se base sur les travaux de Camicas et al. (1998) décrite par Pérez-Eid (2007, pp. 5–7), que nous complétons par des données plus récentes de Guglielmone et al. (2010) (cf. Figure 1).

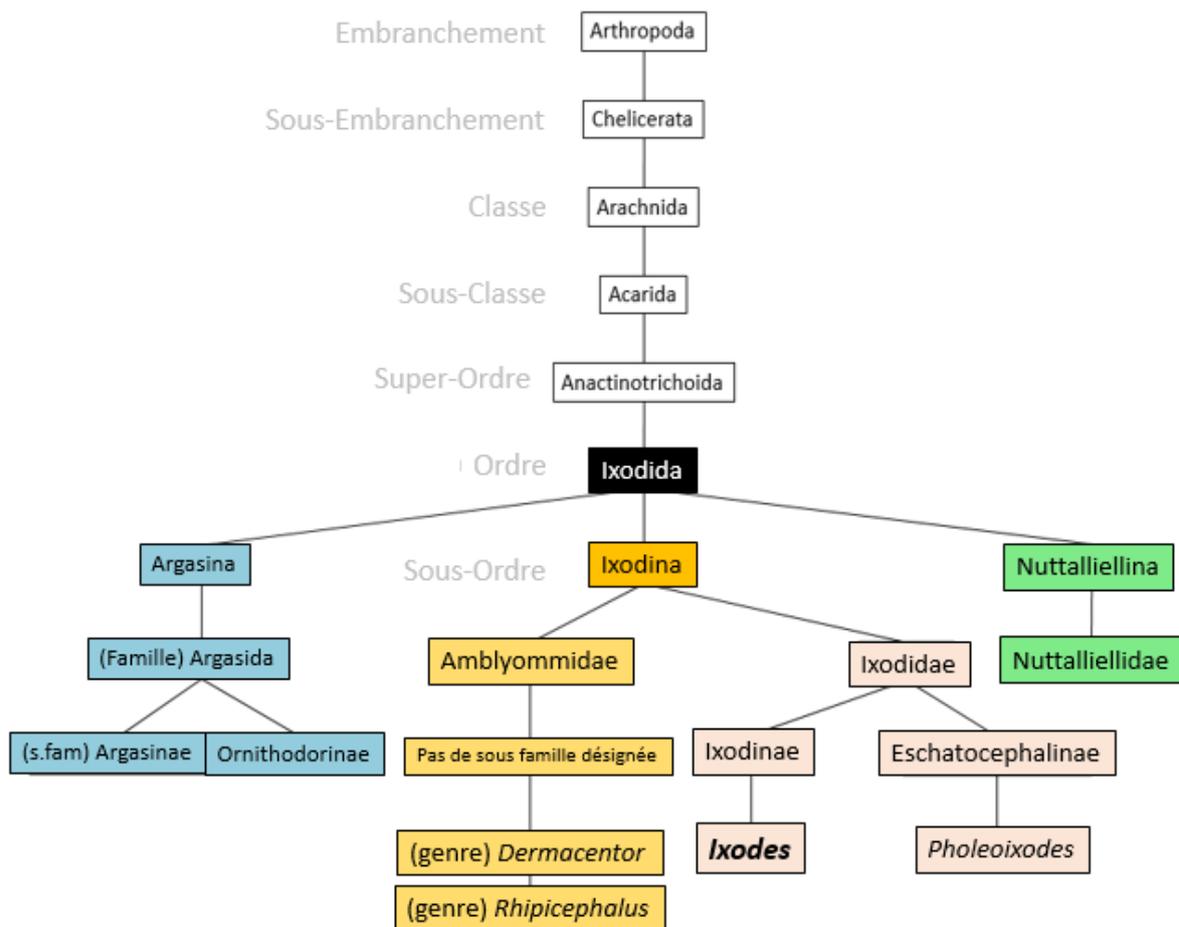


Figure 1 : Classification simplifiée des tiques (Selon Camicas et al. 1998).

Les tiques constituent l'ordre des Ixodida, subdivisé en trois sous-ordres : le sous-ordre des Argasina regroupant les tiques dites molles, le sous-ordre Ixodina comprenant les tiques dures, et le sous-ordre Nuttalliellina, qui ne contient qu'une seule espèce *Nuttaliela namaqua*.

Au total, il existe 896 espèces de tiques réparties en trois familles (Argasidés, Amblyommidés et Ixodidés) mais ce nombre est en constant changement. Les Ixodinéés, regroupant les familles Ixodidés et Amblyommidés, contiennent 702 espèces réparties en 14 genres. Le genre *Ixodes* contient 243 espèces dont *Ixodes ricinus*, *Ixodes persulcatus*, et *Ixodes scapularis*.

Les critères permettant d'établir la classification furent très longtemps morphologiques et biologiques, jusqu'à l'arrivée de la biologie moléculaire dès 1990. Ainsi, la famille des Ixodidae, contenant les genres *Ixodes* et *Pholeoixodes*, est définie par un capitulum en position antérieure, la présence de parties chitinisées (ou sclérifiées, donnant aux Ixodida le nom de tiques dures), un sillon anal en forme d'arche, et l'absence d'yeux (cf. Figure 2).

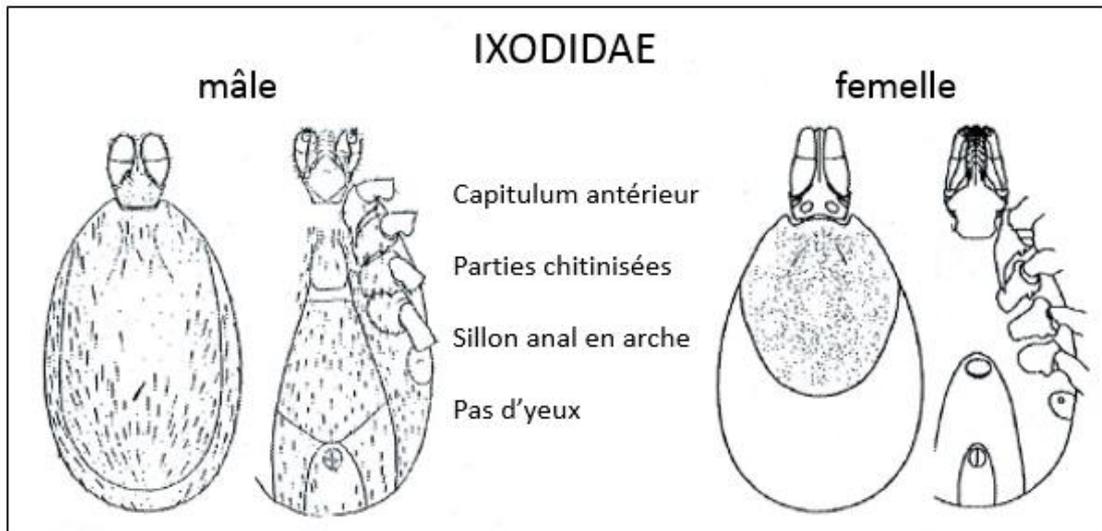


Figure 2 : Morphologie des Ixodidae (d'après Perez-Eid, 2007)

Parmi les espèces énoncées dans notre étude, les genre *Dermacentor* et *Rhipicephalus* font partie de la famille des Amblyommidae. Cette famille présente des similarités morphologiques avec la famille des Ixodidae, telles que la position antérieure du capitulum et la présence de parties chitinisées ; et des différences morphologiques permettant la distinction entre les familles, les Amblyommidae possédant des yeux ainsi qu'un sillon anal en forme de U (cf. Figure 3).

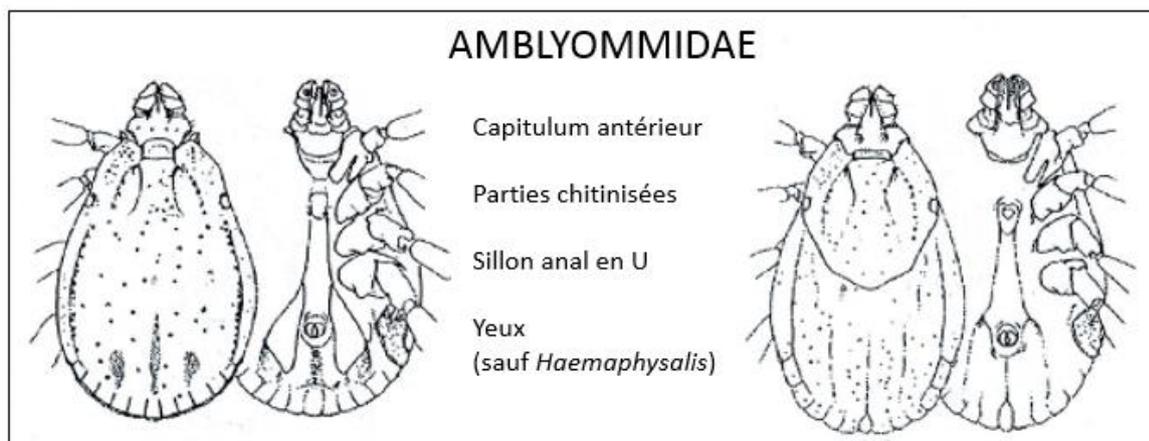


Figure 3 : Morphologie des Amblyommidae (d'après Perez-Eid, 2007)

## 2. Quelques éléments de biologie et morphologie *d'Ixodes ricinus*

*Ixodes ricinus* est une tique triphasique exophile télotrope et ubiquitaire. Elle parasite la plupart des mammifères et les oiseaux, avec une préférence pour les grands mammifères chez les adultes. Elle est présente dans les milieux ouverts, et principalement dans les forêts en France.

La morphologie d'*Ixodes ricinus* est primordiale pour pouvoir la reconnaître sur le terrain : il est nécessaire de la différencier des autres tiques présentes dans le même biotope, et de pouvoir déterminer à quel stade est la tique collectée. Les vérifications se font en laboratoire à la loupe binoculaire. Ainsi, il existe plusieurs critères de reconnaissance : à l'œil nu, et à la loupe. Les critères énoncés ici ne sont pas exhaustifs mais sont considérés comme suffisants pour une différenciation précise des tiques que nous avons pu obtenir lors de notre étude (Karen D. McCoy and Nathalie Boulanger, 2015; Pérez-Eid, 2007).

- Adulte femelle

Chez les femelles *Ixodes ricinus*, le scutum est arrondi, de largeur environ égale à la longueur, avec la largeur maximale située à la moitié de la longueur. Les sillons cervicaux et scapulaires sont visibles et atteignent le bord du scutum. Sur le scutum comme sur l'alloscutum, les soies dorsales sont visibles et longues. La femelle possède de larges ailes poreuses. L'épine interne est marquée et longue sur la coxa 1, et à peine visible sur les autres coxae. Le gonopore se situe en position postérieure au niveau de la coxa 4. Le capitulum est longiligne, plus long que large, et le tectum est moyennement pentu. L'hypostome est allongé et présente des dents aigües et un apex arrondi (cf. Figure 4). Macroscopiquement, la femelle mesure 4 mm non gorgée, a un scutum noir et l'alloscutum est de couleur rouge.

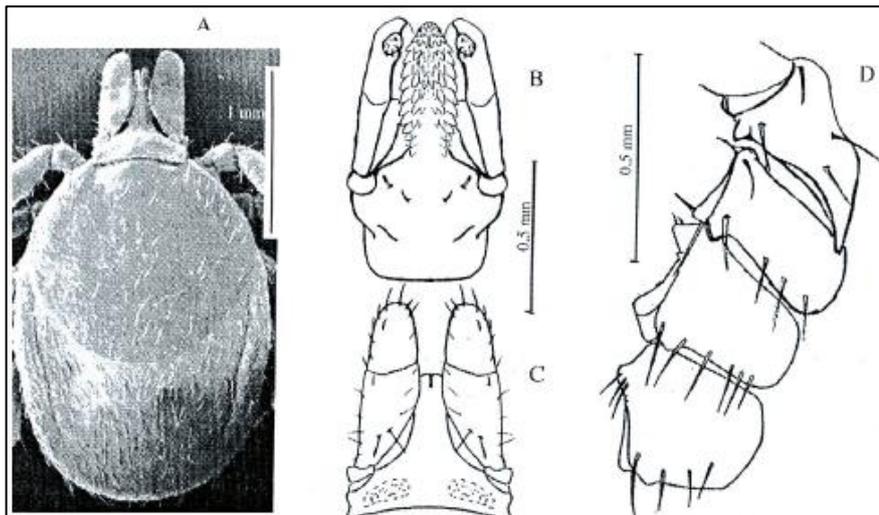


Figure 4 : morphologie d'*Ixodes ricinus* femelle (Perez-Eid, 2007)

Sur la figure A représentant une vue dorsale générale à la loupe, nous pouvons observer la forme arrondie du scutum, les sillons cervicaux et scapulaires ainsi que la présence des soies. Les figures B et C représentent le capitulum respectivement en vue ventrale et dorsale. La figure D représente les coxae, figure sur laquelle on peut observer l'épine interne visible sur la coxa 1.

- Adulte mâle

La face dorsale de l'idiosome est entièrement sclérifiée. Le mâle présente des épines externes nettes sur les quatre coxae, mais seule l'épine interne de la coxa 1 est présente. Aigüe et légèrement courbe, elle se prolonge jusqu'à la coxa 2. Le gonopore se situe en position postérieure au niveau de la coxa 3. Le capitulum, plus large que celui de la femelle, est 1,5 fois plus long que large et possède une base trapézoïdale. Les palpes sont massifs et arrondis. L'hypostome possède des dents bien développées (cf. Figure 5). Macroscopiquement, le mâle mesure environ 4 mm et est d'aspect entièrement noir.

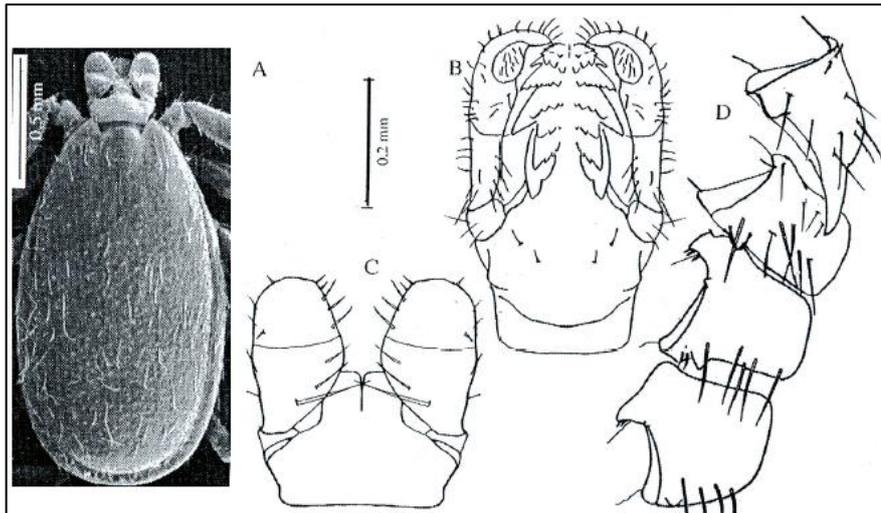


Figure 5 : morphologie d'*Ixodes ricinus* mâle (Perez-Eid, 2007)

La figure A représente une vue dorsale générale sur laquelle nous observons l'idiosome entièrement sclérifié. Les figures B et C représentent le capitulum en vues ventrale et dorsale avec les palpes arrondis et la présence des dents. La figure D représente les coxae où l'on note la présence de l'épine interne de la coxa 1.

- Nymphe

Comme le mâle, sa face dorsale est entièrement sclérifiée. Le scutum est quasiment aussi large que long et en forme d'hexagone. Les sillons cervicaux et scapulaires sont visibles et les soies sont plus courtes sur le scutum que sur le reste du corps. La nymphe possède des épines externes sur tous les coxae et des épines internes sur les coxae 1, 2 et 3, mais nettement plus visible sur la coxa 1. L'hypostome est pointu (cf. Figure 6). Macroscopiquement, elle mesure 1,4 à 1,6 mm, et est noire.

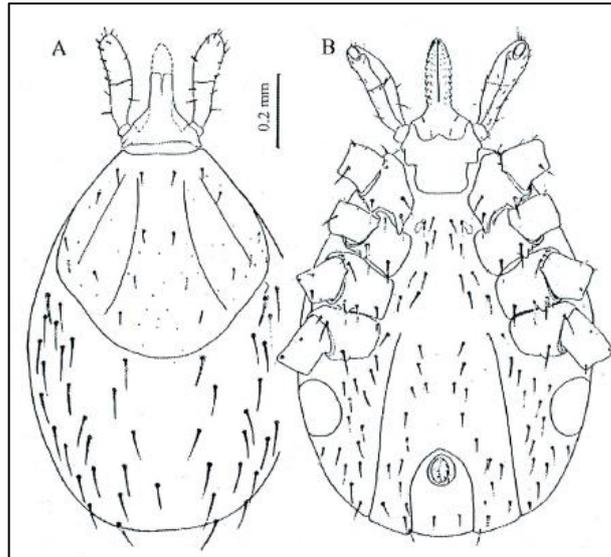


Figure 6 : morphologie d'*Ixodes ricinus* nymphé (Perez-Eid, 2007)

○ Larve

La larve ne possède pas de sclérification sur la face dorsale. Comme la nymphé, les soies sont plus courtes au niveau du scutum. L'épine externe est visible sur les coxae et l'épine interne n'est présente que sur la coxa 1. Les larves possèdent 3 paires de pattes. Macroscopiquement, la larve mesure moins d'1mm (généralement entre 0,8 – 0,9 mm) et est de couleur claire.

La connaissance de la morphologie d'*Ixodes ricinus* permettra lors de notre étude, de la différencier des autres espèces de tiques présentes sur le terrain, en particulier *Ixodes hexagonus* et *Dermacentor reticulatus*.

### 3. Morphologie et biologie d'*Ixodes hexagonus*

Vectrice de la maladie de Lyme, cette espèce est assez peu étudiée et son cycle biologique n'est pas entièrement connu.

Aussi nommée *Pholeoixodes hexagonus*, ou « tique du hérisson », il s'agit d'une des espèces les plus répandues en Europe. En suisse, elle est la deuxième espèce la plus répandue après *Ixodes ricinus*. Elle parasite les hérissons, mais aussi les renards et les mustélidés, et peut affecter les chiens, les chats et les humains (L.N. Toutoungi et al., 1993). C'est une espèce à cycle triphasique, endophile et monotrope. Son habitat est étroitement lié à celui de son hôte. Ainsi, elle se retrouve à proximité des terriers des carnivores sauvages ou des nids de hérissons.

D'un point de vue morphologique, elle présente beaucoup de caractères communs avec *Ixodes ricinus* avec laquelle elle est proche dans la phylogénie. La femelle est de taille supérieure à 5 mm, avec un scutum de forme hexagonale à l'origine de son nom. Les sillons cervicaux sont courts et superficiels et l'épine interne, uniquement présente sur la coxa 1, n'atteint pas la coxa 2 au contraire d'*Ixodes ricinus*. Le mâle possède un hypostome avec des dents vestigiales. La nymphe mesure 1,6 à 1,8 mm, soit très légèrement plus grande que la nymphe d'*Ixodes ricinus*. La partie sacculaire de la tique est blanche, ce qui donne à la femelle et à la nymphe un aspect beaucoup plus clair qu'*Ixodes ricinus* (Pérez-Eid, 2007).

Lors de collectes en forêt afin d'étudier *Ixodes ricinus*, il sera possible de trouver quelques spécimens d'*Ixodes hexagonus*. Toutefois, bien que ressemblante à celle d'*Ixodes ricinus*, ses différences morphologiques permettent de la distinguer nettement sur le terrain.

## 4. Morphologie et biologie de *Dermacentor reticulatus*

*Dermacentor reticulatus* est une tique triphasique ditrope dont les stades immatures, nymphe et larve, sont endophiles tandis que l'adulte est exophile. Les nymphes et larves parasitent les micromammifères et se retrouvent exclusivement dans les abris de ces derniers. Les adultes parasitent principalement les chiens, mais aussi les autres carnivores domestiques ou sauvages ainsi que certains ongulés. *Dermacentor reticulatus* est présente dans toutes les régions de France, ainsi que dans le reste de l'Europe, du nord de l'Espagne au sud de l'Angleterre ("Dermacentor reticulatus - current known distribution in Europe, April 2017," 2017). Elle se retrouve dans de nombreux biotopes : prairies, landes, lisières de forêt ainsi que dans les terrains en friche.

Les adultes *Dermacentor reticulatus* partagent ainsi le biotope d'*Ixodes ricinus* et il sera possible de les trouver lors de collectes effectuées. Il est dès lors nécessaire d'être capable de reconnaître cette tique. Comme *Ixodes ricinus*, *Dermacentor reticulatus* possède un capitulum antérieur et des parties chitinisées. En revanche, le sillon anal est en forme de U ce qui permet de la différencier à la loupe binoculaire. A l'œil nu, le scutum présente des taches d'émail clair formant des motifs facilement reconnaissable (cf Figure 7). Plus grande qu'*Ixodes ricinus*, la femelle mesure 5 mm à jeun, la nymphe 3 mm et la larve environ 0,6 mm.

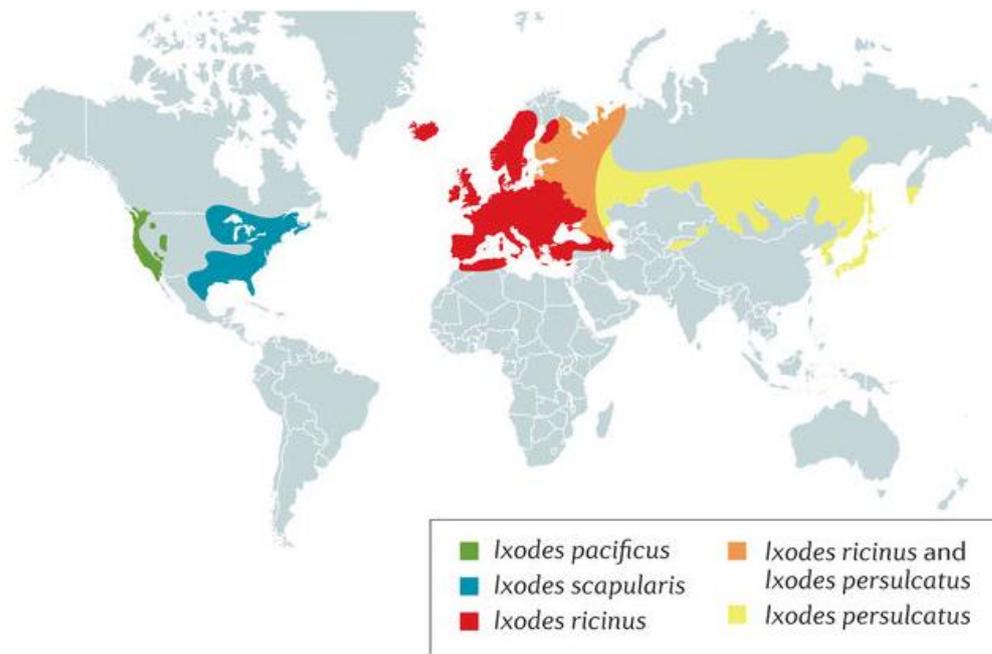


Figure 7 : Aspect macroscopique de *Dermacentor Reticulatus* (MSD, 2017)

## 5. *Ixodes persulcatus* et *Ixodes scapularis*, deux espèces très proches d'*Ixodes ricinus*

*Ixodes persulcatus*, aussi appelée « tique de la taïga », est présente sur tout le continent asiatique, aussi bien en Russie qu'en Chine ou au Japon (Alekseev et al., 2003; Fukunaga et al., 1995) (cf Figure 8). Elle est vectrice de la maladie de Lyme, de la piroplasmose et de l'ehrlichiose ainsi que de l'encéphalite à tiques. Son spectre d'hôte est très large, elle parasite un grand nombre de mammifères domestiques ou sauvages ainsi que les oiseaux, et son habitat est semblable à celui d'*Ixodes ricinus*, en grande majorité dans les forêts à l'abri de la sécheresse. *Ixodes persulcatus* et *Ixodes ricinus* sont actives toutes deux en Europe de l'Est, toutefois *Ixodes persulcatus* est plus agressive envers l'homme qu'*Ixodes ricinus* (Jongejan and Uilenberg, 2005).

*Ixodes scapularis*, ou « blacklegged tick » est présente sur le continent Nord-américain, désormais dans quasiment 50% des Etats-Unis ainsi que dans l'est du Canada (cf. Figure 8). Aux Etats-Unis, elle est le principal vecteur de la maladie de Lyme, et est aussi vectrice de *Babesia* et *Anaplasma*. Son hôte principal est le cerf mais elle peut également se nourrir sur de nombreux autres vertébrés y compris l'homme (Burtis et al., 2016; Eisen et al., 2016). Comme ses équivalentes européennes et asiatiques, elle se retrouve en grande majorité dans les forêts.



Nature Reviews | Disease Primers

Figure 8 : Aire de répartition des tiques *Ixodes ricinus*, *Ixodes persulcatus* et *Ixodes scapularis* dans le monde (Nature, 2017)

*Ixodes persulcatus* et *Ixodes scapularis* ont fait l'objet de nombreuses études respectivement en Asie et aux Etats-Unis, études pouvant être utiles en cas d'absence de données sur *Ixodes ricinus* du fait de la forte proximité phylogénique ainsi que biologique et écologique entre les trois espèces.

Récemment a été décrit le complexe « *Ixodes ricinus* », comprenant *Ixodes ricinus*, *Ixodes pacificus*, *Ixodes persulcatus* et *Ixodes inopinatus*. A l'origine, il s'agirait de la même espèce qui aurait évolué différemment selon les conditions environnementales auxquelles elle est soumise (Karen D. McCoy and Nathalie Boulanger, 2015). Ainsi, certaines publications utilisant le terme *Ixodes ricinus* pourront faire référence à d'autres tiques du complexe, expliquant les disparités dans les données bibliographiques au sujet d'*Ixodes ricinus*.

Après avoir vu rapidement les caractéristiques des tiques présentes sur le même terrain qu'*Ixodes ricinus*, ainsi que les tiques proches d'elle dans leur écologie, nous allons étudier la biologie et l'écologie d'*Ixodes ricinus*.

### III) Biologie et écologie parasitaire d'*Ixodes ricinus*

*Ixodes ricinus*, de par son importance médicale, son abondance et sa facilité de collecte, est une tique qui a longuement été étudiée. De nombreuses publications décrivent son écologie et sa biologie, et celles-ci sont connues dans les grandes lignes depuis plusieurs décennies.

#### 1. Cycle biologique

*Ixodes ricinus* est un ectoparasite présentant une alternance de phases parasitaires courtes sur l'hôte (moins d'une semaine en général) et de phases libres au sol pouvant durer de quelques semaines à plusieurs mois (Pérez-Eid, 2007). A un moment T, la population de tiques est ainsi séparée entre les tiques présentes dans la végétation, composant la très grande majorité de la population, et les tiques attachées à leurs hôtes, dont une partie non négligeable sur le bétail (Lees, 1948).

*Ixodes ricinus* a un cycle triphasique, c'est-à-dire qu'elle présente trois phases parasitaires où elle se retrouve sur un hôte, une pour la larve, une pour la nymphe et une pour l'adulte (Pérez-Eid, 2007). Le cycle de vie d'*Ixodes ricinus* se compose de 4 stades successifs : œuf, larve, nymphe et adulte. Hormis l'œuf, chaque stade présente des phases de quête d'hôte dans le milieu extérieur ainsi qu'un repas sanguin sur l'hôte, nécessaire pour le passage au stade suivant (cf. Figure 9).

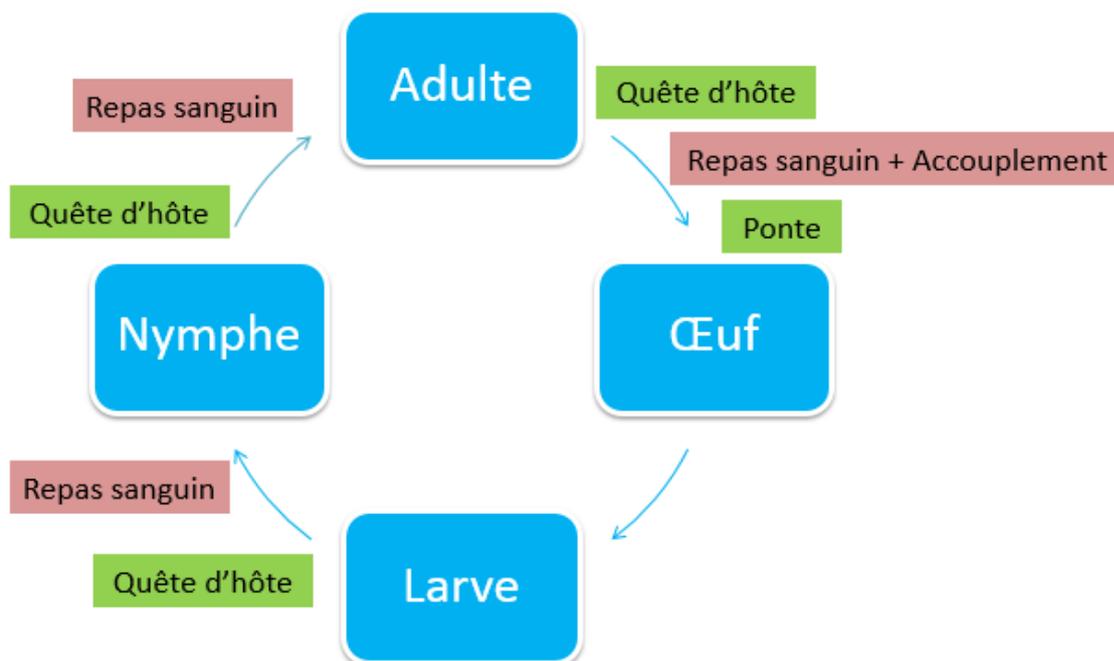


Figure 9 : cycle biologique d'*Ixodes ricinus* (établi en collaboration avec Louise Kautzmann)

Dans des circonstances habituelles, le cycle de la vie d'une tique dure 3 ans, chaque année correspondant à un stade parasitaire (Campbell, 1948), mais selon les conditions environnementales le cycle peut durer de 2 à 6 ans (Gardiner et al., 1981).

A la suite de l'éclosion de l'œuf, une larve émerge et entre dans une phase de durcissement durant laquelle elle subit une période d'acclimatation. Suit alors une alternance de phases d'activités, où la tique est à l'affût d'un hôte sur le tiers haut de la végétation, induisant une forte déshydratation du parasite, et de phases de réhydratation au sol (Lees, 1948). La tique peut également entrer en diapause comportementale pendant les périodes non favorables à la quête de l'hôte, phénomène déclenché et levé par des stimuli extérieurs. Cette diapause consiste en un ralentissement très important du métabolisme afin de diminuer les dépenses énergétiques. Le nombre de phases de quête et de réhydratation est très variable selon la vitesse à laquelle le parasite trouve un hôte. L'alternance entre activité, réhydratation, et diapause cesse dès lors que la larve s'attache à un hôte.

L'attachement marque le début de la phase d'alimentation, durant laquelle la larve extrait un repas sanguin de son hôte. Une fois gorgée, la larve tombe dans la végétation et entre par la suite dans une phase de développement au sol menant à l'émergence d'une nymphe. Cette phase peut durer de quelques semaines à plusieurs mois selon les conditions environnementales. Pendant cette phase également, la tique peut entrer en diapause physiologique où elle cesse son développement si les conditions environnementales ne sont pas favorables (Gardiner et al., 1981) (cf. Figure 10).

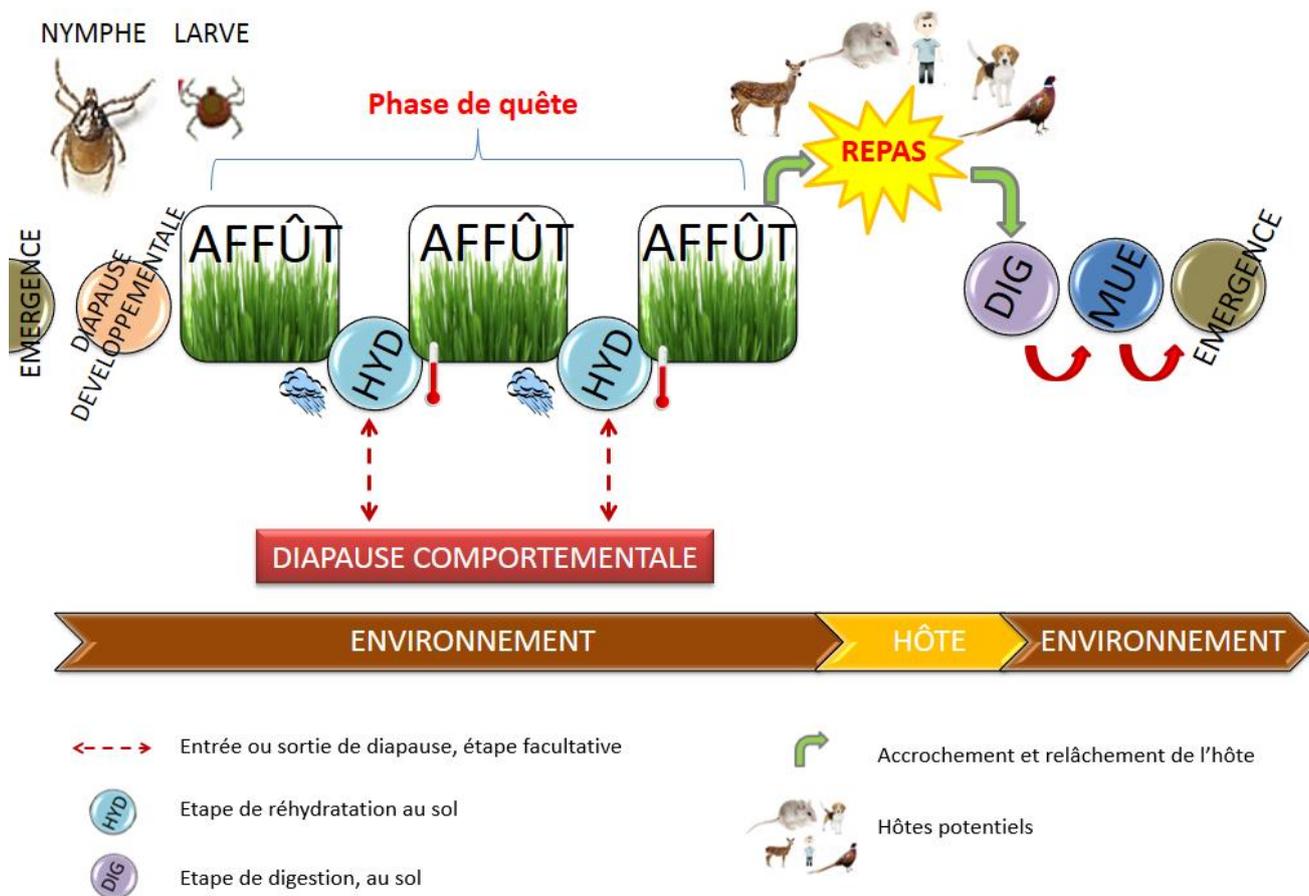


Figure 10 : cycle biologique des stades immatures d'*Ixodes ricinus* (établi avec Louise Kautzmann)

Après sa mue, la tique (larve, nymphe ou adulte) reste immobile pendant un certain temps à la base de la végétation et connaît une phase de durcissement : cette phase est la phase de diapause développementale. A la fin de cette période de quiescence, la tique commence à grimper sur la végétation pour quêter.

La nymphe suit la même séquence d'évènements que la larve, et doit trouver un deuxième hôte afin de se nourrir, avant de rejoindre le stade adulte. Son cycle est en tout point semblable à celui de la larve hormis une légère différence dans la proportion des hôtes préférentiels (moins grande proportion de micro-mammifères).

Le début du cycle de l'adulte est le même que ceux de la larve et la nymphe avec alternance de périodes à l'affût sur la végétation et de réhydratation au sol. Puis, l'adulte s'attache à un troisième hôte et la femelle et le mâle s'y rencontrent. La plupart du temps, l'accouplement se passe sur l'hôte. Ensuite, la femelle prend son repas sanguin, retombe dans la végétation, et entre dans une phase de pré-oviposition suivie par une longue phase d'oviposition menant à une ponte des oeufs au sol. La femelle pond de 2000 à 3500 oeufs en une unique fois, puis meurt (Macleod, 1932). Le mâle quant à lui peut rester sur l'hôte pendant plusieurs mois (Gardiner et al., 1981; Jongejan and Uilenberg, 2005) mais ne s'y nourrit pas.

La période œuf consiste en une unique phase de développement dans le milieu extérieur. Dans des conditions environnementales normales le développement a lieu à la

base de la végétation, là où les œufs ont été déposés par la femelle adulte, jusqu'à éclosion et émergence d'une nouvelle larve (cf. Figure 11).

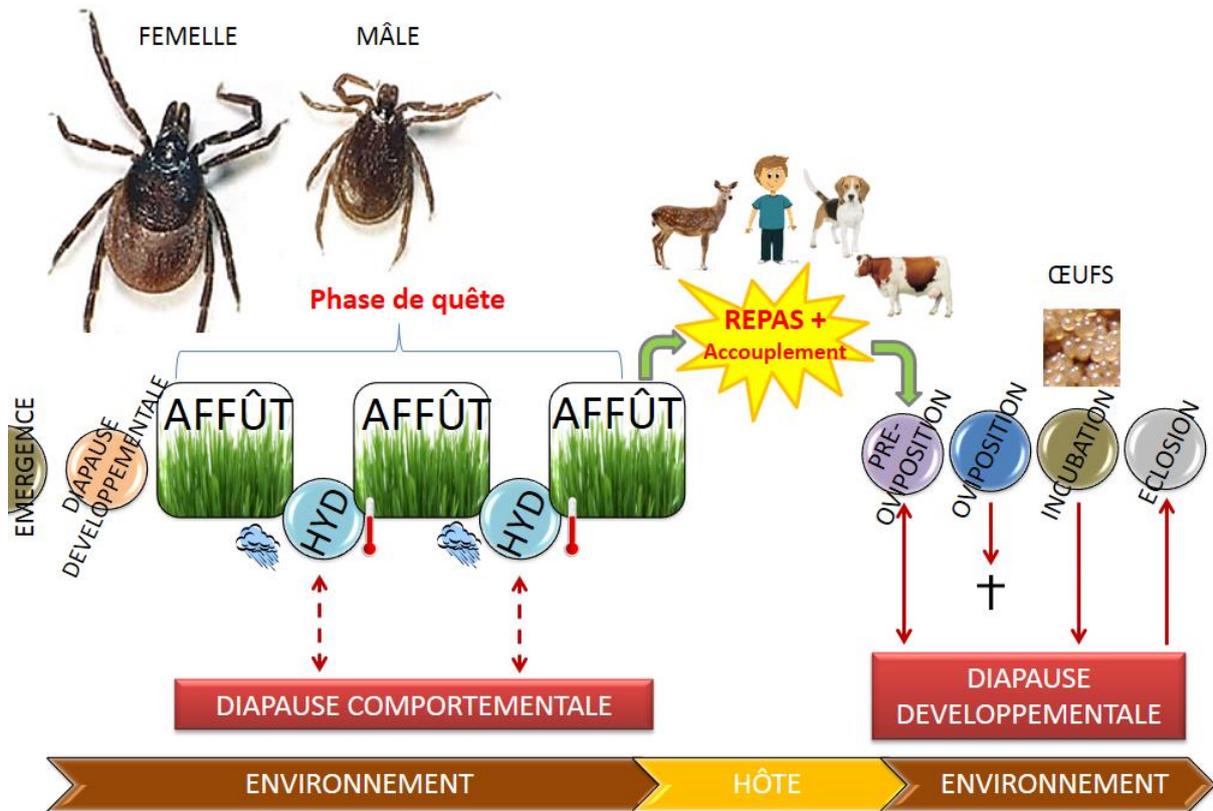


Figure 11 : cycle biologique de l'adulte d'*Ixodes ricinus* (établi avec Louise Kautzmann)

## 2. Activité dans le milieu extérieur

La plus grande majorité de la vie d'*Ixodes ricinus* se passe dans le milieu extérieur, où elle est soumise aux aléas environnementaux. Son milieu de vie sera donc déterminé en priorité par ses préférences écologiques et non par ses préférences d'hôtes (Pérez-Eid, 2007).

### a- Biotope et conditions de survie

*Ixodes ricinus* est très sensible à la dessiccation, son milieu de vie nécessite donc d'être abrité du vent et de la chaleur, avec un microclimat contenant un minimum de 80% d'humidité relative (Gray et al., 2009). Ainsi, les biotopes de prédilection varient beaucoup en fonction de l'hygrométrie de la région : dans les pays très humides comme en Irlande, *Ixodes ricinus* se retrouve dans les zones ouvertes tandis que dans les pays moins humides comme en France, elle est plus souvent en forêt, bocage, et le long des bosquets dans les prairies. La végétation au sol sur laquelle on retrouve les tiques est variée : herbe, fougères, feuilles mortes, bruyère, terre nue ; mais une partie de la végétation doit rester couvrante pour que le sol soit humide même pendant les périodes

les plus sèches de l'année (Gray, 1991). De plus, c'est une tique assez peu thermophile qui se retrouve dans les biotopes frais.

En France, elle couvre l'ensemble du territoire avec une diminution de son abondance en altitude (au-dessus de 1500 m) et en région méditerranéenne où elle n'est présente que sporadiquement dans les zones humides (Pérez-Eid, 2007). L'aire de répartition d'*Ixodes ricinus* est très large, et couvre une très grande partie de l'Europe, ainsi qu'une petite partie du nord du continent Africain (cf. Figure 12).

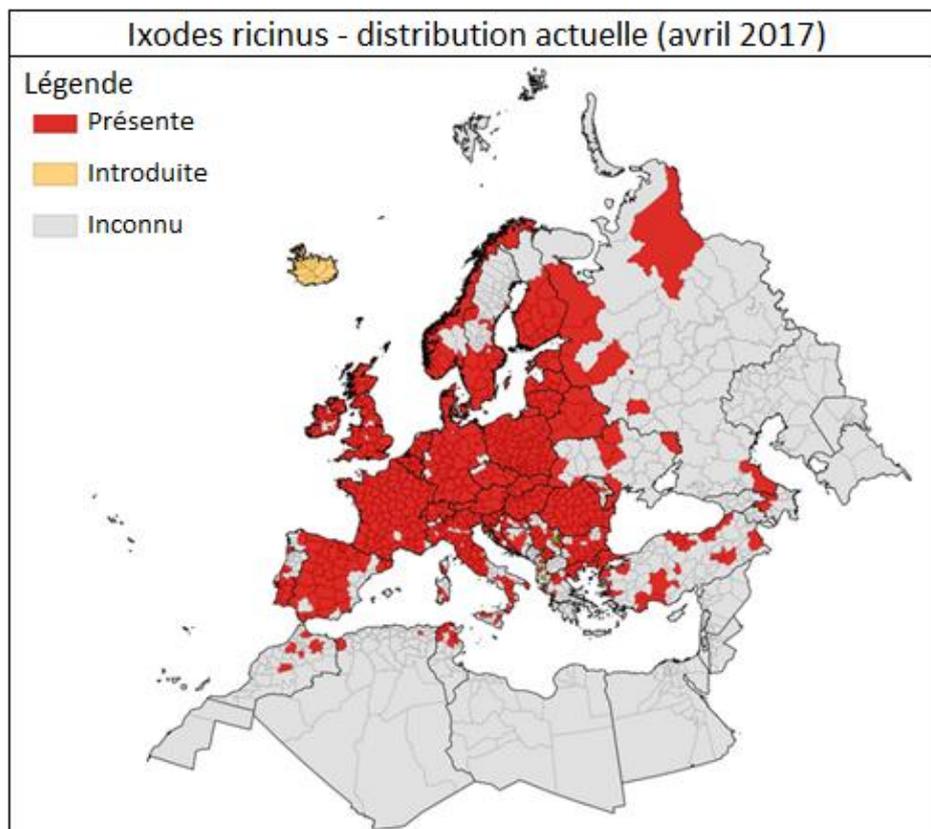


Figure 12 : Distribution d'*Ixodes ricinus* en Europe (2017) ("Ixodes ricinus - current known distribution in Europe, April 2017," 2017)

Au sein d'une même région, les conditions climatiques ont une forte influence sur la survie et l'activité de cette espèce qui passe la plus grande majorité de sa vie dans le milieu extérieur. Ces relations sont détaillées dans la partie 1,IV.

### b- Variations de l'activité durant l'année

Dans le milieu extérieur, *Ixodes ricinus* présente une alternance de phases d'activité où elle est en recherche d'hôte ou en réhydratation, et de phases inactives correspondant à la digestion, au développement, à la mue, et à la diapause. Durant les phases d'affût au sommet de la végétation, les tiques sont exposées au soleil et au vent ce qui accélère leur dessiccation. Les phases au sol leur permettent de se réhydrater pour lutter contre cette dessiccation (Estrada-Peña et al., 2013; Sonenshine, 1991).

*Ixodes ricinus* présente deux pics d'activité intense, au printemps et en automne (Randolph, 2004), dont l'intensité est dépendante des conditions climatiques et micro-climatiques (Randolph et al., 2002) et décrite en partie 1.IV. Pendant l'été, *Ixodes ricinus* reste active mais avec une intensité plus faible. Selon les études, les deux pics d'activité pourraient être dus à deux populations de tiques distinctes, les tiques dites « de printemps », actives au printemps seraient responsable du premier pic annuel, et celles « d'automne » actives plus tardivement dans l'année, responsables du deuxième pic. Ces deux populations auraient des réactions différentes face aux aléas climatiques (Campbell, 1948), réactions décrites dans la partie 1.IV.

En conditions normales, les tiques entrent en diapause pendant l'hiver. Cette diapause permet d'éviter une trop grande perte de réserve énergétique pendant la saison froide, et la levée de diapause permet un début d'activité au printemps, au moment où les hôtes sont plus abondants. Ainsi, les œufs pondus entre juillet et octobre, comme les larves et nymphes s'étant nourries à cette période connaissent un phénomène de diapause pendant l'hiver. Ce phénomène est influencé par la photopériode, la température, et l'âge des tiques qui ne se sont pas nourries.

### c- Déplacements, mise à l'affût et quête de l'hôte

L'activité d'*Ixodes ricinus*, adulte, nymphe et larve, consiste en une mise à l'affût pour la recherche d'un hôte : la tique se place en hauteur de la végétation et attend le passage d'un hôte suffisamment proche pour s'y accrocher. La phase active, correspondant à l'alternance de mises à l'affût et de réhydratations, peut durer de quelques semaines à plusieurs mois selon la vitesse à laquelle la tique trouve un hôte.

Lorsqu'elle est à l'affût, la tique peut prendre une posture dite de « quête » : sa première paire de pattes est tendue vers l'avant, soit immobile soit ondulant à la manière d'antennes. Elle peut également se retrouver en haut de la végétation avec les pattes repliées. Ces pattes portent l'organe de Haller ainsi que d'autres organes sensitifs, permettant de détecter la présence d'hôtes potentiels. Même en absence de stimuli sensoriels, *Ixodes ricinus* se place à l'affût en haut de la végétation ; en revanche, elle prend la posture de quête majoritairement lorsqu'elle reçoit des stimuli. En cumulé, une tique peut passer plusieurs semaines à plusieurs mois dans cette position (Lees, 1948).

Les déplacements d'une tique non nourrie sont essentiellement dans le plan vertical. Elle ne va jamais très loin latéralement. Quand elle se déplace, *Ixodes ricinus* conserve sa première paire de pattes légèrement relevées par rapport au niveau de son corps, et ses pattes ondulent en avant et en arrière de manière régulière à mesure que la tique avance. La première paire de pattes peut également être utilisée pour marcher, ce qui est le cas des tiques ayant récemment mué, ou pour courir lorsque la tique est dérangée. Cette utilisation intermittente de la première paire de pattes pour marcher et pour quêter est effectuée par tous les stades d'*Ixodes ricinus*, y compris par la larve. Les déplacements de la tique sont consécutifs à des stimuli tels que des vibrations, des changements de température ou d'humidité, ou des variations dans l'intensité lumineuse.

Ils permettent une mise à l'affût dans le cas de stimuli en faveur du passage d'un hôte, ou un changement pour un milieu plus favorable dans le cas de conditions préjudiciables à la survie de la tique (Lees, 1948).

### 3. *Ixodes ricinus* et ses hôtes

Une fois attachée sur un hôte, *Ixodes ricinus* cesse son affût et entre dans la phase parasitaire *stricto sensu*. Cette phase dure généralement moins de deux semaines chez les adultes femelles, les nymphes et les larves.

#### a- Choix des hôtes

*Ixodes ricinus* est un parasite trixène c'est-à-dire que les trois stades parasitaires se nourrissent sur des hôtes différents, avec un tropisme d'hôte différent pour les trois stades.

*Ixodes ricinus* est la seule espèce ubiquiste en France. Cela permet l'acceptation d'une large gamme d'animaux et donc une augmentation des chances de réaliser le cycle complet. Très peu spécifique en terme d'hôte, elle a une aptitude à infester toutes les espèces de vertébrés, et peut se nourrir sur plus de 300 espèces d'animaux : petits ou grands mammifères, y compris le bétail, mais aussi oiseaux et reptiles. Seule l'adulte montre une préférence pour les grands mammifères, mais en absence d'hôte préférentiel, la femelle peut également se nourrir sur d'autres animaux (Jongejan and Uilenberg, 2005; Pérez-Eid, 2007). C'est aussi l'espèce de tique la plus retrouvée sur l'Homme. Cette ubiquité donne à *Ixodes ricinus* une place importante dans la transmission de pathogènes, et notamment dans le passage de la barrière d'espèce, la transmission de zoonose, et l'émergence de certains agents infectieux (Karen D. McCoy and Nathalie Boulanger, 2015).

#### b- Accroche à l'hôte et phénomènes de regroupements

Une fois sur son hôte, la tique se déplace pour se fixer dans une des régions préférentielles du corps. Chez l'homme, *Ixodes ricinus* privilégie les zones où la peau est souple et fine comme l'arrière des genoux, l'aisselle, l'intérieur des bras et la base du cou. Sur les ongulés, périssodactyles et artiodactyles, elle se fixe préférentiellement aux endroits où le pelage est moins épais et la peau plus fine (oreilles, fanon, poitrine, ars, région génito-anale, mamelles, aine) (Ogden et al., 1998).

Une fois à l'emplacement souhaité, la tique effectue son repas sanguin. La morsure se déroule en plusieurs étapes : il y a d'abord pénétration progressive dans l'épiderme jusqu'à un enfoncement profond du rostre, puis fixation grâce à la sécrétion d'une faible épaisseur de ciment (Karen D. McCoy and Nathalie Boulanger, 2015).

Chez les tiques *Ixodes ricinus* comme dans d'autres espèces, des phénomènes de regroupement ont été observés. Les tiques sécrètent des phéromones de rassemblement qui conduisent les individus, immatures comme matures à se rassembler au voisinage les uns des autres. Cela permet de concentrer les individus dans les sites favorables, que ce soit dans la végétation pour les zones de passage préférentiel des hôtes, comme sur les hôtes et permet notamment la rencontre entre les adultes mâles et femelles. Les phénomènes de regroupement favorisent la transmission de pathogènes entre tiques : en effet, lorsque les tiques sont fixées à proximité les unes des autres, des agents infectieux peuvent passer d'une tique infectée à une tique saine lors d'un co-repas, même chez un hôte sain. La transmission est facilitée par le micro-environnement créé lors de morsure par les tiques et mis à profit par des agents infectieux pour contaminer les tiques naïves (Nuttall and Labuda, 2004).

### c- Alimentation

*Ixodes ricinus* est hématophage stricte de type telmophage, c'est-à-dire qu'elle crée une poche hémorragique en rompant les vaisseaux sanguins et absorbe le sang qui s'y accumule (Pérez-Eid, 2007). Le temps de nutrition dépend du stade : il est de 3-4 jours pour la larve, 4-5 jours chez la nymphe et entre 7 et 12 jours pour la femelle adulte (Lees, 1948). Une fois gorgée, la femelle adulte peut mesurer jusqu'à 2 cm. Les mâles adultes ne se nourrissent pas. Les larves et nymphes se gorgent à vitesse constante, tandis que les femelles commencent par une phase d'absorption lente pendant 3 jours puis une phase rapide inféodée à la reproduction. Non fécondées, les femelles peuvent commencer le repas, mais ne passent en phase rapide que si la fécondation a eu lieu. Ce passage serait dû à une substance transmise par le mâle permettant la levée de l'inhibition de la prise de repas (Karen D. McCoy and Nathalie Boulanger, 2015).

### d- Relâchement

*Ixodes ricinus*, comme les autres tiques trixènes, ne mue pas sur son hôte (Jongejan and Uilenberg, 2005). Une fois le repas achevé, la tique baisse la pression qui maintient les chélicères dans la plaie, retire son rostre de la peau de l'hôte, et chute ans la végétation, de façon immédiate ou différée (Karen D. McCoy and Nathalie Boulanger, 2015). Une fois dans la végétation, la tique descend jusqu'au sol et s'y enfonce pour entamer la mue ou la pré-oviposition. Elle ne se déplace généralement pas à plus de 8 cm de son point de chute, ce qui donne à la localisation du point de chute une grande importance pour la survie de la tique (Lees, 1948).

Il est très important d'avoir une connaissance poussée de l'activité des tiques afin de pouvoir limiter au maximum le contact entre la tique et l'hôte et ainsi réduire les risques de contraction des maladies transmises par elles. La lutte contre ce parasite n'est pas facile et se doit aussi de passer par l'éviction des sites à forte intensité en tiques et

des moments de la journée ou de l'année les plus propices aux morsures. Pour cela, une connaissance de la réaction d'*Ixodes ricinus* à son environnement est primordiale.

## IV) Influence des paramètres environnementaux sur les tiques *Ixodes ricinus*

La densité de tiques présentes en un endroit à un temps précis dépend de la capacité de survie des individus, mais aussi de leur activité et de leur développement (Lindgren et al., 2006). Ces caractéristiques sont dépendantes de facteurs biotiques intrinsèques (par exemple le nombre d'œufs pondus) et extrinsèques (par exemple la quantité d'hôtes et leur comportement) ainsi que de facteurs abiotiques tels que la température et l'humidité (Kurtenbach et al., 2006). Les changements climatiques ont une forte influence sur la répartition des tiques, les soumettant à des conditions de température et d'humidité différentes, modifiant selon la région leur survie et leur activité (Gray et al., 2009).

### 1. Rythme saisonnier d'*Ixodes ricinus*

#### a- Pics d'activité saisonniers

L'activité des tiques *Ixodes ricinus* suit un cycle annuel en fonction des saisons. L'activité s'étend du printemps à l'automne dans les régions tempérées d'Europe. Plus précisément, la période d'activité des nymphes et des adultes se déroule généralement de mars à octobre - novembre en Allemagne et en France (Dautel et al., 2008; Gray et al., 2009), et est plus courte pour les larves avec une activation plus tardive et une activité quasiment exclusivement estivale (Gray et al., 2009).

Durant cette période, l'activité sera variable selon la saison. En France comme en Allemagne ou en Suisse, *Ixodes ricinus* présente classiquement deux pics d'activité annuels, au printemps et en automne, pour les nymphes et les adultes, et un à deux pics centrés sur l'été pour les larves. Le pic printanier est concomitant pour les nymphes et les adultes, mais les adultes présentent un pic d'automne plus précoce de 4 à 6 semaines que les nymphes. Le pic de printemps est plus important que celui d'automne dans nos régions (Gray, J.S., 1984).

En ce qui concerne les nymphes, les pics de printemps et d'automne proviennent de deux populations différentes. En effet, une étude menée par Perret et al (2004) montre

qu'en terrain entièrement fermé, composé de nymphes et d'adultes, les nymphes ne présentent qu'un pic d'activité au printemps, et aucune activité en automne. En parallèle, en terrain ouvert composé de larves, nymphes et adultes, les nymphes présentent une activité au printemps et en automne. Cela tend à prouver que les nymphes actives en automne sont entièrement issues de larves gorgées en fin de printemps de la même année. De même, une partie des adultes d'automne seraient issus de nymphes gorgées au printemps.

Comme les larves ont un début d'activité annuelle plus tardif que les nymphes, elles muent plus tard et la nymphe qui émerge en automne sera active plus tardivement que l'adulte émergeant d'une nymphe de printemps. Cela explique le décalage dans les deux pics d'automne observés par Gray.

Dans une étude menée par Gray (1984), l'activité des nymphes a été analysée via des collectes sur des moutons (cf. Figure 14) et à l'aide de draps passés sur la végétation (cf. Figure 13). Dans les deux cas, les pics d'activités saisonniers au printemps et en automne sont visibles, toutefois il existe une variation de l'intensité des pics en fonction des années et des terrains.

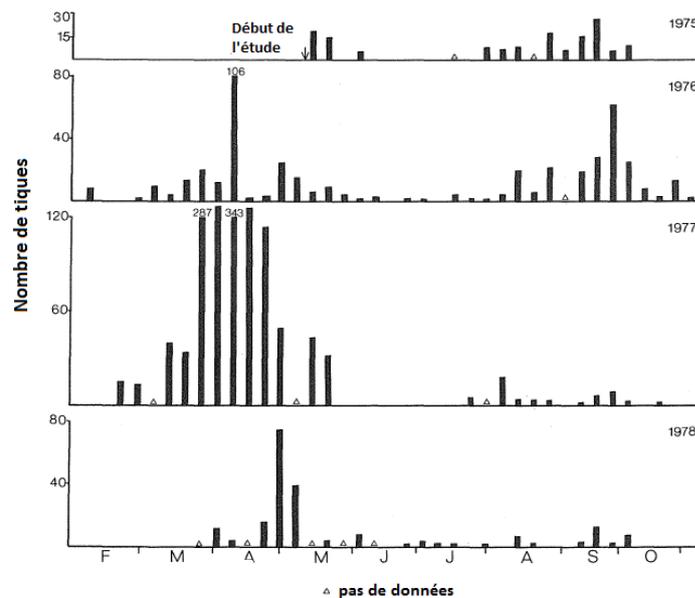


Figure 13 : Nombre de tiques collectées sur les draps en fonction du mois de l'année (D'après Gray, J.S., 1984)

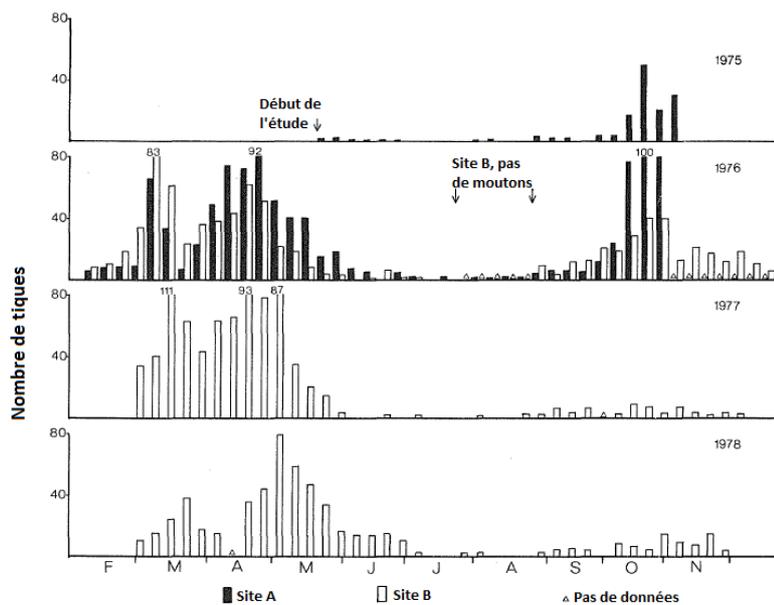


Figure 14 : moyenne du nombre de tiques collectées sur les moutons en fonction du mois de l'année (D'après Gray, J.S., 1984)

## b- Facteurs modifiant l'activité saisonnière

Les facteurs pouvant influencer la distribution annuelle de l'activité d'*Ixodes ricinus* sont nombreux, influençant la survie des tiques, leur vitesse de développement, ou leur activité. Ils agissent en modifiant la position et l'intensité des pics d'activité saisonniers.

D'abord, au sein d'une même zone, le microclimat, avec les variations de température et d'humidité peuvent modifier les pics d'une année à l'autre (Korenberg, 2000; Lindgren et al., 2006). Ainsi, de fortes températures en été permettent un développement rapide des tiques, notamment des larves, et une émergence de nymphes en grand nombre à l'automne. Ces mêmes tiques sortiront de leur seconde mue au printemps de l'année suivante, induisant un fort pic d'activité printanier (Gray et al., 2009). Au contraire, un été très sec provoquera la mort des larves gorgées et induira une diminution du pic automnal. Un printemps frais et tardif repoussera le premier pic d'activité, se rapprochant d'une distribution annuelle avec un unique pic en été.

Ensuite en fonction de la région et de son climat, la répartition annuelle de l'activité des adultes *Ixodes ricinus* peut fortement varier selon la période de l'année la plus favorable à leur activité. Ainsi, nous remarquons la présence d'un pic unique en hiver pour les régions chaudes comme en Algérie, de deux pics de même intensité dans les régions à hiver doux, de deux pics inégaux avec un pic de printemps prédominant pour les régions à climat continental tempéré comme en France ou en Russie de l'ouest, ou d'un seul pic en été pour les régions avec un hiver froid et un été doux (Korenberg, 2000) (cf. Figure 15).

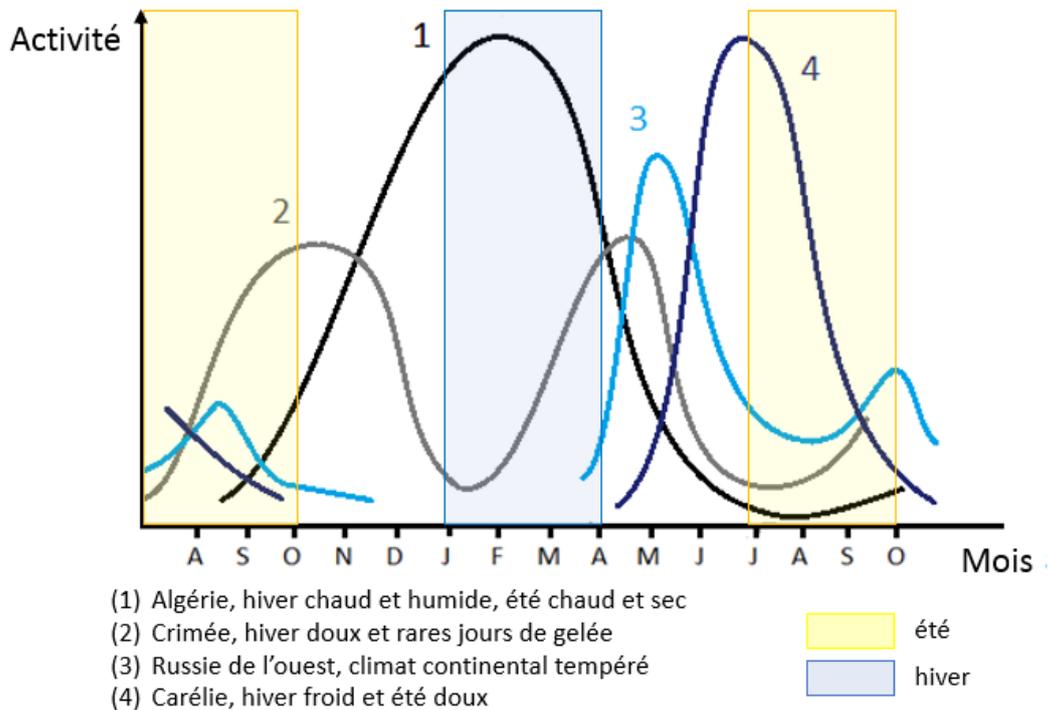


Figure 15 : Répartition de l'activité d'*Ixodes ricinus* adulte durant l'année selon la région (Babenko, 1958 dans Korenberg, 2000)

Pour résumer, en climat chaud, la distribution est unimodale avec un pic automne-hiver-printemps. Avec le rafraîchissement du climat, l'activité hivernale disparaît, laissant apparaître deux pics distincts au printemps et à l'automne, avec l'émergence progressive d'une activité en été. Lorsque le climat devient froid, les activités printanières et automnales tendent à disparaître au profit d'une estivale uniquement.

De plus, comme vu précédemment, les différents stades d'*ixodes ricinus* n'ont pas la même distribution d'activité annuelle. Selon la région, ces distributions vont aussi varier. Dans les régions avec un seul pic d'activité, les trois stades vont avoir une activité quasi-concomitante. Au contraire, dans les régions avec deux pics d'activité, les larves ont une activité plus restreinte dans le temps que les nymphes, celles-ci une activité plus restreinte que les adultes (Kurtenbach et al., 2006) (cf. Figure 16).

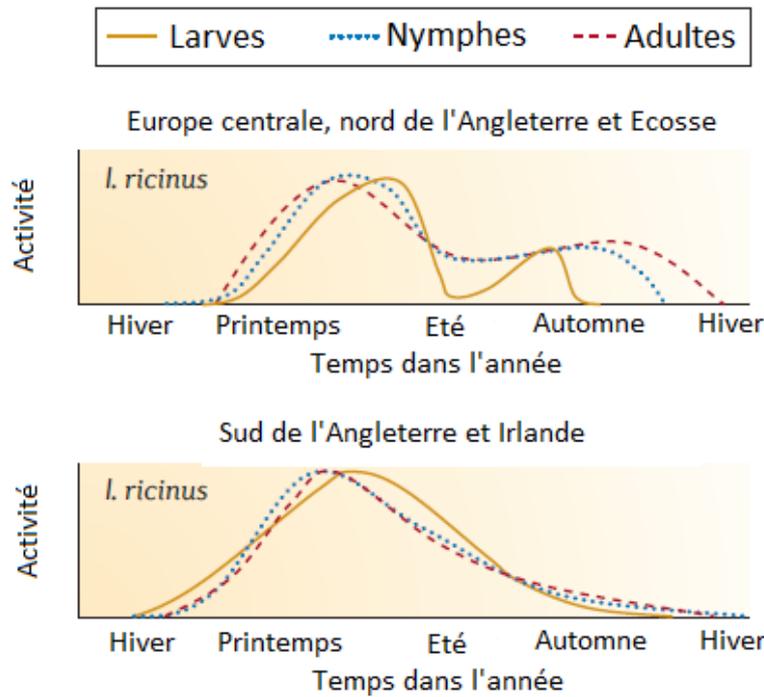


Figure 16 : Activité annuelle d'*Ixodes ricinus* selon la région (D'après Kurtenbach et al., 2006)

Enfin, la végétation a une influence sur l'activité en tempérant plus ou moins les aléas du climat. Plus la végétation protège le terrain, que ce soit de la chaleur, du froid ou du dessèchement, plus l'activité des tiques sera étendue dans l'année. Au contraire, sur un terrain exposé, les tiques ne seront actives qu'aux moments où les conditions météorologiques seront les plus propices à leur activité, à savoir mars-avril pour les nymphes et les adultes, et mai-juin pour les larves (Korenberg, 2000) (cf. Figure 17).

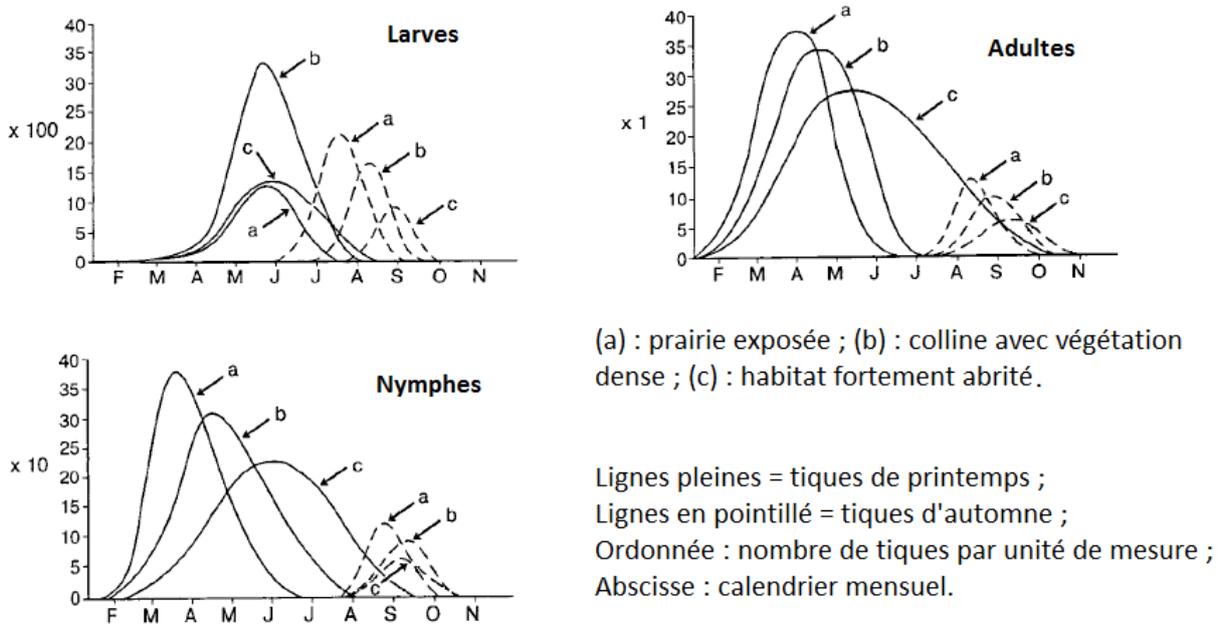


Figure 17 : Activité d'*Ixodes ricinus* selon la végétation du milieu en climat tempéré (D'après Korenberg, 2000)

Le rythme saisonnier d'*Ixodes ricinus* dépend ainsi de trois phénomènes majeurs : la survie, le développement et l'activité de la tique. Nous allons désormais étudier l'effet de la température et de l'humidité sur ces trois phénomènes séparément.

## 2. Influence de la température et de l'humidité sur la survie de la tique

Un des facteurs principaux régissant la survie des tiques est la quantité de réserves graisseuses. Une tique qui ne s'est pas encore gorgée dans un certain stade vit avec les réserves qu'elle possède du stade précédent. La consommation des réserves est immuable et débute dès que la tique a entamé sa mue. La tique meurt dès lors qu'elle a épuisé ses réserves. Ainsi, il serait possible de définir l'âge physiologique d'une tique, correspondant au temps depuis lequel la tique est dans le même stade, par le degré d'épuisement de ses réserves. En prenant en compte les temps de quiescence ou de diapause, une tique adulte peut survivre jusqu'à 31 mois sans se nourrir, une nymphe vit jusqu'à 13 mois et une larve 15 mois (MacLeod, 1935). Dès la levée de la diapause, la consommation des réserves est beaucoup plus rapide.

Chez les adultes *Ixodes ricinus*, le temps entre l'activation et l'épuisement des réserves est inférieur à 54 jours en moyenne (Lees and Milne, 1951). Ce chiffre dépend du moment d'activation de la tique : une tique activée plus tardivement dans l'année a consommé plus de réserves pendant sa quiescence ou sa diapause et a donc une survie plus courte, dont la durée peut-être jusqu'à divisée par quatre pour une tique adulte activée en juillet par rapport à une tique née au même moment mais s'étant activée en début de printemps (Korenberg, 2000). Une fois activée, la durée de survie d'une tique dépend des conditions environnementales, principalement de la température et de l'humidité.

### a- Profil général de la survie en fonction de la température et de l'humidité

La survie des tiques est étroitement liée à leur capacité à rester hydratées dans une atmosphère dessiccative. Lorsque l'air est saturé en eau, les tiques ne perdent pas d'eau. En revanche, dans une atmosphère sub-saturée, les tiques se déshydratent. Quand elles ne sont pas à l'affût sur la végétation, les tiques ont besoin, dans la litière au sol, d'une humidité relative au moins égale à 80% pour survivre (Gray, 1991). Pour lutter contre la dessiccation, elles réabsorbent activement de l'eau lorsqu'elles sont au sol, grâce à des tissus spécialisés situés au niveau de l'hypostome (Gern et al., 2008). Le mécanisme est différent entre les larves et les nymphes ou les adultes, permettant une meilleure absorption de l'eau pour les nymphes et les adultes, d'où une meilleure résistance de ces stades à la dessiccation (MacLeod, 1935). De même, les adultes se déshydratent plus lentement que les nymphes, et sont donc plus résistantes que ces

dernières (Perret et al., 2004). Enfin, quel que soit le stade, les tiques gorgées sont plus sensibles à la dessiccation (Gray, J.S., 1984). La réabsorption active de l'eau ne s'effectue que si l'humidité relative au sol est supérieure à 92% (Lees, 1946), est coûteuse en énergie et épuise les réserves des tiques. Ainsi, lorsque l'humidité relative est basse, les tiques dépensent plus d'énergie pour se réhydrater, épuisant leurs réserves plus rapidement, diminuant la durée de leur survie (Gern et al., 2008).

L'humidité relative et la température sont étroitement liées pour la survie des tiques. Jusqu'à 30-35°C, la température a un effet sur la survie par l'intermédiaire du déficit de saturation, correspondant au pouvoir asséchant de l'atmosphère (Gern et al., 2008). Lorsque la température augmente, pour une humidité relative constante, le déficit de saturation augmente, diminuant la survie des tiques en les desséchant.

Ci-dessous est présentée la courbe de survie des tiques en fonction de la température et de l'humidité : les points représentent l'humidité relative minimale à une température donnée pour une survie de 15 jours d'au moins 1% de la population de tiques (cf. Figure 18). Cette étude a été réalisée en laboratoire, mais dans la nature, l'humidité prise en compte serait celle du milieu de vie principal d'*Ixodes ricinus*, à savoir dans la nature la litière au sol et non l'humidité de l'air, à laquelle ne sont soumises les tiques que lors de l'affût.

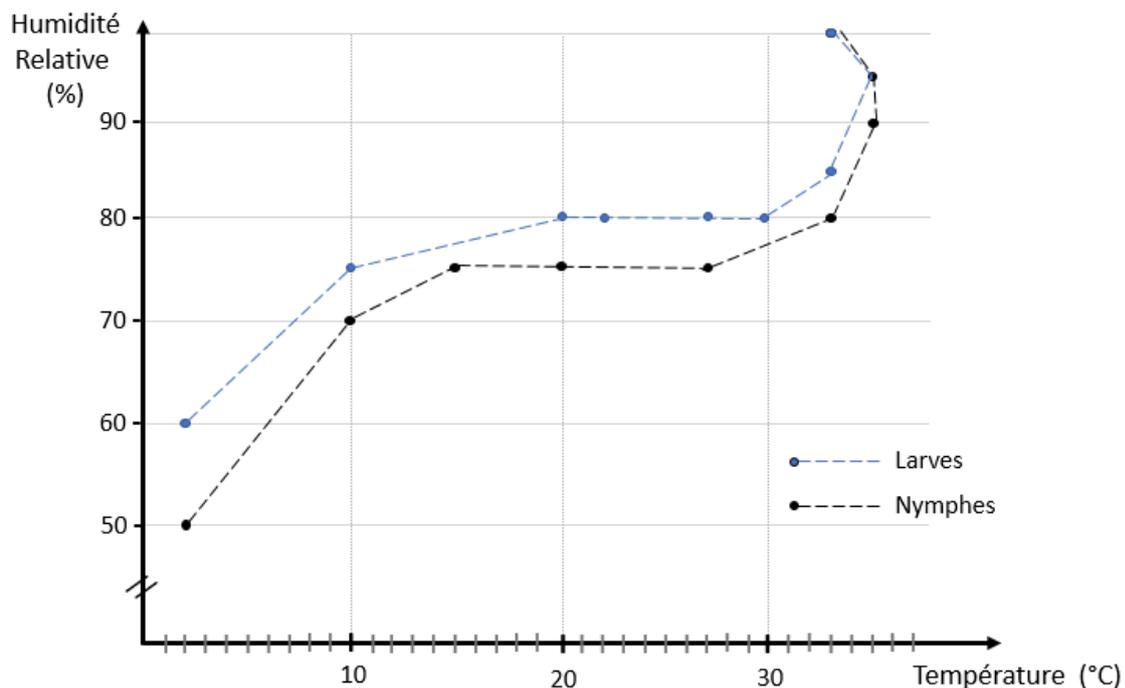


Figure 18 : Humidité relative minimale nécessaire pour une survie de 15 jours d'au moins 1% d'une population de tiques *Ixodes ricinus* en fonction de la température (D'après MacLeod, 1935).

Dès que la température est supérieure à 10°C, les tiques nécessitent une humidité relative supérieure à 75% pour survivre 15 jours. Une survie plus longue nécessiterait une humidité encore plus élevée. Ces données sont en accord avec Gray (Gray, 1991), qui détermine à 80% l'humidité relative minimale pour la survie d'*Ixodes ricinus*.

Une baisse de la température implique des conditions d'humidité moins étroites : à 5°C, une humidité relative de 60% est suffisante pour une survie de 1% des nymphes. Toutefois, des températures trop basses vont aussi avoir un effet néfaste sur la survie d'*Ixodes ricinus*, indépendamment de l'humidité.

Entre 10 et 30°C environ, l'humidité relative minimale nécessaire à la survie est stable, comprise entre 70 et 80%. En revanche, au-delà de 30°C, l'humidité relative nécessaire augmente très vite avec l'augmentation de la température, et la survie des tiques est rapidement compromise lors de températures élevées.

## b- Cas des températures élevées

Au-delà de 35°C, l'humidité a de moins en moins d'influence sur la survie des tiques. A 35°C, les nymphes survivent 3 à 4 jours à une humidité relative de 70%, et durablement à 90%. En revanche, à 37,5°C, elles survivent moins d'un jour à 70% d'humidité relative, et seulement 6 à 9 jours à 90%. Quelle que soit l'humidité, les nymphes sont tuées en une heure exposées à 45°C. Les larves sont moins résistantes à la chaleur que les nymphes et les adultes : elles ne survivent que 2 jours à 37,5°C et 90% d'humidité relative, et meurent en un jour à 40°C (MacLeod, 1935, étude en laboratoire).

Pour résumer, le déficit de saturation influence la survie des tiques différemment selon la température : jusqu'à 30°C environ, l'humidité relative va être le principal facteur limitant la survie. Au-delà de 30°C, l'effet léthal de la température intervient et une humidité relative élevée ne suffit plus à la survie des tiques. Le point de température léthal est estimé à 40°C.

## c- Cas des températures négatives

Durant l'hiver, les tiques *Ixodes ricinus* ont un taux de survie variable selon plusieurs paramètres, tels que la température minimale, la durée d'exposition au froid, le stade et son état de gorgement (Lindsay, 1995). Dans la nature, un sol recouvert de végétation permet d'adoucir les températures et d'augmenter le taux de survie. Une étude menée par Sonenshine (1991) établit un taux de survie hivernale des larves à 5% environ et des nymphes à 20%. Ces valeurs sont probablement largement sous-estimées pour les hivers actuels en France.

En laboratoire, *Ixodes ricinus* montre une bonne résistance aux températures basses, mais le froid a un effet cumulatif limitant dans le temps la survie des tiques. Ainsi, les nymphes et les adultes peuvent survivre plusieurs mois à -5°C, et jusqu'à 1 mois à -10°C tant qu'elles ne sont pas au contact direct de la glace (Dautel and Knülle, 1997; Fujimoto, 1994). Les adultes peuvent survivre 24h à des températures atteignant les -20°C. Les larves en revanche survivent difficilement à des températures inférieures à -7°C (Dautel and Knülle, 1997).

De même, les variations de température influent sur la survie des tiques. Dans une autre étude menée en laboratoire (Herrmann and Gern, 2013), les nymphes de printemps et celles d'automne réagissent différemment : ces dernières semblent avoir une meilleure résistance au froid avec 87% de survie pour les nymphes d'automne contre 10% pour les nymphes de printemps au bout de 4 jours à -10°C. Cette observation est aussi valable à des températures plus douces. La différence de résistance entre les deux populations de nymphes est due à des disparités concernant les réserves graisseuses entre les deux groupes. En effet, les tiques d'automne présentent des réserves deux fois supérieures à celles de printemps. Cela est dû à deux facteurs principaux : d'une part, les nymphes collectées au printemps ont déjà survécu à un hiver, leurs réserves graisseuses s'en retrouvant fortement réduites, tandis que les tiques d'automne sont issues du stade précédent s'étant nourri au printemps. D'autre part, lors de cette étude, les tiques de printemps ont été conservées à 4°C pendant 6 mois en attendant de collecter les nymphes d'automne. Bien que leur métabolisme soit fortement réduit à cette température, les nymphes de printemps ont continué à consommer leurs réserves graisseuses pendant cette période.

Pour résumer, *Ixodes ricinus* présente une bonne résistance au froid avec toutefois un effet cumulatif du froid qui limite leur survie dans le temps, et la quantité de réserves graisseuses favorise la résistance au froid.

\* \*  
\*

En conclusion, *Ixodes ricinus* présente une bonne résistance au froid mais est sensible à la chaleur et à la dessiccation. Pour survivre, une humidité relative minimale de 75 à 80% est nécessaire à des températures ambiantes classiques en Europe. La survie à faible température comme en atmosphère dessiccative nécessite une consommation des réserves graisseuses qui limite le temps de vie des tiques. Enfin, les larves sont plus sensibles aux températures extrêmes ainsi qu'à la dessiccation que les nymphes, elles-mêmes plus sensibles que les adultes.

### 3. Influence de la température et de l'humidité sur le développement de la tique

Les phases de développement, de l'élaboration des œufs à leur éclosion ainsi que les mues entre les différents stades nécessitent des conditions climatiques spécifiques afin de pouvoir se dérouler correctement.

Ainsi, les métamorphoses du stade larve à nymphe et de nymphe à adulte nécessitent une température minimale de 8°C. En deçà de cette température, les métamorphoses sont stoppées ou ne peuvent pas être commencées. L'éclosion des œufs nécessite quant à elle une température légèrement supérieure, établie entre 10 et 11°C

(Daniel, 1993). En Europe et notamment en France, ces gammes de températures peuvent être atteintes dès le printemps et jusqu'en automne, le développement des stades se déroule donc pendant cette période. Ainsi, un printemps précoce ou un automne tardif permettent de rallonger la durée pendant laquelle les métamorphoses sont possibles (Lindgren et al., 2006, pp. 15–18).

Une larve ou nymphe s'étant nourrie sur un hôte au printemps, mue en 1 à 3 mois, permettant au stade suivant d'être active dès le début de l'automne de la même année. Au contraire, une tique se nourrissant en fin d'année doit nécessairement passer par une période de quiescence pendant l'hiver afin de muer en début d'année suivante (Tälleklint, 1996). Les larves, bien que pouvant être activées dès le printemps, ont une activité très majoritairement entre mai et juillet, puisque leur diapause n'est levée qu'à partir de 21°C (Campbell, 1948, étude en laboratoire). Les larves qui se nourrissent en juillet - août ne donnent des nymphes actives qu'au printemps suivant (Gray, J.S., 1984). Quel que soit le stade, aucune mue n'est possible pendant l'hiver : une tique ayant entamé sa mue avant l'arrivée de l'hiver sans l'avoir achevée meurt pendant cette saison (Gray et al., 2009). Les œufs pondus en automne ne pourront éclore qu'au printemps de l'année suivante, dès lors que la température sera suffisamment élevée (Gardiner et al., 1981). Une tique adulte qui se nourrit en automne donnera ainsi vie à des larves actives en juillet-août de l'année suivante. En revanche, une tique adulte se nourrissant au printemps ne donnera une larve active qu'en mai de l'année suivante.

La température a aussi un effet sur la durée des phases de développement que sont la pré-oviposition, l'oviposition et les métamorphoses. La chaleur est accumulée dès lors que la température est supérieure à une température seuil (évaluée entre 5 et 8°C selon les auteurs), le temps de développement est donc égal au nombre de jours nécessaires pour accumuler suffisamment de chaleur. Ainsi, plus la température est élevée, plus le développement sera rapide (Gardiner et al., 1981). Des formules mathématiques (cf. Tableau I) déterminées à partir d'expériences sur le terrain sur *Ixodes ricinus* dans l'est de l'Europe permettent de prévoir la durée de développement en fonction de la température au sol :

Tableau I : courbes de développement d'*Ixodes ricinus* en fonction de la température et constantes associées (d'après Gardiner et al., 1981)

Constantes pour chaque courbe de développement			Courbes de développement		
Phase de développement	Période de gorgement	Constantes			
Pré-oviposition	Août	a = 143,9	b = -13,49	c = 0,364	$D(T) = a + bT + cT^2$
	Septembre	a = 133,9	b = -12,67	c = 0,336	
	Octobre	a = 104,6	b = -8,82	c = 0,210	
Oviposition	Printemps et Automne	a = 484,8	b = 0,904		$D(T) = \frac{a}{T^b}$
Développement de l'œuf	Printemps	a = -0,096	b = 0,120		$D(T) = \exp\left(\frac{1}{a + bT}\right)$
	Juillet	a = 0,126	b = 0,005		
	Août	a = 18746,4	b = 1,837		$D(T) = \frac{a}{T^b}$
	Septembre	a = -0,002	b = 0,079		
Octobre	a = -0,011	b = 0,083			
Métamorphose larve	Printemps	a = -0,164	b = 0,140		$D(T) = \exp\left(\frac{1}{a + b \log T}\right)$
Métamorphose nymphe	Printemps	a = -0,110	b = 0,120		

Les différentes formules des courbes de développement montrent qu'en plus de la température, le moment de l'année influence aussi le temps de développement. Cet effet a aussi été observé chez *Ixodes scapularis*, très proche d'*Ixodes ricinus*, étudiée par Ogden (Ogden et al., 2005) (cf. Figure 19) :

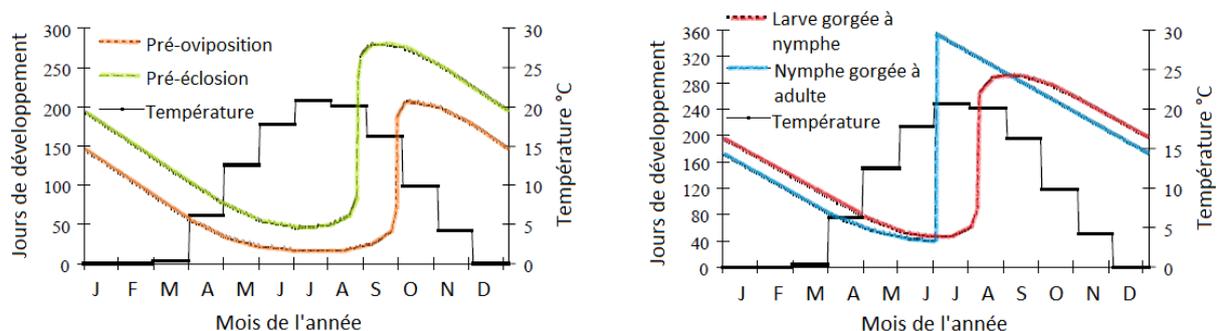


Figure 19 : Courbes de développement d'*Ixodes scapularis* en fonction du mois de l'année (d'après Ogden et al., 2005).

Il y a une réduction du temps de développement avec l'augmentation de la température de janvier à juillet, puis une très forte augmentation du temps de développement avec la baisse des températures et l'entrée en diapause, permettant d'éviter que les tiques arrivent en activité avec l'hiver.

Enfin, l'humidité a aussi une influence sur le développement des tiques : un déficit de saturation inférieur à 5mmHg (correspondant à une humidité relative de 70% à 20°C) est favorable au développement (Gern et al., 2008). Inversement, une année très sèche retardera l'apparition du stade suivant en limitant le développement et en tuant les tiques récemment gorgées, plus sensibles à la dessiccation (Gray, J.S., 1984).

En conclusion, le climat annuel peut modifier considérablement la répartition des tiques au sein des saisons : un printemps très favorable au développement des tiques suivi d'un été humide permettra aux tiques de muer rapidement et l'on observera un pic d'activité important de tiques en automne. Ces mêmes tiques permettront de créer un pic d'activité au printemps suivant. Au contraire, un été sec provoquera la mort des tiques en mue et l'on n'observera qu'un faible nombre de tiques nouvellement actives en automne.

## 4. Influence de la température et de l'humidité sur l'activité et l'affût de la tique

La température et l'humidité influencent également l'activité des tiques *Ixodes ricinus*, en agissant sur les périodes de mise à l'affût, de réhydratation au sol, ainsi que les entrées et sorties de diapause.

### a- Activité hivernale, quiescence et levée de quiescence

A basse température, les tiques ont un métabolisme ralenti qui ne leur permet pas d'être actives : elles sont dans un « coma » induit par le froid (Clark, 1995; Lindgren et al., 2006). L'entrée en activité est déterminée par la température atmosphérique.

La température minimale pour l'activité des tiques est évaluée à 4,5°C au sol environ pour retrouver des tiques sur les animaux (Gray, J.S., 1984). Pour des collectes au drap, la température maximale journalière doit être supérieure à 7°C pendant une semaine (Perret et al., 2000). D'autres études déterminent à 4-5°C la température minimale pour l'activité des nymphes et à 7°C pour les adultes (Balashov, 1972; Sonenshine, 1991). Ces différences observées selon les auteurs peuvent être dues à des populations de tiques adaptées à des climats variables.

La levée de la quiescence hivernale nécessite un certain temps pour que la totalité des tiques présentes dans le milieu soient actives. Pour *Ixodes persulcatus*, l'équivalent d'*Ixodes ricinus* en Asie, la durée d'activation moyenne d'une tique varie entre 45 et 86 jours (Korenberg et al., 1981; dans Korenberg, 2000), mais en 10 à 20 jours la moitié des larves et des nymphes sont déjà actives (médiane de la population). Au-delà, le temps d'activation pour les dernières tiques peut être beaucoup plus long. Pour une nymphe non gorgée, il peut s'écouler 80 jours entre le début des températures favorables et le moment où elle s'active. Les nymphes gorgées entrées en quiescence s'activent plus rapidement et entament leur mue. Les larves quant à elles s'activent par groupes et ceux-ci émergent séparément avec jusqu'à 2 semaines d'intervalle entre deux, puis les larves restent actives 5 jours environ. A la fin de l'été, toutes les tiques ont été activées.

Chez *Ixodes ricinus*, la période d'activation est plus longue qu'*Ixodes persulcatus* (Korenberg, 2000).

En automne, l'arrêt de l'activité est progressif avec l'arrivée de températures en dessous du seuil cité précédemment, ainsi qu'avec le raccourcissement des jours. Les tiques entrent alors en diapause comportementale, ou plus précisément en quiescence d'hiver. Pendant cette quiescence, la tique reste dans la litière ou s'enfonce dans le sol jusqu'à 7cm de profondeur (Herrmann and Gern, 2013).

La cessation d'activité en hiver n'est pas constamment observée. Lors de températures hivernales douces, des tiques *Ixodes ricinus* ont été trouvées en activité. Par exemple, en 2006 en Allemagne, un hiver doux (+4,6°C par rapport à la moyenne des années précédentes) a suivi un automne doux (+3°C), permettant de détecter des adultes et des nymphes à l'affût durant tout l'hiver. Dans l'étude menée sur un milieu semi-naturel (en forêt, milieu fermé avec nombre de tiques connues) (Dautel et al., 2008), ont été trouvées en activité en automne entre 3,8 et 9,8% des nymphes de la population totale, et jusqu'à 21% des adultes ; puis en hiver jusqu'à 6,9% des nymphes et 9,6% des adultes (cf. Figure 20). Chaque collecte a détecté des adultes à l'affût, et seules deux des 19 collectes durant l'hiver n'ont pas décelé de nymphes à l'affût.

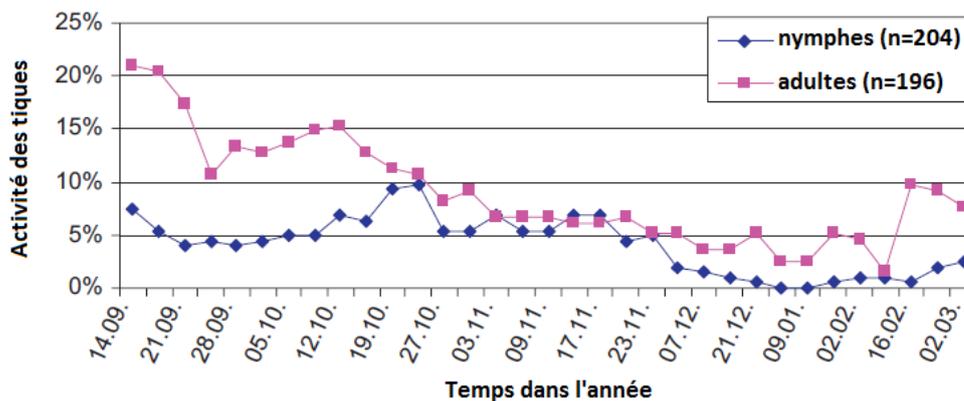


Figure 20 : Activité des tiques *Ixodes ricinus* en automne et hiver des années 2016-2017 dans une forêt de Berlin (D'après Dautel et al., 2008)

En parallèle, des collectes au drap effectuées dans la même forêt ont révélé des tiques actives à des températures moyennes de 7°C, avec des minimas à 0,6°C et 2,3°C. Ces observations conforteraient l'idée qu'au lieu d'être en diapause pendant l'hiver, les tiques seraient plutôt en quiescence, une inactivité due à de mauvaises conditions climatiques, avec la possibilité de reprendre une activité dès que les conditions sont favorables (Dautel et al., 2008). Cette activité hivernale fait perdre de l'énergie à la tique avec moins de probabilités de trouver un hôte. Ainsi, à l'arrivée du printemps, les tiques restées actives se trouvent avec une moins grande quantité de réserves et donc une moins bonne résistance. Toutefois, les effets à long terme d'une telle activité hivernale sont inconnus, que ce soit sur le pattern de saisonnalité d'*Ixodes ricinus* ou sur la transmission des maladies dont elle est vectrice (Gray et al., 2009).

Pour résumer, la température est le facteur principal régissant l'entrée en quiescence à la fin de l'automne, l'éventuelle activité hivernale, ainsi que la levée de quiescence au printemps.

## b- Effet direct de la température sur l'activité

L'étude des liens entre la température et l'activité d'*Ixodes ricinus* dépend du type de collecte effectué pour mesurer l'activité. Pour des collectes sur les animaux, la température retenue est la température maximale de la semaine, puisqu'il n'est pas possible de déterminer précisément le moment auquel la tique s'est attachée à son hôte. Pour des collectes au drap, la température retenue est celle au moment de la collecte. Sur une étude menée en Irlande (Gray, J.S., 1984), les collectes sur les moutons permettent d'établir une corrélation entre la température et l'activité des tiques : cette corrélation est positive quelle que soit la saison pour les adultes, et positive au printemps mais négative en automne pour les nymphes. En revanche, les collectes au drap dans des champs ne montrent qu'une faible corrélation entre l'activité et la température (cf. Tableau II).

Tableau II : Coefficients de corrélations entre le nombre de tiques à l'affût et la température selon la saison et le mode de collecte (D'après Gray, J.S., 1984)

Tiques comptées sur les moutons (seuil de 7°C en température moyenne journalière)			
Printemps (février – juin)			
	n	r	P
Nymphes	32	0,5363	< 0,01
Adultes	34	0,3532	< 0,05
Automne			
Nymphes	62	- 0,3889	< 0,01
Adultes	62	0,6102	< 0,001
Tiques comptées sur les draps (seuil 10°C)			
	n	r	P
Larves	37	- 0,0993	> 0,1
Nymphes de printemps	17	0,04834	< 0,05
Nymphes d'automne	38	- 0,2426	> 0,1

Gray estime dans cette même étude qu'une fois la température d'activation atteinte, l'effet des conditions météorologiques sur l'activité des tiques est faible. Les principaux facteurs provoquant les pics d'activités de printemps et d'automne sont les variations de la population annuelle et l'épuisement de la population. Autrement dit une fois activées au printemps, une grande partie de tiques se trouvent à l'affût au même moment, provoquant l'augmentation très rapide du nombre de tiques actives. En quelques semaines, ces tiques trouvent un hôte, ou meurent d'épuisement, provoquant une baisse importante de l'activité. Cela constitue le premier pic d'activité annuel.

Les tiques qui se sont nourries muent durant l'été, et émergent au moment de l'automne, créant un deuxième pic d'activité, auquel s'ajoutent les larves d'adultes ayant pondu au printemps ou en automne de l'année précédente. L'activité plus faible en été correspond aux nymphes et adultes qui se sont activées plus tardivement ou qui survivent plus longtemps, ainsi qu'aux larves. De plus les populations de printemps et d'automne réagissent différemment aux variations de température. C'est pourquoi, pour étudier précisément les effets de la température sur l'activité des tiques, il convient d'étudier les saisons séparément et n'observer qu'une seule population de tiques.

Si la levée de quiescence est entre 5 et 7°C selon les auteurs, le maximum d'activité d'*Ixodes ricinus* se situe entre 15 et 27°C pour les larves, 10 et 22°C pour les nymphes, et 18 et 25°C pour les adultes (Daniel and Dusabek, 1994), pour une température de confort optimale estimée en laboratoire entre 14 et 17°C pour les nymphes et entre 16 et 21°C pour les larves. A haute température, *Ixodes ricinus* devient comateuse à 49°C, et meurt à 51°C. En cas de coma, une baisse de la température permet à la tique de retrouver une activité normale (MacLeod, 1935). Cependant, l'hypothèse de l'existence de températures seuil pour prédire l'activité des tiques présente des limites et s'avère peu opérationnel : les réactions des tiques à la température sont variables selon les populations et les régions (Gilbert et al., 2014) et évoluent au fil du temps sur un faible nombre de générations (Tomkins et al., 2011). Dans une étude menée en laboratoire (Tomkins et al., 2014), des tiques *Ixodes ricinus* issues de plusieurs pays sont placées à des températures fixes, et l'on mesure le nombre de tiques à l'affût (cf. Figure 21).

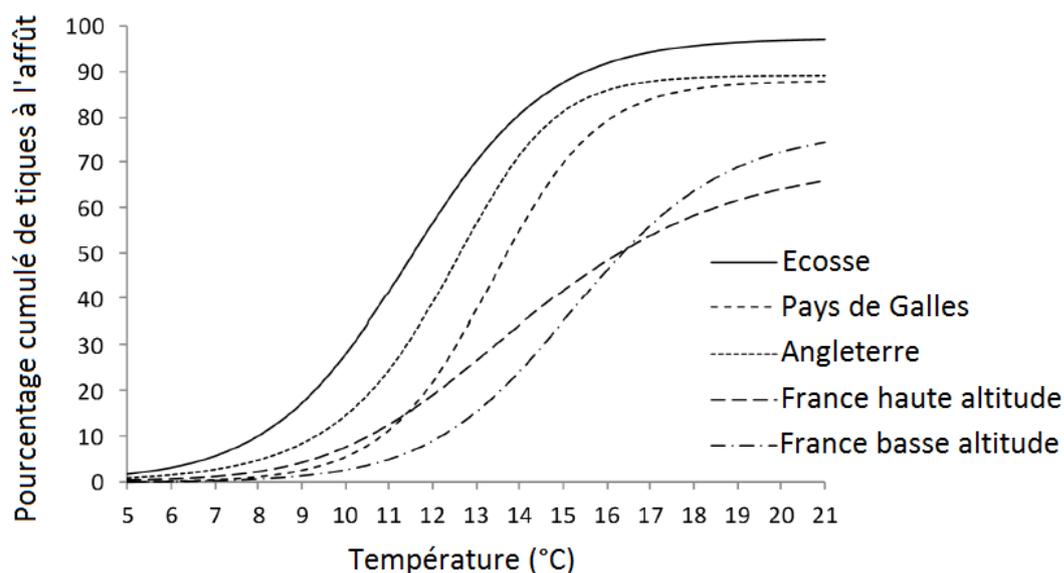


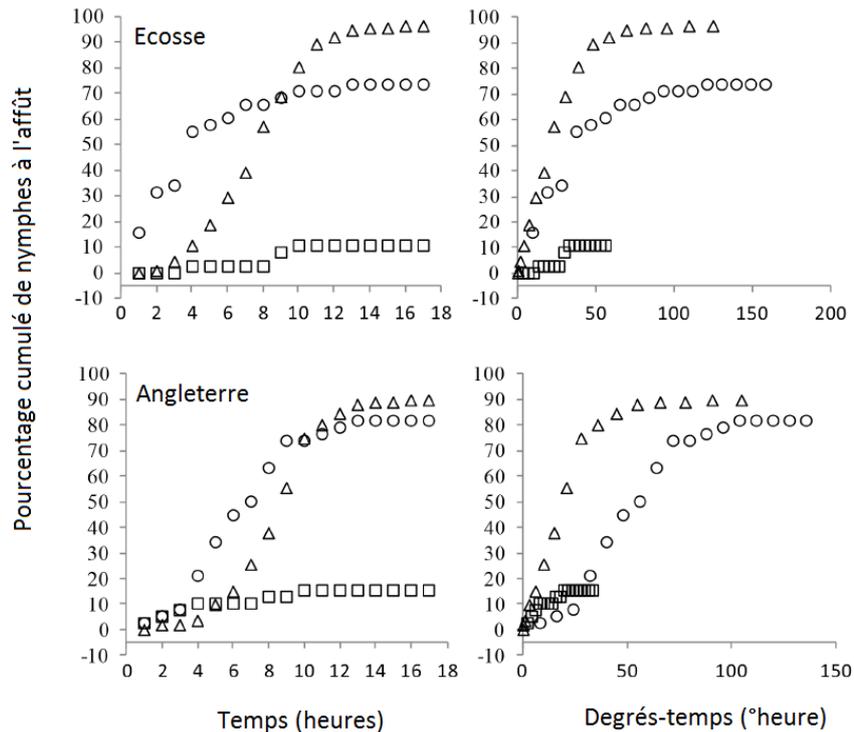
Figure 21 : Pourcentage cumulé de tiques à l'affût en fonction de la température et selon l'origine géographique des tiques (D'après Tomkins et al., 2014)

Avec l'augmentation de la température, et jusqu'à une température maximale variable selon l'origine des tiques, l'activité d'*Ixodes ricinus* augmente. Les tiques des climats plus froids commencent à quêter à des températures plus basses. Au-delà de 15-

16°C pour les pays du Royaume Uni et d'environ 20°C pour la France, la température n'a plus d'effet sur le nombre de tiques à l'affût.

La réaction des tiques à la température n'est pas immédiate. Dans l'étude menée par Tomkins est expliquée l'hypothèse du temps de métabolisme : lorsque la température dépasse une température seuil d'activation du métabolisme appelée  $T_{\text{métab}}$ , les tiques accumulent de la température au fil du temps (cf. Figure 22). Des études en Ecosse (MacLeod, 1935), en Suisse (Gern et al., 2008) et dans le nord de l'Italie (Tagliapietra et al., 2011) montrent que les tiques nécessitent, pour s'activer, que la moyenne des maximas de température sur une semaine soit supérieure à 7-8°C. Cela laisse à penser qu'il y a une influence du temps et notamment la nécessité d'une durée pendant laquelle la tique est soumise à une certaine température pour s'activer.

Pour cette étude, des tiques sont placées dans des tubes à des températures variables. Initialement placées à 1°C pour favoriser leur quiescence, un premier lot est placé à 15°C constant, un autre à 9°C constant, et un troisième lot à 5°C puis soumis à une augmentation de 1°C toutes les heures.  $T_{\text{métab}}$  est préalablement évaluée à 5,7°C pour les tiques d'Ecosse, 7°C pour l'Angleterre, et 9,3°C pour la France. Dans l'étude, les tiques de France, qui réagissent moins fortement à une augmentation de température, sont exclues. Le temps de métabolisme est mesuré en degré-heure, correspondant à la somme horaire des degrés au-delà de  $T_{\text{metab}}$ .



△ augmentation de la température de 1°C par heure à partir de 5°C  
 ○ température constante à 15°C      □ température constante à 9°C

Figure 22 : Activité des nymphes *Ixodes ricinus* issues de différents pays, soumises à une température variable en fonction du temps et degrés-temps correspondant (Tomkins et al., 2014)

Si l'hypothèse de degré-temps était vraie, les courbes 'degré-temps' seraient superposées. Ce n'est pas le cas, le temps semble avoir moins d'importance que prévu. Toutefois, l'étude permet d'observer que le temps influe tout de même sur l'affût des tiques, puisqu'à une température constante de 15°C, les tiques mettent plus d'une heure à commencer à être actives, et le maximum de tiques actives n'est atteint qu'au bout de 8 à 10 heures. De plus, les tiques semblent agir différemment selon la température à laquelle elles étaient soumises préalablement, avec une réaction plus rapide lors d'augmentation de la température, comme si elles anticipaient que la température continuerait d'augmenter. Cette observation avait déjà été effectuée lors des travaux de MacLeod (1935).

Pour résumer, à partir de la température d'activation et jusqu'à une température maximale variable selon la population d'*Ixodes ricinus* étudiée, l'activité des tiques est étroitement liée à la température. Au printemps ainsi qu'en automne pour les adultes, une augmentation de la température provoque, avec un délai de réponse des tiques compris entre 1h et 10h, une augmentation de la mise à l'affût.

### c- Effet de l'humidité sur l'activité d'*Ixodes ricinus*

Lorsqu'elles sont à l'affût, les tiques sont particulièrement sensibles à la dessiccation. Les larves sont plus sensibles que les nymphes, elles-mêmes plus sensibles que les adultes, dont le ratio surface/volume inférieur leur permet de perdre moins d'eau (Daniel, 1993; Perret et al., 2004). Ainsi, dans les zones où la dessiccation est importante comme les zones ouvertes, les périodes d'activités sont réduites à quelques semaines. Au contraire, dans les régions densément boisées retenant l'humidité, les périodes d'activité durent plusieurs mois (Gray, 1991).

L'humidité relative de l'air est étroitement liée à la température. En effet, plus que l'humidité relative, ce qui influe sur l'activité des tiques est le déficit de saturation, déterminant le pouvoir desséchant de l'air, et défini par la formule :

$$Ds = Psat(T) - \frac{HR \times Psat(T)}{100}$$

Avec DS = déficit de saturation en mmHg, Psat(T) = pression de vapeur saturante de l'eau à la température T en mmHg, et HR = humidité relative en %

La durée d'affût est inversement proportionnelle au déficit de saturation. Pendant leur quête, les tiques perdent de l'eau, qu'elles récupèrent en redescendant régulièrement dans la litière où elles réabsorbent activement la vapeur d'eau depuis l'atmosphère. Lors de forts déficits de saturation, elles épuisent leurs réserves en déplacements et réhydratation, abaissant leur taux de survie (Gern et al., 2008). Sur une année, les importants déficits de saturation seront responsables de la baisse d'activité des tiques, adultes comme nymphes, comme le montre une étude sur le terrain menée par Perret et al. (2004) (cf. Figure 23) :

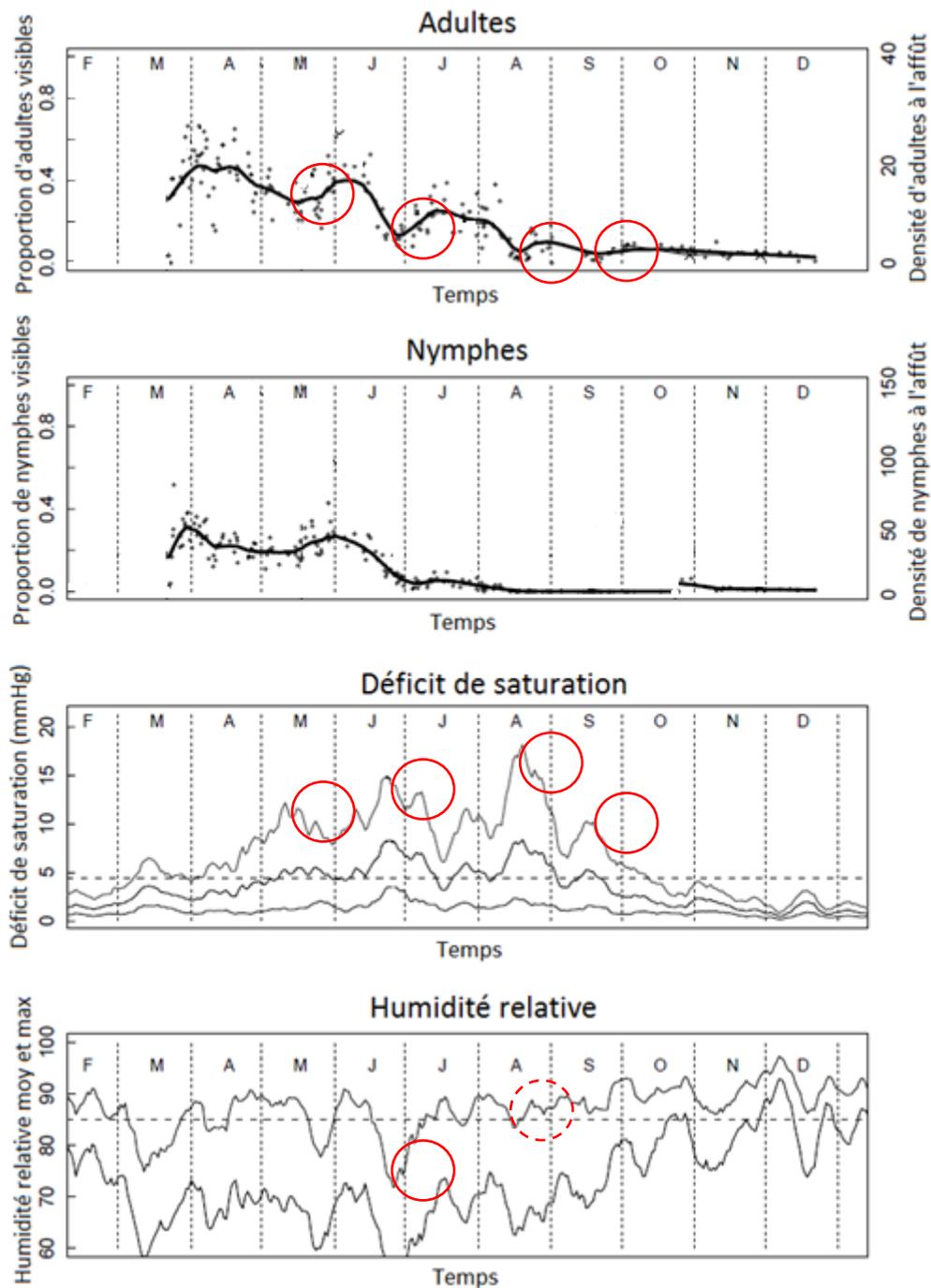


Figure 23 : Correspondance entre l'activité des tiques *Ixodes ricinus* et l'humidité relative, et entre l'activité et le déficit de saturation sur une année (D'après Perret et al., 2004)

Quatre grandes périodes de baisse d'activité sont observables : en mars, fin juin, en août et en septembre. Toutes ces périodes sont corrélées à une augmentation du déficit de saturation. L'humidité relative semble être responsable de ce fort déficit de saturation pour l'évènement de juin, et probablement en partie responsable de celui d'août. Ainsi, des périodes de sécheresse importantes pendant plusieurs jours provoquent une baisse significative de la quantité de tiques à l'affût. Le déficit de saturation peut être dû à deux évènements : soit une baisse de l'humidité relative, souvent pendant la nuit, au moment où l'humidité relative est normalement forte ; soit

une augmentation de la chaleur provoquant un dessèchement important, souvent en journée.

Toutefois, si le déficit de saturation semble intervenir dans l'arrêt de la mise à l'affût pour une réhydratation au sol, son rôle dans l'initiation de l'activité n'est pas démontré. En effet, une autre étude (Perret, 2003) place des nymphes dans diverses conditions de déficit de saturation (9,3mmHg pour 25°C et 65% d'humidité relative ; 3,5 mmHg pour 25°C et 85% ; et 1,9 mmHg pour 15°C et 85% d'humidité relative). En absence d'eau (humidité relative à 0%), les tiques ne se mettent pas en quiescence mais se déplacent, comme à la recherche d'un endroit plus humide. En atmosphère non saturée en eau, l'affût est très majoritairement interrompu pour la réhydratation en quiescence. En revanche, la quiescence n'est interrompue pour une mise à l'affût que dans 20% des cas, et la durée de la quiescence n'a pas de lien avec le déficit de saturation de l'air. La mise à l'affût ne semble donc pas liée à l'importance du déficit de saturation en eau de l'air.

Enfin, en conditions de sécheresse, les tiques se placent à l'affût plus bas dans la végétation, là où l'humidité est supérieure. Elles entrent ainsi en contact avec d'autres types d'hôtes que sont les petits mammifères. L'humidité aurait donc une conséquence sur les types d'hôtes que parasite *Ixodes ricinus* (Randolph and Storey, 1999).

Pour résumer, l'humidité relative a un effet sur l'activité via le déficit de saturation qu'elle engendre. Son influence est limitée à l'arrêt de l'affût par nécessité pour les tiques de se réhydrater. Une diminution observée du nombre de tiques à l'affût due à l'humidité relative est en réalité un raccourcissement des phases de quête de ces dernières, associé à la mort des tiques subissant une trop forte dessiccation.

#### d- Activité journalière des tiques et conditions climatiques

Peu d'auteurs ont étudié les relations entre l'activité journalière d'*Ixodes ricinus* et la température ou l'humidité. Les principales études sur l'activité journalière de ce parasite sont liées à l'effet de la lumière sur l'activité.

Toutefois, une étude menée par Lees et Milne (1951) détermine grossièrement le profil de distribution de l'activité d'*Ixodes ricinus* au cours d'une journée (cf. Figure 24).

Une faible corrélation semble apparaître entre l'activité et la température, avec une décroissance de la population à l'affût, qui suit, avec un décalage de quelques heures, la baisse de la température.

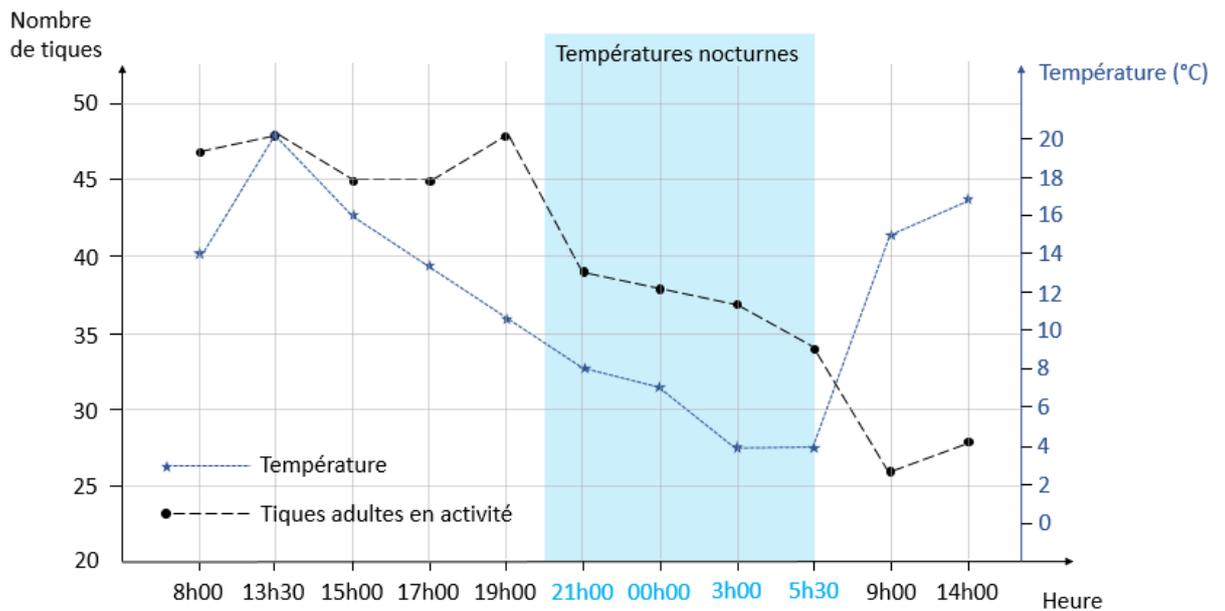


Figure 24 : Rythme d'activité journalière des adultes *Ixodes ricinus* à l'affût (D'après Lees and Milne, 1951)

En conclusion, l'activité des tiques est fortement influencée par le climat. Les saisons sont responsables de l'apparition de pics d'activités, au printemps et en automne sous nos latitudes ; et sur une année, deux populations de tiques, les tiques de printemps et d'automne, sont observables et réagissent différemment aux conditions météorologiques. La température influence l'entrée en quiescence en début d'hiver, la possible activité hivernale, ainsi que la levée de quiescence au printemps. Pour les populations d'*Ixodes ricinus* en France, l'activité débute dès que la température maximale journalière dépasse 7 à 10°C. Entre 10 et 20°C, la température aura un effet positif sur l'activité des tiques de printemps, et variable pour les tiques d'automne. Au-delà de 20°C, la température n'a plus d'effet direct sur l'activité. Jusqu'à 35°C, les fluctuations de l'activité sont dues au déficit de saturation, dépendant à la fois de la température et de l'humidité relative. Enfin, au-delà de 35°C, la température agit de nouveau sur l'activité de par son effet létal sur *Ixodes ricinus*.

### e- Modèles de prédiction de l'activité d'*Ixodes ricinus* en fonction des conditions météorologiques

Plusieurs modèles prédisant l'activité d'*Ixodes ricinus* en fonction des conditions environnementales existent ou sont en projet. Prenons l'exemple de FleaTickRisk, une application développée en collaboration avec Merial, qui établit des cartes de prédiction du risque de morsure par *Ixodes ricinus*, mais aussi par *Dermacentor reticulatus*, *Rhipicephalus sanguineus* et *Ctenocephalides felis*, en fonction de la température et de l'humidité dans une grande partie de l'Europe (Beugnet et al., 2009).

Les données météorologiques sont établies dans toute l'Europe par zones de 700 km<sup>2</sup> environ et prennent en compte la végétation et le taux d'urbanisation de la zone.

Les données retenues sont la température et l'humidité relative moyenne d'une semaine pour prédire l'activité de la semaine qui suivra.

A partir de données d'experts (FAO, 1984; Gray et al., 2009; Pérez-Eid, 2007), un tableau indiquant l'intensité de l'activité des tiques, sur une échelle de 0 à 100, en fonction de la température et de l'humidité est établi (cf. Tableau III). Ce tableau prend en compte l'affût à une température et une humidité données, mais aussi l'influence des paramètres météorologiques sur des critères biologiques tels que le développement et la survie, qui agiront indirectement sur le nombre de tiques à l'affût en modifiant la population totale.

Tableau III : Pourcentage d'activité d'*Ixodes ricinus* en fonction de la température et de l'humidité relative moyenne sur 7 jours (D'après Beugnet et al., 2009; à partir des travaux de FAO, 1984; Gray et al., 2009; Pérez-Eid, 2007).

Température	< 5°C	5-10°C	10-15°C	15-20°C	20-25°C	25-30°C	30-35°C	>35°C
Humidité relative								
< 40%	0	0	0	0	0	0	0	0
40-50%	0	0	0	0	0	0	0	0
50-60%	0	0	10	20	10	0	0	0
60-70%	0	10	30	40	40	10	0	0
70-80%	0	40	80	80	60	20	0	0
80-90%	0	60	100	100	70	50	0	0
> 90%	0	80	100	100	80	50	0	0

Ces données sont ensuite conjuguées aux variables météorologiques pour créer des cartes hebdomadaires de prédiction du risque de morsure, intimement lié à l'activité de la tique, qui sont mises en ligne chaque semaine pour le public.

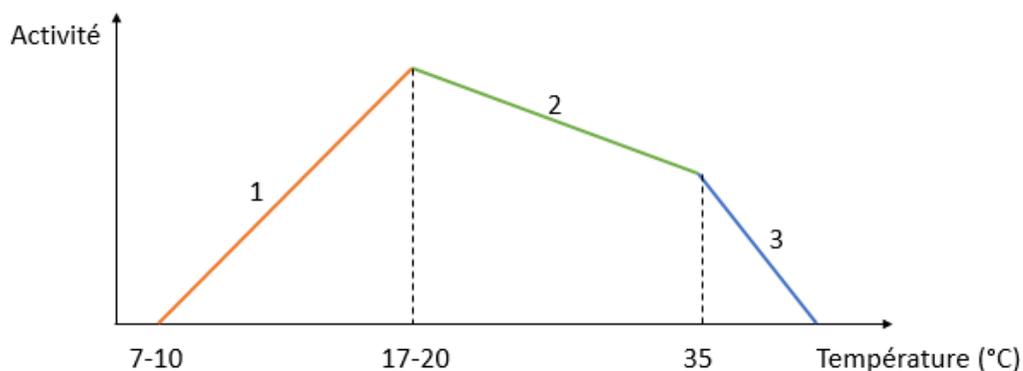
Bien que très pratique, ce modèle présente plusieurs limites. La première est que le modèle se base sur des dires d'experts et non sur des observations de terrain. De plus, les données météorologiques retenues sont des données moyennes de la semaine précédant la semaine concernée. Cela ne permet qu'une approximation grossière de l'activité d'*Ixodes ricinus* compte tenu du fait que, comme décrit précédemment avec les travaux de Tomkins et al. (2014), les tiques *Ixodes ricinus* réagissent en 1 à 8 heures à un changement de température. Ainsi, la température 7 jours précédents n'a que très peu d'effet sur l'activité des tiques. L'effet existe surtout de par l'influence de la température et de l'humidité sur le développement et la survie, mais l'activité est liée à des variations beaucoup plus restreintes dans le temps. L'approximation de l'activité ne sera correcte que si les conditions météorologiques sont semblables entre les deux semaines. Enfin, l'activité d'*Ixodes ricinus* est dépendante de la saison, avec une réaction à la température différente pour les populations de printemps et d'automne, notamment les nymphes (Gray, J.S., 1984), il serait donc nécessaire d'établir des tableaux de données différents selon la période de l'année.

Même si les données ne sont pas parfaitement précises, l'essentiel est de donner une approximation de l'intensité du risque de morsure (risque important, modéré ou négligeable), et les informations possédées sont suffisantes pour créer un outil d'indication intéressant pour la population peu consciente des risques. Posséder des données plus précises sur l'activité d'*Ixodes ricinus* en fonction de la température et de l'humidité, notamment sur les variations journalières d'activité pourrait être intéressant pour affiner ces modèles et prédire le risque de morsure.

## 5. Bilan des études bibliographiques sur l'activité d'*Ixodes ricinus* et courbe hypothétique d'activité

Notre étude bibliographique nous permet d'établir une courbe hypothétique d'activité en fonction de la température et de l'humidité.

A température constante, l'activité devrait augmenter avec l'augmentation de l'humidité relative. Pour la température, l'activité d'*Ixodes ricinus* devrait être comme suit (cf. Figure 25) :



Partie 1 : influence majoritaire de la température

Partie 2 : influence de la température en lien étroit avec l'humidité

Partie 3 : influence délétère de la température

Figure 25 : hypothèse de l'activité d'*Ixodes ricinus* en fonction de la température

Pour une température comprise entre 7°C et 17 à 20°C (correspondant à la partie 1, représentée en orange sur le graphique), l'activité d'*Ixodes ricinus* est majoritairement influencée par la température. Tant que l'humidité relative reste supérieure à 70%, nous supposons que seule la température influence l'activité. La courbe est croissante au printemps. Si l'humidité relative est inférieure à 70%, l'activité n'est pas connue.

Pour une température supérieure à 17-20°C, mais inférieure à 35°C (correspondant à la partie 2, représentée en vert sur le graphique), l'activité d'*Ixodes ricinus* est liée à la température et à l'humidité via le déficit de saturation. Avec l'augmentation de la température à une humidité constante, il y a une augmentation du déficit de saturation, et donc une baisse de l'activité.

Au-delà de 35°C (correspondant à la partie 3, en bleu sur le graphique), la température, indépendamment de l'humidité, a une influence létale sur *Ixodes ricinus*, provoquant une baisse très importante de l'activité.

Les températures indiquées pour les seuils sont variables selon les auteurs et les populations de tiques, et seront à redéterminer pour notre étude. La température correspondant au changement de la partie 1 à la partie 2 correspond à la température d'activité maximale d'*Ixodes ricinus*, et est en théorie comprise entre 17°C et 20°C.

Cette courbe hypothétique sera la base de réflexion pour l'analyse des collectes effectuées sur le terrain.

\*       \*  
\*  
\*

Les données possédées sur les variations de la survie, du développement ou de l'activité d'*Ixodes ricinus* sont obtenues par différents moyens : les études en laboratoire, plus coûteuses mais avec des paramètres plus faciles à manipuler, et les études sur le terrain, où les conditions de travail sont moins précises mais les résultats plus proches de la réalité. Nous allons à présent détailler les différentes méthodes de collecte et leur intérêt dans l'étude d'*Ixodes ricinus*.

## V) Méthodes de collecte d'*Ixodes ricinus* sur le terrain

Il existe différentes méthodes de collecte des tiques sur le terrain. Se basant sur la biologie et l'écologie des parasites, ces méthodes permettent de capturer des tiques à différents stades et différents états (à l'affût, en déplacement ou au repos) et sont adaptés à des types d'études diverses : étude de la biologie, du comportement, ou des maladies portées par ces vecteurs.

Selon le type de tique, la collecte sera orientée différemment : les tiques endophiles sont prélevées directement sur les hôtes, ou recherchées dans les terriers ou les nids ; les tiques exophiles telles qu'*Ixodes ricinus* peuvent être collectées sur les hôtes, ou sur la végétation (Pérez-Eid, 2007, pp. 17–21).

## 1. Collecte directe : à vue

Il s'agit de repérer à l'œil nu les tiques à l'affût d'un hôte sur la végétation (cf. Figure 26). En France, cette collecte est possible pour *Ixodes ricinus* mais aussi pour les deux espèces du genre *Dermacentor*, ainsi que le genre *Haemaphysalis*. Les tiques sont récupérées à l'aide d'une pince directement sur la végétation.



Figure 26 : Femelle *Ixodes ricinus* à l'affût (Magalie René Martellet, INRA)

Ce type de collecte est aussi possible pour des espèces endophiles telles que *Rhipicephalus sanguineus* que l'on peut observer dans l'environnement à proximité du lieu de vie de leur hôte, par exemple sur les murs d'une habitation dans laquelle vit un chien fortement parasité.

Il s'agit une méthode qui permet d'observer les individus à l'affût et éventuellement de les récupérer. Cependant, elle est difficile à mettre en œuvre car les tiques sont de petite taille et ne sont pas toujours faciles à repérer. De plus, cette technique ne permet pas la capture d'un grand nombre d'individus. Pour collecter un plus grand nombre de tiques, il existe des méthodes faisant appel à des dispositifs particuliers.

## 2. Collecte au filet fauchoir

Pratique utilisée pour la collecte des insectes, elle peut aussi servir pour les tiques exophiles. Un filet d'un minimum de 80 cm de diamètre et 60 cm de profondeur balaye le terrain en arc de cercle devant l'opérateur, recouvrant la végétation. Au passage du filet, les insectes et arthropodes sont capturés, et parmi eux, les tiques à l'affût. Cette méthode n'est possible que dans les zones ouvertes telles que les champs, et donc peu adaptée à l'étude d'*Ixodes ricinus*, bien plus présente dans les forêts.

### 3. Collecte au drap ou technique du drap

Une pièce de tissu carré de dimensions variable, fréquemment 1 m sur 1 m, attachée par un bâton à la manière d'un harnais est tirée par un opérateur sur une distance déterminée, souvent 10 m pour une surface d'étude de 100 m<sup>2</sup> avec un drap de 1 m<sup>2</sup> (cf. Figure 27). Les espaces de collecte délimités sont appelés transects. A la fin du transect, les tiques présentes sur le drap sont comptées ou récupérées. Le drap est choisi de couleur claire afin de visualiser facilement les tiques, et d'une texture facilitant leur accroche.



Figure 27 : Illustration de la technique du drap

Le drap agit comme un leurre mécanique qui mime le passage d'un hôte, jouant sur la réponse des tiques à l'affût. Cette méthode permet de quantifier la densité de tiques actives par unité de temps et de surface. Elle permet l'étude de grandes surfaces à prix réduit, ainsi que celle de zones étroites ou peu ouvertes telles que les forêts. Si besoin, la taille du drap et la longueur des transects sont diminués pour un meilleur accès aux transects. Toutefois, la technique du drap n'est pas utilisable lors de pluie, de forte rosée ou de vent.

Comme la collecte au filet fauchoir ou la collecte à vue, cette méthode donne uniquement une idée du nombre de tiques en activité, et non de la densité de tiques présentes sur le terrain ou de la population totale.

La collecte au drap est particulièrement adaptée à l'étude d'*Ixodes ricinus* qui est à l'affût des hôtes en haut de la végétation et s'accroche facilement au drap. Les adultes, les nymphes mais aussi les larves à l'affût sont capturés par ce dispositif. Une étude menée entre 1990 et 2000 sur *Ixodes scapularis*, une espèce très proche d'*Ixodes ricinus*, a montré que la proportion de la population au sol échantillonnée par le drap lors d'un passage unique est d'environ 6%, cette valeur est sensiblement la même quelle que soit le stade (Daniels et al., 2000). Cependant elle varie en fonction de la nature du sol : la

collecte est moins efficace sur une végétation haute ou en présence de plantes épineuses, à cause d'un contact réduit entre le drap et la végétation. Sur feuilles mortes, le taux d'échantillonnage serait en moyenne de 4% et peut aller jusqu'à 60%. Au contraire, sur herbe, le taux d'échantillonnage est bien plus bas, d'environ 0,2% (Kautzmann, 2018). De plus, sur une végétation moyennement haute, la proportion échantillonnée est plus faible pour les larves, souvent présentes plus bas dans la végétation (Gray, 1985).

## 4. Utilisation d'un leurre olfactif

De nombreux types de pièges ont été décrits, mais le fonctionnement est toujours le même : une boîte contient un dispositif émettant du CO<sub>2</sub> simulant l'odeur d'un hôte, attirant les insectes dont les tiques. Cela nécessite un matériel relativement coûteux, et une main d'œuvre pour l'installation de la boîte et pour les relevés réguliers des tiques capturées. Son intérêt principal est dans les milieux artificiels tels que les poulaillers et les chenils, mais le dispositif peut aussi être utilisé en milieu naturel (Pérez-Eid, 2007, pp. 19–20). Dans le cas de l'étude d'*Ixodes ricinus*, ces leurres sont actifs pendant 7 jours, et dans un rayon de 3,5 m pour les adultes, 1m pour les nymphes (Gray, 1985), et se limitent aux tiques à l'affût.

## 5. Collecte sur hôtes

Dans le cas des tiques endophiles, il s'agit du moyen le plus facile de collecter les tiques. Dans le cas des tiques exophiles, bien que la phase sur l'hôte soit courte, cette méthode peut aussi être utilisée. Ainsi, *Ixodes ricinus* peut être étudiée sur la faune sauvage, mais aussi collectée sur le bétail, notamment les bovins et les ovins. Chez les ovins, *Ixodes ricinus* se localise au niveau des pattes et de la tête, les adultes ayant une préférence pour l'encolure et les oreilles (Ogden et al., 1998). Chez les bovins, les tiques se trouvent en majorité au niveau des plis axillaires et inguinaux, sur la mamelle, l'encolure et le fanon (L'Hostis et al., 1994).

Cette méthode de collecte permet de récupérer un grand nombre de tiques sur les animaux fortement infestés, et est surtout utile pour l'étude des maladies transmises par les tiques. Elle ne permet pas de déterminer une densité de tiques par unité de surface puisque l'origine des tiques ne peut pas être déterminée. De même, elle ne peut pas être associée à une étude sur des variations climatiques à petite échelle de temps puisque le moment où la tique s'est attachée à son hôte n'est pas connu.

Nous voyons donc qu'il existe plusieurs méthodes de collecte, adaptées à différents types d'études et à différentes tiques. Il existe d'autres techniques que celles énoncées précédemment (collecte en marchant, sur animaux morts...) mais moins adaptées à l'analyse d'*Ixodes ricinus*. Dans le cas de notre travail, l'étude des variations de la proportion de tiques à l'affût en fonction des données météorologiques nécessite

des collectes nombreuses et régulières, sur un terrain où la population totale de tiques est supposée constante. De plus, *Ixodes ricinus* est une tique exophile et dont l'habitat principal est la forêt. La méthode de collecte la plus adaptée est donc celle de la collecte au drap.

\*           \*

\*

Les données de la littérature à propos d'*Ixodes ricinus* sont nombreuses. Sa morphologie nous permettra de la reconnaître facilement sur le terrain et de la différencier des autres tiques présentes dans le même milieu. Son écologie nous aide à déterminer quelles sont les zones préférentielles pour l'étude de ce parasite, et sa biologie de prédire son comportement. Les études concernant les effets des conditions météorologiques sur *Ixodes ricinus* sont nombreuses mais surtout orientées sur les variations annuelles du climat, ou sur le développement et la survie de la tique. Très peu de données mettent en avant les variations journalières de température ou d'humidité en relation avec l'activité du parasite. C'est ce que nous allons tenter de déterminer dans notre prochaine partie.

# Partie 2 : Etude expérimentale

Ce travail de thèse a pour objectif d'apporter des connaissances sur l'activité des tiques *Ixodes ricinus* en fonction de la variation au cours d'une journée des paramètres environnementaux que sont la température et l'humidité.

Au contraire des nombreuses études menées sur l'activité annuelle des tiques, notre travail se libère des contraintes de saison pour ne se focaliser que sur l'effet direct de la température et de l'humidité.

Nos objectifs sont donc :

- De déterminer quelle est la relation entre le nombre de tiques à l'affût et la température instantanée à 2 mètres au sein d'une même saison sur des variations intra- et inter-journalières ;
- De la même manière, déterminer la relation entre le nombre de tiques en activité et l'humidité relative à 2 mètres ;
- De déterminer si possible l'activité des tiques en fonction des paramètres température et humidité relative de façon couplée et d'établir un modèle tridimensionnel de l'activité des tiques en fonction à la fois de la température et de l'humidité relative.

Pour cela, nous avons effectué des collectes de tiques sur deux terrains (notés terrain 1 et 2) à différents jours et heures ainsi que des mesures de température et d'humidité relative sur les terrains.

## I) Matériel et méthode

### 1. Sites de collecte et variabilité des terrains

Les données collectées proviennent de 3 sites : un premier terrain sur lequel deux sites distincts sont décrits, et un second terrain avec un unique site.

Les sites sont sélectionnés de façon à avoir une végétation au sol relativement basse et uniforme, et des zones de collectes d'un minimum de dix fois 10 mètres de long par 1 mètre de large. Les sites sont dans des zones calmes, accessibles sans être exposées et à proximité de points d'eau, idéaux pour le passage d'animaux de la faune sauvage.

## a- Localisation des sites étudiés

- Terrain 1, site « DK »

Les données de 2016 proviennent du site appelé « Terrain 1 ». Il correspond à une forêt privée localisée dans l'ouest lyonnais. Les transects étudiés ont été définis dans le cadre de notre projet de thèse et utilisés uniquement dans cette étude. Ils seront nommés transects « DK » pour éviter toute ambiguïté avec d'autres transects provenant du même terrain. Les transects suivent un chemin praticable mais peu modifié par l'homme au sein de la forêt.

- Terrain 1, site « CC-EID »

Les données de 2015 proviennent de collectes effectuées par Julie Cat dans le cadre de sa thèse (CAT Julie, 2017). Les transects étudiés sont localisés dans la forêt du « terrain 1 » mais sont différents des transects « DK ». Ils sont répartis dans toute la forêt, certains à proximité de la route, d'autres très proches des transects « DK » (cf. Figure 28). La végétation reste semblable et les transects « CC-EID » ne sont éloignés des transects « DK » que d'une centaine de mètres. Bien que les collectes aient été effectuées par des manipulateurs différents lors des collectes de 2015 à 2018, le protocole est semblable et les collecteurs formés de la même manière.

L'appellation « terrain 1 » correspond au regroupement des données des transects « DK » et « CC-EID ».



Figure 28 : transects "DK" (bleu) et "CC-EID" (jaune) sur le terrain 1 (images obtenues avec Google Earth® )

Les transects marqués en jaune correspondent aux transects « CC-EID » et les transects bleus sont les « DK ».

- Terrain 2

Les données de 2017 et 2018 proviennent du site « Terrain 2 ». Il s'agit d'une autre forêt privée localisée dans l'ouest lyonnais, non loin du terrain 1. Les transects étudiés ont été définis dans le cadre de notre projet de thèse, conjointement avec la thèse de Louise Kautzmann et servent donc aux deux études (cf. Figure 29 a et b).



Figure 29 : position des dix transects sur le terrain 2 (images obtenues avec Google Earth©)

## b- Homogénéité des sites

Dans un souci d'uniformité, les terrains ainsi que les transects ont été étudiés afin de déterminer s'ils sont suffisamment homogènes pour permettre une analyse des données globale :

- Différences générales entre les deux terrains

Suite à des événements indépendants de notre volonté, il n'a plus été possible à partir de 2017 d'effectuer de collecte sur le terrain 1. Il a ainsi été nécessaire de trouver un autre terrain de collecte possédant les caractéristiques les plus semblables au premier. Voici un descriptif des principales caractéristiques des terrains (cf. Tableau IV) :

Tableau IV : Principales caractéristiques des deux terrains étudiés

Terrain	Terrain 1	Terrain 2
<b>Altitude</b>	323 m	291 m
<b>Sol</b>	Herbes, feuilles mortes, lierre, ronces, terre	Herbes, feuilles mortes, lierre, ronces
<b>Composition de la forêt</b>	Chênaie	Chêne très majoritaire, Charme, Houx
<b>Points d'eau</b>	Etang avec berge accessible	Mare, ruisseau, berges accessibles
<b>FAUNE SAUVAGE</b>	Oui	Oui

<b>ACTIVITE HUMAINE</b>	Principalement en bordure de route, peu fréquente	Peu fréquente, chiens
-------------------------	---	-----------------------

Les terrains sont séparés de moins de 3km, localisés en périphérie de la ville et soumis au même climat. L'altitude est très semblable et la faune et la flore similaires. La forêt semble avoir été à l'origine continue entre les deux terrains, désormais coupée par l'implantation de la ville. Des points d'eau sont accessibles pour la faune sauvage dans les deux cas (cf. Figure 30).



Figure 30 : Image satellite des sites de collectes (image obtenue à partir de GoogleEarth©)

- **Végétation des terrains**

Les transects des deux terrains ont été étudiés afin de déterminer la nature et la diversité de la végétation au sol (cf. Tableau V, Tableau VI et Tableau VII ; et Figure 31, 32 et 33).

Tableau V : Végétation des transects « CC-EID » sur le terrain 1, d'après L. Kautzmann

	<b>Type</b>	<b>Hauteur</b>	<b>Taux constant / Uniformité</b>
<b>T1</b>	Herbe	Haute	Oui
<b>T2</b>	Herbe + terre	Basse	Non
<b>T3</b>	Herbe	Basse	Oui
<b>T4</b>	Herbe + ronces	Haute	Non
<b>T5</b>	Lierre + terre	Basse	Non
<b>T6</b>	Herbe	Basse	Oui
<b>T7</b>	Lierre	Basse	Oui
<b>T8</b>	Herbe	Haute	Non
<b>T9</b>	Herbe + ronces	Haute	Non
<b>T10</b>	Lierre + feuilles mortes	Basse	Oui



Figure 31 a et b : Végétations du transect T4 "CC-EID" (gauche) et du transect T10 "CC-EID" (droite)

Ci-dessus sont présentées en exemple deux illustrations des transects « CC-EID », le transect T4 constitué par une végétation haute non uniforme d'herbe et de ronces. A l'opposé, le transect T10 est un mélange de lierre et de feuilles mortes répartis de façon uniforme et formant une végétation basse.

Tableau VI : Végétation des transects « DK » sur le terrain 1, d'après L. Kautzmann

	<b>Type</b>	<b>Hauteur</b>	<b>Taux constant / Uniformité</b>
<b>T1</b>	Herbe + ronces	Basse	Oui
<b>T2</b>	Lierre + terre	Basse	Oui
<b>T3</b>	Lierre + terre	Basse	Oui
<b>T4</b>	Lierre + feuilles mortes	Basse	Oui
<b>T5</b>	Lierre + terre	Basse	Oui
<b>T6</b>	Lierre + terre	Basse	Oui
<b>T7</b>	Arbustes + ronces	Basse	Non
<b>T8</b>	Herbe	Haute	Oui
<b>T9</b>	Herbe	Haute	Oui
<b>T10</b>	Herbe + ronces	Haute	Non



Figure 32 a et b : Végétations du transect T1 "DK" (gauche) et du transect T7 "DK" (droite)

Ci-dessus, deux images des transects « DK » : le transect T1 constitué d'herbe basse, et le transect T7 composé d'herbes et de ronces hautes réparties de manière non uniforme sur la bande.

Tableau VII : Végétation des transects sur le terrain 2, d'après L. Kautzmann

	<b>Type</b>	<b>Hauteur</b>	<b>Taux constant / Uniformité</b>
<b>T1</b>	Herbe + lierre	Basse	Oui
<b>T2</b>	Lierre + feuilles mortes	Basse	Oui
<b>T3</b>	Herbe + feuilles mortes	Basse	Oui
<b>T4</b>	Lierre + feuilles mortes	Basse	Oui
<b>T5</b>	Lierre + terre	Basse	Oui
<b>T6</b>	Herbe + ronces	Haute	Non
<b>T7</b>	Herbe	Basse	Oui
<b>T8</b>	Feuilles mortes	Basse	Oui
<b>T9</b>	Feuilles mortes + ronces	Basse	Oui
<b>T10</b>	Feuilles mortes + ronces	Basse	Oui



Figure 33 a et b : Végétations des transect T3 "Terrain 2" (gauche) et du transect T6 "Terrain 2" (droite)

Ci-dessus, deux illustrations de la végétation sur le terrain 2 : le transect T3, constitué d'une végétation basse uniforme de lierre et de feuilles mortes ; et le transect T6 constitué dans sa première partie d'herbe et dans sa deuxième partie de ronces.

Pour les deux terrains, la végétation varie aussi en fonction de la saison : les ronces et l'herbe sont moins présents en hiver tandis que les feuilles mortes sont très majoritaires en automne. De même, la hauteur de la végétation varie avec le climat et la saison.

Nous pouvons observer qu'une grande majorité des transects est au moins en partie recouverte d'herbe et que la plupart des transects sont uniformes et à végétation basse. De plus, les types de végétation sont divers, mais la présence et l'activité d'*Ixodes ricinus* a été démontrée sur tous ces types de végétation. Même dans les zones à ronces prédominantes (par exemple la deuxième partie de T6 sur le terrain 2) des tiques *Ixodes ricinus* ont été collectées.

- **Modifications d'ensoleillement**

Sur le terrain 2, positionnés en lisière de forêt, les transects 1, 3, 4, 6 et 7 sont partiellement ensoleillés en fonction du moment de la journée. Au cœur de la forêt, les transects 2, 5, 8, 9 et 10 sont constamment ombragés. Cela peut avoir un effet sur l'activité des tiques dans la mesure où à basse température, les transects ensoleillés seront plus réchauffés et permettront une augmentation de l'activité d'*Ixodes ricinus* ; tandis qu'à haute température, les zones ensoleillées vont avoir un effet dessiccateur plus important. Pour pallier cette variation, le nombre de tiques collectées est établi sur le total des 10 transects et la température moyenne au sein de la forêt celle retenue.

Ces caractéristiques nous laissent à penser que les deux terrains ainsi que les différents transects ne présentent que très peu de différences, et auront une population de tiques *Ixodes ricinus* assez proche avec une activité identique. Dans une première hypothèse, nous étudierons donc les données des deux terrains conjointement.

## 2. Protocole de collecte

Le protocole de collecte est établi de façon à permettre des collectes nombreuses à des intervalles de temps rapprochés, avec un suivi précis de la température et de l'humidité relative sur les sites.

### a- Utilisation de la technique du drap

La technique du drap a été décrite par Macleod (1932) et permet une collecte rapide et facile des tiques *Ixodes ricinus*.

Un drap blanc de 1 m x 1 m est passé sur le sol sur une longueur de 10 m par transect permettant de couvrir 10 m<sup>2</sup>. Une collecte correspond à la somme de dix transects, correspondant à une surface d'étude totale de 100 m<sup>2</sup>. Chaque transect est espacé d'au moins 5 m du suivant afin d'éviter au maximum le passage de tiques d'un transect à un autre, et ceux-ci sont marqués au départ et à la fin afin de conserver la même zone d'étude lors des collectes.

Le drap est tiré à une vitesse de 1,2 km/h soit 30 secondes par transect afin que les tiques à l'affût aient le temps de s'attacher au drap et ne soient pas décrochées avant les mesures ; cette vitesse réduite évite aussi au drap de se soulever en cas de sol hétérogène.

### b- Mesure des données météorologiques

La température et l'humidité relative de l'air sont mesurées en un point du terrain à l'aide de stations fixes installées dans les forêts à proximité des transects afin d'obtenir la température et l'humidité relative la plus précise possible. Les mesures sont effectuées toutes les heures.

### c- Méthode de collecte

- Passage unique

Un seul passage de drap par transect est effectué. Cette méthode a été choisie afin de ne pas abîmer le terrain ni de modifier le comportement des tiques. Toutefois, la méthode d'échantillonnage par comptage unique est souvent critiquée car elle repose sur l'hypothèse que le taux de détection des tiques en activité est constant, or cette hypothèse n'est pas prouvée. La variabilité de détection couplée à la variabilité naturelle d'abondance des tiques

sur le terrain provoquerait, en cas de comptage unique, une augmentation de la dispersion des données, notamment en cas de terrain hétérogène (Bord, 2014; Kautzmann, 2018). Dans sa thèse, Séverine Bord préconise des prélèvements successifs pour limiter ces variations. Toutefois, le comptage unique a tout de même été retenu pour plusieurs raisons :

- Le protocole nécessite un passage toutes les deux heures, jusqu'à cinq passages par jour et avec parfois des collectes tous les trois jours. Effectuer trois passages risquerait d'abîmer trop fortement le terrain et donc de modifier l'activité naturelle des tiques ;
- Pour limiter le problème de la variabilité du terrain, les données ont toutes été étudiées pour 100m<sup>2</sup>. Les deux terrains sont étudiés séparément. Pour chaque terrain, la seule variabilité restante est donc une modification du terrain avec le temps, qui sera limitée par des collectes effectuées toutes à la même saison (printemps – début été), ainsi qu'une comparaison des résultats obtenus entre les quatre années de collecte.

- **Fréquence des collectes**

Au cours d'une journée, 1 à 5 collectes sont effectuées avec un délai de 2h entre chaque collecte. Il s'agit d'un écart de temps retenu afin d'obtenir un nombre important de collectes dans une journée et donc un suivi plus précis des variations de température et d'humidité infra-journalières, tout en laissant du temps aux tiques capturées lors d'un passage de reprendre une activité normale avant le passage suivant.

Cependant, il est possible que des collectes aussi rapprochées provoquent une baisse iatrogène du nombre de tiques à l'affût. Énoncé par Perret et al. (2000), l'impact d'un échantillonnage intensif sur la population des tiques est peu connu. Lors de son étude, Perret conclut que, bien que difficile à déterminer, cet impact était négligeable.

Plus récemment, dans une étude non publiée menée en 2011 par Séverine Bord (2014), des tiques collectées le matin ont été marquées puis relâchées à midi. Des collectes effectuées l'après-midi ont permis de remarquer que l'intervalle de temps de 2h30 entre le lâché et le 1<sup>er</sup> échantillonnage était insuffisant pour permettre aux tiques marquées de reprendre la quête de l'hôte à l'affût. Dans notre étude, les tiques sont uniquement comptées et immédiatement relâchées : elles ne sont ni marquées, ni stockées. Toutefois, notre intervention provoque une rupture de leur cycle naturel et peut nécessiter une période plus longue que les 2h prévues pour la remise à l'affût.

En conséquent, les résultats, *a minima* de la deuxième collecte de la journée, pourraient être faussés. Pour les besoins de notre étude, la marge de 2h est conservée, mais les données des collectes totales et les données des premières mesures de la journée uniquement seront confrontées afin de déterminer s'il existe une différence significative.

Les jours de collectes sont espacés d'au moins deux jours et dans l'idéal d'au moins une semaine pour ne pas trop abîmer le terrain.

- Conditions de collecte

Les horaires de début et de fin de collecte sont déterminés en fonction des conditions climatiques : il n’y a pas de collecte en cas de pluie ou de terrain mouillé car cela modifie l’efficacité du drap, ni en cas de vent fort, ce dernier soulevant le drap. Les collectes sont effectuées lorsque la température est comprise entre 5°C et 30°C.

Les collectes sont effectuées au printemps et pendant la première moitié de l’été afin de limiter la variable « saison » sur l’activité des tiques. En effet, comme indiqué dans la partie 1- IV.1, en France, l’activité d’*Ixodes ricinus* suit une courbe avec deux pics d’activité, au printemps et à l’automne. Cependant, pour une même température pendant ces deux saisons, le nombre de tiques actives sera significativement différent. Cela s’explique notamment par l’épuisement des réserves des tiques pendant l’été, leur mort par dessiccation ou par la présence hypothétique de deux groupes de tiques, les tiques dites « tiques de printemps » et celles dites « d’automne », avec un nombre d’individus et une activité différente. Ainsi, afin d’éviter ce biais, les collectes sont toutes menées sur une même saison, donc au sein du même pic d’activité, à savoir au printemps.

#### d- Reconnaissance d’*Ixodes ricinus*

Les tiques sont manipulées avec précaution et replacées immédiatement après comptage sur le transect étudié afin de leur infliger un minimum de traumatisme.

La reconnaissance des tiques se fait sur le terrain à partir de multiples critères : le premier critère est basé sur le mode de vie d’*Ixodes ricinus*. Il s’agit de la tique la plus largement présente lors de l’utilisation de la technique du drap, parce qu’elle est exophile, présente en forêt, et qu’elle est à l’affût. La probabilité que les tiques capturées soient *Ixodes ricinus* est donc très forte.

En complément de cela s’associent des critères morphologiques permettant de différencier *Ixodes ricinus* d’autres tiques présentes susceptibles d’être attrapées sur le drap, et de distinguer les différents stades à l’œil nu (cf. Tableau VIII) :

Tableau VIII : Critères morphologiques de reconnaissance d’*Ixodes ricinus* sur le terrain

	<b>Larve</b>	<b>Nymphe</b>	<b>Adulte femelle</b>	<b>Adulte mâle</b>
<b>Taille</b>	< 1mm	1 à 2 mm	4mm non gorgée	Environ 4mm
<b>Couleur</b>	Claire	Noire	Noire avec abdomen rouge	Noire
<b>Nombre de pattes</b>	3 paires	4 paires	4 paires	4 paires

Parmi les autres tiques les plus communes en France, *Dermacentor reticulatus*, présente également en forêt, est très peu attrapée avec des collectes au drap, et est facilement reconnaissable de par sa taille supérieure à *Ixodes ricinus* (5mm) et par les motifs qui ornent son scutum. De plus les stades immatures sont endophiles et ne peuvent donc pas être attrapées par le drap. *Rhipicephalus sanguineus* est essentiellement endophile et vit dans

le biotope du chien et est donc très rarement retrouvée en forêt (Pérez-Eid, 2007). Enfin, *Ixodes hexagonus* est une tique parasitant les mammifères notamment les hérissons et les carnivores sauvages et pouvant se retrouver en forêt. Elle se distingue d'*Ixodes ricinus* par sa couleur claire même pour les stades nymphe et adulte. Les tiques du complexe *Ixodes ricinus*, notamment *Ixodes pacificus*, présente également en France surtout dans l'ouest, sont difficiles à différencier d'*Ixodes ricinus*. Ainsi, les tiques collectées et définies comme *Ixodes ricinus* (cf. Figures 34, 35 et 36) se rapporteront à toutes les tiques de ce complexe sans faire de distinction entre elles.



Figure 34 a et b : adulte femelle (gauche) et adulte mâle *Ixodes ricinus* (droite)

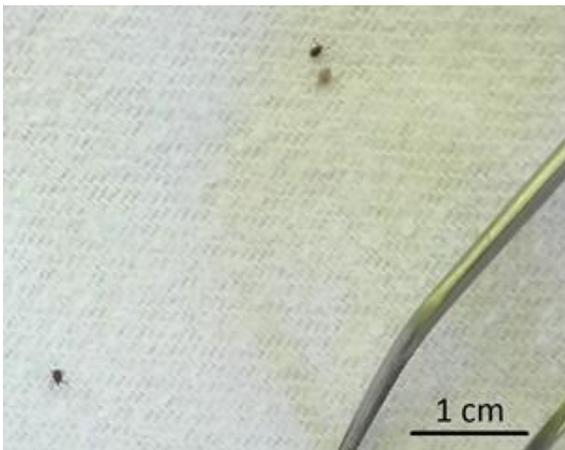


Figure 35 : nymphes *Ixodes ricinus*



Figure 36 a et b : larves *Ixodes ricinus*

Seuls les nymphes et les adultes sont comptés, les larves ne sont pas incluses dans l'étude car souvent regroupées et difficiles à distinguer et à compter à l'œil nu. Dans notre étude, seules les nymphes seront prises en compte car l'activité des nymphes et des adultes *Ixodes ricinus* est différente (Cf 1, IV.4), et le nombre d'adulte est trop faible pour obtenir des résultats significatifs s'ils sont étudiés séparément.

### 3. Données météorologiques

Les données météorologiques sont obtenues grâce à des stations météorologiques fixes installées dans les forêts étudiées. Ces stations fournissent la température et l'humidité relative de l'air à une hauteur d'environ 1m50 à raison d'une mesure par heure. Sur le terrain 2, la station est équipée en plus d'une sonde permettant d'obtenir la température au niveau de la litière sous les feuilles, température plus représentative des conditions de vie des tiques *Ixodes ricinus*. Les stations sont installées au cœur de la forêt à proximité des transects, et placées à l'abri du soleil et du vent afin d'obtenir des données les plus représentatives des conditions des collectes (cf. Figure 37).



Figure 37 : photographie de la station météorologique du terrain 2

Au cours de l'année 2017 est notée la « disparition » de la station météorologique du terrain 1. Cet événement s'ajoute à une impraticabilité croissante du terrain 1, et motive le changement de terrain. Toutefois, de nombreuses données météorologiques ont été perdues. Les données manquantes s'étalent sur plus d'un an, du 31/03/2016 au 15/08/2017. A la suite du changement de terrain, une nouvelle station météorologique est mise en place permettant à nouveau d'obtenir des données locales.

Afin de compléter les données manquantes, nous avons obtenu avec l'aide de Météo France les données de la station météorologique la plus proche, et effectué une modélisation afin de déterminer les températures du terrain 1. Les données de modélisation sont expliquées en annexe 2.

Dans la suite de l'étude, les données de température et d'humidité manquantes, concernant 10 collectes, sont donc remplacées par celles obtenues à l'aide de la modélisation et des données de Météo France.

## 4. Méthode d'analyse des résultats

Nous nous basons sur la courbe hypothétique décrite en partie 1. IV) 5. Pour chaque partie de courbe nous séparons les données selon la température de collecte, puis nous effectuerons une analyse de corrélation linéaire de l'activité en fonction de la température, de l'humidité ou du déficit de saturation. Dans une approche exploratoire, nous simplifierons l'analyse en considérant les points des collectes comme indépendants.

Dans un second temps, nous établirons un modèle tridimensionnel prenant en compte la température et l'humidité en relation avec l'activité d'*Ixodes ricinus*.

## II) Résultats

Notre analyse de résultats se fera en plusieurs parties :

Dans un premier temps, au vu du peu d'éléments de différence entre les deux terrains (voir partie 2, I.1), nous avons émis le postulat que les terrains sont semblables et que les données des deux terrains peuvent être analysées conjointement.

Puis, pour chaque terrain, nous analyserons l'effet de la température et de l'humidité séparément, et enfin nous effectuerons une observation des données dans un modèle tridimensionnel incluant l'activité d'*Ixodes ricinus*, la température et l'humidité.

### 1. Observation des résultats terrains 1 et 2 regroupés

En suivant notre hypothèse des terrains semblables, nous observons tout d'abord la répartition de l'activité en fonction de la température et de l'humidité en comprenant les données des deux terrains simultanément.

#### a- Représentations graphiques des résultats

Ci-dessous sont présentés les graphiques du nombre de tiques en fonction de la température et de l'humidité pour les deux terrains (cf. Figure 38 et Figure 39).

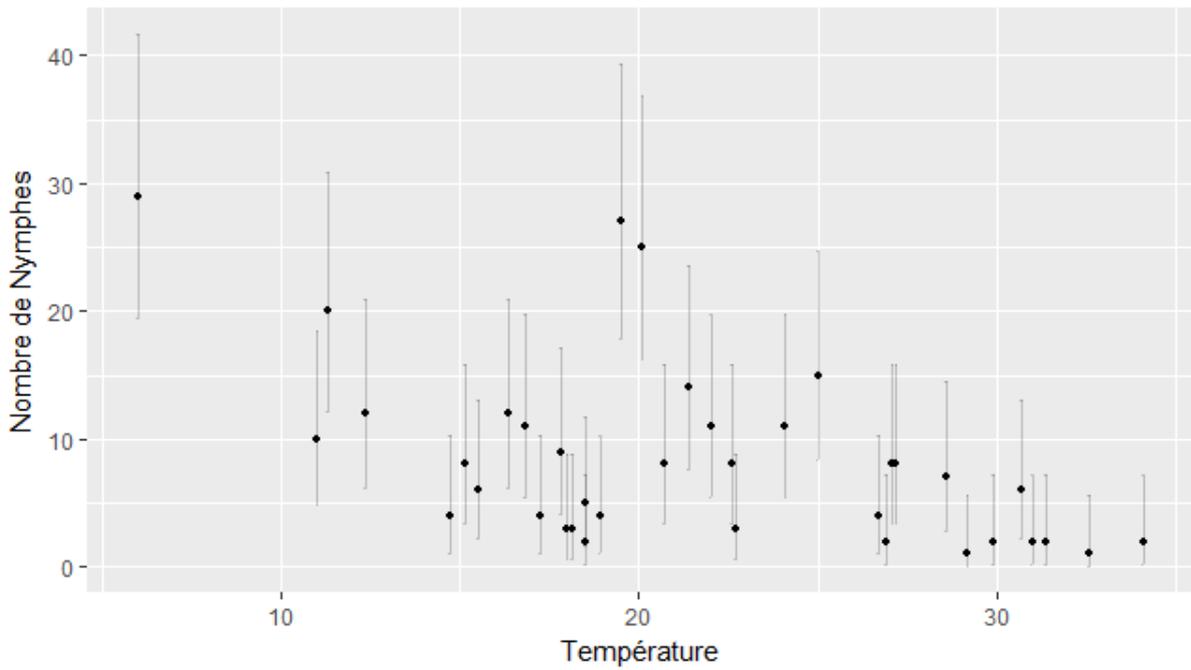


Figure 38 : nombre de nymphes en fonction de la température en C° sur le terrain 1

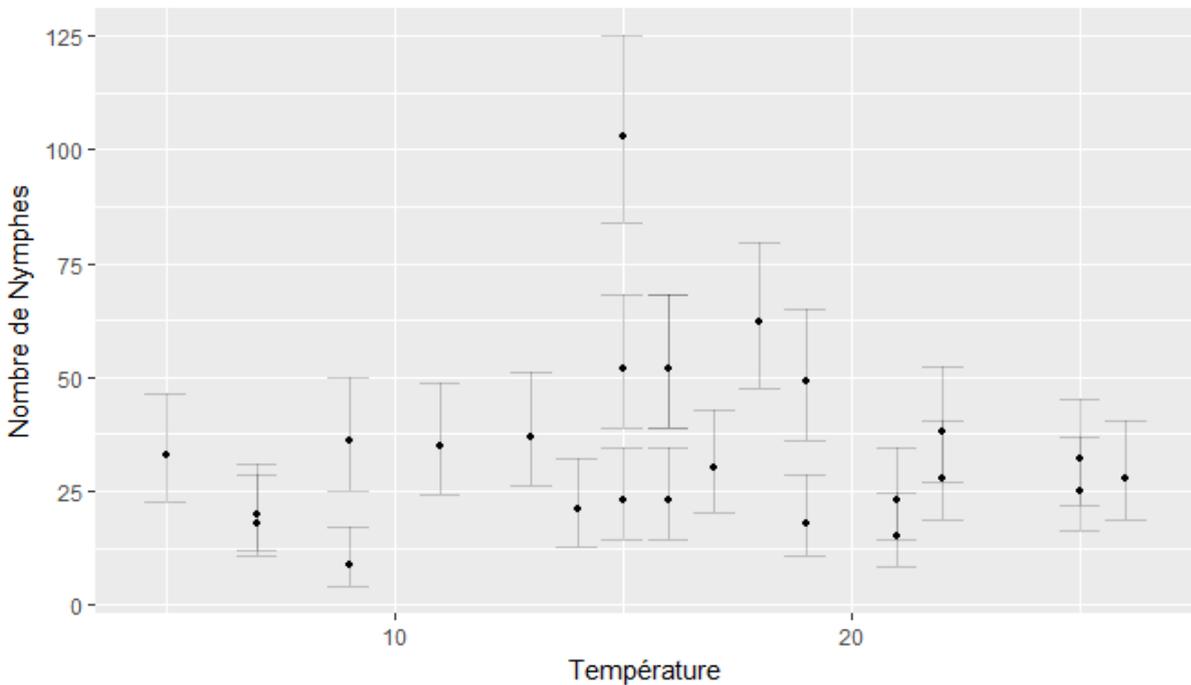


Figure 39 : nombre de nymphes en fonction de la température en °C sur le terrain 2

Il apparaît un écart relativement marqué entre le nombre de tiques observées sur le terrain 1 et le terrain 2. Pour une même température, il y a jusqu'à un rapport de 5 entre le nombre de tiques observées sur les deux terrains. Nous pouvons remarquer que pour les deux terrains, la gamme des températures observées est relativement semblable à l'exception des températures élevées (supérieures à 27°C).

Le constat est le même avec l'humidité relative : le nombre de tiques observées sur le terrain 2 est largement supérieur pour une même humidité. Notons que la gamme d'humidités relative étudiées est très semblable pour les deux terrains (cf. Figure 40 et Figure 41).

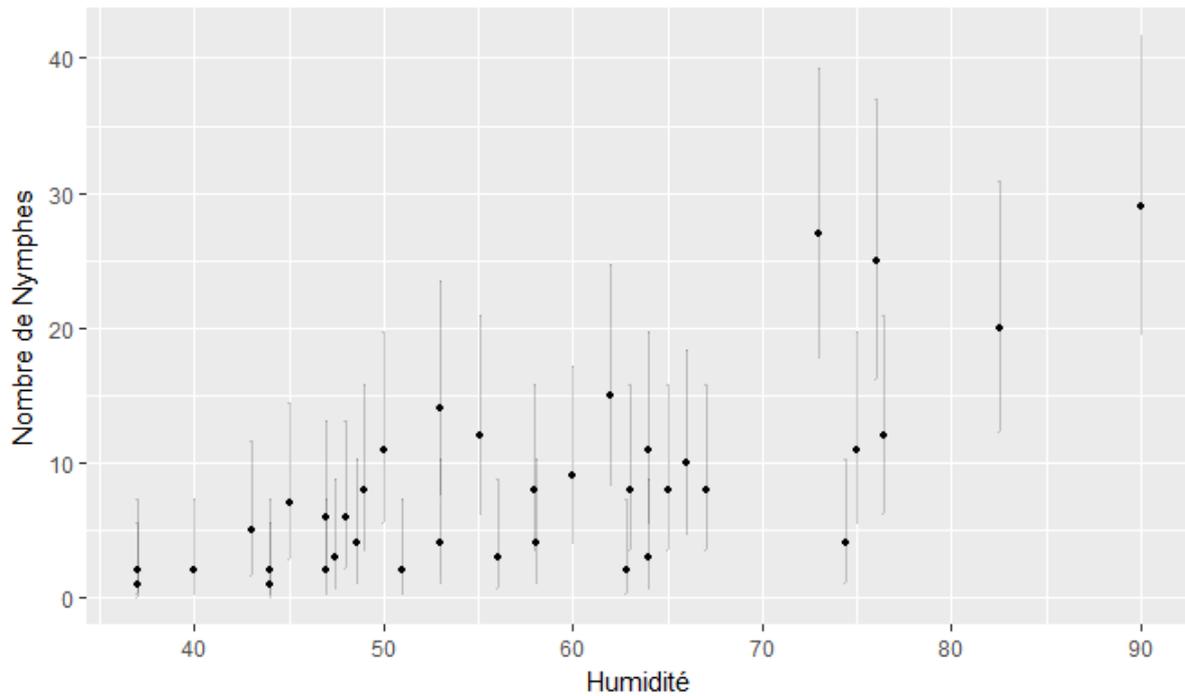


Figure 40 : nombre de nymphes en fonction de l'humidité relative en % sur le terrain 1

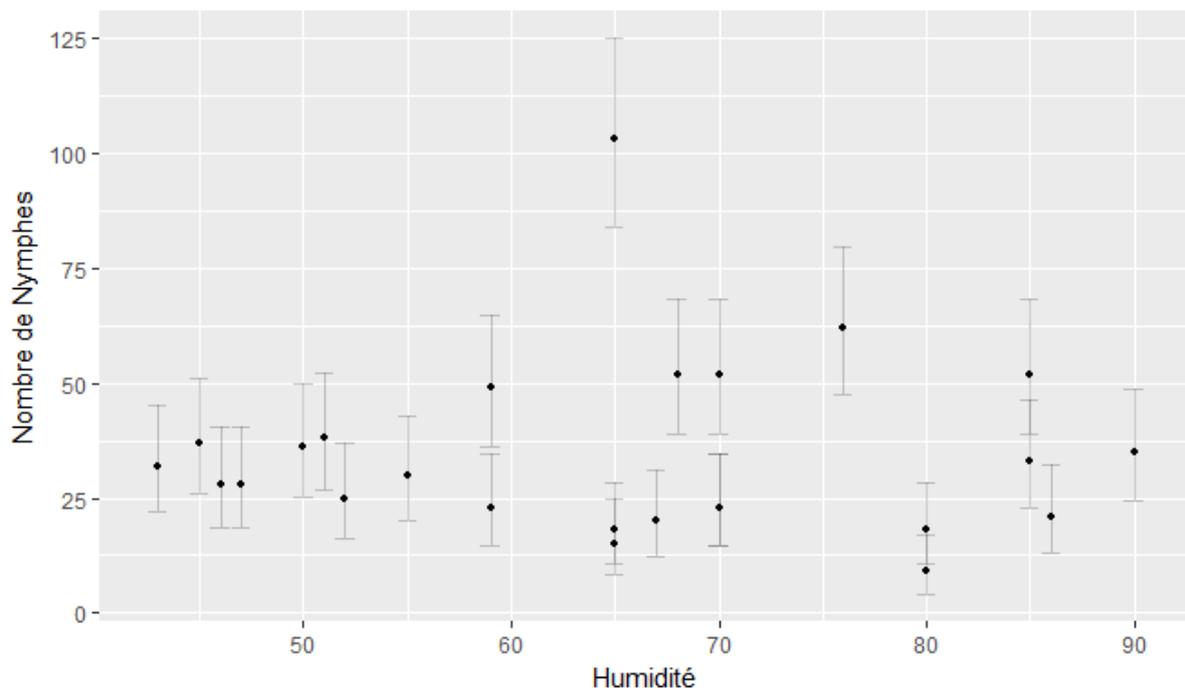


Figure 41 : nombre de nymphes en fonction de l'humidité relative en % sur le terrain 2

Ces observations nous laissent à penser qu'il existe une différence non négligeable entre le nombre de tiques sur le terrain 1 et le terrain 2. Il paraît donc intéressant de déterminer s'il existe une différence significative, nécessitant par la suite de faire deux études séparées.

## b- Etude comparative des deux terrains d'étude

D'après l'étude menée par Louise Kautzmann (2018) sur les mêmes terrains et la même période (printemps-été 2015 à 2018), une estimation bayésienne du nombre de tiques à l'affût donne 43 tiques sur le terrain 1, contre 153 tiques sur le terrain 2. Même si les intervalles de crédibilité sont relativement larges notamment sur les transects composés en majorité d'herbe, ces deux valeurs nous conduisent à dire qu'il existe une différence importante dans le nombre de tiques *Ixodes ricinus* à l'affût entre les deux terrains.

De plus, l'analyse des terrains révèle quelques différences pouvant expliquer la variabilité du nombre de tiques, notamment la proximité d'une route passante adjacente au terrain 1, tandis que le terrain 2 est isolé au milieu d'autres champs à proximité d'un petit groupe de maisons tranquille. Cette différence d'activité urbaine peut avoir un impact sur la quantité d'animaux de la faune sauvage, hôtes importants d'*Ixodes ricinus* en forêt. De plus, l'exposition au soleil est plus importante sur le terrain 1 avec une densité d'arbres plus faible. Cet ensoleillement peut abaisser l'humidité relative du milieu, limiter la survie des tiques et ainsi faire diminuer le nombre total de la population de tiques sur le terrain. Enfin, le terrain 2 possède plus de traces de présence de faune sauvage que le terrain 1.

Ainsi, en dépit de l'analyse des terrains effectuée en partie 2,I.1, les deux terrains s'avèrent trop différents pour pouvoir être étudiés conjointement. Nous allons ainsi dans la suite de l'étude effectuer deux analyses indépendantes pour les deux terrains.

## 2. Analyse des résultats terrains 1 et 2 séparés

### a- Effet des variations journalières de température sur l'activité d'*Ixodes ricinus*

- Terrain 1

Les collectes sur le terrain 1 sont effectuées de début mars à fin juin pendant les années 2015 et 2016, pour un total de onze jours de collecte. Chaque jour de collecte est représenté par une couleur différente, et les collectes effectuées le même jour sont reliées.

Ci-dessous est représentée, en logarithme, l'activité d'*Ixodes ricinus* sur le terrain 1 en fonction de la température (cf. Figure 42).

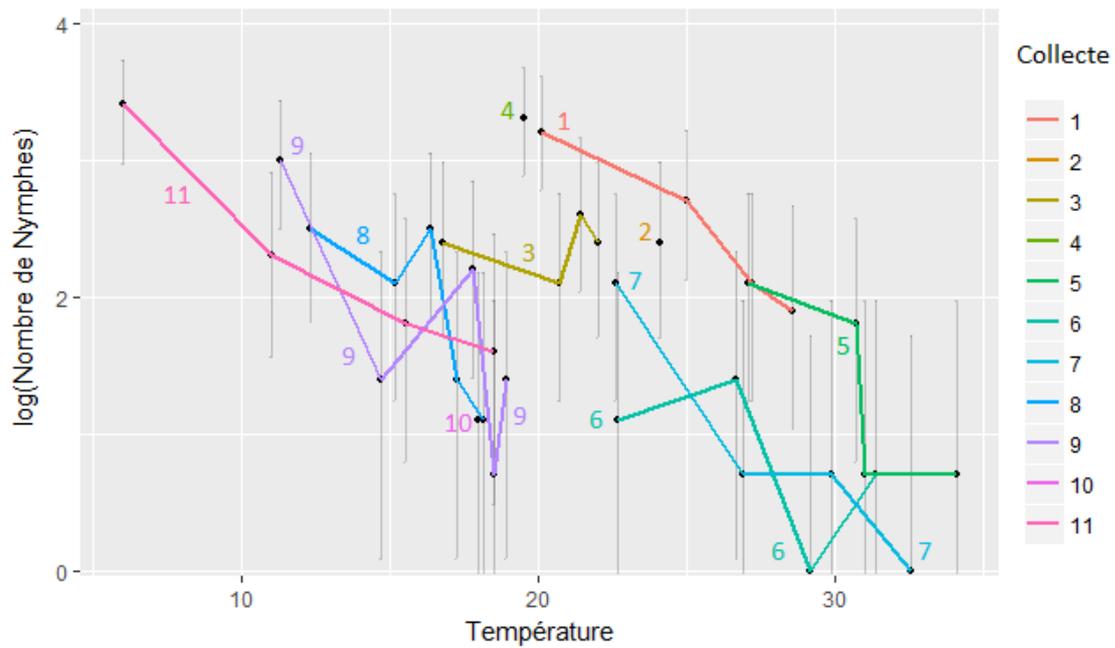


Figure 42 : Activité des nymphes *Ixodes ricinus* en fonction de la température et du jour de collecte sur le terrain 1

Nous pouvons observer qu'il y a une tendance générale à la décroissance de l'activité avec l'augmentation de la température. Le plus grand nombre de tiques échantillonné correspond à une collecte effectuée à 6°C.

Il apparaît cependant une division de l'allure de la courbe en deux parties : en deçà de 20°C environ, et au-delà de 20°C. Nous observons également une croissance de l'activité entre 14 et 18°C sur certaines collectes.

Dans l'objectif de confirmation ou d'infirmer de notre première hypothèse, nous effectuons alors une séparation des données en déterminant la température seuil entre la partie 1 et la partie 2 de la courbe (en théorie la température d'activité maximale) à 20°C.

- Températures inférieures à 20°C

Ci-dessous est présentée l'activité des nymphes en logarithme en fonction de la température (entre 6 et 20°C) et de l'humidité (cf. Figure 43).

Le modèle marqué « modèle 0 », en rouge, correspond aux collectes où l'humidité relative était supérieure à 70%, tandis que le « modèle 1 », en bleu, est déterminé pour une humidité inférieure à 70%. Les points reliés correspondent à un même jour de collecte, numérotés selon la figure 42.

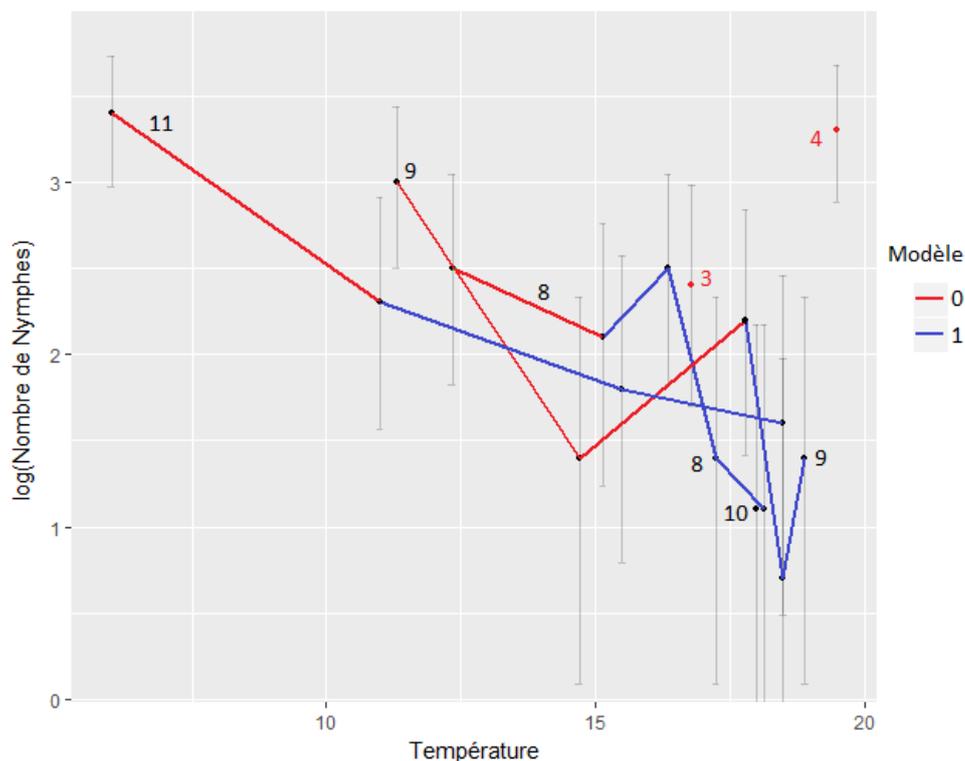


Figure 43 : activité des nymphes en fonction de la température en C° entre 6 et 20°C sur le terrain 1

Nous n'avons qu'un faible nombre de données pour chaque modèle, impliquant une impossibilité d'obtenir des résultats significatifs si nous séparons les deux modèles. Ainsi, dans l'optique d'avoir une première idée sur l'allure générale de l'activité à des températures inférieures à 20°C, nous analysons les données indépendamment de l'humidité.

Un test de corrélation de Spearman est effectué :

Données : température et log (nymphes), terrain 1  
**p-value = 0,048**  
**Rho = - 0,49**

La p-value est inférieure à 0,05, et le coefficient de corrélation est de -0,49.

Cette analyse nous permet de conclure avec une confiance de 95% qu'il existe une corrélation significative entre l'activité des nymphes et la température. La corrélation est négative, impliquant une décroissance de l'activité avec l'augmentation de la température entre 6°C et 20°C.

o Températures comprises entre 20°C et 35°C

Pour les températures comprises entre 20°C et 35°C, nous pouvons nous attendre à obtenir une courbe décroissante de l'activité avec l'augmentation de la température.

Ci-dessous est présentée la courbe de l'activité des nymphes d'*Ixodes ricinus* en logarithme en fonction de la température. Les différentes couleurs correspondent aux jours de collecte (cf. Figure 44).

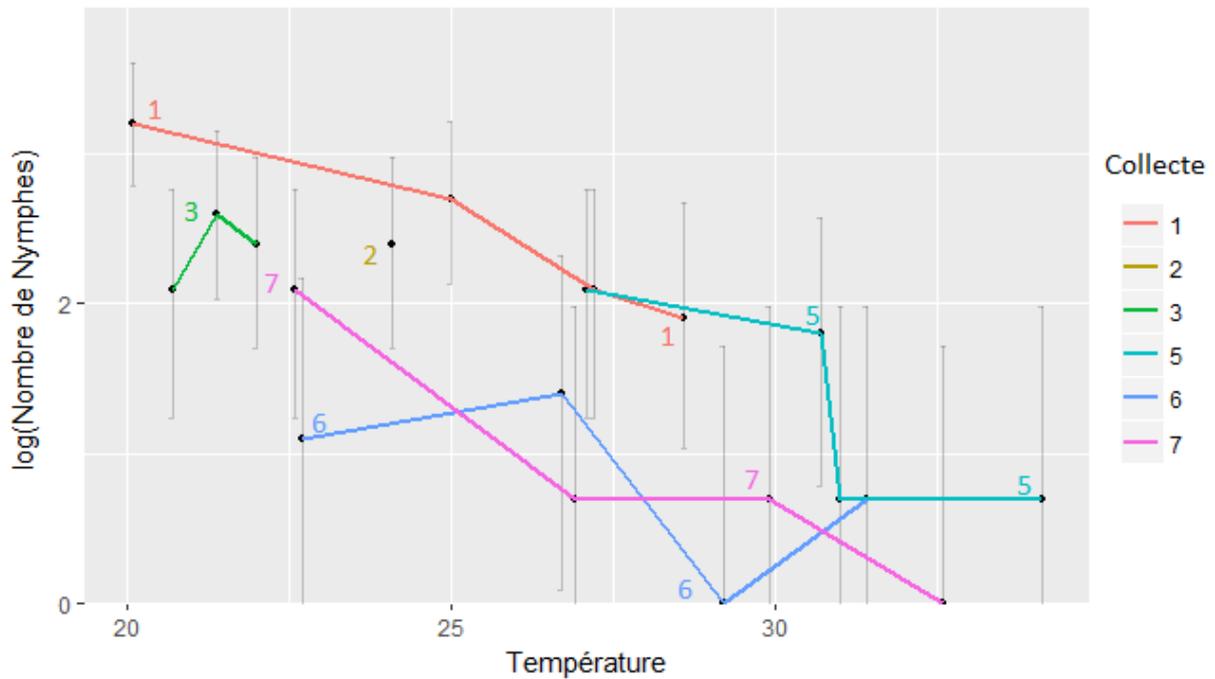


Figure 44 : Activité des nymphes en fonction de la température en C° pour des températures comprises entre 20 et 35°C

Nous pouvons observer qu'il existe cette fois une décroissance nette de l'activité avec l'augmentation du déficit de saturation. Cette corrélation est confirmée par un test de corrélation de Spearman :

Données : déficit de saturation et log (nymphes), terrain 1  
**p-value =  $5,4 \cdot 10^{-5}$**   
**Rho = -0,78**

La p-value est très largement inférieure à 0,05, et le coefficient de corrélation est estimé à -0,78.

Nous mettons en évidence une corrélation négative entre l'activité des nymphes et la température. Au-delà de 20°C, plus la température augmente, plus l'activité des nymphes d'*Ixodes ricinus* diminue.

L'absence de données au-delà de 35°C nous empêche d'analyser la troisième partie de la courbe de notre hypothèse, où nous prévoyons d'obtenir une décroissance de l'activité plus rapide avec un effet délétère de la température indépendamment de l'humidité.

\* \*

\*

Pour résumer, sur le terrain 1 la température d'activité maximale, préalablement évaluée à 20°C, semble abaissée autour de 6°C. Les tests, significatifs, déterminent que l'activité des nymphes *Ixodes ricinus* semble diminuer avec l'augmentation de la température

dès 6°C. La corrélation est toutefois meilleure pour des températures supérieures à 20°C, où une augmentation de température provoque une baisse plus importante de l'activité.

- Terrain 2

Les collectes sur le terrain 2 sont effectuées de début mars à début juin pendant les années 2017 et 2018, pour un total de huit jours de collecte. Chaque jour de collecte est représenté par une couleur différente, et les collectes effectuées le même jour sont reliées.

Ci-dessous est représentée, en logarithme, l'activité d'*Ixodes ricinus* sur le terrain 2 en fonction de la température (cf. Figure 45).

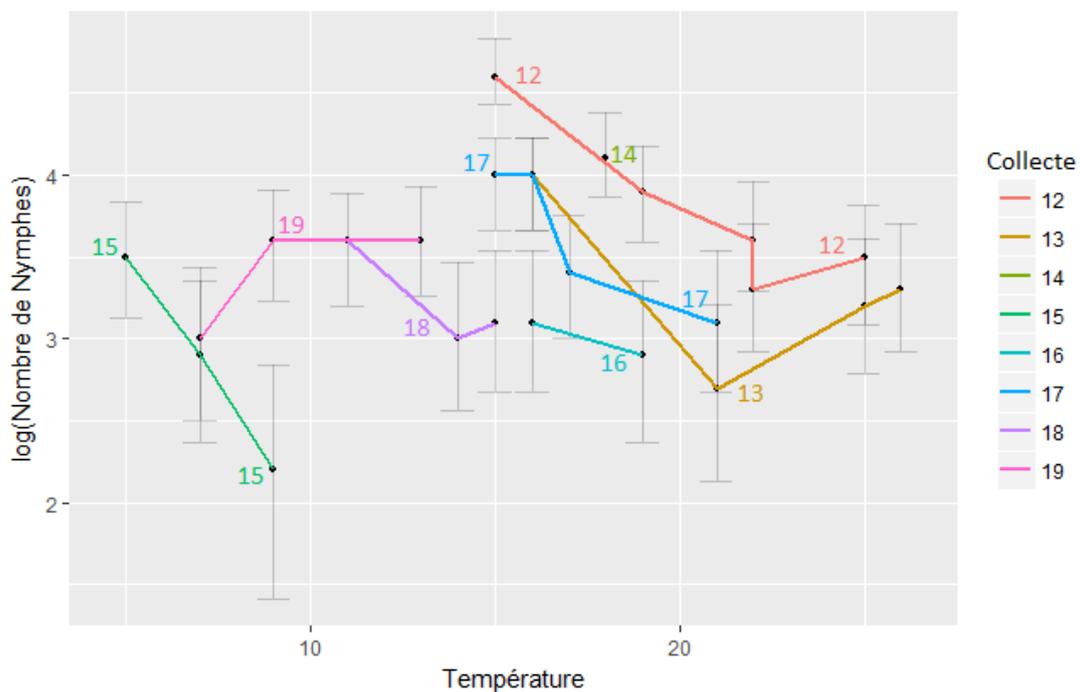


Figure 45 : Activité d'*Ixodes ricinus* en fonction de la température et du jour de collecte sur le terrain 2

Au contraire du terrain 1, il n'y a une tendance à la décroissance qu'à partir de 15°C. Le nombre maximal de tiques récoltées correspond à une température de 15°C. De la même manière, nous effectuons une séparation des données en déterminant la température d'activité maximale (température limite entre la partie 1 et la partie 2 de la courbe) à 15°C.

- Températures inférieures à 15°C

Ci-dessous est présentée l'activité des nymphes en logarithme en fonction de la température (entre 3 et 15°C) et de l'humidité (cf. Figure 46).

Le modèle marqué « modèle 0 », en rouge, correspond aux collectes où l'humidité relative était supérieure à 70%, tandis que le « modèle 1 », en bleu, est déterminé pour une humidité inférieure à 70%. Les points reliés correspondent à un même jour de collecte, numérotés selon la figure 45.

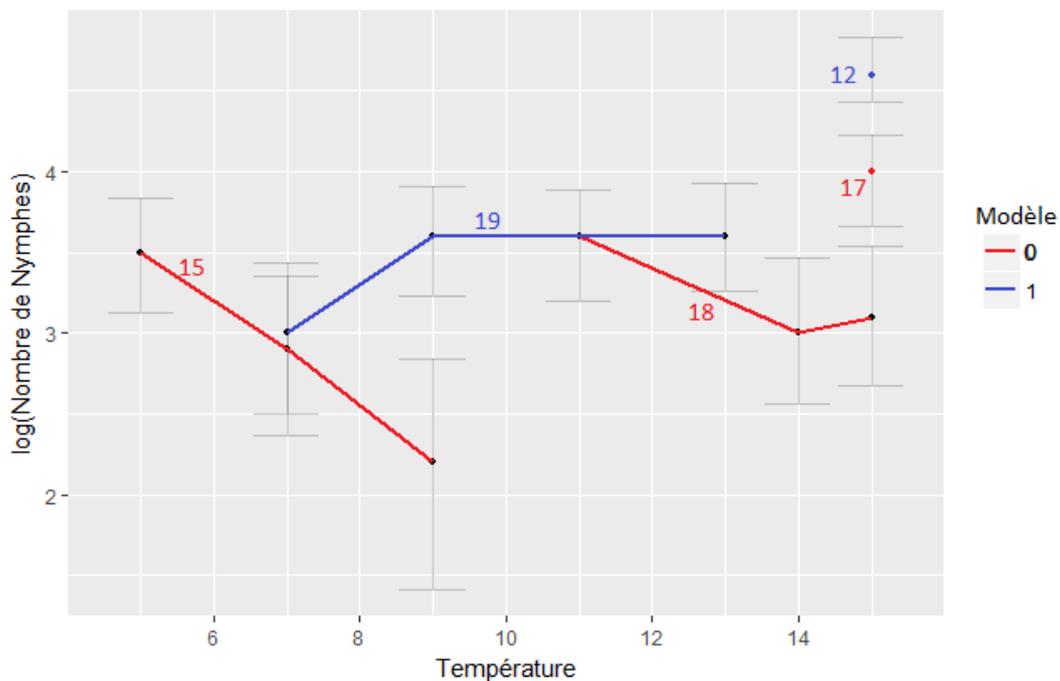


Figure 46 : activité des nymphes en fonction de la température en C° entre 3 et 15°C sur le terrain 2

Nous n'avons toujours qu'un faible nombre de données pour chaque modèle, impliquant une impossibilité d'obtenir des résultats significatifs si nous séparons les deux modèles. L'analyse se fait donc sans séparer les faibles et fortes humidités relatives.

Un test de corrélation de Spearman est effectué :

Données : température et log (nymphes), terrain 2  
**p-value = 0,08**  
**Rho = 0,55**

La p-value est supérieure à 0,05, mais inférieure à 0,1. Le coefficient de corrélation est de 0,55. Nous ne mettons pas en évidence de corrélation significative.

○ Températures comprises entre 15°C et 35°C

Ci-dessous est présentée la courbe de l'activité des nymphes d'*Ixodes ricinus* en logarithme en fonction du déficit de saturation. Les différentes couleurs correspondent aux jours de collecte (cf. Figure 47).

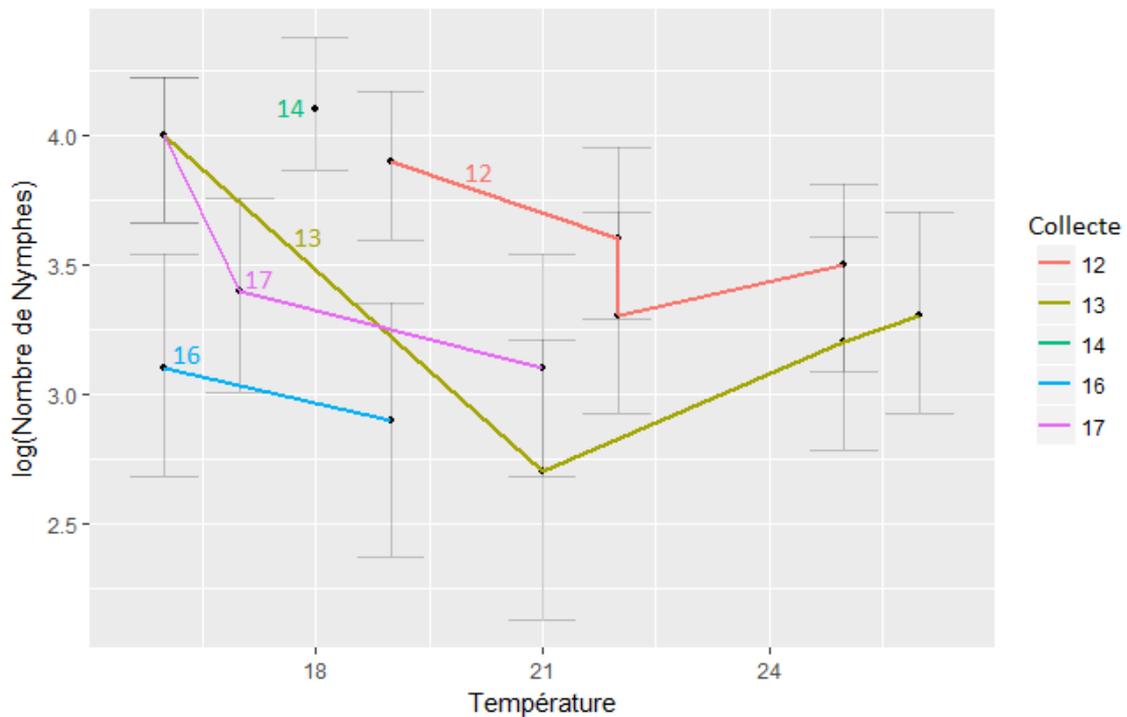


Figure 47 : activité d'*Ixodes ricinus* en fonction de la température en C° pour une température supérieure à 15°C sur le terrain 2

Nous observons une légère tendance générale à la décroissance de l'activité avec l'augmentation de la température, toutefois il existe plusieurs zones croissantes. Un test de corrélation de Spearman est effectué :

Données : déficit de saturation et log (nymphes), terrain 2  
**p-value = 0,28**  
**Rho = -0,33**

La p-value est supérieure à 0,1, et le coefficient de corrélation est estimé à -0,33. Nous ne mettons pas en évidence de corrélation significative.

Comme sur le terrain 1, l'absence de données au-delà de 35°C nous empêche d'analyser la troisième partie de la courbe de notre hypothèse avec l'effet délétère de la température.

## b- Effet des variations journalières d'humidité sur l'activité d'*Ixodes ricinus*

- Terrain 1

Ci-dessous est représentée l'activité d'*Ixodes ricinus* en logarithme en fonction de l'humidité relative et selon les jours de collecte, sur le terrain 1 (cf. Figure 48).

Nous pouvons observer qu'il y a une tendance générale à la croissance de l'activité avec l'augmentation de l'humidité relative.

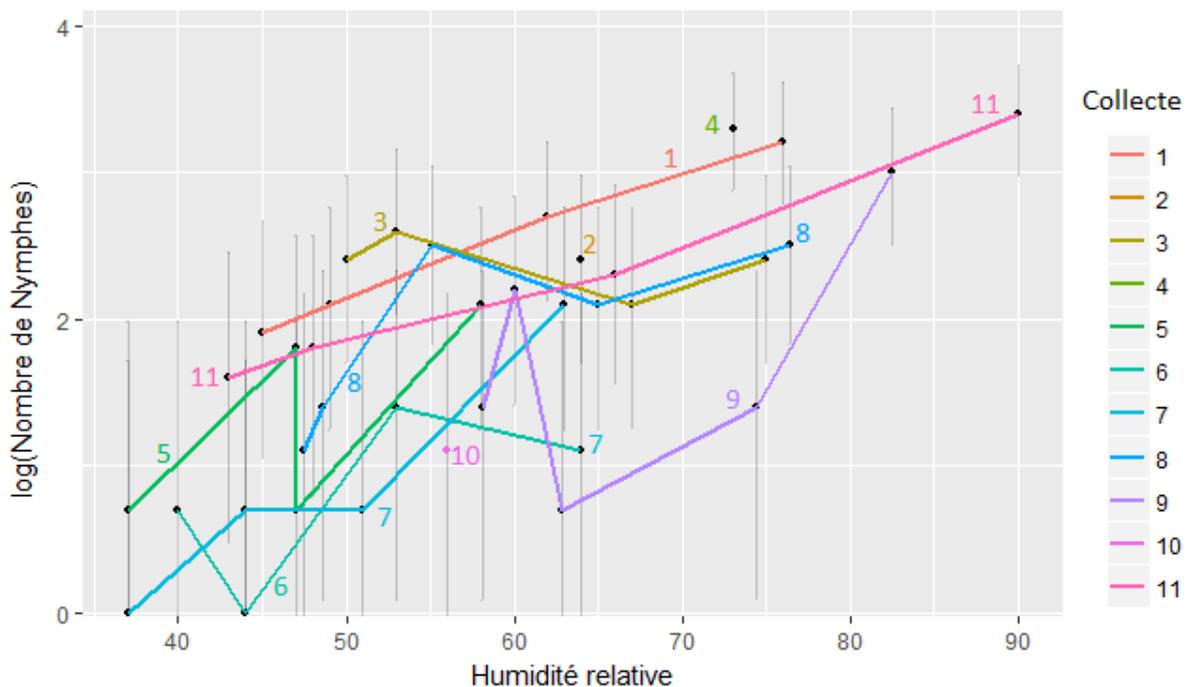


Figure 48 : activité d'*Ixodes ricinus* en fonction de l'humidité relative en % sur le terrain 1

Un test de corrélation de Spearman est effectué :

Données : humidité et log(nymphes), terrain 1

**p-value =  $2,8 \cdot 10^{-6}$**

**Rho = 0,69**

La p-value est très largement inférieure à 0,05, et le coefficient de corrélation est de 0,69 environ. Nous mettons en évidence une corrélation positive entre l'activité des nymphes et l'humidité relative. Plus l'humidité relative augmente, plus l'activité des nymphes d'*Ixodes ricinus* augmente.

- Terrain 2

De la même manière est représentée ci-dessous le logarithme de l'activité d'*Ixodes ricinus* en fonction de l'humidité relative et selon les jours de collecte, sur le terrain 2 (cf. Figure 49). La tendance à la croissance observée sur le terrain 1 n'est ici presque plus visible.

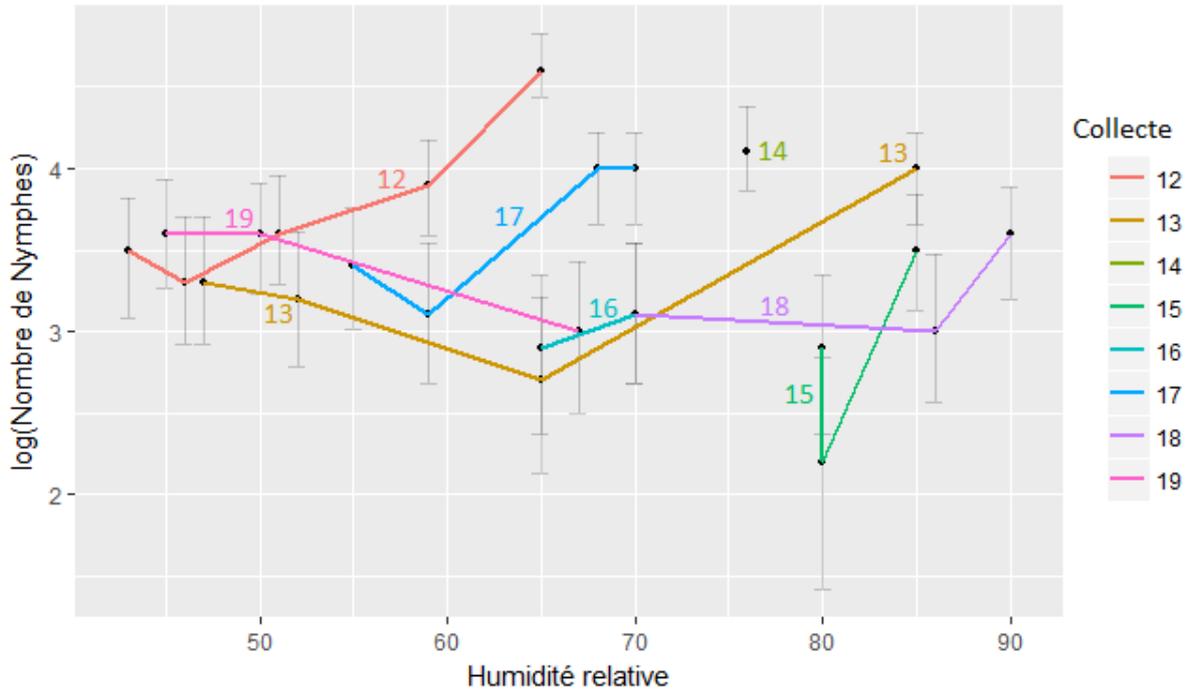


Figure 49 : activité d'*Ixodes ricinus* en fonction de l'humidité relative en % sur le terrain 2

Le test de corrélation de Spearman donne :

Données : humidité et log (nymphes), terrain 2

**p-value = 0,66**

**Rho = - 0,09**

La p-value est largement supérieure à 0,05 et le coefficient de corrélation est estimé à -0,09 environ. Nous ne mettons pas en évidence de corrélation significative.

### c- Effet des variations journalières du déficit de saturation sur l'activité d'*Ixodes ricinus*

- Terrain 1

Pour rappel, le déficit de saturation correspond au pouvoir asséchant de l'air, et prend en compte la température et l'humidité relative. Ci-dessous est présentée la courbe de l'activité des nymphes en logarithme en fonction du déficit de saturation (cf. Figure 50).

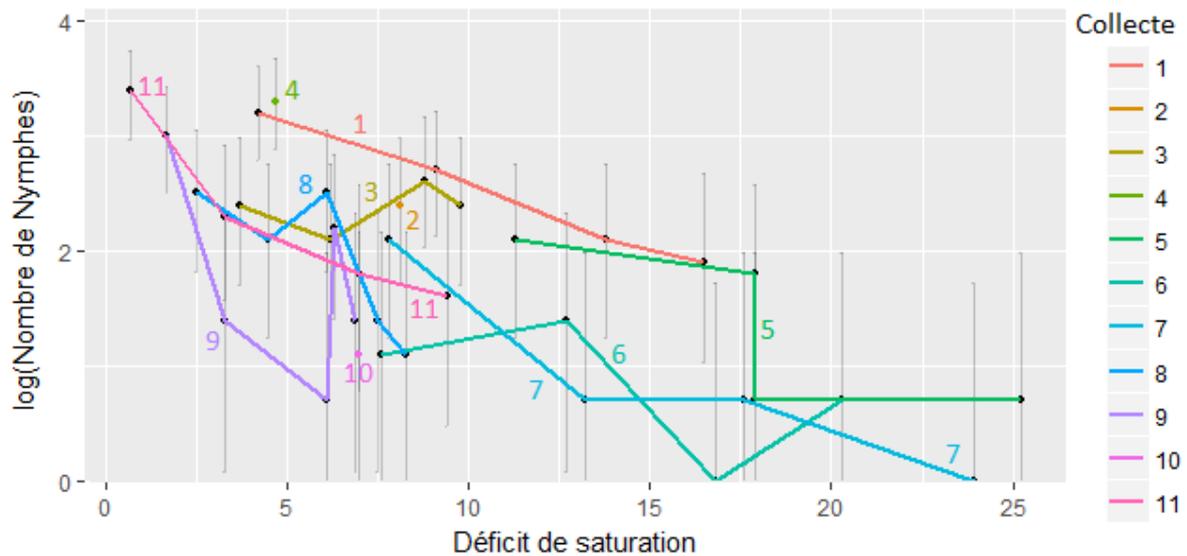


Figure 50 : activité des nymphes en fonction du déficit de saturation en mmHg sur le terrain 1

Le test de corrélation de Spearman donne :

Données : déficit de saturation et log (nymphes), terrain 1

**p-value =  $4,3 \cdot 10^{-5}$**

**Rho = - 0,62**

La p-value est largement inférieure à 0,5, nous permettant d'affirmer avec une confiance de 95% qu'il existe une corrélation significative entre l'activité des nymphes et le déficit de saturation. La corrélation est négative, impliquant une décroissance de l'activité avec l'augmentation du déficit de saturation.

- Terrain 2

De la même façon, ci-dessous est représentée l'activité des nymphes *Ixodes ricinus* en logarithme en fonction du déficit de saturation (cf. Figure 51).

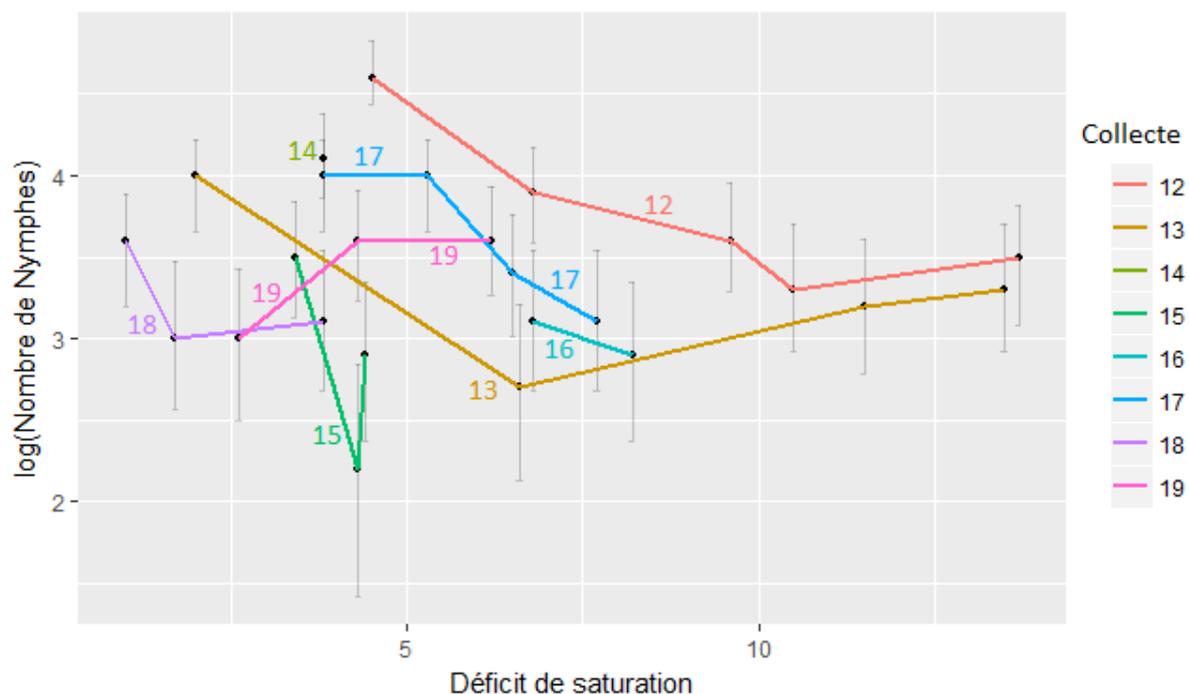


Figure 51 : activité des nymphes en fonction du déficit de saturation en mmHg sur le terrain 2

Le test de corrélation de Spearman donne :

Données : déficit de saturation et log (nymphes), terrain 1  
**p-value = 0,55**  
**Rho = - 0,13**

La p-value est largement supérieure 0,05, ce qui ne nous permet pas de mettre en évidence de corrélation significative.

\* \*

\*

Pour résumer, la séparation de l'influence de la température et de l'humidité sur l'activité des tiques n'est pas aisée car les deux paramètres sont liés et ont tous deux un effet sur l'activité. L'utilisation du déficit de saturation donne parfois des résultats concluants, notamment pour le terrain 1, mais reste limité avec parfois des résultats plus significatifs en utilisant la température ou l'humidité seuls. L'étude du terrain 2 ne permet pas de mettre en évidence de corrélation significative que ce soit avec la température, l'humidité relative ou le déficit de saturation.

L'idéal est alors de déterminer un modèle tridimensionnel prenant en compte l'effet de la température et de l'humidité sur l'activité d'*Ixodes ricinus*.

#### d- Représentation tridimensionnelle des effets de la température et de l'humidité sur l'activité d'*Ixodes ricinus*

Ci-dessous est représenté un modèle tridimensionnel de l'activité des nymphes *Ixodes ricinus* en fonction de l'humidité et de la température (cf. Figure 52 a et b).

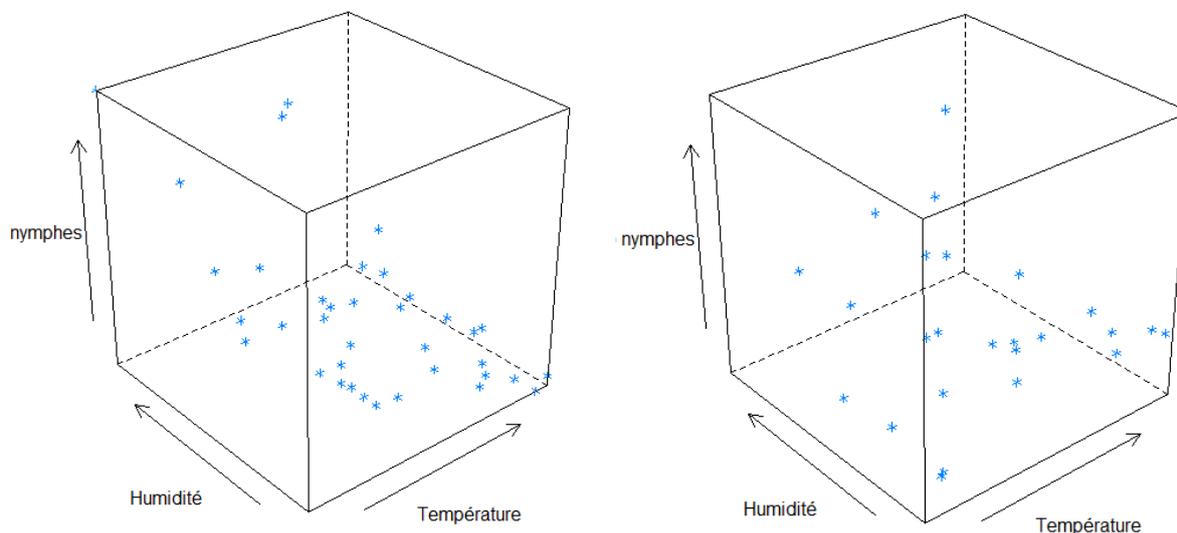


Figure 52 a et b : représentations tridimensionnelles de l'activité des nymphes en fonction de l'humidité relative en % et de la température en C° sur le terrain 1 (gauche) et 2 (droite)

Une autre représentation est la suivante (cf. Figure 53), avec l'humidité relative et la température respectivement en abscisse et en ordonnée. Le nombre de nymphes récoltées est représenté selon une échelle de couleur, du cercle bleu pour un faible nombre de tiques à une étoile violette pour un grand nombre de tiques.

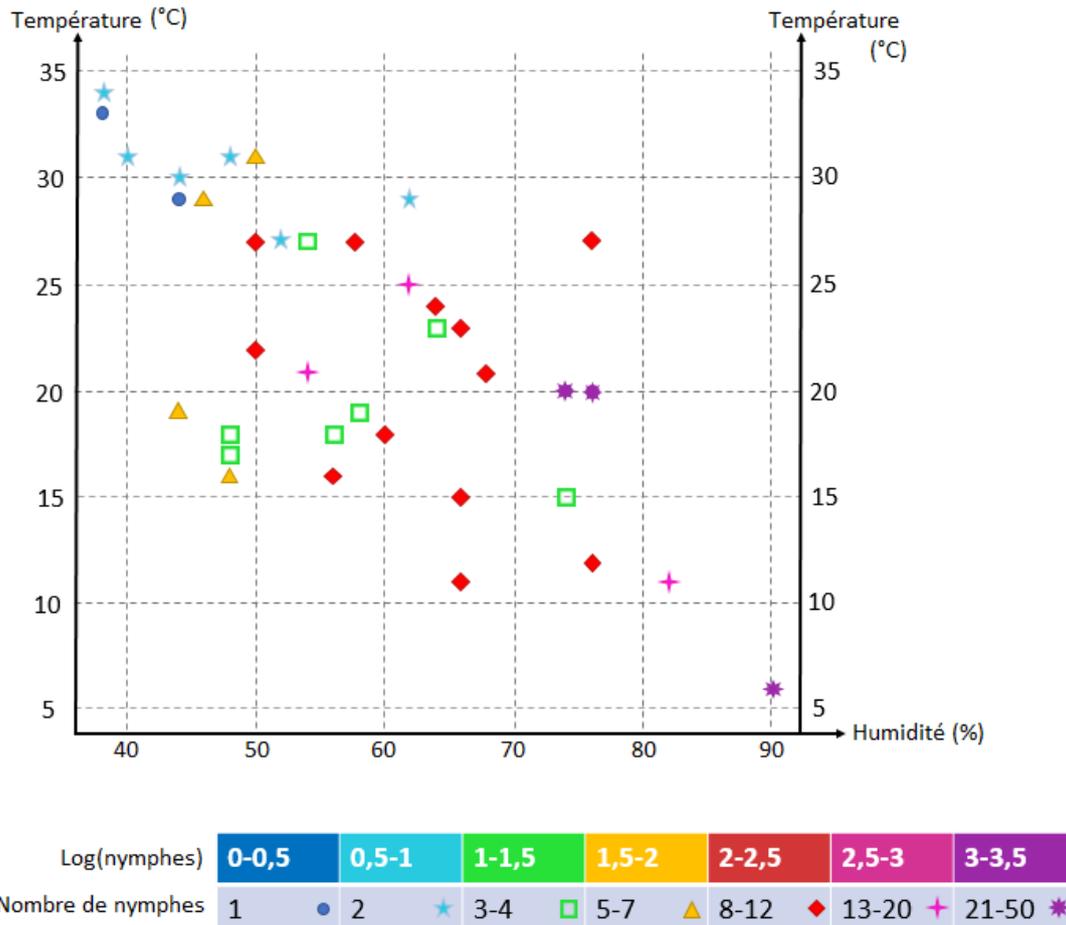


Figure 53 : activité des nymphes *Ixodes ricinus* en fonction de l'humidité relative en % et de la température en C° sur le terrain 1

Sur le terrain 1, la plus forte activité, en accord avec les corrélations linéaires effectuées en partie 2,II.2 a et b, semble liée à une faible température et à une forte humidité. En effet, comme nous pouvons le remarquer sur la figure 49, le plus grand nombre de nymphes en activité (correspondant aux plus roses et étoiles violettes) est obtenu à forte humidité relative et température souvent inférieure à 20°C. Au contraire, lorsque l'humidité relative est faible et la température élevée, il y a très souvent peu de nymphes actives (ronds bleus et étoiles turquoise).

Sur le terrain 2, l'observation est aussi similaire à celle effectuée avec les modèles à deux dimensions (cf. Figure 54) : l'activité des nymphes semble plus aléatoire, avec toutefois une activité plus faible à forte température et un maximum d'activité lorsque l'humidité relative est au moins supérieure à 60% et la température inférieure à 20°C.

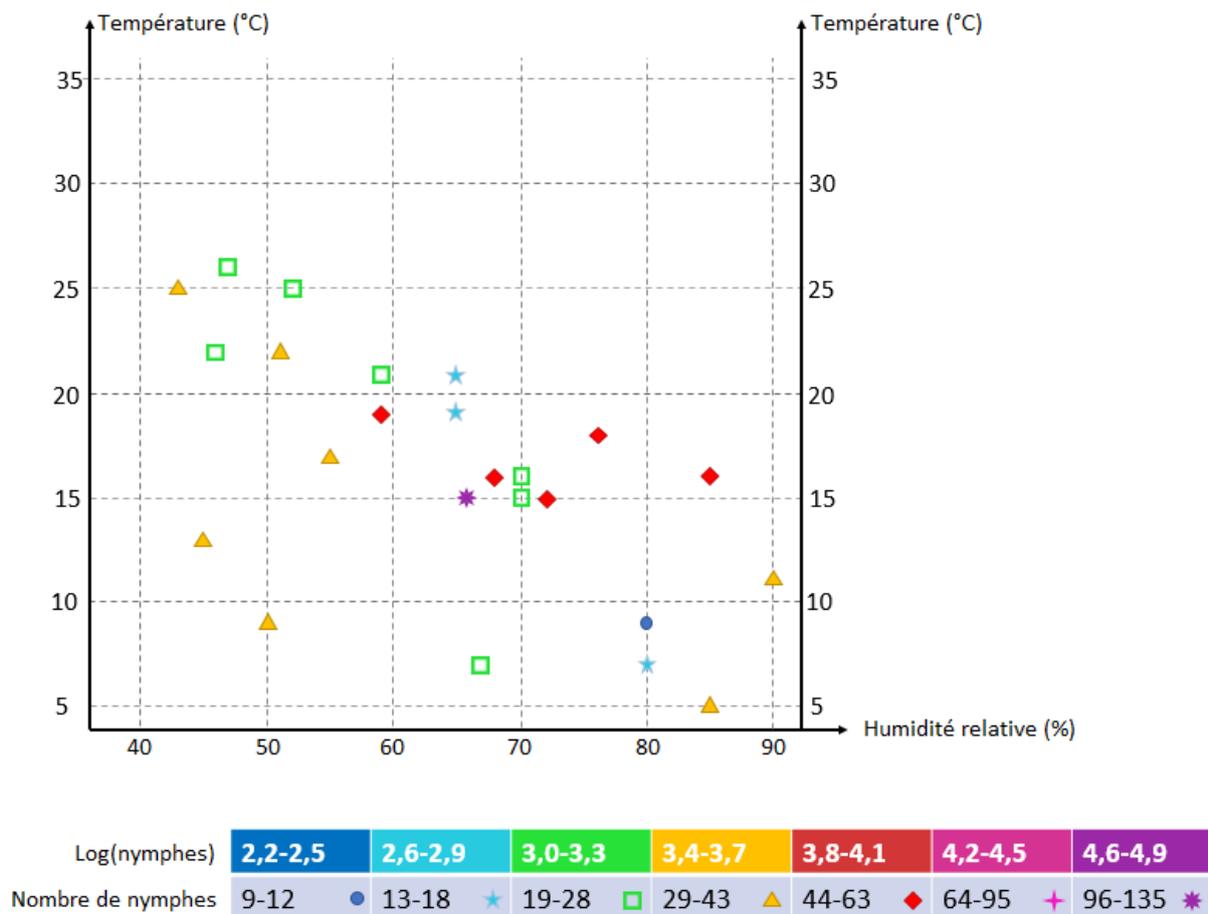


Figure 54 : activité des nymphes *Ixodes ricinus* en fonction de l'humidité relative en % et de la température en C° sur le terrain 2

### e- Variations journalières d'activité et heure de collecte

Dans le but de déterminer les variations journalières d'activité d'*Ixodes ricinus*, la grande majorité des collectes sont effectuées par "jour de collecte", avec 3 à 5 collectes et un minimum de deux heures de pause entre chaque collecte. En parallèle, des collectes uniques sont effectuées pour déterminer s'il existe un effet d'épuisement sur les collectes toutes les deux heures.

Ci-dessous sont représentées les courbes de l'activité des nymphes d'*Ixodes ricinus* en fonction de l'heure de collecte, sur les terrains 1 et 2 (cf. Figure 55 et Figure 56). Les jours de collectes sont reliés, les collectes uniques sont entourées par un cercle noir.

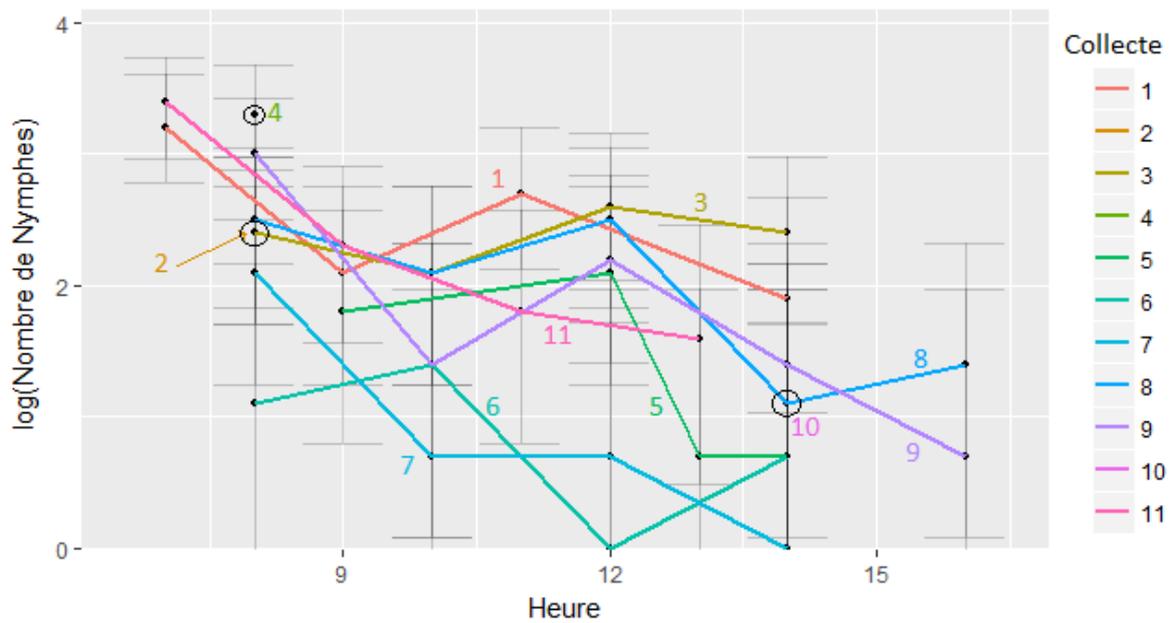


Figure 55 : activité des nymphes en fonction de l'heure de collecte sur le terrain 1

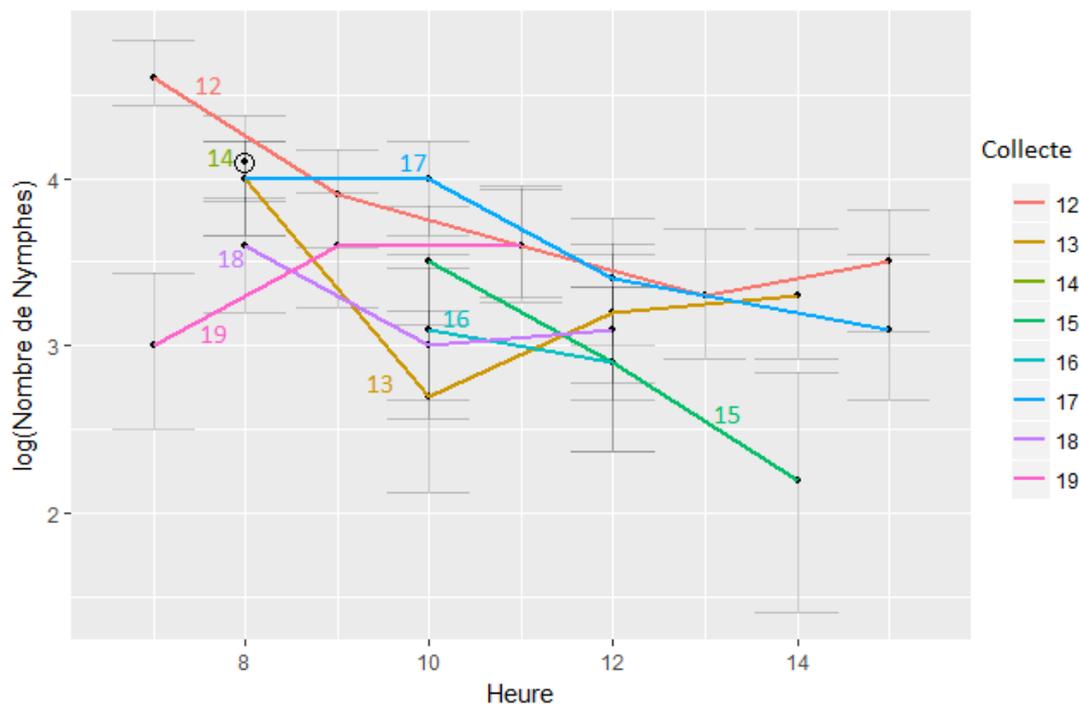


Figure 56 : activité des nymphes en fonction de l'heure de collecte sur le terrain 2

Des tests de corrélation de Spearman sont réalisés pour les deux terrains :

Tests de corrélation de Spearman :	
Terrain 1 :	Terrain 2 :
p-value = 0,0001	p-value = 0,009
Rho = - 0,6	Rho = - 0,5

Les p-values sont largement inférieures à 0,05 et les coefficients de corrélations sont négatifs : l'activité des nymphes *Ixodes ricinus* serait donc plus importante en début de journée entre 7 et 8h, et diminuerait au cours de la journée. Les points uniques sont en accord avec les autres collectes.

## VI) Discussion

### 1. Température, humidité et activité

Sur le terrain 1, la relation entre la température et l'activité des nymphes *Ixodes ricinus* suit une courbe décroissante : l'activité est d'abord *a priori* faiblement décroissante jusqu'à une température d'environ 20°C, puis plus fortement décroissante. Quel que soit la température, l'activité des nymphes augmente avec l'augmentation de l'humidité relative. Autrement dit, les conditions environnementales idéales pour l'activité des nymphes seraient des températures basses au moins inférieures à 20°C, et une humidité relative forte. L'activité des nymphes *Ixodes ricinus* diminue avec l'augmentation du déficit de saturation, ce qui est en accord avec les effets observés de la température et de l'humidité relative isolés.

Sur le terrain 2, la relation entre la température et l'activité est plus difficile à déterminer. Entre 3°C et 15°C, le test ne permet pas d'obtenir de conclusion significative. Dans un premier temps, nous pouvons supposer que la tendance générale est tout de même à l'augmentation de l'activité avec l'augmentation de la température. Au-delà de 15°C, le test n'est toujours pas significatif, ne permettant pas d'émettre de conclusion. L'effet de l'humidité relative sur l'activité n'est pas non plus prouvé. Cette absence de relation prouvée entre l'activité et l'humidité relative ou la température peut expliquer la difficulté d'obtenir un test significatif avec le déficit de saturation.

Le principal facteur limitant l'obtention de corrélations plus précises est le faible nombre de données de collecte, notamment sur le terrain 2, pour lequel aucune corrélation significative n'a pu être mise en évidence entre l'activité des nymphes et un paramètre météorologique.

Les données du terrain 1 sont en corrélation avec les données de la bibliographie pour les températures élevées, qui déterminent qu'une augmentation de la température au-delà de 17 à 20°C provoque une baisse de l'activité. A faible température toutefois, les données recueillies avec nos collectes ne montrent pas l'augmentation attendue de l'activité avec l'augmentation de la température. Les températures d'activité maximales, respectivement de 20°C et 15°C pour les terrains 1 et 2, sont en accord avec la littérature. Il est toutefois important de garder en tête la dynamique de population saisonnière qui intervient et modifie l'activité observée.

## 2. Variations journalières de l'activité et lien avec la température et l'humidité

Les collectes effectuées à deux heures d'intervalle montrent souvent une diminution de l'activité des nymphes *Ixodes ricinus* avec l'avancée du jour et des collectes. Les tests de corrélation entre l'heure de collecte et l'activité sont très significatifs, et sont la preuve d'une baisse de l'activité au fil de la journée, le maximum d'activité des nymphes se situant entre 7h et 8h du matin.

Plusieurs facteurs peuvent expliquer cette répartition journalière de l'activité :

- L'augmentation de la température dans la journée, avec une baisse de la température souvent tard dans la journée ; les collectes ne pouvant plus se faire en raison de la faible lumière sur le terrain. Les nymphes *Ixodes ricinus* ayant une activité plus intense à faible température, leur activité serait diminuée avec l'avancée du jour et l'augmentation de la température.
- La diminution de l'humidité relative. Au contraire de la température, l'humidité relative baisse avec l'ensoleillement et la disparition progressive de la rosée. Sur le terrain 1 cela aura un effet sur l'activité des nymphes.
- L'ensoleillement et la photo-réceptivité d'*Ixodes ricinus*. Assez peu d'études sont réalisées à ce sujet mais des hypothèses sont émises quant à la possible modification de l'activité de cette tique en fonction de la luminosité. A ces éventuels phénomènes s'ajoute la saisonnalité de la dynamique de population.
- La faune sauvage, plus active la nuit et à l'aurore en raison de l'activité humaine importante en journée.

## 3. Collectes aux deux heures et épuisement de la population

Un dernier point peut expliquer la répartition de l'activité journalière des nymphes : il s'agit de l'épuisement du terrain. Énoncé par Perret et al. (2000) et décrit en partie 2 I.2c, l'épuisement est censé être limité dans le cadre de notre protocole puisque le traumatisme des tiques est minimal. Toutefois, l'allure des courbes des jours de collecte peut laisser supposer qu'il existe un épuisement non négligeable des nymphes à l'affût lors de collecte toutes les deux heures.

Un test de corrélation est effectué en ne prenant en compte que les premières collectes du jour afin de déterminer s'il existe une différence significative de distribution de l'activité des nymphes en fonction de la température (cf. Figure 57).

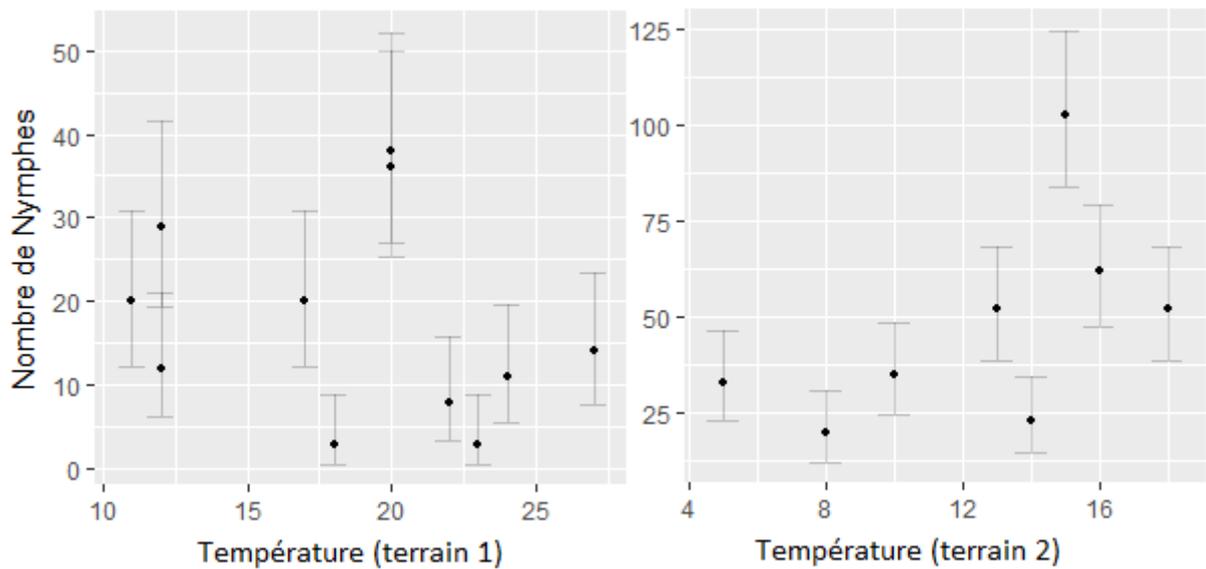


Figure 57 : activité des nymphes *Ixodes ricinus* en fonction de la température en C° en ne prenant en compte que les premières collectes du jour sur le terrain 1 (gauche) et le terrain 2 (droite)

Sur les deux terrains, les tests de corrélation de Spearman ne permettent pas de mettre en évidence une différence significative entre la répartition de l'activité en cas de collectes uniques ou sur plusieurs collectes par jour ( $p$  value 0,28 sur le terrain 1 et à 0,07 sur le terrain 2). L'absence de données sur le terrain 2 pour des températures supérieures à 20°C limite notre analyse.

Un moyen d'éviter l'épuisement serait soit de rallonger le temps de pause entre deux collectes le même jour, soit d'avoir deux jeux de transects très semblables et d'effectuer les collectes en alternance sur ceux-ci. Cela n'a pas pu être effectué dans notre protocole.

Enfin, un autre type d'étude est effectué sur le terrain 2 sur les mêmes transects, nécessitant la récupération des tiques sans les relâcher par la suite. Cela provoque une diminution de la population totale de tiques sur le terrain et donc une diminution de la population de nymphes *Ixodes ricinus* à l'affût lors des collectes suivantes.

\* \*

\*

Pour résumer, l'analyse de l'activité journalière d'*Ixodes ricinus* est complexe. En effet, un coefficient de corrélation univarié ne peut pas prendre en compte l'ensemble des interactions entre l'effet saison et l'effet horaire, à travers les facteurs température et humidité entre autres. La température et l'humidité agissent en même temps à des échelles courtes (effet journée) et longues (effet saison) ce qui complique l'analyse des données. De plus, des collectes répétées à des intervalles de temps courts peuvent être à l'origine d'un épuisement de la population interférant dans les résultats. Pour obtenir des informations plus précises, il pourrait être intéressant d'effectuer des observations et des manipulations en milieu contrôlé.



# CONCLUSION

*Ixodes ricinus* est l'espèce de tique la plus répandue en France. Elle est vectrice de nombreux pathogènes et a un spectre d'hôte très large, ce qui en fait une cible primordiale dans la lutte contre les maladies humaines et animales. La connaissance de la biologie de ce parasite, et notamment de son activité est dès lors nécessaire.

L'activité d'*Ixodes ricinus* en fonction des paramètres météorologiques tels que la température et l'humidité est étudiée depuis des années, mais pourtant pas encore parfaitement connue. C'est une tique qui conserve une activité à faible température notamment lors d'hivers doux, mais dont l'activité diminue rapidement avec la chaleur et la dessiccation.

L'activité journalière des nymphes est dépendante de ces facteurs météorologiques, avec une baisse de l'activité dans la journée en adéquation avec l'augmentation de la température et la diminution de l'humidité relative. Toutefois, de nombreux paramètres peuvent interférer dans les variations journalières de l'activité : la présence de faune sauvage, la luminosité, la saison, etc... Les collectes répétées sont probablement également à l'origine d'un biais de collecte du fait de l'épuisement de la population de tiques.

Pour obtenir des données plus précises concernant l'activité journalière d'*Ixodes ricinus*, il peut être intéressant d'effectuer des observations en milieu contrôlé, où un seul paramètre parmi l'ensoleillement, la température et l'humidité varierait. L'étude pourrait aussi être étendue à l'observation des adultes et des larves d'*Ixodes ricinus*, ainsi qu'aux différentes saisons, les tiques présentes en automne semblant avoir une réaction à la température différente de celles présentes au printemps.



# Bibliographie

- Alekseev, A.N., Semenov, A.V., Dubinina, H.V., 2003. Evidence of *Babesia microti* infection in multi-infected *Ixodes persulcatus* ticks in Russia. *Exp. Appl. Acarol.* 29, 345–353.
- Babenko, L.V., 1958. On geographic variation in the seasonal dynamics of activity of *Ixodes ricinus* and *I. persulcatus* and on factors responsible for long-term fluctuations of their abundance. *Med Parazitol Parazit Bolezni* 27, 639–653.
- Balashov, Y.S., 1972. Bloodsucking ticks (Ixodoidea) - vectors of diseases of man and animals. *Misc. Publ. Entomol. Soc. Am.* 8, 163–176.
- Beugnet, F., Chalvet-Monfray, K., Loukos, H., 2009. FleaTickRisk: a meteorological model developed to monitor and predict the activity and density of three tick species and the cat flea in Europe. *Geospatial Health* 4, 97–113. <https://doi.org/10.4081/gh.2009.213>
- 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 (phdthesis). Université Blaise Pascal - Clermont-Ferrand II.
- Burtis, J.C., Sullivan, P., Levi, T., Oggenfuss, K., Fahey, T.J., Ostfeld, R.S., 2016. The impact of temperature and precipitation on blacklegged tick activity and Lyme disease incidence in endemic and emerging regions. *Parasit. Vectors* 9, 606. <https://doi.org/10.1186/s13071-016-1894-6>
- Campbell, J.A., 1948. Life history and development of the sheep tick *Ixodes ricinus* Linnaeus in Scotland, under natural and controlled conditions (Ph.D thesis). University of Edinburgh, Edinburgh.
- CAT Julie, 2017. Intégrer les effets de la météorologie dans la modélisation de l'activité et de la survie des populations de tiques *Ixodes ricinus* dans le contexte du changement climatique (Thèse). Clermont Auvergne, Lyon.
- Clark, D.D., 1995. Lower temperature limits for activity of several Ixodid ticks (Acari : Ixodidae) : effects of body size and rate of temperature change. *J. Med. Entomol.* 32, 449–452.
- Daniel, M., 1993. Influence of the microclimate on the vertical distribution of the tick *Ixodes ricinus* (L.) in central Europe. *Acarologica* XXXIV, 105–113.
- Daniel, M., Dusabek, F., 1994. Micrometeorological and microhabitat factors affecting maintenance and dissemination of tick-borne diseases in the environment. In Sonenshine DE, Mather TN, eds. *Ecol. Dyn. Tick-Borne Zoonoses* 391–1138.
- Daniels, T.J., Falco, R.C., Fish, D., 2000. Estimating Population Size and Drag Sampling Efficiency for the Blacklegged Tick (Acari: Ixodidae). *J. Med. Entomol.* 37, 357–363.
- Dautel, H., Dippel, C., Kämmer, D., Werkhausen, A., Kahl, O., 2008. Winter activity of *Ixodes ricinus* in a Berlin forest. *Int. J. Med. Microbiol.* 298, 50–54. <https://doi.org/10.1016/j.ijmm.2008.01.010>
- Dautel, H., Knülle, W., 1997. Cold hardiness, super cooling ability and causes of low-temperature mortality in the soft tick, *Argas reflexus*, and hard tick *Ixodes ricinus* (Acari : Ixodoidea) from Central Europe. *J. Insect Physiol.* 42, 843–854.
- Dermacentor reticulatus* - current known distribution in Europe, April 2017 [WWW Document], 2017. . *Eur. Cent. Dis. Prev. Control.* URL <http://ecdc.europa.eu/en/publications-data/dermacentor-reticulatus-current-known-distribution-europe-april-2017> (accessed 12.4.17).
- Eisen, R.J., Eisen, L., Beard, C.B., 2016. County-Scale Distribution of *Ixodes scapularis* and *Ixodes pacificus* (Acari: Ixodidae) in the Continental United States. *J. Med. Entomol.* 53, 349–386. <https://doi.org/10.1093/jme/tjv237>
- Estrada-Peña, A., Gray, J.S., Kahl, O., Lane, R.S., Nijhof, A.M., 2013. Research on the ecology of ticks and tick-borne pathogens—methodological principles and caveats. *Front. Cell. Infect. Microbiol.* 3. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2013.00029>
- FAO, 1984. Ticks and tick-borne disease control. A practical field manual, E d. FAO. ed. Rome.

- Ferquel, E., Garnier, M., Marie, J., Bernède-Bauduin, C., Baranton, G., Pérez-Eid, C., Postic, D., 2006. Prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato and Anaplasmataceae members in *Ixodes ricinus* ticks in Alsace, a focus of Lyme borreliosis endemicity in France. *Appl. Environ. Microbiol.* 72, 3074–3078. <https://doi.org/10.1128/AEM.72.4.3074-3078.2006>
- Fournier, P.-E., Grunnenberger, F., Jaulhac, B., Gastinger, G., Raoult, D., 2000. Evidence of *Rickettsia helvetica* infection in humans, eastern France. *Emerg. Infect. Dis.* 6, 389.
- Franke, J., Fritsch, J., Tomaso, H., Straube, E., Dorn, W., Hildebrandt, A., 2010. Coexistence of Pathogens in Host-Seeking and Feeding Ticks within a Single Natural Habitat in Central Germany. *Appl. Environ. Microbiol.* 76, 6829–6836. <https://doi.org/10.1128/AEM.01630-10>
- Fujimoto, K., 1994. Comparison of the cold hardiness of *Ixodes nipponensis* and *I. persulcatus* (Acari : Ixodidae) in relation to the distribution patterns of both species in Chichibu Mountains. *Jpn. J. Sanit. Zool.* 1, 333–339.
- Fukunaga, M., Takahashi, Y., Tsuruta, Y., Matsushita, O., Ralph, D., McCLELLAND, M., Nakao, M., 1995. Genetic and Phenotypic Analysis of *Borrelia miyamotoi* sp. nov., Isolated from the Ixodid Tick *Ixodes persulcatus*, the Vector for Lyme Disease in Japan. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 45, 804–810. <https://doi.org/10.1099/00207713-45-4-804>
- Gardiner, W.P., Gettinby, G., Gray, J.S., 1981. Models based on weather for the development phases of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. *Vet. Parasitol.* 9, 75–86.
- Gern, L., Morán Cadenas, F., Burri, C., 2008. Influence of some climatic factors on *Ixodes ricinus* ticks studied along altitudinal gradients in two geographic regions in Switzerland. *Int. J. Med. Microbiol.* 298, 55–59. <https://doi.org/10.1016/j.ijmm.2008.01.005>
- Gilbert, L., Aungier, J., Tomkins, J.L., 2014. Climate of origin affects tick (*Ixodes ricinus*) host-seeking behavior in response to temperature: implications for resilience to climate change? *Ecol. Evol.* 4, 1186–1198. <https://doi.org/10.1002/ece3.1014>
- Gray, J.S., 1991. The development and seasonal activity of the tick, *Ixodes ricinus* : a vector of Lyme borreliosis. *Rev. Med. Veterinay Entomol.* 79, 323–333.
- Gray, J.S., 1985. A carbon dioxide trap for prolonged sampling of *Ixodes ricinus* L. populations. *Exp. Appl. Acarol.* 1, 35–44.
- Gray, J.S., 1984. Studies on the dynamics of active populations of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. in Co. Wocklow, Ireland. *Acarologia* XXV, 167–178.
- Gray, J.S., Dautel, H., Estrada-Peña, A., Kahl, O., Lindgren, E., 2009. Effects of Climate Change on Ticks and Tick-Borne Diseases in Europe. *Interdiscip. Perspect. Infect. Dis.* 2009, 1–12. <https://doi.org/10.1155/2009/593232>
- Guglielmo, A.A., Robbins, R.G., Apanaskevich, D.A., Petney, T.N., Estrada-Peña, A., Shao, R., Barker, S.C., 2010. The Argasidae, Ixodidae and Nuttalliellidae (Acari: Ixodida) of the world: a list of valid species names.
- Guiguen, C., Degeilh, B., 2001. Les tiques d'intérêt médical : rôle vecteur et diagnose de laboratoire. *Rev. Fr. Lab.* 2001, 49–57. [https://doi.org/10.1016/S0338-9898\(01\)80351-6](https://doi.org/10.1016/S0338-9898(01)80351-6)
- Halos, L., Jamal, T., Maillard, R., Beugnet, F., Le Menach, A., Boulouis, H.-J., Vayssier-Taussat, M., 2005. Evidence of *Bartonella* sp. in questing adult and nymphal *Ixodes ricinus* ticks from France and co-infection with *Borrelia burgdorferi* sensu lato and *Babesia* sp. *Vet. Res.* 36, 79–87. <https://doi.org/10.1051/vetres:2004052>
- Herrmann, C., Gern, L., 2013. Survival of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) nymphs under cold conditions is negatively influenced by frequent temperature variations. *Ticks Tick-Borne Dis.* 4, 445–451. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2013.05.002>
- Ixodes ricinus* - current known distribution in Europe, April 2017 [WWW Document], 2017. . *Eur. Cent. Dis. Prev. Control.* URL <http://ecdc.europa.eu/en/publications-data/ixodes-ricinus-current-known-distribution-europe-april-2017> (accessed 11.17.17).
- Joncour, G., Brard, C., Courtay, B., Labbe, J.-F., 2006. Dairy-cows as bio-indicator of *Anaplasma phagocytophilum*, agent of Tick-Borne Fever in France, in: XIVth World Buiatrics Congress Nice Proceedings. pp. 502–517.

- Jongejan, F., Uilenberg, G., 2005. The global importance of ticks. *Parasitology* 129, S3. <https://doi.org/10.1017/S0031182004005967>
- Karen D. McCoy, Nathalie Boulanger, 2015. Tiques et maladies à tiques. biologie, écologie évolutive, épidémiologie. IRD éditions, Marseille.
- Kautzmann, L., 2018. Estimation du taux d'échantillonnage et de la densité de population lors de la collecte au drap d'*Ixodes ricinus* (Thèse vétérinaire). VetAgro-sup Lyon, Lyon.
- Korenberg, E.I., 2000. Seasonal Population Dynamics of *Ixodes* Ticks and Tick-Borne Encephalitis Virus. *Exp. Appl. Acarol.* 24, 665–681. <https://doi.org/10.1023/A:1010798518261>
- Korenberg, E.I., Baranovskii, P.M., Vinokurova, N.S., 1981. Evaluation of the results obtained during one-fold sampling of *Ixodes persulcatus* P. Sch. ticks on plots and some ecological characteristics of this species. *Parazitologiya* 15, 451–458.
- Kurtenbach, K., Hanincová, K., Tsao, J.I., Margos, G., Fish, D., Ogden, N.H., 2006. Fundamental processes in the evolutionary ecology of Lyme borreliosis. *Nat. Rev. Microbiol.* 4, 660–669. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1475>
- Lees, A.D., 1948. The sensory physiology of the Sheep Tick, *Ixodes ricinus* L. *J. Exp. Biol.* 25, 145–207.
- Lees, A.D., 1946. The water balance in *Ixodes ricinus* L. and certain other species of ticks. *Parasitology* 37, 1–20. <https://doi.org/10.1017/S0031182000013093>
- Lees, A.D., Milne, A., 1951. The seasonal and diurnal activities of individual sheep ticks *Ixodes ricinus* L. *Parasitology* 41, 189–208. <https://doi.org/10.1017/S0031182000084031>
- L'Hostis, M., Diarra, O., Seegers, H., 1994. Sites of attachment and density assessment of female *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) on dairy cows. *Exp. Appl. Acarol.* 18, 681–689.
- Lindgren, E., Jaenson, T.G., Menne, B., Organization, W.H., others, 2006. Lyme borreliosis in Europe: influences of climate and climate change, epidemiology, ecology and adaptation measures 35.
- Lindsay, L.R., 1995. Survival and development of *Ixodes scapularis* (Acari : Ixodidae) under various climatic conditions in Ontario, Canada. *J. Med. Entomol.* 32, 143–152.
- L.N. Toutoungi, L.G., L. Gem, A. Aeschlimann, 1993. Biology of *Ixodes* (Pholeoixodes) hexagonus under laboratory conditions. Part I. Immature stages. *Exp. Appl. Acarol.* 17, 655–662.
- MacLeod, J., 1935. *Ixodes ricinus* in Relation to its Physical Environment. *Parasitology* 27, 123. <https://doi.org/10.1017/S0031182000015006>
- Macleod, J., 1932. The Bionomics of *Ixodes ricinus* L., The “Sheep Tick” of Scotland. *Parasitology* 24, 382. <https://doi.org/10.1017/S0031182000020795>
- McCosker, P.J., 1979. Global aspects of the management and control of ticks of veterinary importance, in: *Recent Advances in Acarology*. Academic Press, New York, pp. 45–53.
- MSD, 2017. Parasites - *Dermacentor reticulatus* [WWW Document]. Scalibor. URL <http://www.scalibor.cz/Parazite/PijakLuzni> (accessed 12.4.17).
- Müller, I., Freitag, M.H., Poggensee, G., Scharnetzky, E., Straube, E., Schoerner, C., Hlobil, H., Hagedorn, H.-J., Stanek, G., Schubert-Unkmeir, A., Norris, D.E., Gensichen, J., Hunfeld, K.-P., 2012. Evaluating Frequency, Diagnostic Quality, and Cost of Lyme Borreliosis Testing in Germany: A Retrospective Model Analysis. *Clin. Dev. Immunol.* 2012, 1–13. <https://doi.org/10.1155/2012/595427>
- Nature, 2017. Distribution of *Ixodes* ticks that transmit *Borrelia burgdorferi* s.l. to humans. [WWW Document]. URL <https://www.nature.com/articles/nrdp201690/figures/2> (accessed 12.5.17).
- Nuttall, P.A., Labuda, M., 2004. Tick-host interactions: saliva-activated transmission. *Parasitology* 129 Suppl, S177-189.
- Ogden, N.H., Bigras-Poulin, M., O'Callaghan, C.J., Barker, I.K., Lindsay, L.R., Maarouf, A., Smoyer-Tomic, K.E., Waltner-Toews, D., Charron, D., 2005. A dynamic population model to investigate effects of climate on geographic range and seasonality of the tick *Ixodes scapularis*. *Int. J. Parasitol.* 35, 375–389. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2004.12.013>
- Ogden, N.H., Hailes, R.S., Nuttall, P.A., 1998. Interstadial variation in the attachment sites of *Ixodes ricinus* ticks on sheep. *Exp. Appl. Acarol.* 22, 227–232.

- Pérez-Eid, C., 2007. Les tiques : identification, biologie, importance médicale et vétérinaire. Lavoisier, Paris.
- Perez-Eid, C., Hannoun, C., Rodhain, F., 1992. The Alsatian tick-borne encephalitis focus: presence of the virus among ticks and small mammals. *Eur. J. Epidemiol.* 8, 178–186.
- Perret, J.-L., 2003. Darkness induces mobility, and saturation deficit limits questing duration, in the tick *Ixodes ricinus*. *J. Exp. Biol.* 206, 1809–1815. <https://doi.org/10.1242/jeb.00345>
- Perret, J.L., Guigoz, E., Rais, O., Gern, L., 2000. Influence of saturation deficit and temperature on *Ixodes ricinus* tick questing activity in a Lyme borreliosis-endemic area (Switzerland). *Parasitol. Res.* 86, 554–557.
- Perret, J.-L., Rais, O., Gern, L., 2004. Influence of climate on the proportion of *Ixodes ricinus* nymphs and adults questing in a tick population. *J. Med. Entomol.* 41, 361–365.
- Randolph, S.E., 2004. Evidence that climate change has caused ‘emergence’ of tick-borne diseases in Europe? *Int. J. Med. Microbiol. Suppl.* 293, 5–15.
- Randolph, S.E., Green, R.M., Hoodless, A.N., Peacey, M.F., 2002. An empirical quantitative framework for the seasonal population dynamics of the tick *Ixodes ricinus*. *Int. J. Parasitol.* 32, 979–989.
- Randolph, S.E., Storey, K., 1999. Impact of Microclimate on Immature Tick-Rodent Host Interactions (Acari: Ixodidae): Implications for Parasite Transmission. *J. Med. Entomol.* 36, 741–748.
- Sonenshine, D.E., 1991. *Biology of ticks*. Oxford University Press, Oxford.
- Strle, F., 2004. Human granulocytic ehrlichiosis in Europe. *Int. J. Med. Microbiol. Suppl.* 293, 27–35. [https://doi.org/10.1016/S1433-1128\(04\)80006-8](https://doi.org/10.1016/S1433-1128(04)80006-8)
- Tagliapietra, V., Rosà, R., Arnoldi, D., Cagnacci, F., Capelli, G., Montarsi, F., Hauffe, H.C., Rizzoli, A., 2011. Saturation deficit and deer density affect questing activity and local abundance of *Ixodes ricinus* (Acari, Ixodidae) in Italy. *Vet. Parasitol.* 183, 114–124. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2011.07.022>
- Tälleklint, L., 1996. *Transmission of Lyme borreliosis spirochetes at the tick vector - mammal reservoir interface [Dissertation]*.
- Tomkins, J.L., Aungier, J., Hazel, W.N., Gilbert, L., 2014. Towards an evolutionary understanding of questing behaviour in the tick *Ixodes ricinus*. <https://doi.org/10.5061/dryad.9p40s>
- Tomkins, J.L., Hazel, W.N., Penrose, M.A., Radwan, J.W., LeBas, N.R., 2011. Habitat Complexity Drives Experimental Evolution of a Conditionally Expressed Secondary Sexual Trait. *Curr. Biol.* 21, 569–573. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.02.032>
- Van, C. den W., Hofhuis, A., Wong, A., Harms, M.G., De, G.W., Lugné, A.K., Suijkerbuijk, A.W.M., Mangen, M.J., Van, W.P., 2017. The cost of Lyme borreliosis. *Eur. J. Public Health* 27, 538–547. <https://doi.org/10.1093/eurpub/ckw269>

# Annexes

## Lexique

Diphasique : se dit d'un cycle comportant deux phases parasitaires. La larve et la nymphe se nourrissent sur le même animal, puis la nymphe passe dans le milieu extérieur et trouve un nouvel hôte au stade adulte.

Ditrope (= dixène) : tropisme vis-à-vis de deux groupes d'hôtes. Les stades immatures parasitent un groupe d'hôte, sont endophiles et vivent dans les abris des hôtes. Le stade adulte est exophile et parasite un autre type d'hôte (souvent les grands mammifères).

Endophile : tique dont le milieu de vie dans le milieu extérieur correspond à celui de l'hôte (nid, maisons, terriers...).

Exophile : tique dont le milieu de vie dans le milieu extérieur n'est pas celui de l'hôte (prairie, forêt...).

Monotrope (= monoxène) : tropisme vis-à-vis d'un seul groupe d'hôte.

Monophasique : se dit d'un cycle comportant une unique phase parasitaire. Les trois stades se nourrissent sur le même hôte.

Triphasique : se dit d'un cycle comportant trois phases parasitaires, une pour chaque stade (larve, nymphe et adulte). A chaque fin de repas, le parasite descend de l'animal, possède une phase dans le milieu extérieur, et change d'hôte.

Télotrope (= tritrope = trixène) : le tropisme d'hôte est différent pour chacun des stades parasitaires.

Ubiquitaire : se dit d'une tique qui peut se nourrir sur un très grand nombre d'hôtes différents.

## Annexe 1 : Morphologie d'*Ixodes ricinus*

Ci-dessous sont représentées les morphologies simplifiées des tiques *Ixodes ricinus* adultes mâle et femelle (cf. Figure 58).

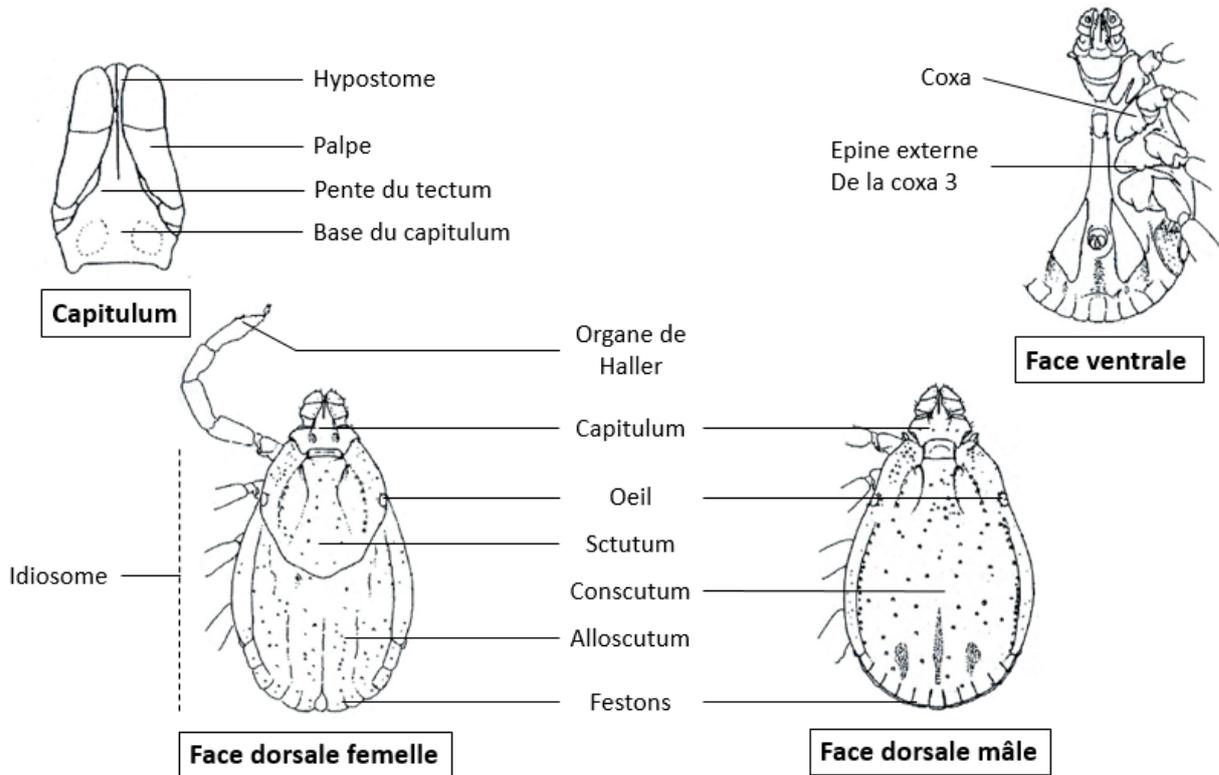


Figure 58 : morphologie simplifiée d'*Ixodes ricinus*

## Annexe 2 : modélisation des données météorologiques

Le site de Météo France utilisé pour récupérer les données manquantes est situé à Saint-Germain L'Arbresle, à moins de 15 km du terrain 1. La station est située dans un champ, soumise au vent et aux intempéries. Les valeurs sont donc plus variables que la station du terrain, à l'abri dans la forêt.

Pour obtenir des données plus précises, une modélisation est effectuée à l'aide des données de la station de l'Arbresle (Notée A) et des données présentes de la station du terrain 1 (notée T). Celle-ci permet de déterminer la relation liant les températures de A et T ainsi que leurs humidités, dans le but de prédire les données manquantes de la station T.

En collaboration avec Kevin Maunand, Nicolas Roger et Karine Chalvet-Monfray, la relation est déterminée à l'aide de données du 08/04/2014 au 31/03/2016 en notre possession pour les stations A et T.

La relation entre la température du terrain 1 (T) et celle de la station de l'Arbresle (TB) est établie à l'aide d'autres facteurs ayant une influence significative sur la relation (cf Figure 59 et 60). Au nombre de deux, ils sont la présence de feuilles sur les arbres (FeuillesTRUE), qui tempèrent le climat en forêt lorsqu'elles sont présentes ; et l'amplitude thermique au cours d'une journée (AmpTB) moins importante également en forêt. Sur ce modèle, l'intervalle de confiance (iconf, ligne en bleue sur la courbe ci-dessus) est étroit, nous laissant supposer une bonne prédiction des températures manquantes de la station T.

Call:  
`glm(formula = d$T ~ d$TB * d$feuilles + d$ampTB, data = d, na.action = na.exclude)`

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-5.4484	-0.5261	0.0221	0.5105	6.0998

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	0.311891	0.023252	13.414	< 2e-16 ***
d\$TB	0.973598	0.002256	431.637	< 2e-16 ***
d\$feuillesTRUE	0.217729	0.042789	5.088	3.66e-07 ***
d\$ampTB	-0.009923	0.002596	-3.822	0.000133 ***
d\$TB:d\$feuillesTRUE	-0.017936	0.003086	-5.812	6.32e-09 ***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for gaussian family taken to be 0.9691106)

Null deviance: 698859 on 14424 degrees of freedom  
 Residual deviance: 13975 on 14420 degrees of freedom  
 (15729 observations deleted due to missingness)  
 AIC: 40491

Number of Fisher Scoring iterations: 2

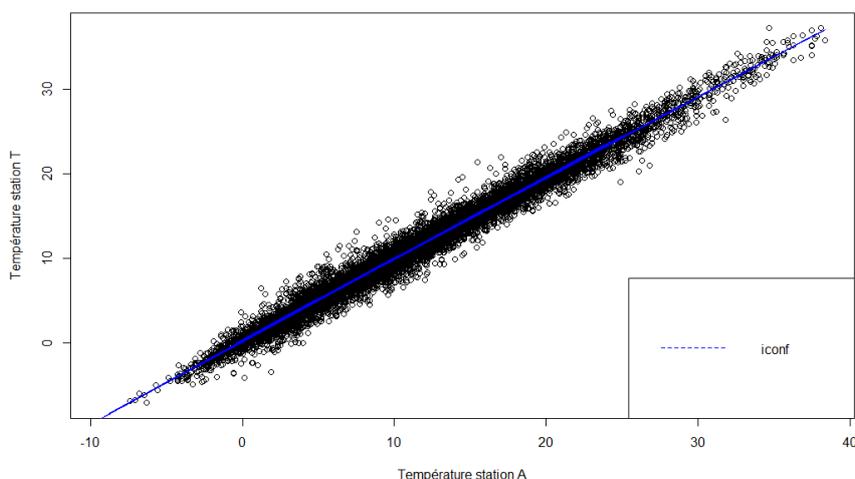


Figure 59 : Relation entre la température des stations T et A et intervalle de confiance du modèle

La relation entre l'humidité du terrain (U) et celle de l'Arbresle (UB) est plus difficile à déterminer. En effet, la présence d'un maximum à 100% d'humidité relative crée des valeurs extrêmes qui faussent le modèle. Ainsi, le modèle le plus efficace prend en compte, en plus de l'humidité de l'Arbresle (UB), l'amplitude thermique (AmpTB), la température de l'Arbresle (TB), la présence de feuilles (FeuillesTRUE) ainsi que les interactions entre ces différents facteurs. La prédiction est moins efficace avec un intervalle de confiance plus large (iconf, en bleu sur la courbe) mais permet toutefois de faire une approximation suffisante pour notre étude.

Call:

```
glm(formula = d$U ~ d$ampTB + d$UB + d$TB + d$feuilles + d$ampTB:d$TB +
d$ampTB:d$UB + d$feuilles:d$UB + d$ampTB:d$TB:d$feuilles,
data = d, na.action = na.exclude)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-33.389	-2.951	-0.847	3.284	44.114

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	18.982039	0.984182	19.287	< 2e-16 ***
d\$ampTB	-0.430514	0.104995	-4.100	4.15e-05 ***
d\$UB	0.810887	0.010108	80.220	< 2e-16 ***
d\$TB	0.352451	0.030383	11.600	< 2e-16 ***
d\$feuillesTRUE	-3.713514	0.820174	-4.528	6.01e-06 ***
d\$ampTB:d\$TB	-0.035221	0.003991	-8.825	< 2e-16 ***
d\$ampTB:d\$UB	0.007193	0.001045	6.881	6.20e-12 ***
d\$UB:d\$feuillesTRUE	0.039210	0.008318	4.714	2.46e-06 ***
d\$ampTB:d\$TB:d\$feuillesTRUE	0.009906	0.002331	4.250	2.16e-05 ***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for gaussian family taken to be 34.6962)

Null deviance: 4716872 on 14372 degrees of freedom  
Residual deviance: 498376 on 14364 degrees of freedom  
(15781 observations deleted due to missingness)  
AIC: 91776

Number of Fisher Scoring iterations: 2

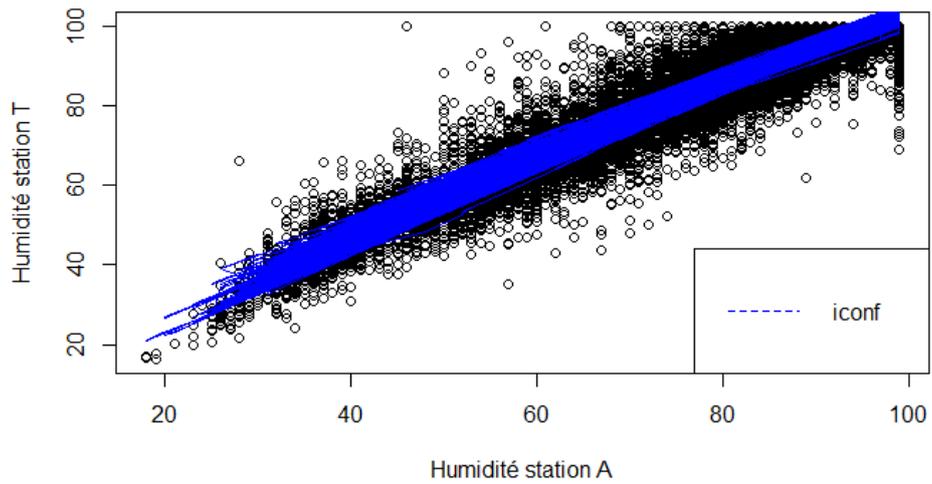


Figure 60 : Relation entre l'humidité des stations T et A et intervalle de confiance du modèle

Ces deux relations permettent de prédire les températures et humidités perdues de la station du terrain 1 à partir des données de la station de l'Arbresle.



**KRAEMER Diane**

**VARIATION INTRA-JOURNALIÈRE DE L'ACTIVITÉ DES TIQUES *IXODES RICINUS*  
EN FONCTION DES DONNÉES MÉTÉOROLOGIQUES**

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

**RÉSUMÉ :**

L'activité journalière des nymphes *Ixodes ricinus* a été étudiée au printemps de 2015 à 2018 dans deux forêts de l'ouest lyonnais. Les nymphes semblent plus actives en début de journée, et leur activité diminue avec l'augmentation de la température ou du déficit de saturation, ou avec la diminution de l'humidité relative. Toutefois de nombreux autres facteurs interviennent tels que la luminosité ou l'activité des hôtes. L'épuisement de la population de tiques par des collectes répétées aux deux heures n'a pas pu être prouvée mais semble également interférer dans les résultats.

**MOTS CLÉS :**

- *Ixodes ricinus*  
- Météorologie

- Activité  
- Collecte

**JURY :**

Président : Monsieur le Professeur René ECOCHARD

1er Assesseur : Madame le Professeur Karine CHALVET-MONFRAY

2ème Assesseur : Madame le Professeur Magalie RENE MARTELLET

**DATE DE SOUTENANCE : 12 octobre 2018**