

UNIVERSITE PARIS-EST

ECOLE DOCTORALE DE SANTE PUBLIQUE N°570

Thèse de Doctorat

Spécialité du doctorat : Santé publique - épidémiologie

par

Amalia RATAUD

Eco-épidémiologie du système Oiseaux – Tiques – *Borrelia*

Thèse dirigée par Pierre-Yves HENRY, Maud MARSOT et Sara MOUTAILLER

Soutenue le 12 décembre 2022 au laboratoire de santé animale de l'ANSES (Maisons-Alfort,
94, France)

Composition du jury :

Mme Karen D. McCOY, Directrice de recherche	Présidente
Mme Sylvie LECOLLINET, Chercheur	Rapporteur
Mr Olivier PLANTARD, Directeur de recherche	Rapporteur
Mme Céline RICHOMME, Chargée de projet de recherche	Examinatrice
Mr Julien GASPARINI, Professeur des Universités	Examineur
Mr Pierre-Yves HENRY, Professeur du Muséum	Directeur de thèse
Mme Maud MARSOT, Chargée de recherche	Co-encadrante de thèse
Mme Sara MOUTAILLER, Cheffe de projet recherche	Invitée

REMERCIEMENTS

Je remercie chaleureusement mes encadrants **Pierre-Yves HENRY**, **Maud MARSOT** et **Sara MOUTAILLER** (la Team OUTLYER comme l'appelle si bien Pierre-Yves !) de m'avoir guidée tout au long de cette thèse avec gentillesse, rigueur et précision et de m'avoir incitée à toujours me surpasser. J'ai énormément appris grâce à vous autant sur le plan professionnel qu'humain, et cela me servira tout au long de ma vie. Pierre-Yves, merci pour ta bonne humeur, ta rigueur et tes idées riches et passionnées. Maud, merci pour ton investissement sans faille, ton exigence de la précision et tes sessions « coach » qui m'ont permis d'appréhender avec plus de sérénité certaines épreuves de la thèse. Sara, merci pour ta sagesse, ton professionnalisme et d'avoir su me soutenir et m'écouter lors que j'en ressentais le besoin.

Un très grand merci aux membres du jury, **Karen D. McCOY**, **Sylvie LECOLLINET**, **Olivier PLANTARD**, **Céline RICHOMME** et **Julien GASPARINI**, d'avoir accepté d'évaluer mon travail.

Mes remerciements vont bien sûr à l'**Anses** et le **Dim1Health** pour le financement de ce travail et d'avoir ainsi rendu cette thèse possible, ainsi qu'à l'**Ecole Doctorale de Santé Publique** et l'**Université Paris Est**.

Je remercie Mr **Pascal BOIREAU** de m'avoir offert la possibilité de réaliser ma thèse dans le Laboratoire de Santé Animale.

Mes remerciements vont à toutes les personnes qui ont participé de près ou de loin à ce projet, en particulier : **Olivier PLANTARD** pour m'avoir initiée à l'identification morphologique des tiques au début de ma thèse, **Benoit PISANU** pour son aide précieuse sur les analyses CMR, **Laure BOURNEZ** pour ses nombreux conseils et idées lors des réunions et des comités, **Clémence GALON** pour m'avoir formée aux techniques de laboratoire avec toujours beaucoup de patience et de bienveillance, **Alex DROUIN** pour son travail préliminaire sur le projet, **Nicolas DUBOS** pour son aide sur les analyses avec correction pour la dépendance phylogénétique, **Eloïse DUFFRENE** de m'avoir permis de réaliser une première expérience d'encadrement de stage enrichissante. Et bien sûr, un immense merci aux **bagueurs bénévoles** d'avoir collecté les tiques sur les oiseaux, et sans qui ce travail n'aurait pas été possible ; à

Romain PROVOST et **Pierre FIQUET** pour leur aide dans la recherche des données du CRBPO et à **Luc BERGER** pour ses nombreuses photos d'oiseaux prises sur le terrain.

Toute ma gratitude à l'équipe EPI de m'avoir accueillie chaleureusement et pour les moments de convivialité : **Benoît DURAND**, **Gina ZANELLA**, **Laetitia CANINI** (merci pour les cours de tricot !), **Viviane DOMARIN** et les étudiants **Alex DROUIN**, **Hélène LADREYT**, **Hélène DUAULT**, **Amaias AVALOS**, **Clémence NADAL**, **Erika ORNELAS-EUSEBIO**, **Billy BAUZILE**, **Lucie FRANTZ** (pour tes jolies animations !) et **Badreddine AL HAJJOUJI**. Merci également à l'équipe EPIMAI : **Barbara DUFOUR**, **Julie RIVIERE**, **Guillaume CROZET**, **Valentine POIRIER**, **Maxime DELSART** pour les réunions enrichissantes et à tous les membres de l'unité **BIPAR** pour leur accueil au laboratoire. Une pensée à **Ciriac CHARLES** qui a mené sa thèse en même temps que moi et un grand merci à **Yacine OSMANI** et **Damien DARAOU** pour m'avoir aidée dans l'installation des supports informatiques en vue des comités et de ma soutenance de thèse, cela m'a permis d'avoir l'esprit plus tranquille ! Enfin, merci à **Gwenaël LE TEUFF** pour ses conseils lors des sessions de tutorat.

Un merci particulier à **Karen D. McCOY**, non seulement tu m'as fait découvrir le monde passionnant des tiques lors de mon stage de Master 2 mais tu m'as également donné envie et encouragée à poursuivre dans cette voie.

Une petite pensée aux tiques et aux oiseaux qui ont rendu ce travail possible, surtout aux tiques avec qui j'ai passé de nombreuses heures en tête à tête et à leur investissement en faisant don de leur corps à la science !

Je remercie de tout mon cœur **mes parents** pour leur soutien sans faille sans lequel je ne serais jamais arrivée jusqu'ici, **ma grand-mère** pour sa présence, son écoute, ses bons petits plats et nos diners en tête à tête qui m'ont donné du baume au cœur, **ma famille de La Rochelle** et mes **grands-pères** que j'aurais aimé avoir à mes côtés.

Merci à mes amis : **Elna**, **Alicia**, **Charles**, **Neyla**, **Mae**, **Malika**, **Laure**, **Maxine**, **Matthias**, **Ivan**, la **EBE Family**, **Marie-France** et **Sabrina** pour tous les bons moments passés en leur compagnie, et à mes professeurs de danse : **Miki**, **Sophie** et **Myriam** pour ces moments d'évasion et de bonne humeur.

Enfin, merci à **Yanis** pour ta curiosité et ton intérêt sincère pour tout ce que j'ai vécu lors de cette thèse, ton soutien, ton écoute et ta présence à mes côtés.

VALORISATION DES TRAVAUX

Valorisations dans les journaux de rang A :

Rataud, A., Henry, P-Y., Moutailler, S., Marsot, M., 2021. Research effort on birds' reservoir host potential for Lyme borreliosis: A systematic review and perspectives. *Transboundary and Emerging Disease*

Rataud, A., Galon, C., Bournez, L., Henry, P-Y., Marsot, M. & Moutailler, S., 2022. Diversity of tick-borne pathogens in tick larvae feeding on breeding birds in France. *Pathogens*

Communication orale lors d'un congrès international :

Rataud, A. & Drouin, A., Pisanu, B., Moutailler, S., Bournez, L., Henry, P-Y. & Marsot, M. Bird species influence more the tick burden of French common birds than environmental conditions during the breeding season, 10th Tick and Tick-borne Pathogen Conference, Romania, 29 August - 2 September 2022

Valorisation sous forme de poster lors d'un congrès national :

Rataud, A. & Drouin, A., Pisanu, B., Moutailler, S., Bournez, L., Henry, P-Y. & Marsot, M. Tick infestation in French common birds during the breeding season: temporal stability of inter-specific differences, Anses scientific and doctoral days, Septembre 2021

Rataud, A., Moutailler, S., Boulouis, H-J., Haddad, N., Lagrée, A-C., Rouxel, C., Henry, P-Y., **Bournez, L., & Marsot, M.** Compétence réalisée des oiseaux pour la transmission de *Borrelia burgdorferi* sensu lato et d'*Anaplasma phagocytophilum* aux larves *I. ricinus* en France. Journées scientifiques et doctorales de l'ANSES, 18-19 Octobre 2022

Communication orale lors d'un congrès national :

Rataud, A., Henry, P-Y., Moutailler, S., Marsot, M. Revue systématique des méthodes d'évaluation du potentiel de réservoir des oiseaux dans la circulation de la maladie de Lyme. Congrès Tiques et Maladies à Tiques, Nancy, France, 22 - 23 Mars 2021

Rataud, A., Henry, P-Y., Moutailler, S., **Marsot, M.**, 2021. Eco-épidémiologie du système Habitats - Oiseaux-Tiques-*Borrelia* et impact sur le risque lié à la maladie de Lyme en France. Séminaire Dim1Health, Visioconférence, France, 7 mai 2021

Rataud, A., Henry, P-Y., Moutailler, S., Marsot, M. Role of breeding birds in the circulation of bacteriae *Borrelia burgdorferi* sensu lato in France. Anses scientific and doctoral days, Maisons-Alfort, France, 18-19 Octobre 2022

RESUME

Les maladies vectorisées par les tiques représentent une menace importante en santé humaine et animale dans le Monde. La production de tiques infectées par une population d'une espèce hôte (potentiel de réservoir hôte) dépend de la production de tiques, de la compétence de réservoir réalisée et de la densité des hôtes. La caractérisation du potentiel de réservoir hôte et la compréhension des principaux facteurs intrinsèques et extrinsèques aux hôtes l'influençant sont essentielles pour prévenir les maladies à tiques, comme la maladie de Lyme. De nombreuses études se sont intéressées au rôle des mammifères dans la circulation des bactéries appartenant au complexe *Borrelia burgdorferi* sensu lato (*Bbsl*). En comparaison, peu d'études ont considéré le rôle des oiseaux dans la circulation de ces bactéries alors qu'ils peuvent participer aux dynamiques de population des tiques et des agents pathogènes associés lors de leurs périodes de migration (dispersion) et de reproduction, lorsqu'ils contribuent localement à la multiplication des tiques et des agents pathogènes. Au cours de cette thèse, nous avons premièrement caractérisé la diversité des espèces de tiques et des agents pathogènes présents dans les larves gorgées portées par une grande diversité d'espèces aviaires pendant leur période de reproduction en France. *Ixodes ricinus* était l'espèce de tique majoritaire et le genre de bactéries *Bbsl* était le plus prévalent chez les larves portées par les oiseaux, suivi de *Rickettsia* spp. et *Anaplasma* spp. Les oiseaux appartenant à la famille des *Turdidae* (Merle noir et Grive musicienne), le Troglodyte mignon et le Pipit des arbres avaient une prévalence d'infection des larves gorgées en *Bbsl* supérieure aux autres espèces aviaires. Après avoir identifié les principales espèces intervenant dans le système oiseaux – tiques – agents pathogènes, nous avons étudié l'influence relative de facteurs intrinsèques et extrinsèques aux oiseaux sur leur charge en tiques afin d'identifier les principaux déterminants pouvant influencer cette charge dans un environnement donné et au sein d'une communauté aviaire spécifique. Nous avons montré que la charge en tiques des oiseaux était davantage influencée par la diversité aviaire que par les variations annuelles (indicatrices des conditions environnementales), avec le Merle noir, l'Accenteur mouchet et la Grive musicienne comme étant les espèces les plus infestées de la communauté étudiée. Ces différences s'expliquent par le fait que ces espèces sont relativement grandes (masse moyenne élevée) et s'alimentent proche du sol (strate verticale occupée par les tiques). Enfin, nous avons cherché à caractériser une partie du potentiel de réservoir hôte d'une communauté d'oiseaux en reproduction en complétant l'étude sur la charge en tiques des oiseaux par l'analyse de leur densité afin d'identifier les espèces participant le plus au nourrissage local des tiques dans le milieu. Le Rouge-gorge familier, le Merle noir,

l'Accenteur mouchet et la Grive musicienne participaient le plus au nourrissage des tiques à l'échelle de la communauté locale d'hôtes étudiée. Les résultats obtenus ont souligné l'importance de considérer à la fois la charge en tique et la densité des oiseaux pour caractériser l'indice de nourrissage local des tiques. Dans une perspective de prévention de la maladie de Lyme, il faudrait compléter cet indice par la compétence de réservoir réalisée des oiseaux pour les bactéries *Bbsl*, afin d'identifier les espèces aviaires participant le plus à la production de tiques infectées dans le milieu (ou risque acarologique pour l'homme). Cela serait à réaliser dans des sites contrastés en communautés aviaires et en habitats afin d'identifier les conditions environnementales accroissant le risque acarologique pour la maladie de Lyme.

Mots clefs : Potentiel de réservoir hôte, tiques, *Borrelia*, oiseaux, période de reproduction, risque acarologique

ABSTRACT

Tick-borne disease represent a serious threat for human and animal health worldwide. The host ability to produce infected ticks (reservoir host potential) depends on the tick production, the realized reservoir competence and the density of hosts. Understanding the main host intrinsic and extrinsic factors that could influence the reservoir host potential is essential to prevent tick-borne disease, such as Lyme borreliosis. Many studies have focused on the role of mammals in the circulation of bacteria *Borrelia burgdorferi* sensu lato (*Bbsl*). In comparison, few have considered the role of birds although they participate in the population dynamics of ticks and associated pathogens during the migration period (dispersal) and during the breeding period, when they contribute to the multiplication of ticks and pathogens at the local scale. Here, we first characterized the species diversity of ticks and pathogens hosted by bird feeding larvae of a wide diversity of bird species during their breeding season in France. *Ixodes ricinus* was the most prevalent tick species and bacteria *Bbsl* was the most prevalent pathogen genus in bird-feeding larvae followed by *Rickettsia* spp. and *Anaplasma* spp. *Turdidae* birds (Common blackbird and Song thrush), the Winter wren, and the Tree pipit had a significantly higher prevalence of *Bbsl*-infected larvae than other bird species. After identifying the main species involved in the birds – ticks - pathogens system, we studied the relative influence of bird intrinsic and extrinsic factors on their tick burden to identify the main factors that could influence this tick burden in a given environment and on a specific bird community. We demonstrated that the tick burden of birds was more influenced by the species diversity than by the annual variations (as a proxy of environmental conditions) with the Common blackbird, the Dunnock and the Song thrush as the most tick-infested bird species of the studied bird community. These differences are explained by the fact that these bird species are relatively big (high mean body mass) and forage near to the ground (vertical layer of vegetation occupied by ticks). Finally, we characterized a part of the reservoir host potential of a breeding bird community by complementing the study on the tick burden of birds by their density to identify the bird species the most involved in the local tick feeding. The European robin, the Common blackbird, the Dunnock and the Song thrush were the bird species the most involved in the feeding of tick at the scale of the local host community studied. These results highlighted the importance to both consider the tick burden and the density to provide the local tick feeding index. In a perspective of Lyme disease prevention, this index should be completed with the realized reservoir competence of birds for *Bbsl* to identify the bird species the most involved in the local production of infected ticks (or human acarological risk). This should be conducted in

contrasted sites in bird communities and habitats to identify the environmental conditions that increase the acarological risk for Lyme disease.

Keywords: Reservoir host potential, ticks, *Borrelia*, birds, breeding season, acarological risk

Table des matières

REMERCIEMENTS	3
RESUME.....	8
ABSTRACT	10
INTRODUCTION.....	18
1. Potentiel de réservoir d'une population d'une espèce hôte dans le cas d'agents pathogènes vectorisés par des tiques.....	18
2. Etat des recherches actuelles sur le potentiel de réservoir des oiseaux dans la circulation des bactéries responsables de la maladie de Lyme	26
3. Description des principales caractéristiques du système d'étude : bactéries <i>Bbsl</i> – Tiques <i>Ixodes</i> – Oiseaux	28
a. Les bactéries appartenant au complexe <i>Bbsl</i>	29
b. Les tiques du genre <i>Ixodes</i>	33
c. Les oiseaux communs en France	44
4. Problématique : éco-épidémiologie du système oiseaux – tiques –agents pathogènes (<i>Bbsl</i> en particulier).....	48
COLLECTE ET ANALYSE DES DONNEES.....	50
a. Echantillonnage et suivi des charges en tiques sur les oiseaux.....	50
b. Identification morphologique des tiques collectées sur les oiseaux.....	53
c. Méthodes de détection des agents pathogènes	54
a. Extraction et pré-amplification de l'ADN des larves gorgées.....	54
b. Détection des agents pathogènes présents dans les larves gorgées : PCR mirofluidique en temps réel.....	55
c. Confirmation de l'espèce des tiques et des agents pathogènes	58
CHAPITRE I : DIVERSITE DES ESPECES DE TIQUES ET DES AGENTS PATHOGENES PRESENTS DANS LES LARVES GORGEES PORTEES PAR LES OISEAUX EN PERIODE DE REPRODUCTION EN FRANCE.....	61
1. Contexte et objectifs.....	61
2. Matériel et méthode.....	62
a. Capture des oiseaux et collecte des tiques.....	62
b. Identification des tiques.....	63
c. Détection des agents pathogènes présents dans les larves gorgées	63
d. Analyses statistiques.....	64
3. Résultats	65
a. Capture des oiseaux et collecte des tiques.....	65
b. Taux d'infection des larves gorgées et prévalence d'infection des oiseaux.....	67

4. Discussion	74
CHAPITRE II : PRINCIPAUX DETERMINANTS DE LA CHARGE EN TIQUES DES OISEAUX EN PERIODE DE REPRODUCTION EN FRANCE.....	82
1. Contexte et objectifs.....	82
2. Matériel et méthode.....	84
a. Site de l'étude	84
b. Collecte des données	84
c. Influence relative de la variation interannuelle et de l'espèce aviaire sur la charge en tiques des oiseaux en période de reproduction	85
3. Résultats	87
a. Description des charges en tiques des oiseaux en reproduction	87
b. Influence relative de la variation interannuelle et de l'espèce aviaire sur la charge en tiques des oiseaux en période de reproduction	91
c. Effets de la variation interannuelle et de l'espèce aviaire sur la charge en tiques des oiseaux	91
d. Effet des traits spécifiques sur la charge en tiques des oiseaux.....	94
4. Discussion	95
CHAPITRE III : INDICATEUR DE LA PRODUCTION LOCALE DE TIQUES PAR LES OISEAUX EN PERIODE DE REPRODUCTION	106
1. Contexte et objectifs.....	106
2. Matériel et méthode.....	107
a. Densité annuelle des espèces aviaires en reproduction dans la forêt de Sénart	107
b. Construction de l'indice de nourrissage local de tiques par espèce aviaire et par année	108
3. Résultats	108
a. Estimation de la densité annuelle des espèces aviaires en reproduction dans la forêt de Sénart.....	108
b. Indice de nourrissage local de tiques par espèce aviaire et par année	109
4. Discussion	111
DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES	113
1. Que savons-nous du potentiel de réservoir hôte des oiseaux en reproduction dans la circulation des <i>Bbsl</i> en France à l'issue de ce travail ? Comment approfondir les recherches pour le caractériser ?	113
2. Comment le rôle des oiseaux en reproduction dans le nourrissage et l'infection en <i>Bbsl</i> des tiques s'inscrit-il par rapport à celui des autres hôtes du système ?	117

3. Comment la dynamique des populations des tiques et des oiseaux peut influencer le rôle des hôtes aviaires dans le nourrissage des tiques et la circulation des agents pathogènes associés ?.....	122
4. Quelles autres espèces d'oiseaux d'intérêt seraient à étudier afin d'approfondir nos connaissances du potentiel de réservoir hôte du compartiment aviaire en période de reproduction en France ?.....	130
CONCLUSION	132
BIBLIOGRAPHIE	133
ANNEXE 1 : Définition des différentes composantes (en gras) et paramètres caractérisant le potentiel de réservoir hôte (PRH) d'une population d'une espèce hôte dans le cas d'agents pathogènes vectorisés par les tiques.....	153
ANNEXE 2 : Numéros d'accèsion des séquences soumises.....	155
ANNEXE 3 : Nombre de tiques par espèce de tiques et espèce d'oiseaux.....	157
ANNEXE 4 : Nombre de larves gorgées positives par espèce d'oiseaux et d'agents pathogènes.	160
ANNEXE 5 : Caractéristiques des espèces aviaires étudiées dans le chapitre 2.	163
ANNEXE 6 : Densité estimée des espèces aviaires, charge en tiques moyenne et indice de nourrissage local des tiques (en pourcentage) pour chaque année et chaque espèce aviaire.	167
ANNEXE 7 : Nombre de larves gorgées positives, nombre d'oiseaux avec au moins une larve gorgée positive et nombre d'oiseaux avec au moins deux larves gorgées positives par espèce d'oiseaux pour <i>B. garinii</i> et <i>B. valaisiana</i> chez les espèces aviaires possédant au moins cinq individus collectés.	172

Index des figures

Figure 1 : Composantes et paramètres décrivant le potentiel de réservoir d'une population d'une espèce d'hôtes et les facteurs les influençant, dans le contexte des maladies vectorisées par les tiques (extrait de Rataud <i>et al.</i> [27]; inspiré de Brunner <i>et al.</i> [12]).	23
Figure 2 : Répartition géographique des espèces de <i>Borrelia burgdorferi</i> sensu lato [54].	29
Figure 3 : Morphologie générale d'une tique <i>Ixodidae</i> adulte d'après Rodhain <i>et al.</i> [83].	33
Figure 4: Cycle de vie d'une tique triphasique et cycle de transmission des bactéries appartenant au complexe <i>Borrelia burgdorferi</i> sensu lato inspiré de Stanek <i>et al.</i> , 2012 [7].	34
Figure 5 : Femelle <i>I. ricinus</i> à l'affût	36
Figure 6 : Distribution géographique d' <i>I. ricinus</i> en Europe.	38
Figure 7: Activité saisonnière des tiques adultes (A.), nymphes (B.) et larves (C.) des espèces <i>I. ricinus</i> , <i>I. frontalis</i> et <i>I. arboricola</i> , d'après [112].	39
Figure 8: Distribution géographique d' <i>I. arboricola</i> en Europe. [112] Les points noirs représentent les données de présence d' <i>I. arboricola</i> dans un transect de 10 x 10 Km.	41
Figure 9: Distribution géographique d' <i>I. frontalis</i> en Europe. [112] Les points noirs représentent les données de présence d' <i>I. arboricola</i> dans un transect de 10 x 10 Km.	42
Figure 10 : Répartition géographique des tiques vectrices de la maladie de Lyme [7].	43
Figure 11 : Répartition des stations STOC-Capture en France métropolitaine (avec indication du nombre d'années de suivi).	51
Figure 12 : Mesures biométriques réalisées sur les oiseaux (mesure de la longueur de l'aile pliée et du tarse).	52
Figure 13 : Collecte des tiques présentes autour du bec d'un jeune Rouge-gorge familier.	53
Figure 14 : Puce microfluidique (Biomark TM dynamic array, Fluidigm).	56
Figure 15 : Sites de capture des oiseaux en période de reproduction en France en 2019 et 2020.	62
Figure 16 : Distribution géographique des espèces de tiques différentes d' <i>I. ricinus</i> (<i>I. frontalis</i> , <i>I. arboricola</i> , <i>H. concinna</i> , <i>H. punctata</i> , <i>Hyalomma</i> spp. et <i>Rhipicephalus</i> spp.) collectées sur les oiseaux en période de reproduction en 2019 et 2020.	66
Figure 17 : Prévalence d'infection des oiseaux en fonction du genre de l'agent pathogène (A), prévalence d'infection des oiseaux, tous pathogènes confondus, en fonction de l'espèce de l'oiseau et de la taille de l'échantillon (B), prévalence d'infection des oiseaux pour les genres d'agents pathogènes les plus prévalents (<i>Bbsl</i> , <i>Rickettsia</i> spp., <i>Anaplasma</i> spp.) en fonction de l'espèce de l'oiseau (C).	71
Figure 18 : Variations interannuelles et interspécifiques de la charge en tiques moyenne des oiseaux (abondance d'infestation).	91
Figure 19 : Variations interannuelles et interspécifiques de la charge en tiques moyenne des oiseaux (A), de la densité estimée des oiseaux (B), de l'indice de nourrissage local des tiques par les oiseaux (C) et du nombre de tiques nourries par les oiseaux (D).	110

Figure 20 : Transmission possible d'agents pathogènes entre les tiques *I. ricinus*, *I. arboricola*, *I. frontalis* et leurs hôtes 124

Index des tableaux

Tableau 1 : Exemples d'hôtes réservoirs des espèces <i>Bbsl</i> par continent.	31
Tableau 2 : Espèces d'agents pathogènes et gènes ciblés par la puce microfluidique.	57
Tableau 3 : Amorces utilisées dans les protocoles de PCR de confirmation des espèces de tiques et des espèces d'agents pathogènes.	59
Tableau 4 : Nombre de tiques collectées par espèce de tiques et stase de développement (pourcentage calculé sur le nombre total de tiques, n=3114).	65
Tableau 5 : Taux d'infection des larves gorgées (pourcentage de larves gorgées infectées sur le nombre total de larves gorgées collectées sur les oiseaux capturés) par espèce de larves et d'agents pathogènes.	68
Tableau 6 : Pourcentage de larves gorgées co-infectées (calculé sur le nombre total de larves gorgées, n=1106).	73
Tableau 7 : Nombre d'oiseaux examinés et infestés par les tiques, prévalence d'infestation des oiseaux (% d'oiseaux infestés), charge en tiques (TQ) médiane chez les oiseaux examinés et infestés, charge en tiques (TQ) moyenne chez les oiseaux examinés et infestés, hauteur moyenne d'alimentation (m) et masse moyenne (g) des 13 espèces aviaires étudiées dans la communauté de la forêt de Sénart entre 2007 et 2019.	89
Tableau 8 : Sorties du modèle ZINB.	93

Ce manuscrit de thèse est organisé en sept parties. La première partie présente le principal concept au cœur des recherches, les systèmes biologiques étudiés ainsi que le contexte dans lequel se situe la problématique de ce projet. La deuxième partie présente les principales méthodologies utilisées sur le terrain et en laboratoire. Les troisième, quatrième et cinquième parties correspondent aux trois chapitres qui récapitulent les différents résultats obtenus par ce travail de thèse. Enfin, ce manuscrit s'achève par une sixième partie de discussion générale et perspectives et une septième partie de conclusion.

INTRODUCTION

Dans une première partie de l'introduction de ce manuscrit, après avoir souligné l'importance d'étudier le rôle des hôtes dans les maladies vectorisées par les tiques, nous présenterons les différentes méthodes d'évaluation du potentiel de réservoir d'une population d'une espèce hôte dans le cas d'agents pathogènes vectorisés par les tiques. Dans une deuxième partie, après avoir mis en évidence l'importance d'étudier le rôle des oiseaux dans ce contexte, nous ferons l'état des recherches sur le potentiel de réservoir des oiseaux dans la circulation des bactéries responsables de la maladie de Lyme. Enfin, nous décrirons la biologie des trois groupes d'acteurs du système étudié dans une troisième partie et nous exposerons la problématique de ce projet de thèse dans la dernière partie de cette introduction.

1. Potentiel de réservoir d'une population d'une espèce hôte dans le cas d'agents pathogènes vectorisés par des tiques

Les maladies vectorielles constituent une menace importante en santé humaine et animale à large échelle et représentent un tiers des maladies infectieuses émergentes des dernières décennies [1-3]. Les tiques sont les deuxièmes vecteurs d'agents pathogènes à transmission vectorielle en médecine humaine dans le monde, après les moustiques [4]. Elles véhiculent et transmettent de nombreux agents pathogènes [bactéries, virus et parasites, 5] à une grande variété d'hôtes vertébrés, dont les mammifères, les oiseaux et les reptiles [6]. La transmission de ces agents pathogènes par le vecteur (transmission vectorielle) dépend à la fois des

caractéristiques des tiques et de l'hôte. Comprendre ces déterminants facilite la mise en place de mesures efficaces pour réduire l'exposition des humains et des animaux aux piqûres de tiques infectieuses [7, 8]. Le rôle des tiques dans la circulation des agents pathogènes est déterminé par leur capacité à être infectées par un agent pathogène, le maintenir lors de la métamorphose et le transmettre à un hôte sain lors du repas sanguin suivant (compétence vectorielle) [Encadré 1; 9]. Les hôtes, quant à eux, jouent un rôle important dans la circulation des agents pathogènes à la fois en nourrissant les tiques, et donc en participant à leur dynamique de population dans le milieu, et par leur capacité à acquérir, héberger, répliquer et transmettre les agents pathogènes aux tiques, s'ils sont hôtes réservoirs compétents [Encadré 1; 10].

Encadré 1 : les notions de compétence et de capacité chez le vecteur et l'hôte.

Dans cet encadré, nous présentons les notions de compétence et de capacité chez le vecteur et chez l'hôte.

*La **compétence vectorielle** correspond à l'aptitude d'un vecteur à être infecté par un agent pathogène, à permettre son développement ou sa multiplication (à le maintenir lors d'une métamorphose) et à le retransmettre à un hôte vertébré sain [9] ([glossaire-AEEMA](#)).*

*La **capacité vectorielle** correspond à l'efficacité d'un vecteur dans la transmission d'un agent pathogène dans un milieu. Elle comprend la compétence vectorielle ainsi que des facteurs extrinsèques (écologiques) comme la taille de la population du vecteur [9] ([glossaire-AEEMA](#)).*

*La **compétence de réservoir** correspond à la faculté d'une espèce hôte à être infectée par un agent pathogène (sensibilité), de l'héberger, de le répliquer puis de le retransmettre à une espèce cible, au vecteur ou aux autres animaux réservoirs (infectiosité) [9]. Cette compétence dépend de facteurs intrinsèques comme la capacité de l'agent pathogène à survivre et à proliférer dans les tissus de l'hôte. Cette dernière dépend du système immunitaire de l'hôte [9].*

La compétence de réservoir est le plus souvent mesurée en milieu contrôlé au laboratoire.

*La **capacité de réservoir** (aussi appelée « potentiel de réservoir ») correspond à l'efficacité d'une population d'une espèce hôte à maintenir l'infection dans un espace spatio-temporel donné [9]. Elle résulte de l'aptitude de la population réservoir à s'infecter, à assurer le développement, la multiplication, le maintien de l'agent pathogène et à le transmettre à un vecteur. Cette notion comprend à la fois des caractéristiques de compétence et des facteurs extrinsèques, comme la proportion de vecteurs nourris par un individu ou une population d'hôtes, la prévalence d'infection dans la population de l'espèce hôte et de son abondance dans le milieu [9, 11].*

La compréhension du rôle des hôtes dans la production de tiques infectées est essentielle pour améliorer la connaissance du complexe agents pathogènes-tiques-hôtes, afin de contrôler et réduire le risque acarologique. Ce dernier est défini comme la densité de nymphes infectées par un agent pathogène à l'affût sur la végétation, et représente un indicateur du risque pour l'humain [9]. Dans le cadre de cette thèse de doctorat, je me suis intéressée aux différentes méthodes permettant d'évaluer la contribution d'une population d'une espèce hôte au risque acarologique. De nombreuses études ont analysé le potentiel de réservoir des hôtes à la fois à l'échelle individuelle [12] et populationnelle [13-16]. Par un travail de recherche bibliographique, nous avons construit la définition du « **potentiel de réservoir hôte** », soit la production de tiques infectées par un agent pathogène à l'affût sur la végétation par une population d'une espèce hôte donnée. Nous nous sommes principalement appuyés sur la définition construite par Brunner *et al.* [12] décrivant le potentiel de réservoir d'un individu hôte dans les cycles d'agents pathogènes zoonotiques à tiques par le nombre de tiques infectées produites par un individu d'une espèce hôte. Nous avons complété cette définition par d'autres études afin d'adapter le concept à une population d'une espèce hôte. Il est à noter que le potentiel de réservoir peut être défini différemment selon les études (Encadré 2).

Encadré 2 : Terminologie de la définition du potentiel de réservoir hôte.

La définition du potentiel de réservoir hôte, construite dans l'introduction de ce manuscrit, s'est principalement appuyée sur celle présentée par Brunner et al., [12] définissant la production de tiques infectées par un individu hôte et a été complétée à l'aide d'autres études [13-19] afin de l'adapter à une population d'une espèce hôte. Le choix de l'étude conduite par Brunner et al. comme base de ce concept a été influencé par la nécessité de disposer d'une définition compartimentée favorisant son applicabilité sur le terrain ou en laboratoire.

D'autres terminologies des composantes et des paramètres définissant le potentiel de réservoir hôte et utilisées dans d'autres études peuvent différer de celles choisies dans ce manuscrit, nous les présentons ci-après. C'est le cas notamment de la notion de « compétence de réservoir réalisée » (Annexe 1) qui est une mesure de terrain décrivant la capacité de l'hôte à infecter les tiques dans le milieu. Elle diffère de la notion de « compétence de réservoir » par l'ajout de l'histoire de l'exposition de chaque hôte à des vecteurs infectés dans le milieu [15]. C'est donc une notion pertinente pour caractériser le rôle de chaque espèce hôte dans un site donné. Elle s'apparente ainsi à la notion de « capacité de réservoir » décrite dans l'encadré 1 et à celle de « potentiel de réservoir » introduite par Mather et al. [16]. L'apport de Brunner

et al. à la définition de cette composante a été de segmenter la notion de « compétence de réservoir » décrite par LoGiudice et al. [15] et de l'expliciter par la « prévalence d'infection » et « l'infectivité » de l'hôte. Nous avons complété cette définition par l'ajout de la « transmission non-systémique » de l'hôte (Annexe 1), traduisant en plus le rôle indirect de celui-ci dans l'infection des tiques. Cette segmentation de la notion de « compétence de réservoir réalisée » n'est pas toujours effectuée dans les différentes études qui s'intéressent à l'infection des tiques par les hôtes. Peu d'études la décrivent par la prévalence d'infection (Annexe 1) et l'infectivité (Annexe 1) comme cela a été fait dans Huang et al. [10]. La majorité des études la décrivent par l'infectivité seule comme cela est le cas dans Giardina et al. (appelée dans cette étude « compétence de réservoir ») [13], Mather et al. (« infectivité spécifique ») [16], Brisson et al. (« probabilité de transmission ») [20], Hartemink et al. (« efficacité de transmission ») [17], Dumas et al. (« infectivité ») [21] et Hofmeester et al. [14] (qui caractérise la prévalence d'infection chez l'hôte séparément de la compétence de réservoir réalisée, cette dernière étant basée sur la « compétence de réservoir réalisée » décrite par LoGiudice et al. [15]).

La production de tiques (Annexe 1) est une composante du potentiel de réservoir hôte qui n'est pas souvent prise dans sa globalité dans la littérature scientifique et est majoritairement décrite par la charge en tiques des hôtes (Annexe 1). Ce dernier paramètre décrit le plus souvent le nombre de tiques nourries par l'hôte [13, 14, 16, 21, 22] bien que certaines études le caractérisent d'autres façons. C'est le cas par exemple de Brisson et al. [20] qui le décrit par la proportion de tiques nourries par l'hôte et de Fabri et al. [23] qui la définit par le produit de la prévalence d'infestation et de l'intensité d'infestation en tiques de l'espèce hôte ou encore d'Hartemink et al. [17] qui complète la charge en tiques par la durée d'attachement des tiques. Enfin, la production de tiques est parfois caractérisée par la charge en tiques et le succès de mue des tiques (Annexe 1) après le repas sanguin sur l'hôte comme réalisé par LoGiudice et al. et Huang et al. [10, 15]. L'intégration de ce paramètre permet d'estimer avec davantage de précision la production réelle de tiques par les hôtes. Cela peut être complété par la survie des tiques sur l'hôte et dans l'environnement (Annexe 1) afin d'obtenir le nombre de tiques à l'affût produites par l'hôte. Enfin, la production de tiques par l'espèce hôte peut également être caractérisée par le produit de la charge en tiques et de la densité de l'hôte afin de relativiser le rôle des espèces hôtes dans la production locale de tiques comme cela a été réalisé par Loss et al. [24].

La terminologie utilisée pour décrire la densité des hôtes (Annexe 1) est davantage unanime dans la littérature scientifique et ne sera donc pas détaillée ici.

Le potentiel de réservoir hôte a été estimé dans de nombreuses études qui l'ont caractérisé de différentes manières. La « prévalence d'infection des nymphes » après repas sur l'hôte est l'un des concepts les plus utilisés dans la littérature scientifique et est estimé à l'aide d'indicateurs de chacune des trois composantes du potentiel de réservoir hôte. C'est le cas notamment des études réalisées par LoGiudice et al. et Giardina et al. [13, 15] qui définissent la prévalence d'infection des nymphes par le produit de la charge en tiques, de la compétence de réservoir réalisée et de la densité d'une population d'une espèce hôte. Nous rappelons que LoGiudice et al. intègrent également la notion de succès de mue à la charge en tiques. L'étude réalisée par Dumas et al. [21] utilise la terminologie de « potentiel de réservoir » pour caractériser le nombre de tiques infectées produites par une espèce hôte et le caractérise par le produit de la charge en tiques, de la densité et de l'infectivité de l'espèce hôte. Enfin, certaines études caractérisent le potentiel de réservoir hôte d'une espèce relativement à celui des autres espèces du système étudié. C'est le cas notamment des études réalisées par Mather et al. et Hofmeester et al. [14, 16].

Le potentiel de réservoir hôte peut ainsi être caractérisé par trois composantes (Figure 1, Annexe 1) : deux liées à la population de l'espèce hôte : (i) le nombre de tiques produites par celle-ci (**Production de tiques**) [12] ; et (ii) sa capacité à infecter les tiques (**Compétence de réservoir réalisée**) [12], et une liée à son environnement : (iii) sa densité dans le système étudié (**Densité de l'hôte**) [10, 13-15, 25, 26]. De ce fait, une population d'une espèce hôte possède un potentiel de réservoir spécifique à un contexte donné et peut, en fonction des conditions écologiques et épidémiologiques, produire plus ou moins de tiques infectées dans le milieu. En effet, une population hôte compétente avec une densité élevée produira davantage de tiques infectées sur un site favorable à la présence et à l'infection des tiques, que sur un site leur étant peu favorable.

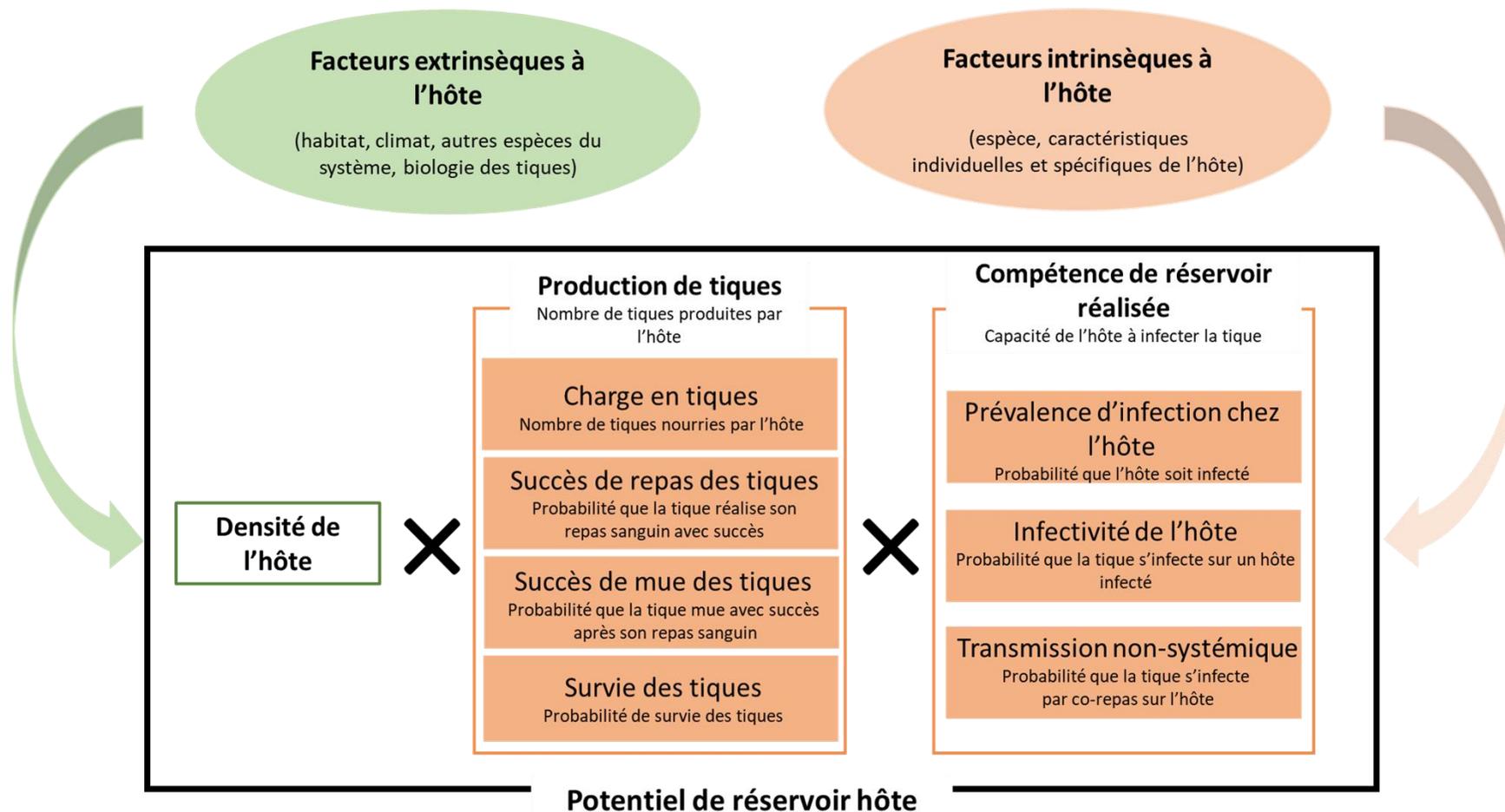


Figure 1 : Composantes et paramètres décrivant le potentiel de réservoir d'une population d'une espèce d'hôtes et les facteurs les influençant, dans le contexte des maladies vectorisées par les tiques (extrait de Rataud *et al.* [27]; inspiré de Brunner *et al.* [12]).

Les encadrés vides représentent les composantes liées à l'hôte (en orange) et à l'environnement (en vert). Les encadrés pleins représentent les paramètres qui définissent ces composantes. Les cercles pleins représentent les facteurs intrinsèques (en orange) et extrinsèques à l'hôte (en vert) qui peuvent influencer ces paramètres.

Ces trois composantes sont définies par plusieurs paramètres et peuvent être influencées par des facteurs intrinsèques (espèce, caractéristiques individuelles, caractéristiques spécifiques, période de vie de l'hôte...) et extrinsèques à l'hôte (conditions météorologiques, habitat, biologie des tiques ...). Je détaille ci-après les différents paramètres décrivant le potentiel de réservoir hôte présentés dans la Figure 1 (voir également Annexe 1) issue de Rataud *et al.* [27].

La production de tiques est composée de quatre paramètres :

- Le nombre de tiques nourries par un hôte (**Charge en tiques**) [10, 12-15, 17, 19, 20, 25, 26], qui peut être influencé par le comportement de l'hôte, les préférences trophiques des tiques, la densité de tiques à l'affût sur la végétation et le succès d'attachement à l'hôte [12, 26].
- La probabilité que la tique réalise son repas sanguin avec succès (**Succès de repas des tiques**, qui comprend le succès d'attachement à l'hôte et le succès du repas sanguin) pouvant être influencée par les préférences trophiques des tiques, le comportement de l'hôte (via l'épouillage par exemple), l'immunité de l'hôte et la durée d'attachement à l'hôte [12, 17].
- La probabilité que les tiques muent avec succès après le repas sanguin (**Succès de mue des tiques**), qui peut être influencée par des facteurs liés à la biologie de l'espèce hôte et à sa réponse immunitaire [10, 12, 15, 26].
- La probabilité de survie des tiques (**Survie des tiques**), à la fois lorsqu'elles se nourrissent sur l'hôte et lorsqu'elles sont libres dans l'environnement [17-19].

La compétence de réservoir réalisée est déterminée par la transmission de l'agent pathogène de la tique à l'hôte et son acquisition par la tique lors de son repas sanguin sur l'hôte. Cette dernière peut être **systemique**¹ (transmission directe de l'agent pathogène de l'hôte à la tique) ou **non-systemique** (transmission de l'agent pathogène par co-repas entre une tique infectée et une tique non infectée se nourrissant à proximité sur le même hôte). La caractérisation de la compétence de réservoir réalisée diffère selon les études de Brunner *et al.*, Huang *et al.*, Hofmeister *et al.*, LoGiudice *et al.* et Mather *et al.* [Encadré 2; 10, 12, 14-16]. Afin de disposer d'une définition compartimentée favorisant son applicabilité sur le terrain et au laboratoire, nous avons choisi de conserver la définition établie par Brunner *et al.* [12] et de la compléter avec les résultats de la littérature concernant la transmission non-systemique. La compétence de réservoir réalisée est donc définie par :

- La probabilité que l'hôte soit infecté (**Prévalence d'infection chez l'hôte**), qui peut être influencée par la force de l'infection (prévalence d'infection chez les nymphes, densité de population des tiques ...) et la sensibilité de l'hôte à l'infection [12, 14, 26].

¹ Dans cette définition, l'hôte étant l'ensemble indiqué comme « système ».

- La probabilité que la tique s'infecte sur un hôte infecté par un agent pathogène lors du repas sanguin (**Infectivité de l'hôte**), principalement influencée par la réponse immunitaire de l'hôte et la durée de la période d'infectivité de l'hôte [12-14, 17, 19, 26].
- La probabilité que la tique s'infecte par **co-repas** (gorgement simultané de tiques sur un même hôte. Si une tique est porteuse d'un agent pathogène, ce type de gorgement peut permettre la transmission de l'agent pathogène directement de la tique infectée aux autres tiques sans pour autant que l'hôte soit porteur de l'agent pathogène, notamment au niveau sanguin) sur l'hôte (Transmission non-systémique) [17, 19]. Bien que leur importance soit controversée dans la littérature pour les bactéries appartenant au complexe *Borrelia burgdorferi* sensu lato (*Bbsl*) [28], ces événements de co-repas sont également à considérer, car ils participent à la production de tiques infectées par un hôte, sans transmission systémique. Par conséquent, dans ce cas, la contribution de l'hôte dans la production de tiques infectées dépend de l'aptitude des tiques à s'agréger à d'autres tiques (donc actives à la même période) et à réaliser un co-repas sur celui-ci. La transmission d'un agent pathogène par co-repas dépend de la distance entre les tiques et de la durée de leur repas sanguin, bien que celui-ci puisse se réaliser après que la tique infectée se soit détachée [28]. A titre d'exemple, la transmission par co-repas de la bactérie *Borrelia garinii* (*B. garinii*) par des tiques *Ixodes persulcatus* (*I. persulcatus*) sur des souris peut varier de 6 à 29% [29].

Cette première partie introductive a présenté les différentes méthodes d'évaluation du potentiel de réservoir d'une population d'une espèce hôte dans le cas d'agents pathogènes vectorisés par les tiques. Dans le cadre de cette thèse de doctorat, je me suis intéressée au rôle des oiseaux dans la circulation d'agents pathogènes et plus spécifiquement à celle des bactéries responsables de la maladie de Lyme, maladie à transmission vectorielle la plus prévalente dans l'hémisphère Nord [7]. De nombreuses études ont analysé le potentiel de réservoir des petits mammifères dans la circulation de la maladie de Lyme [30-33] comme synthétisé par van Duijvendijk *et al.* [26], qui est causée par des bactéries appartenant au complexe *Borrelia burgdorferi* sensu lato (appelées ci-après *Bbsl*) et transmise par les tiques de la famille des *Ixodidae* [7, 9]. Le rôle des oiseaux dans la circulation des *Bbsl* a été relativement peu étudié par rapport aux petits mammifères (à titre indicatif : 10 935 résultats apparaissent sur PubMed pour les mots clefs « *Borrelia* AND Mammal » tandis que 481 résultats apparaissent pour « *Borrelia* AND Bird », le 07/09/2022), comme cela est le cas en biologie en général (en effet, à titre indicatif : 1 244 916 résultats apparaissent sur PubMed pour les mots clefs « Biology AND Mammal » tandis que 39 861 résultats apparaissent pour « Biology AND Bird », le 22/09/2022). Or, pour acquérir une compréhension représentative de la circulation de la maladie de Lyme dans les systèmes naturels, les oiseaux devraient être inclus : pouvant à la fois participer à la dissémination des tiques et des agents pathogènes sur de grandes échelles spatiales lors de la

migration [34-36] et contribuant à la dynamique locale des populations des tiques et des agents pathogènes associés lors de leur période de reproduction [37].

2. Etat des recherches actuelles sur le potentiel de réservoir des oiseaux dans la circulation des bactéries responsables de la maladie de Lyme

Ce travail a donné lieu à une publication :

Rataud, A., Henry, P.Y., Moutailler, S., Marsot, M., 2021. Research effort on birds' reservoir host potential for Lyme borreliosis: A systematic review and perspectives. *Transboundary and Emerging Diseases*. doi: 10.1111/tbed.14305

<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/34453490/>

Dans cette deuxième partie, nous nous intéressons à l'état des recherches actuelles sur le potentiel de réservoir des oiseaux dans la circulation des *Bbsl*. Pour ce faire, une revue systématique [27] de 242 études a été réalisée afin de caractériser l'effort de recherche sur les différents paramètres et composantes décrivant le potentiel de réservoir hôte des oiseaux dans la circulation de la maladie de Lyme afin d'identifier les recherches manquantes à prioriser à l'avenir. L'effort de recherche sur les facteurs intrinsèques et extrinsèques pouvant influencer le potentiel de réservoir hôte des oiseaux a également été décrit en Europe. Cette revue bibliographique a montré que la production de tiques a été 1,4 fois plus étudiée que la compétence de réservoir réalisée et 21 fois plus que la densité des oiseaux. La majorité des études ayant caractérisé la production de tiques des oiseaux a analysé leur charge en tiques (93% des études), qui peut être facilement étudiée sur le terrain, et très peu d'entre elles ont décrit le succès de repas (8% des études), le succès de mue (10% des études) et la survie des tiques (2% des études) [27]. La connaissance de ces paramètres, plus difficiles à caractériser en pratique, est pourtant essentielle, car ils permettent d'évaluer la proportion de tiques réellement produites dans un milieu par les oiseaux après leur repas sanguin. La compétence de réservoir réalisée a été caractérisée le plus souvent par la prévalence d'infection des bactéries *Bbsl* chez les tiques portées par les oiseaux, quelle que soit leur stase de développement. Ceci souligne l'importance de bien considérer la stase de la tique lors de l'étude de son infection en *Bbsl*. En effet, les larves sont le plus souvent « naïves » en *Bbsl* (non infectées par l'agent pathogène) [38], le taux de transmission transovarienne (verticale) étant considéré négligeable pour cet agent pathogène. Elles peuvent donc s'infecter uniquement lors de leur repas sanguin sur leur premier hôte s'il est lui-même infecté et réservoir compétent pour *Bbsl* (à l'exception de la transmission non-systémique par co-repas déjà

évoquée). Ainsi, si une larve gorgée est trouvée infectée sur un hôte nous pouvons considérer qu'elle a très probablement acquis l'agent pathogène lors de son repas sanguin sur cet hôte par transmission systémique (si l'hôte est réservoir compétent) ou par transmission non systémique lors d'un co-repas avec une autre tique infectée. Ceci diffère des nymphes, qui peuvent avoir été infectées au cours de leur repas sanguin précédent en tant que larve (voir Introduction – Partie 3.b). Ces dernières n'apportent donc pas d'information sur la compétence de réservoir réalisée de l'oiseau contrairement aux larves qui en sont un bon indicateur. Enfin, très peu d'études (4%) se sont intéressées à la densité des oiseaux bien qu'elle puisse fortement influencer leur potentiel de réservoir hôte dans une zone donnée. En effet, une population qui a une faible densité et qui présente une charge en tiques et/ou une compétence de réservoir réalisée élevées peut avoir un potentiel de réservoir hôte inférieur à une population qui a une forte densité et qui présente une charge en tiques et/ou une compétence de réservoir réalisée faibles [37]. Il est donc nécessaire de prendre en compte la densité des hôtes lors de l'étude de leur potentiel de réservoir hôte. Ces résultats soulignent l'importance de favoriser l'interdisciplinarité par la collaboration entre différents domaines scientifiques, en particulier entre l'épidémiologie et l'écologie, afin d'associer les connaissances sur la biologie des tiques et des agents pathogènes avec celles sur les densités des populations d'oiseaux. Concernant les facteurs de variation des paramètres du potentiel de réservoir hôte, les plus étudiés étaient le plus souvent liés à l'espèce d'oiseau hôte, aux caractéristiques individuelles des hôtes (en particulier l'âge et le sexe) et aux caractéristiques des tiques (en particulier la stase et l'espèce), alors que les caractéristiques spécifiques des oiseaux étaient peu étudiées en comparaison (à l'exception de la hauteur d'alimentation [37, 39]). Enfin, une seule étude est parvenue à caractériser tous les paramètres du potentiel de réservoir hôte des oiseaux dans un système épidémiologique donné [40]. Celle-ci s'est intéressée à l'effet de dilution et d'amplification pour *Bbsl* de différents hôtes avec différentes densités et par une analyse de sensibilité a montré que, à compétences de réservoir réalisées proches (0,026 pour l'Opossum de Virginie - *Didelphis virginiana* et 0,013 pour le Raton laveur commun - *Procyon lotor*), les opossums diminuaient la densité des nymphes infectées, contrairement aux rats laveurs, du fait de leur charge en larves très importante. Ceci suggère que l'effet de dilution, et donc le potentiel de réservoir hôte, pourrait être fortement influencé par la charge en tiques. Du fait de la difficulté de caractériser simultanément tous les paramètres décrivant le potentiel de réservoir des hôtes, l'interdisciplinarité est requise afin d'associer et d'accumuler les recherches de terrain et de laboratoire ciblant chacun des paramètres sur un système épidémiologique spécifique ou sur une population d'une espèce hôte donnée. Dans le cadre de notre étude, cela permettrait d'obtenir une vision globale du fonctionnement du système étudié à l'échelle locale et d'identifier les communautés aviaires participant le plus au risque acarologique dans un milieu donné.

Pour aller plus loin et cibler les paramètres jouant un rôle majeur dans la caractérisation du potentiel de réservoir hôte des oiseaux pour *Bbsl*, afin de s'affranchir de l'estimation de chacun des paramètres de ce concept, une analyse de sensibilité comme réalisée dans Levi *et al.* [40] pourrait être conduite. De plus, l'analyse des restes de repas sanguin des nymphes à l'affût sur la végétation afin d'identifier l'origine du sang résiduel de l'hôte dans les tiques (PCR et analyse des séquences) permettrait d'identifier directement les espèces aviaires participant le plus à la production de tiques infectées dans le milieu sans avoir à caractériser chacun des paramètres du potentiel de réservoir hôte. Les premières études testant cette méthode ont ciblé les gènes du cytochrome b [41], de l'ARNr 18S [42] et de l'ARNr 12S [43] et sont parvenues à identifier les hôtes des tiques qui avaient été collectées sur le terrain [44-47]. Cette méthode, qui a un taux de succès variable selon les études (22,4% à 83%) [42-46, 48-51], serait très utile pour identifier directement le rôle des différentes espèces aviaires relativement les unes aux autres dans le nourrissage et l'infection en *Bbsl* des larves dans le milieu. Cependant, cette méthode présente actuellement quelques limites, notamment le fait que l'ADN de l'hôte se dégrade dans la tique entre son repas sanguin à la stase larvaire et sa recherche d'hôtes lors de la stase nymphale (d'une durée de plus de 6 mois) pouvant conduire à une diminution de la sensibilité de cette méthode [47, 51]. De plus, pour l'instant elle permet majoritairement l'identification du genre de l'oiseau mais celle des différentes espèces aviaires est encore difficile, notamment en raison de la petite taille du génome des oiseaux en comparaison à celui des autres vertébrés [51]. Cette méthode ne semble donc pas à ce jour un outil de terrain robuste dans l'identification des espèces d'hôtes aviaires des tiques.

3. Description des principales caractéristiques du système d'étude : bactéries *Bbsl* – Tiques *Ixodes* – Oiseaux

Cette partie est consacrée à la description des trois acteurs de notre système d'étude. Premièrement, nous présenterons la diversité des bactéries appartenant au complexe *Bbsl* et leurs principaux hôtes réservoirs selon les zones géographiques, ainsi que les symptômes humains provoqués par ces bactéries (maladie de Lyme). Deuxièmement, nous décrirons le cycle biologique des tiques, leurs préférences trophiques, les différents effets directs et indirects sur leurs hôtes, leur rôle dans la transmission d'agents pathogènes ainsi que les espèces de tiques d'intérêt pour ce projet de thèse, parasitant les oiseaux et pouvant jouer un rôle dans la dynamique de *Bbsl*. Enfin nous présenterons les généralités sur la biologie des espèces d'oiseaux communs français ainsi que l'état

des connaissances actuelles sur le potentiel de réservoir hôte des oiseaux européens dans la circulation des *Bbsl*.

a. Les bactéries appartenant au complexe *Bbsl*

- Diversité des espèces de *Bbsl*

Le complexe de bactéries spirochètes *Borrelia burgdorferi* sensu lato, transmises par des tiques dures de la famille des *Ixodidae* [7], comprend actuellement 20 espèces et 3 géno-espèces (présentées par la suite comme des espèces [52]) identifiées à ce jour.

En Europe, cinq espèces de *Bbsl* sont reconnues pathogènes pour l'humain provoquant différentes manifestations cliniques [9]: *B. burgdorferi* sensu stricto (arthrite), *B. afzelii* (atteinte cutanée Acrodermatite Chronique Atrophiante - ACA), *B. bavariensis* (neuroborréliose), *B. garinii* (neuroborréliose), *B. spielmanii* (atteinte cutanée ACA) et trois espèces comme étant potentiellement pathogènes : *B. bissettae*, *B. valaisiana*, *B. lusitaniae* (Figure 2). Une méta-analyse a montré que la prévalence des bactéries *Bbsl* chez les tiques *I. ricinus* à l'affût échantillonnées au cours de plusieurs études réalisées entre 2010 et 2016 en Europe est de 12% environ [53].

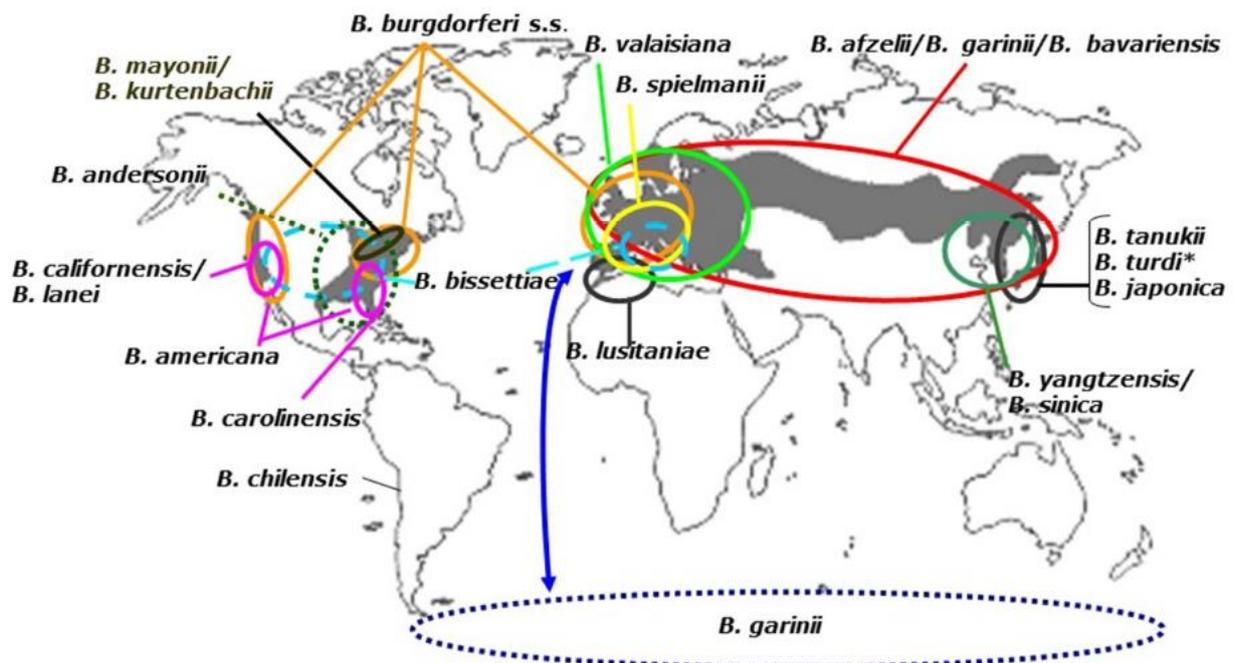


Figure 2 : Répartition géographique des espèces de *Borrelia burgdorferi* sensu lato [54].

Les zones grises correspondent aux zones de présence de tiques *Ixodes* spp. *B. turdi* (*) est également présente en Europe. Le cercle en pointillés représente le cycle de transmission de *B. garinii* dans les colonies d'oiseaux marins des hémisphères Sud et Nord.

- Les hôtes réservoirs des bactéries *Bbsl*

Les espèces de *Bbsl* européennes (Figure 2) ont tendance à se spécialiser selon les taxons des hôtes [55, 56] (Tableau 1). En effet, on peut retrouver des associations spécifiques entre hôtes réservoirs et espèces de *Bbsl* en Europe. Par exemple, les petits rongeurs sont les hôtes réservoirs préférentiels de *B. afzelii* (Tableau 1) [57-59] bien que certaines études suggèrent que cette espèce de *Bbsl* puisse également être associée à certaines espèces d'oiseaux comme le Rouge-gorge familier (*Erithacus rubecula*), la Mésange charbonnière (*Parus major*) ou le Pigeon biset (*Columba livia*) [60]. *B. burgdorferi* sensu stricto, *B. bavariensis* et *B. bissetti* sont associées aux rongeurs [9, 52] (Tableau 1). Les hôtes réservoirs préférentiels de *B. valaisiana* et *B. garinii* sont principalement les oiseaux [9, 52] (Tableau 1). Enfin, *B. spielmanii* est associée aux rongeurs et *B. lusitaniae* aux lézards, aux rongeurs et aux oiseaux marins [9] (Tableau 1). Les grands ongulés, comme le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le chevreuil européen (*Capreolus capreolus*), le daim européen (*Dama dama*) ou l'élan (*Alces alces*) ne sont pas considérés comme hôtes réservoirs de la maladie de Lyme, car leur système immunitaire est capable de détruire les *Bbsl*, bien qu'ils participent fortement à la dynamique des tiques dans le milieu en les nourrissant [9, 61-63]. Il est à noter que les principales espèces pathogènes présentes en Amérique du Nord (Figure 2) sont *B. burgdorferi* sensu stricto et *B. mayonii*, qui ont pour hôte réservoir principal la souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*) [64] (Tableau 1). Enfin, les principales espèces pathogènes présentes en Asie (Figure 2) sont : *B. afzelii*, *B. bavariensis*, toutes deux associées aux rongeurs, et *B. garinii* associée aux oiseaux ; et une espèce potentiellement pathogène *B. yangtsensis* (associée aux rongeurs [52, 54], Tableau 1).

Tableau 1 : Exemples d'hôtes réservoirs des espèces *Bbsl* par continent.

Continent	Espèce de <i>Bbsl</i>	Exemples d'hôtes réservoirs	Références
Europe	<i>B. afzelii</i>	Mulot sylvestre (<i>Apodemus sylvaticus</i>) Campagnol roussâtre (<i>Clethrionomys glareolus</i>)	[57-59]
	<i>B. bugdorferi</i> sensu stricto	Petits rongeurs Ecureuil roux (<i>Sciurus vulgaris</i>)	[65, 66]
	<i>B. valaisiana</i>	Merle noir (<i>Turdus merula</i>) Grive musicienne (<i>Turdus philomelos</i>)	[67]
	<i>B. garinii</i>	Merle noir (<i>Turdus merula</i>) Grive musicienne (<i>Turdus philomelos</i>) Mésange charbonnière (<i>Parus major</i>) Faisan de Colchide (<i>Phasianus colchicus</i>)	[68-71]
	<i>B. spielmanii</i>	Lérot (<i>Eliomys quercinus</i>) Hérisson d'Europe (<i>Erinaceus europaeus</i>) Muscardin (<i>Muscardinus avellanarius</i>) Loirs	[72-75]
	<i>B. bavariensis</i>	Mulot sylvestre (<i>Apodemus sylvaticus</i>) Mulot à collier (<i>Apodemus flavicollis</i>) Campagnol roussâtre (<i>Clethrionomys glareolus</i>)	[76]
	<i>B. bissetti</i>	Rongeurs	[9]
	<i>B. lusitaniae</i>	Lézard des souches (<i>Lacerta agilis</i>) Lézard des murailles (<i>Podarcis muralis</i>) Lézard hispanique (<i>Podarcis hispanica</i>) Psammodrome algire (<i>Psammodromus algirus</i>) Mulot sylvestre (<i>Apodemus sylvaticus</i>)	[77-79]
Amérique du Nord	<i>B. burgdorferi</i> sensu stricto	Souris à pattes blanches (<i>Peromyscus leucopus</i>)	[64]
	<i>B. mayonii</i>	Souris à pattes blanches (<i>Peromyscus leucopus</i>)	[64]
Asie	<i>B. afzelii</i>	Tamias de Sibérie (<i>Tamias sibericus barberi</i>)	[52]
	<i>B. bavariensis</i>	Mulot sylvestre (<i>Apodemus sylvaticus</i>)	[52]
	<i>B. garinii</i>	Mésange charbonnière (<i>Parus major</i>) Faisan de Colchide (<i>Phasianus colchicus</i>) Merle noir (<i>Turdus merula</i>) Grive musicienne (<i>Turdus philomelos</i>)	[52]
	<i>B. yangtsensis</i>	Mulot rayé (<i>Apodemus agrarius</i>) Rat à ventre blanc alezan (<i>Niviventer fulvescens</i>)	[52]

- Maladie de Lyme et symptômes provoqués par les bactéries *Bbsl* chez l'humain

Les bactéries *Bbsl* peuvent provoquer la maladie de Lyme, aussi appelée borréliose de Lyme, maladie vectorisée par les tiques la plus répandue dans les régions tempérées de l'hémisphère nord et provoquant des dizaines de milliers de cas humains signalés chaque année [7]. Aux Etats-Unis, environ 30 000 cas ont été recensés en 2008, avec une multiplication par deux ces quinze dernières années. Le « Center for Disease Control and Prevention » a estimé que le nombre de cas réels était plutôt de l'ordre de 476 000 par an aux Etats-Unis (cdc/humancases). En Europe, son incidence a augmenté dans de nombreux pays, avec des augmentations annuelles moyennes de 5 à 15 % [80, 81]. En France, entre 25 000 et 68 530 cas de borréliose de Lyme diagnostiqués par an ont été estimés entre 2009 et 2020 en médecine générale avec une tendance à l'augmentation depuis 2009. 842 cas par an en moyenne ont conduit à une hospitalisation depuis 2005 (santepubliquefrance.fr). Les groupes d'âge les plus touchés sont les enfants de 5 à 9 ans et les adultes de 70 à 79 ans (santepubliquefrance.fr). Il existe une grande disparité régionale concernant les taux d'incidence de cas diagnostiqués en médecine de ville : les régions de l'Est et du Centre du territoire métropolitain présentant des taux d'incidence annuels élevés (supérieur à 100 cas pour 100 000 habitants) et les régions de l'Ouest et du Sud Est méditerranéen présentant des taux d'incidence annuels plus bas (inférieur à 50 pour 100 000 habitants) (santepubliquefrance.fr.) Chez l'humain, elle provoque des symptômes qui peuvent être distingués en trois stades (santepubliquefrance.fr) :

Stade 1 : la borréliose de Lyme précoce localisée, caractérisée par l'apparition d'une manifestation cutanée (érythème migrant), qui survient de 3 à 30 jours après la piqûre de la tique.

Stade 2 : la borréliose de Lyme précoce disséminée qui, en l'absence de traitement antibiotique, apparaît de plusieurs jours à plusieurs semaines après la piqûre de la tique. Elle peut être caractérisée par des érythèmes migrants multiples, des manifestations neurologiques (neuroborrélioses : méningoradiculite, paralysie faciale, méningite isolée, myélite aiguë) et plus rarement des manifestations articulaires (arthrite), cutanées (lymphocytome borrelien), cardiaques ou ophtalmiques.

Stade 3 : la borréliose de Lyme tardive disséminée qui, en l'absence de traitement antibiotique, survient plusieurs mois voire plusieurs années après la piqûre de la tique. Elle est caractérisée par des manifestations articulaires, cutanées comme l'acrodermatite chronique atrophiante (ACA) ou neurologiques spécifiques rares (encéphalomyélite).

b. Les tiques du genre *Ixodes*

- Biologie des tiques du genre *Ixodes*

Les tiques sont des arthropodes acariens ectoparasites hématoiphages stricts de vertébrés, appartenant à la classe des Arachnides et au sous-ordre Ixodida. Environ 900 espèces ont été décrites à ce jour : 700 appartenant à la famille des Ixodidae (tiques « dures »), 200 à celle des Argasidae (tiques « molles ») et une à celle des Nutalliellidae (*Nutalliella namaqua*) [9, 82]. Elles sont présentes dans pratiquement toutes les régions du globe, certains genres étant plus fréquents dans les zones froides à tempérées, comme *Ixodes* et *Dermacentor*, et d'autres dans les zones chaudes ou intertropicales comme *Hyalomma* ou *Amblyomma* [9]. Dans la suite de cette partie, nous nous intéresserons à la famille des Ixodidae, tiques dites « dures ».

Les tiques présentent trois **stases de développement** séparées par des métamorphoses : larvaire, nymphale et adulte mâle ou femelle, au cours desquelles elles réalisent leur repas sanguin sur un hôte (d'une durée de quatre à dix jours chez les tiques dures [9]). Chaque stase dure environ un an [9]. Au niveau morphologique, les larves se distinguent par leur petite taille et la présence de trois paires de pattes contrairement aux nymphes et aux adultes qui en possèdent quatre. Les nymphes se différencient des femelles par l'absence d'un pore génital et des aires poreuses (qui permettent l'imperméabilisation des œufs) chez les espèces qui en possèdent. Enfin, chez les tiques dures adultes, les mâles se distinguent des femelles par le fait que l'ensemble de leur face dorsale de leur idiosome soit recouverte par une structure rigide indéformable appelée scutum (Figure 3).

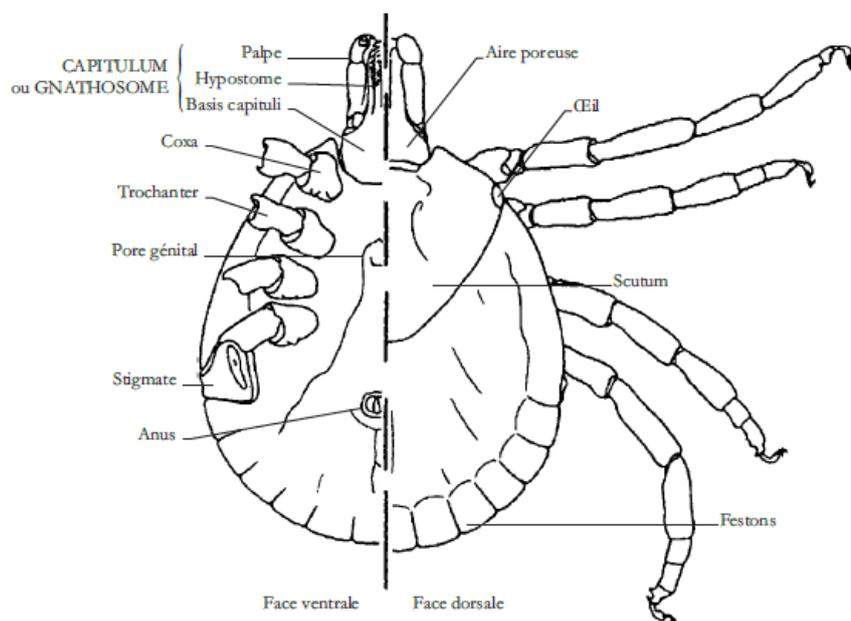


Figure 3 : Morphologie générale d'une tique *Ixodidae* adulte d'après Rodhain et al. [83].

Les tiques alternent entre des phases de vie « libres » au cours desquelles se produisent les métamorphoses, la ponte et l'incubation des œufs et des phases parasitaires au cours desquelles elles réalisent leurs repas sanguins sur des hôtes vertébrés. Les tiques dures, sont le plus souvent **exophiles**, vivant dans des espaces ouverts ou semi-ouverts [forêts, prairies...; 9]. Elles peuvent présenter trois types de cycles parasitaires, selon le nombre d'hôtes nécessaires : les cycles **monophasiques** (impliquant un seul individu hôte sur lequel toutes les stases se succèdent sans retour au sol entre chaque stase), **diphasiques** (impliquant deux individus hôtes, la larve et la nymphe se nourrissant sur un premier hôte et l'adulte sur un second après que la nymphe soit tombée au sol et métamorphosée en adulte) et **triphasiques** (impliquant trois individus hôtes pour les trois stases, les tiques tombant au sol entre chaque stase et se nourrissant sur un nouvel individu hôte) (Figure 4).

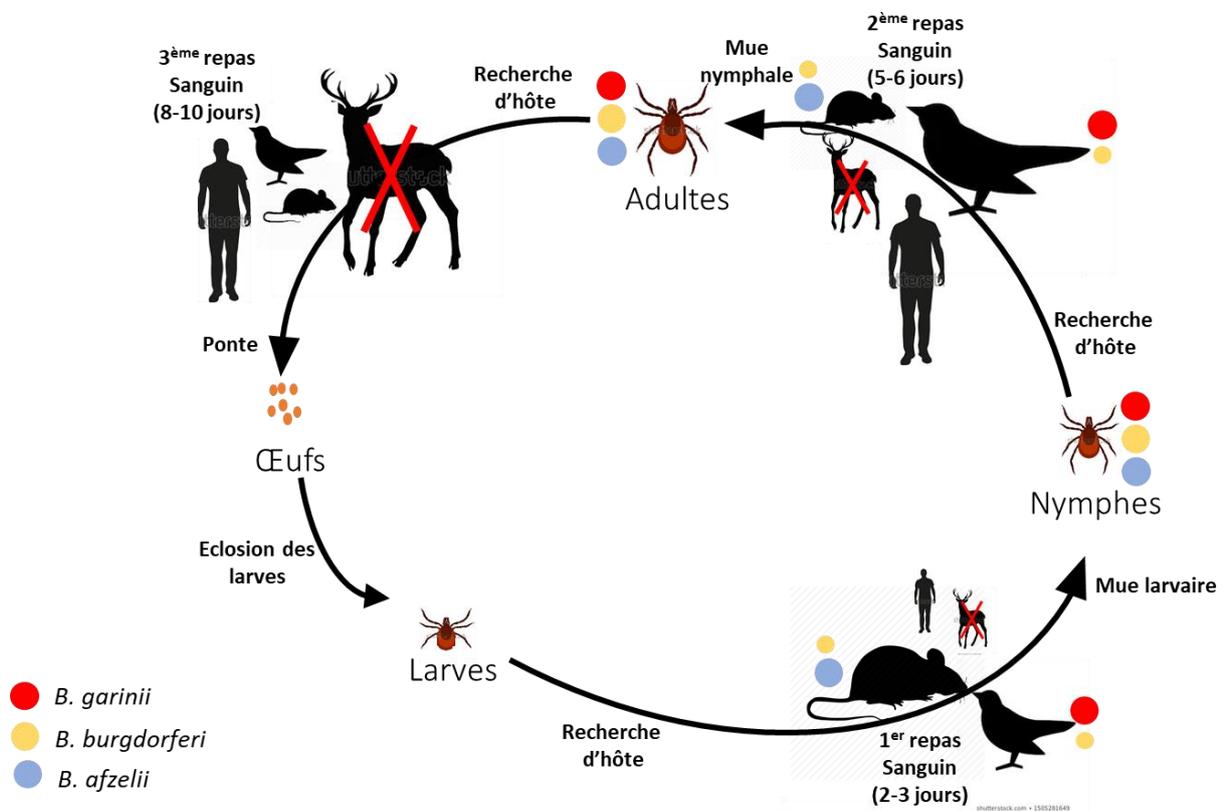


Figure 4: Cycle de vie d'une tique triphasique et cycle de transmission des bactéries appartenant au complexe *Borrelia burgdorferi sensu lato* inspiré de Stanek et al., 2012 [7].

Chaque stase dure un an environ. La taille relative des animaux correspond à leur importance en tant qu'hôtes des différentes stases du cycle de vie d'une tique. La taille des cercles colorés indique la prévalence relative des espèces de Bbsl. La croix rouge indique un hôte non réservoir.

Ce dernier type de cycle parasitaire est présent chez beaucoup d'espèces de tiques d'intérêt médical et vétérinaire, notamment chez certaines tiques impliquées dans la circulation des bactéries

spirochètes responsables de la maladie de Lyme, comme *Ixodes ricinus* [84]. Les phases de recherche d'hôte pouvant être plus ou moins longues selon la disponibilité en hôtes dans le milieu et les conditions environnementales (température, humidité) [9, 85-88], les tiques sont capables d'avoir de longues périodes de diapause (développementale ou comportementale) au cours des phases de vie « libres ». Cela influence la durée des cycles de vie pouvant par exemple avoir une durée dans la nature de deux ans environ pour *I. persulcatus* [89] et pouvant aller jusqu'à cinq ou six ans pour *I. uriae* [90]. Les **diapauses développementales** comprennent le temps nécessaire aux métamorphoses, l'ovogénèse et l'embryogénèse tandis que les **diapauses comportementales** sont caractérisées par une absence de recherche d'hôtes par les tiques lorsque les conditions de température et d'humidité sont défavorables [9, 91]. La nature des hôtes sur lesquels les tiques réalisent leur repas sanguin dépend principalement de leur disponibilité dans le milieu. Cependant, les tiques peuvent avoir des préférences trophiques pour certains hôtes. On parle de cycles **monotropes** (ou **monoxènes**) lorsque celles-ci se gorgent sur une seule espèce d'hôte et de cycles **télotropes** (ou **hétéroxènes**) lorsqu'elles se gorgent sur plusieurs espèces d'hôtes différentes, suivant la stase concernée. Les tiques dures peuvent donc être **spécialistes** d'hôtes, c'est le cas par exemple de *Rhipicephalus sanguineus*, qui se nourrit sur les chiens [92] et de certaines tiques ornithophiles, comme *I. arboricola*, *I. lividus* et *I. frontalis* [93, 94], ou **généralistes** comme *I. ricinus* qui peut se nourrir sur un large spectre d'hôtes : micromammifères, cervidés, oiseaux, reptiles [47]. Les préférences trophiques peuvent à la fois dépendre de la stase de la tique, les stases immatures (larvaire et nymphale) étant souvent plus polyvalentes que la stase adulte, et de la méthode de chasse utilisée [9]. Par exemple, chez certaines espèces de tiques se mettant à l'affût sur la végétation (Figure 5) lors de la recherche d'hôtes (*I. ricinus*), la hauteur atteinte par la tique sur la végétation peut varier selon les stases, notamment à cause d'une susceptibilité différente à la déshydratation. Cette hauteur peut donc conditionner la rencontre de la tique avec les hôtes, notamment selon leur taille. De plus, la taille des pièces buccales (longueur de l'hypostome) et l'épaisseur de la peau des hôtes peuvent également influencer les préférences trophiques des espèces de tiques ou des stases [9]. En effet, les larves et les nymphes, peu sélectives, se nourrissent sur les mammifères, les reptiles et les oiseaux, tandis que les adultes se nourrissent principalement sur les grands mammifères [9]. Pour synthétiser, la présence et l'abondance des tiques dans un milieu dépend des communautés d'hôtes et les interactions avec ces derniers dépendent des facteurs biotiques et abiotiques du milieu [95, 96].



Figure 5 : Femelle *I. ricinus* à l'affût

(© Sara Moutailler, Mathilde Gondard).

- Rôle des tiques dans la transmission d'agents pathogènes

Les tiques peuvent avoir des effets **directs** sur leurs hôtes comme la spoliation sanguine, (pouvant engendrer des coûts énergétiques aux hôtes devenant ainsi plus sensibles à d'autres infections), des dommages liés à la piqûre, des allergies, des irritations cutanées ou des lésions sérieuses pouvant avoir des conséquences sur la prédation et le succès reproducteur des hôtes [9, 97, 98]. Elles peuvent également avoir des effets **indirects** sur leurs hôtes avec la transmission possible d'agents pathogènes lors de la piqûre. En effet, au niveau mondial, les tiques sont les deuxièmes vecteurs d'agents pathogènes d'importance en médecine humaine, après les moustiques [4]. Elles sont capables de véhiculer et de transmettre de nombreux agents pathogènes comme des bactéries (comme des spirochètes ou *Rickettsia*), des virus (par exemple des flavivirus ou des nairovirus) ou des parasites (*Babesia*, *Theileria*) à une grande variété d'hôtes [99]. Certains agents pathogènes peuvent être responsables de **zoonoses** (maladies transmissibles de l'animal à l'humain). La faune sauvage et/ou domestique peut être réservoir de ces derniers, l'humain étant le plus souvent un hôte accidentel et une impasse pour l'agent pathogène [9]. Si les tiques peuvent infecter les hôtes sur lesquels elles se nourrissent, elles peuvent également devenir infectieuses en acquérant les agents pathogènes présents chez les hôtes, si ceux-ci sont réservoirs de ces derniers, et en les conservant à la stase suivante (**transmission transstadiale** ; Figure 4) [9]. La transmission transstadiale est une condition indispensable pour que les tiques soient vectrices d'un agent pathogène [9], notamment chez les Ixodidae se gorgeant une seule fois à chaque stase. Les nymphes et les adultes sont alors les

principaux vecteurs, les larves étant souvent naïves en agents pathogènes. Cependant, elles peuvent également jouer un rôle dans la transmission de certains agents pathogènes comme *Babesia* ou le virus de l'encéphalite à tique lorsqu'il existe une **transmission transovarienne** (transmission d'un agent pathogène de la femelle à sa descendance) [100, 101]. Enfin, la **transmission par co-repas** [28, 102, 103] ou **sexuelle** lorsqu'un mâle infecté transmet un agent pathogène à la femelle lors de l'accouplement [104, 105] sont également possibles.

- Espèces de tiques d'intérêt dans ce projet de thèse

Dans la partie suivante, nous nous intéressons plus particulièrement aux principales espèces de tiques collectées sur les oiseaux dans le cadre de cette thèse : la tique généraliste *I. ricinus*, principal vecteur des bactéries responsables de la maladie de Lyme en Europe [7], ainsi que deux espèces de tiques ornithophiles *I. frontalis* et *I. arboricola* pouvant participer à la circulation des bactéries *Bbsl* [106]. Les autres tiques vectrices de *Bbsl* sont présentées dans l'encadré 3.

Ixodes ricinus appartient au genre *Ixodes*, qui regroupe le plus d'espèces parmi les tiques dures, réparties sur tous les continents. Les espèces de ce genre occupent des niches écologiques diverses et parasitent une large gamme d'hôtes. *Ixodes ricinus* est la tique la plus fréquente en Europe et sa distribution (Figure 6) est en pleine expansion du fait des changements environnementaux [107].

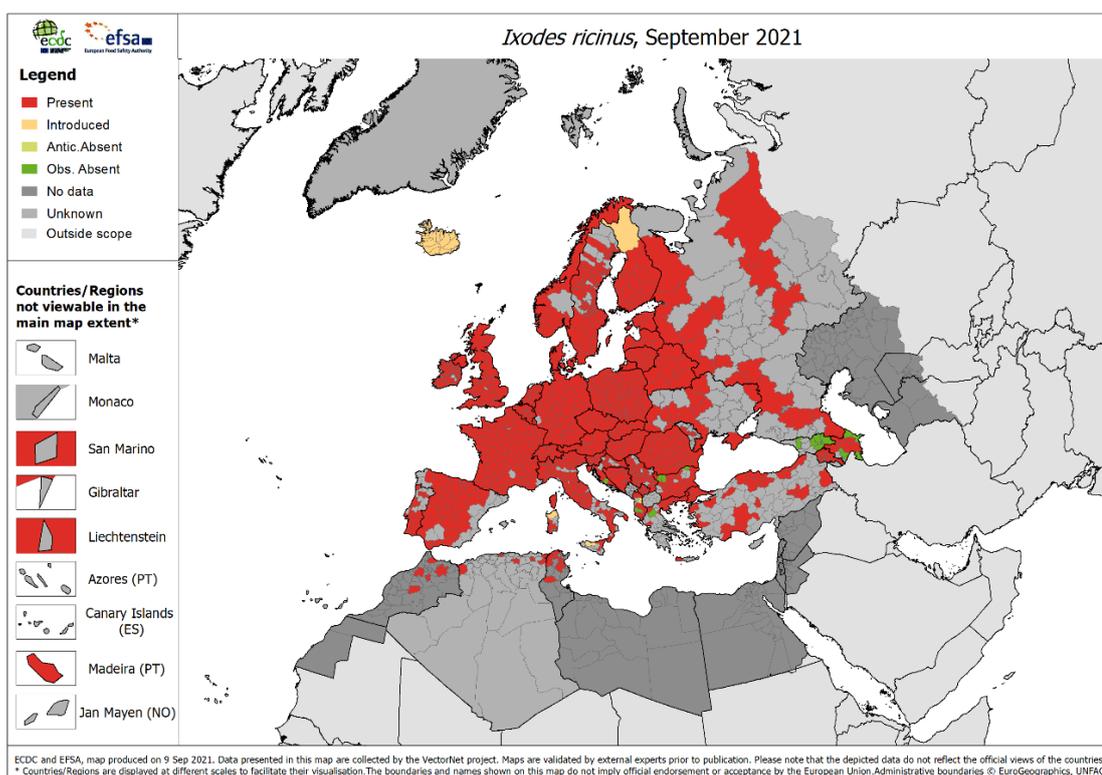


Figure 6 : Distribution géographique d'*I. ricinus* en Europe.

(Source : centre Européen de prévention et contrôle des maladies (ECDC - European Centre for Disease prevention and Control) et l'autorité Européenne de sécurité des aliments (EFSA – European Food Safety Authority) – Mise à jour: Septembre 2021 - ecdc.europa.eu)

La densité de population de cette tique ubiquiste dépend du climat (température, hygrométrie), de l'altitude et de la végétation [9, 108]. *Ixodes ricinus* est une tique exophile à toutes ses stases de développement. Elle est présente le plus souvent dans des milieux où la végétation herbacée, arbustive et arborée est abondante [109]. Les zones boisées avec un taux d'humidité élevé, des écotones, une litière abondante et des hôtes vertébrés disponibles pour réaliser ses repas sanguins caractérisent son habitat optimal [110]. *Ixodes ricinus* est également présente dans des habitats plus ouverts, comme les pâtures le long des haies [111]. En Europe tempérée, elle présente deux pics d'activité, l'un au printemps et l'autre à l'automne [56] (Figure 7), les nymphes et les adultes commencent leur activité plus tôt que les larves au printemps et plus tardivement à l'automne .

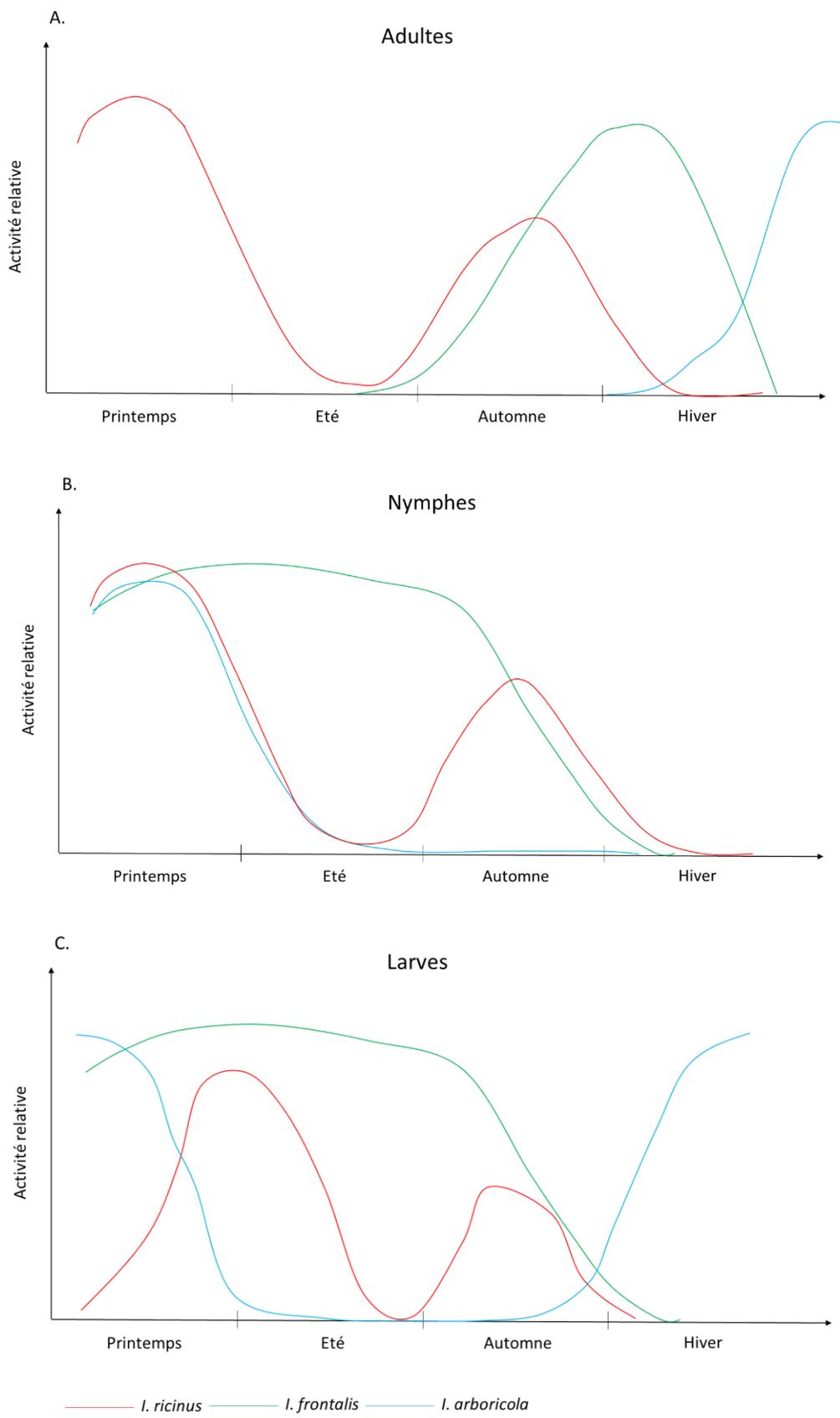


Figure 7: Activité saisonnière des tiques adultes (A.), nymphes (B.) et larves (C.) des espèces *I. ricinus*, *I. frontalis* et *I. arboricola*, d'après [112].

Ixodes ricinus possède un cycle de vie d'une durée de 2-3 ans dans la nature [99]. C'est une tique triphasique (Figure 4) possédant un large spectre d'hôtes (mammifères, oiseaux, reptiles) [47] incluant l'humain. Son ubiquité dans la variété d'hôtes qu'elle est capable d'infester n'empêche pas une préférence pour certaines espèces d'hôtes, notamment en fonction des stases. En effet, les larves et les nymphes, plus polyvalentes que les femelles, se nourrissent sur les mammifères (petits et grands), les oiseaux et les reptiles, tandis que les adultes ont une spécificité plus marquée pour les grands mammifères, comme les cervidés, dont la présence influence positivement la densité des tiques [113]. Le très large spectre d'hôtes qu'*I. ricinus* peut infester est en partie responsable de la grande variété d'agents pathogènes, dont elle est vectrice parfois simultanément (voir Chapitre 1). C'est le cas notamment des bactéries *Bbsl* [7] ou appartenant aux genres *Anaplasma*, *Rickettsia*, *Francisella*, *Coxiella* [114-117], des parasites du genre *Babesia* [118] ou des virus comme l'agent de l'encéphalite à tiques (TBE) [119] ou le louping-ill [120].

Deux autres espèces de tiques ornithophiles peuvent jouer un rôle dans la circulation des *Bbsl* en Europe: *I. arboricola* et *I. frontalis* [106] (Figures 8 et 9). *Ixodes arboricola* est une tique **nidicole**, vivant dans ou à proximité des abris utilisés par son hôte (terriers, nids ...), exclusivement ornithophile. Elle possède un cycle de vie d'une durée de 1-2 ans dans la nature [112]. Au cours de ses trois stases de développement, elle parasite principalement les passereaux terrestres se perchent ou nichent dans des cavités comme les trous des arbres ou les terriers [93, 121-123] dans lesquels elle se détache après le repas sanguin [93, 124, 125]. La totalité de son cycle de vie est limité à ces cavités [93, 121, 122]. *Ixodes arboricola* se nourrit principalement sur les mésanges (genres *Parus*, *Cyanistes*, *Poecile*) [123, 126] bien qu'elle ait également été retrouvée sur d'autres espèces d'oiseaux comme l'Effraie des clochers (*Tyto alba*) et la Chouette hulotte (*Strix aluco*) [123, 127]. Les adultes se nourrissent principalement sur les poussins, à la différence des nymphes et des larves qui se nourrissent également sur les oiseaux volants [123, 125, 128, 129]. *Ixodes arboricola* peut jouer un rôle dans la circulation de certains agents pathogènes comme les bactéries *Rickettsia* spp. et *Bbsl* [93, 106, 130]. Heylen *et al.*, [129] ont montré que la période d'activité des tiques *I. arboricola* parasitant les oiseaux volants des espèces Mésange charbonnière et Mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) se déroule majoritairement pendant la période pré-reproductive (de début mars à début avril), en automne et en hiver lorsque les oiseaux se perchent dans les cavités. Heylen *et al.* [129] ont montré qu'aux Pays-Bas à l'exception de l'hiver, la période d'activité d'*I. arboricola* se superpose avec celle d'*I. ricinus*, ce qui implique la transmission potentielle d'agents pathogènes maintenus chez *I. arboricola* et les oiseaux à d'autres hôtes du système par l'intermédiaire d'*I. ricinus* [129] avec qui elle partage de nombreux hôtes [5, 93, 122]. Estrada-Pena *et al.* [112] se sont intéressés à la saisonnalité d'*I. arboricola* plus globalement en Europe et ont montré que les larves étaient actives en hiver et au début du printemps, que les nymphes étaient actives au printemps et que les femelles

adultes étaient observées le plus souvent à la fin de l'hiver (Figure 7). *Ixodes arboricola* est présente dans la région Paléarctique, du centre, ouest et nord de l'Europe [129, 131].



Figure 8: Distribution géographique d'*I. arboricola* en Europe. [112] Les points noirs représentent les données de présence d'*I. arboricola* dans un transect de 10 x 10 Km.

Ixodes frontalis, parfois appelée la « tique des passereaux » [122, 132], est une espèce ornithophile terrestre [133] se nourrissant sur une grande diversité d'espèces aviaires partagée avec *I. ricinus* [39, 134-137]. Elle a exceptionnellement été retrouvée sur les humains [134, 138, 139]. Elle est présente dans les nids d'oiseaux [93, 122, 133], sur la végétation de sous-bois et le sol forestier [106, 122, 135]. Elle possède un cycle de vie d'une durée d'un an environ dans la nature [112]. Il est à noter qu'*I. frontalis* a rarement été observée à l'affût sur le sol [mais voir 134, 135, 139-143], possiblement dû au fait qu'elle soit facilement confondue avec *I. ricinus*, en particulier lors de sa stase larvaire difficile à identifier du fait de sa petite taille [93, 134]. *Ixodes frontalis* est également connue pour avoir été impliquée dans des phénomènes paralytiques et mortels directs (sans agent pathogène) chez certains oiseaux [134, 137, 144], dans la transmission du virus de Chizé, mortel chez les oiseaux [134, 145] et dans sa contribution possible au maintien de certains agents pathogènes comme *Neoehrlichia mikurensis* [134, 146], *Anaplasma phagocytophilum* [134, 147] et *Bbsl* [106, 134, 148, 149] dans les populations d'oiseaux. Les études ne sont pas unanimes quant à la période d'activité des différentes

stases d'*I. frontalis*. Par exemple, en France, Agoulon *et al.* [134] ont montré que les nymphes et les adultes sont présents sporadiquement sur le sol au cours de l'année, tandis que les larves montrent un pic d'activité en octobre-novembre suivi d'une faible décroissance en hiver. Les larves sont complètement absentes en été contrairement aux larves d'*I. ricinus* qui sont encore en nombre important à cette période [134] bien que la population décroisse. Au contraire, Estrada-Pena *et al.* [112] se sont intéressés à la saisonnalité des tiques *I. frontalis* plus globalement en Europe et ont montré que le pic d'activité des adultes avait lieu pendant les mois d'hiver, d'octobre à février et celui des stases immatures de mars à octobre. Les larves ne seraient donc pas complètement absentes en été contrairement à ce qui a été montré par Agoulon *et al.* [134] en France. En plus de la stase, la saisonnalité des tiques dépend donc également du site considéré. *Ixodes ricinus* peut servir d'intermédiaire pour les agents pathogènes présents chez *I. frontalis* et ses hôtes à d'autres hôtes du système [134]. *Ixodes frontalis* a été détectée sur les oiseaux de la plupart des pays d'Europe [112, 132], bien que l'observation de cette espèce sur les oiseaux soit moins fréquente que pour *I. ricinus* [132, 150].



Figure 9: Distribution géographique d'*I. frontalis* en Europe. [112] Les points noirs représentent les données de présence d'*I. arboricola* dans un transect de 10 x 10 Km.

Encadré 3 : Autres espèces de tiques vectrices des bactéries Bbsl.

A part *I. ricinus*, les tiques *I. persulcatus*, *I. scapularis* et *I. pacificus* sont les principales espèces vectrices respectivement en Europe de l'Est et en Asie, au Nord-Est et au Centre-ouest et à l'Ouest des Etats-Unis [7] (Figure 10). Ces tiques appartiennent au complexe *Ixodes ricinus* (comprenant également *I. inopinatus*) [151] et sont généralistes, pouvant donc se nourrir sur un large spectre d'hôtes [152]. Elles présentent des saisonnalités distinctes. En effet, les nymphes et les adultes d'*I. persulcatus* deviennent actifs au début du printemps et continuent leur recherche d'hôte jusqu'à la moitié de l'été. Les nymphes d'*I. scapularis* sont actives quant à elles du début de l'été jusqu'à la fin de l'automne, alors que les adultes commencent leur activité à l'automne et restent actifs pendant l'hiver jusqu'au début du printemps (à l'exception des périodes très froides avec une température inférieure à 3°C). L'activité d'*I. pacificus* ressemble davantage à celle d'*I. ricinus* que d'*I. scapularis*. Pour ces quatre espèces, les pics d'activité des nymphes devancent légèrement celui des larves. Cela peut jouer un rôle important dans la dynamique de transmission des Bbsl : les hôtes réservoirs pouvant être infectés par les nymphes et retransmettre par la suite l'infection aux larves [7].

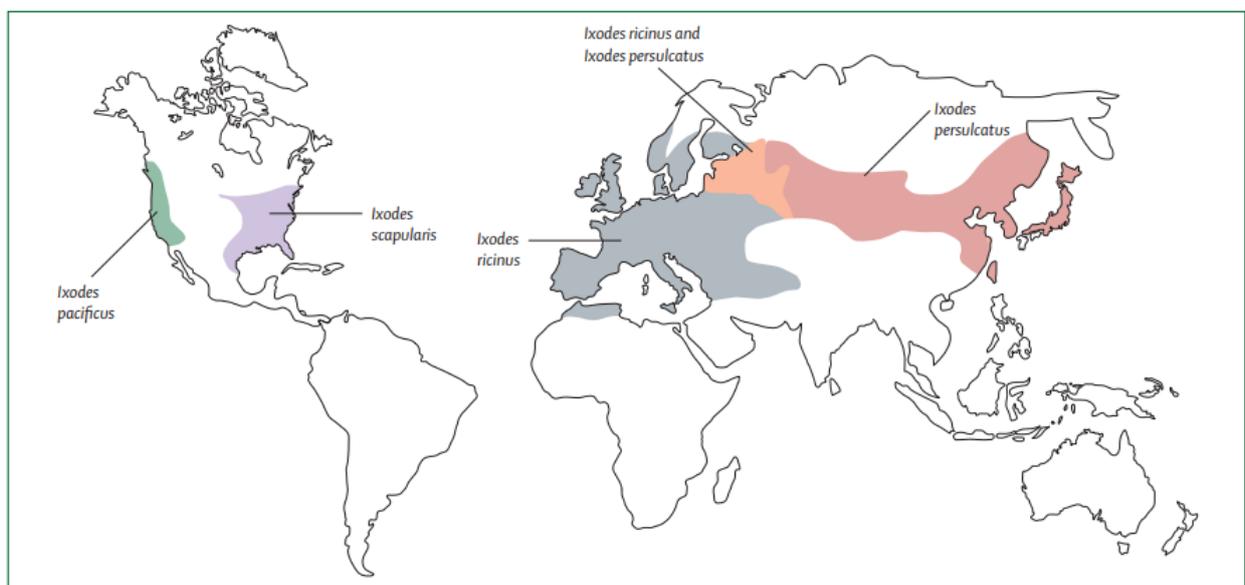


Figure 10 : Répartition géographique des tiques vectrices de la maladie de Lyme [7].

c. Les oiseaux communs en France

- Généralités

Dans le cadre de cette thèse de doctorat, nous nous sommes principalement intéressés aux passereaux communs (espèces aviaires appartenant à l'ordre des Passériformes les plus fréquemment recensées), ordre le plus représenté en France (avibase.bsc-eoc.org) et peuplant les milieux favorables aux tiques pendant leur période de reproduction au printemps, période qui correspond au pic d'activité des tiques [56]. Nous avons également complété notre étude par l'analyse des espèces aviaires capturées plus rarement et pouvant participer aux dynamiques des populations de tiques et d'agents pathogènes associés (Chapitre 1). Dans la suite de cette partie, nous présenterons uniquement les généralités biologiques des espèces les plus capturées (passereaux communs).

L'ordre des Passériformes regroupe plus de la moitié des espèces d'oiseaux [153]. Il est divisé en 70 familles qui occupent tous les types de paysages [153]. En France métropolitaine, 246 espèces aviaires appartiennent à cet ordre sur les 611 espèces présentes (avibase.bsc-eoc.org). Les espèces de passereaux échantillonnées (voir Collecte et analyse des données - Partie 1) vivent majoritairement dans la strate arbustive, préférant les milieux buissonnants (Fauvette à tête noire - *Sylvia atricapilla*, Merle noir - *Turdus merula*) ou les zones humides (Rousserolle effarvate – *Acrocephalus scirpaceus*). Une partie de ces espèces est migratrice sur de longues distances et passe ainsi l'été en Europe et hiverne en Afrique (environ 44% des espèces). C'est le cas par exemple de la Rousserolle effarvate, du Rossignol philomèle (*Luscinia megarhynchos*), du Pouillot fitis (*Phylloscopus trochilus*), de la Fauvette des jardins (*Sylvia borin*) ou de la Fauvette grisette (*Curruca communis*) [154]. Une autre partie de ces espèces (environ 56%) est sédentaire ou migratrice sur de courtes distances (certaines populations ne quittant pas leur région d'origine ou se déplaçant à proximité et d'autres populations venant du nord ou de l'est allant en Europe de l'Ouest ou méridionale après la saison de reproduction). C'est le cas par exemple de la Fauvette à tête noire, de la Mésange à longue queue (*Aegithalos caudatus*), de la Mésange charbonnière, de la Mésange bleue, du Pouillot véloce (*Phylloscopus collybita*), de l'Accenteur mouchet (*Prunella modularis*), du Merle noir ou de la Grive musicienne (*T. philomelos*) [153, 154]. La période de reproduction de ces espèces de passereaux communs s'étale d'avril à juillet [153]. Ces derniers sont très fidèles à leur région de naissance (à quelques dizaines de kilomètres près) et à leur site de reproduction (à quelques centaines de mètres près). Les individus se reproduisent tous à l'âge d'un an. Les oisillons naissent dans un nid et y restent pendant 15 à 18 jours environ [153]. Il est à noter que 75% des jeunes meurent la première année de leur vie ([Programme STOC Capture \[Le C.R.B.P.O.\]](#)) et environ 45% des adultes meurent d'une année sur l'autre (ces chiffres varient en fonction des espèces). Lors de leur période de reproduction,

les oiseaux peuvent présenter différents comportements qui conditionnent leur infestation par les tiques. En effet, certaines espèces aviaires nichent au sol ou dans les strates inférieures de la végétation et sont donc davantage en contact avec le milieu de vie des tiques à l'affût (comme le Pouillot véloce, le Rougegorge familier ou l'Accenteur mouchet) contrairement aux espèces qui nichent dans les strates supérieures de la végétation (comme le Pinson des arbres – *Fringilla coelebs*, la Grive draine - *T. viscivorus* ou le Geai des chênes - *Garrulus glandarius*) ou bien dans les trous ou cavités (comme la Sittelle torchepot - *Sitta europaea*, la Mésange bleue et la Mésange charbonnière), ce qui peut les exposer à d'autres espèces de tiques arboricoles comme *I. arboricola*. De même, la hauteur d'alimentation des oiseaux peut également conditionner leur contact avec les tiques, certaines espèces aviaires se nourrissant au sol (comme l'Accenteur mouchet, le Rougegorge familier ou le Merle noir) et d'autres dans les strates élevées de la végétation (comme la Mésange à longue queue, la Mésange bleue ou le Pouillot véloce) (Bilan de l'enquête sur les hauteurs de nid et d'alimentation pour 26 oiseaux, CRBPO) [37].

- Etat des connaissances sur le potentiel de réservoir hôte des oiseaux européens dans la circulation des *Bbsl*

Dans cette sous-partie nous réalisons un état des connaissances actuelles sur le potentiel de réservoir hôte des oiseaux européens dans la circulation des *Bbsl*.

De nombreuses études se sont intéressées à la production de tiques par les oiseaux notamment en étudiant leur charge en tiques [27]. De même que pour les autres compartiments, notamment les petits mammifères (rongeurs), la distribution des tiques parmi les oiseaux est hétérogène et la majorité des tiques sont portées par une petite proportion des individus, suivant la règle des 20/80 dans laquelle 20% des individus portent 80% des tiques [155, 156]. Ainsi, plusieurs espèces d'oiseaux se sont démarquées par leurs charges en tiques et leurs prévalences d'infestation élevées, indiquant qu'elles peuvent jouer un rôle important dans le nourrissage et, par conséquent, la production locale de tiques à l'affût sur la végétation. C'est le cas notamment des oiseaux appartenant à la famille des *Turdidae*, en particulier le Merle noir [34, 35, 37, 39, 148, 157-165] et la Grive musicienne [37, 157, 159-163]. Les prévalences d'infestation de ces deux espèces peuvent être comprises selon les études entre 33,5 et 100% [34, 35, 39, 157, 159, 160, 162, 163, 165] et 13,5 et 97% respectivement et leur intensité d'infestation moyenne peut être comprise selon les études entre 2,3 et 20,7 tiques [34, 35, 39, 148, 157, 159-161, 164, 165] et 1,93 et 6,4 tiques respectivement. Le Rougegorge familier, une espèce anciennement classée parmi les *Turdidae* (actuellement classée chez les *Muscicapidae*), se présente

également parmi les espèces les plus infestées dans la littérature scientifique [34, 35, 37, 39, 148, 155, 161, 162, 164, 165] et possède une prévalence d'infestation qui peut être comprise entre 12,5-83,3% [34, 35, 159, 160, 162] et une intensité moyenne d'infestation entre 1,7-3,8 tiques [34, 39, 148, 159-161, 164, 165] selon les études. Il en est de même pour la Mésange charbonnière [34, 39, 161, 163, 166] qui peut présenter, selon les études, une prévalence d'infestation comprise entre 19-58% [34, 39, 162, 163] et une intensité moyenne d'infestation comprise entre 1,03-3,3 tiques [34, 39, 161, 164, 166] et le Troglodytes mignon (*Troglodytes troglodytes*) [34, 37, 155, 157, 161, 165] qui présente une prévalence d'infestation pouvant être comprise selon les études entre 34,2-75,8% [34, 39, 157, 165] et une intensité moyenne d'infestation entre 1,8-5,8 tiques [34, 39, 157, 161, 165]. D'autres espèces de *Turdidae*, comme la Grive mauvis (*T. iliacus*) [148, 160] et la Grive draine [34] apparaissent également très infestées dans la littérature scientifique. Il en est de même pour l'Accenteur mouchet [37, 148, 157], le Pipit des arbres (*Anthus trivialis*) [160, 161, 165] et le Rossignol philomèle [161]. Enfin, le Pinson des arbres, le Verdier d'Europe (*Carduelis chloris*), le Moineau domestique (*Passer domesticus*), la Fauvette à tête noire et le Rougequeue à front blanc (*Phoenicurus phoenicurus*) ont également été identifiés comme participant aux dynamiques de population des tiques [34, 35, 165]. Au contraire, d'autres espèces ont été identifiées comme participant peu au nourrissage des tiques comme la Mésange bleue et la Sittelle torchepot [155]. L'hétérogénéité dans l'infestation des oiseaux par les tiques peut s'expliquer par leurs caractéristiques spécifiques, notamment dans l'utilisation verticale de l'espace [37, 159, 167] comme nous le verrons dans la suite de ce manuscrit (Chapitre 2).

D'autre part, certaines espèces aviaires ont été remarquées par leur rôle dans l'infection en *Bbsl* des tiques. Plusieurs études se sont intéressées à cette problématique par l'étude de l'infectivité des oiseaux en menant des xénodiagnoses (i.e. en infestant l'hôte avec des tiques non infectées au laboratoire puis en démontrant la présence d'agents pathogènes dans ces tiques après le gorgement). De même que pour le nourrissage des tiques, les *Turdidae* semblent jouer un rôle important dans l'infection en *Bbsl* des tiques. En effet, il a été montré que le Merle noir était réservoir compétent pour *B. garinii* (pour *I. ricinus*) [70], *B. turdi* (pour *I. ricinus* et *I. frontalis*) [168, 169], *B. valaisiana* (pour *I. ricinus* et *I. frontalis*) [168, 169] et *B. burgdorferi* sensu stricto (pour *I. frontalis*) [168]. De plus, la compétence de réservoir de la Mésange charbonnière a été démontrée pour *B. garinii* et *B. valaisiana* (pour *I. ricinus*) [170] et celle du Faisan de Colchide (*Phasianus colchicus*) pour *Bbsl* (pour *I. ricinus*) [71]. Il est à noter que l'infectivité des oiseaux dépend de l'espèce aviaire, de l'espèce de tique et de l'espèce d'agent pathogène considérées.

La prévalence en *Bbsl* des larves portées par les oiseaux peut également être un indicateur de la compétence de réservoir réalisée des oiseaux en tenant compte du fait que la transmission

transovarienne de ces bactéries peut intervenir occasionnellement [38, 155, 171]. Le taux d'infection des larves peut donc être un indicateur du statut d'infection de l'oiseau, de son infectivité et de sa capacité à permettre le co-repas, ces trois paramètres définissant la compétence de réservoir réalisée d'une population d'hôtes (voir Introduction partie 1). Il a été montré que les oiseaux appartenant à la famille des *Turdidae* présentent des taux d'infection des larves gorgées en *Bbsl* élevés. C'est le cas du Merle noir et de la Grive musicienne sur lesquels des larves gorgées infectées en *B. garinii* [148, 160, 172, 173], *B. valaisiana* [148, 160, 172, 173], *B. turdi* [148] et *B. bavariensis* [160] ont été retrouvées. Ils peuvent présenter des taux d'infection des larves en *Bbsl* de l'ordre de 30,5 ou 65,9% selon les études [148, 157, 160]. D'autres espèces de *Turdidae* portant des larves gorgées infectées en *Bbsl* ont été identifiées. C'est le cas de la Grive mauvis et de la Grive draine pour lesquelles des larves gorgées infectées en *B. garinii* [148, 160], *B. valaisiana* [148, 160], *B. turdi* pour la Grive mauvis uniquement [148] ont été trouvées. De même, des larves gorgées infectées en *B. garinii* et *B. valaisiana* ont été trouvées chez le Rouge-gorge familier, l'Accenteur mouchet, le Troglodyte mignon, la Mésange charbonnière, la Fauvette à tête noire, le Pinson des arbres et le Pipit des arbres pour lequel des larves gorgées infectées en *B. bavariensis* ont également été retrouvées [155, 160, 165, 172]. Il est à noter que l'espèce *B. afzelii*, habituellement associée aux petits rongeurs [57-59], a déjà été trouvée dans les larves gorgées portées par les oiseaux [155, 157, 160]. Ceci peut s'expliquer par la transmission transovarienne, le co-repas (bien que celui-ci semble rare pour cette espèce de bactérie [174]) ou un reste de repas interrompu [155].

Enfin, concernant les densités des oiseaux, dernier composant du potentiel de réservoir hôte, la majorité des espèces européennes capturées dans les études sur la circulation d'agents pathogènes chez les hôtes aviaires sont les *Turdidae* (Merle noir, Grive musicienne, Grive mauvis), le Rouge-gorge familier, le Pouillot véloce, le Pouillot fitis, la Mésange charbonnière, la Mésange bleue, le Troglodyte mignon et la Fauvette à tête noire [37, 123, 148, 158, 175]. Ces espèces sont similaires à celles recensées majoritairement en France par le Centre de Recherche sur la Biologie des Populations d'Oiseaux, qui capture chaque année les oiseaux afin de réaliser des inventaires démographiques (voir Collecte et analyse des données - Partie 1). En effet, les six espèces les plus capturées dans le cadre de ce programme sont la Fauvette à tête noire, la Rousserolle effarvate, le Merle noir, la Mésange charbonnière, le Pouillot véloce et le Rouge-gorge familier ([Programme STOC Capture \[Le C.R.B.P.O.\]](#)).

4. Problématique : éco-épidémiologie du système oiseaux – tiques – agents pathogènes (*Bbsl* en particulier)

La compréhension du potentiel de réservoir des oiseaux dans la circulation de *Bbsl* doit tenir compte de la complexité du système étudié. En effet, la diversité des espèces de tiques se nourrissant sur les oiseaux, à la fois généralistes et spécialistes dans leurs préférences trophiques [39, 123, 126, 148, 161, 167, 176-179], la diversité importante des espèces de *Bbsl* circulant chez les tiques portées par les hôtes aviaires [161, 180, 181] et la diversité des habitats pouvant influencer ces dynamiques [166, 182, 183] sont à considérer pour une bonne compréhension du système. De plus, contrairement aux rongeurs, le compartiment aviaire a la particularité de présenter une diversité d'espèces importante. Le rôle des oiseaux dans la dynamique des tiques et dans la circulation de *Bbsl* peut dépendre des caractéristiques des espèces (comportement, immunité) [37, 159, 184]. La période du cycle annuel des oiseaux est également importante à considérer. En effet, ces derniers peuvent participer à la dissémination des tiques et des agents pathogènes sur de longues distances lors de leurs périodes de migration au printemps et à l'automne qui permettent de relier leurs aires de reproduction et d'hivernage identiques chaque année. Les dispersions des tiques et d'agents pathogènes sont ainsi réalisées sur les mêmes axes géographiques relativement stables au cours du temps. Les oiseaux peuvent également participer à la dynamique locale des populations de tiques et des agents pathogènes associés pendant leur période de reproduction, lors de laquelle ils sont sédentarisés dans un lieu donné. De nombreuses études ont analysé le rôle des oiseaux dans la circulation de *Bbsl* pendant leur période de migration en caractérisant leur implication dans l'introduction de nouvelles espèces de tiques ainsi que dans la dissémination des tiques et des agents pathogènes associés d'une région à l'autre [36, 150, 157, 161, 185-191]. Un nombre moins important d'études s'est intéressé au potentiel de réservoir des oiseaux à échelle locale, notamment pendant leur période d'hivernage [134, 192] ou de reproduction [37, 106, 166, 170, 193, 194]. Cette dernière est importante à considérer car, en plus de la sédentarité des oiseaux à cette période, elle intervient au printemps, saison qui correspond au pic d'activité d'*I. ricinus*, principale tique vectrice de *Bbsl* en Europe [56]. L'objectif de cette thèse de doctorat était d'une part de décrire la diversité des espèces de tiques et d'agents pathogènes portés par les oiseaux en reproduction en France et, d'autre part, de caractériser une partie du potentiel de réservoir hôte des oiseaux en période de reproduction dans la circulation des *Bbsl* d'après le concept présenté ci-dessus (Figure 1) et d'identifier les facteurs intrinsèques et extrinsèques aux oiseaux qui peuvent l'influencer. Nous avons considéré la plus large communauté d'espèces d'oiseaux possible afin de caractériser et de définir globalement le rôle du compartiment aviaire dans la production locale des tiques, celui-ci ayant la particularité de faire intervenir beaucoup d'espèces contrairement aux autres compartiments (rongeurs, cervidés) qui participent aussi à la dynamique des

tiques et à la circulation locale de *Bbsl* (pour les rongeurs). Ainsi, nous avons premièrement caractérisé la diversité des espèces de tiques et des agents pathogènes portés par une grande diversité d'espèces aviaires en période de reproduction en France (Chapitre 1). Après avoir identifié les espèces principales intervenant dans le système oiseaux – tiques – agents pathogènes, nous avons étudié l'influence relative des facteurs intrinsèques et extrinsèques aux oiseaux sur leur charge en tiques afin d'identifier les principaux déterminants qui peuvent influencer cette charge dans un environnement donné (Chapitre 2). Enfin, le potentiel de réservoir des oiseaux pouvant être caractérisé par une approche pluri paramétrique (Introduction - Partie 1) nous avons complété l'analyse de la charge en tiques des oiseaux en l'associant à leur densité dans le milieu, composante relativement peu étudiée dans la littérature scientifique (4% des études), afin d'étudier la production de tiques d'une communauté aviaire en reproduction dans un site donné, nous permettant ainsi d'identifier les espèces qui contribuent le plus au risque de produire des tiques dans le milieu au cours du temps.

COLLECTE ET ANALYSE DES DONNEES

Dans cette deuxième partie nous exposerons les méthodes de collecte des données sur le terrain et de leur analyse au laboratoire. Premièrement, nous présenterons le programme de Suivi Temporel des Oiseaux Communs par Capture (STOC-Capture), qui a permis de relever les données biologiques des oiseaux et le comptage de leurs tiques ainsi que de collecter les tiques les parasitant. Deuxièmement, nous décriront les méthodes d'analyse des échantillons réalisées au laboratoire afin d'identifier morphologiquement les tiques, d'extraire et de pré-amplifier l'ADN des larves gorgées collectées sur les oiseaux. Nous avons choisi d'analyser les larves gorgées afin d'obtenir une indication sur le statut d'infection de l'oiseau. En effet, si les transmissions non-systémique par co-repas et transovarienne sont négligeables (comme c'est le cas pour les bactéries *Bbsl* et *A. phagocytophilum* [38, 171]), les larves gorgées peuvent être utilisées comme un indicateur du statut d'infection de l'oiseau. Pour les autres agents pathogènes, si la transmission par co-repas est négligeable, les larves gorgées peuvent être utilisées comme un indicateur du statut d'infection de l'oiseau et de la transmission transovarienne et peuvent également donner une indication sur les oiseaux réellement infectés. En effet, par exemple, si la transmission transovarienne d'un agent pathogène est de 10%, nous pouvons déduire que les individus portant une proportion de leurs larves infectées très supérieure à 10% sont eux-mêmes infectés par l'agent pathogène. Au contraire, nous pouvons déduire que les individus qui ont une proportion de leurs larves infectées inférieure ou égale à 10% ne sont pas forcément infectés par l'agent pathogène. La méthode de PCR microfluidique en temps réel, permettant la détection des agents pathogènes présents dans les larves gorgées, ainsi que le protocole utilisé pour confirmer les espèces d'agents pathogènes détectées seront également décrits.

a. Echantillonnage et suivi des charges en tiques sur les oiseaux

Les données d'échantillonnage des oiseaux étudiés dans ce projet proviennent du Suivi Temporel des Oiseaux Communs nicheurs par Capture (STOC-Capture) en France. Ce programme est mis en place par le Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO) au sein du Muséum National d'Histoire Naturelle. Initié en 1989, il vise à documenter et quantifier sur le long terme les processus démographiques constituant les variations d'abondance relative des passereaux communs de nos régions. Il est basé sur la méthode de capture-marquage-recapture des oiseaux présents dans les strates buissonnantes de la végétation et réalise ainsi le suivi d'une communauté aviaire sur un site donné au cours du temps, en maintenant un effort de capture constant d'une année sur l'autre [195]. Il a pour objectif de documenter à échelle nationale et sur le long terme le fonctionnement

démographique des populations d'oiseaux communs et l'influence des variations climatiques et d'habitat. Le programme STOC-Capture s'appuie sur la participation de bagueurs bénévoles qui suivent un protocole d'échantillonnage par capture standardisé répété sur un même site au cours du temps, dans environ 250 sites en France (Figure 11).

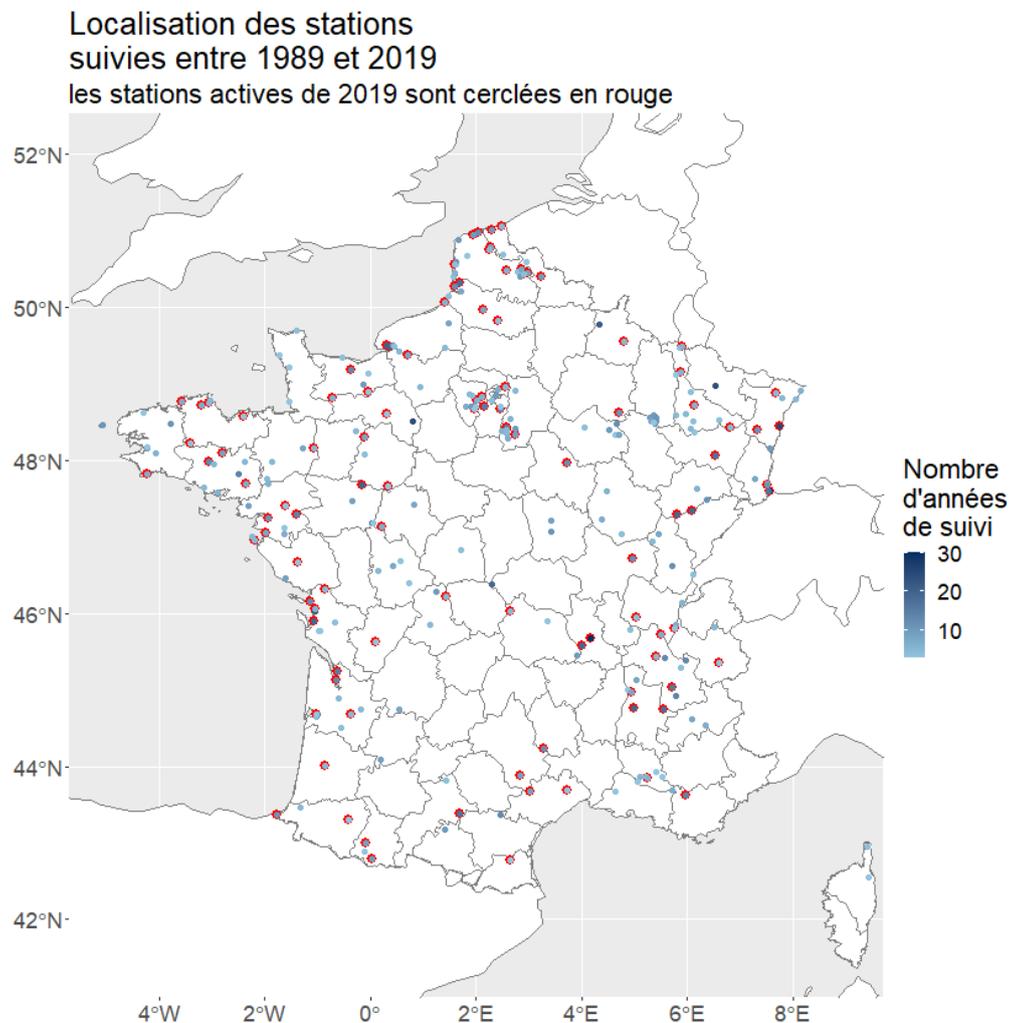


Figure 11 : Répartition des stations STOC-Capture en France métropolitaine (avec indication du nombre d'années de suivi).

Source ([Programme STOC Capture \[Le C.R.B.P.O.\]](#)).

La capture des oiseaux nicheurs est réalisée au printemps lors de plusieurs sessions de capture à l'aide de filets japonais (d'une longueur de 12 mètres et d'un maillage de 16 mm) répartis spatialement de manière homogène. Le nombre de filets n'est pas imposé et dépend de la surface de la station (5 filets par hectare sont recommandés) ainsi que du nombre de personnes impliquées. Il est généralement compris entre 10 et 15 et doit impérativement rester le même d'une session à l'autre, et d'une année à l'autre. Pour une même station STOC, la standardisation de la méthode est garantie par la fixité du

protocole de capture en termes de moyens, d'emplacement des filets, de la durée et des dates des sessions. Chaque station STOC est établie sur un habitat homogène présumé stable dans le temps et sa forme est choisie si possible circulaire ou carrée afin de limiter les effets de bordure. Un minimum de trois sessions de capture par an réalisées entre mai et début juillet est obligatoire, la plage temporelle pouvant être adaptée localement en fonction de la latitude et de l'altitude du site. Une session de capture se déroule généralement de l'aube à midi, les filets étant de préférence montés la veille et déroulés à l'aube afin de bénéficier au maximum de la période d'activité intense matinale des oiseaux (aube à 9-10h). La manipulation des oiseaux est la plus rapide possible et l'intervalle entre deux visites d'un filet doit impérativement être inférieure à 30 minutes, afin de préserver la sécurité des oiseaux et minimiser leur dérangement. Les oiseaux capturés sont marqués ou contrôlés via une bague avec un numéro unique. L'espèce, le sexe, l'âge des oiseaux ainsi que des mesures biométriques (masse, longueur d'aile et longueur du tarse ; Figure 12) sont relevés [196]. Les oiseaux sont manipulés et relâchés à proximité immédiate du filet de capture, et par conséquent sur leur territoire de reproduction [154; <https://crbpo.mnhn.fr/spip.php?article41>]. Il est à noter que les principales espèces de passereaux présentes dans les milieux échantillonnés par le programme STOC sont la Fauvette à tête noire, la Rousserolle effarvate, le Merle noir, la Mésange charbonnière, le Pouillot véloce et le Rouge-gorge familier ([Programme STOC Capture \[Le C.R.B.P.O.\]](#)).

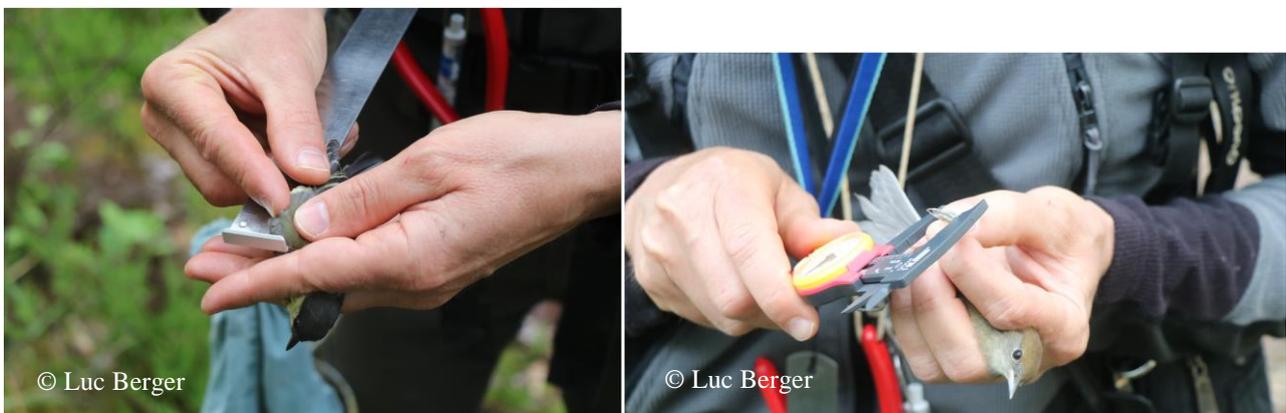


Figure 12 : Mesures biométriques réalisées sur les oiseaux (mesure de la longueur de l'aile pliée et du tarse).

En plus des différentes mesures prises sur les oiseaux, le nombre de tiques présentes autour de leur bec a été relevé afin d'obtenir un indicateur de leur charge en tiques (Chapitre 2). En effet, la majorité des tiques sont retrouvées sur la tête des oiseaux, comme montré par Marsot *et al.* [37] où 99,7% des tiques ont été retrouvées sur la tête des oiseaux et par Ciebiera *et al.* où 75% des tiques ont été retrouvées autour du bec [167] où elles sont davantage visibles, ce qui facilite le comptage des tiques par le bagueur et réduit aussi le temps de manipulation des oiseaux. Seules les informations relevées

lors de la première session de capture de chaque année ont été conservées dans nos analyses afin d'éviter la pseudo-réplication des individus.

Enfin, dans le cadre de l'étude présentée dans le chapitre 1, un kit pour la collecte des tiques a été envoyé en 2019 et 2020 au réseau de bagueurs du programme STOC-Capture ainsi qu'à des bagueurs mettant en place des protocoles spécialisés ciblant des taxons aviaires plus rares afin de couvrir la plus grande diversité d'espèces aviaires possible. Le protocole de collecte consistait au prélèvement d'un maximum de 10 tiques se nourrissant sur un même individu à l'aide de pinces fines (sur tout le corps de l'oiseau, Figure 13). Les proportions de chaque stase ne sont donc pas représentatives de la structuration de la stase de développement des tiques se nourrissant sur les oiseaux ni d'une mesure de leur charge en tiques. Pour les conserver, celles-ci ont été placées dans des tubes eppendorf contenant de l'éthanol à 70%, les tiques d'un oiseau donné étant stockées dans le même tube. Ces échantillons nous ont ensuite été envoyés pour analyse (voir partie ci-après).



Figure 13 : Collecte des tiques présentes autour du bec d'un jeune Rouge-gorge familier.

b. Identification morphologique des tiques collectées sur les oiseaux

Afin de me familiariser avec la morphologie et l'anatomie des tiques, j'ai suivi au début de ma thèse une formation théorique et pratique, dispensée par Dr Olivier Plantard, sur l'identification morphologique des différentes espèces de tiques, en particulier celles pouvant potentiellement être associées aux oiseaux. J'ai pu ainsi identifier la stase et l'espèce des tiques collectées sur les oiseaux sous loupe binoculaire à l'aide des clefs taxonomiques d'Estrada-Peña et de Perez-Eid [110, 112].

Les principaux critères morphologiques permettant de différencier les espèces de tiques étaient au niveau du capitulum en face ventrale, en particulier la pente du tectum, la corne basi-ventrale (orliculae) et la forme des palpes et de l'hypostome. La forme de la première coxae sur la première paire de pattes était également un critère important à observer afin de différencier les espèces de tiques.

c. Méthodes de détection des agents pathogènes

a. Extraction et pré-amplification de l'ADN des larves gorgées

L'ADN des larves gorgées individuelles a été extrait à l'aide du kit « Nucleospin Tissue Genomic DNA from tissue » (Machery Nagel, Düren, Allemagne). Après nettoyage des tiques dans deux bains successifs d'eau distillée milli-Q pendant cinq minutes, celles-ci ont été broyées au broyeur Precellys (5 500 mouvements pendant 20 secondes) dans un tube à vis contenant six billes métalliques et 180 µl de tampon de lyse. Une fois le broyage réalisé, les tubes ont été centrifugés pendant une trentaine de minutes puis le surnageant a été transféré dans un nouveau tube de 2 ml. Une première étape de lyse a été réalisée par ajout de 25 µl de protéinase K solubilisée dans chaque échantillon puis par l'incubation des échantillons à 56 °C pendant une durée de trois heures avec une agitation de 850 rpm. Une fois l'incubation terminée, 200 µl de tampon B3 ont été ajoutés dans chaque échantillon qui ont été ensuite incubés à 70 °C pendant 10 minutes. Une deuxième étape de fixation de l'ADN a été réalisée par ajout de 210 µl d'éthanol absolu puis transfert du lysat dans des tubes, contenant une membrane de silice qui fixe les acides nucléiques, qui ont été centrifugés à 11 000 g pendant une minute. L'étape de lavage de la membrane a été réalisée par ajout de 500 µl de tampon BW et centrifugation des échantillons pendant une minute à 11 000 g. Après élimination de l'éluat, 600 µl de tampon B5 ont été ajoutés et les échantillons ont une nouvelle fois été centrifugés pendant une minute à 11 000 g. Afin de réaliser l'étape d'assèchement de la membrane, les tubes colonnes ont été centrifugés à sec à 11 000 g pendant une minute puis chaque colonne a été placée dans un micro-tube 1,5 ml. Enfin, une étape d'élution a été réalisée par ajout au centre de la membrane de 30 µl de tampon d'élution BE préalablement chauffé à 70 °C puis par incubation des échantillons à température ambiante pendant trois minutes et centrifugation (une minute à 11 000 g). Cette étape a été répétée cette fois-ci avec l'ajout de 20 µl du tampon BE. L'ADN des larves gorgées ainsi extrait a été conservé à -20 °C. Afin d'obtenir une meilleure détection de l'ADN de la tique et des agents pathogènes présents dans les larves gorgées, l'ADN a été pré-amplifié avec le kit « PreAmp Master Mix »

(Fluidigm, San Francisco, CA, USA) permettant d'augmenter le signal du matériel génétique des agents pathogènes par rapport au matériel génétique de la tique. Un pool 0,2x a été préparé avec en proportion (exemple pour 47 couples d'amorces) 812 µl d'eau milli-Q et 2 µl des amorces Forward (F) et Reverse (R) détaillés dans le tableau suivant (Tableau 2) (amorces ciblant les agents pathogènes recherchés).

Pour chaque échantillon le mélange réactionnel était composé de : 1,5 µl d'eau milli-Q, 1,25 µl de pool 0,2x et de 1 µl de pre-amp master mix Fluidigm et de 1,25 µl d'ADN précédemment extrait, ou 1,25 µl d'eau milli-Q pour le contrôle négatif. Le programme PCR composé d'une étape de deux minutes à 95 °C, de 15 secondes à 95 °C puis quatre minutes à 60 °C (ces deux dernières étapes étant répétées pendant 14 cycles) a été appliqué. Les produits de la pré-amplification ainsi obtenus ont été dilués au 1/10ème par ajout de 45 µl d'eau milli-Q. Les échantillons ont été conservés à -20°C.

b. Détection des agents pathogènes présents dans les larves gorgées : PCR microfluidique en temps réel

Afin d'identifier les agents pathogènes présents dans les larves gorgées collectées sur les oiseaux, la technique de PCR microfluidique en temps réel (BiomarkTM dynamic array, Fluidigm) a été utilisée. Cette méthode permet l'analyse simultanée par PCR en temps réel de 48 à 96 échantillons pour 48 à 96 cibles différentes selon le modèle de puce utilisé, soit un total de 2304 (48.48) à 9216 (96.96) réactions de Real-time PCR en un seul essai. Cette technique n'utilise qu'une faible quantité de réactif et d'échantillon d'ADN (volume de chargement = 5 µL), et présente ainsi un avantage en terme de coût et de vitesse d'analyse et de nombre d'échantillons traités en une expérimentation. Le principe de cette technique repose sur l'utilisation d'une puce microfluidique (Figure 14) divisée en trois parties principales : la zone de chargement des échantillons, celle de chargement des réactifs (couples d'amorces et sondes spécifiques de chaque espèce ou genre de micro-organismes testés) et la « flow cell » composée de 2304 à 9216 chambres réactionnelles. Les échantillons et les réactifs sont acheminés par un système de pression *via* un réseau de micro-canaux jusqu'aux chambres réactionnelles dans lesquelles chaque échantillon rencontre chaque réactif indépendamment. Les risques de reflux et de contamination sont évités par la présence de valves dont l'ouverture et la fermeture sont également commandées par un système de pression. Une fois le chargement de la puce terminé, la PCR en temps réel a lieu au niveau de la « flow cell ». L'apparition de la fluorescence associée est lue individuellement pour chaque chambre réactionnelle.

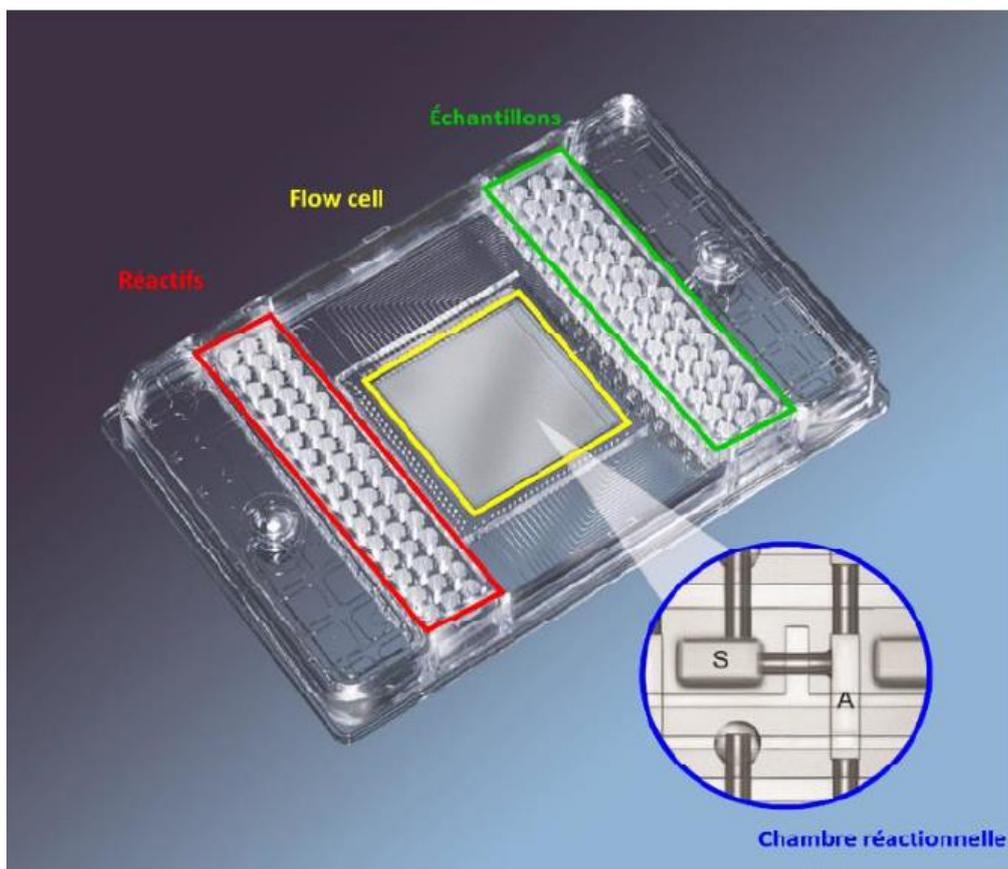


Figure 14 : Puce microfluidique (Biomark™ dynamic array, Fluidigm).

S : Sample/Echantillon; A : Assay/Réactifs. Source : [197]

La PCR microfluidique en temps réel est utilisée comme un outil de criblage à haut débit des agents pathogènes chez les tiques. Elle permet de détecter 27 espèces de bactéries, huit espèces de parasites, cinq genres de bactéries et deux genres de parasites (Tableau 2). Après une étape de pré-amplification de l'ADN, la présence de ces agents pathogènes peut être détectée par l'amplification spécifique de leur ADN et mise en évidence par la PCR microfluidique en temps réel. Cette technique permet donc d'élargir l'éventail des agents pathogènes testés et permet également de mettre en évidence des co-infections [197, 198]. Les résultats obtenus par la puce microfluidique ont été analysés avec le logiciel Fluidigm Real-Time PCR Analysis. Les échantillons dont le Ct était supérieur à 30 et/ou le Δ RN était inférieur à 0,02 ont été considérés comme négatifs dans notre étude.

Tableau 2 : Espèces d'agents pathogènes et gènes ciblés par la puce microfluidique.

Espèce d'agent pathogène ciblée	Gène ciblé
<i>Borrelia burgdorferi</i> sensu stricto	<i>rpoB</i>
<i>Borrelia garinii</i>	<i>rpoB</i>
<i>Borrelia afzelii</i>	<i>fla</i>
<i>Borrelia valaisiana</i>	<i>ospA</i>
<i>Borrelia lusitaniae</i>	<i>rpoB</i>
<i>Borrelia spielmanii</i>	<i>fla</i>
<i>Borrelia bissettii</i>	<i>rpoB</i>
<i>Borrelia miyamotoi</i>	<i>glpQ</i>
<i>Borrelia mayonii</i>	<i>fla</i>
<i>Borrelia bavariensis</i>	<i>pyrG</i>
<i>Borrelia</i> spp.	23S
<i>Anaplasma marginale</i>	<i>msp1</i>
<i>Anaplasma platys</i>	<i>groEL</i>
<i>Anaplasma phagocytophilum</i>	<i>msp2</i>
<i>Anaplasma ovis</i>	<i>msp4</i>
<i>Anaplasma centrale</i>	<i>groEL</i>
<i>Anaplasma bovis</i>	<i>groEL</i>
<i>Anaplasma</i> spp.	16S
<i>Ehrlichia</i> spp.	16S
<i>Ehrlichia canis</i>	<i>gltA</i>
<i>Neoehrlichia mikurensis</i>	<i>groEL</i>
<i>Rickettsia conorii</i>	ITS
<i>Rickettsia slovaca</i>	ITS
<i>Rickettsia massiliae</i>	ITS
<i>Rickettsia helvetica</i>	ITS
<i>Rickettsia aeschlimannii</i>	ITS
<i>Rickettsia felis</i>	<i>orfB</i>
<i>Rickettsia</i> spp.	<i>gltA</i>
<i>Bartonella henselae</i>	<i>pap31</i>
<i>Bartonella</i> spp.	<i>ssrA</i>
<i>Francisella tularensis</i>	<i>tul4</i>
<i>Francisella</i> -like endosymbionts	<i>fopA</i>

<i>Coxiella burnettii</i>	IS1111
<i>Coxiella burnettii</i>	icd
<i>Babesia microti</i>	CCTeta
<i>Babesia ovis</i>	18S
<i>Babesia canis</i>	3subspe_18S
<i>Babesia bovis</i>	CCTeta
<i>Babesia caballi</i>	rap1
<i>Babesia venatorum</i>	18S
<i>Babesia divergens</i>	hsp70
<i>Theileria</i> spp.	18S
<i>Hepatozoon</i> spp.	18S
<i>Ixodes ricinus</i>	ITS2
Tique spp.	16S
<i>Dermacentor reticulatus</i>	ITS2
<i>Babesia vulpes</i>	COI
<i>Escherichia coli</i>	eae

c. Confirmation de l'espèce des tiques et des agents pathogènes

Tous les échantillons détectés positifs en *Bbsl* par la puce microfluidique ont été confirmés pour les espèces d'agents pathogènes et les espèces de tiques. Pour les échantillons positifs aux agents pathogènes autres que *Bbsl*, cinq échantillons par genre d'agent pathogène ont été choisis aléatoirement afin de confirmer et de déterminer l'espèce de l'agent pathogène détecté. Afin de réaliser les confirmations, une PCR de l'ADN des échantillons a été réalisée avec le kit « PCR phusion ». Pour ce faire, un mix a été préparé avec les proportions suivantes : 8,4 µl d'eau, 1 µl d'amorce F et 1 d'amorce R, 4 µl de buffer, 0,4 µl de dNTP et 0,2 µl de Taq polymérase phusion et 5 µl d'ADN ou 5 µl d'eau milli-Q pour le contrôle négatif. Les PCR de confirmation ont été réalisées pour les espèces de tiques et les agents pathogènes *Borrelia* spp. (*Bbsl* et *B. miyamotoi*), *Ehrlichia* spp., *Rickettsia* spp., *Anaplasma* spp., *Babesia* spp. et *Theileria* spp. avec les amorces présentées dans le tableau suivant (Tableau 3) :

Tableau 3 : Amorces utilisées dans les protocoles de PCR de confirmation des espèces de tiques et des espèces d'agents pathogènes.

Genre d'agent pathogène	Gène cible	Nom de l'amorce	Séquence (5'-3')	Taille de l'amplicon (pb)	T	Référence
<i>Borrelia</i> spp.	<i>FlaB</i>	FlaB280F	GCAGTTCARTCAGGTAACGG	645	55	[199]
		FlaRL	GCAATCATAGCCATTGCAGATTGT			
		flaB_737F	GCATCAACTGTRGTTGTAACATTAACAGG	407	59	
		FlaLL	ACATATTCAGATGCAGACAGAGGT			
<i>Anaplasma</i> spp./ <i>Ehrlichia</i> spp.	<i>16S rRNA</i>	EHR1 F	GAACGAACGCTGGCGGCAAGC	693	60	[200]
		EHR2 R	AGTA(T/C)CG(A/G)ACCAGATAGCCGC			
		EHR3 F	TGCATAGGAATCTACCTAGTAG	629	55	
		EHR2 R	AGTA(T/C)CG(A/G)ACCAGATAGCCGC			
<i>Rickettsia</i> spp.	<i>gltA</i>	Rsf877	GGG GGC CTG CTC ACG GCG G	381	56	[201]
		Rsf1258	ATT GCA AAA AGT ACA GTG AAC A-			
<i>Babesia</i> spp.	<i>18S rRNA</i>	BTH 18S 1st F	GTGAAACTGCGAATGGCTCATTAC	1500	58	[202]
		BTH 18S 1st R	AAGTGATAAGGTTACAAAACCTCCC			
		BTH 18S 2nd F	GGCTCATTACAACAGTTATAGTTTATTTG			
		BTH 18S 2nd R	CGGTCCGAATAATTCACCGGAT			
<i>B. miyamotoi</i>	<i>IGS</i>	Bospp-IGS-F	GTATGTTTAGTGAGGGGGGTG	1007	56	[203]
		Bospp-IGS-R	GGATCATAGCTCAGGTGGTTAG			
		Bospp-IGS-Fi	AGGGGGGTGAAGTCGTAACAAG	388-685	58	
		Bospp-IGS-Ri	GTCTGATAAACCTGAGGTTCGGA			
Tick species	<i>COI</i>	HCO2198	TAA ACT TCA GGG TGA CCA AAA AAT	710	48	[177]
		LCO1490	CA GGT CAA CAA ATC ATA AAG ATA TTG G			

F: forward; R: reverse; pb: paire de base; T: température d'hybridation.

Les produits de PCR ont été mis à migrer sur gel d'agarose 2% à 100-120 volts pendant une heure environ puis révélés avec rayons UV. En l'absence de bande, les échantillons étaient considérés négatifs. Lorsque le gel présentait des bandes aspécifiques, les produits de PCR ont été purifiés sur gel à l'aide du kit « NucleoSpin Gel and PCR clean up » avant envoi au séquençage contrairement aux échantillons présentant des bandes propres dont le produit PCR a directement été envoyé au séquençage à la plateforme allemande Eurofins, localisée à Cologne. Pour ce faire, la concentration des échantillons a été mesurée au Nanodrop afin de les diluer pour obtenir la concentration recommandée par Eurofins. Les séquences nucléotidiques récupérées ont été traitées à l'aide du logiciel BioEdit puis analysées afin d'identifier les micro-organismes séquencés en utilisant la base de données GenBank par le biais du moteur de recherche BLAST (Basic Local Alignment Sequence Tool) du « National Center for Biotechnology Information » (NCBI ; Bethesda, MD).

CHAPITRE I : DIVERSITE DES ESPECES DE TIQUES ET DES AGENTS PATHOGENES PRESENTS DANS LES LARVES GORGEES PORTEES PAR LES OISEAUX EN PERIODE DE REPRODUCTION EN FRANCE

Dans ce chapitre, nous nous sommes intéressés à la diversité des espèces de tiques et des agents pathogènes présents dans les larves gorgées collectées sur les oiseaux en période de reproduction en France.

Ce travail a donné lieu à une publication :

Rataud, A., Galon, C., Bournez, L., Henry, P-Y., Marsot, M. & Moutailler, S., 2022. Diversity of tick-borne pathogens in tick larvae feeding on breeding birds in France. *Pathogens*.

doi: 10.3390/pathogens11080946

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC9414652/pdf/pathogens-11-00946.pdf>

1. Contexte et objectifs

Une meilleure connaissance de la diversité des agents pathogènes que les tiques sont capables d'héberger et de transmettre aux hôtes, les différents modes de transmission de ces agents pathogènes et le rôle des hôtes aviaires dans leur cycle épidémiologique est essentielle afin d'améliorer le contrôle des maladies vectorisées par les tiques et de réduire ainsi le risque acarologique [9]. En Europe, les oiseaux peuvent participer aux dynamiques de population d'une grande variété d'espèces de tiques d'importance médicale et vétérinaire comme *I. ricinus*, *Haemaphysalis concinna*, *H. punctata*, *Hyalomma marginatum* ou *Hy. lusitanicum* [39, 123, 148, 161, 167, 177-179]. Ils peuvent également nourrir des espèces de tiques spécialistes (ornithophiles) comme *I. arboricola*, *I. lividus*, *I. frontalis*, *I. festai* ou *I. eldaricus* [123, 161, 167, 176, 177], qui peuvent participer à la circulation d'agents pathogènes [106]. Par leur infestation par les tiques, les oiseaux peuvent donc participer aux dynamiques des agents pathogènes d'importance médicale et vétérinaire comme les bactéries (*Anaplasma* spp., *Borrelia* spp., *Ehrlichia* spp., *Rickettsia* spp., *Coxiella* spp.) [148, 160, 172, 179, 186, 204-208], les parasites (*Babesia* spp.) [186, 205] et les virus (virus de l'encéphalite à tiques, virus de la fièvre hémorragique de Crimée-Congo) [209-211]. L'objectif de cette étude était de réaliser un inventaire des espèces de tiques et des agents pathogènes (bactéries et parasites) d'importance médicale et vétérinaire en Europe, portés par une grande diversité d'espèces aviaires

(tous les oiseaux capturables, soit un quart environ des oiseaux nicheurs français) pendant leur période de reproduction en France. A partir de cet inventaire, nous avons calculé les taux d'infection des larves gorgées et les prévalences d'infection des oiseaux pour les genres d'agents pathogènes détectés afin de mettre en évidence une éventuelle association entre les espèces d'oiseaux et les genres d'agents pathogènes.

2. Matériel et méthode

a. Capture des oiseaux et collecte des tiques

Les oiseaux ont été capturés par des bagueurs pendant leur période de reproduction (de mars à septembre – 5% des captures ont été réalisées avant le 16 mai, 50% avant le 12 juin et 95% avant le 10 juillet) en 2019 et 2020 dans 110 sites français (Figure 15).

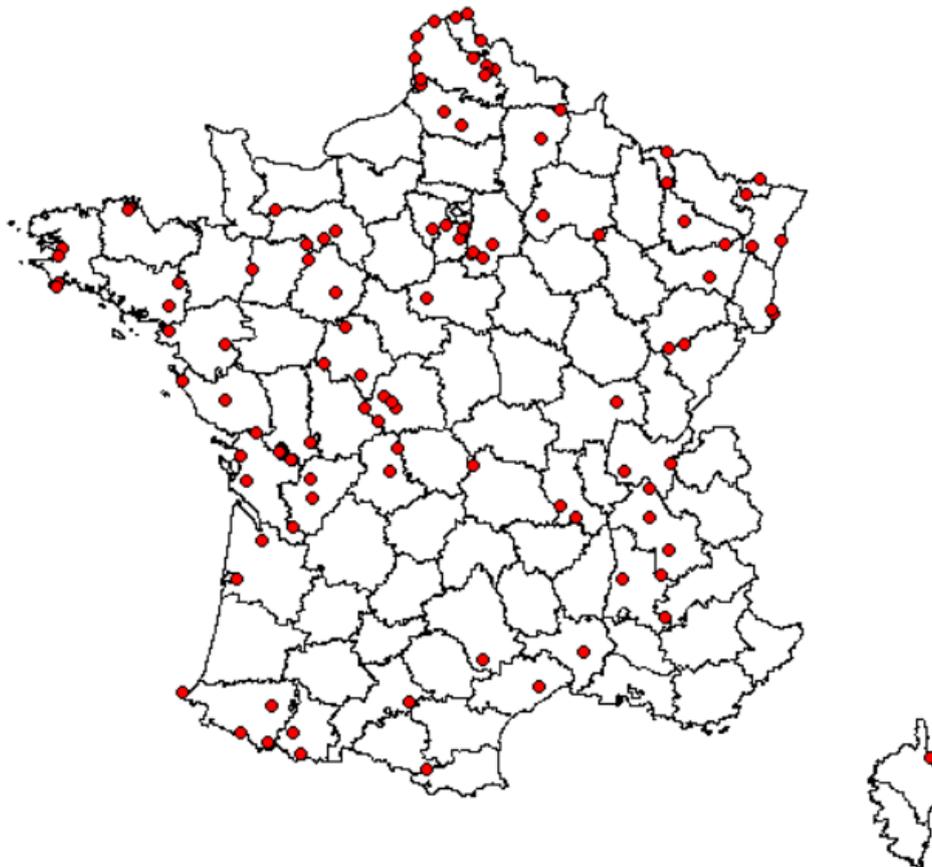


Figure 15 : Sites de capture des oiseaux en période de reproduction en France en 2019 et 2020.

Parmi ces oiseaux, 95% ont été capturés dans le cadre du protocole STOC-Capture, qui permet la capture des oiseaux circulant du sol jusqu'à trois mètres de hauteur, et 5% ont été capturés dans le cadre de protocoles spécialisés. La collecte des tiques sur les oiseaux a été réalisée suivant le protocole présenté précédemment (voir Collecte et analyses des données – Partie 1).

b. Identification des tiques

La stase de développement et l'espèce des tiques collectées ont été identifiées morphologiquement sous loupe binoculaire lorsque l'identification était possible [110, 112] (voir Collecte et analyses des données – Partie 2). Les espèces de tiques des larves gorgées ont été vérifiées par méthodes moléculaires par l'amplification PCR visant un fragment du gène COI (Collecte et analyses des données – Partie 3.c) lorsque : (i) la larve était trop abimée pour l'identification morphologique, (ii) la larve était positive pour au moins un genre d'agent pathogène, (iii) l'espèce de larve identifiée était différente d'*I. ricinus* ou bien lorsque seul le genre de la larve était identifié.

c. Détection des agents pathogènes présents dans les larves gorgées

L'ADN des larves gorgées individuelles a été extrait à l'aide du kit « Nucleospin Tissue » (Machery Nagel, Düren, Germany, voir Collecte et analyses des données – Partie 3.a). Afin d'obtenir une meilleure détection de l'ADN des agents pathogènes, celui-ci a été pré amplifié avec le PreAmp Master Mix (Fluidigm, San Francisco, CA, USA, voir Collecte et analyses des données – Partie 3.b). Afin de détecter les bactéries et les parasites d'importance médicale et vétérinaire en Europe (27 espèces de bactéries appartenant à cinq genres et huit espèces de parasites appartenant à deux genres, Tableau 2), la méthode de PCR microfluidique en temps réel a été utilisée (Collecte et analyses des données – Partie 3.b). Toutes les espèces d'agents pathogènes ont été confirmées par PCR ou Nested PCR (Collecte et analyses des données – Partie 3.c). Les produits PCR ont été séquencés par le laboratoire Eurofins Genomics (Cologne, Allemagne) et les séquences ainsi obtenues ont été traitées à l'aide du logiciel BioEdit (Ibis Biosciences, Carlsbad, CA, USA). Ces résultats ont été comparés à la base de données GenBank afin d'identifier les espèces de tiques et d'agents pathogènes obtenues

(Collecte et analyses des données – Partie 3.c). Les numéros d'accès des séquences soumises pour les espèces de tiques et d'agents pathogènes sont répertoriés dans l'Annexe 2.

d. Analyses statistiques

Les taux d'infection des larves gorgées (TI) ont été calculés en faisant le rapport du nombre de larves gorgées positives sur le nombre total de larves gorgées collectées sur les oiseaux capturés (et donc infestés, cf. protocole de collecte des tiques), comme cela est souvent réalisé dans la littérature scientifique et permettant d'identifier les agents pathogènes circulant chez les larves portées par les oiseaux. La prévalence d'infection des oiseaux infestés (PI ; i.e nombre d'oiseaux capturés avec au moins une larve gorgée positive sur le nombre total d'oiseaux capturés) a été calculée pour chaque genre d'agents pathogènes détecté et chaque espèce d'oiseaux, afin de quantifier les agents pathogènes présents dans les larves gorgées portées par les oiseaux tout en contrôlant le nombre de larves sur ces derniers, donnant ainsi une information sur le statut d'infection de l'oiseau. Nous avons testé l'existence d'une structuration de l'infection des oiseaux (tous agents pathogènes confondus) en fonction de l'espèce de l'oiseau et du genre de l'agent pathogène. Pour ce faire, une régression logistique a été utilisée afin de tester la prévalence des oiseaux (tous agents pathogènes confondus) en fonction de l'espèce de l'oiseau et du genre de l'agent pathogène. De plus, une régression logistique a été utilisée afin de tester la prévalence des oiseaux pour chaque genre d'agent pathogène en fonction de l'espèce de l'oiseau. Le Rouge-gorge familier a été choisi comme espèce d'oiseaux de référence et *Bbsl* comme genre d'agent pathogène de référence du fait de leur plus grande taille d'échantillon. Enfin, nous avons testé l'existence d'un effet de l'année sur la prévalence d'infection des oiseaux, tous genres d'agents pathogènes confondus, à l'aide d'une régression logistique. L'effet de l'espèce de tiques sur la prévalence d'infection des oiseaux n'a pas été testée, l'espèce majoritaire collectée étant *I. ricinus* et les échantillons collectés pour les autres espèces de tiques étant trop petits. Les analyses ont uniquement considéré les espèces d'oiseaux avec au moins quatre individus pour plus de puissance statistique.

3. Résultats

a. Capture des oiseaux et collecte des tiques

Un total de 1040 oiseaux appartenant à 56 espèces ont été capturés pour la collecte de tiques (491 oiseaux en 2019 et 549 oiseaux en 2020), avec pour espèces les plus représentées (plus de 50% des oiseaux capturés) : le Rouge-gorge familier, la Fauvette à tête noire, le Merle noir et la Mésange charbonnière. Les 3114 tiques collectées sur les oiseaux appartenaient à cinq espèces avec *I. ricinus* la plus représentée (89,5% des tiques collectées, Tableau 4, Annexe 3). L'espèce d'une partie des tiques collectées (7,9%) n'a pas pu être identifiée : 0,4% (n=14) ont été identifiées jusqu'au genre uniquement (quatre *Ixodes* spp., trois *Haemaphysalis* spp., cinq *Hyalomma* spp. et deux *Rhipicephalus* spp.) et 7,5% (n=233) étaient trop abimées pour l'identification morphologique et la confirmation moléculaire a échoué.

Tableau 4 : Nombre de tiques collectées par espèce de tiques et stase de développement (pourcentage calculé sur le nombre total de tiques, n=3114).

Espèce \ Stase	Mâle	Femelle	Nymphe	Larve (gorgée)	Non identifiée	Total (%)
Genre <i>Ixodes</i>						
<i>I. ricinus</i>	0	29	1591	1167 (1039)	0	2787 (89,5 %)
<i>I. frontalis</i>	0	16	8	2 (2)	0	26 (0,8 %)
<i>I. arboricola</i>	0	3	17	2 (0)	0	22 (0,7 %)
<i>I. spp.</i>	0	0	0	4 (2)	0	4 (0,1 %)
Genre <i>Haemaphysalis</i>						
<i>H. concinna</i>	0	0	5	11 (11)	0	16 (0,5 %)
<i>H. punctata</i>	0	0	1	15 (15)	0	16 (0,5 %)
<i>H. spp.</i>	0	0	0	3 (3)	0	3 (0,1 %)
Genre <i>Hyalomma</i>						
<i>H. spp.</i>	0	0	5	0	0	5 (0,2 %)
Genre <i>Rhipicephalus</i>						
<i>R. spp.</i>	1	1	0	0	0	2 (0,06 %)
Non identifiée^a	0	11	88	81 (34)	53	233 (7,5 %)
Total (%)	1 (0,03 %)	60 (1,9 %)	1715 (55,1 %)	1285 (41,3 %)	53 (1,7 %)	3114

^a Tiques non identifiées car trop abimées

Les tiques *I. ricinus* ont été collectées partout en France. La figure 16 représente les points de collecte des espèces de tiques du genre *Ixodes* autres que *I. ricinus* (*I. frontalis* et *I. arboricola*) et des genres *Haemaphysalis* spp. (*H. concinna* et *H. punctata*), *Hyalomma* spp. et *Rhipicephalus* spp. Les tiques *I. frontalis* ont été collectées principalement dans le Nord et l'Ouest de la France. Les tiques *I. arboricola* ont été collectées dans les Hauts-de-France, le Grand-Est, en Ile-de-France, en Bretagne, en Auvergne-Rhône-Alpes et en Occitanie. Les tiques *H. concinna* ont été collectées en Ile-de-France et en Centre-Val-de-Loire et les tiques *H. punctata* dans les régions Pays-de-la-Loire et Occitanie. Enfin, les tiques *Hyalomma* spp. ont été collectées en Auvergne-Rhône-Alpes et en Corse et les tiques *Rhipicephalus* spp. ont été collectées en Occitanie.

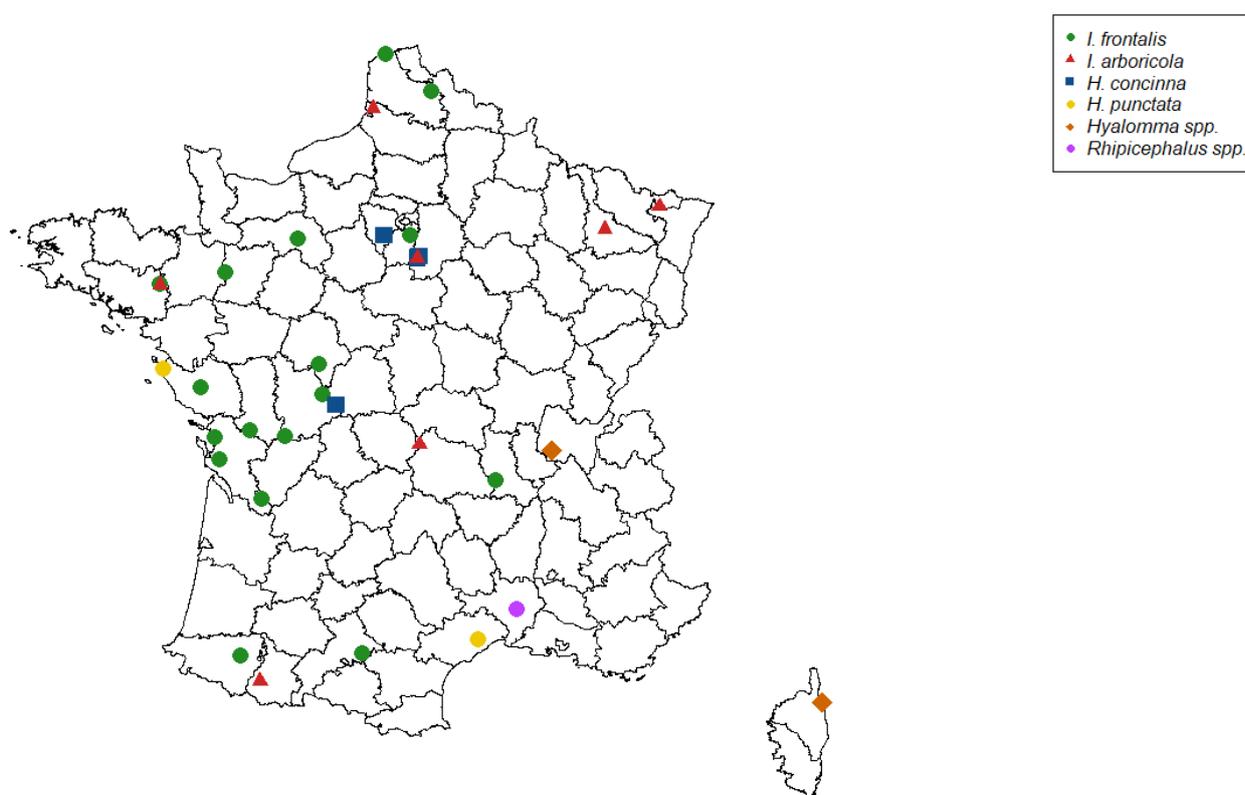


Figure 16 : Distribution géographique des espèces de tiques différentes d'*I. ricinus* (*I. frontalis*, *I. arboricola*, *H. concinna*, *H. punctata*, *Hyalomma* spp. et *Rhipicephalus* spp.) collectées sur les oiseaux en période de reproduction en 2019 et 2020.

Les points verts et les triangles rouges représentent les sites dans lesquels les tiques *I. frontalis* et *I. arboricola* ont été collectées respectivement. Les carrés bleus et les points jaunes représentent les sites dans lesquels les tiques *H. concinna* et *H. punctata* ont été collectées respectivement. Les losanges orange représentent les sites dans lesquels les tiques *Hyalomma* spp. ont été collectées et les points violets représentent les sites dans lesquels les tiques *Rhipicephalus* spp. ont été collectées.

Parmi les tiques collectées, 55,1% (n=1715) étaient des nymphes, 41,3% (n=1285) étaient des larves parmi lesquelles 86,1% (n=1106) étaient gorgées, 1,9% (n=60) étaient des femelles adultes, 0,03% (n=1) des mâles adultes et 1,7% (n=53) étaient trop abimées pour une identification morphologique de la stase de développement (Tableau 4).

b. Taux d'infection des larves gorgées et prévalence d'infection des oiseaux

La détection des agents pathogènes a été réalisée sur les 1106 larves gorgées collectées sur 442 oiseaux appartenant à 36 espèces. *Bbsl* était le genre d'agent pathogène majoritaire avec un taux d'infection des larves (TI, i.e rapport du nombre de larves gorgées positives sur le nombre total de larves gorgées collectées sur les oiseaux) de 11,7% et une prévalence d'infection des oiseaux (PI, i.e. rapport du nombre d'oiseaux capturés avec au moins une larve positive sur le nombre total d'oiseaux capturés) de 15,8% (Tableau 5, Figure 17A, Annexe 4). *Rickettsia* spp. était le deuxième genre d'agent pathogène majoritaire (TI = 7,4%, PI = 13,3%) suivi d'*Anaplasma* spp. (TI = 5,7%, PI = 10,2%), *Babesia* spp. (TI = 2,3%, PI = 4,1%), *Ehrlichia* spp. (TI = 1,4%, PI = 2,7%) et *B. miyamotoi* (TI = 1%, PI = 2,3%) (Tableau 5, Figure 17A, Annexe 4). *Bartonella* spp., *Coxiella* spp., *Francisella* spp. et *Theileria* spp. n'ont pas été détectés dans les larves gorgées. Certaines espèces d'agents pathogènes n'ont pas pu être identifiées car le séquençage de l'ADN a échoué et n'a pas permis de décision entre différentes espèces d'agents pathogènes (c'était le cas de 23 larves positives en *Rickettsia* spp., 22 larves positives en *Babesia* spp., neuf larves positives en *Ehrlichia* spp. et une larve positive en *Borrelia* spp., Tableau 5). Les numéros d'accèsion des séquences soumises pour les espèces de tiques et d'agents pathogènes sont présentés dans l'Annexe 2.

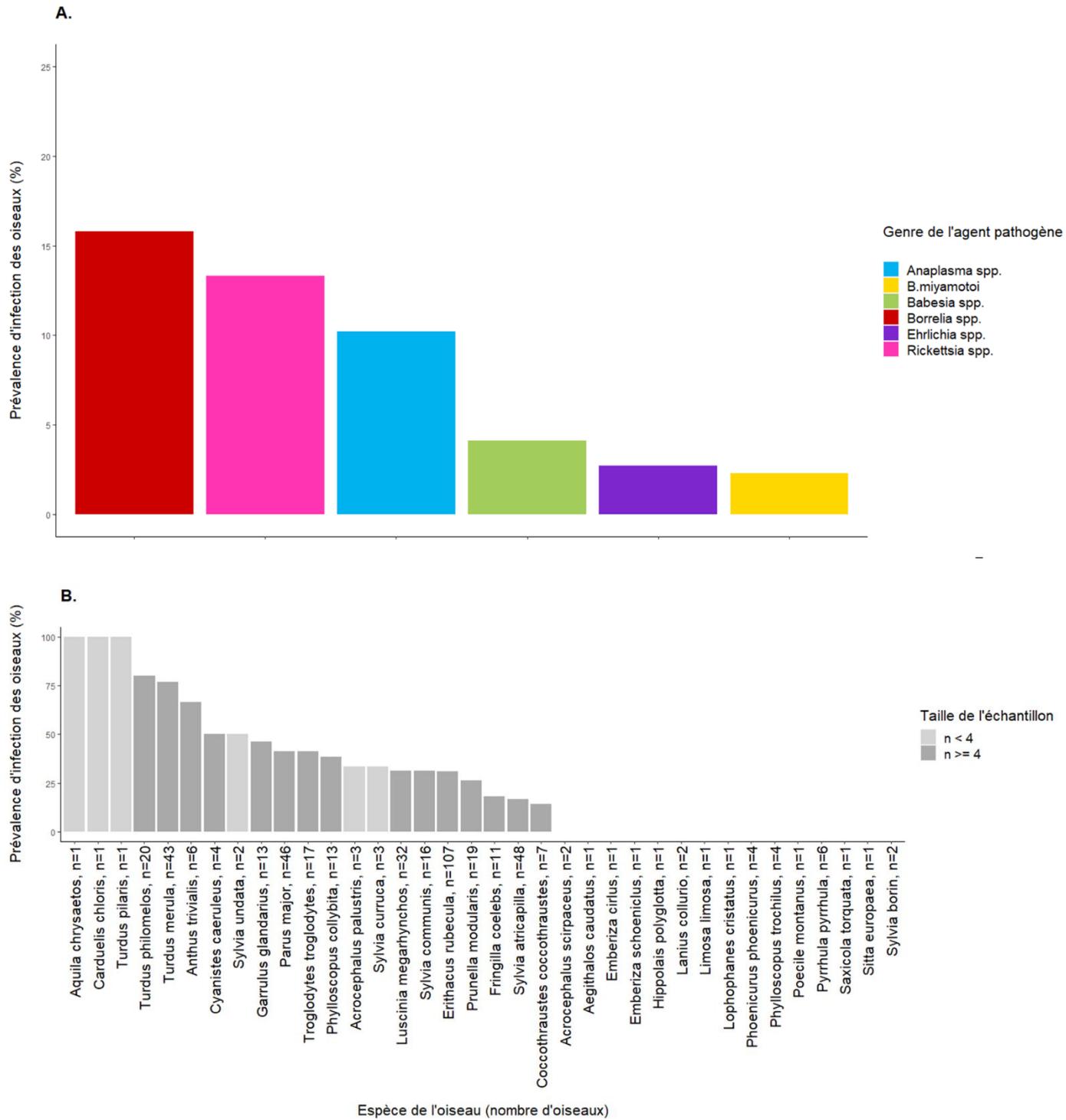
Tableau 5 : Taux d'infection des larves gorgées (pourcentage de larves gorgées infectées sur le nombre total de larves gorgées collectées sur les oiseaux capturés) par espèce de larves et d'agents pathogènes.

Le nombre de larves gorgées infectées est noté entre parenthèses.

Espèce de larve Espèce d'agent pathogène	<i>I. ricinus</i>	<i>I. frontalis</i>	<i>Ixodes</i> spp.	<i>H. concinna</i>	<i>H. punctata</i>	<i>Haemaphysalis</i> spp.	Non identifiée	Nombre d'oiseaux avec au moins une larve positive
Genre <i>Anaplasma</i>								
<i>A. phagocytophilum</i>	5,8 (60)	0	0	0	6,7 (1)	0	5,9 (2)	45
Genre <i>Babesia</i>	2,3 (24)	0	0	0	0	0	2,9 (1)	18
<i>B. venatorum</i>	0,3 (3)	0	0	0	0	0	0	3
<i>B. spp.</i>	2 (21)	0	0	0	0	0	2,9 (1)	15
Genre <i>Bbssl</i>^a	11,9 (124)	100 (2)	50 (1)	0	0	33,3 (1)	2,9 (1)	70
<i>B. afzelii</i>	0,2 (2)	0	0	0	0	0	0	2
<i>Bbss</i> ^b	0,2 (2)	0	0	0	0	0	0	2
<i>B. garinii</i>	9,2 (96)	50 (1)	50 (1)	0	0	33,3 (1)	2,9 (1)	54
<i>B. turdi</i>	0,3 (3)	50 (1)	0	0	0	0	0	3
<i>B. valaisiana</i>	1,9 (20)	0	0	0	0	0	0	15
<i>B. spp.</i>	0,1 (1)	0	0	0	0	0	0	1
<i>B. miyamotoi</i>	1,1 (11)	0	0	0	0	0	0	10
Genre <i>Ehrlichia</i>	1,4 (15)	0	0	0	0	0	0	12

<i>E. canis</i>	0,1 (1)	0	0	0	0	0	0	1
<i>proche de E. chaffeensis</i>	0,5 (5)	0	0	0	0	0	0	5
<i>E. spp.</i>	0,9 (9)	0	0	0	0	0	0	9
Genre <i>Rickettsia</i>	6,5 (68)	0	0	18,2 (2)	6,7 (1)	0	32,3 (11)	59
<i>R. aeschlimannii</i>	0,4 (4)	0	0	0	0	0	0	4
<i>R. helvetica</i>	4,1 (43)	0	0	0	0	0	5,9 (2)	36
<i>R. slovacca</i>	0,1 (1)	0	0	0	0	0	26,5 (9)	2
<i>R. spp.</i>	1,9 (20)	0	0	18,2 (2)	6,7 (1)	0	0	21
Total des laves	1039	2	2	11	15	3	34	
Total des oiseaux								442

^aBbsl: *Borrelia burgdorferi* sensu lato, ^bBbss: *Borrelia burgdorferi* sensu stricto



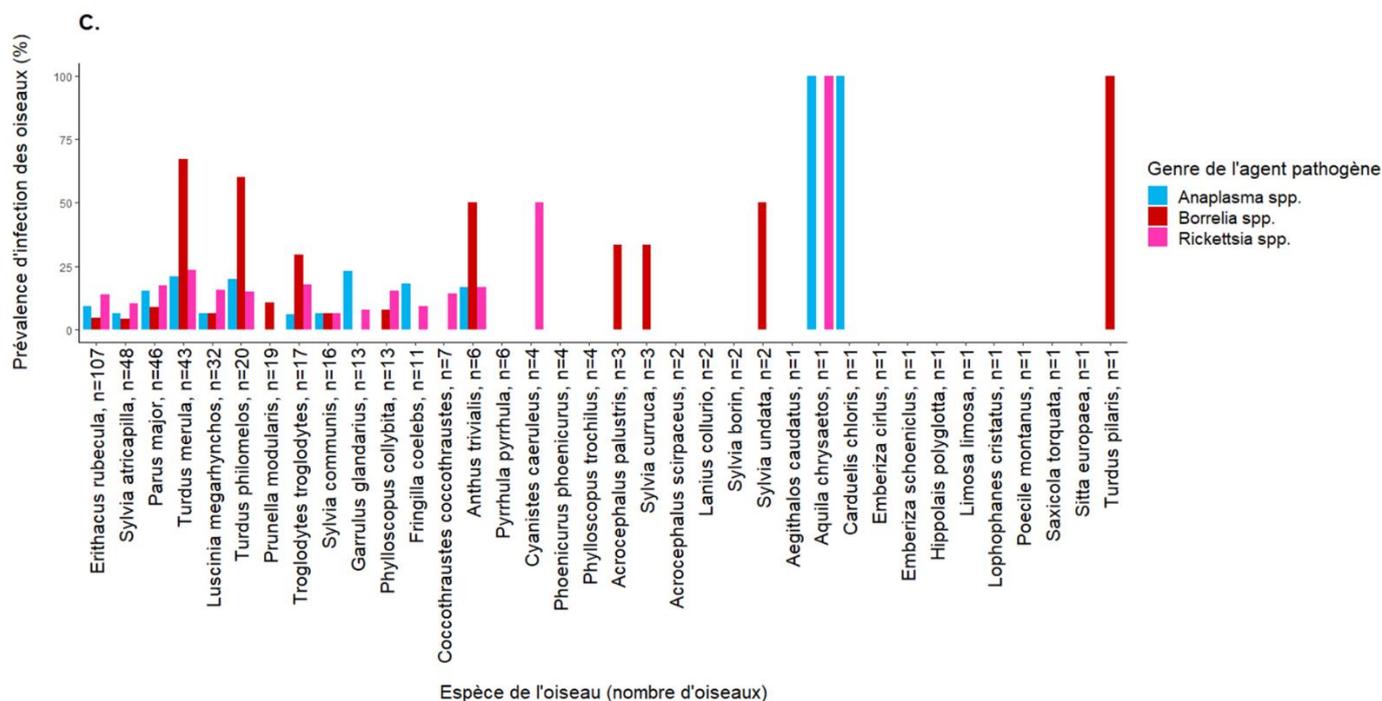


Figure 17 : Prévalence d’infection des oiseaux en fonction du genre de l’agent pathogène (A), prévalence d’infection des oiseaux, tous pathogènes confondus, en fonction de l’espèce de l’oiseau et de la taille de l’échantillon (B), prévalence d’infection des oiseaux pour les genres d’agents pathogènes les plus prévalents (*Bbsl*, *Rickettsia* spp., *Anaplasma* spp.) en fonction de l’espèce de l’oiseau (C).

Le nombre d’oiseaux échantillonnés est indiqué après le nom de l’espèce de l’oiseau dans les figures B et C. Les espèces d’oiseaux sont classées dans l’ordre décroissant des prévalences d’infection des oiseaux dans la figure B et de l’espèce d’oiseaux la plus échantillonnée à la moins échantillonnée dans la figure C.

En considérant tous les agents pathogènes confondus, la prévalence d’infection des oiseaux était différente selon les espèces d’oiseaux (p -value < 0,05) et était significativement supérieure chez le Merle noir (PI = 76,7%, p -value < 0,05) et la Grive musicienne (*T. philomelos*) (PI = 80%, p -value < 0,05) que chez le Rouge-gorge familier (PI = 30,8% ; Figure 17B). En considérant cette fois-ci toutes les espèces d’oiseaux confondues, la prévalence d’infection des oiseaux était différente selon les genres d’agents pathogènes (p -value < 0,05) et était significativement inférieure pour *Anaplasma* spp. (PI = 10,2%, p -value < 0,05), *Babesia* spp. (PI = 4,1%, p -value < 0,05), *Ehrlichia* spp. (PI = 2,7%, p -value < 0,05) et *B. miyamotoi* (PI =

2,3%, p-value < 0,05) que pour *Bbsl* (PI = 15,8%). La prévalence d'infection des oiseaux ne différait pas significativement entre *Bbsl* et *Rickettsia* spp. (PI= 13,3%; p-value > 0,05 ; Figure 17A). Enfin, la prévalence d'infection des oiseaux pour *Bbsl* était différente selon les espèces d'oiseaux (p-value < 0,05) avec le Merle noir (PI = 67,4%, p-value < 0,05), la Grive musicienne (PI= 60%, p-value < 0,05), le Troglodyte mignon (PI = 29,4%, p-value < 0,05) et le Pipit des arbres (PI= 50%, p-value < 0,05) significativement plus infectés en *Bbsl* que le Rouge-gorge familier (PI= 4,7% ; Figure 17C). La prévalence d'infection des oiseaux ne différait pas significativement selon l'espèce de l'oiseau pour *Anaplasma* spp., *Babesia* spp., *Ehrlichia* spp., *Rickettsia* spp. et *B. miyamotoi*.

Enfin, en considérant tous les agents pathogènes confondus, la prévalence des oiseaux était supérieure en 2020 qu'en 2019.

Il est à noter que 2,9% des larves gorgées (n=32) étaient co-infectées par deux genres d'agents pathogènes, avec une représentation majeure des genres d'agents pathogènes les plus prévalents (*Borrelia* spp., *Rickettsia* spp. et *Anaplasma* spp.), et que 0,5% des larves gorgées (n=6) étaient co-infectées par trois genres d'agents pathogènes (Tableau 6).

Tableau 6 : Pourcentage de larves gorgées co-infectées (calculé sur le nombre total de larves gorgées, n=1106).

Espèce d'agent pathogène	Pourcentage de larves co-infectées (n)
<i>Anaplasma</i> spp. + <i>Bbsl</i>	1% (11)
<i>A. phagocytophilum</i> + <i>B. garinii</i>	0,7% (8)
<i>A. phagocytophilum</i> + <i>B. valaisiana</i>	0,3% (3)
<i>Rickettsia</i> spp. + <i>Bbsl</i>	0,9% (10)
<i>B. garinii</i> + <i>R. helvetica</i>	0,5% (6)
<i>B. garinii</i> + <i>R. slovaca</i>	0,1% (1)
<i>B. valaisiana</i> + <i>R. helvetica</i>	0,1% (1)
<i>B. garinii</i> + <i>Rickettsia</i> spp.	0,1% (1)
<i>B. turdi</i> + <i>Rickettsia</i> spp.	0,1% (1)
<i>Anaplasma</i> spp. + <i>Rickettsia</i> spp.	0,4% (4)
<i>A. phagocytophilum</i> + <i>R. helvetica</i>	0,3% (3)
<i>A. phagocytophilum</i> + <i>R. aeschlimannii</i>	0,1% (1)
<i>Babesia</i> spp. + <i>Rickettsia</i> spp.	0,3% (3)
<i>B. venatorum</i> + <i>Rickettsia</i> spp.	0,1% (1)
<i>Babesia</i> spp. + <i>R. aeschlimannii</i>	0,1% (1)
<i>Babesia</i> spp. + <i>Rickettsia</i> spp.	0,1% (1)
<i>B. miyamotoi</i> + <i>Bbsl</i>	0,2% (2)
<i>B. miyamotoi</i> + <i>B. garinii</i>	0,2% (2)
<i>Anaplasma</i> spp. + <i>Ehrlichia</i> spp.	0,1% (1)
<i>A. phagocytophilum</i> + <i>Ehrlichia</i> spp.	0,1% (1)
<i>Babesia</i> spp. + <i>Bbsl</i>	0,1% (1)
<i>Babesia</i> spp. + <i>B. garinii</i>	0,1% (1)
<i>Anaplasma</i> spp. + <i>Babesia</i> spp. + <i>Rickettsia</i> spp.	0,2% (2)
<i>A. phagocytophilum</i> + <i>Babesia</i> spp. + <i>Rickettsia</i> spp.	0,1% (1)
<i>A. phagocytophilum</i> + <i>Babesia</i> spp. + <i>R. aeschlimannii</i>	0,1% (1)
<i>Anaplasma</i> spp.+ <i>Ehrlichia</i> spp. + <i>Bbsl</i>	0,1% (1)
<i>A. phagocytophilum</i> + <i>B. valaisiana</i> + <i>Ehrlichia</i> spp.	0,1% (1)
<i>Anaplasma</i> spp.+ <i>Rickettsia</i> spp. + <i>Bbsl</i>	0,1% (1)
<i>A. phagocytophilum</i> + <i>B. garinii</i> + <i>R. helvetica</i>	0,1% (1)
<i>Babesia</i> spp. + <i>Ehrlichia</i> spp. + <i>Bbsl</i>	0,1% (1)
<i>Babesia</i> spp. + <i>B. garinii</i> + <i>Ehrlichia</i> spp.	0,1% (1)
<i>Anaplasma</i> spp. + <i>B. miyamotoi</i> + <i>Bbsl</i>	0,1% (1)
<i>A. phagocytophilum</i> + <i>B. valaisiana</i> + <i>B. miyamotoi</i>	0,1% (1)

Bbsl: *Borrelia burgdorferi* sensu lato

4. Discussion

Cette étude a permis de caractériser la diversité des espèces de tiques (cinq espèces appartenant à deux genres et deux genres trouvés sans détail de l'espèce) et des espèces d'agents pathogènes (13 espèces appartenant à cinq genres) d'importance médicale et vétérinaire portées par 56 espèces d'oiseaux européens pendant leur période de reproduction au printemps, dans une région tempérée (France). Les larves et les nymphes étaient majoritaires dans la collecte, ces deux stases des espèces de tiques échantillonnées dans cette étude (*I. ricinus*, *I. frontalis*, *I. arboricola*, *H. concinna* et *H. punctata*) se nourrissant principalement sur les petits mammifères et les oiseaux [47, 123, 134, 177, 212, 213] et leur pic d'activité se produisant pendant la période de reproduction des oiseaux [56, 129, 134, 213, 214]. Les agents pathogènes détectés dans les larves gorgées n'étaient pas représentés de manière homogène avec une dominance des genres *Bbsl* et *Rickettsia* spp. Le genre *Bbsl* était plus prévalent chez les larves gorgées collectées sur certaines espèces d'oiseaux (le Merle noir, la Grive musicienne, le Troglodyte mignon et le Pipit des arbres) tandis que le genre *Rickettsia* spp. était représenté de manière homogène entre les espèces d'oiseaux (pas de différence significative de la prévalence d'infection selon l'espèce d'oiseau).

Comme attendu, *I. ricinus* était l'espèce de tique dominante sur les oiseaux, représentant 89,5% de toutes les tiques collectées. Toutes les stases de développement ont été trouvées sur les oiseaux et celle-ci a été collectée sur 49 espèces aviaires parmi les 56 espèces échantillonnées. Du fait de son comportement généraliste, *I. ricinus* est capable de porter une grande diversité d'agents pathogènes comme les bactéries *Bbsl* [7], *Anaplasma* spp. [116], *Rickettsia* spp. [117], *Babesia* spp. [118], *B. miyamotoi* [215] et *Ehrlichia* spp. [216], comme cela a été confirmé par notre étude, mais également *Francisella* spp. [115] et *Coxiella* spp. [114] qui peuvent être détectées occasionnellement dans les tiques portées par les oiseaux [180, 217, 218]. D'autres espèces de tiques ont été collectées sur les oiseaux dans notre étude. C'est le cas de la tique ornithophile *I. frontalis* pour laquelle les stases nymphale et adulte ont été collectées en majorité, cela pouvant s'expliquer par le fait que ces stases sont présentes sporadiquement dans la végétation tout au long de l'année en France tandis que les larves présentent un pic d'activité à l'automne suivi d'une diminution en hiver [134]. Comme confirmé par d'autres études, nous avons trouvé des larves d'*I. frontalis* infectées par *Bbsl* [134] mais pas par *A. phagocytophilum*, contrairement à ce qui avait été trouvé par Agoulon *et al.* [134]. Cela peut être expliqué par le très petit échantillon de larves gorgées d'*I. frontalis* (n=2). De plus, quelques individus de

l'espèce ornithophile et nidicole, *I. arboricola* [123], ont été collectés sur les oiseaux. Comme attendu [123], toutes les tiques de cette espèce (quelle que soit la stase de développement) ont été collectées sur des oiseaux nichant dans des cavités : trois espèces de mésanges telles que la Mésange charbonnière, la Mésange nonnette (*Poecile palustris*) et la Mésange bleue, et sur une Chevêche d'Athéna (*Athene noctua*). Nous n'avons pas pu analyser *I. arboricola* pour les agents pathogènes, aucune larve n'ayant été trouvée, mais cette espèce est connue pour porter *Rickettsia* spp. et *Bbsl* [106, 130, 219], les deux genres d'agents pathogènes les plus prévalents dans notre étude. Trois autres genres de tiques différents d'*Ixodes* spp. ont été collectés sur les oiseaux : *Haemaphysalis* spp., *Hyalomma* spp. et *Rhipicephalus* spp. Quelques individus (larves et nymphes) de deux espèces de tiques appartenant au genre *Haemaphysalis* spp. (*H. concinna* et *H. punctata*) ont été collectés sur les oiseaux. L'espèce *H. concinna* est commune dans les forêts mixtes ou à feuilles caduques près des étendues d'eau (lacs ou rivières) en Europe et en Asie [212]. Le fait que l'environnement de capture des oiseaux ne soit pas son habitat de préférence peut expliquer le nombre très faible d'individus de cette espèce collectés par rapport aux autres espèces comme *I. ricinus*. En Europe centrale, le pic d'activité de toutes ses stases de développement se superpose avec la période de reproduction des oiseaux [214]. L'absence d'adultes *H. concinna* de notre collecte peut donc s'expliquer par leurs préférences trophiques portées sur les chevreuils et animaux de ferme [214]. Les larves d'*H. concinna* collectées dans le cadre de notre étude étaient infectées par *Rickettsia* spp. comme cela a déjà été démontré [212]. Contrairement à ce qui a déjà été trouvé dans une autre étude [212], nous n'avons pas détecté les agents pathogènes des genres *Bbsl*, *Coxiella* spp., *Francisella* spp. et *Babesia* spp. probablement du fait de la très petite taille d'échantillon (n=11). Concernant l'espèce *H. punctata*, une nymphe et quelques larves ont été collectées sur les oiseaux dans le cadre de notre étude. Le très faible nombre de nymphes et l'absence d'adultes peuvent s'expliquer par les préférences trophiques de ces deux stases de développement qui se nourrissent principalement sur les ongulés sauvages, les animaux domestiques et les mammifères de taille moyenne [213]. Comme démontré dans d'autres études, nous avons détecté les genres *Anaplasma* spp. et *Rickettsia* spp. dans les larves gorgées *H. punctata* [182, 183], mais pas les genres *Babesia* spp. et *Bbsl* contrairement à ce qui a été trouvé par Phipps *et al.* [220]. Enfin, cinq nymphes appartenant au genre *Hyalomma* spp. ont été collectées sur deux Rousserolles effarvattes comme reporté par Capek *et al.* [221] et deux adultes appartenant au genre *Rhipicephalus* spp. ont été collectés sur un Aigle de Bonelli (*Aquila fasciata*) comme cela a été reporté par l'étude de Pereira *et al.* [222] dans laquelle une tique *R. bursa* a été collectée sur cette espèce d'oiseau.

Concernant la détection des agents pathogènes, le Merle noir et la Grive musicienne étaient les espèces d'oiseaux qui portaient la majorité des larves gorgées infectées, tous genres d'agents pathogènes confondus. Les espèces d'oiseaux appartenant à la famille des *Turdidae* ont déjà été identifiées comme participant activement à la circulation des agents pathogènes vectorisés par les tiques [69, 148, 160].

Les bactéries appartenant au genre *Bbsl* étaient les plus prévalentes dans les larves gorgées portées par les oiseaux (PI = 15,8%, TI = 11,7%) comme cela a été démontré dans plusieurs études [148, 160, 172, 180, 186, 223]. La variation du taux d'infection des larves gorgées portées par les oiseaux entre les études est multifactorielle et peut dépendre notamment des espèces aviaires considérées et des conditions environnementales des sites dans lesquels les hôtes aviaires ont été infestés par les tiques. Le taux d'infection des larves gorgées obtenu dans notre étude était similaire à celui trouvé dans une étude conduite en 2010 près d'une zone urbaine en Italie pendant la migration automnale des oiseaux (septembre-octobre) [11%; 180] et était inférieur à celui trouvé par trois études conduites en Europe, respectivement dans deux forêts mixtes pendant la reproduction et la migration automnale en 2008, 2009 et 2010 en Suisse [15,1%; 160], dans quatre sites en Belgique et sept aux Pays-Bas sur des oiseaux capturés de manière opportuniste entre 2012 et 2014 [19.5%; 148] et dans 11 pays européens (Allemagne, Espagne, Estonie, Finlande, Grèce, Hongrie, Pays-Bas, Portugal, République-Tchèque, Slovaquie, Suède) principalement en 2015 [20%; 150]. Il était supérieur à celui trouvé dans une étude conduite pendant la migration automnale (septembre-octobre) en 2009, dans des dunes côtières et roselières autour d'un lac en Lettonie [3%; 186] et pendant la migration printanière (avril-juin) dans une observation ornithologique en 2008 en Norvège [0% au printemps; 223] probablement du fait de la différence de taille de notre échantillon par rapport à celui de ces études (37 et 52 larves testées respectivement). *B. garinii*, était l'espèce la plus prévalente de notre étude (PI = 12,2%, TI = 9%) et a été retrouvée dans les larves portées par de nombreuses espèces aviaires (Pipit des arbres, Rouge-gorge familier, Rossignol philomèle, Mésange charbonnière, Pouillot véloce, Accenteur mouchet, Fauvette à tête noire, Fauvette babillarde – *S. curruca*, Fauvette pitchou – *S. undata*, Troglodyte mignon, Merle noir et Grive musicienne). Cette espèce de *Bbsl* est connue pour être associée aux oiseaux [56, 173, 186]. Sa présence dans les larves portées par le Merle noir, la Grive musicienne, le Troglodytes mignon, le Pipit des arbres, le Rougegorge familier, le Pouillot véloce et la Mésange charbonnière a déjà été relevée dans la littérature [130, 148, 150, 155, 157, 160, 173, 223]. Au contraire, à notre connaissance aucune larve infectée en *B. garinii* n'a été retrouvée sur le Rossignol philomèle, la Fauvette

babillarde et la Fauvette pitchou dans la littérature. Enfin, le taux d'infection de *B. garinii* des larves gorgées de notre étude (9%) est supérieur à celui retrouvé dans l'étude conduite dans les 11 pays européens [7.9%; 148], en Suisse [6.8%; 160] et en République Tchèque [0%;172]. D'autres espèces du genre *Bbsl* et connues pour être associées aux oiseaux ont également été détectées dans notre étude. C'est le cas de *B. valaisiana* (PI = 3,4%, TI = 1,8%) et de *B. turdi* (PI = 0,7%, TI = 0,4%) qui sont connues pour circuler et se multiplier dans plusieurs espèces d'oiseaux [56, 149, 186]. *B. valaisiana* a été retrouvée dans les larves portées par le Pipit des arbres, le Troglodyte mignon, le Merle noir et la Grive musicienne comme confirmé par d'autres études pour ces quatre espèces [148, 150, 157, 160, 173, 223]. Le taux d'infection des larves gorgées de notre étude (1,8%) était inférieur à celui trouvé dans les études conduites dans les 11 pays européens [4,3%; 148] et en Suisse [5,1%; 160]. *B. turdi* a été retrouvée dans les larves portées par la Mésange charbonnière et la Grive musicienne comme retrouvé dans d'autres études [149, 161]. Le taux d'infection des larves gorgées (0,4%) était supérieur à celui trouvé dans les autres études, la majorité d'entre elles ne détectant pas *B. turdi* dans les larves portées par les oiseaux [148, 160, 173, 223]. *B. turdi*, associée aux oiseaux, était presque aussi rare que l'espèce généraliste *B. burgdorferi* sensu stricto (PI = 0,5%, TI = 0,2%) et que l'espèce associée aux rongeurs *B. afzelii* (PI = 0,5%, TI = 0,2%) [55]. *B. burgdorferi* sensu stricto a été retrouvée dans les larves portées par la Fauvette grisette et la Grive litorne dans notre étude et n'est que très rarement détectée dans les larves portées par les oiseaux dans la littérature [148, 150, 160, 173, 223, 224]. *B. afzelii* a été détecté dans les larves portées par le Rougegorge familier dans notre étude comme retrouvé par Franke *et al.* [225] et Poupon *et al.* [226]. Il est possible que cette espèce aviaire joue un rôle dans la circulation de *B. afzelii*, qui n'est que partiellement éliminée par son système immunitaire contrairement à d'autres espèces comme le Merle noir comme cela a été démontré par Sürth *et al.* [60]. La plus grande prévalence d'infection des larves gorgées pour *B. garinii* et *B. valaisiana* par rapport aux autres espèces de *Bbsl* confirme que la communauté de bactéries du genre *Bbsl* détectée dans le cadre de notre étude est essentiellement associée aux communautés d'oiseaux. De plus, la forte prévalence de *B. garinii* dans les larves gorgées portées par les oiseaux pourrait confirmer la compétence de réservoir de certaines espèces aviaires (*Turdidae* notamment) pour cette espèce de bactérie [70], en tenant compte du fait que la transmission non-systémique par co-repas et que la transmission transovariante peuvent se produire occasionnellement [38, 102, 103, 171] (voir Discussion générale et perspectives). Enfin, les prévalences d'infection des oiseaux en *Bbsl* différaient significativement entre les espèces aviaires avec le Merle noir, la Grive musicienne, le Troglodyte mignon et le Pipit des arbres les plus infectées. La participation de ces espèces

d'oiseaux à la circulation de *Bbsl* a déjà été démontrée dans plusieurs études [69, 148, 160, 165, 227]. En conclusion, les résultats obtenus par notre étude suggèrent l'existence d'un effet structurant de l'infection des oiseaux en *Bbsl* en fonction de leurs espèces aviaires, certaines d'entre elles étant davantage impliquées dans la circulation de ce genre de bactéries. Cette étude nous a permis de faire un état des lieux des espèces aviaires capables de participer à la circulation des différentes espèces *Bbsl* pendant leur période de reproduction. Afin d'aller plus loin dans la caractérisation du potentiel de réservoir des hôtes aviaires pour chaque espèce de *Bbsl*, il serait indispensable d'identifier les espèces d'oiseaux capables d'infecter les tiques et pour quelles espèces de *Bbsl*, en tenant compte du fait que la transmission transovarienne peut se produire occasionnellement (voir Discussion générale et perspectives – Partie 1) et celles participant uniquement à la circulation de ces bactéries en nourrissant les tiques déjà infectées.

Concernant les genres d'agents pathogènes autres que *Bbsl*, *Rickettsia* spp. était le deuxième le plus prévalent chez les larves gorgées collectées sur les oiseaux (PI = 13,3%, TI = 7,4%). Ce taux d'infection des larves gorgées était similaire à celui trouvé dans une étude conduite pendant les migrations printanière (mars-mai) et automnale (juillet-novembre) en 2001 en Suède [6.8%; 206], dans trois sites forestiers et boisés d'avril à août 2012 et d'avril à début octobre 2013 Slovaquie [5.8%; 204] et dans celle conduite en Lettonie [5%; 186]. *R. helvetica* était l'espèce la plus prévalente (PI=8,1%, TI = 4,1%). Les oiseaux ont déjà été identifiés comme des hôtes participant à sa circulation [148, 186, 204] et comme de potentiels hôtes réservoirs compétents [228], bien que cette bactérie puisse être transmise par transmission transovarienne [229, 230]. Étonnamment, l'espèce *R. aeschlimannii* a été détectée dans quatre larves d'*I. ricinus* collectées sur quatre oiseaux différents (PI= 0,9%, TI = 0,4%) alors que cette espèce est habituellement détectée dans les tiques *Hyalomma* spp. [218, 231, 232]. Ceci suggère qu'*I. ricinus* (et ses oiseaux hôtes) peut participer aux dynamiques de *R. aeschlimannii* comme cela a été suggéré par Mancini *et al.* [233] qui l'ont détectée dans trois adultes *I. ricinus* à l'affût. Cela peut également suggérer que seules des traces d'ADN de *R. aeschlimannii* étaient présentes dans les larves gorgées. Enfin, *R. slovacica* a occasionnellement été détectée chez les oiseaux (PI = 0,5%, TI = 0,9%). Étonnamment, cette espèce a été trouvée dans une larve *I. ricinus* (et neuf larves non identifiées), alors qu'elle est habituellement portée par les espèces *Dermacentor marginatus* et *D. reticulatus* en Europe, qui sont considérées comme ses vecteurs principaux [234]. Cela suggère que l'espèce *I. ricinus* portée par les oiseaux peut participer à la dynamique de *R. slovacica* comme cela a été suggéré par Mărcuțan *et al.* [234] qui l'ont détectée dans deux tiques *I. ricinus* collectées sur un Merle noir ou bien que seules des traces d'ADN étaient

présentes dans les larves gorgées. *R. slovaca* peut être transmise par transmission transovarienne de la femelle aux larves chez les tiques *Dermacentor* spp. [235]. A notre connaissance, aucune preuve de transmission transovarienne chez *I. ricinus* pour cette espèce d'agent pathogène a été démontrée. Aucun effet structurant de l'infection en *Rickettsia* spp. des larves d'oiseaux en fonction de l'espèce aviaire n'a été démontré par les analyses statistiques, suggérant qu'aucune espèce d'oiseaux n'a de rôle préférentiel dans la circulation de ce genre d'agent pathogène, parmi les espèces aviaires échantillonnées dans le cadre de cette étude. *Anaplasma* spp. était le troisième genre d'agent pathogène le plus prévalent dans les larves gorgées collectées sur les oiseaux dans le cadre de notre étude. Seule l'espèce *A. phagocytophilum* a été détectée (PI = 10,2%, TI = 5,7%). Le taux d'infection des larves gorgées obtenu dans notre étude était similaire à celui trouvé en Belgique et Pays-Bas [4.6%; 148] et supérieur à celui trouvé en Lettonie [2.7%; 186]. Cette espèce a déjà été détectée dans plusieurs tiques collectées sur les oiseaux [223, 236, 237], ces derniers pouvant jouer un rôle dans sa circulation en nourrissant les tiques, en dispersant les tiques infectées et/ou en infectant les tiques comme cela a été démontré par Johnston *et al.* et Keesing *et al.* [238, 239]. Le taux d'infection en *A. phagocytophilum* relativement élevé chez les larves gorgées peut suggérer un rôle de réservoir compétent des oiseaux pour cette espèce d'agent pathogène, la transmission transovarienne étant négligeable chez les tiques *I. ricinus* [171]. De plus, aucun effet structurant de l'infection en *A. phagocytophilum* des oiseaux n'a été démontré par les analyses statistiques, suggérant qu'aucune espèce n'a de rôle préférentiel dans la circulation de cet agent pathogène, parmi les espèces aviaires échantillonnées dans le cadre de cette étude. Certaines larves gorgées étaient positives en *Babesia* spp. (PI = 4,1%, TI = 2,3%). Le taux d'infection des larves gorgées obtenu dans notre étude était similaire à celui trouvé en Lettonie [5%; 186]. Seule l'espèce *B. venatorum* (PI = 0,7%, TI = 0,3%) a été détectée dans notre étude. L'implication des oiseaux dans la circulation de cette espèce d'agent pathogène par l'hébergement des tiques infectées a déjà été démontrée dans plusieurs études [186, 240, 241], bien que les principaux réservoirs connus de cette espèce soient les gros ruminants domestiques et sauvages comme les bovins et les chevreuils [242]. Enfin, *Ehrlichia* spp. était le genre d'agents pathogènes le moins prévalent chez les larves gorgées collectées sur les oiseaux dans le cadre de notre étude (PI = 2,7%, TI = 1,4%). Ce genre n'est pas souvent détecté dans les tiques portées par les oiseaux en Europe [137, 232]. *E. canis* était l'espèce la plus prévalente (PI = 0,2%, TI = 0,1%). Le rôle des oiseaux dans la circulation d'une espèce proche d'*E. canis* a déjà été identifié au Brésil par Machado *et al.* [243] et Sacchi *et al.* [244] qui l'ont détectée dans le sang d'un Urubu noir (*Coragyps atratus*) [243], d'un Hibou strié (*Asio clamator*) [244] et d'une Buse à gros bec (*Rupornis*

magnirostris) [244]. De plus, une espèce proche de *E. chaffeensis* (PI = 1,1%, TI = 0,5%) a également été détectée dans les larves gorgées collectées dans le cadre de notre étude. Le rôle des oiseaux dans la circulation de cette espèce a déjà été démontré par Hornok *et al.* [208] qui l'a détectée dans le sang d'une Grive musicienne en Hongrie et par Machado *et al.* [243] qui l'a détectée dans le sang d'un Crécerelle d'Amérique (*Falco sparverius*) au Brésil. Ces résultats montrent que les oiseaux sont impliqués dans la circulation des bactéries *Ehrlichia* spp. au moins par le nourrissage des tiques potentiellement infectées. Il est à noter que nous avons également détecté, *B. miyamotoi*, une autre espèce de *Borrelia* spp. n'appartenant pas au complexe *Bbsl* dans les larves gorgées collectées sur les oiseaux (PI = 2,3% %, TI = 1%). Cette espèce a déjà été identifiée comme étant associée aux oiseaux [148, 160, 223].

En conclusion, cette étude a montré que les oiseaux hébergent une certaine diversité spécifique de tiques pendant leur période de reproduction en France (quatre genres identifiés), bien que *I. ricinus* soit l'espèce majoritaire. De plus ils participent à la circulation d'une grande variété d'agents pathogènes vectorisés par les tiques (les espèces les plus prévalentes étant *B. garinii*, *A. phagocytophilum* et *R. helvetica*). La plus grande prévalence d'infestation de la tique généraliste *I. ricinus* par rapport à celle des autres espèces de tiques, davantage spécialistes, peut influencer la circulation des agents pathogènes vectorisés par les tiques. En effet, les tiques généralistes infectées peuvent plus fortement participer au risque acarologique car elles se nourrissent sur une grande diversité d'hôtes et donc peuvent être infectées ou infecter ces derniers contrairement aux tiques davantage spécialistes qui se nourrissent sur un panel d'hôtes plus restreint. Les tiques généralistes peuvent donc transmettre des agents pathogènes à d'autres hôtes du système épidémiologique [93, 168] (Discussion générale et perspectives, Partie 3). De plus, le rôle des oiseaux dans la circulation des agents pathogènes vectorisés par les tiques peut être direct par l'infection des tiques lors du repas sanguin (s'ils sont réservoirs compétents), indirect lors de la transmission non-systémique par co-repas (s'ils permettent l'agrégation de tiques de stases de développement différentes au même moment), ou négligeable dans le cas de la transmission transovarienne. Dans ce dernier cas, les oiseaux participent à la circulation des agents pathogènes en nourrissant les tiques infectées et donc en produisant des tiques infectées dans la stase de développement suivante [245]. D'après les résultats obtenus dans ce chapitre, les oiseaux appartenant à la famille des *Turdidae* semblent plus impliqués que les autres espèces dans la circulation des agents pathogènes transmis par les tiques (prévalence d'infection supérieure à celle des autres espèces). Davantage de recherches sont nécessaires afin de

déterminer les différents facteurs intrinsèques aux oiseaux pouvant influencer leur contribution dans la circulation des espèces d'agents pathogènes.

Dans ce chapitre, nous avons montré que la prévalence d'infection des oiseaux était supérieure pour les bactéries *Bbsl* que pour les autres genres d'agents pathogènes. Dans la suite de ce manuscrit (Chapitre 3), nous nous intéresserons donc plus spécifiquement au potentiel de réservoir hôte des oiseaux dans la circulation des *Bbsl*. D'autre part, nous avons également montré que les oiseaux, lors de leur période de reproduction, pouvaient être infestés par différentes espèces de tiques. Dans le chapitre suivant, nous analyserons plus particulièrement le rôle des hôtes aviaires en reproduction dans le nourrissage local des tiques et, en particulier, aux différents facteurs pouvant influencer leur infestation par les tiques.

CHAPITRE II : PRINCIPAUX DETERMINANTS DE LA CHARGE EN TIQUES DES OISEAUX EN PERIODE DE REPRODUCTION EN FRANCE

Cette quatrième partie de thèse s'intéresse à l'influence relative des facteurs intrinsèques et extrinsèques aux oiseaux sur leur charge en tiques.

1. Contexte et objectifs

L'étude de chacune des composantes du potentiel de réservoir hôte et de l'influence des différents facteurs intrinsèques (espèce, caractéristiques individuelles ou spécifiques) et extrinsèques à l'hôte (habitat, conditions météorologiques, biologie des tiques) sur celles-ci sont nécessaires afin d'améliorer notre compréhension des mécanismes impliqués dans le système oiseaux-tiques-*Bbsl*. La production de tiques est l'une des trois composantes du potentiel de réservoir hôte et est déterminée par la charge en tiques de l'hôte ainsi que le succès de repas, de mue et la survie des tiques (Introduction - Partie 1) [27]. A titre d'exemple, il a été montré que la charge en tiques moyenne du Rouge-gorge familier dans une forêt française est de 6,2 [37]. De plus, le succès de repas des tiques est d'environ 50% pour les larves *I. scapularis* se nourrissant sur la souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*) et d'environ 3,5% sur l'opossum de Virginie (*Didelphis virginianus*), les 96,5% restants concernant les tiques tuées lors de l'épouillage par l'hôte [246]. Enfin concernant le succès de mue des tiques, LoGiudice *et al.* [15] ont montré que celui des larves *I. scapularis* était de 41,5% sur la souris à pattes blanches et de 56,3% sur le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*). Parmi ces quatre paramètres, la charge en tiques des hôtes est la plus étudiée (72,2% des études) [27]. Elle peut être caractérisée par la prévalence d'infestation (i.e. proportion d'hôtes infestés), l'abondance moyenne d'infestation (i.e. nombre moyen de tiques sur le nombre total d'hôtes examinés) et l'intensité d'infestation (i.e. nombre moyen de tiques sur le nombre total d'hôtes infestés) [27]. Plusieurs études se sont intéressées à l'influence de différents facteurs intrinsèques et extrinsèques aux hôtes sur leur charge en tiques. Par exemple, il a été montré que la charge en tiques des hôtes peut différer selon les espèces [33, 148, 158, 175, 247], le sexe (les mâles étant souvent plus infestés que les femelles) [33, 166, 167, 248, 249], la masse (les individus les plus lourds étant souvent plus infestés) [37, 248-251], l'âge [252, 253], l'immunité [37, 254-256],

l'utilisation verticale de l'espace (les individus recherchant leur nourriture au sol étant plus infestés que les autres) [37, 159, 167], le comportement exploratoire de l'hôte [257], les saisons [251], l'année [258, 259] et l'habitat [33, 251]. L'étude de l'importance relative de ces différents facteurs sur la charge en tiques des hôtes par l'identification des plus influents est essentielle pour une meilleure compréhension des interactions entre les tiques et leurs hôtes.

De nombreuses études ont montré que la charge en tiques des oiseaux dépend de l'espèce aviaire [34, 37, 159, 161] et des conditions environnementales comme l'humidité, l'habitat ou l'altitude [166, 193, 260]. A partir de ces observations nous avons cherché à identifier lequel de ces deux facteurs influence le plus la charge en tiques d'un oiseau donné. En effet, la plus grande influence de l'espèce aviaire sur la charge en tiques des oiseaux suggérerait un rôle majeur de leurs traits spécifiques sur leur exposition et leur sensibilité aux tiques. Au contraire, la plus grande influence de l'année à laquelle les oiseaux sont capturés sur leur charge en tiques suggérerait que les facteurs l'influençant seraient extrinsèques aux oiseaux et dépendraient des fluctuations des conditions environnementales. A notre connaissance, l'influence relative de l'espèce aviaire et de la variation interannuelle sur la charge en tiques des oiseaux n'a pas été étudiée dans la littérature. Cela est important à considérer afin d'évaluer si dans, un site donné, la production locale de tiques par les oiseaux dépend majoritairement de la composition de la communauté d'espèces aviaires ou des conditions environnementales locales comme la végétation, les variations météorologiques ou l'abondance des autres hôtes dans le milieu (notamment les ongulés et les rongeurs), ces facteurs influençant la densité des nymphes à l'affût. Une forte variation de la charge en tiques des oiseaux en fonction de l'espèce aviaire, du fait de l'influence de leurs traits spécifiques, était attendue [37, 159, 167, 183, 188, 250, 261]. Nous nous attendions également à une importante variation interannuelle de la charge en tiques des oiseaux du fait des fortes variations interannuelles des densités de tiques à l'affût sur la végétation [262].

L'objectif de cette étude était donc d'étudier l'influence relative des caractéristiques des oiseaux (espèce) et des caractéristiques environnementales (pouvant être en partie caractérisées par les variations interannuelles) sur leur charge en tiques (abondance moyenne d'infestation). De plus, afin de mieux comprendre les mécanismes pouvant expliquer un éventuel effet de l'espèce sur la charge en tiques des oiseaux, nous avons cherché à identifier les traits spécifiques des oiseaux pouvant expliquer la variation de leur charge en tiques et l'avons complété par l'étude de leurs caractéristiques individuelles.

2. Matériel et méthode

a. Site de l'étude

Le site d'étude est localisé dans la forêt de Sénart (3200 hectares, 02°29'E, 48°40'N) située à 22 kilomètres au Sud-Est de Paris (Essonne). Cette forêt, qui reçoit plus de trois millions de visiteurs chaque année [263], est essentiellement composée de feuillus dominés par des chênes (*Quercus robur*, *Quercus petraea*) et des charmes (*Carpinus betulus*) ainsi que deux autres espèces d'arbres présents dans certains endroits : le châtaigner (*Castanea sativa*) et le tilleul (*Tilia vulgaris*) [264]. La communauté d'oiseaux locale est mixte, composée principalement de passereaux de milieu buissonnant péri-forestier [265]. Les autres hôtes des tiques présents en forêt de Sénart sont les rongeurs (Campagnol roussâtre – *Myodes glareolus* et Mulot sylvestre – *Apodemus sylvaticus*), le Chevreuil européen, le Sanglier d'Europe (*Sus scrofa*), le Renard roux (*Vulpes vulpes*), le Lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus*), les musaraignes (*Sorex* spp et *Crocidura* spp) et le Hérisson d'Europe (*Erinaceus europaeus*) [11]. La parcelle d'étude a été établie dans la partie la plus ouverte de la forêt de Sénart correspondant à des pâtures de moutons abandonnées dominées par des arbustes (*Prunus* sp., *Crataegus* sp.) et entourées de chênes et de trembles.

b. Collecte des données

Les oiseaux ont été capturés sur une surface de quatre hectares à l'aide de 14 filets japonais (12 mètres de longs et 2,5 mètres de haut) situés à 50 mètres les uns des autres et choisis pour une bonne représentativité de la couverture forestière globale (voir Collecte et analyse des données – Partie 1). Les filets ont capturé les oiseaux entre 0,4 et 2,9 mètres au-dessus du sol. La capture des oiseaux a été réalisée de 2007 à 2019 pendant leur période de reproduction (pour la première capture annuelle : 5% des oiseaux ont été capturés avant le 2 mai, 50% avant le 8 mai et 95% avant le 12 mai ; pour la dernière capture annuelle : 5% des oiseaux ont été capturés avant le 27 juin, 50% avant le 3 juillet et 95% avant le 7 juillet), avec une fréquence d'une session matinale toutes les deux semaines. Pour chaque capture, l'espèce, le sexe (mâle *versus* femelle *versus* non identifié), l'âge (juvéniles pour les oiseaux nés le printemps de l'année de capture

versus adultes), la masse et le nombre de tiques ont été relevés. Les tiques ont uniquement été comptées autour du bec de l'oiseau, comme indicateur de la charge en tiques (voir Collecte et analyse des données – Partie 1). De ce fait, un sous-échantillon d'oiseaux capturés a été examiné pour les tiques (68,6% de toutes les captures) par l'un d'entre nous (Pierre-Yves Henry), seules les espèces aviaires présentant des comptages de tiques réguliers entre 2007 et 2019 ont été considérées, représentant 2234 oiseaux appartenant à 13 espèces (Annexe 5). Ces 13 espèces, qui portent 96% des tiques comptées sur les oiseaux de la communauté aviaire globale, représentent 90,5% de tous les oiseaux capturés et 40,6% des espèces présentes dans la communauté aviaire globale. Le comptage de tiques était réalisé uniquement lorsque l'éclairage était suffisant (i.e. environ une heure après l'aube). Lorsqu'un nombre trop important d'oiseaux était capturé au même moment, les espèces les moins communes étaient priorisées alors qu'un échantillonnage aléatoire était réalisé pour les espèces les plus communes. Les oiseaux étaient inspectés indépendamment de leur charge en tiques apparente et de leurs traits spécifiques (autres que l'espèce). Parmi les oiseaux examinés, le Rouge-gorge familier, la Fauvette à tête noire, le Pouillot véloce, la Mésange charbonnière et la Mésange bleue ont été les espèces aviaires les plus capturées (68,5% des captures, Tableau 7). L'échantillonnage comprenait des oiseaux juvéniles et adultes (51,8% et 48,2% respectivement) et les mâles ont été davantage capturés que les femelles (623 mâles et 453 femelles) du fait de leur comportement territorial et de l'incubation des œufs par les femelles.

c. Influence relative de la variation interannuelle et de l'espèce aviaire sur la charge en tiques des oiseaux en période de reproduction

Les oiseaux juvéniles avant la mue post-juvénile étant généralement monomorphes (pas de différence identifiable du sexe morphologiquement), l'âge et le sexe des oiseaux ont été combinés en une seule variable (appelée « sexe/âge » ci-après) : juvéniles *versus* mâles adultes *versus* femelles adultes. Afin d'identifier les caractéristiques spécifiques des oiseaux pouvant influencer les variations de leur charge en tiques, nous avons inclus deux traits spécifiques dans les analyses : la masse moyenne de l'espèce aviaire des oiseaux adultes capturés et la hauteur moyenne d'alimentation de l'espèce aviaire (comme indicateur de l'utilisation verticale de l'espace), H (en cm). Celle-ci a été basée sur le pourcentage de temps de recherche de nourriture

passé par les oiseaux dans les différentes strates de la végétation issu de Wilman *et al.* [266]. H a été calculée comme suit : $H = 5 * Fg + 100 * Fu + 400 * (Fm + Fc)$, avec Fg le pourcentage de temps de recherche de nourriture sur le sol, Fu le pourcentage de temps de recherche de nourriture dans le sous-étage de la végétation (inférieur à 2 mètres), Fm le pourcentage de temps de recherche de nourriture à mi-hauteur (supérieur à 2 mètres mais sous la canopée) et Fc le pourcentage de temps de recherche de nourriture au niveau de la canopée ou juste au-dessus. Nous avons supposé que la charge en tiques des oiseaux augmenterait en fonction de la masse moyenne [37, 250] et de la hauteur moyenne d'alimentation de l'espèce aviaire en fonction de leur exposition aux tiques [37, 159, 167].

Du fait de la sur-dispersion des données et de l'excès de zéros, la charge en tiques des oiseaux a été analysée à l'aide d'un modèle négatif binomial à inflation de zéros (ZINB) souvent utilisé pour étudier les charges parasitaires [187, 267]. Ce type de modèle se présente en deux parties qui estiment l'excès de zéros à la fois par un processus binaire et par un processus de comptage [268, 269]. Ce modèle postule l'existence de deux types de zéros : les zéros aléatoires et les zéros structurels. Les zéros aléatoires représentent les individus à risque pour l'effet étudié et dont la variable de comptage peut prendre les valeurs 0,1,2 etc. Au contraire, les zéros structurels proviennent d'individus qui ne sont pas à risque pour l'effet étudié et dont la variable de comptage ne peut prendre que la valeur 0. Le modèle ZINB contient donc deux composantes : un modèle binaire, le plus souvent logistique, modélisant l'appartenance au groupe non exposé et un modèle de comptage (modèle binomial négatif). Appliqué aux charges en tiques, il permet de modéliser deux processus biologiques différents : la probabilité de contact entre la tique et l'oiseau, donnant la probabilité que les oiseaux appartiennent au groupe d'individus jamais infestés (partie logistique) et l'abondance d'infestation des oiseaux par les tiques (partie binomiale négative) [269, 270].

Afin d'identifier l'influence relative des variations interannuelles et de l'espèce aviaire sur la charge en tiques des oiseaux (soit la part de variabilité de la charge en tiques expliquée par chacune de ces deux variables), nous avons calculé les coefficients de détermination (R^2 , fonction `r2_zeroinflated` du package `performance` dans R) [271] à partir de deux modèles ZINB (fonction `zeroinfl` du package `countreg` dans R) [272] testant respectivement la variation de la charge en tique des oiseaux en fonction de l'espèce puis de l'année, permettant ainsi d'obtenir la part de variance expliquée par l'espèce aviaire et par l'année.

De plus, nous avons utilisé un modèle ZINB (fonction `zeroinfl` du package `countreg` dans R) [272] afin de tester la variation de la charge en tiques des oiseaux en fonction de l'année, de

l'espèce aviaire et des caractéristiques individuelles (sexe/âge). L'année 2013 et le Rouge-gorge familier ont été choisis comme modalités de référence pour les variables catégorielles année et espèce aviaire respectivement, car leur charge en tiques moyenne était proche de la charge en tiques moyenne de tous les oiseaux (trois tiques). De plus, les juvéniles ont été choisis comme modalité de référence pour la variable catégorielle sexe/âge afin de les comparer aux adultes. Afin d'analyser également la variation de la charge en tiques des oiseaux en fonction de leur sexe, le même modèle ZINB a été réalisé sur les oiseaux adultes uniquement, afin de comparer la charge en tiques des oiseaux adultes mâles et femelles.

Enfin, afin de mieux comprendre les mécanismes pouvant expliquer un éventuel effet de l'espèce sur la charge en tiques des oiseaux, nous avons cherché à identifier les traits spécifiques des oiseaux pouvant expliquer la variation de leur charge en tiques. A l'aide d'un modèle linéaire mixte généralisé Markov Chain Monte Carlo (fonction MCMCglmm du package MCMCglmm version 2.34 sur R) [273], la variation de la charge en tiques des oiseaux a été modélisée comme une fonction de la masse moyenne et de la hauteur moyenne d'alimentation de l'espèce aviaire, en tenant compte de la distance phylogénétique entre les espèces aviaires.

3. Résultats

a. Description des charges en tiques des oiseaux en reproduction

Environ la moitié des oiseaux capturés étaient infestés par les tiques (53,4%, n=1193). Le comptage des tiques a montré que les oiseaux portaient en moyenne trois tiques. Chez les oiseaux infestés, la charge en tiques moyenne était de 5,7 tiques. Les espèces aviaires les plus infestées étaient le Merle noir, la Grive musicienne, l'Accenteur mouchet et le Rouge-gorge familier avec des prévalences d'infestation respectivement de 100%, 100%, 96,4% et 89,2% et des abondances moyennes d'infestation respectivement de 9,3, 7,9, 9,2 et 5,5 tiques (Tableau 7). Les espèces aviaires les moins infestées étaient la Mésange à longue queue, la Mésange bleue et la Fauvette des jardins avec des prévalences d'infestation respectivement de 4,4%, 11% et 15,4% et des abondances moyennes d'infestation respectivement de 0,1, 0,1 et 0,2 tiques (Tableau 7).

Il est à noter qu'*I. ricinus* est l'espèce de tiques majoritaire relevée dans cette zone comme cela a été démontré par Marsot *et al.* [37], qui a montré que 100% des tiques appartenaient à cette espèce, et comme nous l'avons observé lors des analyses réalisées dans le chapitre 1 de ce manuscrit. Ainsi, les résultats de charges en tiques présentés peuvent être considérés comme s'appliquant principalement à *I. ricinus*.

1 **Tableau 7 : Nombre d'oiseaux examinés et infestés par les tiques, prévalence d'infestation des oiseaux (% d'oiseaux infestés), charge en**
2 **tiques (TQ) médiane chez les oiseaux examinés et infestés, charge en tiques (TQ) moyenne chez les oiseaux examinés et infestés, hauteur**
3 **moyenne d'alimentation (m) et masse moyenne (g) des 13 espèces aviaires étudiées dans la communauté de la forêt de Sénart entre 2007**
4 **et 2019.**

5 *IC : intervalle de confiance à 95% calculés par bootstrap (fonction boot() du package boot dans R, normal), RIQ : écart interquartile (5% - 95%).*

Nom scientifique	Nom vernaculaire	Nombre d'oiseaux examinés	Nombre d'oiseaux infestés	Prevalence d'infestation (%) (IC)	TQ médiane chez les oiseaux examinés (RIQ)	TQ médiane chez les oiseaux infestés (RIQ)	TQ moyenne chez les oiseaux examinés (IC)	TQ moyenne chez les oiseaux infestés (IC)	Hauteur moyenne d'alimentation (m)	Masse moyenne (g)
<i>Aegithalos caudatus</i>	Mésange à longue queue	114	5	4,4 [0,4 ; 7,6]	0 [0 ; 0]	1 [1 ; 1,8]	0,1 [0,0 ; 0,1]	1,2 [0,8 ; 1,6]	2,4	8
<i>Cyanistes caeruleus</i>	Mésange bleue	136	15	11 [5,7 ; 16,3]	0 [0 ; 1]	1 [1 ; 1,6]	0,1 [0,1 ; 0,2]	1,1 [0,9 ; 1,4]	2,7	10,9
<i>Erithacus rubecula</i>	Rouge-gorge familier	499	445	89,2 [86,3 ; 91,8]	5 [0 ; 15]	5 [1 ; 15,8]	5,5 [5,1 ; 5,9]	6,1 [5,7 ; 6,6]	0,5	16,9
<i>Luscinia megarhynchos</i>	Rossignol philomèle	111	87	78,4 [70,3 ; 85,7]	3 [0 ; 17,5]	5 [1 ; 18]	5,3 [4,1 ; 6,4]	6,7 [5,4 ; 8,1]	0,3	21,2
<i>Parus major</i>	Mésange charbonnière	234	122	52,1 [45,6 ; 58,4]	1 [0 ; 3]	3 [1 ; 15]	2,6 [2 ; 3,2]	5 [4 ; 5,9]	3,4	17,8
<i>Phylloscopus collybita</i>	Pouillot véloce	298	74	24,8 [20,1 ; 29,9]	0 [0 ; 0]	1 [1 ; 3]	0,4 [0,3 ; 0,5]	1,6 [1,4 ; 1,8]	2,3	7,6
<i>Poecile palustris</i>	Mésange nonnette	58	14	24,1 [13 ; 35]	0 [0 ; 0]	1 [1 ; 3]	0,4 [0,2 ; 0,6]	1,5 [1,1 ; 1,9]	3,4	10,4

<i>Prunella modularis</i>	Accenteur mouchet	112	108	96,4 [92,4 ; 99,6]	7 [1 ; 25]	7 [1 ; 25]	9,3 [7,7 ; 10,8]	9,6 [8,1 ; 11,2]	0,1	18,9
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Bouvreuil pivoine	67	28	41,8 [30,2 ; 53,8]	0 [0 ; 4]	2 [1 ; 6,65]	1,3 [0,5 ; 2,1]	3,1 [1,4 ; 4,8]	2,5	21,4
<i>Sylvia atricapilla</i>	Fauvette à tête noire	364	153	42 [36,9 ; 47,1]	0 [0 ; 6]	2 [1 ; 10]	1,4 [1,1 ; 1,7]	3,4 [2,7 ; 4]	4	17,4
<i>Sylvia borin</i>	Fauvette des jardins	117	18	15,4 [8,5 ; 21,5]	0 [0 ; 1]	1 [1 ; 2,3]	0,2 [0,1 ; 0,3]	1,2 [0,9 ; 1,6]	2,2	18
<i>Turdus merula</i>	Merle noir	75	75	100 [100 ; 100]	7 [2 ; 29,2]	7 [2 ; 29,2]	9,3 [6,8 ; 11,8]	9,3 [6,8 ; 11,8]	1	91,4
<i>Turdus philomelos</i>	Grive musicienne	49	49	100 [100 ; 100]	5 [1 ; 22,6]	5 [1 ; 22,6]	7,9 [5,7 ; 10]	7,9 [5,7 ; 10,1]	0,1	69
Total		2234	1193							

b. Influence relative de la variation interannuelle et de l'espèce aviaire sur la charge en tiques des oiseaux en période de reproduction

Le coefficient de détermination calculé à partir du modèle ZINB testant la variation de la charge en tiques des oiseaux en fonction de l'espèce aviaire était de 0,88. Le coefficient de détermination calculé à partir du modèle ZINB testant la variation de la charge en tiques des oiseaux en fonction de l'année était de 0,38. Nous pouvons en déduire que l'espèce aviaire explique davantage la variance de l'abondance d'infestation des oiseaux que l'année.

c. Effets de la variation interannuelle et de l'espèce aviaire sur la charge en tiques des oiseaux

Les résultats issus du modèle ZINB (Tableau 8) ont montré que la charge en tiques des oiseaux varie significativement en fonction de l'année et de l'espèce aviaire (Figure 18). Selon les résultats issus de la partie négative binomiale du modèle, l'abondance d'infestation des oiseaux différait significativement selon l'année contrairement à la probabilité que l'oiseau appartienne au groupe jamais infesté comme confirmé par la partie logistique du modèle (Tableau 8).

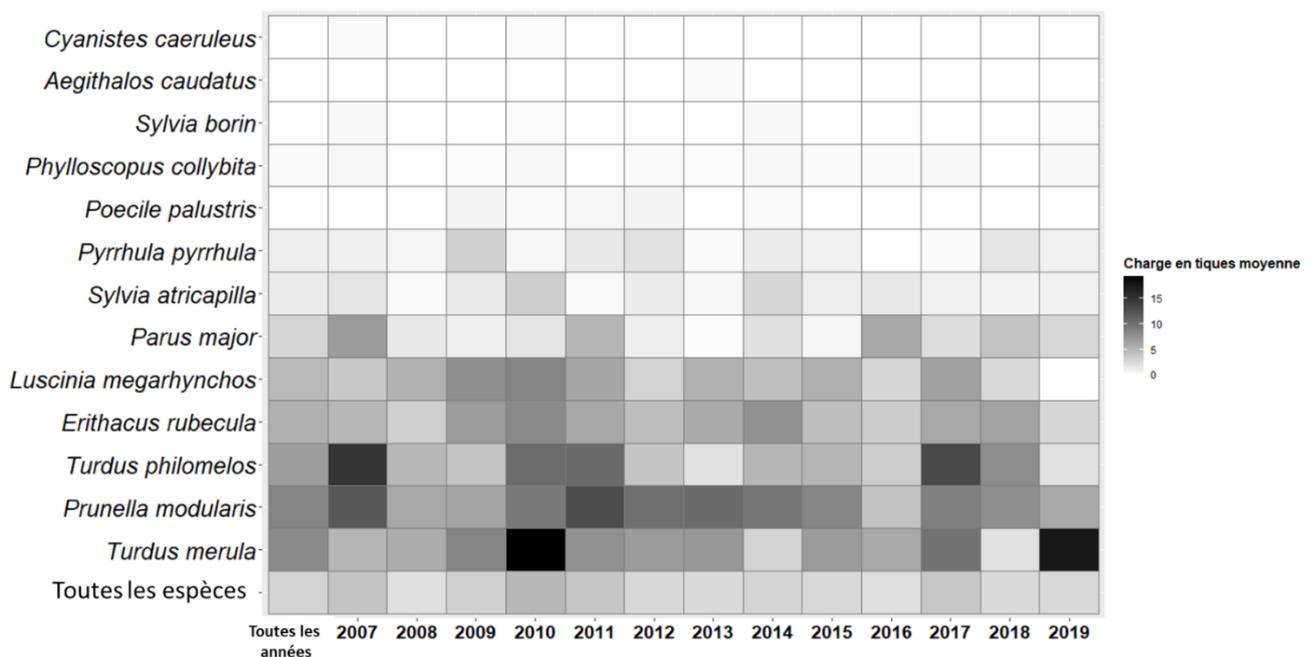


Figure 18 : Variations interannuelles et interspécifiques de la charge en tiques moyenne des oiseaux (abondance d'infestation).

Les espèces aviaires sont classées dans l'ordre croissant de leur charge en tiques.

De plus, comme confirmé par les résultats de la partie négative binomiale du modèle ZINB, l'abondance d'infestation des oiseaux différait significativement en fonction de l'espèce aviaire. En effet, la Grive musicienne, le Merle noir, l'Accenteur mouchet et le Rossignol philomèle étaient significativement plus infestés que le Rouge-gorge familial contrairement au Bouvreuil pivoine (*Pyrrhula pyrrhula*), à la Fauvette à tête noire, à la Fauvette des jardins, à la Mésange nonnette, à la Mésange bleue, à la Mésange à longue queue et au Pouillot véloce qui étaient significativement moins infestés (Tableau 8). Selon les résultats de la partie logistique du modèle ZINB, seules la Fauvette à tête noire et la Mésange charbonnière avaient une probabilité d'appartenir au groupe d'oiseaux jamais infestés supérieure à celle du Rouge-gorge familial (Tableau 8).

Enfin, la charge en tiques des adultes était inférieure à celle des juvéniles. En effet, les mâles adultes ($p\text{-value} < 2e-16$) et les femelles adultes ($p\text{-value} < 2e-16$) possédaient une abondance d'infestation significativement inférieure à celle des juvéniles et une probabilité d'appartenir au groupe d'oiseaux jamais infestés supérieure (mâles adultes : $p\text{-value} < 10^{-4}$; femelles adultes : $p\text{-value} < 0,05$; Tableau 8). Il est à noter que lorsque les juvéniles étaient retirés de la base de données, la probabilité d'appartenir au groupe d'oiseaux jamais infestés et l'abondance d'infestation ne différaient pas significativement entre les mâles et les femelles ($p\text{-value} > 0,05$).

Tableau 8 : Sorties du modèle ZINB.

Les références des variables catégorielles (année, espèce aviaire et sexe/âge) sont : 2013, le Rouge-gorge familier et les oiseaux juvéniles. Les p-value < 0,05 sont notées en gras.

Coefficients issus de la partie négative binomiale du modèle ZINB :

	Estimate	Std. Error	Pr(> z)
(Intercept)	1,69	0,11	<10-4
<i>Aegithalos caudatus</i>	-4,54	0,42	<10-4
<i>Cyanistes caeruleus</i>	-3,57	0,51	<10-4
<i>Luscinia megarhynchos</i>	0,53	0,11	<10-4
<i>Parus major</i>	-0,15	0,09	0,11
<i>Phylloscopus collybita</i>	-2,03	0,31	<10-4
<i>Poecile palustris</i>	-2,5	0,40	<10-4
<i>Prunella modularis</i>	1,05	0,10	<10-4
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	-0,51	0,20	0,01
<i>Sylvia atricapilla</i>	-0,63	0,09	<10-4
<i>Sylvia borin</i>	-2,58	0,42	<10-4
<i>Turdus merula</i>	1,02	0,11	<10-4
<i>Turdus philomelos</i>	0,90	0,13	<10-4
Female	-0,82	0,10	<10-4
Male	-1,05	0,08	<10-4
2007	0,25	0,14	0,07
2008	-0,14	0,14	0,34
2009	0,14	0,14	0,33
2010	0,53	0,13	<10-4
2011	0,35	0,14	0,01
2012	0,09	0,14	0,52
2014	0,32	0,13	0,02
2015	-0,02	0,14	0,89
2016	-0,09	0,14	0,52
2017	0,12	0,13	0,37
2018	0,11	0,14	0,41
2019	-0,40	0,15	0,01

Coefficients issus de la partie logistique du modèle ZINB :

	Estimate	Std. Error	Pr(> z)
(Intercept)	-4,77	1,783	0,01
<i>Aegithalos caudatus</i>	-10,11	509,93	0,98
<i>Cyanistes caeruleus</i>	2,90	3,75	0,44
<i>Luscinia megarhynchos</i>	1,90	1,88	0,31
<i>Parus major</i>	4,19	1,80	0,02
<i>Phylloscopus collybita</i>	3,81	2,17	0,08
<i>Poecile palustris</i>	3,66	2,18	0,09
<i>Prunella modularis</i>	-1,30	3,25	0,69
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	3,28	1,90	0,08
<i>Sylvia atricapilla</i>	3,90	1,82	0,03
<i>Sylvia borin</i>	2,44	2,79	0,38
<i>Turdus merula</i>	-16,28	2526,87	0,99
<i>Turdus philomelos</i>	-16,33	3380,42	0,10
Female	1,20	0,46	0,01
Male	1,48	0,34	<10⁻⁴
2007	-0,65	0,68	0,34
2008	-0,04	0,57	0,94
2009	-0,18	0,54	0,74
2010	-0,11	0,47	0,82
2011	0,71	0,48	0,14
2012	-0,30	0,54	0,58
2014	-0,73	0,58	0,21
2015	-0,47	0,59	0,42
2016	-1,57	0,88	0,07
2017	-1,05	0,68	0,12
2018	-0,82	0,74	0,27
2019	-1,25	0,89	0,16

d. Effet des traits spécifiques sur la charge en tiques des oiseaux

Selon les modèles linéaires mixtes généralisés MCMC réalisés à partir des estimations de la partie négative binomiale du modèle ZINB, l'abondance d'infestation des oiseaux augmentait significativement avec l'augmentation de la masse moyenne de l'espèce aviaire (post mean = 0,04; IC = [0,01; 0,07]; p-value < 0,05) et diminuait significativement avec l'augmentation de la hauteur moyenne d'alimentation de l'espèce aviaire (post mean = -0,7; IC = [-1,25; -0,12]; p-value < 0,05). De même, selon les modèles linéaires mixtes généralisés MCMC réalisés à partir des estimations de la partie logistique du modèle ZINB, la probabilité que les oiseaux appartiennent au groupe jamais

infesté tendait à diminuer avec l'augmentation de la masse moyenne de l'espèce aviaire (post mean = -0,15; IC = [-0,43; 0,09]; p-value > 0,05) et tendait à augmenter avec la hauteur moyenne d'alimentation de l'espèce aviaire, bien que les résultats ne soient pas significatifs (post mean = 0,77; IC = [-0,38; 2,12]; p-value > 0,05).

4. Discussion

Dans ce chapitre, nous nous sommes intéressés à l'une des trois composantes du potentiel de réservoir des oiseaux en reproduction (production de tiques) en identifiant les principaux facteurs pouvant influencer leur charge en tiques. Nous avons montré que l'espèce aviaire influence davantage la charge en tiques des oiseaux que les conditions environnementales (représentées ici par les variations interannuelles). A notre connaissance, cette étude est la première qui tente de démêler l'influence relative de l'année et de l'espèce sur la charge en tiques des hôtes, bien que l'influence relative de facteurs environnementaux (mois et site) et intrinsèques à l'hôte (âge et sexe) sur le succès d'attachement et de gorgement d'adultes *D. variabilis* sur des rats laveurs (*Procyon lotor*) ait été étudiée par Monello *et al.* [274]. Nous pouvons donc conclure que, dans ce site spécifique et avec cette communauté aviaire donnée, la charge en tiques des oiseaux est davantage influencée par leur composition spécifique de la communauté d'oiseaux que par l'année d'échantillonnage (qui représente la variation annuelle des conditions environnementales locales). Alors que la charge en tiques des oiseaux varie peu d'une année à l'autre, comme démontré par Elias *et al.* et Gryczynska *et al.* [258, 259], nos résultats sont cohérents avec une variation interannuelle relativement limitée de la charge en tiques. La charge en tiques des oiseaux de cette communauté est relativement stable dans le temps contrairement à son hétérogénéité en fonction des espèces aviaires, et ce dans un contexte d'échantillonnage temporel large (13 années). Cela peut s'expliquer par une faible variation des conditions climatiques locales ou de l'abondance des populations d'hôtes entre années, qui maintiennent ainsi une densité des tiques à l'affût sur la végétation relativement stable dans le temps et donc une charge en tiques sur les oiseaux relativement stable.

De plus, la charge en tiques des oiseaux varie également en fonction de l'espèce aviaire avec les oiseaux appartenant à la famille des *Turdidae* (Merle noir et Grive musicienne), l'Accenteur mouchet et le Rossignol philomèle étant les plus infestées, suivies du Rouge-gorge familier et de la Mésange charbonnière. Ces espèces ont déjà été identifiées comme hôtes d'importance pour les tiques [37, 148, 158, 161, 175]. Dans la partie qui suit, nous nous intéressons plus spécifiquement aux résultats bruts

de la charge en tiques des oiseaux capturés à Sénart et à leur positionnement par rapport à six études européennes menées en Allemagne [159], Italie [34], Moldavie [275], République Tchèque [157], Portugal [39] et Suède [165]. Ces études, qui se sont intéressées à la charge en tiques d'une grande diversité d'espèces aviaires, ont été menées à des périodes et des sites différents de celui de notre étude. En effet, l'étude réalisée par Klaus *et al.* en Allemagne [159] a été réalisée après la période de reproduction des oiseaux, de juillet à décembre 2008, et sur toute la période annuelle de 2009 et 2010 dans 21 sites localisés dans six états fédéraux. L'étude conduite par Falchi *et al.* en Italie [34] a été réalisée d'avril 2010 à avril 2011 dans une réserve protégée qui présente une végétation similaire à la forêt de Sénart (chênes, chataigniers, tilleuls, ormes, érables, houx) et une communauté d'hôtes composée notamment de sangliers, loups, renards, blaireaux, hérissons, chats sauvages et lièvres. La communauté aviaire est composée de rapaces et de passereaux. L'étude de Morozov *et al.* en Moldavie [275], a été conduite dans trois types d'habitats différents : une réserve présentant une végétation dense, un agrosystème (bordure de plantations) et un milieu buissonnant près d'habitations humaines entre mars et novembre de 2012 à 2015, donc pendant la période de reproduction des oiseaux et après. L'étude de Dubska *et al.* en République Tchèque [157] a été réalisée après la période de reproduction des oiseaux, entre fin juillet et fin septembre 2005, dans une zone agricole présentant une forêt mixte avec une végétation composée d'érables, de frênes, de chênes, d'épicéas, de sureaux, de prunelliers et d'églantiers. L'étude de Norte *et al.* au Portugal [39] a été menée entre mars 2010 et mars 2011, dans deux forêts mixtes récréationnelles présentant, pour l'une, une végétation composée de frênes, de saules, de peupliers, de chênes, de lauriers, de platanes et pour l'autre le même type de végétation mais différant par sa communautés d'hôtes (présence de cervidés et de sangliers). Enfin, l'étude de Wilhemsson *et al.* en Suède [165] a été conduite pendant la période de reproduction des oiseaux (de mi-mars à mi-juin) et après celle-ci (de mi-juillet à mi-novembre) en 2009 dans une réserve présentant différents types de milieux (prairie de rivage, pâtûres et bois) et des hôtes de paysage agricoles (bovins, ovins) et des daims. D'une manière générale, les oiseaux capturés à Sénart avaient une prévalence d'infestation supérieure à ceux capturés en Allemagne, Italie, Moldavie et Suède et équivalente aux oiseaux capturés en République Tchèque (Tableau 11). De plus, leurs abondance et intensité moyennes d'infestation étaient supérieures à celles des oiseaux capturés dans ces pays à l'exception de l'intensité d'infestation qui étaient équivalente (Tableau 11). Les espèces aviaires très infestées dans notre étude (Accenteur mouchet, Merle noir, Rouge-gorge familier et Grive musicienne) avaient des intensités d'infestation supérieures à celles retrouvées en Allemagne contrairement aux espèces avec des charges en tiques moyennes qui avaient des intensités d'infestation équivalentes (Bouvreuil pivoine, Mésange charbonnière et Pouillot véloce) ou inférieure pour la Fauvette à tête noire (Tableau 11). La plus grande infestation des espèces très chargées à Sénart par rapport à celles capturées en Allemagne peut s'expliquer par le fait que la capture de ces

dernières a été réalisée de juillet 2008 à décembre 2010, soit pendant et après la période d'activité des tiques majoritaires en Europe (*I. ricinus*) contrairement à notre étude qui a été réalisée au printemps uniquement et pendant la période de reproduction des oiseaux qui implique une forte exposition aux tiques du fait de leur comportement actif dans la recherche de nourriture. Cela peut également s'expliquer par la différence de milieux entre ces études. De plus, la majorité des espèces étudiées dans la forêt de Sénart (Fauvette à tête noire, Grive musicienne, Merle noir, Mésange bleue, Mésange nonnette, Mésange charbonnière, Rouge-gorge familier) avaient des charges en tiques supérieures ou similaires à celles retrouvées sur les mêmes espèces en Italie et Moldavie (Tableau 11). Ces résultats peuvent s'expliquer par le fait que les études réalisées dans ces deux pays ont été menées sur de longues périodes intégrant le printemps et dans des réserves naturelles (pour certains sites), ces périodes et milieux se rapprochant donc de ceux de notre étude. De plus, la Fauvette à tête noire, la Grive musicienne, la Mésange à longue queue, la Mésange nonnette, le Pouillot véloce et le Rouge-gorge familier étaient plus infestés dans la forêt de Sénart que ceux capturés en République Tchèque contrairement au Merle noir qui possédait une intensité et une abondance d'infestation inférieures à celles des Merles noirs capturés à Sénart, bien que sa prévalence d'infestation soit similaire (Tableau 11). Ces différences peuvent s'expliquer par la période de capture des oiseaux réalisée après la période de reproduction en République Tchèque (juillet à septembre) et donc lorsque les tiques sont moins actives et les oiseaux moins sédentaires. Cependant cette hypothèse n'est pas confirmée pour les autres espèces et, de manière intéressante, l'Accenteur mouchet, le Bouvreuil pivoine, la Fauvette des jardins, la Mésange bleue et la Mésange charbonnière possédaient des charges en tiques similaires à celles trouvées dans la forêt de Sénart pour ces mêmes espèces (Tableau 11). De plus, la majorité des espèces capturées en forêt de Sénart (Accenteur mouchet, Fauvette à tête noire, Fauvette des jardins, Grive musicienne, Merle noir, Mésange à longue queue, Mésange charbonnière, Pouillot véloce et Rouge-gorge familier) étaient plus infestées que les oiseaux capturés au Portugal (Tableau 11) bien que les milieux soient similaires (forêts mixtes). L'étude réalisée au Portugal a été menée de mars 2010 à mars 2011, soit pendant et après le pic d'activité des tiques (et la reproduction des oiseaux), pouvant ainsi diminuer la charge en tiques moyenne annuelle des oiseaux. Il est également possible que la densité des tiques cette année au Portugal ait été faible, diminuant ainsi la charge en tiques des oiseaux. Il est à noter que la Mésange bleue à Sénart avait une intensité moyenne d'infestation inférieure à celle du Portugal bien que sa prévalence d'infestation était similaire (Tableau 11). Nous pouvons donc supposer que les individus de cette espèce sont exposés aux tiques de la même manière entre les deux sites, mais que les individus infestés sont moins chargés en tiques à Sénart que dans le site portugais. Enfin, toutes les espèces aviaires capturées dans notre étude avaient des charges en tiques supérieures ou similaires à celles des oiseaux capturés en Suède (Tableau 11). Ceci peut s'expliquer par le fait que l'étude réalisée en Suède a capturé les oiseaux au printemps (mi-mars à

mi-juin) et à l'automne (mi-juillet à mi-novembre), donc lors des deux pics d'activité des tiques (*I. ricinus*), pendant et après la reproduction des oiseaux. Il est possible que la charge en tiques automnale des oiseaux ait pu pondérer négativement celle du printemps contrairement à l'étude de Sénart qui a été réalisée uniquement pendant le pic d'activité maximal des tiques (printemps) et pendant une période de reproduction des oiseaux, période de forte exposition aux tiques du fait du comportement actif des hôtes aviaires dans la recherche de nourriture pour les oisillons.

Tableau 11 : Prévalence d'infestation, abondance et intensité moyennes d'infestation des 13 espèces capturées dans la forêt de Sénart et lors de six études menées en Allemagne, Italie, Moldavie, République Tchèque, Portugal et Suède.

Pays Espèce	France (Sénart)	Allemagne [159]	Italie [34]	Moldavie [275]	République Tchèque [157]	Portugal [39]	Suède [165]
Accenteur mouchet	Prev : 96,4% Ab : 9,3 Int : 9,6	Int : 6,4	-	-	Prev : 90,9% Ab : 7,5 Int : 8,2	Prev : 0% Int : NA	Prev : 36% Ab : 0,5 Int : 1,5
Bouvreuil pivoine	Prev : 41,8%, Ab : 1,3 Int : 3,1	Int : 3,1	-	-	Prev : 44,4% Ab : 0,7 Int : 1,5	-	Prev : 0% Ab : 0 Int : NA
Fauvette à tête noire	Prev : 42% Ab : 3,4 Int : 1,4	Int : 2,3	Prev : 7,7% Ab : 0,1 Int : 1,5	Prev : 20% Ab : 0,2 Int : 1	Prev : 35,3% Ab : 0,9 Int : 2,4	Prev : 2,8% Int : 3,8	Prev : 6,9% Ab : 0,1 Int : 1
Fauvette des jardins	Prev : 15,4% Ab : 0,2 Int : 1,2	-	-	-	Prev : 6,3% Ab : 0,1 Int : 1	Prev : 0% Int : NA	Prev : 0% Ab : 0 Int : NA
Grive musicienne	Prev : 100% Ab : 7,9 Int : 7,9	Int : 3,3	Prev : 0% Ab : 0 Int : NA *	Prev : 18% Ab : 0,6 Int : 3,2	Prev : 77,4% Ab : 5 Int : 6,4	Prev : 21,1% Int : 3,7	Prev : 15% Ab : 0,4 Int : 2,4
Merle noir	Prev : 100% Ab : 9,3 Int : 9,3	Int : 5,6	Prev : 89,7% Ab : 9 Int : 10	Prev : 59% Ab : 2,2 Int : 3,8	Prev : 90,3% Ab : 18,7 Int : 20,7	Prev : 55,8% Int : 11,1	Prev : 45% Ab : 1 Int : 2,3

Mésange à longue queue	Prev : 4,4% Ab : 0,1 Int : 1,2	-	-	-	Prev : 0% Ab : 0 Int : NA	Prev : 0% Int : NA	-
Mésange bleue	Prev : 11% Ab : 0,1 Int : 1,1	-	Prev : 13,8% Ab : 0,2 Int : 1,5	-	Prev : 10,3% Ab : 0,1 Int : 0,8	Prev : 13,3% Int : 2,5	Prev : 6,9% Ab : 0,1 Int : 1,6
Mésange charbonnière	Prev : 52,1% Ab : 2,6 Int : 5	Int : 5,1	Prev : 50% Ab : 1,6 Int : 3,3	Prev : 5% Ab : 0,3 Int : 6	Prev : 58% Ab : 2,5 Int : 4,4	Prev : 21,2% Int : 1,4	Prev : 6,8% Ab : 0,2 Int : 2,7
Mésange nonnette	Prev : 24,1% Ab : 0,4 Int : 1,5	-	Prev : 0% Ab : 0 Int : NA *	-	Prev : 14,3% Ab : 0,1 Int : 1	-	-
Pouillot véloce	Prev : 24,8% Ab : 0,4 Int : 1,6	Int : 1,1	-	-	Prev : 9,5% Ab : 0,1 Int : 1,3	Prev : 0% Int : NA	Prev : 3,8% Ab : 0 Int : 0
Rossignol philomèle	Prev : 78,4% Ab : 5,3 Int : 6,7	-	-	-	-	-	-
Rouge-gorge familial	Prev : 89,2% Ab : 5,5 Int : 6,1	Int : 3,6	Prev : 25% Ab : 1 Int : 3,8	Prev : 8% Ab : 0,1 Int : 1	Prev : 47,2% Ab : 1,4 Int : 3	Prev : 39,6% Int : 5	Prev : 24% Ab : 0,4 Int : 1,7
Total	Prev : 53,4% Ab : 3 Int : 5,7	Prev : 3,01% Int : 4	Prev : 35,4% Ab : 2,1 Int : 6	Prev : 35% Ab : 0,6 Int : 2,8	Prev : 51,8% Ab : 5,1 Int : 2,1	-	Prev : 15,6% Ab : 0,3 Int : 1,8

* 1 seul individu capturé

Les différences interspécifiques des charges en tiques des oiseaux peuvent s'expliquer par les caractéristiques spécifiques de ces derniers comme leur hauteur moyenne d'alimentation : les espèces aviaires cherchant leur nourriture dans les strates inférieures de la végétation étant plus infestées que les autres comme cela a déjà été démontré [37, 159, 167]. De plus, la condition corporelle des espèces aviaires (notamment leur masse moyenne) est également un trait spécifique pouvant influencer la charge en tiques des oiseaux : les espèces les plus lourdes étant les plus infestées, comme cela a déjà été confirmé par Marsot *et al.* et Oorebek *et al.* [37, 250] pour les oiseaux et par Dallas *et al.*, Harrison *et al.* et Kiffner *et al.* [248, 249, 251] pour les mammifères comme les rongeurs. Ceci peut s'expliquer par le fait que les animaux les plus lourds sont également les plus grands [276], et exposent donc une surface de peau plus importante permettant l'attachement des tiques [37].

Enfin, en tenant compte du fait que les oiseaux juvéniles ne présentent pas de dimorphisme sexuel, phénotypique ou comportemental, nous avons mis en évidence un effet individuel de l'âge sur la charge en tiques des oiseaux, avec les mâles et femelles adultes moins infestés que les juvéniles. Cet effet est cohérent avec les résultats démontrés par Butler *et al.* [277], chez les rongeurs et par Heylen *et al.* [166] chez la Mésange charbonnière pour les femelles mais pas pour les mâles. En effet, ces deux études ont montré que la charge en tiques des Mésanges charbonnières et des petits mammifères diminuait avec l'âge chez les femelles et augmentait avec l'âge chez les mâles. La plus grande charge en tiques des juvéniles peut s'expliquer par leur plus faible immunité ou par leur comportement lors de la recherche de nourriture [277]. Cependant, l'effet de l'âge sur la charge en tiques des oiseaux n'est pas unanime dans la littérature scientifique. Par exemple, Grégoire *et al.* [193] ont montré que les oisillons Merles noirs ont une charge en tiques plus faible que les juvéniles, les oiseaux âgés d'un an et que les adultes pendant la période de reproduction et Gryczynska *et al.* [252] ont montré que les juvéniles Pinsons des arbres sont moins infestés par les tiques que les adultes pendant la période de reproduction mais que cet effet n'est pas significatif lors de la période post-reproduction. Au contraire, Scharf *et al.* [253] ont montré que les oiseaux nés l'année en cours sont plus infestés que les adultes, toutes espèces confondues. D'autres études n'ont pas trouvé d'effet significatif de l'âge sur la charge en tique des oiseaux, toutes espèces confondues, pendant leur période de reproduction [37] ou post-reproductive [157, 159, 188]. Il semble donc que l'effet individuel de l'âge sur la charge en tiques des oiseaux soit fortement influencé par la période de vie des oiseaux et de l'espèce aviaire considérée. Enfin, nous n'avons montré aucune différence significative de la charge en tiques des oiseaux en fonction du sexe, toutes espèces confondues, comme confirmé par Marsot *et al.* [37] et Scharf *et al.* [253]. Davantage de recherches sont nécessaires afin de mettre en évidence un éventuel effet du sexe sur la charge en tiques des oiseaux notamment en testant l'interaction avec l'espèce. En effet, par exemple, il a été montré par Ciebiera *et al.* que les mâles Merles noirs étaient plus infestés que les femelles [167] contrairement à Grégoire *et al.* et Gryczyńska *et al.* [193, 259] qui n'ont montré

aucune différence significative chez cette espèce. De même, aucune différence d'infestation par les tiques en fonction du sexe n'a été montrée chez le Pinson des arbres [252]. Ces analyses seraient à approfondir chez chaque espèce étudiée dans la forêt de Sénart.

L'étude présentée dans ce chapitre a montré que la charge en tiques des oiseaux de la communauté étudiée dans la forêt de Sénart est davantage influencée par l'espèce aviaire que par l'année (indicateur des conditions environnementales). La différence des charges en tiques observée entre les espèces aviaires s'explique par les caractéristiques spécifiques des oiseaux et notamment, par leur utilisation verticale de l'espace (hauteur d'alimentation). Lors de leur période de reproduction, les oiseaux passent également du temps dans et à proximité de leur nid, l'emplacement de celui-ci pouvant alors conditionner leur infestation par les tiques. L'étude conduite par Marsot *et al.* [37] sur 20 espèces aviaires dans la forêt de Sénart n'a montré aucune influence significative de la hauteur du nid sur leur charge en tiques. Pour une meilleure compréhension des mécanismes impliqués, la hauteur de l'emplacement du nid devrait être associée au type de nid. En effet, certaines espèces aviaires sont cavernicoles, nichant dans des cavités, et peuvent être exposées à d'autres espèces de tiques (*I. arboricola* notamment), cela pouvant alors biaiser les analyses statistiques qui considèrent uniquement la hauteur du nid. L'étude réalisée dans ce chapitre serait à compléter, d'une part, par la collecte et l'identification des espèces de tiques portées par les oiseaux cavernicoles à Sénart, et d'autre part, par une analyse testant l'influence du type de nid sur la charge en tiques des oiseaux.

D'autre part, l'étude de l'influence du statut de migration de ces espèces aviaires (sédentaire ou migratrice courte distance *versus* migratrice au sud du Sahel africain) nous apporterait davantage d'informations sur les traits spécifiques pouvant influencer la charge en tiques des oiseaux. Afin d'établir une éventuelle relation entre le statut de migration et l'infestation par les tiques des espèces aviaires, les analyses devraient être conduites lors d'une période de sédentarité des oiseaux (période de reproduction) afin de ne pas confondre les charges en tiques provenant de la migration et celles acquises localement. En effet, l'immunité des oiseaux peut être liée à leur statut de migration [278] et deux hypothèses peuvent être émises. D'une part, nous pouvons supposer que les espèces migratrices longue distance présentent des charges en tiques supérieures aux espèces sédentaires ou migratrices courte distance car allouant plus d'énergie à la migration et donc moins à l'immunité. De plus, cela pourrait également être expliqué par le fait celles-ci sont exposées à des espèces de tiques différentes tout au long de leur migration pouvant diminuer la spécificité leur réponse immunitaire contre les espèces de tiques présentes dans leur aire de reproduction. A l'inverse, il est possible que l'exposition des espèces migratrices longue distance à différentes espèces de tiques augmente leur immunité et conduise à une infestation par les tiques plus faible que les espèces résidentes ou migratrices courte distance. Peu d'études se sont intéressées à l'influence du statut de migration des

espèces aviaires sur leur charge en tiques pendant la reproduction des oiseaux. Une étude, conduite dans deux forêts de chênes en Californie entre février et juin 2012 et 2014, soit avant et pendant la période de reproduction des oiseaux, a montré que les espèces migratrices présentaient des prévalences et des intensités d'infestation supérieures aux espèces non migratrices [188], confirmant notre première hypothèse. Dans la communauté aviaire étudiée à Sénart, seules deux des 13 espèces sont migratrices longue distance (le Rossignol philomèle et la Fauvette des jardins), les autres étant sédentaires ou migratrices courte distance. L'échantillon d'espèces étudiées serait à compléter par l'étude d'autres sites français afin de tester si le statut de migration des espèces aviaires influence leur infestation par les tiques pendant la période de reproduction.

Nous avons également montré dans ce chapitre que les caractéristiques individuelles des oiseaux peuvent influencer leur infestation par les tiques, notamment leur catégorie sexe/âge. L'étude de l'effet des caractéristiques individuelles des oiseaux en reproduction à Sénart serait à compléter par l'analyse de l'influence de leur comportement individuel sur leur charge en tiques afin d'identifier d'autres facteurs pouvant déterminer l'infestation des oiseaux par les tiques pendant cette période. Par exemple, il a été montré par Rollins *et al.* [257] que le comportement exploratoire dans la recherche de nourriture pouvait influencer la prévalence d'infestation des Mésanges charbonnières, les individus les plus téméraires étant plus infestés que les autres. La période de reproduction des oiseaux suscitant un comportement exploratoire actif dans la recherche de nourriture pour subvenir aux besoins des oisillons, l'influence de ce type de comportement réalisé par oiseaux de la communauté de Sénart sur leur charge en tiques serait à analyser afin d'approfondir notre compréhension des interactions tiques-hôtes aviaires pendant cette période. La faisabilité sur le terrain de telles analyses semble difficile à mettre en œuvre et pourrait donc être limitée à certaines espèces aviaires (mésanges).

De plus, l'objectif de cette étude était d'identifier la part relative de l'influence de l'espèce aviaire et de la fluctuation interannuelle des conditions environnementales locales sur la charge en tiques des oiseaux afin, ensuite, d'approfondir la compréhension des mécanismes expliquant le facteur prépondérant. Les analyses ayant montré que la charge en tiques des hôtes aviaires était davantage influencée par leur espèce, nous avons donc identifié les traits spécifiques des oiseaux pouvant expliquer leur infestation par les tiques. Afin d'obtenir une compréhension globale des facteurs qui déterminent la charge en tiques des oiseaux dans la forêt de Sénart pendant leur période de reproduction, l'analyse des caractéristiques environnementales pouvant influencer cette charge est nécessaire, notamment par l'étude de la variation interannuelle des conditions météorologiques (température, humidité) et de l'abondance des autres hôtes présents à Sénart (rongeurs : Campagnol roussâtre, Mulot sylvestre et ongulés : Chevreuil européen).

Enfin, cette étude s'est intéressée aux déterminants de la charge en tiques des oiseaux dans un site spécifique et sur une communauté aviaire donnée. Elle sera complétée par l'analyse d'autres sites français, contrastés en communautés aviaires et en habitats présentant des patrons différents de type de végétation, de conditions météorologiques et de présence/abondance des autres hôtes (ongulés notamment). Deux résultats seront issus de ce travail. D'une part, cela permettra de caractériser les variations de la charge en tiques des oiseaux en fonction des sites et des habitats afin d'identifier les localités dans lesquelles les oiseaux nourrissent le plus les tiques et participent ainsi à leur production dans le milieu. D'autre part, nous pourrons analyser l'influence relative de l'espèce aviaire et de l'habitat sur la charge en tiques des oiseaux afin d'étudier si les mécanismes observés à Sénart sont valables dans d'autres sites et types d'habitat. En effet, si la charge en tiques des oiseaux est davantage influencée par l'espèce aviaire, nous pourrions en déduire que les espèces aviaires les plus infestées seront toujours les mêmes relativement les unes aux autres, quelque soit le type d'habitat et la disponibilité en tiques du milieu. Ainsi, leur rôle dans le nourrissage des tiques sera appréhendé principalement par la composition spécifique de la communauté aviaire présente sur le site et donc de l'abondance de chaque espèce dans cet habitat. A l'inverse, si la charge en tiques des oiseaux est davantage influencée par l'habitat, nous devons caractériser le rôle des oiseaux dans le nourrissage des tiques principalement en fonction des conditions environnementales de cet habitat et celles-ci devront être étudiées afin de comprendre comment elles influencent la charge en tiques des oiseaux. Nous pourrons en déduire que les charges en tiques des espèces aviaires dans plusieurs sites présentant les mêmes conditions environnementales seront similaires. Il est important de considérer la manière de caractériser l'habitat pour une bonne compréhension de ces résultats. En effet, celui-ci peut être décrit, d'une part, par la structure et le type de végétation qui déterminent les ressources pour les oiseaux et conditionnent ainsi la composition spécifique de la communauté aviaire. Dans ce contexte, l'étude de la part relative de l'habitat et de l'espèce aviaire sur la charge en tiques des oiseaux nous permettrait uniquement d'observer la variation de l'infestation des espèces généralistes (présentes dans tous les types de milieux) en fonction de la végétation et donc de la stabilité de leur rang de charge en tiques entre les sites, les autres espèces étant intrinsèquement liées au type d'habitat. D'autre part, l'habitat peut être caractérisé par la présence et l'abondance des ongulés, conditionnées par la fragmentation de l'habitat et les activités humaines et qui influencent la disponibilité en tiques sur la végétation. Contrairement au type de végétation, la composition spécifique des communautés aviaires est davantage indépendante de l'abondance des ongulés, et n'est donc pas liée intrinsèquement à l'habitat si celui-ci est uniquement caractérisé par la présence de ces hôtes. Ainsi, la caractérisation de l'habitat par l'abondance des ongulés afin d'étudier la part relative de l'espèce aviaire et de l'habitat sur la charge en tiques des oiseaux nous permettrait de savoir si le rôle des hôtes aviaires dans le nourrissage des tiques est davantage influencé par la composition spécifique de la

communauté aviaire (à la fois pour les généralistes et non généralistes) et donc indépendamment des conditions du site, ou bien de la disponibilité en tiques dans le milieu.

Dans ce chapitre, nous avons montré que la charge en tiques (paramètre composant la production de tiques) de la communauté d'oiseaux en reproduction dans la forêt de Sénart est davantage influencée par l'espèce aviaire que par les variations entre années des conditions environnementales locales avec le Merle noir, la Grive musicinne, le Rossignol philomèle et l'Accenteur mouchet étant les espèces les plus infestées de la communauté aviaire étudiée. Dans le chapitre suivant, nous chercherons à identifier les espèces d'oiseaux qui participent le plus au nourrissage local des tiques sur ce même site de reproduction.

CHAPITRE III : INDICATEUR DE LA PRODUCTION LOCALE DE TIQUES PAR LES OISEAUX EN PERIODE DE REPRODUCTION

Ce chapitre s'intéresse à la contribution relative des 13 espèces aviaires de la communauté de Sénart (étudiées dans le chapitre 2) dans la production locale des tiques par la construction d'un indice de nourrissage local des tiques.

1. Contexte et objectifs

Comme présenté précédemment (Introduction - Partie 1), le potentiel de réservoir d'une population d'une espèce hôte dépend de sa production de tiques, de sa compétence de réservoir réalisée et de sa densité dans le milieu. Afin de caractériser le potentiel de réservoir hôte des oiseaux en période de reproduction dans la circulation des bactéries responsables de la maladie de Lyme, nous nous sommes tout d'abord intéressés à la production de tiques par espèce aviaire en étudiant leur charge en tiques. L'objectif de ce présent chapitre était alors de construire un indicateur de la production de tiques par les espèces aviaires en période de reproduction afin de caractériser la contribution relative des différentes espèces d'oiseaux dans le nourrissage local des tiques dans le milieu. En plus de la charge en tiques, la densité des populations d'hôtes dans le milieu est également une composante importante à considérer, pouvant accentuer ou, au contraire, atténuer le rôle d'une population dans la production locale de tiques. En effet, une espèce hôte participant faiblement au nourrissage de tiques (charge en tiques faible) mais avec une forte densité peut produire davantage de tiques dans le milieu qu'une population avec de très fortes charges en tiques mais une densité très faible. De ce fait, la densité des 13 espèces aviaires de la communauté de la forêt de Sénart, étudiées dans le chapitre 2 de ce manuscrit, a été estimée afin de décrire le nombre de tiques nourries par les espèces de la communauté d'oiseaux locale. Pour ce faire, un indice de nourrissage local de tiques par les oiseaux a été construit en considérant la charge en tiques moyenne et la densité des espèces aviaires. Les autres paramètres définissant la production de tiques par les hôtes (succès de repas, succès de mue et survie des tiques) n'ont pas été intégrés à l'estimation de l'indice de nourrissage local de tiques, ces derniers étant beaucoup moins étudiés dans la littérature que la charge en tiques et pour lesquels nous ne possédions donc pas assez d'informations pour les évaluer pour chaque espèce d'oiseau sur le terrain ou en laboratoire [27].

2. Matériel et méthode

a. Densité annuelle des espèces aviaires en reproduction dans la forêt de Sénart

Le nombre d'oiseaux (adultes et juvéniles) de chaque espèce pour chaque année a été estimé à partir de toutes les captures d'oiseaux réalisées dans la forêt de Sénart entre 2007 et 2019 (pas uniquement les captures pour lesquelles les tiques ont été comptées). Le protocole mis en place à Sénart est défini par la capture, le marquage et la recapture d'individus au filet (14 filets) lors de sessions primaires correspondant à cinq matinées par an, environ tous les 15 jours entre mai et juillet, chaque année. La population d'oiseaux est 'ouverte' (i.e. existence de mouvements d'entrée et de sortie des oiseaux entre deux sessions primaires de capture), mais le nombre de recaptures entre deux sessions primaires était trop faible pour employer un modèle spatialement explicite de capture-recapture pour population ouverte (openCR). Le nombre de recaptures étant régulier, bien que faible, pendant une même session primaire (une matinée), et les populations pouvant être considérées comme fermées sur ce pas de temps, nous avons utilisé un modèle de capture-recapture spatialisé (modèle secr : « spatially explicit capture-recapture model ») nous permettant d'estimer la densité des 13 espèces d'oiseaux (par hectare) à chaque session, en prenant en compte la probabilité de capture et l'amplitude de mouvement des oiseaux (en utilisant la fonction `secr.fit` du package `secr` dans R). Afin d'estimer la survie locale entre chacune des cinq sessions printanières, un modèle « Cormack-Jolly-Seber » (CJS) a été utilisé afin d'estimer la probabilité de survie de chaque espèce prenant en compte la probabilité de capture lors d'une session (en utilisant la fonction `openCR.fit` du package `OpenCR` dans R). A partir de l'estimation des densités obtenues pour chaque session, nous avons calculé la densité annuelle de chaque espèce aviaire en déterminant le nombre de nouveaux individus entrant dans l'aire d'étude à chaque session (i.e. les individus absents à la session précédente). Pour ce faire, nous avons tout d'abord défini les valeurs des densités non estimées pour chaque espèce pour les sessions lors desquelles les oiseaux n'avaient pas été capturés (12,5% des sessions pour toutes les espèces), comme expliqué ci-après. Si le nombre d'oiseaux capturés lors de la première session de l'année (session 1) était nul, la densité de cette session équivalait à la densité des oiseaux estimée à partir du nombre de captures à la session suivante. De même, si le nombre d'oiseaux capturés lors de la dernière session (session 5) était nul, la densité de cette session équivalait à la densité des oiseaux estimée à partir du nombre de captures de la session précédente. Enfin, si aucun oiseau n'était capturé lors des sessions 2,3 et/ou 4, la densité indiquée à ces sessions équivalait à la moyenne des densités des sessions précédente et suivante. A partir des valeurs des densités de chaque espèce pour chaque session, la densité totale des espèces aviaires a été calculée pour chaque année (D) par : $D = \text{Densité}$

$D_{\text{session } 1} + \sum_{i=2}^5 \text{Densité des nouveaux individus}_{\text{session } i}$. Le nombre de nouveaux individus à chaque session a été calculé comme expliqué ci-après. Si $D_{\text{session } n+1} < D_{\text{session } n} * \text{phi}_{\text{session } n}$, le nombre de nouveaux individus de la session n à la session n+1 était de 0 et si $D_{\text{session } n+1} > D_{\text{session } n} * \text{phi}_{\text{session } n}$, le nombre de nouveaux individus entre la session n et la session n+1 était défini par : $D_{\text{nouveaux individus session } n+1} = D_{\text{session } n+1} - D_{\text{session } n} * \text{phi}_{\text{session } n}$.

b. Construction de l'indice de nourrissage local de tiques par espèce aviaire et par année

Afin de définir la contribution relative de chaque espèce d'oiseaux à la production locale de tiques, nous avons calculé un indice de nourrissage local de tiques par année et par espèce aviaire (basé sur ceux développé par Kesing *et al.* et Marsot *et al.* [37, 246]) en prenant en compte la charge en tiques moyenne et la densité estimée des oiseaux :

Indicateur du nourrissage local de tiques $_{\text{espèce } i, \text{année } j}$

$$= \frac{\text{Charge en tiques moyenne}_{\text{espèce } i, \text{année } j} \times \text{Densité}_{\text{espèce } i, \text{année } j}}{\sum_{i=1}^N \text{Charge en tiques moyenne}_{\text{espèce } i, \text{année } j} \times \text{Densité}_{\text{espèce } i, \text{année } j}}$$

3. Résultats

a. Estimation de la densité annuelle des espèces aviaires en reproduction dans la forêt de Sénart

Concernant les densités estimées des oiseaux, la communauté aviaire locale en période de reproduction dans la forêt de Sénart était dominée par la Fauvette à tête noire avec en moyenne 25,7 individus par hectare et par an et représentant en moyenne 22,8% des oiseaux. Les autres espèces les plus abondantes étaient le Pouillot véloce, la Mésange bleue et le Rouge-gorge familier, avec respectivement en moyenne 15,1, 13,9 et 11 oiseaux par hectare et par an et représentant en moyenne 13%, 11,2% et 10,1% des oiseaux (Annexe 6). Au contraire, les espèces les moins abondantes de cette communauté au cours du temps étaient la Fauvette des jardins et la Mésange nonnette avec respectivement en moyenne 1,2 et 2,3 individus par hectare et par an et représentant en moyenne 1% et 1,9% des oiseaux (Figure 19B).

b. Indice de nourrissage local de tiques par espèce aviaire et par année

Concernant l'indice local de nourrissage des tiques, le Merle noir (en moyenne 23,8% des tiques nourries), le Rougegorge familier (en moyenne 20,1% des tiques nourries), l'Accenteur mouchet (en moyenne 14,2% des tiques nourries), la Grive musicienne (en moyenne 12,3% des tiques nourries), la Fauvette à tête noire (en moyenne 11,1% des tiques nourries), la Mésange charbonnière (en moyenne 7,1% des tiques nourries) et le Rossignol philomèle (en moyenne 7,2% des tiques nourries) figuraient parmi les quatre espèces nourrissant le plus de tiques entre 2007 et 2019. Il est à noter que la contribution relative des espèces dans le nourrissage local des tiques différait d'une année à l'autre, suggérant une importance des variations entre année. En effet, d'après l'étude des rangs des 13 espèces étudiées (le rang 1 correspondant à l'espèce participant le plus au nourrissage local des tiques), le rang du Rouge-gorge familier variait de 1 à 4 au cours du temps (rang moyen = 2,4), celui du Merle noir variait de 1 à 8 (rang moyen = 2,9), celui de l'Accenteur mouchet variait de 2 à 6 (rang moyen = 3,3) et celui de la Grive musicienne variait de 1 à 7 (rang moyen = 4,2), celui de la Fauvette à tête noire de 1 à 7 (rang moyen = 4,4), celui de la Mésange charbonnière de 1 à 9 (rang moyen = 5,9) et celui du Rossignol philomèle de 3 à 11 (rang moyen = 6,1). Le Rouge-gorge familier, le Merle noir, l'Accenteur mouchet et la Grive musicienne étaient les espèces aviaires qui avaient le rôle dans le nourrissage de tiques le plus régulièrement important au cours du temps (Figure 19C, Annexe 6). La Fauvette des jardins (en moyenne 0% des tiques nourries, rang moyen = 11), la Mésange à longue queue (en moyenne 0,2% des tiques nourries, rang moyen = 11), la Mésange nonnette (en moyenne 0,2% des tiques nourries, rang moyen = 10,9), la Mésange bleue (en moyenne 0,5% des tiques nourries, rang moyen = 10,1) et le Bouvreuil pivoine (en moyenne 1,6% des tiques nourries, rang moyen = 8,9) étaient les espèces aviaires qui participaient le moins au nourrissage local de tiques au cours du temps (Figure 19C, Annexe 6).

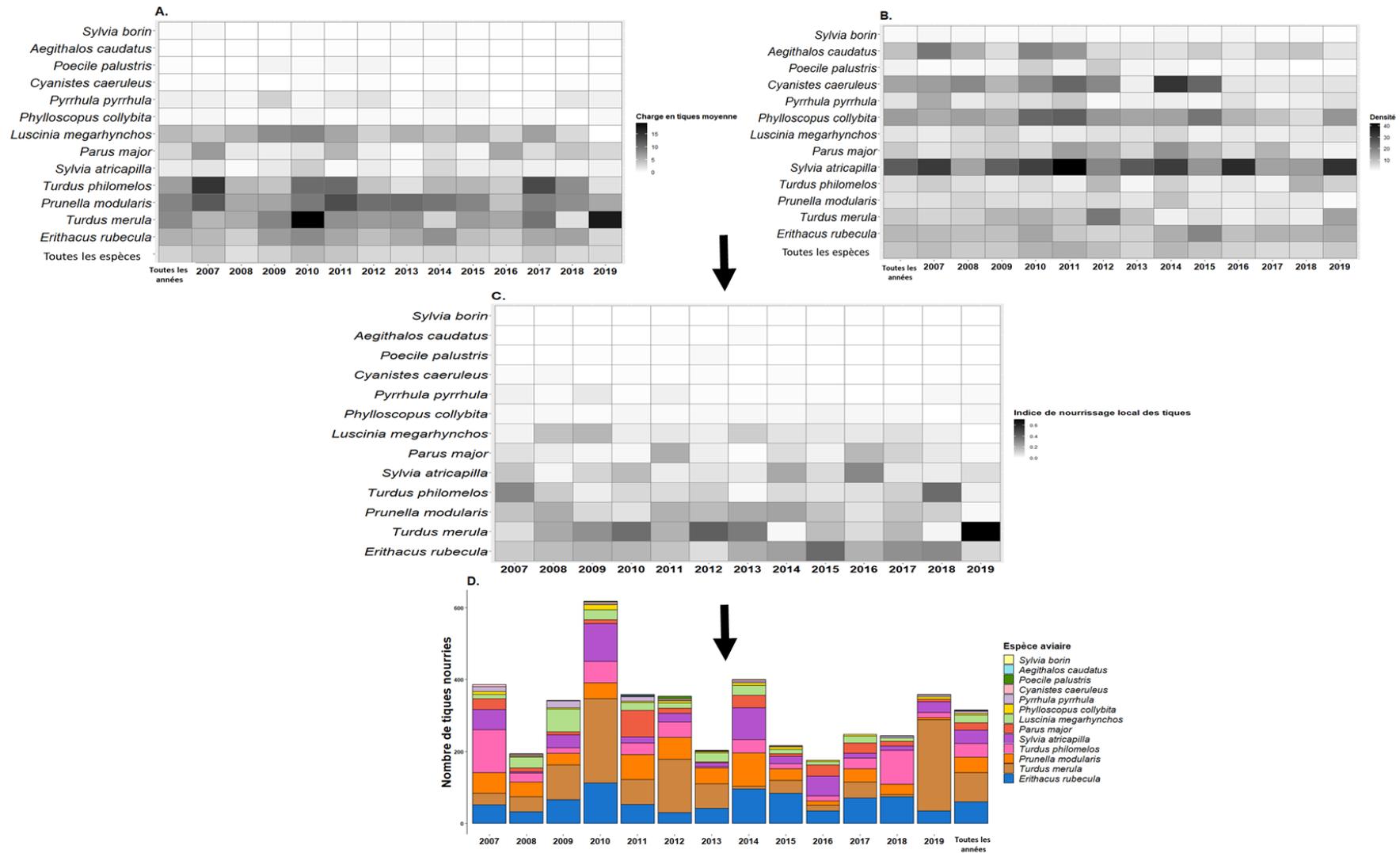


Figure 19 : Variations interannuelles et interspécifiques de la charge en tiques moyenne des oiseaux (A), de la densité estimée des oiseaux (B), de l'indice de nourrissage local des tiques par les oiseaux (C) et du nombre de tiques nourries par les oiseaux (D).

Les espèces d'oiseaux sont classées dans l'ordre croissant de l'indice de nourrissage local des tiques.

4. Discussion

Par la construction d'un indicateur de la production locale de tiques par les oiseaux, cette étude nous a permis d'identifier les espèces aviaires qui nourrissent le plus les tiques dans un milieu donné (forêt de Sénart). Cette étude souligne l'importance de tenir compte à la fois du nombre de tiques nourries par les hôtes (charge en tiques) et de leur densité dans le milieu afin d'estimer les contributions relatives des espèces dans le nourrissage local des tiques. En effet, les espèces les plus chargées ne sont pas toujours les plus abondantes et inversement, ce qui influence leur rôle dans le nourrissage local des tiques. Les espèces aviaires de la communauté de Sénart étudiées dans ce chapitre peuvent être distinguées en trois groupes selon leur rôle dans le nourrissage local des tiques : les majeures, les intermédiaires et les négligeables. Les espèces aviaires ayant un rôle majeur dans le nourrissage local des tiques correspondaient aux espèces aviaires possédant une charge en tiques élevée et une densité intermédiaire, comme le Merle noir, la Grive musicienne et l'Accenteur mouchet (qui étaient statistiquement plus infestées que le Rouge-gorge familier, rang moyen de charge en tiques respectivement de 2,5, 3,2 et 1,9 sur 13 espèces), mais avec des densités intermédiaires (rang moyen respectivement de 6,2, 8,2 et 8,7 sur 13 espèces). De manière intéressante, le Rouge-gorge familier était l'espèce aviaire avec le rôle le plus important dans le nourrissage local des tiques au cours du temps (rang moyen = 2,4) bien que ce ne soit pas l'espèce la plus abondante ni la plus infestée de la communauté. Son implication dans le nourrissage local des tiques peut s'expliquer par la combinaison d'une charge en tiques (rang moyen 3,9 sur 13 espèces) et d'une densité (rang moyen de 4,6 sur 13 espèces) toutes deux élevées. Les espèces aviaires ayant un rôle intermédiaire dans le nourrissage local des tiques étaient les espèces avec une densité et une charge en tiques toutes deux relativement élevées comme la Mésange charbonnière (rang moyen de la charge en tiques de 6 et rang moyen de la densité de 6,3 sur 13 espèces). Ces premiers résultats suggèrent que l'indice de nourrissage local des tiques construit dans notre étude pour ce site spécifique est davantage influencé par la charge en tiques des oiseaux que par leur densité dans le milieu. Cependant, la densité des oiseaux peut également intervenir dans l'indice de nourrissage local des tiques en augmentant le rôle de certaines espèces peu infestées mais avec des densités élevées. C'est le cas notamment de la Fauvette à tête noire qui était l'espèce de la communauté aviaire locale de la forêt de Sénart la plus abondante au cours du temps (parmi les espèces étudiées, rang moyen de 1,5 sur 13 espèces) et l'une des espèces peu infestées (rang moyen de 7 sur 13 espèces). Enfin, les espèces aviaires avec un rôle négligeable dans le nourrissage local des tiques étaient les espèces avec une forte charge en tiques et une densité faible comme le Rossignol philomèle. Cette espèce s'est démarquée des autres dans les résultats issus des analyses statistiques par sa forte infestation (rang moyen de 4,7 sur 13 espèces). En revanche sa densité était plutôt faible (rang moyen de 9 sur les 13 espèces). Les autres espèces aviaires ayant un

rôle négligeable dans le nourrissage local des tiques étaient également les espèces avec une charge en tiques faible et une densité élevée comme le Pouillot véloce, qui était l'une des espèces les plus abondantes de la communauté étudiée (rang moyen de 2,9 sur 13 espèces) mais l'une des moins infestées (rang moyen de 9,1 sur 13 espèces).

Cette étude nous a donc permis d'identifier les espèces aviaires de cette communauté les plus impliquées dans le nourrissage local des tiques, avec 31% des espèces (Merle noir, Rouge-gorge familier, Grive musicienne et Accenteur mouchet) nourrissant en moyenne 70% des tiques. Cependant, elle ne nous a pas permis d'identifier la stase de développement des tiques pour laquelle les oiseaux participent le plus au nourrissage local des tiques. Selon l'étude conduite par Marsot *et al.*[37] dans le même site, 22% des tiques portées par les oiseaux étaient des nymphes et 78% étaient des larves, suggérant que les oiseaux participent davantage à la production de nymphes à l'affût sur la végétation. Cela serait à confirmer sur les 13 espèces étudiées dans ce chapitre. Cette étude souligne également l'importance de considérer à la fois la charge en tiques et la densité des hôtes afin de comprendre leur contribution dans le nourrissage local des tiques. Cependant, l'indice de nourrissage des tiques construit dans ce chapitre est uniquement un indicateur de la production locale des tiques par les oiseaux. Il serait essentiel d'intégrer les autres paramètres définissant la production de tiques par les hôtes (succès de repas, le succès de mue et la survie des tiques sur l'hôte et dans l'environnement) [27]. Seule la combinaison de tous ces paramètres nous permettrait de caractériser la production réelle de tiques par les oiseaux dans ce milieu. De plus, nous nous sommes principalement intéressés aux variations de l'indice de nourrissage de tiques en fonction des espèces aviaires, la charge en tiques des oiseaux étant davantage influencée par leur espèce que par les variations interannuelles (Chapitre 2). L'analyse des variations interannuelles de cet indice nous permettrait d'aller plus loin dans notre compréhension des facteurs environnementaux pouvant potentiellement influencer le rôle des oiseaux dans le nourrissage local des tiques. Enfin, cette analyse serait à compléter par des études réalisées dans d'autres sites contrastés en communautés aviaires et en habitats afin d'identifier les localités dans lesquelles les oiseaux participent le plus à la production de tiques dans le milieu.

DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

1. Que savons-nous du potentiel de réservoir hôte des oiseaux en reproduction dans la circulation des *Bbsl* en France à l'issue de ce travail ? Comment approfondir les recherches pour le caractériser ?

Premièrement, le travail réalisé au cours de ce doctorat nous a permis d'identifier les agents pathogènes présents chez les larves portées par une grande diversité d'espèces aviaires lors de leur période de reproduction en France et les espèces d'oiseaux possédant les plus fortes prévalences d'infection. Le genre de bactéries *Bbsl* était le plus prévalent et les oiseaux appartenant à la famille des *Turdidae* (Merle noir et Grive musicienne) ainsi que le Troglodyte mignon et le Pipit des arbres se démarquaient des autres espèces par leur prévalence d'infection des larves gorgées en *Bbsl* élevée (Chapitre 1). Les informations obtenues par cette étude nous apportent des premiers éléments sur les espèces aviaires potentiellement impliquées dans la dynamique locale de *Bbsl*, en particulier de *B. garinii*, espèce d'intérêt médical en santé humaine car pouvant provoquer des neuroborrélioses [36], suivi de *B. valaisiana*, potentiellement pathogène pour l'humain [9]. Ces analyses seraient à approfondir afin d'identifier avec plus de certitudes les espèces aviaires capables d'infecter les tiques en *B. garinii* et *B. valaisiana* pendant leur repas sanguin. En effet, du fait que la transmission transovarienne des bactéries *Bbsl* soit le plus souvent négligeable [38], et que les larves sont donc considérées naïves pour cet agent pathogène, le taux d'infection des larves gorgées pour une espèce de *Bbsl* peut être utilisé comme indicateur de la compétence de réservoir réalisée de l'oiseau pour cette espèce d'agent pathogène (sans distinction de la transmission systémique par l'oiseau et non systémique par co-repas). Ainsi, si une larve est trouvée infectée sur un oiseau, nous pouvons supposer que l'oiseau a probablement infecté la larve pendant son repas sanguin. Une larve gorgée infectée peut donc donner des indications sur la compétence de réservoir réalisée de l'oiseau et permet d'identifier les espèces aviaires participant le plus à la production de nymphes infectées. La transmission transovarienne des bactéries *Bbsl*, bien que négligeable, peut quelques fois être plus élevée et atteindre dans certains cas 9,1% [171], biaisant alors les conclusions sur la compétence de réservoir réalisée de l'oiseau. Ainsi, considérer qu'un oiseau possédant une larve gorgée infectée en *Bbsl* est réservoir compétent pour cet agent pathogène, pourrait être source d'erreur notamment concernant les oiseaux très infestés, les chances de trouver une larve infectée en *Bbsl* par transmission transovarienne augmentant avec l'infestation par les larves. Afin de s'affranchir de l'hypothèse de transmission transovarienne, plusieurs critères seraient à prendre en compte pour conclure avec

davantage de certitudes quant à la compétence de réservoir réalisée des espèces aviaires pour *B. garinii* et *B. valaisiana*. En effet, nous pourrions considérer que celle-ci est : (i) démontrée si au moins un individu par espèce aviaire possède au moins deux larves positives, (ii) incertaine si au moins un individu par espèce aviaire possède au moins une larve positive et (iii) non démontrée si aucune larve positive n'est trouvée sur les individus de l'espèce [279]. Une étude complémentaire (travail en cours) a été réalisée à partir des données collectées dans le cadre du chapitre 1 [279] et a montré que parmi les espèces aviaires pour lesquelles au moins cinq individus ont été collectés, la compétence de réservoir réalisée pour *B. garinii* était démontrée pour la Grive musicienne, le Merle noir, le Troglodyte mignon et le Pipit des arbres et qu'elle était incertaine pour la Mésange charbonnière, le Rouge-gorge familier, la Fauvette à tête noire, le Rossignol philomèle, le Pouillot vélocé et l'Accenteur mouchet (Annexe 7). De plus, la compétence de réservoir réalisée pour *B. valaisiana* a été démontrée pour la Grive musicienne et le Merle noir et était incertaine pour le Troglodyte mignon et le Pipit des arbres (Annexe 7). Davantage de recherche est nécessaire sur les espèces aviaires pour lesquelles la compétence de réservoir réalisée n'a pas été démontrée, notamment par la mise en place d'un effort de collecte des larves gorgées sur plus d'individus.

A présent que l'identification des espèces aviaires capables d'infecter les tiques en *B. garinii* et *B. valaisiana* a été réalisée, la caractérisation des traits spécifiques pouvant expliquer les différences de compétence de réservoir réalisée entre espèces serait à réaliser afin d'approfondir nos connaissances des interactions oiseaux-tiques-*Bbsl*. En effet, l'existence d'un compromis entre les traits d'histoire de vie des animaux et leurs défenses immunitaires (notamment la compétence de réservoir réalisée) a été démontré par Ostfeld *et al.* [25], montrant que les animaux avec des rythmes de vie rapide allouent plus d'énergie dans la reproduction et la croissance et moins dans leurs défenses immunitaires. Par conséquent, celles-ci sont plus susceptibles d'être infectées et ont une plus grande compétence de réservoir réalisée que les espèces à rythme de vie plus lent. Ces résultats ont été confirmés par Becker *et al.* [280] qui ont analysé la compétence de réservoir réalisée en *Bbsl* de 183 espèces d'oiseaux et ont montré que les espèces aviaires avec un temps d'incubation des œufs court et un âge à l'envol faible (caractéristiques d'un rythme de vie rapide) étaient plus compétentes en *Bbsl* que les autres espèces. Davantage de recherches sont nécessaires pour comprendre l'influence du rythme de vie sur la compétence de réservoir réalisée en *B. garinii* et *B. valaisiana* des espèces aviaires de notre étude.

Afin d'aller plus loin dans notre compréhension des mécanismes pouvant influencer la compétence de réservoir réalisée des oiseaux pour *Bbsl*, ces analyses seraient à compléter par l'étude de leurs caractéristiques individuelles comme le sexe et l'âge. En effet, Dumas *et al.* [21] ont montré que, chez les oiseaux (50 espèces étudiées), la compétence de réservoir réalisée en *Bbsl* était supérieure chez

les femelles que chez les mâles, sans effet de l'âge, contrairement aux souris à pattes blanches pour lesquelles elle était supérieure chez les mâles adultes par rapport aux femelles adultes et aux juvéniles.

La compétence vectorielle pour les bactéries *B. garinii* et *B. valaisiana* des tiques portées par les oiseaux est également à considérer. En effet, celle-ci a été confirmée pour les bactéries *Bbsl* (sans spécificité) et *B. garinii* dans de nombreuses études pour *I. ricinus* [281], espèce de tique principalement retrouvée sur les oiseaux dans l'étude présentée dans le chapitre 1. En revanche, la compétence vectorielle des deux espèces de tiques ornithophiles, *I. frontalis* et *I. arboricola*, également trouvées dans notre étude est discutée. En effet, Heylen *et al.* ont montré que les *Bbsl* (*B. garinii* en particulier) pouvait être maintenu entre les stases larvaire et nymphale (transmission transstadiale) par ces deux espèces de tiques [106] mais qu'elles n'étaient pas capables d'infecter les Mésanges charbonnières avec ces agents pathogènes [133]. Qu'en est-il pour les autres espèces aviaires ? Davantage de travaux portant sur la compétence vectorielle en *B. garinii* et *B. valaisiana* de ces deux espèces de tiques sont donc nécessaires [281]. De même, la compétence vectorielle pour *B. garinii* et *B. valaisiana* des autres tiques trouvées en plus petite proportion sur les oiseaux dans l'étude du chapitre 1 (*H. concinna*, *H. punctata*) n'est actuellement pas démontrée [281]. Ces informations peuvent donc nuancer le rôle des oiseaux dans le risque acarologique, les espèces de tiques infectées par ces derniers n'étant pas toujours capables d'infecter les hôtes en *B. garinii* et *B. valaisiana* lors de leurs repas sanguins suivants et pouvant alors devenir un « cul de sac épidémiologique » des *Bbsl* en freinant leur circulation dans le milieu.

Il est à noter que la technique permettant d'identifier l'ADN des *Bbsl* dans les larves gorgées utilisées dans cette étude (PCR micro fluidique) ne permet pas de conclure quant à la survie du pathogène à l'intérieur de la tique après infection par l'oiseau. La mise en culture des *Bbsl* retrouvées dans les larves gorgées permettrait de déterminer si les bactéries détectées sont toujours vivantes et actives dans l'organisme de la tique et pourront être transmises aux hôtes lors de ses prochains repas.

Deuxièmement, le travail réalisé au cours de ce doctorat dans un site localisé en Ile-de-France (forêt de Sénart) a permis d'identifier les espèces aviaires les plus infestées par les tiques de la communauté des 13 espèces étudiée : Merle noir, Accenteur mouchet et Grive musicienne (Chapitre 2) et celles participant le plus au nourrissage local des tiques : Rouge-gorge familier, Merle noir, Accenteur mouchet et Grive musicienne (Chapitre 3). Ces deux études ont donc apporté des informations sur les espèces aviaires de ce site spécifique et pour cette communauté aviaire donnée, impliquées dans la production locale des tiques. Afin d'étudier si ces résultats sont observés dans d'autres sites, ce travail serait à compléter, d'une part, par l'analyse des charges en tiques de ces espèces dans d'autres localités françaises afin d'identifier si celles-ci sont toujours les plus infestées des communautés aviaires. Cela permettrait également d'obtenir une valeur moyenne de la charge en tiques de ces

espèces en France afin de caractériser plus globalement leur production de tiques. D'autre part, l'indice de nourrissage local des tiques serait à construire dans d'autres sites contrastés en communautés aviaires et en habitats afin d'identifier les localités les plus à risque pour le nourrissage local des tiques par les oiseaux. Pour aller encore plus loin dans la caractérisation de cet indice, celui-ci serait à compléter avec les autres paramètres de la production de tiques (succès de repas, succès de mue et survie des tiques) afin d'obtenir l'estimation de la production locale de tiques réelle par les oiseaux (production de tiques x densité). Pour ce faire, des analyses seraient à réaliser en laboratoire, afin d'estimer ces trois paramètres, bien que la mise en place de telles expériences soit difficile à mettre en œuvre sur une grande diversité d'espèces aviaires.

Dans une perspective de prévention de la maladie de Lyme, l'indice de nourrissage local des tiques par les oiseaux devrait être couplé à leur compétence de réservoir réalisée pour *B. garinii* (précédemment définie), afin de caractériser le nombre de tiques nourries et infectées en *B. garinii* par les espèces aviaires [27] (indicateur du potentiel de réservoir hôte) et donc celles participant le plus au risque acarologique. De plus, afin d'améliorer l'indicateur du potentiel de réservoir hôte des oiseaux, la compétence de réservoir réalisée définie précédemment (taux infection dans les larves gorgées collectées sur les oiseaux) pourrait être remplacée par le taux d'infection des larves gorgées collectées sur les oiseaux après leur mue en nymphe afin d'obtenir la prévalence d'infection en *Bbsl* réelle de cette stase et ainsi le risque réel associé à leur présence sur la végétation. En effet, il a été montré que les prévalences d'infection des tiques pouvaient augmenter après leur mue [10, 282]. Cela nécessiterait un effort de terrain très important pouvant être difficile à mettre en pratique, notamment pour la conservation des larves vivantes après la collecte et serait alors à réaliser sur un nombre limité de sites. Cela permettrait d'identifier les espèces aviaires participant le plus à la production de nymphes infectées à l'affût sur la végétation, notamment en *B. garinii* et *B. valaisiana*. Enfin, l'étude au laboratoire de la durée d'infectivité des oiseaux serait également à considérer dans l'estimation du potentiel de réservoir hôte, ce paramètre pouvant relativiser le rôle de certaines espèces dans le risque acarologique. En effet, une espèce aviaire avec un potentiel de réservoir hôte important mais étant capable de garder l'infection que sur une très courte période de temps produirait moins de tiques infectées à la fin de la saison de reproduction des oiseaux qu'une espèce aviaire avec un potentiel de réservoir hôte plus faible mais étant capable d'infecter les tiques sur de plus longues périodes de temps.

L'estimation de cet indicateur du potentiel de réservoir hôte ainsi défini serait à réaliser, d'une part, dans la communauté aviaire étudiée dans la forêt de Sénart afin d'identifier les espèces participant le plus au risque acarologique dans ce site. L'indicateur du potentiel de réservoir hôte de ces espèces serait ensuite à relativiser avec celui des autres hôtes présents dans la forêt de Sénart afin de

caractériser globalement le risque acarologique de ce site et identifier les zones les plus à risque permettant de réaliser une prévention adaptée pour les promeneurs en les informant. D'autres part, cet indicateur serait également à caractériser dans des sites contrastés en communautés aviaires (diversité et abondance spécifiques différentes) et en habitats (disponibilités en tiques différentes dû aux variations du type de végétation, des conditions météorologiques et des abondances des autres hôtes) afin de nous permettre de déterminer les communautés aviaires et les habitats les plus associés au risque acarologique et ainsi d'identifier les milieux les plus à risque pour la maladie de Lyme en France. Cet indicateur du potentiel de réservoir hôte des oiseaux serait à considérer avec celui des autres hôtes présents dans le milieu afin d'appréhender globalement le risque acarologique pour l'humain et identifier les sites dans lesquels il est élevé, permettant de réaliser de nouveau une prévention adaptée auprès des populations pour limiter ce risque.

Les premiers éléments sur le potentiel de réservoir des hôtes aviaires lors de leur période de reproduction obtenus par ce travail de thèse nous permettent de conclure que les oiseaux appartenant à la famille des *Turdidae* (Merle noir et Grive musicienne) semblent être les espèces les plus impliquées dans la production de tiques infectées en *B. garinii* et *B. valaisiana*, nourrissant des quantités importantes de tiques et participant à leur infection lors du repas sanguin. D'autres espèces aviaires comme le Rouge-gorge familier, l'Accenteur mouchet et la Mésange charbonnière semblent également jouer un rôle important dans la production locale de tiques infectées en *Bbsl*, celles-ci participant activement au nourrissage local des tiques et portant des larves infectées en *B. garinii*, bien que leur compétence de réservoir réalisée pour cette espèce soit encore incertaine.

2. Comment le rôle des oiseaux en reproduction dans le nourrissage et l'infection en *Bbsl* des tiques s'inscrit-il par rapport à celui des autres hôtes du système ?

Au cours de ce travail de doctorat, nous avons montré que le Merle noir, la Grive musicienne, le Troglodyte mignon et le Pipit des arbres étaient les espèces aviaires qui portaient le plus de larves gorgées infectées en *Bbsl* (*B. garinii* et *B. valaisiana* principalement) avec des prévalences d'infection comprises entre 29,4% et 67,4% et des taux d'infection des larves compris entre 22,5% et 67% (Chapitre 1). De plus, une étude complémentaire [279] a démontré que ces quatre espèces aviaires avaient une compétence de réservoir réalisée confirmée pour *B. garinii* et que le Merle noir et la Grive musicienne étaient également réservoirs compétents pour *B. valaisiana*. Nous pouvons alors nous demander : comment la compétence de réservoir réalisée de ces espèces aviaires s'inscrit-elle

relativement par rapport à celles des autres hôtes présents dans la forêt de Sénart, notamment les rongeurs et les cervidés ? En effet, les rongeurs comme le Mulot sylvestre, le Mulot à collier (*A. flavicollis*) et le Campagnol roussâtre sont des espèces compétentes pour *Bbsl* (en particulier *B. afzelii*) [57-59] et peuvent avoir, par exemple, des taux d'infection des larves compris respectivement entre 22,2-37,6%, 21,6-27,4% et 18,6-31,9% et des prévalences d'infection comprises respectivement entre 33,3-47,6%, 29,4-65% et 38,9-46,4% comme l'ont démontré Pérez *et al.* [283] dans deux forêts mixtes en Suisse. Ces taux d'infection des larves sont similaires à ceux du Troglodyte mignon (22,5%) et du Pipit des arbres (25%) et inférieurs à ceux du Merle noir (67%) et de la Grive musicienne (60,9%). Les prévalences d'infection des tiques en *Bbsl*, quant à elles, sont similaires à celles des quatre espèces d'oiseaux. Il est à noter que les cervidés ne sont pas considérés comme hôtes réservoirs des *Bbsl* et ne participent donc pas à l'infection des tiques dans le milieu bien qu'ils participent activement à leurs dynamiques de population en les nourrissant [9, 61-63].

De plus, nous avons également montré que le Merle noir, la Grive musicienne, l'Accenteur mouchet et le Rossignol philomèle étaient les espèces d'oiseaux (de la communauté étudiée dans la forêt de Sénart) les plus infestées suivies du Rouge-gorge familier et de la Mésange charbonnière. Ces espèces avaient des abondances d'infestation moyennes comprises entre 2,6 et 9,3 tiques (Chapitre 2). Ces charges en tiques sont similaires à celles des rongeurs, observées dans certaines études. En effet, il a été montré que l'abondance moyenne d'infestation du Campagnol roussâtre pouvait être comprise entre 1 et 6 tiques dans la forêt de Sénart [33] bien que la période (2007 et 2008) et la saison d'étude (mars à octobre) soient différentes de la nôtre (2007 à 2019 au printemps). Deux autres études se sont intéressées aux charges en tiques des rongeurs en France et ont été conduites, pour l'une, dans trois types de paysage bretons différents (cultures entourées de quelques haies, paysage typique de polycultures et élevages entourés de haies denses, forêt de feuillus) en mai, juin et octobre 2012, 2013 et 2014 [284] et, pour l'autre, dans quatre pâtures entourées de bois et localisées dans la région française Centre, entre avril et septembre 2005 [111]. Celles-ci ont montré que la charge en larves du Campagnol roussâtre pouvait être comprise entre 0,2 et 0,7 [111, 284] et celle du Mulot sylvestre entre 1,8 et 5,4 [111, 284] selon les sites et les périodes d'étude. Enfin, la charge en larves du Mulot à collier était de 2,7 dans les sites étudiés dans la région Centre [111]. En revanche les charges en tiques des espèces aviaires obtenues dans notre étude sont très inférieures à celles des chevreuils européens pour lesquels l'abondance d'infestation moyenne peut être comprise entre 26,7 et 65 tiques et les abondances maximales d'un individu peuvent être très élevées, pouvant aller jusqu'à 439 tiques, comme cela a été montré dans deux études réalisées dans des forêts en Allemagne d'août 2017 à janvier 2018 pour l'une, et en septembre 2007, mai/juillet/septembre 2008 et mai/juillet 2009 [285, 286] pour l'autre, soit pendant et après la période d'activité des tiques (*I. ricinus*). Les oiseaux de la

forêt de Sénart semblent donc porter un nombre de tiques similaire à celui des rongeurs et très inférieur à celui des chevreuils européens dans cette parcelle de la forêt de Sénart.

Enfin, nous avons montré que le Merle noir, la Grive musicienne, le Rouge-gorge familier et l'Accenteur mouchet étaient les espèces aviaires qui participaient le plus au nourrissage de tiques dans la forêt de Sénart, lorsque leur charge en tiques était pondérée par leur densité dans ce milieu, ces espèces participant en moyenne entre 12,3 et 23,8% au nourrissage des tiques (Chapitre 3). Ces résultats dépendent fortement du site étudié, notamment de la disponibilité des tiques à l'affût et des densités des espèces aviaires qui peuvent varier selon les localités et les habitats. D'après ces résultats, nous pouvons supposer que les espèces aviaires qui jouent un rôle majoritaire dans la production locale de tiques infectées en *B. garinii* et *B. valaisiana* dans la forêt de Sénart appartiennent à la famille des *Turdidae* (en particulier le Merle noir et la Grive musicienne).

A présent que nous connaissons la contribution relative des différentes espèces aviaires étudiées dans le nourrissage local des tiques dans la forêt de Sénart (celle-ci serait à caractériser dans d'autres sites) nous pouvons nous demander comment cette production locale de tiques par les oiseaux s'inscrit par rapport à celle des autres hôtes présents dans ce site, en particulier les petits rongeurs (Campagnol roussâtre et Mulot sylvestre) et les chevreuils européens. Les autres hôtes potentiels des tiques en forêt de Sénart sont les sangliers d'Europe, les renards roux, les lapins de garenne, les musaraignes, les hérissons d'Europe et les faisans de Colchide [11]. Le statut de réservoir de *Bbsl* de ces espèces est peu étudié, à part pour les hérissons qui sont réservoirs compétents pour *B. spielmanii* et le faisan de Colchide, réservoir compétent pour *Bbsl* [71, 72, 75]. Ces derniers sont donc également des hôtes importants à considérer car réservoirs compétents d'une espèce de *Bbsl* pathogène pour l'humain [9]. Plusieurs études se sont intéressées à la production locale des tiques relativement aux différents compartiments d'hôtes. A notre connaissance, aucune n'a été réalisée dans la forêt de Sénart, mais nous pouvons tout de même nous appuyer sur les résultats obtenus par d'autres études conduites sur le même type de communautés d'hôtes. C'est le cas, par exemple, de l'étude menée par Hofmeester *et al.* [14] qui a quantifié la production relative de tiques de différentes espèces hôtes européennes (mammifères et oiseaux) par un travail de revue de la littérature et qui a montré que seules quelques espèces hôtes (qui font partie des espèces les plus répandues : rongeurs, *Turdidae* et cervidés) nourrissent la majorité des tiques. De même que nos résultats, cette étude conclut que les oiseaux appartenant à la famille des *Turdidae* (Merle noir et Grive musicienne) sont les espèces aviaires qui participent le plus au nourrissage local de tiques dans le milieu par rapport aux autres espèces d'oiseaux. Ces derniers arrivent en deuxième position dans leur rôle dans le nourrissage des larves (5% des tiques), derrière les rongeurs (89% des tiques) et suivis des autres espèces de plus petits passereaux comme le Rouge-gorge familier, le Pinson des arbres, la Mésange charbonnière, le

Pouillot véloce, l'Accenteur mouchet et la Fauvette à tête noire (4% des tiques). A partir des résultats de cette étude [14], nous en déduisons donc que les *Turdidae* portent la moitié des larves infestant les oiseaux et que les hôtes aviaires portent 10 fois moins de larves que les rongeurs. De plus, les *Turdidae* arrivent en première position dans le nourrissage des nymphes (40% des tiques) suivis des rongeurs (28% des tiques), des petits passereaux (23% des tiques) et des ongulés (8% des tiques). Le rôle des oiseaux dans le nourrissage des tiques adultes est très faible, ces dernières se nourrissant principalement sur les ongulés (chevreuils, 92% des tiques) et les mammifères de taille moyenne (hérissons et renards, 5% des tiques). Les résultats de cette étude [14], permettent de conclure que le compartiment aviaire étudié ici (*Turdidae* et petits passereaux) participe à presque 10% du nourrissage des larves et à plus de 60% de celui des nymphes et donc participent plus à la production d'adultes à l'affût sur la végétation. Ceci diffère de l'étude conduite par Marsot *et al.* [37] qui a montré que les oiseaux nourrissaient davantage les larves (78% des tiques) que les nymphes (22% des tiques) suggérant qu'ils participent plus à la production de nymphes à l'affût sur la végétation dans la forêt de Sénart. La différence de ces résultats peut s'expliquer par les variabilités de sites et de périodes d'étude, les données obtenues par Hofmeester *et al.* [14] provenant d'une compilation de la littérature scientifique tandis que les analyses présentées par Marsot *et al.* [37] ont été conduites au printemps dans le même site de la forêt de Sénart que l'étude réalisée au cours de cette thèse. La densité des tiques à l'affût dans la forêt de Sénart est très variable spatialement [287]. Lors de notre étude, les oiseaux ont été capturés dans l'un des sites présentant une densité des tiques à l'affût faible par rapport aux autres parcelles : qu'en est-il de la charge en tiques des oiseaux et de leur rôle dans le nourrissage des différentes stases dans les autres sites de la forêt de Sénart ? De plus, les résultats de l'étude menée par Hofmeester *et al.* [14] montrent que, bien que les oiseaux ne soient pas toujours les hôtes préférentiels des tiques (selon leur stase de développement), l'assemblage des différentes espèces aviaires (ici *Turdidae* et petits passereaux) accentue leur rôle dans les dynamiques de population de tiques. Une étude menée par Collini *et al.* [48] au printemps (avril à juin) sur les restes de repas sanguin des nymphes à l'affût d'une forêt alpine italienne, possédant également une communauté d'hôtes forestière mais plus large que celle de la forêt de Sénart (présence de loups, d'ovins), a aussi souligné l'importance du compartiment aviaire dans le nourrissage des larves et, en particulier, du Merle noir et des oiseaux appartenant à *Turdus spp./Erithacus rubecula* avec 14.6% des repas réalisés, comme confirmé par notre étude. Les résultats obtenus lors de ce travail de doctorat, combinés aux données issues de la littérature sur le même type de communautés d'hôtes, confirme l'importance du rôle des *Turdidae* dans la production locale de tiques. Cela serait à vérifier dans la forêt de Sénart en estimant la production locale de tiques des autres compartiments (petits rongeurs et cervidés) et en la comparant à celle du compartiment aviaire.

Afin d'aller plus loin dans ce travail et ainsi de comprendre les mécanismes du système hôtes-tiques-*Bbsl*, nous pourrions combiner les résultats issus du chapitre 1 et de l'étude complémentaire réalisée à partir de ces données [279] avec ceux concernant le nourrissage local de tiques par les oiseaux (Chapitre 3). Nous pourrions ainsi caractériser la contribution relative des hôtes aviaires dans la production de tiques infectées en *B. garinii* et *B. valaisiana* avec celui des autres hôtes présents dans la forêt de Sénart, en particulier les rongeurs, qui sont réservoirs compétents de *B. afzelii*, autre espèce de *Bbsl* d'importance médicale pouvant provoquer des atteintes cutanées sévères comme l'acrodermatite chronique atrophiante (ACA) [9, 288]. Cela nous permettrait également de décrire plus globalement le potentiel de réservoir des hôtes de la forêt de Sénart et ainsi de caractériser le risque acarologique en fonction des communautés d'hôtes présentes. De même que pour la production de tiques par les hôtes, à notre connaissance, aucune étude n'a étudié la contribution relative des différentes espèces hôtes dans la production de tiques infectées en *Bbsl* dans la forêt de Sénart. L'étude conduite par Hofmeester *et al.*, [14] s'est intéressée à cette problématique à partir des données de la littérature et a montré que les *Turdidae* arrivaient en deuxième position dans leur rôle d'infection des larves en *Bbsl* (10% des larves) après les rongeurs (89% des larves). Ces résultats confortent ce qui a été suggéré par le chapitre 1 de ce manuscrit et confirmé par l'étude complémentaire menée à partir de ces données [279], en particulier le fait que le Merle noir et la Grive musicienne ont une compétence de réservoir réalisée confirmée pour *B. garinii* et *B. valaisiana*. Nous pourrions ainsi, premièrement, analyser les restes de repas sanguins des nymphes à l'affût sur la végétation dans la forêt de Sénart et comparer d'une part les proportions de repas réalisés par les différents compartiments, donnant ainsi une information sur la production réelle de tiques par les hôtes, et d'autre part, la prévalence d'infection en *Bbsl* de ces nymphes afin d'identifier les hôtes qui participent le plus à leur infection dans ce milieu. Ces deux informations combinées nous permettraient d'identifier les hôtes participant le plus à la production réelle de tiques infectées en *Bbsl* dans la forêt de Sénart et donc au risque acarologique dans ce milieu et ainsi d'identifier les sites à risque pour faire de la prévention adaptée auprès des promeneurs. Deuxièmement, nous pourrions calculer l'indicateur du potentiel de réservoir des principales espèces hôtes présentes dans la forêt de Sénart, en prenant en compte leur charge en tiques, leur densité et la prévalence d'infection de leurs larves (voir partie précédente). Cela nous permettrait d'estimer le nombre de tiques infectées produit par chaque compartiment et ainsi identifier les hôtes potentiellement capables de diluer ou d'amplifier la prévalence d'infection en *Bbsl* des tiques à l'affût [47].

Enfin, la durée d'infectivité des hôtes est également importante à considérer afin d'appréhender au mieux leur rôle dans l'infection en *Bbsl* des tiques et donc leur potentiel de réservoir hôte sur le long terme. Peu de données sont disponibles sur la durée d'infectivité des passereaux étudiés dans notre étude, du fait de la complexité de mener de telles expériences en laboratoire sur une diversité

d'espèces aviaires importante. Une étude menée sur un oiseau appartenant à la famille des *Turdidae*, le Merle d'Amérique (*T. migratorius*) a montré que l'infectivité de ces oiseaux peut durer jusqu'à deux à trois mois (Richter 2000). Par exemple, un oiseau infecté par une nymphe au début du printemps sera capable d'infecter les tiques (et notamment les larves) pendant deux à trois mois, soit tout au long de la saison d'activité des tiques. Les nymphes infectées produites par cet oiseau consisteront donc un risque pour l'humain soit à l'automne (si les larves nourries au début du printemps muent rapidement et donnent des nymphes à l'automne) pendant les activités humaines comme la chasse ou la cueillette des champignons ; soit au printemps (si les larves nourries au printemps muent puis entrent en diapause et donnent des nymphes infectées au printemps de l'année suivante) qui correspond également à la période des activités humaines de plein air. Qu'en est-il de la durée d'infectivité des autres espèces aviaires qui nourrissent et infectent les tiques en *Bbsl* identifiées dans notre étude ? La durée d'infectivité des oiseaux est tout de même à relativiser avec celles des rongeurs comme le Mulot à collier et le Mulot sylvestre qui peuvent durer jusqu'à 40 mois [289]. Ces espèces peuvent donc infecter les tiques tout au long de l'année et garder l'infection d'une année sur l'autre, accentuant ainsi leur potentiel de réservoir. Il est à noter que les oiseaux sont capables de réactiver l'infection par *B. garinii* après un stress (provoqué par la migration par exemple) comme démontré par Gylfe *et al.* [290] chez la Grive mauvis, ce qui laisse supposer que leur infectivité pourrait aussi être réactivée et donc que cela l'augmenterait sur le long terme. Cela n'a pas été confirmé par Norte *et al.* [291] chez le Merle noir et le Rouge-gorge familier, qu'en est-il des autres espèces aviaires ?

3. Comment la dynamique des populations des tiques et des oiseaux peut influencer le rôle des hôtes aviaires dans le nourrissage des tiques et la circulation des agents pathogènes associés ?

Par l'étude présentée dans le chapitre 1 de ce manuscrit, nous avons montré que les oiseaux étaient capables de nourrir différentes espèces de tiques pendant leur période de reproduction. Nous pouvons alors nous demander : comment la cohabitation de différentes espèces de tiques sur les oiseaux peut-elle influencer la circulation des agents pathogènes ? En effet, nous avons montré que la tique généraliste *I. ricinus* était capable d'infester quasiment toutes les espèces aviaires recensées dans cette étude (à l'exception de l'Aigle royal – *A. chrysaetos*, de l'Aigle de Bonelli, de la Chevêche d'Athéna, du Bruant zizi - *Emberiza circlus*, de l'Hirondelle rustique - *Hirundo rustica*, du Léiothrix jaune - *Leiothrix lutea* et de la Barge à queue noire – *Limosa limosa*, Annexe 3). A l'inverse, les espèces de

tiques ornithophiles (*I. arboricola* et *I. frontalis*) n'ont été retrouvées que sur un nombre restreint d'espèces aviaires. *Ixodes arboricola* a été collectée sur des oiseaux cavernicoles (Chevêche d'Athéna, Mésange bleue, Mésange charbonnière et Mésange nonnette) et *I. frontalis* sur des oiseaux non cavernicoles (Rouge-gorge familier, Pinson des arbres, Geai des chênes, Léiothrix jaune, Hypolaïs polyglotte - *Hippolais polyglotta*, Tarier pâtre - *Saxicola torquata*, Fauvette à tête noire, Fauvette grisette, Merle noir et Grive musicienne) et cavernicoles (Moineau domestique, Mésange bleue et Mésange charbonnière) (Annexe 3). La cohabitation sur les oiseaux d'*I. ricinus* avec ces deux espèces de tiques ornithophiles peut alors influencer la dynamique de population des agents pathogènes portés par les hôtes aviaires. En effet, *I. ricinus* pourrait servir d'intermédiaire pour les agents pathogènes présents chez les tiques ornithophiles et leurs hôtes à d'autres hôtes du système ou inversement (Figure 20). En considérant que ces espèces de tiques sont compétentes pour une espèce d'agent pathogène donnée, il serait alors possible qu'un agent pathogène présent uniquement chez les hôtes cavernicoles soit transmis par ces derniers aux tiques ornithophiles qui pourraient alors infecter un autre hôte aviaire, lui-même infesté par *I. ricinus*. Cet hôte, s'il est réservoir compétent pour l'agent pathogène considéré, pourrait alors infecter *I. ricinus* qui elle-même pourrait transmettre l'agent pathogène à d'autres hôtes du système (hôtes aviaires non cavernicoles ou mammifères). A l'inverse, des agents pathogènes présents chez les hôtes aviaires non cavernicoles ou bien chez les autres compartiments du système (mammifères notamment) pourraient également être transmis aux oiseaux cavernicoles par *I. ricinus*. Ces derniers s'ils sont infestés par les tiques ornithophiles, pourraient leur transmettre l'agent pathogène. Ces tiques ornithophiles pourraient alors infecter d'autres hôtes aviaires moins communs et vivant dans des strates différentes de la végétation et non infestés par *I. ricinus*. Les agents pathogènes pourraient donc être transmis entre les différents compartiments (oiseaux cavernicoles, oiseaux non cavernicoles et mammifères) du fait de la cohabitation des tiques généralistes et spécialistes sur les oiseaux pendant leur période de reproduction. Davantage de recherches sont nécessaires sur la compétence vectorielle des espèces de tiques ornithophiles, notamment pour les bactéries *Bbsl*, afin de tester ces hypothèses. Comme vu précédemment, la compétence vectorielle d'*I. frontalis* et *I. arboricola* est discutée et [106] et n'a pas été démontrée pour la Mésange charbonnière [133]. Qu'en est-il des autres espèces aviaires ?

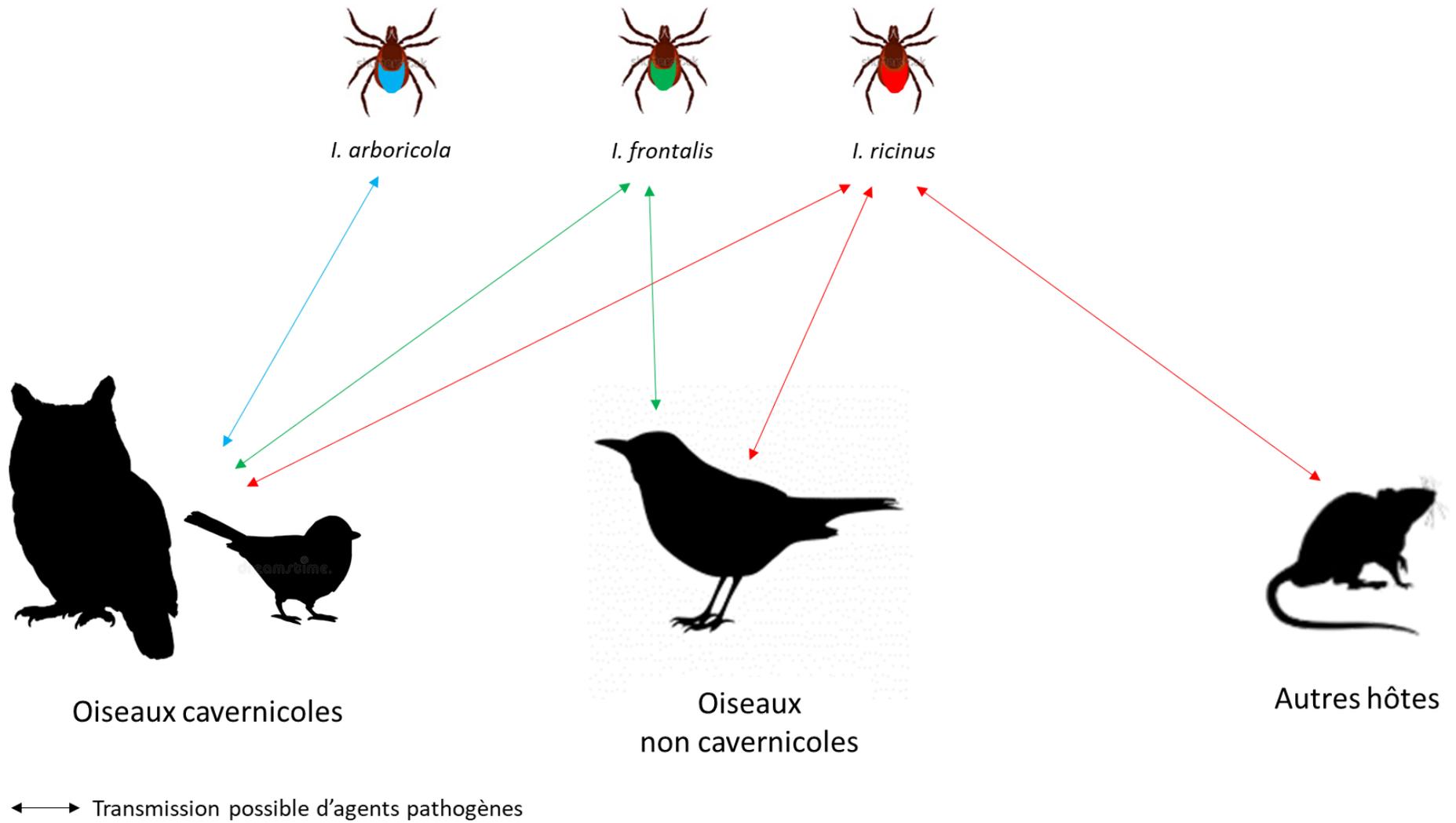


Figure 20 : Transmission possible d'agents pathogènes entre les tiques *I. ricinus*, *I. arboricola*, *I. frontalis* et leurs hôtes

Le travail réalisé au cours de cette thèse s'est focalisé sur la période de reproduction des oiseaux au printemps. Afin, de caractériser au mieux le rôle de ces hôtes dans la circulation locale des agents pathogènes et d'identifier comment les espèces de tiques qui les infestent peuvent jouer le rôle d'intermédiaires entre les différents compartiments, la saisonnalité des espèces de tiques généralistes (*I. ricinus* en particulier) et ornithophiles (*I. frontalis* et *I. arboricola*) est également à considérer (Figure 7). En effet, les oiseaux rejoignent leur site de reproduction au printemps et y restent jusqu'à la fin de l'été/début de l'automne avant d'effectuer leur migration automnale. Il est à noter que, en Europe, les trois stases de développement d'*I. ricinus* et *I. frontalis* sont actives en automne contrairement aux tiques *I. arboricola* qui sont actives en hiver et au printemps (Figure 7). La cohabitation d'*I. ricinus* et *I. frontalis* à l'automne pourrait donc influencer les dynamiques des agents pathogènes également à cette période de l'année. Davantage de recherches sont nécessaires sur le potentiel de réservoir des oiseaux après leur période de reproduction et avant leur départ en migration automnale.

Après nous être intéressés à la saisonnalité des espèces de tiques qui infestent principalement les oiseaux, nous pouvons à présent nous focaliser sur celle des oiseaux et nous demander : comment leur rôle dans le nourrissage des tiques et la circulation des agents pathogènes diffère-t-il selon leur période de reproduction et de migration ? En effet, au cours de cette thèse nous nous sommes intéressés à l'un des deux événements annuels principaux rythmant la vie des oiseaux : la période de reproduction, intervenant lors du pic d'activité des tiques (*I. ricinus* principalement). Il est important de considérer cette période en perspective des autres périodes du cycle annuel des oiseaux afin d'avoir une compréhension globale de leur rôle dans la dynamique de population des tiques et dans la circulation des agents pathogènes associés. En effet, la vie des oiseaux est rythmée annuellement par des processus biologiques coûteux en énergie lors desquels ils peuvent être exposés aux tiques et aux agents pathogènes, notamment: la migration (printanière et automnale), qui est un événement saisonnier connectant leur aire de reproduction et leur aire d'hivernage, et la reproduction. Ces deux événements se réalisent à des saisons différentes et lors desquelles le comportement des oiseaux varie, ce qui conditionne leur exposition aux tiques et aux agents pathogènes. Le rôle des oiseaux dans la dynamique de population des tiques et des agents pathogènes associés pendant leur période de migration est détaillé dans l'encadré 4.

Encadré 4 : Rôle des oiseaux dans la dynamique de population des tiques et des agents pathogènes associés pendant leur période de migration.

Dans cet encadré nous détaillons les informations relatives à la période de migration des oiseaux pouvant être utiles à notre compréhension de leur rôle dans la circulation d'agents pathogènes au cours de cette période. Lors de la migration printanière (qui a lieu fin février – début mai), les oiseaux réalisent leur premier retour vers leur aire de reproduction (dans laquelle ils reviennent chaque année) dans laquelle ils trouvent les ressources alimentaires permettant sa réalisation. Ils effectuent donc des déplacements très coûteux en énergie sur de longues distances (centaines à milliers de kilomètres), ponctués par des moments de repos (haltes migratoires) dans plusieurs aires géographiques dans lesquelles ils sont en contact avec de nombreux autres oiseaux et où ils peuvent être infestés par les tiques. Les oiseaux migrateurs peuvent ainsi transporter des tiques et des agents pathogènes sur de longues distances et les apporter dans de nouveaux milieux, pouvant ainsi augmenter les aires de répartition de ces parasites [47]. Les oiseaux peuvent également participer à l'introduction de nouvelles espèces de tiques [293], bien que cela soit conditionné par l'acclimatation de celles-ci aux nouveaux milieux (végétation, climat, présence d'autres hôtes nécessaires à leur cycle et période d'activité des tiques) [47]. Les oiseaux migrateurs peuvent également introduire de nouvelles espèces d'agents pathogènes dans leur milieu d'arrivée par le transport de tiques infectées [1, 47, 223, 234, 294, 295]. A ce jour, aucune étude ne l'a démontré formellement, la majorité d'entre elles s'intéressant uniquement à l'infestation et à l'infection des tiques portées par les oiseaux sans étudier ensuite l'adaptation de la tique dans le nouvel environnement et la transmission des agents pathogènes [47]. Les oiseaux peuvent également infecter les tiques déjà présentes dans ces milieux s'ils sont réservoirs compétents [47]. Dans ce dernier cas, la compétence vectorielle des tiques déjà présentes dans le milieu est nécessaire pour que les agents pathogènes soient transmis aux autres hôtes et s'y établissent. Le rôle des oiseaux dans la dynamique locale de population des espèces de tiques et des agents pathogènes peut ainsi être résumé par trois scénarii : (i) si l'oiseau est réservoir compétent pour l'agent pathogène et possède une infectivité longue, il peut infecter les tiques qui se nourrissent sur lui à la fois pendant le trajet de migration et après son arrivée dans l'aire de reproduction, (ii) si l'oiseau est réservoir compétent pour l'agent pathogène mais avec une courte durée d'infectivité, il peut infecter un nombre restreint de tiques et les risques qu'il crée un nouveau foyer d'infection sont faibles, (iii) si l'oiseau n'est pas réservoir compétent pour l'agent pathogène considéré, celui-ci n'aura pas de rôle direct dans la dispersion et le maintien de l'agent pathogène. Il participera alors uniquement au nourrissage des tiques et produira des tiques qui étaient déjà infectées dans le nouveau milieu. Celles-ci pourront alors infecter d'autres espèces présentes dans le système (aviaires et non

aviaires) si elles muent avec succès, survivent dans le nouveau milieu et sont compétentes pour cet agent pathogène [47].

Il est important de replacer ces deux événements biologiques (migration et reproduction) en perspective et notamment de comprendre leur implication respective dans notre étude. Dans ce projet, nous nous sommes intéressés à la période de reproduction des oiseaux qui s'effectue après la migration printanière. Contrairement à cette dernière, les oiseaux en période de reproduction (qui a lieu d'avril à juillet) sont majoritairement sédentaires (les adultes ne s'éloignant pas à plus de 100 mètres de leur nid lors de la couvée et de l'élevage des jeunes) et réalisent des comportements très actifs dans la construction du nid et la recherche intense de nourriture pour subvenir aux besoins des oisillons, ce qui augmente leurs taux de contact avec la végétation et donc avec les tiques à l'affût. Ils participent ainsi localement aux dynamiques de population des tiques et des agents pathogènes associés. Dans le cadre de ce projet, les tiques ont été comptées (Chapitre 2) et collectées (Chapitre 1) sur 56 espèces aviaires en France métropolitaine. La majorité de ces espèces aviaires sont sédentaires (c'est-à-dire qu'elles demeurent toute l'année à proximité de leur territoire de reproduction – de l'ordre du kilomètre à la centaine de kilomètres) ou migratrices courte distance, venant majoritairement de la région méditerranéenne (France, Péninsule ibérique, Afrique du Nord pour le Rougegorge familier, le Merle noir, la Grive musicienne, la Fauvette à tête noire, le Pouillot véloce). Elles ne participent donc que faiblement à l'introduction d'espèces de tiques et d'agents pathogènes exotiques, les agents pathogènes retrouvés dans notre étude (Chapitre 1) étant similaires à ceux retrouvés en Europe du Sud [158, 180, 181, 237, 292] bien qu'elles puissent transporter des tiques infectées par des agents pathogènes qui circulent en Afrique du Nord [179, 293]. En revanche, ces espèces aviaires peuvent participer à l'augmentation des populations locales de tiques, apportant majoritairement des individus d'espèces déjà présentes (*I. ricinus* principalement). Par exemple, Ogden *et al.* [294] ont estimé que les oiseaux sont capables d'importer au Canada 50 à 175 millions de tiques *I. scapularis* chaque printemps, pouvant ainsi augmenter leur aire de répartition dans cette région. Nous pouvons imaginer qu'il puisse en être de même en Europe avec *I. ricinus*. De plus, ces espèces aviaires peuvent également importer des agents pathogènes qui circulent déjà en France mais pas forcément dans leurs sites de reproduction. D'autre part, nous avons également caractérisé la diversité des tiques et des agents pathogènes portés par des espèces migratrices longue distance, venant d'Afrique de l'Est, Centrale et du Sud (Fauvette des jardins, Fauvette grisette, Pipit des arbres, Rousserolle verderolle - *Acrocephalus palustris*, Rousserolle effarvate, Pouillot fitis) et qui peuvent être exposées dans ces régions à des espèces de tiques et d'agents pathogènes différents des régions de reproduction et peuvent ainsi introduire de nouvelles espèces dans ces aires, soumettant les populations autochtones à des espèces de parasites exotiques. C'est le cas par exemple des tiques du

genre *Hyalomma* spp. dont cinq nymphes ont été collectées sur deux Rousserolles effarvates capturées respectivement en Corse et dans l'Ain dans le cadre de notre étude (Chapitre 1). Les espèces de tiques du genre *Hyalomma* spp, et en particulier *H. marginatum*, sont endémiques d'Afrique, d'Asie de l'Est et d'Europe du Sud [164, 221]. *H. marginatum* s'est établie récemment dans le sud de la France [295] et a pu être transportée par les oiseaux dans d'autres régions françaises, comme l'Ain dans notre étude. De plus, les tiques du genre *Hyalomma* spp. sont diphasiques et réalisent ainsi leurs stases larvaire et nymphale sur un même hôte avec un délai de trois semaines entre ces stases [122, 164]. Elles passent donc plus de temps sur un même hôte ce qui peut augmenter leurs distances de transport [164]. Les nymphes *Hyalomma* spp. de notre étude ont été collectées sur les oiseaux fin mai et début juin. Deux hypothèses peuvent alors être émises : soit les oiseaux les ont attrapées en mai au Maghreb ou en Espagne, s'ils n'étaient pas encore présents sur leur site de reproduction en France à cette période, soit ils les ont attrapées en France, s'ils étaient déjà présents sur leur site de reproduction en mai. De manière intéressante, les tiques du genre *Hyalomma* spp. sont associées aux milieux secs [295] et ont été collectées dans notre étude sur des Rousserolles effarvates habituellement associées aux milieux humides [221]. Les tiques *Hyalomma* spp. sont vectrices du virus de la fièvre hémorragique de Crimée-Congo (FHCC) [9] et pourraient donc participer à son introduction dans de nouvelles régions de reproduction si les hôtes infestés par ces tiques sont réservoirs compétents pour cet agent pathogène ou si les tiques sont capables d'infecter les autres hôtes présents dans les nouveaux milieux avec ce virus. Il serait intéressant de compléter notre étude par l'analyse des nymphes *Hyalomma* spp. collectées sur les oiseaux dans le cadre de cette thèse afin d'identifier les agents pathogènes potentiellement portés par celles-ci.

Les espèces de tiques et d'agents pathogènes retrouvés sur les oiseaux capturés pendant leur période de reproduction dans notre étude sont similaires à ceux retrouvés sur les oiseaux capturés en migration dans les études européennes, avec *I. ricinus* et *Rickettsia* spp., *Bbsl* et *Anaplasma* spp. comme espèces de tiques et d'agents pathogènes principales [148, 160, 164, 180, 186, 223]. Ces résultats suggèrent que la différence du rôle des oiseaux en période de migration et de reproduction dans les dynamiques de population des tiques et des agents pathogènes n'est pas dans la diversité des espèces de tiques et d'agents pathogènes qu'ils véhiculent, mais plutôt dans la manière dont ils participent à leurs dynamiques de population. En effet, leur rôle est local en période de reproduction alors qu'il implique de grandes échelles géographiques en période de migration. De plus, ces deux événements biologiques peuvent se compléter dans le risque acarologique local des oiseaux : la reproduction implique le nourrissage et l'infection des tiques par les oiseaux tandis que la migration participe à l'augmentation des populations de tiques autochtones ou à l'introduction de nouvelles espèces d'agents pathogènes. Il est donc important de prendre en compte ces deux processus successifs afin de caractériser globalement le potentiel de réservoir des oiseaux, la migration pouvant intensifier le

rôle des oiseaux en reproduction dans le risque acarologique local. Enfin, le rôle des oiseaux dans le risque acarologique après leur période de reproduction en France et dans le transport de tiques et d'agents pathogènes acquis sur le territoire français dans d'autres aires lors de leur migration automnale (d'août à octobre) vers leur aire d'hivernage serait à caractériser afin d'appréhender globalement le potentiel de réservoir des oiseaux au cours de l'ensemble du cycle annuel. En effet, comme reporté dans cette étude (Chapitre 1), certaines espèces de tiques ornithophiles avec une activité automnale (*I. frontalis*) peuvent infester les oiseaux à la fin de la période de reproduction et être relâchées au cours de la migration automnale dans les aires d'halte migratoire ou d'hivernage.

Enfin, comme présenté dans la discussion du chapitre 2, le statut de migration des oiseaux peut influencer localement les paramètres de leur potentiel de réservoir, en particulier leur charge en tiques et leur compétence de réservoir réalisée. De même que l'influence du statut de reproduction sur la charge en tiques des oiseaux (voir Chapitre 2), celle-ci serait à étudier sur la compétence de réservoir réalisée des oiseaux en reproduction en France afin de comprendre si leur mode de migration (résident ou migration courte distance *versus* migration longue distance) peut influencer leur capacité à infecter les tiques dans le milieu. En effet, l'immunité des oiseaux peut être liée à leur statut de migration [278]. Ainsi deux hypothèses peuvent être émises. D'une part, l'immunité des oiseaux migrateurs longue distance, soumis à une plus grande diversité d'espèces de tiques et d'agents pathogènes du fait de leur séjour dans des aires géographiques très variables pourrait différer des oiseaux sédentaires ou migrateurs courte distance soumis à des espèces de tiques et d'agents pathogènes similaires tout au long de l'année. Les oiseaux migrateurs longue distance pourraient ainsi avoir une plus forte immunité et donc une compétence de réservoir réalisée plus faible que les oiseaux résidents ou migrateurs courte distance. A l'inverse ils pourraient avoir une immunité plus faible et une compétence de réservoir réalisée plus forte car ayant plus de difficultés à montrer une réponse spécifique contre les espèces de tiques ou d'agents pathogènes. De plus, il est également possible que les oiseaux migrateurs longue distance allouent plus d'énergie à la migration que les oiseaux résidents ou migrateurs courte distance et donc moins d'énergie à l'immunité. Ils auraient ainsi une compétence de réservoir réalisée plus importante [280]. L'infection des oiseaux peut également être réactivée par la migration comme cela a été montré pour *Bbsl* [290], il est possible qu'ils puissent ainsi infecter les tiques présentes dans leur aire de reproduction. Afin d'améliorer notre compréhension des mécanismes qui déterminent la compétence de réservoir réalisée des oiseaux en reproduction, cette étude serait à compléter par l'analyse de l'influence du statut de migration des espèces aviaires françaises sur leur compétence de réservoir réalisée pour *Bbsl*.

4. Quelles autres espèces d'oiseaux d'intérêt seraient à étudier afin d'approfondir nos connaissances du potentiel de réservoir hôte du compartiment aviaire en période de reproduction en France ?

Le travail réalisé au cours de ce doctorat s'est intéressé aux passereaux en période de reproduction, ordre le plus représenté en France et peuplant les milieux favorables aux tiques. La communauté des 13 espèces étudiées à Sénart pourrait être complétée par l'étude d'autres espèces pour lesquelles nous ne disposons pas de données régulières de comptage au cours du temps mais qui présentent des prévalences et des abondances d'infestation relativement élevées par rapport aux autres espèces de cette communauté. C'est le cas notamment du Geai des chênes qui a une prévalence d'infestation (P) dans la forêt de Sénart de 0,8 et une abondance d'infestation moyenne (Ab moy) de 9,6 tiques et de l'Etourneau sansonnet (P = 1 ; Ab moy = 11), ces deux espèces étant présentes en densités relativement élevées dans la forêt de Sénart. Un effort de capture spécifique sur ces deux espèces serait donc à réaliser sur le long terme afin d'étudier avec plus de précision leur rôle dans le nourrissage local des tiques en forêt de Sénart au cours du temps, en considérant leurs charges en tiques et leurs densités dans ce milieu.

D'autres ordres aviaires peuvent également participer à la dynamique de population des tiques et des *Bbsl* comme cela a été montré pour certaines espèces d'oiseau « gibier » comme le faisan de Colchide (*Phasianus colchicus*) qui présente des charges en tiques importantes, qui est capable d'infecter les tiques en *Bbsl* [71] et qui peut présenter une durée d'infectivité pour *Bbsl* de 3 mois [71]. Une capture ciblée de cette espèce, d'une part en forêt de Sénart et, d'autre part, dans d'autres régions françaises serait à réaliser afin de définir son potentiel de réservoir hôte puis de le relativiser avec celui des autres hôtes (aviaires et non aviaires) présents dans le milieu. De plus, dans l'étude présentée dans le chapitre 1, des tiques ont été collectées sur deux espèces de rapaces diurnes, l'Aigle royal (*H. punctata*) et l'Aigle de Bonelli (*Rhipicephalus* spp.) et une espèce de rapace nocturne, la Chevêche d'Athéna (*I. arboricola*), suggérant que ces espèces peuvent participer à la dynamique de population de certaines espèces de tiques. Aucune larve n'ayant été collectée sur l'Aigle de Bonelli et la Chevêche d'Athéna, les agents pathogènes potentiellement présents dans ces tiques n'ont pas été analysés. En revanche, les bactéries *A. phagocytophilum* et *Rickettsia* spp. ont été détectées dans les larves collectées sur l'Aigle royal, contrairement aux bactéries *Bbsl*. Une étude conduite en Allemagne a détecté la présence de *Bbsl* dans le sang de deux espèces de rapaces, le Hibou grand-duc (*Bubo bubo*) et la Buse variable (*Buteo buteo*), suggérant un rôle de celles-ci dans la circulation de ces bactéries. Davantage de recherches sont nécessaires sur les rapaces, espèces plus rares et présentes dans des milieux différents des forêts, afin de comprendre comment celles-ci interviennent

dans la dynamique de population des tiques et la circulation des agents pathogènes (*Bbsl* notamment). De plus, des bactéries *Bbsl* ont été détectées dans un échantillon cloacal d'un Canard colvert (*Anas platyrhynchos*) en Slovaquie. Cette espèce, qui peuple les milieux aquatiques en densité relativement élevée, pourrait jouer un rôle dans la circulation des *Bbsl* dans d'autres milieux dans lesquels les humains peuvent intervenir lors de leurs activités de plein air. Une étude approfondie de cette espèce est nécessaire afin d'identifier les espèces de tiques qu'elle peut potentiellement nourrir et comprendre comment elle participe à la circulation locale des *Bbsl*. Enfin, les oiseaux marins, comme le Macareux moine (*Fratercula arctica*), les Guillemots (*Uria* spp.) ou le Petit pingouin (*Alca torda*), qui participent aux dynamiques de population d'autres espèces de tiques (en particulier *I. uriae*), peuvent également être impliqués dans la circulation des *Bbsl* (*B. garinii* notamment) comme cela a été montré dans des études qui ont analysé le sang de certaines espèces d'oiseaux marins ainsi que les tiques portées par ces dernières [296-302]. Les oiseaux marins étant présents la plupart du temps dans des milieux différents de ceux des humains, qu'en est-il de leur rôle dans le risque acarologique associé à la maladie de Lyme ? Afin d'apporter des éléments de réponse, leur potentiel de réservoir serait à caractériser afin de connaître leur rôle dans la production de tiques infectées en *B. garinii* dans d'autres habitats, ces derniers ayant un mode de nidification (colonies denses où plusieurs espèces peuvent interagir) qui peut augmenter leur potentiel de réservoir hôte car favorisant les interactions étroites entre les oiseaux, les tiques et les agents pathogènes [300].

CONCLUSION

Peu d'études se sont intéressées au potentiel de réservoir hôte des oiseaux en reproduction dans la circulation des bactéries *Bbsl* en France. Le travail réalisé au cours de ce doctorat a permis d'étoffer les connaissances sur cette problématique, notamment en considérant une grande diversité d'espèces aviaires pendant leur période de reproduction. Cela a permis de réaliser un état des connaissances sur la diversité des espèces de tiques qui infestent les hôtes aviaires lors de cette période et des agents pathogènes qui circulent chez les larves portées par les oiseaux. De plus, nous avons pu identifier les espèces aviaires potentiellement capables d'infecter les tiques en *Bbsl* lors de leur repas sanguin, bien que d'autres analyses soient nécessaires pour déterminer avec précision ces espèces. Ce travail a également permis d'identifier les espèces aviaires, d'une communauté donnée, les plus impliquées dans le nourrissage local des tiques en considérant à la fois leur charge en tiques et leur densité dans le milieu. Cela serait à compléter, d'une part, avec les autres paramètres définissant la production de tiques (succès de repas, succès de mue et survie des tiques) afin de caractériser le rôle réel des oiseaux dans la production locale des tiques et, d'autre part, avec la compétence de réservoir réalisée pour *Bbsl* afin d'identifier les espèces aviaires capables de produire des tiques infectées dans le milieu. Dans une perspective de prévention de la maladie de Lyme, ces analyses seraient à réaliser dans d'autres sites contrastés en communautés aviaires et en habitats afin d'identifier les localités les plus impactées par le risque acarologique en fonction, d'une part, des communautés aviaires présentes puis, d'autre part, des autres compartiments d'hôtes. L'échantillon des espèces d'oiseaux serait également à compléter afin d'obtenir la vision la plus large possible du rôle du compartiment aviaire dans la circulation des *Bbsl* lors de la période de reproduction. Cela nous permettrait de caractériser le risque acarologique en fonction des hôtes aviaires présents et ainsi de cibler les actions de prévention et d'information dans les zones à risque.

BIBLIOGRAPHIE

1. De La Fuente, J., et al., *Flying ticks: Anciently evolved associations that constitute a risk of infectious disease spread*. Parasites and Vectors, 2015. **8**(1).
2. Estrada-Peña, A., et al., *Effects of environmental change on zoonotic disease risk: an ecological primer*. Trends in parasitology, 2014. **30**(4): p. 205-214.
3. Jones, K.E., et al., *Global trends in emerging infectious diseases*. Nature, 2008. **451**(7181): p. 990-993.
4. Toledo, Á., et al., *Tick-borne zoonotic bacteria in ticks collected from central Spain*. The American journal of tropical medicine and hygiene, 2009. **81**(1): p. 67-74.
5. Jongejans, F. and G. Uilenberg, *The global importance of ticks*. Parasitology, 2004. **129**(S1): p. S3-S14.
6. Sonenshine, D.E. and R.M. Roe, *Biology of ticks*. 2013: Oxford University Press.
7. Stanek, G., et al., *Lyme borreliosis*. The Lancet, 2012. **379**(9814): p. 461-473.
8. Tamzali, Y., *Equine piroplasmiasis: An updated review*. Equine Veterinary Education, 2013. **25**(11): p. 590-598.
9. McCoy, K.D. and N. Boulanger, *Tiques et maladies à tiques: biologie, écologie évolutive, épidémiologie*. 2015.
10. Huang, C.-I., et al., *High burdens of Ixodes scapularis larval ticks on white-tailed deer may limit Lyme disease risk in a low biodiversity setting*. Ticks and tick-borne diseases, 2019. **10**(2): p. 258-268.
11. Marsot, M., *Modification du risque d'une maladie multi-hôtes suite à l'introduction d'une espèce réservoir : Cas de la maladie de Lyme et du tania de Sibérie en Ile-de-France*, in Clermont-Ferrand. 2011, Blaise Pascal.
12. Brunner, J.L., K. LoGiudice, and R.S. Ostfeld, *Estimating reservoir competence of Borrelia burgdorferi hosts: prevalence and infectivity, sensitivity, and specificity*. J Med Entomol, 2008. **45**(1): p. 139-47.
13. Giardina, A.R., et al., *Modeling the role of songbirds and rodents in the ecology of lyme disease*. Canadian Journal of Zoology, 2000. **78**(12): p. 2184-2197.
14. Hofmeister, T.R., et al., *Few vertebrate species dominate the Borrelia burgdorferi s.l. Life cycle*. Environmental Research Letters, 2016. **11**(4).
15. LoGiudice, K., et al., *The ecology of infectious disease: effects of host diversity and community composition on Lyme disease risk*. Proc Natl Acad Sci U S A, 2003. **100**(2): p. 567-71.

16. Mather, T.N., et al., *Comparing the relative potential of rodents as reservoirs of the Lyme disease spirochete (Borrelia burgdorferi)*. American Journal of Epidemiology, 1989. **130**(1): p. 143-150.
17. Hartemink, N., et al., *The basic reproduction number for complex disease systems: Defining R₀ for tick-borne infections*. The American Naturalist, 2008. **171**(6): p. 743-754.
18. Randolph, S., *Ticks are not insects: consequences of contrasting vector biology for transmission potential*. Parasitology Today, 1998. **14**(5): p. 186-192.
19. Randolph, S.E. and N.G. Craine, *General framework for comparative quantitative studies on transmission of tick-borne diseases using Lyme borreliosis in Europe as an example*. Journal of medical entomology, 1995. **32**(6): p. 765-777.
20. Brisson, D. and D.E. Dykhuizen, *A modest model explains the distribution and abundance of Borrelia burgdorferi strains*. Am J Trop Med Hyg, 2006. **74**(4): p. 615-22.
21. Dumas, A., et al., *Transmission patterns of tick-borne pathogens among birds and rodents in a forested park in southeastern Canada*. PLoS One, 2022. **17**(4): p. e0266527.
22. Kahl, O., et al., *Ecological research on Borrelia burgdorferi sensu lato: terminology and some methodological pitfalls*. Lyme borreliosis: biology, epidemiology and control, 2002: p. 29-46.
23. Fabri, N.D., et al., *Wild ungulate species differ in their contribution to the transmission of Ixodes ricinus-borne pathogens*. Parasites & Vectors, 2021. **14**(1): p. 1-15.
24. Loss, S.R., et al., *A quantitative synthesis of the role of birds in carrying ticks and tick-borne pathogens in North America*. Oecologia, 2016. **182**(4): p. 947-959.
25. Ostfeld, R.S., et al., *Life history and demographic drivers of reservoir competence for three tick-borne zoonotic pathogens*. PLoS One, 2014. **9**(9): p. e107387.
26. van Duijvendijk, G., H. Sprong, and W. Takken, *Multi-trophic interactions driving the transmission cycle of Borrelia afzelii between Ixodes ricinus and rodents: a review*. Parasit Vectors, 2015. **8**: p. 643.
27. Rataud, A., et al., *Research effort on birds' reservoir host potential for Lyme borreliosis: A systematic review and perspectives*. Transbound Emerg Dis, 2021.
28. Voordouw, M.J., *Co-feeding transmission in Lyme disease pathogens*. Parasitology, 2015. **142**(2): p. 290-302.
29. Sato, Y. and M. Nakao, *Transmission of the Lyme disease spirochete, Borrelia garinii, between infected and uninfected immature Ixodes persulcatus during cofeeding on mice*. The Journal of parasitology, 1997. **83**(3): p. 547-550.
30. Beckmann, S., et al., *Rodent species as possible reservoirs of Borrelia burgdorferi in a prairie ecosystem*. Ticks Tick Borne Dis, 2019. **10**(5): p. 1162-1167.

31. Martello, E., et al., *Borrelia burgdorferi sensu lato and spotted fever group rickettsiae in small rodents and attached ticks in the Northern Apennines, Italy*. Ticks Tick Borne Dis, 2019. **10**(4): p. 862-867.
32. Mysterud, A., et al., *How general are generalist parasites? The small mammal part of the Lyme disease transmission cycle in two ecosystems in northern Europe*. Oecologia, 2019. **190**(1): p. 115-126.
33. Pisanu, B., et al., *Introduced Siberian chipmunks are more heavily infested by ixodid ticks than are native bank voles in a suburban forest in France*. Int J Parasitol, 2010. **40**(11): p. 1277-83.
34. Falchi, A., et al., *Autochthonous and migratory birds as a dispersion source for Ixodes ricinus in southern Italy*. Exp Appl Acarol, 2012. **58**(2): p. 167-74.
35. Klitgaard, K., et al., *Screening for multiple tick-borne pathogens in Ixodes ricinus ticks from birds in Denmark during spring and autumn migration seasons*. Ticks Tick Borne Dis, 2019. **10**(3): p. 546-552.
36. Mysterud, A., et al., *Lyme neuroborreliosis and bird populations in northern Europe*. Proc Biol Sci, 2019. **286**(1903): p. 20190759.
37. Marsot, M., et al., *Which forest bird species are the main hosts of the tick, Ixodes ricinus, the vector of Borrelia burgdorferi sensu lato, during the breeding season?* Int J Parasitol, 2012. **42**(8): p. 781-8.
38. Richter, D., et al., *Absence of Lyme disease spirochetes in larval Ixodes ricinus ticks*. Vector-Borne and Zoonotic Diseases, 2012. **12**(1): p. 21-27.
39. Norte, A.C., et al., *Diversity and seasonal patterns of ticks parasitizing wild birds in western Portugal*. Exp Appl Acarol, 2012. **58**(3): p. 327-39.
40. Levi, T., et al., *Quantifying dilution and amplification in a community of hosts for tick-borne pathogens*. Ecol Appl, 2016. **26**(2): p. 484-98.
41. Kirstein, F. and J. Gray, *A molecular marker for the identification of the zoonotic reservoirs of Lyme borreliosis by analysis of the blood meal in its European vector Ixodes ricinus*. Applied and Environmental Microbiology, 1996. **62**(11): p. 4060-4065.
42. Pichon, B., et al., *Detection and identification of pathogens and host DNA in unfed host-seeking Ixodes ricinus L. (Acari: Ixodidae)*. J Med Entomol, 2003. **40**(5): p. 723-31.
43. Humair, P.F., et al., *Molecular identification of bloodmeal source in Ixodes ricinus ticks using 12S rDNA as a genetic marker*. Journal of Medical Entomology, 2007. **44**(5): p. 869-880.
44. Pichon, B., et al., *Blood-meal analysis for the identification of reservoir hosts of tick-borne pathogens in Ireland*. Vector Borne Zoonotic Dis, 2005. **5**(2): p. 172-80.

45. Cadenas, F.M., et al., *Identification of host bloodmeal source and Borrelia burgdorferi sensu lato in field-collected Ixodes ricinus ticks in chaumont (Switzerland)*. Journal of Medical Entomology, 2007. **44**(6): p. 1109-1117.
46. Honig, V., et al., *Broad-range survey of vector-borne pathogens and tick host identification of Ixodes ricinus from Southern Czech Republic*. FEMS Microbiol Ecol, 2017. **93**(11).
47. Gray, J., O. Kahl, and A. Zintl, *What do we still need to know about Ixodes ricinus?* Ticks Tick Borne Dis, 2021. **12**(3): p. 101682.
48. Collini, M., et al., *Identification of Ixodes ricinus blood meals using an automated protocol with high resolution melting analysis (HRMA) reveals the importance of domestic dogs as larval tick hosts in Italian alpine forests*. Parasit Vectors, 2016. **9**(1): p. 638.
49. Wodecka, B., A. Rymaszewska, and B. Skotarczak, *Host and pathogen DNA identification in blood meals of nymphal Ixodes ricinus ticks from forest parks and rural forests of Poland*. Exp Appl Acarol, 2014. **62**(4): p. 543-55.
50. Wodecka, B. and B. Skotarczak, *Identification of host blood-meal sources and Borrelia in field-collected Ixodes ricinus ticks in north-western Poland*. Ann Agric Environ Med, 2016. **23**(1): p. 59-63.
51. Goethert, H.K. and S.R. Telford, 3rd, *Host contributions to the force of Borrelia burgdorferi and Babesia microti transmission differ at edges of and within a small habitat patch*. Appl Environ Microbiol, 2022: p. aem0239121.
52. Wolcott, K.A., et al., *Host association of Borrelia burgdorferi sensu lato: A review*. Ticks Tick Borne Dis, 2021. **12**(5): p. 101766.
53. Strnad, M., et al., *Europe-wide meta-analysis of Borrelia burgdorferi sensu lato prevalence in questing Ixodes ricinus ticks*. Applied and environmental microbiology, 2017. **83**(15): p. e00609-17.
54. Margos, G., V. Fingerle, and S. Reynolds, *Borrelia bavariensis: vector switch, niche invasion, and geographical spread of a tick-borne bacterial parasite*. Frontiers in Ecology and Evolution, 2019. **7**: p. 401.
55. Kurtenbach, K., et al., *Host association of Borrelia burgdorferi sensu lato—the key role of host complement*. Trends in microbiology, 2002. **10**(2): p. 74-79.
56. Kurtenbach, K., et al., *Fundamental processes in the evolutionary ecology of Lyme borreliosis*. Nature Reviews Microbiology, 2006. **4**(9): p. 660-669.
57. Humair, P.-F., et al., *Strain variation of Lyme disease spirochetes isolated from Ixodes ricinus ticks and rodents collected in two endemic areas in Switzerland*. Journal of medical entomology, 1995. **32**(4): p. 433-438.

58. Hu, C.M., et al., *Apodemus sp. rodents, reservoir hosts for Borrelia afzelii in an endemic area in Switzerland*. Zentralblatt für Bakteriologie, 1997. **285**(4): p. 558-564.
59. Humair, P., O. Rais, and L. Gern, *Transmission of Borrelia afzelii from Apodemus mice and Clethrionomys voles to Ixodes ricinus ticks: differential transmission pattern and overwintering maintenance*. Parasitology, 1999. **118**(1): p. 33-42.
60. Sürth, V., et al., *Bactericidal activity of avian complement: a contribution to understand avian-host tropism of Lyme borreliae*. Parasit Vectors, 2021. **14**(1): p. 451.
61. Gray, J., et al., *Studies on the ecology of Lyme disease in a deer forest in County Galway, Ireland*. Journal of Medical Entomology, 1992. **29**(6): p. 915-920.
62. Jaenson, T.G. and L. Tälleklint, *Incompetence of roe deer as reservoirs of the Lyme borreliosis spirochete*. Journal of medical entomology, 1992. **29**(5): p. 813-817.
63. Tälleklint, L. and T.G. Jaenson, *Transmission of Borrelia burgdorferi sl from mammal reservoirs to the primary vector of Lyme borreliosis, Ixodes ricinus (Acari: Ixodidae), in Sweden*. Journal of Medical Entomology, 1994. **31**(6): p. 880-886.
64. Parise, C.M., et al., *Experimental demonstration of reservoir competence of the white-footed mouse, Peromyscus leucopus (Rodentia: Cricetidae), for the lyme disease spirochete, Borrelia mayonii (Spirochaetales: Spirochaetaceae)*. J Med Entomol, 2020. **57**(3): p. 927-932.
65. Humair, P.-F. and L. Gern, *Relationship between Borrelia burgdorferi sensu lato species, red squirrels (Sciurus vulgaris) and Ixodes ricinus in enzootic areas in Switzerland*. Acta tropica, 1998. **69**(3): p. 213-227.
66. Kurtenbach, K., et al., *Differential transmission of the genospecies of Borrelia burgdorferi sensu lato by game birds and small rodents in England*. Appl Environ Microbiol, 1998. **64**(4): p. 1169-74.
67. Hanincova, K., et al., *Association of Borrelia garinii and B. valaisiana with songbirds in Slovakia*. Appl Environ Microbiol, 2003. **69**(5): p. 2825-30.
68. Comstedt, P., et al., *Migratory passerine birds as reservoirs of Lyme borreliosis in Europe*. Emerg Infect Dis, 2006. **12**(7): p. 1087-95.
69. Dubska, L., et al., *Synanthropic birds influence the distribution of Borrelia species: analysis of Ixodes ricinus ticks feeding on passerine birds*. Appl Environ Microbiol, 2011. **77**(3): p. 1115-7.
70. Humair, P.F., et al., *An avian reservoir (Turdus merula) of the Lyme borreliosis spirochetes*. Zentralbl Bakteriol, 1998. **287**(4): p. 521-38.
71. Kurtenbach, K., et al., *Competence of pheasants as reservoirs for Lyme disease spirochetes*. J Med Entomol, 1998. **35**(1): p. 77-81.

72. Jahfari, S., et al., *Melting pot of tick-borne zoonoses: the European hedgehog contributes to the maintenance of various tick-borne diseases in natural cycles urban and suburban areas*. Parasit Vectors, 2017. **10**(1): p. 134.
73. Richter, D., et al., *Relationships of a novel Lyme disease spirochete, Borrelia spielmani sp. nov., with its hosts in Central Europe*. Applied and environmental microbiology, 2004. **70**(11): p. 6414-6419.
74. Richter, D., D.B. Schlee, and F.-R. Matuschka, *Reservoir competence of various rodents for the Lyme disease spirochete Borrelia spielmanii*. Applied and environmental microbiology, 2011. **77**(11): p. 3565-3570.
75. Skuballa, J., et al., *European hedgehogs as hosts for Borrelia spp., Germany*. Emerging Infectious Diseases, 2007. **13**(6): p. 952.
76. Pérez, D., et al., *Seasonality of Ixodes ricinus ticks on vegetation and on rodents and Borrelia burgdorferi sensu lato genospecies diversity in two Lyme borreliosis–endemic areas in Switzerland*. Vector-Borne and Zoonotic Diseases, 2012. **12**(8): p. 633-644.
77. Amore, G., et al., *Borrelia lusitaniae in immature Ixodes ricinus (Acari: Ixodidae) feeding on common wall lizards in Tuscany, central Italy*. Journal of medical entomology, 2007. **44**(2): p. 303-307.
78. Norte, A.C., et al., *The importance of lizards and small mammals as reservoirs for Borrelia lusitaniae in Portugal*. Environ Microbiol Rep, 2015. **7**(2): p. 188-93.
79. Richter, D. and F.-R. Matuschka, *Perpetuation of the Lyme disease spirochete Borrelia lusitaniae by lizards*. Applied and environmental microbiology, 2006. **72**(7): p. 4627-4632.
80. Vandekerckhove, O., E. De Buck, and E. Van Wijngaerden, *Lyme disease in Western Europe: an emerging problem? A systematic review*. Acta Clin Belg, 2021. **76**(3): p. 244-252.
81. Hansford, K.M., et al., *Questing Ixodes ricinus ticks and Borrelia spp. in urban green space across Europe: A review*. Zoonoses Public Health, 2022.
82. Lecointre, G. and H. Le Guyader, *Classification phylogénétique du vivant: tome 2*. 2017: Belin.
83. Rodhain, F. and C. Perez, *Précis of medical and veterinary entomology*. Précis of medical and veterinary entomology., 1985.
84. Mannelli, A., et al., *Ecology of Borrelia burgdorferi sensu lato in Europe: Transmission dynamics in multi-host systems, influence of molecular processes and effects of climate change*. FEMS Microbiology Reviews, 2012. **36**(4): p. 837-861.
85. Gethmann, J., et al., *Research paper on abiotic factors and their influence on Ixodes ricinus activity-observations over a two-year period at several tick collection sites in Germany*. Parasitol Res, 2020. **119**(5): p. 1455-1466.

86. Ginsberg, H.S., et al., *Local abundance of Ixodes scapularis in forests: effects of environmental moisture, vegetation characteristics, and host abundance*. Ticks and tick-borne diseases, 2020. **11**(1): p. 101271.
87. Remesar, S., et al., *Tick species diversity and population dynamics of Ixodes ricinus in Galicia (north-western Spain)*. Ticks Tick Borne Dis, 2019. **10**(1): p. 132-137.
88. Requena-García, F., et al., *Influence of environmental temperature and humidity on questing ticks in central Spain*. Exp Appl Acarol, 2017. **71**(3): p. 277-290.
89. Shashina, N., *Total duration of life cycle. Taiga Tick Ixodes Persulcatus Schulze (Acarina, Ixodidae): Morphology, Systematics, Ecology, and Medical Significance*,(Leningrad: Nauka), 1985: p. 275-277.
90. Karpovich, V., *The life cycle of Ceratixodes putus Pick.-Camb. under the conditions of the Murman Coast*. Parazitologiya, 1973. **7**(2): p. 128-134.
91. Belozarov, V., *Ecological rhythms in ticks (Ixodoidea) and their regulation*. Parazitologicheskii sbornik, 1981.
92. Dantas-Torres, F., *The brown dog tick, Rhipicephalus sanguineus (Latreille, 1806) (Acari: Ixodidae): from taxonomy to control*. Vet Parasitol, 2008. **152**(3-4): p. 173-85.
93. Heylen, D., et al., *Differential diagnosis of three common Ixodes spp. ticks infesting songbirds of Western Europe: Ixodes arboricola, I. frontalis and I. ricinus*. Ticks Tick Borne Dis, 2014. **5**(6): p. 693-700.
94. Matulaityte, V., J. Radzijeuskaja, and A. Paulauskas, *First records of Ixodes lividus from sand martin (Riparia riparia) nests in Lithuania*. J Vector Ecol, 2017. **42**(2): p. 264-270.
95. Ostfeld, R.S., et al., *Climate, deer, rodents, and acorns as determinants of variation in Lyme-disease risk*. PLoS biology, 2006. **4**(6): p. e145.
96. Ostfeld, R.S., et al., *Effects of acorn production and mouse abundance on abundance and Borrelia burgdorferi infection prevalence of nymphal Ixodes scapularis ticks*. Vector borne and zoonotic diseases, 2001. **1**(1): p. 55-63.
97. Bosch, M. and J. Figuerola, *Detrimental effects of ticks Ornithodoros maritimus on the growth of yellow-legged gull Larus michahellis chicks*. 1999.
98. Feare, C.J. and E.L. Gill, *The life cycle of the tick Amblyomma loculosum in a Sooty Tern Sterna fuscata colony in the Seychelles*. Journal of Zoology, 1997. **241**(4): p. 643-648.
99. Sonenshine, D. and R.M. Roe, *Biology of ticks*. 2014.
100. Rehacek, J., *Transovarial transmission of tick-borne encephalitis virus by ticks*. Acta virologica, 1962. **6**(3): p. 220-26.
101. Chauvin, A., et al., *Babesia and its hosts: adaptation to long-lasting interactions as a way to achieve efficient transmission*. Veterinary research, 2009. **40**(2): p. 1-18.

102. Gern, L. and O. Rais, *Efficient transmission of Borrelia burgdorferi between co-feeding Ixodes ricinus ticks (Acari: Ixodidae)*. Journal of medical entomology, 1996. **33**(1): p. 189-192.
103. Randolph, S., L. Gern, and P. Nuttall, *Co-feeding ticks: epidemiological significance for tick-borne pathogen transmission*. Parasitology today, 1996. **12**(12): p. 472-479.
104. Hayes, S., W. Burgdorfer, and A. Aeschlimann, *Sexual transmission of spotted fever group rickettsiae by infected male ticks: detection of rickettsiae in immature spermatozoa of Ixodes ricinus*. Infection and immunity, 1980. **27**(2): p. 638-642.
105. Alekseev, A.N., et al., *Sexual transmission of Borrelia garinii by male Ixodes persulcatus ticks (Acari, Ixodidae)*. Exp Appl Acarol, 1999. **23**(2): p. 165-9.
106. Heylen, D., et al., *Transmission dynamics of Borrelia burgdorferi s.l. in a bird tick community*. Environ Microbiol, 2013. **15**(2): p. 663-73.
107. Léger, E., et al., *Changing distributions of ticks: causes and consequences*. Experimental and Applied Acarology, 2013. **59**(1): p. 219-244.
108. Tack, W., et al., *The abundance of Ixodes ricinus ticks depends on tree species composition and shrub cover*. Parasitology, 2012. **139**(10): p. 1273-1281.
109. Agoulon, A., et al., *A vegetation index qualifying pasture edges is related to Ixodes ricinus density and to Babesia divergens seroprevalence in dairy cattle herds*. Veterinary parasitology, 2012. **185**(2-4): p. 101-109.
110. Pérez-Eid, C., *Les tiques: identification, biologie, importance médicale et vétérinaire*. 2007: Lavoisier.
111. Boyard, C., G. Vourc'h, and J. Barnouin, *The relationships between Ixodes ricinus and small mammal species at the woodland–pasture interface*. Experimental and Applied Acarology, 2008. **44**(1): p. 61-76.
112. Estrada-Peña, A., A.D. Mihalca, and T.N. Petney, *Ticks of Europe and North Africa: a guide to species identification*. 2018: Springer.
113. Hofmeester, T.R., et al., *Deer presence rather than abundance determines the population density of the sheep tick, Ixodes ricinus, in Dutch forests*. Parasit Vectors, 2017. **10**(1): p. 433.
114. Hildebrandt, A., et al., *Coxiella burnetii and coinfections in Ixodes ricinus ticks in Central Germany*. Vector Borne Zoonotic Dis, 2011. **11**(8): p. 1205-7.
115. Gehringer, H., et al., *Presence of an emerging subclone of Francisella tularensis holarctica in Ixodes ricinus ticks from south-western Germany*. Ticks Tick Borne Dis, 2013. **4**(1-2): p. 93-100.
116. Ben, I. and I. Lozynskyi, *Prevalence of Anaplasma phagocytophilum in Ixodes ricinus and Dermacentor reticulatus and coinfection with Borrelia burgdorferi and Tick-Borne Encephalitis virus in western Ukraine*. Vector Borne Zoonotic Dis, 2019. **19**(11): p. 793-801.

117. Stańczak, J., et al., *Prevalence of different Rickettsia spp. in Ixodes ricinus and Dermacentor reticulatus ticks (Acari: Ixodidae) in north-eastern Poland*. Ticks Tick Borne Dis, 2018. **9**(2): p. 427-434.
118. Welc-Falęciak, R., et al., *Diversity of Babesia in Ixodes ricinus ticks in Poland*. Adv Med Sci, 2012. **57**(2): p. 364-9.
119. Fares, W., et al., *Tick-borne encephalitis virus in Ixodes ricinus (Acari: Ixodidae) ticks, Tunisia*. Ticks Tick Borne Dis, 2021. **12**(1): p. 101606.
120. Gaunt, M., et al., *Definitive identification of louping ill virus by RT-PCR and sequencing in field populations of Ixodes ricinus on the Lochindorb estate*. Archives of virology, 1997. **142**(6): p. 1181-1191.
121. Arthur, D.R., *British ticks*. British ticks., 1963.
122. Hillyard, P.D., *Ticks of north-west Europe*. 1996: Field Studies Council.
123. Kocianova, E., et al., *Seasonal infestation of birds with immature stages of Ixodes ricinus and Ixodes arboricola*. Ticks Tick Borne Dis, 2017. **8**(3): p. 423-431.
124. White, J., D. Heylen, and E. Matthysen, *Adaptive timing of detachment in a tick parasitizing hole-nesting birds*. Parasitology, 2012. **139**(2): p. 264-270.
125. Heylen, D. and E. Matthysen, *Contrasting detachment strategies in two congeneric ticks (Ixodidae) parasitizing the same songbird*. Parasitology, 2010. **137**(4): p. 661-667.
126. Nowak-Chmura, M., et al., *Species diversity of ticks (Acari: Ixodida) on migrating birds on the Baltic Sea coast of Poland*. Zoological Studies, 2012. **51**(8): p. 1411-1417.
127. Siuda, K., A. Majszyk, and M. Nowak, *Ticks (Acari: Ixodida) parasitizing birds (Aves) in Poland*. Biol Lett, 2006. **43**: p. 147-151.
128. Heylen, D. and E. Matthysen, *Effect of tick parasitism on the health status of a passerine bird*. Functional Ecology, 2008. **22**(6): p. 1099-1107.
129. Heylen, D.J., et al., *Seasonal feeding activity of the tree-hole tick, Ixodes arboricola*. Parasitology, 2014. **141**(8): p. 1044-51.
130. Spitalska, E., et al., *The importance of Ixodes arboricola in transmission of Rickettsia spp., Anaplasma phagocytophilum, and Borrelia burgdorferi sensu lato in the Czech Republic, Central Europe*. Vector Borne and Zoonotic Diseases, 2011. **11**(9): p. 1235-1241.
131. Liebisch, G., et al., *Biology and life cycle of Ixodes (Pholeoixodes) arboricola Schulze and Schlotke, 1929 (Ixodidae)*. Acarology IX, 1996. **1**: p. 453-455.
132. Plantard, O., et al., *Where to find questing Ixodes frontalis ticks? Under bamboo bushes!* Ticks Tick Borne Dis, 2020. **12**(2): p. 101625.
133. Heylen, D., et al., *Are the specialized bird ticks, Ixodes arboricola and I. frontalis, competent vectors for Borrelia burgdorferi sensu lato?* Environ Microbiol, 2014. **16**(4): p. 1081-9.

134. Agoulon, A., et al., *Unravelling the phenology of Ixodes frontalis, a common but understudied tick species in Europe*. Ticks and tick-borne diseases, 2019. **10**(3): p. 505-512.
135. Doby, J.M., *Contribution à la connaissance de la biologie de Ixodes (Trichotoixodes) Parileach (= I. Frontalis (panzer)) (Acari : Ixodidae), tique spécifique des oiseaux*. Acarologia, 1998. **39**(4): p. 314-325.
136. Martyn, K.P., *Provisional atlas of the ticks (Ixodoidea) of the British Isles*. 1988.
137. Monks, D., M. Fisher, and N. Forbes, *Ixodes frontalis and avian tick-related syndrome in the United Kingdom*. Journal of Small Animal Practice, 2006. **47**(8): p. 451-455.
138. Cull, B., et al., *Surveillance of British ticks: An overview of species records, host associations, and new records of Ixodes ricinus distribution*. Ticks and tick-borne diseases, 2018. **9**(3): p. 605-614.
139. Gilot, B., J. Beaucournu, and C. Chastel, *Collecte «au drapeau» et fixation sur l'homme d'Ixodes (Trichotoixodes) frontalis (Panzer, 1795)*. Parasite, 1997. **4**(2): p. 197-199.
140. Barandika, J., et al., *Risk factors associated with ixodid tick species distributions in the Basque region in Spain*. Medical and veterinary entomology, 2006. **20**(2): p. 177-188.
141. Bona, M. and M. Stanko, *First records of the tick Ixodes frontalis (Panzer, 1795)(Acari, Ixodidae) in Slovakia*. Ticks and tick-borne diseases, 2013. **4**(6): p. 478-481.
142. Ceballos, L.A., et al., *Habitat and occurrence of ixodid ticks in the Liguria region, northwest Italy*. Experimental and Applied Acarology, 2014. **64**(1): p. 121-135.
143. Schorn, S., et al., *First record of Ixodes frontalis collected by flagging in Germany*. Ticks and tick-borne diseases, 2011. **2**(4): p. 228-230.
144. Mans, B., R. Gothe, and A. Neitz, *Biochemical perspectives on paralysis and other forms of toxicoses caused by ticks*. Parasitology, 2004. **129**(S1): p. S95-S111.
145. Chastel, C., et al., *Chize virus, a new phlebovirus isolated in France from Ixodes (Trichotoixodes) frontalis*. Acta virologica, 1999. **43**(5): p. 279-283.
146. Movila, A., et al., *Detection of tick-borne pathogens in ticks from migratory birds in the Baltic region of Russia*. Med Vet Entomol, 2013. **27**(1): p. 113-7.
147. Jahfari, S., et al., *Circulation of four Anaplasma phagocytophilum ecotypes in Europe*. Parasites & vectors, 2014. **7**(1): p. 1-11.
148. Heylen, D., et al., *Pathogen communities of songbird-derived ticks in Europe's low countries*. Parasit Vectors, 2017. **10**(1): p. 497.
149. Norte, A.C., et al., *Birds as reservoirs for Borrelia burgdorferi s.l. in Western Europe: circulation of B. turdi and other genospecies in bird-tick cycles in Portugal*. Environ Microbiol, 2013. **15**(2): p. 386-97.

150. Norte, A.C., et al., *Host dispersal shapes the population structure of a tick-borne bacterial pathogen*. Mol Ecol, 2019. **29**(3): p. 485-501.
151. Estrada-Peña, A., S. Nava, and T. Petney, *Description of all the stages of Ixodes inopinatus n. sp.(Acari: Ixodidae)*. Ticks and tick-borne diseases, 2014. **5**(6): p. 734-743.
152. Oliver Jr, J.H., *Biology and systematics of ticks (Acari: Ixodida)*. Annual review of Ecology and Systematics, 1989. **20**(1): p. 397-430.
153. König, C., *Oiseaux d'Europe* Vol. 1. 1968.
154. Ghislain, M., *Réponses démographiques des oiseaux aux changements globaux dans l'espace : des tendances nationales à la gestion locale*, M.N.d.H. Naturelle, Editor. 2017.
155. Heylen, D.J., *Ecological interactions between songbirds, ticks, and Borrelia burgdorferi s.l. in Europe*. Ecology and prevention of Lyme borreliosis. Ecology and Control of Vector-borne diseases, 2016. **4**: p. 91-101.
156. Woolhouse, M.E., et al., *Heterogeneities in the transmission of infectious agents: implications for the design of control programs*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1997. **94**(1): p. 338-342.
157. Dubska, L., et al., *Differential role of passerine birds in distribution of Borrelia spirochetes, based on data from ticks collected from birds during the postbreeding migration period in Central Europe*. Appl Environ Microbiol, 2009. **75**(3): p. 596-602.
158. Estrada-Pena, A., et al., *Hosts and pathogen detection for immature stages of Ixodes ricinus (Acari: Ixodidae) in North-Central Spain*. Exp Appl Acarol, 2005. **37**(3-4): p. 257-68.
159. Klaus, C., et al., *Tick infestation in birds and prevalence of pathogens in ticks collected from different places in Germany*. Parasitol Res, 2016. **115**(7): p. 2729-40.
160. Lommano, E., et al., *Tick-borne pathogens in ticks collected from breeding and migratory birds in Switzerland*. Ticks Tick Borne Dis, 2014. **5**(6): p. 871-82.
161. Norte, A.C., et al., *Patterns of tick infestation and their Borrelia burgdorferi s.l. infection in wild birds in Portugal*. Ticks Tick Borne Dis, 2015. **6**(6): p. 743-50.
162. Humair, P.F., et al., *Ixodes ricinus immatures on birds in a focus of Lyme borreliosis*. Folia Parasitol (Praha), 1993. **40**(3): p. 237-42.
163. Michalik, J., et al., *Prevalence of avian-associated Borrelia burgdorferi s.l. genospecies in Ixodes ricinus ticks collected from blackbirds (Turdus merula) and song thrushes (T. philomelos)*. International Journal of Medical Microbiology, 2008. **298**(SUPPL. 1): p. 129-138.
164. Sormunen, J.J., T. Klemola, and E.J. Vesterinen, *Ticks (Acari: Ixodidae) parasitizing migrating and local breeding birds in Finland*. Exp Appl Acarol, 2021.

165. Wilhelmsson, P., et al., *Migratory birds as disseminators of ticks and the tick-borne pathogens Borrelia bacteria and tick-borne encephalitis (TBE) virus: a seasonal study at Ottenby Bird Observatory in South-eastern Sweden*. Parasit Vectors, 2020. **13**(1): p. 607.
166. Heylen, D., et al., *Ecological factors that determine Ixodes ricinus tick burdens in the great tit (Parus major), an avian reservoir of Borrelia burgdorferi s.l.* Int J Parasitol, 2013. **43**(8): p. 603-11.
167. Ciebiera, O., et al., *Ticks (Acari: Ixodida) on birds (Aves) migrating through the Polish Baltic coast*. Exp Appl Acarol, 2019. **77**(2): p. 241-251.
168. Heylen, D., et al., *Bridging of cryptic Borrelia cycles in European songbirds*. Environ Microbiol, 2017. **19**(5): p. 1857-1867.
169. Norte, A.C., et al., *Blackbirds Turdus merula as competent reservoirs for Borrelia turdi and Borrelia valaisiana in Portugal: evidence from a xenodiagnostic experiment*. Environ Microbiol Rep, 2013. **5**(4): p. 604-7.
170. Heylen, D., et al., *Songbirds as general transmitters but selective amplifiers of Borrelia burgdorferi sensu lato genotypes in Ixodes ricinus ticks*. Environ Microbiol, 2014. **16**(9): p. 2859-68.
171. Hauck, D., et al., *Transovarial transmission of Borrelia spp., Rickettsia spp. and Anaplasma phagocytophilum in Ixodes ricinus under field conditions extrapolated from DNA detection in questing larvae*. Parasit Vectors, 2020. **13**(1): p. 176.
172. Dubska, L., et al., *Tick-borne zoonotic pathogens in ticks feeding on the common nightingale including a novel strain of Rickettsia sp.* Ticks Tick Borne Dis, 2012. **3**(4): p. 265-8.
173. Mtierová, Z., et al., *Local population structure and seasonal variability of Borrelia garinii genotypes in Ixodes ricinus ticks, Slovakia*. International journal of environmental research and public health, 2020. **17**(10).
174. Heylen, D.J., et al., *Inefficient co-feeding transmission of Borrelia afzelii in two common European songbirds*. Scientific reports, 2017. **7**(1): p. 1-9.
175. Hasle, G., et al., *Transport of ticks by migratory passerine birds to Norway*. J Parasitol, 2009. **95**(6): p. 1342-51.
176. Nowak-Chmura, M., *Ixodes eldaricus Djaparidze, 1950 (Ixodidae) on migrating birds--reported first time in Poland*. Vet Parasitol, 2012. **186**(3-4): p. 399-402.
177. Hornok, S., et al., *Bird ticks in Hungary reflect western, southern, eastern flyway connections and two genetic lineages of Ixodes frontalis and Haemaphysalis concinna*. Parasit Vectors, 2016. **9**: p. 101.
178. Keskin, A. and K. Erciyas-Yavuz, *A Preliminary Investigation on Ticks (Acari: Ixodidae) Infesting Birds in Kizilirmak Delta, Turkey*. J Med Entomol, 2016. **53**(1): p. 217-20.

179. Pascucci, I., et al., *Assessing the role of migratory birds in the introduction of ticks and tick-borne pathogens from African countries: An Italian experience*. Ticks Tick Borne Dis, 2019. **10**(6): p. 101272.
180. Pajoro, M., et al., *Molecular screening for bacterial pathogens in ticks (Ixodes ricinus) collected on migratory birds captured in northern Italy*. Folia Parasitologica, 2018. **65**.
181. Palomar, A.M., et al., *Presence of Borrelia turdi and Borrelia valaisiana (Spirochaetales: Spirochaetaceae) in Ticks Removed From Birds in the North of Spain, 2009-2011*. J Med Entomol, 2017. **54**(1): p. 243-246.
182. Parker, C.M., J.R. Miller, and B.F. Allan, *Avian and habitat characteristics influence tick infestation among birds in Illinois*. J Med Entomol, 2017. **54**(3): p. 550-558.
183. Newman, E.A., et al., *Borrelia burgdorferi sensu lato spirochetes in wild birds in northwestern California: associations with ecological factors, bird behavior and tick infestation*. PLoS One, 2015. **10**(2): p. e0118146.
184. Ginsberg, H.S., et al., *Reservoir competence of native north american birds for the lyme disease spirochete, Borrelia burgdorferi*. J Med Entomol, 2005. **42**(3): p. 445-9.
185. Alfredsson, M., et al., *Surveillance of Ixodes ricinus ticks (Acari: Ixodidae) in Iceland*. Parasit Vectors, 2017. **10**(1): p. 466.
186. Capligina, V., et al., *Prevalence of tick-borne pathogens in ticks collected from migratory birds in Latvia*. Ticks Tick Borne Dis, 2014. **5**(1): p. 75-81.
187. Cohen, E.B., et al., *Avian migrants facilitate invasions of neotropical ticks and tick-borne pathogens into the United States*. Appl Environ Microbiol, 2015. **81**(24): p. 8366-78.
188. Dingler, R.J., et al., *Surveillance for Ixodes pacificus and the tick-borne pathogens Anaplasma phagocytophilum and Borrelia burgdorferi in birds from California's Inner Coast Range*. Ticks Tick Borne Dis, 2014. **5**(4): p. 436-45.
189. Hamer, S.A., et al., *Wild birds and urban ecology of ticks and tick-borne pathogens, Chicago, Illinois, USA, 2005-2010*. Emerg Infect Dis, 2012. **18**(10): p. 1589-95.
190. Hasle, G., et al., *Transport of Ixodes ricinus infected with Borrelia species to Norway by northward-migrating passerine birds*. Ticks Tick Borne Dis, 2011. **2**(1): p. 37-43.
191. Kjelland, V., et al., *Borrelia burgdorferi sensu lato in Ixodes ricinus ticks collected from migratory birds in Southern Norway*. Acta Vet Scand, 2010. **52**: p. 59.
192. Kaiser, A., A. Seitz, and O. Strub, *Prevalence of Borrelia burgdorferi sensu lato in the nightingale (Luscinia megarhynchos) and other passerine birds*. Int J Med Microbiol, 2002. **291 Suppl 33**: p. 75-9.
193. Gregoire, A., et al., *A comparison of infestation patterns by Ixodes ticks in urban and rural populations of the Common Blackbird Turdus merula*. Ibis, 2002. **144**(4): p. 640-645.

194. Heylen, D., et al., *Co-infections and transmission dynamics in a tick-borne bacterium community exposed to songbirds*. Environ Microbiol, 2016. **18**(3): p. 988-96.
195. Robinson, R., R. Julliard, and J. Saracco, *Constant effort: monitoring avian population change through standardized ringing*. Ringing and Migration, 2009. **24**: p. 199-204.
196. Svensson, L., *Identification guide to European passerines*. Edicao do autor. Stockholm, 1992.
197. Lejal, E., *La dynamique du Pathobiome des tiques, l'exemple d'Ixodes ricinus*, U. Paris-Est, Editor. 2020.
198. Michelet, L., et al., *High-throughput screening of tick-borne pathogens in Europe*. Frontiers in cellular and infection microbiology, 2014. **4**: p. 103.
199. Loh, S.-M., et al., *Novel Borrelia species detected in echidna ticks, Bothriocroton concolor, in Australia*. Parasites & vectors, 2016. **9**(1): p. 1-7.
200. Rar, V.A., et al., *Tickborne pathogen detection, western Siberia, Russia*. Emerging infectious diseases, 2005. **11**(11): p. 1708.
201. Regnery, R.L., C.L. Spruill, and B. Plikaytis, *Genotypic identification of rickettsiae and estimation of intraspecies sequence divergence for portions of two rickettsial genes*. Journal of bacteriology, 1991. **173**(5): p. 1576-1589.
202. Masatani, T., et al., *Detection and molecular characterization of Babesia, Theileria, and Hepatozoon species in hard ticks collected from Kagoshima, the southern region in Japan*. Ticks and tick-borne diseases, 2017. **8**(4): p. 581-587.
203. Bunikis, J., et al., *Sequence typing reveals extensive strain diversity of the Lyme borreliosis agents Borrelia burgdorferi in North America and Borrelia afzelii in Europe*. Microbiology, 2004. **150**(6): p. 1741-1755.
204. Berthová, L., et al., *The natural infection of birds and ticks feeding on birds with Rickettsia spp. and Coxiella burnetii in Slovakia*. Exp Appl Acarol, 2016. **68**(3): p. 299-314.
205. Wallménius, K., et al., *Spotted fever Rickettsia species in Hyalomma and Ixodes ticks infesting migratory birds in the European Mediterranean area*. Parasit Vectors, 2014. **7**: p. 318.
206. Elfving, K., et al., *Dissemination of spotted fever rickettsia agents in Europe by migrating birds*. PLoS One, 2010. **5**(1): p. e8572.
207. Graham, R.I., M.C. Mainwaring, and R. Du Feu, *Detection of spotted fever group Rickettsia spp. from bird ticks in the U.K*. Med Vet Entomol, 2010. **24**(3): p. 340-3.
208. Hornok, S., et al., *Anaplasmatocae closely related to Ehrlichia chaffeensis and Neorickettsia helminthoeca from birds in Central Europe, Hungary*. Antonie Van Leeuwenhoek, 2020. **113**(7): p. 1067-1073.
209. Csank, T., et al., *Detection of West Nile virus and tick-borne encephalitis virus in birds in Slovakia, using a universal primer set*. Arch Virol, 2016. **161**(6): p. 1679-83.

210. Kazarina, A., et al., *Detection of tick-borne encephalitis virus in I. ricinus ticks collected from autumn migratory birds in Latvia*. Ticks Tick Borne Dis, 2015. **6**(2): p. 178-80.
211. Mancuso, E., et al., *Crimean-Congo hemorrhagic fever virus genome in tick from migratory bird, Italy*. Emerg Infect Dis, 2019. **25**(7): p. 1418-1420.
212. Paulauskas, A., et al., *First record of Haemaphysalis concinna (Acari: Ixodidae) in Lithuania*. Ticks Tick Borne Dis, 2020. **11**(5): p. 101460.
213. Stanko, M., et al., *Ticks and their epidemiological role in Slovakia: from the past till present*. Biologia (Bratisl), 2021: p. 1-36.
214. Rubel, F., et al., *Geographical distribution, climate adaptation and vector competence of the Eurasian hard tick Haemaphysalis concinna*. Ticks Tick Borne Dis, 2018. **9**(5): p. 1080-1089.
215. Wagemakers, A., et al., *Borrelia miyamotoi in vectors and hosts in The Netherlands*. Ticks Tick Borne Dis, 2017. **8**(3): p. 370-374.
216. Špitalská, E., et al., *Ticks (Ixodidae) from passerine birds in the Carpathian region*. Wiener Klinische Wochenschrift, 2006. **118**(23-24): p. 759-764.
217. Franke, J., et al., *Coexistence of pathogens in host-seeking and feeding ticks within a single natural habitat in Central Germany*. Appl Environ Microbiol, 2010. **76**(20): p. 6829-36.
218. Toma, L., et al., *Detection of microbial agents in ticks collected from migratory birds in central Italy*. Vector Borne Zoonotic Dis, 2014. **14**(3): p. 199-205.
219. Van Oosten, A.R., D.J. Heylen, and E. Matthysen, *Host specificity of a bird-specialised endophilic ectoparasite, the tree-hole tick Ixodes arboricola*. Parasitol Res, 2014. **113**(12): p. 4397-405.
220. Phipps, L.P., et al., *Detection of Borrelia and Babesia species in Haemaphysalis punctata ticks sampled in Southern England*. Ticks Tick Borne Dis, 2022. **13**(2): p. 101902.
221. Capek, M., et al., *Ticks of the Hyalomma marginatum complex transported by migratory birds into Central Europe*. Ticks Tick Borne Dis, 2014. **5**(5): p. 489-93.
222. Pereira, A., et al., *Tick-borne bacteria and protozoa detected in ticks collected from domestic animals and wildlife in central and southern Portugal*. Ticks and Tick-Borne Diseases, 2018. **9**(2): p. 225-234.
223. Pedersen, B.N., A. Jenkins, and V. Kjelland, *Tick-borne pathogens in Ixodes ricinus ticks collected from migratory birds in southern Norway*. PLoS One, 2020. **15**(4): p. e0230579.
224. Cumbie, A.N., et al., *Passerine birds as hosts for Ixodes ticks infected with Borrelia burgdorferi sensu stricto in southeastern Virginia*. Ticks Tick Borne Dis, 2021. **12**(3): p. 101650.
225. Franke, J., et al., *Are birds reservoir hosts for Borrelia afzelii?* Ticks Tick Borne Dis, 2010. **1**(2): p. 109-12.

226. Poupon, M.A., et al., *Prevalence of Borrelia burgdorferi sensu lato in ticks collected from migratory birds in Switzerland*. Applied and Environmental Microbiology, 2006. **72**(1): p. 976-979.
227. Gryczynska, A., et al., *Borrelia burgdorferi sensu lato infection in passerine birds from the Mazurian Lake region (Northeastern Poland)*. Avian Pathol, 2004. **33**(1): p. 69-75.
228. Hornok, S., et al., *Birds as potential reservoirs of tick-borne pathogens: first evidence of bacteraemia with Rickettsia helvetica*. Parasites & vectors, 2014. **7**(1): p. 1-7.
229. Biernat, B., et al., *Prevalence of infection with Rickettsia helvetica in Ixodes ricinus ticks feeding on non-rickettsiemic rodent hosts in sylvatic habitats of west-central Poland*. Ticks Tick Borne Dis, 2016. **7**(1): p. 135-141.
230. Socolovschi, C., et al., *The relationship between spotted fever group Rickettsiae and ixodid ticks*. Veterinary research, 2009. **40**(2): p. 1-20.
231. Hornok, S., et al., *Synanthropic birds associated with high prevalence of tick-borne rickettsiae and with the first detection of Rickettsia aeschlimannii in Hungary*. Vector Borne Zoonotic Dis, 2013. **13**(2): p. 77-83.
232. Santos-Silva, M.M., et al., *Ticks parasitizing wild birds in Portugal: detection of Rickettsia aeschlimannii, R. helvetica and R. massiliae*. Exp Appl Acarol, 2006. **39**(3-4): p. 331-8.
233. Mancini, F., et al., *Characterization of spotted fever group Rickettsiae in ticks from a city park of Rome, Italy*. Ann Ist Super Sanita, 2015. **51**(4): p. 284-90.
234. Mărcuțan, I.D., et al., *Spotted fever group rickettsiae in ticks of migratory birds in Romania*. Parasit Vectors, 2016. **9**(1): p. 294.
235. Martello, E., et al., *Rickettsia slovaca in immature Dermacentor marginatus and tissues from Apodemus spp. in the northern Apennines, Italy*. Ticks Tick Borne Dis, 2013. **4**(6): p. 518-21.
236. Hoffman, T., et al., *A divergent Anaplasma phagocytophilum variant in an Ixodes tick from a migratory bird; Mediterranean basin*. Infection Ecology and Epidemiology, 2020. **10**(1).
237. Palomar, A.M., et al., *Role of birds in dispersal of etiologic agents of tick-borne zoonoses, Spain, 2009*. Emerg Infect Dis, 2012. **18**(7): p. 1188-91.
238. Johnston, E., et al., *Anaplasma phagocytophilum infection in American robins and gray catbirds: an assessment of reservoir competence and disease in captive wildlife*. J Med Entomol, 2013. **50**(1): p. 163-70.
239. Keesing, F., et al., *Reservoir competence of vertebrate hosts for Anaplasma phagocytophilum*. Emerg Infect Dis, 2012. **18**(12): p. 2013-6.
240. Baráková, I., et al., *Tick-borne pathogens and their reservoir hosts in northern Italy*. Ticks and Tick-borne Diseases, 2018. **9**(2): p. 164-170.

241. Wilhelmsson, P., et al., *Three Babesia species in Ixodes ricinus ticks from migratory birds in Sweden*. Parasit Vectors, 2021. **14**(1): p. 183.
242. Karshima, S.N., M.N. Karshima, and M.I. Ahmed, *Animal reservoirs of zoonotic Babesia species: A global systematic review and meta-analysis of their prevalence, distribution and species diversity*. Vet Parasitol, 2021. **298**: p. 109539.
243. Machado, R.Z., et al., *Migratory and carnivorous birds in Brazil: reservoirs for Anaplasma and Ehrlichia species?* Vector Borne Zoonotic Dis, 2012. **12**(8): p. 705-8.
244. Sacchi, A.B.V., et al., *Molecular and serological detection of arthropod-borne pathogens in carnivorous birds from Brazil*. Vet Parasitol Reg Stud Reports, 2021. **23**: p. 100539.
245. Tsao, J.I., et al., *The contribution of wildlife hosts to the rise of ticks and tick-borne diseases in North America*. Journal of Medical Entomology, 2021.
246. Keesing, F., et al., *Hosts as ecological traps for the vector of Lyme disease*. Proc Biol Sci, 2009. **276**(1675): p. 3911-9.
247. Egyed, L., *Difference in susceptibility of small rodent host species to infestation by Ixodes ricinus larvae*. Experimental and Applied Acarology, 2017. **72**(2): p. 183-189.
248. Dallas, T.A., S.A. Foré, and H.J. Kim, *Modeling the influence of Peromyscus leucopus body mass, sex, and habitat on immature Dermacentor variabilis burden*. Journal of Vector Ecology, 2012. **37**(2): p. 338-341.
249. Harrison, A., M. Scantlebury, and W. Montgomery, *Body mass and sex-biased parasitism in wood mice Apodemus sylvaticus*. Oikos, 2010. **119**(7): p. 1099-1104.
250. Oorebeek, M. and S. Kleindorfer, *The prevalence and intensity of tick infestation in passerines from south Australia*. Emu, 2009. **109**(2): p. 121-125.
251. Kiffner, C., et al., *Factors affecting patterns of tick parasitism on forest rodents in tick-borne encephalitis risk areas, Germany*. Parasitology research, 2011. **108**(2): p. 323-335.
252. Gryczynska, A., et al., *Parasites and pathogenes in population of Chaffinch Fringilla coelebs from Masurian Lakeland, NE Poland*. Acta Ornithologica, 2000. **35**(1): p. 79-83.
253. Scharf, W.C., *Immature ticks on birds: Temporal abundance and reinfestation*. Northeastern Naturalist, 2004. **11**(2): p. 143-150.
254. Prosdocimi, C.C., et al., *Innate immunity in woolless lamb to larvae of Amblyomma cajennense tick (Fabricius, 1787) (Acari: Ixodidae)*. Transbound Emerg Dis, 2010. **57**(1-2): p. 75-6.
255. Trager, W., *Acquired immunity to ticks*. The Journal of parasitology, 1939. **25**(1): p. 57-81.
256. Akhtar, M., et al., *Immunity against Ticks-A Review*. Pakistan Veterinary Journal, 2011. **31**(1).
257. Rollins, R.E., et al., *Repeatable differences in exploratory behaviour predict tick infestation probability in wild great tits*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 2021. **75**(3).

258. Elias, S.P., et al., *Decoupling of blacklegged tick abundance and lyme disease incidence in southern Maine, USA*. J Med Entomol, 2019.
259. Gryczynska, A. and R. Welc-Faleciak, *Long-term study of the prevalence of Borrelia burgdorferi s.l. infection in ticks (Ixodes ricinus) feeding on blackbirds (Turdus merula) in NE Poland*. Exp Appl Acarol, 2016. **70**(3): p. 381-394.
260. Elston, D.A., et al., *Analysis of aggregation, a worked example: numbers of ticks on red grouse chicks*. Parasitology, 2001. **122**(Pt 5): p. 563-9.
261. James, M.C., et al., *The importance of passerine birds as tick hosts and in the transmission of Borrelia burgdorferi, the agent of Lyme disease: A case study from Scotland*. Ibis, 2011. **153**(2): p. 293-302.
262. Paul, R.E., et al., *Environmental factors influencing tick densities over seven years in a French suburban forest*. Parasites & vectors, 2016. **9**(1): p. 309.
263. Maresca, B., *La fréquentation des forêts en Ile-de-France - Caractéristiques des sorties et flux de visite des franciliens*. 2000, CREDOC.
264. Marmet, J., *Traits d'histoire de vie du Tamia de Sibérie Tamias sibiricus, espèce exotique naturalisée dans la forêt de Sénart (Essonne): démographie, biologie de la reproduction, occupation de l'espace et dispersion*. 2008, Muséum National d'Histoire Naturelle.
265. Laury, C., et al., *Espaces Naturels Sensibles de la vallée de la Seine Diagnostic écologique et orientations de gestion*. O.G.E. - Conseil général de l'Essonne – E.N.S. de la Vallée de la Seine, 2007.
266. Wilman, H., et al., *EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals: Ecological Archives E095-178*. Ecology, 2014. **95**(7): p. 2027-2027.
267. Hailu Amare, H. and B. Lindtjørn, *Helminth infections among rural schoolchildren in Southern Ethiopia: A cross-sectional multilevel and zero-inflated regression model*. PLoS Negl Trop Dis, 2020. **14**(12): p. e0008002.
268. Lambert, D., *Zero-inflated Poisson regression, with an application to defects in manufacturing*. Technometrics, 1992. **34**(1): p. 1-14.
269. Hilbe, J.M., *Negative binomial regression*. 2011: Cambridge University Press.
270. Drouin, A., *Implication des oiseaux dans le cycle épidémiologique des Borreliella, agents de la maladie de Lyme*, U.P. Sud, Editor. 2019.
271. Zhang, D., *A coefficient of determination for generalized linear models*. The American Statistician, 2018. **71**.
272. Kleiber, C. and A. Zeileis. *countreg: Tools for count data regression*. in *The R User Conference, useR! 2017 July 4-7 2017 Brussels, Belgium*. 2017.

273. Hadfield, J.D., *MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: the MCMCglmm R package*. Journal of statistical software, 2010. **33**: p. 1-22.
274. Monello, R.J. and M.E. Gompper, *Biotic and abiotic predictors of tick (*Dermacentor variabilis*) abundance and engorgement on free-ranging raccoons (*Procyon lotor*)*. Parasitology, 2007. **134**(Pt.14): p. 2053-62.
275. Morozov, A., et al., *Prevalence of bacterial and protozoan pathogens in ticks collected from birds in the Republic of Moldova*. Microorganisms, 2022. **10**(6).
276. Thompson, D.W. and D.A.W. Thompson, *On growth and form*. Vol. 2. 1942: Cambridge university press Cambridge.
277. Butler, R., et al., *Small-mammal characteristics affect tick communities in southwestern Tennessee (USA)*. International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife, 2020.
278. Owen, J.C. and F.R. Moore, *Swainson's thrushes in migratory disposition exhibit reduced immune function*. Journal of Ethology, 2008. **26**(3): p. 383-388.
279. Rataud, A., et al., *Compétence réalisée des oiseaux pour la transmission de *Borrelia burgdorferi sensu lato* et d'*Anaplasma phagocytophilum* aux larves *I. ricinus* en France*, in *Journées Scientifiques et Doctorales de l'Anses (poster)*. 2022: Maisons-Alfort.
280. Becker, D.J. and B.A. Han, *The macroecology and evolution of avian competence for *Borrelia burgdorferi**. bioRxiv, 2020.
281. Eisen, L., *Vector competence studies with hard ticks and *Borrelia burgdorferi sensu lato* spirochetes: A review*. Ticks and tick-borne diseases, 2020. **11**(3): p. 101359.
282. Jacquet, M., et al., *The abundance of the Lyme disease pathogen *Borrelia afzelii* declines over time in the tick vector *Ixodes ricinus**. Parasites & vectors, 2017. **10**(1): p. 1-10.
283. Pérez, D., et al., *Seasonality of *Ixodes ricinus* ticks on vegetation and on rodents and *Borrelia burgdorferi sensu lato* genospecies diversity in two Lyme borreliosis-endemic areas in Switzerland*. Vector Borne Zoonotic Dis, 2012. **12**(8): p. 633-44.
284. Perez, G., et al., *Effect of landscape features on the relationship between *Ixodes ricinus* ticks and their small mammal hosts*. Parasit Vectors, 2016. **9**: p. 20.
285. Król, N., et al., *Tick burden on European roe deer (*Capreolus capreolus*) from Saxony, Germany, and detection of tick-borne encephalitis virus in attached ticks*. Parasitol Res, 2020. **119**(4): p. 1387-1392.
286. Vor, T., et al., *Tick burden on European roe deer (*Capreolus capreolus*)*. Exp Appl Acarol, 2010. **51**(4): p. 405-17.
287. Vourc'h, G., et al., *Mapping human risk of infection with *Borrelia burgdorferi sensu lato*, the agent of Lyme borreliosis, in a periurban forest in France*. Ticks Tick Borne Dis, 2016. **7**(5): p. 644-652.

288. Marques, A.R., F. Strle, and G.P. Wormser, *Comparison of Lyme Disease in the United States and Europe*. *Emerging infectious diseases*, 2021. **27**(8): p. 2017-2024.
289. Gern, L., et al., *Borrelia burgdorferi* in rodents (*Apodemus flavicollis* and *A. sylvaticus*): *Duration and enhancement of infectivity for Ixodes ricinus ticks*. *European journal of epidemiology*, 1994. **10**(1): p. 75-80.
290. Gylfe, A., et al., *Reactivation of Borrelia infection in birds*. *Nature*, 2000. **403**(6771): p. 724-5.
291. Norte, A.C., et al., *Effects of stress exposure in captivity on physiology and infection in avian hosts: no evidence of increased Borrelia burgdorferi s.l. infectivity to vector ticks*. *Microb Ecol*, 2021.
292. Osacar-Jimenez, J.J., A. Estrada-Peña, and J. Lucientes-Curdi, *Ticks (Acarina: Ixodidae) of wild birds in the Ebro Middle Basin (North-East Spain)*. *Acarologia*, 1998. **39**(1): p. 23-31.
293. Palomar, A.M., et al., *Crimean-Congo hemorrhagic fever virus in ticks from migratory birds, Morocco*. *Emerg Infect Dis*, 2013. **19**(2): p. 260-3.
294. Ogden, N.H., et al., *Role of migratory birds in introduction and range expansion of Ixodes scapularis ticks and of Borrelia burgdorferi and Anaplasma phagocytophilum in Canada*. *Appl Environ Microbiol*, 2008. **74**(6): p. 1780-90.
295. Bah, M.T., et al., *The Crimean-Congo haemorrhagic fever tick vector Hyalomma marginatum in the south of France: Modelling its distribution and determination of factors influencing its establishment in a newly invaded area*. *Transbound Emerg Dis*, 2022.
296. Gylfe, et al., *Isolation of Lyme disease Borrelia from puffins (Fratercula arctica) and seabird ticks (Ixodes uriae) on the Faeroe Islands*. *J Clin Microbiol*, 1999. **37**(4): p. 890-6.
297. Lobato, E., et al., *Seabirds and the circulation of Lyme borreliosis bacteria in the North Pacific*. *Vector Borne Zoonotic Dis*, 2011. **11**(12): p. 1521-7.
298. Olsen, B., et al., *A Lyme borreliosis cycle in seabirds and Ixodes uriae ticks*. *Nature*, 1993. **362**(6418): p. 340-2.
299. Staszewski, V., K.D. McCoy, and T. Boulinier, *Variable exposure and immunological response to Lyme disease Borrelia among North Atlantic seabird species*. *Proc Biol Sci*, 2008. **275**(1647): p. 2101-9.
300. Comstedt, P., T. Jakobsson, and S. Bergstrom, *Global ecology and epidemiology of Borrelia garinii spirochetes*. *Infect Ecol Epidemiol*, 2011. **1**.
301. Schramm, F., et al., *First detection of Borrelia burgdorferi sensu lato DNA in king penguins (Aptenodytes patagonicus halli)*. *Ticks Tick Borne Dis*, 2014. **5**(6): p. 939-42.
302. Duneau, D., et al., *Prevalence and diversity of Lyme borreliosis bacteria in marine birds*. *Infect Genet Evol*, 2008. **8**(3): p. 352-9.

ANNEXE 1 : Définition des différentes composantes (en gras) et paramètres caractérisant le potentiel de réservoir hôte (PRH) d'une population d'une espèce hôte dans le cas d'agents pathogènes vectorisés par les tiques.

Composantes et paramètres du PRH	Définitions
Production de tiques	Nombre de tiques produites par une population d'une espèce hôte.
Charge en tiques	Nombres de tiques nourries par une population d'une espèce hôte. Elle peut être influencée par différents facteurs intrinsèques à l'hôte (espèce, caractéristiques individuelles et spécifiques) et extrinsèques à l'hôte (habitat, conditions météorologiques, biologie des tiques).
Succès de repas des tiques	Probabilité que la tique se gorge sur l'hôte avec succès. Cela dépend du succès d'attachement et du succès du repas sanguin de la tique. Elle peut être influencée par différents facteurs intrinsèques à l'hôte (espèce, caractéristiques individuelles et spécifiques) et extrinsèques à l'hôte (habitat, conditions météorologiques, biologie des tiques).
Succès de mue des tiques	Probabilité que la tique mue avec succès après avoir réalisé son repas sanguin sur l'hôte. Elle peut être influencée par différents facteurs intrinsèques à l'hôte (espèce, caractéristiques individuelles et spécifiques) et extrinsèques à l'hôte (habitat, conditions météorologiques, biologie des tiques).
Survie des tiques	Probabilité que la tique survive lors de son attachement à l'hôte puis lorsqu'elle est libre dans l'environnement. Elle peut être influencée par différents facteurs intrinsèques à l'hôte (espèce, caractéristiques individuelles et spécifiques) et extrinsèques à l'hôte (habitat, conditions météorologiques, biologie des tiques).
Compétence de réservoir réalisée	Capacité d'une population d'une espèce hôte à infecter les tiques lors du repas sanguin.
Prévalence d'infection chez l'hôte	Probabilité que l'hôte soit infecté. Elle peut être influencée par différents facteurs intrinsèques à l'hôte (espèce, caractéristiques individuelles et spécifiques) et extrinsèques à l'hôte (habitat, conditions météorologiques, biologie des tiques).
Infectivité de l'hôte	Probabilité que la tique s'infecte sur l'hôte infecté lors du repas sanguin. Elle peut être influencée par différents facteurs intrinsèques à l'hôte (espèce, caractéristiques

	individuelles et spécifiques) et extrinsèques à l'hôte (habitat, conditions météorologiques, biologie des tiques).
Transmission non-systémique	Transmission des agents infectieux entre des tiques se gorgeant à proximité sur un hôte (co-repas). Cela n'implique pas nécessairement l'infection de l'hôte. Elle peut être influencée par différents facteurs intrinsèques à l'hôte (espèce, caractéristiques individuelles et spécifiques) et extrinsèques à l'hôte (habitat, conditions météorologiques, biologie des tiques).
Densité de l'hôte	Nombre d'individus d'une population d'une espèce hôte donnée dans un milieu.

ANNEXE 2 : Numéros d'accèsion des séquences soumises.

Espèce de tiques et d'agents pathogènes	Numéro d'accèsion	Pourcentage d'identité par rapport aux séquences de GenBank	Commentaire
<i>I. ricinus</i>	ON387755	100%	Comparée à la séquence KF197132.1 dans Genbank venant d'une tique femelle à l'affût collectée en Italie
<i>I. frontalis</i>	ON387754	99.8%	Comparée à la séquence KU170492.1 dans GenBank venant d'une tique collectée en Hongrie
<i>H. concinna</i>	ON303650	100%	Comparée à la séquence KY364906.1 dans GenBank venant d'une tique collectée en Chine
<i>H. punctata</i>	ON387756	100%	Comparée à la séquence NC_062064.1 dans GenBank venant d'une tique adulte collectée sur un bovin en Chine
<i>B. venatorum</i>	ON171470	99.6%	Comparée à la séquence MG344777.1 dans GenBank venant du sang d'un individu <i>Capreolus capreolus</i> en République Tchèque
<i>B. afzelii</i>	ON310820)	100%	Comparée à la séquence MT007941.1 dans GenBank venant d'une tique à l'affût collectée en Russie
<i>Borrelia burgdorferi sensu stricto</i>	ON310821	100%	Comparée à la séquence MF150052.1 dans GenBank venant d'une tique <i>I. ricinus</i> à l'affût collectée en Pologne
<i>B. garinii</i>	ON310822	99.5%	Comparée à la séquence KU672556.1 dans GenBank venant d'une tique <i>I. persulcatus</i> à l'affût collectée en Russie
<i>B. turdi</i>	ON310824	98.9%	Comparée à la séquence D85071.1 dans GenBank
<i>B. valaisiana</i>	ON310823	99.3%	Comparée à la séquence MF150077.1 dans GenBank venant d'une tique <i>I. ricinus</i> à l'affût collectée en Pologne
<i>B. miyamotoi</i>	ON398526	100%	Comparée à la séquence LC540659.1 dans GenBank venant d'une tique <i>I. ricinus</i> collectée en Russie
<i>E. canis</i>	-	100%	Comparée à la séquence MT066094.1 dans GenBank venant d'une tique <i>R. sanguineus</i> collectée sur <i>Canis lupus familiaris</i> en Egypte
Proche de <i>E. chaffeensis</i>	ON390894	99.2%	Comparée à la séquence NR_074500.2 dans GenBank

<i>R. aeschlimanii</i>	ON310825	100%	Comparée à la séquence KU961544.1 dans GenBank venant d'une tique <i>H. marginatum</i> à l'affût
------------------------	----------	------	--

Note: La séquence *E. canis* était trop petite pour être soumise dans GenBank. Voici la séquence:
CCACCTACGTGCCCTTTACGCCCAATAATTCCGAACAACGCTTGCCCCCTCCGTATTACCGCGGCTGCTGGCACAGAGTTTGCCGGGAC
TTCTTCTATAGGTACCGTCATTATCTTCCT

ANNEXE 3 : Nombre de tiques par espèce de tiques et espèce d'oiseaux.

Espèce de tiques	<i>I.</i>	<i>I.</i>	<i>I.</i>	<i>Ixodes</i>	<i>H.</i>	<i>H.</i>	<i>Haemaphysalis</i>	<i>Hyalomma</i>	<i>Rhipicephalus</i>	Non
Espèce d'oiseaux	<i>ricinus</i>	<i>frontalis</i>	<i>arboricola</i>	spp.	<i>concinna</i>	<i>punctata</i>	spp.	spp.	spp.	identifiée
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acrocephalus palustris</i>	35	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	6	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	19	0	0	0	0	0	0	5	0	3
<i>Aegithalos caudatus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Anthus trivialis</i>	40	0	0	0	0	0	1	0	0	3
<i>Aquila chrysaetos</i>	0	0	0	0	0	14	0	0	0	1
<i>Aquila fasciata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Athene noctua</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carduelis cannabina</i>	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carduelis chloris</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cettia cetti</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	28	0	0	0	2	0	1	0	0	2
<i>Cyanistes caeruleus</i>	16	1	1	2	5	0	1	0	0	9
<i>Emberiza cirrus</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1
<i>Emberiza schoeniclus</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erithacus rubecula</i>	444	4	0	0	0	0	0	0	0	33
<i>Fringilla coelebs</i>	54	1	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Garrulus glandarius</i>	116	3	0	0	0	0	0	0	0	26
<i>Hippolais polyglotta</i>	13	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hirundo rustica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Lanius collurio</i>	11	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Leiothrix lutea</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Limosa limosa</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Lophophanes cristatus</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lullula arborea</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Luscinia megarhynchos</i>	112	0	0	0	1	0	0	0	0	9
<i>Luscinia svecica</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0

<i>Motacilla cinerea</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Muscicapa striata</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Oriolus oriolus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parus major</i>	234	2	19	1	0	0	0	0	0	18
<i>Passer domesticus</i>	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phoenicurus ochruros</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	10	0	0	0	1	0	0	0	0	3
<i>Phylloscopus bonelli</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Phylloscopus collybita</i>	35	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Phylloscopus trochilus</i>	11	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Picus viridis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poecile montanus</i>	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poecile palustris</i>	6	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Prunella modularis</i>	398	0	0	0	0	0	0	0	0	18
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	87	0	0	0	0	0	0	0	0	9
<i>Saxicola torquata</i>	17	1	0	0	1	0	0	0	0	2
<i>Sitta europaea</i>	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sturnus vulgaris</i>	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sylvia atricapilla</i>	292	3	0	0	3	0	0	0	0	21
<i>Sylvia borin</i>	8	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Sylvia communis</i>	70	1	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Sylvia curruca</i>	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sylvia undata</i>	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Troglodytes troglodytes</i>	50	0	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Turdus merula</i>	454	6	0	0	1	0	0	0	0	38
<i>Turdus philomelos</i>	155	1	0	0	0	0	0	0	0	9
<i>Turdus pilaris</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Turdus viscivorus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2

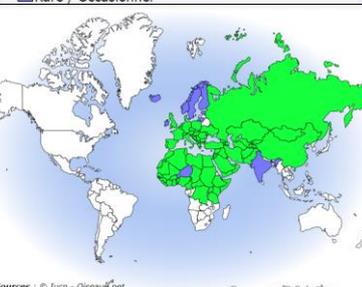
ANNEXE 4 : Nombre de larves gorgées positives par espèce d'oiseaux et d'agents pathogènes.

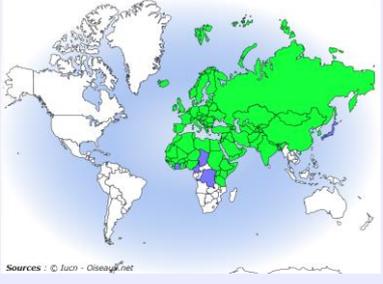
A. pha = *A. phagocytophilum*, *B. afz* = *B. afzelii*, *Bbss* = *Borrelia burgdorferi* sensu stricto, *B. gar* = *B. garinii*, *Bor spp.* = *Borrelia spp.*, *B. tur* = *B. turdi*, *B. val* = *B. valaisiana*, *B. miy* = *B. miyamotoi*, *Bab spp.* = *Babesia spp.*, *B. ven* = *B. venatorum*, *E. can* = *E. canis*, *Ehr spp.* = *Ehrlichia spp.*, Proche de *E. chaff* = proche de *E. chaffeensis*, *R. aes* = *R. aeschlimannii*, *R. hel* = *R. helvetica*, *R. slo* = *R. slovaca*, *Rick. spp.* = *Rickettsia spp.*

Espèce d'agent pathogène	<i>A. pha</i>	<i>B. afz</i>	<i>Bbss</i>	<i>B. gar</i>	<i>Bor spp.</i>	<i>B. tur</i>	<i>B. val</i>	<i>B. miy</i>	<i>Bab spp.</i>	<i>B. ven</i>	<i>E. can</i>	<i>Ehr spp.</i>	Proche de <i>E. chaff</i>	<i>R. aes</i>	<i>R. hel</i>	<i>R. slo</i>	<i>Rick spp.</i>
Espèce d'oiseau																	
<i>Acrocephalus palustris</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aegithalos caudatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anthus trivialis</i>	1	0	0	5	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Aquila chrysaetos</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Carduelis chloris</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Emberiza cirulus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Emberiza schoeniclus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erithacus rubecula</i>	18	2	0	3	0	0	0	2	9	1	0	3	4	2	7	0	9
<i>Fringilla coelebs</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Garrulus glandarius</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Hippolais polyglotta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lanius collurio</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Limosa limosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Luscinia megarhynchos</i>	2	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	5	0	1
<i>Cyanistes caeruleus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	1
<i>Lophophanes cristatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parus major</i>	12	0	0	4	0	1	0	1	4	0	0	0	0	1	3	5	3
<i>Poecile montanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

<i>Phylloscopus collybita</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	1
<i>Phylloscopus trochilus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Prunella modularis</i>	0	0	0	2	0	0	0	1	3	0	1	2	1	0	0	0	0
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Saxicola torquata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sitta europaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sylvia atricapilla</i>	3	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	10	0	1
<i>Sylvia borin</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sylvia communis</i>	1	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Sylvia curruca</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sylvia undata</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Troglodytes troglodytes</i>	1	0	0	8	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1
<i>Turdus merula</i>	14	0	0	55	0	0	12	0	2	0	0	4	0	0	9	0	1
<i>Turdus philomelos</i>	4	0	0	15	1	3	6	3	2	0	0	0	0	0	3	0	3
<i>Turdus pilaris</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	63	2	2	100	1	4	20	11	22	3	1	9	5	4	45	10	23

ANNEXE 5 : Caractéristiques des espèces aviaires étudiées dans le chapitre 2.

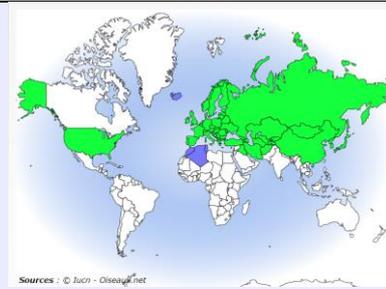
Photographie	Carte d'identité	Répartition
 <p>Source : INPN</p>	<p>Famille : Aegithalidae Nom scientifique : <i>Aegithalos caudatus</i> Nom vernaculaire : Mésange à longue queue Migration : sédentaire ou migrateur courte distance Masse moyenne : 8 g Hauteur moyenne d'alimentation : 2,4 m Habitat : Milieu buissonnant ou forestier</p>	 <p>Sources : © Jucn - Oiseaux.net</p> <p>Légende</p> <ul style="list-style-type: none"> ■ Présent et/ou nicheur ■ Introduit ■ Réintroduit ■ Rare / Occasionnel ■ Présence incertaine ■ Extinction probable ■ Extinction de l'espèce
 <p>Source : INPN</p>	<p>Famille : Paridae Nom scientifique : <i>Cyanistes caeruleus</i> Nom vernaculaire : Mésange bleue Migration : sédentaire ou migrateur courte distance Masse moyenne : 10,9 g Hauteur moyenne d'alimentation : 2,7 m Habitat : Milieu forestier</p>	 <p>Sources : © Jucn - Oiseaux.net</p> <p>Légende</p> <ul style="list-style-type: none"> ■ Présent et/ou nicheur ■ Introduit ■ Réintroduit ■ Rare / Occasionnel ■ Présence incertaine ■ Extinction probable ■ Extinction de l'espèce
 <p>Source : oiseaux.net</p>	<p>Famille : Muscicapidae Nom scientifique : <i>Erithacus rubecula</i> Nom vernaculaire : Rougicou familier Migration : sédentaire ou migrateur courte distance Masse moyenne : 16,9 g Hauteur moyenne d'alimentation : 0,5 m Habitat : Milieu buissonnant</p>	 <p>Sources : © Jucn - Oiseaux.net</p> <p>Légende</p> <ul style="list-style-type: none"> ■ Présent et/ou nicheur ■ Introduit ■ Réintroduit ■ Rare / Occasionnel ■ Présence incertaine ■ Extinction probable ■ Extinction de l'espèce
 <p>Source : oiseaux.net</p>	<p>Famille : Muscicapidae Nom scientifique : <i>Luscinia megarhynchos</i> Nom vernaculaire : Rossignol philomèle Migration : migrateur au sud du Sahel africain Masse moyenne : 21,2 g Hauteur moyenne d'alimentation : 0,3 m Habitat : Milieu buissonnant</p>	 <p>Sources : © Jucn - Oiseaux.net</p> <p>Légende</p> <ul style="list-style-type: none"> ■ Présent et/ou nicheur ■ Introduit ■ Réintroduit ■ Rare / Occasionnel ■ Présence incertaine ■ Extinction probable ■ Extinction de l'espèce

 <p>Source : INPN</p>	<p>Famille : Paridae Nom scientifique : <i>Parus major</i> Nom vernaculaire : Mésange charbonnière Migration : sédentaire ou migrateur courte distance Masse moyenne : 17,8 g Hauteur moyenne d'alimentation : 3,4 m Habitat : Milieu buissonnant ou forestier ou anthropisé</p>	 <p>Sources : © Jucn - Oiseaux.net</p> <p>Légende</p> <table border="0"> <tr> <td>■ Présent et/ou nicheur</td> <td>■ Présence incertaine</td> </tr> <tr> <td>■ Introduit</td> <td>■ Extinction probable</td> </tr> <tr> <td>■ Réintroduit</td> <td>■ Extinction de l'espèce</td> </tr> <tr> <td>■ Rare / Occasionnel</td> <td></td> </tr> </table>	■ Présent et/ou nicheur	■ Présence incertaine	■ Introduit	■ Extinction probable	■ Réintroduit	■ Extinction de l'espèce	■ Rare / Occasionnel	
■ Présent et/ou nicheur	■ Présence incertaine									
■ Introduit	■ Extinction probable									
■ Réintroduit	■ Extinction de l'espèce									
■ Rare / Occasionnel										
 <p>Source : oiseaux.net</p>	<p>Famille : Phylloscopidae Nom scientifique : <i>Phylloscopus collybita</i> Nom vernaculaire : Pouillot véloce Migration : sédentaire ou migrateur courte distance Masse moyenne : 7,6 g Hauteur moyenne d'alimentation : 2,3 m Habitat : Milieu buissonnant ou forestier</p>	 <p>Sources : © Jucn - Oiseaux.net</p> <p>Légende</p> <table border="0"> <tr> <td>■ Présent et/ou nicheur</td> <td>■ Présence incertaine</td> </tr> <tr> <td>■ Introduit</td> <td>■ Extinction probable</td> </tr> <tr> <td>■ Réintroduit</td> <td>■ Extinction de l'espèce</td> </tr> <tr> <td>■ Rare / Occasionnel</td> <td></td> </tr> </table>	■ Présent et/ou nicheur	■ Présence incertaine	■ Introduit	■ Extinction probable	■ Réintroduit	■ Extinction de l'espèce	■ Rare / Occasionnel	
■ Présent et/ou nicheur	■ Présence incertaine									
■ Introduit	■ Extinction probable									
■ Réintroduit	■ Extinction de l'espèce									
■ Rare / Occasionnel										
 <p>Source : INPN</p>	<p>Famille : Paridae Nom scientifique : <i>Poecile palustris</i> Nom vernaculaire : Mésange nonnette Migration : sédentaire ou migrateur courte distance Masse moyenne : 10,4 g Hauteur moyenne d'alimentation : 3,4 m Habitat : Milieu buissonnant ou forestier</p>	 <p>Sources : © Jucn - Oiseaux.net</p> <p>Légende</p> <table border="0"> <tr> <td>■ Présent et/ou nicheur</td> <td>■ Présence incertaine</td> </tr> <tr> <td>■ Introduit</td> <td>■ Extinction probable</td> </tr> <tr> <td>■ Réintroduit</td> <td>■ Extinction de l'espèce</td> </tr> <tr> <td>■ Rare / Occasionnel</td> <td></td> </tr> </table>	■ Présent et/ou nicheur	■ Présence incertaine	■ Introduit	■ Extinction probable	■ Réintroduit	■ Extinction de l'espèce	■ Rare / Occasionnel	
■ Présent et/ou nicheur	■ Présence incertaine									
■ Introduit	■ Extinction probable									
■ Réintroduit	■ Extinction de l'espèce									
■ Rare / Occasionnel										
 <p>Source : oiseaux.net</p>	<p>Famille : Prunellidae Nom scientifique : <i>Prunella modularis</i> Nom vernaculaire : Accenteur mouchet Migration : sédentaire ou migrateur courte distance Masse moyenne : 18,9 g Hauteur moyenne d'alimentation : 0,1 m Habitat : Milieu buissonnant</p>	 <p>Sources : © Jucn - Oiseaux.net</p> <p>Légende</p> <table border="0"> <tr> <td>■ Présent et/ou nicheur</td> <td>■ Présence incertaine</td> </tr> <tr> <td>■ Introduit</td> <td>■ Extinction probable</td> </tr> <tr> <td>■ Réintroduit</td> <td>■ Extinction de l'espèce</td> </tr> <tr> <td>■ Rare / Occasionnel</td> <td></td> </tr> </table>	■ Présent et/ou nicheur	■ Présence incertaine	■ Introduit	■ Extinction probable	■ Réintroduit	■ Extinction de l'espèce	■ Rare / Occasionnel	
■ Présent et/ou nicheur	■ Présence incertaine									
■ Introduit	■ Extinction probable									
■ Réintroduit	■ Extinction de l'espèce									
■ Rare / Occasionnel										



Source : oiseaux.net

Famille : Fringillidae
Nom scientifique : *Pyrrhula pyrrhula*
Nom vernaculaire : Bouvreuil pivoine
Migration : sédentaire ou migrateur courte distance
Masse moyenne : 21,4 g
Hauteur moyenne d'alimentation : 2,5 m
Habitat : Milieu buissonnant ou forestier

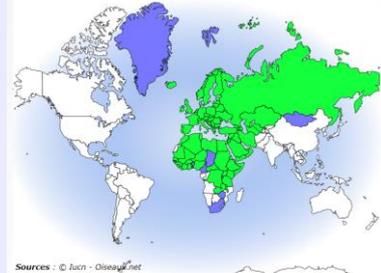


Sources : © Jucn - Oiseaux.net



Source : oiseaux.net

Famille : Sylviidae
Nom scientifique : *Sylvia atricapilla*
Nom vernaculaire : Fauvette à tête noire
Migration : sédentaire ou migrateur courte distance
Masse moyenne : 17,4 g
Hauteur moyenne d'alimentation : 4 m
Habitat : Milieu buissonnant



Sources : © Jucn - Oiseaux.net



Source : oiseaux.net

Famille : Sylviidae
Nom scientifique : *Sylvia borin*
Nom vernaculaire : Fauvette des jardins
Migration : migrateur au sud du Sahel africain
Masse moyenne : 18 g
Hauteur moyenne d'alimentation : 2,2 m
Habitat : Milieu buissonnant

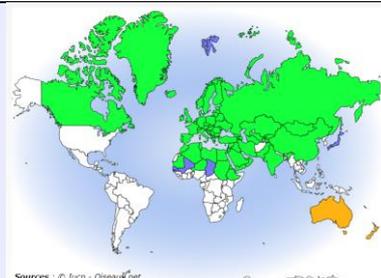


Sources : © Jucn - Oiseaux.net



Source : oiseaux.net

Famille : Turdidae
Nom scientifique : *Turdus philomelos*
Nom vernaculaire : Grive musicienne
Migration : sédentaire ou migrateur courte distance
Masse moyenne : 69 g
Hauteur moyenne d'alimentation : 0,1 m
Habitat : Milieu forestier



Sources : © Jucn - Oiseaux.net

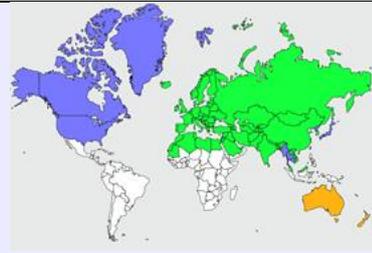




levant.aurelien.free.fr/

Source : oiseaux.net

Famille : Turdidae
Nom scientifique : *Turdus merula*
Nom vernaculaire : Merle noir
Migration : sédentaire ou migrateur courte distance
Masse moyenne : 91,4 g
Hauteur moyenne d'alimentation : 1 m
Habitat : Milieu buissonnant ou forestier ou anthropisé



Légende

- | | |
|-------------------------|--------------------------|
| ■ Présent et/ou nicheur | ■ Présence incertaine |
| ■ Introduit | ■ Extinction probable |
| ■ Réintroduit | ■ Extinction de l'espèce |
| ■ Rare / Occasionnel | |

ANNEXE 6 : Densité estimée des espèces aviaires, charge en tiques moyenne et indice de nourrissage local des tiques (en pourcentage) pour chaque année et chaque espèce aviaire.

Les espèces aviaires sont classées dans l'ordre décroissant de leur indice de nourrissage de tiques.

Année	Espèce	Densité estimée	Charge en tiques moyenne	Indice de nourrissage local des tiques (%)
2007	<i>Turdus philomelos</i>	7,8	15,2	31
	<i>Prunella modularis</i>	4,8	12,0	15
	<i>Sylvia atricapilla</i>	31,8	1,8	15
	<i>Erithacus rubecula</i>	10,5	4,9	13
	<i>Parus major</i>	4,2	7,0	8
	<i>Turdus merula</i>	6,5	5,0	8
	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	13,0	1,1	4
	<i>Luscinia megarhynchos</i>	3,2	3,8	3
	<i>Phylloscopus collybita</i>	12,7	0,6	2
	<i>Cyanistes caeruleus</i>	14,8	0,3	1
	<i>Aegithalos caudatus</i>	21,1	0,0	0
	<i>Sylvia borin</i>	1,5	0,5	0
	<i>Poecile palustris</i>	0,8	0,0	0
	2008	<i>Turdus merula</i>	7,4	5,7
<i>Prunella modularis</i>		6,7	6,0	21
<i>Erithacus rubecula</i>		9,8	3,3	16
<i>Luscinia megarhynchos</i>		5,5	5,4	15
<i>Turdus philomelos</i>		5,2	4,9	13
<i>Parus major</i>		6,4	1,5	5
<i>Cyanistes caeruleus</i>		18,2	0,2	2
<i>Sylvia atricapilla</i>		13,9	0,3	2
<i>Phylloscopus collybita</i>		14,7	0,2	2
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>		3,3	0,7	1
<i>Aegithalos caudatus</i>		12,1	0,1	0
<i>Poecile palustris</i>		1,3	0,0	0
<i>Sylvia borin</i>		1,3	0,0	0

	<i>Turdus merula</i>	11,2	8,7	28
	<i>Erithacus rubecula</i>	9,6	6,9	19
	<i>Luscinia megarhynchos</i>	7,8	8,0	18
	<i>Sylvia atricapilla</i>	25,0	1,4	11
	<i>Prunella modularis</i>	5,2	6,3	10
	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	5,9	3,2	6
2009	<i>Turdus philomelos</i>	3,7	4,0	4
	<i>Parus major</i>	7,8	1,1	2
	<i>Phylloscopus collybita</i>	12,3	0,3	1
	<i>Aegithalos caudatus</i>	5,4	0,0	0
	<i>Poecile palustris</i>	1,8	0,8	0
	<i>Cyanistes caeruleus</i>	11,2	0,0	0
	<i>Sylvia borin</i>	0,9	0,0	0
	<i>Turdus merula</i>	12,1	19,3	38
	<i>Erithacus rubecula</i>	13,8	8,2	18
	<i>Sylvia atricapilla</i>	30,7	3,4	17
	<i>Turdus philomelos</i>	5,7	10,5	10
	<i>Prunella modularis</i>	4,6	9,5	7
	<i>Luscinia megarhynchos</i>	3,2	8,6	4
2010	<i>Parus major</i>	6,4	1,8	2
	<i>Phylloscopus collybita</i>	23,9	0,6	2
	<i>Cyanistes caeruleus</i>	17,4	0,3	1
	<i>Aegithalos caudatus</i>	19,0	0,0	0
	<i>Poecile palustris</i>	7,4	0,3	0
	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	5,1	0,6	0
	<i>Sylvia borin</i>	1,3	0,3	0
	<i>Parus major</i>	14,7	5,1	21
	<i>Prunella modularis</i>	5,4	13,0	20
	<i>Turdus merula</i>	8,9	7,8	19
	<i>Erithacus rubecula</i>	8,6	6,1	15
	<i>Turdus philomelos</i>	3,0	10,7	9
2011	<i>Luscinia megarhynchos</i>	3,4	6,2	6
	<i>Sylvia atricapilla</i>	42,1	0,4	5
	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	8,2	1,6	4
	<i>Aegithalos caudatus</i>	16,0	0,2	1
	<i>Phylloscopus collybita</i>	25,2	0,2	1

	<i>Poecile palustris</i>	2,3	0,6	0
	<i>Cyanistes caeruleus</i>	23,9	0,1	0
	<i>Sylvia borin</i>	1,7	0,1	0
	<i>Turdus merula</i>	21,3	7,0	42
	<i>Prunella modularis</i>	5,9	10,3	17
	<i>Turdus philomelos</i>	10,6	4,0	12
	<i>Erithacus rubecula</i>	6,7	4,5	8
	<i>Sylvia atricapilla</i>	18,7	1,3	7
	<i>Luscinia megarhynchos</i>	4,8	3,1	4
2012	<i>Parus major</i>	12,4	1,2	4
	<i>Poecile palustris</i>	8,2	0,8	2
	<i>Phylloscopus collybita</i>	16,1	0,4	2
	<i>Cyanistes caeruleus</i>	18,4	0,2	1
	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	1,3	2,0	1
	<i>Aegithalos caudatus</i>	5,6	0,0	0
	<i>Sylvia borin</i>	0,9	0,2	0
	<i>Turdus merula</i>	9,5	7,3	34
	<i>Prunella modularis</i>	4,1	10,6	21
	<i>Erithacus rubecula</i>	7,1	5,9	20
	<i>Luscinia megarhynchos</i>	4,7	5,4	12
	<i>Sylvia atricapilla</i>	26,2	0,4	6
2013	<i>Phylloscopus collybita</i>	13,8	0,3	2
	<i>Turdus philomelos</i>	1,7	2,0	2
	<i>Aegithalos caudatus</i>	5,4	0,3	1
	<i>Parus major</i>	6,3	0,3	1
	<i>Poecile palustris</i>	1,9	0,0	0
	<i>Cyanistes caeruleus</i>	2,6	0,0	0
	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	2,6	0,3	0
	<i>Sylvia borin</i>	0,9	0,1	0
	<i>Erithacus rubecula</i>	12,4	7,8	24
	<i>Prunella modularis</i>	9,5	9,8	23
	<i>Sylvia atricapilla</i>	31,6	2,8	22
	<i>Parus major</i>	16,6	2,1	9
2014	<i>Turdus philomelos</i>	7,4	5,0	9
	<i>Luscinia megarhynchos</i>	6,3	4,4	7
	<i>Phylloscopus collybita</i>	14,2	0,5	2

	<i>Turdus merula</i>	2,5	3,0	2
	<i>Cyanistes caeruleus</i>	33,1	0,1	1
	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	2,8	1,3	1
	<i>Aegithalos caudatus</i>	5,0	0,0	0
	<i>Poecile palustris</i>	2,0	0,4	0
	<i>Sylvia borin</i>	1,8	0,4	0
	<i>Erithacus rubecula</i>	18,8	4,5	39
	<i>Turdus merula</i>	5,1	7,0	16
	<i>Prunella modularis</i>	3,8	8,6	15
	<i>Sylvia atricapilla</i>	16,4	1,2	9
	<i>Turdus philomelos</i>	2,9	5,0	7
	<i>Luscinia megarhynchos</i>	2,3	5,5	6
2015	<i>Parus major</i>	10,4	0,7	3
	<i>Phylloscopus collybita</i>	21,5	0,3	3
	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	1,7	1,0	1
	<i>Aegithalos caudatus</i>	7,8	0,1	0
	<i>Poecile palustris</i>	0,8	0,0	0
	<i>Cyanistes caeruleus</i>	24,0	0,0	0
	<i>Sylvia borin</i>	1,2	0,2	0
	<i>Sylvia atricapilla</i>	34,9	1,6	31
	<i>Erithacus rubecula</i>	9,7	3,6	20
	<i>Parus major</i>	5,1	6,1	18
	<i>Turdus merula</i>	2,6	6,0	9
	<i>Turdus philomelos</i>	3,9	3,5	8
	<i>Prunella modularis</i>	3,0	4,2	7
	<i>Luscinia megarhynchos</i>	3,7	2,8	6
2016	<i>Phylloscopus collybita</i>	11,6	0,3	2
	<i>Aegithalos caudatus</i>	4,0	0,0	0
	<i>Poecile palustris</i>	1,5	0,0	0
	<i>Cyanistes caeruleus</i>	4,0	0,0	0
	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	4,7	0,0	0
	<i>Sylvia borin</i>	1,6	0,1	0
	<i>Erithacus rubecula</i>	11,7	6,0	29
	<i>Turdus merula</i>	4,4	10,0	18
2017	<i>Prunella modularis</i>	4,1	9,0	15
	<i>Turdus philomelos</i>	2,2	13,3	12
	<i>Parus major</i>	11,5	2,4	11

	<i>Luscinia megarhynchos</i>	3,0	6,6	8
	<i>Sylvia atricapilla</i>	14,3	1,0	6
	<i>Phylloscopus collybita</i>	9,1	0,5	2
	<i>Aegithalos caudatus</i>	7,6	0,0	0
	<i>Poecile palustris</i>	1,2	0,0	0
	<i>Cyanistes caeruleus</i>	3,9	0,0	0
	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	1,8	0,3	0
	<i>Sylvia borin</i>	0,8	0,0	0
	<i>Turdus philomelos</i>	11,8	8,0	39
	<i>Erithacus rubecula</i>	11,4	6,5	30
	<i>Prunella modularis</i>	3,7	7,9	12
	<i>Parus major</i>	3,4	4,1	6
	<i>Sylvia atricapilla</i>	15,1	0,7	5
	<i>Luscinia megarhynchos</i>	3,7	2,6	4
2018	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	2,7	1,8	2
	<i>Turdus merula</i>	3,0	2,0	2
	<i>Aegithalos caudatus</i>	9,0	0,0	0
	<i>Phylloscopus collybita</i>	5,4	0,0	0
	<i>Poecile palustris</i>	0,3	0,0	0
	<i>Cyanistes caeruleus</i>	4,3	0,1	0
	<i>Sylvia borin</i>	1,0	0,2	0
	<i>Turdus merula</i>	14,3	17,7	71
	<i>Erithacus rubecula</i>	12,8	2,8	10
	<i>Sylvia atricapilla</i>	33,6	0,9	8
	<i>Turdus philomelos</i>	7,2	2,0	4
	<i>Phylloscopus collybita</i>	16,3	0,5	2
	<i>Prunella modularis</i>	1,0	6,0	2
2019	<i>Parus major</i>	2,2	2,7	2
	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	4,9	1,0	1
	<i>Aegithalos caudatus</i>	4,0	0,0	0
	<i>Poecile palustris</i>	0,8	0,0	0
	<i>Cyanistes caeruleus</i>	4,4	0,1	0
	<i>Sylvia borin</i>	0,4	0,3	0
	<i>Luscinia megarhynchos</i>	4,4	0,0	0

ANNEXE 7 : Nombre de larves gorgées positives, nombre d'oiseaux avec au moins une larve gorgée positive et nombre d'oiseaux avec au moins deux larves gorgées positives par espèce d'oiseaux pour *B. garinii* et *B. valaisiana* chez les espèces aviaires possédant au moins cinq individus collectés.

Espèce aviaire	Nombre de larves gorgées positives pour <i>B. garinii</i>	Nombre d'oiseaux avec au moins 1 larve gorgée positive en <i>B. garinii</i>	Nombre d'oiseaux avec au moins 2 larves gorgées positives en <i>B. garinii</i>	Nombre de larves gorgées positives pour <i>B. valaisiana</i>	Nombre d'oiseaux avec au moins 1 larve gorgée positive en <i>B. valaisiana</i>	Nombre d'oiseaux avec au moins 2 larves gorgées positives en <i>B. valaisiana</i>
<i>Anthus trivialis</i>	4	2	2	1	1	0
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Erithacus rubecula</i>	2	2	0	0	0	0
<i>Fringilla coelebs</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Garrulus glandarius</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Luscinia megarhynchos</i>	2	2	0	0	0	0
<i>Parus major</i>	3	3	0	0	0	0
<i>Phylloscopus collybita</i>	1	1	0	0	0	0
<i>Prunellas modularis</i>	2	2	0	0	0	0
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Sylvia atricapilla</i>	2	2	0	0	0	0
<i>Sylvia communis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Turdus philomelos</i>	12	8	2	6	5	1
<i>Turdus merula</i>	49	22	12	11	7	3
<i>Troglodytes troglodytes</i>	7	3	2	1	1	0

RESUME

Les maladies vectorisées par les tiques représentent une menace importante en santé humaine et animale dans le Monde. La production de tiques infectées par une population d'une espèce hôte (potentiel de réservoir hôte) dépend de la production de tiques, de la compétence de réservoir réalisée et de la densité des hôtes. La caractérisation du potentiel de réservoir hôte et la compréhension des principaux facteurs intrinsèques et extrinsèques aux hôtes l'influençant sont essentielles pour prévenir les maladies à tiques, comme la maladie de Lyme. De nombreuses études se sont intéressées au rôle des mammifères dans la circulation des bactéries appartenant au complexe *Borrelia burgdorferi* sensu lato (*Bbsl*). En comparaison, peu d'études ont considéré le rôle des oiseaux dans la circulation de ces bactéries alors qu'ils peuvent participer aux dynamiques de population des tiques et des agents pathogènes associés lors de leurs périodes de migration (dispersion) et de reproduction, lorsqu'ils contribuent localement à la multiplication des tiques et des agents pathogènes. Au cours de cette thèse, nous avons premièrement caractérisé la diversité des espèces de tiques et des agents pathogènes présents dans les larves gorgées portées par une grande diversité d'espèces aviaires pendant leur période de reproduction en France. *Ixodes ricinus* était l'espèce de tique majoritaire et le genre de bactéries *Bbsl* était le plus prévalent chez les larves portées par les oiseaux, suivi de *Rickettsia* spp. et *Anaplasma* spp. Les oiseaux appartenant à la famille des *Turdidae* (Merle noir et Grive musicienne), le Troglodyte mignon et le Pipit des arbres avaient une prévalence d'infection des larves gorgées en *Bbsl* supérieure aux autres espèces aviaires. Après avoir identifié les principales espèces intervenant dans le système oiseaux – tiques – agents pathogènes, nous avons étudié l'influence relative de facteurs intrinsèques et extrinsèques aux oiseaux sur leur charge en tiques afin d'identifier les principaux déterminants pouvant influencer cette charge dans un environnement donné et au sein d'une communauté aviaire spécifique. Nous avons montré que la charge en tiques des oiseaux était davantage influencée par la diversité aviaire que par les variations annuelles (indicatrices des conditions environnementales), avec le Merle noir, l'Accenteur mouchet et la Grive musicienne comme étant les espèces les plus infestées de la communauté étudiée. Ces différences s'expliquent par le fait que ces espèces sont relativement grandes (masse moyenne élevée) et s'alimentent proche du sol (strate verticale occupée par les tiques). Enfin, nous avons cherché à caractériser une partie du potentiel de réservoir hôte d'une communauté d'oiseaux en reproduction en complétant l'étude sur la charge en tiques des oiseaux par l'analyse de leur densité afin d'identifier les espèces participant le plus au nourrissage local des tiques dans le milieu. Le Rouge-gorge familier, le Merle noir, l'Accenteur mouchet et la Grive musicienne participaient le plus au nourrissage des tiques à l'échelle de la communauté locale d'hôtes étudiée. Les résultats obtenus ont souligné l'importance de considérer à la fois la charge en tique et la densité des oiseaux pour caractériser l'indice de nourrissage local des tiques. Dans une perspective de prévention de la maladie de Lyme, il faudrait compléter cet indice par la compétence de réservoir réalisée des oiseaux pour les bactéries *Bbsl*, afin d'identifier les espèces aviaires participant le plus à la production de tiques infectées dans le milieu (ou risque acarologique pour l'homme). Cela serait à réaliser dans des sites contrastés en communautés aviaires et en habitats afin d'identifier les conditions environnementales accroissant le risque acarologique pour la maladie de Lyme.

Mots clefs : Potentiel de réservoir hôte, tiques, *Borrelia*, oiseaux, période de reproduction, risque acarologique