

ECOLE DOCTORALE SCIENCES DE LA VIE, SANTE, AGRONOMIE, ENVIRONNEMENT

N° d'ordre : 713

THESE

présentée à l'Université Clermont Auvergne
pour l'obtention du grade de

DOCTEUR D'UNIVERSITE

Spécialité : Ecologie

soutenue le 28 février 2017

par

JULIE CAT

**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**

Jury composé de

Mme Karen McCoy	DR, CNRS, Montpellier	Président du jury
Mme Sophie Vanwambeke	Pr., UCL, Louvain	Rapporteur
M. Jean-François Guégan	DRCE, IRD, Montpellier	Rapporteur
M. David Biron	CR, CNRS, UBP Clermont-Ferrand	Examineur
M. Frédéric Beugnet	Pr., Merial, Lyon	Examineur
Mme Magalie René-Martellet	MC, VetAgro Sup, Lyon	Encadrant
Mme Karine Chalvet-Monfray	Pr., VetAgro Sup, Lyon	Directeur de thèse
M. Thierry Hoch	IR, INRA, Nantes	Co-directeur de thèse

Remerciements

En premier lieu, je veux remercier chaleureusement mes directeurs de thèse Karine Chalvet-Monfray et Thierry Hoch pour m'avoir dirigée et guidée dans ce travail, avec pédagogie, humanité, bienveillance et bonne humeur. Au cours de cette thèse j'ai pu m'initier à bien des techniques et à bien des sujets, notamment en modélisation. Je vous remercie de m'avoir laissé cette possibilité et de m'avoir guidée dans cet apprentissage.

Je remercie Mme Sophie Vanwambeke et Mr Jean-François Guégan d'avoir accepté d'être rapporteurs de ce travail de thèse. Je remercie également les autres membres du jury Mme Karen McCoy, Mme Magalie René-Martellet, Mr David Biron et Mr Frédéric Beugnet d'avoir accepté d'examiner ce travail.

Je remercie l'unité EpiA de m'avoir accueillie en son sein et de m'avoir permis d'effectuer cette thèse, je remercie également VetAgro Sup de m'avoir accueillie pendant ces trois années sur son campus vétérinaire de Lyon à Marcy-l'Etoile. Je remercie enfin l'unité BioEpiAR (ONIRIS Nantes) de m'avoir accueillie dans ses locaux lors de mes venues occasionnelles.

Je remercie le métaprogramme ACCAF (Adaptation au Changement Climatique de l'Agriculture et de la Forêt) de l'INRA, le département de Santé Animale de l'INRA, la société Merial et l'établissement VetAgro Sup pour le financement de cette thèse.

Je veux remercier les membres du projet CC-EID, qui m'ont aidée à mûrir ma réflexion ainsi qu'à différents moments de ma thèse. Je remercie très vivement l'ensemble des personnes qui ont participé aux collectes effectuées dans ce projet, sans qui les résultats présentés dans cette thèse n'existeraient pas.

Je voudrais remercier Marie-Laure Delignette-Muller pour m'avoir aidée et dirigée dans la mise en œuvre de l'estimation bayésienne, et aussi pour m'avoir donné l'envie d'approfondir l'approche de modélisation qui y est associée et me paraît passionnante. Merci également à Etienne Rivot de m'avoir accueillie dans son module d'introduction aux statistiques bayésiennes sur le campus agronomique de Rennes, grâce à cette formation j'ai pu pratiquer l'estimation bayésienne avec de très bonnes bases.

Je remercie encore Magalie René-Martellet qui m'a formée aux collectes de tiques et à l'identification, qui m'a accompagnée sur le terrain (même lorsqu'il était à peine praticable...) et à beaucoup d'autres moments. Merci également à Frédéric Beugnet dont le dynamisme fut une vraie source de motivation.

Merci aux membres de l'unité EpiA sur le site de Lyon et de Theix pour ces trois années passées, pour votre accompagnement au long de ma thèse et vos conseils.

Merci aux membres de l'unité BioEpAR pour leur accueil chaleureux les fois où je suis « montée » à Nantes. Merci en particulier à Olivier Plantard, Albert Agoulon, Axelle Durand et Agnès Bouju pour les conseils et les échanges enrichissants que nous avons eus.

Je remercie très vivement les stagiaires et étudiantes en thèse vétérinaire YenChau Nguyen, Eva Cassar, Candice Christin, Chantal Heuschmidt, Diane Kraemer et Louise Kautzmann. Vous m'avez apporté une aide considérable, de plus avoir été votre encadrante m'a permis d'apprendre et de progresser.

Merci aux occupants du couloir aile 2 niveau 2 que j'ai côtoyés pendant ces trois années, pour leur bienveillance, leur bonne humeur, leur humour, leurs conseils au quotidien.

Merci à mes co-bureaux successifs Céline, Anne-Claire et Laurent pour les coups de main et les discussions partagées au quotidien. Un énorme merci à Alice pour ses conseils, son amitié, son énergie et son dynamisme contagieux, son soutien au quotidien sans quoi ma vie de doctorante aurait été différente. Merci aux doctorants de VetAgro Sup Céline, Anne-laure, Damien, Thomas, Stéphane et Sylvain avec qui les « repas doctorants » ont été des vrais moments de détente.

Je remercie mes amis pour leur présence au cours de cette thèse, pour leur folie aussi. J'espère passer désormais plus de temps avec vous...!

Je voudrais remercier ma famille pour leur soutien, l'attention portée à mon sujet de thèse, leurs encouragements. Merci en particulier à mes parents, pour leur affection, leur curiosité, leur courage, leur optimisme à toute épreuve. Un énorme merci à Amandine qui remplit son rôle de sœur à 200 %, merci également à Elisa et François mes cousins. Je

voudrais enfin remercier Romain, pour le soutien qu'il m'a apporté jour après jour, pour le chemin déjà fait ensemble, et pour celui qu'il nous reste à parcourir.

Résumé

La tique *Ixodes ricinus* est un vecteur de maladies chez l'animal et chez l'Homme d'importance majeure en Europe. Le réchauffement climatique modifiera probablement son profil temporel d'activité. Pour l'évaluation présente et future du risque de piqûre par *I. ricinus*, des modèles météo-sensibles de prédiction de l'activité sont nécessaires. Dans cette thèse un modèle météo-sensible de régression linéaire généralisé a été ajusté sur des séries temporelles de captures de nymphes, acquises antérieurement à la thèse, pour prédire l'activité saisonnière des nymphes. Depuis ce modèle des profils saisonniers ont été simulés sous scénario de changement climatique. Un modèle de survie météo-sensible a été ajusté à des durées de survie chez des adultes femelles *I. ricinus* dans un cadre bayésien. Simultanément à la modélisation, nous avons investigué les profils d'activité saisonnière des nymphes *I. ricinus* sur plusieurs observatoires répartis dans les climats de France métropolitaine par des captures mensuelles en continu d'avril 2014 à juillet 2016. Le comportement d'*I. ricinus* sous des conditions informatives pour le changement climatique a été investigué. Nos observations et nos simulations confortent l'hypothèse d'une augmentation progressive de l'activité d'*I. ricinus* sur la saison d'hiver, avec des pics d'activité plus précoces. Une activité modérée a été mise en évidence sous des vagues de chaleur à certains moments du jour, suggérant l'importance de l'échelle infra-journalière en été. Le modèle de survie a reproduit avec succès l'effet très défavorable des conditions sèches sur la survie des femelles. Notre travail de thèse souligne l'importance *i)* d'acquérir des observations au plus proche des futures conditions saisonnières, *ii)* de renforcer la sensibilité des modèles de dynamique de populations à la disponibilité en eau dans le milieu des tiques, *iii)* d'étudier les effets de la météorologie vécue sur la population à l'échelle inter-annuelle.

Mots-clés : *Ixodes ricinus*, modélisation, activité saisonnière, survie, météorologie, changement climatique

Table des matières

Remerciements.....	3
Résumé.....	7
Table des matières.....	8
Table des figures.....	13
Liste des tableaux.....	15
I. Introduction.....	17
A. Maladies vectorielles et maladies à tiques dans le contexte du changement climatique.....	17
1. Enjeu au niveau mondial.....	17
2. Variations spatio-temporelles du risque de piqûre de tique.....	18
3. Rôle des facteurs abiotiques sur les populations de vecteurs.....	18
4. Evaluation du risque de piqûre de tique pour une meilleure gestion du risque.....	19
B. Importance médicale et vétérinaire des tiques dures en Europe occidentale et centrale.....	19
1. Systématique.....	19
2. Pathogènes transmis et pathologies (Estrada-Peña et al., 2010; Jongejan and Uilenberg, 2004).....	20
a) En santé animale.....	20
b) En santé humaine.....	21
c) Intérêt majeur d' <i>Ixodes ricinus</i>	21
C. Biologie d' <i>Ixodes ricinus</i> , vecteur majeur en Europe.....	22
1. Biologie et comportement.....	22
a) Cycle biologique.....	22
b) Trophisme.....	25
c) Ectothermie, hygrophilie.....	25
d) Affût et quête (ou phase active).....	25
e) Durée du cycle.....	26
2. Conséquences écologiques.....	27
a) Type d'habitat.....	27
b) Espèces hôtes.....	27
c) Influence de la densité des hôtes.....	27
d) Aire de répartition.....	28
D. Variabilité spatiale et temporelle concernant <i>Ixodes ricinus</i>	30
1. Variabilité spatiale.....	30
2. Variabilité temporelle.....	30
a) Variabilité intra-annuelle.....	30
b) Variabilité inter-annuelle.....	32
E. Effets des variables abiotiques chez le genre <i>Ixodes</i>	32
1. Effets sur les processus biologiques.....	33
a) Spécificités physiologiques.....	33
b) Développement.....	34

c)	Survie.....	34
d)	Affût et activité (quête).....	36
e)	Diapauses.....	37
2.	Effets sur la phénologie.....	38
a)	Inconnues sur la taille des populations.....	38
b)	Inconnues sur la structure d'âge.....	39
c)	Scénarios pour la phénologie.....	39
3.	Quantification des effets des variables abiotiques.....	42
a)	Rareté des conditions contrôlées.....	42
b)	Expertise disponible.....	42
c)	Cas des conditions extrêmes.....	42
F.	Changement climatique.....	43
1.	Changements observés.....	43
a)	Climat en France et en Europe au XXème siècle.....	43
b)	Modifications concernant <i>Ixodes ricinus</i>	46
2.	Projections climatiques à long terme.....	46
a)	Projections climatiques en Europe et en France.....	47
b)	Hypothèses sur les modifications concernant <i>I. ricinus</i>	50
G.	Modéliser la phénologie du risque de piqûre de tique.....	51
1.	Modèles statistiques de régression.....	51
a)	Principe et modèles existants.....	51
b)	Points forts.....	52
c)	Limites des modèles existants.....	52
2.	Modèles de dynamique de populations.....	53
a)	Principe et modèles existants.....	53
b)	Points forts.....	53
c)	Limites des modèles existants.....	54
3.	Modèle à dire d'expert – modèle FleaTickRisk.....	55
a)	Principe.....	55
b)	Points forts.....	55
c)	Limites.....	55
II.	Objectifs de thèse et plan.....	57
III.	Chapitre 1 - Variabilité spatiale et temporelle de l'activité d' <i>Ixodes ricinus</i> en France métropolitaine..	59
A.	Etude de la diversité géographique des profils d'activité saisonnière d' <i>Ixodes ricinus</i> en France métropolitaine.....	59
1.	Introduction.....	59
2.	Matériel et méthodes.....	60
a)	Collecte.....	60
b)	Données météorologiques.....	63
c)	Caractérisation des profils climatiques.....	65
d)	Comparaison des profils météorologiques aux normales.....	66
e)	Gestion du matériel et des données.....	66
3.	Résultats et discussion.....	68
a)	Profils météorologiques sur la période d'étude.....	68

b)	Profils climatiques.....	70
c)	Présence ou absence d' <i>Ixodes ricinus</i>	74
d)	Saisonnalité de l'activité.....	74
e)	Niveaux d'abondance.....	79
4.	Conclusion.....	81
5.	Résumé.....	82
a)	Introduction.....	82
b)	Données et méthode.....	82
c)	Résultats et discussion.....	82
d)	Conclusion.....	83
B.	Activité d' <i>I. ricinus</i> sous des conditions infra-saisonnnières et infra-journalières contrastées : cas du site de Lyon pendant l'été 2015.....	84
1.	Résumé.....	84
a)	Introduction.....	84
b)	Matériel et méthodes.....	85
c)	Résultats et discussion.....	86
d)	Conclusion.....	87
2.	Article 1.....	88
IV.	Chapitre 2 - Modélisation des variations d'activité saisonnière des nymphes <i>Ixodes ricinus</i>	97
A.	Développement d'un modèle d'activité saisonnière pour les nymphes <i>Ixodes ricinus</i>	97
1.	Résumé.....	97
a)	Introduction.....	97
b)	Données et méthode.....	98
c)	Résultats.....	99
d)	Discussion.....	99
e)	Conclusion.....	100
2.	Article 2.....	101
B.	Evaluation et application du modèle – premiers travaux.....	130
1.	Application aux séquences météorologiques du jeu de données CC-EID.....	130
a)	Données météorologiques en entrée.....	130
b)	Qualité de la corrélation entre profils simulés et observés.....	130
2.	Application aux scénarios de changement climatique.....	132
a)	Hypothèses sur l'activité d' <i>I. ricinus</i> sous le changement climatique.....	132
b)	Scénario choisi.....	133
c)	Données météorologiques en entrée.....	133
d)	Création d'une année-type.....	133
e)	Sites choisis pour les simulations.....	133
f)	Evaluation des tendances saisonnières simulées.....	134
3.	Discussion et perspectives.....	136
a)	Evaluer l'extrapolation.....	136
b)	Evaluer le modèle.....	136
V.	Chapitre 3 - Modélisation de la survie météo-dépendante d' <i>Ixodes ricinus</i> dans le cadre d'un modèle de dynamique de populations.....	137
A.	Développement d'un modèle de survie pour les adultes femelles <i>I. ricinus</i>	137

1.	Résumé	137
a)	Introduction.....	137
b)	Données et méthode	138
c)	Résultats	138
d)	Discussion	139
e)	Conclusion	140
2.	Article 3.....	141
B.	Perspectives d'utilisation du modèle	170
VI.	Discussion générale.....	171
A.	Saisonnalité.....	171
1.	Un rythme global qui se répète.....	171
2.	Observations différentes de la littérature.....	172
a)	Activité en hiver.....	172
b)	Absence de pic automnal	172
3.	Spécificités locales observées en lien avec le climat.....	172
c)	Activité modérée en hivers doux.....	172
d)	Précocité du pic d'activité	173
e)	Chute estivale de l'activité	173
4.	Variations infra-mensuelles.....	173
5.	Variations infra-journalières.....	174
B.	Variables influentes	175
1.	Effets.....	175
a)	Température.....	175
b)	Humidité et précipitations.....	175
c)	Effet conjoint température –humidité/précipitations	177
d)	Variation de la durée du jour	177
e)	Densités en chevreuils.....	177
2.	Limites associées aux observations.....	178
a)	Inconnues sur les conditions réelles.....	178
b)	Inconnue sur l'activité nocturne.....	179
c)	Autres facteurs intervenants.....	179
3.	Prise en compte dans les modèles	180
a)	Passé météorologique proche (température, humidité et précipitations).....	180
b)	Variation de la durée du jour	180
c)	Effet-site	181
C.	Modèles développés	181
1.	Modèle d'activité.....	181
a)	Pertinence pour des cartes de risque.....	181
b)	Hypothèses sur les variables considérées	182
c)	Choix du type de modèle.....	182
d)	Limites du modèle d'activité - rigidité.....	182
2.	Modèle de survie.....	183
a)	Avantages du cadre bayésien.....	183
b)	Limites	183

D.	Projections avec le changement climatique	184
1.	Activité en hiver et début de printemps	184
2.	Eté et début d'automne	184
VII.	Perspectives	185
A.	Approches de modélisation	185
1.	Modèles à développer	185
a)	Modèles de dynamique de populations	185
b)	Exploiter le cadre bayésien	185
c)	Inférence sur les modèles de dynamique de populations	186
d)	Approches par dire d'expert	186
e)	Préserver la parcimonie	186
2.	Variables à étudier, processus à modéliser	187
a)	Modèles pour l'affût	187
b)	Modèles pour la diapause.....	187
c)	Précipitations et rythme de l'apport en eau.....	188
B.	Observations	188
1.	Données de captures et mesures météorologiques	189
a)	Maintenir le suivi au long terme	189
b)	Connaître les populations d'adultes et de larves.....	189
c)	Mesurer les conditions du sol	189
2.	Expérimentations	190
a)	Conditions de terrain contrôlées	190
b)	Connaître la structure d'âge	191
VIII.	Conclusion	193
IX.	Références.....	195
X.	Annexes	203
A.	Aire de répartition d' <i>Ixodes ricinus</i> selon le dire d'expert	203
B.	Données météorologiques horaires mesurées	204
C.	Simulations de l'activité saisonnière sous scénario de changement climatique	209

Table des figures

Figure I.1 Cycle biologique d' <i>I. ricinus</i> (Campbell, 1948; Gray, 1991; MacLeod, 1932; Pérez-Eid, 2007).....	23
Figure I.2 Méthode de collecte au drap et adulte femelle <i>Ixodes ricinus</i> en position d'affût.	26
Figure I.3 Climats retrouvés en Europe et aire de répartition d' <i>Ixodes ricinus</i>	29
Figure I.4 Profil-type de l'activité d' <i>I. ricinus</i> sur une année.....	32
Figure I.5 Scénario de dynamique de population depuis la publication de Randolph et al. (Randolph et al., 2002).....	40
Figure I.6 Scénario de dynamique de population extrait de la publication de Walker (Walker, 2001).....	41
Figure I.7 Ecart de la température moyenne annuelle à la référence 1961-1990 pour la France métropolitaine (MétéoFrance, 2015a).....	44
Figure I.8 Ecart de température sur la saison d'hiver (°C) par rapport à la référence 1976-2005 pour le scénario RCP8.5 aux horizons 2021-2050 et 2071-2100 extraits de Ouzeau et al. (Ouzeau et al., 2014).....	47
Figure III.1 Localisation en France des observatoires du réseau CC-EID (« Climate Change and Emergent Infectious Diseases »).	62
Figure III.2 Comparaison de la séquence météorologique du 1 ^{er} janvier 2014 au 31 juillet 2016 avec les normales sur la période 1981-2010 sur chaque site de la campagne d'observation CC-EID.....	69
Figure III.3 Diagrammes ombro-thermiques sur les sites du projet CC-EID Theix, Nancy, Lyon et Sénart.	70
Figure III.4 Diagrammes ombro-thermiques sur les sites du projet CC-EID Nantes, Gardouch et Montpellier.	71
Figure III.5 Densités de nymphes <i>I. ricinus</i> mesurées par la collecte au drap d'avril 2014 à juillet 2016 sur les observatoires du réseau CC-EID.....	75
Figure III.6 Densités de nymphes <i>I. ricinus</i> mesurées par la collecte au drap d'avril 2014 à juillet 2016 sur les observatoires du réseau CC-EID (échelle logarithmique).	76
Figure III.7 Profils saisonniers de l'activité des adultes <i>Ixodes ricinus</i> selon Korenberg (Korenberg, 2000).....	79
Figure IV.1 Simulation des effectifs de nymphes depuis les séries météorologiques des sites du projet CC-EID avec le modèle d'activité saisonnière.....	131
Figure IV.2 Année-type des effectifs de nymphes simulés à proximité de Nancy (Lorraine, Nord-Est de la France ; 48°42'18" N ; 6°4'57" E) sous le scénario de changement climatique RCP 8.5.....	135
Figure X.1 Aire de répartition d' <i>Ixodes ricinus</i> définie par consultation d'experts.....	203

Figure X.2 Méthode pour l'interprétation des Figures 3 à 6.	204
Figure X.3 Amplitudes journalières de température et d'humidité relative pour les mois d'hiver.	205
Figure X.4 Amplitudes journalières de température et d'humidité relative pour les mois de printemps.....	206
Figure X.5 Amplitudes journalières de température et d'humidité relative pour les mois d'été.	207
Figure X.6 Amplitudes journalières de température et d'humidité relative pour les mois d'automne.....	208
Figure X.7 Localisation des sites sur lesquels ont été simulés les profils d'activité des nymphes <i>I. ricinus</i> sous des scénarios de changement climatique.	209
Figure X.8 Année-type des effectifs de nymphes simulés sur le site de Brest (Bretagne, Ouest de la France) sous le scénario de changement climatique RCP 8.5.....	210
Figure X.9 Année-type des effectifs de nymphes simulés sur le site de Lyon (Centre-Est de la France) sous le scénario de changement climatique RCP 8.5.....	211
Figure X.10 Année-type des effectifs de nymphes simulés sur le site de Nantes (Ouest de la France) sous le scénario de changement climatique RCP 8.5.....	212
Figure X.11 Année-type des effectifs de nymphes simulés sur le site de Sénart (région parisienne, Nord de la France) sous le scénario de changement climatique RCP 8.5.....	213
Figure X.12 Année-type des effectifs de nymphes simulés sur le site de Suippes (Nord-Est de la France) sous le scénario de changement climatique RCP 8.5.....	214
Figure X.13 Année-type des effectifs de nymphes simulés sur le site de Theix (Centre de la France) sous le scénario de changement climatique RCP 8.5.....	215

Liste des tableaux

Tableau I.1 Processus et phases du cycle biologique de <i>Ixodes ricinus</i>	24
Tableau I.2 Tendances climatiques observées depuis la deuxième moitié du XXème siècle jusqu'à 2015.	45
Tableau I.3 Projections climatiques pour l'Europe et la France au XXIème siècle (périodes 2021-2050 et 2070-2100).	49
Tableau III.1 Description des sites du réseau CC-EID.	63
Tableau III.2 Fonctionnement du réseau CC-EID.	67
Tableau III.3 Comparaison de la séquence météorologique sur les sites du projet CC-EID du 1er janvier 2014 au 31 juillet 2016 aux normales de température et de précipitations.	68
Tableau III.4 Profils climatiques sur les sites du projet CC-EID Theix, Nancy, Lyon et Sénart.	72
Tableau III.5 Profils climatiques sur les sites du projet CC-EID Nantes, Gardouch et Montpellier.	73

I. Introduction

Dans cette introduction, nous exposerons d'abord les enjeux présentés par les maladies vectorielles et les maladies à tiques, ainsi que les conséquences du changement climatique sur la gestion du risque de piqûre de tique. Nous détaillerons ensuite les principales tiques vectrices en Europe occidentale, puis nous nous concentrerons sur l'espèce *Ixodes ricinus*. Nous détaillerons ensuite sa biologie, puis les déterminants de la variabilité spatiale et temporelle de son activité, et enfin les connaissances disponibles sur l'effet des variables abiotiques sur sa biologie. Nous exposerons les hypothèses sur les modifications induites par le changement climatique sur son activité, compte tenu des effets de ces variables abiotiques. Enfin, nous détaillerons les méthodes existantes pour la modélisation des variations temporelles du risque de piqûre par l'espèce *Ixodes ricinus*.

A. Maladies vectorielles et maladies à tiques dans le contexte du changement climatique

Dans cette première partie nous verrons d'abord les enjeux que représentent les maladies vectorielles et les maladies à tiques au niveau mondial, puis les variations spatio-temporelles du risque de piqûre de tique. Nous introduirons ensuite l'importance des facteurs abiotiques et du changement climatique sur le profil spatio-temporel du risque de piqûre de tique. Enfin, nous exposerons la nécessité de prendre en compte ces facteurs abiotiques dans la gestion du risque de piqûre de tique et l'adaptation au changement climatique.

1. Enjeu au niveau mondial

Les maladies transmises par des arthropodes vecteurs représentent un enjeu majeur en santé publique et en santé animale au niveau mondial. Elles représentent 17% des cas de maladies infectieuses humaines et sont responsables de plus d'un million de décès chaque année dans le monde (WHO, 2016). Elles ont un impact sociétal considérable (Lee et al., 2013), notamment lorsqu'elles induisent une maladie chronique ou une

invalidité. C'est le cas de l'épidémie de microcéphalie due à la maladie à virus Zika au Brésil (Boeuf et al., 2016; Demir and Kilic, 2016), ou de la maladie de Lyme en Europe et en Amérique du Nord (Johnson et al., 2011; van den Wijngaard et al., 2015). Lorsqu'elles touchent les élevages, les maladies vectorielles induisent des pertes économiques qui peuvent être conséquentes. Par exemple, en Europe les flambées de fièvre catarrhale ovine, de maladie à virus Schmallenberg ou encore la présence de plus en plus marquée d'anaplasmose bovine, causent régulièrement des pertes aux éleveurs (Afonso et al., 2014; Fofana et al., 2009; Joncour, 2009). Parmi les arthropodes hématophages, les tiques sont vectrices de nombreux pathogènes lors de leur repas de sang, chez l'Homme, l'animal domestique et la faune sauvage, et sont présentes partout sur le globe (Jongejan and Uilenberg, 2004). Le risque de maladie à tiques varie notamment avec le risque d'être piqué par une tique.

2. Variations spatio-temporelles du risque de piqûre de tique

Le risque de piqûre de tique varie dans le temps et dans l'espace. Ces variations spatio-temporelles sont majoritairement déterminées par *i)* la répartition géographique de l'abondance de l'espèce vectrice et *ii)* les variations temporelles de l'abondance des tiques et de leur activité. Ces profils spatio-temporels sont modifiés par les changements globaux comme l'intensification des échanges, le changement climatique, les changements environnementaux dont l'urbanisation et la reforestation (Sutherst, 2001, 2004). Par exemple, l'espèce vectrice peut s'installer dans des zones nouvelles (Beugnet and Marié, 2009; E. Lindgren et al., 2000).

3. Rôle des facteurs abiotiques sur les populations de vecteurs

Les facteurs environnementaux qui agissent sur l'écologie des tiques, et des arthropodes vecteurs en général, constituent des déterminants majeurs du risque de piqûre de tique. En particulier, les facteurs abiotiques, qui incluent les facteurs météorologiques et la photopériode, agissent sur la biologie des arthropodes vecteurs. Les types de climats

influencent leur aire de distribution, et la météorologie influence les variations temporelles de leur abondance et de leur activité. Par conséquent, le changement climatique aura probablement un impact majeur au niveau mondial (Barros et al., 2014; Semenza et al., 2011) sur la répartition des vecteurs ainsi que sur leur profil d'activité (Barros et al., 2014; Gale et al., 2010; Li et al., 2016). De plus, les modifications induites par le réchauffement observé depuis la fin du XXème siècle (Barros et al., 2014) sont déjà perceptibles sur les populations de vecteurs et sur l'incidence des maladies vectorielles (Beugnet and Marié, 2009; Elbers et al., 2015; Lindgren et al., 2000).

4. Evaluation du risque de piqûre de tique pour une meilleure gestion du risque

Le risque de piqûre de tique étant météo-sensible, pour l'évaluer il est essentiel *i)* de comprendre et de caractériser les effets des facteurs météorologiques et climatiques sur la biologie des tiques, *ii)* d'identifier des indicateurs météorologiques ou climatiques qui permettent d'estimer l'activité des populations de tiques. Cette évaluation du risque de piqûre de tique constitue une étape indispensable pour une meilleure gestion du risque. De plus, évaluer le risque de piqûre de tique modifié avec le changement climatique constitue une première étape pour l'adaptation au changement climatique.

B. Importance médicale et vétérinaire des tiques dures en Europe occidentale et centrale

Les tiques sont les premiers vecteurs de maladies en Europe. Parmi les espèces de tiques présentes en Europe occidentale et centrale, nous nous concentrons ici sur celles qui représentent des enjeux de santé publique ou animale : celles qui sont déjà impliquées dans des maladies humaines ou animales émergentes ou non.

1. Systématique

Nous nous appuyons ici sur la systématique proposée par Camicas (Camicas, 1998) et Pérez-Eid ((Pérez-Eid, 2007). Les tiques composent l'ordre des *Ixodida*. Deux sous-ordres

sont à distinguer : celui des *Ixodina*, dites « tiques dures », et celui des *Argasina*, dites « tiques molles ». La grande majorité des tiques présentant un enjeu en santé publique et animale en Europe occidentale appartiennent au sous-ordre des *Ixodina*, dans lequel on distingue la famille des Ixodidae de celle des Amblyommidae. Les principaux genres identifiés sont le genre *Ixodes* parmi les Ixodidae d'une part, et les genres *Dermacentor*, *Hyalomma* et *Rhipicephalus* parmi les Amblyommidae d'autre part. Les tiques du genre *Ixodes* montrent une gamme importante de spécificité d'hôte, certaines espèces étant généralistes. Chez celles-ci, chaque stase (larve, nymphe, adulte) peut se nourrir sur une grande diversité de vertébrés, qu'ils soient l'Homme, les animaux de rente, de compagnie ou de la faune sauvage.

2. Pathogènes transmis et pathologies (Estrada-Peña et al., 2010; Jongejan and Uilenberg, 2004)

Nous nous concentrons ici sur les principales espèces vectrices en Europe : *Ixodes ricinus*, *Dermacentor reticulatus* et *Dermacentor marginatus*, *Rhipicephalus sanguineus* et *Hyalomma marginatum*. Chacune de ces espèces peut transmettre plusieurs pathogènes différents. Un même pathogène peut être transmis par plusieurs espèces.

a) En santé animale

Le poids économique des maladies à tiques chez l'animal est probablement important, mais est difficile à estimer (Jongejan and Uilenberg, 2004). La babésiose ou piroplasmose canine est hautement pathogène chez le chien et est transmise notamment par les espèces *Dermacentor reticulatus*, *Dermacentor marginatus* et *Rhipicephalus sanguineus*. Elle est due aux protozoaires du genre *Babesia*. *Dermacentor reticulatus* transmet également la babésiose équine, ou piroplasmose équine. *Ixodes ricinus* est impliquée dans la transmission de la babésiose bovine, l'anaplasmose (bactérie du genre *Anaplasma*) et le virus Louping-ill. *Rhipicephalus sanguineus* transmet également l'ehrlichiose canine, due à la bactérie *Ehrlichia canis*.

b) En santé humaine

Ixodes ricinus est l'espèce qui concerne le plus la santé humaine. Elle transmet les bactéries du genre *Borrelia*, dont les agents de la maladie de Lyme les bactéries *Borrelia burgdorferi sensu lato*. La borréliose de Lyme est la première des maladies dues à un arthropode vecteur dans l'hémisphère Nord. L'incidence de la borréliose de Lyme est très variable selon les régions de France (de moins de 50 à plus de 100/100 000 hab. (Institut National de Veille Sanitaire, 2016)). La même variabilité est observée entre les pays d'Europe (Lindgren et al., 2006). *I. ricinus* transmet également l'encéphalite à tiques, causée par un virus et qui est surtout présente en Europe Centrale et de l'Est. Son incidence est variable entre et au sein des pays (de moins de 1 à plus de 18/100 000 hab., (European Centre for Disease Prevention and Control, 2012)). Les bactéries du genre *Rickettsia* sont transmises par toutes les espèces de tiques citées précédemment. En particulier, *Rickettsia conorii* est transmise par *R. sanguineus* et cause la fièvre boutonneuse méditerranéenne chez l'Homme, pathologie qui peut présenter des formes sévères. Enfin, l'espèce *Hyalomma marginatum*, transmet le virus de la fièvre hémorragique de Crimée-Congo à l'Homme. Cette maladie pourrait être en expansion en Europe, *H. marginatum* étant présente dans plusieurs pays d'Europe occidentale, dans les Balkans et en Turquie (ECDC, 2016).

c) Intérêt majeur d'*Ixodes ricinus*

I. ricinus a une très faible spécificité d'hôtes, elle est dite ubiquiste. Son spectre d'hôtes comprend tous les vertébrés (grands mammifères et rongeurs de la faune sauvage, grands et petits ruminants, chien et chat, chevaux, reptiles, oiseaux). Ainsi, elle est capable d'assurer la circulation d'agents pathogènes entre hommes, faune sauvage et animaux domestiques. Cette espèce est fréquemment retrouvée et colonise un grand nombre d'habitats. Enfin, c'est celle dont le rôle vecteur est le plus marqué. En effet, l'importance prépondérante de la maladie de Lyme en Europe, ainsi que la gravité de l'encéphalite à tiques, en font un vecteur d'intérêt majeur.

C. Biologie d'*Ixodes ricinus*, vecteur majeur en Europe

1. Biologie et comportement

Nous voyons ici la biologie et le comportement d'*I. ricinus*, qui sont essentiels à connaître pour décrire d'être piqué par cette espèce.

a) Cycle biologique

Le cycle de l'espèce *Ixodes ricinus* comporte trois stases actives : larve, nymphe et adulte, avec un seul repas sanguin à chaque stase (**Figure I.1**). Ces trois repas sanguins se produisent sur des hôtes différents. A chaque stase on trouve une phase de mue ou développement inter-stadial, suivie d'une phase d'activation, d'une phase de quête aussi appelée phase d'activité ou phase active, puis une phase de repas. A la stase adulte, après s'être gorgé sur un hôte la femelle pond puis meurt, une seule ponte est donc possible. La femelle pond un grand nombre d'œufs, de 2000 à 3500 (MacLeod, 1932). La phase de diapause correspond à une réduction des activités métaboliques qui est déclenchée ou levée par un stimulus extérieur, par exemple une augmentation de la durée du jour. Pendant la diapause développementale le développement est arrêté. Pendant la diapause comportementale, les tiques ont émergé mais ne sont pas en phase active, elles ne sont donc pas à l'affût.

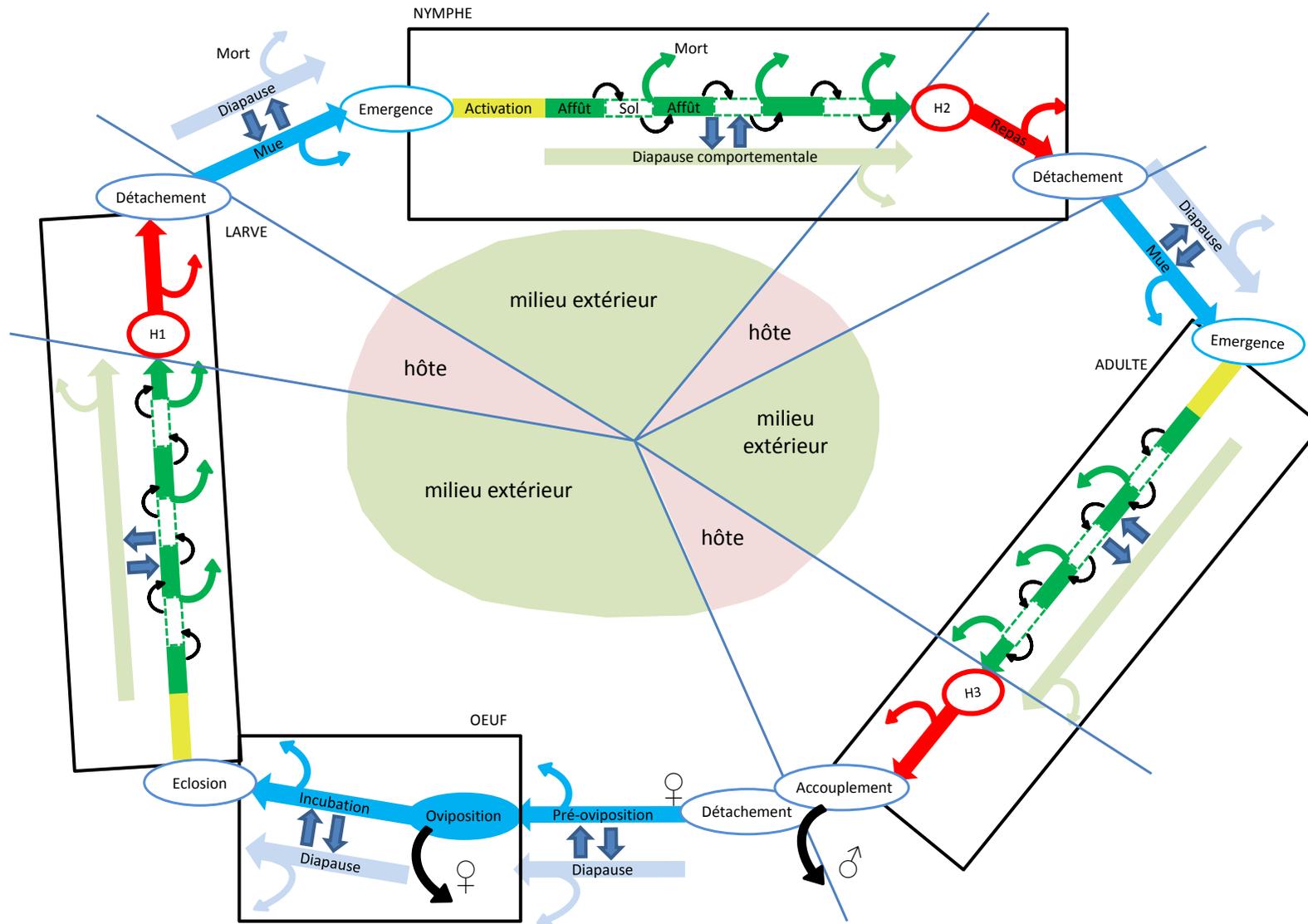


Figure I.1 Cycle biologique d'*I. ricinus* (Campbell, 1948; Gray, 1991; MacLeod, 1932; Pérez-Eid, 2007).

Tableau I.1 Processus et phases du cycle biologique d'*Ixodes ricinus*.

D'après Agoulon A. (communication personnelle). Les durées données dans ce tableau ne sont pas les durées exactes rapportées par les auteurs mais un ordre de grandeur établi en compilant plusieurs publications (Aeschlimann, 1972; MacLeod, 1932).

Phases de développement		Durée (en jours)		
	Développement	Pré-oviposition : 3-25 j, jusqu'à 52 j Oviposition : env 30 j, de 10 à 200 j Incubation : 30 - 400 j	Métamorphose Larve -> Nymphe : 30-200 j	Métamorphose Nymphe -> Adulte : 25-400 j
Phases retrouvées chez les trois stases		LARVE	NYMPHE	ADULTE
	Activation	3-10 j	10-30 j, jusqu'à 70 j	10-50 j
	Phase active / phase de quête d'hôte	Quelques jours ou quelques semaines si un hôte est capturé rapidement Généralement entre 5 et 15 mois Dépend du moment de capture de l'hôte		
	Affût, la tique est au sommet de la végétation en position pour s'accrocher sur un hôte	Quelques heures à quelques jours	Changement en quelques heures ou quelques jours (Perret et al., 2003)	
	Absence d'affût / quiescence, la tique est au niveau de la litière du sol	Quelques jours à quelques semaines		
	Phase de repas sur l'hôte	4-10 j	3-7 j	8-20 j
	Diapause développementale	Plusieurs mois		
	Diapause comportementale	Plusieurs mois		

Processus	
	Arrêt / reprise de l'affût
	Entrée / sortie de diapause
	Fixation sur un hôte
	Mortalité dans chaque phase

b) Trophisme

Toutes les phases du cycle de *Ixodes ricinus*, y compris le développement des œufs, se déroulent au sol dans la végétation, donc dans le milieu extérieur, sauf la phase de repas qui se déroule sur l'hôte. *Ixodes ricinus* est donc une espèce totalement exophile. Ceci la distingue des espèces ayant des stases dites endophiles, qui sont inféodées à leur hôte, vivant dans les terriers ou directement sur l'hôte (Pérez-Eid, 2007). De fait, la tique est exposée aux variations de météorologie, de durée du jour et de changements de végétation durant tout son cycle.

c) Ectothermie, hygrophilie

Ixodes ricinus est ectotherme, sa vitesse de développement ainsi que sa capacité de mouvement dépend donc de la quantité de chaleur qu'elle reçoit, et donc de la température de son milieu. Elle est également très hygrophile, l'accomplissement du cycle ne peut se faire que sous une humidité élevée. Les conditions sèches sont défavorables à l'accomplissement du cycle.

d) Affût et quête (ou phase active)

Une fois émergée à une stase donnée, après une phase d'activation la tique se met à la recherche d'un hôte (phase active). Elle se place à l'affût au sommet de la végétation et attend le passage d'un hôte sur lequel s'accrocher. Cette activité permet la capture des tiques par la méthode de collecte au drap (**Figure I.2**) : un drap est passé sur la végétation pour imiter le passage d'un hôte. On mesure ainsi le nombre de tiques d'une stase donnée aptes à s'accrocher sur un hôte sur une surface donnée, à un moment donné. Cet effectif est considéré comme une mesure du risque de piqûre de tique.



Figure I.2 Méthode de collecte au drap et adulte femelle *Ixodes ricinus* en position d'affût.

Sources : Candice Christin (gauche), Magalie René-Martellet (droite).

La phase active, période qui s'étend entre l'activation et le repas sanguin, est de durée très variable, de plusieurs semaines à plusieurs mois. En effet, si la tique parvient à trouver rapidement un hôte, la phase active est écourtée. Si la capture de l'hôte est tardive la tique restera plus longtemps dans la végétation du sol, où elle sait survivre. Pour assurer sa survie elle redescend régulièrement dans la litière du sol (phase de quiescence) afin de maintenir son hydratation. En effet, l'humidité est plus élevée dans la litière du sol qu'au sommet de la végétation. Ainsi, pendant la phase active la tique n'est pas en permanence à l'affût d'un hôte, mais alterne entre des phases d'affût et de quiescence. L'exposition aux piqûres varie donc dans le temps, en fonction des périodes d'affût ou de quiescence.

e) *Durée du cycle*

A l'instar de la phase d'activité que nous avons décrite précédemment, les phases du cycle ont des durées très variables (**Tableau I.1**). La température est le principal facteur qui fait varier la durée du cycle. Certaines phases peuvent mettre quelques semaines à quelques mois pour se dérouler, c'est le cas de la phase de développement par exemple. Ainsi, un cycle peut durer entre deux et cinq ans.

Pour conclure, nous avons vu que le cycle de vie d'*I. ricinus* est complexe avec l'alternance de nombreuses phases. Leurs durées sont très variables, elles changent en fonction de nombreux facteurs dont la disponibilité des hôtes et les conditions du milieu.

2. Conséquences écologiques

a) *Type d'habitat*

Etant très hygrophile, *I. ricinus* colonise les habitats où la végétation au sol garantit une humidité élevée, et dans lesquels elle est protégée du vent qui pourrait provoquer sa dessiccation. Elle se retrouve surtout dans les zones boisées, dont les forêts de conifères et décidues, mais elle se trouve également en lisière de forêt et en prairie (Boyard et al., 2007; Pérez-Eid, 2007; Walker et al., 2001).

b) *Espèces hôtes*

Ixodes ricinus a pour hôtes naturels les mammifères de la faune sauvage, en particulier les grands ongulés et les micromammifères, ainsi que les oiseaux et les lézards. Le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et les rongeurs sauvages, surtout le campagnol roussâtre (*Myodes glareolus*) et la souris (*Apodemus sylvaticus*) sont les hôtes principaux (James et al., 2013; McCoy and Boulanger, 2015; Pérez-Eid, 2007). La préférence pour les hôtes diffère selon les stases : les trois stases se retrouvent sur les chevreuils, alors que les stases qui infestent les rongeurs sont majoritairement les larves et les nymphes, les adultes étant peu retrouvés sur les rongeurs (Kiffner et al., 2010; Mihalca et al., 2012; Vor et al., 2010).

c) *Influence de la densité des hôtes*

La densité des populations de chevreuils a un effet positif sur la densité des populations de tiques (Gilbert et al., 2012; Tagliapietra et al., 2011; Walker et al., 2001). Ceci peut s'expliquer parce que plus les hôtes sont nombreux, plus la probabilité de repas est élevée (Randolph, 2004). Ainsi, plus les femelles adultes seront nombreuses à trouver un hôte et plus elles seront nombreuses à se nourrir puis pondre, ce qui aura in fine une influence sur la densité de la population. La relation entre densité de chevreuils et densité de tiques est surtout étudiée pour la stase nymphe (Gilbert et al., 2012; Tagliapietra et al., 2011; Vor et al., 2010; Walker et al., 2001). Elle est probablement non linéaire, avec un effet de plateau pour les plus densités de chevreuils très élevées (Rosa and Pugliese, 2007). La densité des

populations de rongeurs a globalement un effet positif sur la densité des populations de tiques (Ostfeld et al., 2006; Perez et al., 2016).

d) Aire de répartition

Egalement du fait de son hygrophilie, elle colonise les climats océaniques et continentaux. Ces climats couvrent la majorité du continent européen (**Figure 1.3**), par conséquent son aire de répartition en Europe est très large (Beugnet and Chalvet-Monfray, 2013; Estrada-Peña et al., 2006, 2010). Le temps sec et les conditions très chaudes qui caractérisent le climat méditerranéen sont considérés comme défavorables à la persistance des populations. Ainsi, il est classiquement considéré que *I. ricinus* n'est présente dans les climats méditerranéens que de façon sporadique, notamment en altitude (ESCAAP France, 2015; Pérez-Eid, 2007). Elle est considérée comme absente dans les zones les plus au Sud de l'Europe, ou bien présente de manière très sporadique.

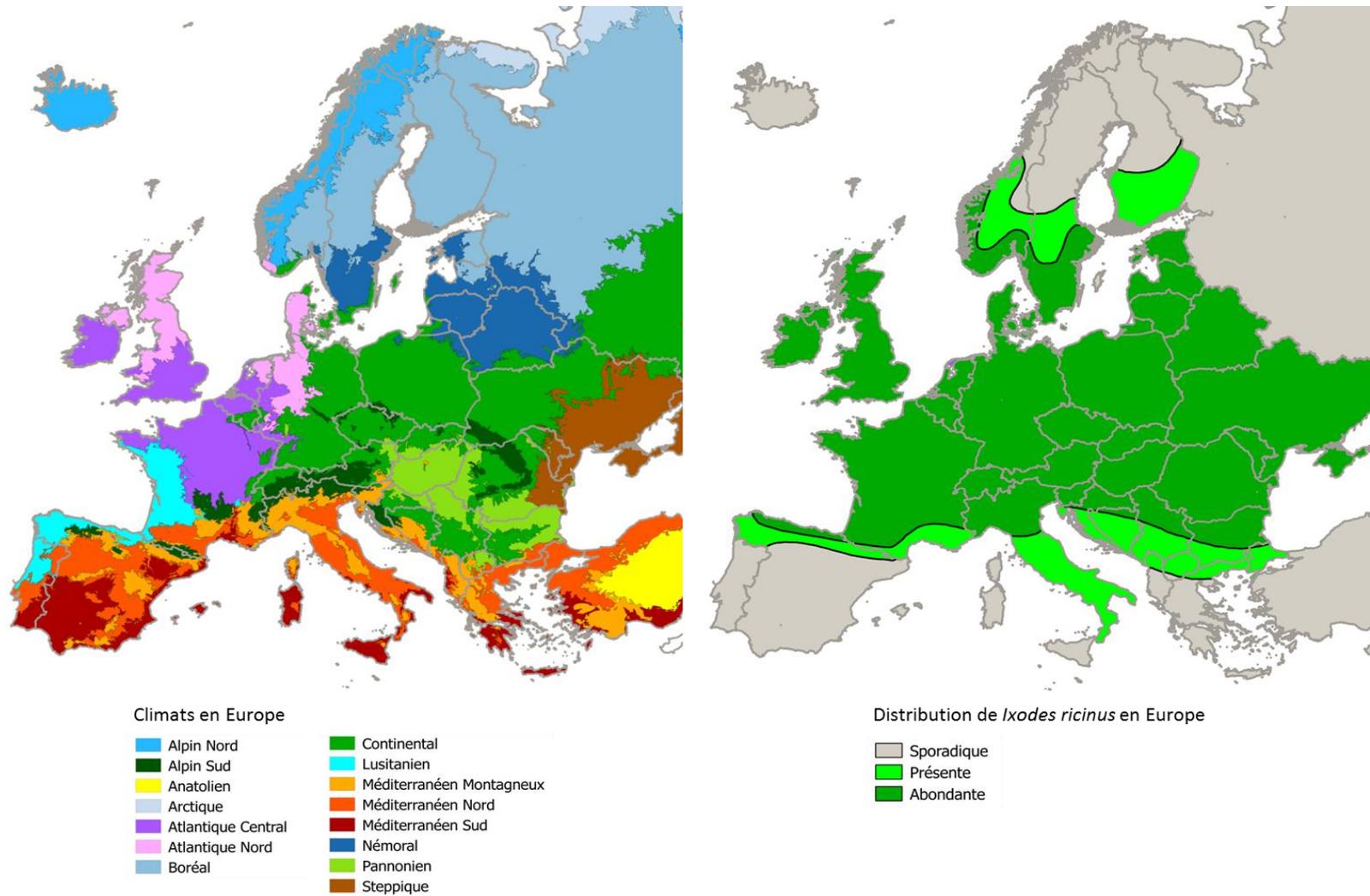


Figure I.3 Climats retrouvés en Europe et aire de répartition d'*Ixodes ricinus*.

Gauche : Climats d'Europe d'après Mùcher et al. (Mùcher et al., 2010) . Droite : Distribution d'après une revue de la littérature, société Meriel (Annexe A).

D. Variabilité spatiale et temporelle concernant *Ixodes ricinus*

1. Variabilité spatiale

A une échelle large, la présence et l'abondance d'*Ixodes ricinus* dépendent des conditions climatiques (cf : aire de répartition). A l'échelle du paysage elles dépendent des conditions très locales. Les facteurs qui expliquent cette variabilité spatiale à cette petite échelle sont les conditions microclimatiques, le type de végétation, les caractéristiques du sol, la structure du paysage (Boyard et al., 2007), et la densité des hôtes ainsi que leur dynamique à travers le paysage (Boyard et al., 2008; Li et al., 2014; Perez et al., 2016). A l'intérieur de la zone de répartition, la distribution des populations d'*I. ricinus* est donc assez hétérogène dans la dimension spatiale. Néanmoins, lorsque les conditions locales le permettent, *I. ricinus* est présente dans les climats qui lui sont favorables.

2. Variabilité temporelle

a) Variabilité intra-annuelle

Dans son aire de répartition, *Ixodes ricinus* a une activité saisonnière : les périodes d'activité ne sont retrouvées qu'à certaines saisons, l'activité étant faible ou inexistante aux autres saisons.

(1) Connaissances sur la saisonnalité

La connaissance sur les périodes d'activité d'*Ixodes ricinus* provient majoritairement des campagnes de captures de tiques par la méthode de collecte au drap ou au drapeau qui ont été effectuées jusqu'à présent. Les campagnes régulières de captures sur hôtes sont beaucoup plus rares, notamment parce qu'elles sont beaucoup plus lourdes à mener que les collectes au drap. Les premières collectes régulières ont été rapportées dans les années 1970 en Suisse (Aeschlimann, 1972), en Irlande (Gray, 2008) et en France (Gilot et al., 1975). Des profils ont été régulièrement rapportés jusqu'aux années 2000 (Perret et al., 2000; Randolph et al., 2002) puis dans les années 2010 dans plusieurs pays

d'Europe (Alonso-Carné et al., 2016; Buczek et al., 2014; Daniel et al., 2015; Kiewra et al., 2014; Qviller et al., 2014; Schulz et al., 2014).

(2) Stases étudiées

Des trois stases actives, la stase nymphe est la plus largement étudiée. D'une part, les nymphes sont de taille moyenne, plus visibles sur le drap que les larves. D'autre part, la mortalité inter-stadiale fait qu'elles présentent une abondance intermédiaire entre les larves et les adultes. Les larves sont très nombreuses et agrégées, ce qui rend leur comptage au drap fastidieux, alors que les adultes sont peu nombreux, et il est donc difficile de déduire une saisonnalité à partir de leurs effectifs. Enfin, les effectifs de nymphes ont une variation saisonnière marquée, elles représentent donc un signal facile à appréhender.

(3) Année-type

On peut dégager une année-type de l'activité, toutes stases confondues : le pic d'activité a lieu au printemps, puis l'activité diminue en été (**Figure I.4**). Un pic peut parfois être observé en automne, il est décrit plus faible que le pic de printemps. Le nombre de tiques est considéré comme très faible voire nul en hiver, pour toutes les stases.

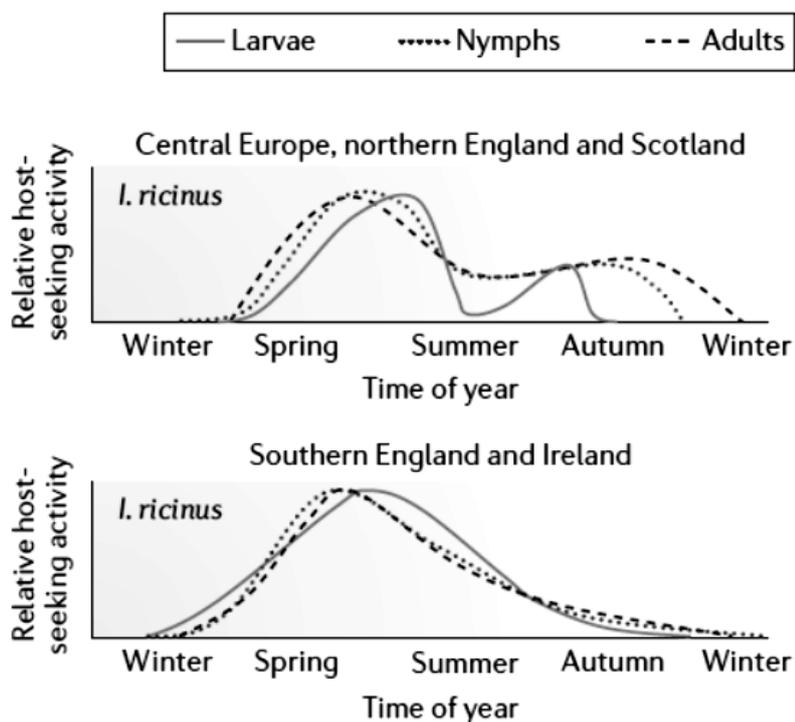


Figure I.4 Profil-type de l'activité d'*I. ricinus* sur une année.

Cette figure est extraite de la publication de Kurtenbach et al. (Kurtenbach et al., 2006).

Il est classiquement considéré que l'intensité de l'activité en été varie selon les climats : si l'été est plutôt frais et humide, une activité pourrait se maintenir (Randolph et al., 2002). Cette tendance est valable pour les trois stases adulte, nymphe et larve. Néanmoins, des différences peuvent exister sur le moment du pic d'activité en fonction des stases : il est parfois rapporté en automne pour les adultes (Alonso-Carné et al., 2016) et en été pour les larves (Alonso-Carné et al., 2016; Randolph et al., 2002).

b) Variabilité inter-annuelle

Sur un site donné, le niveau d'activité peut varier entre les années (Paul et al., 2016; Tagliapietra et al., 2011). Ces variations de niveaux sont surtout appréciables en observant l'effectif de tiques au pic d'activité.

E. Effets des variables abiotiques chez le genre *Ixodes*

Dans cette partie nous présentons en détails les connaissances et les données disponibles sur les variables qui influencent les processus biologiques d'*Ixodes ricinus*.

Nous nous appuyons également sur la littérature disponible concernant *Ixodes scapularis*, qui est le principal vecteur de la maladie de Lyme sur le continent américain. Comme *I. ricinus*, *I. scapularis* est exposée à la météorologie tout au long de son cycle (exophile), a un spectre d'hôte large (ubiquiste), est très hygrophile et moyennement thermophile.

1. Effets sur les processus biologiques

Afin de comprendre les effets des variables abiotiques sur les processus biologiques, nous allons tout d'abord rappeler les spécificités physiologiques en lien avec les variables abiotiques. Nous aborderons ensuite les effets selon différents processus biologiques.

a) Spécificités physiologiques

(1) Ectothermie

Les tiques du genre *Ixodes* sont ectothermes, leur fonctionnement métabolique dépend de la température de leur milieu. Par conséquent, le déroulement des processus biologiques va varier avec les conditions de température (Lees and Milne, 1951; MacLeod, 1932).

(2) Mécanisme d'hydratation et transpiration

Pour s'hydrater, les tiques absorbent l'eau présente dans l'atmosphère (Gaede and Knülle, 1997; Rudolph and Knülle, 1974). Cette absorption est un processus actif, alors que la perte d'eau est un phénomène passif (Kahl, 1991; Kahl and Knülle, 1988; Lees, 1946; MacLeod, 1935). Pour maintenir leur équilibre hydrique, elles doivent se réhydrater en permanence (Lees, 1946), et dépensent donc de l'énergie.

(3) Sensibilité à la lumière du jour

Les tiques possèdent des photorécepteurs qui les rendent sensibles aux changements de luminosité (Perret et al., 2003).

b) Développement

Pour accomplir leur développement vers la stase suivante, les tiques en développement doivent accumuler de la chaleur, y compris pour la formation des œufs par les femelles (pré-oviposition) et l'éclosion. Selon les travaux de Campbell (Campbell, 1948) pour *Ixodes ricinus*, et ceux de Ogden et al. (Ogden et al., 2004) pour *Ixodes scapularis*, plus la température est élevée et plus le temps de développement est court, selon une relation non linéaire pour les deux espèces. La température à partir de laquelle la chaleur reçue est accumulée est d'environ 5°C selon Campbell. Les degrés-jours, unité qui quantifie la chaleur reçue, sont donc accumulés à partir de cette température. Chez *I. scapularis* le temps de pré-éclosion diminue depuis 10°C jusqu'à atteindre un plateau à 20°C. Le temps de développement minimal est atteint vers 15°C pour les femelles gorgées, et pour 20°C pour les larves et nymphes gorgées. Ce plateau s'observe également pour les températures supérieures à 25°C, sachant que ces expériences sont menées à une humidité relative maximale (95%). Des optimums similaires sont observés chez *I. ricinus*.

c) Survie

(1) Effet de l'humidité relative

Dans les publications qui étudient l'effet des variations d'humidité, l'humidité relative est la variable la plus courante, néanmoins le déficit de saturation est également utilisé. Une humidité relative au moins supérieure à 75% est requise pour que les tiques puissent s'hydrater pour les phases en développement comme pour les phases actives (Kahl, 1991). Ainsi, pour assurer l'élevage des tiques en conditions de laboratoire, une humidité élevée est classiquement appliquée (environ 92%).

(a) Phase de quête (ou phase active)

Le temps de survie des tiques en phase active, aussi dites non gorgées, est nettement diminué lorsqu'elles sont exposées à la dessiccation en conditions de laboratoire, chez *I. ricinus* (Herrmann and Gern, 2010; Milne, 1950) comme chez *I. scapularis* (Stafford, 1994). Pour les deux espèces la résistance à la dessiccation varie entre les stases (Herrmann and Gern, 2010; Stafford, 1994), les larves étant les plus sensibles. En conditions naturelles, les tiques en phase active s'exposent plus à la dessiccation

lorsqu'elles se mettent à l'affût au sommet de la végétation que lorsqu'elles restent au sol. Elles doivent néanmoins assurer leur survie jusqu'à leur fixation sur un hôte (MacLeod, 1935), pour cela elles redescendent régulièrement dans la litière du sol, où l'humidité est globalement plus élevée qu'en haut de la végétation. Ce mécanisme leur permet une survie prolongée dans le temps, parfois de plusieurs mois. Toutefois, les déplacements verticaux entre le sommet de la végétation et la litière du sol, ainsi la réhydratation active, sont coûteux en énergie (Lees and Milne, 1951), ce qui influence *in fine* la survie de façon négative.

(b) *Phases en développement*

En conditions de laboratoire, une humidité élevée (environ 92%) est nécessaire pour le développement (Milne, 1950). En conditions naturelles, le développement se déroule dans la litière du sol, les tiques bénéficient donc d'une humidité plutôt élevée et sont peu exposées à la dessiccation. Les phases de diapause développementale sont également protectrices (Kahl, 1991).

(2) Influence de la température

Les extrêmes de températures, froids comme chauds, ont un effet néfaste sur la survie.

(a) *Températures extrêmes froides*

Le temps de survie est très court (moins de 10 jours) chez *I. ricinus* lorsque la température est maintenue négative (Aeschlimann, 1972; Herrmann and Gern, 2013). Chez les femelles *I. scapularis*, lorsqu'elles sont exposées de façon constante à des températures respectivement de -10°C et 0°C, l'oviposition ne se produit pas (Ogden et al., 2004).

(b) *Températures extrêmes chaudes*

Concernant *I. ricinus*, à notre connaissance les températures étudiées en laboratoire ne vont pas au-delà de 25°C (Herrmann and Gern, 2010; Milne, 1950). Concernant *I. scapularis*, des observations ont été faites jusqu'à 32°C par Ogden et al. (Ogden et al., 2004). Une température supérieure ou égale à 30°C a des effets pathologiques sur les nymphes et les larves gorgées, tandis que les femelles ne pondent pas d'œufs si elles sont exposées à 28°C et plus. Les femelles gorgées peuvent survivre à 32°C, pourvu que l'humidité soit maximale (95%).

(3) Saisonnalité de la survie

Très peu de données en conditions de terrain sont disponibles concernant la survie, néanmoins l'expérience de Daniel et al. (Daniel et al., 1976) montre que celle-ci est saisonnière : la survie est plus élevée en hiver qu'au printemps et en été pour les phases non gorgées comme gorgées (Randolph, 2004). Ceci pourrait être dû aux périodes de diapauses, comportementale comme développementale, qui se déclenchent en hiver et ont pour effet de prolonger le temps de vie. Les conditions plus chaudes et plus sèches au printemps et en été pourraient avoir un effet néfaste, surtout chez les phases non gorgées, qui s'exposent à la dessiccation en se mettant à l'affût (période d'activité).

d) Affût et activité (quête)

(1) Confusion entre variation d'affût et d'activité

Les études qui ciblent précisément les conditions favorables ou défavorables pour la mise à l'affût/l'entrée en quiescence (absence d'affût mais distincte de la diapause comportementale (Belozerov and Naumov, 2002; Gray, 1991)) sont rares. Elles nécessitent des expériences spécifiques, où la population est fermée et connue, ces expériences étant rarement menées. Les variations d'affût sont très souvent déduites depuis les captures au drap. Néanmoins, dans ces captures le changement entre quiescence et affût ne peut pas être distingué des variations de l'activité. En effet, l'activité globale observée (estimation du risque de piqûre de tique) lors de captures au drap résulte de l'abondance de tiques en phase active, et la proportion de tiques à l'affût parmi ces tiques en phase active. Ainsi, la plupart du temps l'optimal de température et d'humidité pour l'affût est déduit depuis l'optimal observé pour l'activité globale, soit sous des températures d'environ 10 à 15°C (Perret et al., 2000, 2004).

(2) Variables et échelle de variation

(a) Température et humidité

Selon la publication de Perret et al. (Perret et al., 2003), la fréquence de mise à l'affût diminue lorsque le déficit de saturation augmente, ce qui correspond à une augmentation de la température et une diminution de l'humidité relative, respectivement de 15 à 25°C et de 85% à 60%. A l'inverse, la fréquence de mise en

quiescence des tiques augmente. Cette variation s'effectue sur une échelle de temps courte, de 1 à 4 jours. Il a également été montré que la mise à l'affût varie à l'échelle de l'heure ou de la journée. Une température d'environ 7°C semble requise pour observer le démarrage de l'activité sur le terrain (Perret et al., 2000). Cette valeur est cohérente avec la température d'environ 5 à 8°C nécessaire pour la mise à l'affût des tiques observée en laboratoire, avec une intensité maximale observée à 15°C dans la publication de Tomkins et al. (Tomkins et al., 2014). Les valeurs au-delà de 15°C n'ont pas été investiguées dans cette étude.

(b) Luminosité

Il a été montré que la fréquence de mise à l'affût était associée à l'alternance de la lumière du jour et de l'obscurité, l'obscurité favorisant la mise à l'affût (Perret et al., 2003).

(3) Conditions extrêmes et dire d'expert

De façon générale, les variations d'affût n'ont pas été étudiées sous des extrêmes chauds ou froids de température, ni sous des conditions de sécheresse. Pour pallier ce manque, Beugnet et al. (Beugnet et al., 2009) ont proposé une matrice d'activité qui couvre de larges plages de températures et d'humidités. Elle est néanmoins construite sur le dire d'expert et non sur des données observées.

e) Diapauses

Belozerov and Naumov (Belozerov and Naumov, 2002) ont démontré expérimentalement que lorsque des nymphes gorgées en diapause développementale étaient exposées à des durées du jour successivement courtes, puis longues, cette diapause était levée. La même observation était faite chez des nymphes ayant fini leur développement, mais pas encore actives. La variation de durée du jour serait donc un déterminant de la levée des diapauses. Néanmoins, leur déclenchement par la variation de durée du jour n'a pas été observé. De même, on peut suggérer que les minima ou les maxima de températures déclenchent ou lèvent les diapauses, néanmoins cet effet n'a pas été prouvé.

2. Effets sur la phénologie

Les mécanismes sous-jacents à la phénologie restent très partiellement connus car des inconnues persistent sur les effectifs de la population et la structure d'âge.

a) *Inconnues sur la taille des populations*

(1) Inaccessibilité des différentes phases du cycle

Pour une population de tiques à un endroit donné, la variation de la proportion de tiques dans chaque phase du cycle au cours du temps nous est inaccessible. Le seul état pour lequel nous avons un indicateur de l'effectif de la population est la population en phase active, via l'estimation du nombre de tiques à l'affût, lui-même indiqué par l'effectif de tiques capturées au drap.

(2) Estimation indirecte par des méthodes de génétique des populations

La démographie et la dynamique d'une population peut être connue par l'étude des marqueurs génétiques parmi cette population et parmi ses populations voisines. On peut en particulier obtenir l'indice de différenciation noté F_{ST} , que l'on exprime ensuite en fonction de la taille efficace N_e et du taux de migration m (Holsinger and Weir, 2009; Wang, 2005):

$$F_{ST} = \frac{1}{1 + 4 \cdot N_e \cdot m} \quad (1)$$

En plus de l'analyse des marqueurs génétiques, accéder à la taille efficace par cette méthode nécessite de connaître le taux de migration de la population étudiée. Elle nécessite également de formuler des hypothèses fortes sur l'intensité de la migration et sur l'état d'équilibre de la population (Holsinger and Weir, 2009; Rieux et al., 2013; Wang, 2005). *I. ricinus* ne peut migrer sur des distances importantes que par le déplacement des hôtes qu'elle parasite. Les mouvements migratoires d'une population *I. ricinus* donnée dépendent donc de nombreux facteurs relatifs aux hôtes, qui sont difficiles à estimer, notamment parce que leur quantification précise est lourde à mettre en œuvre : déplacements des hôtes, taux de parasitisme... De fait, le taux de migration d'une population *I. ricinus* donnée nous est inconnu, ce qui entrave l'estimation de la

taille efficace. Dans ce cas, utiliser cette méthode nécessiterait de formuler des hypothèses très fortes sur le comportement des hôtes, pouvant aboutir à une estimation très imprécise de la taille efficace.

b) Inconnues sur la structure d'âge

Lorsqu'elles émergent et passent en phase active à l'année n les tiques peuvent ne pas trouver d'hôte, et doivent survivre jusqu'à la prochaine période d'activité. Elles peuvent notamment survivre à l'hiver. On peut ainsi distinguer grossièrement deux états. D'une part les tiques « jeunes » sont celles qui ont trouvé un hôte à l'année n , se sont développées et ont émergé à la stase suivante à l'année $n + 1$. D'autre part, les tiques « âgées » sont celles qui ont émergé à l'année n , n'ont pas trouvé d'hôte et ont survécu jusqu'à l'année $n + 1$ en restant à la même stase. Chez de nombreuses espèces animales l'estimation de l'âge des individus est possible, et est informative sur leur dynamique de populations (exemples : taille des poissons, nombre de pontes par les femelles moustiques). Concernant les tiques, aucune méthode de datation en routine n'existe pour distinguer l'état des individus parmi une population capturée à un moment donné. Ceci limite le décryptage du rôle des conditions vécues par les tiques sur la dynamique de la population, notamment sur les durées des diapauses et du développement.

c) Scénarios pour la phénologie

Malgré ces inconnues, pour décrire le déroulement du cycle au fil des saisons, plusieurs scénarios ont été proposés, et ce depuis les profils d'activité saisonnière observés par captures au drap. Ces scénarios diffèrent dans la synchronie ou non des populations, dans la vitesse considérée pour le développement, et dans la fréquence supposée des repas.

(1) Scénario avec une seule cohorte

Le premier scénario fait l'hypothèse que la population à une stase donnée est synchronisée (Randolph et al., 2002) : les tiques d'une stase donnée émergent en automne, celles qui parviennent à se nourrir en automne entrent ensuite en diapause développementale en

hiver, pendant que les autres entrent en diapause comportementale (**Figure I.5**). Au printemps les diapauses sont levées, les tiques n'ayant pas trouvé d'hôte à l'année $n - 1$ se nourrissent au printemps, se développent en fin d'été et émergent à l'automne de l'année n , en même temps que les tiques ayant effectué leur repas à l'année $n - 1$, qui terminent leur développement durant toute l'année n . L'âge de la population serait alors homogène : les tiques seraient toutes « jeunes » en automne d'une année donnée, et « âgées » au printemps.

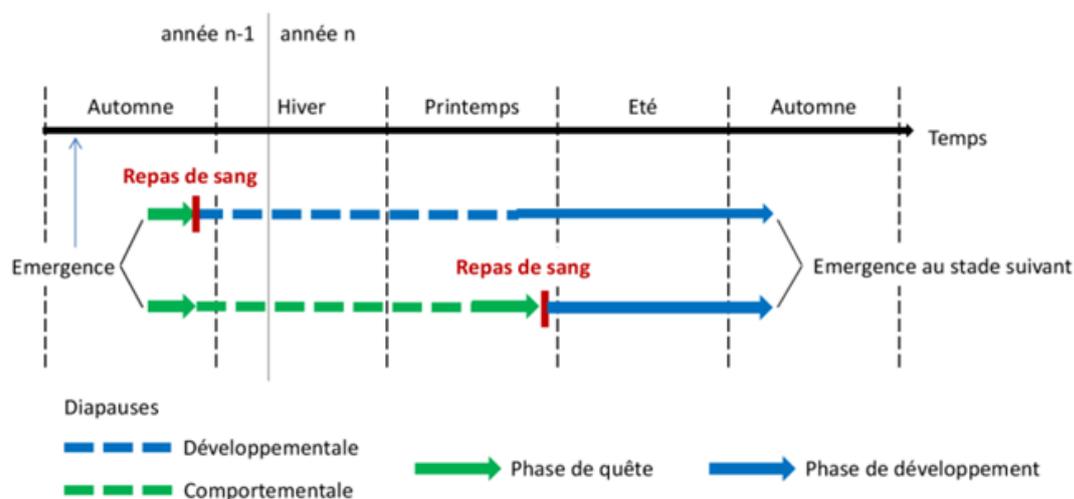


Figure I.5 Scénario de dynamique de population depuis la publication de Randolph et al. (Randolph et al., 2002).

(2) Scénario à plusieurs cohortes

D'autres auteurs ont proposé des scénarios dans lesquels plusieurs repas peuvent avoir lieu par an, la population est supposée asynchrone, et l'âge de la population serait alors hétérogène avec des tiques « jeunes » et « âgées » retrouvées à toutes les saisons (Gray, 1991; Walker, 2001). Ces scénarios supposent une dynamique plus complexe.

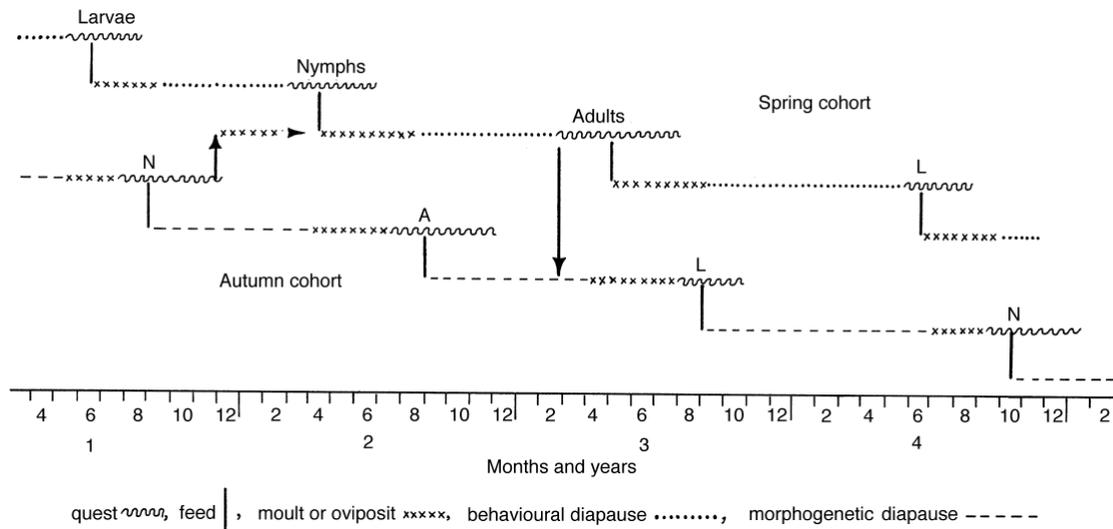


Figure I.6 Scénario de dynamique de population extrait de la publication de Walker (Walker, 2001).

(3) Hypothèses sur les effets des variables abiotiques

Nous pouvons faire l'hypothèse que le choix d'un scénario ou d'un autre dépend de la probabilité de rencontrer les hôtes et de s'y accrocher avec succès, et de plusieurs variables abiotiques :

- La quantité de chaleur accumulée, qui peut ou non permettre aux tiques de se développer rapidement et de pouvoir se nourrir plusieurs fois par an,
- Le régime de température, qui peut ou non permettre une mise à l'affût et donc une activité plus fréquente,
- La durée du jour, selon si son influence sur la synchronisation est forte ou non,
- La présence ou non d'une diapause comportementale en été due à des conditions trop chaudes et sèches.

3. Quantification des effets des variables abiotiques

Nous analysons ici les données et les connaissances disponibles.

a) *Rareté des conditions contrôlées*

Nous avons cité ici les expérimentations menées en conditions contrôlées en laboratoire que l'on peut trouver dans la littérature. Elles sont peu nombreuses comparé à la littérature très importante qui existe concernant *I. ricinus* et *I. scapularis*. Les expériences en conditions de terrain contrôlées sont encore plus rarement effectuées. Ainsi, les connaissances sur la réponse des tiques aux variables abiotiques sur le terrain proviennent essentiellement de déductions faites depuis les nombreuses campagnes de captures au drap disponibles dans la littérature. Le peu d'expériences qui permette une connaissance quantitative de l'effet des variables abiotiques sur des processus précis sont celles de laboratoires, dans lesquelles l'effet de la végétation et du sol n'est pas pris en compte. Enfin, ces expériences comprennent peu d'individus par condition d'exposition.

b) *Expertise disponible*

Néanmoins, alors que sous un aspect quantitatif peu de connaissance existe sur la météo-sensibilité des processus biologiques, sous un aspect qualitatif on peut considérer que l'effet des variables abiotiques (optimums de température et d'humidité, durée des phases...) est très bien connu. On peut donc dire que depuis l'ensemble des nombreuses études de terrain ou de laboratoire sur les tiques du genre *Ixodes*, une grande expertise existe sur le plan qualitatif.

c) *Cas des conditions extrêmes*

En laboratoire comme sur le terrain, les conditions extrêmes de température et d'humidité relative sont très peu investiguées. Les seules données à notre connaissance ont été évoquées dans cette partie. Ainsi, les plages de valeurs pour lesquelles on possède de l'information sont restreintes. Ceci implique que nous avons une connaissance très partielle des effets des conditions extrêmes, en particulier des effets

pour des températures élevées. Ces températures seront pourtant de plus en plus fréquentes avec le changement climatique.

F. Changement climatique

Depuis la partie précédente, nous pouvons résumer les conditions optimales pour l'accomplissement du cycle biologique, ainsi que les conditions néfastes à la persistance et à l'activité des populations d'*I. ricinus*. On peut situer son optimum de température entre 10 et 20°C, elle est donc modérément thermophile en préférant les températures douces. Sa biologie requiert une humidité élevée, donc un apport en eau important. L'aire de répartition et les périodes d'activité sont fonction de ces préférences et peuvent varier lorsque le climat change.

Nous exposons d'abord ici *i*) les changements climatiques déjà observés en Europe et en France, ainsi que les modifications observées dans la distribution et l'activité d'*I. ricinus* depuis la deuxième moitié du XX^{ème} siècle, *ii*) le changement climatique projeté pour le XXI^{ème} siècle, ainsi que les hypothèses sur les modifications de la distribution et l'activité d'*I. ricinus*.

A l'échelle de l'Europe les observations (depuis la deuxième moitié du XX^{ème} siècle) et les projections (XXI^{ème} siècle) sont ceux proposés par le GIEC (Groupe Intergouvernemental pour l'Etude du Climat). A l'échelle de la France l'analyse du climat au XX^{ème} siècle provient des mesures effectuées par MétéoFrance. Les projections sont obtenues par régionalisation pour la France des scénarios établis par le GIEC et issus de modèles climatiques.

1. Changements observés

a) Climat en France et en Europe au XX^{ème} siècle

Le réchauffement du climat depuis la seconde moitié du XX^{ème} siècle est constaté pour toute l'Europe (**Tableau I.2**) (Barros et al., 2014; Ouzeau et al., 2014). Les températures extrêmes froides sont de moins en moins fréquentes et les températures extrêmes

chaudes de plus en plus fréquentes. En France les températures augmentent de façon générale, et les vagues de chaleur et jours chauds sont de plus en plus fréquents (**Figure I.7**). Les précipitations ont évolué de façon variable en fonction des régions et des saisons.

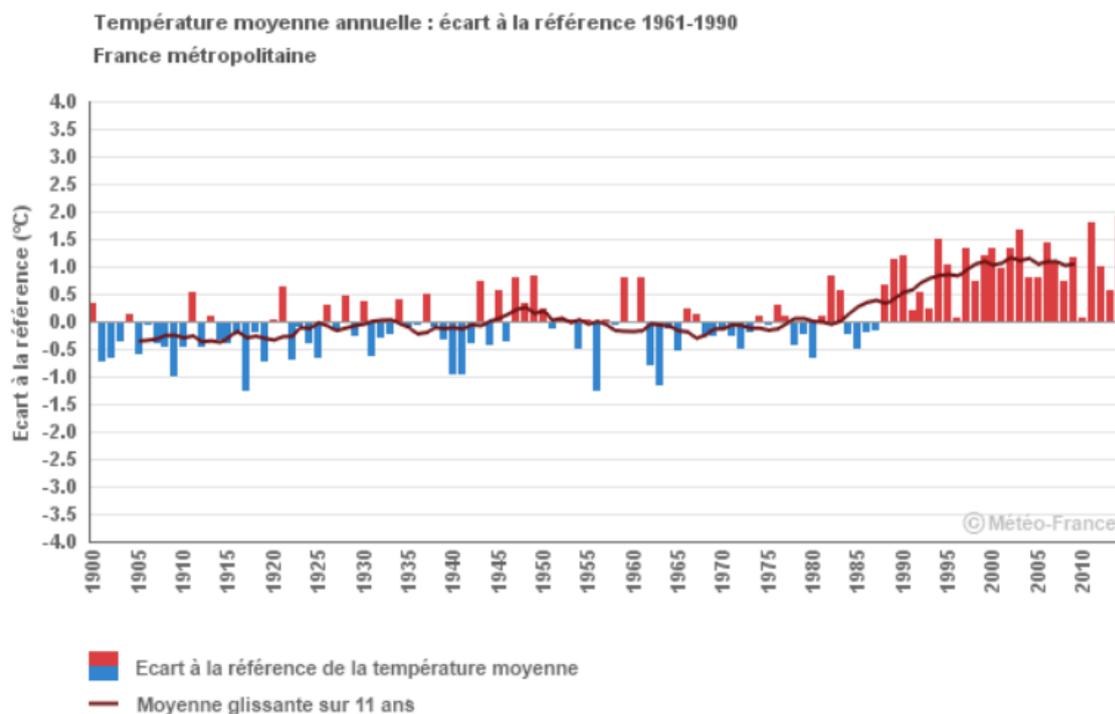


Figure I.7 Ecart de la température moyenne annuelle à la référence 1961-1990 pour la France métropolitaine (MétéoFrance, 2015a).

Tableau I.2 Tendances climatiques observées depuis la deuxième moitié du XXème siècle jusqu'à 2015.

Zone, périodes de référence et d'étude	Températures	Fréquence des jours chauds et vagues de chaleurs	Fréquence des vagues de froid et jours de gel	Précipitations (pluie et neige)	Périodes de sécheresses, aridité
Europe depuis 1950 période de référence 1960-1990 (Barros et al., 2014)	<ul style="list-style-type: none"> - En Suède, nombre de jours avec température supérieure à 10°C sur automne, printemps et été ↗ (E. Lindgren et al., 2000) 	<ul style="list-style-type: none"> - Nombre de jours chauds ↗ ; effet maximal sur l'Europe du Centre-Ouest, péninsule ibérique et Sud de la France - Fréquence, longueur et intensité des vagues de chaleur ↗ surtout en Europe du Centre et du Sud, peu prononcé en Europe du Nord 	<ul style="list-style-type: none"> - Nombre de jours froids ↘ - En Suède nombre de jours avec température inférieure à -12°C en hiver ↘ (E. Lindgren et al., 2000) 	<ul style="list-style-type: none"> - ↗ Cumuls peu marquée en Europe du Nord - Cumuls en hiver ↗ en Europe du Centre-Ouest - Pas de tendance robuste pour l'Europe du Sud 	<ul style="list-style-type: none"> - Hétérogénéité spatiale en Europe du Nord et du Centre : temps plus sec sur certaines régions, moins sec sur d'autres - Tendance à un temps plus sec en partie Sud, tendance forte sur le pourtour méditerranéen
France période observée de 1959 à 2009 période de référence 1960-1990 (Ouzeau et al., 2014)	<ul style="list-style-type: none"> - Réchauffement sur tout le territoire et toutes les saisons sur période 1959-2015 - Dépassement de la normale annuelle de plus en plus fréquent de 1985 à 2015 - températures annuelles > normale pour toutes les années (écart d'environ +1°C, +2°C observé en 2015) 	<ul style="list-style-type: none"> - Nombre de vagues de chaleurs et intensité ↗ sur tout le territoire - Nombre de journées chaudes (température maximale > 25°C) ↗ 	<ul style="list-style-type: none"> - Nombre moyen de jours de gel ↘ - évolution hétérogène selon les régions - Nombre et intensité des vagues de froid ↘ 	<ul style="list-style-type: none"> - ↗ sur les deux tiers Nord - ↘ sur tiers Sud plus accentuée sur Sud-Est - Forts contrastes entre les saisons - ↗ en printemps et automne sur tout le territoire - ↗ en automne, sur Est - ↘ en été et hiver au Sud, surtout Sud Est 	<ul style="list-style-type: none"> - Hivers devenus très secs sur le tiers Sud, pas de changement pour le reste du territoire - Étés devenus secs au Sud

b) Modifications concernant *Ixodes ricinus*

Une expansion à la fois vers le Nord et vers des altitudes plus élevées a été mise en évidence dans plusieurs zones d'Europe entre les années 1950 et les années 2000 (Burri et al., 2007; Gray et al., 2009; E. Lindgren et al., 2000; Materna et al., 2005). Concernant les modifications temporelles de l'activité, il a été montré que des nymphes et adultes pouvaient être à l'affût en hiver lorsque les températures étaient exceptionnellement douces (Dautel et al., 2008). Des modifications de la période d'activité ont été constatées lorsque l'apport de chaleur était supérieur à la normale l'année qui précédait la période d'observation (Gray, 2008).

2. Projections climatiques à long terme

Les scénarios RCP (« Representative Concentration Pathway ») RCP2.6, RCP4.5, RCP6 et RCP8.5 sont quatre scénarios de référence utilisés par le GIEC pour décrire l'évolution du forçage radiatif dû à l'effet de serre (respectivement de 2,6, 4,5, 6 et 8,5 Watts/m²) à l'horizon 2100 (Barros et al., 2014). Plus le forçage radiatif est élevé et plus l'augmentation de température est importante. Le scénario RCP8.5 est le scénario le plus pessimiste (hypothèse d'absence de politique de réduction des gaz à effets de serre au niveau mondial). Il est associé à l'élévation de température la plus forte. Le scénario RCP2.6 est le scénario le plus optimiste (hypothèse d'un monde avec la politique la plus contraignante sur les émissions de gaz à effet de serre). Dans ce scénario l'augmentation de la température globale est maintenue en-dessous de 2°C. Le scénario RCP4.5 correspond à un scénario intermédiaire.

Les projections ci-après pour l'Europe sont celles rapportées par le GIEC (Barros et al., 2014), et ont été obtenues sous les scénarios RCP4.5 et RCP8.5, depuis un ensemble de modèles régionaux. Nous les avons résumées dans le **Tableau I.3**.

Les projections qui sont présentées ci-après pour la France sont celles pour les scénarios RCP4.5 et RCP8.5 dans l'étude de Ouzeau et al. (Ouzeau et al., 2014). A partir des cartes de projections dans cette étude, dont une illustration est donnée avec la **Figure I.8**, nous

avons élaboré une synthèse en **Tableau I.3**. Les deux modèles régionaux utilisés pour les projections sur la France sont WRF et Aladin-Climat.

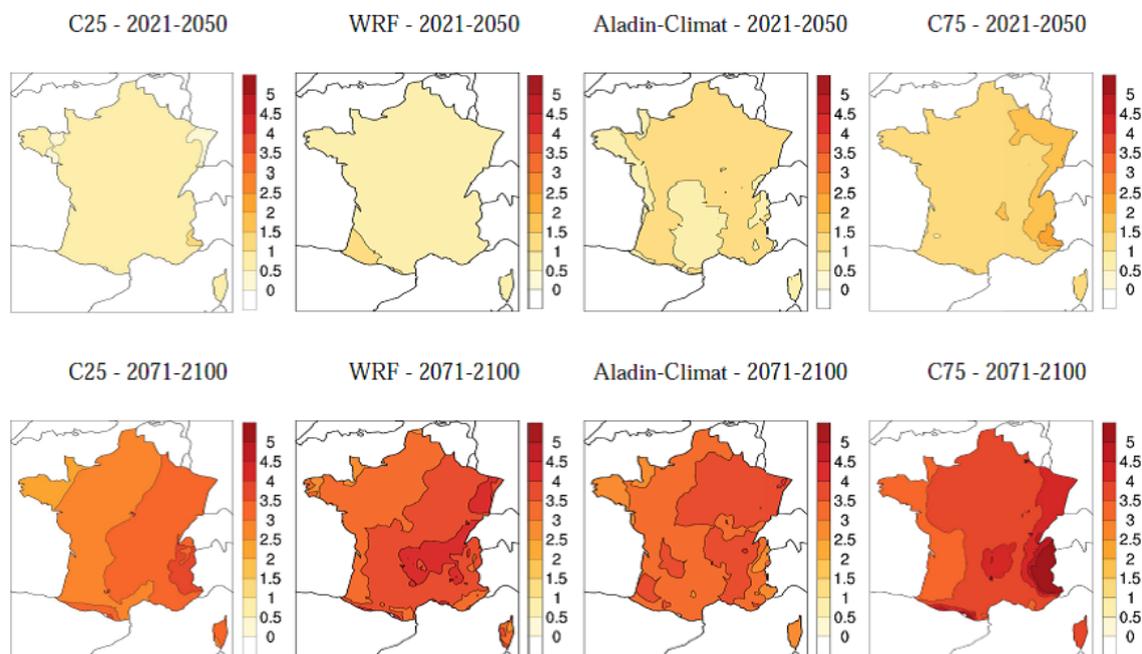


Figure I.8 Ecarts de température sur la saison d'hiver (°C) par rapport à la référence 1976-2005 pour le scénario RCP8.5 aux horizons 2021-2050 et 2071-2100 extraits de Ouzeau et al. (Ouzeau et al., 2014).

De gauche à droite : 25^e centile de l'ensemble, modèle WRF, modèle Aladin-Climat, 75^e centile de l'ensemble.

a) Projections climatiques en Europe et en France

La tendance au réchauffement observée en fin de XX^e siècle en Europe devrait se poursuivre et s'accroître (**Tableau I.3**). Il se produirait plus intensément sur l'Europe du Sud que sur l'Europe du Nord. Un climat plus doux et toujours arrosé se profile pour l'Europe du Nord, avec une augmentation des précipitations dans des climats qui sont déjà plutôt océaniques dans le présent. En Europe du Centre on projette un climat plutôt doux, avec des vagues de chaleur, et un apport en eau plus contrasté : des cumuls inchangés ou légèrement augmentés, mais avec des périodes de sécheresses. Une certaine variabilité spatiale est prévue pour cet apport en eau. Sur l'Europe du Sud, un climat chaud et aride est projeté. En France, les températures moyennes devraient augmenter à toutes les saisons avec une hausse plus forte en été qu'en hiver. Le nombre de jours en vagues de chaleur devrait augmenter, le nombre de jours avec des températures extrêmes froides devrait diminuer. L'évolution des précipitations dépend

des saisons, elles devraient augmenter en hiver et devraient diminuer en été. Néanmoins, concernant les précipitations une forte disparité existe entre les modèles.

Tableau I.3 Projections climatiques pour l'Europe et la France au XXIème siècle (périodes 2021-2050 et 2070-2100).

Zone, périodes de référence et d'étude		Températures	Fréquence des jours chauds et vagues de chaleurs	Fréquence des vagues de froid et jours de gel	Précipitations (pluie et neige)	Périodes de sécheresses, aridité
Europe pour 2070-2100 période de référence 1961-1990 (Barros et al., 2014)			<ul style="list-style-type: none"> - Nombre de jours chauds ↗ - Vagues de chaleur plus fréquentes, plus longues et plus intenses - effet plus prononcé en Europe du Centre et du Sud qu'en Europe du Nord 	<ul style="list-style-type: none"> - Nombre de jours froids ↘ 	<ul style="list-style-type: none"> - Cumuls ↗ en Europe du Nord et Centrale - Pluies intenses plus fréquentes en hiver - Pas de tendance robuste pour le Sud de l'Europe 	<ul style="list-style-type: none"> - Tendance à un temps plus sec en Europe du Centre et du Sud, avec de courtes périodes de sécheresse - Pas de changement en Europe du Nord
France période de référence 1976-2005 (Ouzeau et al., 2014)	2021-2050 (horizon moyen)	<ul style="list-style-type: none"> - Moyennes ↗ à toutes les saisons 	<ul style="list-style-type: none"> - Nombre de jours en vagues de chaleur ↗ 	<ul style="list-style-type: none"> - ↘ jours avec extrêmes froids 	<ul style="list-style-type: none"> - ↗ légère sur tout le territoire, été comme hiver - Faible changement de la fréquence des précipitations extrêmes 	<ul style="list-style-type: none"> - Incertitude sur la fréquence et la localisation des épisodes de sécheresse
	2070-2100 (horizon lointain)	<ul style="list-style-type: none"> - Moyennes ↗↗↗ à toutes les saisons (3,5°C au-dessus de référence 1976-2005) - Hausse plus forte en été qu'en hiver, très marquée sur Sud-Est 	<ul style="list-style-type: none"> - Nombre de jours en vagues de chaleur ↗↗↗ 	<ul style="list-style-type: none"> - ↘ jours avec extrêmes froids, particulièrement sur le Nord-Est 	<ul style="list-style-type: none"> - ↗ en hiver - ↘ en été - ↗ fréquence des épisodes de précipitations extrêmes 	<ul style="list-style-type: none"> - ↗ fréquence des épisodes de sécheresse sur tout le territoire – accentué au Sud-Est et sur la façade Ouest

b) Hypothèses sur les modifications concernant *I. ricinus*

(1) Modifications spatiales – distribution

L'extension de l'aire de répartition vers le Nord pourrait se poursuivre (Porretta et al., 2013). Le climat étant projeté comme de plus en plus sec dans la partie Sud de l'aire de répartition, les populations d'*I. ricinus* pourraient ne plus avoir un apport en eau suffisant pour persister, et la limite Sud de l'aire de répartition pourrait remonter vers le Nord. Néanmoins, cette hypothèse n'est permise que parce que nous savons que *I. ricinus* est très hygrophile. Ce changement n'a pas été montré par les modèles de distribution spatiale.

(2) Modifications temporelles – activité

(a) Hiver

Avec les hivers, fins d'automne et débuts de printemps de plus en plus doux, la principale hypothèse est que la période d'absence d'activité, classiquement considérée en hiver, va se raccourcir. La période d'activité pourrait ainsi s'étaler dans le temps : la reprise de l'activité pourrait être plus précoce en fin d'hiver/début de printemps et l'activité pourrait se maintenir jusqu'en fin d'automne (Gray et al., 2009). Cette hypothèse est supportée par deux explications biologiques :

- D'abord, les tiques qui sont en développement pendant l'hiver pourraient accumuler plus rapidement la chaleur nécessaire à leur émergence et à leur activation, et ainsi être en phase active plus tôt au printemps.
- Ensuite, la température pourrait devenir suffisamment favorable pour que les tiques se mettent à l'affût plus tôt.

Les effets sur les diapauses développementale et comportementale sont incertains, notamment parce qu'elles sont aussi influencées par la durée du jour. Néanmoins on peut suggérer que la raréfaction des jours de gel et des jours extrêmement froids pourra entraîner des modifications de la durée des diapauses en hiver. Enfin, comme observé lorsque les conditions d'hiver sont exceptionnellement douces (Dautel et al., 2008), une activité faible pourrait être maintenue sur cette saison.

(b) Eté

Concernant l'été, on peut faire l'hypothèse que sous des étés qui seront communément très chauds et très secs, l'activité pourrait être inhibée et la survie des tiques pourrait être très dégradée, à toutes les stases.

(3) Besoins en modélisation

Bien que leur aire de répartition future aux horizons 2020-2050 et 2070-2100 soit incertaine, on peut faire l'hypothèse que les populations d'*I. ricinus* vont persister dans une partie de sa zone de répartition actuelle. Néanmoins, à l'intérieur de cette aire de répartition le profil temporel d'activité évoluera probablement, ce qui pourrait générer de nouvelles périodes où le risque de piqûre serait non nul. Ainsi, le risque de piqûre d'*I. ricinus* va évoluer dans la dimension temporelle. Evaluer ce risque nécessite des modèles compétents pour décrire la dynamique de la population d'*I. ricinus*.

G. Modéliser la phénologie du risque de piqûre de tique

La phénologie des populations d'*I. ricinus* résulte de l'action de facteurs biotiques et abiotiques, qui sont nombreux et agissent à différentes échelles sur la dynamique de la population. *In fine*, cette dynamique est complexe. Nous introduisons ici les modèles existants pour décrire la phénologie observée d'*I. ricinus*, les points forts de ces modèles puis leurs limites.

1. Modèles statistiques de régression

a) Principe et modèles existants

En première intention lorsqu'on dispose de séries temporelles observées d'effectifs de captures au drap, la méthode de régression linéaire généralisée fréquentiste permet d'ajuster un modèle sur ces données observées. Les variables explicatives peuvent alors être des facteurs biotiques ou abiotiques. Cette méthode a été appliquée par plusieurs auteurs (Alonso-Carné et al., 2016; Daniel et al., 2015; Qviller et al., 2014; Schulz et al., 2014). Dans ces modèles les variables explicatives sont majoritairement des variables

abiotiques. Un paramètre est alors estimé pour chaque covariable, il y a donc une étape d'inférence sur les paramètres depuis les données observées.

b) Points forts

Cette méthode permet donc de construire le modèle en tenant compte de la séquence d'activité qui s'est réellement produite sur le terrain. De plus, la valeur de chaque paramètre permet d'apprécier l'association entre chaque covariable d'intérêt et la série d'effectifs observée. Les modèles statistiques de régression permettent de prendre en compte des variables que l'on sait influentes sur la phénologie, mais sans nécessiter de déterminer précisément l'effet spécifique de chacune sur les processus biologiques. C'est principalement ce qui le différencie du modèle de dynamique de populations. Ce type de modèle nécessite donc des données observées et peu de connaissances. Ces modèles sont également moins complexes que les modèles de dynamique de populations, et souvent moins exigeants en calculs.

c) Limites des modèles existants

Les limites exposées ici renvoient essentiellement aux limites des jeux de séries temporelles sur lesquels les modèles de régression sont ajustés.

- Seules les stases pour lesquelles on a des séries observées pourront être simulées. Les nymphes étant la stase la plus souvent investiguée, elles constituent la stase la plus fréquemment modélisée. Très peu de modèles sont développés pour les larves et les adultes (Kiewra et al., 2014; Schulz et al., 2014).
- Pour qu'ils puissent avoir une certaine capacité à reproduire les séries de captures observées depuis la météorologie, y compris à une échelle interannuelle, ces modèles nécessitent beaucoup de données de collectes. Les séries doivent notamment couvrir toutes les saisons, et si possible plusieurs années (Alonso-Carné et al., 2016; Daniel et al., 2015; Qviller et al., 2014). C'est la condition pour couvrir toutes les conditions météorologiques qui peuvent être rencontrées. Ceci est essentiel pour appliquer ensuite le modèle à d'autres séries météorologiques. En effet, le modèle n'est compétent à prédire des séries de

captures que pour des conditions météorologiques similaires à celles pour lesquelles ses paramètres ont été estimés. Or, les jeux de données ne couvrent pas tous la totalité des saisons, notamment parce que les collectes sont peu souvent maintenues au long terme.

- Lorsqu'ils contiennent comme variables fixes des notions calendaires comme l'année ou la saison, ces modèles sont difficilement transposables à d'autres périodes ou d'autres contextes (Daniel et al., 2015; Qviller et al., 2014).

2. Modèles de dynamique de populations

a) *Principe et modèles existants*

Nous analysons ici les modèles de dynamique de populations disponibles pour l'étude d'*Ixodes ricinus* et *Ixodes scapularis* : les publications de Dobson et al. (2011), Estrada-Peña and Estrada- Sánchez (Estrada-Peña and Estrada-Sánchez, 2014), Gardiner and Gettinby (Gardiner and Gettinby, 1983), Gardiner and Gray (Gardiner and Gray, 1986), Hancock et al. (Hancock et al., 2011), Hoch et al. (2010b), Mount et al. (Mount et al., 1997), Ogden et al. (Ogden et al., 2006). Ces modèles sont dits mécanistes car ils décrivent les mécanismes qui régissent la dynamique de population. Parmi ces modèles mécanistes on trouve les modèles à compartiments : les différentes phases sont formulées en compartiments, et les processus biologiques du cycle sont formulés en paramètres qui permettent de passer d'un compartiment à un autre.

b) *Points forts*

- Les modèles de dynamique de populations permettent donc d'intégrer l'effet direct des variables abiotiques ou biotiques sur les mécanismes biologiques qui sont à l'origine de la phénologie observée. C'est ce qui les différencie des modèles de régression, qui modélisent uniquement l'association entre la série de captures et les covariables intégrées en entrée. Plusieurs modèles de dynamique de populations existants ont intégré des modèles pour les processus biologiques, ayant en entrée des variables météorologiques. Ainsi, le taux de développement défini par Campbell (Campbell, 1948) en fonction de la température est utilisée

dans plusieurs modèles (Hancock et al., 2011; Hoch et al., 2010; Randolph et al., 2002). La capacité de mise à l'affût est modélisée en fonction de la température dans les modèles de Mount et al. (1997) et Hoch et al. (2010b).

- De plus, comme avec les modèles de régression, on peut obtenir des séries d'effectifs en phase d'activité simulés que l'on peut confronter avec les séries temporelles de captures observées. Les modèles de dynamique de populations permettent également de simuler des effectifs pour toutes les phases du cycle, alors que les modèles de régression ne peuvent simuler des effectifs que pour les stases et phases qui ont été observées.

c) Limites des modèles existants

- L'intégration des effets des variables abiotiques sur les processus est presque toujours effectuée de manière théorique. En effet, très peu de modèles pour les processus biologiques ont été construits depuis des données observées. La forme analytique des modèles, ainsi que les valeurs des paramètres qui les composent, sont décidés par une démarche de calibration depuis la littérature disponible, et non estimés par une démarche d'inférence.
- Des variables abiotiques dont on connaît l'effet majeur sur la biologie ne sont très souvent pas incluses, la température étant souvent la seule variable abiotique prise en compte. L'humidité relative est très rarement incluse. Il en est de même pour l'influence de la durée du jour sur les diapauses. L'absence de ces variables limite le potentiel des modèles de dynamique de populations à décrire les profils d'activité observés, et à être informatifs dans les scénarios de changement climatique.
- Enfin, les séries temporelles simulées ne proviennent pas d'une démarche d'inférence comme dans les modèles de régression. Ceci limite la robustesse des modèles.

Ces différents aspects peuvent représenter des obstacles lorsque l'on souhaite utiliser les modèles de dynamique de populations pour prédire les profils d'activité observés. Ces handicaps proviennent essentiellement du peu de données observées disponibles

pour modéliser les processus biologiques, et également parce que l'intégration de certaines variables s'avère complexe.

3. Modèle à dire d'expert – modèle FleaTickRisk

a) Principe

Ce modèle est développé par la société Merial. Depuis la température moyenne et l'humidité relative moyenne de la semaine qui précède, un indice d'activité est calculé pour la semaine qui suit. Cet indice a pour objectif de définir l'intensité de l'agressivité des tiques vis-à-vis de leurs hôtes. Il varie de 0 à 100 en fonction de la température et de l'humidité relative selon une matrice d'activité (Beugnet et al., 2009; Merial, 2015). Cette matrice a été construite depuis la connaissance d'expert et la température disponible.

b) Points forts

Ce format permet de tenir compte de l'effet joint de la température et de l'humidité relative. Il requiert également peu de calculs, et permet ainsi d'obtenir des prédictions en routine. Ainsi, des cartes de prédictions d'activité faites par le modèle FleaTickRisk peuvent être mises en ligne chaque semaine, ce qui permet d'informer le public sur le risque de piqûre de tique.

c) Limites

La relation établie entre la température et l'humidité relative est basée sur le dire d'expert, et non sur la séquence d'activité qui se produit réellement.

II. Objectifs de thèse et plan

Ce travail de thèse est orienté vers une amélioration de l'estimation du risque de piqûre par les tiques *Ixodes ricinus* en fonction de la séquence météorologique, pour la période actuelle comme pour le climat futur. Ceci englobe entre autres l'amélioration du modèle de prédiction FleaTickRisk.

Pour cela, les objectifs de cette thèse sont :

- i) d'étudier l'activité des populations d'*Ixodes ricinus* sous différentes conditions météorologiques et de photopériode dont différents climats
 - a. observées dans le présent, sous des saisons ou des séquences météorologiques peu explorées et informatives sur l'activité des populations d'*I. ricinus* sous le climat futur
 - b. avec une méthodologie qui permettra la comparaison de l'évolution saisonnière sous différents climats
- ii) de produire des modèles
 - a. qui soient compétents pour décrire les profils saisonniers de l'activité d'*Ixodes ricinus* en climat actuel,
 - b. qui soient informatifs sur les profils saisonniers de l'activité en climat futur.

Pour mettre en œuvre ces objectifs de thèse, nous avons effectué à la fois des travaux d'observation et de modélisation.

Dans le chapitre 1 nous présentons une campagne d'observation qui s'est déroulée dans le cadre d'un projet nommé CC-EID (« Climate Change and Emergent Infectious Diseases »). Dans cette étude des observatoires ont été mis en place sur plusieurs sites en France, dans les différents climats qui y sont rencontrés, pour y effectuer des

captures régulières de tiques en continu. La campagne de collectes a démarré dans les premiers mois de cette thèse, en avril 2014.

Dans les chapitres 2 et 3 nous présentons des travaux de modélisation qui ont été effectués pendant que la campagne de collecte « CC-EID » décrite en chapitre 1 se poursuivait.

Dans le chapitre 2 nous présentons d'abord un modèle statistique de régression linéaire généralisé à effets mixtes qui décrit l'activité saisonnière observée des nymphes *Ixodes ricinus*, en fonction des conditions météorologiques saisonnières vécues le mois précédent. Nous avons ajusté ce modèle de régression à un jeu de données déjà existant, acquis antérieurement à la thèse. Ce modèle comprend uniquement des variables abiotiques comme variables explicatives. Nous présentons ensuite les séries de captures simulées lorsque le modèle est appliqué *i)* sur les séries météorologiques vécues dans la campagne de collectes CC-EID, et *ii)* sur des scénarios de changement climatique.

En chapitre 3 nous proposons un modèle pour la survie des adultes femelles *I. ricinus*, un des processus biologiques météo-sensibles du cycle de vie, et qui est nécessaire pour modéliser la dynamique de la population.

Nous proposons finalement une discussion transversale des résultats obtenus, puis nous exposons les perspectives de travail qui découlent de cette thèse.

III. Chapitre 1 - Variabilité spatiale et temporelle de l'activité d'*Ixodes ricinus* en France métropolitaine

Dans ce chapitre nous présentons les apports du réseau d'observatoires « CC-EID » (« Climate Change and Emergent Infectious Diseases »). Sur ces observatoires, des données à la fois sur l'activité des tiques *Ixodes ricinus*, ainsi que des données climatiques et météorologiques, ont été recueillies. Dans la première partie de ce chapitre nous présentons les données recueillies sur tous les observatoires à l'échelle saisonnière. En deuxième partie nous présentons une étude à l'échelle infra-saisonnière sur un des observatoires.

A. Etude de la diversité géographique des profils d'activité saisonnière d'*Ixodes ricinus* en France métropolitaine

1. Introduction

L'aire de répartition d'*I. ricinus* en France couvre l'ensemble du territoire à l'exception du pourtour méditerranéen et de la Corse (Pérez-Eid, 2007). A l'intérieur de cette zone, des tendances climatiques différentes existent (Joly et al., 2010). Les populations de tiques sont donc soumises à des profils climatiques saisonniers distincts. Cela permet de supposer que les profils d'activité saisonnière pourraient être remarquablement différents entre les zones climatiques. Pourtant, très peu de séries temporelles de captures d'*I. ricinus* ont été rapportées à l'intérieur de l'aire de répartition d'*I. ricinus* sur le territoire français. Des profils existent pour certaines localités notamment en région parisienne en forêt de Sénart (Paul et al., 2016) et en forêt de Rambouillet (Vassallo et al., 2000), dans la région grenobloise (Gilot et al., 1975) ainsi que dans l'Ouest de la France (L'Hostis et al., 1995). Cependant, ces campagnes d'observation ne couvrent souvent que la période de printemps et négligent les périodes supposées défavorables à l'activité, tels que les mois d'hiver. De plus, elles sont rarement effectuées sur plusieurs années consécutives. Ces deux handicaps ne permettent pas de mettre en évidence les tendances saisonnières d'activité pour un type de climat donné.

Pour comprendre l'effet à long terme des conditions météorologiques sur les densités de tiques collectées, nous avons mis en place des observatoires de l'activité saisonnière des tiques en France métropolitaine en avril 2014. Cette campagne de collectes fait partie du projet nommé CC-EID (Climate Change and Emergent Infectious Diseases, changement climatique et maladies infectieuses émergentes), financé par le métaprogramme ACCAF (Adaptation au Changement Climatique de l'Agriculture et de la Forêt) de l'INRA.

L'objectif de cette étude est d'évaluer les différences et similitudes dans *i)* les profils saisonniers d'activité des nymphes *I. ricinus* obtenus de début avril 2014 à fin juillet 2016, *ii)* le climat et la météorologie vécue à la localisation de chaque observatoire.

2. Matériel et méthodes

a) Collecte

(1) Protocole

L'objectif de l'étude est de comparer les collectes dans le temps sur un même site (comparaison intra-site), et les collectes entre les sites. Pour obtenir des effectifs de tiques capturées comparables on applique le même protocole sur tous les sites de collecte. Les sites ont été placés dans un habitat de sous-bois, c'est l'habitat où l'on retrouve les plus fortes densités de tiques *Ixodes ricinus* (Walker et al., 2001).

(a) Plan d'échantillonnage

Sur chaque site de collecte des parcelles de 10 mètres de long et 1 m de large ont été réparties, distantes au minimum de 20 mètres les uns des autres. Ces parcelles sont nommées « tirages » par la suite. Dix tirages ont été considérés par site. Les collectes ont été effectuées à une fréquence mensuelle. L'heure de début et de fin de la collecte a été notée. Les tiques ont été capturées par la méthode du drap, passé à une vitesse de marche. Sur chaque tirage trois passages de drap ont été effectués successivement. En effet, il a été montré qu'effectuer plusieurs passages répétés permet de réduire les différences de taux d'échantillonnage entre les tirages d'un même site, notamment dues à des différences dans le type de végétation (Bord et al., 2014). A chaque passage les

tiques sont repérées et comptées. L'espèce, la stase et le sexe sont reconnus à l'œil nu au moment du comptage sur le drap. Les nymphes et les adultes *Ixodes ricinus* sont comptés individuellement, alors que l'abondance des larves est grossièrement évaluée par une échelle semi-quantitative. Seuls les stases nymphe et adulte sont ensuite collectées.

(b) Identification

Toutes les espèces qui peuvent être capturées sur le drap sont collectées. Ceci comprend notamment les stases exophiles des espèces des genres *Dermacentor*, *Rhipicephalus* ou encore *Haemaphysalis*. Dans cette thèse ne sont présentées que les données de captures d'*Ixodes ricinus*. Dans le cas où le genre *Ixodes* était identifié à l'œil nu, nous avons considéré que l'espèce était très probablement *Ixodes ricinus*. En effet, il s'agit de la seule espèce du genre *Ixodes* en France qui a un comportement exclusivement exophile aux stases nymphe et adulte. De plus, c'est l'espèce majoritairement capturée en sous-bois par la méthode du drap. Enfin, toutes les tiques ont été identifiées à la loupe binoculaire pour tous les sites durant les six premiers mois de la campagne de collecte. La totalité des tiques du genre *Ixodes* a été identifiée comme étant de l'espèce *ricinus*. Des nymphes et adultes de l'espèce *Ixodes frontalis* ont été trouvées de façon très sporadique sur le site de Nantes. Par la suite, 1/20^e de la population de nymphes capturées et la totalité des adultes a été identifiée à la loupe binoculaire, excepté pour le site de Nantes où toutes les tiques, y compris les larves, sont identifiées.

(2) Sites

Dans l'objectif d'assurer des collectes sur plusieurs années à une fréquence minimale d'une collecte par mois, les sites de collecte ont été choisis à proximité des centres de recherche des unités participant au projet. Ceux-ci étaient situés dans des climats attendus comme très différents. Il en a résulté sept observatoires (**Figure III.1**).

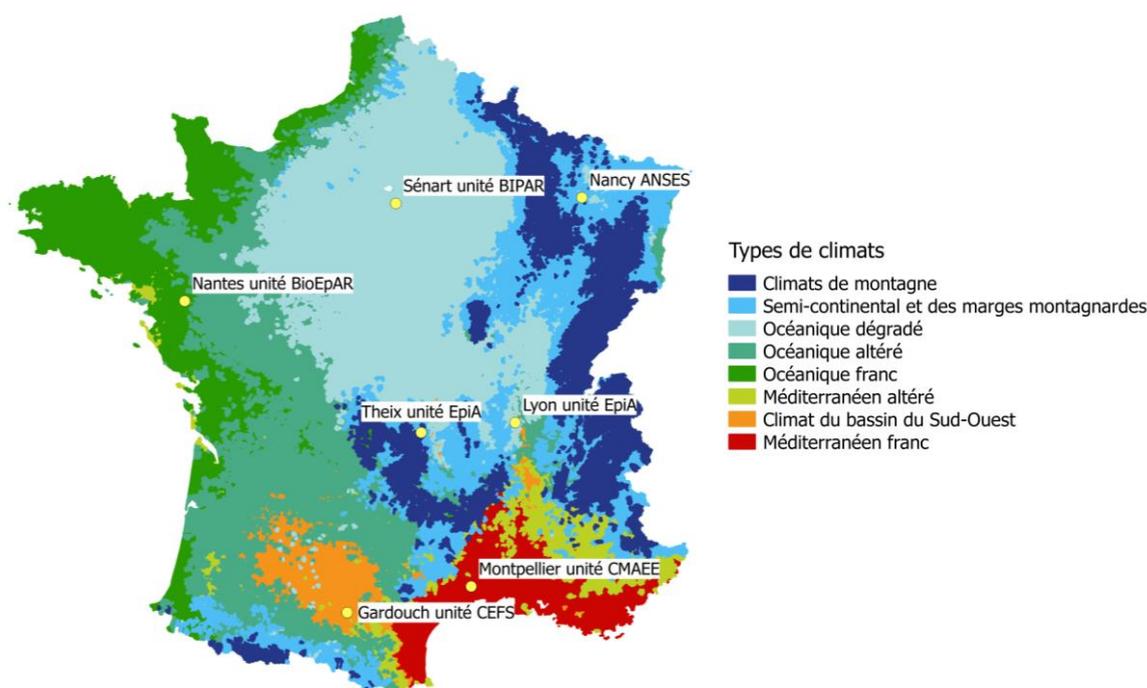


Figure III.1 Localisation en France des observatoires du réseau CC-EID (« Climate Change and Emergent Infectious Diseases »).

Les noms des unités ou organismes de recherche qui participent aux collectes sont précisés. Les zones climatiques ont été déterminées par Joly et al. (Joly et al., 2010). Les sites de Nantes, Lyon et Nancy portent le nom des grandes agglomérations proches. Les sites de Séart, Theix et Gardouch se trouvent respectivement au sud de la région parisienne, à proximité de Clermont-Ferrand et aux alentours de Toulouse.

(a) *Particularité du site de Gardouch*

L'observatoire appelé Gardouch héberge deux sites de collecte. Le premier site se situe à l'intérieur de l'installation expérimentale de Gardouch, nommé Gardouch intérieur, le deuxième site est placé à l'extérieur de la station expérimentale, mais très proche géographiquement du premier, les deux sites étant distants d'environ 100 mètres. La météorologie peut donc être considérée identique sur ces deux sites. La station expérimentale est un espace clos, où évolue une population de chevreuils suivie. La densité en chevreuils à l'intérieur de la station est donc très supérieure à la densité à l'extérieur de l'enclos, les densités estimées étant respectivement de 43 à 100 chevreuils.100 ha⁻¹, valeur connue, et 6 à 11 chevreuils.100 ha⁻¹, valeur estimée. Le descriptif de chaque site est donné dans le **Tableau III.1** ci-dessous.

Tableau III.1 Description des sites du réseau CC-EID.
Les types de climats sont définis depuis la carte en **Figure III.1**.

Localisation et lieu-dit	Appellation du site	Altitude	Type de climat	Type d'habitat
La-Tour-de-Salvagny (45°49'20.88" N ; 4°41'52.35" E)	Lyon	325 m	Océanique dégradé ¹	Forêt de feuillus (chênaie)
Puy-de-la-Vache (43°22'15.428" N ; 1°40'24.326" E)	Theix	967 m	Climats de montagne	Forêt mixte (conifères, feuillus)
Forêt de Sénart (45°42'20.832" N ; 2°58'18.258" E)	Sénart	87 m	Océanique dégradé	Forêt de feuillus (chênaie)
Carquefou (48°40'2.752" N ; 2°28'47.65" E)	Nantes	20 m	Océanique franc	Forêt mixte (chênaie, conifères, bambou)
Gardouch (47°19'10.06" N ; 1°29'30.065" E)	Gardouch intérieur	235 m	Climat du bassin du Sud-Ouest	Forêt de feuillus (chênaie)
	Gardouch extérieur			
Forêt de Haye (48°42'17.537" N ; 6°4'57.145" E)	Nancy	315 m	Semi-continentale et des marges montagnardes	Forêt de feuillus (hêtraie-chênaie)
Restinclières (43°43'34.626 N ; 4°2'42.658" E)	Montpellier	65 m	Méditerranéen franc	Ripisylve à proximité de forêt méditerranéenne (chêne, pin), bordure de prairie

¹Une mosaïque de climats entoure le site de Lyon : climats océanique altéré, du bassin du Sud-Ouest, semi-continentale et des marges montagnardes, méditerranéen altéré.

(b) Particularité du site de Montpellier

Le site de Montpellier se trouve sur le pourtour méditerranéen, zone dans laquelle *Ixodes ricinus* n'est pas attendue (Pérez-Eid, 2007). L'objectif de ce site était d'observer la saisonnalité d'autres espèces de tiques propres au climat méditerranéen, ainsi que de tester l'hypothèse de l'absence d'*I. ricinus*. La forêt méditerranéenne étant difficilement praticable, il a été choisi de placer les tirages en bordure de prairie ainsi qu'à l'intérieur d'une ripisylve.

b) Données météorologiques

Plusieurs sources de séries météorologiques ont été recherchées, en fonction de leur disponibilité et caractéristiques. Les séries générées par des modèles de prévisions météorologiques constituent un premier type de source. Les sorties des modèles sont corrigées par une étape d'analyse, qui a pour objectif d'approcher au mieux les données

météorologiques observées *a posteriori*. Pour ces séries on peut donc parler de pseudo-observations. Le domaine spatial d'un modèle météorologique est maillé selon une résolution donnée, les prévisions faites pour un point de grille ne peuvent donc être analysées que lorsqu'une station météorologique y est disponible. Les mesures par des stations météorologiques ou des capteurs au sol constituent un deuxième type de source de données météorologiques.

(1) MétéoFrance

D'une part des données pseudo-observées générées depuis le modèle météorologique à court terme ALADIN de MétéoFrance nous était accessibles, grâce à un partenariat avec l'unité INRA Agroclim, correspondante de l'INRA avec MétéoFrance. La résolution de la maille du modèle ALADIN est de 8 km. D'autre part, une station météorologique mesurant la température, l'humidité relative et la vitesse du vent à l'échelle horaire à 2 mètres du sol a été installée sur chaque observatoire. Ce dispositif permet *i)* de mieux approcher les conditions vécues par les tiques dans le milieu de forêt, par rapport aux données atmosphériques, ces mesures intégrant de l'effet de la canopée, *ii)* d'acquérir des données sur la variation des conditions de température et d'humidité à l'échelle infra-journalière, et *iii)* d'associer les conditions horaires à chaque collecte, l'heure des collectes étant notée. D'autre part, il nous est possible d'obtenir les séries de mesures prises par les stations MétéoFrance réparties sur le territoire. Ces séries étaient moins facilement disponibles que les séries provenant du modèle ALADIN-MétéoFrance. De plus la maille du modèle était plus fine que la couverture spatiale par les stations, permettant d'obtenir des séries au plus proche du site de collecte. Nous avons donc utilisé davantage les analyses provenant du modèle que les mesures des stations météorologiques.

(2) Société Climpect-Metnext

Des séries de températures, d'humidité relative et de précipitations pseudo-observées nous sont disponibles par la société Climpect-Metnext (<http://www.climpect.com/societe.html>), partenaire du projet CC-EID. Elle génère en routine des prévisions par le modèle météorologique « ECMWF » (European Centre for Medium-Range Weather Forecasts), d'une résolution de 12 km sur l'Europe, développé par le Centre Européen de Prévisions Météorologiques à Moyen Terme

(<http://www.ecmwf.int/>). Avec ce modèle, plusieurs valeurs peuvent être obtenues par jour concernant la température et l'humidité relative, ainsi que les précipitations quotidiennes. Depuis ces séries, nous pouvons calculer les températures journalières minimale, moyenne et maximale ainsi que les humidités relatives minimale, moyenne et maximale.

c) Caractérisation des profils climatiques

(1) Principe du diagramme ombro-thermique

Pour caractériser des climats situés en zone tempérée, on utilise classiquement le diagramme ombro-thermique (Charre, 1997). Il consiste à tracer les normales des cumuls mensuels de précipitations en millimètres (P) en fonction des normales de températures moyennes mensuelles en degrés Celsius (T). Les axes sont dessinés de telle sorte qu'une graduation pour P en vaut deux pour T . Les normales sont des moyennes calculées sur une période de référence de 30 ans, prise de 1981 à 2010 dans cette étude. Ce diagramme permet notamment de visualiser la quantité de précipitations et le niveau des températures au cours d'une année. Lorsque $P < 2T$ le mois est considéré comme « sec ». Nous avons construit les diagrammes ombrothermiques correspondant à la localisation de chaque site.

(2) Création

Pour construire les diagrammes ombro-thermiques, nous avons calculé les normales mensuelles sur la période 1981-2010 depuis des séries de précipitations et températures journalières issues du modèle météorologique ALADIN-MétéoFrance. En plus des diagrammes obtenus, nous nous sommes appuyés sur la classification climatique établie par Joly et al. (Joly et al., 2010). Dans cette publication les climats sont décrits par plusieurs variables qui n'apparaissent pas sur les diagrammes ombro-thermiques. Nous avons ainsi retenu le nombre de jours froids (présentant une température minimale inférieure à -5°C), les températures aux mois de janvier et juillet, la variabilité interannuelle des précipitations et des températures, et la fréquence et l'abondance des précipitations.

d) Comparaison des profils météorologiques aux normales

Nos observations ont en fait été acquises dans un contexte météorologique particulier, les années 2014, 2015 et 2016 ayant été régulièrement plus chaudes que les normales de saisons sur la France (MétéoFrance, 2016a). Nous avons évalué si les conditions météorologiques qui se sont déroulées du 1^{er} janvier 2014 au 31 juillet 2016 avaient été ou non dans les normales de températures et de précipitations selon les saisons et les sites. Les normales mensuelles utilisées ont été les mêmes que pour la création des diagrammes ombro-thermiques, soit depuis les séries pseudo-observées issues du modèle ALADIN-MétéoFrance. Pour déterminer les valeurs mensuelles de température et de précipitations sur la période d'étude à comparer avec ces normales, nous avons utilisé la séquence météorologique obtenue depuis le modèle météorologique ECMWF (société Climact-Metnext). En effet les séries pseudo-observées issues du modèle MétéoFrance n'étaient pas encore disponibles pour la période d'étude à la date de notre analyse.

e) Gestion du matériel et des données

Le fonctionnement du réseau est résumé dans le **Tableau III.2**.

(1) Matériel et tiques capturées

Les draps de collecte sont tous fabriqués dans le même tissu (molleton de coton) et fournis aux différents sites. Les tiques capturées ont été conservées et maintenues vivantes après la collecte dans des pots humidifiés. Elles ont été stockées sur un seul centre de recherche (Ecole Vétérinaire de Lyon ENVL) à une température de -80°C. L'identification est effectuée juste avant le stockage au congélateur pour les captures de tous les sites, excepté pour les sites de Nantes et Montpellier pour lesquels l'identification est faite avant envoi. A partir de septembre 2015, les envois de captures, l'identification et le stockage à -80°C ont été progressivement transférés vers l'unité INRA EpiA localisée au centre INRA de Theix.

(2) Données

Les données météorologiques, de captures et d'identification ont été centralisées dans une unique base de données, créée sous le logiciel « Access » et hébergée par l'unité

EpiA à l'ENV de Lyon. Afin de simplifier la gestion des données nous avons choisi de ne pas mettre en ligne la base de données pour une alimentation à distance par chaque équipe de collecteurs.

Tableau III.2 Fonctionnement du réseau CC-EID.

Equipe/Unité de recherche	Centre de recherche (site de collecte)	Fonction	Participants
Unité INRA EpiA	Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon (Lyon)	<ul style="list-style-type: none"> - Collectes - Identification et stockage à -80°C de avril 2014 à juin 2016 - Création, hébergement et alimentation de la base de données Access « CC-EID » - Gestion du matériel de collecte - Coordination du réseau 	Julie Cat Karine Chalvet-Monfray Magalie René-Martellet
Unité INRA EpiA	Centre INRA de Theix (Theix)	<ul style="list-style-type: none"> - Collectes - Identification et stockage à -80°C depuis septembre 2015 	Valérie Poux
UMR CMAEE	Cirad Montpellier (Montpellier)	<ul style="list-style-type: none"> - Collectes - Identification 	Karine Huber Frédéric Stachurski
UMR ANSES-ENVA-INRA BIPAR	Ecole Nationale Vétérinaire de Maisons-Alfort (Sénart)	<ul style="list-style-type: none"> - Collectes 	Elodie Devillers Sara Moutailler
UMR BioEpiAR	ONIRIS Nantes (Nantes)	<ul style="list-style-type: none"> - Identification et stockage des larves 	Albert Agoulon Thierry Hoch Olivier Plantard
Unité INRA CEFS	Centre INRA de Toulouse (Gardouch)	<ul style="list-style-type: none"> - Collectes 	Nicolas Cebe Hélène Verheyden
Unité ANSES SEEpiAS	Laboratoire de la rage et de la faune sauvage de Nancy (Nancy)	<ul style="list-style-type: none"> - Collectes 	Léo Legras Jean-Michel Demerson Marie Moinet Franck Bouë
Unité INRA AgroClim	Centre INRA de Avignon (pas de site de collecte)	<ul style="list-style-type: none"> - Gestion et alimentation de la base de données météorologiques « STORM », données des stations météorologiques locales sur chaque site - Calcul des données météorologiques pseudo-observées (modèle ALADIN) 	Frédéric Huard
Société Climpack-Metnext		<ul style="list-style-type: none"> - Calcul des données météorologiques pseudo-observées (modèle ECMWF) 	Michel Kolasinski Julien Vienne

3. Résultats et discussion

a) Profils météorologiques sur la période d'étude

On distingue deux groupes de sites : d'une part les sites de Lyon, Theix et Nancy et Sénart dont les tendances étaient similaires, à distinguer des séquences observées sur le groupe de sites formé par Nantes et Gardouch (**Figure III.2**). Les principaux épisodes exceptionnels sont résumés dans le **Tableau III.3**.

Tableau III.3 Comparaison de la séquence météorologique sur les sites du projet CC-EID du 1er janvier 2014 au 31 juillet 2016 aux normales de température et de précipitations.

Sites	Printemps et été		Automne et hiver	
	Températures	Précipitations	Températures	Précipitations
Lyon	- Été 2015 très au-dessus des normales	- Déficit élevé en 2015 (été et printemps)	- Hiver 2014-2015 proche des normales	- Proches des normales
Theix				
Nancy				
Sénart	- Étés proches des normales sur toute la période	- Supérieures aux normales au printemps 2016	- Automne 2015 et début d'hiver 2015-2016 très au-dessus des normales	
Nantes		- Supérieures aux normales en été 2015		
Gardouch intérieur		- Variabilité assez faible sur les trois années		
Gardouch extérieur		- Globalement proche des normales		

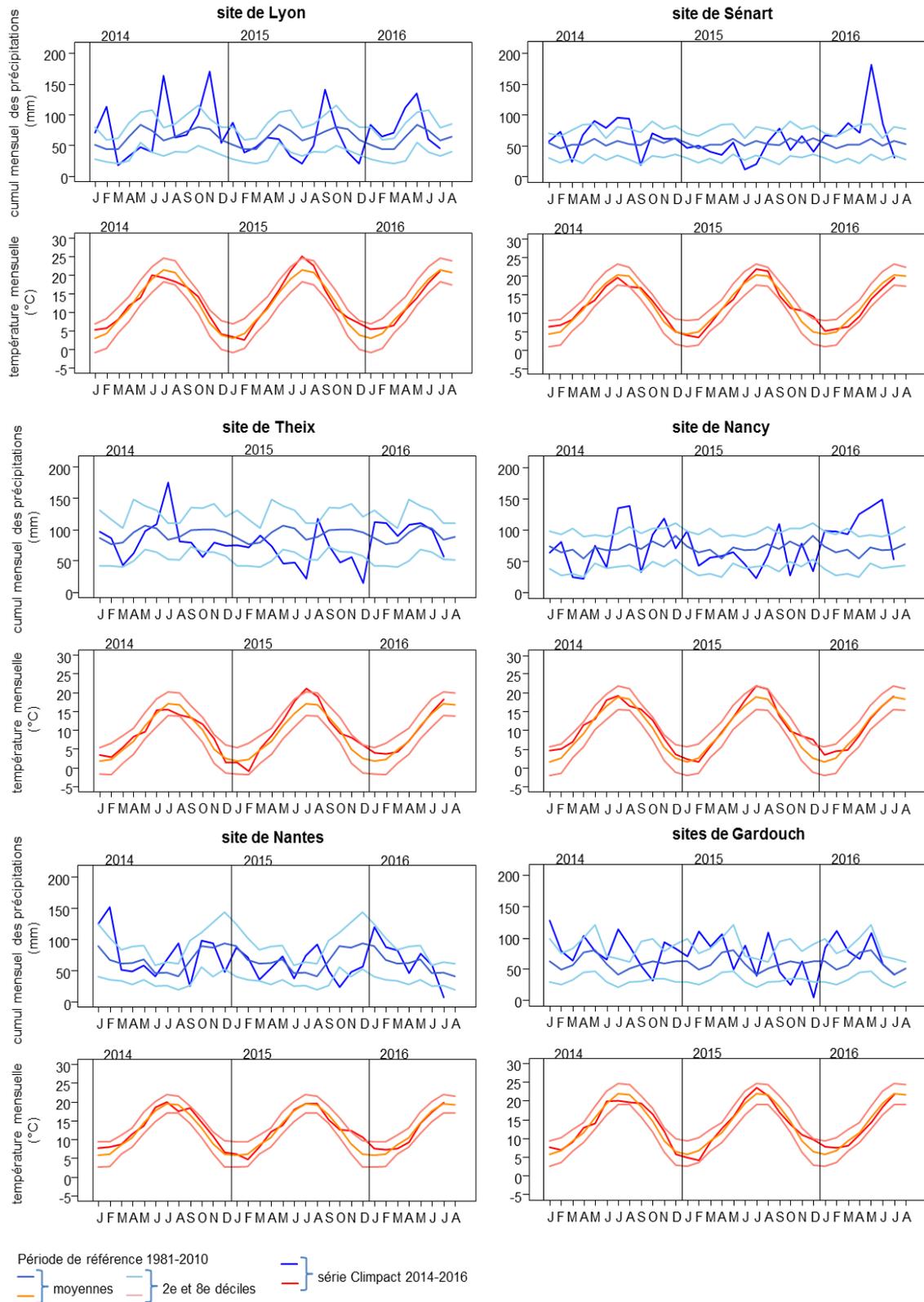


Figure III.2 Comparaison de la séquence météorologique du 1^{er} janvier 2014 au 31 juillet 2016 avec les normales sur la période 1981-2010 sur chaque site de la campagne d'observation CC-EID.

b) Profils climatiques

Afin d'avoir une vue synthétique des profils climatiques de chaque site, leur analyse est présentée dans les **Tableau III.4** et **Tableau III.5**. Les caractéristiques associées au type de climat, aux températures et aux précipitations qui y sont listées sont une synthèse *i)* des diagrammes ombro-thermiques ci-dessous (**Figure III.3**, **Figure III.4**), et *ii)* de la classification climatique présentée par Joly et al. (Joly et al., 2010).

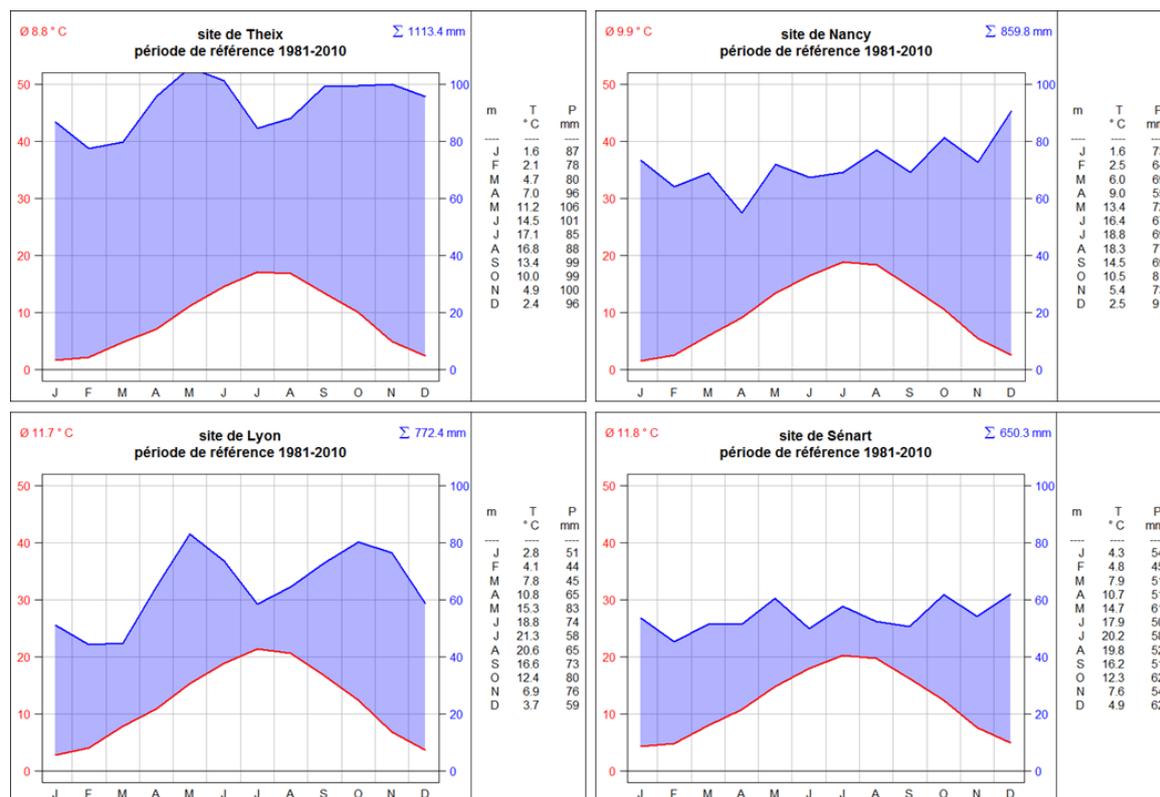


Figure III.3 Diagrammes ombro-thermiques sur les sites du projet CC-EID Theix, Nancy, Lyon et Sénart.

Les normales ont été choisies sur la période 1981-2010. Courbe rouge : moyennes des températures moyennes mensuelles. Courbe bleue : moyennes des cumuls mensuels de précipitations.

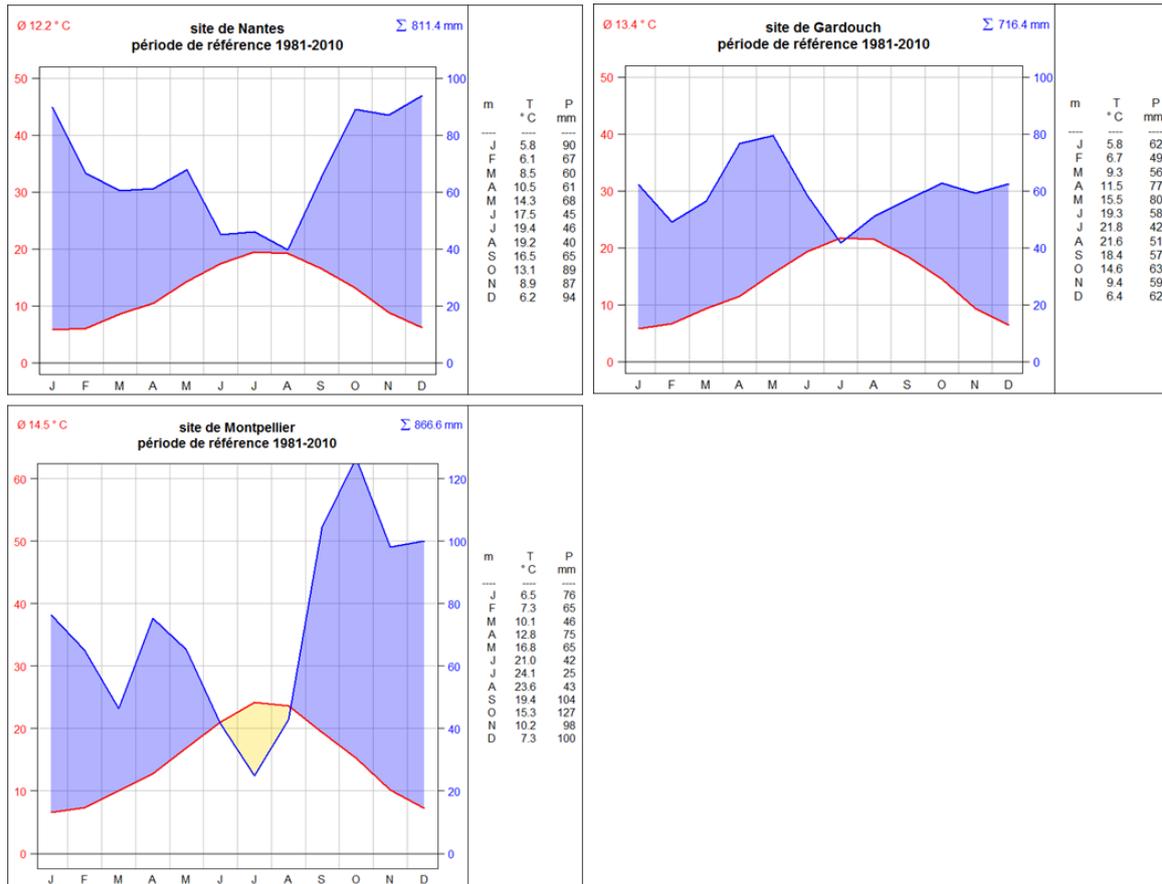


Figure III.4 Diagrammes ombro-thermiques sur les sites du projet CC-EID Nantes, Gardouch et Montpellier.
 Les normales ont été choisies sur la période 1981-2010. Courbe rouge : moyennes des températures moyennes mensuelles. Courbe bleue : moyennes des cumuls mensuels de précipitations.

Tableau III.4 Profils climatiques sur les sites du projet CC-EID Theix, Nancy, Lyon et Sénart.

Les données et variables citées proviennent à la fois des diagrammes ombro-thermiques et de la classification climatique faite par Joly et al. (Joly et al., 2010).

Sites	Type de climat		Températures		Précipitations	
Theix	- Climat de montagne		<ul style="list-style-type: none"> - Moyenne annuelle la plus faible (8,8°C) - Variabilité interannuelle très forte en hiver et en été - Nombre de jours froids le plus élevé parmi tous les sites (plus de 25 jours à une température minimale inférieure à -5°C) 		<ul style="list-style-type: none"> - Précipitations abondantes et fréquentes - Cumul le plus élevé parmi les sites (1113,4 mm) - Variabilité interannuelle très forte en juillet 	
Nancy	<ul style="list-style-type: none"> - Continental et des marges montagnardes - En Lorraine, correspond à une transition entre climat de montagne et océanique dégradé 		- Températures en hiver presque aussi faibles que pour un climat de montagne		<ul style="list-style-type: none"> - Abondance et fréquence élevées - Proche du climat de montagne 	
Lyon	- Océanique dégradé	<ul style="list-style-type: none"> - Mosaïque de climats autour du site (Figure III.1), possible influence de ces climats sur les profils climatiques 	<ul style="list-style-type: none"> - Moyenne annuelle à environ 11°C - Nombre de jours froids modéré (8 à 14 jours avec une température inférieure à -5°C) - Forte variabilité interannuelle 	<ul style="list-style-type: none"> - Amplitude entre les mois de janvier et juillet la plus large parmi tous les sites (de 2,8°C en janvier à 21,3°C en juillet, différence de 18,5°C) - Plus élevées en juillet (21,3°C contre 20,2°C) et plus basses en janvier (2,8°C contre 4,3°C) que sur Sénart 	- Cumuls plutôt faibles	<ul style="list-style-type: none"> - Cumuls plus élevés et amplitudes intra-annuelles plus grandes que sur Sénart - Cumul de 772.4 mm supérieur au seuil de 700 mm propre au climat océanique dégradé
Sénart		<ul style="list-style-type: none"> - Climat très homogène autour du site 		<ul style="list-style-type: none"> - Profil typique du climat océanique dégradé 		<ul style="list-style-type: none"> - Profil typique du climat océanique dégradé

Tableau III.5 Profils climatiques sur les sites du projet CC-EID Nantes, Gardouch et Montpellier.

Les données et variables citées proviennent à la fois des diagrammes ombro-thermiques et de la classification climatique faite par Joly et al. (Joly et al., 2010).

Sites	Type de climat	Températures		Précipitations	
Nantes	- Océanique franc	- Les plus élevées en hiver parmi les sites (environ 6°C en décembre, janvier et février)			- Abondantes et fréquentes en hiver - Fréquentes mais faibles en été
Gardouch intérieur et extérieur	- Bassin du Sud-Ouest	- Amplitudes les plus faibles entre les mois de janvier et juillet parmi tous les sites (respectivement 13,8 et 15,6°C) - Jours froids rares (mois de 4 jours avec une température minimale inférieure à -5°C)	- Moyenne annuelle la plus élevée parmi les sites sur lesquels on a trouvé des <i>Ixodes ricinus</i> (13,4°C) - Nombre de jours chauds élevé (supérieur à 23)	- Fréquentes en hiver	- Cumul annuel faible mais pluies fréquentes en hiver - Rares mais intenses l'été
Montpellier	- Méditerranéen franc	- Moyenne annuelle la plus élevée parmi tous les sites (14,5°C) - Températures annuelles élevées - Jours froids très rares, jours chauds fréquents - Amplitude interannuelle élevée - Faible variabilité interannuelle		- Cumul faible, été aride - Pluies peu fréquentes mais modérément abondantes en hiver - Cumuls très élevés en automne, pluies intenses avec épisodes cévenols - Faible variabilité interannuelle	

c) **Présence ou absence d'*Ixodes ricinus***

Les trois stades larve, nymphe et adulte *Ixodes ricinus* ont été capturées au drap sur tous les sites, excepté sur le site de Montpellier où aucune tique de l'espèce *I. ricinus* n'a été capturée au drap pendant toute la période d'étude, et ce quelle que soit la saison.

(1) Cohérence avec l'aire de répartition supposée

Ce résultat est cohérent avec l'aire de répartition décrite par Pérez-Eid (Pérez-Eid, 2007), pour qui le climat du pourtour méditerranéen est considéré comme trop sec pour permettre la persistance de l'espèce *I. ricinus*, très hygrophile. C'est aussi le cas pour d'autres sources (ESCAAP France, 2015).

(2) Cohérence avec les profils climatiques

Le site de Montpellier présente une répartition particulière des cumuls de précipitations au cours de l'année. Les cumuls sont très élevés en automne, mais les pluies sont probablement peu fréquentes et intenses, avec la survenue d'épisodes cévenols. L'été est très sec, et les cumuls au printemps sont faibles. Les cumuls sur le site de Montpellier sont plus élevés que sur la plupart des sites sur lesquels on a trouvé des populations d'*I. ricinus*. Si l'on compare au site de Gardouch, également au Sud de la France, on observe que les cumuls sont plus faibles à Gardouch qu'à Montpellier, alors que des populations de tiques se trouvent à Gardouch (Montpellier : 866,8 mm, Gardouch : 716 mm). Néanmoins, sur Gardouch ainsi que sur les autres sites les cumuls sont plus étalés sur l'année. On peut donc suggérer que les précipitations sont plus fréquentes sur les autres sites, les tiques auraient donc un apport en eau plus régulier qui leur est plus favorable que dans le cas du site de Montpellier.

d) **Saisonnalité de l'activité**

L'activité varie dans l'année, on peut donc dire qu'une saisonnalité de l'activité existe sur tous les sites. De plus, sur chaque site, le profil de variation se répète assez bien d'une année à l'autre (**Figure III.5, Figure III.6**). Les collectes ont débuté durant le mois d'avril 2014 pour les sites de Gardouch, Theix, Sénart et Lyon, et durant les mois de juin et juillet 2014 pour les sites de Nantes et Nancy.

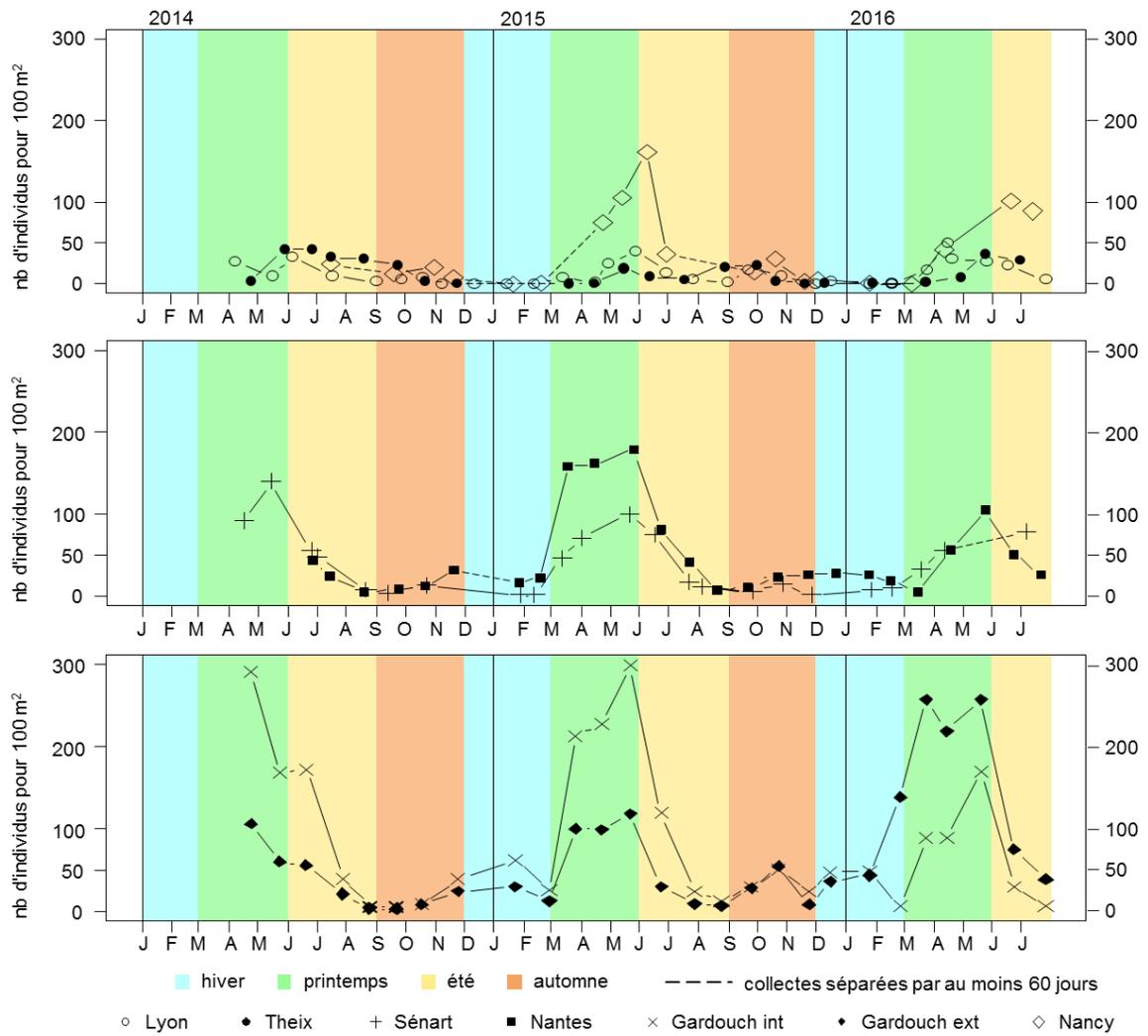


Figure III.5 Densités de nymphes *I. ricinus* mesurées par la collecte au drap d'avril 2014 à juillet 2016 sur les observatoires du réseau CC-EID. Les plages de couleur couvrent les saisons météorologiques, dont les limites sont le 1^{er} mars pour le printemps, le 1^{er} juin pour l'été, le 1^{er} septembre pour l'automne et le 1^{er} décembre pour l'hiver.

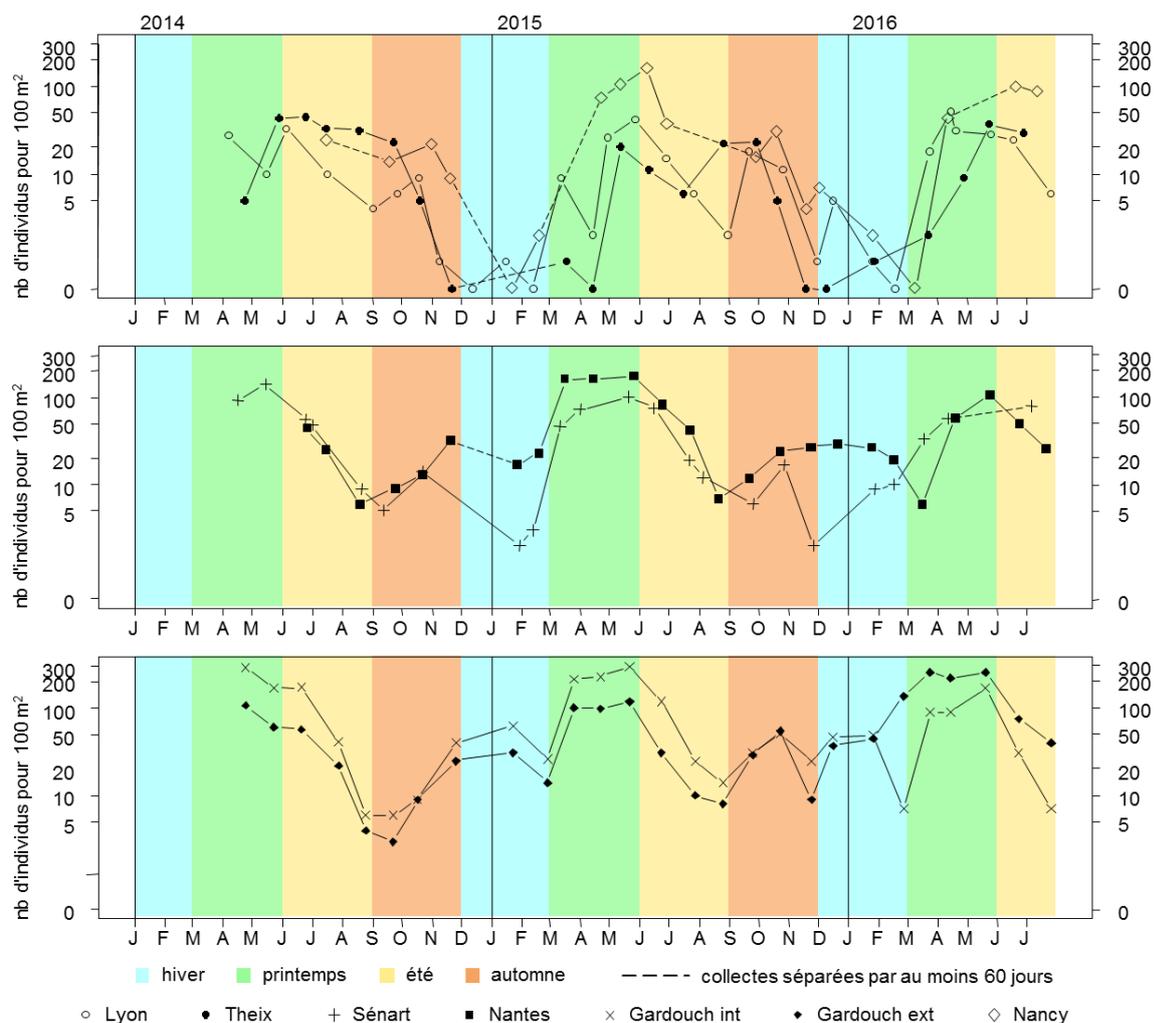


Figure III.6 Densités de nymphes *I. ricinus* mesurées par la collecte au drap d'avril 2014 à juillet 2016 sur les observatoires du réseau CC-EID (échelle logarithmique).

Les effectifs sont représentés en échelle logarithmique afin de faire ressortir les niveaux d'activité faibles. Les plages de couleur couvrent les saisons météorologiques, dont les limites sont le 1^{er} mars pour le printemps, le 1^{er} juin pour l'été, le 1^{er} septembre pour l'automne et le 1^{er} décembre pour l'hiver.

(1) Printemps et été

(a) Tendances

Sur tous les sites excepté le site de Theix, l'activité augmente en fin de mois de février ou au début du mois de mars (**Figure III.6**). Le pic d'activité se situe pendant les mois de printemps, il est parfois au début du mois de juin (site de Lyon en 2014, site de Nancy en 2015 et 2016). L'activité chute pendant les mois d'été, en relation avec des températures élevées et une diminution modérée à forte des précipitations sur l'ensemble des sites. Les effectifs les plus faibles se trouvent au cours du mois d'août sur la plupart des sites, et au cours du mois de septembre pour les sites de Sénart et Nancy.

Le site de Theix fait exception : la remontée de l'activité au printemps semble plus lente que sur les autres sites, tandis que son activité se prolonge pendant l'été, elle est ainsi plus élevée que sur les autres sites sur cette saison.

(b) Cohérence avec les climats associés

Le site de Theix se situe dans le climat semi-continental et des marges montagnardes et en altitude (**Tableau III.4**), avec la température moyenne annuelle la plus basse (8,8 °C, **Figure III.3**). Les températures en automne, en hiver et au printemps sont les plus faibles. Il semble que la quantité de chaleur nécessaire pour observer une activité des nymphes est plus longue à acquérir que pour les autres sites du fait d'une température moindre. Contrairement aux autres sites les précipitations en été sont remarquablement importantes. Une conséquence pourrait être que l'apport en eau est suffisamment important pour permettre que l'activité se prolonge jusqu'en fin d'été.

(c) Effet de la séquence météorologique vécue

Alors que les précipitations en juillet 2014 ont été plus élevées que les normales (**Figure III.2**), elles ont été beaucoup plus faibles que les normales en juillet 2015, associées à des températures plus élevées que les normales, il en a résulté un mois sec. Ceci expliquerait que l'activité ait été un peu plus faible sur Theix en été 2015 par rapport à l'été 2014 (**Figure III.6**).

(2) Automne et hiver

(a) Tendances

Les profils d'activité sont remarquablement différents en hiver selon les sites. L'activité est très faible à absente de novembre à février sur les sites de Theix, Lyon, Nancy et Sénart. Elle ne s'interrompt pas mais est notable et plutôt stable d'octobre à février sur les sites de Nantes et Gardouch (sur les hivers 2014-2015 et 2015-2016 de début octobre à fin février site de Nantes moyenne = 24, de 17 à 34 nymphes ; site de Gardouch intérieur moyenne = 35, de 7 à 63 nymphes ; site de Gardouch extérieur moyenne = 40, de 9 à 139 nymphes).

(b) Cohérence avec les climats associés

Sur les sites de Nantes et Gardouch on trouve respectivement le climat océanique franc et le climat dit du bassin du Sud-Ouest. Ils présentent tous deux des températures

hivernales plus douces que les autres sites. Les jours de gel sont rares dans ces deux climats. De plus, l'apport en eau est assez conséquent pour les deux sites, avec des précipitations abondantes sur Nantes et modérées sur Gardouch (**Tableau III.5**). On peut suggérer que ces tendances sont plus favorables à l'activité que celles sur Theix (climat de montagne), Sénart et Lyon (climat océanique dégradé pour les deux), et Nancy (climat semi-continentale et des marges montagnardes) pour lesquels les températures mensuelles sont faibles en hiver avec davantage de jours de gel que sur la partie Ouest de la France.

(c) *Effet de la séquence météorologique vécue*

Les conditions sur les sites de Nantes et Gardouch ont été assez proches des normales sur la période 2014-2016, excepté les mois de novembre, décembre et janvier pour lesquels les températures étaient au-dessus des normales (**Figure III.2**). Ceci permet de supposer que l'activité hivernale modérée observée sur ces sites n'est pas due à une météorologie exceptionnelle.

(3) *Confrontation avec la littérature*

Korenberg (Korenberg, 2000) a proposé des profils-type d'activité des adultes *I. ricinus* en fonction des zones climatiques qui composent l'Ouest de la Russie, basé sur le dire d'expert.

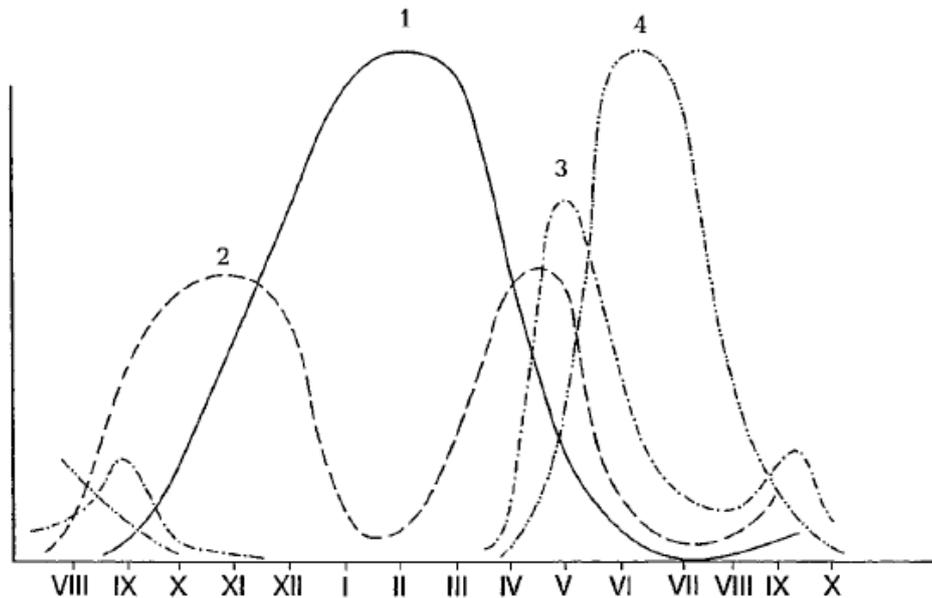


Figure III.7 Profils saisonniers de l'activité des adultes *Ixodes ricinus* selon Korenberg (Korenberg, 2000).

Cette figure est extraite de la publication de Korenberg (Korenberg, 2000), la légende est traduite de l'anglais depuis la même publication. (1) Algérie, hiver chaud et humide et été chaud et sec ; (2) hiver modérément frais de Crimée avec de rares jours de gel ; (3) zone tempérée de la Russie Européenne, climat modérément continental ; (4) Karélie, hiver froid avec jours de gel et été frais (depuis Babenko, 1958).

Le profil d'activité observé sur Nantes et Gardouch est similaire au profil décrit par Korenberg pour les climats à hivers doux (courbe (2) **Figure III.7**). Le profil observé sur Theix correspond à celui décrit pour un climat à étés froids (courbe (4)). Les profils observés sur Sénart, Theix et Nancy sont semblables à celui décrit pour un climat semi-continentale (courbe (3)).

e) Niveaux d'abondance

Nous avons considéré que les densités de nymphes trouvées pendant le pic d'activité constituent un indicateur de la capacité en nymphes du site. Nous l'avons utilisé pour comparer de façon relative les abondances de nymphes entre les années et entre les sites.

(1) Stabilité interannuelle

Le niveau d'abondance a été stable d'une année à l'autre sur tous les sites, pour les années 2014 et 2015. Néanmoins, concernant les sites de Gardouch le niveau d'abondance a été très différent entre 2015 et 2016 sur les deux sites de Gardouch

intérieur et Gardouch extérieur. Les densités en nymphes au pic d'activité ont été remarquablement plus élevées qu'en 2015 sur Gardouch extérieur, et ont été remarquablement plus faibles sur Gardouch intérieur (**Tableau III.3**). Pour les autres sites le niveau d'abondance en 2016 a été comparable à celui en 2014 et 2015.

(2) Cas des sites de Gardouch

(a) Extérieur

Gardouch extérieur est situé dans un milieu ouvert, la fréquentation par les chevreuils peut donc varier dans le temps. Or, nous savons que l'intensité de la chasse a fortement diminué en automne 2015 dans la zone du site de Gardouch extérieur, ce qui pourrait avoir entraîné une fréquentation plus importante du site de Gardouch extérieur par les chevreuils. Cette disponibilité accrue en hôte pourrait avoir influencé l'abondance en nymphes.

(b) Intérieur

Etant donné que le site de Gardouch intérieur est dans un enclos où se trouve une population de chevreuils de taille fixe dans le temps, pour le moment, aucune explication n'a été trouvée pour expliquer la diminution de l'abondance en nymphes. Néanmoins, la présence de rongeurs et d'oiseaux est avérée, ils peuvent sortir ou entrer dans l'enclos et également circuler entre les sites intérieur et extérieur.

(c) Perspectives

Le suivi en 2017 pourrait permettre d'évaluer si ces proportions se maintiennent ou reviennent aux niveaux observés en 2015.

(3) Variabilité spatiale

Une grande variabilité dans l'abondance est observée entre les sites (**Figure III.5**). Le site sur lequel la densité en nymphes au pic d'activité était la plus élevée est le site de Gardouch intérieur. Elle y est environ trois fois plus élevée que sur Gardouch extérieur, cette différence est stable en 2014 et 2015. Les sites de Sénart et Nancy atteignent des effectifs de nymphes au pic d'activité qui sont proches des effectifs trouvés à Gardouch extérieur. Ces sites ont pour point commun d'être dans des milieux ouverts, avec une densité en faune sauvage standard. En revanche, le site de Gardouch intérieur étant situé dans un élevage de chevreuils clos, la densité en chevreuils y est artificiellement

beaucoup plus élevée que la densité moyenne retrouvée en milieu ouvert. Cette surabondance en hôtes expliquerait l'abondance singulière en nymphes observé.

(4) Densités d'hôtes et saisonnalité

Malgré une grande différence de densité d'hôtes entre les deux sites, les profils trouvés sur les sites de Gardouch intérieur et extérieur sont synchrones en 2014 et 2015, ils sont également plutôt synchrones en 2016. La montée du pic d'activité est également synchrone sur les deux sites. Ceci suggère que la densité d'hôtes intervient sur l'abondance observée au pic d'activité, mais n'intervient pas sur les variations saisonnières dans l'activité.

4. Conclusion

La réalisation de collectes qui soient à la fois *i)* en continu sur plusieurs années, *ii)* y compris pendant les périodes réputées à basse activité comme l'hiver et *iii)* sur plusieurs sites représente un apport important. En effet, les études de terrain existantes contiennent au moins une de ces trois composantes (Alonso-Carné et al., 2016; Kiewra et al., 2014; Paul et al., 2016; Schulz et al., 2014), mais réunissent très rarement les trois. Ce plan d'observation est pourtant celui qui permet de caractériser la saisonnalité d'une espèce de tique donnée dans son aire de répartition, ainsi que ses variations spatiales en fonction des tendances climatiques. En particulier, il permet de mettre en évidence les éventuelles périodes de pause dans l'activité. Cette méthode permet également de capter le moment du démarrage de l'activité au printemps. Certains auteurs ont proposé des profils-type d'activité dans certaines zones d'Europe, en association avec les climats qui caractérisent ces zones (Korenberg, 2000; Kurtenbach et al., 2006). Néanmoins, ces profils sont une compilation du dire d'expert, alors que nous apportons ici une comparaison entre climats basée sur des données observées. Ces séries temporelles sont d'autant plus comparables que le protocole de collecte au drap est commun à tous les sites.

5. Résumé

a) *Introduction*

Les profils temporels d'activité saisonnière d'*Ixodes ricinus* sont peu explorés en France métropolitaine. Pourtant, *I. ricinus* est présente sur presque tout le territoire. De plus, des climats distincts sont retrouvés, permettant l'hypothèse d'une variabilité spatiale dans les profils d'activité. En avril 2014, des collectes mensuelles de tiques ont été mises en place sur des observatoires placés dans plusieurs climats différents. Dans cette étude, nous avons caractérisé les profils saisonniers d'activité des nymphes *I. ricinus*, ainsi que les profils climatiques saisonniers et les profils météorologiques qui se sont déroulés sur chaque site de collecte.

b) *Données et méthode*

Huit sites de collecte ont été disposés dans six climats différents. La période étudiée s'étend de avril 2014 à juillet 2016. Afin de contrôler l'effet défavorable du climat méditerranéen sur la présence d'*I. ricinus*, un site a été placé sur le pourtour méditerranéen. Afin de contrôler l'effet des densités de chevreuils sur les profils d'activité, deux sites ont été placés côte à côte, l'un dans un élevage de chevreuils maintenus dans un enclos, l'autre à l'extérieur de l'enclos. Les stases larve, nymphe et adulte ont été collectées par la méthode du drap. Dans cette thèse nous avons présenté les profils d'activité uniquement pour la stase nymphe. Pour comparer les profils climatiques saisonniers entre les sites, les normales de précipitations et de températures (période de référence 1981-2010) ont été représentées par des diagrammes ombro-thermiques. Les éventuels épisodes météorologiques exceptionnels qui ont pu se produire pendant la période d'étude ont été recherchés.

c) *Résultats et discussion*

Les profils climatiques étaient assez différents entre les climats, avec des différences notables dans la saisonnalité des précipitations, dans les températures moyennes, et dans l'occurrence de jours extrêmement froids et extrêmement chauds. Un des sites

avait été placé en climat méditerranéen (à proximité de Montpellier), considéré comme défavorable à la présence d'*I. ricinus*. Aucune tique *I. ricinus* n'a été trouvée sur la période d'étude sur ce site, alors que des tiques ont été trouvées sur les sites placés à l'intérieur de l'aire de répartition supposée. Une saisonnalité a été observée sur tous les sites qui présentaient des populations d'*I. ricinus*. Le profil d'activité était assez homogène entre les sites au printemps et en été, avec une augmentation de l'activité au printemps, un pic d'activité situé au printemps ou en début d'été, puis une diminution de l'activité en été et en automne. Concernant l'automne et l'hiver, on distingue une hétérogénéité entre les sites. Sur les sites présentant des hivers doux, situés sur la façade atlantique (Ouest) et dans le Sud-Ouest de la France, une activité modérée a été observée sur les mois d'automne et d'hiver. L'activité était faible à nulle sur les autres sites, qui présentaient des hivers plus froids. Les différences et ressemblances dans les profils d'activité saisonnières entre les sites étaient cohérentes avec les différences et ressemblances dans les profils climatiques saisonniers. Les épisodes météorologiques exceptionnels semblent avoir eu un impact limité sur l'activité saisonnière. Les niveaux d'abondance de nymphes étaient hétérogènes entre les sites. L'abondance était proportionnelle à la densité de chevreuils. Lorsque des sites présentaient une météorologie et une photopériode identiques les profils d'activité étaient synchrones. La densité en chevreuils n'intervenait pas sur la forme des profils d'activité.

d) Conclusion

Le travail de collecte initié avec ce travail de thèse couvre à la fois plusieurs localités, plusieurs années de collecte, et toutes les saisons. Ces trois composants sont rarement réunies dans les travaux de captures de tiques, l'activité de ce réseau représente donc un apport important. Nous avons caractérisé ici l'hétérogénéité spatiale qui peut exister dans les profils, et nous avons observé des saisons souvent négligées. Nous avons obtenu des profils dans des climats distincts et qui sont retrouvés ailleurs en Europe. Ces profils observés permettent d'évaluer les profils proposés sur le dire d'expert dans la littérature. Enfin, l'utilisation d'un protocole commun pour tous les sites permet une comparaison fiable des profils.

B. Activité d'*I. ricinus* sous des conditions infra-saisonniers et infra-journalières contrastées : cas du site de Lyon pendant l'été 2015

Alors que nous poursuivions l'acquisition des données présentées dans la première partie de ce chapitre, la pratique des collectes sur le terrain nous a menés à faire l'hypothèse que l'heure à laquelle était effectuée la collecte a un impact notable sur les effectifs capturés au drap. En effet lors de collectes au printemps sur le site de Lyon, dans une période où était attendu un effectif de nymphes conséquent, les effectifs capturés étaient anormalement bas. Les heures de collecte étaient notées et les températures et humidités horaires étaient mesurées en continu par la micro-station météorologique implantée sur le site de collecte. Nous pouvions donc connaître les conditions au moment de la collecte, qui se sont avérées anormalement chaudes pour la saison du printemps. Dans le même temps, l'analyse de ces données horaires nous a permis d'évaluer l'amplitude des variations infra-journalières dans les conditions météorologiques (Annexe B). Au printemps et en été, on peut ainsi passer de conditions qui peuvent être jugées optimales pour l'affût des tiques, à des conditions jugées comme très défavorables, notamment si les conditions sont chaudes et sèches dans l'après-midi. Nous avons fait l'hypothèse que les variations infra-journalières pouvaient être suffisamment amples pour provoquer des variations notables dans l'intensité d'affût, ce qui aurait *in fine* une influence sur le nombre de tiques mesuré. Nous avons utilisé l'observatoire fixe qu'est le site de Lyon pour investiguer l'activité à plusieurs moments de la journée au cours d'une saison d'été, lorsque la météorologie nous paraissait propice à observer ces fortes variations. C'est l'objet de la deuxième partie de ce chapitre, le travail développé ici faisant l'objet d'un article en préparation.

1. Résumé

a) Introduction

Le comportement d'affût des nymphes *I. ricinus* en phase d'activité est réversible et dépend des conditions de température et d'humidité relative (Crooks, 2006; Perret et

al., 2003; Tomkins et al., 2014). La température et l'humidité relative varient au cours de la journée. Elles alternent entre des conditions supposées favorables et des conditions supposées défavorables à la mise à l'affût. On peut donc faire l'hypothèse que la proportion de tiques à l'affût varie pendant la journée. La variation de conditions météorologiques au cours de la journée peut être ample dans certains climats. En particulier, au printemps et en été les conditions peuvent y devenir très chaudes et très sèches. En été, l'activité des nymphes mesurée par la méthode du drap est classiquement rapportée comme très faible dans les climats avec des étés chauds et secs. Cependant, nous faisons l'hypothèse qu'un profil d'activité plus complexe pourrait être observé pour cette saison si on prend en compte les variations de conditions météorologiques à l'échelle infra-journalière, comme démontré pour d'autres vecteurs (Chalvet-Monfray et al., 2007).

Le site de collecte de Lyon se trouve dans le climat océanique dégradé, avec des étés pouvant être chauds et secs (Joly et al., 2010). L'objectif de l'étude présentée ici a été d'explorer simultanément *i)* les variations de l'activité de nymphes et d'adultes *I. ricinus*, et *ii)* les variations de température et d'humidité, au cours de la saison et de la journée. L'été 2015 s'est avéré particulièrement chaud et sec sur le département du Rhône, avec un important déficit en précipitations et des températures très supérieures aux normales en été (MétéoFrance, 2015b).

b) Matériel et méthodes

(1) Conception de l'étude

La période d'observation a été planifiée sur l'été météorologique, du 1^{er} juin au 31 août 2015. Les jours de collecte ont été choisis à la période du pic d'activité, identifiée au début du mois de juin grâce à l'expérience des suivis mensuels sur le site depuis avril 2014, ainsi que pour des jours prévus avec de fortes chaleurs. Il a été planifié soit une, soit quatre collectes par jour. Lorsque quatre collectes étaient planifiées, elles étaient effectuées à environ deux heures d'intervalle entre 7h et 14h, la première collecte étant toujours planifiée entre 7h et 8h. Un seul passage a été effectué par tirage, alors que trois passages sont effectués dans les collectes mensuelles. En effet nous craignons qu'un rythme de trois passages répétés toutes les deux heures ne perturbent fortement

le comportement des tiques. Les tiques aux stases nymphe et adulte ont été comptées puis reposées sur le tirage avant d'échantillonner sur le tirage suivant, ceci afin de ne pas modifier la taille de la population sur chaque tirage.

(2) Données météorologiques - Définition des vagues de chaleur

Nous avons utilisé les données horaires enregistrées en routine par la station météorologique du site pour *i)* étudier les variations infra-journalières des conditions simultanées aux captures de tiques, et *ii)* calculer les températures et humidités relatives journalières minimales et maximales. Les vagues de chaleurs ainsi que les courtes périodes chaudes ont été déterminées depuis les normales de températures sur la période de référence 1981-2010 et les séries de températures journalières maximales mesurées à la station météorologique de Bron, située dans la zone urbaine Lyonnaise.

***c)* Résultats et discussion**

Trois vagues de chaleurs et neuf épisodes courts de chaleur ont été identifiés entre le 1^{er} juin et le 31 août 2015. Sept jours de collecte ont été répartis du 4 juin au 5 août. Quatre collectes toutes les deux heures ont été faites sur cinq jours, les 4 et 17 juin, les 3 et 24 juillet et le 5 août. Les 5 et 18 juin, une seule collecte a été faite entre 7h et 8h du matin. L'objectif était d'évaluer l'activité les lendemains des 4 et 17 juin. Les deux stases nymphe et adulte ont été observés sur tous les jours de collecte se situant en vagues de chaleur, parfois avec des effectifs appréciables. L'activité a été variable au long de la saison et pendant certaines journées observées. Le nombre de tiques trouvées a diminué à mesure que la saison avançait. Concernant les variations infra-journalières, les effectifs les plus importants étaient toujours observés à la première collecte de la journée. Lorsqu'ils sont analysés de manière absolue les effectifs trouvés pendant cet été semblent faibles, néanmoins ils sont à apprécier en regard de la faible abondance sur le site de collecte de Lyon. Les mesures mensuelles faites précédemment sur le site nous permettent de dire que les jours de collectes des 4 et 5 juin 2015 étaient très probablement dans la période du pic d'activité annuel. En effet, les valeurs maximales en 2014 et en 2015 ont été trouvées le 5 juin 2014 et le 28 mai 2015, avec respectivement de 33 et 42 nymphes avec trois passages au drap (présenté en 1^e partie

de chapitre I. **Figure III.5**). Par conséquent, l'effectif de 36 nymphes avec un seul passage mesuré le 4 juin 2015 à la première collecte du matin, peut être considéré comme élevé. La journée du 4 juin était pourtant située en vague de chaleur. Sur cette journée les effectifs ont diminué entre la première et la dernière collecte à mesure que les conditions devenaient chaudes et sèches. Concernant les mois de juillet et août, les effectifs étaient faibles (inférieurs à 10 pour les nymphes comme pour les adultes) mais des tiques étaient observées, alors que les conditions étaient très chaudes et très sèches sur ces deux mois. Le 3 juillet notamment, situé en vague de chaleur, les conditions étaient exceptionnellement chaudes et sèches toute la journée (de 22 à 34 °C, de 72 à 35% d'humidité relative).

d) Conclusion

Les valeurs de température et d'humidité horaires reportées ici montrent que des variations importantes de conditions sont subies par les tiques dans leur habitat dans un climat tel que celui de la région lyonnaise. Des tiques à l'affût ont été trouvées pour des températures entre 25 et 34 °C au moment de la collecte, associées à des humidités très basses en-dessous de 40 %. Les effectifs de nymphes et d'adultes obtenus étaient cohérents avec les tendances météorologiques observées, à l'échelle infra-journalière comme infra-saisonnière. Acquérir davantage d'observations dans ces conditions infra-journalières contrastées, en été mais également les jours chauds de printemps, pourrait permettre de conforter nos résultats.

2. Article 1

Cat Julie, René-Martellet Magalie, Chalvet-Monfray Karine. Variations in the activity of *Ixodes ricinus* ticks under summer conditions including heat wave events in Lyon region, central-eastern France over the summer of 2015. *En préparation*.

1

1 Title

2 Variations in the activity of *Ixodes ricinus* ticks under summer conditions including heat wave
3 events in Lyon region, central-eastern France over the summer of 2015

4 Authors

5 Julie Cat^{1,2}, Magalie René-Martellet^{2,1}, Karine Chalvet-Monfray^{2,1}

6 Affiliations

7 ¹EPIA, INRA, 63122 Saint Genès Champanelle, France

8 ²Univ Lyon, VetAgro Sup, 69280, Marcy-l'Etoile, France

9 Corresponding author

10 Julie Cat - julie.cat@vetagro-sup.fr

11 +33 4 78 87 26 61

12 Unité Epidémiologie Animale - VetAgroSup, 1 av Bourgelat, 69280 Marcy-l'Etoile, France

13 Abstract

14 This study describes *I. ricinus* questing intensity, considering the intra-day scale, during the
15 hot and dry summer of 2015 in a small forest close to Lyon city (center-eastern France). The
16 *I. ricinus* population was surveyed on 7 different days between June 1st and August 31st 2015.
17 *I. ricinus* questing ticks were collected once or four times a day using the cloth-dragging
18 method, from the early morning (7 a.m.) to the early afternoon (2 p.m.). Simultaneous hourly
19 temperature and relative humidity data were recorded from a local weather station located on
20 the collection site. Three heat wave events were reported during the study period in the area.
21 Steadily extreme hot and dry conditions were observed on the collection site. Questing ticks
22 were repeatedly observed at hourly temperatures above 25 °C and up to 34 °C. A trend
23 between the hourly increase in temperature, the hourly decrease in relative humidity and the

24 decrease in questing ticks over the day was observed. Given the climate warming in Europe, *I.*
25 *ricinus* response under such hot and dry seasons should be investigated further.

26 **Keywords**

27 *Ixodes ricinus*, questing, field sampling, heat wave events, weather

28 **Introduction**

29 The tick *Ixodes ricinus* is involved in the transmission of *Borrelia burgdorferi* s.l., the
30 causative agent of Lyme borreliosis, and the tick-borne encephalitis virus over Europe
31 (Estrada-Peña et al., 2010; Perronne, 2014).

32 In the larva, nymph and adult stages, the *I. ricinus* tick alternatively searches for a host on top
33 of soil vegetation, called the questing phase, or stays in the soil litter. The proportion of
34 questing ticks in the total population varies on a shorter time scale than the population size
35 itself (Bord et al., 2014). Temperature and humidity drive both 1) the total population size,
36 due to an influence on development (Campbell, 1948; Randolph et al., 2002) and on mortality
37 (Herrmann and Gern, 2010; Milne, 1950), and 2) the proportion of questing ticks, due to an
38 influence on the switch in behavior between questing and not questing (Perret et al., 2003;
39 Tomkins et al., 2014). During the summer, a decrease in *I. ricinus* activity is usually observed
40 in Continental areas (Korenberg 2000; Perret et al. 2000; Kurtenbach et al. 2006; Schulz et al.
41 2014), in association with daily relative humidity drops and daily temperature increases
42 (Perret et al., 2004). Temperature and humidity usually vary greatly over the day in
43 Continental areas. Therefore the proportion of questing ticks may also vary simultaneously,
44 resulting in a more complex pattern for *I. ricinus* activity when the intra-day scale is
45 considered. Until now, the behavior of *I. ricinus* populations on hot and dry days has received
46 little attention, yet they are very likely to become more frequent with climate warming in
47 Western Europe (Barros et al., 2014; Ouzeau et al., 2014). In this study, we aimed to observe

3

48 the intra-day and intra-seasonal variations in questing *I. ricinus* ticks on a collection site in an
49 area west of Lyon, France during the summer of 2015.

50 This summer was particularly hot and dry in the area, with recorded temperature and
51 cumulative rainfall values respectively far higher and far lower than the reference ones in
52 summer at this place (MétéoFrance, 2015).

53 **Material and methods**

54 **Study design**

55 The study site is located in a deciduous forest near La-Tour-de-Salvagny (4°41' E; 45°49' N),
56 nearby Lyon city, France (Rhône-Alpes region). Ten fix plots were distributed, each one 10
57 square meter large. Collections were planned on seven days between June 1st and August 31st
58 2015, most of the time they were performed four times a day between 7 a.m. and 2 p.m., with
59 each collection separated by a 2-hour interval. We chose days *i*) in the beginning of June as it
60 was known to be the peak activity period from past continuous sampling on this site, as well
61 as *ii*) very hot days, regularly distributed over the season. Questing *I. ricinus* nymphs and
62 adults were caught with a dragging cloth. After being counted on the cloth, the ticks were then
63 immediately released back onto the plot on which they were caught. The ticks caught were
64 expected to mostly be *Ixodes ricinus* because this had been by far the most predominant
65 species detected on this site after one year of tick collection and morphological identification.

66 **Weather data**

67 A local weather station positioned two meters above the ground under forest cover was
68 located on the study site and continuously recorded hourly temperature (T) and relative
69 humidity (RH) data. From these data we attributed T and RH values to each collection.
70 Hourly data were also used to determine the daily values.

71 **Defining heat wave periods**

72 As no reference values were available for our study site, the heat wave events were defined
73 from the daily maximal temperature references and records at the weather station of Lyon city
74 located at 22 kilometers far from our site in the urban heat island of Lyon city. A heatwave
75 event was defined when the maximal daily temperature was 5°C above the reference value
76 over at least five consecutive days. To highlight the steadily repeated excessive temperatures,
77 we also considered the isolated periods when maximal temperatures exceeded the 5°C
78 threshold for less than five days, called “short hot events” hereafter.

79 **Results and discussion**

80 **Meteorological context**

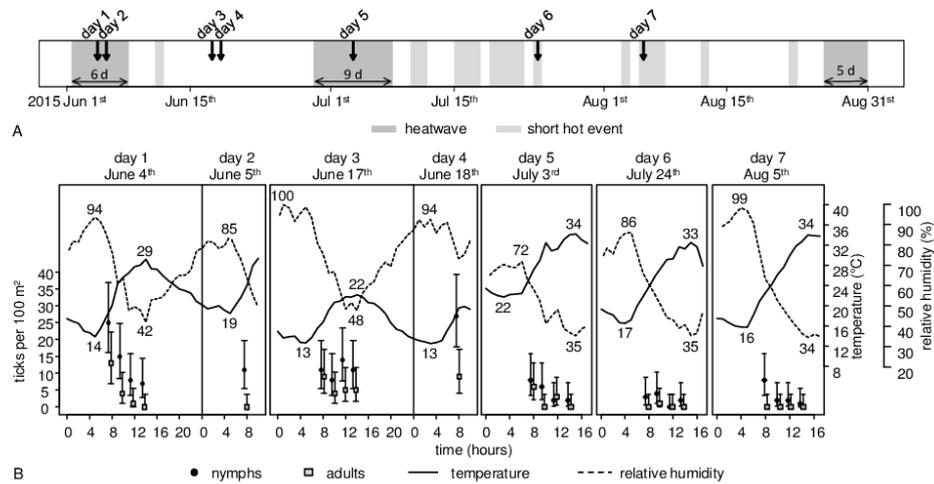
81 Three heat wave periods and nine short hot events occurred between June 1st and August 31st
82 2015 in the Lyon region (Fig. 1). The weather profile observed on the study site was in
83 synchrony with the profile observed at the Lyon city weather reference station. Temperatures
84 on the study site were generally lower than the ones at the reference station (average
85 difference of 1.8 °C and 2 °C for daily minimal T and daily maximal T respectively), while
86 the stations were respectively located under forest cover and in the urban heat island of Lyon
87 city. The hourly T and RH values measured at the local station under forest cover exceeded
88 30 °C on 29/92 days surveyed with a maximum at 37.2 °C, and went below 40% RH on 54/92
89 days with a minimum at 16.28%.

90 **Tick collection**

91 The first collection campaign occurred on June 4th, the last on August 5th. Because four
92 collections were made on June 4th (day 1) and June 17th (day 3), on the two days June 5th
93 (day 2) and June 18th (day 4) only one collection was performed in the early morning
94 (Fig. 1B). Our aim was to avoid intensive repetitive sampling, which could result in a
95 potential exhaustion of the ticks. On the remaining days, four collections spaced two hours

5

96 apart were made on the days of collection July 3rd (day 5), July 24th (day 6) and August 5th
 97 (day 7) (Fig. 1B).



98

99 **Fig 1** A) Heat wave events recorded at the Lyon city meteorological reference station and on
 100 the study site over the summer of 2015. B) Daily variations in tick counts, temperature and
 101 relative humidity at the collection site on each collection campaign day. The 95% confidence
 102 intervals were determined from Poisson distributions.

103 **Variations in weather conditions and tick counts**

104 Adult counts were generally lower than nymph counts, this may be explained by the between-
 105 stage mortality regarding *I. ricinus*, a difference in the sensitivity of the collection method, or
 106 in the response of each stage to weather conditions. While June 4th was included in a heat
 107 wave period, both questing nymphs and adults were found at the first collection of the day
 108 (Fig. 1B). For both stages, the counts decreased significantly between the first and last
 109 collections (Poisson linear regression, nymphs p-value = 3.9×10^{-5} , adults p-value = 0.013),
 110 simultaneously with a T increase and a RH decrease. We could not know the total population
 111 size, though we assumed it to be constant on each given day of collection. On June 5th, both

112 nymph and adult counts at the first collection tended to be lower than on the previous day at
113 the same time, nonetheless conditions were hotter and drier than on June 4th. In contrast with
114 June 4th, the tick count values remained stable on June 17th, and T variation was less sharp
115 than on June 4th with similar RH values. While it can be hypothesized that the repeated cloth-
116 dragging movement could affect tick behavior, the data on June 17th suggest that the observed
117 tick count decreases on June 4th were mostly influenced by the hourly weather conditions
118 rather than by the collection method. Nonetheless, the weather conditions preceding June 4th
119 were hotter and drier than the conditions preceding June 17th (average T and RH on the five
120 days preceding June 4th were 24.4 °C and 49%, against 21.6 °C and 77% for June 17th; from
121 hourly data recorded at the local station), suggesting consequently a difference in water
122 reserves for ticks.

123 On July 3rd, July 24th and August 5th nymphs were observed more frequently than adults
124 (Logistic regression, p-value =0.0048). On July 3rd, during the second heat wave period, a
125 small number of questing nymphs were found at all collections while the T and RH conditions
126 varied between 27.1 °C, 58% and 34.1 °C, 37%. On July 24th and August 5th the nymph
127 counts remained stable and low for all the collections. Both nymph and adult counts tended to
128 decrease over the season and with hotter temperatures, drier humidities.

129 **Concluding remarks**

130 In this study we evidenced that under heat waves, a noticeable number of questing *I. ricinus*
131 ticks can be observed at the early morning, associated to low T and high RH hourly
132 conditions. Inversely, questing intensity decreased as the hourly conditions evolved to become
133 critically hot and dry. A residual questing activity was observed under temperatures beyond
134 25 °C and up to 34 °C under forest cover. Other studies should be conducted to support these
135 results. More generally, in the context of climate warming, acquiring data in similar
136 meteorological conditions in Southern Europe or in other Continental areas should be

7

137 encouraged. Finally, *I. ricinus* response to hot and dry conditions depending on their climate
138 of origin should be explored more, given the suggested climate driven adaptation of *I. ricinus*
139 populations (Gilbert et al., 2014).

140 **Acknowledgements**

141 We thank Frédéric Huard from Agroclim unit (INRA) for providing and maintaining a local
142 weather station, Yenchau Nguyen, who contributed to weather data collection and field work,
143 Benoît Persyn from AgroClim unit and Michel Schneider from MétéoFrance for providing the
144 weather reference data, Grace Delobel and François Chevillotte for partially reviewing the
145 English of this manuscript. This work was supported by the metaprogramme, Adaptation of
146 Agriculture and Forests to Climate Change (AAFCC), of the French National Institute for
147 Agricultural Research (INRA).

IV. Chapitre 2 - Modélisation des variations d'activité saisonnière des nymphes *Ixodes ricinus*

En première partie du chapitre précédent, nous avons présenté des séries temporelles d'activité de nymphes *Ixodes ricinus*. Elles constituent un exemple des profils d'activité saisonnière tels qu'on peut les observer dans l'aire de répartition de cette espèce. Nous avons également vu que des différences d'abondance existaient entre les sites de collecte.

Dans ce chapitre, en première partie nous présentons un modèle de régression linéaire généralisé que nous avons ajusté à des séries de captures de nymphes *I. ricinus* qui provenaient d'un jeu de données déjà existant. Comme dans le projet CC-EID, ces séries ont été recueillies sur plusieurs sites. Dans la deuxième partie de ce chapitre nous présentons les simulations obtenues avec ce modèle sur *i)* les séries météorologiques et de photopériode de la campagne CC-EID, *ii)* des séries météorologiques produites depuis des scénarios de changement climatique.

A. Développement d'un modèle d'activité saisonnière pour les nymphes *Ixodes ricinus*

Ce travail a fait l'objet d'une publication acceptée dans la revue *Experimental and Applied Acarology*.

1. Résumé

a) Introduction

La série temporelle d'activité observée sur un site de collecte donné résulte *i)* de l'effet des facteurs qui caractérisent les saisons tels que les facteurs météorologiques et la photopériode, ainsi que *ii)* de l'effet des facteurs propres au site de collecte, comme le type de végétation et la densité d'hôtes. On peut faire l'hypothèse que les premiers influencent principalement la variation saisonnière d'activité, et que les seconds

influencent principalement l'abondance locale en tiques. Ces abondances locales varient spatialement, du fait de l'hétérogénéité des écosystèmes dans leur capacité en tiques. Les séries temporelles acquises sur plusieurs sites contiennent ces deux sources de variation. L'objectif de cette étude était de modéliser la variation temporelle de l'activité saisonnière des nymphes *I. ricinus* en fonction de variables abiotiques (météorologiques et de photopériode) à l'aide d'un modèle de régression linéaire généralisé. Nous avons également pris en compte les différences dans l'abondance en tiques entre les sites d'observation.

b) Données et méthode

(1) Données

Un jeu de données comprenant des séries temporelles météorologiques et de captures sur 16 sites situés aux Pays-Bas, en Belgique et en France a été divisé en deux sous-jeux de données. Un premier sous-jeu de données a été utilisé pour construire le modèle (jeu de données « construction »), l'autre sous-jeu a été utilisé pour évaluer la qualité des séries temporelles d'activité simulées (jeu de données « validation »).

(2) Modèle « météo-dépendant »

Nous avons d'abord développé un modèle linéaire généralisé à effets mixtes pour décrire les variations saisonnières dans l'activité. Les variables abiotiques ont été considérées comme effets fixes, et le site de collecte comme ayant un effet aléatoire sur le niveau basal d'activité par site.

(3) Modèle « abondance-dépendant »

Nous avons ensuite évalué la corrélation entre cet effet site et le nombre moyen de nymphes capturées sur la période d'étude par site. Nous avons fait l'hypothèse que le nombre moyen de nymphes capturées sur la période d'étude renseignait sur l'abondance sur le site. Un modèle de régression linéaire a été ajusté sur les effets site estimés dans le modèle météo-dépendant depuis les nombres moyens de nymphes dans le jeu de données qui a servi à construire le modèle. Depuis ce modèle les effet-site ont été estimés sur le jeu de données servant à valider le modèle. La qualité de l'ajustement

entre les séries simulées d'activité et les séries temporelles observées avec et sans les effet-site estimés a été évaluée.

c) Résultats

Le modèle « météo-dépendant » comprenait les variables agrégées température moyenne (moyennée sur 7 jours), humidité minimale (moyennée sur 7 jours), précipitations (cumulées sur 28 jours) et variation de la durée du jour (moyennée sur 21 jours). Sur le jeu de données « construction », les effectifs de nymphes simulés s'ajustaient très bien aux variations d'activité observées ($\rho = 0,92$, méthode de Spearman RMSE = 0.897). Concernant le modèle « abondance-dépendant », le pourcentage de variation des effet-site expliqué par la variation du nombre moyen de nymphes capturées par site était très élevé (R^2 ajusté = 0,973, p -value = $3,7 \times 10^{-6}$). Sur le jeu de données « validation », les variations saisonnières de l'activité observées ont été reproduites de façon réaliste par les effectifs de nymphes simulés ($\rho = 0,59$ p -value = $2,2 \times 10^{-16}$, méthode de Spearman). Sur ce jeu de données, lorsque les effet-site simulés étaient intégrés au calcul des valeurs prédites la qualité de l'ajustement était très supérieure à la qualité de l'ajustement lorsque les effets-site simulés n'étaient pas inclus (RMSE = 2,7 et 7,2 $\rho = 0,81$ et 0,59 respectivement).

d) Discussion

Le modèle de régression qui vise à estimer les effet-site a pour variable explicative le nombre moyen de nymphes capturées sur chaque site, qui est un indicateur de l'abondance sur ce site. Si l'on disposait d'une estimation de l'abondance locale, qu'elle soit quantitative ou qualitative, ceci permettrait de coupler l'estimation de l'activité qui varie au niveau temporel avec l'estimation de l'abondance qui varie au niveau spatial. Concernant la partie du modèle qui estime les tendances saisonnières, nous avons fait l'hypothèse que les variations dans la densité d'hôtes n'avaient pas d'influence sur les variations intra-annuelles d'activité. Par ailleurs, les séries simulées avec le modèle sont valables uniquement pour les localités où le type de climat et le type de couverture du sol sont favorables à la persistance de populations *I. ricinus*. Enfin, les données sur lesquelles les paramètres du modèle ont été estimés ne couvraient pas toute la gamme

de conditions météorologiques qui peut être subie par les tiques dans leur aire de répartition. Par conséquent, lorsque le modèle est utilisé avec d'autres séries météorologiques en entrée, il faut être précautionneux dans l'extrapolation du modèle hors des plages de variation des facteurs considérée pour l'ajustement.

e) Conclusion

Bien qu'il permette d'augmenter le nombre de mesures, le caractère multisite des jeux de données introduit une dimension spatiale. Elle représente un niveau de complexité qui vient s'ajouter aux variations saisonnières temporelles. Dans notre approche nous avons pris en compte les composantes spatiale et temporelle qui sont inhérentes aux séries temporelles prises sur plusieurs sites. Le modèle développé ici permet d'obtenir des séries d'activité simulées, dès lors que des séries météorologiques et de photopériode sont disponibles. Les profils d'activité peuvent être obtenus même lorsque les données sur les déterminants de l'abondance locale ne sont pas disponibles ou inconnues. Notre modèle peut être implémenté pour prédire des cartes de risque au sein de l'outil FleaTickRisk, développé par la société Merial. Ce modèle constitue également un outil pour générer des séries d'activité saisonnière sous des scénarios de changement climatique. Ceci permettra de tester les hypothèses faites dans la littérature sur les possibles modifications des périodes d'activité dans le climat futur.

2. Article 2

Cat Julie, Beugnet Frédéric, Hoch Thierry, Jongejan Frans, Prangé Aurélie, Chalvet-Monfray Karine. Influence of the spatial heterogeneity in tick abundance in the modeling of the seasonal activity of *Ixodes ricinus* nymphs in Western Europe. Accepté dans la revue *Experimental and Applied Acarology*

1

1 **Title**

2 Influence of the spatial heterogeneity in tick abundance in the modeling of the seasonal
3 activity of *Ixodes ricinus* nymphs in Western Europe

4 **Authors**

5 Julie Cat^{1,2}, Frédéric Beugnet³, Thierry Hoch⁴, Frans Jongejan^{5,6}, Aurélie Prangé⁷, Karine
6 Chalvet-Monfray^{2,1}

7 Corresponding author:

8 Julie Cat – VetAgroSup, 1 av Bourgelat, 69280 Marcy-l'Etoile, France

9 julie.cat@vetagro-sup.fr

10 +33 4 78 87 26 61

11 Frédéric Beugnet – frederic.beugnet@merial.com

12 Thierry Hoch – thierry.hoch@oniris-nantes.fr

13 Frans Jongejan – F.Jongejan@uu.nl

14 Aurélie Prangé – aurelie.prange@intradef.gouv.fr

15 Karine Chalvet-Monfray – karine.chalvet-monfray@vetagro-sup.fr

16 **Affiliations**

17 ¹ EPIA, INRA, 63122 Saint Genès Champanelle, France

18 ² Université de Lyon, VetAgro Sup, 69280, Marcy-l'Etoile, France

19 ³ Merial, 29 av T. Garnier, 69007 Lyon, France

2

20 ⁴ BIOEPAR, INRA, Oniris, La Chantrerie, 44307, Nantes, France

21 ⁵ Utrecht Centre for Tick-borne Diseases (UCTD), FAO Reference Centre for Ticks and Tick-
22 borne Diseases, Faculty of Veterinary Medicine, Utrecht University, Yalelaan 1, 3584 CL
23 Utrecht, The Netherlands

24 ⁶ Department of Veterinary Tropical Diseases, Faculty of Veterinary Medicine, University of
25 Pretoria, Private Bag X04, Onderstepoort 0110, Republic of South Africa

26 ⁷ Direction interarmées du service de santé en Nouvelle Calédonie (DIASS-NC) – BP 38 –
27 98843 Nouméa cedex, New Caledonia, France

28 **Abstract**

29 The seasonal weather-driven activity of the tick *Ixodes ricinus* is frequently explored using
30 multisite surveys. This study aimed to investigate the statistical modeling of seasonal trends in
31 the activity of *I. ricinus* nymphs when both the influence of abiotic factors and spatial
32 heterogeneity were taken into account. Time series data of abiotic covariates (temperature,
33 relative humidity, rainfall and photoperiod) and nymphal tick counts were recorded on several
34 sites in the Netherlands, Belgium and in France in 2008 and 2009. The sites were divided into
35 two subsets which were used for model construction or model validation. A generalized linear
36 mixed model was set up, with aggregated abiotic covariates as fixed effects, and the collection
37 site as a random effect to account for the site-varying density in nymphs. A linear regression
38 model was developed to estimate the site effect against the observed local abundance on each
39 site. The activity patterns simulated from the weather and photoperiod covariates realistically
40 reproduced the observed seasonal trends in nymphal tick activity. The fit between observed
41 and simulated nymphal count time series was greatly improved when the site-specific local
42 abundance in nymphs was included. Our modeling approach allows indicators of local tick

3

43 abundance and the temporal modeling of *I. ricinus* activity to be combined. The model
44 presented here can also be used to study scenarios on the temporal patterns of *I. ricinus*
45 activity in the present and in the context of climate change.

46 **Keywords**

47 *Ixodes ricinus*, seasonality, vector activity, spatial heterogeneity, statistical modeling, field
48 data Europe

49 **Introduction**

50 The tick species *Ixodes ricinus* is a vector of numerous and various pathogens (viruses,
51 bacteria, protozoa) responsible for diseases in cattle, pets, and humans across Europe
52 (Jongejan and Uilenberg 2004; Beugnet and Marié 2009; Estrada-Peña et al. 2010; Irwin
53 2014). The vector activity of ticks corresponds to their ability to infest hosts. *I. ricinus* ticks
54 are questing ticks, climbing on vegetation and waiting to detect a host through its odor,
55 temperature and the vibrations produced at its passage. The size of the questing population
56 therefore constitutes an indicator of the intensity of *I. ricinus* vector activity.

57 *I. ricinus* ticks display a seasonal vector activity, with an activity peak classically observed in
58 spring, because their population dynamics are mainly driven by weather conditions and
59 photoperiod (Milne 1950; Daniel et al. 1976; Belozarov et al. 2002; Randolph et al. 2002;
60 Perret et al. 2003). Weather-dependent changes in activity consequently determine the
61 seasonal risk of tick-borne diseases, and are therefore an indicator of great interest for public
62 health stakeholders and veterinarians. In the context of climate change, these patterns will
63 probably be modified due to changes in seasonal weather conditions (Barros et al. 2014). A
64 capacity to provide realistic, weather-based predictions of current seasonal patterns of tick
65 activity is a prerequisite for the development of scenarios of future temporal patterns.

4

66 Within its area of distribution, seasonal variations in *I. ricinus* activity can be observed
67 through field sampling in the natural habitats that are suitable for tick populations (Vassallo et
68 al. 2000; Perret et al. 2004; Dautel et al. 2008). In these field surveys, *I. ricinus* are sampled
69 by flag-dragging, *i.e.*, one person pulls a cotton blanket across the ground. This method
70 simulates the natural detection and infestation of a host; the ticks collected therefore consist
71 only of active questing ticks. The number of ticks collected indicates the activity on the day of
72 collection. Multisite surveys of tick activity appear frequently in the literature (Walker 2001;
73 Barandika et al. 2006; Tagliapietra et al. 2011; Kiewra et al. 2014; Schulz et al. 2014). The
74 variations in tick activity observed on a given collection site stem from i) seasonal abiotic
75 factors, including weather and daylight duration, and ii) biotic factors specific to the
76 collection site, including type of vegetation and host density (Boyard et al. 2011), which
77 influence the local abundance of ticks. Therefore, time series in multisite datasets contain
78 both seasonal, weather-driven variation in activity and spatial heterogeneity in local
79 abundance. The latter is linked in particular to the spatial heterogeneity in the density of key-
80 hosts such as deer (Walker et al. 2001; Gilbert 2010; Tagliapietra et al. 2011; James et al.
81 2013).

82 When adjusting a statistical regression model to temporally and spatially-varying data, these
83 two sources of variation must be addressed. This remains a challenging task when the purpose
84 of the model is to provide forecasts. On one hand, if abiotic factors alone are considered, the
85 spatial variability in local abundance is ignored. On the other hand, when a model has biotic
86 factors as covariates, it cannot be generalized to larger areas because data on the biotic
87 covariates may be unavailable. This is particularly true regarding host density. The model
88 "FleaTickRisk" (FTR) is an example of model based on expert knowledge in adult tick
89 biology and ecology (Beugnet et al. 2009). FTR provides forecasts for tick activity using
90 weekly temperature and relative humidity as inputs, and a spatial filtering based on climate

5

91 and biotope suitability for adult *I. ricinus*. While it is easy to run routinely and can be
92 generalized, this approach misses the parameter estimation from observed data possible in
93 statistical modeling. Although dynamic population models can simulate realistic seasonal
94 patterns (Ogden et al. 2005; Dobson et al. 2011), they remain cumbersome to run and
95 consider very few abiotic driving variables as inputs, most often only temperature. Moreover,
96 they require knowledge on host density to model the feeding phases of the life cycle.

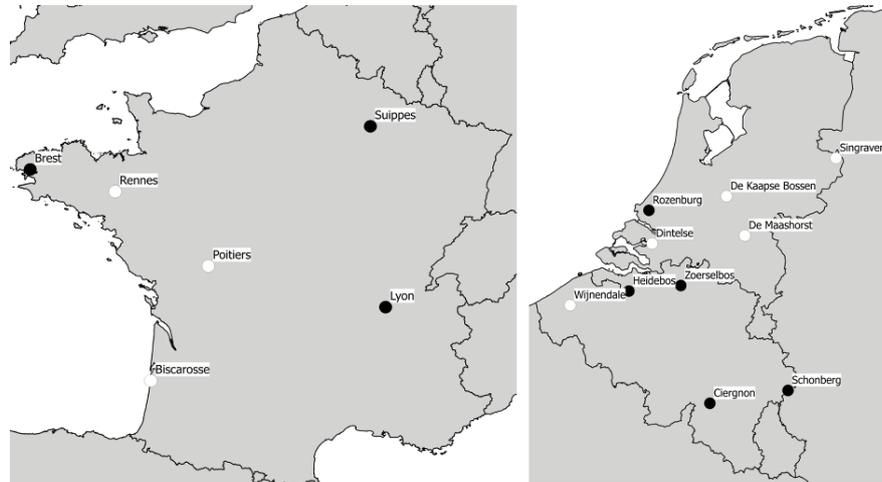
97 Using a multisite dataset, our objectives in this study were to *i*) assess the ability of a
98 statistical model to estimate the seasonal trends in the activity of *I. ricinus* nymphs using only
99 abiotic factors as inputs, and *ii*) characterize the influence of the between-site variability in
100 tick local abundance on the predictive ability of the weather-based model.

101 **Methods**

102 **Study design**

103 The time series of nymph counts were obtained through a field campaign carried out in 2008
104 and 2009 on 16 sites in the Netherlands, Belgium and France (Figure 1). Host-seeking
105 questing nymphs were collected in forests using the dragging method. A white blanket was
106 dragged up a 1000-meter long path resulting in a surface area of 1000 square meters. The
107 blanket was checked every 5 meters, and *Ixodes* nymphs found on the cloth were collected
108 and counted. The species *Ixodes ricinus* was identified later. On most of the sites, the
109 campaign period extended over at least an entire year, and consequently covered every
110 season. All of the campaign periods included spring time. The sites were selected based on
111 whether their biotopes were favorable for *I. ricinus* populations.

6



112

113 **Fig. 1** Sites surveyed over 2008 and 2009 and their subsets. a) Sites located in France. b) Sites
 114 located in Belgium and in The Netherlands. Black filled circles: sites used for model
 115 construction. Solid circles: sites used for model assessment

116 **Defining subsets for model calculation and model assessment**

117 The initial dataset was split into two subsets: one to estimate the parameter values of the
 118 statistical model, the second to assess the quality of the predictions. These are named
 119 respectively as the “construction subset” and the “assessment subset” later in this article. Site-
 120 specific average abundance in nymphs varied greatly between the sites (Table 1). On the sites
 121 with a high density of nymphs, the count values varied greatly over seasons, ranging from
 122 zero to hundreds of nymphs. We chose a negative binomial distribution to account for the
 123 overdispersion in our count data, as has already been done in other analyses of tick count data
 124 (Boyard et al. 2011; Qviller et al. 2014; Daniel et al. 2015). To assess the ability of our model
 125 to reproduce these low and high tick counts, the ranges of tick count values, *i.e.*, the
 126 overdispersion, had to be similar in both subsets. To achieve this, the sites were ranked, from
 127 lowest to highest, based on the average number of nymphs recorded on each site. They were

7

128 then distributed alternatively in each subset (Table 1). The R-package *fitdistrplus* was used in
 129 order to check the consistency of the negative binomial distribution for both subsets
 130 (Delignette-Muller and Dutang 2015).

131 Table 1 Composition in sites of the subsets determined for model construction and model
 132 assessment.

Site	Number of collections	Frequency of collections (days)	First day of campaign	Last day of campaign	Nymphs	Mean nymph abundance
<i>Construction subset</i>						
Rozenburg	25	18	2008 Sep 16	2009 Sep 07	72	2.9
Suippes	21	15	2008 Mar 12	2009 Feb 25	173	8.2
Lyon	24	15	2008 Mar 12	2009 Feb 25	289	12
Schonberg	16	16	2009 Mar 16	2009 Nov 13	456	28.5
Ciergnon	16	16	2009 Mar 18	2009 Nov 12	608	38
Heidebos	16	20	2009 Mar 13	2009 Oct 29	897	56.1
Zoerselbos	16	14	2009 Mar 11	2009 Oct 27	1058	66.1
Brest	17	18	2008 Mar 12	2009 Mar 04	1681	98.9
Total	151					
<i>Assessment subset</i>						
Biscarosse	15	23	2008 Mar 19	2009 Feb 04	98	6.5
Dintelse	23	17	2008 Sep 16	2009 Sep 07	153	6.7
De Maashorst	19	14	2008 Nov 16	2009 Aug 23	226	11.9
De Kaapse	20	16	2008 Sep 21	2009 Aug 22	439	22
Wijnendale	15	17	2009 Mar 06	2009 Oct 28	509	33.9
Rennes	15	16	2008 Mar 12	2008 Nov 06	627	41.8
Singraven	19	15	2008 Sep 14	2009 Aug 31	1083	57
Poitiers	23	16	2008 Mar 12	2009 Feb 25	1836	79.8
Total	149					

133

134 **Aggregating abiotic data**

135 The weather data used were temperature and relative humidity values at 06:00, 12:00, 18:00
 136 and 24:00, and daily rainfall values, which were available at the location of each site for a
 137 one-month period before the first day of collection and over the whole campaign period. They
 138 were generated from the meteorological model ECMWF. The daily maximal and minimal

8

139 temperature and relative humidity were determined from the four values generated. Daylight
140 duration and variation in daylight duration were calculated from the latitude of each site.

141 The daily values of the abiotic covariates were aggregated on time intervals considering a
142 minimal time step of one week: the values were either summed or averaged depending on the
143 type of covariate. To choose the time intervals, we assumed that weather-driven changes in
144 activity monitored in the field were the result of: *i*) the population size on each day of
145 collection, which refers to the long-term population dynamics driven by weather and
146 photoperiod, and *ii*) the punctual questing intensity, driven by the immediate abiotic
147 conditions that proceed each day of collection. As a compromise between the two time scales,
148 the daily values of the abiotic covariates were aggregated on time intervals of up to thirty-five
149 days before the collection day (Table 2).

150 The potential covariates had to be biologically relevant in terms of their action on seasonal
151 nymph activity. Minimal, mean and maximal temperatures, minimal relative humidity,
152 rainfall, degree-days, vapor pressure deficit (VPD) and variation in daylight duration were
153 considered to be relevant potential covariates due to their reported effects on *I. ricinus* nymph
154 biology and phenology (Lees 1946; Campbell 1948; Belozarov et al. 2002; Perret et al. 2004).
155 Degree-days were calculated on the maximal temperatures. The threshold considered for heat
156 storing was 5°C, which already has been used as the threshold below which heat storing, and
157 consequently development, stops for the nymph stage (Gardiner and Gray 1986; Hoch et al.
158 2010). VPD was determined with the following equation:

$$159 \quad VPD = \left(1 - \frac{RH}{100}\right) 0.354 \left[\exp\left(\frac{17.27 T_n}{T_n + 237.3}\right) + \exp\left(\frac{17.27 T_x}{T_x + 237.3}\right) \right] \quad (1)$$

160 Where T_n and T_x are the minimal and maximal temperatures (°C) and RH is the mean relative
161 humidity.

9

162 The time series of each potential variable was analyzed graphically over time together with
163 the nymph count time series to build expectations on the relationship between *i*) the range of
164 values of each covariate proper to each season and *ii*) the variation in tick counts over
165 seasons. For instance, this step allowed us to confirm that *I. ricinus* activity was expected to
166 increase with VPD as observed in spring, then to decrease with high VPD values as observed
167 in summer.

168 **Statistical model design**

169 We set up a generalized linear mixed effect regression model with the abiotic covariates as
170 fixed effects, the collection site as a random effect on the intercept, a log link and a negative
171 binomial error distribution. The mean predicted tick count value μ on each construction site j
172 at each time i thus could be calculated as a function of the k abiotic covariate values $X_{k,i,j}$

$$173 \quad \log(\mu_{i,j}) = \beta_1 X_{1,i,j} + \beta_2 X_{2,i,j} + \dots + \beta_k X_{k,i,j} + \alpha + \gamma_j \quad (2)$$

174 where $\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_k$ are the parameter estimates associated to each abiotic covariate, the
175 intercept α the basal nymph abundance in the construction subset in logarithm, and γ_j the
176 random effect on α associated to the construction site j . Therefore, the site-specific level of
177 nymph abundance α_j could be determined as $\alpha_j = \alpha + \gamma_j$ for each site j and did not depend
178 on time.

179 The abiotic covariates were centered and standardized to remove differences in units in order
180 to directly compare their respective estimated effects. Moreover, in so doing the intercept α
181 was estimated with each covariate at its mean value rather than at its zero value. The intercept
182 therefore corresponded to a reference level of nymph abundance for standard, neutral
183 conditions. All parameters were estimated using the function `glmer.nb` from the package `lme4`
184 in the statistical software R (version 3.1.2) (R Core Team 2014; Bates et al. 2015). Their
185 associated p-values were obtained using the package `lmerTest`.

10

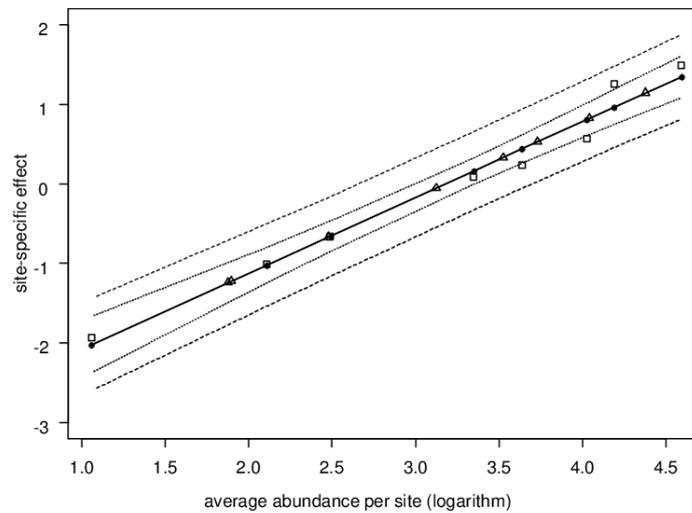
186 Both abiotic variables and their time intervals were chosen so that: i) all of the coefficient
187 estimates were significant in the regression model with a p-value threshold chosen equal to
188 0.05, ii) deviance residuals were normal, a low autocorrelation of the residuals was observed,
189 iii) the number of days for aggregation was minimized, and iv) correlation between the
190 covariates was minimized. All of these conditions were analyzed simultaneously. The
191 relevance of the selected covariates was assessed using the Akaike Information Criteria value
192 (AIC), while the goodness-of-fit was assessed by the root-mean-squared-error value (RMSE).
193 The ability of the model to explain the variability in nymph counts was assessed using the R-
194 squared value (Spearman method).

195 To simulate the time series on both subsets, the coefficients associated with each aggregated
196 abiotic covariate were determined from the mean and the standard deviation of the covariate.
197 The 95% prediction interval boundaries at each predicted value were determined from the
198 negative binomial error distribution considered in the regression model.

199 **Modeling the site-specific abundance level**

200 While the effect γ_j could be estimated in the weather-based regression model for each site of
201 the construction subset, it could not be estimated for the assessment subset sites because the
202 site effect was considered to be random (Eq. 2). In order to assess the impact of this
203 uncertainty on the accuracy of the time-varying estimated activity, we explored the possibility
204 to estimate the site effect to further determine the site-specific level of nymph abundance. To
205 do so, we related the site effects γ_j to the observed average nymph abundance on each site of
206 the construction subset (Table 1) using a linear regression model (Figure 2). We then used this
207 linear relationship to estimate the site effects in the assessment subset (Table 1). The
208 improvement of the goodness-of-fit when adding these site effects to the simulated nymph
209 count time series was assessed using the RMSE values.

11



210

211 **Fig. 2** Linear regression model for the site effects based on the site-specific local abundance.

212 Filled squares: site effects estimated for the construction sites by the weather-based model

213 presented in Table 3. Solid circles: site effects estimated with the linear regression based on

214 the abundances on the construction sites. Filled triangles: site effects simulated with the linear

215 regression based on the abundances on the assessment sites. Dotted lines: confidence

216 intervals. Dashed lines: prediction intervals

217 Results

218 Selection of weather-based models

219 The negative binomial distribution fitted with the distribution of observed tick counts for the
220 construction subset (see Additional file 1).

221 Two models were initially retained. In an initial unique model, the fixed effects associated to

222 VPD and maximal temperature were highly correlated, but the quality of prediction was not

223 improved when both VPD and maximal temperature were integrated. Moreover, in the model

12

224 based on VPD, relative humidity was not included because it already was involved in the
 225 calculation of VPD. These covariates thus were used separately in the two different models
 226 (Table 2). While both models fitted significantly with the observed nymph count time series
 227 ($\rho = 0.92$ and 0.90 , p -values $< 2.2 \times 10^{-16}$, Spearman method), the AIC and RMSE were both
 228 lower with the model based on mean temperature compared to the model based on VPD (AIC
 229 = 1051 and 1089, RMSE = 0.897 and 1.054 Table 2). AIC was far higher when each covariate
 230 was individually retained from the complete model, while the RMSE was not improved
 231 (Table 2). Therefore, the model including mean temperature and squared mean temperature,
 232 squared minimal relative humidity, rainfall and variation in daylight duration was chosen to
 233 run simulated seasonal patterns on the construction sites.

234 Table 2 Selected aggregated abiotic covariates and model selection. nc = model did not
 235 converge.

Abiotic covariate X		Type of aggregation	Time interval	Nb of daily values
Vapour pressure deficit	S	average	day -7 to day -1	7
Daily minimal relative humidity (%)	H	average	day -7 to day-1	7
Rainfall (mm)	R	sum	day -28 to day-1	28
Variation in daylight duration	Δ_{DD}	average	day -28 to day-7	21
Mean temperature ($^{\circ}\text{C}$)	T	average	day -7 to day -1	7

236

Model	AIC	ΔAIC	RMSE
$T^2 + T + H^2 + R + \Delta_{DD} + \text{site}$	1051	0	0.897
$S^2 + S + R + \Delta_{DD} + \text{site}$	1089	37	1.054
$T^2 + T + H^2 + R + \Delta_{DD}$	1183	132	1.374
$T^2 + T + H^2 + R + \text{site}$		nc	
$T + H^2 + R + \Delta_{DD} + \text{site}$	1163	112	1.070
$T^2 + H^2 + R + \Delta_{DD} + \text{site}$	1172	120	1.139
$T^2 + T + H^2 + \Delta_{DD} + \text{site}$	1151	100	0.975
$T^2 + T + R + \Delta_{DD} + \text{site}$	1153	102	0.941
$T^2 + T + H^2 + H + R + \Delta_{DD} + \text{site}$	1152	101	0.904

237

13

238 **Influence of abiotic variables**

239 The estimates in Table 3 represent the weights of the covariates. Mean temperature and
 240 squared mean temperature had the highest weights on the changes in *I. ricinus* tick counts
 241 (Table 3). Squared minimal relative humidity was negatively associated with the variation in
 242 activity, as was squared mean temperature. Rainfall summed up to 28 days had a significant
 243 effect. Variation in daylight duration had a high weight (estimate equal to 1.12, Table 3).
 244 Squared minimal relative humidity and cumulative rainfall were the covariates that had the
 245 smallest weights, respectively equal to -0.43 and 0.20.

246 Table 3 Outputs of the mixed effect negative binomial regression on the total number of ticks.
 247 The coefficients for simulations can be directly used to multiply the aggregated abiotic
 248 covariates (Table 2) as inputs to calculate the logarithm of nymph count predictions; this
 249 allows one to bypass the centering – standardizing step.

Variable X	Estimate	Standard error	t value	Pr(> z)		Coefficients for simulations
T^2	-2.67	0.427	-6.25	4×10^{-10}	***	-0.0205
T	3.89	0.504	7.73	1×10^{-14}	***	0.675
H^2	-0.428	0.146	-2.94	3×10^{-3}	**	-0.000368
R	0.202	0.102	1.98	0.048	*	0.00619
Δ_{DD}	1.12	0.115	9.71	2×10^{-16}	***	22.1
Reference level of nymph abundance	2.21	0.402	5.50	3.7×10^{-8}	***	-1.35
Site effects						
Rozenburg	-1.94					
Suippes	-1.011					
Lyon	-0.662					
Ciergnon	0.0868					
Schonberg	0.238					
Heidebos	0.569					
Zoerselbos	1.26					
Brest	1.49					

250

251

14

252 Quantile-quantile analysis showed that most of the deviance residuals were very close to the
253 quantile-quantile line, thus their normal distribution was verified. A low autocorrelation was
254 observed (see Additional file 2).

255 **Assessing the estimated site-specific abundance levels**

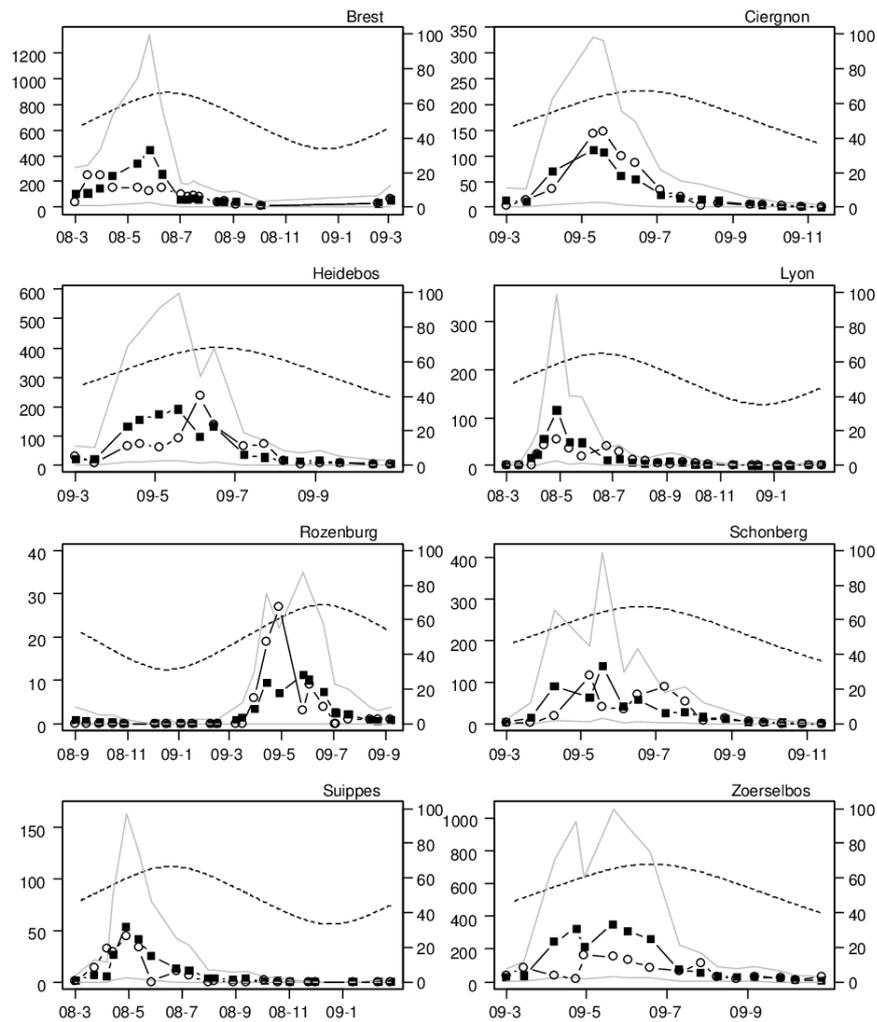
256 The random site effects estimated from the weather-based model followed the same order as
257 the observed site-specific average abundances (Tables 1 and 3, respectively lowest mean
258 abundance and site effect for Rozenburg, highest mean abundance and site effect for Brest).
259 The site effects estimated in Table 3 and the corresponding site-specific average abundances
260 in Table 1 were used to fit the abundance-based linear regression model with site-specific
261 average abundance in logarithm (Figure 2). The logarithm mean abundance explained most of
262 the variation in site effects, with predicted values very close to the input ones (adjusted $R^2 =$
263 0.973 , $p\text{-value} = 3.7 \cdot 10^{-6}$ Figure 3). In terms of nymph abundance, the intercept estimate
264 obtained corresponded to a reference site effect close to 0, while the slope estimate was close
265 to 1 (intercept = -3.027 , $p\text{-value} = 5.3 \cdot 10^{-6}$ slope = 0.952 , $p\text{-value} = 3.75 \cdot 10^{-6}$).

266 **Assessing the estimated weather-based seasonal patterns**

267 Regarding the assessment subset, RMSE was lower (2.7) when the abundance-based
268 estimated site effects were included in the calculation of the predictions than when they were
269 not (RMSE equal to 7.2). While the estimated tick counts fitted significantly with the
270 observed tick counts for both models with and without site effects, the correlation coefficient
271 was far higher with the site effects than without (rho equal to 0.81 and 0.59 respectively, both
272 $p\text{-values} < 10^{-15}$, Spearman method). The main seasonal trends in *I. ricinus* activity were
273 reproduced on both the construction (Figure 3) and the assessment sites (Figure 4). The
274 activity pattern obtained with the model accurately reproduced the seasonal variations in
275 activity on the assessment sites. However, when considering the peak of activity, the
276 confidence intervals were far larger than for the rest of the time series for all of the sites.

15

277 Nonetheless, the highest bound of the confidence interval followed the seasonal trend of the
 278 observed activity.



279

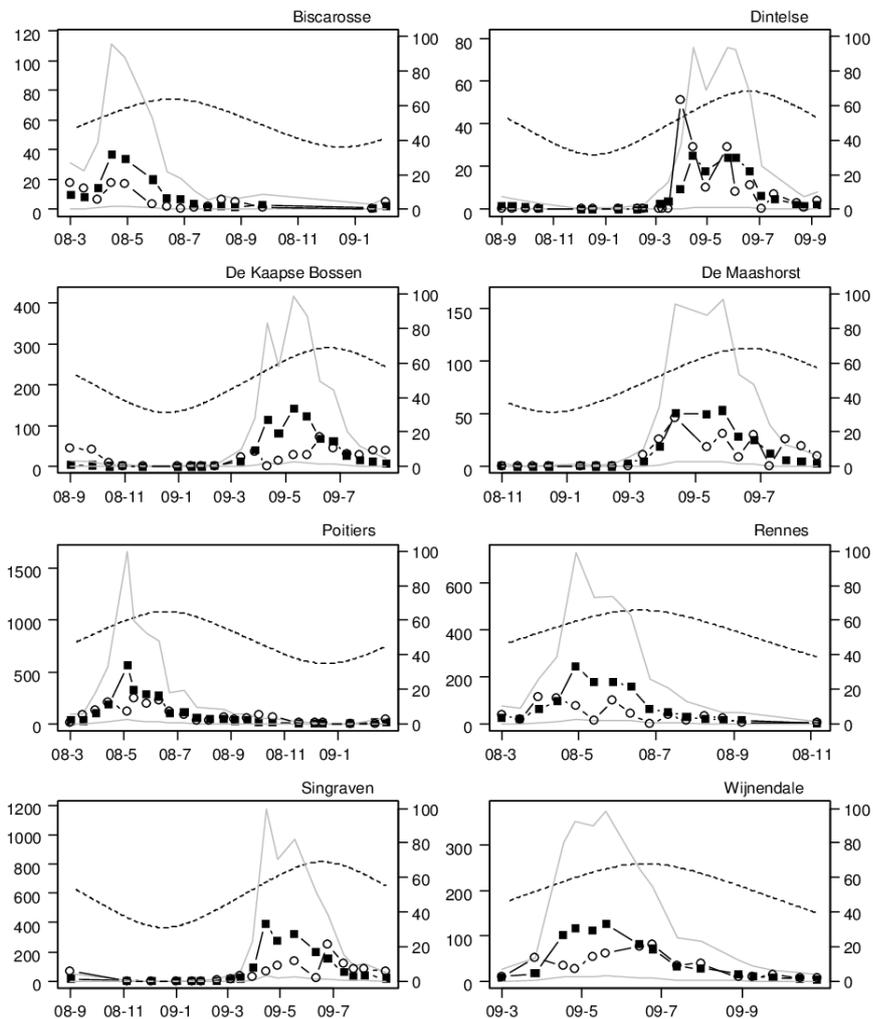
280 **Fig. 3** Observed and predicted nymph time series for the construction sites. Filled circles:

281 observed nymph counts. Solid squares: predicted nymph counts. Grey solid lines: 95%

282 boundaries of the prediction interval, determined from simulated negative binomial errors

16

283 around the predicted value. Dashed line: daylight duration expressed as percentage of 24
 284 hours



285

286 **Fig. 4** Observed and predicted nymph time series for the assessment sites. Description of the
 287 elements is identical as for Figure 3

17

288 Discussion

289 This study estimates the seasonal activity of *I. ricinus* nymphs using only abiotic factors as
290 inputs in a statistical generalized mixed effect regression model based on a multisite dataset.
291 In our approach, we addressed separately the modeling of the time-varying nymph activity
292 and the modeling of the spatially-varying local nymph abundance. The obtained predictions
293 fitted the seasonal trends in the field data when abiotic factors alone were considered;
294 moreover, the goodness-of-fit between the simulated and observed time series was greatly
295 improved when information on local abundance also was included.

296 Abundance-based model assessment

297 The abundance-based model presented in this work provides insight into coupling a weather-
298 based simulation of time series, in a temporal approach, with a spatial weighting of the local
299 abundance of nymphs. While local host abundance is a major driver of local tick abundance,
300 the relationship between host density, whether rodents or deer, and *I. ricinus* nymph density is
301 complex and very likely not linear (Pugliese and Rosà 2008). This renders the task of
302 modeling tick density based on host density very challenging. Nonetheless, the rough trends
303 between tick and host densities were highlighted (Gilbert et al. 2012). While the abundance of
304 deer and rodents cannot be systematically estimated due to the labor intensity of the exercise,
305 several indicators have been identified that could be promising means to assess their
306 population abundance (Wolff 1996; Acevedo et al. 2010). Estimating host abundance in a
307 given place qualitatively, for instance using a low/medium/high density classification, could
308 allow one to approximate the local level of tick abundance. The weather-based modeling
309 approach presented in this study could fit with such a rough classification. In a next step, our
310 approach to estimate the site-effects should be coupled with a spatial model for local
311 abundance in ticks (Swart et al. 2014) to allow relevant spatial predictors of abundance to be

18

312 included in the estimation of the site effects, such as the type of vegetation and the type of
313 landscape.

314 **Weather-based model assessment**

315 In this study, rather than including site-specific average abundance as a fixed effect, we chose
316 to develop the abundance-based model separately from the weather-based model. The model
317 for the seasonal activity consequently only had abiotic covariates as inputs. This choice
318 allows seasonal patterns to be simulated when the environmental factors which drive the site-
319 specific abundance in nymphs are unknown. The covariates used are those monitored
320 continuously by weather stations, such as temperature and relative humidity, which therefore
321 increases the possibility for our model to be used for simulations.

322 The time intervals chosen to aggregate the abiotic covariates appeared consistent with the
323 time scales at which weather variables affect tick activity; they were longer than the unique
324 day of collection, and shorter than the time necessary to accomplish a life stage. We believed
325 that aggregating the abiotic data better represented the seasonal trends in weather conditions.
326 Aggregated covariates on time intervals have already been used in exploratory studies on
327 ticks (Perret et al. 2000; Kiewra et al. 2014) and were evidenced to be relevant to explain the
328 activity of other vectors such as mosquitoes (Curriero et al. 2005). The week was considered
329 as an adequate minimal time step to reflect seasonal weather conditions. Indeed, weather
330 conditions on a shorter duration, such as two or three days, may be exceptionally extreme or
331 abnormal, whereas such events are smoothed with a weekly time step. In contrast, using a
332 monthly time step for aggregation would have a diluting effect on weather conditions; this is
333 why we preferred to consider an intra-month scale.

19

334 The uncertainty on the estimated nymph counts was greater at the peak of activity than for the
335 rest of the time series. This was due to the higher variance of the negative binomial error for
336 high predicted nymph counts than for low predicted nymph counts.

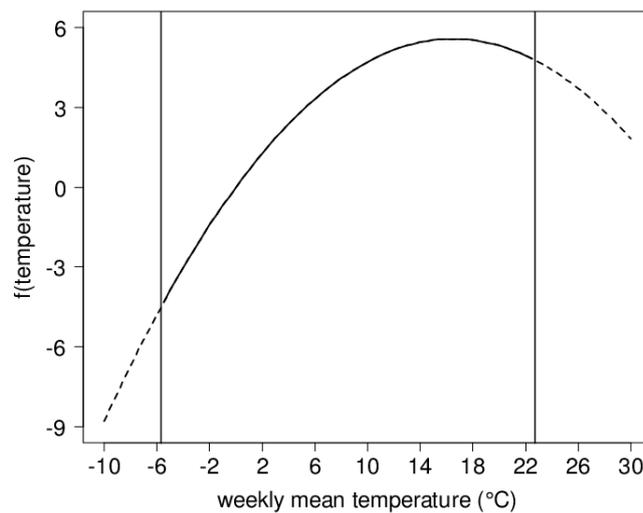
337 We assumed that host abundance did not prevent the presence of tick populations in the sites
338 of our dataset, as all of the sites were suitable habitats for key-hosts such as rodents and roe
339 deer. However, we also assumed that neither spatial nor temporal variability in host density
340 affected the seasonal profiles of nymph activity. While host abundance varies between
341 seasons on a given site, other studies have strongly suggested that the influence of host
342 density on local tick abundance should be considered mostly at the inter-annual scale in
343 relationship to inter-annual variations in the availability of food in the habitats of ticks, such
344 as acorns (Wolff 1996; Ostfeld et al. 2006).

345 In our approach, we hypothesized that the locations for which we ran simulated time series
346 were favorable for *I. ricinus* populations to persist. The suitability for *I. ricinus* persistence
347 depends mainly on the type of climate and the type of land cover. As these vary at a far longer
348 time scale (decades) than variations in seasonal weather conditions, we assumed that the
349 climate and land cover features were constant over time but spatially varying. Therefore, the
350 simulated activity in output is valuable i) within the area of distribution of *I. ricinus*, i.e., in
351 favorable climate areas, and ii) for the suitable types of land cover. These spatial factors can
352 be taken into account afterwards by filtering the simulated activity for instance with climate
353 suitability, as has been done for the FTR model (Beugnet et al. 2009; Cat et al. 2015).

354 When using a statistical model, the parameter values which form the model depend on the
355 values contained in the dataset used for their estimation, corresponding to the construction
356 subset in this study. Many of the sites in the construction subset were located in areas with a
357 mild Atlantic climate (Netherlands, Belgium) where extreme weather conditions are

20

358 infrequent. Consequently, the weather time series used for model construction did not include
359 extreme weather conditions such as high summer or low winter temperatures. The behavior of
360 our model at extremely low and high temperatures therefore should be explored. In particular,
361 because the contribution of mean temperature to the estimated activity is strong and positive
362 at high to extremely high temperature values in our model (Figure 5), we may overestimate *I.*
363 *ricinus* activity for these conditions. Indeed, very low activity is classically observed under
364 high temperatures, mostly encountered in summer. More generally, in the context of climate
365 warming in Europe (Estrada-Peña 2006; Gray et al. 2009), more observations of *I. ricinus*
366 activity should be done in areas where hot and dry summer seasons are encountered.



367

368 **Fig. 5** Effect of mean temperature on predicted nymph counts. X-axis: 7-day averaged mean
369 temperature. Y-axis: function of mean temperature accounting for the coefficients estimated
370 in the weather-based regression model. Vertical lines: bounds of the domain of values
371 contained in the construction subset. Solid line: effect within the range of values contained in

21

372 the construction subset. Dashed line: effect on values that were out of the range contained in
373 the construction subset

374 **Climate change scenarios**

375 The weather-based model we developed in this study represents a tool to assess the effects of
376 the projected seasonal weather trends under climate change on the annual patterns of tick
377 activity. In particular, the hypothesis of a higher activity in winter and spring as found in the
378 literature could be assessed (Gray et al. 2009). Such temporal weather-based scenarios are
379 consistent only within the climate areas that are suitable for each associated tick species. Their
380 presentation should thus be dependent on associated *I. ricinus* spatial distribution scenarios.
381 We included several variables that will vary with climate change: temperature, relative
382 humidity and rainfall. We therefore expect that this model will be sensitive to a climate
383 change scenario. While the model will provide reliable predictions on future weather time
384 series in autumn, winter and spring, the activity simulated on weather data covering future hot
385 summer conditions should be interpreted with caution, given that we expect overestimation of
386 the activity at high to extremely high temperature values. The uncertainty on the basal tick
387 abundance which exists in our predictions for the present climate, due mainly to the unknown
388 host abundance, will remain in the simulated time series for the future climate.

389 **Conclusion**

390 Multisite time series datasets are precious material because they contain both the seasonal
391 variation in tick activity and the variation in local abundance of the tick population. In this
392 study, considering these two components separately allowed us to provide insight into the
393 ability of statistical models to *i)* provide realistic seasonal patterns for *I. ricinus* nymph
394 activity, and *ii)* characterize the spatial variability in tick local abundance. The model we
395 developed represents a tool to generate scenarios of the future temporal patterns of seasonal *I.*

22

396 *ricinus* activity under oncoming climate warming. It could also be used to approximate the
397 shape of *I. ricinus* seasonal activity when weather and photoperiod data are available.

398 **Competing interests**

399 The authors declare that they have no competing interests.

400 **Acknowledgments**

401 This work was supported by *i*) the Adaptation of Agriculture and Forests to Climate Change
402 (AAFCC) metaprogramme of the French National Institute for Agricultural Research (INRA),
403 and *ii*) Merial, a Sanofi company. Thanks to Michel Kolasinski from the company, Climpact-
404 Metnext, who provided the weather time series. We are grateful to Dr. Bernard Davoust from
405 the French Army Health Services (France), Prof Edwin Claerebout from the Parasitology
406 Department in Ghent Veterinary Faculty (Belgium) and Prof Bertrand Losson from the
407 Parasitology Department in Liège Veterinary Faculty (Belgium) who supervised the field
408 campaigns.

409 **References**

- 410 Acevedo P, Ferreres J, Jaroso R, et al (2010) Estimating roe deer abundance from pellet group
411 counts in Spain: An assessment of methods suitable for Mediterranean woodlands.
412 *Ecol Indic* 10:1226–1230. doi: 10.1016/j.ecolind.2010.04.006
- 413 Barandika JF, Berriatua E, Barral M, et al (2006) Risk factors associated with ixodid tick
414 species distributions in the Basque region in Spain. *Med Vet Entomol* 20:177–188.
415 doi: 10.1111/j.1365-2915.2006.00619.x
- 416 Barros VR, Field, CB, Dokken DJ, et al (2014) *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation,*
417 *and Vulnerability. Part B: Regional Aspects.* Cambridge University Press, Cambridge,
418 United Kingdom and New York, NY, USA
- 419 Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using
420 **lme4**. *J Stat Softw.* doi: 10.18637/jss.v067.i01
- 421 Belozerov V, Fourie L, Kok D (2002) Photoperiodic Control of Developmental Diapause in
422 Nymphs of Prostriate Ixodid Ticks (Acari: Ixodidae). *Exp Appl Acarol* 28:163–168.
- 423 Beugnet F, Chalvet-Monfray K, Loukos H (2009) FleaTickRisk: a meteorological model
424 developed to monitor and predict the activity and density of three tick species and the
425 cat flea in Europe. *Geospatial Health* 4:97–113.
- 426 Beugnet F, Marié J-L (2009) Emerging arthropod-borne diseases of companion animals in
427 Europe. *Vet Parasitol* 163:298–305. doi: 10.1016/j.vetpar.2009.03.028
- 428 Boyard C, Barnouin J, Bord S, et al (2011) Reproducibility of local environmental factors for
429 the abundance of questing *Ixodes ricinus* nymphs on pastures. *Ticks Tick-Borne Dis*
430 2:104–110. doi: 10.1016/j.ttbdis.2011.02.001
- 431 Campbell JA (1948) The life history and development of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L., in
432 Scotland under natural and controlled conditions. University of Edinburgh
- 433 Cat J, Chalvet-Monfray K, Halos L, et al (2015) Improving the TickRisk model : a tool to
434 integrate environmental determinants in the prediction of the activity of ticks in
435 Europe.
- 436 Curriero FC, Shone SM, Glass GE (2005) Cross correlation maps: a tool for visualizing and
437 modeling time lagged associations. *Vector-Borne Zoonotic Dis* 5:267–275.
- 438 Daniel M, Cerny V, Dusbabek F, et al (1976) Influence of microclimate on the life cycle of
439 the common tick *ixodes ricinus* (L.) in thermophilic oak forest. *Folia Parasitol (Praha)*
440 23:327–342.
- 441 Daniel M, Malý M, Danielová V, et al (2015) Abiotic predictors and annual seasonal
442 dynamics of *Ixodes ricinus*, the major disease vector of Central Europe. *Parasit*
443 *Vectors.* doi: 10.1186/s13071-015-1092-y
- 444 Dautel H, Dippela C, Kaemmer D, et al (2008) Winter activity of *Ixodes ricinus* in a Berlin
445 forest. *Int J Med Microbiol* 298:50–54. doi: 10.1016/j.ijmm.2008.01.010

- 446 Delignette-Muller ML, Dutang C (2015) fitdistrplus: An R Package for Fitting Distributions. J
447 Stat Softw 64:1–34.
- 448 Dobson ADM, Finnie TJR, Randolph SE (2011) A modified matrix model to describe the
449 seasonal population ecology of the European tick *Ixodes ricinus*. J Appl Ecol
450 48:1017–1028. doi: 10.1111/j.1365-2664.2011.02003.x
- 451 Estrada-Peña A (2006) Prediction of Habitat Suitability for Ticks. Ann NY Acad Sci
452 1078:275–284. doi: 10.1196/annals.1374.052
- 453 Estrada-Peña A, Farkas R, Jaenson TG, et al (2010) Scientific opinion on geographic
454 distribution of tick-borne infections and their vectors in Europe and the other regions
455 of the Mediterranean Basin: EFSA Panel on Animal Health and Welfare (AHAW).
- 456 Gardiner WP, Gray JS (1986) A computer simulation of the effects of specific environmental
457 factors on the development of the sheep tick *Ixodes ricinus* L. Vet Parasitol 19:133–
458 144.
- 459 Gilbert L (2010) Altitudinal patterns of tick and host abundance: a potential role for climate
460 change in regulating tick-borne diseases? Oecologia 162:217–225. doi:
461 10.1007/s00442-009-1430-x
- 462 Gilbert L, Maffey GL, Ramsay SL, Hester AJ (2012) The effect of deer management on the
463 abundance of *Ixodes ricinus* in Scotland. Ecol Appl 22:658–667.
- 464 Gray JS, Dautel H, Estrada-Peña A, et al (2009) Effects of climate change on ticks and tick-
465 borne diseases in Europe. Interdiscip Perspect Infect Dis 2009:593232–Article ID
466 593232. doi: 10.1155/2009/593232
- 467 Hoch T, Monnet Y, Agoulon A (2010) Influence of host migration between woodland and
468 pasture on the population dynamics of the tick *Ixodes ricinus*: A modelling approach.
469 Ecol Model 221:1798–1806. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2010.04.008
- 470 Irwin PJ (2014) It shouldn't happen to a dog ... or a veterinarian: clinical paradigms for
471 canine vector-borne diseases. Trends Parasitol 30:104–112. doi:
472 10.1016/j.pt.2013.12.001
- 473 James MC, Bowman AS, Forbes KJ, et al (2013) Environmental determinants of *Ixodes*
474 *ricinus* ticks and the incidence of *Borrelia burgdorferi sensu lato*, the agent of Lyme
475 borreliosis, in Scotland. Parasitology 140:237–246. doi:
476 10.1017/S003118201200145X
- 477 Jongejans F, Uilenberg G (2004) The global importance of ticks. Parasitology 129:S3–S14.
478 doi: 10.1017/S0031182004005967
- 479 Kiewra D, Kryza M, Szymanowski M (2014) Influence of selected meteorological variables
480 on the questing activity of *Ixodes ricinus* ticks in Lower Silesia, SW Poland. J Vector
481 Ecol 39:138–145.
- 482 Lees AD (1946) The water balance in *Ixodes ricinus* L. and certain other species of ticks.
483 Parasitology 37:1–20.

- 484 Milne A (1950) The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L.; microhabitat economy of the
485 adult tick. *Parasitology* 40:14–34.
- 486 Ogden NH, Bigras-Poulin M, O'Callaghan CJ, et al (2005) A dynamic population model to
487 investigate effects of climate on geographic range and seasonality of the tick *Ixodes*
488 *scapularis*. *Int J Parasitol* 35:375–389. doi: 10.1016/j.ijpara.2004.12.013
- 489 Ostfeld RS, Canham CD, Oggenfuss K, et al (2006) Climate, deer, rodents, and acorns as
490 determinants of variation in Lyme-disease risk. *Plos Biol* 4:1058–1068. doi:
491 10.1371/journal.pbio.0040145
- 492 Perret J-L, Guerin PM, Diehl PA, et al (2003) Darkness induces mobility, and saturation
493 deficit limits questing duration, in the tick *Ixodes ricinus*. *J Exp Biol* 206:1809–1815.
494 doi: 10.1242/jeb.00345
- 495 Perret JL, Guigoz E, Rais O, Gern L (2000) Influence of saturation deficit and temperature on
496 *Ixodes ricinus* tick questing activity in a Lyme borreliosis-endemic area (Switzerland).
497 *Parasitol Res* 86:554–557.
- 498 Perret JL, Rais O, Gern L (2004) Influence of Climate on the Proportion of *Ixodes ricinus*
499 Nymphs and Adults Questing in a Tick Population. *J Med Entomol* 41:361–365.
- 500 Pugliese A, Rosà R (2008) Effect of host populations on the intensity of ticks and the
501 prevalence of tick-borne pathogens: how to interpret the results of deer enclosure
502 experiments. *Parasitology* 135:1531. doi: 10.1017/S003118200800036X
- 503 Qviller L, Grøva L, Viljugrein H, et al (2014) Temporal pattern of questing tick *Ixodes ricinus*
504 density at differing elevations in the coastal region of western Norway. *Parasit Vectors*
505 7:179. doi: 10.1186/1756-3305-7-179
- 506 R Core Team (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing.
507 <http://www.R-project.org/>. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- 508 Randolph SE, Green RM, Hoodless AN, Peacey MF (2002) An empirical quantitative
509 framework for the seasonal population dynamics of the tick *Ixodes ricinus*. *Int J*
510 *Parasitol* 32:979–989.
- 511 Schulz M, Mahling M, Pfister K (2014) Abundance and seasonal activity of questing *Ixodes*
512 *ricinus* ticks in their natural habitats in southern Germany in 2011. *J Vector Ecol*
513 39:56–65.
- 514 Swart A, Ibañez-Justicia A, Buijs J, et al (2014) Predicting Tick Presence by Environmental
515 Risk Mapping. *Front Public Health*. doi: 10.3389/fpubh.2014.00238
- 516 Tagliapietra V, Rosa R, Arnoldi D, et al (2011) Saturation deficit and deer density affect
517 questing activity and local abundance of *Ixodes ricinus* (Acari, Ixodidae) in Italy. *Vet*
518 *Parasitol* 183:114–124. doi: 10.1016/j.vetpar.2011.07.022
- 519 Vassallo M, Paul REL, Perez-Eid C (2000) Temporal distribution of the annual nymphal
520 stock of *Ixodes ricinus* ticks. *Exp Appl Acarol* 24:941–949. doi:
521 10.1023/A:1010669003887

26

- 522 Walker AR (2001) Age structure of a population of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in
523 relation to its seasonal questing. *Bull Entomol Res* 91:69–78.
- 524 Walker AR, Alberdi MP, Urquhart KA, Rose H (2001) Risk factors in habitats of the tick
525 *Ixodes ricinus* influencing human exposure to *Ehrlichia phagocytophila* bacteria. *Med*
526 *Vet Entomol* 15:40–49. doi: 10.1046/j.1365-2915.2001.00271.x
- 527 Wolff JO (1996) Population fluctuations of mast-eating rodents are correlated with production
528 of acorns. *J Mammal* 77:850–856.
- 529

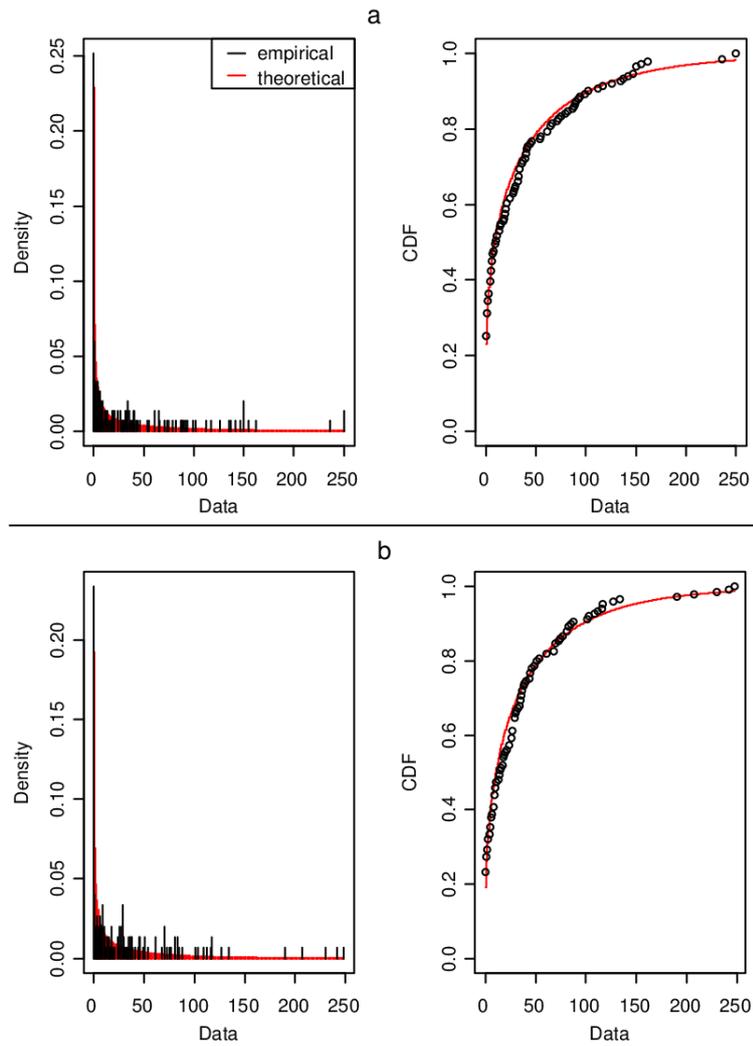
27

530 **Supplementary material**

531 Additional file 1 Fit between the theoretical negative binomial distribution and the nymph

532 count data distribution. a) Construction subset. b) Assessment subset. Left: nymph count

533 distribution. Right: cumulative density function

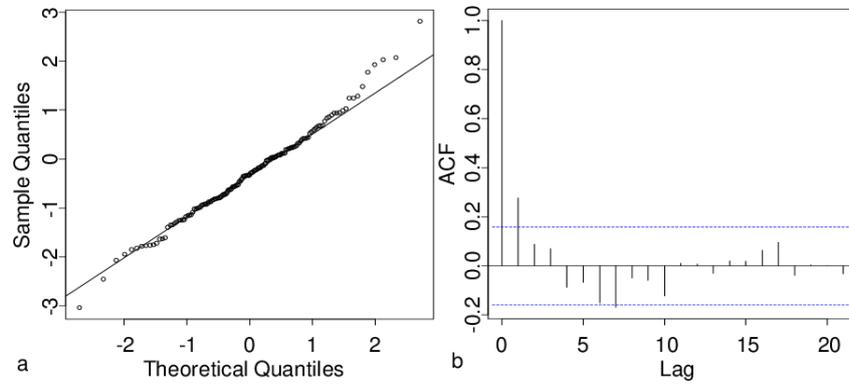


534

28

535 Additional file 2 Analysis of the residuals of the weather-based model. a) Quantile-quantile

536 plot. b) Autocorrelation plot



537

B. Evaluation et application du modèle – premiers travaux

Dans la première partie de ce chapitre nous avons présenté un modèle statistique permettant de simuler des profils d'activité saisonnière de nymphes *Ixodes ricinus* sur la seule base des données de météorologie et de photopériode.

Dans cette deuxième partie nous présentons une première évaluation des profils prédits par le modèle lorsqu'il est appliqué *i)* aux séries météorologiques et de photopériode obtenus pendant la campagne CC-EID, présentée en chapitre 1, *ii)* à des séries météorologiques provenant de scénarios de changement climatique.

1. Application aux séquences météorologiques du jeu de données CC-EID

a) Données météorologiques en entrée

Les variables abiotiques agrégées à utiliser en entrée dans le modèle ont été calculées depuis les séries météorologiques pseudo-observées issues du modèle ECMWF générées par la société Climact pour la localisation de chaque site. Ces données sont du même type que celles utilisées pour la construction du modèle.

b) Qualité de la corrélation entre profils simulés et observés

Le protocole d'échantillonnage pour les séries de captures qui ont servi à construire le modèle était très différent de celui appliqué dans la campagne de collectes CC-EID, notamment avec des nombres de passages de drap différents d'un protocole à l'autre. Par conséquent, seules les variations temporelles sont comparables, et non les effectifs.

(1) Sites de Lyon, Theix, Sénart et Nancy

Les variations saisonnières des sites de Lyon, Theix, Sénart et Nancy sont très bien reproduites par les séries simulées (**Figure IV.1**). La période du pic d'activité au printemps correspond bien à celle observée. L'augmentation du nombre de nymphes en fin d'hiver et au printemps, est synchrone avec celle observée, c'est également le cas

pour la diminution en été et en automne. Les effectifs simulés les plus faibles se retrouvent en fin d'automne et en hiver, ce qui est également le cas pour les effectifs de nymphes observés.

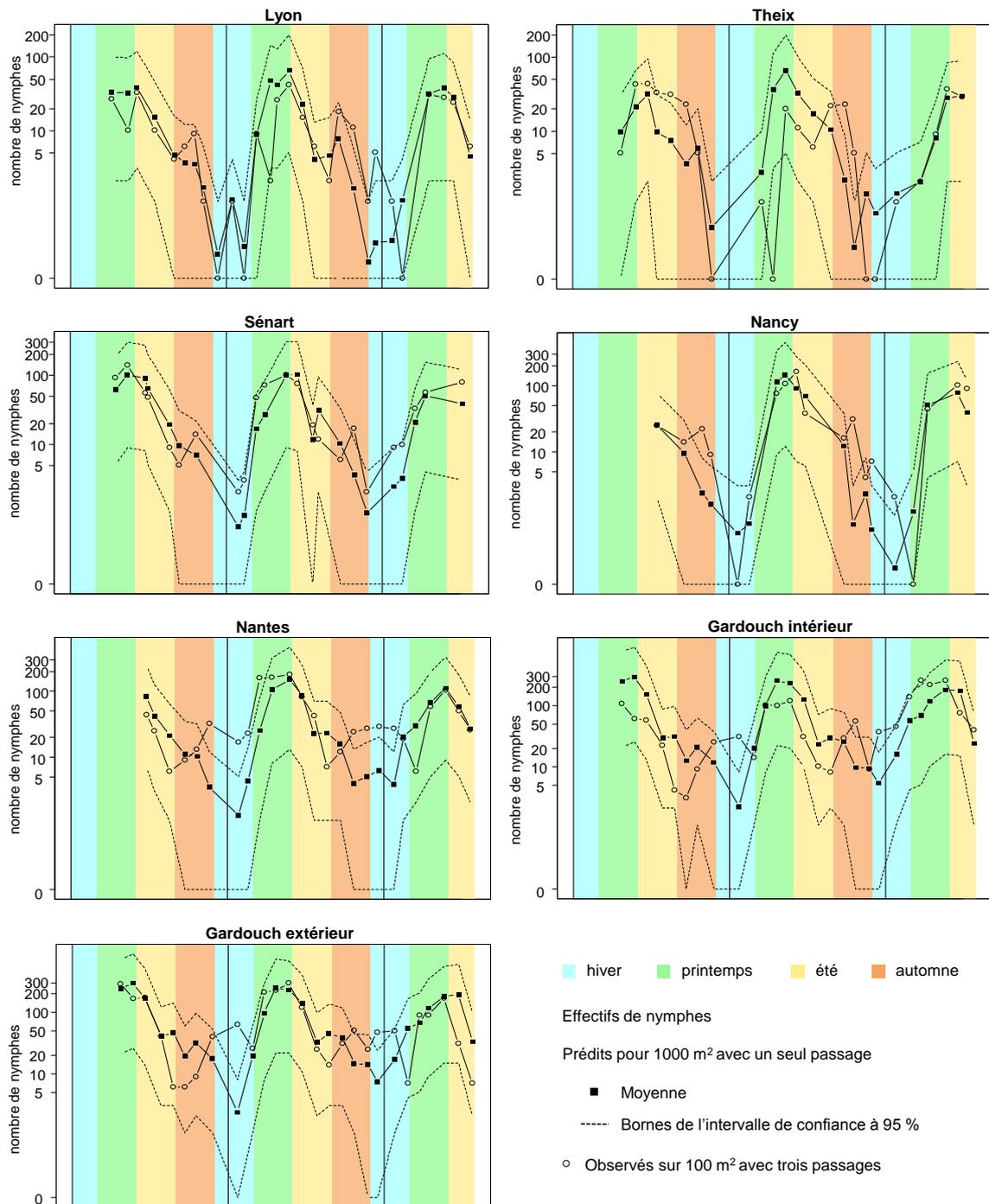


Figure IV.1 Simulation des effectifs de nymphes depuis les séries météorologiques des sites du projet CC-EID avec le modèle d'activité saisonnière.

(2) Sites de Nantes et Gardouch

Sur les sites de Nantes et Gardouch, la période du pic d'activité est également bien reproduite. De même, l'augmentation de l'activité est bien reproduite au printemps, et sa diminution en été se retrouve également dans les séries simulées.

Néanmoins, la légère remontée de l'activité observée sur Nantes et les sites de Gardouch en fin d'automne, aboutissant à une activité modérée en fin d'automne et en hiver, n'est pas reproduite par le modèle. En effet, les effectifs simulés diminuent en automne pour atteindre leur niveau le plus faible pendant l'hiver, et remontent au printemps, comme constaté pour les autres sites. Toutefois, les niveaux simulés pour l'hiver sur les sites de Nantes et Gardouch sont plus élevés que ceux trouvés sur les sites de Theix, Lyon, Nancy et Sénart.

2. Application aux scénarios de changement climatique

Nous appliquons ici le modèle développé en partie A de ce chapitre, pour tester les hypothèses sur l'activité d'*I. ricinus* sous les profils climatiques saisonniers projetés par les scénarios de changement climatique.

a) *Hypothèses sur l'activité d'I. ricinus sous le changement climatique*

Les hypothèses concernant les profils saisonniers d'*I. ricinus* sont les suivantes :

- avec la diminution du nombre de jours de gel et les hivers plus doux, l'activité pourrait être observée plus fréquemment en fin de printemps et en hiver (Beugnet and Chalvet-Monfray, 2013; Gray, 2008). On pourrait alors considérer une reprise d'activité printanière plus précoce ;
- avec l'augmentation de la fréquence des jours chauds et des vagues de chaleur, l'activité pourrait être annulée pendant l'été.

b) Scénario choisi

Le scénario choisi est le scénario RCP 8.5. Parmi les scénarios utilisés par le GIEC (Groupement Intergouvernemental pour l'Etude du Climat), ce scénario comporte les modifications du climat les plus fortes, et notamment les élévations de température les plus importantes.

c) Données météorologiques en entrée

Les séries de température, d'humidité et de précipitations utilisées en entrée sont celles simulées avec le modèle climatique régional ALADIN-Climat développé par MétéoFrance. Ce modèle est une régionalisation des projections du GIEC pour la France. Les séries ont été extraites depuis la base de données DRIAS (MétéoFrance, 2016b) mise à disposition par MétéoFrance. Trois périodes sont distinguées : la période de référence de 1950 à 2005, l'horizon moyen de 2020 à 2050 et l'horizon lointain de 2070 à 2100.

d) Création d'une année-type

Afin de comparer les activités entre les périodes nous avons considéré 30 années prises dans chaque période : de 1971 à 2000 pour la période de référence, de 2020 à 2050 et de 2070 à 2100. A chaque période de 30 ans une série d'activité a été calculée. Pour chaque jour à l'intérieur d'une période l'activité journalière moyenne a ensuite été déterminée (soit depuis 30 valeurs par jour), afin d'obtenir une année-type d'activité (sur 365 jours) par période de 30 ans.

e) Sites choisis pour les simulations

En absence de scénarios pour la délimitation future de l'aire de répartition d'*I. ricinus* en France, en première intention nous avons choisi les localités parmi les sites déjà identifiés dans nos différents jeux de données. Etant donné que le climat de la moitié Sud de la France pourrait ressembler au climat méditerranéen (Ouzeau et al., 2014; Roman-Amat, 2007), nous avons choisi des localités dans la moitié Nord de la France ou bien légèrement en altitude. Nous faisons ici l'hypothèse que l'emplacement des sites est toujours favorable à la persistance d'une population d'*I. ricinus*. Ainsi, on considère

que l'habitat de forêt est maintenu, la densité d'hôtes n'est pas limitante, et le type de climat permet un apport en eau et une température adéquates pour que la population persiste.

f) Evaluation des tendances saisonnières simulées

Un exemple de séries simulées est donné pour le site de Nancy (région Lorraine, Nord-Est de la France, **Figure IV.2**). Les simulations obtenues sur les autres sites sont donnés en Annexes, partie C.

Sur tous les sites, le nombre de nymphes moyen journalier augmente en début de printemps et fin d'hiver sur les périodes 2021-2050 et 2071-2100 depuis la période de référence 1981-2010. Le nombre de nymphes maximum journalier augmente également en début de printemps/fin d'hiver, ce qui indique que les nymphes sont de plus en plus fréquemment en activité.

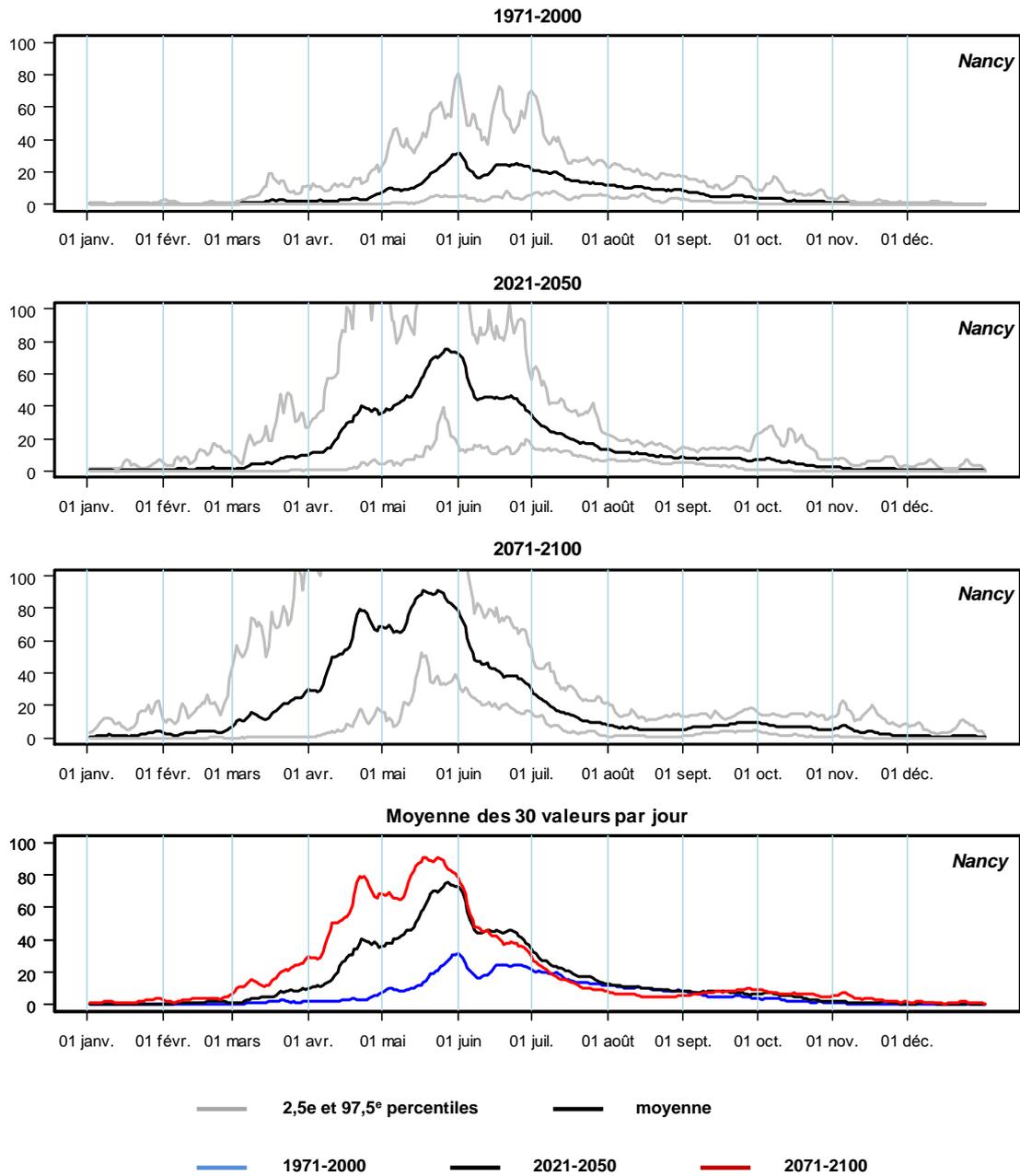


Figure IV.2 Année-type des effectifs de nymphes simulés à proximité de Nancy (Lorraine, Nord-Est de la France ; 48°42'18" N ; 6°4'57" E) sous le scénario de changement climatique RCP 8.5. Afin de focaliser l'analyse sur les faibles effectifs, l'échelle a été prise constante pour tous les graphes et limitée à un effectif de 100. Les séries de température, précipitations et humidité relative en entrée proviennent du modèle climatique régional ALADIN-Climat.

3. Discussion et perspectives

a) Evaluer l'extrapolation

Pour ces deux travaux, la perspective majeure est d'évaluer les périodes et les conditions pour lesquelles on a extrapolé le modèle. Pour cela, les plages de valeurs des températures, d'humidité relative et de précipitations sur lesquelles le modèle est appliqué devraient être confrontées aux plages de valeurs couvertes par les séries météorologiques qui ont été utilisées pour estimer les paramètres du modèle. Ceci est particulièrement important pour les scénarios de changement climatique. De plus, les plages de températures trouvées à chaque saison pourraient être profondément modifiées. Les conditions saisonnières projetées seraient donc à investiguer, notamment en éditant le diagramme ombro-thermique de chaque site et chaque période de 30 ans (méthode du diagramme ombro-thermique présentée en chapitre 1 partie A). Il est notamment suggéré que le modèle surestime l'activité pour les températures élevées, qui sont suspectées d'être de plus en plus fréquentes avec le changement climatique.

b) Evaluer le modèle

L'influence de la méthode linéaire généralisée sur la robustesse du modèle pourrait être caractérisée. En effet, le modèle semble présenter une certaine rigidité : concernant l'application au jeu de données CC-EID, la période d'activité modérée en hiver sur les sites de Nantes et Gardouch n'est pas reproduite. Concernant les simulations d'activité en scénarios de changement climatique, la période du pic d'activité est très peu modifiée, alors qu'on pourrait s'attendre à des modifications encore plus importantes. Ceci pourrait être dû à l'influence forte de la variation de durée du jour prise comme variable explicative, et qui ne varie pas avec le changement climatique.

V. Chapitre 3 - Modélisation de la survie météo-dépendante d'*Ixodes ricinus* dans le cadre d'un modèle de dynamique de populations

Dans le chapitre précédent nous avons ajusté un modèle de régression linéaire généralisée à des séries de captures au drap de nymphes *I. ricinus*. Néanmoins, les effectifs capturés au drap sont en fait le résultat du déroulement du cycle de vie, dont les processus biologiques sont régis par l'effet des variables abiotiques. Ces processus n'étaient pas pris en compte dans l'approche par régression linéaire généralisée.

Dans le chapitre qui suit, nous nous plaçons dans le cadre d'un modèle de dynamique de population : les processus biologiques du cycle de vie sont pris en compte, et formulés comme des paramètres. Pour bien retranscrire la trajectoire météo-dépendante des effectifs de tiques observés, au préalable il est nécessaire de modéliser les processus biologiques en fonction des variables météorologiques qui agissent sur eux. Nous présentons ici un modèle pour la survie, puis nous présentons des perspectives d'utilisation dans le cadre d'un modèle de dynamique de populations.

A. Développement d'un modèle de survie pour les adultes femelles *I. ricinus*

Le travail présenté dans cette partie fait l'objet d'un article en préparation.

1. Résumé

a) Introduction

Dans les modèles de dynamique de populations concernant *I. ricinus*, les processus biologiques météo-dépendants sont très souvent modélisés par une approche théorique. En effet les valeurs de leurs paramètres sont calibrées depuis les données de la littérature, et sont très rarement estimées par une inférence basée sur des données observées. De plus, des variables abiotiques ayant un effet majeur sur la biologie ne sont

pas pris en compte pour modéliser les processus biologiques. L'humidité relative est notamment négligée, ce qui peut limiter le potentiel d'un modèle de dynamique de populations à décrire l'activité observée sur le terrain. Dans ce travail, notre objectif a été d'ajuster un modèle à des données observées de survie chez des femelles *I. ricinus*, en incluant la température et l'humidité relative comme covariables.

b) Données et méthode

Nous avons utilisé les temps de survie mesurés en conditions de température et d'humidité maintenues constantes en laboratoire, et rapportés dans la publication de Milne (Milne, 1950). Les conditions d'exposition testées étaient 5, 11, 19 et 25°C et 0, 50, 70, 85 et 95%. Nous avons fait l'hypothèse que le taux de mortalité instantané était constant au cours du temps et ne variait qu'en fonction des conditions d'exposition. Nous avons proposé un modèle qui décrit sa variation en fonction de la température et de l'humidité relative, ceci constitue la partie déterministe de notre modèle. Le taux de mortalité instantané étant défini comme constant, nous nous sommes placés dans le cas d'une fonction de survie exponentielle (Rodriguez, 2010). Il en découle que les temps de survie sont décrits par une loi exponentielle à chaque condition d'exposition, ceci constitue la partie stochastique de notre modèle. Les paramètres du modèle ont été estimés par une méthode Bayésienne. Cette méthode nous a permis d'inclure le dire d'expert existant sur la survie en déterminant des distributions *a priori* informatives sur certains paramètres. Enfin, nous avons évalué la variabilité du taux de mortalité instantané dans des conditions réalistes de température et d'humidité relative journalières. Le modèle obtenu a été appliqué à des séries météorologiques retrouvées dans l'aire de répartition d'*I. ricinus* en France.

c) Résultats

Après l'estimation depuis les données observées, pour tous les paramètres leurs distributions *a posteriori* étaient plus rétrécies que leurs distributions *a priori*. L'humidité relative a été identifiée comme le facteur ayant l'effet le plus important. Aux humidités relatives inférieures ou égales à 70% les temps de survie étaient courts (inférieurs à 50 jours) pour toutes les températures. Pour ces conditions la variabilité des temps de

survie était faible. Pour toutes les températures les temps de survie étaient en moyenne beaucoup plus longs et la variabilité était beaucoup plus grande à 85 et 95% que pour les humidités relatives inférieures ou égales à 70%. Pour toutes les conditions d'exposition, les temps de survie observés étaient inclus dans l'intervalle de confiance à 95% des distributions simulées avec notre modèle. Les distributions simulées reproduisaient mieux les distributions des temps courts aux humidités basses que les distributions des temps longs aux humidités élevées. Lorsqu'ils étaient simulés sur des conditions réalistes de température et d'humidité, les taux de mortalité les plus élevés correspondaient aux conditions journalières chaudes et sèches (humidité moyenne inférieure à 50%, température moyenne supérieure à 20°C). Le taux de mortalité diminuait d'un facteur d'environ 100 entre les conditions chaudes et sèches et les conditions hivernales (humidité moyenne supérieure à 80%, température journalière inférieure à 5°C).

d) Discussion

Nous avons mis en exergue une différence notable dans la distribution des temps de survie observés entre les humidités inférieures à 70% et les humidités à partir de 85%, ce qui suggère un point de bascule entre les conditions 70% et 85%. Ce changement soudain est cohérent avec les études précédentes concernant la dynamique de perte et d'absorption d'eau chez *I. ricinus*. Il est suggéré que l'équilibre hydrique ne peut se maintenir qu'à une humidité-seuil entre 75 et 90%, en-dessous de laquelle on peut faire l'hypothèse que le déséquilibre hydrique entraîne le dessèchement des tiques. Nous avons fait le choix d'un taux de mortalité constant au cours du temps, ce qui revient à supposer que le vieillissement des individus n'a pas d'effet. Cette hypothèse pourrait être remise en cause aux humidités les plus élevées. En effet, l'absorption d'eau par les tiques étant active, elle induit une dépense énergétique importante. Si l'absorption a lieu et se maintient pour les humidités élevées, la dépense en énergie au cours du temps pourrait avoir un effet sur le taux de mortalité. D'autres types de fonctions de survie que la fonction exponentielle pourraient alors être pertinentes car elles prendraient en compte cet effet de sénescence. Ceci est supporté par d'autres observations parmi le genre *Ixodes* (Stafford, 1994). Enfin, les taux de mortalité obtenus ici sont beaucoup plus élevés que ceux estimés en conditions de terrain. Ceci est cohérent avec les différences

de régimes d'exposition entre ces deux cas. En conditions naturelles les humidités sont alternativement protectrices ou défavorables à la survie, ce régime fluctuant permettant probablement une survie très supérieure à celle sous un régime constant d'exposition en laboratoire.

e) Conclusion

Nous proposons ici un modèle pour la survie météo-dépendante des femelles adultes *I. ricinus*. Ce modèle a été construit sur des données observées. La modélisation des autres processus clés du cycle de vie devrait être investiguée également. Néanmoins, les jeux de données aussi complets que celui utilisé dans cette étude sont rares, ce qui reste le principal obstacle à la modélisation des processus.

2. Article 3

Cat Julie, Delignette-Muller Marie-Laure, Hoch Thierry, Chalvet-Monfray Karine.
Bayesian estimation of the weather-driven survival of the tick species *Ixodes ricinus*. *En
préparation*

1 Title

2 Bayesian estimation of the weather-driven survival of the tick species *Ixodes ricinus*

3 Authors

4 Julie Cat^{1,2}, Marie-Laure Delignette-Muller^{3,2}, Thierry Hoch⁴, Karine Chalvet-Monfray^{2,1}

5 Affiliations

6 ¹EPIA, INRA, 63122 Saint Genès Champanelle, France

7 ²Univ Lyon, VetAgro Sup, 69280, Marcy-l'Etoile, France

8 ³Université de Lyon, F-69000, Lyon; Université Lyon 1; CNRS, UMR5558, Laboratoire de
9 Biométrie et Biologie Évolutive, F-69622, Villeurbanne, France

10 ⁴BIOEPAR, INRA, Oniris, La Chantrerie, 44307, Nantes, France

11 Corresponding author

12 Julie Cat – julie.cat@vetagro-sup.fr

13 Postal address: VetAgro Sup - 1 av Bourgelat, 69280, Marcy-l'Etoile, France

14 Introduction

15 The tick *Ixodes ricinus* is a major vector of diseases in pets, cattle and humans across Europe.

16 In particular, *I. ricinus* can transmit Lyme borreliosis and tick-borne encephalitis in human
17 (Estrada-Peña et al., 2010). Like other arthropod vectors *I. ricinus* life cycle is driven by
18 weather conditions, mainly temperature and humidity. Consequently, over their area of

2

19 distribution, *I. ricinus* populations display seasonal activity patterns that are characteristic of
20 each climatic area (Korenberg, 2000).

21 *Ixodes ricinus* life cycle is composed of three stages: larvae, nymph and adult. Three phases
22 can be distinguished per stage: the moulting phase, when the tick develops to the next stage,
23 the active phase, when the emerged tick quests for a host at the top of the soil vegetation, and
24 the feeding phase. It is now largely accepted that the biological processes of its life cycle
25 development, survival and questing ability are driven by weather variables, mainly
26 temperature and relative humidity. The observed seasonal activity patterns are a result of the
27 influence of weather on these biological processes.

28 Population dynamic models aim at integrating the biological processes altogether, most often
29 in a mechanistic approach, to simulate activity time series when weather time series are as
30 inputs. Some of the existing tick population dynamic models integrated weather-based models
31 to describe the response of ticks. For instance, survival varied according to weather covariates
32 in the model developed by Gardiner and Gettinby (1983). Host-seeking was also modelled as
33 a function of temperature (Hoch et al., 2010; Mount et al., 1997).

34 However, these response models are very rarely based on observed data. This lack in
35 modeling is mainly due to the absence of sufficient data on the response of ticks to abiotic
36 factors, mostly because acquiring them represents heavy lab or field work. Consequently, the
37 integration of weather-driven processes in the population dynamic models is most often
38 handled in a theoretical way: models are built on expert opinion, parameters are kept constant
39 or calibrated from literature. To our knowledge, the development rate defined by Campbell
40 (1948) as a quadratic function of temperature is the only data-based model describing a
41 biological process. This model was used in most of the population dynamic models on *I.*
42 *ricinus* (Hancock et al., 2011; Hoch et al., 2010; Randolph et al., 2002). Moreover, some

43 major driving covariates such as relative humidity are rarely or not included in tick population
44 dynamic models (Gardiner and Gray, 1986; Hancock et al., 2011; Hoch et al., 2010; Randolph
45 et al., 2002). This limits their potential to describe realistically the observed population
46 dynamics. Finally, response models should be developed because they help to understand the
47 behavior of vector populations under both seasonal or climate changes (Estrada-Peña and
48 Estrada-Sánchez, 2014). Therefore, they are part of vector-borne disease risk assessment.

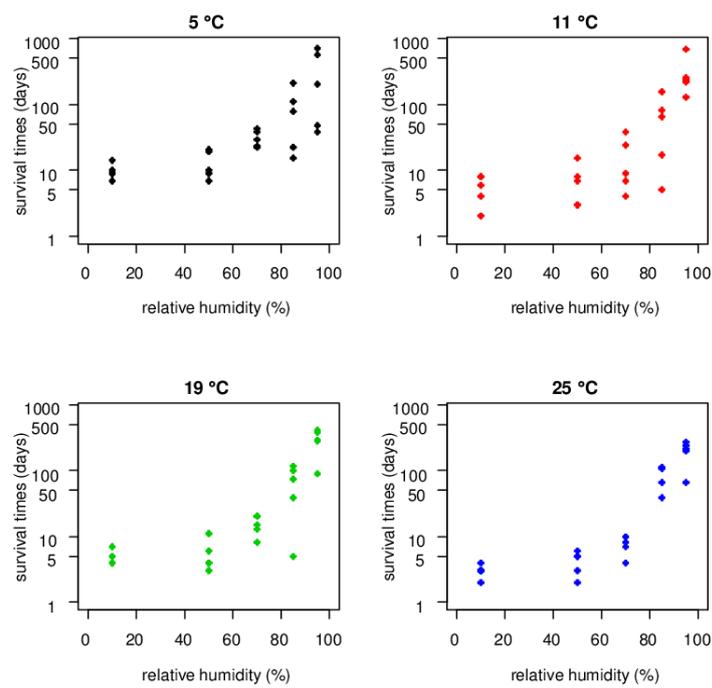
49 In the scope of creating response models for some biological processes of concern for the
50 seasonality of activity, survival appears as the most accessible one to relate to temperature and
51 humidity. First, methods already exist in the literature to describe the weather-dependent
52 survival of arthropod vectors (Clements and Paterson, 1981). More generally, survival
53 modeling has been developed in many research fields, consequently methods already exist.
54 Second, as the weather-dependent survival remains a major indicator of the dynamic and
55 presence of an arthropod vector species, it may be studied prior to any other process.
56 Consequently, observed data in weather-varying conditions seem very likely to exist in the
57 literature. Third, *I. ricinus*-borne pathogens have been studied since several decades in
58 laboratory conditions, resulting in an abundant expert knowledge on *I. ricinus* biology among
59 specialists in tick breeding. This completes the few *in vitro* measurements of survival under
60 weather-varying conditions which exist regarding *I. ricinus* (Herrmann and Gern, 2010, 2013;
61 Milne, 1950; Stafford, 1994). In this study our aim was to estimate parameters in a model
62 which relates *I. ricinus* survival to temperature and humidity, in the scope of using it later in
63 dynamic models.

64 **Material and methods**

65 **1. Survival data**

66 Milne built a dataset of survival durations observed *in vitro* in *I. ricinus* females, in response
67 to a large set of joint temperature and humidity conditions (Milne, 1950). The observation
68 were done under several laboratory controlled conditions of temperature θ (5, 11, 19 and
69 25°C) and relative humidity H (0, 50, 70, 85 and 95 %), respectively called θ and H
70 thereafter. The survival times of five individuals were reported per each (θ, H) exposure
71 condition (Figure 1, Table S1 supplementary material). The ticks were newly emerged
72 females bred in the laboratory, 12-week old in average at the beginning of the experiment.
73 Because the minimal humidity value applied reported as 0 % in the study was unlikely to be
74 achieved and maintained in laboratory conditions, we rather assumed that the survival times
75 reported for 0 % corresponded to a minimal humidity value of 10 %.

5



76

77 Figure 1: Survival times reported by Milne (1950). The temperature conditions tested were 5,

78 11, 19 and 25 °C while the relative humidity conditions tested were 0, 50, 70, 85 and 95 %.

6

79 Table S1. Survival times (in days) reported by Milne (1950). Five survival times were
80 reported per each joint temperature and relative humidity condition.

Temperature (°C)	Relative humidity (%)				
	0	50	70	85	95
5	7	7	22	15	38
	9	9	23	22	48
	9	10	29	79	206
	10	19	38	112	564
	14	21	43	213	720
11	2	3	4	5	130
	4	3	7	17	221
	6	7	9	65	234
	8	8	24	81	257
	8	15	38	153	682
19	4	3	8	5	88
	4	4	13	39	281
	5	4	15	73	292
	5	6	20	101	376
	7	11	20	116	403
25	2	2	4	39	65
	3	3	7	65	200
	3	5	8	109	214
	3	5	10	109	236
	4	6	10	113	271

81

82 2. Model description

83 The modeling of survival times as a function of control covariates requires first to define the
84 hazard rate over time $\lambda(t)$, from which follows the choice of the survival function $S(t)$ for the
85 survival times T . The case the easiest to handle is the hypothesis of a constant hazard rate
86 such that $\lambda(t) = \lambda$, implying the assumption that the biological mortality process is not
87 influenced by the time itself but only by the exposure factor. Therefore, the survival function
88 can be written as $S(t) = \exp(-\lambda t)$ and the survival times T are exponentially distributed.

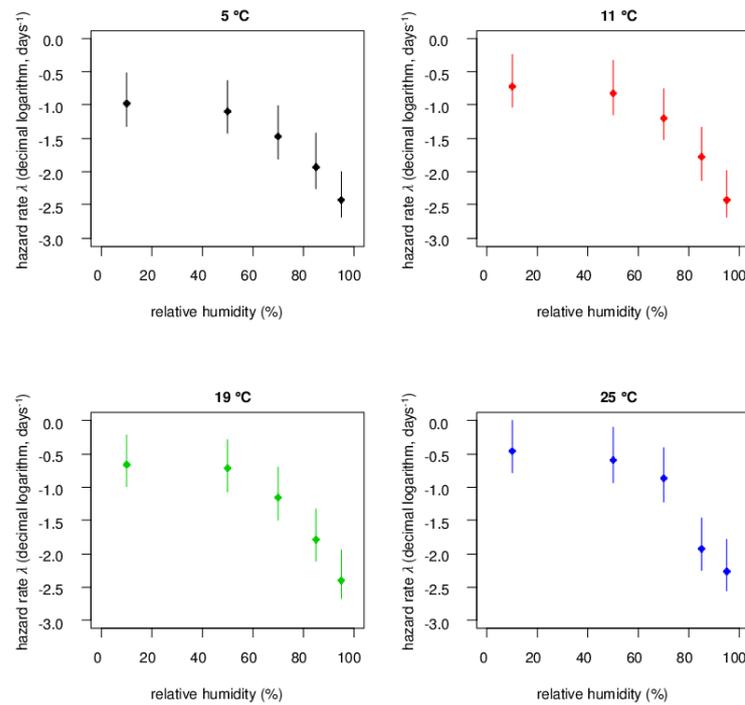
89

$$T \sim \text{Exp}(\lambda) \quad (1)$$

7

90 As a first step, in order to build a deterministic model to describe the effect of θ and H on λ ,
91 we estimated λ from data at each (θ, H) exposure condition and examined its shape as a
92 function of θ and H . For the estimation of λ at each condition, we fitted an exponential
93 distribution to the set of five observed survival times, by maximum likelihood using the R
94 package `fitdistrplus` (Delignette-Muller and Dutang, 2015) and computed 95 % confidence
95 intervals by bootstrap as displayed in Figure 2.

96 The variation of λ was first analyzed according to relative humidity, given that this covariate
97 was the most influent factor on the survival times (Figure 1). λ displayed a ceiling at the
98 lower margin of the range of relative humidity, which corresponds to the short mean survival
99 times reported at 50 and 10 %, and decreased sharply with increasing relative humidity
100 (Figure 2).



101

102 Figure 2: Hazard rates estimated from the survival times presented in Figure 1. Solid circles:
 103 λ estimates obtained by fitting an exponential distribution by maximum likelihood to the set
 104 of survival times reported at each condition. Solid lines: 95% confidence interval of each λ
 105 estimate, generated by bootstrap.

106 The impact of the relative humidity was modeled by the following equation:

107
$$\log_{10} \lambda(H) = d + (c - d) \left(\frac{H}{100}\right)^k \quad (2)$$

108 where, H is the relative humidity in percentage, c is the rate at $H = 100 \%$, d is the
 109 asymptotical value of the rate at $H = 0 \%$ and k is the parameter which drives the shape of the
 110 decrease in λ with increasing relative humidity (Figure 3). Regarding the effect of the
 111 temperature θ , it seems to have an influence mainly on the ceiling parameter d , with

112 increasing values of d for increasing values of θ at the driest possible conditions. A simple
 113 linear relationship was proposed to model the parameter d with temperature giving the
 114 complete model for $\lambda(\theta, H)$

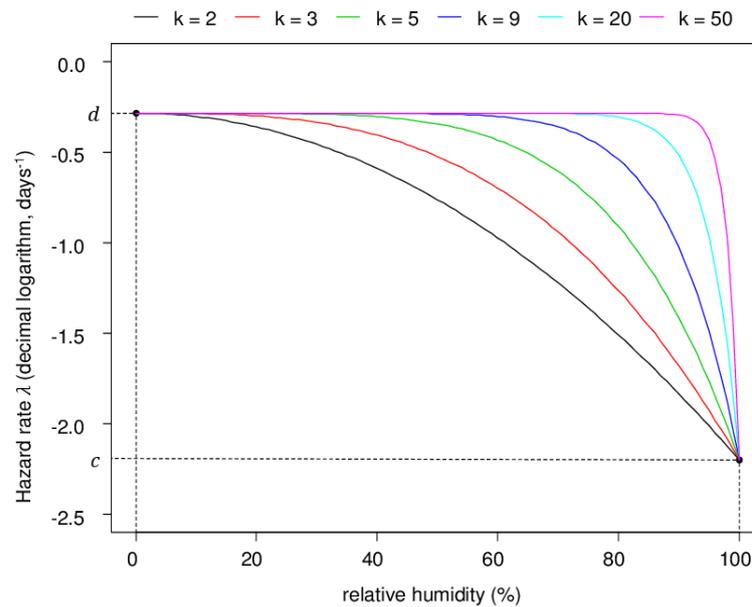
$$115 \quad \log_{10} \lambda(\theta, H) = \alpha + \beta(\theta - 5) + (c - (\alpha + \beta(\theta - 5))) \left(\frac{H}{100}\right)^k \quad (3)$$

116 where $(d = (\alpha + \beta(\theta - 5)))$, β is the slope of the linear model and α is the theoretical d
 117 value for a reference temperature chosen at the coldest tested temperature 5 °C.

118 With equations (3) and (1) we thus built a model to describe the five survival times T_{ij}
 119 observed at each exposure condition i characterized by temperature θ_i and relative humidity
 120 (in percentage) H_i by

$$121 \quad T_{ij}(\theta_i, H_i) \sim \text{Exp} \left(10^{\alpha + \beta(\theta_i - 5) + (c - (\alpha + \beta(\theta_i - 5))) \left(\frac{H_i}{100}\right)^k} \right) \quad (4)$$

10



122

123 Figure 3: Influence of parameter k in eq. 3 on the shape of the hazard rate λ in relationship to
 124 relative humidity. In eq. 3 the theoretical values of the other parameters were chosen at
 125 $\theta = 15^\circ\text{C}$, $\alpha = -0.6$, $\beta = 0.032$ and $c = -2.2$, resulting in $d = -0.28$.

126 3. Prior distributions and prior elicitation

127 To fit the model to our data, we chose the Bayesian inference method. The Bayesian
 128 framework enables to take into account prior knowledge on parameters in the form of more or
 129 less informative prior distributions. This seemed interesting in our context: only a few
 130 observations were available but could be completed by expert opinion. Moreover, Bayesian
 131 inference offers a flexible framework in which non linear and Gaussian models (such as the
 132 one proposed) are easy to fit (Gelman et al., 2014).

133 The prior distributions to attribute to each of the four parameters (α , β , c and k) in equation 4
 134 depends on how we are able to appreciate its range of values in regards to its biological

135 meaning. Investigating expert knowledge did not seem relevant to us for parameter k because
 136 its biological meaning is not obvious. We thus set a vague uniform prior distribution on its
 137 logarithm: $\log_{10}(k) \sim \mathcal{U}(0, 2)$. A vague prior distribution was also chosen for β the
 138 temperature-related slope, $\log_{10}(\beta) \sim \mathcal{U}(-4, 0)$. Regarding parameters α and c , as their
 139 biological meaning is more trivial, we built prior distributions from an expert elicitation
 140 method, based on the methodology presented by Garthwaite et al. (2005). First, we selected
 141 biologists with a research field either on tick-borne pathogens, or used to tick breeding in lab
 142 conditions: entomologists, parasitologists or ecologists in tick populations. Second, we
 143 formulated α and c in terms of a biological variable in order to make it easy to estimate by the
 144 experts. As the survival times T are exponentially distributed, the hazard rate $\lambda(\theta, H)$ defining
 145 this distribution is related to the mean survival time $E(T)$ as

$$146 \quad E(T) = \frac{1}{\lambda(\theta, H)} \quad (5)$$

147 Therefore we could determine the prior distributions of α and c by surveying expert opinion
 148 on the mean survival times corresponding respectively to α and c . As α represents the
 149 theoretical hazard rate (in decimal logarithm) for $\theta = 5^\circ\text{C}$ and $H = 0\%$ we asked to the
 150 experts their opinion for “the driest conditions as possible” at 5°C . Regarding c which
 151 corresponds to the hazard rate (in decimal logarithm) for $H = 100\%$ we asked expert opinion
 152 for “the wettest conditions possible”. A questionnaire was sent to six experts in order to elicit
 153 three quantiles (a median and two extreme quantiles) per expert for mean survival times in
 154 conditions corresponding respectively to α and c (Table 3). Each expert was blind to the
 155 answers given by the others. Quantiles on mean survival times were transformed in quantiles
 156 on hazard rate values from eq 5. All quantiles were pooled in order to combine expert
 157 opinions, and a normal probability distribution was fitted by minimizing the Cramer von
 158 Mises distance between elicited quantiles and theoretical ones.

159 4. Statistical inference

160 To get the posterior distributions of the parameters we used the Monte Carlo Markov Chain
161 (MCMC) method in R software (version 3.1.2) (*R: A Language and Environment for*
162 *Statistical Computing*. <http://www.R-project.org/>, 2015). The package rjags was used to run
163 the MCMC (*rjags: Bayesian Graphical Models using MCMC*. [https://CRAN.R-](https://CRAN.R-project.org/package=rjags)
164 [project.org/package = rjags](https://CRAN.R-project.org/package=rjags), 2016). Three chains starting from dispersed initial values were
165 run. The convergence of the chains was assessed by the Geweke criterium. To minimize the
166 autocorrelation of the MCMC the thinning interval and the number of iterations were set at 20
167 and 80000 respectively, resulting in a size of 4,000 iterations per chain, and a total of 12,000
168 sampled set of values to characterize the posterior distribution of the parameters.

169 5. Assessing the model fit

170 The model fit was assessed by posterior predictive check. Given the posterior distributions of
171 the parameters, we simulated the predicted distribution of λ values given eq 3. Then, given eq
172 4 we simulated the predicted distribution of the survival times for each of the exposure
173 conditions. We assessed graphically the fit between these distributions and the set of observed
174 survival times at each condition.

175 6. Simulating hazard rates for realistic weather data

176 Some of the exposure conditions reported in the dataset used here can only be obtained *in*
177 *vitro* and do not occur in the natural environment of ticks. For instance $\theta = 5$ °C coupled with
178 $H = 10$ % is an unrealistic weather condition. We first identified the daily weather conditions
179 which occur within the area of distribution of *I. ricinus* over France and their frequency. To
180 do so, we used time series of daily mean temperature and daily mean relative humidity which
181 covered the reference period 1981-2010 for four locations in France (Lyon city, Rhône-Alpes
182 region: 45°49' N ; 4°41' E – Midi-Pyrénées region: 47°19' N ; 1°29' E – Alsace region:
183 48°42' N ; 6°4' E – Bretagne region: 48°1' N ; 2°13' O). These points were located in four

184 distinct types of climates (Joly et al., 2010) and cover the main surface of the *I. ricinus* area of
185 distribution over France (Pérez-Eid, 2007). Therefore we assumed that this set of time series
186 was representative of the conditions undergone by *I. ricinus* tick populations. The weather
187 data used were generated with the regional climate model “ALADIN-Climat” developed by
188 the French National Center for Meteorological Research (CNRM) and exploited by
189 MétéoFrance (Bubnová et al., 1995). Finally, we simulated the hazard rate values for several
190 couples of temperature and relative humidity sampled among this set of conditions. Among
191 the weather time series we chose, we expected some daily temperatures to be out of the range
192 of temperatures on which we estimated model parameters. Indeed, while the dataset of
193 survival times used here covered the whole range of possible relative humidities, the range of
194 temperatures was bounded to 5 and 25 °C. As data on these extreme conditions are very rare,
195 a high uncertainty exists on tick survival. For our study we assumed that the hazard rates
196 superior to 25 °C was ceiled at the value for 25 °C. We also assumed that the hazard rate
197 inferior to 5 °C was floored at the value for 5 °C.

198 **Results**

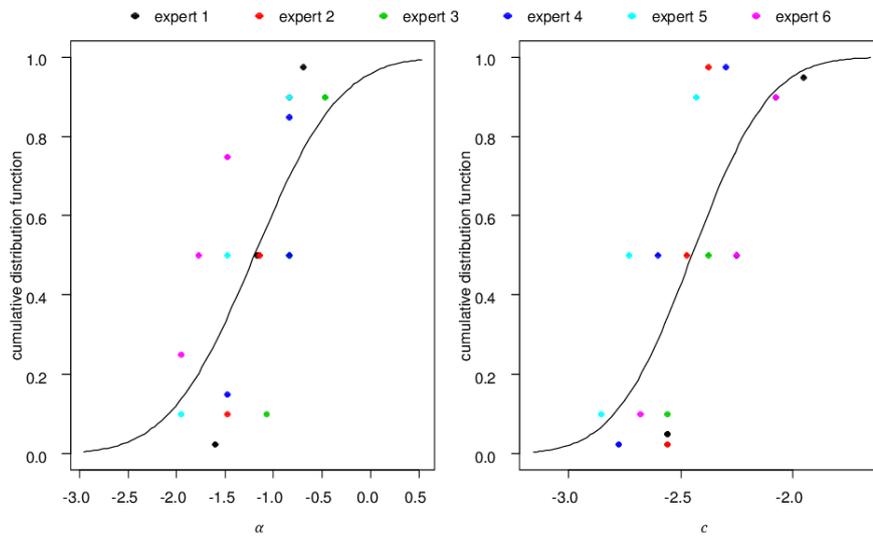
199 **1. Elicited prior distributions**

200 All of the six experts consulted answered the questionnaire for both α and c . The survival
201 times they provided are given in Table 1. While each expert was blind on the answers of the
202 others, the ranges of values they provided were relatively close to each other. This was
203 observed for both α and c . The cumulative normal distribution functions fitted with the
204 cumulated frequencies for both α and c (Figure S1, see Supplementary material). The normal
205 prior distributions obtained were $\alpha \sim \mathcal{N}(-1.20, 0.69)$ and $c \sim \mathcal{N}(-2.45, 0.27)$. Regarding α
206 the mean value -1.20 corresponded to a rate of 0.063 days⁻¹ and a survival times equal to 16
207 days, while regarding c the mean value -2.45 corresponded to 0.0035 days⁻¹ and 282 days.

208 Table 1. Survey of the expert opinion on parameters α and c .

Opinion on parameter α						
Let's focus on the mean survival time of <i>I. ricinus</i> females when they are exposed to constant laboratory conditions, in the driest conditions as possible and temperature at 5 °C.						
	Expert 1	Expert 2	Expert 3	Expert 4	Expert 5	Expert 6
1) To your opinion, how long is the mean value of this mean survival time (in days) ?	15	14	7	7	30	60
2) What are the minimal and maximal values for the mean survival time (in days) ?	minimal	5	7	3	7	30
	maximal	40	30	12	30	90
3) Regarding the level of confidence you would attribute to this range of values: to your opinion, what is the probability for the mean survival time to be between these minimal and maximal values ?	0.95	0.8	0.8	0.7	0.8	0.5

Opinion on parameter c						
Let's focus on the mean survival time of <i>I. ricinus</i> females when they are exposed to constant laboratory conditions, in the wettest conditions.						
	Expert 1	Expert 2	Expert 3	Expert 4	Expert 5	Expert 6
1) To your opinion, how long is the mean value of this mean survival time (in days) ?	180	300	240	400	540	180
2) What are the minimal and maximal values for the mean survival time (in days) ?	minimal	90	240	120	200	270
	maximal	365	365	365	600	720
3) Regarding the level of confidence you would attribute to this range of values: to your opinion, what is the probability for the mean survival time to be between these minimal and maximal values ?	0.9	0.95	0.8	0.95	0.8	0.8



209

210 Figure S1 (in Supplementary material): Elicitation of expert opinion on two parameters of the
 211 model. Solid circles: cumulative frequency associated to each quantile, both determined from
 212 expert answers. Black line: cumulative function of the normal distribution. The corresponding
 213 prior distributions are $\alpha \sim \mathcal{N}(-1.20, 0.69)$ and $c \sim \mathcal{N}(-2.45, 0.27)$. The parameters of the
 214 distribution were estimated by distance minimization using the Cramer von Mises distance.

215 2. Posterior distributions

216 Point estimates and 95% credible intervals were reported in Table 2 for each parameter. The
 217 prior and posterior distributions were superimposed for comparison in Figure 5. Regarding the
 218 posterior distribution of $\log_{10}(\beta)$, with inference the values concentrated and were distributed
 219 around a median value equal to -1.68 (2.5th perc = -2.59, 97.5th perc = -1.42). Regarding the
 220 posterior distribution of $\log_{10}(k)$, with inference the values also gathered, being distributed
 221 around a median value equal to 0.44 (2.5th perc = 0.57, 97.5th perc = 0.69). Regarding α the
 222 posterior distribution became narrower than the prior one (median = -0.93, 2.5th perc = -1.15,
 223 97.5th perc = -0.71). The median value of α moved upwards when compared to the prior

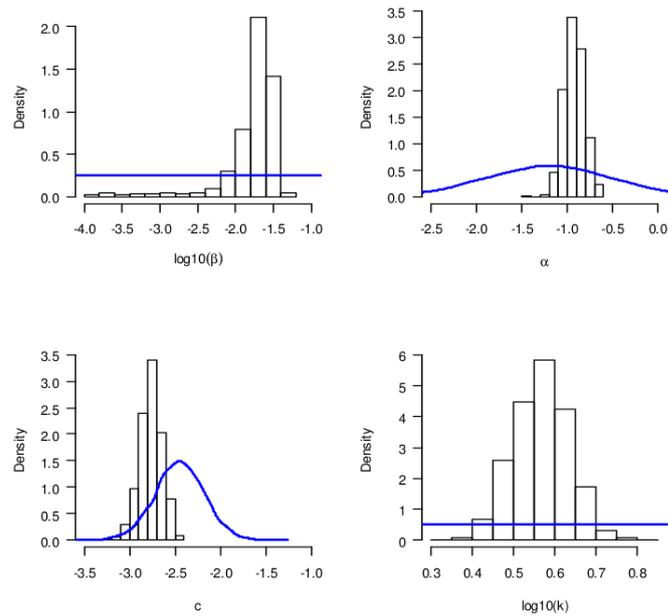
16

224 distribution median value (posterior distribution: -0.93, prior distribution: -1.20, Table 2).
 225 This meant that according to the data, which had influence on the estimation, more credibility
 226 was on high α values (low survival times), than on low α values (high survival times).
 227 Regarding c , after inference the posterior distribution became narrower than the prior one
 228 (median = -2.76, 2.5th perc = -3.02, 97.5th perc = -2.54). This meant that data had influence on
 229 the posterior estimation. The median value of c moved downwards when compared to the
 230 prior distribution median value (posterior distribution: -2.76, prior distribution: -2.45, Table
 231 2). This can be explained as we didn't include any asymptotical behavior at the highest
 232 humidity values (see eq 3), therefore allowing values for c even lower than the prior
 233 distributions elicited from the expert opinion.

234 Table 2. Prior distributions and main statistics of the posterior distributions.

Parameter	Prior distribution	Source of prior information	Posterior distribution		
			Median	2.5 th percentile	97.5 th percentile
α	$\mathcal{N}(-1.20, 0.69)$	expert elicitation	-0.93	-1.15	-0.71
c	$\mathcal{N}(-2.45, 0.27)$	expert elicitation	-2.76	-3.02	-2.54
$\log_{10}(\beta)$	$\mathcal{U}(-4, 0)$	noninformative	-1.68	-2.59	-1.42
$\log_{10}(k)$	$\mathcal{U}(0, 2)$	noninformative	0.57	0.44	0.69

235



236

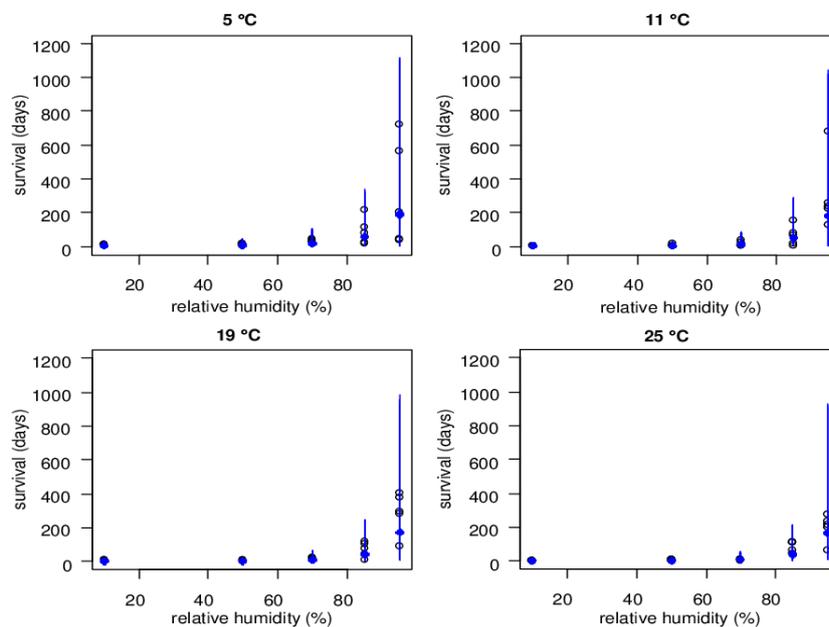
237 Figure 5: Empirical posterior distributions in regards to the prior probability distributions.
 238 Histograms: size-1000 MCMC sample from the posterior distribution of each one dimensional
 239 parameter. Blue lines: prior distributions.

240 3. Assessing the model fit

241 At 70 %, 50 % and 10 % (given at 0 % in the original data and corrected at 10), survival times
 242 were all below 50 days, for all of the temperatures. They were below 20 days at 19 and 25 °C
 243 (Table 1). Variability was small at 70, 50 and 10 %. The survival times lasted far longer at 85
 244 and 95 % than at 70, 50 and 10 %. This was observed for all of the temperatures. Though, for
 245 all temperatures variability in the survival times was far higher at 85 and 95 % than at 70, 50
 246 and 10 %.

18

247 Regarding the survival time distributions we simulated, all of the observed survival times
248 were included in the 95 % credibility intervals, for all of the exposure conditions (Figure 6).
249 The large credibility intervals obtained at 85 and 95 % for all of the temperatures reproduced
250 the high variability in the time values. Indeed, the distributions of the times became wider at
251 85 than at 70 %, and even wider at 95 %, for all of the temperatures. Nevertheless, regarding
252 the sets of times for 85 and 95 % and 11, 19 and 25 °C, most of the values were above the
253 median time (Figure 6). This indicates that for the highest relative humidities the longest
254 survival times are underrepresented in the distributions we simulated.



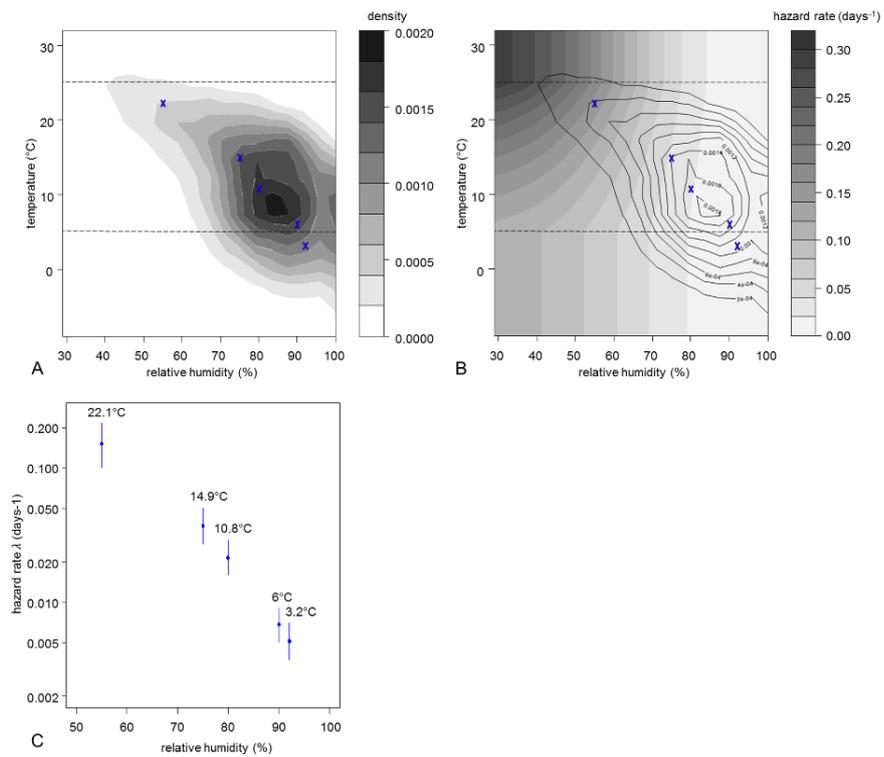
255

256 Figure 6: Fit of the simulated distributions of survival times to the observed sets of survival
257 times per exposure condition. Blue points: median values. Blue lines: 95% credibility
258 intervals. Filled circles: observed survival times.

259 **4. Assessing the simulated hazard rates on realistic couples of conditions**

260 The joint density of the daily mean temperature and relative humidity time series is displayed
261 in Figure 7A). The most frequent temperatures were around 10 °C, varying approximately
262 from 5 to 15 °C, while the most frequent relative humidities were around 80 %, varying
263 approximately between 70 and 90 % (Figure 7A). The rates simulated for realistic couples of
264 temperature and relative humidity among these joint conditions are plotted in Figure 7B.
265 Regarding the most frequent relative humidity conditions, the hazard rates were mild to low.
266 The highest hazard rates corresponded to summer conditions, with daily mean temperatures
267 around 20 to 25 °C and daily mean humidities below 60 % (Figure 7B). Though, these
268 conditions are among the less frequent ones. A shift is encountered between 70 and 90 %,
269 which corresponded to the range of the most frequently observed daily weather conditions
270 (Figure 7).

271



272

273 Figure 7 A) Density of the daily mean temperatures and daily mean relative humidities from a
 274 sample of daily values representative of weather conditions in France in the 1981-2005
 275 reference period. B) Simulated hazard rates on the whole range of joint conditions. C)
 276 Simulated hazard rates for a set of realistic conditions corresponding to the crosses in A).
 277 Dashed lines: bounds of the temperature range on which the model parameters were
 278 estimated.

279 **Discussion**

280 In this study we fitted a model on *Ixodes ricinus* adult female survival data surveyed under
281 constant laboratory exposure conditions, in which the two covariates considered were
282 controlled temperature and relative humidity. The inference method was Bayesian. This
283 model allows estimating weather-varying hazard rates for *I. ricinus* females. Here we
284 exploited *in vitro* data, which represent precious information. Indeed, studying the influence
285 of weather on the processes of the tick life cycle cannot be directly measured in the field.
286 Moreover, we exploited the expert knowledge on *I. ricinus* female survival by integrating
287 informative prior distributions on the parameters.

288 In this work we highlighted that variability in survival times increased sharply when humidity
289 increased from 70 % to 95 %. This was observed for all temperatures. This reflects that ticks
290 survive long times more frequently as humidity increases above 70 %. This shift is consistent
291 with the knowledge on the biological processes of hydration and dehydration in *I. ricinus*.
292 Indeed, in order to maintain their water balance, *I. ricinus* ticks uptake the atmospheric water
293 of their environment in an active way (Lees, 1946). Kahl suggested a critical equilibrium
294 humidity of 75-90 % from *in vitro* observation of engorged female *I. ricinus* ticks (Kahl and
295 Alidousti, 1997). Above this threshold, they achieve a dynamic equilibrium between water
296 losses and gains (Kahl, 1991), while below this threshold, ticks dehydrate continuously. This
297 would be consistent with the sharp difference in survival times which we underlined below
298 and above the 70% humidity condition. More particularly, the data we analyzed in this study
299 allow to suggest that this threshold is likely to be around 75 %, as the shift in survival times
300 seems to occur from 70 to 85 %.

301 When fitting a function to survival data, the choice among the candidate survival functions
302 requires to define whether ageing acts or not on the hazard rate. If so, the hazard rate λ is not

303 constant over time like in the exponential function, but varies with time itself. In this study we
304 chose an exponential function to describe the survival, therefore considering that λ only
305 varied according to temperature and humidity. First, the few number of survival times we
306 disposed of lead us to choose a model for λ with a minimal number of parameters. Second,
307 the exponential function allows the instantaneous hazard rate to be in accordance with the
308 hypothesis in the deterministic population dynamic model. This allows its use in this kind of
309 model. Though, the exponential function may have limits regarding *I. ricinus* biology, as
310 some aspects encourage to consider a strong effect of senescence on the hazard rate. Indeed,
311 the dynamic equilibrium between water losses and gains which occurs in ticks at high
312 humidities above 75 % probably allows them to survive long times before the individuals start
313 to die. Though, as water absorption is an active process, ticks spend energy, which becomes
314 more and more critical for their survival capacity as time is running on. In this case, survival
315 functions accounting for the effect of senescence, such as Weibull, Gompertz or log-logistic
316 functions should be used rather than the exponential function (Brady et al., 2013; Clements
317 and Paterson, 1981; Styer et al., 2007). Though, regarding the low relative humidities, as ticks
318 may not be able to maintain the dynamic equilibrium between uptake and transpiration,
319 survival may therefore be exponentially decreasing in this case and the survival function may
320 be appropriate. This difference in the appropriate survival functions depending on the
321 exposure conditions is supported by the survival data presented by Stafford (1994) on *I.*
322 *scapularis* larvae and nymphs. These data display distinct distributions according to the
323 humidity conditions tested, and strongly suggest that ageing/senescence can have an impact
324 on the hazard rate in some conditions. This is supported by Brady et al. (2013) who proposed
325 that the appropriate survival functions would be different according to the exposure
326 conditions in laboratory survival surveys of *Aedes* mosquitoes.

327 Moreover, unlike species who suffer a lower survival in their natural habitats than in
328 laboratory conditions, such as mosquitoes (Brady et al., 2013), tick survival is very likely to
329 be higher in the field than in laboratory conditions. This is supported by a survival field
330 survey (Daniel et al., 1976), for which the mortality rates were estimated (Randolph, 2004).
331 They were far lower than the ones we obtained in this study. In their natural habitats, ticks are
332 exposed to strongly critical conditions only punctually over the day, as they go down in the
333 soil regularly to rehydrate. This fluctuating regime allows them to recover net gains of water
334 if humidity is superior to 80 %, as suggested by Kahl and Alidousti (1997). Therefore, they
335 can live far longer in field conditions than in laboratory conditions with a constant exposure
336 regime, and ageing due to storage exhaustion may finally occur. These arguments could lead
337 one to investigate further the effect of ageing in field conditions, in order to determine the
338 most appropriate survival function for field conditions.

339 As the data used to build our model covered the whole range of possible humidities and a
340 large range of temperatures, it could be used as an indicator of the seasonally-varying
341 mortality rate in female *I. ricinus* ticks. In our approach to simulate daily rates on realistic
342 couples of conditions, we used the daily mean temperature and daily mean relative humidity
343 as input variables. While temperature and relative humidity vary between maximal and
344 minimal values over the day, the effects of these fluctuations on tick survival are not clearly
345 characterized neither quantified. Given this context, daily mean values can be considered as
346 alternative indicators of the overall daily effect of temperature and relative humidity on tick
347 survival. Though, the effects of temperature and relative humidity are closely related to the
348 water balance of ticks, implying that intra-day fluctuations in conditions are very likely to be
349 of importance. This is particularly supported by observations on the vapour
350 uptake/transpiration dynamics which occur at the hourly scale in *Ixodid* ticks (Yoder and
351 Spielman, 1992). Simulating the fluctuations in temperature and relative humidity over time

352 which exist in the field, as already done by Meyer-König et al (2001) in ticks of *Dermacentor*
353 genus, would be of interest in order to identify other relevant indicators of survival. The dose
354 of water supplied to the ticks is an example of candidate indicator. While this factor is of
355 major concern in order to improve the modeling of the field seasonal activity observed at
356 present, this need is very likely to be emphasized in the context of climate change. Indeed, the
357 climate profiles projected for the temperate Europe areas are characterized by very likely
358 more frequent, irregular dryness periods (Barros V.R. et al., 2014). Therefore, water supply is
359 very likely to become an even more determinant factor of *I. ricinus* future activity and
360 population dynamics than it is already in the present. Finally, response to desiccation of ticks
361 in regards to their geographical origin should be explored further, as climate driven adaptation
362 was strongly suggested to influence response to temperature for the biological process of
363 questing (Gilbert et al., 2014; Tomkins et al., 2014).

364 **Conclusion**

365 The model developed in this study provides insight in the modeling of *I. ricinus* biology,
366 given that to our knowledge no response model existed to relate the joint effect of temperature
367 and humidity to the survival of ticks. Modeling other key processes for the vector tick
368 activity, such as the switch-on of the questing behavior, should be investigated. Though, the
369 main impediment for modeling remains a lack in suitable, complete datasets of observations.

370 **References**

371 Barros V.R., Field, C.B., Dokken D.J., Mastrandrea M.D., Mach K.J., Bilir T.E., Chatterjee
372 M., Ebi K.L., Estrada Y.O., Genova R.C., Girma B., Kissel E.S., Levy A.N.,
373 MacCracken S., Mastrandrea P.R., White L.L., 2014. Climate Change 2014: Impacts,

- 374 Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Cambridge University Press,
375 Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- 376 Brady, O.J., Johansson, M.A., Guerra, C.A., Bhatt, S., Golding, N., Pigott, D.M., Delatte, H.,
377 Grech, M.G., Leisnham, P.T., Maciel-de-Freitas, R., others, 2013. Modelling adult
378 *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* survival at different temperatures in laboratory
379 and field settings. *Parasit. Vectors* 6, 1.
- 380 Bubnová, R., Hello, G., Bénard, P., Geleyn, J.-F., 1995. Integration of the fully elastic
381 equations in the Hydrostatic pressure terrain-following coordinate in the framework of
382 the ARPEGE/Aladin NWP system. *Mon. Weather Rev.* 123, 515–535.
- 383 Campbell, J.A., 1948. The life history and development of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L., in
384 Scotland under natural and controlled conditions. University of Edinburgh, Edinburgh,
385 UK.
- 386 Clements, A.N., Paterson, G.D., 1981. The Analysis of Mortality and Survival Rates in Wild
387 Populations of Mosquitoes. *J. Appl. Ecol.* 18, 373–399. doi:10.2307/2402401
- 388 Daniel, M., Cerny, V., Dusbabek, F., Honzakova, E., Olejnicek, J., 1976. Influence of
389 microclimate on the life cycle of the common tick *Ixodes ricinus* (L.) in thermophilic
390 oak forest. *Folia Parasitol. (Praha)* 23, 327–342.
- 391 Delignette-Muller, M.L., Dutang, C., 2015. *fitdistrplus*: An R Package for Fitting
392 Distributions. *J. Stat. Softw.* 64, 1–34.
- 393 Estrada-Peña, A., Estrada-Sánchez, D., 2014. Deconstructing *Ixodes ricinus*: a partial matrix
394 model allowing mapping of tick development, mortality and activity rates:
395 Deconstructing *Ixodes ricinus*: a partial matrix model. *Med. Vet. Entomol.* 28, 35–49.
396 doi:10.1111/mve.12009
- 397 Estrada-Peña, A., Farkas, R., Jaenson, T.G., Madder, M., Pascucci, I., Salman, M., Tarrés-
398 Call, J., 2010. Scientific opinion on geographic distribution of tick-borne infections

- 399 and their vectors in Europe and the other regions of the Mediterranean Basin: EFSA
400 Panel on Animal Health and Welfare (AHAW). EFSA J.
- 401 Gardiner, W.P., Gettinby, G., 1983. A weather-based prediction model for the life-cycle of the
402 sheep tick, *Ixodes ricinus* L. Vet. Parasitol. 13, 77–84.
- 403 Gardiner, W.P., Gettinby, G., Gray, J.S., 1981. Models based on weather for the development
404 phases of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. Vet. Parasitol. 9, 75–86.
- 405 Gardiner, W.P., Gray, J.S., 1986. A computer simulation of the effects of specific
406 environmental factors on the development of the sheep tick *Ixodes ricinus* L. Vet.
407 Parasitol. 19, 133–144.
- 408 Garthwaite, P.H., Kadane, J.B., O’Hagan, A., 2005. Statistical Methods for Eliciting
409 Probability Distributions. J. Am. Stat. Assoc. 100, 680–701.
410 doi:10.1198/016214505000000105
- 411 Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Dunson, D.B., Vehtari, A., Rubin, D.B., 2014. Bayesian
412 data analysis. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL, USA.
- 413 Gilbert, L., Aungier, J., Tomkins, J.L., 2014. Climate of origin affects tick (*Ixodes ricinus*)
414 host-seeking behavior in response to temperature: implications for resilience to
415 climate change? Ecol. Evol. 4, 1186–1198. doi:10.1002/ece3.1014
- 416 Hancock, P.A., Brackley, R., Palmer, S.C.F., 2011. Modelling the effect of temperature
417 variation on the seasonal dynamics of *Ixodes ricinus* tick populations. Int. J. Parasitol.
418 41, 513–522. doi:10.1016/j.ijpara.2010.12.012
- 419 Herrmann, C., Gern, L., 2013. Survival of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) nymphs under cold
420 conditions is negatively influenced by frequent temperature variations. Ticks Tick-
421 Borne Dis. 4, 445–451. doi:10.1016/j.ttbdis.2013.05.002

- 422 Herrmann, C., Gern, L., 2010. Survival of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) Under Challenging
423 Conditions of Temperature and Humidity Is Influenced by *Borrelia burgdorferi* sensu
424 lato Infection. J. Med. Entomol. 47, 1196–1204. doi:10.1603/ME10111
- 425 Hoch, T., Monnet, Y., Agoulon, A., 2010. Influence of host migration between woodland and
426 pasture on the population dynamics of the tick *Ixodes ricinus*: A modelling approach.
427 Ecol. Model. 221, 1798–1806. doi:10.1016/j.ecolmodel.2010.04.008
- 428 Joly, D., Brossard, T., Cardot, H., Cavaillhes, J., Hilal, M., Wavresky, P., 2010. Les types de
429 climats en France, une construction spatiale. Cybergeo Eur. J. Geogr.
430 doi:10.4000/cybergeo.23155
- 431 Kahl, O., 1991. Water management of the non-parasitic phases of *Ixodes ricinus* in the course
432 of its postembryonic development. Mod. Acarol. 2, 371–374.
- 433 Kahl, O., Alidousti, I., 1997. Bodies of liquid water as a source of water gain for *Ixodes*
434 *ricinus* ticks (Acari: Ixodidae). Exp. Appl. Acarol. 21, 731–746.
- 435 Korenberg, E.I., 2000. Seasonal population dynamics of *Ixodes* ticks and tick-borne
436 encephalitis virus. Exp. Appl. Acarol. 24, 665–681.
- 437 Lees, A.D., 1946. The water balance in *Ixodes ricinus* L. and certain other species of ticks.
438 Parasitology 37, 1–20.
- 439 Meyer-König, A., Zahler, M., Gothe, R., 2001. Studies on the critical water mass and the
440 rehydration potential of unfed adult *Dermacentor marginatus* and *D. reticulatus* ticks
441 (Acari: Ixodidae). Exp. Appl. Acarol. 25, 505–516.
- 442 Milne, A., 1950. The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L.; microhabitat economy of
443 the adult tick. Parasitology 40, 14–34.
- 444 Mount, G.A., Haile, D.G., Daniels, E., 1997. Simulation of blacklegged tick (Acari :
445 Ixodidae) population dynamics and transmission of *Borrelia burgdorferi*. J Med
446 Entomol 34, 461–484.

- 447 Pérez-Eid, C., 2007. Les tiques : identification, biologie, importance médicale et vétérinaire.
- 448 R Core Team, 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
449 <http://www.R-project.org/>.
- 450 Randolph, S.E., 2004. Tick ecology: processes and patterns behind the epidemiological risk
451 posed by ixodid ticks as vectors. *Parasitology* 129, S37–S65.
- 452 Randolph, S.E., Green, R.M., Hoodless, A.N., Peacey, M.F., 2002. An empirical quantitative
453 framework for the seasonal population dynamics of the tick *Ixodes ricinus*. *Int. J.*
454 *Parasitol.* 32, 979–989. doi:10.1016/S0020-7519(02)00030-9
- 455 rjags: Bayesian Graphical Models using MCMC. <https://CRAN.R-project.org/package=rjags>,
456 2016.
- 457 Stafford, K.C., 1994. Survival of immature *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) at different
458 relative humidities. *J. Med. Entomol.* 31, 310–314.
- 459 Styer, L.M., Carey, J.R., Wang, J.-L., Scott, T.W., 2007. Mosquitoes do senesce: departure
460 from the paradigm of constant mortality. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 76, 111–117.
- 461 Tomkins, J.L., Aungier, J., Hazel, W., Gilbert, L., 2014. Towards an Evolutionary
462 Understanding of Questing Behaviour in the Tick *Ixodes ricinus*. *PLoS ONE* 9,
463 e110028. doi:10.1371/journal.pone.0110028
- 464 Yoder, J.A., Spielman, A., 1992. Differential capacity of larval deer ticks (*Ixodes Dammini*)
465 to imbibe water from subsaturated air. *J. Insect Physiol.* 38, 863–869.
- 466

B. Perspectives d'utilisation du modèle

Le modèle développé en première partie de ce chapitre peut être utilisé pour plusieurs applications. Dans un premier temps, la saisonnalité du taux de mortalité pourrait être analysée. Des scénarios pour la survie au fil des saisons peuvent notamment être simulés pour des tiques qui émergent à différents moments de l'année, au moyen de courbes de survie. Les séries météorologiques en entrée pourraient être des séries observées dans le présent, pour comparer l'effet sur la survie *i)* d'années normales comparé à la survie sur des années plus chaudes que les normales, ainsi que *ii)* de profils météorologiques sous des climats distincts. Dans un deuxième temps, une de nos perspectives est d'étudier l'effet de la survie météo-dépendante dans le modèle de dynamique de populations développé par Hoch et al. (Hoch et al., 2010). Néanmoins, les taux de mortalité simulés étant trop élevés pour que la population atteigne un équilibre, il serait probablement nécessaire de calibrer les taux de mortalité pour les adapter au modèle.

Enfin, il serait souhaitable d'explorer l'effet de l'hygrométrie du sol sur la survie de la population, c'est pourquoi des séries de température et d'humidité mesurées dans le sol seraient pertinentes comme variables en entrée. En effet, ces variables sont plus proches des conditions vécues par la tique dans la litière du sol et la partie basse de la végétation. La distribution des temps de survie qu'on observerait pourrait être très différente. En effet les conditions du sol sont plus protectrices car plus humides et leur amplitude de variation est moindre comparées aux conditions atmosphériques. Néanmoins, les données au niveau du sol sont peu disponibles car mesurées beaucoup moins souvent qu'au niveau atmosphérique.

VI. Discussion générale

Ce travail de thèse réunit des travaux d'observation des profils d'activité des populations de tiques *I. ricinus*, ainsi que des travaux de modélisation *i)* des profils d'activité eux-mêmes, *ii)* d'un des processus biologiques dont résulte cette activité observée. Nous discutons ici les résultats obtenus dans chaque chapitre, afin de proposer une vue transversale de nos travaux.

A. Saisonnalité

Nous avons recherché une comparaison de la saisonnalité entre les profils d'activité, et leur relation avec les climats de chaque site. Néanmoins, nous ne disposons que de deux années et demie de collecte. Pour être consolidées, les suggestions présentées ici nécessitent d'autres saisons observées sur ces mêmes sites, donc davantage d'années de collectes. En effet, d'autres suivis interannuels ont montré de fortes différences dans le profil d'activité d'une année sur l'autre (Gray, 2008), ce qui renforce le besoin d'observer une même localité pendant plusieurs années.

1. Un rythme global qui se répète

Dans les profils de captures obtenus sur le réseau d'observatoires CC-EID, les profils d'activité saisonnière se répètent sur les deux années observées, et ce sur chaque site. Ce rythme est cohérent avec d'autres séries pluriannuelles trouvées dans la littérature (Alonso-Carné et al., 2016; Perret et al., 2000; Randolph et al., 2002). Plus particulièrement, pour tous les sites l'activité maximale se trouve sur les saisons de printemps et d'été. Ceci est en accord avec la connaissance générale sur la saisonnalité de l'activité.

2. Observations différentes de la littérature

a) *Activité en hiver*

Dans la campagne d'observations CC-EID, nous avons mené des captures y compris en hiver. Nous avons détecté une activité sur les mois d'hiver, sur tous les sites. Cette activité était résiduelle sur la plupart des sites, et modérée sur les sites de Gardouch et Nantes. Alors que le risque de piqûre de tique est classiquement considéré comme nul sur les mois d'hiver (Kurtenbach et al., 2006), nos observations viennent modérer cette considération. Ainsi, nous montrons que les tiques peuvent être capturées à des périodes supposées défavorables. Pour expliquer cette activité résiduelle on peut notamment suggérer que la diapause comportementale n'agit pas sur toutes les tiques.

b) *Absence de pic automnal*

Dans les séries d'activité recueillies sur les sites du projet CC-EID, nous n'avons pas observé de pic d'activité secondaire en automne. Une légère remontée d'activité est trouvée sur tous les sites en automne, néanmoins les effectifs sont toujours beaucoup plus faibles que ceux trouvés au printemps. Deux pics distincts au printemps et à l'automne sont parfois décrits dans la littérature, les pics d'automne étant parfois plus élevés que les pics de printemps (Gray, 2008). Ce profil n'a été retrouvé sur aucun de nos sites.

3. Spécificités locales observées en lien avec le climat

c) *Activité modérée en hivers doux*

Des activités modérées ont été observées pendant les mois d'hiver sur les sites de Gardouch et Nantes. Sur ces sites les températures en hiver sont les plus douces. L'activité sur les autres sites, caractérisés par des hivers assez froids, a été faible à très faible. Ceci suggère que le risque de piqûre de tique varie spatialement en fonction des conditions météorologiques locales.

d) Précocité du pic d'activité

Le pic d'activité le plus précoce a été observé sur le site de Gardouch (mois d'avril), le pic le plus tardif a été observé sur le site de Theix (mois de juillet). Le site de Gardouch est celui pour lequel la température moyenne annuelle est la plus élevée, le site de Theix est le site pour lequel la température annuelle est la plus faible. Le site de Theix présentait des températures beaucoup plus froides en hiver et début de printemps que le site de Gardouch, on peut donc suggérer que les températures sur le site de Gardouch ont permis une accumulation plus rapide de la chaleur nécessaire au développement, puis que cette température douce a permis une entrée en phase active puis une mise à l'affût plus précoces que sur le site de Theix.

e) Chute estivale de l'activité

Dans la campagne d'observation CC-EID, une diminution forte de l'activité a été constatée sur la plupart des sites en fin de mois de juin (**Figure III.6**), pour atteindre une activité faible à très faible sur les mois de juillet et août, excepté sur le site de Theix. Sur le site de Theix le pic d'activité se prolonge plus longtemps que sur les autres sites : l'activité est maximale au début du mois de juin, puis se prolonge en juillet et août, avant de diminuer en septembre. On peut suggérer que cette différence provient des précipitations reçues en été en climat de montagne, qui sont plus importantes que sur les autres climats, ainsi que des températures moins chaudes à Theix en été que sur les autres climats. Sur le site de Theix, on observe néanmoins une activité plus faible au mois de juillet en 2015 qui n'est pas observée en 2014, concomitante avec des précipitations nettement inférieures aux normales l'été 2015 tandis que les précipitations de l'été 2014 étaient nettement supérieures aux normales. Ceci souligne que les effets de la variabilité météorologique interannuelle peuvent être superposés avec la tendance globale exercée par le climat.

4. Variations infra-mensuelles

Durant l'été 2015 lors de vagues de chaleur sur le site de Lyon, nous avons étudié les variations d'activité à une échelle infra-mensuelle. Pour les mêmes conditions

d'humidité et de température à une heure similaire et à quelques jours d'intervalle, l'activité variait, alors que nous pouvons faire l'hypothèse que les populations de tiques et d'hôtes n'ont pas été largement modifiées. En effet, après des conditions répétitivement chaudes et sèches les jours précédant la collecte le nombre de tiques capturées diminuait même à des humidités supposées favorables tôt le matin. Ces nombres de tiques remontaient après une période de précipitations d'une semaine environ. On peut faire l'hypothèse que les tiques auraient recouvré des réserves hydriques qui leur permettrait de se mettre de nouveau à l'affût. Cette observation d'un effet sur les quelques jours précédant la collecte est cohérente avec les intervalles de temps considérés par d'autres auteurs (Kiewra et al., 2014).

5. Variations infra-journalières

Durant l'été 2015 lors de vagues de chaleur sur le site de Lyon, nous avons étudié les variations d'activité à une échelle infra-journalière. Nous avons mis en évidence que sous des conditions de canicule, des effectifs de tiques plus élevés que ceux observés habituellement en été pouvaient être observés tôt le matin. Bien que le nombre d'observations recueillies dans notre étude soit faible, cette tendance semble cohérente avec les préférences d'humidité et de température d'*I. ricinus*. Les variations que nous avons observées, tant dans les conditions que dans l'activité, permettent de souligner que l'activité pourrait être importante durant la nuit, comme déjà observé dans d'autres études (Mejlon, 1997), et ce même pendant des périodes chaudes et sèches. Ceci suggère que le risque de piqûre ne doit pas être sous-estimé pendant la période d'été, mais peut être appréciable à certains moments du jour. De plus, durant la saison du printemps nous avons observé les mêmes conditions contrastées au cours de la journée qu'en été, ainsi que des effectifs faibles dans des après-midis particulièrement chauds et secs. La variation infra-journalière aurait donc également une influence sur le risque de piqûre au printemps. Ainsi, l'activité pourrait être plus faible que l'activité globalement observée à cette saison si des conditions trop chaudes et sèches pour l'activité se présentent certains jours.

B. Variables influentes

1. Effets

a) *Température*

(1) Plages de températures

Nous avons montré que les températures vécues par les tiques sous le couvert du sous-bois pouvaient être très élevées en été. Des températures extrêmes chaudes (supérieures à 30°C, jusque 37°C) se répètent notamment sous le couvert pendant les vagues de chaleur. Sous ces températures, une activité résiduelle a été trouvée, ainsi que sous des conditions d'hiver. La plage de températures sur laquelle une activité peut être trouvée est donc très large, de températures basses (inférieures à 5°C) à des températures très élevées (supérieures à 30°C).

(2) Optimum sur cette plage

Dans le modèle d'activité en chapitre 2 la température a été incluse sous une forme quadratique, afin de retranscrire l'effet optimal des températures intermédiaires (entre 10 et 20°C). Dans le modèle, l'effet optimal de la température sur l'activité a été trouvé pour une température d'environ 15°C (température moyenne sur les sept jours précédents). Cet optimal est cohérent avec ceux déjà proposés dans la littérature (Beugnet et al., 2009; Perret et al., 2000).

(3) Effet aux humidités basses

Avec le modèle de survie en chapitre 3 nous avons montré que la température agissait sur la survie mais n'était pas le principal facteur, qui était l'humidité relative. L'effet de la température se retrouvait surtout aux humidités basses et était négatif sur la survie.

b) *Humidité et précipitations*

Dans ce travail de thèse nous avons mis en exergue l'influence majeure de l'humidité relative sur des aspects où elle était auparavant négligée.

(1) Plage d'humidités

Nous avons montré que les humidités relatives vécues par les tiques sous le couvert du sous-bois pouvaient être très basses en été. Des humidités relatives extrêmes basses (inférieures à 40%) ont été observées sur plus de 50% des jours durant l'été 2015 en région lyonnaise atteignant même 17% notamment sous le couvert pendant les vagues de chaleur. Sous ces humidités, une activité résiduelle a été observée à une humidité relative de 37%.

(2) Influence sur la survie

En construisant le modèle de survie décrit en chapitre 3, nous avons mis en lumière l'influence majeure de l'humidité relative sur la survie des adultes *I. ricinus*. Alors que cet effet prépondérant était déjà observable dans les temps de survie rapportés, nous l'avons bien reproduit avec notre modèle. L'effet décrit ici concerne les femelles. On peut donc suggérer que la population sera lourdement affectée par l'intensification des périodes de sécheresse, si celles-ci meurent avant de mener à bien leur repas sur hôte puis leur ponte. Par ailleurs, cet effet drastique existe aussi très probablement pour les autres stases, car il a aussi été observé chez les larves et nymphes *I. scapularis* (Stafford, 1994).

(3) Lien entre humidité et précipitations

Les tiques perçoivent l'humidité de l'environnement. Toutefois cette variable dépend en particulier des précipitations des jours précédents (cumuls). Les précipitations constituent une variable dont l'effet sur les populations d'*I. ricinus* est très peu étudié. Pourtant, elle a probablement une importance majeure car elle permet la reconstitution des réserves en eau du sol où la tique peut se réhydrater. Comme sa survie dépend de la possibilité de se réhydrater régulièrement, on peut supposer que la fréquence de l'apport en eau est un déterminant aussi important que le cumul. Concernant l'humidité de l'air, bien que dépendante partiellement des précipitations elle est très influencée par la température.

c) Effet conjoint température –humidité/précipitations

A l'échelle individuelle de la tique, pour la survie, nous avons mis en évidence une interaction entre ces deux variables. A l'échelle de la population, avec la comparaison des diagrammes ombro-thermiques entre les sites de Gardouch et Montpellier nous avons mis en évidence que les cumuls de précipitations annuels n'étaient pas un indicateur de la présence d'*I. ricinus*. Ces diagrammes suggèrent que pour définir des zones favorables aux tiques ou non, il est important de prendre en compte *i)* l'effet conjoint de la température et des précipitations, *ii)* non pas sur l'année mais en fonction de la répartition mensuelle dans l'année des cumuls de précipitations et des températures moyennes.

d) Variation de la durée du jour

Dans le modèle d'activité nous avons mis en évidence une association positive entre la variation de durée du jour et l'activité saisonnière. Cette association a donc été établie sur le jeu de données utilisé pour construire le modèle d'activité, et non sur le jeu de données CC-EID. Compte tenu de ses effets sur les diapauses comportementale et développementale, la variation de durée du jour intervient très probablement sur les profils saisonniers observés. Beaucoup d'incertitude persiste sur les autres facteurs intervenant sur l'entrée et la sortie de diapause, comme la température.

e) Densités en chevreuils

(1) Niveaux d'abondance

Dans les séries de captures du projet CC-EID, la densité de chevreuils sur le site de Gardouch intérieur est artificiellement plus élevée que sur les autres sites, y compris Gardouch extérieur, dû à l'emplacement du site dans un élevage de chevreuils. Nous avons observé des densités en nymphes beaucoup plus élevées sur ce site que sur les autres sites. Ceci est en accord avec l'effet positif des densités de chevreuils dans la littérature (Gilbert et al., 2012; Tagliapietra et al., 2011; Walker et al., 2001)

(2) Saisonnalité sur les sites de Gardouch

La densité en chevreuils est différente sur les sites de Gardouch intérieur et Gardouch extérieur. Sur ces sites les deux séries temporelles obtenues variaient de façon synchrone sur toute la période d'étude. Cette synchronie montre que la densité d'hôtes n'intervient pas dans la variation saisonnière de l'activité. Cette comparaison constitue un élément d'éclaircissement majeur quant au rôle des densités de chevreuils par rapport au rôle de la météorologie vécue qui est discuté dans la littérature (Dobson and Randolph, 2011).

(3) Pertinence de l'observatoire de Gardouch

Le dispositif expérimental de l'observatoire de Gardouch est particulièrement pertinent pour étudier le rôle de la météorologie vécue par rapport au rôle des densités de chevreuils sur les variations temporelles de l'activité. En effet, dans les études multisites qui étudient ces deux facteurs conjointement, ils varient tous deux spatialement, sans qu'un des deux ne soit contrôlé (Ostfeld et al., 2006; Walker et al., 2001). Il est alors difficile de tester avec fiabilité l'hypothèse de l'indépendance, de l'effet conjoint ou de l'interaction de ces deux facteurs sur les profils d'activité observés. Le dispositif expérimental présenté ici, avec deux sites côte à côte, permet au moins de travailler à séquence météorologique vécue identique, et en contrôlant la densité de chevreuils sur au moins un des deux sites.

2. Limites associées aux observations

Nous présentons ici les observations manquantes qui peuvent générer des biais dans l'appréciation de l'effet de la météorologie dans les modèles et les séries observées.

a) *Inconnues sur les conditions réelles*

Pour interpréter les effets de la météorologie sur les observations, et pour les intégrer dans les modèles, nous utilisons les données mesurées au niveau atmosphérique et à 2 m du sol. En effet ce sont les mesures les plus accessibles. Néanmoins, la tique ne vit ces conditions que de façon ponctuelle, lorsqu'elle est au sommet de la végétation. Le reste

du temps, les conditions vécues sont celles de la litière du sol, auxquelles nous n'avons pas accès.

b) Inconnue sur l'activité nocturne

Les captures par la méthode du drap sont toujours effectuées le jour. Néanmoins, les conditions de températures et d'humidité optimales pour la mise à l'affût se retrouvent très probablement pendant la nuit et non pendant le jour aux périodes chaudes (Mejlon, 1997). Ceci est conforté par les observations que nous avons effectuées à l'échelle infra-journalière dans cette thèse (chapitre 1, partie 2). En observant l'activité durant le jour en périodes chaudes on observe donc probablement des conditions où l'affût n'est pas optimal, il en résulte des profils de captures dans lesquelles l'activité pourrait être sous-estimée.

c) Autres facteurs intervenants

Des éléments qui peuvent modifier la réponse des tiques aux variables abiotiques et qui n'ont pas été pris en compte dans cette thèse sont à mentionner.

(1) Adaptation climatique

Plusieurs études ont montré que la réponse des tiques *I. ricinus* variait en fonction de leur origine géographique, suggérant une adaptation climatique des populations à l'intérieur de leur aire de répartition (Gilbert et al., 2014; Tomkins et al., 2014). Ainsi, lorsque la réponse des tiques à une variable abiotique a été caractérisée, l'utilisation de cette relation sur une population de tiques provenant d'un climat différent pourrait induire un biais. On peut néanmoins faire l'hypothèse que la forme de la relation est conservée, et que seuls les seuils de réponse varient, comme suggéré par la publication de Tomkins et al. (Tomkins et al., 2014).

(2) Infection par *Borrelia*

Plusieurs études ont montré que la survie des tiques *I. ricinus* sous des conditions estivales peut augmenter lorsque les tiques sont infectées par les bactéries du genre *Borrelia* (Herrmann and Gern, 2010). Cet effet pourrait avoir plusieurs conséquences. D'abord, lorsque dans une étude la prévalence des tiques observées est inconnue, le

statut d'infection peut être hétérogène et générer une grande variabilité inter-individuelle dans la réponse aux conditions météorologiques. Ensuite, lorsque l'effet d'une variable est testé sur des tiques d'élevage non infectées, il est nécessaire de faire l'hypothèse que la relation établie entre la variable de contrôle et la réponse des tiques est transposable aux tiques observées en conditions de terrain.

3. Prise en compte dans les modèles

a) Passé météorologique proche (température, humidité et précipitations)

Les variables température moyenne journalière (moyennée sur 7 jours), humidité relative (moyennée sur 7 jours) et précipitations journalières (cumulées sur 28 jours) ont été intégrées au modèle sous une forme agrégée sur des intervalles de temps allant jusqu'à un mois avant la date de collecte. Ainsi, nous souhaitons retranscrire l'effet du passé météorologique proche sur le déroulement de la dynamique de la population, que l'on sait sous-jacente à l'activité observée.

b) Variation de la durée du jour

Dans le modèle d'activité en chapitre 2, nous avons inclus la variation de durée du jour moyenne sur les trois semaines précédant la collecte comme variable explicative de l'activité saisonnière. Ce choix est pertinent étant donné que la variation de durée du jour a une influence sur la diapause, et donc sur la phénologie (Gray, 1991). Avec l'hypothèse que la variation de la durée du jour régit seule la diapause, cet effet sera alors conservé à l'identique avec le changement climatique. Lorsqu'on simule l'activité sous des scénarios de changement climatique, il est donc essentiel d'inclure cette variable pour tenir compte des conditions saisonnières futures de façon réaliste, si l'effet existe.

c) Effet-site

Dans le modèle de régression présenté en chapitre 2, nous avons fait l'hypothèse qu'aucun facteur biotique, comme la densité d'hôtes, n'intervenait dans la variation saisonnière de l'activité. Seules des variables abiotiques ont été prises comme effets fixes sur la variation saisonnière, ceci afin de rendre le modèle généralisable en tout point de l'aire de répartition. Nous avons fait l'hypothèse que les facteurs biotiques, inclus dans un effet-site, avaient seulement un effet sur le niveau d'abondance des nymphes. Les observations obtenues sur les sites de Gardouch confortent ces hypothèses en ce qui concerne les densités de chevreuils, et à l'échelle intra-annuelle.

C. Modèles développés

Les deux modèles développés dans cette thèse permettent de simuler la saisonnalité de l'activité des nymphes et de la survie des femelles *I. ricinus*. Pour les deux modèles, les variables abiotiques constituent les seules variables en entrée. De plus, nous avons estimé les valeurs des paramètres depuis des données observées, dans le cadre fréquentiste concernant le modèle d'activité, et dans le cadre bayésien concernant le modèle de survie.

1. Modèle d'activité

a) Pertinence pour des cartes de risque

Le modèle d'activité constitue un outil qui peut être utilisé en routine. Il a notamment été développé dans la perspective de l'incorporer dans l'outil FleaTickRisk, dont l'objectif est de produire des cartes du risque de piqûre de tique en routine (Merial, 2015). Alors que dans FleaTickRisk ce risque était auparavant déterminé par un modèle fondé sur la connaissance d'expert (Beugnet et al., 2009), notre modèle permet désormais une prédiction de l'activité à venir basée sur des données observées.

b) Hypothèses sur les variables considérées

Dans la méthode de modélisation utilisée ici, l'effet estimé pour chaque variable provient de l'association établie entre la série temporelle de la variable, et la série de captures. Cette relation ne tient pas compte des processus biologiques sur lesquels la variable agit. Par conséquent, nous avons inclus des variables dont nous connaissons l'effet sur l'activité saisonnière d'*I. ricinus* depuis la littérature. De même, nous avons agrégé les variables abiotiques sur des intervalles de temps cohérent avec leurs effets et permettant de décrire au mieux les variations de l'activité.

c) Choix du type de modèle

Nous avons choisi un modèle statistique plutôt qu'un modèle de dynamique de populations. En effet, le modèle devant servir *in fine* à simuler des prédictions d'activité en routine, nous avons souhaité un modèle qui nécessite un faible nombre de calculs. Les modèles de dynamique de populations requièrent un grand nombre de calculs intermédiaires, c'est pourquoi ils nous paraissaient moins appropriés. Enfin, même si des méthodes ont déjà été utilisées pour ajuster des modèles de dynamique de populations à des séries de captures, elles requièrent des informations sur d'autres états de la dynamique ou bien sur la structure d'âge. En revanche, ces états nous sont inconnus et nous ne disposons ici que des effectifs de captures.

d) Limites du modèle d'activité - rigidité

Lorsqu'il a été utilisé pour simuler les variations d'activité observées sur les sites du projet CC-EID, le modèle d'activité saisonnière ne reproduisait pas l'augmentation modérée de l'activité sur les sites de l'Ouest et du Sud-Ouest en automne. Au contraire, une diminution franche de l'activité était simulée de l'automne à l'hiver, puis la remontée de l'activité au printemps suivant (**Figure IV.1**). Le modèle simulait donc une diminution de l'activité de l'automne à l'hiver quel que soit le site. Il présente donc une certaine rigidité, qui pourrait avoir plusieurs sources. D'une part, elle pourrait provenir de la forme du modèle de régression linéaire polynomiale utilisée. D'autre part, l'effet important de la variation de durée du jour dans le modèle constitue une deuxième

explication. En effet son profil saisonnier varie très peu entre les sites sur lesquelles les simulations ont été effectuées, ce qui pourrait expliquer cette rigidité.

2. Modèle de survie

a) *Avantages du cadre bayésien*

Le cadre bayésien nous a permis de manipuler *i)* un modèle de survie pour définir la partie stochastique de notre modèle, et *ii)* un modèle non linéaire pour définir la partie déterministe de notre modèle. En effet, une forme analytique non linéaire était la plus appropriée pour modéliser la réponse des tiques à l'interaction de la température et de l'humidité relative. Dans le même temps, les durées de survie observées n'étant *a fortiori* pas distribuées de façon gaussienne mais suivaient une distribution exponentielle, le cadre pour la construction du modèle devait donc être non gaussien. De plus, dans ce cadre le dire d'expert sur la biologie d'*I. ricinus* a pu être exploité sous forme de distributions *a priori* informatives sur certains paramètres. Son influence sur l'estimation des distributions *a posteriori* des paramètres s'est avérée forte, ce dire d'expert a donc contribué à la qualité de l'ajustement du modèle.

b) *Limites*

Le modèle sous-estime probablement la survie qui se produit en conditions de terrain. En effet, il a été construit sur des temps de survie obtenus dans des conditions d'exposition à la température et à l'humidité maintenues constantes. Or en conditions naturelles les tiques ne sont exposées que ponctuellement à des humidités basses, puisqu'elles retournent régulièrement dans les couches inférieures de la végétation pour se réhydrater. Leur survie est donc supérieure en conditions naturelles. Cette dynamique complexe n'a pas été incluse dans notre modèle de survie, les données ne le permettant pas. Par conséquent, le modèle ne peut pas encore rendre compte de la survie dans un modèle de dynamique de populations qui simulerait l'activité sur le terrain.

D. Projections avec le changement climatique

Dans ce travail de thèse, nous avons recueilli des observations et mené des simulations pour des conditions saisonnières peu explorées, et pourtant très informatives pour les scénarios de changement climatique.

1. Activité en hiver et début de printemps

Nos résultats permettent de suggérer que l'activité d'*I. ricinus* sera plus élevée pendant la période d'hiver, et plus précoce en début du printemps, en climat futur. D'une part, sur les sites du projet CC-EID situés dans des climats avec des hivers doux et arrosés, nous avons observé une activité modérée pendant les mois d'hiver ainsi qu'un pic plus précoce. D'autre part, lorsque nous avons simulé l'activité saisonnière sur des séries météorologiques générées sous des scénarios de changement climatique, nous avons mis en évidence que l'activité en fin d'hiver et en début de printemps était plus fréquente en fin de siècle (2070-2100) que durant la période de référence (1971-2000). Cette conclusion converge avec l'hypothèse faite dans la littérature concernant *I. ricinus* sous le changement climatique (Gray et al., 2009).

2. Été et début d'automne

L'été 2015 que nous avons observé en région Rhône-Alpes correspond aux étés moyens projetés pour la France avec le changement climatique. De nos observations, on peut suggérer une activité résiduelle après des vagues de chaleurs longues ou répétées. Néanmoins, l'activité pourrait être modérée lorsque les conditions infra-journalières sont favorables à l'affût, le profil de risque qui en résulte pourrait donc être plus complexe que la simple absence d'activité. On peut suggérer également que les conditions d'après-midi assez chaudes observées ponctuellement au printemps vont devenir plus fréquentes, en même temps que des conditions favorables pourront toutefois être trouvées à certains moments de la journée. La variation infra-journalière de l'activité pourrait donc aussi être importante au printemps.

VII. Perspectives

Le travail de thèse présenté ici ouvre un certain nombre de perspectives, tant en modélisation qu'en observation.

A. Approches de modélisation

1. Modèles à développer

a) *Modèles de dynamique de populations*

Dans la perspective de prédire le risque de piqûre par *I. ricinus* depuis la météorologie, les modèles de dynamique de populations sont à privilégier, car ils formalisent l'effet des variables abiotiques sur les processus. En particulier, les modèles de dynamique de populations qui intègrent l'effet de l'humidité relative ou des précipitations devraient être développés plus fréquemment. Ils seraient notamment pertinents pour étudier l'influence inter-annuelle des périodes de sécheresses sur les populations, comme déjà exploré dans certains travaux (Burtis et al., 2016). Ainsi, la capacité des populations à persister lorsque les étés très chauds et très secs arrivent fréquemment pourrait être étudiée. La modélisation de la dynamique de la population pourrait alors être reliée à la modélisation de la répartition spatiale de l'espèce, comme proposé par Estrada-Peña et Estrada-Sánchez (Estrada-Peña and Estrada-Sánchez, 2014). Des scénarios couvrant les dimensions spatiales et temporelles pourraient ainsi être produits pour le changement climatique, comme effectué par Ogden et al. (Ogden et al., 2005) concernant l'expansion d'*I. scapularis* vers le Canada.

b) *Exploiter le cadre bayésien*

Le cadre bayésien constitue une piste pour la modélisation de l'activité saisonnière et des processus biologiques. En effet, parmi les méthodes d'estimation des paramètres, le cadre bayésien permet d'utiliser une large gamme de lois pour décrire la distribution des observations sur lesquelles le modèle doit s'ajuster, tout en permettant d'utiliser des

formes analytiques variées, notamment non linéaires, pour la partie déterministe du modèle. De plus, le cadre bayésien permet de prendre en compte le dire d'expert en formulant des distributions *a priori*. Celui-ci étant considérable et existant sur beaucoup d'aspects de la biologie des tiques, il devrait être exploité davantage. Le dire d'expert permet également d'enrichir les modèles lorsque le nombre de données disponibles est faible.

c) *Inférence sur les modèles de dynamique de populations*

Des approches pour estimer les paramètres des modèles de dynamique de population par inférence, depuis les séries temporelles de captures de tiques observées, devraient être développées. Dans cette perspective, les méthodes d'estimation bayésienne représentent une piste, et ont déjà été utilisées en écologie des populations (Rivot et al., 2004). On peut faire l'hypothèse que le réalisme des modèles en serait augmenté. Cette approche permettrait de tenir compte à la fois des processus biologiques et de l'information apportée sur la saisonnalité par les séries de captures. Cette démarche pourrait permettre de formuler des scénarios sur le déroulement du cycle au cours du temps (exemple : « timing » des diapauses, accumulation de chaleur nécessaire au développement), et d'éliminer certains scénarios.

d) *Approches par dire d'expert*

En l'absence de données, les processus pourraient être modélisés par dire d'expert. Cette approche est utilisée lorsque l'on veut produire des prédictions alors que les observations disponibles sont insuffisantes pour ajuster un modèle (Zapata-Vázquez et al., 2014). Elle pourrait être appliquée tant pour déterminer la forme analytique du modèle que pour déterminer les distributions à attribuer aux paramètres du modèle.

e) *Préserver la parcimonie*

Bien qu'il soit essentiel de rendre les modèles de dynamique de populations plus sensibles aux effets des variables abiotiques sur les processus biologiques, la parcimonie du modèle devra néanmoins être préservée, ceci pour éviter des modèles dont le

comportement serait trop complexe à analyser. Les variables abiotiques et les processus à intégrer doivent donc être priorisés.

2. Variables à étudier, processus à modéliser

a) Modèles pour l'affût

Pour valider les modèles de dynamique de populations, la population en phase active simulée par le modèle est confrontée aux séries de captures observées. Il est alors fait l'hypothèse que les collectes renseignent sur la population en phase active. Or, si les conditions horaires de la collecte ne sont pas optimales pour l'affût, les effectifs de collecte observés peuvent donner une estimation erronée de la population en phase active, et mener à des erreurs d'interprétation des séries observées ou des séries simulées par les modèles. Par conséquent, des modèles pour la probabilité d'affût devraient être développés.. Dans les séries observées CC-EID, les collectes n'ont pas toujours été effectuées sous les conditions optimales pour l'affût. Néanmoins, les heures de collecte ont été notées, et les conditions météorologiques horaires ont été mesurées. Avec un modèle d'affût météo-sensible qui décrirait l'intensité d'affût à l'échelle horaire, on pourrait corriger les effectifs observés et ainsi mieux estimer la population en phase active depuis ces séries.

b) Modèles pour la diapause

L'entrée et la sortie de diapause devraient être modélisées pour pouvoir ensuite être intégrées aux modèles de dynamique de populations. En effet, le début et la fin de la diapause développementale déterminent le moment à partir la chaleur est accumulée. Ceci permettrait *in fine* de mieux prédire le moment d'émergence des tiques pour une séquence de température donnée.

c) Précipitations et rythme de l'apport en eau

(1) Importance avec le changement climatique

Une augmentation de température est projetée de façon très vraisemblable sur toute l'Europe, avec des variations selon les régions et les saisons. Au contraire, l'effet du changement climatique sur les précipitations est plus incertain. Une augmentation est attendue sur certaines régions et certaines saisons.

(2) Disponibilité en eau

L'effet de la fréquence et de l'intensité des précipitations sur la teneur en humidité dans l'environnement immédiat des tiques devrait être approfondi. La variation temporelle de la disponibilité en eau pour les tiques, ainsi que son association avec le comportement des tiques, devraient être caractérisées. En effet, la disponibilité en eau pourrait être un indicateur du comportement des tiques plus pertinent que l'humidité atmosphérique ou les cumuls de précipitations utilisés classiquement. Elle pourrait être approchée par des indices satellitaires ou météorologiques.

(3) Applications

Cet indicateur pourrait renseigner sur les périodes auxquelles les probabilités de survie et d'affût seraient maximales. De plus, il pourrait être étudié si la disponibilité en eau permet d'expliquer l'activité hivernale observée sur les sites du réseau CC-EID situés sur la façade Ouest de la France (site de Nantes) ainsi que dans le Sud-Ouest (site de Gardouch).

(4) Profil futur des précipitations

Enfin, étudier le futur profil saisonnier des précipitations, par exemple en éditant des diagrammes ombro-thermiques depuis les séries de précipitations simulées sous scénario de changement climatique, pourrait informer à la fois sur la saisonnalité future, et sur l'aire de répartition future.

B. Observations

Les perspectives de modélisation proposées ci-dessus nécessitent des observations spécifiques, depuis les captures au drap ou depuis des dispositifs expérimentaux ciblés.

1. Données de captures et mesures météorologiques

a) *Maintenir le suivi au long terme*

Pour les besoins de la thèse, nous avons choisi de limiter la période d'analyse des collectes mensuelles CC-EID à la fin du mois de juillet 2016. Néanmoins, les collectes se poursuivent depuis, l'objectif du projet étant d'obtenir plusieurs années de suivi en continu. Les séries temporelles pluriannuelles qui seront ainsi obtenues pourraient apporter de nombreux éléments de réponse concernant l'activité saisonnière. D'abord, lorsque les profils de variations de l'activité sont appréhendés à l'échelle saisonnière, beaucoup d'années de collectes sont requises. De plus, elles permettent d'appréhender la variabilité inter-annuelle dans certaines données, comme la date de début d'activité au printemps, ou la forme et la hauteur des pics d'activité. Les données sur le long terme permettent également d'observer une multitude de situations, dont certaines sont informatives pour le changement climatique. Enfin, elles permettent d'émettre des hypothèses, et d'ouvrir des pistes de travail.

b) *Connaître les populations d'adultes et de larves*

Dans cette thèse nous nous sommes concentrés sur la variation saisonnière de la stase nymphe uniquement. Néanmoins, pour appréhender la dynamique de la population, les effectifs de larves et d'adultes sont indispensables. Bien que les adultes aient été capturés et comptés dans les collectes CC-EID, l'expérience acquise depuis le travail de collectes suggère que ces effectifs ont été sous-estimés à cause d'une détection faible par la méthode du drap. Elle pourrait cependant être améliorée en utilisant une autre méthode de collecte (McCoy and Boulanger, 2015). Les effectifs de larves ont été évalués par une échelle semi-quantitative, la variation temporelle de ces effectifs reste à analyser.

c) *Mesurer les conditions du sol*

La température et l'humidité au niveau de la litière du sol seraient à mesurer sur les sites de collecte du réseau CC-EID, simultanément aux mesures horaires par les micro-

stations météorologiques positionnées sur chaque site. L'amplitude de variation des conditions du sol au cours du temps étant supposée beaucoup plus faible que les variations au niveau atmosphérique, cette différence pourrait ainsi être caractérisée.

2. Expérimentations

a) *Conditions de terrain contrôlées*

Même si les études longitudinales sur le terrain renseignent sur les séquences d'activité et météorologiques qui se produisent réellement, les conditions de terrain demeurent non contrôlées, et la taille des populations dans les différentes phases y est inconnue.

(1) Expériences en populations fermées

Des expériences en populations connues, maintenues constantes dans des enclos (« field plots ») et avec marquage des individus peuvent être élaborées directement sur le site de collecte (Daniel et al., 1976; Dautel et al., 2008; Perret et al., 2004). Elles pourraient renseigner

- sur les déterminants de l'intensité d'affût et les déterminants du déclenchement de la diapause,
- sur la capacité de résilience des tiques après des épisodes d'exposition à la dessiccation, ce qui renseignerait à la fois sur les capacités d'affût et le mécanisme de survie,
- sur l'échelle à laquelle il est pertinent de considérer les variables abiotiques. Ce dernier point permettrait de valider les intervalles de temps choisis dans notre modèle d'activité.

Néanmoins, observer la réponse des tiques dans l'habitat naturel peut s'avérer difficile, c'est pourquoi les conditions abiotiques d'intérêt pourraient être ciblées et mimées en conditions de laboratoires lorsque nécessaire. Ceci requiert de bien connaître les conditions météorologiques réellement vécues par les tiques, notamment la chaleur reçue et la disponibilité en eau dans l'environnement immédiat.

(2) Expériences en laboratoire

Les expérimentations en laboratoires permettent d'observer les mêmes processus, mais en conditions contrôlées. Les conditions fluctuantes de température et d'humidité, ainsi que les conditions dans la litière du sol pourraient notamment y être mimées.

b) Connaître la structure d'âge

Afin d'identifier grossièrement les tiques « jeunes » (émergence récente), des tiques « âgées » (émergence ancienne), la datation du dernier repas de sang a été proposée par le dosage des réserves de graisses (Crooks, 2006; Randolph et al., 2002; Walker, 2001): plus le repas de sang est lointain dans le temps, et plus les réserves qui restent à la tique sont faibles. Les méthodes proposées étant perfectibles, un des objectifs du projet CC-EID est d'identifier des marqueurs des réserves de triglycérides chez les tiques collectées. Ainsi, les tiques capturées ont été stockées de façon à préserver les composants biologiques, dont les réserves de graisses. Une première étude de preuve de concept a donné des résultats très encourageants. Au sein d'une population capturée à un temps donné, on pourrait ainsi connaître la proportion de tiques qui ont émergé récemment, et la proportion de tiques dont l'émergence est plus ancienne. Cette structure d'âge pourrait être analysée simultanément avec le passé météorologique et de photopériode des tiques, qui est suivi sur chaque site. Ceci permettrait d'établir des scénarios quant à l'effet de la durée du jour et de la vitesse d'accumulation de chaleur sur les diapauses et le développement, et ce sur les différents sites du projet CC-EID. On pourrait ainsi étudier si une variabilité spatiale existe dans la phénologie, notamment dû à des différences d'accumulation de chaleur entre les climats des sites. Ces scénarios pourraient être confrontés aux scénarios sur la phénologie déjà formulés par certains auteurs.

VIII. Conclusion

Cette thèse s'inscrit dans le projet CC-EID du métaprogramme INRA ACCAF (Adaptation au Changement Climatique de l'Agriculture et de la Forêt), dans lequel s'associent un réseau d'observatoires de tiques et un projet de modélisation. Il nous a été ainsi possible de suivre le risque d'être piqué par une tique *Ixodes ricinus*. Il a été quantifié sur le terrain par le nombre de tiques à l'affût pour une surface donnée.

Le pic d'activité des nymphes *Ixodes ricinus* est observé dans une période s'étalant depuis le milieu du printemps jusqu'au début de l'été selon les années et les sites. Nous avons réalisé un modèle d'activité reliant les variables abiotiques (météorologiques et variation de la durée du jour) et l'activité saisonnière observée. Nous avons pu le confronter à des données n'ayant pas servi pour la construction du modèle. Il simule ce que l'on observe sur le terrain, un pic d'activité printanier suivi d'une chute estivale. Plus le climat présente des températures chaudes, plus le pic printanier est précoce, qu'il soit observé ou simulé. Le modèle simule une activité résiduelle en hiver en particulier pour les hivers doux et humides. Toutefois, pour ces hivers doux il reste en deca des valeurs observées où l'activité hivernale, modérée par ailleurs, pouvait être plus élevée qu'en fin d'été.

Dans ce travail nous avons aussi pu souligner l'importance de l'humidité sur l'activité et la survie d'*I. ricinus*. Une humidité faible diminue considérablement l'activité et la survie. Ce phénomène est particulièrement visible lors de vagues de chaleur en fin de printemps et début d'été, où l'activité varie considérablement dans la journée au fur et à mesure que la température augmente et que l'humidité diminue.

Depuis tous nos résultats (observations sous différents climats et simulations), en climat futur, nous nous attendons à :

- des pics de printemps plus précoces,
- une activité hivernale augmentée,
- une chute estivale de l'activité et de la survie plus prononcée en lien avec les étés chauds et secs.

Tous ces évènements auront un impact durable sur la dynamique des populations.

Nous pouvons nous attendre à ce que des zones de montagne actuellement trop froides pour permettre la persistance des populations d'*Ixodes ricinus* leur deviennent favorables avec le changement climatique. A l'inverse, une incertitude existe sur l'extension de la zone actuellement défavorable qui est pour l'instant localisée sur le pourtour méditerranéen.

En climat futur, comme actuellement, il est important de connaître les variations du risque de piqûre de tique pour apporter un outil d'alerte précoce fiable à destination des publics. Ceci nécessite des suivis par un travail d'observations, des expérimentations et un travail de modélisation qui prennent en compte les différentes échelles auxquelles agit la météorologie.

IX. Références

- Aeschlimann, A., 1972. *Ixodes ricinus*, Linné, 1758 (Ixodoidea; Ixodidae) Essai préliminaire de synthèse sur la biologie de cette espèce en Suisse. *Acta Trop.* 29.
- Afonso, A., Abrahantes, J.C., Conraths, F., Veldhuis, A., Elbers, A., Roberts, H., Van der Stede, Y., Méroc, E., Gache, K., Richardson, J., 2014. The Schmallenberg virus epidemic in Europe-2011-2013. *Prev. Vet. Med.* 116, 391–403. doi:10.1016/j.prevetmed.2014.02.012
- Alonso-Carné, J., García-Martín, A., Estrada-Peña, A., 2016. Modelling the Phenological Relationships of Questing Immature *Ixodes Ricinus* (Ixodidae) Using Temperature and NDVI Data. *Zoonoses Public Health* 63, 40–52. doi:10.1111/zph.12203
- Barros V.R., Field, C.B., Dokken D.J., Mastrandrea M.D., Mach K.J., Bilir T.E., Chatterjee M., Ebi K.L., Estrada Y.O., Genova R.C., Girma B., Kissel E.S., Levy A.N., MacCracken S., Mastrandrea P.R., White L.L., 2014. *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects.* Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Belozerov, V.N., Naumov, R.L., 2002. Nymphal diapause and its photoperiodic control in the tick *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae). *Folia Parasitol. (Praha)* 49, 314–318.
- Beugnet, F., Chalvet-Monfray, K., 2013. Impact of climate change in the epidemiology of vector-borne diseases in domestic carnivores. *Comp. Immunol. Microbiol. Infect. Dis.* 36, 559–566. doi:10.1016/j.cimid.2013.07.003
- 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.
- Beugnet, F., Marié, J.-L., 2009. Emerging arthropod-borne diseases of companion animals in Europe. *Vet. Parasitol.* 163, 298–305. doi:10.1016/j.vetpar.2009.03.028
- Boeuf, P., Drummer, H.E., Richards, J.S., Scoullar, M.J.L., Beeson, J.G., 2016. The global threat of Zika virus to pregnancy: epidemiology, clinical perspectives, mechanisms, and impact. *BMC Med.* 14. doi:10.1186/s12916-016-0660-0
- Bord, S., Druilhet, P., Gasqui, P., Abrial, D., Vourc'h, G., 2014. Bayesian estimation of abundance based on removal sampling under weak assumption of closed population with catchability depending on environmental conditions. Application to tick abundance. *Ecol. Model.* 274, 72–79. doi:10.1016/j.ecolmodel.2013.12.004
- Boyard, C., Barnouin, J., Gasqui, P., Vourc'h, G., 2007. Local environmental factors characterizing *Ixodes ricinus* nymph abundance in grazed permanent pastures for cattle. *Parasitology* 134, 987–994.
- Boyard, C., Vourc'h, G., Barnouin, J., 2008. The relationships between *Ixodes ricinus* and small mammal species at the woodland–pasture interface. *Exp. Appl. Acarol.* 44, 61–76.
- Buczek, A., Ciura, D., Bartosik, K., Zając, Z., Kulisz, J., 2014. Threat of attacks of *Ixodes ricinus* ticks (Ixodida: Ixodidae) and Lyme borreliosis within urban heat islands in south-western Poland. *Parasit. Vectors* 7. doi:10.1186/s13071-014-0562-y

- Burri, C., Moran Cadenas, F., Douet, V., Moret, J., Gern, L., 2007. *Ixodes ricinus* density and infection prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato along a North-facing altitudinal gradient in the Rhône Valley (Switzerland). *Vector Borne Zoonotic Dis. Larchmt.* N 7, 50–58. doi:10.1089/vbz.2006.0569
- 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. doi:10.1186/s13071-016-1894-6
- Camicas, J.-L. (Ed.), 1998. Les tiques du monde (Acarida, Ixodida): nomenclature, stades décrits, hôtes, répartition (espèces décrites avant le 1/01/96) = The ticks of the world (Acarida, Ixodida): nomenclature, described stages, hosts, distribution (including new species described before 1/01/96). Editions de l'Orstom, Paris.
- Campbell, J.A., 1948. The life history and development of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L., in Scotland under natural and controlled conditions. University of Edinburgh, Edinburgh, UK.
- Chalvet-Monfray, K., Sabatier, P., Bicout, D.J., 2007. Downscaling modeling of the aggressiveness of mosquitoes vectors of diseases. *Ecol. Model.* 204, 540–546. doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.01.024
- Charre, J., 1997. Dessine-moi un climat. Que penser du diagramme ombrothermique. *Mappemonde* 2, 29–31.
- Climpact-Metnext, 2016. Présentation du groupe Climpact-Metnext [WWW Document]. URL <http://www.climpact.com/soci%C3%A9t%C3%A9.html> (accessed 10.24.16).
- Crooks, E., 2006. Walking by *Ixodes ricinus* ticks: intrinsic and extrinsic factors determine the attraction of moisture or host odour. *J. Exp. Biol.* 209, 2138–2142. doi:10.1242/jeb.02238
- Daniel, M., Cerny, V., Dusbabek, F., Honzakova, E., Olejnicek, J., 1976. Influence of microclimate on the life cycle of the common tick *Ixodes ricinus* (L.) in thermophilic oak forest. *Folia Parasitol. (Praha)* 23, 327–342.
- Daniel, M., Malý, M., Danielová, V., Kříž, B., Nuttall, P., 2015. Abiotic predictors and annual seasonal dynamics of *Ixodes ricinus*, the major disease vector of Central Europe. *Parasit. Vectors* 8. doi:10.1186/s13071-015-1092-y
- Dautel, H., Dippela, C., Kaemmer, D., Werkhausen, A., Kahl, O., 2008. Winter activity of *Ixodes ricinus* in a Berlin forest. *Int. J. Med. Microbiol.* 298, 50–54. doi:10.1016/j.ijmm.2008.01.010
- Demir, T., Kilic, S., 2016. Zika virus: a new arboviral public health problem. *Folia Microbiol. (Praha)* 61, 523–527. doi:10.1007/s12223-016-0467-6
- Dobson, A.D.M., Randolph, S.E., 2011. Modelling the effects of recent changes in climate, host density and acaricide treatments on population dynamics of *Ixodes ricinus* in the UK. *J. Appl. Ecol.* 48, 1029–1037. doi:10.1111/j.1365-2664.2011.02004.x
- ECDC, 2016. *Hyalomma marginatum* [WWW Document]. URL <http://ecdc.europa.eu/en/healthtopics/vectors/ticks/pages/hyalomma-marginatum-.aspx#epidemiology> (accessed 12.13.16).
- ECMWF, 2016. Forty years of advancing global NWP through co-operation [WWW Document]. URL <http://www.ecmwf.int/> (accessed 10.24.16).

- Elbers, A.R.W., Koenraadt, C.J.M., Meiswinkel, R., 2015. Mosquitoes and Culicoides biting midges: vector range and the influence of climate change. *Rev. Sci. Tech. Int. Off. Epizoot.* 34, 123–137.
- ESCAAP France, 2015. Les tiques du chien et du chat - Piroplasmose, Lyme, Ehrlichiose, Bartonellose [WWW Document]. URL <https://www.esccap.fr/arthropodes/tiques-risques-maladie-chien-chat.html> (accessed 12.7.16).
- Estrada-Peña, A., Estrada-Sánchez, D., 2014. Deconstructing *Ixodes ricinus*: a partial matrix model allowing mapping of tick development, mortality and activity rates: Deconstructing *Ixodes ricinus*: a partial matrix model. *Med. Vet. Entomol.* 28, 35–49. doi:10.1111/mve.12009
- Estrada-Peña, A., Farkas, R., Jaenson, T.G., Madder, M., Pascucci, I., Salman, M., Tarrés-Call, J., 2010. Scientific opinion on geographic distribution of tick-borne infections and their vectors in Europe and the other regions of the Mediterranean Basin: EFSA Panel on Animal Health and Welfare (AHAW). *EFSA J.*
- Estrada-Peña, A., Venzal, J.M., Acedo, C.S., 2006. The tick *Ixodes ricinus*: distribution and climate preferences in the western Palaearctic. *Med. Vet. Entomol.* 20, 189–197. doi:10.1111/j.1365-2915.2006.00622.x
- European Centre for Disease Prevention and Control (Ed.), 2012. Epidemiological situation of tick-borne encephalitis in the European Union and European Free Trade Association countries, ECDC technical report. ECDC [u.a.], Stockholm.
- Fofana, A., Toma, L., Moran, D., Gunn, G.J., Stott, A.W., 2009. Measuring the economic benefits and costs of Bluetongue virus outbreak and control strategies in Scotland (83rd Annual Conference, March 30-April 1, 2009, Dublin, Ireland No. 51052). Agricultural Economics Society.
- Gaede, K., Knülle, W., 1997. On the mechanism of water vapour sorption from unsaturated atmospheres by ticks. *J. Exp. Biol.* 200, 1491–1498.
- Gale, P., Brouwer, A., Ramnial, V., Kelly, L., Kosmider, R., Fooks, A.R., Snary, E.L., 2010. Assessing the impact of climate change on vector-borne viruses in the EU through the elicitation of expert opinion. *Epidemiol. Infect.* 138, 214–225. doi:10.1017/S0950268809990367
- Gardiner, W.P., Gettinby, G., 1983. A weather-based prediction model for the life-cycle of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. *Vet. Parasitol.* 13, 77–84.
- Gardiner, W.P., Gray, J.S., 1986. A computer simulation of the effects of specific environmental factors on the development of the sheep tick *Ixodes ricinus* L. *Vet. Parasitol.* 19, 133–144.
- 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. doi:10.1002/ece3.1014
- Gilbert, L., Maffey, G.L., Ramsay, S.L., Hester, A.J., 2012. The effect of deer management on the abundance of *Ixodes ricinus* in Scotland. *Ecol. Appl.* 22, 658–667.
- Gilot, B., Pautou, G., Moncada, E., 1975. Première contribution à l'étude écologique d'*Ixodes ricinus* (Linné, 1758) (Acarina, Ixodoidea) dans le Sud-Est de la France. *Acta Trop.* 32.
- Gray, J.S., 2008. *Ixodes ricinus* seasonal activity: Implications of global warming indicated by revisiting tick and weather data. *Int. J. Med. Microbiol.* 298, 19–24. doi:10.1016/j.ijmm.2007.09.005

- Gray, J.S., 1991. The development and seasonal activity of the tick *Ixodes ricinus*: a vector of Lyme borreliosis. *Rev Med. Vet Entomol.* 79, 323–333.
- Gray, J.S., Dautel, H., Estrada-Pena, A., Kahl, O., Lindgren, E., 2009. Effects of climate change on ticks and tick-borne diseases in Europe. *Interdiscip. Perspect. Infect. Dis.* 2009, 593232–Article ID 593232. doi:10.1155/2009/593232
- Hancock, P.A., Brackley, R., Palmer, S.C.F., 2011. Modelling the effect of temperature variation on the seasonal dynamics of *Ixodes ricinus* tick populations. *Int. J. Parasitol.* 41, 513–522. doi:10.1016/j.ijpara.2010.12.012
- 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. doi:10.1016/j.ttbdis.2013.05.002
- Herrmann, C., Gern, L., 2010. Survival of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) Under Challenging Conditions of Temperature and Humidity Is Influenced by *Borrelia burgdorferi* sensu lato Infection. *J. Med. Entomol.* 47, 1196–1204. doi:10.1603/ME10111
- Hoch, T., Monnet, Y., Agoulon, A., 2010. Influence of host migration between woodland and pasture on the population dynamics of the tick *Ixodes ricinus*: A modelling approach. *Ecol. Model.* 221, 1798–1806. doi:10.1016/j.ecolmodel.2010.04.008
- Holsinger, K.E., Weir, B.S., 2009. Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting FST. *Nat. Rev. Genet.* 10, 639–650. doi:10.1038/nrg2611
- Institut National de Veille Sanitaire, 2016. Borréliose de lyme [WWW Document]. URL <http://invs.santepubliquefrance.fr//fr/Dossiers-thematiques/Maladies-infectieuses/Maladies-a-transmission-vectorielle/Borreliose-de-lyme> (accessed 12.24.16).
- James, M.C., Bowman, A.S., Forbes, K.J., Lewis, F., McLeod, J.E., Gilbert, L., 2013. Environmental determinants of *Ixodes ricinus* ticks and the incidence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato, the agent of Lyme borreliosis, in Scotland. *Parasitology* 140, 237–246. doi:10.1017/S003118201200145X
- Johnson, L., Aylward, A., Stricker, R.B., 2011. Healthcare access and burden of care for patients with Lyme disease: A large United States survey. *Health Policy* 102, 64–71. doi:10.1016/j.healthpol.2011.05.007
- Joly, D., Brossard, T., Cardot, H., Cavailhes, J., Hilal, M., Wavresky, P., 2010. Les types de climats en France, une construction spatiale. *Cybergeo Eur. J. Geogr.* doi:10.4000/cybergeo.23155
- Joncour, G., 2009. L'éhrlichiose granulocytaire bovine en France, état des lieux après sept ans d'investigation par les vétérinaires praticiens. La vache laitière bio-indicateur de présence d'*Anaplasma phagocytophilum*. *Bull. Société Vét. Prat.* 93.
- Jongejan, F., Uilenberg, G., 2004. The global importance of ticks. *Parasitology* 129, S3–S14. doi:10.1017/S0031182004005967
- Kahl, O., 1991. Water management of the non-parasitic phases of *Ixodes ricinus* in the course of its postembryonic development. *Mod. Acarol.* 2, 371–374.
- Kahl, O., Knülle, W., 1988. Water vapour uptake from subsaturated atmospheres by engorged immature ixodid ticks. *Exp. Appl. Acarol.* 4, 73–83.

- Kiewra, D., Kryza, M., Szymanowski, M., 2014. Influence of selected meteorological variables on the questing activity of *Ixodes ricinus* ticks in Lower Silesia, SW Poland. *J. Vector Ecol.* 39, 138–145.
- Kiffner, C., Loedige, C., Alings, M., Vor, T., Ruehe, F., 2010. Abundance estimation of *Ixodes* ticks (Acari: Ixodidae) on roe deer (*Capreolus capreolus*). *Exp. Appl. Acarol.* 52, 73–84. doi:10.1007/s10493-010-9341-4
- Korenberg, E.I., 2000. Seasonal population dynamics of *Ixodes* ticks and tick-borne encephalitis virus. *Exp. Appl. Acarol.* 24, 665–681.
- 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 Micro* 4, 660–669.
- Lee, B.Y., Bacon, K.M., Bottazzi, M.E., Hotez, P.J., 2013. Global economic burden of Chagas disease: a computational simulation model. *Lancet Infect. Dis.* 13, 342–348. doi:10.1016/S1473-3099(13)70002-1
- Lees, A.D., 1946. The water balance in *Ixodes ricinus* L. and certain other species of ticks. *Parasitology* 37, 1–20.
- Lees, A.D., Milne, A., 1951. The seasonal and diurnal activities of individual sheep ticks (*Ixodes ricinus* L). *Parasitology* 41, 189–208.
- L’Hostis, M., Dumon, H., Dorchies, B., Boisdrón, F., Gorenflot, A., 1995. Seasonal incidence and ecology of the tick *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) on grazing pastures in Western France. *Exp. Appl. Acarol.* 19, 211–220.
- Li, S., Gilbert, L., Harrison, P.A., Rounsevell, M.D.A., 2016. Modelling the seasonality of Lyme disease risk and the potential impacts of a warming climate within the heterogeneous landscapes of Scotland. *J. R. Soc. Interface* 13. doi:10.1098/rsif.2016.0140
- Li, S., Vanwambeke, S.O., Lycoppe, A.M., Speybroeck, N., 2014. Impacts of deer management practices on the spatial dynamics of the tick *Ixodes ricinus*: A scenario analysis. *Ecol. Model.* 276, 1–13. doi:10.1016/j.ecolmodel.2013.12.023
- Lindgren, E., Jaenson, T.G., others, 2006. Lyme borreliosis in Europe: influences of climate and climate change, epidemiology, ecology and adaptation measures. WHO Regional Office for Europe Copenhagen.
- Lindgren, E., Tälleklint, L., Polfeldt, T., 2000. Impact of climatic change on the northern latitude limit and population density of the disease-transmitting European tick *Ixodes ricinus*. *Environ. Health Perspect.* 108, 119–123.
- Lindgren, E., Tälleklint, L., Polfeldt, T., 2000. Impact of climatic change on the northern latitude limit and population density of the disease-transmitting European tick *Ixodes ricinus*. *Environ. Health Perspect.* 108, 119.
- MacLeod, J., 1935. *Ixodes ricinus* in Relation to its Physical Environment: II. The Factors Governing Survival and Activity. *Parasitology* 27, 123–144. doi:10.1017/S0031182000015006
- MacLeod, J., 1932. The bionomics of *Ixodes ricinus* L., the “sheep tick” of Scotland. *Parasitology* 24.
- Materna, J., Daniel, M., Danielová, V., 2005. Altitudinal distribution limit of the tick *Ixodes ricinus* shifted considerably towards higher altitudes in central Europe: results of three years monitoring in the Krkonose Mts. (Czech Republic). *Cent. Eur. J. Public Health* 13, 24–28.

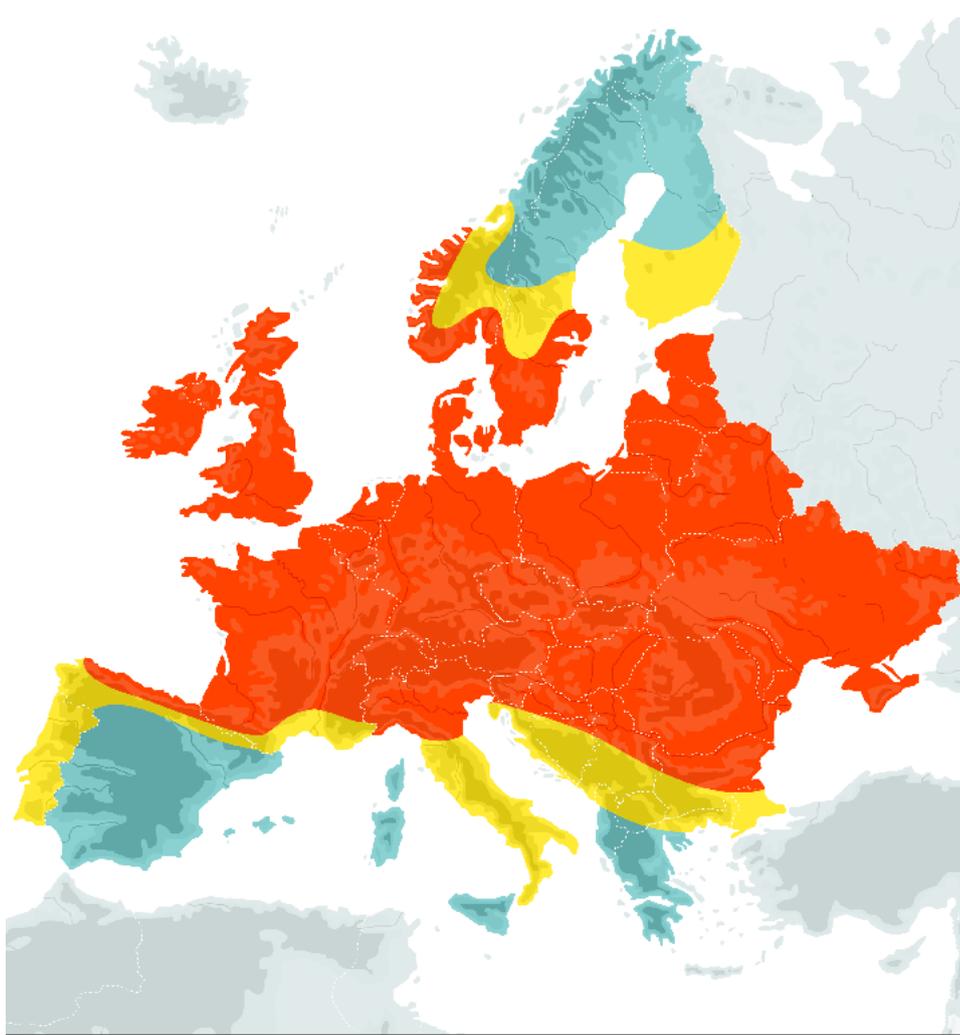
- McCoy, K.D., Boulanger, N., 2015. Tiques et maladies à tiques - Biologie, écologie évolutive, épidémiologie, IRD. ed, Didactiques. Marseille.
- Mejlon, H.A., 1997. Diel activity of *Ixodes ricinus* Acari: Ixodidae at two locations near Stockholm, Sweden. *Exp. Appl. Acarol.* 21, 247–256.
- Merial, 2015. FleaTickRisk [WWW Document]. URL <http://www.fleatickrisk.com/EN/Pages/Home.aspx> (accessed 7.29.15).
- MétéoFrance, 2016a. Bilans climatiques [WWW Document]. URL <http://www.meteofrance.fr/climat-passe-et-futur/bilans-climatiques> (accessed 11.1.16).
- MétéoFrance, 2016b. Drias, Les futurs du climat [WWW Document]. URL <http://www.drias-climat.fr/> (accessed 10.29.16).
- MétéoFrance, 2015a. ClimatHD : le climat passé et futur en France – Une application de Météo-France [WWW Document]. URL <http://www.meteofrance.fr/climat-passe-et-futur/climathd> (accessed 12.23.15).
- MétéoFrance, 2015b. Bilan : l'été 2015 au second rang des étés les plus chauds [WWW Document]. URL <http://www.meteofrance.fr/actualites/28268797-bilan-l-ete-2015-au-second-rang-des-etes-les-plus-chauds> (accessed 4.19.16).
- Mihalca, A.D., Dumitrache, M.O., Sándor, A.D., Magdaş, C., Oltean, M., Györke, A., Matei, I.A., Ionică, A., D'Amico, G., Cozma, V., others, 2012. Tick parasites of rodents in Romania: host preferences, community structure and geographical distribution. *Parasit. Vectors* 5, 1.
- Milne, A., 1950. The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L.; microhabitat economy of the adult tick. *Parasitology* 40, 14–34.
- Mount, G.A., Haile, D.G., Daniels, E., 1997. Simulation of blacklegged tick (Acari : Ixodidae) population dynamics and transmission of *Borrelia burgdorferi*. *J Med Entomol* 34, 461–484.
- Mücher, C.A., Klijn, J.A., Wascher, D.M., Schaminée, J.H.J., 2010. A new European Landscape Classification (LANMAP): A transparent, flexible and user-oriented methodology to distinguish landscapes. *Ecol. Indic.* 10, 87–103. doi:10.1016/j.ecolind.2009.03.018
- 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. doi:10.1016/j.ijpara.2004.12.013
- Ogden, N.H., Lindsay, L.R., Beauchamp, G., Charron, D., Maarouf, A., O'Callaghan, C.J., Waltner-Toews, D., Barker, I.K., 2004. Investigation of Relationships Between Temperature and Developmental Rates of Tick *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) in the Laboratory and Field. *J. Med. Entomol.* 41, 622–633.
- Ogden, N.H., Maarouf, A., Barker, I.K., Bigras-Poulin, M., Lindsay, L.R., Morshed, M.G., O'Callaghan, C.J., Ramay, F., Waltner-Toews, D., Charron, D.F., 2006. Climate change and the potential for range expansion of the Lyme disease vector *Ixodes scapularis* in Canada. *Int. J. Parasitol.* 36, 63–70. doi:10.1016/j.ijpara.2005.08.016
- Ostfeld, R.S., Canham, C.D., Oggenfuss, K., Winchcombe, R.J., Keesing, F., 2006. Climate, deer, rodents, and acorns as determinants of variation in Lyme-disease risk. *Plos Biol.* 4, 1058–1068. doi:10.1371/journal.pbio.0040145

- Ouzeau, G., Déqué, M., Jouini, M., Planton, S., Vautard, R., 2014. Le climat de la France au XXI^e siècle [WWW Document]. URL <http://www.developpement-durable.gouv.fr/Volume-4-Scenarios-regionalises.html> (accessed 10.12.15).
- Paul, R.E.L., Cote, M., Le Naour, E., Bonnet, S.I., 2016. Environmental factors influencing tick densities over seven years in a French suburban forest. *Parasit. Vectors* 9. doi:10.1186/s13071-016-1591-5
- Perez, G., Bastian, S., Agoulon, A., Bouju, A., Durand, A., Faille, F., Lebert, I., Rantier, Y., Plantard, O., Butet, A., 2016. Effect of landscape features on the relationship between *Ixodes ricinus* ticks and their small mammal hosts. *Parasit. Vectors* 9. doi:10.1186/s13071-016-1296-9
- Pérez-Eid, C., 2007. Les tiques : identification, biologie, importance médicale et vétérinaire.
- Perret, J.L., Guerin, P.M., Diehl, P.A., Vlimant, M., Gern, L., 2003. Darkness induces mobility, and saturation deficit limits questing duration, in the tick *Ixodes ricinus*. *J. Exp. Biol.* 206, 1809–1815. doi: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.
- Porretta, D., Mastrantonio, V., Amendolia, S., Gaiarsa, S., Epis, S., Genchi, C., Bandi, C., Otranto, D., Urbanelli, S., 2013. Effects of global changes on the climatic niche of the tick *Ixodes ricinus* inferred by species distribution modelling. *Parasit. Vectors* 6, 8. doi:10.1186/1756-3305-6-271
- Qviller, L., Grøva, L., Viljugrein, H., Klingen, I., Mysterud, A., 2014. Temporal pattern of questing tick *Ixodes ricinus* density at differing elevations in the coastal region of western Norway. *Parasit. Vectors* 7, 179. doi:10.1186/1756-3305-7-179
- Randolph, S.E., 2004. Tick ecology: processes and patterns behind the epidemiological risk posed by Ixodid ticks as vectors. *Parasitology* 129, S37–S65.
- 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. doi:10.1016/S0020-7519(02)00030-9
- Rieux, A., Lenormand, T., Carlier, J., de Lapeyre de Bellaire, L., Ravigné, V., 2013. Using neutral cline decay to estimate contemporary dispersal: a generic tool and its application to a major crop pathogen. *Ecol. Lett.* 16, 721–730. doi:10.1111/ele.12090
- Rivot, E., Prévost, E., Parent, E., Baglinière, J.L., 2004. A Bayesian state-space modelling framework for fitting a salmon stage-structured population dynamic model to multiple time series of field data. *Ecol. Model.* 179, 463–485. doi:10.1016/j.ecolmodel.2004.05.011
- Rodriguez, G., 2010. Parametric Survival Models. Technical report, Princeton, NJ: Princeton University.
- Roman-Amat, B., 2007. Préparer les forêts françaises au changement climatique. Rapp. À MM Minist. L'Agriculture Pêche L'Ecologie Dév. L'Aménagement Durables Déc.
- Rosa, R., Pugliese, A., 2007. Effects of tick population dynamics and host densities on the persistence of tick-borne infections. *Math. Biosci.* 208, 216–240.

- Rudolph, D., Knülle, W., 1974. Site and mechanism of water vapour uptake from the atmosphere in Ixodid ticks. *Nature* 249, 84–85.
- Schulz, M., Mahling, M., Pfister, K., 2014. Abundance and seasonal activity of questing *Ixodes ricinus* ticks in their natural habitats in southern Germany in 2011. *J. Vector Ecol.* 39, 56–65. doi:10.1111/j.1948-7134.2014.12070.x
- Semenza, J.C., Suk, J.E., Estevez, V., Ebi, K.L., Lindgren, E., 2011. Mapping Climate Change Vulnerabilities to Infectious Diseases in Europe. *Environ. Health Perspect.* 120, 385–392. doi:10.1289/ehp.1103805
- Stafford, K.C., 1994. Survival of immature *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) at different relative humidities. *J. Med. Entomol.* 31, 310–314.
- Sutherst, R.W., 2004. Global Change and Human Vulnerability to Vector-Borne Diseases. *Clin. Microbiol. Rev.* 17, 136–173. doi:10.1128/CMR.17.1.136-173.2004
- Sutherst, R.W., 2001. The vulnerability of animal and human health to parasites under global change. *Int. J. Parasitol.* 31, 933–948. doi:10.1016/S0020-7519(01)00203-X
- Tagliapietra, V., Rosa, 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. doi:10.1016/j.vetpar.2011.07.022
- Tomkins, J.L., Aungier, J., Hazel, W., Gilbert, L., 2014. Towards an Evolutionary Understanding of Questing Behaviour in the Tick *Ixodes ricinus*. *PLoS ONE* 9, e110028. doi:10.1371/journal.pone.0110028
- van den Wijngaard, C.C., Hofhuis, A., Harms, M.G., Haagsma, J.A., Wong, A., de Wit, G.A., Havelaar, A.H., Lugné, A.K., Suijkerbuijk, A.W.M., van Pelt, W., 2015. The burden of Lyme borreliosis expressed in disability-adjusted life years. *Eur. J. Public Health* 25, 1071–1078. doi:10.1093/eurpub/ckv091
- Vassallo, M., Paul, R.E.L., Perez-Eid, C., 2000. Temporal distribution of the annual nymphal stock of *Ixodes ricinus* ticks. *Exp. Appl. Acarol.* 24, 941–949. doi:10.1023/A:1010669003887
- Vor, T., Kiffner, C., Hagedorn, P., Niedrig, M., Ruehe, F., 2010. Tick burden on European roe deer (*Capreolus capreolus*). *Exp. Appl. Acarol.* 51, 405–417. doi:10.1007/s10493-010-9337-0
- Walker, A.R., 2001. Age structure of a population of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in relation to its seasonal questing. *Bull. Entomol. Res.* 91, 69–78.
- Walker, A.R., Alberdi, M.P., Urquhart, K.A., Rose, H., 2001. Risk factors in habitats of the tick *Ixodes ricinus* influencing human exposure to *Ehrlichia phagocytophila* bacteria. *Med. Vet. Entomol.* 15, 40–49.
- Wang, J., 2005. Estimation of effective population sizes from data on genetic markers. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 360, 1395–1409. doi:10.1098/rstb.2005.1682
- WHO, 2016. Vector-borne diseases [WWW Document]. WHO. URL <http://www.who.int/mediacentre/factsheets/fs387/en/> (accessed 12.10.16).
- Zapata-Vázquez, R.E., O'Hagan, A., Soares Bastos, L., 2014. Eliciting expert judgements about a set of proportions. *J. Appl. Stat.* 41, 1919–1933.

X. Annexes

A. Aire de répartition d'*Ixodes ricinus* selon le dire d'expert



Distribution map of *Ixodes ricinus* in Europe

- Abundant
- Present
- Sporadic report

With courtesy of Luís Cardoso, Robert Farkas, Domenico Otranto, Kurt Pfister, Xavier Roura, Smaragda Sotiraki, Donato Traversa, Richard Wall



Figure X.1 Aire de répartition d'*Ixodes ricinus* définie par consultation d'experts.
Source : société Merial.

B. Données météorologiques horaires mesurées

Les figures de cette annexe donnent un aperçu des amplitudes journalières de température et d'humidité relative observées sous le couvert forestier selon les saisons avec comme exemple le site de Lyon. Ces amplitudes sont déterminées depuis les données horaires mesurées par la station à 2 m du sol installée sur le site. Les données horaires utilisées ici vont du 8 avril 2014 au 22 juillet 2016.

L'amplitude est calculée entre les valeurs journalières minimale et maximale. Chaque point représente une journée. Les graphiques servent à analyser en même temps la valeur minimale journalière (en abscisse), la valeur maximale journalière (en ordonnée) et l'amplitude représentée par des bandes de couleur. Les graphes sont à analyser comme présenté en **Figure X.2** : par exemple concernant la température, plus un point est situé haut sur le graphe et plus ce jour présentait une maximale élevée. Concernant l'humidité relative la valeur de 100% correspond à la rosée ou bien à l'occurrence de pluie.

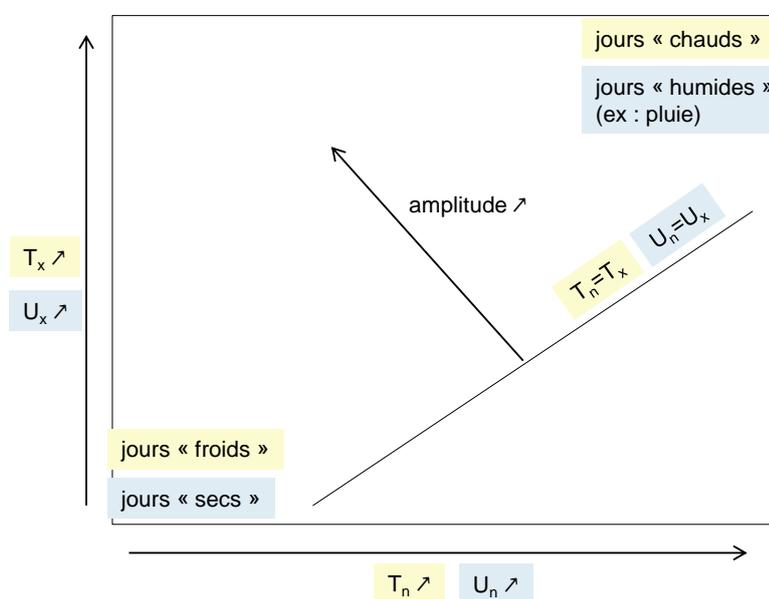


Figure X.2 Méthode pour l'interprétation des Figures 3 à 6.

T_n = température minimale journalière, T_x = température maximale journalière, U_n = humidité relative minimale journalière, U_x = humidité relative maximale journalière.

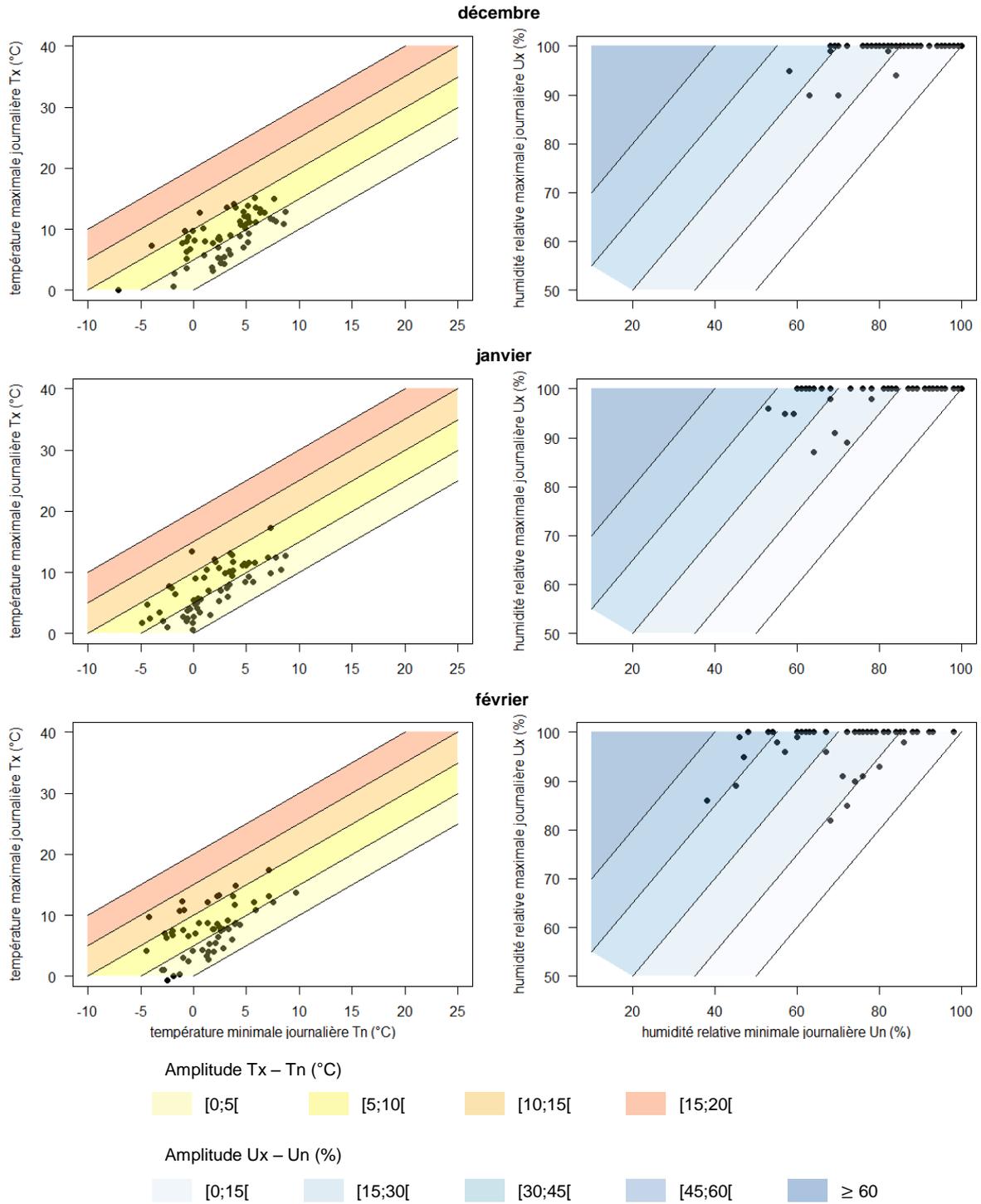


Figure X.3 Amplitudes journalières de température et d’humidité relative pour les mois d’hiver.

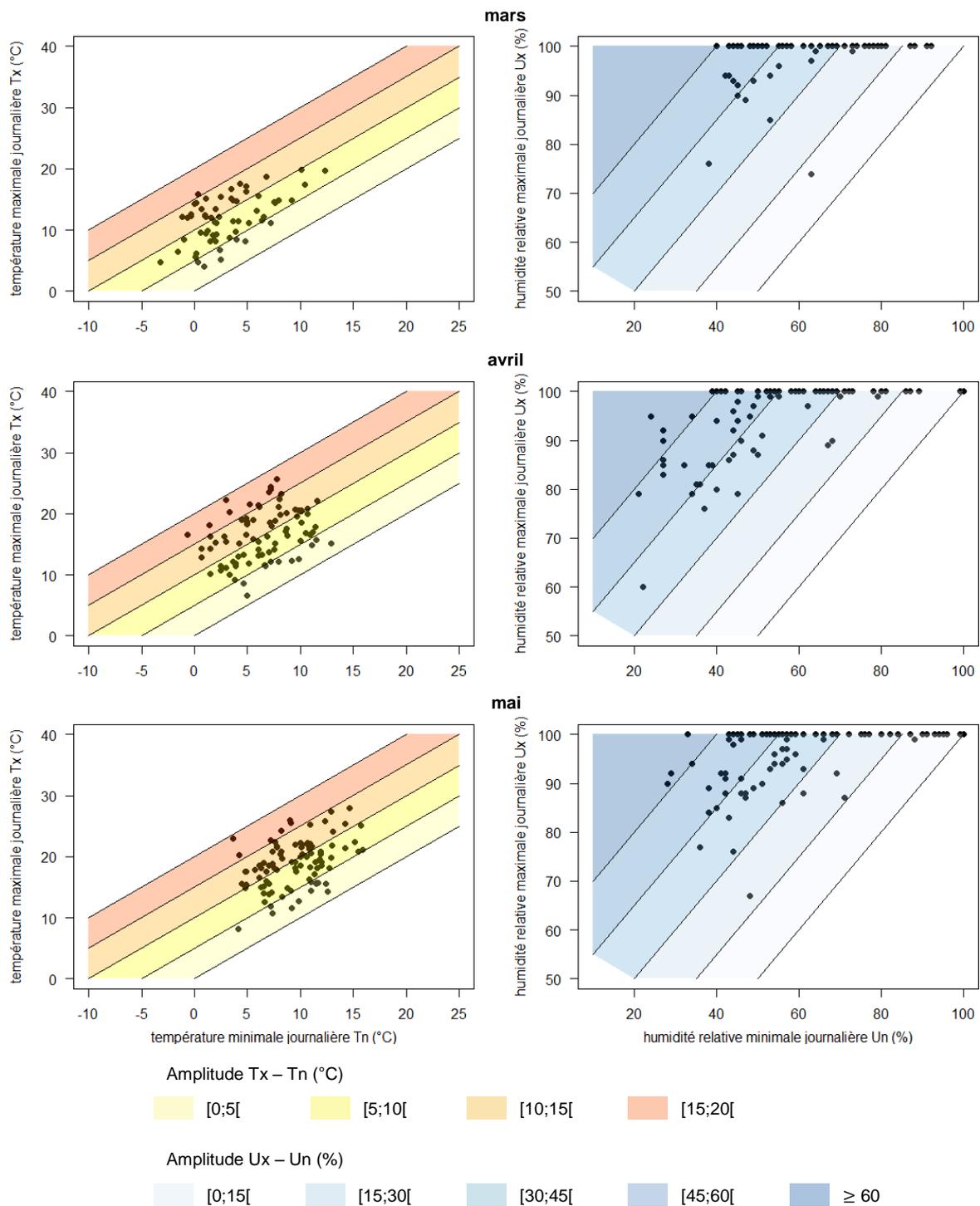


Figure X.4 Amplitudes journalières de température et d'humidité relative pour les mois de printemps.

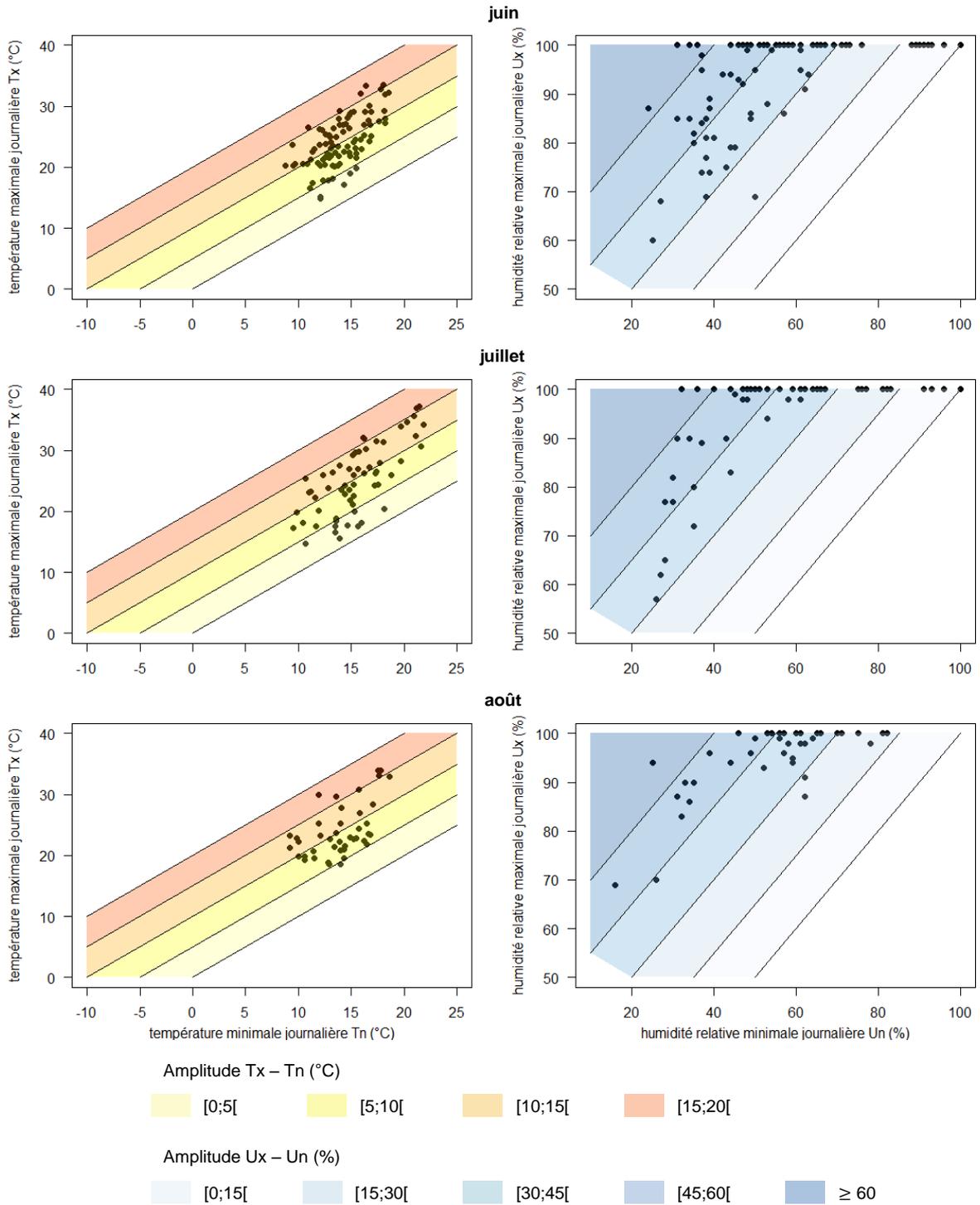


Figure X.5 Amplitudes journalières de température et d'humidité relative pour les mois d'été.

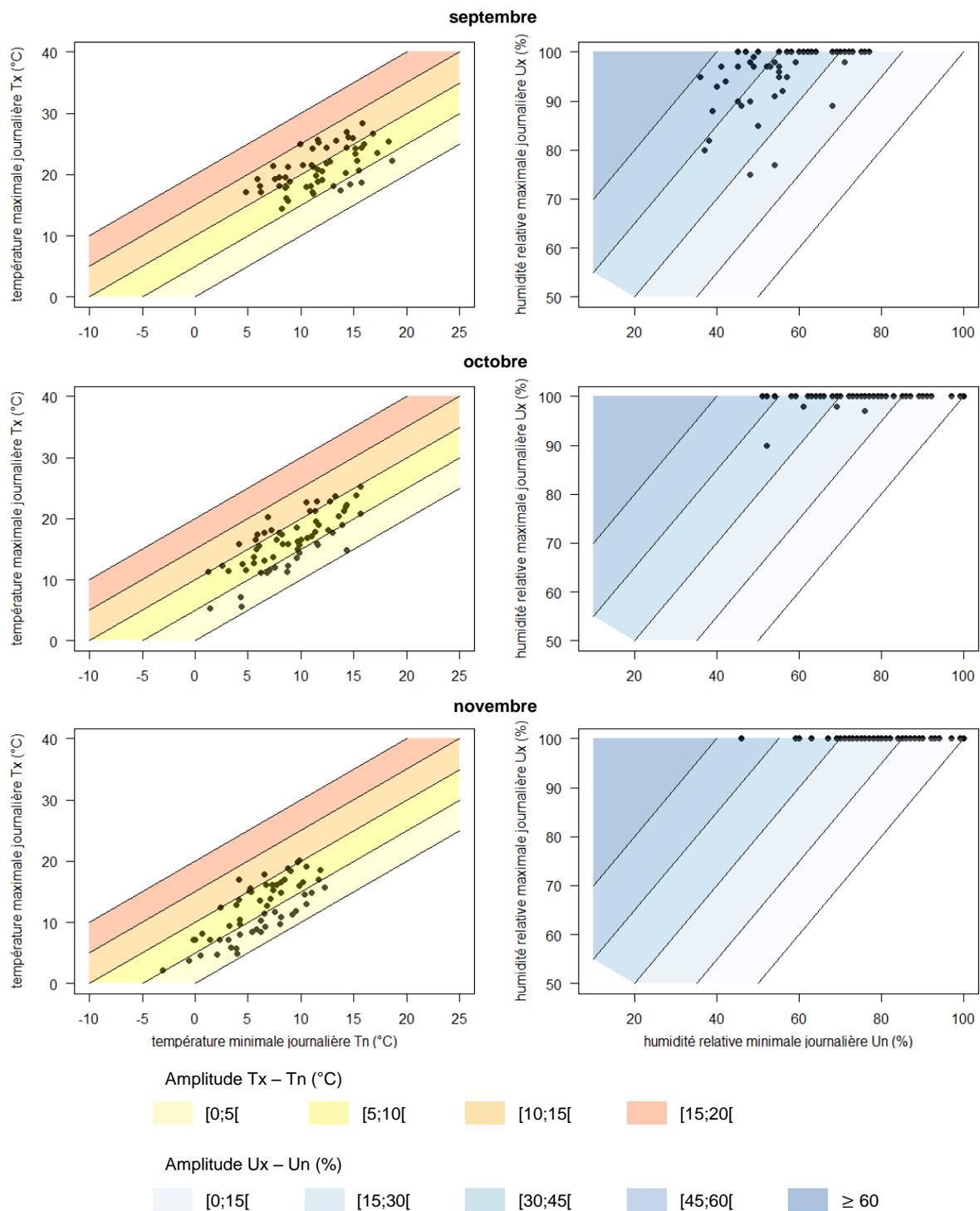


Figure X.6 Amplitudes journalières de température et d'humidité relative pour les mois d'automne.

C. Simulations de l'activité saisonnière sous scénario de changement climatique

Les figures de cette annexe présentent les années-type des effectifs de nymphes simulés avec le modèle développé en chapitre 2 sur des projections de séries météorologiques sous le scénario de changement climatique RCP 8.5. La **Figure X.7** permet de localiser les sites sur lesquels les simulations ont été générées.

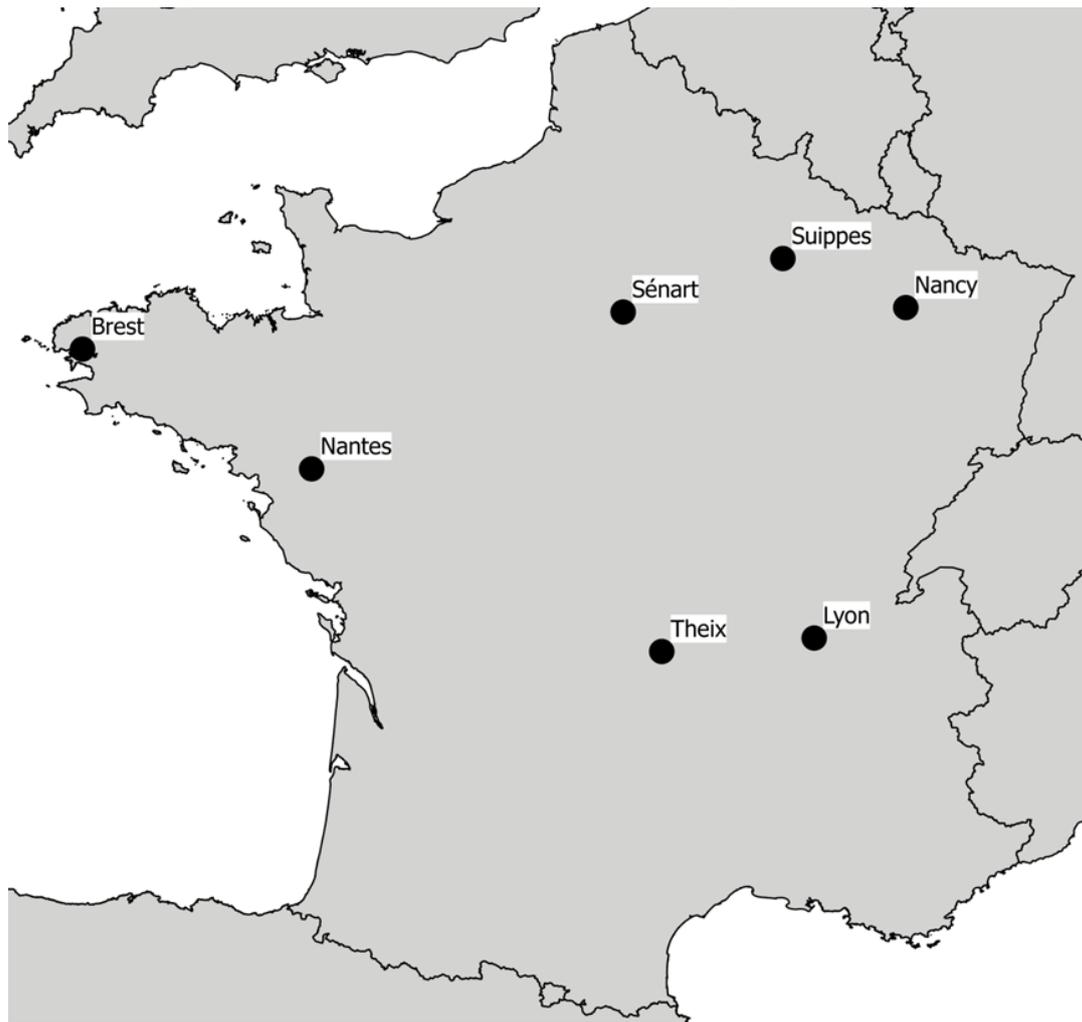


Figure X.7 Localisation des sites sur lesquels ont été simulés les profils d'activité des nymphes *I. ricinus* sous des scénarios de changement climatique.

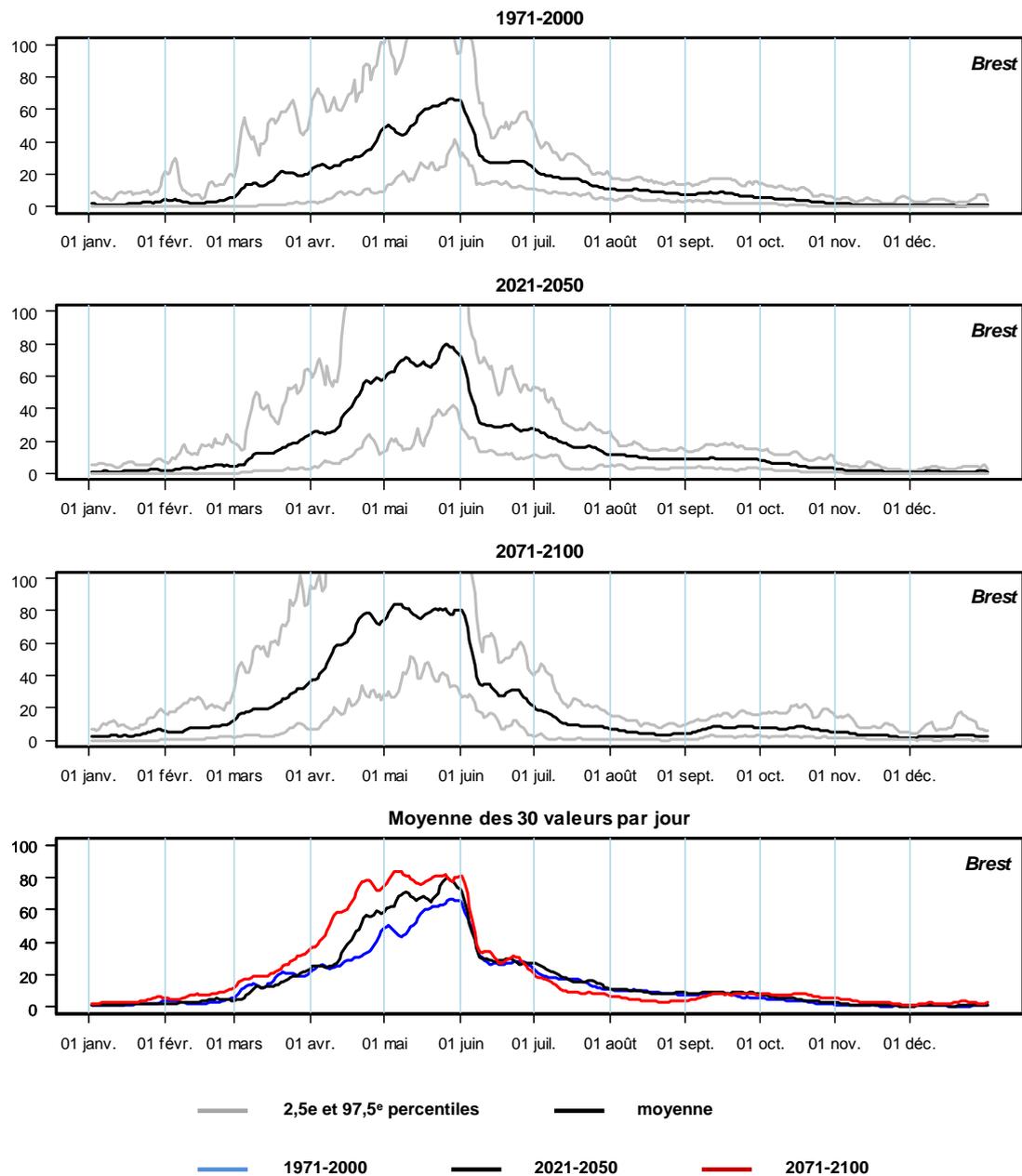


Figure X.8 Année-type des effectifs de nymphes simulés sur le site de Brest (Bretagne, Ouest de la France) sous le scénario de changement climatique RCP 8.5.

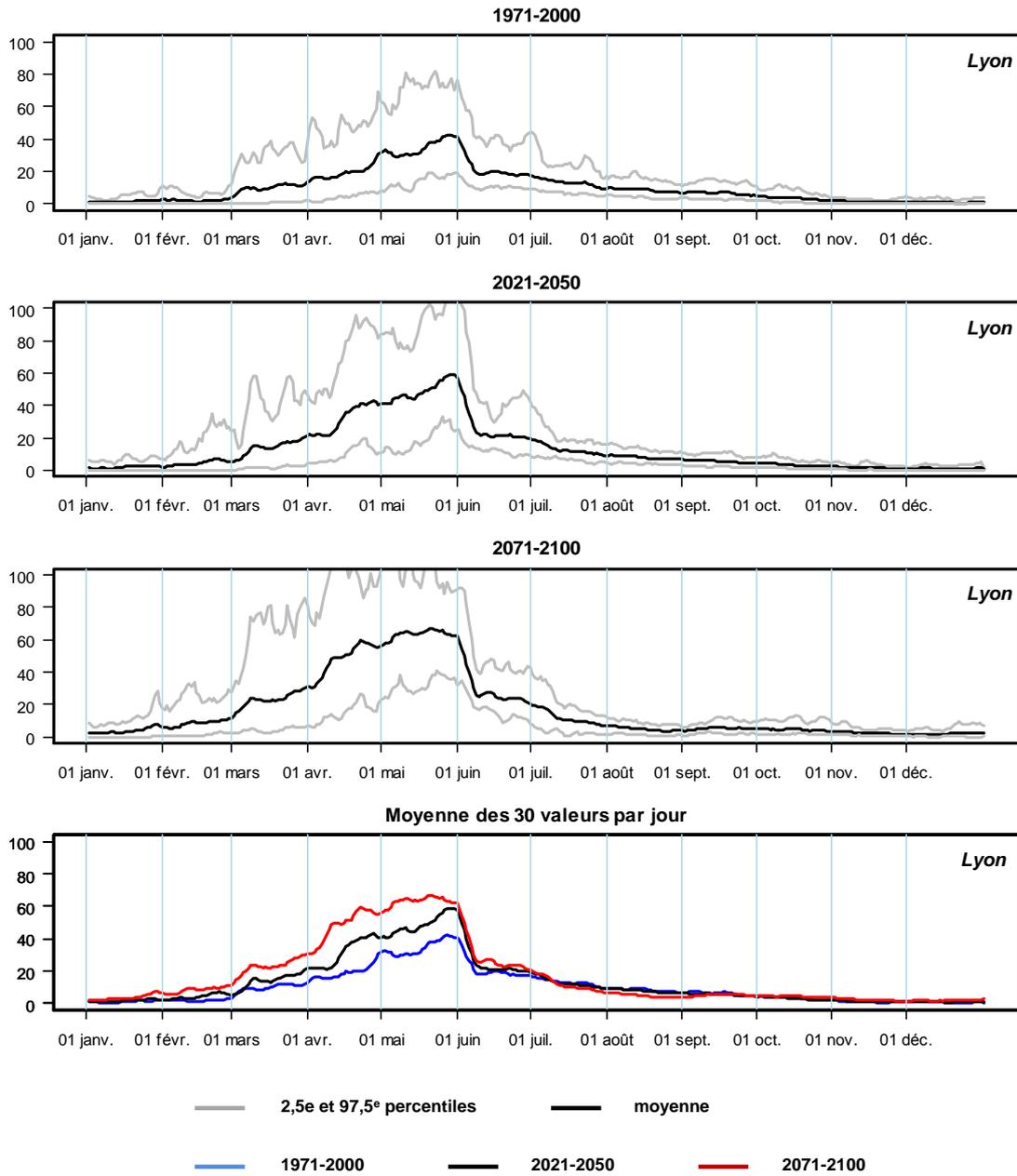


Figure X.9 Année-type des effectifs de nymphes simulés sur le site de Lyon (Centre-Est de la France) sous le scénario de changement climatique RCP 8.5.

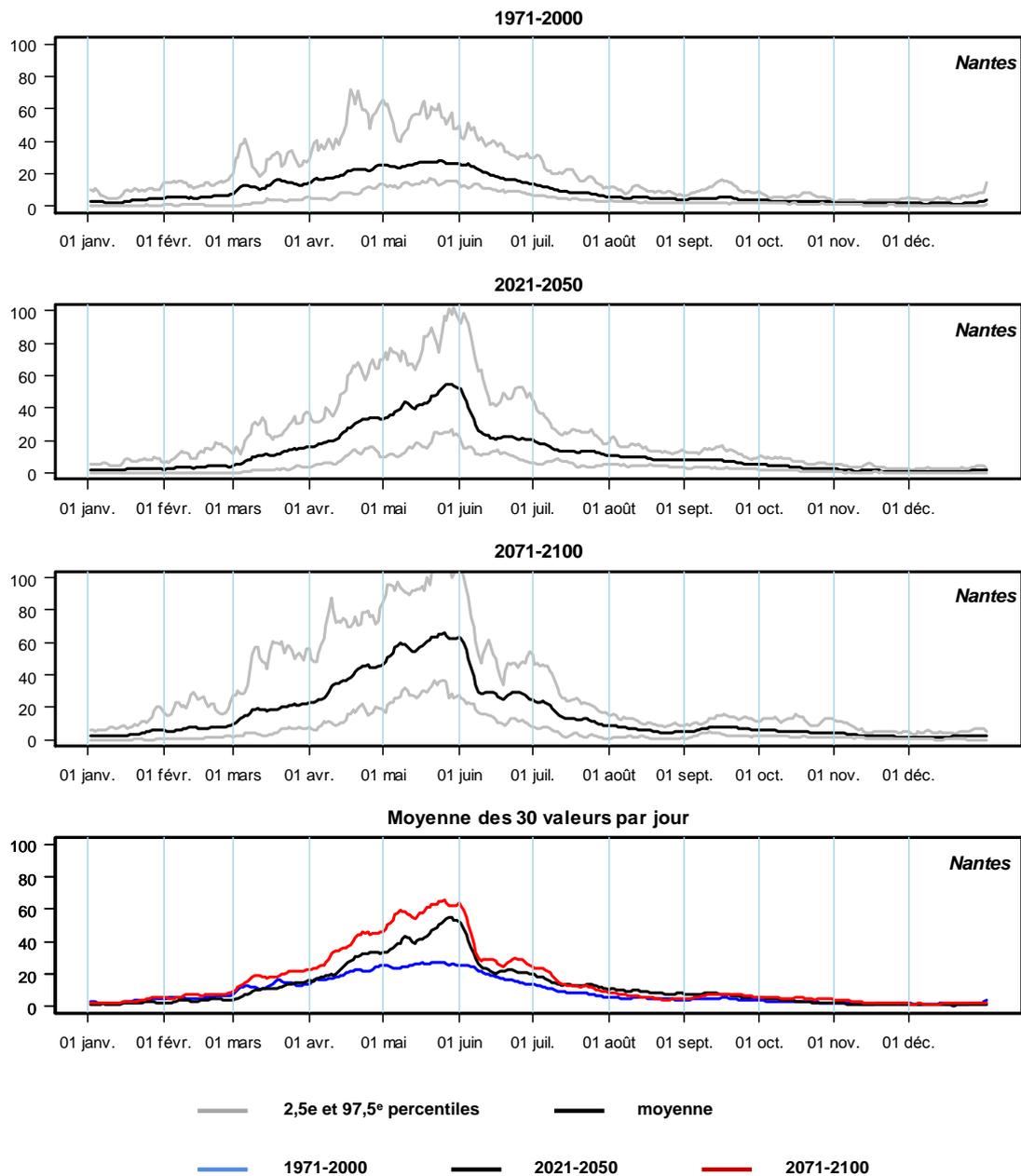


Figure X.10 Année-type des effectifs de nymphes simulés sur le site de Nantes (Ouest de la France) sous le scénario de changement climatique RCP 8.5.

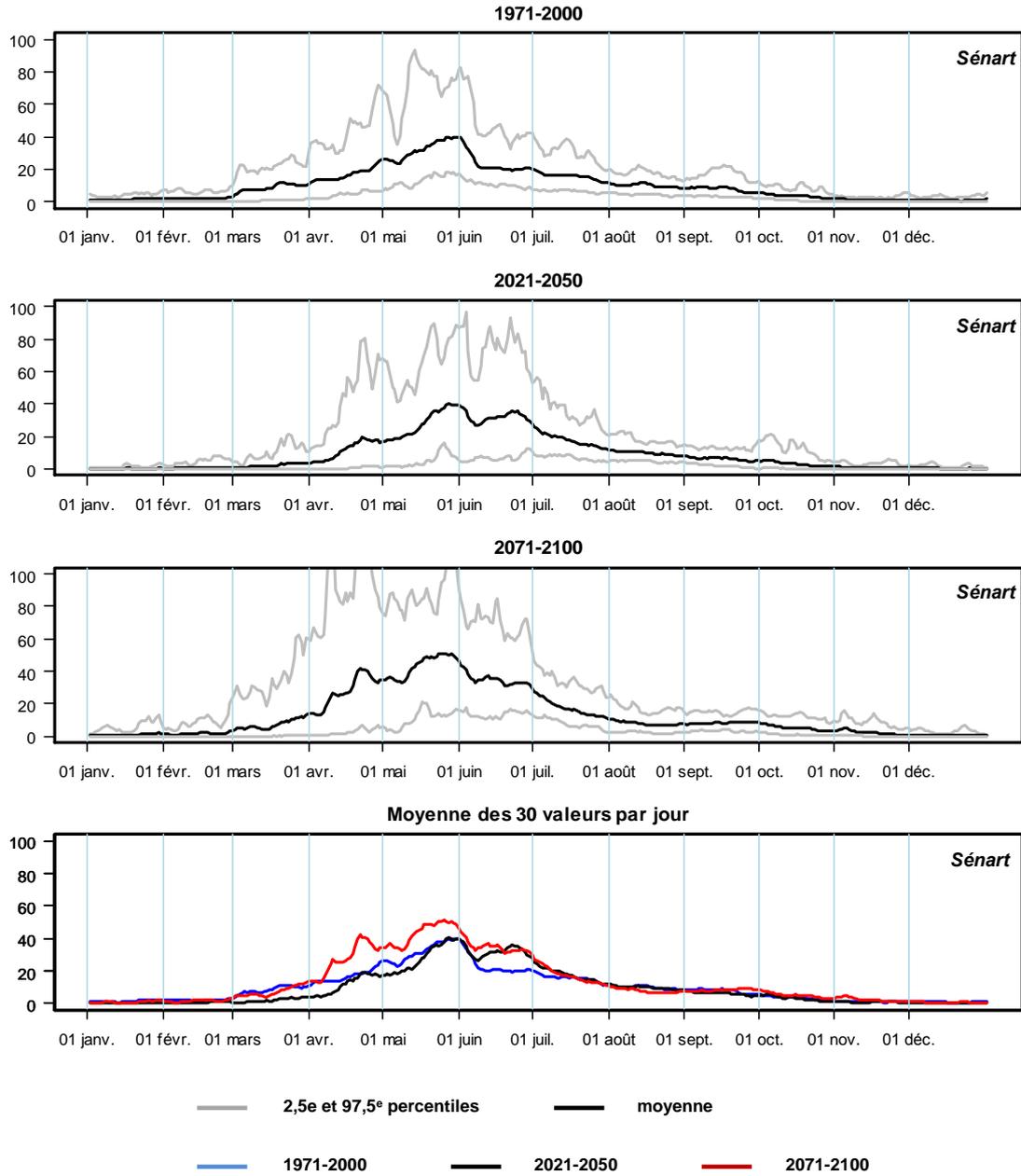


Figure X.11 Année-type des effectifs de nymphes simulés sur le site de Sénart (région parisienne, Nord de la France) sous le scénario de changement climatique RCP 8.5.

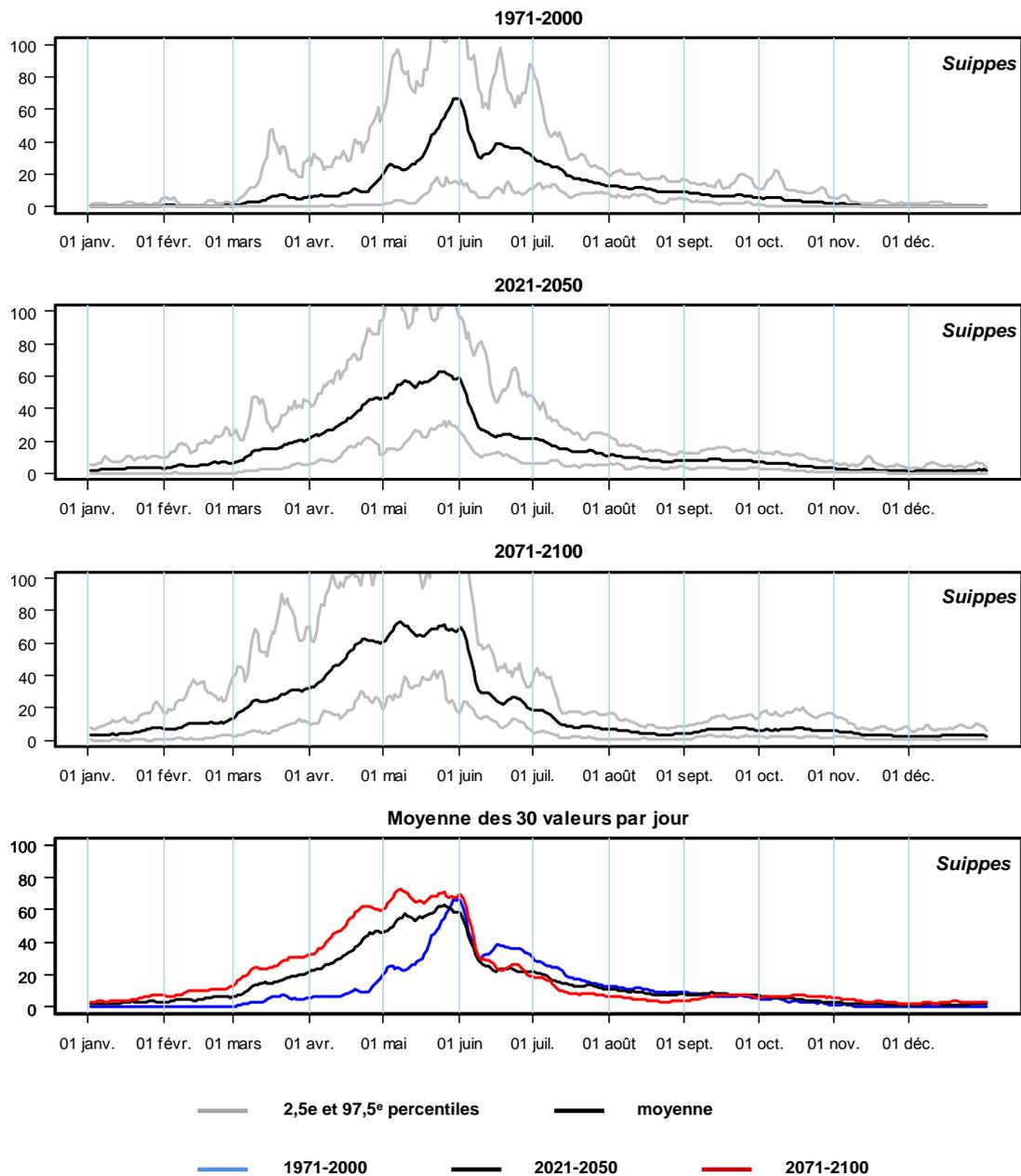


Figure X.12 Année-type des effectifs de nymphes simulés sur le site de Suippes (Nord-Est de la France) sous le scénario de changement climatique RCP 8.5.

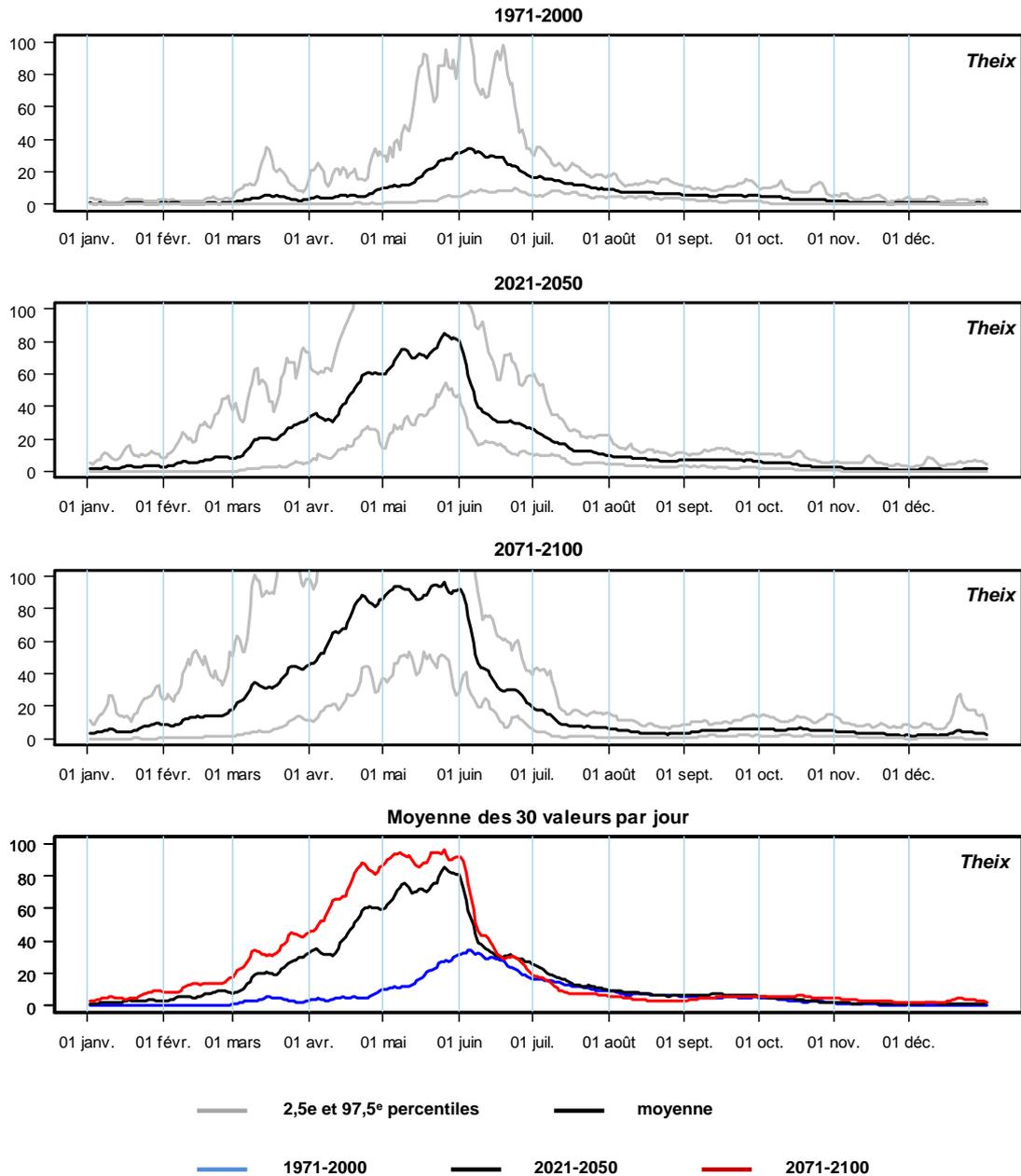


Figure X.13 Année-type des effectifs de nymphes simulés sur le site de Theix (Centre de la France) sous le scénario de changement climatique RCP 8.5.

Integrating the effects of weather factors in the modeling of the survival and activity in *Ixodes ricinus* tick populations in the context of climate change

The tick species *Ixodes ricinus* is a vector of major concern for animal and public health in Europe. Climate change will probably modify its activity time patterns. In the present and future bite risk assessment, weather-based models are required to predict tick activity. In this work a weather-based generalized linear regression model was fitted to tick count time series to predict the seasonal activity in *I. ricinus* nymphs. Using this model we simulated activity time series with climate change weather time series as inputs. A weather-based model was fitted to survival durations in *I. ricinus* females using a Bayesian estimation method. Simultaneously to modeling, we settled several observatories located in the climate areas encountered in mainland France to investigate the seasonal activity patterns of *I. ricinus* populations. Monthly tick collection was performed in routine from April 2014 to July 2016. *I. ricinus* behavior was investigated under conditions which are informative to assess the impact of climate change on activity. Both our observed and simulated results reinforce the hypothesis that activity periods will spread over winter under climate change. In summer season, activity was moderately high at some moments of the day, which underlined that the intra-day scale should be considered when assessing summer activity. The survival model successfully simulated the critical effect of dryness on female survival. In this work we highlighted the need *i)* to acquire observations under present conditions which are close to the ones projected under climate change, *ii)* to strengthen the sensitivity of population dynamic models to water availability in the close environment of ticks, and *iii)* to investigate the effects of the weather conditions undergone by ticks on their population dynamics at the inter-annual scale.

Keywords: *Ixodes ricinus*, modeling, seasonal activity, survival, weather, climate change