



HAL
open science

Rapport bibliographique sur l'écologie, l'épidémiologie, la surveillance, la prévention et la lutte contre la tique *Ixodes ricinus* en France métropolitaine

Grégoire Perez, Henri-Jean Boulouis, Sarah Bonnet, Nathalie Boulanger,
Barbara Livoreil, Karen Mccoy, Elsa Quillery, Laure Bournez, Magalie
René-Martellet, Johanna Fite

► To cite this version:

Grégoire Perez, Henri-Jean Boulouis, Sarah Bonnet, Nathalie Boulanger, Barbara Livoreil, et al.. Rapport bibliographique sur l'écologie, l'épidémiologie, la surveillance, la prévention et la lutte contre la tique *Ixodes ricinus* en France métropolitaine. [Travaux universitaires] INRAE; Anses. 2020, 142 p. anses-03263410

HAL Id: anses-03263410

<https://anses.hal.science/anses-03263410v1>

Submitted on 17 Jun 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0
International License

Rapport bibliographique sur l'écologie, l'épidémiologie, la surveillance, la prévention et la lutte contre la tique *Ixodes ricinus* en France métropolitaine

le 25/11/2020

Auteur principal :

Grégoire Perez

post-doctorant EnvA, UMR BIPAR EnvA – ANSES – INRAE, Maisons-Alfort

Contributrices et contributeur (par ordre alphabétique) :

Sarah Bonnet

Directrice de recherche INRAE, INRAE
Département Santé Animale, Maisons-Alfort

Nathalie Boulanger

Maîtresse de conférences, Univ. de Strasbourg
Univ. de Strasbourg et CNR *Borrelia*, Strasbourg

Henri-Jean-Boulouis

Professeur EnvA, UMR BIPAR EnvA – ANSES –
INRAE, Maisons-Alfort

Laure Bournez

Épidémiologiste ANSES, Laboratoire de la Rage et
de la Faune Sauvage, Nancy

Johanna Fite

Responsable de la mission d'expertise sur les
vecteurs de l'ANSES, ANSES, Maisons-Alfort

Barbara Livoreil

Spécialiste en revue systématique, consultante
indépendante

Karen McCoy

Directrice de recherche CNRS, UMR MIVEGEC
IRD – CNRS – Univ. de Montpellier, Montpellier

Elsa Quillery

Coordinatrice d'expertise scientifique ANSES,
ANSES, Maisons-Alfort

Magalie René-Martellet

Maîtresse de conférence VetAgro Sup
UMR 0346 EPIA INRA – VetAgro Sup, Lyon



Crédit : Grégoire Perez

Nympe d'*Ixodes ricinus* en quête d'un hôte sur la végétation.

Table des matières

Table des matières.....	2
Abréviations et acronymes.....	5
Table des figures et tableaux.....	6
Figures.....	6
Tableaux.....	6
1 Introduction.....	8
2 Méthode.....	10
2.1 Recherche bibliographique sur l'écologie d' <i>Ixodes ricinus</i>	10
2.1.1 Protocole de recherche bibliographique et synthèse des résultats.....	10
2.1.2 Limite de la méthode.....	14
2.2 Recherche bibliographique sur les agents infectieux transmis par <i>I. ricinus</i>	15
2.3 Recherche bibliographique sur les moyens de lutte et la prévention contre les piqûres de tiques	15
3 Résultats – Première partie : Écologie de la tique <i>I. ricinus</i> en France métropolitaine.....	16
3.1 Généralités sur <i>I. ricinus</i>	16
3.1.1 Anatomie, biologie et comportement.....	16
3.1.2 Gamme d'hôtes.....	18
3.1.3 Structure des populations d' <i>I. ricinus</i>	24
Méthodes d'estimation des densité de tiques <i>I. ricinus</i> en quête d'un hôte.....	25
3.2 Facteurs influençant la répartition spatiale de la densité de tiques <i>I. ricinus</i> en quête d'un hôte.	26
3.2.1 Répartition biogéographique.....	26
3.2.2 Facteurs géologiques, édaphiques et microclimatiques.....	28
3.2.3 Facteurs liés à la végétation et au paysage.....	28
3.3 Variations temporelles des densités de tiques <i>I. ricinus</i> en quête d'un hôte.....	29
3.3.1 Variations journalières.....	29
3.3.2 Variations saisonnières.....	29
3.3.3 Variations liées aux conditions météorologiques.....	30
3.3.4 Variations inter-annuelles.....	32
3.4 Structure du réseau trophique des hôtes.....	33
3.5 Prédateurs et parasites des tiques.....	34
4 Résultats – Deuxième partie : Agents infectieux transmis par <i>I. ricinus</i> et autres micro-organismes détectés dans cette espèce.....	38
4.1 Bactéries.....	40
4.1.1 Ordre des Spirochaetales.....	40
- Les bactéries du complexe <i>Borrelia burgdorferi</i> sensu lato.....	40
- La bactérie <i>B. miyamotoi</i>	51
4.1.2 Ordre des Rickettsiales.....	51
- La bactérie <i>Anaplasma phagocytophilum</i>	51
- Autres espèces du genre <i>Anaplasma</i> recherchées dans <i>I. ricinus</i>	53
- Les bactéries du genre <i>Ehrlichia</i>	55

- La bactérie <i>Neoehrlichia mikurensis</i>	55
- Les bactéries du genre <i>Rickettsia</i>	56
4.1.3 Ordre des Rhizobiales.....	58
- Les bactéries du genre <i>Bartonella</i>	58
4.1.4 Ordre des Thiotrichales.....	60
- Les bactéries <i>Francisella tularensis</i> et <i>F. philomiragia</i>	60
4.1.5 Ordre des Legionellales.....	62
- La bactérie <i>Coxiella burnetii</i>	62
4.2 Eucaryotes unicellulaires parasites.....	63
4.2.1 Le genre <i>Babesia</i>	63
4.2.2 Le genre <i>Theileria</i>	64
4.3 Virus.....	67
4.3.1 Le virus de l'encéphalite à tique.....	67
4.3.2 Autres virus transmis par <i>I. ricinus</i> en Europe.....	69
- Le virus louping-ill.....	70
- Les virus Kemerovo, Tribec et Lipovnik.....	70
4.3.3 Autres virus détectés chez <i>I. ricinus</i> en Europe.....	70
- Le virus de la fièvre hémorragique de Crimée-Congo.....	70
- Le virus Eyach.....	71
- Le virus Uukuniemi.....	71
- Le virus Alongshan.....	72
4.4 Autres micro-organismes trouvés dans <i>I. ricinus</i>	72
5 Résultats – troisième partie : Évaluation du risque et méthodes de lutte et de prévention contre les piqûres de tiques.....	74
5.1 Facteurs d'exposition humaine aux piqûres de tiques.....	74
5.1.1 Variations spatiale et temporelle de l'exposition humaine aux piqûres de tiques.....	74
5.1.2 Facteurs sociaux et économiques de l'exposition humaine aux piqûres de tiques.....	75
5.2 Méthodes directes de lutte contre les piqûres de tiques.....	77
5.2.1 Utilisation d'acaricide dans l'environnement.....	77
5.2.2 Utilisation d'acaricide sur les animaux domestiques.....	77
5.2.3 Utilisation d'acaricide sur les hôtes sauvages.....	78
- Application ciblée mécanique sur les ongulés sauvages.....	78
- Application ciblée mécanique sur les micromammifères.....	78
- Utilisation ciblée d'acaricides par d'autres moyens.....	79
- Utilisation ciblée d'acaricides en combinaison avec d'autres méthodes.....	79
5.2.4 Limites de l'utilisation d'acaricides.....	79
5.2.5 Résistance des tiques aux acaricides.....	80
5.2.6 Alternatives aux acaricides de synthèse.....	81
5.2.7 Lutte biologique.....	82
- Nématodes.....	82
- Champignons.....	82
- Parasitoïdes.....	82
- Araignées et autres arthropodes prédateurs de tiques.....	83
- Vertébrés.....	83
- Pheromones sexuelles.....	83
- Technique du mâle stérile.....	84
5.3 Organismes génétiquement modifiés.....	84
5.4 Méthodes indirecte de lutte.....	85

5.4.1 Vaccination.....	85
5.4.2 Gestion paysagère.....	86
5.4.3 Gestion de la faune sauvage.....	87
- Gérer les populations d’hôtes.....	87
- Agir sur les communautés d’hôtes.....	88
- Agir sur le réseau trophique.....	88
5.5 Protection personnelle, prévention et sensibilisation du public.....	89
5.5.1 Éviter les comportements à risque.....	89
5.5.2 Protection vestimentaire.....	89
5.5.3 Répulsifs.....	90
5.5.4 Éliminer les tiques présentes sur soi.....	90
5.5.5 Retirer les tiques.....	90
5.5.6 Prévention et sensibilisation du public.....	91
5.6 Dimensions sociales de la lutte et la prévention contre les piqûres de tiques.....	92
6 Bibliographie.....	96
Résumé.....	142

Abréviations et acronymes

ANSES : Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail

ECDC (« European Centre for Disease Prevention and Control ») : Centre européen de prévention et de contrôle des maladies.

EFSA « European Food Safety Authority » : Autorité européenne de sécurité des aliments

EnvA : École nationale vétérinaire d'Alfort.

CNRS : Centre National de la Recherche Scientifique.

Culture : mise en culture des bactéries en laboratoire pour leur identification, suivie éventuellement d'autres analyses (observation au microscope, colorations, PCR sur une plus grande quantité d'ADN pour pouvoir, par exemple, séquencer un grand nombre de gènes).

IFA (« ImmunoFluorescence Assay ») : méthode de détection utilisant des anticorps spécifiques marqués d'une sonde fluorescente, soit directe avec anticorps spécifiques fluorescents, soit indirecte avec des anticorps fluorescents se fixant sur les premiers spécifiques.

INRA : Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement.

IRD : Institut de Recherche pour le Développement.

MALDI-TOF « Matrix Assisted Laser Desorption Ionization - Time of Flight » : méthode de spectrométrie de masse couplant une source d'ionisation laser assistée par une matrice et un analyseur à temps de vol.

NIUTS « Nomenclature des unités territoriales statistiques » : Système de nomenclature des entités géographiques administratives standardisée permettant des comparaisons statistiques entre les pays dans l'Espace économique européen. En France, l'unité NUTS3 correspond au département.

LC-MS « Liquid Chromatography-Mass Spectrometry » : chromatographie en phase liquide couplée à la spectrométrie de masse.

PCR (« Polymerisation Chain Reaction ») : réaction de polymérisation en chaîne permettant d'amplifier une séquence d'ADN précise en faisant des copies grâce à des enzymes spécifiques.

PCRC : PCR classique avec lecture par électrophorèse sur gel.

PCRN : PCR nichée, c'est à dire avec une pré-amplification d'une séquence d'ADN suivie d'une seconde amplification plus spécifique.

PCRq : PCR quantitative, c'est-à-dire mesure en temps réel de l'amplification grâce à l'utilisation de marqueurs fluorescents.

PCRqm : PCR quantitative avec utilisation de la technologie microfluidique pour réaliser un grand nombre de PCR (48 x 48 ou 96 x 96) en une seule fois .

PCR-TTGE : PCR suivie d'une électrophorèse sur gel en gradient temporel de température ; FRET (« Fluorescence Resonance Energy Transfert ») permettant l'identification par transfert d'énergie entre molécules fluorescentes les espèces de *Borrelia* par leur température spécifique de fusion.

RFLP (« Restriction Fragment Length Polymorphism ») : le polymorphisme de longueur des fragments de restriction permet d'identifier des variants génétiques (comme les espèces de *Borrelia*) par la taille des fragments obtenus après fragmentation de l'ADN amplifié par PCR par une enzyme dite « de restriction » (taille des fragments différents pour chaque variants génétiques).

RLBH « Reverse Line Blot Hybridization » : hybridation d'ADN (amplifié par PCR) sur des sondes spécifiques fixées sur une membrane puis révélé chimiquement.

RT-PCR « reverse transcriptase PCR » : PCR permettant d'amplifier de l'ADN à partir d'ARN grâce à une enzyme réalisant une transcription inverse de celui-ci en ADN complémentaire (ADNc) à partir duquel une PCR classique peut alors être réalisée.

Seq : séquençage du fragment d'ADN amplifié après PCR.

SHD : séquençage à haut-débit permettant d'obtenir un grand nombre de séquences sans *a priori*.

Table des figures et tableaux

Figures

Figure 1 : Femelle adulte, nymphe et larve de la tique *Ixodes ricinus*.

Figure 2 : Collecte de tiques en quête d'un hôte par la méthode du drap.

Figure 3 : Carte de répartition d'*Ixodes ricinus* d'après l'ECDC au 20 mai 2020.

Figure 4 : Carte de répartition d'*Ixodes ricinus* d'après les données issues de la littérature scientifique et de communications personnelles.

Figure 5 : Schéma récapitulatif du cycle de vie et des facteurs déterminant la dynamique des populations de la tique *Ixodes ricinus*.

Figure 6 : Schéma des modes de transmissions possibles d'agents infectieux par les tiques.

Tableaux

Tableau 1 : Description des éléments pris en compte pour la recherche bibliographique.

Tableau 2 : Nombre de références extraites (non filtrées) par base de données pour la recherche bibliographique et nombre total de références uniques après tri et élimination des doublons.

Tableau 3 : Tableau descriptif des champs de la base de données décrivant les publications concernant la France métropolitaine.

Tableau 4 : Espèces de vertébrés étudiées comme hôtes potentiels d'*Ixodes ricinus* en France métropolitaine et niveau d'infestation par stase.

Tableau 5 : Tableau récapitulatif des agents infectieux pathogènes pour l'être humain transmis par *I. ricinus* en France métropolitaine.

Tableau 6 : Prévalence de *Borrelia burgdorferi* s.l. par stase dans les tiques *Ixodes ricinus* collectées en quête d'un hôte en France métropolitaine.

Tableau 7 : Prévalence d'*Anaplasma* spp. par stase dans les tiques *Ixodes ricinus* collectées en quête d'un hôte en France métropolitaine.

Tableau 8 : Prévalence des espèces bactériennes du genre *Rickettsia* dans les tiques *Ixodes ricinus* collectées en quête d'un hôte en France métropolitaine.

Tableau 9 : Prévalence de *Bartonella* spp. dans les tiques *Ixodes ricinus* collectées en quête d'un hôte en France métropolitaine.

Tableau 10 : Prévalence de *Coxiella burnetii* dans les tiques *Ixodes ricinus* collectées en quête d'un hôte en France métropolitaine.

Tableau 11 : Prévalence de *Francisella tularensis* et *F. philomiragia* dans les tiques *Ixodes ricinus* collectées en quête d'un hôte en France métropolitaine.

Tableau 12 : Prévalence des espèces des genres *Babesia* et *Theileria* détectées dans les tiques *Ixodes ricinus* collectées en quête d'un hôte en France métropolitaine.

Tableau 13 : Prévalence du virus de l'encéphalite à tiques dans les tiques *Ixodes ricinus* collectées en quête d'un hôte en France métropolitaine.

Tableau 14 : Récapitulatif des différentes méthodes de lutte contre les tiques et de prévention des piqûres de tique, de leurs principaux avantages et inconvénients, et de l'échelle à laquelle elles s'appliquent.

1 Introduction

Dans le cadre du plan national de prévention et de lutte contre la maladie de Lyme et les maladies transmissibles par les tiques (« Plan Lyme »)¹, lancé en 2016, un projet de recherche bibliographique sur l'écologie, la surveillance et la lutte contre les tiques présentes en France métropolitaine et responsables de maladies infectieuses humaines zoonotiques dont la borréliose de Lyme, a été commandité à l'ANSES par la Direction Générale de la Santé. Ce projet a été confié à l'École nationale vétérinaire d'Alfort dans le cadre d'une Convention de Recherche et Développement (CRD). Pour le mener à bien, un post-doctorant a été recruté sur un contrat d'un an et un mois (du 14 octobre 2019 au 13 novembre 2020) au sein de l'UMR BIPAR (EnvA – ANSES – INRAE).

Dans ce contexte, les objectifs de ce projet étaient les suivants :

1 - « de faire un état de l'art relatif à l'écologie des tiques présentes en France métropolitaine et responsables de maladies infectieuses humaines, notamment des genres *Ixodes* [principalement *Ixodes ricinus*, N.d.A.] et *Hyalomma* [principalement *Hyalomma marginatum*, N.d.A.] ; des agents infectieux pathogènes qu'elles peuvent héberger et les facteurs biotiques (paysages, hôtes) et abiotiques (température et humidité) qui influent sur les populations de tiques et le risque d'exposition des populations humaines et animales aux piqûres de tiques (et à la maladie de Lyme notamment) seront également considérés » ;

2 - « d'identifier et de documenter les moyens de lutte appliqués et/ou développés en France et à l'international contre les piqûres des tiques ciblées (à commencer par *I. ricinus*) et leur efficacité, que ce soit ceux faisant appel à des solutions permettant d'agir sur les facteurs environnementaux, à des biocides (produits répulsifs, acaricides), ou à des approches médicales (vaccination) » ;

3 - « de dresser un état des lieux de la surveillance des tiques en France métropolitaine, afin de proposer des recommandations en vue de l'élaboration d'un dispositif de surveillance national des tiques. »

Parmi la quarantaine d'espèces de tiques présentes sur le territoire métropolitain, *I. ricinus* est l'espèce piquant le plus fréquemment l'être humain (Gilot & Marjolet 1982 ; Pérez-Eid 2007). Elle est vectrice de nombreux agents infectieux responsables de maladies humaines et chez d'autres espèces d'animaux vertébrés (ex. borrélioses de Lyme, encéphalite à tique, piroplasmoses) (Heyman et al. 2010). L'espèce de tique *H. marginatum*, en expansion géographique dans le sud-est de la France, est vectrice du virus responsable de la fièvre hémorragique de Crimée-Congo, une maladie potentiellement mortelle pour les êtres humains (Stachurski & Vial 2018). Ce virus est déjà présent dans les populations ibériques de tiques appartenant au genre *Hyalomma* (*H. marginatum* et *H. lusitanicum*) et des cas humains ont déjà été reportés, dont trois nouveaux cas en 2020 (Negredo et al. 2017 ; Negredo et al. 2019 : Centro de Coordinación de Alertas y Emergencias Sanitarias 2020). Les genres *Dermacentor* et *Rhipicephalus* comprennent des espèces d'intérêt épidémiologique secondaire en France en ce qui concerne la santé humaine (Gilot & Marjolet 1982 ; Pérez-Eid 2007 ; Bonnet et al. 2016).

Un groupe de travail « *Hyalomma* » ayant été constitué en juillet 2020 suite à une auto-saisine de l'ANSES en mars 2020, la recherche bibliographique entamée pour cette étude sur *Hyalomma marginatum* a été abandonnée. Les résultats issus de ce rapport sont donc constitués de deux grandes parties. La première partie porte sur l'écologie d'*I. ricinus* en France métropolitaine et sur les agents

1 https://solidarites-sante.gouv.fr/IMG/pdf/plan_lyme_180117.pdf

infectieux qu'elle est susceptible de transmettre. Il s'agit d'une revue de l'écologie de l'espèce basée sur la littérature internationale avec, le cas échéant, des précisions sur les connaissances sur certains aspects en France métropolitaine. La seconde partie porte sur les moyens de lutte et de prévention contre les tiques. Bien que centrées sur *I. ricinus*, certaines méthodes peuvent être envisagées pour la lutte et la prévention contre d'autres espèces (ex. *H. marginatum*, *H. scupense*, *Dermacentor* spp., *Rhipicephalus* spp.).

Le travail du post-doctorant a été soumis le 11 décembre 2019, le 3 mars 2020 et le 22 juin 2020 à un comité de pilotage. Ce comité est piloté par Johanna Fite et Elsa Quillery de la mission Vecteurs de l'ANSES (Maisons-Alfort). Ce comité comprenait aussi le responsable administratif du post-doctorant, Henri-Jean Boulouis (École nationale vétérinaire d'Alfort), une spécialiste en revue systématique, Barbara Livoreil (consultante indépendante), et des expertes des tiques et maladies à tiques que sont Sarah Bonnet (INRAE), Nathalie Boulanger (Université de Strasbourg et CNR *Borrelia*), Karen McCoy (CNRS), Laure Bournez (ANSES), et Magalie René-Martellet (VetAgro Sup). L'objectif de ce comité est d'apporter un regard critique sur le travail effectué et de donner des conseils quant aux méthodes employées et aux priorités à donner aux différents objectifs.

2 Méthode

2.1 Recherche bibliographique sur l'écologie d'*Ixodes ricinus*

2.1.1 Protocole de recherche bibliographique et synthèse des résultats

Afin de définir le cadre de la recherche bibliographique, une approche définissant la population étudiée, le contexte d'étude, les comparateurs pris en compte et les variables de sortie mesurées a été utilisée (Livoreil et al. 2017). Cette approche permet (1) de fixer les éléments à prendre en compte pour identifier les mots-clés pertinents pour une recherche bibliographique et (2) de structurer les critères permettant de retenir ou d'exclure une référence. Les différents éléments de cette approche sont détaillés dans le **Tableau 1**. Afin de répondre au cahier des charges, la recherche a été la plus exhaustive possible sur les facteurs pouvant influencer l'écologie d'*I. ricinus*.

Tableau 1 : Description des éléments pris en compte pour la recherche bibliographique.

Population	Larves, nymphes et adultes d' <i>Ixodes ricinus</i>
Contextes	Micro-habitat, habitat, paysage, climat, densité d'hôtes vertébrés
Comparateur	Comparaisons temporelles (saisonniers et inter-annuelles) ou spatiales, selon le climat (biome), la météo, l'occupation du sol (contextes paysagers, habitats, types de végétation, activités humaines, types de gestion), les densités et la diversité d'hôtes (gestion de la faune sauvage, exclos/enclos, cycles de population de rongeurs), et les traitements éventuels (acaricides, vaccination)
Variable de sortie	Présence/absence, densité, charge parasitaire sur les hôtes (prévalence ou taux moyen d'infestation), dispersion (déplacements à différentes échelles, flux de gènes), comportement (période activité), agents infectieux

La population cible était l'espèce *I. ricinus* à toutes ses stades de développement : larves, nymphes, et adultes. Le contexte correspond au type de facteurs environnementaux étudiés. Il définit l'échelle spatiale de l'étude et le type de variables prises en compte. Tous les contextes ont été pris en compte. Le comparateur correspond au type de comparaisons qui ont été réalisées. Ici, toutes les comparaisons ont été considérées, qu'elles soient temporelles ou spatiales. Les comparaisons temporelles peuvent avoir été réalisées entre années, dans une année (phénologie) ou au cours de la journée (activité). Les comparaisons spatiales pouvaient être entre différents micro-habitats, habitats, type et gestion de la végétation, contextes paysagers, niveaux ou type d'activités humaines, ou encore selon différentes densités d'hôtes vertébrés ou l'exposition ou non à un traitement acaricide ou à une vaccination de la faune sauvage. Les variables de sortie retenues sont celles fournissant une information sur l'écologie de l'espèce, sur sa survie et son activité, sur ses hôtes et le taux d'infestation de ceux-ci par les différentes stades, sur sa distribution et sa dispersion (déplacements à l'état libre ou fixée et structure des populations), sur son abondance relative dans l'espace et dans le temps. Dans les variables de sortie sont aussi considérées les prévalences d'agents infectieux transmissibles par cette espèce de tique.

Les mots-clés en anglais ont été choisis pour permettre d'identifier un maximum de références mentionnant la population cible (*I. ricinus*) et au moins une des variables de sortie identifiées dans le

Tableau 1. Des mots-clés supplémentaires ont également été proposés par le comité de suivi. Les mots-clés finalement retenus sont les suivants:

« *Ixodes ricinus* » AND (**abundance** OR **activity** OR [**behaviour** OR **behavior**] OR **burden** OR **density** OR **dispersal** OR **distribution** OR **dynamics** OR **infestation** OR **presence** OR **prevalence** OR **questing**)

Les références concernant l'écologie d'*I. ricinus* ont été extraites de plusieurs bases de données bibliographiques accessibles (**Tableau 2**). Un total de 19 662 références uniques ont été extraites. Après élimination des doublons, les références ont ensuite été filtrées selon les critères définis comme correspondant aux éléments du **Tableau 1** sur la base du titre et du résumé, puis, sur la base du texte complet lorsque celui-ci était accessible (**Tableau 2**). En outre, les articles concernant des aspects cellulaires ou moléculaires de la biologie de l'espèce ou des agents infectieux qu'elle peut transmettre ont été exclus. Ont également été exclus les articles se rapportant à des études sur d'autres espèces (*I. scapularis* et *I. pacificus* en Amérique du Nord, *I. pararicinus* en Amérique du Sud, *I. persulcatus* en Europe de l'Est et en Asie du Nord, voir sur d'autres vecteurs que des tiques).

Tableau 2 : Nombre de références extraites (non filtrées) par base de données pour la recherche bibliographique et nombre total de références uniques après tri et élimination des doublons.

Base de données	Nombre de références
Agricola*	1 316
CAB Direct	3 091
JSTOR	858
Open Access Thesis and Dissertations*	150
Pascal & Francis	662
PubMed	2 102
ScienceDirect	2 731
Scopus	2 473
These.fr*	57
Thèses vétérinaires* (en français seulement)	40
WorldCat	6 175
Total brut	19 662
Total après élimination des doublons et tri	8 356
Concernant la France métropolitaine	181
Total concernant la France métropolitaine avec les références suggérées ou identifiées par veille (17)	198

La même équation de recherche a été utilisée dans toutes les bases sauf lorsque la recherche a été effectuée avec uniquement « *Ixodes ricinus* » en mots-clés (*). Les recherches ont été réalisées entre le 13/11/2019 et le 16/12/2019.

Les références uniques restantes ont été comparées à une liste témoin non exhaustive de 110 articles connus de l'auteur et jugés pertinents sur au moins un aspect de l'écologie de l'espèce ou de l'épidémiologie d'un agent infectieux transmissible par celle-ci. Les cinq articles manquant par rapport à cette liste sont deux articles de modélisation (Rizzoli et al. 2009 ; Li et al. 2012), deux articles sur la charge parasitaire de chevreuils (*Capreolus capreolus*) (Kiffner et al. 2010 ; Vor et al. 2010), et un sur l'effet du changement climatique sur l'incidence de l'encéphalite à tique en lien avec ses effets sur l'activité relative des stases immatures de l'espèce (Zeman & Beneš 2004). Ces cinq articles ne mentionnent pas le nom de l'espèce dans le titre, le résumé ou les mots-clés bien que traitant d'aspect de son écologie ou de l'épidémiologie d'agents infectieux associés, mais une recherche avec le mot « **tick** » aurait donné trop de résultats non pertinents. Des publications suggérées par des membres du comité ou identifiées par une veille bibliographique de l'auteur ou de façon opportuniste ont été ajoutées lorsqu'elles remplissaient les critères de sélection.

Le grand nombre de références identifiées a contraint un recadrage du projet pour n'examiner plus finement que les références concernant la France métropolitaine et ainsi répondre plus précisément au cahier des charges. Ce recadrage s'est fait par l'ajout de critères de sélection des références parmi les 8 356 références uniques validées. Le premier recadrage fut l'ajout au critère de tri du mot-clé « **France** » recherché dans le titre, le résumé ou les mots-clés. Le second fut l'identification à partir du titre, du résumé ou du texte complet d'un échantillonnage en France métropolitaine (chaque référence avait déjà été assignée à un pays lors de la première phase de tri, une indication d'un autre pays a facilité le tri des articles à exclusion de cette seconde sélection).

Seules les 181 références sous-sélectionnées pour la France métropolitaine ont été analysées et triées systématiquement (17 articles identifiés par une veille bibliographique opportuniste ou recommandés par des membres du comité de suivi ont été ajoutés par la suite). Pour cette sous-sélection de références, une base de données sous forme de tableur comprenant 21 champs bibliographiques et 41 champs descriptifs de l'étude a été construite. Ces 41 champs descriptifs ont été remplis principalement sur la base du matériel et méthodes, des résultats, d'éventuelles annexes et matériel supplémentaire de chaque référence, lorsque celle-ci était accessible en plein texte. Ces champs décrivent le type d'étude réalisée (deux champs), la stratégie d'échantillonnage dans le temps (quatre champs) et dans l'espace (dix champs), les méthodes d'échantillonnage (dix-sept champs), les agents infectieux recherchés (quatre champs), les variables explicatives étudiées (deux champs), un champ justifiant l'éventuelle exclusion d'une référence sélectionnée *a priori*, et un champ de commentaires. Ces champs sont décrits plus précisément dans le **Tableau 3**.

Une première analyse descriptive des références identifiées a été faite. Celle-ci a permis d'identifier le type de données recueillies, les zones géographiques étudiées, les échelles de temps prises en compte, les hôtes et les agents infectieux recherchés, ainsi que les variables biotiques et abiotiques considérées.

Étant donné la quantité de références, l'ensemble des références identifiées lors de la première phase de recherche n'ont pas pu être ni triées, ni analysées aussi finement, mais elles ont permis de donner un aperçu plus large des connaissances existantes sur l'espèce. Les résultats sont présentés sous forme narrative. La première partie des résultats du présent rapport propose donc une synthèse générale des connaissances sur l'écologie d'*I. ricinus* et des agents infectieux qu'elle est susceptible de transmettre.

Ce travail a été effectué en se basant sur les publications apportant une connaissance générale à l'écologie de l'espèce parmi l'ensemble de la littérature identifié (8 356 références).

Lorsque des données spécifiques à la France métropolitaine existent, celles-ci sont présentées plus en détail. Dans un objectif d'actualisation, les publications internationales récentes identifiées par veille bibliographique ou de façon opportuniste ont aussi été prise en compte lorsqu'elles répondaient aux critères décrits dans le **Tableau 1**.

Tableau 3 : Tableau descriptif des champs de la base de données décrivant les publications concernant la France métropolitaine.

Groupe de champs	Nom du champ	Description et/ou catégories du champ
Type d'étude	field/lab/review	Travail de terrain ; travail de laboratoire ; revue
	explor/experi/ report/method/ models	Étude exploratoire (corrélatif), expérimental (manipulation), rapport de données (pas de prise en compte de variables explicatives), mise au point de méthode et modélisation
Stratégie d'échantillonnage dans le temps	start_sampling	Date de début d'échantillonnage arrondie au début de l'année ou du mois lorsque le mois ou le jour n'était pas renseigné
	end_sampling	Date de fin d'échantillonnage arrondie à la fin de l'année ou du mois lorsque le mois ou le jour n'était pas renseigné
	freq_sampling	Fréquence d'échantillonnage : quotidien, hebdomadaire, mensuel, bisannuel, annuel, biennal, unique ou double
	n_t_sampling	Nombre total d'échantillonnages
Stratégie d'échantillonnage dans l'espace	country	Liste des pays concernés (notamment pour des études internationales dont une partie a eu lieu en France)
	region	Liste des régions concernées
	department	Listes des départements concernés
	X	Longitude
	Y	Latitude
	Z	Altitude
	scale	Emprise de l'étude : un site, une forêt, un département, une région, tout le pays
	resolution	Résolution à laquelle les données sont présentées : par site, par forêt, par commune, par département, par habitat, par type de forêt
	num_sites	Nombre de sites d'échantillonnage
	dist_sites	Distance minimale entre deux sites d'échantillonnage (indépendance des échantillons)
Méthodes d'échantillonnage	ticks_YN	Recherche de tiques : oui ou non
	questing	Recherche de tiques sur la végétation : oui ou non
	on_hosts	Recherche de tiques sur hôtes : oui ou non
	tick_sampling	Méthode d'échantillonnage de tiques en quête
	tick_outcome	Type de variable de sortie : présence, présence/absence, densité
	tick_outcome_unity	Unité de la variable de sortie : présence uniquement, individus pour 10 ou 100m ² , individus par heure.
	host_sampling	Méthode de capture des hôtes : piégeage, chasse, accident de la route, dans les abattoirs, dans une clinique vétérinaire, à l'hôpital

	host_outcome	Données sur les hôtes : espèce, niveau d'infestation
	sampling_effort	Surface ou temps de prospection ou nombre d'hôtes inspectés
	n_samples_sites	Nombre d'échantillonnage par site
	id_method	Méthode d'identification des tiques : clé taxonomique ou génétique
	id_key	Clé taxonomique utilisée
	stocking	Méthode de stockage des tiques : vivantes, dans l'éthanol, congelées à -20°C ou -80°C
	tick_list	Liste des espèces de tiques mentionnées (autre que <i>I. ricinus</i>)
	host_YN	Étude des hôtes : oui ou non
	hosts_list	Liste des espèces hôtes étudiées
	n_hosts	Nombre d'hôtes étudiés, si possible par espèce
Recherche d'agents infectieux	ia_ticks_YN	Recherche d'agents infectieux dans les tiques : oui ou non
	ia_ticks_list	Liste des agents infectieux recherchés dans les tiques
	ia_hosts_YN	Recherche d'agents infectieux dans les hôtes : oui ou non
	ia_hosts_list	Liste des agents infectieux recherchés dans les hôtes
Variables explicatives prises en compte	variables_YN	Prise en compte de variables explicatives : YN
	variable_list	Liste des variables explicatives prises en compte : température, humidité, climat, météo, contexte paysager, habitat, densité d'hôtes
Justification d'exclusion	reason_for_exclusion	Explication de la raison pour laquelle un document a été exclu de la revue après une analyse minutieuse
Commentaire	comments	Commentaires diverses permettant de faire des remarques sur certains aspects de l'étude non pris en compte dans les autres champs comme l'identification d'articles issus du même échantillonnage

2.1.2 Limite de la méthode

Le manque de temps nécessaire à la réalisation d'une revue systématique sur un sujet aussi vaste a contraint à un compromis entre la rigueur méthodologique nécessaire à l'évaluation robuste des résultats et l'exhaustivité de la recherche. En effet, une seule personne a évalué toutes les références (laissant aussi probablement place à une certaine subjectivité). Il n'a donc pas été possible de réaliser une analyse critique de la qualité et de la robustesse des études décrites dans les références identifiées. Il peut ainsi s'agir d'études corrélatives (mise en relation statistique de variables), de rapports de cas plus ou moins documentés, ou plus rarement d'études expérimentales (manipulation d'un paramètre donné, en contrôlant autant que faire se peut les autres paramètres, permettant ainsi de tester une hypothèse sur l'effet de ce paramètre sur une variable d'intérêt afin d'établir l'existence ou l'absence d'une relation de causalité entre les deux). Les résultats présentés ici sont donc d'une qualité variable. Seule une étude approfondie avec une approche quantitative (méta-analyse) permettrait d'avoir une évaluation robuste du niveau de confiance à accorder à chaque hypothèse sur le rôle des différents facteurs identifiés comme influençant l'écologie de l'espèce. Ces résultats sont donc à prendre comme des résumés de la nature et de la diversité des connaissances disponibles plutôt que comme des éléments d'aide à la décision. Cependant, la recherche bibliographique la plus exhaustive possible effectuée a probablement permis de donner un bon aperçu des connaissances actuelles sur l'écologie *I. ricinus*. Ce document devrait donc permettre d'identifier des lacunes de connaissance et les aspects pouvant faire l'objet d'une évaluation quantitative.

2.2 Recherche bibliographique sur les agents infectieux transmis par *I. ricinus*

Cette recherche bibliographique sur les agents infectieux ne se veut en rien exhaustive. Une synthèse approfondie sur chaque agent infectieux était impossible ici. Les résultats présentés se basent cependant, autant que possible, sur des revues récentes sur ces agents infectieux. Sont donc présentés dans cette section les différents agents infectieux connus pour être transmis par *I. ricinus* ou ayant été détectés dans des tiques de cette espèce. La biologie de chaque agent infectieux ou groupe d'agents infectieux est brièvement décrite ainsi que la maladie associée. Les connaissances sur les vecteurs connues ou supposés (*I. ricinus* ou autre) ainsi que sur les hôtes vertébrés connus et supposés de chacun sont rapidement présentées. Un tableau résume les prévalences observées dans des tiques à l'affût en France métropolitaine. Ces prévalences n'indiquent que la présence de l'agent infectieux ou de son ADN, selon la méthode utilisée (culture, immunofluorescence ou génétique). Cela n'indique en rien la capacité vectorielle d'*I. ricinus* pour ceux-ci, la compétence vectorielle ne pouvant être établie que par une démonstration expérimentale. Les autres agents infectieux susceptibles de circuler sur le territoire sont évoqués. Les autres micro-organismes détectés dans *I. ricinus* sont aussi mentionnés du fait de leur importance dans l'écologie des tiques (microbiote, endosymbiotes) ou de leur possible utilisation en lutte biologique.

2.3 Recherche bibliographique sur les moyens de lutte et la prévention contre les piqûres de tiques

Cette recherche bibliographique sur les moyens de lutte et de prévention ne se veut en rien exhaustive. Il n'a pas été possible d'évaluer quantitativement l'efficacité de chaque méthode, encore moins d'en faire une analyse en termes de rapport entre coûts et bénéfices. Cette partie est basée sur les références sur *I. ricinus* identifiées précédemment et impliquant l'évaluation de méthodes de lutte ou de prévention ainsi que des recherches complémentaires sur chaque méthode identifiée. Le principe de chaque méthode, les conditions d'applications, les effets attendus, les avantages et les inconvénients identifiés sont brièvement décrits. Des résultats d'évaluation de la méthode sont présentés, lorsqu'il existent. Ces résultats sont à prendre uniquement comme des exemples d'application de chaque méthode. Pour une comparaison entre l'approche française et états-unienne de la lutte et la prévention contre les tiques, voire utilement la note d'appui scientifique et technique de l'ANSES issue de l'analyse du rapport d'un groupe de travail sur les maladies vectorielles à tiques (USDHHS 2018)².

² <https://www.anses.fr/fr/content/note-ast-de-lances-relative-%C3%A0-lanalyse-du-rapport-dun-groupe-de-travail-sur-les-maladies>

3 Résultats – Première partie : Écologie de la tique *I. ricinus* en France métropolitaine

3.1 Généralités sur *I. ricinus*

3.1.1 Anatomie, biologie et comportement

Pour bien comprendre l'importance des différents facteurs influençant l'écologie d'*I. ricinus*, il est nécessaire de rappeler brièvement quelques éléments de son anatomie, de sa biologie et de son comportement. Les tiques étant des arthropodes³, elles possèdent un exosquelette. Leur corps est séparé en deux parties : (1) le gnathosome (la « tête »), portant les palpes sensoriels et les pièces buccales constituées des chélicères, servant à dilacérer la peau, et de l'hypostome servant à l'encrage de l'animal lors de la piqûre grâce à des structures en dents de scie tournées vers l'arrière comme un harpon, et (2) l'idiosome (le « corps ») portant les pattes et renfermant notamment les organes digestifs, les organes reproducteurs et les glandes salivaires.

Les tiques ont **un développement en trois stases** séparées par des métamorphoses : (1) la larve (2) la nymphe, distinguable des adultes femelles par l'absence de pore génital, puis (3) l'adulte. Comme tous les arachnides, elles possèdent quatre paires de pattes aux stases nymphale et adulte, les larves n'en ayant que trois. Chez les tiques dures comme *I. ricinus*, il existe un dimorphisme sexuel marqué des adultes et le mâle se distingue par une sclérisation totale de l'idiosome, le scutum, alors que chez la femelle il ne recouvre que la partie antérieure du corps, le reste de l'idiosome étant élastique afin de pouvoir se dilater lors du repas sanguin. A jeun, le corps d'une larve d'*I. ricinus* mesure moins d'un mm, celui d'une nymphe un peu plus d'un mm et celui d'un adulte environ 3 mm (**Figure 1**). Chez cette espèce les nymphes de mâle pourraient être en moyenne légèrement plus petites que celles des femelles (Dusbabek 1996), mais il est actuellement impossible de prédire le sexe d'une nymphe par simple observation. Comme l'ensemble des tiques, *I. ricinus* possède à l'extrémité de sa première paire de pattes un organe dit de Haller leur permettant de capter des phéromones ainsi que la chaleur, le CO₂ et les odeurs émis par leurs hôtes (Waladde & Rice 1982 ; Bonnet et al. 2016). Pour avoir plus de détails sur l'anatomie des tiques en français voir Bonnet et al. (2016).

À l'instar de toutes les tiques, *I. ricinus* est **un parasite hématophage obligatoire**. Comme les autres tiques dures, ses trois stases de développement, la larve, la nymphe, et l'adulte, ne prennent chacun qu'un seul et unique repas sanguin. Les repas de sang peuvent durer de trois à six jours pour les larves, de quatre à sept jours pour les nymphes, et de sept à dix jours pour les femelles (MacLeod 1932 ; Matuschka et al. 1990). Après chaque repas sanguin, *I. ricinus* quitte son hôte et se laisse tomber au sol. Les larves et les nymphes se métamorphose alors dans la stase suivante et les femelles adultes pondent leurs œufs puis meurent (espèce sémelpare, qui ne se reproduit qu'une fois). Les mâles ne se nourrissent que peu et passent leur temps à trouver des femelles pour la copulation. La fécondation, indispensable à l'achèvement du repas de sang des femelles, se produit sur l'hôte ou juste avant (Graf 1974 ; Bouman et al. 1999 ; Healy & Bourke 2004). Le rapprochement des mâles et des femelles adultes est facilité par l'émission de phéromones (Graf 1978 ; Bouman et al. 1999). Le nombre de femelles qu'un mâle peut fertiliser n'est pas connu, mais il est démontré que la paternité multiple a lieu dans les populations naturelles (Hasle, Røed & Leinaas 2008).

³ Pour une phylogénie plus détaillée des tiques voir Nava, Guglielmono & Mangold (2009) et pour une phylogénie récente des espèces de tiques dures d'importance médicale et vétérinaire voir Charrier et al. (2019). Pour une synthèse en français voir Pérez-Eid (2007) et, plus récent, Plantard, Pavel & Vial (2016).

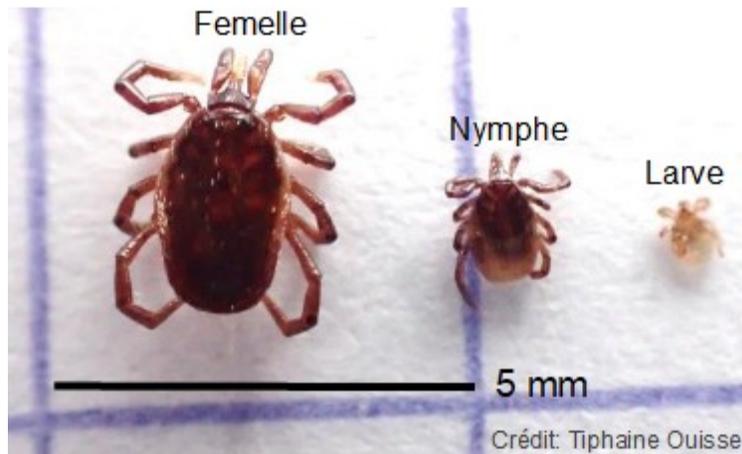


Figure 1 : Une femelle adulte, une nymphe et une larve de la tique *Ixodes ricinus*.
Tiques collectées en quête d'un hôte (à jeun) en Ille-et-Vilaine.

Les tiques ont plusieurs phases de vie de durées inégales. La phase active est elle-même divisée en phase de quête active d'un hôte (ou d'affût) sur le sol ou sur la végétation et une de réhydratation dans le sol. La phase parasitaire (la plus courte) correspond à la période durant laquelle elle est fixée à un hôte pour son repas de sang. Une autre phase est la période de métamorphose (qui correspond aussi à une mue chez les tiques dures, alors que les tiques molles muent plusieurs fois à la stase nymphal) ou de maturation des œufs pour les femelles adultes. Enfin une dernière correspond à une diapause quand les conditions ne sont pas favorables. Cette diapause peut être comportementale ou développementale.

En milieu naturel, les aléas météorologiques et les variations journalières peuvent sensiblement prolonger les différentes étapes du cycle et les phases de vie. De plus, une adaptation comportementale des tiques, en particulier d'*I. ricinus*, en fonction du climat ayant été démontrée (Tomkins et al 2014 ; Gilbert et al. 2014), l'hypothèse d'une adaptation développementale en fonction des zones biogéographiques ne peut pas être écartée, même si pour l'instant les données à ce sujet manquent. Les valeurs qui suivent proviennent d'études conduites majoritairement sur des populations de tiques d'Écosse (MacLeod), d'Irlande (Gray) ou de Suisse (Graf) et ne peuvent donc pas être considérées comme des généralités.

Le passage d'une stase à l'autre se produit par métamorphose dont la vitesse dépend de la température et de l'humidité (MacLeod 1934). Des études réalisées en laboratoire sur des populations de tiques collectées en Écosse ont montré que les larves se métamorphosent en nymphes en trois à neuf semaines, avec des conditions optimales entre 25,0 et 32,5°C et une humidité de 100 %. En dessous de 85 % d'humidité et au-dessus de 32.5°C la mortalité est très importante (> 50%). La métamorphose des nymphes en adultes est plus longue et varie d'un à deux mois et demi. Des données obtenues en conditions comparables d'autres études plus récentes ou d'autres régions géographiques auraient été intéressantes au regard de ces températures semblant élevées par rapport aux température d'activité des tiques, mais n'ont pas été trouvées.

La durée de vie en quête active d'hôte d'*I. ricinus* est estimée à environ deux mois pour une larve, quatre mois pour une nymphe (Steele & Randolph 1985 ; Randolph & Storey 1999) et probablement plus pour les adultes. MacLeod (1932) rapporte la survie de tiques adultes en laboratoire dépassant 20 mois. La durée pré-ovipositaire (maturation des œufs avant la ponte) varie quant à elle de huit jours à 20 jours en conditions optimales (entre 20 et 25°C à plus de 80 % d'humidité) à 30 jours en dessous de

15°C et au-dessus de 25°C. L'oviposition (la ponte) n'a pas lieu en-dessous de 10°C (inhibition) et au-delà de 30°C (mort) (MacLeod 1935b). Le nombre d'œufs pondus dépend en partie de la quantité de sang ingéré et de sa qualité nutritive, et donc de l'hôte sur lequel la femelle s'est nourrie (MacLeod 1935b ; Graf 1978 ; Gray 1981). Il varie de 800 à près de 4 000 avec une moyenne autour de 2 000. La pyramide des stases à l'équilibre est donc, de façon simplifiée pour une ponte de 2 000 œufs, de 100 larves, 10 nymphes et un couple d'adultes (Randolph 1998). Néanmoins, selon la sensibilité à la dessiccation de chaque stase et des œufs, les variations des conditions climatiques et météorologiques et la disponibilité des hôtes influencent la survie de chaque stases et modifient donc ce schéma.

Lorsque les conditions environnementales sont défavorables (ex. température trop faible ou une sécheresse importante), les tiques peuvent entrer en diapause comportementale. Lors de la diapause, les tiques se réfugient dans un endroit aux conditions de température et d'humidité stables. Elles se réfugient généralement dans les cinq premiers centimètres du sol, même si la profondeur pour une survie maximale varie probablement selon le type de sol entre cinq et vingt centimètres (Milne 1950b ; Dusbábek, Daniel & Cerný 1971 ; Honzakova 1973 ; Daniel et al. 1976 ; voir Gray et al. 2016 pour une revue sur ce comportement). Là, elles attendent le retour de conditions favorables à la quête d'un hôte, à savoir un taux d'humidité supérieur à 80 % et des températures supérieures à 7°C et une activité persistante, bien que réduite au-delà de 30°C (MacLeod 1936 ; Perret et al. 2000 ; Cat et al. 2017). En prenant en compte les périodes de diapause qui peuvent durer plusieurs mois, la durée de vie de chaque stase peut dépasser un an (Daniel et al. 1976). La durée de vie maximale d'une tique de cette espèce pourrait donc atteindre quatre ans (de la larve à l'adulte).

Les tiques *I. ricinus* ne se déplacent par elles-mêmes que sur quelques mètres et principalement de nuit (Perret et al. 2003). Perret et al. (2003) ont enregistré en laboratoire des déplacements de nymphes après quiescence (tiques hydratées) sur une distance médiane de 0,43 m et une distance maximale de 9,7 m. Quand aucune source d'eau n'était fournie, la distance maximale de déplacement de nymphes cherchant à se réhydrater fut de 31 m avec une mort dans les quatre jours. Par leur plus grande résistance à la dessiccation, il est possible que les adultes parcourent de plus grandes distances. Néanmoins, les déplacements étant coûteux en énergie, ceux-ci semblent donc réduits au strict minimum et aux périodes les plus propices : mouvements verticaux alternant phase de quiescence et quête sur la végétation, recherche d'une source d'humidité, recherche de partenaires pour les adultes (Kahl & Alidousti 1997 ; Perret et al. 2003 ; Crooks & Randolph 2006). À noter que des déplacements de tiques (larves et nymphes d'*I. ricinus*) par phorésie, c'est-à-dire par d'autres animaux non-hôtes, sont possibles, comme par exemple sur des coléoptères, mais l'importance de ce phénomène n'est pas connue (Saloña-Bordas et al. 2015). Les déplacements des hôtes sont donc le principal facteur de dispersion des tiques dans le paysage lors de leurs longs repas sanguins pendant lesquels elles restent fixées sur ces derniers. Les ongulés et les oiseaux migrateurs jouent un rôle prépondérant dans ce cadre à l'échelle du paysage et biogéographique (Røed et al. 2016).

3.1.2 Gamme d'hôtes

La cycle tique de la tique *I. ricinus* est triphasique, c'est-à-dire que chaque stase se nourrit sur un hôte vertébré différent. **C'est une espèce considérée comme généraliste.** Les larves ont une large gamme d'hôtes vertébrés incluant de nombreuses espèces de mammifères terrestres et de passereaux (Hofmeester et al. 2016 ; Mendoza-Roldana & Colella 2019). Cependant, par leur abondance et la forte probabilité de rencontre, les micromammifères (campagnols, mulots et musaraignes) sont souvent considérés comme leurs hôtes principaux, suivi de passereaux des habitats fermés (ex. forêt ou de haies) se nourrissant au sol (turdidés notamment) (Ferianc & Lichard 1967 ; Hofmeester et al. 2016). Les nymphes sont plus généralistes et sont plus fréquemment trouvées sur les passereaux, les lézards, et les mammifères de taille moyenne à grande, mais plus rarement sur les micromammifères (Hofmeester

et al. 2016). Les adultes femelles sont généralement observées sur des moyens et grands mammifères, lesquels portent aussi des larves et des nymphes, même si celle-ci, plus petites et localisées sur des parties du corps moins facile à inspecter, sont plus difficile à détecter sur ces hôtes (ex. Doby et al. 1994 ; Mysterud et al. 2014). Ces différences de parasitisme pourraient être en partie expliquées par la hauteur de quête sur la végétation des différentes stases de tiques. Les adultes sont généralement en quête plus haut que les nymphes elles même plus haut que les larves (Mejlon & Jaensen 1997). la hauteur de quête d'hôte dépend cependant de la végétation disponible et des conditions microclimatiques (Mejlon & Jaensen 1997 ; Randolph & Storey 1999).

Cependant, en l'absence d'hôtes de grande taille, les nymphes peuvent se nourrir sur des micromammifères (Perkins et al. 2006) et les femelles adultes sur des mammifères de taille moyenne (Jaenson & Tälleklint 1996). Par exemple, des femelles adultes peuvent être nourrie en laboratoire sur lapin ou sur cobaye (Graf 1978). Le cycle d'*I. ricinus* peut ainsi se maintenir avec une seule espèce d'hôte si celle-ci peut permettre des repas de sang aux femelles adultes, par exemple sur des îles où seul le lièvre variable, *Lepus timidus*, est présent (Jaenson & Tälleklint 1996). La proportion de tiques de chaque stase se nourrissant sur chaque espèce hôte dépend donc de la probabilité de contact avec celles-ci, probabilité dépendant elle-même de la densité et des traits d'histoire de vie de chacune. Certains traits comportementaux (inter et intraspécifiques) semblent effectivement influencer la charge parasitaire des hôtes. Chez les mammifères par exemple, la taille du domaine vital et le temps alloué à la recherche de nourriture dans la strate basse de la végétation augmenterait la probabilité de rencontre avec les tiques tandis que le comportement de toilettage permettrait de réduire la charge parasitaire (Boyer et al. 2010 ; Pisanu et al. 2010). La strate de végétation explorée et le temps d'exploration de celle-ci pour la recherche de nourriture par les oiseaux pourraient en partie expliquer les différences de charge parasitaire observées chez ceux-ci, les espèces passant beaucoup de temps dans la végétation basse étant plus exposées (Marsot et al. 2012). Les différences de charges parasitaires peuvent aussi être expliquées par le système immunitaire des hôtes, notamment des compatibilités ou non avec le système du complément (Randolph 1994 ; Dizij & Kurtenbach 1995 ; Humair, Rais & Gern 1999) et par des processus d'adaptations parasitaires (van Oosten et al. 2016). De plus, l'abondance relative de plusieurs espèces d'hôtes influent sur leur charge parasitaire respective. Par exemple, en Amérique du Nord, une forte densité de tamias rayés (*Tamias striatus*) réduit la charge parasitaire de nymphes d'*I. scapularis* des souris à pattes blanche (*Peromyscus leucopus*), et une abondance élevée de ces dernières réduit la charge parasitaire en larves des premiers (Brunner & Ostfeld 2008).

Il est encore difficile de connaître avec précision la proportion de tiques nourries sur chaque type d'hôte. Plusieurs méthodes ont été mises au point. Une approche consiste à rechercher par PCR ou RLBH l'ADN de l'hôte dans les tiques, ADN qui n'aurait pas été dégradé lors de la digestion du sang. La détectabilité de l'ADN diminue avec le temps, probablement du fait d'une dégradation progressive de celui-ci (Léger et al. 2015). L'identification de l'hôte des tiques physiologiquement plus âgées est donc plus difficile. L'ADN des différentes espèces hôtes ne présente pas non plus la même détectabilité. Contrairement à ce qui pourrait être supposé du fait de la présence d'ADN dans les érythrocytes des oiseaux, l'ADN des mammifères semble plus facilement détectable que celui de ceux-ci, bien que ces résultats ne portaient que sur une seule espèce de chaque groupe d'hôte (Léger et al. 2015). Enfin, pour les adultes, de l'ADN du premier et du second repas de sang peuvent être détectés simultanément, empêchant toute conclusion. Enfin, cette méthode est très sensible aux contaminations (Léger et al. 2015). Les quelques études faites par cette méthode en Europe montre une variation de la proportion de chaque type hôte dans les repas de sang. Les oiseaux étaient prépondérant comme hôte des larves en Irlande et en Espagne, alors que les rongeurs étaient les plus représentés en Allemagne (Pichon et al. 2003 ; Estrada-Peña et al. 2005 ; Pichon et al. 2005 ; Pichon et al. 2006).

Une autre approche consiste à réaliser une analyse isotopique sur la base des ratios $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ et $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. Selon l'hôte, cette proportion varie en fonction de son régime alimentaire. Les tiques se nourrissant exclusivement du sang de leurs hôtes, les ratios de ces deux isotopes stables sont donc les mêmes que ceux de ceux-ci. Ainsi, il est possible d'identifier le groupe d'hôte sur lequel s'est nourrie une tique et même de distinguer des espèces hôtes proches (Heylen et al. 2019). L'interprétation des résultats peut cependant être problématique pour les adultes ayant assimilé des isotopes provenant de deux hôtes différents (même si les isotopes issus du repas des nymphes, plus copieux que celui des larves, doit en principe représenter une part plus importante dans les tissus de l'animal). Cette méthode ne permet pas de différencier des espèces hôtes à l'écologie proche (LoGiudice et al. 2018). Il est toutefois nécessaire de posséder des échantillons des hôtes comme référence et l'applicabilité de cette méthode pour des études de terrain reste à être évaluée. Enfin une dernière approche fait appel à la spectrométrie de masse (MC-MS ou MALDI-TOF). Cette approche permet d'identifier à la fois l'espèce de tique, les agents infectieux éventuellement hébergés, et pourrait aussi permettre d'identifier l'hôte de son dernier repas de sang (Önder et al. 2013 ; Boyer et al. 2017).

Les hôtes potentiels d'*I. ricinus* étudiées et le degré de parasitisme par stases en France métropolitaine sont présentés dans le **Tableau 4**. Ces données ne peuvent pas servir à faire des comparaisons directes, les zones géographiques et les saisons d'échantillonnage pouvant différer d'une étude à l'autre. Par exemple, les ongulés sauvages ont été inspectés le plus souvent en hiver pendant la période de chasse, période de moindre activité des tiques (ex. Doby et al. 1994), les oiseaux au printemps, période de forte activité des tiques (ex. Marsot et al. 2012), et les micromammifères du printemps à l'automne par piégeage (ex. L'Hostis et al. 1996b). Des études ont été réalisées dans des régions où *I. ricinus* est fréquente, comme dans la moitié nord de la France (ex. Pérez-Eid 1990 ; Doby et al. 1994 ; L'Hostis et al. 1996a), ou rare, comme en Corse (ex. Grech-Angelini et al. 2016). Le temps d'inspection pouvait aussi varier d'une étude à l'autre avec par exemple cinq minutes par sanglier, *Sus scrofa* (Doby et al. 1994) ou une inspection méticuleuse des renards roux, *Vulpes vulpes*, en laboratoire (Aubert et al. 1976).

Tableau 4 : Espèces de vertébrés étudiées comme hôtes potentiels d'*Ixodes ricinus* en France métropolitaine et niveau d'infestation par stase.

Nom scientifique	Nom commun	Stases d' <i>I. ricinus</i> (nombre d'hôtes inspectés)	Références (sources ou articles connexes)
Aves			
Passeriformes			
<i>Anthus pratensis</i>	Pipit farlouse	Non précisé (?)	Kempf et al. 2011
<i>Anthus trivialis</i>	Pipit des arbres	Non précisé (?)	Kempf et al. 2011
<i>Certhia brachydactyla</i>	Grimpereau des jardins	0 (7)	Marsot et al. 2012
<i>Chloris chloris</i>	Verdier d'Europe	F (≥ 3)	Grech-Angelini et al. 2016
<i>Cyanistes caeruleus</i>	Mésange à tête bleue	L, N, L<N (13)	Marsot et al. 2012
<i>Erithacus rubecula</i>	Rouge-gorge	Non précisé (?)	Kempf et al. 2011
		L++, N (99)	Marsot et al. 2012
<i>Fringilla coelebs</i>	Pinson des arbres	L, N (14)	Marsot et al. 2012
<i>Garrulus glandarius</i>	Geais des chênes	L, N (2)	Marsot et al. 2012
<i>Luscinia megarhynchos</i>	Rosignol philomèle	Non précisé (?)	Kempf et al. 2011
<i>Motacilla flava</i>	Bergeronnette printanière	Non précisé (≥ 1)	Grech-Angelini et al. 2016

Nom scientifique	Nom commun	Stases d' <i>I. ricinus</i> (nombre d'hôtes inspectés)	Références (sources ou articles connexes)
<i>Parus major</i>	Mésange charbonnière	Non précisé (?) L+, N (98)	Kempf et al. 2011 Marsot et al. 2012
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Rougequeue à front blanc	L, N (3)	Marsot et al. 2012
<i>Phylloscopus collybita</i>	Pouillot véloce	Non précisé (?) L, N (28)	Kempf et al. 2011 Marsot et al. 2012
<i>Poecile palustris</i>	Mésange nonnette	0 (14)	Marsot et al. 2012
<i>Prunella modularis</i>	Accenteur mouchet	L+, N+, L < N (8)	Marsot et al. 2012
<i>Sitta europaea</i>	Sittelle torchepot	N (7)	Marsot et al. 2012
<i>Sturnus vulgaris</i>	Étourneau sansonnet	L, N, L < N (4)	Marsot et al. 2012
<i>Sylvia atricapilla</i>	Fauvette à tête noire	Non précisé (?) L, N (41)	Kempf et al. 2011 Marsot et al. 2012
<i>Sylvia borin</i>	Fauvette des jardins	0 (3)	Marsot et al. 2012
<i>Sylvia communis</i>	Fauvette grisette	Non précisé (?)	Kempf et al. 2011
<i>Troglodytes troglodytes</i>	Troglodyte mignon	Non précisé (?) L, N (32)	Kempf et al. 2011 Marsot et al. 2012
<i>Turdus merula</i>	Merle noir	L&N++ (106) ; L&N (224) ° Non précisé (?) L++, N++, L<N (55) Non précisé (≥ 1)	Grégoire et al. 2002 Kempf et al. 2011 Marsot et al. 2012 Grech-Angelini et al. 2016
<i>Turdus philomelos</i>	Grive musicienne	Non précisé (?) L++, N+ (13)	Kempf et al. 2011 Marsot et al. 2012
<i>Turdus viscivorus</i>	Grive draine	L, N (4)	Marsot et al. 2012
Piciformes		Piciformes	
<i>Dendrocopos major</i>	Pic épeiche	0 (11)	Marsot et al. 2012
<i>Picus viridis</i>	Pic vert	N (2)	Marsot et al. 2012
Mammalia		Mammifères	
Cetartiodactyla		Cétartiodactyles	
<i>Bos taurus</i>	Vache	F, M (?) F++ (110) ^a F (173-207) ^b Non précisé (418) 0 (42)	Gilot et al. 1989 L'Hostis et al. 1994 L'Hostis et al. 1996a Grech-Angelini et al. 2016 Cicculli et al. 2019b
<i>Capra hircus hircus</i>	Chèvre	0 (258)	Grech-Angelini et al. 2016
<i>Ovis aries</i>	Mouton	F (?) 0 (51) 0 (60)	Nevers 1987 (cité par Gilot et al. 1989) Grech-Angelini et al. 2016 Cicculli et al. 2019b
<i>Ovis aries musimon</i>	Mouflon corse	0 (24)	Grech-Angelini et al. 2016
<i>Rupicapra pyrenaica</i>	Isard	N+, F++, M, N<F (7)	Davoust et al. 2012
<i>Capreolus capreolus</i>	Chevreuril	F (?) L, N+, F+, M+ (39) L+, N+ (105); L, N (32) ° N, A, N<A (?) Non précisé (7) N (?)	Panas et al. 1976 Doby et al. 1994 Gilot et al. 1994 Kempf et al. 2011 Serra et al. 2018 Cafiso et al. 2019

Nom scientifique	Nom commun	Stases d' <i>I. ricinus</i> (nombre d'hôtes inspectés)	Références (sources ou articles connexes)
<i>Cervus elaphus</i>	Cerf élaphe	F (?) L, N, A++ (12)	Panas et al. 1976 Doby et al. 1994
<i>C. elaphus corsicanus</i>	Cerf élaphe de corse	Non précisé (1)	Grech-Angelini et al. 2016
<i>Sus scrofa</i>	Sanglier d'Eurasie	A (49) Non précisé (56)	Doby et al. 1994 Grech-Angelini et al. 2016
Carnivora Carnivores			
<i>Canis lupus familiaris</i>	Chien	F, M (?) A++ (249) ; A (190) ^c F, M (?) A (?) 0 (31) F'+? (?) N<F	Panas et al. 1976 Martinod et al. 1985 Gilot et al. 1989 Ulmer et al. 1999 Grech-Angelini et al. 2016 Geurden et al. 2018
<i>Vulpes vulpes</i>	Renard roux	L, N, F, M, N<F (203) ^d A+ (3) 0 (4)	Aubert et al. 1976 Doby et al. 1994 Marié et al. 2012
<i>Felis sylvestris catus</i>	Chat domestique	F, M (?) L, N, F (?) 1, non précisé (4) F'+? N<F (?)	Panas et al. 1976 Pichot et al. 1997 Grech-Angelini et al. 2016 Geurden et al. 2018
<i>Mustela putorius furo</i>	Furet	0 (?)	Panas et al. 1976
Insectivora Insectivores			
<i>Erinaceus europaeus</i>	Hérisson commun	0 (1) 0 (1)	Marié et al. 2012 Grech-Angelini et al. 2016
<i>Crocidura russula</i>	Crocidure musette	0 (5) L (12)	L'Hostis et al. 1996b Boyard et al. 2008
<i>Crocidura sualveolens</i>	Crocidure des jardins	0 (9)	L'Hostis et al. 1996b
<i>Crocidura</i> sp.	Crocidures	0 (18)	L'Hostis et al. 1996b
<i>Sorex coronatus</i>	Musaraigne couronnée	0 (3)	Perez et al. 2017 (Perez et al. 2016 ; Lebert et al. 2020)
<i>Sorex</i> sp.	Musaraignes vraie	L (17)	Boyard et al. 2008
Lagomorpha Lagomorphes			
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	Lapin de garenne	M (1) N, F, M (700)	Chastel et al. 1984 Gilot et al. 1985
Perissodactyla Périssodactyles			
<i>Equus caballus</i>	Cheval	F, M (?) 0 (29)	Monteil 1987 (cité par Gilot et al. 1989) Grech-Angelini et al. 2016
Rodentia Rongeurs			
<i>Apodemus flavicollis</i>	Mulot à collier	L+, N (5) L++ (8) ^e L+ (18) L, N (227)	Anderson et al. 1986 Richter et al. 2004 Boyard et al. 2008 Bournez et al. 2020a
<i>Apodemus sylvaticus</i>	Mulot sylvestre	L++, N (60) L+, N (175) L+, [N] ^f (572)	Anderson et al. 1986 Doby et al. 1992b L'Hostis et al. 1996b

Nom scientifique	Nom commun	Stases d' <i>I. ricinus</i> (nombre d'hôtes inspectés)	Références (sources ou articles connexes)
		L+ (11) ^e L++ (22) L++, N (42) L++ (34)	Richter et al. 2004 Vourc'h et al. 2007 Boyard et al. 2008 Marsot et al. 2013 (Pisanu et al. 2010)
		L, N (453)	Perez et al. 2017 (Perez et al. 2016 ; Lebert et al. 2020)
<i>Apodemus</i> sp.	Mulots	L++, N (1174)	Pérez-Eid 1990 (Pérez 1987)
<i>Eliomys quericinus</i>	Lérot	L++ (35) ^e	Richter et al. 2004
<i>Microtus agrestis</i>	Campagnol agreste	L, [N] ^f (62) L (4)	L'Hostis et al. 1996b Perez et al. 2017 (Perez et al. 2016 ; Lebert et al. 2020)
<i>Microtus arvalis</i>	Campagnol des champs	L, [N] ^f (19) L+, N (26)	L'Hostis et al. 1996b Boyard et al. 2008
<i>Microtus subterraneus</i>	Campagnol souterrain	0 (2)	Perez et al. 2017 (Perez et al. 2016 ; Lebert et al. 2020)
<i>Muscardinus avellanarius</i>	Muscardin	L++ (4) ^e	Richter et al. 2004
<i>Myodes glareolus</i>	Campagnol roussâtre	L+ (8) L+, N (1 529)	Anderson et al. 1986 Pérez-Eid 1990 (Pérez 1987)
		L, N (136) L, [N] ^f (113) L++ (2) ^e L+, N (22) L, N (79) L+ (547) ^g	Doby et al. 1992b L'Hostis et al. 1996b Richter et al. 2004 Vourc'h et al. 2007 Boyard et al. 2008 Marsot et al. 2013 (Pisanu et al. 2010)
		L (147)	Perez et al. 2017 (Perez et al. 2016 ; Lebert et al. 2020)
<i>Rattus rattus</i>	Rat noir	L, N (333) F+, N<F (9)	Bournez et al. 2020a Cicculli et al. 2019b
<i>Sciurus vulgaris</i>	Écureuil d'Eurasie	Non précisé (311) L+, N+ (237)	Romeo et al. 2013 Pisanu et al. 2014
<i>Tamias sibiricus</i>	Tamias de Sibérie	L++, N++ (29)	Vourc'h et al. 2007
<i>barberi</i>		L++, N++ (800) ^g	Marsot et al. 2013 (Pisanu et al. 2010 ; Boyer et al. 2010 Le Coeur et al. 2011)

L : larves ; N : nymphes ; F : femelles adultes ; M : mâles adultes ; A : adultes de sexe non déterminé ; L&N : larves et/ou nymphes ; 0 : pas de tique ; + : 1-5 tiques par individu en moyenne, ++ : >5 tiques

par individu en moyenne ; $L < N$: plus de nymphes que de larves ; et $N < F$: plus de femelles adultes que de nymphes, '+' : moyenne calculée que sur des individus infestés et donc surestimée ; non précisé : stases non précisées. ^a Stases immatures non recherchées. ^b Étude sur un effectif variable sur deux ans, seulement les aisselles des animaux inspectés. ^c Deux zones étudiées. ^d Seulement les pieds des animaux inspectés. ^e Nymphes et adultes pas mentionnées. ^f Présence de nymphes possible, mais résultats insuffisamment détaillés. ^g Données extrapolées à partir de la tête, adultes pas mentionnées, mais rares, autre espèce de tique présente (*I. acuminatus*) (Vourc'h et al. 2007).

3.1.3 Structure des populations d'*I. ricinus*

La structure des populations d'*I. ricinus* a été étudiée à différentes échelles spatiales. **À l'échelle biogéographique**, il a été mis en évidence une forte différenciation entre les populations d'Europe et d'Afrique du Nord (Delaye et al. 1997 ; Noureddine, Chauvin & Plantard 2011). En Europe, il a été montré l'existence d'une plus faible structuration génétique des populations d'*I. ricinus*. Des analyses génétiques ont montré l'existence de lignées distinctes (sur la base d'ADN mitochondrial). Une étude a trouvé qu'une lignée était principalement présente en Grande-Bretagne, une autre dans l'ouest de la Scandinavie et une dernière dans l'est de la Scandinavie et l'Europe du Nord (Røed et al. 2016). Une autre étude a montré l'existence d'une lignée dominante dans l'ouest et le sud de l'Europe jusqu'à la mer Caspienne, ces lignées se mélangeant dans le centre et l'est de l'Europe (Dinnis et al. 2014). Cette répartition résulte probablement d'une colonisation post-glaciaire (Poretta et al. 2013). Une étude synthétisant ces résultats avec une couverture spatiale plus large et homogène par rapport à l'aire de répartition de l'espèce serait bienvenue pour clarifier sa phylogéographie. En effet, les différentes lignées de vecteurs pourraient avoir des tropismes d'hôtes et des compétences différentes pour les agents infectieux (Estrada-Peña et al. 1998 ; McCoy, Léger, & Dietrich 2013).

À l'échelle régionale et du paysage, il n'a pas été détecté de structuration génétique forte, suggérant d'importants flux de gènes entre populations (Delaye et al. 1997 ; Noureddine, Chauvin & Plantard 2011 ; Quillery 2013 ; Paulauskas et al. 2016). Ces flux de gènes peuvent être expliqués par des mouvements de populations de tiques dus aux déplacements des hôtes comme les ongulés à l'échelle du paysage ou les oiseaux migrateurs à l'échelle régionale, voire continentale.

À l'échelle populationnelle, un déficit d'hétérozygotie (les individus ont plus de paires d'allèles semblables par rapport à ce qui est attendu par rapport à l'hypothèse d'une distribution de ceux-ci au hasard) pourrait être expliqué par une différenciation génétique par groupe d'hôtes, bien que ces résultats puissent provenir de problèmes techniques, notamment l'existence d'allèles nuls (n'ayant pas toujours d'équivalents dans l'ensemble du génome de l'espèce) (Kempf et al. 2009 ; Kempf, McCoy & De Meeus 2010 ; Kempf et al. 2011 ; Noël et al. 2012 ; McCoy, Léger & Dietrich 2013 ; Quillery et al. 2014). Certains résultats suggèrent un biais de dispersion entre sexes, les mâles dispersant plus loin, peut-être en lien avec une préférence d'hôtes différente. Néanmoins ce biais de dispersion différerait en fonction de l'échelle d'analyse, avec une dispersion plus grande des femelles au sein de cluster de populations génétiquement proches (Kempf, McCoy & De Meeus 2010). Des variations génétiques seraient aussi liées à une période de quête différente selon les génotypes qui pourrait avoir un lien avec une association entre certains génotypes et groupes d'hôtes (Jensen, Kaufman & Smirnova 1999).

Davantage d'études avec une couverture géographique plus complète sont nécessaires pour préciser la structure phylogéographique d'*I. ricinus*. Des études permettant de mieux connaître la structure génétique des populations de tiques et leur dispersion dans le paysage en fonction des communautés d'hôtes et une meilleure connaissance de la spécialisation éventuelle de sous-populations de tiques à certains groupes d'hôte pourrait aussi se révéler utile pour une meilleure compréhension de la circulation de certains agents infectieux qu'elle transmet.

Méthodes d'estimation des densité de tiques *I. ricinus* en quête d'un hôte

Il est difficile d'estimer l'abondance totale de tiques dans une zone donnée. D'abord, les tiques ne sont pas toutes simultanément au même stade de développement (différentes stases), ni dans les mêmes phases de vie : période de métamorphose, de quiescence et de quête d'hôte (ou d'affût). Les tiques en métamorphose ou en quiescence, cachées dans le sol, sont difficilement observables. Ensuite, seule une partie des tiques en quête d'un hôte est observable à un instant donné. Cette proportion varie en fonction des conditions environnementales. Enfin, une faible proportion des tiques est fixée sur un hôte et donc difficilement quantifiable.

L'abondance de tiques ne peut donc être qu'estimée en partant du postulat qu'elle est proportionnelle à la densité de tiques à l'affût. Cette densité peut être mesurée de différentes façons. La méthode la plus utilisée est de passer un tissu blanc sur le sol ou la végétation afin de feindre le passage d'un hôte. Le tissu peut être lesté de deux côtés et traîné à l'aide d'une ficelle (méthode dite du « drap » ; **Figure 2**) ou attaché au bout d'un manche (méthode dite du « drapeau »). L'utilisation de la méthode du drap avec un tissu de taille standardisée (généralement de 1 x 1 m) sur une distance ou une durée elle aussi standardisée (généralement 10 m ou une heure) ou du drapeau durant une période de temps donnée (ex. une heure) permet de faire des comparaisons de densités de tiques en quête d'hôte dans le temps et dans l'espace (Panas et al. 1976 ; Vassallo et al. 2000). Une autre méthode consiste à utiliser des pièges à CO₂ attirant les tiques. Cette méthode plus facile à standardiser que les autres est aussi plus coûteuse pour un rendement plus faible, mais permet de capturer des espèces pratiquant la chasse (ex. Panas et al. 1976). La collecte de tiques sur hôtes est une méthode difficile à mettre en place, mais permet de répondre à des questions précises sur la phénologie et l'exposition réelle des animaux aux tiques, et accessoirement d'accéder à d'autres espèces de tique ne pratiquant pas l'affût (ex. Panas et al. 1976).

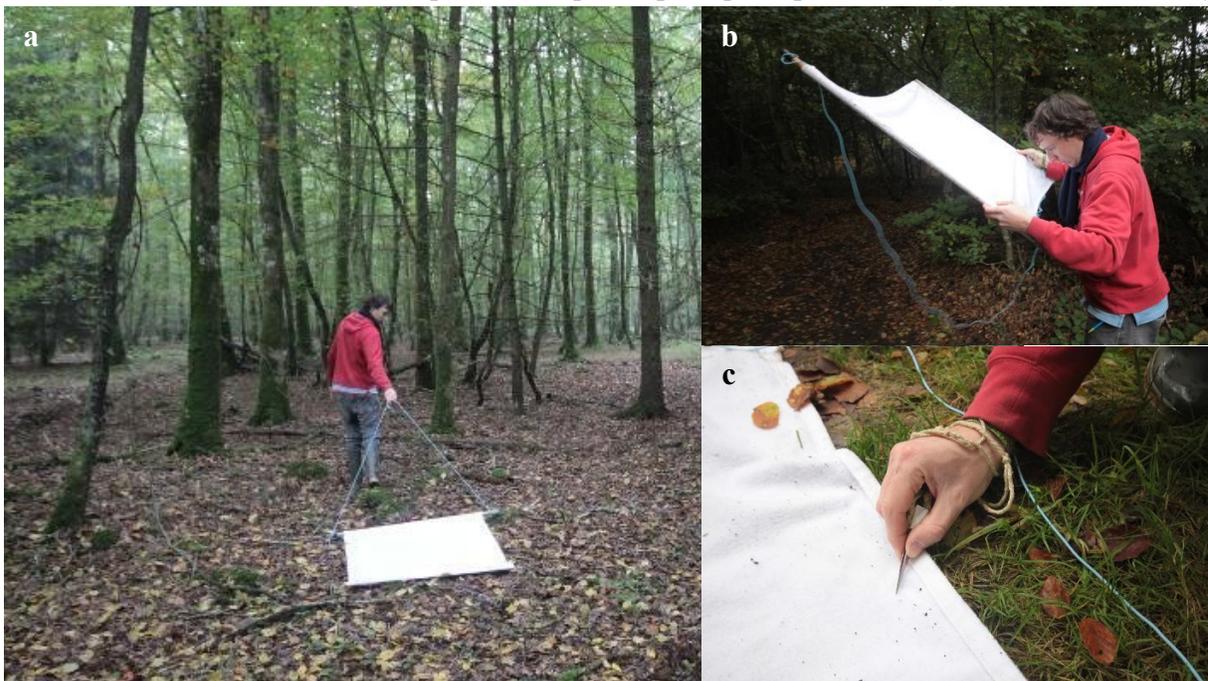


Figure 2 : Collecte de tiques en quête d'un hôte par la méthode du drap.

L'auteur collectant des tiques à l'affût avec un drap blanc molletonné de 1 x 1 m et lesté sur deux bords traîné sur le sol à l'aide d'une ficelle sur une distance de 10 m à une vitesse d'environ 0,5 m/s (a). Le côté du drap exposé aux tiques (vers le sol) est ensuite méticuleusement inspecté pour la présence de tiques (b). Les tiques sont ensuite dénombrées et collectées avec une pince fine (c) afin d'être rapportées au laboratoire pour identification et d'éventuelles analyses comme la recherche d'ADN d'agents infectieux. Crédits : Olivier Plantard.

3.2 Facteurs influençant la répartition spatiale de la densité de tiques *I. ricinus* en quête d'un hôte

3.2.1 Répartition biogéographique

Comme pour tout parasite, la répartition géographique d'*I. ricinus* dépend de la présence de ses hôtes et des conditions environnementales durant les phases libres (non-fixées à un hôte). Tolérant mal la dessiccation, elle est essentiellement présente sous des climats suffisamment humides. Sa répartition s'étend de la péninsule ibérique jusqu'au cercle arctique, et de l'Islande à la mer Caspienne (Abbassian-Lintzen 1960 ; Gilot et al. 1976 ; Richter et al. 2013 ; Nouredine 2011 ; Jaenson et al. 2012a). L'espèce est aussi présente en Afrique du Nord dans des régions humides et montagneuses où elle peut être confondue avec *I. inopinatus*, qui est quant à elle observée en Europe de façon sporadique (Estrada-Peña et al. 2014 ; Petney et al. 2015 ; Chitimia-Dobler et al. 2018 ; Hauck et al. 2019 ; Younsi et al. 2020). La carte de l'ECDC présente la répartition de l'espèce à l'échelle départementale (NUTS3) d'après des données collectées par le projet VectorNet et validées par des experts extérieurs (**Figure 3**).

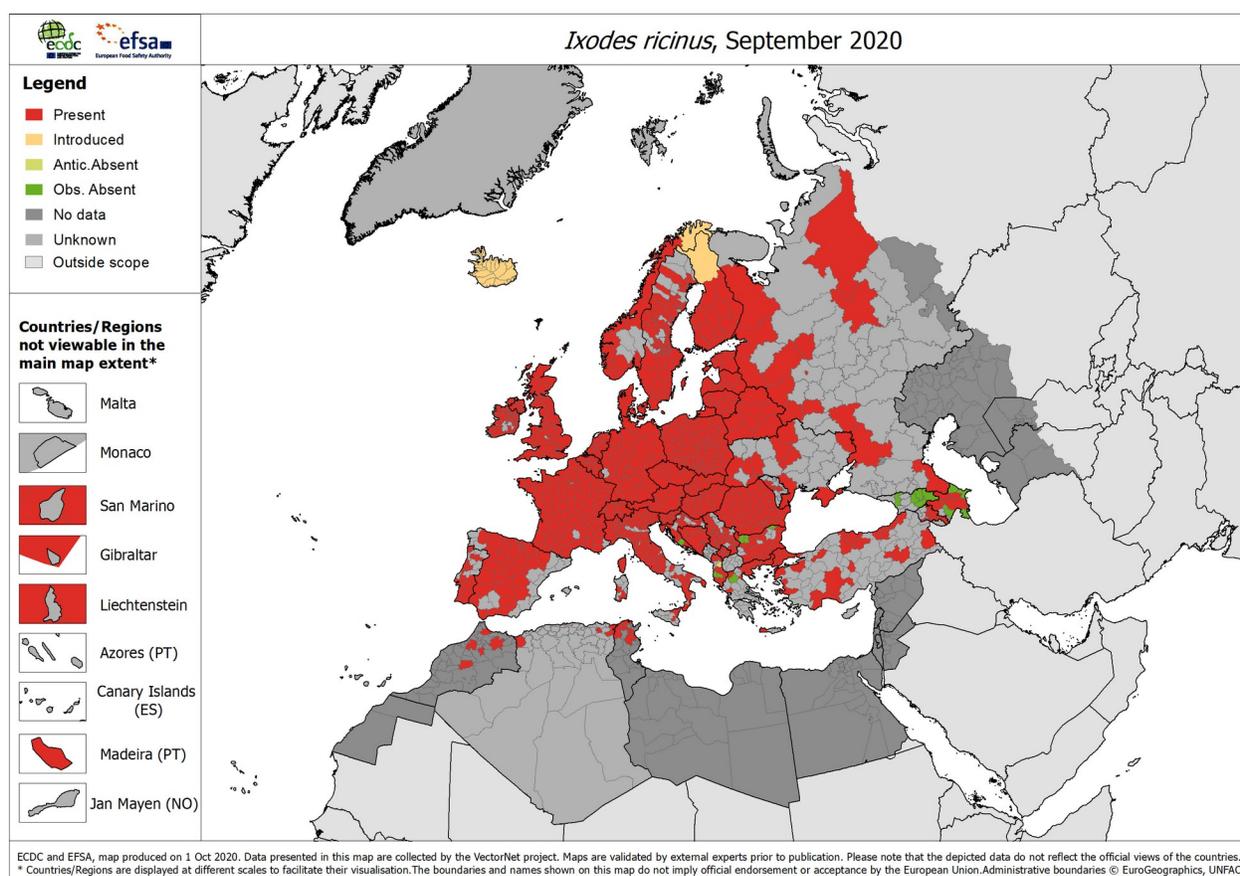


Figure 3 : Carte de répartition d'*Ixodes ricinus* d'après l'ECDC au 21 octobre 2020.

Stockholm: ECDC & EFSA 2020. Carte disponible depuis :

<https://ecdc.europa.eu/en/disease-vectors/surveillance-and-disease-data/tick-maps>

Plusieurs études ont été conduites sur la répartition d'*I. ricinus* en France, bien que la plupart datent du dernier quart du 20^e siècle. La plupart des études ont été réalisées par la méthode du drap ou du drapeau, et parfois par la collecte de tiques fixées sur les hôtes. L'espèce est présente sur tout le

territoire métropolitain, mais plus rarement sur le pourtour méditerranéen et la Corse où elle est présente plutôt en altitude (Doche et al. 1993 ; Gilot et al. 1995 ; Grech-Angelini et al. 2016 ; Stachurski & Vial, com. pers.). Elle a tendance à se raréfier sur le littoral (zone comprise entre une étendue maritime et la terre ferme), peut-être à cause d'un effet négatif des conditions environnementales particulières qui y règnent, comme des vents et des embruns très fréquents (Degeilh et al. 1994). Elle est néanmoins présente sur Belle-Île-en-Mer (Bonnet et al. 2007), indiquant que l'espèce peut être présente sur des îles, mais sans doute rare puisque Michelet et al. (2016) n'en ont collecté aucune sur cette même île. Gilot, Pichot & Doche (1989b), durant un inventaire des tiques dans la vallée du Rhône sur une zone de 330 x 80 km s'étendant de la Saône-et-Loire aux Bouches-du-Rhône, Gard et Hérault ont enregistré la présence d'*I. ricinus* de 200 à 1150 m d'altitude, de la Saône-et-Loire au Nord des départements de la Drôme et de l'Ardèche, mais pas dans les départements situés plus au Sud, suggérant qu'elle doit être rare au sud de cette limite. Doche et al. (1993) ont quant à eux cherché l'espèce dans 43 stations d'échantillonnages du sud-ouest de la France et ne l'ont pas trouvée dans les stations situées à l'est de la Haute-Garonne, excepté dans les contreforts pyrénéens. Plus récemment, l'espèce a été observée au sommet du Pic de Bazès, dans les Hautes Pyrénées, à 1 800 m d'altitude (Akl et al. 2019 ; Bourgoïn, com. pers.). Une carte de présence de l'espèce par département a été dressée à partir des données collectées dans la littérature scientifique et de communication personnelles⁴ (Figure 4).

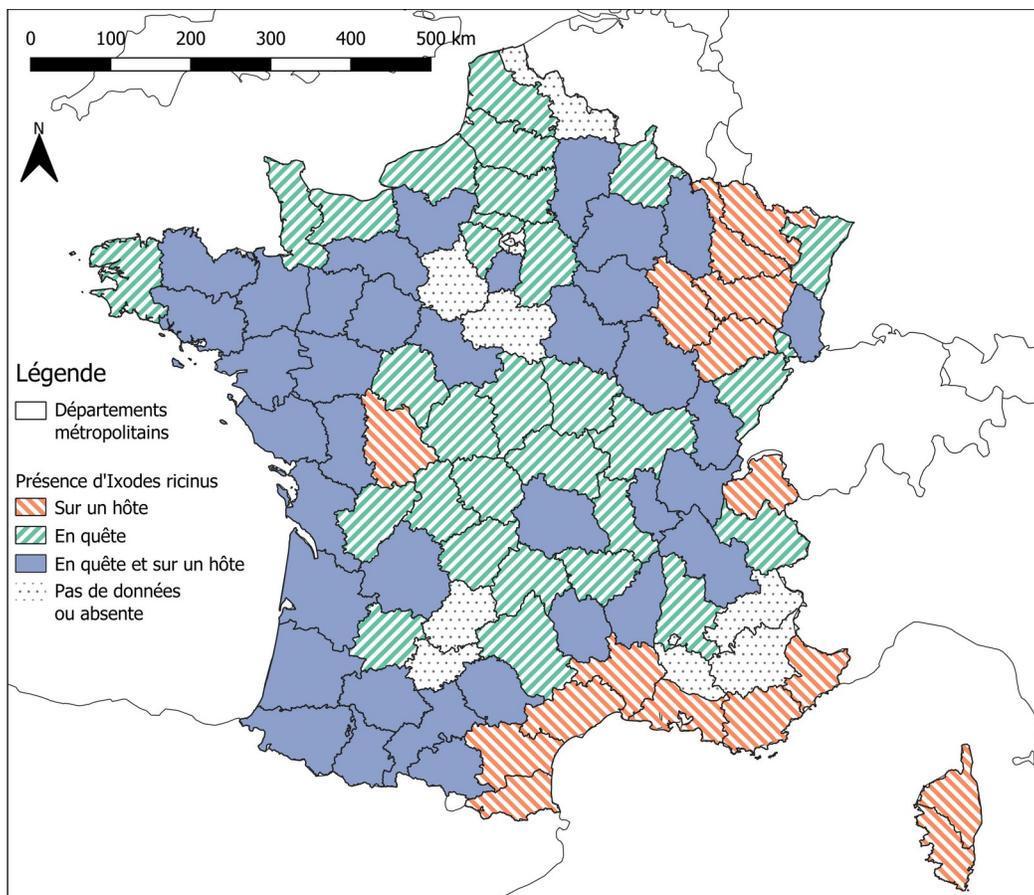


Figure 4 : Carte de répartition d'*Ixodes ricinus* d'après les données issues de la littérature scientifique et de communications personnelles.

⁴ Ces communications personnelles ont fait suite à un questionnaire visant à recenser les jeux de données existants et les projets de recherche sur les tiques, passés, en cours ou ayant fait l'objet d'une demande de financement.

Le changement climatique pourrait modifier à la fois la répartition et la phénologie d'*I. ricinus* (Estrada-Peña 2007 ; Gray 2009, Léger et al. 2013). Les changements climatiques ont pour conséquence une expansion de l'aire de répartition de l'espèce en altitude et vers le Nord (Scandinavie et Finlande) (Tälleklint & Jaenson 1998 ; Lindgren 2000 ; Gilbert, 2010 ; Jaenson et al. 2012a ; Medlock et al. 2013 ; Léger et al. 2013). Inversement, une disparition progressive dans les régions du Sud de l'Europe à faible altitude pourrait être observée (péninsule ibérique et pourtour méditerranéen). En France, les conséquences de ces changements climatiques pourraient être une régression sur le pourtour méditerranéen, et une progression en altitude (Pyrénées, Alpes). Néanmoins, à l'échelle régionale et paysagère, les effets des changements d'utilisation du sol et des activités humaines sur la distribution de l'espèce seront probablement plus importants que ceux liés au changement climatique (Léger et al. 2013).

3.2.2 Facteurs géologiques, édaphiques et microclimatiques

À l'échelle du paysage, la présence d'*I. ricinus* semble dépendre de facteurs abiotiques (humidité et température) et biotiques (sol, végétation, hôtes). La nature du sol en particulier, micro-habitat où les tiques passent la plus grande partie de leur vie, pourrait influencer fortement leur survie et donc la dynamique de leurs populations. Des sols retenant mieux l'eau semblent plus favorables à la survie d'*I. ricinus* (Milne 1944 ; Jensen, Hansen & Frandsen 2000; Medlock et al. 2008). La présence d'argile semble toutefois défavorable pour une raison qui reste à préciser (Medlock et al. 2008; Goldstein et al. 2018). Inversement, des sols très drainants, comme du sable ou des graviers, et des sols calcaires semblent aussi défavorables, cette-fois ci à cause d'un déficit hygrométrique (Medlock et al. 2008).

La topographie semble aussi jouer un rôle non négligeable sur la présence des tiques, via les modifications microclimatiques qu'elle induit. Des sols en pente ($> 5^\circ$) qui retiennent moins l'eau du fait du ruissellement semblent généralement moins favorables à la survie d'*I. ricinus* (Medlock et al. 2008). Une exposition vers le nord ou vers le sud expose les tiques respectivement à des températures extrêmes froides (gel) ou chaudes (dessiccation), ce qui pourrait réduire leur survie (Medlock et al. 2008). Toutefois, cela ne serait pas nécessairement valide sous tous les climats et à toutes les altitudes.

La densité de tiques ne semble pas affectée par des facteurs géo-chimiques comme le pH, du moins pas de manière directe (Milne et al. 1944 ; Erhmann et al. 2017). En revanche, la géologie pourrait influencer la végétation qui influence à son tour la structure du sol et les communautés d'hôtes.

3.2.3 Facteurs liés à la végétation et au paysage

La présence d'**une végétation dense** et d'une litière semble plus favorable à la survie d'*I. ricinus* (Goldstein et al. 2018). Une litière trop épaisse semble néanmoins défavorable, peut-être parce qu'elle favorise le développement de parasites de tiques comme des champignons ou des vers nématodes (Goldstein et al. 2018). D'autres variables relatives à la végétation, comme la diversité des espèces végétales ou le type de végétation herbacée dominante, semblent peu pertinentes pour prédire la présence de tiques (Erhmann et al. 2017 ; Kiewra et al. 2017). En revanche, **le type de gestion forestière** influence la sélection d'habitat des différentes espèces d'ongulés sauvage et donc probablement aussi les densités de tiques (Theuerkauf & Rouys 2008).

À l'échelle du paysage, **les habitats fermés** (forêts, haies, vergers, jardins) qui retiennent l'humidité et tamponnent les variations de température seraient plus favorables aux tiques que les habitats ouverts (prairies, pelouses, cultures) qui les exposent au soleil et au vent (L'Hostis et al. 1995 ; Boyard et al. 2007 ; Halos et al. 2010 ; Boyard et al. 2011). Les bordures de prairie et de champs avec plus de végétation et proches de zones boisées et de haies, présenteraient des densités de tiques plus

importantes (Boyard, Vourc'h & Barnouin 2008 ; Agoulon et al. 2012 ; Medlock et al. 2020). Les densités de nymphes dans les prairies seraient d'autant plus importantes que les zones boisées proches en abritent elles-mêmes de fortes densités, probablement par un effet « source-puit » lié au déplacement d'une partie d'entre elles en tant que larves par des hôtes, notamment de certains micromammifères ubiquistes comme le mulot sylvestre, *Apodemus sylvaticus* (Boyard, Vourc'h & Barnouin 2008 ; Halos et al. 2010 ; Perez et al. 2016).

Certains auteurs relatent des densités de tiques plus importantes dans les forêts de feuillus que dans celles de conifères (Gassner et al. 2008; Tack et al. 2013), mais d'autres relatent l'inverse (Walter et al. 2001). En fait, la présence d'une diversité d'essences et d'une végétation secondaire (buissons ou herbes) semble être un facteur plus déterminant que l'essence dominante seule. En effet, une végétation secondaire abondante permettrait probablement des densités d'hôtes plus importantes, ceux-ci bénéficiant de ressources alimentaires et/ou d'abri vis à vis des prédateurs (Estrada-Peña 2001 ; Tack et al. 2013 ; Millins et al. 2016). De même, la présence d'arbres fruitiers attirant les hôtes semble être un facteur d'augmentation de la densité de nymphes (Boyard et al. 2011).

3.3 Variations temporelles des densités de tiques *I. ricinus* en quête d'un hôte

3.3.1 Variations journalières

L'activité des tiques est soumise également à des variations journalières. Des résultats récents suggèrent que l'activité des nymphes est plus importante le matin et diminue au cours de la journée avec l'augmentation des températures et la diminution de l'humidité (Kraemer 2018). Cependant, ces résultats sont issus d'échantillonnages au printemps et en fin d'été dans le département du Rhône. D'après des données obtenues en Haute-Garonne, bénéficiant d'un taux d'humidité important en automne ou en hiver, les tiques peuvent être plus actives en fin de journée, lorsque la température est suffisante, et rester actives la nuit si la température le permet en été (Coiffait 2019). Ces résultats semblent confirmer l'hypothèse d'une activité nocturne des tiques en été expliquant le parasitisme à cette saison d'hôtes principalement nocturnes ou crépusculaires comme le renard roux, *Vulpes vulpes* (Aubert 1975). Il ne semble pas y avoir d'adaptation de l'activité journalière des tiques à celle des hôtes, en particulier des femelles adultes aux chevreuils, *Capreolus capreolus* (Coiffait 2019). Ces résultats préliminaires restent à confirmer.

3.3.2 Variations saisonnières

La phénologie de l'activité d'*I. ricinus*, c'est-à-dire de la densité de tiques en recherche active d'hôte, est différente selon les stases et le climat. Les **larves** sont plus sensibles à la dessiccation que les autres stases. En France continentale, leur pic d'activité est atteint au printemps ou en début d'été (L'Hostis et al. 1995 ; L'Hostis et al. 1996a). Des résultats obtenus dans le Nord Ouest de la France (Sarthe) et en Suisse montrent les mêmes tendances, suggérant une certaine validité de ces résultats au moins pour la moitié Nord de la France (L'Hostis et al. 1996a ; Mermod, Aeschlimann & Graf 1973, 1974). Les larves sont rares, voire absentes en hiver, suggérant que même si des femelles se nourrissent à cette saison ou en fin d'automne, la ponte n'a lieu qu'à partir du printemps (L'Hostis et al. 1996a). Néanmoins, il a été rapporté la présence de larves gorgées sur des grands mammifères alors que les températures les jours précédents la collecte étaient régulièrement autour de -7°C (Doby et al. 1994). D'après les auteurs, cela suggère que la chaleur des hôtes allongés sur le sol serait suffisante pour réveiller des larves, ce qui reste à être démontré.

Pour les **nymphes** en quête d'un hôte, le pic d'activité se situe, en France, entre mars et juin (Cat et al. 2017 ; Degeilh 1996). Cette période d'activité semble être d'autant plus étendue que le pic est de faible intensité, c'est-à-dire qu'une faible proportion de nymphe est active en même temps (Vassallo, Paul & Pérez-Eid 2000 ; Mermod, Aeschlimann & Graf 1974). Sous certains climats, selon les conditions météorologiques (été doux et pas trop secs), l'activité des nymphes peut se poursuivre en juillet-août comme en Alsace (Pérez-Eid 1989 ; Ferquel et al. 2006 ; Goldstein et al. 2018), en Bretagne (Degeilh et al. 1996), en Île-de-France (Marchant et al. 2017), dans les Pays-de-la-Loire (L'Hostis et al. 1995), en Lorraine et dans le Puy-de-Dôme (Beytout et al. 2007). Un second pic d'activité, plus ténu, peut aussi être observé en septembre ou octobre (Degeilh et al. 1996 ; Cat et al. 2017 ; Lejal et al. 2019). Ce pic serait plutôt dû à l'émergence de larves nourries au printemps et ayant mué durant l'été plutôt qu'à une activité accrue de nymphes ayant passé l'été (Campbell 1988 ; Vassallo, Paul & Pérez-Eid 2000 ; Walker 2001 ; Perret et al. 2004 ; Abdullah, Davies & Wall 2018). Sous climat méditerranéen, comme en Corse, le pic d'activité de l'espèce se produit vraisemblablement en automne pour les adultes, mais peu de données sur les larves et nymphes sont disponibles (Grech-Angelini et al. 2016).

Les **adultes** sont moins sensibles à la dessiccation que les nymphes (Perret et al. 2004). Leur activité est donc plus étalée dans l'année, mais suit néanmoins la même dynamique que celle des nymphes (Degeilh et al. 1996 ; Marchant et al. 2017 ; Goldstein et al. 2018), quoique parfois de façon décalée avec un pic d'activité durant l'été (Pérez-Eid 1989). Cette dynamique est observée à la fois pour les tiques en quête d'hôte et fixées sur les hôtes (Aubert 1975 ; L'Hostis et al. 1996a ; L'Hostis et al. 1996b).

Le début de l'activité des nymphes et des adultes est décalé dans le temps avec l'altitude (Jouda , Perret & Gern 2004b). Ce pic n'est pas aussi important et s'étale davantage dans le temps. La période d'activité peut paraître réduite en cas de forte densité d'hôtes, puisqu'une plus grande proportion des tiques est progressivement retirée de la population visible par ces hôtes. C'est le cas par exemple dans les pâturages pour lesquelles la densité de tiques diminue plus rapidement lors de forte densité d'hôtes (Randolph & Steele 1985). Inversement, en l'absence d'hôte, la densité de tiques actives peut rester importante plus tardivement. Concernant les effets sur la phénologie de l'espèce, il est probable que des hivers et des printemps plus doux et des étés plus secs induisent une activité plus importante en hiver, un pic plus précoce au printemps et un second pic d'activité plus marqué en automne (Gray 2008 ; Gray et al. 2009).

De façon indirecte, les effets des changements climatiques et des changements d'utilisation du sol (ex. intensification ou déprise agricole, urbanisation), sur les communautés d'hôtes pourraient modifier leurs interactions avec les tiques, et donc la transmission des agents infectieux, et *in fine* la prévalence de ces derniers chez les tiques (Léger et al. 2013). En effet, les changements climatiques et les changements d'utilisation des sols pourraient induire des modifications des communautés de micromammifères et de leur dynamique de population cyclique comme des communautés d'oiseaux et de leur phénologie dues au décalage des dates de migration et de nidification (Gregory et al. 2007 ; Cornulier et al. 2013). Cela pourrait se traduire par des modifications de la disponibilité de ces groupes d'animaux en tant qu'hôtes d'*I. ricinus*, et donc du cycle d'*I. ricinus* et de la prévalence des agents infectieux qu'elle peut transmettre. L'utilisation de modèles de distribution d'espèces à partir des prédictions climatiques des décennies futures est un outil indispensable pour anticiper les futures changements de répartition et de phénologie d'*I. ricinus*, et des tiques en général, afin de prendre les mesures adéquates en termes de surveillance et de prévention.

3.3.3 Variations liées aux conditions météorologiques

La tique *I. ricinus* étant sensible à la dessiccation, les conditions météorologiques peuvent avoir un effet sur l'activité journalière et saisonnière de ses différentes stases. Conformément aux études menées

en laboratoire, il semble bien y avoir **des températures** seuils pour l'activité des différentes stases de l'espèce. Dans les Alpes italiennes, ces températures sont probablement proches de celles observables dans les Alpes françaises. Elles sont d'une moyenne minimale sur cinq jours de 7°C pour les adultes, 8°C pour les nymphes et 10°C pour les larves (Tagliapietra et al. 2011). La température seuil de l'activité des tiques adultes dans le Nord-Est de la France semblent être une moyenne maximale sur dix jours de 9°C, avec une moyenne minimale de 1°C inhibant toute activité même lorsque la température moyenne maximale seuil de 9°C est atteinte (Aubert 1975). L'activité des tiques un jour donné semble limitée par la température, avec aucune tique en dessous de 1-2°C, et très occasionnellement en dessous de 5°C (MacLeod 1932 ; Aubert 1975 ; Perret et al. 2000). De même, une température élevée (> 30°C) inhibe l'activité de quête des tiques, même si une activité résiduelle peut persister (Walker 2001 ; Cat et al 2017). D'importantes variations de température hivernale peuvent avoir un effet négatif sur la survie des tiques (Herrmann & Gern 2013). Néanmoins, il est nécessaire de rappeler que ces seuils pourraient varier d'une région à l'autre avec une adaptation des populations de tiques à leur climat respectif (Tomkins et al. 2014 ; Gilbert et al. 2014).

L'activité des tiques peut être partiellement prédite par **les précipitations** des semaines précédant l'échantillonnage, un déterminant important de l'eau disponible dans l'habitat (Cat et al. 2017). En revanche, la pluviométrie des quelques jours précédents semble peu prédictive de la présence de tiques sur les hôtes (Aubert 1975). L'humidité relative moyenne sur les quelques jours précédant l'échantillonnage semble pertinente comme prédicteur de l'activité d'*I. ricinus*, sur la dernière semaine (Perret et al. 2000 ; Cat et al. 2017). Il ne s'agit toutefois que de corrélations entre variables mesurables et activité des tiques. Il est en effet difficile d'établir une réelle relation de cause à effet entre ces variables et la densité de tiques en quête d'un hôte

En fait, c'est la combinaison de différents facteurs qui semble réellement déterminante de l'activité d'*I. ricinus*. Une humidité *a priori* favorable (> 80 %) avec une température trop basse (< 5°C) ou trop élevée (> 30°C), ou une température favorable par temps trop sec (< 80%) ne sont pas des conditions favorables. La prise en compte du taux d'humidité relatif avec la température pour déterminer **le déficit de saturation** s'avère plus pertinent que l'humidité ou la température seules. Le déficit de saturation (différence entre l'humidité ambiante et l'humidité maximale déterminant la vitesse d'évaporation de l'eau) est un facteur important de l'activité des tiques. Il est donc attendu que l'activité des tiques diminue lorsque le déficit de saturation augmente (dessiccation plus rapide). Perret et al. (2000) ont trouvé que le déficit de saturation moyen dans les cinq à 17 jours avant la collecte était corrélé négativement au nombre de nymphes échantillonnées, mais pas lorsque celui-ci était calculé pour le jour même. Goldstein et al. (2018) ont trouvé une corrélation positive de la densité de nymphes à l'affût avec ce même déficit de saturation calculé avec la même formule. Ce résultat est peut-être dû à un effet d'inertie (les tiques observées se sont peut-être réhydratées les jours et les nuits précédents lorsque les conditions météo étaient différentes). Il convient donc d'établir les échelles de temps sur lesquelles chaque variable est pertinente.

Chaque variable météorologique semble donc affecter l'activité des tiques à une échelle temporelle différente : la température du jour même ou des quelques jours précédents, l'humidité sur quelques jours à une semaine et les précipitations sur les dernières semaines. La combinaison de ces variables et, plus particulièrement, le déficit de saturation qui en résulte, semble prédominant dans la détermination de l'activité des tiques. À cela peuvent s'ajouter des variations locales liées au type d'habitat ou au microclimat. Par exemple, la présence d'une litière de feuilles ou d'une couche de neige pourrait protéger les tiques des températures extrêmes (Ehrmann et al. 2017 ; Vollack et al. 2017). De même, un sol retenant l'humidité pourrait favoriser la survie des tiques (Medlock et al. 2008 ; Goldstein et al. 2018).

3.3.4 Variations inter-annuelles

En Essonne (forêt de Sénart), grâce à des collectes de tiques à l'affût réalisées chaque printemps entre 2008 et 2014, des variations inter-annuelles en lien avec le nombre de jours de gel de l'année en cours ont pu être mises en évidence (Paul et al. 2016). Les variables qui expliquaient le mieux les variations intra-annuelles de densité de tiques à l'affût étaient les températures minimales des mois précédant la collecte. Au cours de la période analysée et dans cette zone précise, il apparaît que les fluctuations inter-annuelles de densités de nymphes en activité sont probablement beaucoup plus liées aux fluctuations de densité des populations des hôtes vertébrés et de la gestion de la faune et de la flore qu'aux variations climatiques annuelles.

Les variations d'une année sur l'autre dans la production de fruits des essences forestières (ex. châtaignes, fânes, glands) influent sur la survie hivernale, la dynamique des populations et le comportement des hôtes. Ainsi, les cervidés se concentrent dans les zones où la nourriture est abondante, apportant des femelles qui vont s'y détacher et pondre. La taille des populations de micromammifères augmentent l'année suivant les années très productives fournissant de nombreuses sources de repas pour ces larves qui se métamorphosent en nymphes l'année suivante (Bogdziewicz & Szymkowiak 2016 ; Brugger et al. 2018 ; Bregnard, C., Rais, O., Voordouw, M.J., 2020). La densité de tiques à un endroit donné serait possiblement la résultante de la conjugaison du micro-habitat permettant leur survie (sol, végétation), et de la densité et des déplacements des hôtes.

La coïncidence spatiale entre les tiques et leurs hôtes semble en effet un élément important dans la dynamique des populations de tiques. La densité des hôtes des tiques adultes, principalement **les ongulés**, comme le chevreuil, *Capreolus capreolus*, et le cerf élaphe, *Cervus elaphus* (Doby e al. 1994 ; Vor et al. 2010 ; Heyl & de Mendonça 2011 ; Kiffner et al. 2010 ; Hofmeester et al. 2016 ; Takumi et al. 2019), est déterminante pour la densité de tiques à l'échelle du paysage (Pichon et al. 1999 ; Bown et al. 2008 ; Vourc'h et al. 2016 ; Hofmeester, Rowcliffe & Jansen 2017 ; Takumi et al. 2019). La relation entre densité d'ongulés et densité de tiques à l'affût n'est cependant pas nécessairement linéaire avec des effets seuils observés (Tagliapietra et al. 2011 ; Hofmeester et al. 2017b). Il est aussi possible que dans le cas d'une densité élevée de cervidés, la plus forte proportion de tiques trouvant rapidement un hôte soient responsables d'une diminution locale de la proportion observable de tiques à l'affût, comme observé pour *I. scapularis* en Amérique du Nord (Deblinger et al. 1993 ; Rand et al. 2004 ; Perkins et al. 2006 ; Williams et al. 2017).

La densité de **micromammifères**, dont les populations sont sujettes à d'importantes variations cycliques inter-annuelles, pourrait induire des variations de densité de tiques, sans pour autant en être le facteur explicatif principal. Là aussi, des relations non-linéaires sont observées, de fortes augmentations des populations de micromammifères ne se traduisant pas nécessairement par des pics proportionnels de tiques l'année suivante, la charge parasitaire sur ces hôtes étant en partie diluée par le nombre d'hôtes (plus il y a de micromammifères, moins il y a de tiques par micromammifère) (Renwick & Lambin 2012 ; Perez et al. 2017 ; Bournez et al. 2020a). Par ailleurs, de fortes densités d'ongulés peut modifier les communautés de micromammifères et donc leur rôle comme hôte de tiques (Buesching et al. 2011). Par exemple, il a été montré que la présence d'animaux d'élevage en forêt tend à réduire les densités de micromammifères et donc réduirait aussi indirectement le nombre de tiques (Gassner et al. 2008). À noter au passage que le rôle dans la dynamique des populations de tique des animaux d'élevage, qui peuvent servir d'hôtes aux tiques et notamment aux femelle adultes, reste à préciser (L'Hostsis et al. 1996a ; Randolph & Storey 1999 ; Ruis-Fons et al. 2012 ; Chastagner et al. 2014 ; Spring et al. 2019). Ces résultats restent à être validés en milieu forestier avec des ongulés sauvages souvent en moindre densité.

Les **oiseaux** (passereaux) sont aussi des hôtes importants d'*I. ricinus*, principalement des nymphes (Marsot et al. 2013 ; Hofmeester et al. 2016). Les populations d'oiseaux sont aussi sujettes à des variations interannuelles (Karlsson & Källander 1977 ; Hjort & Lindholm 1978 ; Mysterud et al. 2019). Ces variations de densité d'oiseaux étant de moindre ampleur que celles des micromammifères, leur rôle dans la dynamique des populations de tiques est supposé être moins important (Ferianc & Lichard 1967). Néanmoins, une étude récente a montré une corrélation entre les estimations du nombre de passereaux migrateurs (principalement du genre *Turdus*) et l'incidence de neuroborréliose de Lyme avec un an de délai en Norvège (Mysterud et al. 2019). Le rôle des oiseaux dans la dynamique des populations d'*I. ricinus* reste toutefois encore mal compris. Par exemple, aucune étude testant une relation entre densité d'oiseaux et densité de tiques l'année suivante n'a été trouvée.

La densité des hôtes peut aussi influencer la densité de *I. ricinus* à une échelle plus fine par leur fréquentation relative dans différents habitats et à différentes saisons (Dickinson, Millins & Biek 2020). Selon l'organisation spatiale des types d'habitats (forêts, bois, haies, prairies, cultures, routes, constructions), des taches d'habitats favorables peu fréquentées par les hôtes peuvent présenter de faibles densités de tiques, et inversement (Estrada-Peña 2002 ; Jones et al. 2011). Par exemple, les densités de tiques aux abords des routes (< 50 m) sont plus faibles qu'en cœur de forêt, probablement parce que la fréquentation de ces zones par les chevreuils est plus faible (Vourc'h et al. 2016). Inversement, les densités peuvent être plus grandes le long des coulées de déplacement des hôtes ou de sites attractifs (ex. points d'eau, zones de repos ou à forte concentration de nourriture comme des arbres fruitiers) (Raši et al. 2018 ; Boyard et al. 2011). En l'absence d'ongulés, il peut y avoir des nymphes et des adultes tiques issues de la métamorphose de larves et de nymphes apportées par les déplacements de rongeurs ou de passereaux infestés (Daniels & Fish 1995 ; Perkins et al. 2006 ; Elias et al. 2011).

3.4 Structure du réseau trophique des hôtes

La structure du réseau trophique peut aussi influencer indirectement les densités de tiques à l'affût (Cobbold, Teng & Muldowney 2015). La présence de prédateurs des hôtes des tiques peut induire indirectement une réduction des populations de ces dernières, comme cela est suggéré pour le renard roux sur le système micromammifères-tiques en Amérique du Nord (Levi et al. 2012 ; Ostfeld et al. 2018) et en Europe (Hofmeester et al. 2017a ; Takumi et al. 2019). Les grands prédateurs peuvent quant à eux effectuer une forte pression de prédation et une modification comportementale des cervidés (ex. Flagel, Belovsky & Beyer 2015 ; Painter et al. 2018). Plusieurs mécanismes non-exclusifs peuvent être à l'œuvre :

- **Une réduction de la taille des populations d'hôtes par la prédation est généralement observée** (ex. Holt et al. 2008). La prédation, en réduisant le nombre d'hôtes de tiques disponibles, réduirait donc indirectement le nombre de tiques nourries. À cela s'ajoute la suppression directe des tiques présentes sur les hôtes consommés, comme le suggère par exemple une étude du régime alimentaire du renard roux et de la genette, *Genetta genetta*, par le contenu de leurs fèces (Rosalino et al. 2007).

- **Une prédation différentielle positive des hôtes les plus parasités** (dont la mortalité est donc plus importante) pourrait amplifier cet effet de prédation en réduisant davantage le nombre de tiques nourries (réduction du nombre moyen de tiques par hôte). Les hôtes les plus parasités sont généralement les mâles adultes sexuellement actifs (Pérez-Eid 1990 ; Boyard, Vourc'h & Barnouin 2008 ; Perez et al. 2017). Une prédation différentielle positive sur ce type de proies a été montrée, par exemple, pour la chouette hulotte, *Strix aluco*, sur le mulot à collier, *Apodemus flavicollis*, et le

campagnol roussâtre, *Myodes glareolus*, avec une plus grande proportion de mâles adultes dans les restes de repas que dans la population témoin (Sunde et al. 2012). Même si la population témoins étudiée par piégeage ne représente pas tout à fait la population réelle, la proportion de mâle adultes capturés est souvent biaisée en faveur de ceux-ci du fait de leur plus grands domaines vitaux que les femelles et les juvéniles. Ce biais de piégeage n'explique donc pas la différence observée dans les pelotes de réjection.

- **Une modification comportementale des hôtes** proies se traduisant par une diminution de l'activité en réponse à des traces de présence de prédateurs réduirait leur exposition aux tiques. Une telle modification comportementale a récemment été démontrée chez des micromammifères en Amérique du Nord (Moll et al. 2020).

Bien que des études suggèrent que tous ces mécanismes peuvent être effectivement à l'œuvre dans la régulation des populations d'*I. ricinus*, leur validité reste à démontrer expérimentalement et leur importance *in situ* à évaluer. À cela s'ajoute un **rôle structurant des prédateurs sur la communauté de proies** pouvant ainsi favoriser leur diversité par une prédation préférentielle des proies les plus abondantes (Leckie et al. 1998 ; Kjellander & Nordström 2003 ; Dell'Arte et al. 2007). Selon la capacité relative des agents infectieux à infecter les différentes espèces proies, cela peut donc induire une baisse ou une augmentation de la prévalence de ceux-ci chez les tiques (Ostfeld & Keesing 2000). Une diversité d'espèces hôtes semblerait être associée à une réduction de la transmission des agents infectieux par effet de dilution (Ostfeld & Keesing 2000). Toutefois, le rajeunissement des populations d'hôtes par la prédation pourrait augmenter la proportion d'individus susceptibles à certaines infections favorisant leur transmission (Roy & Holt 2008 ; Holt & Roy 2014). Davantage d'études sont donc nécessaires pour éclaircir le rôle de la structure du réseau trophique des espèces hôtes (et non-hôtes) sur la dynamique des populations de tique et la transmission d'agents infectieux.

3.5 Prédateurs et parasites des tiques

Les tiques sont elles-mêmes les proies de prédateurs, parasites et parasitoïdes (espèces parasites dont l'issue est fatale pour l'hôte), et d'agents infectieux pathogènes pour elles. Ainsi elles sont les proies de musaraignes, rongeurs, oiseaux, araignées, carabes (Coleoptera), fourmis, et peuvent être infectées par des eucaryotes unicellulaires, des bactéries et des virus (Samish & Rehacek 1999 ; Samish & Alekseev 2001 ; Burtis & Pflueger 2017 ; Fischhoff et al. 2018).

Certains **oiseaux** consomment effectivement des tiques. Ils peuvent les consommer directement prises sur les hôtes. C'est le cas par exemple en Afrique des piques bœufs, *Buphagus africanus* et *Buphagus erythrorhynchus*, dont le régime alimentaire est constitué en grande partie de tiques. C'est le cas aussi du héron garde-bœufs en Afrique et aux Antilles, *Bubulcus ibis*, même si cela reste une faible proportion de leur régime alimentaire (Barré et al. 1991 ; Fogarty & Hetrick 1973). Si cette dernière espèce est présente en France sur le pourtour méditerranéen et sur la façade atlantique, aucune étude sur son régime alimentaire en France n'a été trouvée. C'est le cas aussi, semble-t-il, de certaines espèces de corvidés (Isenhardt & DeSante 1985) et turdidés (Wilkinson 1970). Les volatiles peuvent aussi trouver les tiques au sol comme le font généralement les gallinacés (Hassan et al. 1991 ; Duffy, Downer & Brinkley 1992 ; Hassan, Dipeolu & Munyinyi 1992). Néanmoins, trop peu de données à ce sujet existent pour évaluer le rôle réel de ces oiseaux sur les populations de tiques.

Les **musaraignes** sont des petits insectivores de quelques grammes. Leur rôle comme prédateurs de tiques a été démontré dans quelques études (Milne 1950a ; Mwangi, Newson & Kaaya 1991 ; Short &

Norval 1982). Elles sont capables de trouver les tiques dans le sol, à la surface du sol comme en l'air (expérimentalement suspendues par un fil), donc éventuellement en quête sur la végétation (Milne 1950a ; Short & Norval 1982). Milne (1950a) a mis en évidence la consommation de femelles adultes *I. ricinus* gorgées par la musaraigne commune, *Sorex araneus*, en conditions naturelles. Il est probable que d'autres espèces de musaraignes consomment aussi des tiques. Des acariens sont d'ailleurs fréquemment reportés dans le régime alimentaire d'autres espèces de musaraignes, sans qu'il soit possible de savoir s'il s'agit de tiques ou d'autres acariens (Pernetta 1976a ; Aitchison 1987). Le métabolisme rapide des musaraignes les contraint à consommer jusqu'à deux fois leur poids par jour (Pernetta 1976b), ce qui peut représenter jusqu'à quelques dizaines de femelles de tiques gorgées.

Certains **rongeurs** consomment aussi des tiques en plus d'éliminer celles présentes sur eux par le toilettage (Wilkinson 1970 ; Cooksey & Davey 1987 ; Barré et al. 1991 ; Samish & Rehacek 1999 ; Sutherst, Wilson & Cook 2000). Musaraignes et rongeurs pourraient consommer des tiques principalement l'hiver, lorsque les autres proies comme les insectes se font plus rares (Short & Norval 1982 ; Cooksey & Davey 1987 ; Sutherst, Wilson & Cook 2000). Les rongeurs et les musaraignes étant des hôtes des stases immatures d'*I. ricinus* (Boyard, Vourc'h & Barnouin 2008 ; Mysterud et al. 2019), il serait intéressant de savoir si la prédation sur les femelles adultes et les nymphes gorgées est à même de compenser leur contribution en tant qu'hôtes de stases immatures dans la dynamique des populations d'*I. ricinus*. Davantage de recherches sur les interactions entre musaraignes, insectivores en général et rongeurs potentiellement prédateurs de tiques, et les tiques semblent donc nécessaires.

De nombreux **arthropodes terrestres** peuvent être des prédateurs de tiques, notamment des araignées et des myriapodes (Burtis & Pflueger 2017 ; Fischhoff et al. 2018). Une expérience en mésocosme (écosystème miniature en conditions plus ou moins contrôlées selon l'objectif de recherche) sur trois semaines a montré que la prédation par des arthropodes du sol (ici une araignée de la famille des salticidés, *Phidippus audax*) peut induire un doublement de la mortalité des nymphes d'*I. scapularis* (Burtis & Pflueger 2017). Les prédateurs semblent préférer les larves gorgées aux nymphes non-gorgées. L'importance de la prédation par ces espèces dans la dynamique des populations d'*I. ricinus* reste encore inconnue. Des prédatations par des fourmis sur toutes les stases de tiques dures, gorgées ou non, ont également été rapportées (Buttner 1987, cité par Samish & Alekseev 2001 ; Yoder, Pollack, & Spielman 1993 ; Dawes-Gromadzki & Bull 1997 ; Sutherst, Wilson & Cook 2000) ainsi que sur des tiques molles à toutes les stases, sauf les nymphes (Karunaratna et al. 2017). Parmi les tiques dures, la sous-famille des Prostriaata, groupe auquel appartient *I. ricinus*, serait plus sensible à une prédation par les fourmis que celles des Métastriaata du fait de la présence chez ces dernières d'une glande à fonction défensive (Yoder, Pollack & Spielman 1993). Une prédation par des carabes sur toutes les stases a également été rapportée (Pelipeicenko 1957, cité par Samish & Alekseev 2001). Ces résultats restent à confirmer et l'importance de cette prédation sur les populations d'*I. ricinus* reste à être évaluée.

Les tiques sont les hôtes d'**hyménoptères parasitoïdes** comme *Ixodiphagus hookeri*. La femelle de cette guêpe pond ses œufs de préférence dans une nymphe, les larves parasitoïdes qui éclosent suite au repas de sang de la tique se nourrissent alors du sang ingurgité par celle-ci avant de s'échapper en perçant un trou dans la cuticule du cadavre de leur hôte (Doby & van Laere 1993 ; Collatz et al. 2010 ; Ramos et al. 2015 ; Krawczyk et al. 2020b). Ces parasitoïdes semblent trouver les tiques en se repérant grâce aux odeurs des cervidés et pondre sur les nymphes de tiques se nourrissant sur ces hôtes vertébrés (Collatz et al. 2010 ; Krawczyk et al. 2020b). Cette guêpe limite donc les populations de tiques et altère la circulation d'agents infectieux hébergés par les cervidés, mais pas ceux hébergés par d'autres groupes d'hôtes (Krawczyk et al. 2020b). La prévalence de ce parasitoïde dans les nymphes d'*I. ricinus* varie de quelques pourcents à 24 % (Doby & van Laere 1993 ; Collatz et al. 2011 ; Ramos et al. 2015 ; Bohacsova et al. 2016 ; Sormunen et al. 2019 ; Krawczyk et al. 2020). C'est en France que Doby &

van Laere (1993) ont rapporté cette prévalence maximale de 24 % dans des nymphes gorgées sur chevreuil. Les mêmes auteurs citent Blump (1930) qui aurait observé une prévalence de 30 % dans la Manche, mais cette publication n'a pas pu être retrouvée.

Les tiques sont parasitées par divers **champignons entomopathogènes**. Au Danemark, Kalsbeek, Frandsen & Steenberg (1995) ont trouvé des prévalences variables d'infection chez *I. ricinus* selon les stases, l'état de gorgement et les hôtes. Aucun champignon n'a été détecté chez les larves fixées sur rongeurs ni chez les mâles adultes. Pour les autres stases, la prévalence était de 0,2 % chez des larves en quête, 0,3 % chez des nymphes en quête, 0,9 % chez des nymphes non gorgées sur ongulés, 1,1 % chez des nymphes gorgées sur ongulés, 10,3 % chez des femelles adultes en quête et 22,2 % chez des adultes femelles gorgées sur ongulés. De plus, une variation saisonnière a été observée chez les femelles, avec une prévalence de 10,0 % au printemps et de 30,3 % en automne, peut-être en lien avec les conditions environnementales. Il semble donc que ces champignons entomopathogènes puissent avoir un effet important sur la dynamique des populations d'*I. ricinus*, puisque près d'un tiers des femelles peuvent être touchées. La prévalence plus importante d'infection par des champignons entomopathogènes chez les femelles adultes prélevées sur des hôtes comparée à cette même prévalence chez des tiques à l'affût, suggère un effet de l'hôte sur la probabilité d'infection par ces champignons. Toutefois, le caractère parasitaire ou simplement opportuniste de l'activité de ces champignons, selon les conditions environnementales, n'est pas très clair.

Les tiques peuvent être infectées par **des virus** et **des bactéries** dont le rôle pathogène ou mutualiste pour *I. ricinus* reste incertain (Megaw 1978). Il n'est cependant pas exclu que les agents infectieux qu'elles portent et sont susceptibles de transmettre puissent représenter un coût physiologique pour les tiques infectées. Les tiques possèdent aussi un certain nombre de bactéries endosymbiotiques dont le rôle physiologique est encore peu connu. Le microbiote intestinal des tiques joue aussi certainement un rôle important dans leur nutrition et peut-être leur compétence vectorielle. Les modifications de la physiologie et du comportement des tiques infectées par des agents infectieux et d'autres micro-organismes présents dans les tiques sont traitées dans les sections dédiées à ceux-ci.

Des actions favorisant l'abondance ou l'activité de ces prédateurs et parasites de tiques peut contribuer à réguler leurs populations. Certaines espèces peuvent aussi être utilisées comme alternative aux acaricides en lutte biologique. L'état de l'art de l'utilisation de ces organismes dans la lutte contre les tiques est développé plus en détails dans la seconde partie du rapport (Lutte biologique).

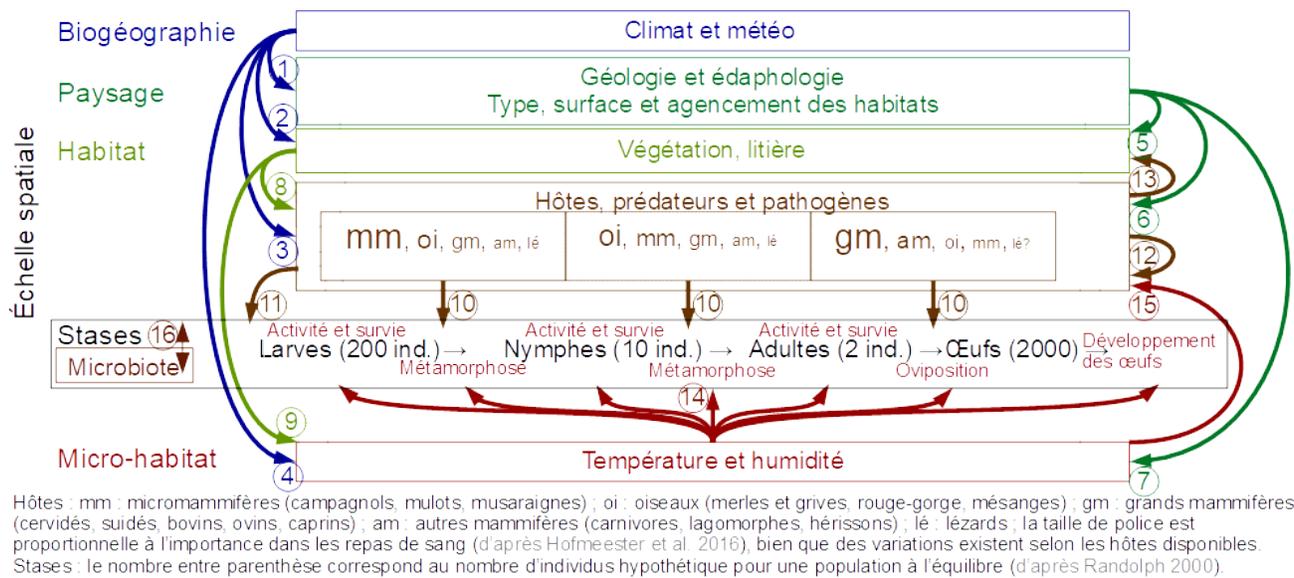


Figure 5 : Schéma récapitulatif du cycle de vie et des facteurs déterminant la dynamique des populations de la tique *Ixodes ricinus*.

1 : Les régions biogéographiques, déterminées par des climats différents, sont caractérisées par des biocénoses (ensembles des êtres vivants d'un écosystème) particulières selon les biotopes (milieu physique où s'établit une biocénose, formant ensemble un écosystème) permettant l'établissement d'une certaine gamme d'habitats (ex : forêts tempérées, prairies sèches, zones humides). **2** : Le climat et la météo déterminent la végétation à même de se développer ainsi que sa phénologie (date de débourrage et de fleuraison). **3** : De même, le climat et la météo sont des facteurs importants de l'écologie des espèces hôtes et non- hôtes (survie hivernale, comportement). **4** : Les différents climats affectent de façon importante les variations annuelles de température et d'humidité auxquelles sont soumises les tiques.

5 : La géologie et l'édaphologie (nature du sous-sol et du sol, perméabilité, pH, c'est à dire le biotope) à l'échelle du paysage déterminent la composition végétale pouvant s'établir et donc les types d'habitats présents. Les activités humaines ont un rôle important dans la répartition des différents habitats dans le paysage (ex. forêts, haies, prairies, cultures, aménagements urbains). **6** : La composition et l'agencement spatial des différents habitats (surface et connectivité) déterminent la faune à même de s'établir dans chaque habitat ainsi que l'abondance de chaque espèce selon les ressources disponibles. **7** : La nature et la topographie du sol va également intervenir sur sa capacité à retenir l'humidité et l'exposition à des températures extrêmes (pente, ensoleillement, exposition au vent).

8 : La végétation influence les communautés d'hôtes et la fréquentation par ceux-ci des différents habitats, que se soit pour la recherche de nourriture, d'abris ou de zones de repos. **9** : La végétation a aussi un rôle déterminant sur la litière du sol (vitesse de décomposition, pH) qui affectent les conditions microclimatiques du sol.

10 : Les hôtes vertébrés sont indispensables à la réalisation du cycle de vie des tiques. Les hôtes sur lesquels les tiques prennent leur repas de sang dépendent à la fois de leur stases qui montrent une certaine préférence trophique, mais aussi de la disponibilité relative de ceux-ci. Ils jouent aussi un rôle majeur sur la dispersion des tiques dans le paysage.

11 : Des espèces hôtes et non-hôtes peuvent aussi intervenir sur la dynamique de population des tiques par prédation (ex : musaraignes, oiseaux) ou par des comportements de toilettage (ex : rongeurs, oiseaux). **12** : Les interactions entre espèces hôtes et non-hôtes peuvent affecter le cycle de vie des tiques (prédation sur des espèces hôtes, compétition entre espèces ayant des capacités différentes comme hôtes, ex : entre mulots tolérants aux tiques et campagnols développant une résistance) **13** : Les espèces hôtes et non-hôtes agissent aussi sur l'habitat par la consommation de plantes, la dispersion de graines et le travail du sol (aération par les terriers, piétinement par les grands herbivores).

14 : Les conditions micro-climatiques sont un facteur important de la vie des tiques à l'état non-fixé. Les températures et les conditions extrêmes d'humidité auxquelles sont soumises les tiques limitent la répartition de l'espèce (dessiccation, gel). Les variations inter-annuelles liées à la météo conditionnent, avec la capacité du sol à retenir l'eau et la nature de la litière, le taux de survie d'une année sur l'autre, les temps de mue et de développement des œufs. La température et l'humidité ont aussi un rôle sur l'activité des tiques qui intervient sur la probabilité de rencontre avec les différents hôtes selon la saison, la période de la journée et la hauteur de quête sur la végétation. **15** : Les conditions micro-climatiques sont déterminantes pour le développement et la survie de certains pathogènes de tiques (champignons, nématodes).

16 : Le microbiote des tiques joue probablement un rôle important dans leur physiologie, comme par exemple dans leur nutrition, leur défense immunitaire et donc aussi dans la transmission d'agents infectieux.

La durée total du cycle de vie est estimée de 2 à 3 ans. Pour plus de détails et des références, voir dans le texte.

4 Résultats – Deuxième partie : Agents infectieux transmis par *I. ricinus* et autres micro-organismes détectés dans cette espèce

La transmission d'agents infectieux peut se faire de différentes façons. L'acquisition d'un agent infectieux par une tique peut se faire lors du repas de sang. Cette acquisition peut se faire soit d'un hôte infecté ayant une infection systémique (agent infectieux circulant dans le sang), soit par co-repas, c'est-à-dire en se nourrissant en même temps qu'une autre tique émettant des agents infectieux par sa salive, agents infectieux pouvant se diffuser dans les tissus de l'hôte sans produire d'infection systémique (ex. Labuda et al. 1993a ; Gern & Rais 1996). Dans ce cas, l'intensité de l'infestation sur un hôte pourrait être un facteur déterminant du taux de transmission (Labuda et al. 1993c). Par la suite, la transmission entre stases lors de la métamorphose est nécessaire pour une transmission efficace. L'acquisition d'agents infectieux peut aussi se faire verticalement, c'est à dire de la tique femelle adulte à sa progéniture, on parle de transmission trans-ovarienne (ex. Bonnet et al. 2007). Ces différentes voies de transmissions sont présentées dans la **Figure 2**.

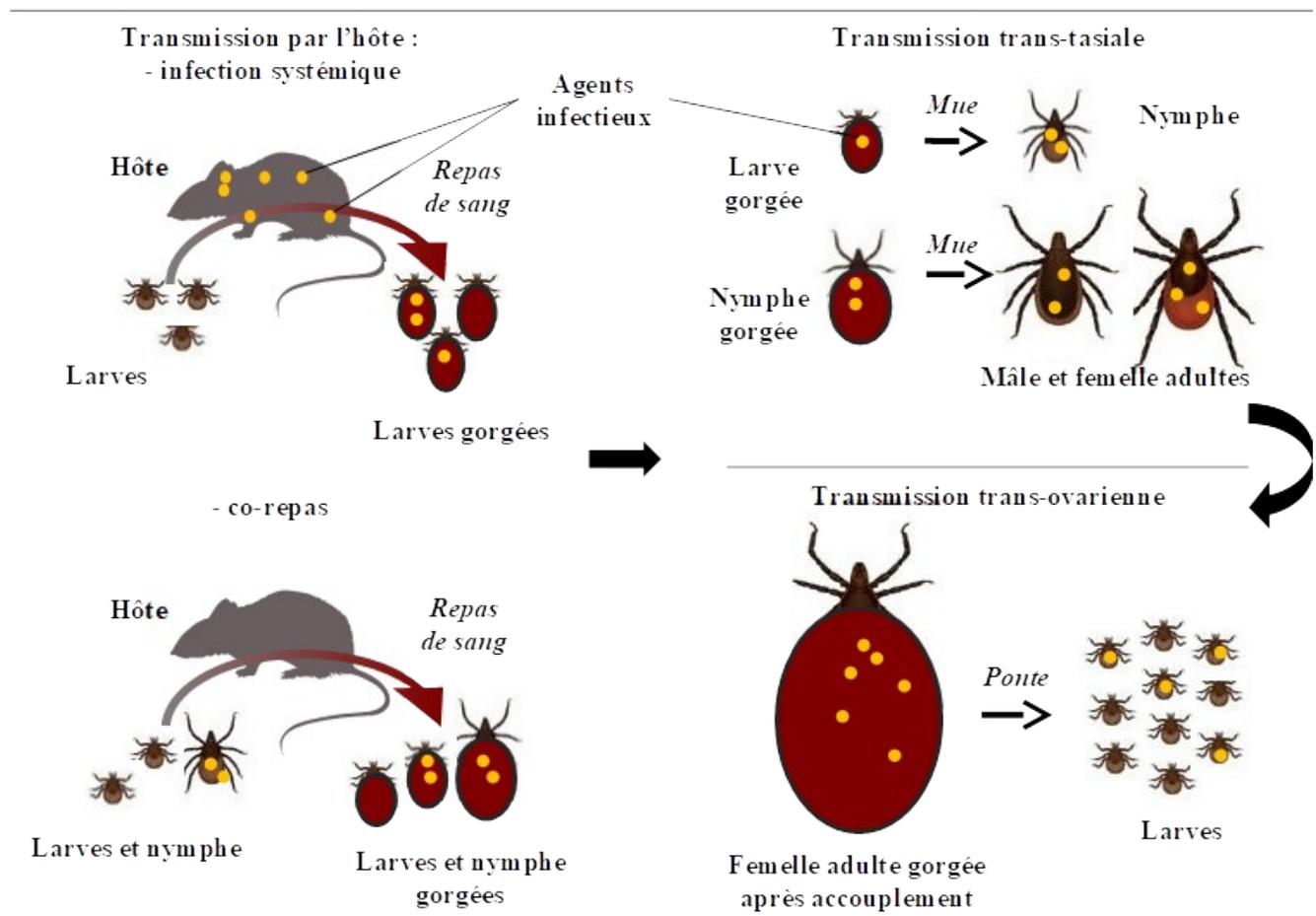


Figure 6 : Schéma des modes de transmission possibles d'agents infectieux par les tiques.

Une tique peut acquérir des agents infectieux lors d'un repas de sang sur un hôte infecté lorsque celui-ci a une infection systémique ou par co-repas avec une tique déjà porteuse d'agents infectieux. Pour pouvoir être transmis à un autre hôte, les agents infectieux doivent pouvoir se maintenir d'une stase à une autre (transmission trans-stasiale) et/ou d'une génération à une autre (transmission trans-ovarienne) et migrer vers les glandes salivaires pour être injectés avec la salive vers l'hôte pendant la piqûre.

La transmission des agents infectieux à l'hôte a lieu lors de la piqûre, après une durée variable selon l'agent infectieux. L'infection peut aussi se faire par voie orale en cas d'ingestion de tiques infectées (situation probablement exceptionnelle chez l'être humain, même si la consommation d'ectoparasites lors de l'épouillage de congénères est fréquente chez les autres grands singes). Une transmission maternelle chez les hôtes a aussi été documentée pour certains agents infectieux (ex. Bakhvalova et al. 2009). Tous les agents infectieux ne sont pas transmis par chacune de ces voies, ni avec la même efficacité. Il convient donc de bien connaître les voies de transmission de chaque agent infectieux pour bien comprendre leur épidémiologie. De telles connaissances ne peuvent être acquises que par une validation expérimentale de la transmission.

Le **Tableau 5** présente les principaux agents infectieux transmis par *I. ricinus*, leurs hôtes réservoirs connus et les maladies humaines associées. Ces agents infectieux sont présentés plus amplement par la suite. D'autres agents infectieux pour lesquels le rôle vecteur d'*I. ricinus* n'est pas démontré, mais qui ont été recherchés, sont aussi présentés de façon plus succincte. Ces données sont en effet importantes pour déterminer quels sont les agents infectieux réellement transmis ou non par *I. ricinus* et éventuellement à rechercher en priorité en cas de symptômes suite à une piqûre de tique.

Tableau 5 : Tableau récapitulatif des agents infectieux pathogènes pour l'être humain transmis par *Ixodes ricinus*.

Agent infectieux	Vecteurs	Hôtes vertébrés réservoirs	Maladie associée
Bactéries			
<i>Anaplasma phagocytophilum</i>	Ecotype I : <i>I. ricinus</i> (confirmé) Ecotype II : <i>I. ricinus</i> ? Ecotype III : <i>I. trianguliceps</i> Ecotype IV : <i>Ixodes</i> spp. ?	Ecotype I : ruminants Ecotype II : chevreuils Ecotype III : rongeurs Ecotype IV : oiseaux	Anaplasmose granulocytaire humaine
<i>Bartonella henselae</i>	<i>I. ricinus</i> (confirmé), puces	Chat, autres ?	« Maladie des griffes du chat »
<i>Borrelia burgdorferi</i> sensu lato	<i>I. ricinus</i> (confirmé) <i>I. hexagonus</i> (très probable) <i>I. uriae</i> (très probable)	Rongeurs, insectivores, passereaux, lézards	Borréliose de Lyme
<i>B. miyamotoi</i>	<i>I. ricinus</i> (probable)	Rongeurs	Fièvres récurrentes
<i>Coxiella burnetii</i>	<i>I. ricinus</i> (probable), + 40 espèces de tiques dures, + 14 espèces de tiques molles, aérosols, autres arthropodes hématophages ?	Mammifères, oiseaux	Fièvre Q
<i>Francisella tularensis</i>	<i>I. ricinus</i> (très probable), autres espèces de tiques, eaux contaminées, aérosols, contacts avec des animaux infectés	Lagomorphes, rongeurs, carnivores	Tularémie
<i>Neohrlichia mikurensis</i>	<i>I. ricinus</i> (très probable), autres <i>Ixodes</i> spp. ?	Rongeurs, insectivores ?	Syndrome inflammatoire systémique
<i>Rickettsia helvetica</i> et	<i>I. ricinus</i> (probable), autre ?	Ongulés ?	Rickettsiose anéruptive

<i>R. monacensis</i>		(« escarre »)	
Eucaryotes			
<i>Babesia divergens</i>	<i>I. ricinus</i> (confirmé)	Bovins	Babésiose humaine
<i>B. microti</i>	<i>I. trianguliceps</i> (probable) <i>I. ricinus</i> (possible)	Micromammifères	Babésiose humaine
<i>B. venatorum</i>	<i>I. ricinus</i> (confirmé)	Cervidés	Babésiose humaine
Virus			
Virus Alongshan	<i>I. ricinus</i> (possible) <i>I. persulcatus</i> (probable)	Bovins ?, ovins ?	Encéphalite et troubles neurologiques
Virus de l'encéphalite à tique	<i>I. ricinus</i> (confirmé), <i>I. persulcatus</i> (confirmé)	Rongeurs, bovins, caprins, ovins	Encéphalite et troubles neurologiques
Virus Eyach	<i>I. ricinus</i> (probable)	Lagomorphes ?, rongeurs ? Autre ?	Encéphalite et troubles neurologiques
Virus Kemerovo, Tribec et Lipovnik	<i>I. ricinus</i> (très probable)	Oiseaux, micromammifères	Encéphalite et troubles neurologiques
Virus louping-ill	<i>I. ricinus</i> (très probable)	Ovins, lagomorphes, lagopède d'Écosse, rongeurs	Encéphalite et troubles neurologiques

Rôle vecteur : « confirmé » : rôle vecteur confirmé expérimentalement en conditions contrôlées ; « très probable » : maintien partiel du cycle de transmission en laboratoire (au moins deux des conditions suivantes : acquisition par piqûre/par voie trans-ovarienne, transmission trans-stasiale, et infection d'un hôte par piqûre/sur membrane) ou fort indices écologiques (ex. absence d'autres vecteurs possibles), mais transmission pas formellement démontrée ; « probable » : indices écologiques existants, mais non conclusifs (prévalence uniquement) ; « possible » : transmission possible, mais rare.

4.1 Bactéries

4.1.1 Ordre des Spirochaetales

Les Spirochaetales sont des bactéries généralement de grande taille (de 3 à 500 µm de longueur et de 0,9 à 3,0 µm de diamètre) de forme hélicoïdale (Margulis et al. 1993). Certaines sont responsables d'infections chez l'être humain et d'autres vertébrés dont des animaux domestiques. Plusieurs d'entre elles sont transmissibles par les tiques.

- Les bactéries du complexe *Borrelia burgdorferi* sensu lato

Certaines des bactéries du complexe *B. burgdorferi* sensu lato (s.l.) sont responsables de borrélioses de Lyme, maladie pouvant toucher l'être humain comme d'autres vertébrés dont des animaux domestiques (Krupka & Straubinger 2010 ; Little et al. 2010 ; Divers 2013 ; Borchers et al. 2015). Cette maladie a été décrite dans les années 1970 aux États-Unis, dans les villes de Lyme et Old Lyme, Connecticut, d'où elle tire son nom (Burgdorfer et al. 1982 ; Johnson et al. 1984). Des symptômes assimilables à cette maladie avaient toutefois déjà été mentionnés en Europe près d'un siècle plus tôt (Buchwald 1883 ; Afzelius 1910). L'ADN de ces bactéries a aussi été détecté dans des spécimens de tiques collectées depuis 1897 en Grande-Bretagne, indiquant qu'elles étaient déjà présentes à cette époque en Europe (Hubbard et al. 1998). Cette maladie est probablement encore plus ancienne chez l'être humain, puisque de l'ADN de *B. burgdorferi* s.l. a été retrouvé en 1991 dans les tissus osseux d'un homme, Ötzi, pris dans un glacier des Alpes italiennes il y a environ 5 300 ans (Keller et al. 2012).

L'incidence de cette maladie a été estimée à 22 cas par an pour 100 000 habitants en Europe de l'Ouest de 1988 à 2008 avec de fortes disparités géographiques (Sykes & Makiello 2016). En France, l'incidence annuelle a suivi une progression irrégulière avec une estimation d'environ 30 000 cas en 2009 à environ 70 000 cas en 2018 (d'après les données du réseau Sentinelles disponibles au 27/07/2020⁵). Des disparités régionales existent aussi en France avec par exemple, en 2018, une incidence estimée autour de 20 cas par an pour 100 000 habitants en Corse et en Basse-Normandie, et à plus de 300 cas par an pour 100 000 habitants dans le Limousin et la région Rhône-Alpes (*ibid.*). Il est difficile de différencier la part d'une éventuelle augmentation des densités de tiques, de celle d'une augmentation de l'exposition de la population ou de celle d'un meilleur diagnostic dans cette tendance temporelle, chacune y ayant probablement un rôle significatif.

Le principal vecteur de ces bactéries en Europe est *I. ricinus*. La transmission se fait lors d'une piqûre de tique, soit d'une tique infectée vers son hôte, soit de l'hôte infecté vers la tique. La transmission peut aussi avoir lieu par co-repas (Gern & Rais 1996 ; Richter et al. 2002). La transmission trans-ovarienne (verticale de la femelle adulte aux larves) est inexistante ou négligeable (Rollend, Fish & Childs 2013). La présence de bactéries dans des larves peut résulter d'une infection lors d'une première tentative de repas sur un hôte infecté ou par co-repas, des bactéries pouvant être détectées dans les larves dès 24 heures après la piqûre sur un hôte infecté (Hodzic et al. 2002 ; Couret et al. 2017).

Néanmoins, d'autres espèces de tiques du genre *Ixodes* sont suspectées d'être vectrices de *B. burgdorferi* s.l.. Même si ces espèces de tiques piquent rarement l'espèce humaine, elles peuvent contribuer au maintien du cycle zoonotique des bactéries et donc influencer leur prévalence et leur répartition spatiale. Ces espèces sont *I. acuminatus* (Doby et al. 1990 ; Szekeres et al. 2015), *I. arboricola* (Spitalska et al. 2011 ; Heylen et al. 2013), *I. frontalis* (Heylen et al. 2013 ; Heylen et al. 2017a ; Heylen et al. 2017b ; Palomar et al. 2017), *I. hexagonus* (Gern et al. 1991 ; Geurden et al. 2018) et *I. trianguliceps* (Doby et al. 1990 ; Nefedova et al. 2005). Toutefois, des études suggèrent que les espèces *I. arboricola* et *I. frontalis* semblent avoir un rôle négligeable dans la transmission de ces bactéries (Heylen et al. 2014), de même que *I. trianguliceps* (Cayol et al. 2018) et *I. uriae* (Olsén et al. 1993 ; Olsén, Jaenson & Bergström 1995 ; Duneau et al. 2008 ; Gomez-Diaz et al. 2011). Les espèces du genre *Dermacentor* ne sont pas considérées comme des vecteurs de ces bactéries (Esein 2020). De l'ADN de *B. burgdorferi* s.l. a été détecté en Europe dans ces espèces avec de faibles prévalences (< 0,4 % pour *D. reticulatus*, Richter, Kohn & Matuschka 2013 ; 0-0,8 % pour *D. reticulatus*, Kohn et al. 2019 ; < 0,06 %, Sprong et al. 2019). En France, les prévalence de tiques collectées dans plusieurs départements étaient de moins de 0,3 % et de 1,4% pour *D. marginatus* et *D. reticulatus* respectivement (Bonnet et al. 2013) et à Belle-Île-en-Mer, 12 adultes femelles *D. marginatus* sur 67 étaient positives, malheureusement les géno-espèces de *Borrelia* n'ont pas pu être identifiées (Michelet et al. 2016).

Cependant, la détection d'ADN dans une tique ne signifie pas forcément sa compétence vectorielle (Khal et al. 2002). En fait, peu d'espèces de tiques ont fait l'objet d'expérimentation quant à leur compétence vectorielle pour *B. burgdorferi* s.l. (Eisen 2020). Davantage d'études expérimentales sont donc nécessaires pour clarifier le rôle de ces espèces dans la transmission des différentes géno-espèces de *Borrelia*, ce qui pourrait aider à mieux comprendre leur répartition et les facteurs influençant leur prévalence dans *I. ricinus*.

Plus d'une vingtaine de géno-espèces (espèces distinguées génétiquement) de *Borrelia* ont été décrites, dont plusieurs sont impliquées dans des cas humains de maladie de Lyme (Stanek & Reiter 2011). Ces espèces diffèrent à la fois par leurs hôtes vertébrés réservoirs et par les symptômes qu'elles peuvent

5 <https://websenti.u707.jussieu.fr/sentiweb/?page=maladies&mal=18>

induire (Margos et al. 2011 ; Stanek & Reiter 2011). En Europe, les géno-espèces les plus fréquemment responsables de borrélioses humaines sont *B. afzelii* et *B. garinii* (Stanek & Reiter 2011). Elles sont plutôt associées respectivement à des formes cutanées pour *B. afzelii* et neurologiques pour *B. garinii* (Strle et al. 2006 ; ECDC 2020⁶). Les autres géno-espèces pathogènes, bien que moins fréquentes, sont *B. burgdorferi* sensu stricto (s.s.), associée à des formes neurologiques et arthritiques, et *B. bavariensis* (anciennement *B. garinii* de sérotype OspA 4), associée à des formes neurologiques (Wilske et al. 1996 ; Margos et al. 2013). D'autres espèces comme *B. spielmanii*, *B. bissettii*, *B. lusitaniae* et *B. valaisiana*, ont rarement été associées à des cas de borrélioses (Földvári, Farkas & Lakos 2005 ; Fingerle et al. 2008 ; Rudenko et al. 2009 ; Rizzoli et al. 2011 ; Margos et al. 2017). Les géno-espèces *B. bissettii*, *B. finlandensis* et *B. turdi* sont plus rarement détectées dans les tiques et leur pathogénicité est suspectée pour la première ou inconnue pour les deux autres (Rudenko et al. 2009 ; Casjens et al. 2011 ; Norte et al. 2015 ; Palomar et al. 2017 ; Strnad et al. 2017 ; Margos et al. 2019).

Les hôtes réservoirs principaux de *B. afzelii*, *B. bavariensis* et *B. spielmanii* sont des micromammifères (Kurtenbach et al. 2002 ; Hanincova et al. 2003a ; Richter et al. 2004a ; Richter et al. 2006 ; Richter et al. 2011 ; Margos et al. 2013), ceux de *B. garinii* et *B. valaisiana* sont des oiseaux (Humair et al. 1998 ; Kurtenbach et al. 2002 ; Hanincova et al. 2003b ; Norte et al. 2015b), ceux de *B. lusitaniae*, des lézards (Richter & Matuschka 2006 ; Norte et al. 2015a), et ceux de *B. burgdorferi* s.s. des micromammifères et des oiseaux (Kurtenbach et al. 2002 ; Marsot et al. 2011). D'autres espèces de vertébrés peuvent être réservoirs d'une ou plusieurs espèces de *Borrelia*. Par exemple, *B. afzelii* et *B. valaisiana* ont été détectées chez le blaireau, *Meles meles* (Gern & Sell 2008), *B. spielmanii* semble principalement inféodée aux rongeurs gliridés, à savoir le léroty, *Eliomys quercinus*, et le muscardin, *Muscardinus avellanarius*, mais pas le loir, *Glis glis* (Richter et al. 2004b). De même, *B. afzelii* et *B. burgdorferi* ss peuvent être trouvées chez l'écureuil roux, *Sciurus vulgaris* et le tamia de Sibérie, *Tamias sibiricus barberi* (Humair & Gern 1998 ; Marsot et al. 2011). La prévalence des différentes géno-espèces de *Borrelia* au sein d'une population de tiques dépend donc de sa capacité à infecter différentes espèces d'hôtes vertébrés et de l'importance relative de ces dernières comme source de nourriture pour les tiques.

La prévalence de *B. burgdorferi* s.l. dans des tiques *I. ricinus* collectées à l'affût semble stable en Europe, d'après des données allant de 2002 à 2013 (Strnad et al. 2017). Il est observé une augmentation de la prévalence d'Ouest vers l'Est. Les géno-espèces *B. afzelii* et *B. garinii* sont généralement les plus fréquentes (Strnad et al. 2017). La prévalence de *B. afzelii* augmente selon des gradients Ouest-Est et Sud-Nord, alors qu'inversement la prévalence de *B. valaisiana* diminue selon un axe ouest-est et celle de *B. lusitaniae* diminue selon un gradient Sud-Nord (Strnad et al. 2017). Ces variations peuvent s'expliquer par l'abondance relative des différentes espèces réservoirs en Europe, avec d'avantage de lézards dans les régions du Sud et plus de rongeurs en Europe centrale et de l'Est, plus boisées. D'importantes variations locales peuvent cependant être observées selon le contexte paysager et les conditions environnementales locales (ex. température, végétation) (Ehrmann et al. 2018 ; Estrada-Peña et al. 2018).

Toutes ces géno-espèces, exceptées *B. bisettii* et *B. finlandensis*, ont été détectées en métropole avec les mêmes tendances que dans le reste de l'Europe (**Tableau 6**). La prévalence chez *I. ricinus* est plus importante dans le quart Nord-Est. Par exemple, en Alsace, Boulanger et al. (2018) ont trouvé une prévalence moyenne de *B. burgdorferi* s.l. de 11,8 %, Quessada et al. (2003) ont trouvé une prévalence moyenne de 13,2 % en Rhône Alpes, alors que Lebert et al. (2020) ont reporté une prévalence de 2,9 % en Bretagne (Ille-et-Vilaine) et de 2,4 % en Midi-Pyrénées (Haute-Garonne).

6 <https://www.ecdc.europa.eu/en/borreliosis/facts/factsheet>

La proportion des différentes géno-espèces varie aussi de la même façon qu'en Europe. En Alsace, *B. afzelii* était la géno-espèce la plus fréquente avec 40 % des nymphes infectées, suivie par *B. garinii* avec 34 % (Boulanger et al. 2018). En Auvergne, *B. afzelii* prédominait aussi, puisqu'elle représentait 65 % des *Borrelia* détectées, alors que *B. valaisiana*, *B. garinii* et *B. burgdorferi* s.s. n'en représentaient chacune qu'environ 10 % (Beytout et al. 2007). En Bretagne, *B. garinii* était la plus fréquente avec 25,6 % des nymphes infectées suivie de *B. afzelii* avec 20,5 % puis *B. valaisiana* avec 17,9 % et *B. burgdorferi* s.s. avec 16,7 % (Lebert et al. 2020). En Lorraine, *B. afzelii* prédominait avec 60 % des géno-espèces détectées dans les nymphes, suivie de *B. garinii* (27 %) et *B. valaisiana* (9 %) (Beytout et al. 2007). En revanche, en Midi-Pyrénées, *B. burgdorferi* s.s. était la plus fréquente avec 31,9 % des nymphes infectées suivi par *B. valaisiana* avec 21,3 % puis *B. afzelii* avec 17,0 % et *B. garinii* avec 12,8 % (Lebert et al. 2020). Dans le Rhône, *B. afzelii* représentait la moitié des *Borrelia* détectées, *B. valaisiana* et *B. garinii* environ 20 % chacune et *B. burgdorferi* s.s. moins de 5 %.

Des différences de prévalence parmi les géno-espèces sont aussi observées entre stases de tiques (ex. Beytout et al. 2007 ; Herrmann & Gern 2010). Cela pourrait être expliqué par une différence entre les hôtes disponibles localement pour les différentes stases. Par exemple, *B. afzelii* aurait une prévalence plus grande dans les nymphes lorsque les larves se nourriraient de façon plus importante sur des micromammifères. En revanche, *B. garinii* et *B. valaisiana* auraient une prévalence plus grande chez les tiques adultes lorsqu'une plus grande proportion de nymphes se seraient nourries sur des oiseaux. Ainsi, la prévalence des différentes géno-espèces est donc dépendante de la communauté d'hôtes présents et des différentes interactions entre chaque stase et les groupes d'hôtes.

La prévalence est aussi variable d'un site à un autre et d'une année sur l'autre (Boulanger et al. 2018 ; Akl et al. 2019). Par exemple, sur un suivi de quatre ans sur quatre sites, Boulanger et al. (2018) reportent des prévalences allant de 0,7 % à 13,6 % pour une même année selon le site en Alsace, et de 7,7 % à 26,7 % pour un même site selon l'année. Ces différences temporelles peuvent être expliquées par des modifications dans le temps et l'espace de la contribution des différents groupes d'hôtes réservoirs comme sources de repas de sang. Ces modifications peuvent être, par exemple, des variations temporelles des densités de micromammifères ou d'oiseaux ou des assemblages d'espèces différentes en fonction du paysage (Perez et al. 2017 ; Krawczyk et al. 2020a). Cela peut aussi être du à des biais d'échantillonnage si les variations de densité de tiques sont importantes (prévalences mesurées sur peu d'individus). Des variations intra-annuelles sont aussi observées, mais souvent sur de trop faibles échantillons pour les décrire précisément et avec certitude (Reye et al. 2010 ; Coipan et al. 2013 ; Lejal et al. 2019b). Ces variations pourraient être expliquées par des modifications comportementales ou par l'acquisition d'une résistance à la dessiccation des tiques provoquées par des infections par *B. burgdorferi* s.l. ou d'autres agents infectieux (Herrmann & Gern 2010, 2012, 2015).

Les méthodes de détection des agents infectieux dans les tiques ont fortement évolué au cours des dernières décennies, avec notamment le développement des méthodes de séquençage et de PCR à haut débit. Cependant, d'après Rauter & Hartung (2005), il n'y aurait pas de différence de prévalence observée dans les tiques selon la méthode de recherche de *B. burgdorferi* s.l. employée (culture cellulaire, microscopie sur fond noir, immunofluorescence, PCR). Toutefois, l'identification des espèces autrement que génétique peut être incertaine à cause de confusions possibles avec des *Borrelia* à fièvres récurrentes (ex. *B. miyamotoi*). De plus, depuis cette étude, les méthodes de PCR ont été grandement perfectionnées et les nouvelles méthodes de PCR sont très probablement plus sensibles (PCR quantitative, PCR quantitative microfluidique).

Tableau 6 : Prévalence de *Borrelia burgdorferi* s.l. par stase dans les tiques *Ixodes ricinus* collectées en quête d'un hôte en France métropolitaine.

Zone géographique	Référence	Méthode	Espèce de <i>Borrelia</i>	Tiques positives/ tiques testées
France métropolitaine (Allier, Ariège, Cantal, Gironde, Landes, Vaucluse)	Geurden et al. 2018	PCRq + seq	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	? (g. n ≤ 10) : 8/52
			<i>B. afzelii</i>	? (g. n ≤ 10) : 2/52
			<i>B. burgdorferi</i> s.s.	? (g. n ≤ 10) : 2/52
			<i>B. garinii</i>	? (g. n ≤ 10) : 3/52
			<i>B. valaisiana</i>	? (g. n ≤ 10) : 1/52
France, « Est »	Gilot et al. 1996	IFA	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 76/1014
France, « Nord-Ouest »	Gilot et al. 1996 Doby et al. 1989a	IFA	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 64/1422
			<i>B. burgdorferi</i> s.l.	L : 0/351 F : 26/180 M : 16/186
			<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 21/811
France, « Sud-Ouest » Alsace	Gilot et al. 1996 Richter & Matuschka 2012	IFA PCRn + seq	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	A : 16/60 ^a
			<i>B. afzelii</i>	A : 4/60
			<i>B. burgdorferi</i> s.s.	A : 0/60
			<i>B. garinii</i>	A : 8/60
			<i>B. lusitaniae</i>	A : 0/60
			<i>B. spielmanii</i>	A : 0/60
			<i>B. valaisiana</i>	A : 4/60
Alsace, Bas-Rhin	Boulangier et al. 2018	PCRq + FRET	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 5,2 à 26,7 % (/ ?)
			<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 2/102 A : 0/50
	Dietrich et al. 2010	PCRc + seq	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N (g. n = 25) : 17/47 N (g. n = 25) : 0/47 N (g. n = 25) : 1/47 N (g. n = 25) : 8/47 N (g. n = 25) : 0/47 N (g. n = 25) : 1/47 N (g. n = 25) : 1/47
			<i>B. afzelii</i>	N : 8/43 ^a
			<i>B. bissettii</i>	A : 81/203 ^a N : 5/43 ^a A : 30/203 ^a
			<i>B. burgdorferi</i> s.s.	N : 0/43 A : 1/203 ^a
			<i>B. garinii</i>	N : 1/43 ^a A : 21/203 ^a
			<i>B. lusitaniae</i>	N : 2/43 ^a A : 18/203 ^a
	Michelet et al. 2014	PCRqm	<i>B. valaisiana</i>	N : 2/43 ^a A : 6/203 ^a
			<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N (g. n = 1450) : 1/1
<i>B. burgdorferi</i> s.l.				
<i>B. burgdorferi</i> s.l.				
Richter et al. 2003	PCRn + seq	<i>B. burgdorferi</i> s.l.		
		<i>B. afzelii</i>		
		<i>B. burgdorferi</i> s.s.		
		<i>B. garinii</i>		
		<i>B. lusitaniae</i>		
		<i>B. spielmanii</i>		
		<i>B. valaisiana</i>		
		<i>B. burgdorferi</i> s.l.		
		<i>B. afzelii</i>		
		<i>B. burgdorferi</i> s.s.		
<i>B. garinii</i>				
Vayssier-Taussat et al. 2013	SHD	<i>Borrelia</i> spp. (<i>B. afzelii</i> , <i>B. garinii</i> et <i>B. burgdorferi</i> s.s.)		

Zone géographique	Référence	Méthode	Espèce de <i>Borrelia</i>	Tiques positives/ tiques testées
Alsace, Haut-Rhin	Boulangier et al. 2018	PCRq + FRET	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 0,7 à 23,5 % (/ ?)
	Boyer et al. 2017	PCRq	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 12/81
			<i>B. afzelii</i>	N : 6/81
			<i>B. burgdorferi</i> s.s.	N : 4/81
	Ferquel et al. 2006 (Goldstein 2017)	PCRc + RFLP	<i>B. garinii</i>	N : 3/81
			<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 406/2296
			<i>B. afzelii</i>	A : 361/1459 N : 212/2296 ^a A : 63/1459 ^a
			<i>B. burgdorferi</i> s.s.	N : 22/2296 ^a A : 39/1459 ^a
			<i>B. garinii</i>	N : 112/2296 ^a A : 164/1459 ^a
			<i>B. lusitaniae</i>	N : 0/2296 A : 0/1459
			<i>B. spielmanii</i>	N : 1/2296 A : 0/1459
	Michelet et al. 2014	PCRqm	<i>B. valaisiana</i>	N : 54/2296 A : 71/1459
<i>B. afzelii</i>			N (g. n = 25) : 13/47	
<i>B. bisettii</i>			N (g. n = 25) : 0/47	
<i>B. burgdorferi</i> s.s.			N (g. n = 25) : 0/47	
<i>B. garinii</i>			N (g. n = 25) : 5/47	
<i>B. lusitaniae</i>			N (g. n = 25) : 0/47	
<i>B. spielmanii</i>			N (g. n = 25) : 1/47	
Nebbak et al. 2019	PCRq + seq	<i>B. valaisiana</i>	N (g. n = 25) : 1/47	
		<i>Borrelia</i> spp.	N : 10/50	
		<i>B. afzelii</i>	N : 1/50	
		<i>B. burgdorferi</i> s.s.	N : 2/50	
Richter et al. 2003	PCRn + seq	<i>B. garinii</i>	N : 1/50	
		<i>B. valaisiana</i>	N : 2/50	
		<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 28/107 ^a A : 18/34 ^a	
		<i>B. afzelii</i>	N : 8/107 ^a A : 6/34 ^a	
		<i>B. burgdorferi</i> s.s.	N : 2/107 ^a A : 1/34 ^a	
		<i>B. garinii</i>	N : 8/107 ^a A : 4/34 ^a	
Auvergne	Halos et al. 2006a	PCRc	<i>B. valaisiana</i>	N : 9/107 ^a A : 5/34 ^a
		PCR-TTGE	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N (g. n =10) : 20/55
Auvergne, Allier	Doby et al. 1993a	IFA	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N (g. n =10) : 15/55
			<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 18/144

Zone géographique	Référence	Méthode	Espèce de <i>Borrelia</i>	Tiques positives/ tiques testées	
Auvergne, Puy-de-Dôme	Beytout et al. 2007	PCRc	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 15/81	
		PCRc + RFLP	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 92/525 A : 152/526	
			<i>B. afzelii</i>	N : 60/525 ^a A : 49/526 ^a	
			<i>B. burgdorferi</i> s.s.	N : 9/525 ^a A : 15/526 ^a	
			<i>B. garinii</i>	N : 9/525 ^a A : 56/526 ^a	
			<i>B. lusitaniae</i>	N : 2/525 ^a A : 2/526 ^a	
			<i>B. spielmanii</i>	N : 0/525 A : 3/526 ^a	
			<i>B. valaisiana</i>	N : 11/525 ^a A : 30/526 ^a	
		Halos et al. 2010 (Halos et al. 2006b)	PCRc + seq	<i>B. burgdorferi</i> s.l. (<i>B. garinii</i> ou <i>B. afzelii</i>)	N (g. n = 5) : 11/56 :N (g. n = 10) : 64/220 N (g. n = 50) : 7/20 F : 11/102 M : 2/123
		Bourgogne, Côte-d'Or	Bonnet et al. 2013	PCRc + seq	<i>B. burgdorferi</i> s.l.
Bourgogne, Saône-et-Loire	Bonnet et al. 2013	PCRc + seq	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	F : 1/3	
Bourgogne, Yonne	Bonnet et al. 2013	PCRc + seq	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	F : 1/3 M: 0/1	
Bretagne, Côtes d'Armor	Bonnet et al. 2017	PCRc + seq	<i>B. burgdorferi</i> s.l. (pas de séquences obtenues)	N (g. n = 5) : 2/86 F : 0/60 M : 2/85	
Bretagne, Ille-et-Vilaine	Doby et al. 1989b	IFA	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 8/233	
	Doby et al. 1989b	IFA	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 54/616	
	Doby et al. 1991	IFA	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 50/357	
	Doby et al. 1995	IFA	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 144/1506	
	Lebert et al. 2020	PCRq + seq	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 78/2627	
			<i>B. afzelii</i>	N : 16/2627	
			<i>B. burgdorferi</i> s.s.	N : 13/2627	
<i>B. garinii</i>			N : 20/2627		
		<i>B. lusitaniae</i> ?	N : 1/2627		
		<i>B. spielmanii</i>	N : 1/2627		
		<i>B. valaisiana</i>	N : 14/2627		
		<i>B. burgdorferi</i> sp. <i>B. spp. coinfection</i>	N : 7/2627 N : 6/2627		
Bretagne, Morbihan	Doby et al. 1989b	IFA	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 5/123	
	Centre, Loir-et-Cher	Doby et al. 1993a	IFA	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 9/82
		PCRc	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 2/15	
Champagne-Ardenne,	Moutailler et al.	PCRqm	<i>B. afzelii</i>	F : 21/267	

Zone géographique	Référence	Méthode	Espèce de <i>Borrelia</i>	Tiques positives/ tiques testées
Ardennes	2016b		<i>B. bisettii</i>	F : 0/267
			<i>B. burgdorferi</i> s.s.	F : 13/267
			<i>B. garinii</i>	F : 25/267
			<i>B. lusitaniae</i>	F : 0/267
			<i>B. spielmanii</i>	F : 5/267
			<i>B. valaisiana</i>	F : 15/267
Champagne-Ardenne, Marne	Ferté et al. 1994 (Ulmer et al. 1999)	Culture + PCR + RFLP	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 3/54
			(<i>B. afzelii</i> : 1 groupe de positif)	2F : 0/58 M 1/24
Corse Corse	Cicculli et al. 2019b Grech-Angelini et al. 2020a	PCRq PCRqm	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	F : 2/13
			<i>B. afzelii</i> <i>B. bissetti</i> <i>B. burgdorferi</i> s.s. <i>B. garinii</i> <i>B. lusitaniae</i> <i>B. spielmanii</i> <i>B. valaisiana</i>	A : 4/115 A : 0/115 A : 0/115 A : 0/115 A : 0/115 A : 0/115 A : 0/115
Île-de-France, Essonne	Lejal et al. 2019a	PCRqm	<i>B. afzelii</i>	F : 2 (0-2-0) ^b /30 M : 0-0 ^b /30
			<i>B. bisettii</i>	F : 0-0 ^b /30 M : 0-0 ^b /30
			<i>B. burgdorferi</i> s.s.	F : 0-0 ^b /30 M : 0-0 ^b /30
			<i>B. garinii</i>	F : 1 (0-0-1) ^b /30 M : 0-0 ^b /30
			<i>B. lusitaniae</i>	F : 2 (0-0-2) ^b /30 M : 0-0 ^b /30
			<i>B. spielmanii</i>	F : 2 (0-1-1) ^b /30 M : 0-0 ^b /30
			<i>B. valaisiana</i>	F : 0-0 ^b /30 M : 0-0 ^b /30
	Lejal et al. 2019b	PCRqm	<i>B. afzelii</i>	N : 11/998
			<i>B. bisettii</i>	N : 0/998
			<i>B. burgdorferi</i> s.s.	N : 15/998
			<i>B. garinii</i>	N : 11/998
			<i>B. lusitaniae</i>	N : 0/998
			<i>B. spielmanii</i>	N : 4/998
			<i>B. valaisiana</i>	N : 6/998
Marchant et al. 2017	PCRn/c + RFLP	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 519/4973 A : 123/1226	
		<i>B. afzelii</i>	N : 181/4973 A : 25/1226	
		<i>B. burgdorferi</i> s.s.	N : 150/4973 A : 34/1226	
		<i>B. garinii</i>	N : 87/4973 A : 32/1226	

Zone géographique	Référence	Méthode	Espèce de <i>Borrelia</i>	Tiques positives/ tiques testées
			<i>B. lusitaniae</i>	N : 21/4973 A : 0/1226
			<i>B. spielmanii</i>	N : 9/4973 A : 9/1226
			<i>B. valaisiana</i>	N : 48/4973 A : 11/1226
			<i>B. spp. coinfection</i>	N : 23/4973 A : 6/1226 F : 20/259
	Paul et al. 2016	PCRC + seq	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	
	Reis et al. 2011b	PCRC + seq	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N (g. n = 10) : 24/36 F : 19/69 ^c M : 24/122
Île-de-France, Seine-et-Marne	Vourc'h et al. 2016	PCRq	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 394/3903
	Zhioua et al. 1996	IFA	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 22/195 F : 1/12 M : 1/10
Île-de-France, Val-de-Marne	Marchant et al. 2017	PCRn/c + RFLP	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 32/326 A : 4/46
Île-de-France, Yvelines	Marchant et al. 2017	PCRn/c + RFLP	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 109/1234 A : 42/239
	Pichon et al. 1999	PCRC + RFLP	<i>B. burgdorferi</i> s.l. <i>B. afzelii</i> <i>B. burgdorferi</i> s.s. <i>B. garinii</i>	N : 38/461 N : 20/461 ^d N : 4/461 ^d N : 11/461 ^d
	Zhioua et al. 1996	IFA	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 17/119 F : 0/22 M : 0/25
Limousin, Corrèze Lorraine, Meuse	Doby et al. 1993a	PCRC	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 2/15
	Beytout et al. 2007	PCRC + RFLP	<i>B. burgdorferi</i> s.l. <i>B. afzelii</i> <i>B. burgdorferi</i> s.s. <i>B. garinii</i> <i>B. lusitaniae</i> <i>B. spielmanii</i> <i>B. valaisiana</i>	N : 33/434 A : 31/164 N : 20/434 ^a F : 2/164 ^a N : 1/434 ^a F : 1/164 ^a N : 9/434 ^a F : 8/164 ^a N : 0/434 F : 0/164 N : 0/434 F : 0/164 N : 3/434 ^a F : 13/164 ^a
Midi-Pyrénées, Haute-Garonne	Ehrmann et al. 2018	PCRq	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N (g. n ≤ 10) : 8 % (?) A (g. n ≤ 10): 3 % (?)

Zone géographique	Référence	Méthode	Espèce de <i>Borrelia</i>	Tiques positives/ tiques testées
	Lebert et al. 2020	PCRq + seq	<i>B. burgdorferi</i> s.l. <i>B. afzelii</i> <i>B. burgdorferi</i> s.s. <i>B. garinii</i> <i>B. valaisiana</i> <i>B. burgdorferi</i> sp. <i>B. spp.</i> coinfection	N : 47/1891 N : 8/1891 N : 15/1891 N : 6/1891 N : 10/1891 N : 4/1891 N : 4/1891
Midi-Pyrénées, Hautes- Pyrénées	Akl et al. 2019	PCRc + seq	<i>B. burgdorferi</i> s.l. (<i>B. afzelii</i> : 15/5 ; <i>B. burgdorferi</i> s.s. : ?/15 et <i>B. garinii</i> : ?/15)	F : 3/86 M : 4/79 N : 52/531
Nord-Pas-De-Calais, Nord	Halos et al. 2005	PCRc	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 1/74 F : 1/9 M : 1/9
Basse-Normandie, Manche	Doby et al. 1989b	IFA	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 2/6
Basse-Normandie, Orne	Doby et al. 1989b	IFA	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 14/138
Picardie	Ehrmann et al. 2018	PCRq	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N (g. n ≤ 10): 13 % (?) A (g. n ≤ 10) : 24 % (?)
Pays-de-la-Loire, Loire- Atlantique	Cotté et al. 2010	PCRc + seq	<i>B. burgdorferi</i> s.l. (<i>B. afzelii</i> ou <i>B. garinii</i> ; <i>B. carolinensis</i> : 1)	N : 5/267 F : 27/203 M : 3/102
	Doby et al. 1991	IFA	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 32/320
	Doby et al. 1989b	IFA	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 18/210
Pays-de-la-Loire, Maine-et-Loire	Doby et al. 1989b	IFA	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 3/78
Pays-de-la-Loire, Mayenne	Doby et al. 1989b	IFA	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 3/38
Pays-de-la-Loire, Sarthe	Doby et al. 1989b	IFA	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 12/158
Poitou-Charentes, Deux-Sèvres	Bonnet et al. 2013	PCRc + seq	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	F : 0/18 M : 0/12
	Doby et al. 1993	IFA	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 11/72
Rhône-Alpes, Ain	Quessada et al. 2003	PCRn + RFLP	<i>B. burgdorferi</i> s.l. <i>B. afzelii</i> <i>B. burgdorferi</i> s.s. <i>B. garinii</i>	L : 0/50 N : 9/50 F : 7/25 M : 2/25 N : 6/50 F : 4/25 M : 0/25 N : 2/50 F : 1/25 M : 0/25 N : 1/50 F : 2/25

Zone géographique	Référence	Méthode	Espèce de <i>Borrelia</i>	Tiques positives/ tiques testées
			<i>B. lusitaniae</i>	M : 1/25 N : 0/50 F : 0/25
			<i>B. valaisiana</i>	M : 0/25 N : 0/50 F : 0/25
Rhône-Alpes, Isère	Bonnet et al. 2013	PCRC + seq	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	M : 1/25 F : 0/4 M : 0/2
Rhône-Alpes, Loire	Quessada et al. 2003	PCRn + RFLP	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 4/50
			<i>B. garinii</i>	N : 2/50 ^d
			<i>B. valaisiana</i>	N : 3/50 ^d
Rhône-Alpes, Rhône	Quessada et al. 2003	PCRn + RFLP	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 35/207 F : 6/49 M : 4/54
			<i>B. afzelii</i>	N : 19/207 ^d F : 1/49 M : 1/54
			<i>B. burgdorferi</i> s.s.	N : 2/207 ^d F : 0/49 M : 0/54
			<i>B. garinii</i>	N : 8/207 F : 3/49 M : 2/54
			<i>B. lusitaniae</i>	N : 0/207 F : 0/49 M : 0/54
			<i>B. valaisiana</i>	N : 5/207 F : 2/49 M : 1/54
Rhône-Alpes, Rhône, Lyon	Quessada et al. 2003	PCRn + RFLP	<i>B. burgdorferi</i> s.l.	N : 11/112 F : 5/28 M : 8/38
			<i>B. afzelii</i>	N : 2/112 ^d F : 3/28 ^d M : 0/38
			<i>B. burgdorferi</i> s.s.	N : 0/112 F : 0/28 M : 0/38
			<i>B. garinii</i>	N : 4/112 ^d F : 1/28 ^d M : 4/38 ^d
			<i>B. lusitaniae</i>	N : 0/112 F : 0/28 M : 0/38

Zone géographique	Référence	Méthode	Espèce de <i>Borrelia</i>	Tiques positives/ tiques testées
			<i>B. valaisiana</i>	N : 8/112 ^d F : 2/28 ^d M : 5/38 ^d

Notes : L : larves, N: nymphes ; F : femelles adultes ; M : mâles adultes ; A ; adultes de sexe non précisé ; ? : stases non précisées ; g. n = : analyse groupée d'ADN issu de plusieurs (n) tiques ; / ? : nombre d'individus ou de groupes d'individus testés inconnu ; pour les autres abréviation et acronymes, voir le tableau dédié. ^a Estimation d'après des pourcentages. ^b Résultats respectivement pour les glandes salivaires et le tube digestif. ^c Les femelles infectées par *B. miyamotoi* ont été exclues des résultats présentés. ^d Dont coinfections, d'où un total par géno-espèces supérieur au nombre total de tiques positives.

- La bactérie *B. miyamotoi*

La bactérie *B. miyamotoi* est, à l'heure actuelle, la seule espèce connue parmi le groupe de *Borrelia* responsables de fièvres récurrentes à être transmise par une tique dure (les tiques molles et les poux étant les vecteurs des autres espèces de ce groupe) (Platonov et al. 2011 ; Wagemakers et al. 2015). Des *Borrelia* du groupe des fièvres récurrentes ont été détectées en France, en Alsace, mais les espèces n'ont pas été clairement identifiées comme correspondant à *B. miyamotoi* (Richter, Schlee & Matuschka 2003). Celle-ci a été détectée et identifiée la première fois en France dans les Ardennes à la fois dans des échantillons issus de campagnols roussâtres avec quatre individus positifs sur 72 testés (5.55 %) et dans des tiques femelles adultes *I. ricinus* en quête avec huit tiques positives sur 267 selon la méthode de détection utilisée (3-2,2 %) (Cosson et al. 2014 ; Moutailler et al. 2016b). Elle a été ensuite détectée en Alsace avec une nymphe positive sur cinquante (Nebbak et al. 2019), dans 25 sur 58 groupes de 25 nymphes, mais dans aucun des 31 groupes de deux tiques adultes collectées dans le Bas-Rhin (Vayssier-Taussat et al. 2013). Dans la même région, elle a été détectée dans 94 sur 4 354 nymphes collectées sur plusieurs sites pendant plusieurs années avec des prévalences variant d'une année sur l'autre de 0,75 à 4,2 % (Boullanger et al. 2018 ; Boyer et al. 2020). En Île-de-France, une étude a permis de détecter deux femelles positives sur 259 testées (Paul et al. 2016). Dans une autre étude dans la même forêt, cette bactérie a été détectée dans 12 nymphes sur 998 testées et dans quatre mâles adultes sur 30 testés, mais elle était absente des 30 femelles adultes testées (Lejal et al. 2019a ; Lejal et al. 2019b). Cette bactérie a aussi été trouvée en Corse dans deux adultes sur 115 testés (Grech-Angelini et al. 2020a), mais pas dans une autre étude avec seulement 13 femelles testées (Cicculli et al. 2019b), et dans des rongeurs en Franche-Comté (Perez et al., données non publiées).

4.1.2 Ordre des Rickettsiales

Les Rickettsiales sont des bactéries endosymbiotes de cellules eucaryotes. Beaucoup d'entre elles sont des endosymbiotes d'arthropodes dont les tiques, ou de vers nématodes sans pathogénicité démontrée (Perlman, Hunter & Zchori-Fein 2006 ; Duron et al. 2017). Certaines sont pathogènes pour l'être humain et les animaux domestiques et transmises par les tiques (Walker 2007). Pour plus de détails sur la pathogénicité des bactéries des genres *Anaplasma*, *Ehrlichia*, et *N. mikurensis*, voir Rar & Golovljova (2011).

- La bactérie *Anaplasma phagocytophilum*

Les bactéries du genre *Anaplasma* sont des parasites intracellulaires. Plusieurs espèces de bactéries du genre *Anaplasma* sont transmissibles par les tiques et responsables d'anaplasmoses chez l'être humain, les animaux domestiques et/ou la faune sauvage. Les espèces du genre *Anaplasma* diffèrent à la fois par leur cellules cibles, leurs hôtes et leurs vecteurs. Parmi ce genre, *A. phagocytophilum* infecte les

monocytes et les granulocytes de ruminants, de micromammifères, de chevaux, de chiens et d'êtres humains (Rymaszewska & Grenda 2008). Elle est donc potentiellement pathogène pour l'être humain et les animaux domestiques d'élevage (cheval, chèvre, mouton et vache) et de compagnie (chien) pouvant provoquer une anaplasmose. Cette maladie se caractérise principalement par une leucopénie et peut prédisposer à d'autres infections (Stuen 2007). Cette espèce comprend en réalité une diversité de souches avec des écologies différentes. Jahfari et al. (2014) ont identifié quatre variants génétiques associés à des groupes d'hôtes différents en Europe appelés « écotypes ». D'après ces auteurs, l'écotype I est associé aux ongulés, aux carnivores et aux hérissons, l'écotype II est associé principalement aux chevreuils, l'écotype III est associé aux rongeurs et l'écotype IV est associé aux oiseaux. Ces écotypes diffèrent aussi par leur vecteurs. Les écotypes I et II sont transmis principalement par *I. ricinus*, par contre, l'écotype III semble transmis principalement par *I. trianguliceps* et les vecteurs de l'écotype IV restent inconnus pour l'instant, mais il pourrait s'agir de tiques d'oiseaux. Une transmission de certains variants génétiques par des espèces du genre *Dermacentor* est suspectée, mais pas démontrée (Baldrige et al. 2009).

En France, *A. phagocytophilum* a fait l'objet de nombreuses recherches dans des tiques *I. ricinus* et a été trouvée sur quasiment tout le territoire métropolitain. Cependant, des disparités de prévalence sont observées. Par exemple, la prévalence de détection de l'ADN de cette bactérie dans les nymphes était de 2,2 % en Haute-Garonne, 1,9 % en Ille-et-Vilaine, 5,3 % en Essonne et seulement 0,4 % dans le Haut-Rhin (Ferquel et al. 2006 ; Lejal et al. 2019b ; Lebert et al. 2020). Ces résultats pourraient être expliqués par des différences dans les communautés d'hôtes. En Haute-Garonne, les génotypes d'*A. phagocytophilum* présents dans les tiques à l'affût correspondaient majoritairement à des génotypes de bétail, suggérant que ces derniers sont la principale source d'infection des tiques par cette bactérie dans cette zone d'étude (Chastagner et al. 2017). Les prévalences de détection d'*A. phagocytophilum* chez *I. ricinus* collectées en quête d'un hôte en France métropolitaine sont présentées dans le **Tableau 7**.

Des différences de prévalences sont aussi observées chez les hôtes. Par exemple, une prévalence de 22,8 % a été observée sur 311 rongeurs capturés en Haute-Saône contre une prévalence de seulement 6,6 % sur 589 rongeurs capturés en Ille-et-Vilaine, alors qu'aucun individu sur 159 capturés en Haute-Garonne n'était positif (Chastagner et al. 2016). Selon les auteurs, ces résultats pourraient s'expliquer par des différences de composition des communautés de rongeurs comme de tiques, *I. trianguliceps*, principal vecteur de l'écotype de micromammifères, étant une espèce rare dans la vallée de la Garonne (Gilot et al. 1976). Des variations de prévalence et des proportions de différents variants génétiques d'*A. phagocytophilum*, ayant possiblement une pathogénicité différente, ont aussi été observées en fonction de la zone d'échantillonnage (Jouglin et al. 2017a). Ces variations sont encore inexplicables.

D'autres espèces de tiques sont associées à *A. phagocytophilum*. En Camargue, l'ADN de *A. phagocytophilum* a été détecté dans cinq espèces de tiques, à savoir *Rhipicephalus bursa*, *Rh. sanguineus*, *Rh. turanicus*, *Dermacentor marginatus* et *H. marginatum*, mais elle était absente chez *Rh. pusillus*, la sixième espèce collectée, alors que *I. ricinus* était absente de la zone de collecte (Chastagner et al. 2013). Le rôle de vecteur de ces autres espèces de tiques n'est cependant pas établi. Des analyses génétiques ont montré qu'il s'agissait d'un variant infectant l'être humain et le cheval, possiblement introduit d'Amérique du Nord. Cette bactérie a aussi été recherchée dans plusieurs tiques adultes des espèces de tiques *D. marginatus* (67), *D. reticulatus* (29) et *H. punctata* (532) collectées à Belle-Île-en-Mer, mais n'a pas été trouvée (Michelet et al. 2016). L'espèce *A. platys* a été détectée dans 5 sur 53 tiques adultes *Rh. sanguineus* collectées sur chats et sur chiens dans plusieurs départements de France (Geurden et al. 2018). Dans la même étude, 26 tiques de plusieurs pays d'Europe (dont dix de France) de l'espèce *I. hexagonus* ont aussi été testées et se sont avérées être négatives.

- Autres espèces du genre *Anaplasma* recherchées dans *I. ricinus*

L'ADN de quelques autres espèces d'*Anaplasma* ont été recherchées chez *I. ricinus* pour évaluer leur présence potentielle en métropole. Ces espèces, brièvement présentées ici, sont *A. centrale*, *A. marginale* et *A. ovis*, infectant les érythrocytes de ruminants, *A. (Ehrlichia) bovis*, infectant les monocytes et les granulocytes de ruminants, et *A. (E.) platys* infectant principalement les plaquettes du chien (Rymaszewska & Grenda 2008). Ces espèces diffèrent aussi par leurs vecteurs : *A. centrale* est transmise par des espèces du genre *Ixodes* et *Haemaphysalis*, *A. marginale*, *A. ovis* sont transmises par des espèces du genre *Dermacentor* ainsi que par des espèces du genre *Ixodes* et par *Rh. (B.) microplus* pour *A. marginale*, *A. bovis* est transmissible par des espèces des genres *Haemaphysalis*, *Rhipicephalus* et *Amblyomma*, tandis que *A. platys* est transmissible par le complexe *Rh. sanguineus* sensu lato (Rymaszewska & Grenda 2008 ; Snellgrove et al. 2020). La présence de ces espèces chez *I. ricinus* en France reste anecdotique (*A. marginale*) ou non démontrée (voir le **Tableau 7** pour plus de détails).

Tableau 7 : Prévalence d'*Anaplasma* spp. par stase dans les tiques *Ixodes ricinus* collectées en quête d'un hôte en France métropolitaine.

Zone géographique	Référence	Méthode	Espèce	Tiques positives/ tiques testées
Alsace	Richter & Matuschka 2012	PCRc + seq	<i>A. phagocytophilum</i>	A : 0/60
Alsace, Bas-Rhin	Michelet et al. 2014	PCRqm	<i>A. phagocytophilum</i> <i>A. centrale</i> , <i>A. marginale</i> , <i>A. ovis</i> et <i>A. platys</i>	N (g. n = 25) : 12/47 N (g. n = 25) : 0/47
	Vayssier-Taussat et al. 2013	SHD	<i>Anaplasma</i> spp. (<i>A. phagocytophilum</i>)	N (g. n = 1450) : 1/1
Alsace, Haut-Rhin	Ferquel et al. 2006	PCRc + seq	Anaplasmatataceae (<i>A. phagocytophilum</i>)	N : 4/1065 A : 2/171
	Michelet et al. 2014	PCRqm	<i>A. phagocytophilum</i> <i>A. centrale</i> , <i>A. marginale</i> , <i>A. ovis</i> et <i>A. platys</i>	N (g. n = 25) : 8/47 N (g. n = 25) : 0/47
	Nebbak et al. 2019	PCRq + seq	Anaplasmatataceae (<i>Wolbachia</i> spp. : 4/27)	N : 27/50
Auvergne	Halos et al. 2006a	PCRc + PCR-TTGE + seq	<i>A. phagocytophilum</i>	N (g. n = 10) : 11/55
Auvergne, Puy-de-Dôme	Beytout et al. 2007	PCRn/c + seq	<i>A. phagocytophilum</i>	N (525), A (526) : 2/1051
	Halos et al. 2010	PCRc + seq	<i>A. phagocytophilum</i>	N (g. n = 5) : 6/56
	Halos et al. 2006b	seq		N (g = 10) : 46/220 N (g. n = 50) : 12/20 F : 7/102 M : 8/123
	Parola et al. 1998b	PCRc + seq	<i>A. phagocytophilum</i>	A : 1/80
Bourgogne, Côte-d'Or	Bonnet et al. 2013	PCRq	<i>A. marginale</i> et <i>A. phagocytophilum</i>	F : 0/1
Bourgogne, Saône-	Bonnet et al. 2013	PCRq	<i>A. marginale</i> et	F : 0/3

Zone géographique	Référence	Méthode	Espèce	Tiques positives/ tiques testées
et-Loire			<i>A. phagocytophilum</i>	
Bourgogne, Yonne	Bonnet et al. 2013	PCRq	<i>A. marginale</i> et <i>A. phagocytophilum</i>	F : 0/3 M : 0/1
Bretagne	Marumoto et al. 2007	PCRC + seq	<i>A. phagocytophilum</i>	? (g. n = ?) : 18/113 (1706 ind.)
	Bonnet et al. 2017	PCRC + seq	<i>Anaplasma/Midichloria/ Wolbachia</i> spp. <i>A. phagocytophilum</i>	N (g. n = 5) : 45/86 F : 10/60 M : 4/85 N (g. n = 5) : 1/86 F : 0/60 M : 0/85
Bretagne, Ille-et- Vilaine	Lebert et al. 2020	PCRq + seq	<i>A. phagocytophilum</i>	N : 35/1891
Champagne- Ardenne, Ardennes	Moutailler et al. 2016b	PCRqm	<i>A. phagocytophilum</i>	F : 6/267
Corse	Grech-Angelini et al. 2020a	PCRqm	<i>A. marginale</i> <i>A. phagocytophilum</i> <i>A. bovis</i> , <i>A. centrale</i> , <i>A. ovis</i> et <i>A. platys</i>	A : 2/115 A : 72/115 A : 0/115
Corse, Haute-Corse	Cicculli et al. 2019b	PCRq/c	Anaplasmaeae	F : 0/13
Île-de-France, Essonne	Lejal et al. 2019a	PCRqm	<i>A. phagocytophilum</i> <i>A. bovis</i> , <i>A. centrale</i> , <i>A. marginale</i> , <i>A. ovis</i> et <i>A. platys</i>	F : 7 (2-2-3) ^a /30 M : 8 (1-1-6) ^a /30 F : 0-0 ^a /30 M : 0-0 ^a /30
	Lejal et al. 2019b	PCRqm	<i>A. phagocytophilum</i> <i>A. bovis</i> , <i>A. centrale</i> , <i>A. marginale</i> , <i>A. ovis</i> et <i>A. platys</i>	N : 53/998 N : 0/998
	Paul et al. 2019	PCRC + seq	<i>Anaplasma</i> spp. <i>A. phagocytophilum</i>	N : 1/998 F : 28/259 F : 17/259
	Reis et al. 2011	PCRC + seq	<i>Anaplasma</i> spp.	N (g. n = 10) : 33/36 F : 63/69 M : 36/122
Lorraine, Meuse	Beytout et al. 2007	PCRN + seq	<i>A. phagocytophilum</i>	N (434) A (164) : 7/598
Midi-Pyrénées, Haute-Garonne	Lebert et al. 2020 (Chastagner et al. 2017)	PCRq + seq	<i>A. phagocytophilum</i>	N : 57/2627
Midi-Pyrénées, Hautes-Pyrénées	Akl et al. 2019	PCRC	Anaplasmataceae	N : 53/398 F : 50/77 M : 4/66
		PCRN	<i>A. phagocytophilum</i>	N : 7/398 + 6/133 ^c F : 1/77 + 1/9 ^c M : 1/66 + 0/13 ^c
Pays-de-la-Loire,	Cotté et al. 2010	PCRC +	<i>A. phagocytophilum</i>	N : 0/267

Zone géographique	Référence	Méthode	Espèce	Tiques positives/ tiques testées
Loire-Atlantique		seq		F : 1/203 M : 1/102
Poitou-Charente, Deux-Sèvres	Bonnet et al. 2013	PCRq	<i>A. marginale</i>	F : 0/18 M : 0/12
		PCRq	<i>A. phagocytophilum</i>	F : 4/18 M : 5/12
Rhône-Alpes, Isère	Bonnet et al. 2013	PCRq	<i>A. marginale</i> et <i>A. phagocytophilum</i>	F : 0/4 M : 0/2

Notes : L : larves ; N : nymphes ; F : femelles adultes ; M : mâles adultes ; A ; adultes de sexe non précisé ; ? : stases non précisées ; g. n = : analyse groupée d'ADN issu de plusieurs (n) tiques ; / ?: nombre d'individus ou de groupes d'individus testés inconnu. ^a Résultats respectivement pour les glandes salivaires et le tube digestif. ^b Identifiée comme *Ehrlichia phagocytophila* et *E. equii*, anciennes dénominations. ^c PCR réalisées pour rechercher directement *A. phagocytophilum*.

- Les bactéries du genre *Ehrlichia*

Plusieurs espèces du genre *Ehrlichia* sont transmissibles par des tiques et susceptibles de causer des infections chez l'être humain et les animaux domestiques. Les principales espèces concernées sont *E. canis*, *E. chaffeensis*, *E. ruminantium*. Bien que le rôle vecteur d'*I. ricinus* ne soit démontré pour aucune de ces espèces, plusieurs études ont été menées pour rechercher de l'ADN de certaines d'entre elles dans des tiques à l'affût collectées en France. Sur 267 femelles *I. ricinus* collectées sur la végétation dans les Ardennes, aucune ne s'est avérée être positive pour l'ADN de ces espèces (Moutailler et al. 2016b). L'ADN de ces trois mêmes espèces a été recherché en Corse sans être détecté (Grech-Angelini et al. 2020a). L'ADN de l'espèce *E. minasensis* a néanmoins été mise en évidence dans des tiques de l'espèce *H. marginatum* dans une autre étude réalisée en Corse (Cicculli et al. 2019a). De l'ADN de bactéries du genre *Ehrlichia* a été détecté en Alsace dans 44 nymphes et une adulte *I. ricinus* dans respectivement 1 065 et 171 tiques testées, mais bien que *E. chaffeensis* a été exclue (PCR négatives), l'espèce n'a pas été identifiée (Ferquel et al. 2006). Une autre étude dans la même région a permis cette fois-ci de confirmer la présence de *E. canis* dans des nymphes d'*I. ricinus* (Vayssier-Taussat et al. 2013). En Essonne, une étude sur 998 nymphes et une autre sur 30 femelles adultes et 30 mâles adultes n'ont pas permis de mettre en évidence la présence d'ADN d'*Ehrlichia* (Lejal et al. 2019a ; Lejal et al. 2019b). Une étude menée dans trois pays européens n'a pas non plus permis de les mettre en évidence chez *I. ricinus* (Michelet et al. 2014). Des souches d'*Ehrlichia* ont aussi été détectées en Bretagne, l'une d'elles était proche d'une souche détectée dans le nord de l'Italie, une autre avait une forte similarité avec la souche *Ehrlichia* sp. HI-2000, appartenant au groupe d'*E. canis*, et une autre avec une souche identifiée au Japon, *Ehrlichia* sp. Yamaguchi, et proche de *E. muris* (Marumoto et al. 2007). Ces résultats suggèrent que la transmission de ces bactéries par *I. ricinus* en Europe est tout du moins faible.

- La bactérie *Neoehrlichia mikurensis*

Les premiers cas humains d'infection par *Neoehrlichia mikurensis* ont été décrits en Allemagne et en Suède à partir de 2007 (von Loewenich 2010 ; Welinder-Olsson et al. 2010). Cette bactérie cause un syndrome inflammatoire systémique aux personnes ayant des problèmes hématologiques ou immunologiques, accompagné de fièvre, de diarrhée et d'autres complications selon les patients (Silaghi et al. 2015 ; Portillo et al. 2018 ; Wass et al. 2019). Elle avait été caractérisée la première fois à partir de rats surmulot et de tiques *I. ovatus* au Japon (Kawahara et al. 2004). Elle est transmise par des

tiques du genre *Ixodes* et les réservoirs sont des rongeurs chez lesquels une transmission transplacentaire est possible (Burri et al. 2014 ; Silaghi et al. 2015). Le hérisson d'Europe de l'Est, *Erinaceus roumanicus*, est aussi un réservoir, suggérant que d'autres insectivores pourraient l'être aussi (Földvári et al. 2014). Une transmission trans-ovarienne chez les tiques n'a pas été montrée (Silaghi et al. 2015).

La recherche de *N. mikurensis* dans 998 nymphes, 30 femelles adultes et 30 mâles adultes *I. ricinus* collectées dans une forêt d'Essonne n'a pas permis de mettre en évidence sa présence (Lejal et al. 2019a ; Lejal et al. 2019b). De même en Corse, les 1 523 tiques de neuf espèces différentes, dont 115 *I. ricinus*, testées pour la présence d'ADN de cette bactérie étaient toutes négatives (Grech-Angelini et al. 2020a). De l'ADN a été détectée dans une tique *I. ricinus* sur 60 collectées dans deux sites en Alsace, un dans le Haut-Rhin et un dans le Bas-Rhin (Richter & Matuschka 2012). Dans la même région, de l'ADN de la bactérie a été trouvé dans respectivement 13 et 2 échantillons groupés de 25 nymphes d'*I. ricinus* sur 47 pour des tiques collectées dans respectivement le Haut-Rhin et le Bas-Rhin (Michelet et al. 2014), et dans le Bas-Rhin pour 19 sur 58 groupes de 25 nymphes et 2 sur 31 groupes de deux tiques adultes (Vayssier-Taussat et al. 2013). L'ADN de la bactérie a été détecté dans les Ardennes dans quatre femelles adultes *I. ricinus* sur 267 analysées (Moutailler et al. 2016b). Cette bactérie a aussi été détectée dans cinq campagnols roussâtres sur 276 testés capturés dans ce dernier département (Vayssier-Taussat et al. 2012). Il semble donc qu'en France, *N. mikurensis* ait une répartition limitée au quart Nord-Est. Toutefois, cette bactérie est souvent détectée avec une faible prévalence et elle a été peu recherchée dans d'autres régions, ce qui ne permet pas de conclure avec certitude sur cette répartition géographique.

- Les bactéries du genre *Rickettsia*

Le genre *Rickettsia* est constitué de plus d'une trentaine d'espèces réparties en deux groupes, le groupe du typhus et celui des fièvres boutonneuses (ou « spotted fever group », SFG). Les espèces du SFG sont toutes plus ou moins pathogènes et potentiellement responsables de rickettsioses, maladies se caractérisant généralement par une escharre au site de piqûre et/ou de la fièvre et des maux de tête, avec parfois des complications diverses comme des nécroses cutanées, des pneumonies, des atteintes de l'endothélium et des défaillances d'organes (Fournier et al. 2000 ; Abdad et al. 2008). Les espèces de ce groupe sont transmissibles par les tiques (Abbad et al. 2018). Plusieurs espèces peuvent être transmises par *I. ricinus*, dont *R. helvetica* et *R. monacensis*. Des études suggèrent que les réservoirs de ces bactéries pourraient être les cervidés (Inokuma et al. 2008 ; Stefanidesova et al. 2008) ou des oiseaux (Spitalska et al. 2011), mais cela n'est pas formellement démontré pour le moment. Sur la base d'une prévalence de *R. helvetica* semblable dans les trois stases de tiques *I. ricinus* à l'affût, une transmission trans-ovarienne est suspectée (Sprong et al. 2009).

En France, les espèces de *Rickettsia* détectées dans des tiques *I. ricinus* sont *R. helvetica* (Parola et al. 1998 ; Davoust et al. 2012 ; Michelet et al. 2014 ; Moutailler et al. 2016b, Bonnet et al. 2017) et *R. monacensis* (Akl et al. 2019). L'ADN d'autres espèces de *Rickettsia* a été recherché, *R. conorii*, *R. slovaca*, *R. massiliae*, mais n'a pas été détecté parmi 267 femelles prélevées dans les Ardennes ni dans 1 175 nymphes prélevées dans deux sites en Alsace, et semblent donc absentes ou du moins rares chez *I. ricinus* (Tableau 8). Davantage de données seraient cependant nécessaires pour préciser cette répartition et d'éventuelles variations de la prévalence pour ces différentes espèces. D'autres espèces de *Rickettsia* sont transmises par d'autres espèces de tiques présentes en France. Les espèces *R. conorii* et *R. sibirica* sont transmises par des espèces du genre *Rhipicephalus*, et les espèces *R. slovaca* et *R. raoultii* sont transmissibles par des espèces du genre *Dermacentor* (Abdad et al. 2018).

Tableau 8 : Prévalence des espèces bactériennes du genre *Rickettsia* dans les tiques *Ixodes ricinus* collectées en quête d'un hôte en France métropolitaine.

Zone géographique	Référence	Méthode	Espèce	Tiques positives/ tiques testées
Alsace, Bas-Rhin	Michelet et al. 2014	PCRqm	<i>R. helvetica</i>	N (g. n = 25) : 46/47
			<i>R. conorii</i> , <i>R. massiliae</i> et <i>R. slovaca</i>	N (g. n = 25) : 0/47
	Vayssier-Taussat et al. 2013	SHD	<i>Rickettsia</i> spp.	N (g. n = 1450) : 1/1
		SHD + PCRq	<i>R. felis</i>	N (g. n = 25) : 1/58 A (g. n = 2) : 0/31
Alsace, Haut-Rhin	Michelet et al. 2014	PCRqm	<i>R. helvetica</i>	N (g. n = 25) : 46/47
			<i>R. conorii</i> , <i>R. massiliae</i> et <i>R. slovaca</i>	N (g. n = 25) : 0/47
	Nebbak et al. 2019	PCRq + seq	<i>Rickettsia</i> spp.	N : 3/50
			<i>R. helvetica</i>	N : 3/50
Auvergne	Halos et al. 2006a	PCRc	<i>Rickettsia</i> spp. SFG	N (g. n = 10) : 17/55
		PCR- TTGE	<i>Rickettsia</i> spp. SFG	N (g. n = 10) : 16/55
Auvergne, Puy-de-Dôme	Halos et al. 2010 (Halos et al. 2006b)	PCRc + seq	<i>Rickettsia</i> spp.	N (g. n = 5) : 9/56
			(<i>R. helvetica</i> : 12/12)	N (g. n = 10) : 49/220 N (g. n = 50) : 9/20 F : 8/102 M : 6/123
	Parola et al. 1998a	PCRc (+ WB + culture)	<i>R. helvetica</i>	A : 2/80
Bretagne, Côte-d'Armor	Bonnet et al. 2017	PCRc + seq	<i>Rickettsia</i> spp. SFG (<i>R. helvetica</i>)	N (g. n = 5) : 8/86 F : 0/60 M : 9/85
Champagne-Ardenne, Ardennes	Moutailler et al. 2016b	PCRqm	<i>R. helvetica</i> <i>R. conorii</i> , <i>R. massiliae</i> et <i>R. slovaca</i>	F : 43/267 F : 0/267
Corse	Grech-Angelini et al. 2020a	PCRqm	<i>R. helvetica</i> <i>R. aeschlimannii</i> , <i>R. conorii</i> , <i>R. massiliae</i> et <i>R. slovaca</i>	A : 7/115 A : 0/115
Corse, Haute-Corse	Cicculli et al. 2019b	PCRq/c + seq	<i>Rickettsia</i> spp.	F : 0/13
Île-de-France, Essonne	Lejal et al. 2019a	PCRqm	<i>R. felis</i>	F : 2 (2-0-0) ^a /30 M : 2 (2-0-0) ^a /30
			<i>R. helvetica</i>	F : 5 (1-1-3) ^a /30 M : 10(2-4-4) ^a /30
	Lejal et al. 2019b	PCRqm	<i>R. aeschlimannii</i> , <i>R. conorii</i> , <i>R. massiliae</i> et <i>R. slovaca</i>	F : 0-0 ^a /30 M : 0-0 ^a /30
<i>R. felis</i>			N : 1/998	

Zone géographique	Référence	Méthode	Espèce	Tiques positives/ tiques testées
			<i>R. helvetica</i>	N : 45/998
			<i>R. aeschlimannii</i> ,	N : 0/998
			<i>R. conorii</i> , <i>R. massiliae</i> et	
			<i>R. slovaca</i>	
	Paul et al. 2016	PCRc + seq	<i>Rickettsia</i> spp. SFG (<i>R. helvetica</i>)	F : 6/259
	Reis et al. 2011	PCRc + seq	<i>Rickettsia</i> spp. SFG (<i>R. helvetica</i> : 19/25)	N (g. n = 10) : 13/36 F : 5/69 M : 7/122
Midi-Pyrénées, Hautes-Pyrénées	Akl et al. 2019	PCRc + seq	<i>Rickettsia</i> spp. (<i>R. helvetica</i> : 2/2)	N : 75/531 F : 28/86 M : 20/79
			<i>Rickettsia</i> spp. SFG : (<i>R. monacensis</i> : 5/10)	N : 4/75 F : 4/28 M : 2/20
	Davoust et al. 2012	PCRq + seq	<i>Rickettsia</i> spp. (<i>R. helvetica</i>)	60F, 2M, 9N : 4/71
Pays-de-la-Loire, Loire-Atlantique	Cotté et al. 2010	PCRc + seq	<i>Rickettsia</i> spp. SFG (<i>R. helvetica</i> : 7/7)	N : 3/267 F : 4/203 M : 1/102

Notes : L : larves ; N : nymphes ; F : femelles adultes ; M : mâles adultes ; A ; adultes de sexe non précisé ; ? : stases non précisées ; g. n = : analyse groupée d'ADN issu de plusieurs (n) tiques ; / ? : nombre d'individus ou de groupes d'individus testés inconnu.

4.1.3 Ordre des Rhizobiales

- Les bactéries du genre *Bartonella*

Les bartonelloses, maladies dues à des bactéries appartenant au genre *Bartonella*, sont connues depuis au moins l'ère précolombienne en Amérique, mais leur considération par la médecine moderne n'a vraiment commencé que lors de la Première Guerre mondiale avec la fièvre des tranchées due à *B. quintana* qui est transmise par les poux (Agan & Dolan 2002). Elle provoque généralement des symptômes peu marqués chez l'être humain, mais, en plus de fièvres, des endocardites dues à cette bactérie ont déjà été constatées (Rolain et al. 2002 ; Chomel et al. 2006). Les *Bartonella* (anciennement *Rochalimaea*) sont des bactéries parasites d'érythrocytes et de cellules endothéliales des mammifères (Chomel, Boulouis & Breitschwerdt 2004). Elles peuvent provoquer la formation de tumeurs à partir de ces dernières (Dehio 2001 ; Dehio 2005). Les bartonelloses peuvent présenter une diversité de formes chez l'être humain, allant de l'absence de symptôme jusqu'à des atteintes diverses comme des endocardites et des infections oculaires (Raoult et al. 1996 ; Florin, Zaoutis & Zaoutis 2014 ; Chomel et al. 2009 ; Angelakis & Raoult 2014). Il existe une grande diversité d'espèces de *Bartonella* qui se différencient notamment par leurs hôtes réservoirs et leurs vecteurs. La plupart étant transmises par des arthropodes vecteurs comme des puces, des diptères hématophages, des poux et des acariens dont des tiques (Breitschwerdt & Kordick 2000 ; Dehio 2004 ; Dehio 2005 ; Billeter et al. 2008 ; Angelakis et al. 2010). Les principales espèces pathogènes pour l'être humain sont *B. bacilliformis*, *B. henselae* et *B. quintana* (Angelakis & Raoult 2014).

L'espèce *B. henselae* est transmise par *I. ricinus* et son principal hôte réservoir est le chat (Billeter et al. 2008 ; Cotté et al. 2008). D'autres espèces de tiques, de puces et de diptères hématophages sont aussi suspectées d'être vectrices. L'espèce *B. birtlessi* est aussi transmise par *I. ricinus*, mais ne semble pas pathogène pour les êtres humains (Reis et al. 2011b).

En France, *B. henselae* est la principale espèce détectée dans *I. ricinus* (**Tableau 9**). De l'ADN de cette bactérie a été détecté dans des nymphes à l'affût dans les Ardennes et le Bas-Rhin, et dans des adultes en Corse (Michelet et al. 2014 ; Moutailler et al. 2016b ; Grech-Angelini 2019a). Son ADN a aussi été détectée en Corse dans d'autres espèces de tiques (*D. marginatus*, *H. punctata* et *H. marginatum*, *Rh. (B.) annulatus*, *Rh. bursa* et *Rh. sanguineus* s.l.) (Grech-Angelini et al. 2020a). En Essonne, de l'ADN de *B. birtlessi* a été détecté dans des nymphes d'*I. ricinus* collectées à l'affût (Reis et al. 2011b).

Tableau 9: Prévalence de *Bartonella* spp. dans les tiques *Ixodes ricinus* collectées en quête d'un hôte en France métropolitaine.

Zone géographique	Référence	Méthode	Espèce	Tiques positives/ tiques testées
Alsace, Bas-Rhin	Michelet et al. 2014	PCRqm	<i>B. henselae</i> <i>B. quintana</i>	N (g. n = 25) : 1/47 N (g. n = 25) : 0/47
	Dietrich et al. 2010	PCRn + seq	<i>B. henselae</i>	N : 39/102 A : 6/50
	Vayssier-Taussat et al. 2013	SHD	<i>Bartonella</i> spp. (<i>B. henselae</i> et <i>B. grahamii</i>)	N (g. n = 1450) : 1/1
Alsace, Haut-Rhin	Michelet et al. 2014	PCRqm	<i>B. henselae</i> <i>B. quintana</i>	N (g. n = 25) : 0/47 N (g. n = 25) : 0/47
	Nebbak et al. 2019	PCRq + seq	<i>Bartonella</i> spp. (probablement une nouvelle espèce : 1/5)	N : 5/50
		PCRq + seq	<i>B. henselae</i>	N : 0/50
Bourgogne, Côte- d'Or	Bonnet et al. 2013	PCRq + seq	<i>Bartonella</i> spp.	F : 0/1
Bourgogne, Saône- et-Loire	Bonnet et al. 2013	PCRq + seq	<i>Bartonella</i> spp.	F : 0/3
Bourgogne, Yonne	Bonnet et al. 2013	PCRq + seq	<i>Bartonella</i> spp. (espèce incertaine)	F : 1/3 M : 0/1
Bretagne, Côte- d'Armor	Bonnet et al. 2017	PCRc + seq	<i>Bartonella</i> spp. (pas de séquence obtenues)	N (g. n = 5) : 2/86 F : 0/60 M : 0/85
Champagne- Ardennes, Ardennes	Moutailler et al. 2016b	PCRqm +	<i>B. henselae</i>	F : 23/267
		seq	<i>B. quintana</i>	F : 0/267
Corse	Grech-Angelini et al. 2020a	PCRqm	<i>B. henselae</i> <i>B. quintana</i>	A : 3/115 A : 0/115
Île-de-France, Essonne	Lejal et al. 2019a	PCRqm	<i>Bartonella</i> spp.	F : 0-0 ^a /30 M : 0-0 ^a /30
			<i>B. henselae</i>	F : 0-0 ^a /30 M : 0-0 ^a /30

Zone géographique	Référence	Méthode	Espèce	Tiques positives/ tiques testées
	Lejal et al. 2019b	PCRqm	<i>Bartonella</i> spp. <i>B. henselae</i>	N : 0/998 N : 0/998
	Paul et al. 2016	PCRC + seq	<i>Bartonella</i> spp.	F : 4/259
	Reis et al. 2011	PCRC + seq	<i>Bartonella</i> spp. (<i>B. birtlesii</i>)	N (g. n = 10) : 1/36 F : 0/69 M : 0/122
Midi-Pyrénées, Hautes-Pyrénées	Davoust et al. 2012	PCRq	<i>Bartonella</i> spp.	60F, 2M, 9N : 0/71
Nord-Pas-De- Calais, Nord	Halos et al. 2005	PCRC + seq	<i>Bartonella</i> spp. (séquence proche de <i>B. schoenbuschensis</i> : 1/1)	N : 3/74 F : 3/9 M : 3/9
Pays-de-la-Loire, Loire-Atlantique	Cotté et al. 2010	PCRC + seq	<i>Bartonella</i> spp. (apparentée à <i>B. henselae</i> ou <i>B. rochalimae</i>)	N : 0/267 F : 1/203 M : 0/102
Poitou-Charente, Deux-Sèvres	Bonnet et al. 2013	PCRq + seq	<i>Bartonella</i> spp. (espèce incertaine)	F : 2/18 M : 1/12
Rhône-Alpes, Isère	Bonnet et al. 2013	PCRq + seq	<i>Bartonella</i> spp.	F : 0/4 M : 0/2

Notes : L : larves ; N : nymphes ; F : femelles adultes ; M : mâles adultes ; A ; adultes de sexe non précisé ; ? : stases non précisées ; g. n = : analyse groupée d'ADN issu de plusieurs (n) tiques ; / ? : nombre d'individus ou de groupes d'individus testés inconnu. ^a Résultats respectivement pour les glandes salivaires et le tube digestif.

4.1.4 Ordre des Thiotrichales

- Les bactéries *Francisella tularensis* et *F. philomiragia*

La tularémie peut causer chez l'être humain, selon les cas (le site et la voie d'infection), des endocardites, des fièvres, des ulcères, des pneumonies, des septicémies, des myalgies et des céphalées (Haric 2013 ; Hestvik et al. 2014 ; Gaci et al. 2016). La bactérie responsable a été isolée en 1912, peu après la caractérisation de la maladie en 1911 aux États-Unis, en Californie, dans le comté de Tulare d'où dérive son nom (Petersen & Schriefer 2005). Plusieurs sous-espèces ont été décrites. Les sous-espèces *F. tularensis tularensis* et *F. tularensis holarctica* sont les principales espèces impliquées dans des cas de tularémie, tandis que *F. tularensis novicida* et *F. tularensis mediasiatica* ont une pathogénicité peu évaluée mais semble-t-il plus faible (Foley & Nieto 2010 ; Hestvik et al. 2014). La transmission de cette bactérie peut se faire par des eaux contaminées, des aérosols, des contacts avec des animaux infectés (lagomorphes, rongeurs, carnivores), ou par piqûre de tiques (Hestvik et al. 2014 ; Hestvik et al. 2017). Sur la base des prévalences d'ADN observées, quoi que faibles, les principales espèces vectrices en Europe seraient les espèces du genre *Dermacentor* et *I. ricinus*, bien que cela ne soit pas encore démontré (Guryčová et al. 1995 ; Hubalek et al. 1996 ; Foley & Nieto 2010). Il n'y a pas, ou rarement, de transmission trans-ovarienne chez ces espèces, indiquant que les tiques acquièrent la bactérie en se nourrissant sur des hôtes (Genchi et al. 2015).

La bactérie *Francisella philomiragia* est à l'origine de pneumonies, de fièvres et de septicémies (Wenger et al. 1989). Les infections par cette bactérie sont cependant rares et concernent

principalement des personnes au système immunitaire affaibli et ayant eu de l'eau contaminée dans les poumons comme des personnes ayant vécu une expérience de quasi-nyade (Wenger et al. 1989 ; Kreitmann et al. 2015 ; Mailman & Schmidt 2005).

Les prévalences de *F. tularensis* et *F. philomiragia* dans *I. ricinus* en France sont relativement faibles (**Tableau 11**). La bactérie *F. tularensis* a rarement été détectée dans *I. ricinus* en France (Reis et al. 2011 ; Paul et al. 2016). Dans d'autres espèces de tiques, des prévalences de 1,3 % pour *D. marginatus* et 18,9 % pour *D. reticulatus* ont été observées pour *F. philomiragia* (Bonnet et al. 2013). Cette bactérie n'a pas été détectée dans plusieurs adultes de ces deux mêmes espèces de tiques ainsi que de *H. punctata* collectées à Belle-Île-en-Mer (Michelet et al. 2016).

Tableau 11 : Prévalence de *Francisella tularensis* et *F. philomiragia* dans les tiques *Ixodes ricinus* collectées en quête d'un hôte en France métropolitaine.

Zone géographique	Référence	Méthode	Espèce	Tiques positives/ tiques testées
Alsace, Bas-Rhin	Michelet et al. 2014	PCRqm	<i>F. tularensis</i>	N (g. n = 25) : 0/47
	Vayssier-Taussat et al. 2013	SHD SHD + PCRq	<i>Francisella</i> spp. <i>F. tularensis</i>	N (g. n = 1450) : 1/1 N (g. n = 25) : 0/58 A (g. n = 2) : 0/31
Alsace, Haut-Rhin	Michelet et al. 2014	PCRqm	<i>F. tularensis</i>	N (g. n = 25) : 0/47
Bretagne, Côte-d'Armor	Bonnet et al. 2017	PCRc + seq	<i>F. tularensis</i>	N (g. n = 5) : 0/86 F : 0/60, M : 0/85
Bourgogne, Côte-d'Or	Bonnet et al. 2013	PCRc	<i>F. philomiragia</i> <i>F. tularensis</i>	F : 0/1 F : 0/1
Bourgogne, Saône-et-Loire	Bonnet et al. 2013	PCRc	<i>F. philomiragia</i> <i>F. tularensis</i>	F : 0/3 F : 0/3
Bourgogne, Yonne	Bonnet et al. 2013	PCRc	<i>F. philomiragia</i> <i>F. tularensis</i>	F : 0/3, M : 0/1 F : 0/3, M : 0/1
Corse	Grech-Angelini et al. 2020a	PCRqm	<i>Francisella</i> spp. (« <i>F.</i> -like ») <i>F. tularensis</i>	A : 5/115 A : 0/115
Île-de-France, Essonne	Lejal et al. 2019a Lejal et al. 2019b Paul et al. 2016 Reis et al. 2011	PCRqm PCRqm PCRc + seq PCRc + seq	<i>F. tularensis</i> <i>F. tularensis</i> <i>F. tularensis</i> <i>F. tularensis</i>	F : 0-0 ^a /30, M : 0-0 ^a /30 N : 0/998 F : 1/259 N (g. n = 10) : 0/36 F : 1/69, M : 1/122
Pays-de-la-Loire, Loire-Atlantique	Bonnet et al. 2013	PCRq	<i>F. philomiragia</i> <i>F. tularensis</i>	F : 0/29, M : 0/145 F : 0/29, M : 0/145
Poitou-Charente, Deux-Sèvres	Bonnet et al. 2013	PCRc	<i>F. philomiragia</i> <i>F. tularensis</i>	F : 0/18, M : 0/12 F : 0/18, M : 0/12
Rhône-Alpes, Isère	Bonnet et al. 2013	PCRc	<i>F. philomiragia</i> <i>F. tularensis</i>	F : 0/4, M : 0/2 F : 0/4, M : 0/2

Notes : L : larves ; N : nymphes ; F : femelles adultes ; M : mâles adultes ; A ; adultes de sexe non précisé ; ? : stases non précisées ; g. n = : analyse groupée d'ADN issu de plusieurs (n) tiques ; / ? : nombre d'individus ou de groupes d'individus testés inconnu.

4.1.5 Ordre des Legionellales

- La bactérie *Coxiella burnetii*

La bactérie *C. burnetii* est responsable de la fièvre Q, nommée ainsi pour « Query » (question ou requête) par le directeur du laboratoire de microbiologie et de pathologie de l'état du Queensland, en Australie, suite à une épidémie de fièvre inconnue touchant les employés d'un abattoir de l'état en 1935 (Baca & Paretsky 1983). Depuis cette description, cette maladie a été observée sur presque tous les continents. Elle provoque des fièvres, des endocardites et des hépatites. Chez les mammifères, elle perturberait la reproduction de certaines espèces (Agerholm 2013 ; González-Barrio & Ruiz-Fons 2018). Ses réservoirs incluent de nombreux animaux dont des arthropodes, des mammifères (plus d'une centaine d'espèces recensées) (González-Barrio & Ruiz-Fons 2018) et des oiseaux (au moins un vingtaine d'espèces) (Ioannou et al. 2009). La contamination peut se faire par des aérosols d'excrétion d'animaux contaminés (Heinzen, Hackstadt & Samuel 1999 ; González-Barrio & Ruiz-Fons 2018) ou par des arthropodes hématophages, sans grande spécificité. Ainsi, cette bactérie a été retrouvée dans plus de 40 espèces de tiques dures et quatorze espèces de tiques molles (Eldin et al. 2017). Elle est excrétée par les déjections des tiques, pouvant ainsi se disséminer davantage dans le milieu extérieur, formant une alternative à la transmission par piqûre (Körner et al. 2020). Elle pourrait aussi être transmise par le lait de femelles mammifères contaminées (Pexara, Solomakos & Govaris 2018).

En France métropolitaine, il est difficile de préciser la répartition et les variations de prévalence de *C. burnetii* dans *I. ricinus*, car peu d'études de prévalence ont été réalisées (**Tableau 10**). La recherche de *C. burnetii* dans 998 nymphes, 30 femelles adultes et 30 mâles adultes tiques *I. ricinus* collectées dans une forêt d'Essonne n'a pas mis en évidence sa présence (Lejal et al. 2019a ; Lejal et al. 2019b). Sa recherche dans d'autres espèces de tiques collectées à Belle-Île-en-Mer n'a pas non plus révélé sa présence (Michelet et al. 2016). En revanche, elle a été détectée dans au moins huit départements chez des adultes *I. ricinus*, *D. marginatus* et *D. reticulatus* (Bonnet et al. 2013). Ces résultats suggèrent que cette bactérie est bien présente dans les tiques du territoire métropolitain, bien que rare dans *I. ricinus*, et elle est trouvée principalement dans les tiques adultes. Le rôle réel des tiques dans sa transmission, les variations spatiales de sa prévalence et les facteurs qui en sont à l'origine restent à déterminer.

Tableau 10 : Prévalence de *Coxiella burnetii* dans les tiques *Ixodes ricinus* collectées en quête d'un hôte en France métropolitaine .

Zone géographique	Référence	Méthode	Espèce	Tiques positives/ tiques testées
Alsace, Bas-Rhin	Michelet et al. 2014 Vayssier-Taussat et al. 2013	PCRqm	<i>C. burnetii</i>	N (g. n = 25) : 0/47
		SHD	<i>Coxiella</i> spp.	N (g. n = 1450) : 1/1
		SHD +	<i>C. burnetii</i>	N (g. n = 25) : 0/58
		PCRq		A (g. n = 2) : 0/31
Alsace, Haut-Rhin	Michelet et al. 2014 Nebbak et al. 2019	PCRqm	<i>C. burnetii</i>	N (g. n = 25) : 0/47
		PCRq + seq	<i>C. burnetii</i>	N : 0/50
Bourgogne, Côte-d'Or	Bonnet et al. 2013	PCRc	<i>C. burnetii</i>	F : 0/1
Bourgogne, Saône-et-Loire	Bonnet et al. 2013	PCRc	<i>C. burnetii</i>	F : 1/3
Bourgogne, Yonne	Bonnet et al. 2013	PCRc	<i>C. burnetii</i>	F : 1/3 M : 1/1

Corse	Grech-Angelini et al. 2020a	PCRqm	<i>Coxiella</i> spp. <i>C. burnetii</i>	A : 0/115 A : 0/115
Île-de-France, Essonne	Lejal et al. 2019a	PCRqm	<i>C. burnetii</i>	F : 0-0 ^a /30 M : 0-0 ^a /30
	Lejal et al. 2019b	PCRqm	<i>C. burnetii</i>	N : 0/988
Poitou-Charente, Deux-Sèvres	Bonnet et al. 2013	PCRC	<i>C. burnetii</i>	F : 2/18 M : 1/12
Rhône-Alpes, Isère	Bonnet et al. 2013	PCRC	<i>C. burnetii</i>	F : 1/4 M : 1/2

Notes : L : larves ; N : nymphes ; F : femelles adultes ; M : mâles adultes ; A ; adultes de sexe non précisé ; ? : stases non précisées ; g. n = : analyse groupée d'ADN issu de plusieurs (n) tiques ; / ? : nombre d'individus ou de groupes d'individus testés inconnu. ^a Résultats respectivement pour les glandes salivaires et le tube digestif.

4.2 Eucaryotes unicellulaires parasites

Les genres *Babesia* et *Theileria* appartiennent au phylum des apicomplexes, auquel appartiennent aussi, entre autres, le genre *Plasmodium* dont plusieurs espèces sont responsables du paludisme. Plusieurs espèces de *Babesia* transmises par *I. ricinus* et d'intérêt en santé humaine en France sont présentées ici, ainsi que d'autres espèces de *Babesia* et *Theileria* qui ont fait l'objet de recherche chez *I. ricinus* sur le territoire métropolitain de façon plus brève.

4.2.1 Le genre *Babesia*

Si la babésiose (ou piroplasmose) est connue depuis longtemps, les agents infectieux responsables de la maladie ont été identifiés pour la première fois en Roumanie par Babeş (1888) dont ils tiennent leur nom. Ce sont des parasites eucaryotes unicellulaires intra-érythrocytaires (Schnittger et al. 2012 ; Vannier & Krause 2012). Les *Babesia* sont transmises par piqûres de tiques et sont responsables de babésioses chez l'être humain comme chez les animaux domestiques d'élevage (ex. babésiose bovine) ou de compagnie (ex. babésiose canine) (Vannier & Krause 2012 ; Gray, Estrada-Peña & Zintl 2019). Des contaminations peuvent aussi avoir lieu par transfusion sanguine, même si cela reste rare (Siński, Welc-Falęciak & Pogłód 2011 ; Fang & McCullough 2016). Une babésiose se caractérise par de l'anémie et de l'hémoglobinurie (présence d'hémoglobine dans les urines) dont l'issue peut être fatale, particulièrement chez des patients immunodéprimés ou splénectomisés (Rowin et al. 1984 ; Centeno-Lima et al. 2003 ; Krause et al. 2008 ; Haapasalo et al. 2010).

Parmi la centaine d'espèces décrites de *Babesia*, elles montrent chacune une certaine spécificité quant à leurs hôtes vertébrés et leurs vecteurs, mais seulement quelques-unes ont un intérêt en médecine humaine ou vétérinaire (Vannier & Krause 2012). Les espèces responsables d'infections humaines en Europe sont principalement *B. divergens* et *B. venatorum*, et exceptionnellement *B. microti* (Young et al. 2019). L'espèce *B. divergens* est transmise par *I. ricinus* (et *I. persulcatus* en Asie) et infecte principalement les bovins (Bock et al. 2004). Une transmission trans-ovarienne chez *I. ricinus* est démontrée pour cette espèce (Bonnet et al. 2017a). L'espèce *B. venatorum* (sp. EU1) est transmise principalement par *I. ricinus* en Europe et infecte les cervidés, bien que des moutons puissent aussi être infectés (Bonnet et al. 2007b ; Becker et al. 2009 ; Malandrin et al. 2010 ; Lempereur et al. 2012 ; Gray et al. 2019). L'espèce *B. microti* est spécifique des micromammifères (rongeurs, musaraignes), les espèces vectrices appartiennent au genre *Ixodes*, elle est principalement transmise en Europe par des

tiques elles aussi spécifiques de ces mammifères comme *I. trianguliceps* et seulement exceptionnellement par *I. ricinus* (Gray et al. 2002 ; Bown et al. 2008). Les prévalences de détection d'ADN de *Babesia* dans les tiques *I. ricinus* à l'affût collectées en France métropolitaine sont présentées dans le **Tableau 12**.

De l'ADN d'autres espèces de *Babesia* d'intérêt médical et vétérinaire a aussi été recherchées dans *I. ricinus* en France, même si le rôle de vecteur de cette espèce de tique pour celles-ci n'est pas toujours démontré. Les principales relations entre ces espèces de *Babesia*, leurs hôtes et leurs vecteurs sont les suivantes :

- L'espèce *B. capreoli* est transmise par *I. ricinus* et infecte les cervidés, mais ne semble pas pathogène pour l'être humain (Young et al. 2019).
- Les espèces *B. bovis*, *B. bigemina*, *B. major*, *B. occultans* et *B. ovata* infectent principalement les bovins, leurs vecteurs sont pour les deux premières des espèces du genre *Rhipicephalus* (et anciennement *Boophilus*) (Bock et al. 2004), pour la troisième *Haemaphysalis punctata* (Bock et al. 2004), des espèces du genre *Hyalomma* pour la quatrième (Gray & de Vos 1981 ; Decaro et al. 2013), et *Ha. longicornis* pour la dernière (Bock et al. 2004).
- Les espèces *B. crassa*, *B. motasi* et *B. ovis* infectent principalement les ovins et les caprins, leurs principales espèces vectrices appartiennent au genre *Rhipicephalus* (Yeruham, Hadani & Galker 1998 ; Schnittger et al. 2012).
- L'espèce *B. caballi* infecte les équidés et est transmise par des espèces des genres *Dermacentor*, *Hyalomma* et *Rhipicephalus* (de Waal 1992 ; Wise et al. 2013).
- Les espèces *B. canis*, *B. gibsoni*, *B. vogeli* et *B. vulpes* (anciennement *Th. annae* ou « *B. microti-like* ») (Baneth et al. 2015) touchent principalement les canidés (Schnittger et al. 2012 ; Solano-Gallego et al. 2016), la première étant transmise par *D. reticulatus*, la seconde par le complexe *Rh. sanguineus* s.l., comme probablement la troisième espèce (Solano-Gallego et al. 2016), et enfin, pour la dernière, *I. hexagonus*, *I. canisuga*, *I. ricinus* et *Rh. sanguineus* sont suspectées (Baneth et al. 2015). D'autres espèces non caractérisées touchant les canidés semblent transmissibles par *I. hexagonus* et/ou *I. canisuga* (Solano-Gallego et al. 2016). Une transmission verticale chez les canidés (par voie placentaire ou par le lait) est suspectée (Simões et al. 2011 ; Mierzejewska et al. 2014).

4.2.2 Le genre *Theileria*

Les *Theileria* spp. diffèrent notamment des *Babesia* spp. par un cycle pré-érythrocytaire dans les lymphocytes chez leurs hôtes vertébrés et par l'absence de transmission trans-ovarienne chez leurs tiques vectrices (Mans, Pienaar & Latif 2015). Il n'y a pas de cas humains de theileriose connu jusqu'à présent. Les *Theileria* infectent principalement les ruminants, même si des exceptions existent (Sivakumar et al. 2014). Les principales espèces d'intérêt vétérinaire dans le monde et recherchées en France sont *Th. annulata*, transmise par des tiques du genre *Hyalomma*, *Th. orientalis* transmissible par des espèces du genre *Haemaphysalis* et par *Rh. (B.) microplus*, et *Th. parva* transmise par des tiques du genre *Rhipicephalus* (Mans, Pienaar & Latif 2015 ; Agina et al. 2020). L'espèce *Th. lestoquardi* infecte les petits ruminants (chèvres, moutons) et est transmise par des espèces des genres *Hyalomma* et *Rhipicephalus* (El Imam & Taha 2015 ; Mans et al. 2015). L'espèce *Th. equi* infecte principalement les équidés et est transmise par des tiques des genres *Dermacentor*, *Hyalomma* et *Rhipicephalus* (de Waal 1992 ; Schnittger et al. 2012 ; Wise et al. 2013). Les espèces *Th. annulata*, *Th. capreoli* (principalement inféodée aux cervidés) et *Th. equi* ont aussi été détectées dans des canidés (Beck et al. 2017 ; Hornok et al. 2017 ; Ghauri et al. 2019). Elles causent à leurs hôtes de la fièvre, une lymphadénopathie, de l'anorexie, de l'anémie et d'autres complications dues à l'affaiblissement du système immunitaire (Mans, Pienaar & Latif 2015 ; Agina et al. 2020).

De l'ADN d'espèces de *Babesia*, et dans une moindre mesure de *Theileria*, potentiellement présentes en Europe et dans le bassin méditerranéen ont été recherchées de façon importante dans les tiques *I. ricinus* en France métropolitaine (**Tableau 9**). Les espèces *B. divergens* et *B. venatorum* constituent l'essentiel des espèces détectées. D'autres espèces ont cependant été détectées, par des méthodes de séquençage haut-débit sans pouvoir donner de prévalence, comme par exemple *B. major*, *B. microti*, *B. venatorum*, *Th. parva* et *Th. taurotragi* dans des nymphes d'*I. ricinus* collectées en Alsace (Bonnet et al. 2014). Enfin, des recherches dans les hôtes ont aussi permis de mettre en évidence la circulation de ces agents infectieux, avec par exemple la détection d'ADN de *B. microti* dans un campagnol roussâtre en Ille-et-Vilaine (Jouglin et al. 2017b).

Tableau 12 : Prévalence des espèces des genres *Babesia* et *Theileria* détectées dans les tiques *Ixodes ricinus* collectées en quête d'un hôte en France métropolitaine.

Zone géographique	Référence	Méthode	Espèce	Tiques positives/ tiques testées
Alsace, Bas-Rhin	Michelet et al. 2014	PCRqm	<i>B. venatorum</i>	N (g. n = 25) : 3/47
			<i>B. bigemina</i> , <i>B. bovis</i> , <i>B. caballi</i> , <i>B. canis</i> , <i>B. divergens</i> , <i>B. major</i> , <i>B. microti</i> , <i>B. ovis</i> , <i>B. vogeli</i> , <i>Th. equi</i> et <i>Th. annulata</i>	N (g. n = 25) : 0/47
Alsace, Haut-Rhin	Michelet et al. 2014	PCRqm	<i>B. venatorum</i>	N (g. n = 25) : 2/47
			<i>B. bigemina</i> , <i>B. bovis</i> , <i>B. caballi</i> , <i>B. canis</i> , <i>B. divergens</i> , <i>B. major</i> , <i>B. microti</i> , <i>B. ovis</i> , <i>B. vogeli</i> , <i>Th. equi</i> et <i>Th. annulata</i>	N (g. n = 25) : 0/47
	Nebbak et al. 2019	PCRq + seq	<i>Babesia</i> spp. (<i>B. venatorum</i>)	N : 1/50
Bourgogne, Yonne	Bonnet et al. 2013	PCRc + RLBH ^a	<i>Babesia</i> spp. et <i>Theileria</i> spp.	F : 0/3
				M : 0/1
Bourgogne, Côte-d'Or	Bonnet et al. 2013	PCRc + RLBH ^a	<i>Babesia</i> spp.	F : 0/1
			<i>Theileria</i> spp.	F : 0/1
Bourgogne, Saône-et-Loire	Bonnet et al. 2013	PCRc + RLBH ^a	<i>Babesia</i> spp. (<i>B. divergens</i> : 2/3)	F : 3/3
			<i>Theileria</i> spp.	F : 0/3
Bretagne, Côte-d'Armor	Bonnet et al. 2017	PCRc + seq	<i>Babesia</i> spp./ <i>Theileria</i> spp.	N (g. n = 5) : 0/86
				F : 0/60 M : 0/85
Bretagne, Ille-et-Vilaine	Lebert et al. 2020 (Jouglin et al. 2017b)	PCRn + seq	<i>B. capreoli</i>	N : 2/2620
			<i>B. divergens</i>	N : 13/2620
			<i>B. microti</i>	N : 0/2620
Champagne-Ardenne, Ardennes	Moutailler et al. 2016	PCRqm	<i>B. divergens</i>	F : 1/267
			<i>B. caballi</i> , <i>B. canis</i> , <i>B. bigemina</i> , <i>B. bovis</i> , <i>B. major</i> , <i>B. microti</i> , <i>B. ovis</i> , <i>B. venatorum</i> , <i>B. vogeli</i> , <i>Th. equi</i> et <i>Th. annulata</i>	F : 0/267
Corse	Grech-Angelini et al. 2020a	PCRqm + seq	<i>B. caballi</i> , <i>B. canis</i> , <i>B. bigemina</i> , <i>B. bovis</i> , <i>B. divergens</i> , <i>B. major</i> , <i>B. microti</i> , <i>B. ovis</i> , <i>B. venatorum</i> , <i>B. vogeli</i> , <i>Th. equi</i> et <i>Th. annulata</i>	A : 0/115

Zone géographique	Référence	Méthode	Espèce	Tiques positives/ tiques testées
Île-de-France, Essonne	Lejal et al. 2019a	PCRqm	<i>B. venatorum</i> <i>B. bovis, B. caballi, B. canis,</i> <i>B. divergens, B. microti, B. ovis,</i> <i>Theileria spp.</i>	F : 0/30 M : 6 (4-0-2) ^a /30 F : 0/30 M : 0/30
	Lejal et al. 2019b	PCRqm	<i>B. venatorum</i> <i>B. divergens (B. capreoli^b)</i> <i>B. bovis, B. caballi, B. canis,</i> <i>B. microti, B. ovis, Theileria spp.</i>	N : 15/998 N : 1/998 N : 0/998
	Paul et al. 2016	PCRc + seq	<i>Babesia spp./Theileria spp.</i> <i>B. divergens</i> <i>B. venatorum</i>	F : 5/259 F : 1/259 F : 4/259
	Reis et al. 2011	PCRc + seq	<i>Babesia spp./Theileria spp.</i> (<i>B. venatorum</i> : 6/6)	N (g. n = 10) : 3/36 F : 1/69 M : 2/122
Midi-Pyrénées, Haute-Garonne	Lebert et al. 2020	PCRn + seq	<i>B. venatorum</i>	N : 23/1891
Midi-Pyrénées, Hautes-Pyrénées	Akl et al. 2019	PCRc + seq	<i>Babesia spp./Theileria spp.</i> (<i>B. venatorum</i>) : 3/3)	N : 3/531 F : 0/86 M : 0/79
Nord-Pas-De-Calais, Nord	Halos et al. 2005	PCRc	<i>Babesia spp.</i>	N : 9/74 F : 6/9 M : 4/9
Pays-de-la-Loire, Loire-Atlantique	Cotté et al. 2010	PCRc	<i>Babesia spp.</i>	N : 4/267 F : 21/203 M : 10/102
Poitou-Charente, Deux-Sèvres	Bonnet et al. 2013	PCRc + RLBH ^a	<i>Babesia spp. et Theileria spp.</i>	F : 0/18 M : 0/12
Rhône-Alpes, Isère	Bonnet et al. 2013	PCRc + RLBH ^a	<i>Babesia spp. et Theileria spp.</i>	F : 0/4 M : 0/2

Notes : L : larves ; N : nymphes ; F : femelles adultes ; M : mâles adultes ; A ; adultes de sexe non précisé ; ? : stases non précisées ; g. n = : analyse groupée d'ADN issu de plusieurs (n) tiques ; / ? : nombre d'individus ou de groupes d'individus testés inconnu. ^a Les espèces suivantes ont été recherchées : *Babesia/Theileria spp.*, *B. bigemina*, *B. bovis*, *B. divergens*, *B. major*, *B. motasi*, *B. ovis*, *B. crassa*, *Th. annulata*, *Th. velifera*, *Th. taurotrago*, *Th. mutans*, *Th. buffeli/orientalis*, *Th. ovis*, *Th. lestoquardi*, *Th. spp. sp1* (Chine), *Th. spp. sp2* (Chine), *B. spp. sp1* (Turquie), et *B. sp2* (Lintan). ^b Espèce non testée dans les PCRqm, mais résultats obtenu après vérification par séquençage.

4.3 Virus

4.3.1 Le virus de l'encéphalite à tique

L'encéphalite à tique a été décrite pour la première fois en 1931 en Autriche et son origine virale a été identifiée en 1939 (revue dans Kaiser 2008). Le virus de l'encéphalite à tique (« tick-borne encephalitis virus » en anglais, abrégé TBEV) fait partie du genre *Flavivirus* de la famille des Flaviviridae (virus à ARN simple brin). Plusieurs sous-types du virus ont été identifiés, parmi lesquels le sous-type « européen » (« European »), considéré comme le moins virulent, le sous-type du « grand est » (« Far East ») et le sous-type « sibérien » (« Siberian »). La maladie se caractérise par des atteintes du système nerveux central. Selon la gravité de l'infection et le sous-type de virus, la maladie peut se manifester par une simple fièvre durant quelques heures à quelques jours, par des maux de têtes, des nausées, une photophobie et des douleurs aux yeux avec une guérison en une à deux semaines, ou dans les cas les plus graves par des hallucinations, des pertes de consciences, des paralysies ou encore une perte de dextérité avec jusqu'à 30 % de mortalité pour le sous-type sibérien (Gritsun, Lashkevich & Gould 2003). La maladie peut laisser des séquelles importantes comme des sautes d'humeur, une fatigue importante, des paralysies et des crises d'épilepsies (Dumpis, Crook, & Oksi 1999 ; Gritsun, Lashkevich & Gould 2003 ; Mansfield et al. 2009).

Le TBEV est principalement transmis par les espèces de tiques *I. ricinus* et *I. persulcatus* (Mansfield et al. 2009). La transmission par *D. reticulatus* est suggérée expérimentalement, mais reste probablement marginale *in situ* (Randolph et al. 1999 ; Ličková et al. 2020). Le virus est transmissible d'une stase à une autre. La transmission par voie trans-ovarienne, c'est-à-dire des femelles adultes aux larves, est faible (Danielova et al. 2002 ; Labuda et al. 1993a). La transmission peut se faire lors d'un repas de sang sur un hôte présentant une virémie (présence du virus dans le sang) systémique ou d'une tique à l'autre par co-repas (Labuda et al. 1993a, 1993b, 1993c ; Labuda et al. 1997). Les hôtes réservoirs sont principalement les micromammifères parmi lesquels les mulots, *Apodemus* spp. (mulots à collier, mulots sylvestres), bien qu'ayant des virémies plus faibles, semblent être les plus compétents à transmettre le virus (Kozuch et al. 1967 ; Labuda et al. 1993c ; Labuda et al. 1996 ; Labuda et al. 1997 ; Knap et al. 2012). Toutefois, la prévalence chez les hôtes est généralement assez faible et la virémie dure moins d'une dizaine de jours, après quoi les hôtes développent une immunité (Heigl & von Zeipel 1966 ; Achazi et al. 2011 ; Bournez et al. 2020a). Il faut donc relativiser la compétence du virus à infecter les hôtes par rapport à l'importance de la transmission par co-repas (Labuda et al. 1993a ; Labuda et al. 1993c ; Randolph, Gern & Nuttal 1996 ; Labuda et al. 1997). Il est en effet établi que cette voie de transmission revêt un caractère très important dans le maintien du virus dans les populations de tiques et donc que sa capacité à infecter l'hôte n'aurait qu'une importance secondaire dans la transmission (Labuda et al. 1993c ; Labuda et al. 1996 ; Labuda et al. 1997 ; Randolph, Gern & Nuttal 1996 ; Nah et al. 2019). De ce fait, la coïncidence spatio-temporelle entre nymphes et larves sur les hôtes est un facteur très important dans la transmission du TBEV. Celle-ci est favorisée sous certains climats et certaines conditions météorologiques, à savoir une augmentation rapide des températures au printemps favorisant l'émergence simultanées des larves et des nymphes. Cette coïncidence entre larves et nymphes due aux conditions climatiques et météorologiques expliquerait en partie la répartition des foyers de transmission du virus ainsi que les variations inter-annuelles de prévalence dans les tiques (Randolph et al. 1999 ; Randolph et al. 2000).

La transmission à l'être humain peut se faire non seulement par une piqûre de tique infectée, mais aussi par la consommation de produits laitiers non pasteurisés issus d'animaux infectés : brebis (Grešíková et al. 1975 ; Cisak et al. 2010 ; Dorko et al. 2018), chèvres (Kohl et al. 1996 ; Balogh et al. 2010 ; Cisak et al. 2010 ; Hudopisk et al. 2013 ; Markovinović et al. 2016 ; Brockmann et al. 2018 ; Dorko et al. 2018) et plus rarement vaches (Cisak et al. 2010 ; Caini et al. 2012 ; Dorko et al. 2018 ; Paulsen et al. 2018).

Récemment, en avril et mai 2020, 44 cas d'encéphalite à tiques suite à une consommation de fromage de chèvre au lait cru contaminé dans l'Ain a mis en évidence l'existence d'un nouveau foyer dans ce département⁷. La pasteurisation, et dans une moindre mesure l'incorporation de sel dans la fabrication des fromages issus de lait contaminé, réduit considérablement leur charge virale (Balogh et al. 2011 ; Rónai & Egyed 2020). Bien que la transmission maternelle chez les micromammifères semble possible, soit de la mère à l'embryon, soit par le lait (Bakhvalova et al. 2009), elle n'est pas démontrée chez l'être humain. Dans un rapport de cas récent, la recherche d'ARN du TBEV dans le cordon ombilical de fœtus dont la mère a été atteinte du virus s'est avérée négative et aucun symptôme n'a été observé chez les nouveaux-nés, mais l'étude ne portait que sur deux cas (Divé et al. 2020).

L'encéphalite à tiques est la maladie transmissible par les tiques la plus dangereuse en Europe Centrale, de l'Est et dans la partie nord de l'Asie (Amicizia et al. 2013). L'incidence en Europe était estimée à 3 000 cas par an dans les années 2 000 (Gritsun, Lashkevich & Gould 2003). En Europe de l'ouest, seul le sous-type européen, le moins virulent, est présent. En France, le TBEV est présent dans tout le quart nord-est avec des foyers bien identifiés en Alsace (Pérez-Eid, Hannoun & Rodhain 1992 ; Hansmann et al. 2006 ; Rigaud et al. 2016 ; Bournez et al. 2020a). Des cas ont été signalés dans les Alpes et en Auvergne durant la dernière décennie, mais l'existence de foyer reste à confirmer (possible cas importé d'autres zones) (Velay et al. 2018 ; Vaissière et al. 2019 ; Velay et al. 2019a, 2019b ; Velay et al. 2020). Un cas a aussi été signalé dans le sud-ouest du pays, mais il est possible qu'un autre virus en soit la cause (Herpe et al. 2007).

Il semble y avoir une recrudescence de l'incidence du TBEV en Europe (Süss 2007). Les causes les plus évoquées sont : 1) l'augmentation des densités de cervidés et donc de tiques, toutefois cette affirmation repose principalement sur des études corrélatives, sachant qu'une augmentation des densités de cervidés peut en réalité avoir un effet négatif sur la transmission du virus (effet de dilution) (Rosà et al. 2003 ; Pugliese & Rosà 2008 ; Bolzoni et al. 2012 ; Knap & Avsic-Zupanc 2013 ; Cagnacci et al. 2012 ; Jaenson et al. 2012b) ; 2) le changement climatique (Lindgren & Gustafson 2001 ; Šumilo et al. 2006), même si les tendances dans l'incidence de cette maladie ne correspondent pas tout à fait aux changements climatiques observés en Europe (Randolph 2004 ; Šumilo et al. 2007) ; 3) les changements d'occupation du sol, notamment en lien avec des transitions économiques et sociales (Randolph 2001 ; Šumilo et al. 2008). Ces différentes hypothèses ne sont pas mutuellement exclusives et leurs parts respectives, pouvant varier d'un pays à l'autre, restent à préciser afin de prendre les mesures de prévention adéquates (Lindgren & Gustafson 2001 ; Šumilo et al. 2007 ; Süss 2008 ; Šumilo et al. 2008).

Les prévalences du TBEV dans les tiques *I. ricinus* sont faibles avec une présence du virus probablement localisée en micro-foyers (Pérez-Eid, Hannoun & Rodhain 1992 ; Bournez et al. 2020c). De plus, s'agissant d'un virus à ARN, il est plus difficile à détecter que les agents infectieux à ADN, l'ARN se dégradant plus rapidement. Il faut donc une logistique importante pour pouvoir conserver les échantillons (congélation à -80°C) (ex. Bournez et al. 2020a). Un important effort d'échantillonnage et une logistique plus importante que pour les agents infectieux à ADN est donc nécessaire pour détecter le virus dans une population de tiques. Aussi, les méthodes actuelles de détection ne sont peut-être pas assez sensibles. Malheureusement, trop peu d'études ont été réalisées afin de rechercher le virus dans les tiques jusqu'à présent pour permettre d'avoir une idée fiable de la répartition du virus et des variations spatio-temporelles de sa prévalence dans les tiques sur le territoire français (**Tableau 13**).

7 https://www.plateforme-esa.fr/sites/default/files/2020-09-note_bilan_TBEV_V3_0.pdf

Une alternative plus facile à réaliser et moins coûteuse pour connaître la répartition du TBEV est de réaliser des enquêtes de séro-prévalence. Celles-ci permettent en effet de mettre en évidence une exposition des vertébrés testés au virus indiquant ainsi sa présence. Par cette méthode, Bournez et al. (2020b) ont mis en évidence à partir du sérum de chevreuils et de sangliers la présence TBEV ou du virus louping-ill (LIV pour « louping-ill virus » en anglais) dans plusieurs départements du nord-est (Essonne et Marne), de l'est (Jura et Savoie) et dans le sud-ouest (Hautes-Pyrénées) de la France. Cette méthode ne permet cependant pas d'identifier précisément le virus en question ni d'estimer sa prévalence chez les hôtes.

4.3.2 Autres virus transmis par *I. ricinus* en Europe

Plusieurs autres virus listés ci-dessous sont transmis par *I. ricinus* en Europe. Toutefois, aucun n'a été détecté en France métropolitaine pour l'instant. Quelques uns sont présentés brièvement ici. Pour une revue plus complète, voir Charrel et al. (2004).

Tableau 13 : Prévalence du virus de l'encéphalite à tiques dans les tiques *Ixodes ricinus* collectées en quête d'un hôte en France métropolitaine .

Zone géographique	Référence	Méthode	Virus de l'encéphalite à tiques recherché (sous-type)	Tiques positives/ tiques testées
Alsace, Bas-Rhin	Bestehorn et al. 2018	RT-PCR + seq	Oui	N (g. n= 10) : 1/ ? (954 ind.) F (g. n = 5) : 0/ ? (378 ind.) M (g n = 5) : 0/ ? (392 ind.)
	Chatelain et al. 1979	Non précisé	Oui	L&N : 3/11068 F : 11/1583 M : 3/1396
Alsace, Haut-Rhin	Bestehorn et al. 2018	RT-PCR + seq	Oui	N (g. n = 10) : 0/? (363 ind.) F (g n = 5) : 0/? (34 ind.) M (g n = 5) : 0/? (23 ind.)
	Bournez et al. 2020a	RT-PCRq + RT-PCRn + seq	Oui	N (g. n = 1-5) : 8/570 (7070 ind.) F : 0/219 M : 0/199
	Gondard et al. 2018	RT-PCRmq	Oui (« européen »)	N (g. n =31) : 0/45
			Oui (« grand est »)	N (g. n =31) : 0/45
Oui (« sibérien »)			N (g. n =31) : 0/45	
Ile-de-France, Essonne	Gondard et al. 2018	RT-PCRmq	Oui (« européen »)	N (g. n =31) : 0/45
			Oui (« grand est »)	N (g. n =31) : 0/45
			Oui (« sibérien »)	N (g. n =31) : 0/45
Picardie, Somme	Gondard et al. 2018	RT-PCRmq	Oui (« européen »)	N (g. n =31) : 0/45
			Oui (« grand est »)	N (g. n =31) : 0/45
			Oui (« sibérien »)	N (g. n =31) : 0/45

Notes : L : larves ; N : nymphes ; F : femelle adultes ; M ; mâles adultes ; L&N : larves et nymphes confondues ; ? : stases non précisées ; g. n = : analyse groupée d'ADN issu de plusieurs (n) tiques ; / ? : nombre d'individus ou de groupes d'individus testés inconnu.

- Le virus louping-ill

Le virus louping-ill (LIV) est phylogénétiquement proche de celui de l'encéphalite à tique (*Flavivirus*) lui aussi transmis par *I. ricinus*. Il est présent en Grand-Bretagne et en Irlande, mais des variants ont aussi été détectés dans le sud-ouest de la Norvège, au Danemark, et dans le nord-ouest de l'Espagne (Gao et al. 1993 ; Marin et al. 1995 ; McGuire et al. 1998 ; Jensen, Skarphedinsson & Semenov 2004 ; Balseiro et al. 2012 ; Jeffries et al. 2014). Les hôtes réservoirs sont les lagomorphes, les moutons et le lagopède d'Écosse, *Lagopus lagopus scoticus*. Il peut être mortel pour ces deux derniers et affecte très rarement l'être humain (pour une revue, voir Gilbert 2016). En France, un cas humain d'encéphalite à tique enregistré en 2006 dans le sud-ouest (autour de Bordeaux) pourrait être du au TBEV, au LIV ou à un autre virus proche comme celui isolé dans le nord de l'Espagne (Herpe et al. 2007). Des anticorps du complexe TBEV-LIV ont été détectés chez un sanglier dans les Hautes-Pyrénées, suggérant là encore la présence d'un virus de ce complexe dans la zone (Bournez et al. 2020b). Aucun virus n'a cependant pu être isolé et clairement identifié pour l'instant dans cette partie de la France.

- Les virus Kemerovo, Tribec et Lipovnik

Le virus Kemerovo est un *Orbivirus* de la famille des Reoviridae (virus à ARN double brin) susceptible d'être responsable d'encéphalites. Il est transmis par *I. ricinus*, *I. persulcatus* et probablement *I. pavlovski* (Gresiková, Blaskovic & Nosek 1966 ; Tkachev et al. 2014). Les virus Tribec et Lipovnik sont des virus proches, à l'écologie similaire (Libíková et al. 1978 ; Dilcher et al. 2012). Ils sont présents en Europe de l'Est et dans la partie asiatique de la Russie. Ces virus n'ont à ce jour pas été détectés en France.

4.3.3 Autres virus détectés chez *I. ricinus* en Europe

Plusieurs autres virus listés ci-dessous ont été détectés dans *I. ricinus* en Europe. Le rôle de vecteur de l'espèce pour ces virus n'est cependant pas démontré.

- Le virus de la fièvre hémorragique de Crimée-Congo

La fièvre hémorragique de Crimée-Congo (« Crimean-Congo Haemorrhagic Fever virus » en anglais, abrégé CCHFV) tire en partie son nom d'une épidémie ayant eu lieu en Crimée en 1944-1945, où elle a été décrite pour la première fois par la médecine même si elle était déjà mentionnée au 12^e siècle (Whithouse 2004). Le virus responsable, un virus du genre des *Nairovirus* de la famille des Bunyaviridae (virus à ARN simple brin), a été identifié dans les années 60 en Russie. Il apparaît assez rapidement que ce virus ne se distingue pas du virus Congo identifié à la même époque et dont les symptômes sont similaires (Whitehouse 2004). Les cellules cibles du virus semblent être principalement les cellules endothéliales, les hépatocytes et les cellules du système immunitaire (Whitehouse 2004). La maladie se caractérise par des hémorragies généralisées, de l'anémie, une déshydratation sévère due à des diarrhées prolongées et des défaillances des organes vitaux (foie, reins, cerveau, insuffisances cardiaque et pulmonaire) avec un taux de létalité autour de 30 % (Whithouse 2004 ; Nasirian 2020). Le virus a été isolé de vertébrés domestiques d'élevage (âne, cheval, chèvre, mouton, vache) et de la faune sauvage (lagomorphes, insectivores, rongeurs) (Whitehouse 2004 ; Nalca & Whitehouse 2007 ; Spengler et al. 2016). Les oiseaux semblent être réfractaires au virus, à part les autruches, *Struthio* sp. et la pintade de Nubie, *Numida meleagris*, et peut-être des calaos du genre *Tockus* (Whithouse 2004 ; Spengler et al. 2016 ; Nasirian 2020).

Ce virus a été détecté dans 31 espèces de tiques dont *I. ricinus* et une espèce de diptère du genre *Culicoides*, mais le rôle de vecteur n'est démontré que pour des espèces de tiques du genre *Hyalomma* (Whitehouse 2004 ; Spengler et al. 2016 ; Gargili et al. 2017). Une contamination peut aussi se faire par contact avec des liquides corporels infectés (Swanepoel et al. 1989 ; Negrodo et al. 2017 ; Nasirian 2020).

L'expansion de l'aire de répartition de *H. marginatum* dans le sud-est de la France fait émerger le risque de FHCC dans le pays. En effet, plusieurs cas ont été reportés en Espagne dont 3 cas en 2020 (Negredo et al. 2017 ; Negredo et al. 2019 ; Centro de Coordinación de Alertas y Emergencias Sanitarias 2020⁸). En Corse, une séro-prévalence du bétail de 9,1 % indique une exposition des animaux au virus, ou à un virus proche, et donc suppose sa présence sur l'île (Grech-Angelini et al. 2020b). La recherche d'ARN du virus de la FHCC dans respectivement 362, 135 et 518 tiques des espèces *H. marginatum*, *H. scupense* et *Rh. Bursa* n'a néanmoins pas permis de confirmer sa présence (Grech-Angelini et al. 2020a). Il est cependant possible que le virus circule avec une faible prévalence.

En Europe, un échantillon d'ARN d'un groupe de 31 nymphes d'*I. ricinus* prélevées en France en Essonne, dans la forêt de Sénart (sur 4 371 nymphes d'*I. ricinus* collectées en Alsace, en Île-de-France et en Picardie) et deux aux Pays-Bas (sur 4 371 nymphes d'*I. ricinus* collectées sur trois sites) étaient positives pour le virus de la FHCC par une méthode de détection par PCR microfluidique en temps réel (Gondard et al. 2018). Néanmoins, des PCR nichées spécifiques réalisées par la suite se sont révélées négatives. Une autre PCR nichée plus généraliste des *Nairovirus* a permis d'amplifier un fragment d'ARN d'un échantillon provenant des Pays-Bas, mais les séquences obtenues après séquençage n'étaient pas lisibles. Ce nouveau *Nairovirus* proche de celui responsable de la FHCC n'a donc pas pu être caractérisé précisément. Sa faible prévalence laisse penser que le risque d'infection par ce virus, dont la pathogénicité est inconnue, serait faible à l'heure actuelle.

- Le virus Eyach

Le virus Eyach est un *Coltivirus* de la famille des Reoviridae (virus à ARN double brin) (Chastel 1998). Ce virus peut causer chez l'être humain des affections neurologiques graves comme des méningo-encéphalites et diverses atteintes du système nerveux (Chastel 1998 ; Charrel et al. 2004). Il a été isolé la première fois en Allemagne de tiques *I. ricinus* (Rehse-Küpper 1976). Le rôle vecteur d'*I. ricinus* n'est toutefois pas démontré. Il a été isolé en France, en Mayenne, en 1981 dans des tiques *I. ricinus* et *I. ventalloi* prélevées sur un lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus*, potentiellement la principale espèce réservoir même si le sang du lapin en question était négatif (Chastel et al. 1984 ; Chastel 1998). Sur la base d'études de séro-positivité, le mulot sylvestre, le campagnol roussâtre, le cerf élaphe, le chamois, *Rupicapra rupicapra*, et le « mouton sauvage » (se réfère probablement au mouflon, *Ovis orientalis*) sont des candidats potentiels comme réservoirs (Chastel 1998). Cependant, il faut rappeler que la séro-positivité n'indique qu'une exposition au virus, pas nécessairement une infection de l'animal. Plus récemment, son ARN a été détecté chez *I. ricinus* dans les Ardennes en 2012 avec un groupe de 15 nymphes positif sur 19, cinq femelles adultes positives sur 268 et deux mâles adultes positifs sur 228, ainsi qu'en Alsace en 2010 avec un groupe de 15 nymphes positif sur 97 (Moutailler et al. 2016a).

- Le virus Uukuniemi

Le virus Uukuniemi, un *Phlebovirus* de la famille des Bunyaviridae (virus à ARN simple brin), est transmis par *I. ricinus* (Palacios et al. 2013). Il a été isolé pour la première fois en Finlande (Oker-Blom et al. 1964). Les hôtes réservoirs semblent être principalement les oiseaux et les rongeurs (Kozuch et al. 1970 ; Saikku & Brummer-Korvenkontio 1973 ; Saikku 1974). Il est capable d'infecter des cellules humaines *in vitro*, mais il n'y a pour l'instant pas de pathogénicité démontrée de ce virus pour l'être humain (pas de cas humains connus) (Mazelier et al. 2016). Ce virus n'a pour l'instant pas été signalé en France.

8 https://www.mscbs.gob.es/profesionales/saludPublica/ccayes/alertasActual/Crimea_Congo/docs/20200827_ERR_Crimea_Congo_Salamanca.pdf

- Le virus Alongshan

Le virus Alongshan est un *Jingmenvirus* de la famille des Flaviridae (virus à ARN simple brin) qui a été identifié récemment en Finlande dans des tiques *I. ricinus* (Kuivanen et al. 2019) et *I. persulcatus* en Russie (Kholodilov et al. 2020). Ce virus est responsable de symptômes semblables à ceux causés par le TBEV (Wang et al. 2019a). Les réservoirs pourraient être les bovins et les ovins (Wang et al. 2019b). Plus d'étude sur ce virus sont nécessaires pour comprendre son écologie et savoir s'il peut être transmis par *I. ricinus*. En France, ce virus n'a pas été détecté pour l'instant, mais n'a sans doute pas encore fait l'objet d'investigations.

4.4 Autres micro-organismes trouvés dans *I. ricinus*

Il paraît aussi nécessaire de mentionner que l'on peut détecter dans les tiques une diversité de micro-organismes qui ne sont pas des agents infectieux pathogènes, mais des symbiotes ou des commensaux (Duron et al. 2017). Bien que, pour certains, on peut se poser la question d'une éventuelle transmission lors de la piqûre de tique et éventuellement de la pathogénicité chez les vertébrés. En effet, certains peuvent exceptionnellement causer des maladies, comme par exemple *Arsenophonus nasoniae* (en co-infection avec *Orientia tsutsugamushi*, responsable du « typhus des broussailles ») avec un cas humain en Asie après piqûre de tique (Edouard et al. 2013), *Spiroplasma ixodites* qui est responsable chez l'être humain de cataractes et d'uvéïtes et semble transmissible par voie utérine (Matet et al. 2020), ou encore *Midichloria mitochondrii* pour qui de l'ADN et des anticorps ont été détectés chez des personnes après piqûre de tique (Bazzocchi et al. 2013). Quelques unes sont brièvement présentées ici.

La bactérie *Midichloria mitochondrii* est un endosymbiote de tiques présente dans leurs ovaires et glandes salivaires. Elle est transmise verticalement (de la femelle à la descendance) même à de faibles charges bactériennes (Cafiso et al. 2019). Cette bactérie a été détectée dans le sang d'hôtes (chevreuils et lapins de laboratoire), mais pour l'instant, aucune pathogénicité n'a été constatée, ni chez l'être humain, ni en laboratoire, ni sur la faune sauvage (Serra et al. 2018 ; Cafiso et al. 2019).

Les bactéries du genre *Wolbachia* sont majoritairement des endosymbiotes de cellules d'arthropodes présentes chez 66 % des espèces d'insectes selon certaines estimations (Hilgenboecker et al. 2008) et chez des vers nématodes (Werren, Baldo & Clark 2008). De nombreuses espèces ont un impact sur la reproduction ou le sexe ratio chez les arthropodes (Werren, Baldo & Clark 2008). Certaines confèrent à leurs hôtes une résistance contre des agents pathogènes (Hedges et al. 2008), d'autres encore sont des symbiotes nutritionnels obligatoires (Hosokawa et al. 2010). Néanmoins, la détection de *W. pipientis* chez *I. ricinus* semble être principalement due à la présence de la guêpe parasitoïde *I. hookeri* (Tijssse-Klasen et al. 2011 ; Plantard et al. 2012). D'autres voies d'infection sont néanmoins possibles comme, par exemple, suite à une infestation par des nématodes, comme le suggère une étude récente sur *I. scapularis* (Tokarz et al. 2019). Des résultats antérieurs de prévalence de ces bactéries concordent avec cette hypothèse. Par exemple, en Alsace, des *Wolbachia* ont été détectées dans seulement 30 nymphes sur 1 065 et aucune des 171 adultes de la tique *I. ricinus* testées, en accord avec une préférence d'*I. hookeri* pour les nymphes de cette espèce (Ferquel et al. 2006 ; Collatz et al. 2011). Supportant aussi cette hypothèse, des séquences d'ADN de *Wolbachia* obtenues de femelles adultes *I. ricinus* dans les Ardennes étaient très similaires à des séquences d'ADN appartenant à des espèces symbiotes de parasitoïdes, punaises et mouches parasites (Moutailler et al. 2016b) et une séquence d'ADN de *Wolbachia* proche d'une souche de symbiote de mouche drosophile a été isolée de quatre nymphes sur 50 testées en Alsace (Nebbak et al. 2019).

Les spiroplasmales sont pour la plupart des symbiotes d'arthropodes, certains sont des pathogènes de ces derniers et d'autres sont des pathogènes de plantes transmissibles par des insectes (Gasparich 2002). La bactérie *Spiroplasma ixodetis* est un endosymbiote transmis de façon maternelle décrit en premier lieu dans les tiques, comme son nom l'indique, mais qui a aussi été trouvée dans plusieurs espèces d'insectes (Binetruy et al. 2019). Il existe une grande diversité génétique de souches de cette espèce, mais celles-ci ne semblent pas associées à des espèces de tiques particulières (Binetruy et al. 2019). Si chez certaines espèces, il agit comme un parasite sexuel tueur de mâles, cela ne semble pas être le cas chez les tiques (Binetruy et al. 2019). Davantage de recherches sont nécessaires pour mieux connaître l'écologie des *Spiroplasma*.

Des bactéries proches des genres *Francisella* et *Rickettsia*, dites respectivement « *Francisella*-like » et « *Rickettsia*-like » sont souvent détectées dans les tiques et considérées comme des symbiotes (ex. Michelet et al. 2016 ; Grech-Angelini et al. 2020a). La biologie et l'écologie de ces endosymbiotes et leur pathogénicité potentielle ne sont cependant pas encore complètement élucidées (Gerhart, Moses & Raghavan 2016 ; Azagi et al. 2017 ; Duron et al. 2017 ; Špitalská 2018 ; Chisu, Foxi & Masala 2019).

Les *Archaea* (ou archées) sont considérées comme l'un des trois règnes du vivant (il pourrait cependant s'agir d'un groupe paraphylétique, les eucaryotes descendant vraisemblablement des archées) (Spang et al. 2015 ; Zaremba-Niedzwiedzka et al. 2017 ; Zhou et al. 2018). Ces microorganismes d'aspect semblable à des bactéries sont connues principalement pour coloniser des milieux hostiles (dits extrêmes) aux bactéries et aux eucaryotes. Elles sont en fait présentes dans presque tous les milieux, bien qu'en moindre quantité que les bactéries. Ces organismes ont été détectés dans des espèces de tiques (Nakao et al. 2013 ; Obregón et al. 2019), mais n'ont pas encore fait l'objet de recherches poussées quant à leur rôle chez les tiques et leur possible impact sur la transmission des agents infectieux. Il reste donc là un domaine également largement inexploré.

D'une façon générale, le rôle de ces micro-organismes dans l'écologie, la physiologie et la compétence vectorielle des tiques est encore peu connu (Narasimhan & Fikrig 2015 ; Duron et al. 2017). Ils pourraient cependant laisser entrevoir des possibilités de lutte biologique par leur manipulation, par exemple, pour rendre stérile les tiques ou modifier leur compétence comme vecteur. Pour l'instant, cela reste néanmoins seulement hypothétique.

5 Résultats – troisième partie : Évaluation du risque et méthodes de lutte et de prévention contre les piqûres de tiques

La mise en place de protocoles robustes est capitale pour une évaluation solide de l'efficacité et des effets indésirables de toute mesure de lutte ou de prévention contre les piqûres de tiques. La mise en place de mesures de lutte devrait nécessairement être accompagnée d'un suivi adéquat. Un tel suivi implique des points de comparaison dans l'espace, c'est à dire des témoins négatifs (zones sans intervention), et dans le temps (avant et après les interventions) avec une évaluation de leurs effets à court (quelques jours à un an), moyen (un à cinq ans) et long terme (plus de cinq ans). L'échelle des zones d'étude doit être ajustée à l'échelle à laquelle un effet est attendu. Les objectifs des mesures de contrôle prises doivent être clairement établis. Sauf dans des cas particuliers (ex. îles), l'élimination totale des populations de tiques en milieu naturel est irréaliste. L'objectif d'une mesure de contrôle des populations de tiques peut être de réduire les densités de tiques pour diminuer le risque de rencontre avec une tiques et/ou de réduire le taux de transmission des agents infectieux (R_0 idéalement ramené en dessous de un) afin de diminuer la densité de tiques infectieuses (Randolph et Steele 1985 ; Hartemink et al. 2008 ; Harrison, Montgomery & Bown 2011). Quand cela est possible, le choix des zones où les mesures sont appliquées et des zones témoins devrait se faire de façon aléatoire et leur suivi à l'aveugle (les personnes effectuant les relevés ne doivent pas savoir si elles sont dans une zone expérimentale ou témoin). Il est également conseillé d'effectuer des mesures sur d'autres compartiments des écosystèmes qui pourraient être impactés afin de détecter d'éventuels effets indésirables (ex. perte de biodiversité, détérioration des sols, contaminations de cours d'eaux).

5.1 Facteurs d'exposition humaine aux piqûres de tiques

Le risque de contracter une maladie transmise par les tiques pour l'être humain ou les animaux domestiques correspond au danger multiplié par l'exposition aux tiques. Le danger correspond à la densité de tiques infectieuses à l'affût. Celui-ci est déterminé par des facteurs écologiques, on parle alors de risque acarologique. Pour *I. ricinus*, le risque acarologique est souvent exprimé pour un agent infectieux donné comme la densité de nymphes à l'affût multiplié par la prévalence de l'agent infectieux en question dans les nymphes (densité de nymphes porteuses de l'agent infectieux). Le risque acarologique est le sujet de la première et deuxième parties des résultats de ce rapport. L'exposition correspond à la probabilité de rencontre d'un individu d'intérêt (être humain, animaux domestiques) avec les tiques. Cette probabilité dépend des comportements de la population considérée. C'est ce dont il est question dans cette section.

5.1.1 Variations spatiale et temporelle de l'exposition humaine aux piqûres de tiques

L'exposition des êtres humains aux piqûres de tiques dépend de la distribution spatiale des tiques. Elle est plus importante dans les régions où les tiques sont abondantes. Cependant, elle dépend également de la fréquentation des êtres humains dans les habitats où des tiques sont présentes et de son comportement dans ces habitats. L'exposition n'est toutefois pas homogène au sein même de ces régions, avec des variations locales en fonction du paysage. À l'échelle du micro-habitat, l'exposition dépend des zones fréquentées et de leur gestion. Par exemple, fréquenter des chemins entretenus expose moins aux piqûres de tiques que fréquenter des sentiers enherbés ou circuler hors de tout sentier. L'entretien de la végétation joue ainsi un rôle sur l'exposition aux piqûres de tiques. Par exemple, défricher et enlever les feuilles mortes rend moins favorable l'habitat des hôtes et des tiques, réduisant leurs populations (Schulze et al. 1995 ; Tack et al. 2013).

Du fait de la phénologie de la densité de nymphes d'*I. ricinus* en quête, l'exposition aux piqûres de tiques est, en France continentale, plus importante au printemps et en début d'été. Or, davantage de cas de borréliose de Lyme sont déclarés en été, de juillet à septembre (Degeilh et al. 1996 ; Septfonds et al. 2018). Deux hypothèses non mutuellement exclusives peuvent expliquer cela : 1) Une résistance plus importante à la dessiccation des tiques infectées par *B. burgdorferi* s.l. (Herrmann & Gern 2015). Un taux de survie ou d'activité des tiques infectées en été pourrait induire une augmentation de l'incidence à cette période de l'année. Par exemple, une augmentation de la prévalence de *B. burgdorferi* s.l. au cours de l'année a été observée chez les tiques en quête collectées en Essonne, avec une prévalence maximale atteinte en automne (Lejal et al. 2019b). Cette tendance a été observée ailleurs en Europe (Coipan et al. 2013 ; Takken et al. 2017), mais pas toujours dans le même sens (Tälleklint & Jaenson 1996 ; Chvostáč et al. 2018) et avec des différences selon les géno-espèces (Reye et al. 2010 ; Coipan et al. 2013). 2) Une augmentation des activités en plein air en été induit probablement une augmentation de l'exposition de la population humaine aux piqûres de tiques (ex. : promenade en forêt, randonnée, vélo tout-terrain, jardinage, chasse). Par exemple, les piqûres de tiques seraient plus fréquentes les week-end de beau temps suivant une semaine de pluie, période favorable à la recherche de champignons (Randolph 2010). Cela montre que le risque de maladie à tiques n'est pas uniquement dépendant de la densité de tiques en quête, mais dépend aussi beaucoup des comportements humains.

Une méta-analyse a mis en évidence que le risque de contracter une maladie à tiques aux États-Unis est mieux expliqué par des variables mesurées à l'échelle du quartier que des variables mesurées à l'échelle de la propriété privée (ex. jardin, vergers) ou des échelles spatiales supérieures (> 500 m, ex. paysage) (Fischhoff et al. 2019). Cela ne s'applique peut-être pas directement en Europe du fait d'une urbanisation différente, mais cela souligne la nécessité d'identifier l'échelle spatiale la plus pertinente pour cibler les mesures de lutte et de prévention les plus efficaces. Par exemple, en France, plus d'un quart des piqûres de tiques auraient lieu dans un jardin privé (résultats du projet CiTIQUE⁹) et près d'un tiers aux Pays-Bas (Mulder et al. 2013).

5.1.2 Facteurs sociaux et économiques de l'exposition humaine aux piqûres de tiques

L'incidence des maladies transmissibles par les tiques peut varier en fonction de la situation économique d'un pays ou d'une région. Par exemple, la chute du régime totalitaire et le démantèlement de l'ex-URSS dans la fin des années 80 a provoqué une recrudescence de cas d'encéphalites à tiques en Europe de l'Est (Kilpatrick & Randolph 2002). L'augmentation de la pauvreté s'est manifestée par une recrudescence des activités de cueillettes en forêt et de piqûres de tiques (Sumilo et al. 2008a). La déprise agricole a peut-être aussi permis la prolifération de rongeurs et donc une augmentation de la transmission du virus dans les zones péri-domestiques (Sumilo et al. 2008a).

Le statut social influence également le risque de contracter une maladie à tiques. Une étude en Pologne a montré que **les ruraux sont généralement plus exposés** aux tiques que les citadins, mais étant mieux informés que ces derniers, sont une plus grande proportion à prendre des mesures de protection personnelle contre les tiques (Bartosik et al. 2008). En Lettonie, une étude a montré que les personnes avec les plus faibles revenus et le moins d'éducation sont les plus touchées par l'encéphalite à tiques (Sumilo et al. 2008b). Cela s'expliquerait par une exposition plus importante et une moins bonne connaissance des risques de cette partie de la population. Le statut social, par des migrations de populations au sein d'un pays, peut aussi modifier l'exposition aux tiques liée à des facteurs géographiques. En Tchéquie, une étude a montré que les personnes âgées et les familles avec enfant vivent davantage en zone péri-urbaine, tandis que les personnes débutant leur vie active vivent

9 <https://www.citique.fr/programme-citique/carte/>

davantage en ville. Cela est corrélé avec une plus forte incidence de la maladie de Lyme et une répartition des cas toute l'année pour les premiers, et une incidence maximale en été pour les seconds (Zeman & Benes 2014).

En France, on observe aussi deux pic d'incidence de la borréliose de Lyme par classe d'âge. Il y a un premier pic d'incidence pour les 5-9 ans suivie d'une augmentation à partir des 30-39 ans jusqu'à un second pic plus important pour les 60-69 ans (Fournier 2018 ; Septfons et al. 2018). On pourrait supposer qu'il s'agirait des enfants (5-9 ans) et de leurs parents (30-39) vivants de plus en plus en zone péri-urbaine, jusqu'au second pic correspondant aux nouveaux retraités (60-69 ans) disposant de plus de temps libre pour pratiquer des activités d'extérieurs. Il ne s'agit là que de suppositions, aucune étude de ce type n'ayant été réalisée en France.

Ces relations entre statut social et risque de maladies à tiques ne vont néanmoins pas toujours dans le même sens pour toutes les maladies. Aux États-Unis, après avoir pris en compte les facteurs écologiques (densité de cerfs de Virginie et pourcentage de forêt), l'incidence de la maladie de Lyme était associée positivement à la population blanche et aux personnes les plus éduquées, et augmentait avec la proportion de logements vacants une partie de l'année pour la location et pour d'autres usages (logements secondaires), indiquant une relation positive entre situation économique et risque d'exposition à la tique *I. scapularis* (Spinger & Johnson 2018). En revanche, pour l'ehrlichiose granulocytaire, causée par la bactérie *E. chaffeensis* transmise par la tique *A. americanum*, l'incidence de la maladie augmentait seulement avec la proportion de logements vacants pour location (Spinger & Johnson 2018). En Scandinavie, le niveau d'éducation était associé positivement au risque de piqûre de tiques au Danemark, mais pas en Norvège ni en Suède (Jore et al. 2020). Cependant, il peut s'agir là d'un facteur confondant, les personnes éduquées pratiquant plus d'activités en extérieur. Les études d'incidence sont toutefois à prendre avec précautions, celle-ci pouvant être plus élevée dans certaines zones en raison d'un biais lié à une forte densité de personnel médical susceptible de diagnostiquer la maladie (Bartosik et al. 2011a ; Bartosik et al. 2011b).

Certains métiers sont un facteur important d'exposition aux tiques. Des études d'incidence et de sérologie ont permis de comparer l'exposition des personnes de professions différentes à plusieurs agents infectieux transmis par les tiques. Ainsi, l'incidence ou la séro-prévalence vis-à-vis de *B. burgdorferi* s.l. des agriculteurs et des forestiers sont généralement plus élevées que pour le reste de la population, indiquant une exposition aux piqûres de tiques plus importante (Zhioua et al. 1997 ; Rojko et al. 2005 ; Tomao et al. 2005 ; Thorin et al. 2008). Une étude portant sur des patients admis suite à une piqûre de tiques a montré que près d'un tiers avait une profession ou une activité en extérieur : agriculteurs, forestiers, horticulteurs et chasseurs (Bartosik et al. 2011c). En France, une étude de l'incidence de la maladie de Lyme a montré que les personnes la contractant sont généralement plus âgées que la moyenne, vivent à la campagne, et sont plus souvent des agriculteurs que des employés salariés (Letrilliart et al. 2005). Une étude sérologique a suggéré une exposition à *B. burgdorferi* s.l. plus grande avec l'âge (> 45 ans) et chez les forestiers et une exposition au TBEV plus grande avec l'âge (> 55 ans), mais n'a pas montré de relation avec le type d'activité professionnelle (Thorin et al. 2008). Ces tendances ne sont cependant pas vraies pour tous les agents infectieux. Par exemple, en Slovaquie, il n'y avait pas de différence significative de séro-prévalence pour *B. divergens* alors que la séro-prévalence des forestiers était significativement plus grande pour *B. burgdorferi* s.l. et *A. phagocytophilum* (Rojko et al. 2005, 2006, 2008). Néanmoins, de fortes variations régionales liées à des facteurs géographiques (ex. proportion de forêt dans le paysage) et culturels (relation avec la forêt, ex. cueillette, récréation) et l'application de mesures de prévention peuvent nuancer ces résultats (Thorin et al. 2008).

D'après certaines études, **la possession d'animaux de compagnie** dans un foyer serait associée positivement au risque d'exposition aux tiques des membres du foyer (tiques trouvées sur eux fixées ou non), peut-être du fait de sorties en forêt plus fréquentes des propriétaires de chien ou de tiques pouvant être ramenées par des chats vagabondant librement (Jones et al. 2016). Cependant, aucune association n'a été trouvée dans d'autres études (Jore et al. 2020). Les animaux de compagnie peuvent être eux-même impliqués dans la circulation d'agents infectieux transmis par les tiques (Skotarczak 2018). Ils sont aussi des sentinelles pour estimer le risque acarologique et la surveillance des tiques, la présence de tiques sur les animaux signalant l'activité des tiques et leur analyse permettant la détection d'agents infectieux (Smith et al. 2012 ; Eichenberger et al. 2015 ; Geurden et al. 2018).

5.2 Méthodes directes de lutte contre les piqûres de tiques

5.2.1 Utilisation d'acaricide dans l'environnement

L'une des difficultés pour contrôler les populations de tiques généralistes comme *I. ricinus* réside dans la diversité de leurs hôtes potentiels. Cependant, la phase de vie fixée sur l'hôte étant courte, il paraît avantageux pour atteindre un maximum de la population de tiques d'**utiliser des acaricides diffusés dans l'environnement**. L'utilisation d'acaricides dans l'environnement a été testée dans plusieurs pays, principalement aux États-Unis contre *I. scapularis* où elle est la principale méthode utilisée par les compagnies privées, mais aussi en Europe contre *I. ricinus* (Rupes, et al. 1977 ; Piesman 2006 ; Jordan & Schulze 2020). Un traitement à la période opportune, lorsque les tiques sont actives, est efficace dès le traitement, à un prix relativement abordable par rapport à d'autres méthodes, et leur efficacité peut persister jusque plusieurs mois selon les molécules utilisées (ex. Bloemer et al. 1990 ; Eisen & Dolan 2016 ; Schulze & Jordan 2020). Les molécules ayant montré leur efficacité sur le terrain sont, entre autres, la bifenthrine, la cyfluthrine, la deltaméthrine, le carbaryl, la deltaméthrine, la bifenthrine, la *lambda*-cyhalothrine, le fenitrothion, et la perméthrine (Rupes et al. 1977 ; Piesman 2006). L'efficacité de l'utilisation d'acaricides à l'échelle domestique (propriété privée, ex. jardin) semblerait toutefois limitée. En effet, une étude a montré que, bien qu'une réduction de 63 % des densités de tiques ait été observée entre le groupe traitement (bifenthrine) et le groupe témoins (eau), il n'y avait pas de différence significative entre les deux groupes concernant le taux de rencontre avec les tiques, les cas de maladie à tiques signalés, ni les cas de maladies à tiques confirmés médicalement (Hinckley et al. 2016).

5.2.2 Utilisation d'acaricide sur les animaux domestiques

Les acaricides sont aussi couramment utilisés pour **contrôler les infestations de tiques sur les animaux domestiques d'élevage et de compagnie** (George, Pound & Davey 2004 ; Berrada & Telford 2009). L'avantage d'un traitement par acaricide ciblé par rapport à un épandage dans l'environnement est une moindre diffusion dans l'environnement. Ils sont souvent assez efficaces et à large spectre (tiques, puces, punaises). Le traitement acaricide des animaux domestiques est réalisé pour un objectif de prévention de maladies liées aux tiques et de limitation de l'infestation individuelle des tiques, mais n'a généralement pas vocation de réduire les populations de tiques. Néanmoins, les animaux pourraient parfois nourrir une part significative des populations de tiques ou du moins jouer un rôle important dans la transmission de certains agents infectieux comme *A. phagocytophilum* (Randolph & Steele 1985 ; Ruiz-Fons et al. 2012 ; Chastagner et al. 2017). Les animaux d'élevage, plus facilement traitables avec des acaricides que des animaux sauvages, pourraient donc servir de « pièges » pour les tiques en les détournant des hôtes sauvages et ainsi réduire leur population.

5.2.3 Utilisation d'acaricide sur les hôtes sauvages

Bien que techniquement plus difficile à réaliser qu'une diffusion dans l'environnement, des dispositifs permettant de **traiter la faune sauvage avec des acaricides** ont été expérimentés aux États-Unis et dans une moindre mesure en Europe (Mejlon, Jaenson & Mather 1995 ; White & Gaff 2018). L'une de ces méthodes consiste à attirer les animaux avec de la nourriture vers un dispositif qui s'active lorsque ceux-ci se nourrissent, leur appliquant ainsi de l'acaricide sur le pelage. Une autre méthode consiste à nourrir les animaux avec des aliments traités par des acaricides. Les groupes d'hôtes concernés étaient les ongulés sauvages, considérés comme les hôtes principaux des femelles adultes, et les micromammifères, considérés comme les hôtes principaux des larves, mais aucune n'a été testée sur les oiseaux pour l'instant. Seules ces deux types de dispositifs sont présentés ici, bien que des adaptations pour traiter d'autres groupes d'hôtes soient sûrement possibles.

- Application ciblée mécanique sur les ongulés sauvages

Pour les tiques dont les cervidés sont les hôtes principaux des stases adultes, comme *I. ricinus*, il est possible en ciblant directement les tiques sur ces hôtes d'agir sur la dynamique de populations de ces tiques en limitant la reproduction. **Pour traiter les ongulés sauvages**, le dispositif se présente sous la forme de deux rouleaux imprégnés d'acaricides (amitraz) situés à côté d'une mangeoire et appliquant l'acaricide sur la tête et le cou de l'animal quand celui-ci se nourrit. Des expérimentations pour évaluer cette méthode sur des cervidés ont montré son efficacité aux États-Unis avec des effets visibles généralement à partir de un à trois ans de traitement (Stafford & Williams 2017). L'effet reste stable à partir de quatre à cinq ans avec une réduction de 70 % des populations de tiques, avec cependant des différences entre sites (Brei et al. 2009). Cependant l'effet s'atténue rapidement lorsque les traitements cessent, probablement du fait d'une recolonisation par des tiques apportées par d'autres animaux (Brei et al. 2009). L'échelle de traitement joue donc sûrement un rôle sur son efficacité. La réduction des densités de tiques n'affecte cependant pas la prévalence des agents infectieux n'ayant pas les cervidés comme réservoirs, (ex. *B. burgdorferi* s.l.) bien qu'une réduction des densités de nymphes porteuses de ces agents infectieux soit observée (Hoen et al. 2009).

Des travaux de modélisation suggèrent que le traitement par acaricide des ongulés pourrait être plus efficace que la chasse pour le contrôle des populations d'*I. ricinus* en Écosse (Porter, Norman & Gilbert 2013). Les coûts inhérents à cette méthode sont liés à son entretien, à la recharge en nourriture et en acaricide. La mise en place et les conséquences sur la faune ne diffèrent pas de celui de l'agrainage, c'est-à-dire une concentration d'animaux et une augmentation de la probabilité de transmission d'autres agents infectieux par la salive des animaux (ex. tuberculose bovine). Pour une revue sur cette méthode voir Stafford & Williams (2017).

- Application ciblée mécanique sur les micromammifères

Les micromammifères ont également été ciblés compte tenu de leur rôle de maintien du cycle pour les stases immatures et de principaux réservoirs de certains agents infectieux (ex. *B. burgdorferi* s.s. aux États-Unis). La même méthode peut en effet être utilisée **sur les micromammifères** avec un dispositif adapté. L'acaricide utilisé est souvent le fipronil (Dolan et al. 2004 ; Schulze et al. 2017 ;). Cette fois, l'application de l'acaricide sur l'animal se fait dans une boîte dans laquelle le micromammifère se trouve pris entre deux tampons imprégnés d'acaricide en allant se nourrir. Dans l'étude de Dolan et al. (2004), la réduction de la charge parasitaire des souris à pattes blanches, *Peromyscus leucopus*, était de 68 et 84 % pour les nymphes et les larves respectivement ; la densité de tiques en quête avait quant à elle diminué d'au moins 50 % après trois ans. La réduction de la prévalence de *B. burgdorferi* s.l. après trois ans était de 53 % chez les rongeurs et la prévalence était passée de 47 à 31 % par rapport aux sites témoins chez les tiques adultes et une réduction de 67 % a été observé chez les nymphes après deux

ans. Un test d'une version améliorée du dispositif a montré une réduction des densités de nymphes à l'affût de 87,9 % et 97,3 % après respectivement un et deux ans de traitement (Schulze et al. 2017).

- Utilisation ciblée d'acaricides par d'autres moyens

En Europe, une méthode testée était la **fourniture aux micromammifère de matériel pour la construction de nids traité avec un acaricide**, la perméthrine (papier et coton) (Mejlon, Jaenson & Mather 1995). Les résultats ont montré une réduction significative de la charge parasitaire en larves d'*I. ricinus* du campagnol roussâtre, mais pas du mulot à collier, et une augmentation significative l'année suivante de la densité de nymphes infectées par *B. burgdorferi* s.l. dans les sites témoins par rapport aux sites traités, mais pas de réduction drastique des densités de tiques porteuses de *B. burgdorferi* s.l.. Cela pourrait s'expliquer par la présence d'autres hôtes réservoirs n'utilisant pas le matériel traité dans la zone d'étude, comme des musaraignes et des lagomorphes, et peut-être les mulots à colliers dont la charge parasitaire ne différait pas significativement entre sites traité et témoins.

Une méthode alternative aux applicateurs et au matériel de construction de nid traité consiste à **dispenser aux hôtes de nourriture préalablement traitée par des acaricides**. Cette méthode, testée avec du maïs traité à l'ivermectine et distribué à des cervidés aux États-Unis, a permis de réduire de façon significative les densités de tiques *A. americanum* dès la première année après le traitement (-80 %, -90 % et -100 % pour les adultes, nymphes et larves par rapport au contrôle) (Pound et al. 1996). La méthode, testée en laboratoire sur des rongeurs *Peromyscus maniculatus* et *P. leucopus* avec respectivement du fluralaner mélangé dans du beurre de cacahuète et du fipronil imprégné dans des appâts, a permis une réduction significative du nombre de larves d'*I. scapularis* se nourrissant sur ceux-ci respectivement de 94-97 %, selon la concentration utilisée, et de 100 % (Pelletier et al. 2020 ; Poché et al. 2020). L'utilisation d'autres molécules validées en médecine vétérinaire est envisageable (ex. isoxazolines). Des évaluations sur le terrain sont cependant nécessaire pour valider la méthode.

- Utilisation ciblée d'acaricides en combinaison avec d'autres méthodes

Pour améliorer l'efficacité des acaricides contre les tiques, il est possible de **coupler leur utilisation avec celle de phéromones**. De nombreuses espèces de tiques s'arrêtent de bouger ou sont attirées par des phéromones émises par d'autres individus ou leurs excréments. Il s'agit soit de phéromones d'agrégation, soit de phéromones sexuelles (Sonenshine 2006). Il est donc envisageable d'utiliser ces phéromones pour attirer ou immobiliser (pour empêcher leur fuite) les tiques dans des pièges contenant des acaricides et d'optimiser ainsi leur efficacité. Ces pièges peuvent être :

- des leurres à base de polychlorure de vinyle (PVC) imprégné de phéromones et d'acaricides et attachés sur les hôtes (ex. sur *Amblyomma hebraeum*) (Norval et al. 1996) ;
- de fausses tiques femelles en résine imprégnées de phéromones et d'acaricide et collées sur les hôtes (ex. sur *D. andersoni*, *D. variabilis*) (Sonenshine & Hamilton 1987) ;
- une solution huileuse contenant des phéromones et de l'acaricide et répandue en gouttelettes a montré des résultats encourageant en laboratoire, mais cette méthode n'a pour l'instant semble-t-il pas été testée dans l'environnement (ex. sur *I. scapularis*) (Allan, Sonenshine & Burridge 2001 ; Sonenshine et al. 2003) ;
- des patches imprégnés de phéromones combinés avec des bandes collantes (ex. sur *Rhipicephalus sanguineus*) (Gowrishankar et al. 2019).

5.2.4 Limites de l'utilisation d'acaricides

L'utilisation d'acaricides pour lutter contre les tiques a ses limites. Outre le coût de fabrication du produit utilisé et celui de son application sur la surface à traiter, les autres inconvénients de cette méthode sont les risques d'effets collatéraux, à savoir :

- **Une exposition des personnes** les appliquant dans l'environnement ou sur les animaux, directement ou par la maintenance d'appareils d'application, et des personnes vivant à proximité des zones traitées (Kunz & Kemp 1994 ; De Meneghi, Stachurski & Adakal 2016 ; Kim, Kabir & Jahan 2017).
 - **Une exposition des animaux domestiques** et une contamination des produits issus de l'élevage (lait, viande) où on détecte des résidus d'acaricide (Kunz & Kemp 1994 ; Pardo et al. 2010 ; Fischer et al. 2015).
 - **Une exposition de la faune sauvage** soit avec un risque potentiel d'intoxication des espèces hôtes traitées par voie externe en cas de surexposition, soit par un risque de surconsommation par les espèces traitées ou d'autres espèces avec l'utilisation d'appâts s'ils ne sont pas consommés rapidement par les espèces hôtes à traiter.
 - **Une contamination environnementale**, car une utilisation à grande échelle implique la diffusion de grandes quantités d'acaricides dans l'environnement avec un risque non négligeable de pollution avec des conséquences négatives sur les écosystèmes. En effet, les acaricides ne ciblant pas uniquement et spécifiquement les tiques, sont souvent toxiques aussi pour des organismes non-cibles, qu'ils soient phylogénétiquement proches (autres arachnides, insectes et crustacés) ou plus éloignés (mollusques, vers, vertébrés), et peuvent toucher l'ensemble de l'écosystème environnant. Par exemple, la perméthrine est toxique pour de nombreux animaux aquatiques (Jolly et al. 1978) et le fipronil est très toxique pour les poissons, les lézards et de nombreux insectes (Peveling & Demba 2003 ; Arena & Sgolastra 2014 ; Gibbons, Morrissey & Moneau 2015 ; Mulé et al. 2017). Parmi les organismes potentiellement touchés se trouvent des prédateurs naturels de tiques (araignées, carabes, fourmis), des arthropodes, mollusques et vers assurant d'autres fonctions écosystémiques (ex. lombrics et acariens détritivores, insectes pollinisateurs), et par accumulation dans la chaîne trophique, d'autres de leurs prédateurs comme les oiseaux et mammifères insectivores peuvent aussi être impactés. Ces traitements peuvent donc avoir les effets inverse de ceux attendus en premier lieu à moyen et long termes (Gibbons, Morrissey & Mineau 2015 ; Burtis et al. 2019).
- Pour une évaluation des substances utilisables voir le rapport de l'EFSA de collecte de données sur l'évaluation du risque en santé animale (Doréa et al. 2017, p181-202).

Les molécules et les doses utilisées doivent être adaptées autant que possible à l'espèce cible. La connaissance du comportement et de la physiologie à la fois des espèces de tiques ciblées et des espèces hôtes traitées pourrait néanmoins permettre en optimisant l'efficacité des acaricides de réduire les quantités de produits utilisés (Jenkins 1964). Les méthodes ciblant les hôtes permettent elles aussi de réduire les quantités d'acaricides utilisées, Ces méthodes sont adaptées à une utilisation à petite échelle (jardins, vergers, parcs), mais de par leur coût, elles ne sont probablement pas applicables à de grande échelle. De plus, bien que maximisant l'effet des acaricides, et donc les quantités utilisées, ces méthodes restent polluantes, surtout si des matériaux non bio-dégradables sont utilisés en même temps (ex. PVC).

5.2.5 Résistance des tiques aux acaricides

Toutes ces méthodes de lutte reposent sur l'efficacité des acaricides contre les tiques. Bien que, en raison de temps générationnels plus long, l'**apparition de résistance contre les acarides chez les tiques** survienne plus tard que chez les insectes vis-à-vis des insecticides, le même phénomène existe sous une pression croissante. Ainsi, il est possible de voir émerger des populations de tiques résistantes aux acaricides comme c'est déjà le cas par exemple pour *Rhipicephalus (Boophilus) microplus* avec la perméthrine (Miller, Davey & George 2004) ou le fipronil (Castro Janer et al. 2015 ; Shakya et al. 2020). Or, le développement de résistances est un inconvénient rendant l'utilisation d'acaricides inefficace pour le contrôle d'espèces indésirables sur le long terme (Jenkins 1964 ; Regassa & de Castro 1993 ; Kunz & Kemp 1994 ; Mekonnen et al. 2006 ; Foil et al. 2004 ; George, Pound & Davey

2004 ; Dantas-Torres 2008 ; Guerrero, Lovis & Martins 2012 ; Abbas et al. 2014 ; Adehan et al. 2016 ; Petermann et al. 2016 ; Vudriko et al. 2016).

La lutte contre les tiques nécessite donc de prendre en compte l'évolution de leurs populations face aux pressions de sélection exercées par l'utilisation massive d'acaricides. Par exemple, l'utilisation alternée de plusieurs acaricides sur la base du temps de génération de l'espèce cible (ex. deux ans pour *I. ricinus*, un pour *H. marginatum*) permettrait peut-être d'éviter la sélection de lignées de tiques résistantes (Vudriko et al. 2018). L'utilisation par rotation des acaricides permettrait aussi de réduire les doses efficaces, et donc les dégâts collatéraux en termes d'atteinte des espèces non-cibles, de pollution et de coûts.

5.2.6 Alternatives aux acaricides de synthèse

Des acaricides dits « naturels » extraits de plantes peuvent être une alternative aux molécules de synthèse pour une utilisation dans l'environnement ou en protection individuelle comme acaricide ou comme répulsif (Elmhalli et al. 2009 ; Benelli et al. 2016 ; Elmhalli et al. 2018 ; Adenubi et al. 2018 ; Elmhalli et al. 2019 ; Queiroz et al. 2020). Toutefois, l'origine biologique d'une molécule ne garantit en aucun cas sa non-toxicité et ne prévient pas d'effets indésirables sur le reste des écosystèmes traités. Il convient donc d'évaluer les effets collatéraux éventuels de l'utilisation de toute substance, d'origine « naturelle » ou synthétique, utilisée dans la lutte contre les tiques.

L'utilisation d'antibiotiques contre les agents infectieux transmis par les tiques permet d'agir sur la prévalence des agents infectieux dans les tiques. Celle-ci peut être réduite par l'incorporation d'antibiotiques dans des appâts destinés aux hôtes, avec ou sans traitement antiparasitaire (Dolan et al. 2011 ; Dolan et al. 2017). Une réduction de la prévalence de *B. burgdorferi* s.l. et *A. phagocytophilum* dans les nymphes d'*I. scapularis* de respectivement 93 et 61 % a été observée par cette méthode avec de la doxycycline après deux ans de traitement (Dolan et al. 2011 ; Dolan et al. 2017). Cette méthode est assez coûteuse à mettre en place et donc difficilement déployable à grande échelle. Néanmoins, l'usage d'antibiotiques dans l'environnement risque d'entraîner une pression de sélection favorisant l'émergence d'agents infectieux résistants, compliquant ainsi le traitement en cas d'infection par ces souches résistantes (Martínez 2008). L'utilisation d'antibiotiques contre les agents infectieux transmis par les tiques dans l'environnement pose aussi de nombreux **problèmes de contamination environnementale et d'antibiorésistance**¹⁰.

L'utilisation de **nanoparticules** (ex. argent, or, oxyde de zinc, oxyde de sélénium) contre les tiques est aussi explorée (Banumathi et al. 2017 ; Benelli et al. 2017). Celle-ci permettrait de réduire les doses efficaces par une action ciblée, mais cela n'est pas non plus sans risque d'effets collatéraux (ex. organismes non-cibles, pollution aux métaux lourds) et l'apparition de résistances n'est pas à exclure.

L'utilisation d'**ARN interférents** a aussi été envisagée pour la lutte contre les tiques. Cette méthode, qui consiste à inhiber l'action d'un gène par un fragment d'ARN de petite taille, a l'avantage d'être spécifique, efficace à faible dose et de présenter un risque minime de contamination. Des résultats encourageants ont été obtenus en laboratoire (Narasimhan et al. 2004 ; de la Fuente et al. 2006 ; Galay et al. 2016 ; Zhang et al. 2018). Cette méthode pourrait être utilisée en relâchant de l'ARNi dans l'environnement qui, en bloquant l'expression d'un ou plusieurs gènes des tiques, agirait comme un acaricide spécifique. Avec des méthode d'ARNi, il serait aussi envisageable à terme de cibler directement les agents infectieux dans les tiques (Whitten 2019). Néanmoins, cette technique est aussi sujette à l'apparition de résistances (Khajuria et al. 2018 ; Christiaens, Niu & Taning 2020).

¹⁰ <https://www.who.int/fr/news-room/fact-sheets/detail/antibiotic-resistance>

5.2.7 Lutte biologique

- Nématodes

De nombreux **vers nématodes** sont des pathogènes naturels de tiques et donc susceptibles d'être utilisés en lutte biologique (Samish & Glazer 2001). Par exemple *Steinernema riobrave*, *S. carpocapsae*, *S. feltiae* et *Heterorhabditis bacteriophora* ont montré un effet pathogène sur les tiques (Samish & Glazer 2001). Hartelt et al. (2008) dans une étude comparative de trois espèces de nématodes, *S. carpocapsae*, *S. feltiae*, and *H. bacteriophora*, ont trouvé une plus grande efficacité de la première sur les femelles adultes d'*I. ricinus*. Le principal avantage de l'utilisation de nématodes est qu'ils sont capables de trouver leurs hôtes dans la litière du sol. Leur reproduction naturelle pourrait potentiellement permettre leur persistance dans le sol et donc la durée d'efficacité des traitements. Des nématodes sont déjà disponibles dans le commerce pour la lutte contre divers ravageurs en agriculture. Leurs effets sur les organismes non-cibles reste cependant à évaluer et seules des espèces/lignées les plus spécifiques devraient être utilisées.

- Champignons

Des espèces de **champignons entomopathogènes** appartenant à des taxa différents sont susceptibles de parasiter les tiques, par exemple : *Beauveria bassiana*, *Isaria farinosa*, *I. fumosorosea*, *Metarhizium anisopliae* var. *anisopliae* et *M. anisopliae* var. *acridum* et *Simplicillium lamellicola* (Hartelt et al. 2008 ; Alekseev 2011 ; Fernandes, Bittencourt & Roberts 2012). Parmi elles, *M. anisopliae* a montré des résultats supérieurs à *B. bassiana* et *Paecilomyces fumosoroseus* contre *I. ricinus* en laboratoire (Hartelt et al. 2008). Ce champignon a été utilisé avec un certain succès sur la réduction des densités de nymphes d'*I. scapularis* aux États-Unis lorsqu'il était appliqué au bon moment, c'est-à-dire au début de la période d'activité des tiques, avec une réduction pouvant atteindre 90 % après trois semaines, et 50 % après cinq semaines, seules les tiques actives au moment du traitement étant sembleraient-il atteintes par le champignon (Bharadwaj & Stafford 2010 ; Williams et al. 2018). Les tiques semblent plus sensibles lors de la copulation, laissant entrevoir un possible usage avec des phéromones sexuelles et/ou des applicateurs sur les hôtes (Alekseev 2011).

Les champignons *B. bassiana* et *M. anisopliae* sont naturellement présents dans le sol et ont une répartition mondiale. Les risques liés à leur utilisation sur de petites superficies sont faibles en prenant les précautions appropriées (Zimmerman et al. 2007). Ces champignons peuvent en effet être allergènes chez les humains. Il convient donc de se protéger la peau et les muqueuses lors de leur application et de mettre en place une distance de sécurité avec les personnes potentiellement exposées. et avoir des effets pathogènes pour certains organismes non-cibles du sol et aquatiques. Une application massive sur de larges surfaces de champignons entomopathogènes pourrait donc affecter négativement l'entomofaune du sol et aquatique. Une sélection de souches montrant une spécificité pour les tiques permettrait de réduire ces effets collatéraux. Des préparations de *M. anisopliae* et *B. bassiana* sont déjà disponibles dans le commerce pour la lutte contre d'autres arthropodes (Weeks et al. 2019). Il serait donc commercialement faisable de produire ces nouvelles souches de champignons spécifiques contre *I. ricinus*. Les coûts de cette méthode sont liés principalement à l'achat du produit et à son application. Les risques de pollution liés à l'utilisation d'adjuvants (produits facilitant l'application) d'origine minérale (produits dérivés du pétrole) peuvent être facilement évités par l'utilisation adjuvants d'origine organique avec une efficacité similaire (Marciano et al. 2020).

- Parasitoïdes

La **guêpe parasitoïde** *Ixodiphagus hookeri* est un parasite obligatoire de tiques. Son utilisation en tant qu'acaricide a déjà montré que son efficacité est fortement dépendante des souches utilisées, correspondant peut-être en réalité à l'utilisation d'espèces différentes. Il convient donc de sélectionner

des lignées de guêpes ayant le plus d'affinité pour la ou les populations de tiques cibles, c'est-à-dire des lignées issues de l'espèce de tique en question et si possible de la même région.

Les populations d'*I. hookeri* semblent ne se maintenir qu'à forte densité de tiques (Stafford, Denicola & Magnarelli 2003) et *a fortiori* de cervidés leur permettant de trouver leurs hôtes. Ainsi, cette guêpe a une influence limitée sur les populations de tiques. Cela peut néanmoins constituer une méthode efficace pour réduire les populations de tiques ponctuellement (Mwangi et al. 1997). Les résultats des tentatives de contrôle des populations de tiques par l'utilisation de ces guêpes qui ont eu lieu tout au long du 20^e siècle étaient peu encourageants (Hu, Hyland & Oliver 1998), avec cependant quelques succès (Mwangi et al. 1997). Ces résultats peuvent cependant s'expliquer par un nombre insuffisant de guêpes utilisées, une libération à une période inappropriée ou encore à la non-spécificité des souches libérées vis-à-vis des espèces de tiques cibles (Hu, Hyland & Oliver 1998).

Pour un contrôle permanent, des largages répétés seraient donc nécessaires. Pour produire suffisamment de guêpes, il faudrait donc mettre au point un élevage efficace et à grande échelle, ce qui paraît compliqué étant donné le cycle de vie complexe de cet insecte (approvisionnement en sang pour des élevages de tiques, stockage et conditionnement des guêpes, largage dans les conditions optimales dans les zones cibles). Une possibilité d'améliorer l'efficacité des guêpes parasitoïdes (et donc réduire le nombre nécessaire) serait de les libérer grâce à un dispositif ne s'activant que par l'action de cervidés attirés par de la nourriture, comme pour l'application ciblée d'acaricide sur les hôtes. Cette voie n'a semble-t-il pas encore fait l'objet de tests. Cette méthode ne permettrait cependant de n'atteindre que les nymphes d'*I. ricinus* se nourrissant sur ongulés, alors qu'une grande partie d'entre elles sont sur passereaux ou sur micromammifères (Hofmeester et al. 2016).

- Araignées et autres arthropodes prédateurs de tiques

Certaines **araignées** semblent être des prédateurs de tiques (Fischhoff et al. 2018). Leur cycle de vie plus simple que les guêpes parasitoïdes rendrait leur élevage et les modalités d'application plus simple. Leur utilisation comme agent de contrôle des tiques n'a pour l'instant pas été testée, ni les effets collatéraux sur les autres proies potentielles de ces araignées évalués. La possible utilisation d'autres espèces prédatrices de tiques pourrait aussi être évaluée (carabes, fourmis).

- Vertébrés

L'élevage de **gallinacés** (ex. des poules, *Gallus gallus*, ou des pintades, *Numida meleagris*) en plein air, dans les zones péri-domestiques (jardins, vergers, parcs) permettrait de réduire les populations de tiques dans ces espaces où une grande partie des infections ont lieu sans exposer le public à des acaricides (Hassan et al 1991 ; Duffy, Downer & Brinkley 1992). Cette méthode est cependant contraignante (entretien, alimentation, impact sur la végétation et les autres arthropodes). Les conditions d'application restent donc limitées.

- Pheromones sexuelles

Une utilisation des phéromones sexuelles comme moyen de lutte contre les tiques est envisageable. Cette méthode consiste à **perturber la recherche de partenaires des tiques** avec des phéromones sexuelles afin d'entraver la reproduction. Cette méthode dont les effets collatéraux sont limités (spécifique et pas ou peu polluante) a déjà fait ses preuves dans d'autres domaines, notamment contre des ravageurs de culture (Witzgall, Kirsch & Cork 2010). L'utilisation sur les tiques pourrait se faire par la dispersion d'une substance huileuse ou de leurres imprégnés de phéromones de femelles par des moyens aéroportés, comme pour le déploiement d'appâts dans le cadre de la vaccination des renards contre la rage (Aubert 1999). Des dispositifs permettant une application sur les ongulés du type de celle faite avec les acaricides pourraient être une bonne alternative, les cervidés étant des hôtes importants

des femelles d'*I. ricinus*. Néanmoins, cela ne peut être efficace que si une forte proportion de femelles s'accouplent sur l'hôte et non avant, mais cette proportion est encore inconnue. Cette méthode doit donc être testée sur le terrain avant toute application à grande échelle. La principale limitation de cette méthode pour sa mise en place sur de grandes surfaces résiderait probablement dans son coût.

- Technique du mâle stérile

Il est possible d'utiliser la technique des mâles stériles pour perturber la reproduction des tiques. La technique consiste à **relâcher une grande quantité de mâles stériles** qui monopolisent les femelles, les empêchant ainsi d'être fécondés par des mâles sauvages. Des tests expérimentaux ont été réalisés sur *O. tholozani* (Galun, Warburg & Avivi 1967) et *H. excavatum* (Bakirci et al. 2013). Malgré des résultats encourageants en laboratoire, des études de terrain restent attendues. La complexité de l'élevage de tiques constitue certainement un frein important à une utilisation à grande échelle.

5.3 Organismes génétiquement modifiés

Des approches visant à modifier génétiquement la faune sauvage, par exemple avec la méthode du forçage génétique CRISPR-Cas9 pourrait être envisageables. L'objectif serait de rendre les espèces hôtes résistantes aux tiques, les espèces vectrices non compétentes aux agents infectieux qu'elles transmettent, soit directement, soit en manipulant leur microbiote, voire d'éradiquer une espèce vectrice (Buchthal et al. 2018 ; de la Fuente 2018 ; Snow 2019). Du fait du caractère généraliste d'*I. ricinus*, modifier l'ensemble des espèces hôtes pour la rendre résistante à cette espèce de tique ou aux divers agents infectieux qu'elle transmet est irréaliste.

La suppression de l'espèce serait une solution extrême. Les conséquences de l'application de cette méthode sur les écosystèmes restent très peu connues. D'un point de vue écosystémique, l'éradication d'une espèce peut induire une perturbation profonde et inattendue de l'écosystème impliqué avec des conséquences insoupçonnées, irréversibles et négatives à moyen et long termes. La niche écologique laissée vacante pourrait être utilisée par d'autres espèces, indigènes ou exotiques, faisant donc émerger d'autres vecteurs et agents infectieux. Les tiques peuvent aussi exercer une forte pression de régulation sur certaines populations d'hôtes (Smith & Cheatum 1944 ; Bolte, Hair & Fletcher 1970 ; Hair et al. 1992 ; DeVore, Shine & Dugatez 2019). Par exemple, des tiques comme *Haemaphysalis leporispalustris* et *I. dentatus* semblent être à l'origine de l'effondrement d'une population de lapins à queue blanche, *Sylvilagus floridanus alacer*, sur une île de l'état de New-York. Le parasitisme par des tiques du genre *Amblyomma* semble être un facteur de régulation des populations du crapaud buffle, *Rhinella marina*, dans son aire de répartition native (DeVore, Shine & Dugatez 2019). Cette pression parasitaire des tiques comme régulateur des populations hôtes, bien qu'encore mal estimée, serait perdue en cas de suppression des tiques et pourrait conduire à la prolifération d'autres espèces indésirables. Enfin, l'éradication d'une espèce affecterait négativement les espèces qui en dépendent pour leur alimentation (parasites, prédateurs) favorisant également la prolifération d'autres espèces (compétition apparente). Enfin, de par leur coévolution avec leurs hôtes, les tiques ont acquis la capacité de produire une grande diversité de molécules anti-inflammatoires, anti-coagulante et immunosuppressives qui pourraient être utilisées directement ou inspirer des molécules de synthèse pour la médecine (Bonnet, George & Boulanger 2016).

La **modification du microbiote** des tiques pourrait être à la base de méthodes de lutte contre les tiques ou la transmission d'agents infectieux dans les années qui viennent, comme récemment développé pour d'autres vecteurs comme les moustiques (Saldaña et al. 2017). Pour cela il serait nécessaire d'augmenter nos connaissances sur le microbiome des tiques et ses variations pour avoir des cibles

efficaces (action sur la survie des tiques et/ou la transmission d'agents pathogènes). Par exemple, le microbiome favoriserait le développement de *B. burgdorferis* s.l. (Narashiman et al. 2017), mais limiterait celui d'*A. phagocytophilum* (Abraham et al. 2017), certaines bactéries endosymbiotes sont indispensables à la synthèse de certaines vitamines (Duron et al. 2017). De telles applications pour lutter contre les tiques n'est cependant pas possible pour l'instant.

Dans l'application de ces méthodes, l'élément génétique modifié pourrait atteindre des populations non-cibles, voire passer dans d'autres espèces par hybridation. Les effets du gène introduit pourraient donc s'étendre à des populations et des espèces non ciblées avec des effets imprédictibles et difficilement réversibles, comme l'extinction d'autres espèce, sauf par une autre modification génétique (aggravant l'érosion actuelle de la biodiversité).

Même en ayant des cibles efficaces, il faudrait encore surmonter les difficultés de la production en masse de tiques modifiées ou porteuses des microbiomes modifiés. Enfin, la dispersion des gènes dans les populations naturelles serait lente à cause d'une faible dispersion et d'un temps de génération long, estimé à 2 ans en moyenne pour *I. ricinus*.

Ces méthodes de transformation génétique ne sont pas ou difficilement réversible dans le cas où une meilleure solution serait mise au point. Dans l'état actuel des connaissances et étant donnée la nécessité d'un débat démocratique international sur les questions éthiques qu'elles posent, ces méthodes ne sont pas envisageables actuellement (Pugh 2016 ; Esvelt & Gemmell 2017 ; Thompson 2018).

5.4 Méthodes indirecte de lutte

5.4.1 Vaccination

Il est possible de concevoir des vaccins contre les agents infectieux transmissibles par les tiques. Des vaccins sont déjà disponibles contre le virus de l'encéphalite à tique (Amicizia et al. 2013), la babésiose bovine et canine (Schetters 2005 ; de la Fuente et al. 2007) et la borréliose canine (Vogt et al. 2018). Un vaccin contre la Borréliose de Lyme chez l'être humain aux États-Unis a dû être retiré du marché, mais des recherches sont encore en cours pour aboutir à un produit plus sûr et bien accepté auprès des populations potentiellement concernées (Kaaijk & Luytjes 2016 ; Badawi et al. 2017 ; Shaffer 2019). Un nouveau vaccin pour les êtres humains est actuellement en cours de développement¹¹.

Néanmoins, il est difficilement concevable de lutter contre tous les agents infectieux transmissibles par les tiques par un vaccin spécifique. D'abord, la mise au point d'un vaccin est longue et coûteuse. Ensuite, la production d'un grand nombre de vaccins différents est elle aussi coûteuse, à moins de les regrouper en un seul (comme pour celui contre la diphtérie, le tétanos et la poliomyélite par exemple). De plus un vaccin contre une seule maladie peut réduire la propension des personnes vaccinées à prendre des comportements de prévention, augmentant leur exposition à d'autres agents infectieux (Brewer et al. 2007).

Des recherches sont aussi en cours pour mettre au point des vaccins contre les tiques. La recherche de vaccins contre les piqûres de tiques est *a priori* une meilleure option que la recherche de vaccins contre chaque agent infectieux potentiellement transmis, car il peut protéger de plusieurs agents infectieux à la fois, voire plusieurs espèces de tiques (Strnad, Grubhoffer & Rego 2020). Cependant, un tel vaccin ne protégerait peut-être pas contre les virus transmis par les tiques dont la transmission rapide peut avoir lieu avant que le système immunitaire de l'hôte n'ait pu faire effet sur la tique (Alekseev et al. 1996 ;

¹¹ <https://valneva.com/research-development/lyme-disease/?lang=fr>

Ebel & Kramer 2004). La vaccination contre les tiques s'est avérée partiellement efficace dans le cadre de la lutte contre les tiques du bétail dans plusieurs pays (*Amblyomma cajennense*, *Boophilus* spp.), mais ce vaccin intervient sur la phase de gorgement des tiques et n'empêche donc pas le transfert d'agents infectieux (de la Fuente et al. 2007). La mise au point d'un vaccin efficace et sûr pour l'être humain se fait cependant attendre. Il serait aussi envisageable de vacciner la faune sauvage contre les tiques pour bloquer le cycle zoonotique des agents infectieux et réduire les populations de tiques (Gomes-Solecki et al. 2020). Là aussi, un déploiement à grande échelle d'appâts pourrait s'inspirer des distributeur-applicateurs d'acaricides ou de la campagne de vaccination des renards contre la rage (Aubert 1999). Pour en savoir plus sur les stratégies de vaccination, voir Bonnet & Richardson (2018).

5.4.2 Gestion paysagère

Solution radicale pour réduire les populations de tiques, brûler la végétation basse peut réduire la densité de tiques de 90 % suite au traitement par rapport aux zones adjacentes, mais elle est peu efficace à long-terme (Mather, Duffy & Campbell 1993 ; Stafford, Ward & Magnarelli 1998). De plus, cette méthode est non-sélective, dangereuse sans encadrement approprié, et applicable seulement loin des habitations humaines, et donc là où l'exposition humaine est généralement la plus faible.

Certaines méthodes simples peuvent être facilement mises en place ou recommandées :

- Enlever les feuilles mortes et réduire la végétation dans les zones à risque très fréquentées (parcs, aires de jeux, bords de chemins) (Hubálek et al. 2006 ; Medlock et al. 2012), mais augmenterait le risque aux abords des tas de feuille (Jordan & Schulze 2020).
- Tondre les pelouses accueillant du public dans les lieux de récréation comme les parcs et jardins publics et les aires de jeux (Del Fabbro 2015 ; Lerman & D'Amico 2019).
- Installer des tables de pique-nique pour permettre aux gens de manger en hauteur (ex. sur les tables) ou de s'isoler du sol (ex. couverture) plutôt que de s'asseoir directement dans l'herbe (dans les zones de récréation ou les aires de repos), les tiques pouvant se déplacer de quelques dizaines de centimètres pour atteindre un hôte immobile (Crooks & Randolph 2006 ; Curtis, Shi & Qiao 2020).
- Avoir un tas de bois ou un mur de pierre augmenterait le risque de contracter une maladie à tiques, car cela constituerait des abris pour les micromammifères (Fischhoff, Keesing & Ostfeld 2019), il est donc recommandé de faire ce type de structure à l'écart des zones les plus fréquentées.
- Créer des barrières sèches hostiles aux tiques (graviers, copeaux de bois) entre milieux naturalisés et milieux anthropisés (jardins, parcs) pour empêcher la migration des tiques (Fischhoff, Keesing & Ostfeld 2019).
- Gérer les habitats pour modifier le comportement des cervidés de façon à ce qu'ils fréquentent davantage des habitats défavorables aux tiques. Par exemple il serait envisageable de semer des prairies attrayantes pour les ongulés (ex. trèfle, ray-grass, fétuque) en lisière de boisement (Presley & Hair 1988) ou de planter des haies dans des zones prairiales pour favoriser la présence des ongulés dans ces habitats moins favorables aux tiques (Morellet et al. 2011).
- Éviter de nourrir la faune sauvage aux périodes de forte activité des tiques, c'est-à-dire d'avril à octobre afin d'éviter l'apport de tique par des hôtes (Fischhoff, Keesing & Ostfeld 2019).
- Débroussailler son jardin et couper les branches en lisière de bois semblerait être une mesure essentielle pour le rendre moins favorable aux tiques et réduire sa fréquentation par les hôtes de tiques. Néanmoins, une étude suggère que cela pourrait augmenter le risque de contracter une maladie à tique. Cela peut s'expliquer par une exposition accrue durant la réalisation des travaux qui compenserait la réduction du risque le reste du temps (Fischhoff, Keesing & Ostfeld 2019). Des mesures de prévention semblent donc indispensables durant la mise en place même de mesure de prévention. Cela souligne aussi l'importance de la prévention individuelle par rapport à d'autres méthodes.

5.4.3 Gestion de la faune sauvage

- Gérer les populations d'hôtes

Les hôtes vertébrés étant indispensables à la réalisation du cycle d'*I. ricinus*, il est donc possible d'intervenir sur les densités de ces hôtes pour perturber sa dynamique de population. Priver les femelles d'*I. ricinus* de leurs hôtes de prédilection que sont les ongulés sauvages (chevreuil, cerf, daim, chamois, isard) pourrait perturber le cycle de reproduction d'*I. ricinus*. Plusieurs approches sont possibles selon l'échelle d'intervention considérée.

A l'échelle locale, il est possible d'**exclure les ongulés sauvages** des parcs urbains et péri-urbains de surfaces supérieures à 2,5 ha avec une clôture si la zone à protéger est adjacente à un autre habitat pouvant héberger des cervidés, comme une forêt (Perkins et al. 2006 ; Del Fabbro 2015 ; Fischhoff, Keesing & Ostfeld 2019). Une application à des quartiers résidentiels serait éventuellement possible après concertation avec les résidents. Cette méthode a l'avantage d'avoir un faible coût et d'être efficace à long terme pour peu que la clôture soit entretenue (Bloemer et al. 1990). En revanche, sur des surfaces trop petites, un effet inverse peut être observé (Perkins et al. 2006 ; Pugliese & Rosà 2008).

Aux échelles supérieures, il serait nécessaire de **réduire les densités d'ongulés sauvages**. Cela réduirait sensiblement les populations de tiques après deux à trois ans. Une brève augmentation des densités d'adultes ne trouvant pas d'hôte est souvent observée l'année de la réduction des densités de cervidés ou les deux premières années après l'intervention (Rand et al. 2004). Si cette méthode semble efficace sur des zones limitées (îles), les résultats sur le continent sont plus mitigés. Suite à une réduction des populations d'ongulés, les tiques adultes peuvent s'agréger sur les cervidés restants ou trouver des hôtes alternatifs (Deblinger et al. 1993). Pour une revue, voir de Kugeler et al. (2016).

L'efficacité de cette méthode repose sur une réduction importante du nombre d'animaux. En forêt de Rambouillet, Pichon et al. (1999) ont trouvé des densités de tiques plus faibles dans des zones ayant des densités inférieures à 20 cervidés par km² en comparaison avec un parc animalier où les densités atteignaient au moins 100 individus par km². Cependant, les densités de cervidés sauvages en France sont rarement supérieures à 20 individus par km². Par exemple, Hewison et al. (2007) ont trouvé des densités de chevreuil entre quatre et huit individus par km² en paysage fragmenté et jusque 35 individus par km² en cœur de forêt dans le Sud de la France. Pour réduire efficacement les populations d'ongulés, il est nécessaire d'avoir une politique de gestion appropriée. La marge de réduction de densité d'hôtes en France et son effet potentiel sur les populations de tiques reste donc à être évalué.

De plus, la diminution du risque acarologique ne se résume pas seulement à une réduction des densités de tiques. Il est nécessaire de prendre en compte la prévalence des agents infectieux. La réduction des densités de cervidés peut diminuer l'effet de dilution qu'ils ont vis-à-vis de certains agents infectieux pour lesquels ils sont des hôtes réfractaires. Par exemple, ceux-ci étant réfractaires à *B. burgdorferi* s.l., la prévalence de ces agents infectieux est plus importante là où les densités d'ongulés sont les plus faibles, même si cette augmentation de la prévalence ne compense pas systématiquement l'augmentation des densités de tiques, et donc les densités de tiques infectées (Ginsberg & Zhioua 1999 ; Rosef, Paulauskas & Radzijejskaja 2009 ; Mysterud et al. 2013 ; Vourc'h et al. 2016 ; Huang et al. 2019). De même, une recrudescence des cas d'encéphalite à tiques a été enregistrée en même temps qu'une diminution de la densité de cervidés à partir des années 1990 en Suède (Jaenson et al. 2012b). De plus, une réduction des densités de cervidés plus brusque observée en 2009-2011 a été suivie d'une incidence record en 2011. Une réduction des densités de cervidés a certainement induit une augmentation du nombre de tiques se nourrissant sur d'autres hôtes depuis les années 1990, comme des rongeurs dont un pic de population a été observé en 2010. Les cervidés étant réfractaire au virus de l'encéphalite à tiques alors que les micromammifères sont réservoirs, cette diminution des densités de

cervidés pourrait donc être à l'origine de la recrudescence des cas d'encéphalite à tiques dans ce pays. D'autres études suggèrent aussi une réduction de la transmission du virus de l'encéphalite à tique par effet de dilution (Rosà et al. 2003 ; Pugliese & Rosà 2008 ; Bolzoni et al. 2012).

Vacciner les ongulés sauvages contre les tiques pourrait être plus efficace que de réduire les populations d'ongulés sauvages (Porter, Norman & Gilbert 2013). En effet, contrairement à la réduction des populations d'ongulés sauvages, la vaccination ou les traitements acaricides induisent une mortalité dans la population de tiques. Pour l'instant, cette méthode n'a pas été développée. Elle serait cependant certainement coûteuse, nécessiterait des traitements annuels et ne pourrait donc concerner qu'une petite surface (ex. zone accueillant du public).

- Agir sur les communautés d'hôtes

La structure des communautés d'hôtes est un élément important de la dynamique de transmission des agents infectieux. En effet, les hôtes réservoirs n'ont pas tous la même compétence pour les différents agents infectieux. Ainsi, la proportion relative de chaque espèce dans une communauté donnée va fortement conditionner le taux de transmission des agents infectieux. En général, les agents infectieux s'adaptent aux espèces généralistes, à savoir des espèces de petite taille, au régime alimentaire plastique, avec un temps de génération court (plusieurs portées par an) et ayant un grand nombre de jeunes par portée (Huang et al. 2013 ; Ostfeld et al. 2014). La présence d'espèces pas ou moins compétentes réduit donc le taux de transmission des agents infectieux et donc leur prévalence. On parle d'« effet de dilution » (Ostfeld & Keesing 2000). Or, dans des paysages dégradés, les espèces spécialistes sont généralement les premières à s'éteindre localement, alors que les espèces généralistes ont tendance à se maintenir, voire proliférer davantage (Nupp & Swihart 1998, 2000; Gehring & Swihart 2003 ; Ferrante et al. 2017).

Si la généralisation de l'effet de dilution a été sujet à débat, une synthèse s'est récemment dégagée sur la base de plusieurs méta-analyses (Civitello et al 2015 ; Halliday & Rohr 2019 ; Halliday, Rohr & Laine 2020 ; Magnusson et al 2020 ; Liu et al. 2020). Si l'effet de dilution est inexistant lorsque des gradients de diversité naturelle des espèces hôtes sont considérés, celui-ci a bien lieu lorsque le gradient de diversité des hôtes est lié à une perte de diversité par rapport à un état initial, du fait de perturbations anthropiques (Halliday, Rohr & Laine 2020). Maintenir des communautés d'hôtes diversifiées permettrait donc de réduire la transmission d'agents infectieux dont ceux vectorisés par les tiques, et donc le risque d'exposition à un agent infectieux transmis par les tiques. Ce maintien passe aussi par le maintien d'habitats variés et de leur connectivité à l'échelle du paysage, ainsi que par le maintien de prédateurs ayant un rôle structurant sur les communautés de proies. Des mesures favorisant la diversité spécifique favorisent aussi la diversité génétique au sein des populations, augmentant leur adaptabilité face aux agents infectieux.

- Agir sur le réseau trophique

Une régulation par les grands prédateurs (loup, lynx, aigle royal) permettrait à la fois de réduire les densités d'hôtes et de restaurer des « paysages de peur » chez les hôtes, c'est-à-dire des comportements d'évitement des zones à risque et une modification des périodes d'activité (Bonnot et al. 2016). Une prédation différentielle des individus les plus faibles et les plus parasités pourrait augmenter l'effet de la prédation pour réduire la prolifération des parasites (Duffy et al. 2005 ; Joly & Messier 2004). Néanmoins, cela n'a pas été démontré pour les tiques. Il est donc envisageable de laisser revenir les grands prédateurs en prenant les mesures adéquates pour réduire au minimum les effets négatifs (déprédations) pour une acceptabilité sociale. Il serait alors nécessaire de conduire un protocole de suivi afin d'évaluer l'efficacité de la méthode sur le long terme. Cette approche peut être efficace à

large échelle et à long terme, mais ne constitue pas une solution à l'échelle locale et dans les zones urbaines et périurbaines.

Il est aussi possible de jouer sur le « paysage de la peur » des hôtes. En effet, les ongulés sauvages ajustent leur comportement à la présence de prédateurs, comme par exemple pour le chevreuil en fonction de la saison de chasse (Benhaiem et al. 2008 ; Bonnot et al. 2012). Cela pourrait se faire en organisant des effarouchements des grands ongulés, ou par une réorganisation de la chasse, de façon à créer des « paysages de peur » permettant de réduire la fréquentation par les hôtes des zones à risque de piqûres de tiques.

Il est aussi possible d'intervenir en amont dans le cycle de développement des tiques. Il semblerait que les prédateurs aient un effet négatif sur les densités de tiques et la charge parasitaire de leur proies, et donc la transmission d'agents infectieux (Levi et al. 2012 ; Hofmeester et al. 2017a ; Takumi et al. 2019). Une possibilité de contrôle serait donc de réduire la pression de chasse sur les méso-prédateurs (ex. renard roux, mustélidés) pour réduire la transmission des agents infectieux par un effet sur les populations de micromammifères et leurs comportements (Hofmeester et al. 2017a ; Moll et al. 2020). Cette approche serait applicable à grande échelle et peu coûteuse. Néanmoins, il n'y a pas à l'heure actuelle d'étude expérimentale démontrant un lien de causalité entre densité de prédateur et densité de tiques et/ou prévalence d'agents infectieux transmis par *I. ricinus*. Une telle étude est néanmoins faisable. Elle nécessiterait des suivis expérimentaux sur le terrain à grande échelle, dans l'espace et le temps (au moins cinq ans à une échelle d'au moins plusieurs communes tests et témoins). De telles approches ont déjà été réalisées pour évaluer le rôle de la chasse du renard roux sur l'incidence de l'échinococcose alvéolaire en Meurthe-et-Moselle autour de Nancy (Comte et al. 2017). La réalisation de ce type d'étude et la validation scientifique de cette méthode de lutte contre *I. ricinus* est un prérequis nécessaire à l'acceptabilité sociale de sa mise en œuvre à grande échelle.

5.5 Protection personnelle, prévention et sensibilisation du public

5.5.1 Éviter les comportements à risque

Une façon simple de se prémunir des piqûres de tiques est d'éviter les contacts avec elles. Il faut donc éviter les zones infestées (ex. broussailles, sous-bois, sentiers forestiers) en restant sur les chemins, pique-niquer autant que possible en s'éloignant du sol (ex. sur des tables prévues à cette effet, sur une couverture à bien secouée et isoler après).

5.5.2 Protection vestimentaire

La couleur des tissus utilisés pour l'échantillonnage de tiques ne semble pas modifier significativement l'attractivité pour des tiques (Szczepańska, Kiewra & Lonc 2017). **Porter des vêtements clairs** ne réduit donc probablement pas la probabilité d'être attaqué par les tiques, mais permet certainement une meilleure détection de celles-ci sur le tissu (des tissus blancs sont utilisés pour les collectes de tiques en quête d'un hôte pour cette raison). Selon une méta-analyse, le port de vêtements couvrants est significativement associé à une réduction du risque de piqûre de tiques en Amérique du Nord (Fischhoff, Keesing & Ostfeld 2019). **Porter des vêtements longs, mettre ses chaussettes dans le pantalon ou encore porter des bottes ou des guêtres pourrait retarder l'attachement des tiques** car elles doivent alors trouver un passage pour atteindre la peau, facilitant ainsi leur détection avant qu'elles ne piquent. De plus, le port de vêtements longs protège aussi des moustiques, vecteurs eux aussi de nombreux agents infectieux pathogènes. Changer de vêtements après une exposition permet d'éliminer les tiques qui pourraient être présentes sur le tissus, mais pas encore fixées.

Aucune étude sur le port d'un couvre-chef (casquette, chapeau) n'a été trouvée. Cependant, le port d'un couvre-chef ne paraît pas pertinent pour les adultes pour se protéger contre les tiques, puisqu'elles sont en quête sur la végétation généralement à moins d'un mètre de hauteur, se laissent glisser sur leur hôte à son passage et se déplacent ensuite sur l'hôte pour trouver un site d'attachement (Mejlon & Jaensen 1997). Cela pourrait avoir un effet protecteur pour les enfants, même si rien n'indique que cela puisse réellement empêcher les tiques une fois sur le couvre-chef, ou sur une autre partie du corps, de se déplacer et de passer en dessous du tissu.

5.5.3 Répulsifs

Il existe des répulsifs contre les tiques dont l'efficacité est démontrée, mais qui varie en fonction des espèces ciblées. Leur efficacité est limitée dans le temps et peut nécessiter de renouveler l'application régulièrement. Certains produits peuvent avoir des effets secondaires notables, comme des démangeaisons. Des études ont montré l'efficacité de l'application de répulsifs de synthèse, comme le DEET (N,N-diéthyl-3-méthylbenzamide) ou d'extraits de plantes, comme le para-menthane diol, extrait de l'eucalyptus citronné, *Corymbia citriodora* (Richardson, Khouja & Sutcliffe 2019). La courte durée des études ne permet pas d'évaluer les effets possibles d'une exposition prolongée. Pour plus de détail sur leur efficacité et les effets secondaires, voir Doréa et al. (2016).

Les vêtements peuvent aussi être imprégnés de répulsifs. Aux États-Unis, une étude menée en double aveugle a montré que le port de vêtements imprégnés de perméthrine permet de réduire le risque de piqûre de tiques de plus de 50 % sans effet secondaire constaté par les forestiers volontaires (Mitchell et al. 2020). Cependant, cette étude n'a duré que deux ans et les effets de l'exposition à plus long-terme doivent être évalués. Pour plus d'information sur l'usage de répulsifs, consulter la note d'appui scientifique et technique de l'ANSES de 2018 relative à l'efficacité des biocides répulsifs contre les tiques et aux modalités de leur utilisation¹².

5.5.4 Éliminer les tiques présentes sur soi

Après une exposition, il est indispensable d'éliminer non seulement les tiques éventuellement fixées, mais aussi celles pouvant être présentes sur la peau ou les vêtements. Prendre une douche après une exposition permettrait de réduire le risque de piqûre de tique et de contracter une maladie transmise par les tiques (Connally et al. 2009 ; Fischhoff, Keesing et Ostfeld 2019). Le lavage, même s'il n'élimine pas les tiques déjà fixées, permettrait de mieux les repérer, soit visuellement, soit au toucher en se savonnant. Des études basées sur des réponses à des questionnaires suggèrent que l'inspection du corps montre des résultats mitigés, mais ces études sont basées sur des déclarations et la qualité de l'inspection peut varier d'une personne à une autre (Vázquez et al. 2008 ; Connally et al. 2009). Une inspection exhaustive est donc recommandée (aisselle, aines, arrière des genoux, dos, parties externes des organes génitaux : vulve, verge et scrotum, seins, sillon inter-fessier, derrière les oreilles et dans le cuir chevelu). Il peut être nécessaire de s'aider d'un miroir et porter assistance aux enfants parfois moins méticuleux.

5.5.5 Retirer les tiques

D'autres gestes simples à mettre en place individuellement permettent de réduire le risque de contracter une maladie transmissible par les tiques ou de faciliter leur diagnostic. En cas de piqûre, il faut **retirer la tique le plus tôt possible** avec un tire-tique ou une pince fine, sans appliquer un quelconque produit dessus ni brûler la tique. En effet, manipuler la tique ou la soumettre à un traitement chimique peut favoriser la sécrétion de salive et faciliter la transmission d'agents infectieux. Il est conseillé de bien

12 <https://www.anses.fr/fr/content/note-ast-de-lanses-relative-%C3%A0-l%E2%80%99efficacit%C3%A9-des-biocides-r-%C3%A9pulsifs-contre-les-tiques-et-aux>

noter le lieu de piqûre (le marquer sur la peau ou prendre une photo si nécessaire) pour détecter d'éventuels signes d'infection, notamment un érythème migrant, signe d'une infection par *B. burgdorferi*, ou une escarre, signe d'une infection par une *Rickettsia*. En cas de symptômes dans les semaines suivant une piqûre de tique il est conseillé de consulter un médecin.

Le temps nécessaire pour passer de la tique à l'hôte lors de la piqûre varie d'un agent infectieux à l'autre. Voici ici quelques données sur les principaux agents infectieux transmis par les tiques :

- Pour les virus, la transmission peut se faire dès 15-60 minutes après la piqûre (Alekseev et al. 1996 ; Ebel & Kramer 2004).

- La transmission de *B. burgdorferi* s.l. de la tique *I. ricinus* à l'hôte peut avoir lieu dès 16 heures après la piqûre, probablement avec une certaine variation selon les géno-espèces (Crippa, Rais & Gern 2002 ; Eisen 2018).

- De l'ADN d'*A. phagocytophilum* peut être détecté dès 6 heures dans le sang après une piqûre de tiques *I. scapularis* porteuses sur membrane, mais à des doses infectieuses *in vivo* qu'après 24 h sur des chiens (pas d'anticorps ni d'ADN de la bactérie détectés dans le sang des chiens avant 48h) (Katavalos et al. 1998 ; Eisen 2018 ; Fourie et al. 2019)

- Pour les genres *Babesia* et *Theileria* avec *I. ricinus*, aucune donnée sur hôte n'a été trouvée. Cependant, de l'ADN de *B. venatorum* a été détecté dans du sang après piqûre sur membrane de femelles adultes *I. ricinus* porteuses du parasite à partir de 96 heures (Bonnet et al. 2009). La transmission peut cependant se faire dès 8 heures pour certains couples d'espèces tique-*Babesia/Theileria* (Konnai et al. 2007 ; Varloud, Liebenberg & Fourie 2018 ; Eisen 2018).

- De l'ADN de *B. henseale* et *B. birtlesii* a été détecté à partir de 72h dans du sang après piqûre de nymphes et femelles adultes *I. ricinus* porteuses de la bactérie sur membrane (Cotté et al. 2008 ; Reis et al. 2011a).

Pour avoir une idée de l'ordre de grandeur des temps de transmission d'autres agents infectieux transmis par les tiques, voir Richards et al. (2017), bien que ne concernant que l'Amérique du Nord. Pour les virus, la transmission peut se produire en moins d'une heure, pour les bactéries plusieurs heures sont généralement nécessaires (quelques minutes chez les tiques molles), et pour les parasite eucaryotes unicellulaires plus d'un jour.

Retirer une tique le plus tôt possible permet donc de réduire le risque de transmission d'agents infectieux. Si la durée entre la piqûre et le retrait de la tique est connu, cela peut servir, en cas de symptômes d'indice pour faire un diagnostic. En cas de symptômes après une piqûre de tique ou une exposition (fréquentation d'un lieu à risque), il est conseillé de consulter un médecin et de suivre les recommandations officielles formulées par des professionnelles de santé selon l'état actuel des connaissances¹³.

5.5.6 Prévention et sensibilisation du public

La sensibilisation du public a un effet positif sur sa connaissance des tiques et des maladies à tiques, mais ces connaissances ne se traduisent pas nécessairement par des changements significatifs dans les comportements de protection dans les semaines qui suivent (Richardson, Khouja & Sutcliffe 2019). La communication en face-à-face semble plus efficace que par voie indirecte (postale, vidéos) (Richardson, Khouja & Sutcliffe 2019). Ces résultats suggèrent que les campagnes de prévention doivent être au plus proche des populations exposées dans le temps (du printemps à l'automne) et dans l'espace (aires de récréation, chemins forestiers, sentiers de randonnées). Cela peut passer par des panneaux de prévention dans les zones à risque et des alertes aux périodes d'activité des tiques (spots

13 https://www.has-sante.fr/jcms/c_2857558/fr/borreliose-de-lyme-et-autres-maladies-vectorielles-a-tiques

télévisés et radiophoniques, par exemple des messages d'alerte lors des émissions météo, de la sensibilisation dans les écoles). Des campagnes ciblées pour des personnes exposées fréquemment sont peut-être plus efficaces sur le long-terme (agriculteurs, chasseurs, forestiers, naturalistes). Cette sensibilisation devrait passer de préférence par des voies directes, telles que des conférences, des journées de sensibilisation ou par la médecine du travail par exemple, selon la population ciblée.

La sensibilisation et l'information du grand public aux risques et aux gestes simples de protection reste indispensables. En 2010, un groupe de travail de plusieurs sociétés savantes a élaboré un ouvrage de synthèse bibliographique sur la protection personnelle anti-vectorielle¹⁴. Boulanger & Stachurski (2016) ont aussi fait une synthèse sur les aspects vétérinaires et humains du contrôle des populations de tiques et la prévention des maladies à tiques. Sont présentée ici les mesures de prévention et de protection spécifiques aux tiques.

5.6 Dimensions sociales de la lutte et la prévention contre les piqûres de tiques

Une vaste gamme d'options de lutte et de prévention contre les piqûres de tiques existent (**Tableau 14**). Le choix de la mise en œuvre d'un moyen de lutte contre les tiques doit prendre en compte son coût, son efficacité attendue (ses objectifs) et son acceptabilité sociale (Portier et al. 2019 ; Aenishaenslin et al. 2016). Certaines mesures peuvent être rejetées car présentant un risque environnemental trop important (acaricides, suppression de la végétation à large échelle), étant trop coûteuses (déparasitage des micromammifères), non réalisables (exclusion des cervidés sur de grande surfaces), disproportionnées par rapport au risque de contracter une maladie à tiques (vaccination des micromammifères). Certaines personnes peuvent rejeter toutes les mesures proposées prétextant que de telles mesures peuvent pousser les gens à ne pas adopter de mesures de protections individuelles (Aenishaenslin et al. 2016). En effet, une baisse des comportements préventifs a déjà été observée avec le vaccin contre la borréliose de Lyme aux États-Unis (Brewer et al. 2007). Ne pas intervenir et apprendre à vivre avec la nature plutôt que de vouloir la maîtriser en privilégiant la prévention doit aussi être une option à considérer si cela est justifié auprès de la population, même si cela peut néanmoins être considéré comme une solution de facilité, voire de la négligence (Aenishaenslin et al. 2016). Pour cela des programmes de communication et d'éducation dans les zones à risque peuvent être des outils importants. Par exemple, en Slovénie et dans les pays baltes la baisse du nombre de cas d'encéphalite à tiques était plus importante que ce qui était attendu par les campagnes de vaccination seules, et en Lituanie et Lettonie cette baisse était corrélée à l'incidence les années précédentes et donc au risque perçu (Sumilo et al. 2008b). Ainsi, la perception du risque semblerait être elle-même un facteur explicatif de l'incidence, suggérant que quand le risque est perçu la population peut prendre des mesures de prévention adaptées.

L'acceptabilité peut aussi varier d'une population à une autre (Aenishaenslin et al. 2016). Pour être acceptée et ainsi maximiser son efficacité, toute intervention doit donc être prise en concertation avec la population concernée et en toute transparence sur la méthode employée et son efficacité attendue (niveau et durée de réduction du risque, délai avant constatation des résultats), son coût (matériel, entretien, personnel), ses effets collatéraux (mesure d'impact) et l'échelle d'intervention. Le caractère réversible d'une intervention doit être un critère de choix dans le cas de son inefficacité, de dégâts collatéraux avérés remettant en cause son acceptabilité, où de la mise au point d'une méthode alternative préférable.

14 https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/divers14-01/010057694.pdf

Tableau 14 : Récapitulatif des différentes méthodes de lutte contre les tiques et de prévention des piqûres de tique, de leurs principaux avantages et inconvénients, et de l'échelle à laquelle elles s'appliquent.

Méthode de lutte	Avantages	Inconvénients	Échelle	Références
Utilisation d'acaricides				
Application d'acaricide dans l'environnement	<ul style="list-style-type: none"> - Efficace dès l'application - Facile à mettre en place 	<ul style="list-style-type: none"> - Risque de contamination environnementale - Nécessité d'applications régulières - Apparition de résistances fréquentes - Acceptation sociale 	Propriétés privées (jardins, vergers), parcs et jardins publics, boisements	Dorée et al. 2016 Eisen & Dolan 2018 Richardson, Khouja & Sutcliffe 2019
Application d'acaricide ciblée sur les hôtes	<ul style="list-style-type: none"> - Efficace avec un délai d'au moins un an (perturbation du cycle de vie des tiques) - Réduction des quantités d'acaricides utilisés 	<ul style="list-style-type: none"> - Risque de contamination environnementale - Nécessité d'un investissement dans du matériel et son entretien - Exposition des utilisateurs - Acceptation sociale 	Propriétés privés (jardins, vergers), parcs et jardins publics, boisements, animaux domestiques ou sauvages	George, Pound & Davey 2004 Berrada & Telford 2009
Lutte biologique				
Gallinacés	<ul style="list-style-type: none"> - Non polluante - Source complémentaire de protéine 	<ul style="list-style-type: none"> - Applicable que sur de petites surfaces sous certaines conditions - Nécessité d'avoir des infrastructures et un entretien (poulailler, nourriture) 	Propriétés privées (jardins, vergers), parcs et jardins publics	Hassan et al. 1991 Duffy, Downer & Brinkley 1992
Champignons, nématodes, ou parasitoïdes	<ul style="list-style-type: none"> - Non polluant - Possibilité de sélectionner des souches spécifiques 	<ul style="list-style-type: none"> - Nécessité d'applications régulières - Apparition de résistances possible 	Propriétés privées (jardins, vergers), parcs et jardins publics, boisements, animaux d'élevage	Hu et al. 1998
Phéromones	<ul style="list-style-type: none"> - Pas ou peu polluante - Assez spécifique en principe 	<ul style="list-style-type: none"> - Efficacité non encore démontrée - Méthode pas encore développée 	Propriétés privées (jardins, vergers), parcs et jardins publics, boisements	Witzgall, Kirsch & Cork 2010
Méthodes technologiques				
Modification génétiques	<ul style="list-style-type: none"> - Non polluant - Assez spécifique en principe 	<ul style="list-style-type: none"> - Méthode pas encore développée - Effets écosystémiques inconnus et irréversibles - Non ou difficilement réversible 	Sans limitation spatiale (incontrôlable une fois appliquée)	Buchthal et al. 2018 de la Fuente 2018 Snow 2019

Vaccination contre les tiques	- Non polluant - Protège contre plusieurs agents infectieux à la fois	- Acceptation sociale - Méthode pas encore développée - Protège peu des infections virales à transmission rapide - Acceptation sociale	Personnes, animaux domestiques ou faune sauvage	Strnad, Grubhoffer & Rego 2020
Gestion du paysagère				
Exclusion de la faune sauvage, tonte des pelouses, enlever les feuilles mortes, installer des tables, etc.	- Non ou peu polluant	- Nécessite de mettre en œuvre des moyens matériels et humains importants	Propriétés privées (jardins, vergers), parcs et jardin publics, chemins, sentiers	Del Fabbro 2015 Fischhoff et al. 2019
Gestion de la faune sauvage				
Régulation des populations d'ongulés sauvage	- Non ou peu polluant	- Nécessite de mettre en œuvre des moyens humains - Acceptation sociale	Boisements, zones rurales	Perkins et al. 2006
Renaturation (favoriser les grands et moyens prédateurs)	- Non polluant	- Effets visibles sur le long-terme (5 ans ou plus) - Nécessite des mesures de protection des animaux d'élevage - Acceptation sociale	Boisements, zones rurales	Levi et al. 2012 Hofmeester et al. 2017a Ostfeld et al. 2018
Protections personnelles et sensibilisation				
Répulsifs synthétiques ou à base d'huiles essentielles	- Facilement utilisable	- Effets secondaires (ex. irritations) - Protection jamais complète, ne dispense donc pas d'une inspection corporelle après exposition	Individuelle, animaux de compagnies	Eisen & Dolan 2016 Richardson, Khouja & Sutcliffe 2019
Comportements prophylactiques : prendre une douche, changer de vêtements et s'inspecter le corps après une exposition aux tiques	- Très facilement mise en place - Permet de réduire considérablement la transmission de la plupart des agents infectieux (sauf les virus) si la tique est enlevée le jour même	- Les larves peuvent malgré tout passer inaperçues - Nécessite une bonne information de la population - Peut être assimilé à une solution de facilité par une partie de la population (« ne rien faire »)	Individuelle, animaux de compagnies	Vázquez et al. 2008 ; Connally et al. 2009
Sensibilisation	- Large panel d'actions possibles, des plus générales (spot télévisés,	- Une amélioration des connaissances ne se traduit pas	Individuelle, animaux de compagnies	Richardson, Khouja & Sutcliffe 2019

radio, affiches dans les offices de tourisme, panneaux d'information en forêt), aux plus ciblées (courriers aux personnes à risque, séminaires professionnels, médecine de prévention).	nécessairement par un changement des comportements - Nécessite un investissement régulier - Résultats difficilement mesurables sans suivi socio-épidémiologique
---	---

Voir le texte pour plus de détails sur chaque méthode. Acceptation sociale : Toutes les méthodes présentées ici sont susceptibles de faire l'objet d'une plus ou moins forte opposition de la part d'une partie de la population. Lorsque celle-ci peut entraver la mise en place de la méthode, cela est mentionné sans *a priori* sur la raison de cette opposition. Dans tous les cas, une concertation avec les populations concernées avant la mise en application de quelque méthode que ce soit et une implication des acteurs locaux (ex. société de protection de la nature, fédération de chasse, associations de riverains), souvent garante de leur bon déroulement et de leur efficacité, est vivement recommandée.

6 Bibliographie

A

- Abbas, R.Z., Arfan, M., Colwell, D.D., Gilleard, J., Iqbal, Z., 2014. Acaricide resistance in cattle ticks and approaches to its management: the state of play. *Vet. Parasitol.* 203, 6–20.
- Abbassian-Lintzen, R., 1960. A preliminary list of ticks (Acarina : Ixodoidea) occurring in Iran and their distributional data. *Acarologia* 2, 43–61.
- Abdad, M.Y., Abdallah, R.A., Fournier, P-E., Stenos, J., Vasoo, S., 2018. A concise review of the epidemiology and diagnostics of rickettsioses: *Rickettsia* and *Orientia* spp. *J. Clin. Microbiol.* 56, e01728-17 (10 p).
- Abdullah, S., Davies, S., Wall, R., 2018. Spectrophotometric analysis of lipid used to examine the phenology of the tick *Ixodes ricinus*. *Parasites and Vectors* 11, 523 (8 p.).
- Abraham, N.M., Liu, L., Jutras, B.L., Yadav, A.K., Narasimhan, S., Gopalakrishnan, V., Ansari, J.M., Jefferson, K.K., Cava, F., Jacobs-Wagner, C., Fikrig, E., 2017. Pathogen-mediated manipulation of arthropod microbiota to promote infection. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 114, E781–E790.
- Achazi, K., Schlegel, M., Donoso-mantke, O., Ali, H.S., Wenk, M., Schmidt-ghanasit, J., Ohlmeyer, L., Ru, F., Vor, T., Kiffner, C., Ulrich, R.G., Niedrig, M., 2011. Rodents as sentinels for the prevalence of tick-borne encephalitis virus. *Vector-borne Zoonotic Dis.* 11, 641–647.
- Adehan, S.B., Biguezoton, A., Adakal, H., Assogba, M.N., Gbaguidi, A.M., Tonouhewa, A., Kandé, S., Achi, L., Kagone, H., Adehan, R., Mensah, G.A., Deken, R. De, Madder, M., 2016. Acaricide resistance of *Rhipicephalus microplus* ticks in Benin. *African J. Agric. Res.* 11, 1199–1208.
- Adenubi, O.T., Ahmed, A.S., Fasina, F.O., McGaw, L.J., Eloff, J.N., Naidoo, V., 2018. Pesticidal plants as a possible alternative to synthetic acaricides in tick control: a systematic review and meta-analysis. *Ind. Crop. Prod.* 123, 779–806.
- Aenishaenslin, C., Michel, P., Ravel, A., Gern, L., Waaub, J., Milord, F., Bélanger, D., 2016. Acceptability of tick control interventions to prevent Lyme disease in Switzerland and Canada: a mixed-method study. *BMC Public Health* 16, 12 (10 p).
- Afzelius, A., 1910. *Verhandlungen der dermatologischen Gesellschaft zu Stockholm.* Arch Dermatol Syph 101, 404.
- Agan, B.K., Dolan, M.J., 2002. Laboratory diagnosis of *Bartonella* infections. *Clin. Lab. Med.* 22, 937–962.
- Agerholm, J.S., 2013. *Coxiella burnetii* associated reproductive disorders in domestic animals-a critical review. *Acta Vet. Scand.* 55, 13 (11 p).
- Agina, O.A., Shaari, M.R., Isa, N.M., Ajat, M., Zamri-saad, M., Hamzah, H., 2020. Clinical pathology, immunopathology and advanced vaccine technology in bovine theileriosis: a review. *Pathogens* 9, 697 (22 p).
- Agoulon, A., Malandrin, L., Lepigeon, F., Vénisse, M., Bonnet, S., Becker, C.A.M.M., Hoch, T., Bastian, S., Plantard, O., Beaudeau, F., 2012. A vegetation index qualifying pasture edges is related to *Ixodes ricinus* density and to *Babesia divergens* seroprevalence in dairy cattle herds. *Vet. Parasitol.* 185, 101–109.
- Aitchison, C.W., 1987. Review of winter trophic relations of soricine shrews. *Mamm. Rev.* 17, 1–24.
- Akl, T., Bourgoïn, G., Souq, M.-L., Appolinaire, J., Poirel, M.-T., Gibert, P., Abi Rizk, G., Garel, M., Zenner, L., 2019. Detection of tick-borne pathogens in questing *Ixodes ricinus* in the French Pyrenees and first identification of *Rickettsia monacensis* in France. *Parasite* 26, (9 p).
- Alekseev, A.N., Burenkova, L.A., Vasilieva, I.S., Dubinina, H. V., Chunikhin, S.P., 1996. Preliminary studies on virus and spirochete accumulation in the cement plug of ixodid ticks. *Exp. Appl. Acarol.* 20, 713–723.

- Alekseev, A.N., 2011. Environmentally safe control of ticks: use of *Ixodes* (Acarina, Ixodidae) tick sexual behavior peculiarities for pathogenic fungal effect reinforcement. *Int. J. Acarol.* 37, 156–165.
- Allan, S.A., Sonenshine, D.E., Burridge, J.M., 2001. Tick pheromones and uses thereof. United States Pat.
- Amicizia, D., Domnich, A., Panatto, D., Lai, P.L., Cristina, M.L., Avio, U., Gasparini, R., 2013. Epidemiology of tick-borne encephalitis (TBE) in Europe and its prevention by available vaccines. *Hum. Vaccin. Immunother.* 9, 1163–1171.
- Anderson, J.F., Doby, J.M., Coutarmanac'h, A., Hyde, F.W., Johnson, R.C., 1986. Antigenically different *Borrelia burgdorferi* strains from *Ixodes ricinus* in Brittany, France. *Med. Mal. Infect.* 16, 171–175.
- Angelakis, E., Billeter, S.A., Breitschwerdt, E.B., Chomel, B.B., 2010. Potential for tick-borne Bartonellosis. *Emerg. Infect. Dis.* 16, 385–391.
- Angelakis, E., Raoult, D., 2014. Pathogenicity and treatment of *Bartonella* infections. *Int. J. Antimicrob. Agents* 44, 16–25.
- Arena, M., Sgolastra, F., 2014. A meta-analysis comparing the sensitivity of bees to pesticides. *Ecotoxicology* 23, 324–334.
- Aubert, M.F., 1975. Contribution à l'étude du parasitisme du renard (*Vulpes vulpes* L.) par les Ixodidae (Acarina) dans le Nord-Est de la France interprétation de la dynamique saisonnière des parasites en relation avec la biologie de l'hôte. *Acarologia* 53, 383–415.
- Aubert, M.F., 1976. Parasitism of the fox (*Vulpes vulpes* L.) by Ixodidae (Acarina) in northeast France. Interpretation of the seasonal dynamics of the parasites in relation to the biology of the host. *Acarologia* 17, 452–479.
- Aubert, A., 1999. Costs and benefits of rabies control in wildlife in France. *Rev. Sci. Tech. l'OIE* 18, 533–543.
- Azagi, T., Klement, E., Perlman, G., Lustig, Y., Mumcuoglu, K.Y., Apanaskevich, D.A., Gottlieb, Y., 2017. *Francisella*-like endosymbionts and *Rickettsia* species in local and imported *Hyalomma* ticks. *Appl. Environ. Microbiol.* 83, 1–14.

B

- Babeş, V., 1888. Sur l'hémoglobulinurie bactérienne du boeuf. *Comptes Rendus l'Académie des Sci.* 107, 692–694.
- Baca, G., Paretsky, D., 1983. Q fever and *Coxiella burnetii*: A model for host-parasite interactions. *Microbiol. Rev.* 47, 127–149.
- Badawi, A., Shering, M., Rahman, S., Lindsay, L.R., 2017. A systematic review and meta-analysis for the adverse effects, immunogenicity and efficacy of Lyme disease vaccines: guiding novel vaccine development. *Can. J. Public Heal.* 108, e62–e70.
- Bakirci, S., Bilgic, H.B., Karaer, Z., Düzgün, A., Emre, Z., 2013. Studies on the application of the sterile-male technique on the tick *Hyalomma excavatum*. *Ankara Üniversitesi Vet. Fakültesi Derg.* 60, 93–98.
- Bakhvalova, V.N., Potapova, O.F., Panov, V. V, Morozova, O. V, 2009. Vertical transmission of tick-borne encephalitis virus between generations of adapted reservoir small rodents. *Virus Res.* 140, 172–178.
- Baldrige, G.D., Scoles, G.A., Burkhardt, N.Y., Schloeder, B., Kurtti, T.J., Munderloh, U.G., 2009. Transovarial transmission of *Francisella*-like endosymbionts and *Anaplasma phagocytophilum* variants in *Dermacentor albipictus* (Acari: Ixodidae). *J. Med. Entomol.* 46, 625–632.

- Balogh, Z., Ferenczi, E., Szeles, K., Stefanoff, P., Gut, W., Szomor, K.N., Takacs, M., Berencsi, G., 2010. Tick-borne encephalitis outbreak in Hungary due to consumption of raw goat milk. *J. Virol. Methods J.* 163, 481–485.
- Balogh, Z., Egyed, L., Ferenczi, E., Bán, E., Szomor, K.N., Takács, M., Berencsi, G., 2012. Experimental infection of goats with tick-borne encephalitis virus and the possibilities to prevent virus transmission by raw goat milk. *Inervirology* 55, 194–200.
- Baneth, G., Florin-Christensen, M., Cardoso, L., Schnittger, L., 2015. Reclassification of *Theileria annae* as *Babesia vulpes* sp. nov. *Parasites and Vectors* 8, 207 (7 p).
- Banumathi, B., Vaseeharan, B., Periyannan, R., Prabhu, N.M., Ramasamy, P., Murugan, K., Canale, A., Benelli, G., 2017. Exploitation of chemical, herbal and nanoformulated acaricides to control the cattle tick, *Rhipicephalus (Boophilus) microplus*-a review. *Vet. Parasitol.* 244, 102–110.
- Barré, N., Mauléon, H., Garris, G., Kermarrec, A., Barré, N., Mauléon, H., Garris, G., Kermarrec, A., 1991. Predators of the tick *Amblyomma variegatum* (Acari : Ixodidae) in Guadeloupe, French West Indies. *Exp. Appl. Acarol.* 12, 163–170.
- Bartosik, K., Kubrak, T., Olszewski, T., Jung, M., Buczek, A., 2008. Prevention of ticks bites and protection against tick-borne diseases in South-Eastern Poland. *Ann. Agric. Environ. Med.* 15, 181–185.
- Bartosik, K., Lachowska-Kotowska, P., Szymańska, J., Wójcik-Fatla, A., Pabis, A., Buczek, A., 2011a. Environmental conditioning of incidence of tick-borne encephalitis in the South-Eastern Poland in 1996–2006. *Ann. Agric. Environ. Med.* 18, 119–126.
- Bartosik, K., Lachowska-Kotowska, P., Szymańska, J., Pabis, A., Buczek, A., 2011b. Lyme borreliosis in south-eastern Poland: relationships with environmental factors and medical attention standards. *Ann. Agric. Environ. Med.* 18, 131–137.
- Bartosik, K., Sitarz, M., Szymanska, J., Buczek, A., 2011c. Tick bites on humans in the agricultural and recreational areas in South-Eastern Poland. *Ann. Agric. Environ. Med.* 18, 151–157.
- Bazzocchi, C., Mariconti, M., Sasseria, D., Rinaldi, L., Martin, E., Cringoli, G., Urbanelli, S., Genchi, C., Bandi, C., Epis, S., 2013. Molecular and serological evidence for the circulation of the tick symbiont *Midichloria* (Rickettsiales: Midichloriaceae) in different mammalian species. *Parasites and Vectors* 6, 350 (7 p).
- Beck, A., Huber, D., Polkinghorne, A., Kurilj, A.G., Benko, V., Mrljak, V., Relji, S., Kusak, J., Reil, I., Beck, R., 2017. The prevalence and impact of *Babesia canis* and *Theileria* sp. in free-ranging grey wolf (*Canis lupus*) populations in Croatia. *Parasites and Vectors* 10, 168 (9 p).
- Becker, C.A.M., Bouju-Albert, A., Jouglin, M., Chauvin, A., Malandrin, L., 2009. Natural transmission of zoonotic *Babesia* spp. by *Ixodes ricinus* ticks. *Emerg. Infect. Dis.* 15, 320–322.
- Benelli, G., Pavela, R., Canale, A., Mehlhorn, H., 2016. Tick repellents and acaricides of botanical origin: a green roadmap to control tick-borne diseases? *Parasitol. Res.* 115, 2545–2560.
- Benelli, G., Maggi, F., Romano, D., Stefanini, C., Vaseeharan, B., Kumar, S., Higuchi, A., Alarfaj, A.A., Mehlhorn, H., Canale, A., 2017. Nanoparticles as effective acaricides against ticks — A review. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 8, 821–826.
- Benhaiem, S., Delon, M., Lourtet, B., Cargnelutti, B., Aulagnier, S., Hewison, a. J.M., Morellet, N., Verheyden, H., 2008. Hunting increases vigilance levels in roe deer and modifies feeding site selection. *Anim. Behav.* 76, 611–618.
- Berrada, Z.L., Telford, S.R., 2009. Burden of tick-borne infections on American companion animals. *Top. Companion Anim. Med.* 24, 175–181.

- Bestehorn, M., Weigold, S., Kern, W. V, Chitimia-dobler, L., Mackenstedt, U., Dobler, G., Id, J.P.B., 2018. Phylogenetics of tick-borne encephalitis virus in endemic foci in the upper Rhine region in France and Germany. *PLoS One* 13, e0204790 (10 p).
- Bharadwaj, A., Stafford, K.C., 2010. Evaluation of *Metarhizium anisopliae* strain F52 (Hypocreales: Clavicipitaceae) for control of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae). *J. Med. Entomol.* 47, 862–867.
- Beytout, J., George, J.C., Malaval, J., Garnier, M., Beytout, M., Baranton, G., Ferquel, E., Postic, D., 2007. Lyme borreliosis incidence in two French departments: correlation with infection of *Ixodes ricinus* ticks by *Borrelia burgdorferi* sensu lato. *Vector-Borne Zoonotic Dis.* 7, 507–517.
- Billeter, S.A., Levy, M.G., Chomel, B.B., Breitschwerdt, E.B., 2008. Vector transmission of *Bartonella* species with emphasis on the potential for tick transmission. *Med. Vet. Entomol.* 22, 1–15.
- Binetruy, F., Bailly, X., Chevillon, C., Martin, O.Y., Bernasconi, M. V, Duron, O., 2019. Phylogenetics of the *Spiroplasma ixodetis* endosymbiont reveals past transfers between ticks and other arthropods. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 10, 575–584.
- Bloemer, S.R., Mount, G.A., Arnold Morris, T., Zimmerman, R.H., Barnard, D.R., Snoddy, E.L., 1990. Management of lone star ticks (Acari: Ixodidae) in recreational areas with acaricide applications, vegetative management, and exclusion of white-tailed deer. *J. Med. Entomol.* 27, 543–550.
- Bock, R., Jackson, L., De Vos, A., Jorgensen, W., 2004. Babesiosis of cattle. *Parasitology* 129, S247–S269.
- Bogdziewicz, M., Szymkowiak, J., 2016. Oak acorn crop and Google search volume predict Lyme disease risk in temperate Europe. *Basic Appl. Ecol.* 17, 300–307.
- Bohacsova, M., Mediannikov, O., Kazimirova, M., Raoult, D., Sekeyova, Z., 2016. *Arsenophonus nasoniae* and rickettsiae infection of *Ixodes ricinus* due to parasitic wasp *Ixodiphagus hookeri*. *PLoS One* 11, pone.0149950 (11 p).
- Bolte, J.R., Hair, J.A., Fletcher, J., 2016. White-tailed deer mortality following tissue destruction induced by lone star ticks. *J. Wildl. Manage.* 34, 546–552.
- Bolzoni, L., Rosà, R., Cagnacci, F., Rizzoli, A., Rosa, R., Cagnacci, F., Rizzoli, A., 2012. Effect of deer density on tick infestation of rodents and the hazard of tick-borne encephalitis. II: Population and infection models. *Int. J. Parasitol.* 42, 373–381.
- Bonnet, S., Jouglin, M., Malandrin, L., Becker, C., Agoulon, A., L’Hostis, M., Chauvin, A., 2007a. Transstadial and transovarial persistence of *Babesia divergens* DNA in *Ixodes ricinus* ticks fed on infected blood in a new skin-feeding technique. *Parasitology* 134, 197–207.
- Bonnet, S., Jouglin, M., L’Hostis, M., Chauvin, A., 2007b. *Babesia* sp. EU1 from roe deer and transmission within *Ixodes ricinus*. *Emerg. Infect. Dis.* 13, 1208–1210.
- Bonnet, S., Brisseau, N., Hermouet, A., Jouglin, M., Chauvin, A., 2009. Experimental in vitro transmission of *Babesia* sp. (EU1) by *Ixodes ricinus*. *Vet. Res.* 40, 8.
- Bonnet, S., De La Fuente, J., Nicolle, P., Liu, X., Madani, N., Blanchard, B., Maingourd, C., Alongi, A., Torina, A., Fernández De Mera, I.G., Vicente, J., George, J.-C., Vayssier-Taussat, M., Joncour, G., 2013. Prevalence of tick-borne pathogens in adult *Dermacentor* spp. ticks from nine collection sites in France. *Vector-Borne Zoonotic Dis.* 13, 226–236.
- Bonnet, S., Michelet, L., Moutailler, S., Cheval, J., Hébert, C., Vayssier-Taussat, M., Eloit, M., 2014. Identification of parasitic communities within European ticks using next-generation sequencing. *PLoS Negl. Trop. Dis.* 8, (6 p).
- Bonnet, S., Huber, K., Joncour, G., René-Martellet, M., Stachurski, F., Zenner, L., 2016. Biologie des tiques, in: McCoy, K., Boulanger, N. (Eds.), *Tiques et Maladies à Tiques: Biologie, Écologie Évolutive, Épidémiologie.* . IRD Editions, Marseille, p. 53–84.

- Bonnet, S., George, J.-C., Boulanger, N., 2016. L'interface tique-hôte et la transmission des pathogènes, in: McCoy, K., Boulanger, N. (Eds.), *Tiques et Maladies à Tiques : Biologie, Ecologie Evolutive, Epidémiologie*. IRD Editions, Marseille, pp. 165–191.
- Bonnet, S.I., Paul, R.E.L., Bischoff, E., Cote, M., Le Naour, E., 2017. First identification of *Rickettsia helvetica* in questing ticks from a French Northern Brittany forest. *PLoS Negl. Trop. Dis.* 11, e0005416 (10 p).
- Bonnet, S., Richardson, J., 2019. La vaccination anti-tiques comme outil de prévention contre les multiples agents qu'elles transmettent. *Bull. Acad. Vet. Fr.* 171, 14–19.
- Bonnot, N., Morellet, N., Verheyden, H., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Klein, F., Hewison, a. J.M., 2013. Habitat use under predation risk: hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *Eur. J. Wildl. Res.* 59, 185–193.
- Bonnot, N.C., Morellet, N., Hewison, A.J.M., Jean-Louis, M., Chamailé-Jammes, SimonBenhamou, S., Chamailé-Jammes, S., 2016. Sitka black-tailed deer (*Odocoileus hemionus sitkensis*) adjust habitat selection and activity rhythm to the absence of predators. *Can. J. Zool.* 94, 385–394.
- Bouman, E.A.P., Zemek, R., Dusbabek, F., Socha, R., 1999. Sexual behaviour of the sheep tick, *Ixodes ricinus* (L.)(Acari, Ixodidae), in: *Proceedings of the 3rd International Conference on Urban Pests*. pp. 255–260.
- Borchers, A.T., Keen, C.L., Huntley, A.C., Gershwin, M.E., 2015. Lyme disease: A rigorous review of diagnostic criteria and treatment. *J. Autoimmun.* 57, 82–115.
- Boulanger, N., Stachurski, F., 2016. Contrôle des populations de tiques et prévention : aspects vétérinaires et humains, in: McCoy, K., Boulanger, N. (Eds.), *Tiques et Maladies à Tiques : Biologie, Ecologie Evolutive, Epidémiologie*. Marseille, pp. 259–278.
- Boulanger, N., Zilliox, L., Goldstein, V., Boyer, P., Napolitano, D., Jaulhac, B., 2018. Surveillance du vecteur de la borréliose de Lyme, *Ixodes ricinus*, en Alsace de 2013 à 2016. *Bull Epidemiol Hebdo* 19–20, 400–405.
- Bournez, L., Umhang, G., Moinet, M., Richomme, C., Demerson, J., Caillot, C., Devillers, E., Boucher, J., 2020a. Tick-borne encephalitis virus: seasonal and annual variation of epidemiological parameters related to nymph-to-larva transmission and exposure of small mammals. *Pathogens* 9, (19 p).
- Bournez, L., Umhang, G., Faure, E., Boucher, J.-M., Bou, F., Jourdain, E., Sarasa, M., Llorente, F., Jim, M.A., Moutailler, S., Lacour, S.A., Lecollinet, S., Beck, C., 2020b. Exposure of wild ungulates to the Usutu and tick-borne encephalitis viruses in France in 2009 – 2014: Evidence of Undetected Flavivirus circulation a decade ago. *Viruses* 12, 10 (16 p).
- Bown, K.J., Lambin, X., Telford, G.R., Ogden, N.H., Telfer, S., Woldehiwet, Z., Birtles, R.J., 2008. Relative importance of *Ixodes ricinus* and *Ixodes trianguliceps* as vectors for *Anaplasma phagocytophilum* and *Babesia microti* in field vole (*Microtus agrestis*) populations. *Appl. Environ. Microbiol.* 74, 7118–7125.
- Boyard, C., Barnouin, J., Gasqui, P., Vourc'h, G., 2007. Local environmental factors characterizing *Ixodes ricinus* nymph abundance in grazed permanent pastures for cattle. *Parasitology* 134, 987–994.
- Boyard, C., Vourc'h, G., Barnouin, J., 2008. The relationships between *Ixodes ricinus* and small mammal species at the woodland-pasture interface. *Exp. Appl. Acarol.* 44, 61–76.
- Boyard, C., Barnouin, J., Bord, S., Gasqui, P., Vourc'h, G., 2011. Reproducibility of local environmental factors for the abundance of questing *Ixodes ricinus* nymphs on pastures. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 2, 104–110.
- Boyer, N., Réale, D., Marmet, J., Pisanu, B., Chapuis, J.-L., 2010. Personality, space use and tick load in an introduced population of Siberian chipmunks *Tamias sibiricus*. *J. Anim. Ecol.* 79, 538–547.
- Boyer, P.H., Boulanger, N., Nebbak, A., Collin, E., Jaulhac, B., Almeras, L., 2017. Assessment of MALDI-TOF MS biotyping for *Borrelia burgdorferi* sl detection in *Ixodes ricinus*. *PLoS One* 12, e0185430 (16 p).

- Boyer, P.H., Koetsveld, J., Zilliox, L., Sprong, H., Talagrand-Reboul, É., Hansmann, Y., De Martino, S.J., Boulanger, N., Hovius, J.W., Jaulhac, B., 2020. Assessment of *Borrelia miyamotoi* in febrile patients and ticks in Alsace, an endemic area for Lyme borreliosis in France. *Parasites and Vectors* 13, 1–7.
- Boyer, P.H., Boulanger, N., Nebbak, A., Collin, E., Jaulhac, B., Almeras, L., 2017. Assessment of MALDI-TOF MS biotyping for *Borrelia burgdorferi* sl detection in *Ixodes ricinus*. *PLoS One* 12, (16 p).
- Boyer, P.H., Almeras, L., Plantard, O., Grillon, A., Talagrand-Reboul, É., McCoy, K., Jaulhac, B., Boulanger, N., 2019. Identification of closely related *Ixodes* species by protein profiling with MALDI-TOF mass spectrometry. *PLoS One*, 14, e0223735 (22 p).
- Bregnard, C., Rais, O., Voordouw, M.J., 2020. Climate and tree seed production predict the abundance of the European Lyme disease vector over a 15 - year period. *Parasit. Vectors* 13, (12 p).
- Brei, B., Brownstein, J.S., George, J.E., Pound, J.M., Miller, J.A., Daniels, T.J., Falco, R.C., Stafford, K.C., Schulze, T.L., Mather, T.N., Carroll, J.F., Fish, D., 2009. Evaluation of the United States Department of Agriculture Northeast Area-Wide Tick Control Project by Meta-Analysis. *Vector-born Zoonotic Dis.* 9, 423–425.
- Breitschwerdt, E.B., Kordick, D.L., 2000. *Bartonella* infection in animals: carriership, reservoir potential, pathogenicity, and zoonotic potential for human infection. *Clin. Microbiol. Rev.* 13, 428–438.
- Brewer, N.T., Cuite, C.L., Herrington, J.E., Weinstein, N.D., 2007. Risk compensation and vaccination: can getting vaccinated cause people to engage in risky behaviors? *Ann. Behav. Med.* 34, 95–99.
- Brockmann, S., Oehme, R., Buckenmaier, T., Beer, M., Jeffery-Smith, A., Spannenkrebs, M., Haag-Milz, S., Wagner-Wiening, C., Schlegel, C., Fritz, J., Zange, S., Bestehorn, M., Lindau, A., Hoffmann, D., Tiberi, S., Mackenstedt, U., Dobler, G., 2016. A cluster of two human cases of tick-borne encephalitis (TBE) transmitted by unpasteurised goat milk and cheese in Germany, May 2016. *Eurosurveillance* 23, 17-00336 (7 p).
- Brugger, K., Walter, M., Chitimia-Dobler, L., Dobler, G., Rubel, F., 2018. Forecasting next season's *Ixodes ricinus* nymphal density: the example of southern Germany 2018. *Exp. Appl. Acarol.* 75, 281–288.
- Brunner, J.L., Ostfeld, R.S., 2008. Multiple causes of variable tick burdens on small-mammal hosts. *Ecology* 89, 2259–2272.
- Buchthal, J., Evans, S.W., Lunshof, J., Telford III S.R., Esvelt, K.M., Telford, S.R., 2019. Mice Against Ticks: an experimental community-guided effort to prevent tick-borne disease by altering the shared environment. *Philos. Trans. R. Soc. B* 374, 20180105 (10 p).
- Buchwald, A., 1883. Ein fall von diffuser idiopathischer Haut-Atrophie. *Vierteljahresschrift für Dermatologie und Syph.* 10, 553–556.
- Burgdorfer, W., Barbour, A.G., Hayes, S.F., Benach, J.L., Grunwaldt, E., Davis, J.P., 1982. Lyme disease--A tick-borne spirochetosis? *Science* 216, 1317–1319.
- Burri, C., Schumann, O., Schumann, C., Gern, L., 2014. Are *Apodemus* spp. mice and *Myodes glareolus* reservoirs for *Borrelia miyamotoi*, *Candidatus Neohrlichia mikurensis*, *Rickettsia helvetica*, *R. monacensis* and *Anaplasma phagocytophilum*? *Ticks Tick. Borne. Dis.* 5, 245–251.
- Burtis, J.C., Pflueger, C., 2017. Interactions between soil-dwelling arthropod predators and *Ixodes scapularis* under laboratory and field conditions. *Ecosphere* 8, e01914 (12 p).
- Burtis, J.C., Yavitt, J.B., Fahey, T.J., Ostfeld, R.S., 2019. Ticks as soil-dwelling arthropods: an intersection between disease and soil ecology. *J. Med. Entomol.* 56, 1555–1564.

C

- Cafiso, A., Sasser, D., Romeo, C., Serra, V., Hervet, C., Bandi, C., Plantard, O., Bazzocchi, C., 2019. *Mitochondria*, endosymbiont of *Ixodes ricinus*: evidence for the transmission to the vertebrate host during the tick blood meal. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 10, 5–12.
- Cagnacci, F., Bolzoni, L., Rosà, R., Carpi, G., Hauffe, H.C., Valent, M., Tagliapietra, V., Kazimirova, M., Koci, J., Stanko, M., Lukan, M., Henttonen, H., Rizzoli, A., 2012. Effects of deer density on tick infestation of rodents and the hazard of tick-borne encephalitis. I: Empirical assessment. *Int. J. Parasitol.* 42, 365–372.
- Caini, S., Szomor, K., Ferenczi, E., Székelyné Gáspár, Á., Csohán, Á., Krisztalovics, K., Molnár, Z., Horváth, J.K., 2012. Tick-borne encephalitis transmitted by unpasteurised cow milk in western Hungary, September to October 2011. *Eurosurveillance* 17, 20128 (5 p).
- Campbell, J., 1988. Studies of the sheep tick, *Ixodes ricinus*, in S.W. Scotland. PhD thesis. University of Glasgow.
- Casjens, S.R., Fraser-Liggett, C.M., Mongodin, E.F., Qiu, W.G., Dunn, J.J., Luft, B.J., Schutzer, S.E., 2011. Whole genome sequence of an unusual *Borrelia burgdorferi* sensu lato isolate. *J. Bacteriol.* 193, 1489–1490.
- Cat, J., Beugnet, F., Hoch, T., Jongejan, F., Prangé, A., Chalvet-Monfray, K., 2017. Influence of the spatial heterogeneity in tick abundance in the modeling of the seasonal activity of *Ixodes ricinus* nymphs in Western Europe. *Exp. Appl. Acarol.* 71, 115–130.
- Cayol, C., Jääskeläinen, A., Koskela, E., Kyröläinen, S., Mappes, T., Siukkola, A., Kallio, E.R., 2018. Sympatric *Ixodes*-tick species: pattern of distribution and pathogen transmission within wild rodent populations. *Sci. Rep.* 8, 16660.
- Centeno-Lima, S., do Rosário, V., Parreira, R., Maia, A.J., Freudenthal, A.M., Nijhof, A.M., Jongejan, F., 2003. A fatal case of human babesiosis in Portugal: molecular and phylogenetic analysis. *Trop. Med. Int. Heal.* 8, 760–764.
- Charrel, R.N., Attoui, H., Butenko, A.M., Clegg, J.C., Deubel, V., Frolova, T. V., Gould, E.A., Gritsun, T.S., Heinz, F.X., Labuda, M., Lashkevich, V. a., Loktev, V., Lundkvist, A., Lvov, D. V., Mandl, C.W., Niedrig, M., Papa, A., Petrov, V.S., Plyusnin, A., Randolph, S., Süß, J., Zlobin, V.I., de Lamballerie, X., 2004. Tick-borne virus diseases of human interest in Europe. *Clin. Microbiol. Infect.* 10, 1040–1055.
- Charrier, N.P., Hermouet, A., Hervet, C., Agoulon, A., Barker, S.C., Heylen, D., Toty, C., McCoy, K.D., Plantard, O., Risse, C., 2019. A transcriptome-based phylogenetic study of hard ticks (Ixodidae). *Sci. Rep.* 9, 1–13.
- Chastagner, A., Bailly, X., Leblond, A., Pradier, S., Vourc'h, G., 2013. Single genotype of *Anaplasma phagocytophilum* identified from ticks, Camargue, France. *Emerg. Infect. Dis.* 19, 825–827.
- Chastagner, A., Moinet, M., Perez, G., Roy, E., McCoy, K.D., Plantard, O., Agoulon, A., Bastian, S., Butet, A., Rantier, Y., Verheyden, H., Cèbe, N., Leblond, A., Vourc'h, G., 2016. Prevalence of *Anaplasma phagocytophilum* in small rodents in France. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 7, 988–991.
- Chastagner, A., Pion, A., Verheyden, H., Lourtet, B., Cargnelutti, B., Picot, D., Poux, V., Bard, É., Plantard, O., McCoy, K.D., Leblond, A., Vourc'h, G., Bailly, X., 2017. Host specificity, pathogen exposure, and superinfections impact the distribution of *Anaplasma phagocytophilum* genotypes in ticks, roe deer, and livestock in a fragmented agricultural landscape. *Infect. Genet. Evol.* 55, 31–44.
- Chastel, C., Main, A.J., Couatarmanac'h, A., Le Lay, G., Knudson, D.L., Quillien, M.C., Beaucournu, J.C., 1984. Isolation of Eyach virus (Reoviridae, Colorado tick fever group) from *Ixodes ricinus* and *I. ventralis* ticks in France. *Arch. Virol.* 82, 161–171.
- Chastel, C., 1998. Erve et Eyach : deux virus isolés en France, neuropathogènes chez l'Homme et à diffusion ouest-européenne. *Discussion. Bull. Acad. Natl. Med.* 182, 801–810.

- Chatelain, J., Hannoun, C., Rodhain, F., 1979. Ecology of indigenous arbovirus in Alsace: tick central European encephalitis. *Rev. Epidemiol. Sante Publique* 27, 277–299.
- Chisu, V., Foxi, C., Masala, G., 2019. First molecular detection of *Francisella*-like endosymbionts in *Hyalomma* and *Rhipicephalus* tick species collected from vertebrate hosts from Sardinia island, Italy. *Exp. Appl. Acarol.* 79, 245–254.
- Chitimia-Dobler, L., Rieß, R., Kahl, O., Wölfel, S., Dobler, G., Nava, S., Estrada-Peña, A., 2018. *Ixodes inopinatus* – Occurring also outside the Mediterranean region. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 9, 196–200.
- Chomel, B.B., Boulouis, H.J., Breitschwerdt, E.B., 2004. Cat scratch disease and other zoonotic *Bartonella* infections. *Vet. Med. Today* 224, 1270–1279.
- Chomel, B.B., Boulouis, H., Maruyama, S., Breitschwerdt, E.B., 2006. *Bartonella* spp. in pets and effect on human health. *Emerg. Infect. Dis.* 12, 389–394.
- Chvostáč, M., Špitalská, E., Václav, R., Vaculová, T., Minichová, L., Derdáková, M., 2018. Seasonal patterns in the prevalence and diversity of tick-borne *Borrelia burgdorferi* sensu lato, *Anaplasma phagocytophilum* and *Rickettsia* spp. in an urban temperate forest in South Western Slovakia. *Int. J. Environ. Res. Public Health* 15, 994 (19 p).
- Chomel, B.B., Kasten, R.W., Williams, C., Wey, A.C., Henn, J.B., Maggi, R., Carrasco, S., Mazet, J., Boulouis, H.J., Maillard, R., Breitschwerdt, E.B., 2009. *Bartonella* endocarditis - A pathology shared by animal reservoirs and patients. *Ann. New-York Acad. Sci.* 1166, 120–126.
- Christiaens, O., Niu, J., Taning, C.N.T., 2020. RNAi in insects: a revolution in fundamental research and pest control applications. *Insects* 11, 415 (6 p).
- Cicculli, V., Masse, S., Capai, L., Lamballerie, X. De, Charrel, R., Falchi, A., 2019a. First detection of *Ehrlichia minasensis* in *Hyalomma marginatum* ticks collected from cattle in Corsica, France. *Vet. Med. Sci.* 5, 243–248.
- Cicculli, V., Capai, L., Quilichini, Y., Masse, S., Fernandez-Alvarez, A., Minodier, L., Bompard, P., Charrel, R., Falchi, A., 2019b. Molecular investigation of tick-borne pathogens in ixodid ticks infesting domestic animals (cattle and sheep) and small rodents (black rats) of Corsica, France. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 10, 606–613.
- Cisak, E., Wójcik-fatla, A., Zajac, V., Sroka, J., Buczek, A., Dutkiewicz, J., 2010. Prevalence of tick-borne encephalitis virus [TBEV] in samples of raw milk taken randomly from cows, goats and sheep in Eastern Poland. *Ann. Agric. Environ. Med.* 17, 283–286.
- Civitello, D.J., Cohen, J., Fatima, H., Halstead, N.T., Liriano, J., McMahon, T.A., Ortega, C.N., Sauer, E.L., Sehgal, T., Young, S., Rohr, J.R., 2015. Biodiversity inhibits parasites: broad evidence for the dilution effect. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 8667–8671.
- Cobbold, C.A., Teng, J., Muldowney, J.S., 2015. The influence of host competition and predation on tick densities and management implications. *Theor. Ecol.* 8, 349–368.
- Coiffait, C., 2019. Rhythm of the activity of the tick *Ixodes ricinus*: a synchronisation with roe deer's activity? Thèse d'exercice vétérinaire. 2019., France.
- Coipan, E.C., Jahfari, S., Fonville, M., Maassen, C.B., van der Giessen, J., Takken, W., Takumi, K., Sprong, H., 2013. Spatiotemporal dynamics of emerging pathogens in questing *Ixodes ricinus*. *Front. Cell. Infect. Microbiol.* 3, 1–11.
- Collatz, J., Fuhrmann, A., Selzer, P., Oehme, R.M., Hartelt, K., Kimmig, P., Meiners, T., MacKenstedt, U., Steidle, J.L.M., 2010. Being a parasitoid of parasites: Host finding in the tick wasp *Ixodiphagus hookeri* by odours from mammals. *Entomol. Exp. Appl.* 134, 131–137.

- Collatz, J., Selzer, P., Fuhrmann, A., Oehme, R.M., Mackenstedt, U., Kahl, O., Steidle, J.L.M., 2011. A hidden beneficial: Biology of the tick-wasp *Ixodiphagus hookeri* in Germany. *J. Appl. Entomol.* 135, 351–358.
- Comte, S., Umhang, G., Raton, V., Raoul, F., Giraudoux, P., Combes, B., Boué, F., 2017. *Echinococcus multilocularis* management by fox culling: An inappropriate paradigm. *Prev. Vet. Med.* 147, 178–185.
- Connally, N.P., Durante, A.J., Yousey-Hindes, K.M., Meek, J.I., Nelson, R.S., Heimer, R., 2009. Peridomestic Lyme disease prevention: results of a population-based case–control study. *Am. J. Prev. Med.* 37, 201–206.
- Cooksey, L.M., Davey, R.B., 1987. Predation of cattle fever ticks by hispid cotton rats in South Texas. *J. Parasitol.* 73, 1272–1273.
- Cornulier, T., Yoccoz, N.G., Bretagnolle, V., Brommer, J.E., Butet, A., Ecke, F., Elston, D. a., Framstad, E., Henttonen, H., Hornfeldt, B., Huitu, O., Imholt, C., Ims, R. a., Jacob, J., Jedrzejska, B., Millon, A., Petty, S.J., Pietiainen, H., Tkadlec, E., Zub, K., Lambin, X., 2013. Europe-wide dampening of population cycles in keystone herbivores. *Science* 340, 63–66.
- Cosson, J.F., Michelet, L., Chotte, J., Le Naour, E., Cote, M., Devillers, E., Poulle, M.L., Huet, D., Galan, M., Geller, J., Moutailler, S., Vayssier-Taussat, M., 2014. Genetic characterization of the human relapsing fever spirochete *Borrelia miyamotoi* in vectors and animal reservoirs of Lyme disease spirochetes in France. *Parasites and Vectors* 7, 233 (5 p).
- Cotté, V., Bonnet, S., Le Rhun, D., Le Naour, E., Chauvin, A., Boulouis, H.J., Lecuelle, B., Lilin, T., Vayssier-Taussat, M., 2008. Transmission of *Bartonella henselae* by *Ixodes ricinus*. *Emerg. Infect. Dis.* 14, 1074–1080.
- Cotté, V., Bonnet, S., Cote, M., Vayssier-Taussat, M., 2010. Prevalence of five pathogenic agents in questing *Ixodes ricinus* ticks from western France. *Vector-Borne Zoonotic Dis.* 10, 723–730.
- Couret, J., Dyer, M.C., Mather, T.N., Han, S., Tsao, J.I., Lebrun, R.A., Ginsberg, H.S., 2017. Acquisition of *Borrelia burgdorferi* infection by larval *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) associated with engorgement measures. *J. Med. Entomol.* 54, 1055–1060.
- Crippa, M., Rais, O., Gern, L., 2002. Investigations on the mode and dynamics of transmission and infectivity of *Borrelia burgdorferi* sensu stricto and *Borrelia afzelii* in *Ixodes ricinus* ticks. *Vector Borne Zoonotic Dis.* 2, 3–9.
- Crooks, E., Randolph, S.E., 2006. Walking by *Ixodes ricinus* ticks: intrinsic and extrinsic factors determine the attraction of moisture or host odour. *J. Exp. Biol.* 209, 2138–2142.
- Curtis, T.R., M., S., X., Q., 2020. Patience is not always a virtue: effects of terrain complexity on the host-seeking behaviour of adult blacklegged ticks, *Ixodes scapularis*, in the presence of a stationary host. *Med. Vet. Entomol.* 34, 309–315.

D

- Daniel, M., Cerný, V., Dusbábek, F., Honzáková, E., Olejníček, J., 1976. Influence of microclimate on the life cycle of the common tick *Ixodes ricinus* (L.) in thermophilic oak forest. *Folia Parasitol. (Praha)*. 23, 327–342.
- Danielová, V., Holubová, J., Pej, M., Daniel, M., 2002. Potential significance of transovarial transmission in the circulation of tick-borne encephalitis virus. *Folia Parasitol. (Praha)*. 49, 323–325.
- Daniels, T.J., Fish, D., 1995. Effect of deer exclusion on the abundance of immature *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) parasitizing small and medium-sized mammals. *J. Med. Entomol.* 32, 5–11.

- Dantas-torres, F., 2008. The brown dog tick, *Rhipicephalus sanguineus* (Latreille, 1806) (Acari: Ixodidae): From taxonomy to control. *Vet. Parasitol.* 152, 173–185.
- Dawes-Gromadzki, T.Z., Bull, C.M., 1997. Laboratory studies of ant predation on parapatric reptile ticks. *Aust. J. Ecol.* 22, 1–7.
- Davoust, B., Socolovschi, C., Revelli, P., Gibert, P., Marié, J. Lou, Raoult, D., Parola, P., 2012. Detection of *Rickettsia helvetica* in *Ixodes ricinus* ticks collected from Pyrenean chamois in France. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 3, 387–388.
- Deblinger, R.D., Wilson, M.L., Rimmer, D.W., Spielman, A., 1993. Reduced abundance of immature *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) following incremental removal of deer. *J. Med. Entomol.* 30, 144–150.
- Decaro, N., Larocca, V., Parisi, A., Losurdo, M., Lia, P., Greco, F., Miccolis, A., 2013. Clinical bovine piroplasmiasis caused by *Babesia occultans* in Italy. *J. Clin. Microbiol.* 51, 2432–2434.
- Degeilh, B., Pichot, J., Gilot, B., Allen, S., Doche, B., Guiguen, C., 1996. Dynamics of human primary-infestation with Lyme borreliosis (Erythema Chronicum Migrans) and dynamics of vector tick populations (*Ixodes ricinus* Linnaeus, 1758): attempt at correlation. *Acarologia* 37, 7–17.
- Degeilh, B., Guiguen, C., Gilot, B., Doche, B., Pichot, J., Beaucournu, J., 1994. Répartition d'*Ixodes ricinus* (Linné, 1758) (Acarina: Ixodidae) dans les groupements forestiers du Massif Armoricaïn. *Acarologia* 35, 327–334.
- Dehio, C., 2001. *Bartonella* interactions with endothelial cells and erythrocytes. *Trends n Microbiol.* 9, 279–285.
- Dehio, C., 2004. Molecular and cellular basis of *Bartonella* pathogenesis. *Annu. Rev. Microbiol.* 58, 365–390.
- Dehio, C., 2005. *Bartonella* host-cell interactions and vascular tumour formation. *Nat. Rev. Microbiol.* 3, 621–631.
- de la Fuente, J., Kocan, K.M., 2006. Strategies for development of vaccines for control of ixodid tick species. *Parasite Immunol.* 28, 275–283.
- de la Fuente, J., Almaza, C., Canales, M., Pérez de la Lastra, J.M., Kocan, K.M., Willadsen, P., 2007. A ten-year review of commercial vaccine performance for control of tick infestations on cattle. *Anim. Heal. Res. Rev.* 8, 23–28.
- de la Fuente, J., 2018. Controlling ticks and tick-borne diseases ... looking forward. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 9, 1354–1357.
- Delaye, C., Béati, L., Aeschlimann, A., Renaud, F., De Meeûs, T., 1997. Population genetic structure of *Ixodes ricinus* in Switzerland from allozymic data: No evidence of divergence between nearby sites. *Int. J. Parasitol.* 27, 769–773.
- Del Fabbro, S., 2015. Fencing and mowing as effective methods for reducing tick abundance on very small, infested plots. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 6, 167–172.
- Dell'Arte, G.L., Laaksonen, T., Norrdahl, K., Korpimäki, E., 2007. Variation in the diet composition of a generalist predator, the red fox, in relation to season and density of main prey. *Acta Oecologica* 31, 276–281.
- De Meneghi, D., Stachurski, F., Adakal, H., 2016. Experiences in tick control by acaricide in the traditional cattle sector in Zambia and Burkina Faso: possible environmental and public health implications. *Front. Public Heal.* 4, 239 (11 p).
- de Queiroz, V.T., Campos, N.C., Nunes, E.T., Costa, A. V., Coelho, J.D., Trivilin, L.O., de Melo, D.C.A., Morais, P.A.B., Martins, I.V.F., 2020. 1,8-cineole and castor oil in sodium lauryl ether sulphate disrupt reproduction and ovarian tissue of *Rhipicephalus (Boophilus) microplus*. *Med. Vet. Entomol.* 34, 316–326.

- Devore, J.L., Shine, R., Ducatez, S., 2020. Urbanization and translocation disrupt the relationship between host density and parasite abundance. *J. Anim. Ecol.* 89, 1122–1133.
- De Waal, D.T., 1992. Equine piroplasmiasis: a review. *Br. Vet. J.* 148, 6–14.
- Dickinson, E.R., Millins, C., Biek, R., 2020. Sampling scale and season influence the observed relationship between the density of deer and questing *Ixodes ricinus* nymphs. *Parasit. Vectors* 13, (11 p).
- Dietrich, F., Schmidgen, T., Maggi, R.G., Richter, D., Matuschka, F.R., Vonthein, R., Breitschwerdt, E.B., Kempf, V.A.J., 2010. Prevalence of *Bartonella henselae* and *Borrelia burgdorferi* sensu lato DNA in *Ixodes ricinus* ticks in Europe. *Appl. Environ. Microbiol.* 76, 1395–1398.
- Dilcher, M., Hasib, L., Lechner, M., Wieseke, N., Middendorf, M., Marz, M., Koch, A., Spiegel, M., Dobler, G., Hufert, F.T., Weidmann, M., 2012. Genetic characterization of Tribeč virus and Kemerovo virus, two tick-transmitted human-pathogenic Orbiviruses. *Virology* 423, 68–76.
- Dinnis, R.E., Seelig, F., Bormane, A., Donaghy, M., Vollmer, S.A., Feil, E.J., Kurtenbach, K., Margos, G., 2014. Multilocus sequence typing using mitochondrial genes (mtMLST) reveals geographic population structure of *Ixodes ricinus* ticks. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 5, 152–160.
- Divé, I., Veje, M., Dobler, G., Bergström, T., Buxmann, H., Paul, B., Louwen, F., Berger, A., Jahnke, K., Strzelczyk, A., Studahl, M., Hentz, E., Nürnberger, L., 2020. Ticks and tick-borne diseases tick-borne encephalitis virus (TBEV) infection in pregnancy: absence of virus transmission to the fetuses despite severe maternal disease – a case study. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 11, 101491 (6 p).
- Divers, T.J., 2013. Equine lyme disease. *J. Equine Vet. Sci.* 33, 488–492.
- Diyes, G.C.P., Karunaratna, N.B., Silva, T.H.S.E., Karunaratne, W.A.I.P., Rajakaruna, R.S., 2017. Ants as predators of the Spinose Ear Tick, *Otobius megnini* (Dugés) in Sri Lanka. *Acarologia* 60, 747-753.
- Dizij, A., Kurtenbach, K., 1995. *Clethrionomys glareolus*, but not *Apodemus flavicollis*, acquires resistance to *Ixodes ricinus* L, the main European vector of *Borrelia burgdorferi*. *Parasite Immunol.* 17, 177–183.
- Doby, J.M., Imbert-Hameurt, C., Jeanne, B., Chevrier, S., 1989b. Infection of *Ixodes ricinus* (Acarina: Ixodidae) by *Borrelia burgdorferi*, agent of tick-spirochetosis (Lyme disease and other clinical forms) in the West of France. I: Overall results of the examination of 2320 ticks. *Bull. la Soc. Fr. Parasitol.* 7, 111–125.
- Doby, J.M., Bigaignon, G., Launay, H., Costil, C., Lorvellec, O., 1990. Presence of *Borrelia burgdorferi*, agent of tick spirochaetosis, in *Ixodes (Exopalgiger) trianguliceps* Birula, 1895 and *Ixodes (Ixodes) acuminatus* Neumann, 1901 (Acari: Ixodidae) and in *Ctenophthalmus baeticus arvernus* Jordan, 1931 et *Megabothris turbidus*, Rothschild, 1909 (Insect Siphonaptera), ectoparasites of small mammals in the forest of Western France. *Bull. la Société Française Parasitol.* 8, 311–322.
- Doby, J.M., Bigaignon, G., Lorvelec, O., Imbert, G., 1991. Survey during 4 years of the infestation level of the tick *Ixodes ricinus* (Acari Ixodidae) by *Borrelia burgdorferi*, the agent of Lyme borreliosis, in 2 forests in Brittany. *Bull. la Société Pathol. Exot.* 84, 398–402.
- Doby, J.M., Bigaignon, G., Degeilh, B., 1992b. Importance potentielle comparée du mulot gris (*Apodemus sylvaticus*) et du campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) dans l'épidémiologie de la borréliose de Lyme en milieu forestier dans l'ouest de la France, au travers de la relation ro. *Bull. la Société Française Parasitol.* 10, 271–293.
- Doby, J.M., van Laere, G., 1993. *Hunterellus hookeri* Howard, 1907, Hymenoptera Chalcididae parasitizing *Ixodes ricinus* tick in the western and middle parts of France. *Bull. la Société Française Parasitol.* 11, 265–270.
- Doby, J.M., Bigaignon, G., Godfroid, E., Bollen, A., Murga-Gutierrez, N., 1993. Frequency of *Borrelia burgdorferi*, agent of Lyme Borreliosis, in nymphs of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) caught in some forests in the central part of France. *Bull. la Soc. Fr. Parasitol.* 11, 163–168.

- Doby, J.M., Bigaignon, G., Degeilh, B., Guiguen, C., 1994. Ectoparasites of large wild mammals (deer and wild boars) and Lyme borreliosis. Search for *Borrelia burgdorferi* in more than 1400 ticks, lice, Pupipara Diptera and fleas. Rev. Med. Vet. (Toulouse). 145, 743–748.
- Doby, J.-M., Bigaignon, G., Doby-Dubois, M., Brumpt, M., Charmot, M., 1995. Risk of contamination by *Borrelia burgdorferi* sensu lato in a forest environment. Survey during 13 months of abundance of the tick *Ixodes ricinus* and its level of infestation by the Lyme borreliosis agent in Brittany. Bull. la Société Pathol. Exot. 88, 61–65.
- Doche, B., Gilot, B., Degeilh, B., Pichot, J., Guiguen, C., 1993. Utilisation de l'indicateur végétal pour la cartographie d'une tique exophile à l'échelle de la France: exemple d'*Ixodes ricinus* (Linné, 1758), vecteur de la Borréliose de Lyme. Ann. Parasitol. Hum. Comparée 68, 188–195.
- Dolan, M.C., Maupin, G.O., Schneider, B.S., Denatale, C., Hamon, N., Cole, C., Zeidner, N.S., Stafford, K.C., 2004. Control of immature *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) on rodent reservoirs of *Borrelia burgdorferi* in a residential community of southeastern Connecticut. J. Med. Entomol. 41, 1043–1054.
- Dolan, M.C., Schulze, T.L., Jordan, R.A., Dietrich, G., Schulze, C.J., Hojgaard, A., Ullmann, A.J., Sackal, C., Zeidner, N.S., Piesman, J., 2011. Elimination of *Borrelia burgdorferi* and *Anaplasma phagocytophilum* in rodent reservoirs and *Ixodes scapularis* ticks using a doxycycline hyclate-laden bait. Am. J. Trop. Med. Hyg. 85, 1114–1120.
- Dolan, M.C., Schulze, T.L., Jordan, R.A., Schulze, C.J., Ullmann, A.J., Hojgaard, A., Williams, M.A., Piesman, J., 2017. Evaluation of doxycycline-laden oral bait and topical fipronil delivered in a single bait box to control *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) and reduce *Borrelia burgdorferi* and *Anaplasma phagocytophilum* infection in small mammal reservoirs and host-seeking ticks. J. Med. Entomol. 54, 403–410.
- Dórea, A.F.C., Swanenburg, M., Roermund, H. Van, Horigan, V., De Vos, C., Gale, P., Tobias, L., Comin, A., Bahuon, C., Zientara, S., Young, B., Vial, F., Kosmider, R., Lindberg, A., 2017. Data collection for risk assessments on animal health (Acronym: DACRAH). EFSA Support. Publ. 14, 1171E (209 p).
- Dorko, E., Hockicko, J., Rimárová, K., Bušová, A., Popad'ák, P., Popad'áková, J., Schréter, I., 2018. Milk outbreaks of tick-borne encephalitis in Slovakia, 2012–2016. Cent. Eur. J. Public Health 26, 47–50.
- Duffy, D.C., Downer, R., Brinkley, C., 1992. The effectiveness of helmeted guineafowl in the control of the deer tick, the vector of Lyme disease. Wilson Bull. 104, 342–345.
- Duffy, M.A., Hall, S.R., Tessier, A.J., Huebner, M., 2005. Selective predators and their parasitized prey: are epidemics in zooplankton under top-down control? Limnol. Oceanogr. 50, 412–420.
- Dumpis, U., Crook, D., Oksi, J., 1999. Tick-borne encephalitis. Clin. Infect. Dis. 28, 882–90.
- Duneau, D., Boulinier, T., Gómez-Díaz, E., Petersen, A., Tveraa, T., Barrett, R.T., McCoy, K.D., 2008. Prevalence and diversity of Lyme borreliosis bacteria in marine birds. Infect. Genet. Evol. 8, 352–359.
- Duron, O., Binetruy, F., Noël, V., Cremaschi, J., McCoy, K.D., Arnathau, C., Plantard, O., Goolsby, J., Pérez de León, A.A., Heylen, D.J.A., Van Oosten, A.R., Gottlieb, Y., Baneth, G., Guglielmone, A.A., Estrada-Peña, A., Opara, M.N., Zenner, L., Vavre, F., Chevillon, C., 2017. Evolutionary changes in symbiont community structure in ticks. Mol. Ecol. 26, 2905–2921.
- Dusbábek, F., Daniel, M., Cerný, V., 1971. Stratification of engorged *Ixodes ricinus* larvae overwintering in soil. Folia Parasitol. (Praha). 18, 261–266.
- Dusbábek, F., Dusbábek, F., 1996. Nymphal sexual dimorphism in the sheep tick *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae). Folia Parasitol. (Praha). 43, 75–79.

E

- Ebel, G.D., Kramer, L.D., 2004. Duration of tick attachment required for transmission of Powassan virus by deer ticks. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 71, 268–271.
- Edouard, S., Subramanian, G., Lefevre, B., Santos, A. Dos, Pouedras, P., Poinsignon, Y., Mediannikov, O., Al, E.E.T., 2013. Co-infection with *Arsenophonus nasoniae* and *Orientia tsutsugamushi* in a traveler. *Vector-borne Zoonotic Dis.* 13, 565–571.
- Ehrmann, S., Liira, J., Gärtner, S., Hansen, K., Brunet, J., Cousins, S.A.O.O., Deconchat, M., Decocq, G., Frenne, P. de, Smedt, P. de, Diekmann, M., Gallet-Moron, E., Kolb, A., Lenoir, J., Lindgren, J., Naaf, T., Paal, T., Valdés, A., Verheyen, K., Wulf, M., Scherer-Lorenzen, M., 2017. Environmental drivers of *Ixodes ricinus* abundance in forest fragments of rural European landscapes. *BMC Ecol.* 17, 1–14.
- Ehrmann, S., Ruyts, S.C., Scherer-Lorenzen, M., Bauhus, J., Brunet, J., Cousins, S.A.O.O., Deconchat, M., Decocq, G., De Frenne, P., De Smedt, P., Diekmann, M., Gallet-Moron, E., Gartner, S., Hansen, K., Kolb, A., Lenoir, J., Lindgren, J., Naaf, T., Paal, T., Panning, M., Prinz, M., Valdes, A., Verheyen, K., Wulf, M., Liira, J., 2018. Habitat properties are key drivers of *Borrelia burgdorferi* (s.l.) prevalence in *Ixodes ricinus* populations of deciduous forest fragments. *Parasites and Vectors* 11, 23 (15 p).
- Eichenberger, R.M., Deplazes, P., Mathis, A., 2015. Ticks on dogs and cats: A pet owner-based survey in a rural town in northeastern Switzerland. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 6, 267–271.
- Eisen, L., 2018. Pathogen transmission in relation to duration of attachment by *Ixodes scapularis* ticks. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 9, 535–542.
- Eisen, L., Dolan, M.C., 2018. Evidence for personal protective measures to reduce human contact with blacklegged ticks and for environmentally based control methods to suppress host-seeking blacklegged ticks and reduce infection with Lyme disease spirochetes in tick vectors and rodent. *J. of Medical Entomol.* 53, 1063–1092.
- Eisen, L., 2020. Vector competence studies with hard ticks and *Borrelia burgdorferi* sensu lato spirochetes: A review. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 11, 101359.
- Eldin, C., Mélenotte, C., Mediannikov, O., Ghigo, E., Million, M., Edouard, S., Mege, J., Maurin, M., 2017. From Q fever to *Coxiella burnetii* infection: A paradigm change. *Clin. Microbiol. Rev.* 30, 115–190.
- Elias, S.P., Smith, R.P., Morris, S.R., Rand, P.W., Lubelczyk, C., Lacombe, E.H., 2011. Density of *Ixodes scapularis* ticks on Monhegan Island after complete deer removal: A question of avian importation? *J. Vector Ecol.* 36, 11–23.
- El Imam, A.H., Taha, K.M., 2015. Malignant ovine theileriosis (*Theileria lestoquardi*): A review. *Jordan J. Biol. Sci.* 8, 165–174.
- Elmhalli, F.H., Pålsson, K., Örberg, J., Jaenson, T.G.T. 2009. Acaricidal effects of *Corymbia citriodora* oil containing para-menthane-3,8-diol against nymphs of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae). *Exp. Appl. Acarol.* 48, 251–262.
- Elmhalli, F., Pålsson, K., Örberg, J., Grandi, G., 2018. Acaricidal properties of ylang-ylang oil and star anise oil against nymphs of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae). *Exp. Appl. Acarol.* 76, 209–220.
- Elmhalli, F., Garboui, S.S., Borg-Karlson, A.K., Mozūraitis, R., Baldauf, S.L., Grandi, G., 2019. The repellency and toxicity effects of essential oils from the Libyan plants *Salvadora persica* and *Rosmarinus officinalis* against nymphs of *Ixodes ricinus*. *Exp. Appl. Acarol.* 77, 585–599.
- Estrada-Peña, A., Daniel, M., Frandsen, F., Gern, L., Gettinby, G., Gray, J.S., Jaenson, T.G.T., Jongejan, F., Kahl, O., Korenberg, E., Mehl, R., Nuttall, P.A., 1998. *Ixodes ricinus* strains in Europe. *Zentralblatt für Bakteriologie* 287, 185–189.

- Estrada-Peña, A., 2001. Distribution, abundance, and habitat preferences of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in northern Spain. *J. Med. Entomol.* 38, 361–370.
- Estrada-Peña, A., 2002. Understanding the relationships between landscape connectivity and abundance of *Ixodes ricinus* ticks. *Exp. Appl. Acarol.* 28, 239–248.
- Estrada-Peña, A., Osacar, J.J., Pichon, B., Gray, J.S., Estrada-Peña, A., Osácar, J.J., Pichon, B., Gray, J.S., 2005. Hosts and pathogen detection for immature stages of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in North-Central Spain. *Exp. Appl. Acarol.* 37, 257–268.
- Estrada-Peña, A., 2008. Climate, niche, ticks, and models: What they are and how we should interpret them. *Parasitol. Res.* 103, 87–95.
- Estrada-Peña, A., Nava, S., Petney, T., 2014. Description of all the stages of *Ixodes inopinatus* n. sp. (Acari: Ixodidae). *Ticks Tick. Borne. Dis.* 5, 734–743.
- Estrada-Peña, A., Cutler, S., Potkonjak, A., Vassier-Tussaut, M., Bortel, W., Zeller, H., Fernández-Ruiz, N., Mihalca, A.D., 2018. An updated meta-analysis of the distribution and prevalence of *Borrelia burgdorferi* s.l. in ticks in Europe. *Int. J. Health Geogr.* 17, 41.
- Esvelt, K.M., Gemmell, N.J., 2017. Conservation demands safe gene drive. *PLoS Biol.* 15, e2003850. (8 p).

F

- Fang, D.C., McCullough, J., 2016. Transfusion-transmitted *Babesia microti*. *Transfus. Med. Rev.* 30, 132–138.
- Ferianc, O., Lichard, M., 1967. Birds in the Tribec and Hronsky Inovec Mountains as hosts of ticks. *Bull. World Health Organ.* 36, 19–23.
- Fernandes, É.K.K., Bittencourt, V.R.E.P., Roberts, D.W., 2012. Perspectives on the potential of entomopathogenic fungi in biological control of ticks. *Exp. Parasitol.* 130, 300–305.
- Ferquel, E., Garnier, M., Marie, J., Bernède-Bauduin, C., Baranton, G., Pérez-Eid, C., Postic, D., 2006. Prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato and Anaplasmataceae members in *Ixodes ricinus* ticks in Alsace, a focus of Lyme borreliosis endemicity in France. *Appl. Environ. Microbiol.* 72, 3074–3078.
- Ferrante, M., González, E., Lövei, G.L., 2017. Predators do not spill over from forest fragments to maize fields in a landscape mosaic in central Argentina. *Ecol. Evol.* 7, 7699–7707.
- Ferté, H., Postic, D., Baranton, G., Ulmer, P., Chippaux, C., Léger, N., 1994. First isolation of *Borrelia afzelii* in France (Marne) from *Ixodes ricinus*. *Bull. la Société Pathol. Exot.* 87, 226–227.
- Fingerle, V., Schulte-Spechtel, U.C., Ruzic-Sabljic, E., Leonhard, S., Hofmann, H., Weber, K., Pfister, K., Strle, F., Wilske, B., 2008. Epidemiological aspects and molecular characterization of *Borrelia burgdorferi* s.l. from southern Germany with special respect to the new species *Borrelia spielmanii* sp. nov. *Int. J. Med. Microbiol.* 298, 279–290.
- Fischer, W.J., Schilter, B., Tritscher, A.M., Stadler, R.H., 2015. Contaminants of milk and dairy products: contamination resulting from farm and dairy practices, in: *Encyclopedia of Dairy Sciences*. pp. 887–897.
- Fischhoff, I.R., Burtis, J.C., Keesing, F., Ostfeld, R.S., 2018. Tritrophic interactions between a fungal pathogen, a spider predator, and the blacklegged tick. *Ecol. Evol.* 8, 7824–7834.
- Fischhoff, I.R., Bowden, S.E., Keesing, F., Ostfeld, R.S., 2019. Systematic review and meta-analysis of tick-borne disease risk factors in residential yards, neighborhoods, and beyond. *BMC Infect. Dis.* 19, 1–11.
- Fischhoff, I.R., Keesing, F., Ostfeld, R.S., 2019. Risk factors for bites and diseases associated with black-legged ticks: a meta-analysis. *Am. J. Epidemiol.* 188, 1742–1750.

- Flagel, D.G., Belovsky, G.E., Beyer Jr., D.E., 2015. Natural and experimental tests of trophic cascades: gray wolves and white-tailed deer in a Great Lakes forest. *Oecologia* 180, 1183–1194.
- Florin, T.A., Zaoutis, T.E., Zaoutis, L.B., 2014. Beyond cat scratch disease: Widening spectrum of *Bartonella henselae* infection. *Pediatrics* 121, e1413 (13 p).
- Fogarty, M.J., Hetrick, W.M., 1973. Summer foods of cattle egrets in North Central Florid. *Auk* 90, 268–280.
- Foil, L.D., Coleman, P., Eisler, M., Fragoso-sanchez, H., Garcia-vazquez, Z., Guerrero, F.D., Jonsson, N.N., Pruett, J.H., Torr, S., 2004. Factors that influence the prevalence of acaricide resistance and tick-borne diseases. *Vet. Parasitol.* 125, 163–181.
- Földvári, G., Farkas, R., Lakos, A., 2005. *Borrelia spielmanii* erythema migrans, Hungary. *Emerg. Infect. Dis.* 11, 1794–1795.
- Földvári, G., Jahfari, S., Rigó, K., Jablonszky, M., Szekeres, S., Majoros, G., Tóth, M., Molnár, V., Coipan, E.C., Sprong, H., 2014. *Candidatus* Neoehrlichia mikurensis and *Anaplasma phagocytophilum* in urban hedgehogs. *Emerg. Infect. Dis.* 20, 496–498.
- Foley, J.E., Nieto, N.C., 2010. Tularemia. *Vet. Microbiol.* 140, 332–338.
- Fourie, J.J., Evans, A., Labuschagne, M., Crafford, D., Madder, M., Pollmeier, M., Schunack, B., 2019. Transmission of *Anaplasma phagocytophilum* (Foggie, 1949) by *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758) ticks feeding on dogs and artificial membranes. *Parasites and Vectors* 12, 136.
- Fournier, P.E., Grunnenberger, F., Jaulhac, B., Gastinger, G., Raoult, D., 2000. Evidence of *Rickettsia helvetica* infection in humans, Eastern France. *Emerg. Infect. Dis.* 6, 389–392.
- Fournier, L., Roussel, V., Couturier, E., Jaulhac, B., Goronflot, T., Septfons, A., de Martino, S., Guerreiro, S., Launay, T., de Valk, H., Blanchon, T., 2018. Épidémiologie de la borréliose de Lyme en médecine générale, France métropolitaine, 2009-2016. *Bull. épidémiologique Hebd.* 19–20, 383–388.

G

- Galay, R.L., Hernandez, E.P., Talactac, M.R., Maeda, H., Kusakisako, K., Umemiya-Shirafuji, R., Mochizuki, M., Fujisaki, K., Tanaka, T., 2016. Induction of gene silencing in *Haemaphysalis longicornis* ticks through immersion in double-stranded RNA. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 7, 813–816.
- Galun, R., Warburg, M., Avivi, A., 1967. Studies on the application of the sterility method in the tick *Ornithodoros tholozani*. *Entomol. Exp. Appl.* 10, 143–152.
- Gao, G.F., Jiang, W.R., Hussain, M.H., Venugopal, K., Gritsun, T.S., Reid, H.W., Gould, E.A., 1993. Sequencing and antigenic studies of a Norwegian virus isolated from encephalomyelitic sheep confirm the existence of louping ill virus outside Great Britain and Ireland. *J. Gen. Virol.* 74, 109–114.
- Gargili, A., Estrada-Peña, A., Spengler, J.R., Lukashev, A., Nuttall, P.A., Bente, D.A., 2017. The role of ticks in the maintenance and transmission of Crimean-Congo hemorrhagic fever virus: a review of published field and laboratory studies. *Antiviral Res.* 144, 93–119.
- Gasparich, G.E., 2002. Spiroplasmas: evolution, adaptation and diversity. *Front. Biosci.* 7, 619–640.
- Gassner, F., Verbaarschot, P., Smallegange, R.C., Spitzen, J., Van Wieren, S.E., Takken, W., 2008. Variations in *Ixodes ricinus* density and *Borrelia* infections associated with cattle introduced into a woodland in The Netherlands. *Appl. Environ. Microbiol.* 74, 7138–7144.
- Gehring, T.M., Swihart, R.K., 2003. Body size, niche breadth, and ecologically scaled responses to habitat fragmentation: mammalian predators in an agricultural landscape. *Biol. Conserv.* 109, 283–295.

- Genchi, M., Prati, P., Vicari, N., Manfredini, A., Sacchi, L., Clementi, E., Bandi, C., Epis, S., Fabbi, M., 2015. *Francisella tularensis*: No evidence for transovarial transmission in the tularemia tick vectors *Dermacentor reticulatus* and *Ixodes ricinus*. PLoS One 10, e0133593 (13 p).
- George, J.E., Pound, J.M., Davey, R.B., 2004. Chemical control of ticks on cattle and the resistance of these parasites to acaricides. Parasitology 129, S353–S366.
- Gerhart, J.G., Moses, A.S., Raghavan, R., 2016. A *Francisella*-like endosymbiont in the Gulf Coast tick evolved from a mammalian pathogen. Nat. Publ. Gr. 6, 33670 (6 p).
- Gern, L., Toutoungi, L.N., Hu, C.M., Aeschlimann, A., 1991. *Ixodes (Pholeoixodes) hexagonus*, an efficient vector of *Borrelia burgdorferi* in the laboratory. Med. Vet. Entomol. 5, 431–435.
- Gern, L., Rais, O., 1996. Efficient transmission of *Borrelia burgdorferi* between cofeeding *Ixodes ricinus* ticks (Acari: Ixodidae). J. Med. Entomol. 33, 189–192.
- Gern, L., Sell, K., 2009. Isolation of *Borrelia burgdorferi* sensu lato from the skin of the European badger (*Meles meles*) in Switzerland. Vector-Borne Zoonotic Dis. 9, 207–208.
- Geurden, T., Becskei, C., Six, R.H., Maeder, S., Latrofa, M.S., Otranto, D., Farkas, R., 2018. Detection of tick-borne pathogens in ticks from dogs and cats in different European countries. Ticks Tick. Borne. Dis. 9, 1431–1436.
- Ghuri, N.H., Ijaz, M., Hussain, S., Ali, A., Ghaffar, A., Saleem, S., Kashif, M., Umair, M., Ghani, U., Rafi, M., Manzoor, H., 2019. A comprehensive review on past, present and future aspects of canine theileriosis. Microb. Pthogenes. 126, 116–122.
- Gibbons, D., Morrissey, C., Mineau, P., 2015. A review of the direct and indirect effects of neonicotinoids and fipronil on vertebrate wildlife. Environ. Sci. Pollut. Res. 22, 103–118.
- Gilbert, L., 2010. Altitudinal patterns of tick and host abundance: a potential role for climate change in regulating tick-borne diseases? Oecologia 162, 217–225.
- Gilbert, L., Aungier, J., Tomkins, J.L., 2014. Climate of origin affects tick (*Ixodes ricinus*) host-seeking behavior in response to temperature: Implications for resilience to climate change? Ecol. Evol. 4, 1186–1198.
- Gilbert, L., 2016. Louping ill virus in the UK: a review of the hosts, transmission and ecological consequences of control. Exp. Appl. Acarol. 68, 363–374.
- Gilot, B., Beaucournu, J.C., Pautou, G., Fayard, A., Moncada, E., 1976. Contribution à la connaissance de la répartition et de l'écologie d'*Ixodes trianguliceps* en France, et plus particulièrement dans le Sud-Est. Acta Trop. 33, 254–286.
- Gilot, B., Marjolet, M., 1982. Contribution to the study of human parasitism by ticks (Ixodidae and Argasidae), particularly in south-eastern France. Med. Mal. Infect. 12, 340–351.
- Gilot, B., Pautou, G., Moncada, J.G.E., 1976. Contribution à l'étude des Ixodidae des Monts Cantabriques (Espagne). Parasite 52, 241–254.
- Gilot, B., Rogers, P., Lachet, B., 1985. Biological and ecological data on the ticks of lagomorphs (and especially those of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* L.) in the French Alps and their surrounding countryside. Acarologia 26, 335–354.
- Gilot, B., Pichot, J., Doche, B., 1989. Les tiques du Massif Central (France). I: Les ixodides (Acariens, Ixodoidea) parasites de carnivores et d'ongulés domestiques sur la bordure orientale du massif. Acarologia 30, 191–207.
- Gilot, B., Bonnefille, M., Degeilh, B., Beaucournu, J.-C.C., Pichot, J., Guiguen, C., 1994a. The development of *Ixodes ricinus* (Linné, 1758) in French forests: The roe-deer, *Capreolus capreolus* (L., 1758) used as a biological marker. Parasite 1, 81–85.

- Gilot, B., Guiguen, C., Degeilh, B., Doche, B., Pichot, J., Beaucournu, J.C., 1994b. Phytoecological mapping of *Ixodes ricinus* as an approach to the distribution of Lyme borreliosis in France, in: Lyme Borreliosis. New York : Plenum, 1984-, France, pp. 105–112.
- Gilot, B., Doche, B., B, Degeilh, B., Guigen, C., Pichot, J., 1995. Bases acarologiques pour l'étude épidémiologique de la borreliose de Lyme: les populations d'*Ixodes ricinus* Linné, 1758 du sud-ouest français. *Acarologia* 36, 117–132.
- Gilot, B., Degeilh, B., Pichot, J., Doche, B., Guiguen, C., 1996. Prevalence of *Borrelia burgdorferi* (sensu lato) in *Ixodes ricinus* (L.) populations in France, according to a phytoecological zoning of the territory. *Eur. J. Epidemiol.* 12, 395–401.
- Ginsberg, H.S., Zhioua, E., 1999. Influence of deer abundance on the abundance of questing adult *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae). *J. Med. Entomol.* 36, 376–381.
- Goldstein, V., 2017. Vectorial epidemiology of Lyme borreliosis in France. PhD thesis. Université de Strasbourg, France.
- Goldstein, V., Boulanger, N., Schwartz, D., George, J.-C., Ertlen, D., Zilliox, L., Schaeffer, M., Jaulhac, B., 2018. Factors responsible for *Ixodes ricinus* nymph abundance: Are soil features indicators of tick abundance in a French region where Lyme borreliosis is endemic? *Ticks Tick. Borne. Dis.* 9, 938–944.
- Gómez-Díaz, E., Boulinier, T., Sertour, N., Cornet, M., Ferquel, E., McCoy, K.D., 2011. Genetic structure of marine *Borrelia garinii* and population admixture with the terrestrial cycle of Lyme borreliosis. *Environ. Microbiol.* 13, 2453–2467.
- Gomes-Solecki, M., Arnaboldi, P.M., Backenson, P.B., Benach, J.L., Cooper, C.L., Dattwyler, R.J., Diuk-wasser, M., Fikrig, E., Hovius, J.W., Laegreid, W., Lundberg, U., Marconi, R.T., Marques, A.R., Molloy, P., Narasimhan, S., Pal, U., Pedra, J.H.F., Plotkin, S., Rock, D.L., Rosa, P., Iii, S.R.T., Tsao, J., Yang, X.F., 2020. Protective immunity and new vaccines for Lyme disease. *Clin. Infect. Dis.* 70, 1768–1773.
- Gondard, M., Michelet, L., Nisavanh, A., Devillers, E., Delannoy, S., Fach, P., Aspan, A., Ullman, K., Chirico, J., Hoffmann, B., Van Der Wal, F.J., De Koeijer, A., Van Solt-Smits, C., Jahfari, S., Sprong, H., Mansfield, K.L., Fooks, A.R., Klitgaard, K., Bødker, R., Moutailler, S., 2018. Prevalence of tick-borne viruses in *Ixodes ricinus* assessed by high-throughput real-time PCR. *Pathog. Dis.* 76, fty083 (13 p).
- González-Barrio, D., Ruiz-fons, F., 2019. *Coxiella burnetii* in wild mammals: A systematic review. *Transbound. Emerg. Dis.* 66, 662–671.
- Graf, J.-F., 1974. Ecologie et éthologie d'*Ixodes ricinus* L. en Suisse (Ixodoidea : Ixodidae) Troisième note : Copulation, nutrition et ponte. *Acarologia* 60, 636–642.
- Graf, J.-F., 1978. Copulation, nutrition et ponte chez *Ixodes ricinus* L. (Ixodidae). 3^e partie. *Bull Soc Entomol. Suisse* 51, 347-360.
- Gray, J.S., 1981. The fecundity of *Ixodes ricinus* (L.) (Acarina: Ixodidae) and the mortality of its developmental stages under field conditions. *Bull. Entomol. Res.* 71, 533–542.
- Gray, J.S., De Vos, A.J., 1981. Studies on a bovine *Babesia* transmitted by *Hyalomma marginatum rufipes* Koch, 1844. *Onderstepoort J. Vet. Res.* 223, 215–223.
- Gray, J., Von Stedingk, L.V., Gürtelschmid, M., Granström, M., 2002. Transmission studies of *Babesia microti* in *Ixodes ricinus* ticks and gerbils. *J. Clin. Microbiol.* 40, 1259–1263.
- Gray, J.S., 2008. *Ixodes ricinus* seasonal activity: Implications of global warming indicated by revisiting tick and weather data. *Int. J. Med. Microbiol.* 298, 19–24.
- Gray, J.S., Dautel, H., Estrada-Peña, A., Kahl, O., Lindgren, E., 2009. Effects of climate change on ticks and tick-borne diseases in Europe. *Interdiscip. Perspect. Infect. Dis.* 2009, 593232.
- Gray, J.S., Kahl, O., Lane, R.S., Levin, M.L., Tsao, J.I., 2016. Diapause in ticks of the medically important *Ixodes ricinus* species complex. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 7, 992–1003.

- Gray, J.S., Estrada-Peña, A., Zintl, A., 2019. Vectors of babesiosis. *Annu. Rev. Entomol.* 64, 149–165.
- Gray, A., Capewell, P., Loney, C., Katzer, F., Shiels, B.R., Weir, W., 2019. Sheep as host species for zoonotic *Babesia venatorum*, United Kingdom. *Emerg. Infect. Dis.* 25, 10–13.
- Grech-Angelini, S., Stachurski, F., Lancelot, R., Boissier, J., Allienne, J.-F., Marco, S., Maestrini, O., Uilenberg, G., 2016. Ticks (Acari: Ixodidae) infesting cattle and some other domestic and wild hosts on the French Mediterranean island of Corsica. *Parasites and Vectors* 9, 582 (11 p.).
- Grech-Angelini, S., Stachurski, F., Vayssier-Taussat, M., Devillers, E., Casabianca, F., Lancelot, R., Uilenberg, G., Moutailler, S., 2020a. Tick-borne pathogens in ticks (Acari: Ixodidae) collected from various domestic and wild hosts in Corsica (France), a Mediterranean island environment. *Transbound. Emerg. Dis.* 67, 745–757.
- Grech-Angelini, S., Lancelot, R., Ferraris, O., Peyrefitte, C.N., Vachery, N., Pédarrieu, A., 2020b. Crimean-Congo Hemorrhagic Fever virus antibodies among livestock on Corsica, France, 2014–2016. *Emerg. Infect. Dis.* 26, 1041–1044.
- Grégoire, A., Faivre, B., Heeb, P., Cezilly, F., 2002. A comparison of infestation patterns by *Ixodes* ticks in urban and rural populations of the common blackbird *Turdus merula*. *Ibis (Lond. 1859)*. 144, 640–645.
- Gregory, R.D., Vorisek, P., Strien, A.V.A.N., Meyling, A.W.G., Jiguet, F., Fornasari, L., Reif, J., Chylarecki, P., Burfield, I.A.N.J., 2007. Population trends of widespread woodland birds in Europe. *Ibis (Lond. 1859)*. 149, 78–97.
- Gresiková, M., Blaskovic, D., Nosek, J., 1966. Ecology of arboviruses transmitted by *Ixodes ricinus* ticks with particular regard to Czechoslovakia. *Atti della Soc. Peloritana di Sci. Fis. Mat. e Nat.* 12, 3–32.
- Gritsun, T.S., Lashkevich, V.A., Gould, E.A., 2003. Tick-borne encephalitis. *Antiviral Res.* 57, 129–146.
- Guerrero, F.D., Lovis, L., Martins, J.R., 2012. Acaricide resistance mechanisms in *Rhipicephalus (Boophilus) microplus*. *Rev. Bras. Parasitol. Veterinária* 21, 1–6.
- Gurycova, D., Kocianova, E., Vyrostekova, V., Rehacek, J., 1995. Prevalence of ticks infected with *Francisella tularensis* in natural foci of tularemia in western Slovakia. *Eur. J. Epidemiol.* 11, 469–474.

H

- Haapasalo, K., Suomalainen, P., Sukura, A., Siikamäki, H., Jokiranta, T.S., 2010. Fatal babesiosis in man, Finland, 2004. *Emerg. Infect. Dis.* 16, 1116–1118.
- Hair, J.A., Hoch, A.L., Buckner, R.G., Barker, R.W., 1992. Fawn hematology and survival following tick infestation and theileriasis. *J. Agric. Entomol.* 9, 301–319.
- Halliday, F.W., Rohr, J.R., 2019. Measuring the shape of the biodiversity-disease relationship across systems reveals new findings and key gaps. *Nat. Commun.* 10, 5032 (10 p).
- Halliday, F.W., Rohr, J.R., Laine, A.-L., 2020. Biodiversity loss underlies the dilution effect of biodiversity. *Ecol. Lett.* 23, 1611–1622.
- Halos, L., Jamal, T., Maillard, R., Beugnet, F., Le Menach, A., Boulouis, H.-J., Vayssier-Taussat, M., 2005. Evidence of *Bartonella* sp. in questing adult and nymphal *Ixodes ricinus* ticks from France and co-infection with *Borrelia burgdorferi* sensu lato and *Babesia* sp. *Vet. Res.* 36, 79–87.
- Halos, L., Mavris, M., Vourc'h, G., Maillard, R., Barnouin, J., Boulouis, H.J., Vayssier-Taussat, M., 2006a. Broad-range PCR-TTGE for the first-line detection of bacterial pathogen DNA in ticks. *Vet. Res.* 37, 245–253.

- Halos, L., Vourc'h, G., Cotte, V., Gasqui, P., Barnouin, J., Boulous, H.-J., Vayssier-Taussat, M., 2006b. Prevalence of *Anaplasma phagocytophilum*, *Rickettsia* sp. and *Borrelia burgdorferi* sensu lato DNA in questing *Ixodes ricinus* ticks from France. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1078, 316–319.
- Halos, L., Bord, S., Cotté, V., Gasqui, P., Abrial, D., Barnouin, J., Boulouis, H.-J., Vayssier-Taussat, M., Vourc'h, G., 2010. Ecological factors characterizing the prevalence of bacterial tick-borne pathogens in *Ixodes ricinus* ticks in pastures and woodlands. *Appl. Environ. Microbiol.* 76, 4413–4420.
- Hanincova, K., Schäfer, S.M., Etti, S., Sewell, H.S., Taragelová, V., Ziak, D., Labuda, M., Kurtenbach, K., 2003a. Association of *Borrelia afzelii* with rodents in Europe. *Parasitology* 126, 11–20.
- Hanincova, K., Taragelova, V., Koci, J., Schafer, S.M., Hails, R., Ullmann, A.J., Piesman, J., Labuda, M., Kurtenbach, K., 2003b. Association of *Borrelia garinii* and *B. valaisiana* with songbirds in Slovakia. *Appl. Environ. Microbiol.* 69, 2825–2830.
- Hansmann, Y., Gut, J.P., Remy, V., Martinot, M., Witz Allard, M., Christmann, D., 2006. Tick-borne encephalitis in eastern France. *Scand. J. Infect. Dis.* 38, 520–526.
- Harik, N.S., 2013. Tularemia: epidemiology, diagnosis, and treatment. *Pediatr. Ann.* 42, 288–292.
- Harrison, A., Montgomery, W.I., Bown, K.J., 2011. Investigating the persistence of tick-borne pathogens via the R0 model. *Parasitology* 138, 896–905.
- Hartelt, K., Wurst, E., Collatz, J., Zimmermann, G., Kleespies, R.G., Oehme, R.M., Kimmig, P., Steidle, J.L.M., Mackenstedt, U., 2008. Biological control of the tick *Ixodes ricinus* with entomopathogenic fungi and nematodes: preliminary results from laboratory experiments. *Int. J. Med. Microbiol.* 298, 314–320.
- Hartemink, N.A., Randolph, S.E., Davis, S.A., Heesterbeek, J.A.P., 2008. The basic reproduction number for complex disease systems: defining R0 for tick-borne infections. *Am. Nat.* 171, 743–754.
- Hasle, G., Røed, K.H., Leinaas, H.P., 2008. Multiple paternity in *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae), assessed by microsatellite markers. *J. Parasitol.* 94, 345–347.
- Hassan, S.M., Dipeolu, O.O., Amoo, A.O., Odhiambo, T.R., 1991. Predation on livestock ticks by chickens. *Vet. Parasitol* 38, 199–204.
- Hassan, S.M., Dipeolu, O.O., Munyinyi, D.M., 1992. Influence of exposure period and management methods on the effectiveness of chickens as predators of ticks infesting cattle. *Vet. Parasitol.* 43, 301–309.
- Hauck, D., Springer, A., Pachnicke, S., Schunack, B., Fingerle, V., Strube, C., 2019. *Ixodes inopinatus* in northern Germany: occurrence and potential vector role for *Borrelia* spp., *Rickettsia* spp., and *Anaplasma phagocytophilum* in comparison with *Ixodes ricinus*. *Parasitol. Res.* 118, 3205–3216.
- Healy, J.A.E., Bourke, P., 2004. Field evidence for aggregating behaviour in the tick *Ixodes ricinus* L. *Acarologia* 44, 3–13.
- Hedges, L.M., Brownlie, J.C., Neill, S.L.O., Johnson, K.N., 2008. *Wolbachia* and virus protection in insects. *Science.* 322, 702.
- Heigl, Z., von Zeipel, G., 1966. Experimental infection with tick-borne encephalitis virus in *Clethrionomys glareolus*, *Apodemus flavicollis*, *Apodemus sylvaticus* and *Mus musculus*. I. Virological studies. *Acta Pathol. Microbiol. Scand.* 66, 489–509.
- Heinzen, R.A., Hackstadt, T., Samuel, J.E., 1999. Developmental biology of *Coxiella burnetii*. *Trends Microbiol.* 7, 149–154.
- Herpe, B., Schuffenecker, I., Pillot, J., Malvy, D., Clouzeau, B., Bui, N., Vargas, F., Gruson, D., Zeller, H., Lafon, M.E., Fleury, H., Hilbert, G., 2007. Tickborne encephalitis, Southwestern France. *Emerg. Infect. Dis.* 13, 1114–1116.

- Herrmann, C., Gern, L., 2010. Survival of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) under challenging conditions of temperature and humidity is influenced by *Borrelia burgdorferi* sensu lato infection. *J. Med. Entomol.* 47, 1196–1204.
- Herrmann, C., Gern, L., 2012. Do the level of energy reserves, hydration status and *Borrelia* infection influence walking by *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) ticks? *Parasitology* 139, 330–337.
- Herrmann, C., Gern, L., 2013. Survival of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) nymphs under cold conditions is negatively influenced by frequent temperature variations. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 4, 445–451.
- Herrmann, C., Gern, L., 2015. Search for blood or water is influenced by *Borrelia burgdorferi* in *Ixodes ricinus*. *Parasites and Vectors* 8, 6 (8 p).
- Hestvik, G., Smith, L.A., Fox, N.J., Uhlhorn, H., Artois, M., Hannant, D., Hutchings, M.R., Mattsson, R., Yon, L., Gavier-Widen, D., 2014. The status of tularemia in Europe in a one-health context: a review. *Epidemiol. Infect.* 143, 2137–2160.
- Hestvik, G., Uhlhorn, H., Södersten, F., Åkerström, S., Karlsson, E., Westergren, E., Gavier-Widén, D., 2017. Tularaemia in European brown hares (*Lepus europaeus*) and mountain hares (*Lepus timidus*) characterized by histopathology and immunohistochemistry: organ lesions and suggestions of routes of infection and shedding. *J. Comp. Pathol.* 157, 103–114.
- Hewison, A.J.M., Angibault, J.-M., Cargnelutti, B., Coulon, A., Rames, J.-L., Serrano, E., Verheyden, H., Morellet, N., 2007. Using radio-tracking and direct observation to estimate roe deer *Capreolus capreolus* density in a fragmented landscape: a pilot study. *Wildlife Biol.* 13, 313–320.
- Heyl, J., de Mendonça, P.G., 2011. Tick infestation in roe deer (*Capreolus capreolus*) from Thuringia (Germany). *Acta Zool. Bulg.* 63, 313–317.
- Heylen, D., Tjisse, E., Fonville, M., Matthysen, E., Sprong, H., 2013. Transmission dynamics of *Borrelia burgdorferi* s.l. in a bird tick community. *Environ. Microbiol.* 15, 663–673.
- Heylen, D., Sprong, H., van Oers, K., Fonville, M., Leirs, H., Matthysen, E., 2014. Are the specialized bird ticks, *Ixodes arboricola* and *I. frontalis*, competent vectors for *Borrelia burgdorferi* sensu lato? *Environ. Microbiol.* 16, 1081–1089.
- Heylen, D., Fonville, M., Docters-van Leeuwen, A., Stroo, A., Duisterwinkel, M., Van Wieren, S., Diuk-Wasser, M., de Bruin, A., Sprong, H., 2017a. Pathogen communities of songbird-derived ticks in Europe's low countries. *Parasites and Vectors* 10, 497.
- Heylen, D., Krawczyk, A., Lopes de Carvalho, I., Nuncio, M.S., Sprong, H., Norte, A.C., 2017b. Bridging of cryptic *Borrelia* cycles in European songbirds. *Environ. Microbiol.* 19, 1857–1867.
- Heylen, D., Schmidt, O., Dautel, H., Gern, L., Kampen, H., Newton, J., Gray, J., 2019. Host identification in unfed ticks from stable isotope compositions ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$). *Med. Vet. Entomol.* 33, 360–366.
- Heyman, P., Cochez, C., Hofhuis, A., van der Giessen, J., Sprong, H., Porter, S.R., Losson, B., Saegerman, C., Donoso-Mantke, O., Niedrig, M., Papa, A., 2010. A clear and present danger: tick-borne diseases in Europe. *Expert Rev. Anti. Infect. Ther.* 8, 33–50.
- Hilgenboecker, K., Hammerstein, P., Schlattmann, P., Telschow, A., Werren, J.H., 2008. How many species are infected with *Wolbachia*?—a statistical analysis of current data. *FEMS Microbiol. Lett.* 281, 215–220.
- Hinckley, A.F., Meek, J.I., Ray, J.A.E., Niesobecki, S.A., Connally, N.P., Feldman, K.A., Jones, E.H., Backenson, P.B., White, J.L., Lukacik, G., Kay, A.B., Miranda, W.P., Mead, P.S., 2016. Effectiveness of residential acaricides to prevent Lyme and other tick-borne diseases in humans. *J. Infect. Dis.* 214, 182–188.
- Hjort, C., Lindholm, Claes-göran, Hjort, C., Lindholm, Claes-göran, 1978. Annual bird ringing totals and population fluctuations. *Oikos* 30, 387–392.

- Hodzic, E., Feng, S., Freet, K.J., Borjesson, D.L., Barthold, S.W., 2002. *Borrelia burgdorferi* population kinetics and selected gene expression at the host-vector interface. *Infect. Immun.* 70, 3382–3388.
- Hoen, A.G., Rollend, L.G., Papero, M.A., Carroll, J.F., Daniels, T.J., Mather, T.N., Schulze, T.L., Stafford, K.C., Fish, D., 2009. Effects of tick control by acaricide self-treatment infection prevalence and entomologic risk. *Vector-borne Zoonotic Dis.* 9, 431–438.
- Honzakova, E., 1973. Survival and development of ticks *Ixodes ricinus*, *Ixodes hexagonus* and *Dermacentor marginatus* in the period of maximum summer temperatures. *Folia Parasitol. (Praha).* 20, 263–266.
- Hofmeester, T.R., Coipan, E.C., van Wieren, S.E., Prins, H.H.T.T., Takken, W., Sprong, H., 2016. Few vertebrate species dominate the *Borrelia burgdorferi* s.l. life cycle. *Environ. Res. Lett.* 11, 043001, (16p).
- Hofmeester, T.R., Jansen, P.A., Wijnen, H.J., Coipan, E.C., Fonville, M., Prins, H.H.T., Sprong, H., Van Wieren, S.E., 2017a. Cascading effects of predator activity on tick-borne disease risk. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 284, 20170453, (8 p).
- Hofmeester, T.R., Sprong, H., Jansen, P.A., Prins, H.H.T., Van Wieren, S.E., 2017. Deer presence rather than abundance determines the population density of the sheep tick, *Ixodes ricinus*, in Dutch forests. *Parasites and Vectors* 10, 1–8.
- Hofmeester, T.R., Marcus Rowcliffe, J., Jansen, P.A., 2017. Quantifying the availability of vertebrate hosts to ticks: A camera-trapping approach. *Front. Vet. Sci.* 4.
- Holt, R.D., Roy, M., The, S., Naturalist, A., May, N., Holt, R.D., Roy, M., 2014. Predation can increase the Prevalence of infectious disease. *Am. Nat.* 169, 690–699.
- Hornok, S., Sugár, L., Horváth, G., Kovács, T., Micsutka, A., Gönczi, E., Flaisz, B., Takács, N., Farkas, R., Meli, M.L., Hofmann-Lehmann, R., 2017. Evidence for host specificity of *Theileria capreoli* genotypes in cervids. *Parasites and Vectors* 10, 473 (4 p).
- Hosokawa, T., Koga, R., Kikuchi, Y., Meng, X., Fukatsu, T., 2010. *Wolbachia* as a bacteriocyte-associated nutritional mutualist. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 769–774.
- Hu, R., Hyland, K.E., Oliver, J.H.S., 1998. A review on the use of *Ixodiphagus* wasps (Hymenoptera: Encyrtidae) as natural enemies for the control of ticks (Acari: Ixodidae). *Syst. Appl. Acarol.* 3, 19–28.
- Huang, C., Kay, S.C., Davis, S., Tufts, D.M., Gaffett, K., Tefft, B., Diuk-Wasser, M.A., 2019. High burdens of *Ixodes scapularis* larval ticks on white-tailed deer may limit Lyme disease risk in a low biodiversity setting. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 10, 258–268.
- Huang, Z.Y.X., de Boer, W.F., van Langevelde, F., Olson, V., Blackburn, T.M., Prins, H.H.T., 2013. Species' life-history traits explain interspecific variation in reservoir competence: a possible mechanism underlying the dilution effect. *PLoS One* 8, e54341 (6p).
- Hubálek, Z., Treml, F., Halouzka, J., Juricova, Z., Hunady, M., Janik, V., 1996. Frequent isolation of *Francisella tularensis* from *Dermacentor reticulatus* ticks in an enzootic focus of tularaemia. *Med. Vet. Entomol.* 10, 241–246.
- Hubálek, Z., Halouzka, J., Juřicová, Z., Šikutová, S., Rudolf, I., 2006. Effect of forest clearing on the abundance of *Ixodes ricinus* ticks and the prevalence of *Borrelia burgdorferi* s.l. *Med. Vet. Entomol.* 20, 166–172.
- Hubbard, M.J., Baker, A.S., Cann, K.J., 1998. Distribution of *Borrelia burgdorferi* s.l. spirochaete DNA in British ticks (Argasidae and Ixodidae) since the 19th century, assessed by PCR. *Med. Vet. Entomol.* 12, 89–97.
- Hudopisk, N., Korva, M., Janet, E., Simetinger, M., Grgic-Vitek, M., Gubenšek, J., Natek, V., Kraigher, A., Strle, F., Avšič-Županc, T., 2013. Tick-borne encephalitis associated with consumption of raw goat milk, Slovenia, 2012. *Emerg. Infect. Dis.* 19, 3–5.

- Humair, P.F., Gern, L., 1998. Relationship between *Borrelia burgdorferi* sensu lato species, red squirrels (*Sciurus vulgaris*) and *Ixodes ricinus* in enzootic areas in Switzerland. *Acta Trop.* 69, 213–227.
- Humair, P.-F., Postic, D., Wallich, R., Gern, L., 1998. An avian reservoir (*Turdus merula*) of the Lyme borreliosis spirochetes. *Zentralblatt für Bakteriologie* 287, 521–538.
- Humair, P.F., Rais, O., Gern, L., 1999. Transmission of *Borrelia afzelii* from *Apodemus* mice and *Clethrionomys* voles to *Ixodes ricinus* ticks: differential transmission pattern and overwintering maintenance. *Parasitology* 118, 33–42.

I

- Inokuma, H., Seino, N., Suzuki, M., Kaji, K., Takahashi, H., Igota, H., Inoue, S., 2008. Detection of *Rickettsia helvetica* DNA from peripheral blood of sika deer (*Cervus nippon yesoensis*) in Japan. *J. Wildl. Dis.* 44, 164–167.
- Ioannou, I., Chochohlakis, D., Kasinis, N., Anayiotos, P., Lyssandrou, A., Papadopoulos, B., Tselentis, Y., Psaroulaki, A., 2009. Carriage of *Rickettsia* spp., *Coxiella burnetii* and *Anaplasma* spp. by endemic and migratory wild birds and their ectoparasites in Cyprus. *Clin. Microbiol. Infect.* 15, 158–160.
- Isenhardt, F., DeSante, D., 1983. Observations of scrub jays cleaning ectoparasites from black-tailed deer. *Condor* 87, 145–147.

J

- Jaenson, T.G.T., Tälleklint, L., 1996. Lyme borreliosis spirochetes in *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) and the varying Hare on isolated islands in the Baltic Sea. *J. Med. Entomol.* 33, 339–343.
- Jaenson, T.G.T.T., Jaenson, D.G.E.E., Eisen, L., Petersson, E., Lindgren, E., 2012a. Changes in the geographical distribution and abundance of the tick *Ixodes ricinus* during the past 30 years in Sweden. *Parasites and Vectors* 5, 8 (15 p.).
- Jaenson, T.G.T., Hjertqvist, M., Bergström, T., Lundkvist, Å., 2012b. Why is tick-borne encephalitis increasing? A review of the key factors causing the increasing incidence of human TBE in Sweden. *Parasites and Vectors* 5, 1–13.
- Jahfari, S., Coipan, E.C., Fonville, M., Docters van Leeuwen, A., Hengeveld, P., Heylen, D., Heyman, P., van Maanen, C., Butler, C.M., Földvári, G., Szekeres, S., van Duijvendijk, G., Tack, W., Rijks, J.M., van der Giessen, J., Takken, W., van Wieren, S.E., Takumi, K., Sprong, H., 2014. Circulation of four *Anaplasma phagocytophilum* ecotypes in Europe. *Parasites and Vectors* 7, 365 (11 p.).
- Janer Castro, E., Klafke, G.M., Capurro, M.L., Schumaker, T.T.S., 2015. Cross-resistance between fipronil and lindane in *Rhipicephalus (Boophilus) microplus*. *Vet. Parasitol.* 210, 77–83.
- Jeffries, C.L., Mansfield, K.L., Phipps, L.P., Wakeley, P.R., Mearns, R., Schock, A., Bell, S., Breed, A.C., Fooks, A.R., Johnson, N., 2014. Louping ill virus: an endemic tick-borne disease of Great Britain. *J. Gen. Virol.* 95, 1005–1014.
- Jenkins, D.W., 1964. Pathogens, parasites and predators of medically important arthropods. Annotated list and bibliography. *Bull. World Health Organ.* 30, 5–10.
- Jensen, P.M., Hansen, H., Frandsen, F., 2000. Spatial risk assessment for Lyme borreliosis in Denmark. *Scand. J. Infect. Dis.* 32, 545–550.

- Jensen, P.M., Kaufmann, U., 2003. Seasonal and diel activity of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) subpopulations in Denmark. Aspects of size, physiological age, and malate dehydrogenase genotype in a forest site without any undergrowth. *Exp. Appl. Acarol.* 30, 289–303.
- Jensen, P.M., Skarphedinsson, S., Semenov, A., 2004. Tætheder af *skovflåten* (*Ixodes ricinus*) og koeksistens af Louping ill-virus og tick borne encephalitis-virus på Bornholm [Densities of the tick *Ixodes ricinus* and coexistence of the Louping ill virus and tick borne encephalitis on the island of Bornholm]. *Ugeskr. Laeger* 166, 2563–2565.
- Johnson, R.C., Schmid, G.P., Hyde, F.W., Steigerwalt, A.G., Don, J., 1984. *Borrelia burgdorferi* sp. nov.: Etiologic agent of Lyme disease. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 34, 496–497.
- Jolly Jr., A.L., Avault Jr., J.W., Koonce, K.L., Graves, J.B., 1978. Acute toxicity of permethrin to several aquatic animals. *Trans. Am. Fish. Soc.* 107, 825–827.
- Joly, D.O., Messier, F., 2004. The distribution of *Echinococcus granulosus* in moose: evidence for parasite-induced vulnerability to predation by wolves? *Oecologia* 140, 586–590.
- Jones, E.H., Hinckley, A.F., Hook, S.A., Meek, J.I., Backenson, B., Kugeler, K.J., Feldman, K.A., 2016. Pet ownership increases human risk of encountering ticks. *Zoonoses Public Health* 65, 74–79.
- Jones, E.O., Webb, S.D., Ruiz-Fons, F.J., Albon, S., Gilbert, L., 2011. The effect of landscape heterogeneity and host movement on a tick-borne pathogen. *Theor. Ecol.* 4, 435–448.
- Jordan, R.A., Schulze, T.L., 2020. Artificial accumulation of leaf litter in forest edges on residential properties via leaf blowing is associated with increased numbers of host-seeking *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) nymphs. *J. Med. Entomol.* 57, 1193–1198.
- Jore, S., Vanwambeke, S.O., Slunge, D., Boman, A., Krogfelt, K.A., Jepsen, M.T., Vold, L., 2020. Spatial tick bite exposure and associated risk factors in Scandinavia. *Infect. Ecol. Epidemiol.* 10, 1764693 (12 p).
- Jordan, R.A., Schulze, T.L., 2020. Availability and nature of commercial tick control services in three Lyme disease endemic states. *J. Med. Entomol.* 57, 807–814.
- Jouda, F., Perret, J.-L., Lise, G., 2004. *Ixodes ricinus* density, and distribution and prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato infection along an altitudinal gradient. *J. Med. Entomol.* 41, 162–169.
- Jouglin, M., Chagneau, S., Faille, F., Verheyden, H., Bastian, S., Malandrin, L., 2017a. Detecting and characterizing mixed infections with genetic variants of *Anaplasma phagocytophilum* in roe deer (*Capreolus capreolus*) by developing an ankA cluster-specific nested PCR. *Parasites and Vectors* 10, 377 (9 p).
- Jouglin, M., Perez, G., Butet, A., Malandrin, L., Bastian, S., 2017b. Low prevalence of zoonotic *Babesia* in small mammals and *Ixodes ricinus* in Brittany, France. *Vet. Parasitol.* 238, 58–60.

K

- Kaaijk, P., Luytjes, W., Group, F., Kaaijk, L.L.C.P., Luytjes, W., Kaaijk, P., Luytjes, W., 2016. Vaccination against Lyme disease: are we ready for it? *Hum. Vaccin. Immunother.* 12, 757–762.
- Kahl, O., Alidousti, I., 1997. Bodies of liquid water as a source of water gain for *Ixodes ricinus* ticks (Acari: Ixodidae). *Exp. Appl. Acarol.* 21, 731–746.
- Kahl, O., Gern, L., Eisen, L., Lane, R.S., 2002. Ecological research on *Borrelia burgdorferi* sensu lato: terminology and some methodological pitfalls, in: *Lyme borreliosis: Biology, Epidemiology and Control*. CABI Publishing New York, NY, pp. 29–46.

- Kaiser, R., 2008. Tick-borne encephalitis. *Infect. Dis. Clin. North Am.* 22, 561–575.
- Kalsbeek, V., Frandsen, F., Steenberg, T., 1995. Entomopathogenic fungi associated with *Ixodes ricinus* ticks. *Exp. Appl. Acarol.* 19, 45–51.
- Karlsson, J., Källander, H., Ornis, S., Scandinavian, S., Karlsson, J., Källander, H., 1977. Fluctuations and density of suburban populations of the blackbird *Turdus merula*. *Ornis Scand.* 8, 139–144.
- Katavolos, P., Armstrong, P.M., Dawson, J.E., Telford III, S.R., 1998. Duration of tick attachment required for transmission of granulocytic ehrlichiosis. *J. Infect. Dis.* 177, 1422–1425.
- Kawahara, M., Rikihisa, Y., Isogai, E., Takahashi, M., Misumi, H., Suto, C., Shibata, S., Zhang, C., Masayoshi, T., 2004. Ultrastructure and phylogenetic analysis of ‘*Candidatus Neoehrlichia mikurensis*’ in the family Anaplasmataceae, isolated from wild rats and found in *Ixodes ovatus* ticks.’ *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* (2004), 54, 1837–1843.
- Keller, A., Graefen, A., Ball, M., Matzas, M., Boisguerin, V., Maixner, F., Leidinger, P., Backes, C., Khairat, R., Forster, M., Stade, B., Franke, A., Mayer, J., Spangler, J., McLaughlin, S., Shah, M., Lee, C., Harkins, T.T., Sartori, A., Moreno-Estrada, A., Henn, B., Sikora, M., Semino, O., Chiaroni, J., Rootsi, S., Myres, N.M., Cabrera, V.M., Underhill, P.A., Bustamante, C.D., Vigl, E.E., Samadelli, M., Cipollini, G., Haas, J., Katus, H., O’Connor, B.D., Carlson, M.R.J., Meder, B., Blin, N., Meese, E., Pusch, C.M., Zink, A., 2012. New insights into the Tyrolean Iceman’s origin and phenotype as inferred by whole-genome sequencing. *Nat. Commun.* 3, 698.
- Kempf, F., Boulinier, T., De Meeûs, T., Arnathau, C., McCoy, K.D., 2009. Recent evolution of host-associated divergence in the seabird tick *Ixodes uriae*. *Mol. Ecol.* 18, 4450–62.
- Kempf, F., McCoy, K.D., De Meeûs, T., 2010. Wahlund effects and sex-biased dispersal in *Ixodes ricinus*, the European vector of Lyme borreliosis: New tools for old data. *Infect. Genet. Evol.* 10, 989–997.
- Kempf, F., De Meeûs, T., Vaumourin, E., Noel, V., Taragel’ová, V., Plantard, O., Heylen, D.J.A., Eraud, C., Chevillon, C., McCoy, K.D., 2011. Host races in *Ixodes ricinus*, the European vector of Lyme borreliosis. *Infect. Genet. Evol.* 11, 2043–2048.
- Khajuria, C., Ivashuta, S., Wiggins, E., Flagel, L., Moar, W., Pleau, M., Miller, K., Zhang, Y., Ramaseshadri, P., Jiang, C., Hodge, T., Jensen, P., Chen, M., Gowda, A., McNulty, B., Vazquez, C., Bolognesi, R., Haas, J., Head, G., Clark, T., 2018. Development and characterization of the first dsRNA-resistant insect population from western corn rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte. *PLoS One* 13, e0197059. (19 p).
- Kholodilov, I.S., Litov, A.G., Klimentov, A.S., Belova, O.A., Polienko, A.E., Nikitin, N.A., Shchetinin, A.M., Ivannikova, A.Y., Bell-sakyi, L., Yakovlev, A.S., Bugmyrin, S. V, Bespyatova, L.A., Gmyl, L. V, Luchinina, S. V, Gmyl, A.P., Gushchin, V.A., Karganova, G.G., 2020. Isolation and characterisation of Alongshan virus in Russia. *Viruses* 12, 362 (17 p).
- Kiewra, D., Stefańska-Krzaczek, E., Szymanowski, M., Szczepańska, A., 2017. Local-scale spatio-temporal distribution of questing *Ixodes ricinus* L. (Acari: Ixodidae)-A case study from a riparian urban forest in Wrocław, SW Poland. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 8, 362–369.
- Kiffner, C., Lödige, C., Alings, M., Vor, T., Rühle, F., 2010. Abundance estimation of *Ixodes* ticks (Acari: Ixodidae) on roe deer (*Capreolus capreolus*). *Exp. Appl. Acarol.* 52, 73–84.
- Kilpatrick, A.M., Randolph, S.E., 2012. Drivers, dynamics, and control of emerging vector-borne zoonotic diseases. *Lancet* 380, 1946–1955.
- Kim, K., Kabir, E., Ara, S., 2017. Exposure to pesticides and the associated human health effects. *Sci. Total Environ.* 575, 525–535.
- Kjellander, P., Nordstrom, J., 2003. Cyclic voles, prey switching in red fox, and roe deer dynamics - a test of the alternative prey hypothesis. *Oikos* 101, 338–344.

- Kohl, I., Kožuch, O., Elečková, E., Labuda, M., Žaludko, J., 1996. Family outbreak of alimentary tick-borne encephalitis in Slovakia associated with a natural focus of infection. *Eur. J. Epidemiol.* 12, 373–375.
- Kohn, M., Krücken, J., McKay-Demeler, J., Pachnicke, S., Krieger, K., von Samson-Himmelstjerna, G., 2019. *Dermacentor reticulatus* in Berlin/Brandenburg (Germany): Activity patterns and associated pathogens. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 10, 191–206.
- Konnai, S., Yamada, S., Imamura, S., Simuunza, M., Chembensof, M., Chota, A., Nambota, A., Ohashi, K., Onuma, M., 2007. Attachment duration required for *Rhipicephalus appendiculatus* to transmit *Theileria parva* to the host. *Vector-borne Zoonotic Dis.* 7, 241–248.
- Körner, S., Makert, G.R., Scholz, K.M., Henning, K., Pfeffer, M., Starke, A., Nijhof, A.M., Ulbert, S., 2020. Uptake and fecal excretion of *Coxiella burnetii* by *Ixodes ricinus* and *Dermacentor marginatus* ticks. *Parasit. Vectors* 13, 75 (11 p).
- Kozuch, O., Rajcani, J., Sekeyova, M., Nosek, J., 1970. Uukuniemi virus in small rodents. *Acta Virol.* 14, 163–166.
- Kozuch, O., Gresíková, M., Nosek, J., Lichard, M., Sekeyová, M., 1967. The role of small rodents and hedgehogs in a natural focus of tick-borne encephalitis. *Bull. World Health Organ.* 36, 61–6.
- Knap, N., Korva, M., Dolinsek, V., Sekirnik, M., Trilar, T., Avsic-Zupanc, T., 2012. Patterns of tick-borne encephalitis virus infection in rodents in Slovenia. *Vector-borne Zoonotic Dis.* 12, 236–242.
- Knap, N., Avsic-Zupanc, T., 2013. Correlation of TBE incidence with red deer and roe deer abundance in Slovenia. *PLoS One* 8, e66380 (5 p).
- Kraemer, D., 2018. Variation intra-journalière de l'activité des tiques *Ixodes ricinus* en fonction des données météorologiques. Thèse d'exercice vétérinaire. VetAgro Sup, France.
- Krause, P.J., Gewurz, B.E., Hill, D., Marty, F.M., Vannier, E., Foppa, I.M., Furman, R.R., Neuhaus, E., Skowron, G., Gupta, S., McCalla, C., Pesanti, E.L., Young, M., Heiman, D., Hsue, G., Gelfand, J.A., Wormser, G.P., Dickason, J., Bia, F.J., Hartman, B., Telford III, S.R., Christianson, D., Dardick, K., Coleman, M., Giroto, J.E., Spielman, A., 2008. Persistent and relapsing babesiosis in immunocompromised patients. *Clin. Infect. Dis.* 46, 370–376.
- Krawczyk, A.I., Duijvendijk, G.L.A. Van, Swart, A., Heylen, D., Jaarsma, R.I., Jacobs, F.H.H., Fonville, M., Sprong, H., Takken, W., 2020a. Effect of rodent density on tick and tick - borne pathogen populations: consequences for infectious disease risk. *Parasit. Vectors* 13, 34 (17 p).
- Krawczyk, A.I., Bakker, J.W., Koenraadt, C.J.M., Fonville, M., Takumi, K., Sprong, H., Demir, S., 2020b. Tripartite interactions among *Ixodiphagus hookeri*, *Ixodes ricinus* and deer: Differential interference with transmission cycles of tick-borne pathogens. *Pathogens* 9, 339 (13 p).
- Kreitmann, L., Terriou, L., Launay, D., Caspar, Y., Courcol, R., Maurin, M., Lemaître, N., 2015. Disseminated infection caused by *Francisella philomiragia*, France, 2014. *Emerg. Infect. Dis.* 21, 2014–2015.
- Krupka, I., Straubinger, R.K., 2010. Lyme borreliosis in dogs and cats: Background, diagnosis, treatment and prevention of infections with *Borrelia burgdorferi* sensu stricto. *Vet. Clin. North Am. - Small Anim. Pract.* 40, 1103–1119.
- Kugeler, K.J., Jordan, R.A., Schulze, T.L., Griffith, K.S., Mead, P.S., 2017. Will culling white-tailed deer prevent Lyme disease? *Zoonoses Public Heal.* 63, 337–345.
- Kuivanen, S., Levanov, L., Kareinen, L., Sironen, T., Jääskeläinen, A.J., Plyusnin, I., Zakhm, F., Emmerich, P., Schmidt-Chanasit, J., Hepojoki, J., Smura, T., Vapalahti, O., 2019. Detection of novel tick-borne pathogen, Alongshan virus, in *Ixodes ricinus* ticks, south-eastern Finland, 2019. *Eurosurveillance* 24.
- Kunz, S.E., Kemp, D.H., 1994. Insecticides and acaricides: resistance and environmental impact. *Rev. Sci. Tech. Int. des Epizoot.* 13, 1249–1286.

Kurtenbach, K., De Michelis, S., Etti, S., Schäfer, S.M., Sewell, H.-S., Brade, V., Kraiczy, P., 2002. Host association of *Borrelia burgdorferi* sensu lato—the key role of host complement. *Trends Microbiol.* 10, 74–79.

L

Labuda, M., Danielova, V., Jones, L.D., Nuttall, P.A., 1993a. Amplification of tick-borne encephalitis virus infection during co-feeding of ticks. *Med. Vet. Entomol.* 7, 339–342.

Labuda, M., Jones, L.D., Williams, T., Danielova, V., Nuttall, P.A., 1993b. Efficient transmission of tick-borne encephalitis virus between co-feeding ticks. *J. Med. Entomol.* 30, 295–299.

Labuda, M., Nuttall, P.A., Kožuch, O., Elečková, E., Williams, T., Žuffová, E., Sabó, A., 1993c. Non-viraemic transmission of tick-borne encephalitis virus: a mechanism for arbovirus survival in nature. *Experientia* 49, 802–805.

Labuda, M., Austyn, J.M., Zuffova, E., Kozuch, O., Fuchsberger, N., Lysy, J., Nuttall, P.A., 1996. Importance of localized skin infection in tick-borne encephalitis virus transmission. *Virology* 219, 357–366.

Labuda, M., Kozuch, O., Zuffova, E., Eleckova, E., Hails, R.S., Nuttall, P.A., 1997. Tick-borne encephalitis virus transmission between ticks co-feeding on specific immune natural rodent hosts. *Virology* 235, 138–143.

Lebert, I., Agoulon, A., Bastian, S., Butet, A., Cargnelutti, B., Cèbe, N., Chastagner, A., Léger, E., Lourtet, B., Masegla, S., McCoy, K.D., Merlet, J., Noël, V., Perez, G., Picot, D., Pion, A., Poux, V., Rames, J.-L., Rantier, Y., Verheyden, H., Vourc'h, G., Plantard, O., 2020. Distribution of ticks and tick-borne pathogenic agents and associated local environmental conditions, small mammal hosts and livestock in two French agricultural sites: the OSCAR database. *Biodivers. Data J.* 8, 1–34.

Leckie, F.M., Thiryood, S.J., May, R., Rcdpath, S.M., 1998. Variation in the diet of red foxes on Scottish moorland in relation to prey abundance. *Ecography.* 21, 599–604.

Le Coeur, C., Robert, A., Pisanu, B., Chapuis, J.-L., 2015. Seasonal variation in infestations by ixodids on Siberian chipmunks: effects of host age, sex, and birth season. *Parasitol. Res.* 114, 2069–2078.

Léger, E., Vourc'h, G., Vial, L., Chevillon, C., McCoy, K.D., 2013. Changing distributions of ticks: causes and consequences. *Exp. Appl. Acarol.* 15, 219–244.

Léger, E., Liu, X., Masegla, S., Noël, V., Vourc'h, G., Bonnet, S., McCoy, K.D., 2015. Reliability of molecular host-identification methods for ticks: An experimental *in vitro* study with *Ixodes ricinus*. *Parasites and Vectors* 8, 433 (10 p).

Lejal, E., Moutailler, S., Šimo, L., Vayssier-Taussat, M., Pollet, T., 2019a. Tick-borne pathogen detection in midgut and salivary glands of adult *Ixodes ricinus*. *Parasites and Vectors* 12, 152 (8 p).

Lejal, E., Marsot, M., Chalvet-Monfray, K., Cosson, J.-F., Moutailler, S., Vayssier-Taussat, M., Pollet, T., 2019b. A three-years assessment of *Ixodes ricinus*-borne pathogens in a French peri-urban forest. *Parasites and Vectors* 12, 551 (14 p).

Lempereur, L., Wirtgen, M., Nahayo, A., Caron, Y., Shiels, B., Saegerman, C., Losson, B., Linden, A., 2012. Wild cervids are host for tick vectors of *Babesia* species with zoonotic capability in Belgium. *Vector-Borne Zoonotic Dis.* 12, 275–280.

Lerman, S.B., D'Amico, V., 2019. Lawn mowing frequency in suburban areas has no detectable effect on *Borrelia* spp. vector *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae). *PLoS One* 14, e0214615 (6 p).

Letrilliart, L., Ragon, B., Hanslik, T., Flahault, A., 2005. Lyme disease in France: a primary care-based prospective study. *Epidemiol. Infect.* 133, 935–942.

- Levi, T., Kilpatrick, A. M., Mangel, M., Wilmers, C.C., 2012. Deer, predators, and the emergence of Lyme disease. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 109, 10942–10947.
- L’Hostis, M., Diarra, O., Seegers, H., 1994. Sites of attachment and density assessment of female *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) on dairy cows. *Exp. Appl. Acarol.* 18, 681–689.
- L’Hostis, M., Dumon, H., Dorchies, B., Boisdron, F., Gorenflot, A., 1995. Seasonal incidence and ecology of the tick *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) on grazing pastures in Western France. *Exp. Appl. Acarol.* 19, 211–220.
- L’Hostis, M., Bureaud, A., Gorenflot, A., 1996a. Female *Ixodes ricinus* (Acari, Ixodidae) in cattle of western France: infestation level and seasonality. *Vet. Res.* 27, 589–597.
- L’Hostis, M., Dumon, H., Fusade, A., Lazareff, S., Gorenflot, A., 1996b. Seasonal incidence of *Ixodes ricinus* ticks (Acari: Ixodidae) on rodents in western France. *Exp. Appl. Acarol.* 20, 359–368.
- Li, S., Hartemink, N., Speybroeck, N., Vanwambeke, S.O., 2012. Consequences of landscape fragmentation on Lyme disease risk: a cellular automata approach. *PLoS One* 7, e39612 (12 p).
- Libíková, H., Heinz, F., Ujházyová, D., Stünzner, D., 1978. Orbiviruses of the Kemerovo complex and neurological diseases. *Med. Microbiol. Immunol.* 166, 255–263.
- Ličková, M., Fuma, S., Sláviková, M., Slovák, M., Drexler, J.F., Klempa, B., 2020. *Dermacentor reticulatus* is a vector of tick-borne encephalitis virus. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 11, 101414 (7 p).
- Lindgren, E., Tälleklint, L., Polfeldt, T., 2000. Impact of climatic change on the northern latitude limit and population density of the disease-transmitting European tick *Ixodes ricinus*. *Environ. Health Perspect.* 108, 119–23.
- Lindgren, E., Gustafson, R., 2001. Tick-borne encephalitis in Sweden and climate change. *Lancet* 358, 16–18.
- Little, S.E., Heise, S.R., Blagburn, B.L., Callister, S.M., Mead, P.S., 2010. Lyme borreliosis in dogs and humans in the USA. *Trends Parasitol.* 26, 213–218.
- Liu, X., Chen, L., Liu, M., García-Guzmán, G., Gilbert, G.S., Zhou, S., 2020. Dilution effect of plant diversity on infectious diseases: latitudinal trend and biological context dependence. *Oikos* 129, 457–465.
- Livoreil, B., 2018. La revue systématique.
- Logiudice, K., Kurchena, K., Christopher, K., Scott, N., 2018. Exploration of stable isotope analysis for tick host identification. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 9, 151–154.

M

- MacLeod, J., 1932. The bionomics of *Ixodes ricinus* L., the “sheep tick” of Scotland. *Parasitology* 24, 382–400.
- Macleod, J., 1934. *Ixodes ricinus* in relation to its physical environment: The influence of climate on development. *Parasitology* 26, 282–305.
- Macleod, B.Y.J., 1935b. *Ixodes ricinus* in relation to its physical environment III. Climate and reproduction. *Parasitology* 27, 489–500.
- Macleod, J., 1936. *Ixodes ricinus* in relation to its physical environment: IV. An analysis of the ecological complexes controlling distribution and activities. *Parasitology* 28, 295–319.
- Magnusson, M., Fischhoff, I.R., Ecke, F., Hörnfeldt, B., Ostfeld, R.S., 2020. Effect of spatial scale and latitude on diversity–disease relationships. *Ecology* 101, e02955 (8 p).
- Mailman, T.L., Schmidt, M., 2005. *Francisella philomiragia* adenitis and pulmonary nodules in a child with chronic granulomatous disease. *Can. J. Infect. Dis. Med. Microbiology* 16, 245–248.

- Malandrin, L., Jouglin, M., Sun, Y., Brisseau, N., Chauvin, A., 2010. Redescription of *Babesia capreoli* (Enigk and Friedhoff, 1962) from roe deer (*Capreolus capreolus*): isolation, cultivation, host specificity, molecular characterisation and differentiation from *Babesia divergens*. *Int. J. Parasitol.* 40, 277–284.
- Mans, B.J., Pienaar, R., Latif, A.A., 2015. A review of *Theileria* diagnostics and epidemiology. *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.* 4, 104–118.
- Mansfield, K.L., Johnson, N., Phipps, L.P., Stephenson, J.R., Fooks, A.R., Solomon, T., 2009. Tick-borne encephalitis virus – a review of an emerging zoonosis. *J. Gen. Virol.* 90, 1781–1794.
- Marchant, A., Le Coupanec, A., Joly, C., Perthame, E., Sertour, N., Garnier, M., Godard, V., Ferquel, E., Choumet, V., 2017. Infection of *Ixodes ricinus* by *Borrelia burgdorferi* sensu lato in peri-urban forests of France. *PLoS One* 12, e0183543 (28 p).
- Marciano, A.F., Golo, P.S., Coutinho-Rodrigues, C.J.B., Camargo, M.G., Fiorotti, J., Mesquita, E., Corrêa, T.A., Perinotto, W.M.S., Bittencourt, V.R.E., 2020. *Metarhizium anisopliae* sensu lato (s.l.) oil-in-water emulsions drastically reduced *Rhipicephalus microplus* larvae outbreak population on artificially infested grass. *Med. Vet. Entomol.* 34, 488–492.
- Margos, G., Vollmer, S.A., Ogden, N.H., Fish, D., 2011. Population genetics, taxonomy, phylogeny and evolution of *Borrelia burgdorferi* sensu lato. *Infect. Genet. Evol.* 11, 1545–1563.
- Margos, G., Wilske, B., Sing, A., Hizo-Teufel, C., Cao, W.C., Chu, C., Scholz, H., Straubinger, R.K., Fingerle, V., 2013. *Borrelia bavariensis* sp. nov. is widely distributed in Europe and Asia. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 63, 4284–4288.
- Margos, G., Sing, A., Fingerle, V., 2017. Published data do not support the notion that *Borrelia valaisiana* is human pathogenic. *Infection* 45, 567–569.
- Margos, G., Fingerle, V., Reynolds, S., 2019. *Borrelia bavariensis*: vector switch, niche invasion, and geographical spread of a tick-borne bacterial parasite. *Front. Ecol. Evol.* 7 (20 p).
- Margulis, L., Ashen, J.B., Sole, M., Guerrero, R., 1993. Composite, large spirochetes from microbial mats: Spirochete structure review. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 90, 6966–6970.
- Marié, J.-L., Davoust, B., Socolovschi, C., Mediannikov, O., Roqueplo, C., Beaucournu, J.-C., Raoult, D., Parola, P., 2012a. Rickettsiae in arthropods collected from red foxes (*Vulpes vulpes*) in France. *Comp. Immunol. Microbiol. Infect. Dis.* 35, 59–62.
- Marié, J.-L., Davoust, B., Socolovschi, C., Raoult, D., Parola, P., 2012b. Molecular detection of rickettsial agents in ticks and fleas collected from a European hedgehog (*Erinaceus europaeus*) in Marseilles, France. *Comp. Immunol. Microbiol. Infect. Dis.* 35, 77–79.
- Marin, M.S., McKenzie, J., Gao, G.F., Reid, H.W., Antoniadis, A., Gould, E.A., 1995. The virus causing encephalomyelitis in sheep in Spain: a new member of the tick-borne encephalitis group. *Res. Vet. Sci.* 58, 11–13.
- Martínez, J.L., 2008. Antibiotics and antibiotic resistance. *Science.* 321, 365–368.
- Markovinović, L., Ličina, M.K., Tešić, V., Vojvodić, D., Lucić, I. V., Kniewald, T., Vukas, T., Kusleša, M., Krajnović, L.C., 2016. An outbreak of tick-borne encephalitis associated with raw goat milk and cheese consumption, Croatia, 2015. *Infection* 44, 661–665.
- Marsot, M., Sigaud, M., Chapuis, J.L., Ferquel, E., Cornet, M., Vourc'h, G., 2011. Introduced Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus barberi*) harbor more-diverse *Borrelia burgdorferi* sensu lato genospecies than native bank voles (*Myodes glareolus*). *Appl. Environ. Microbiol.* 77, 5716–5721.
- Marsot, M., Henry, P.-Y., Vourc'h, G., Gasqui, P., Ferquel, E., Laignel, J., Grysan, M., Chapuis, J.-L., 2012. 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.* 42, 781–788.

- Marsot, M., Chapuis, J.L., Gasqui, P., Dozières, A., Masségli, S., Pisanu, B., Ferquel, E., Vourc'h, G., 2013. Introduced Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus barberi*) contribute more to Lyme borreliosis risk than native reservoir rodents. *PLoS One* 8, 1–8.
- Martinod, S., Brossard, M., Moreau, Y., 1985. Immunity of dogs against *Babesia canis*, its vector tick *Dermacentor reticulatus*, and *Ixodes ricinus* in endemic area. *J. Parasitol.* 71, 269–273.
- Marumoto, K., Joncour, G., Lamanda, P., Inokuma, H., Brouqui, P., 2007. Detection of *Anaplasma phagocytophilum* and *Ehrlichia* sp. HF strains in *Ixodes ricinus* ticks in Brittany, France. *Clin. Microbiol. Infect.* 13, 338–341.
- Matet, A., Flèche-matéos, A. Le, Doz, F., Dureau, P., Cassoux, N., 2020. Ocular *Spiroplasma ixodetis* in Newborns, France. *Emerg. Infect. Dis.* 26, 1–5.
- Mather, T.N., Duffy, D.C., Campbell, S.R., 1993. An unexpected result from burning vegetation to reduce Lyme disease transmission risks. *J. Med. Entomol* 30, 642–645.
- Matuschka, F.R., Richter, D., Fischer, P., Spielman, A., 1990. Time of repletion of subadult *Ixodes ricinus* ticks feeding on diverse hosts. *Parasitol. Res.* 76, 540–544.
- Mazelier, M., Rouxel, R.N., Zumstein, M., Mancini, R., Bell-Sakyi, L., Lozach, P.-Y., 2016. Uukuniemi virus as a tick-borne virus model. *J. Virol.* 90, 6784–6798.
- McCoy, K.D., Léger, E., Dietrich, M., 2013. Host specialization in ticks and transmission of tick-borne diseases: a review. *Front. Cell. Infect. Microbiol.* 3, 57.
- McGuire, K., Holmes, E.C., Gao, G.F., Reid, H.W., Gould, E.A., 1998. Tracing the origins of louping ill virus by molecular phylogenetic analysis. *J. General Virol.* 79, 981–988.
- Medlock, J.M., Pietzsch, M.E., Rice, N.V.P., Jones, L., Kerrod, E., Avenell, D., Los, S., Ratcliffe, N., Leach, S., Butt, T., 2008. Investigation of ecological and environmental determinants for the presence of questing *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) on Gower, South Wales. *J. Med. Entomol.* 45, 314–325.
- Medlock, J.M., Shuttleworth, H., Copley, V., Hansford, K.M., Leach, S., 2012. Woodland biodiversity management as a tool for reducing human exposure to *Ixodes ricinus* ticks: a preliminary study in an English woodland. *J. Vector Ecol.* 37, 307–315.
- Medlock, J.M., Hansford, K.M., Bormane, A., Derdakova, M., Estrada-Peña, A., George, J.-C.C., Golovljova, I., Jaenson, T.G.T.T., Jensen, J.-K.K., Jensen, P.M., Kazimirova, M., Oteo, J.A., Papa, A., Pfister, K., Plantard, O., Randolph, S.E., Rizzoli, A., Santos-Silva, M.M., Sprong, H., Vial, L., Hendrickx, G., Zeller, H., Van Bortel, Wim, Bortel, W van, 2013. Driving forces for changes in geographical distribution of *Ixodes ricinus* ticks in Europe. *Parasites and Vectors* 6, 1.
- Medlock, J.M., Vaux, A.G.C., Hansford, K.M., Pietzsch, M.E., Gillingham, E.L., 2020. Ticks in the ecotone: the impact of agri-environment field margins on the presence and intensity of *Ixodes ricinus* ticks (Acari: Ixodidae) in farmland in southern England. *Med. Vet. Entomol.* 34, 175–183.
- Megaw, M.W.J., 1978. Virus-like particles pathogenic to salivary glands of the tick *Boophilus microplus*. *Nature* 271, 483–484.
- Mejlon, H.A., Jaenson, T.G.T., Mather, T.N., 1995. Evaluation of host-targeted applications of permethrin for control of *Borrelia*-infected *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae). *Med. Vet. Entomol.* 9, 207–210.
- Mekonnen, S., Bryson, N.R., Fourie, L.J., Peter, R.J., Spickett, A.M., Taylor, R.J., Strydom, T., Horak, I.G., 2002. Acaricide resistance profiles of single- and multi-host ticks from communal and commercial farming areas in the Eastern Cape and North-West Provinces of South Africa. *Onderstepoort J. Vet. Res.* 105, 99–105.
- Mendoza-Roldan, J.A., Colella, V., 2019. *Ixodes ricinus* infesting snakes: Insights on a new tick-host association in a *Borrelia burgdorferi* sensu lato endemic area. *Acta Trop.* 193, 35–37.

- Mermod, C., Aeschlimann, A., Graf, J.F., 1974. Ecology and ethology of *Ixodes ricinus* L. in Switzerland. Second note: comparison of populations in 1972 and 1973. *Acarologia* 16, 612–620.
- Mermod, C., Aeschlimann, A., Graf, J.F., 1973. Ecology and ethology of *Ixodes ricinus* Linnaeus 1758, in Switzerland (Acarina, Ixodoidea). First note: numeral fluctuations. *Acarologia* 15, 197–205.
- Michelet, L., Delannoy, S., Devillers, E., GéraldUmhang, Aspan, A., Juremalm, M., Chirico, J., van der Wal, F.J., Sprong, H., Boye Pihl, T.P., Klitgaard, K., Bødker, R., Fach, P., Moutailler, S., 2014. High-throughput screening of tick-borne pathogens in Europe. *Front. Cell. Infect. Microbiol.* 4, 1–13.
- Michelet, L., Joncour, G., Devillers, E., Torina, A., Vayssier-Taussat, M., Bonnet, S.I., Moutailler, S., 2016. Tick species, tick-borne pathogens and symbionts in an insular environment off the coast of Western France. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 7, 1109–1115.
- Mierzejewska, E.J., Welc-fałęciak, R., Bednarska, M., Rodo, A., Bajer, A., 2014. The first evidence for vertical transmission of *Babesia canis* in a litter of Central Asian Shepherd dogs. *Ann. Agric. Environ. Med.* 21, 500–503.
- Miller, R.J., Davey, R.B., George, J.E., 2007. First report of permethrin-resistant *Boophilus microplus* (Acari: Ixodidae) collected within the United States. *J. Med. Entomol.* 44, 308–315.
- Millins, C., Gilbert, L., Johnson, P., James, M., Kilbride, E., Birtles, R., Biek, R., 2016. Heterogeneity in the abundance and distribution of *Ixodes ricinus* and *Borrelia burgdorferi* (sensu lato) in Scotland: implications for risk prediction. *Parasites and Vectors* 9, 595 (12 p).
- Milne, A., 1944. The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. Distribution of the tick in relation to geology, soil and vegetation in northern England. *Parasitology* 35, 186–196.
- Milne, A., 1950a. The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. Microhabitat economy of the adult tick. *Parasitology* 40, 14–34.
- Milne, A., 1950b. The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. spatial distribution. *Parasitology* 40, 35–45.
- Mitchell, C., Dyer, M., Lin, F., Bowman, N., Mather, T., Meshnick, S., 2020. Resistance, repellents protective effectiveness of long-lasting permethrin impregnated clothing against tick bites in an endemic Lyme disease setting: a randomized control trial among outdoor workers. *J. Med. Entomol.* 57, 1532–1538.
- Moll, R.J., Eaton, J.T., Cepek, J.D., Lorch, P.D., Dennis, P.M., Robison, T., Tsao, J., Montgomery, R.A., 2020. Dynamic rodent behavioral response to predation risk: implications for disease ecology. *Oecologia* 192, 67–78.
- Morellet, N., Moorter, B. Van, Cargnelutti, B., van Moorter, B., Cargnelutti, B., Angibault, J.M., Lourtet, B., Merlet, J., Ladet, S., Hewison, A.J.M., 2011. Landscape composition influences roe deer habitat selection at both home range and landscape scales. *Landsc. Ecol.* 26, 999–1010.
- Moutailler, S., Popovici, I., Devillers, E., Vayssier-Taussat, M., Eloit, M., 2016. Diversity of viruses in *Ixodes ricinus*, and characterization of a neurotropic strain of Eyach virus. *New Microbes New Infect.* 11, 71–81.
- Moutailler, S., Valiente Moro, C., Vaumourin, E., Michelet, L., Tran, F.H., Devillers, E., Cosson, J.F., Gasqui, P., Van, V.T., Mavingui, P., Vourc'h, G., Vayssier-Taussat, M., 2016b. Co-infection of ticks: the rule rather than the exception. *PLoS Negl. Trop. Dis.* 10, e0004539 (17 p).
- Mulder, S., Vliet, A.J.H. Van, Bron, W.A., Gassner, F., Takken, W., 2013. High risk of tick bites in Dutch gardens. *vector-borne Zoonotic Dis.* 13, 865–871.
- Mulé, R., Sabella, G., Robba, L., Manachini, B., 2019. Systematic review of the effects of chemical insecticides on four common butterfly families. *Front. Environ. Sci.* 5, 32 (5 p).

- Mwangi, E.N., Newson, R.M., Kaaya, G.P., 1991. Predation of free-living engorged female *Rhipicephalus appendiculatus* 12, 153–162.
- Mwangi, E.N., Hassan, S.M., Kaaya, G.P., Essuman, S., 1997. The impact of *Ixodiphagus hookeri*, a tick parasitoid, on *Amblyomma variegatum* (Acari: Ixodidae) in a field trial in Kenya. *Exp. Appl. Acarol.* 21, 117–126.
- Mysterud, A., Easterday, W.R., Qviller, L., Viljugrein, H., Ytrehus, B., 2013. Spatial and seasonal variation in the prevalence of *Anaplasma phagocytophilum* and *Borrelia burgdorferi* sensu lato in questing *Ixodes ricinus* ticks in Norway. *Parasites and Vectors* 6, 187 (8 p).
- Mysterud, A., Hatlegjerde, I.L., Sørensen, O.J., 2014. Attachment site selection of life stages of *Ixodes ricinus* ticks on a main large host in Europe, the red deer (*Cervus elaphus*). *Parasites and Vectors* 7, 510 (5 p).
- Mysterud, A., Stigum, V.M., Linlokken, H., Herland, A., Viljugrein, H., 2019. How general are generalist parasites? The small mammal part of the Lyme disease transmission cycle in two ecosystems in northern Europe. *Oecologia* 190, 115–126.

N

- Nah, K., Magpantay, F.M.G., Bede-Fazekas, Á., Röst, G., Trájer, A.J., Wu, X., Zhang, X., Wu, J., 2019. Assessing systemic and non-systemic transmission risk of tick-borne encephalitis virus in Hungary. *PLoS One* 14, 1–18.
- Nakao, R., Abe, T., Nijhof, A.M., Yamamoto, S., Jongejan, F., Ikemura, T., Sugimoto, C., 2013. A novel approach, based on BLSOMs (Batch Learning Self-Organizing Maps), to the microbiome analysis of ticks. *ISME J.* 7, 1003–1015.
- Nalca, A., Whitehouse, C.A., 2007. Crimean-Congo hemorrhagic fever virus infection among animals, in: *Crimean-Congo Hemorrhagic Fever*. pp. 155–165.
- Narasimhan, S., Montgomery, R.R., Deponte, K., Tschudi, C., Marcantonio, N., Anderson, J.F., Sauer, J.R., Cappello, M., Kantor, F.S., Fikrig, E., 2004. Disruption of *Ixodes scapularis* anticoagulation by using RNA interference. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101, 1141–1146.
- Narasimhan, S., Fikrig, E., 2015. Tick microbiome: the force within. *Trends Parasitol.* 31, 315–323.
- Narasimhan, S., Schuijt, T.J., Abraham, N.M., Rajeevan, N., Coumou, J., Graham, M., Robson, A., Wu, M., Daffre, S., Hovius, J.W., Fikrig, E., 2017. Modulation of the tick gut milieu by a secreted tick protein favors *Borrelia burgdorferi* colonization. *Nat. Commun.* 8, 1–17.
- Nasirian, H., 2020. New aspects about Crimean-Congo hemorrhagic fever (CCHF) cases and associated fatality trends: A global systematic review and meta-analysis. *Comp. Immunol. Microbiol. Infect. Dis.* 69, 101429 (19 p).
- Nava, S., Guglielmo, A.A., Mangold, A.J., 2009. An overview of systematics and evolution of ticks Santiago. *Front. Biosci.* 14, 2857–2877.
- Nebbak, A., Dahmana, H., Almeras, L., Raoult, D., Boulanger, N., Jaulhac, B., Mediannikov, O., Parola, P., 2019. Co-infection of bacteria and protozoan parasites in *Ixodes ricinus* nymphs collected in the Alsace region, France. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 10, 101241.
- Nefedova, V., Korenberg, E.I., Gorelova, N.B., 2005. Genetic characteristics of human pathogenic *Borrelia* isolated from *Ixodes trianguliceps* Bir. and *Ixodes pavlovskyi* Pom.. *Med. Parazitol. (Mosk).* 9–12.
- Negredo, A., De La Calle-Prieto, F., Palencia-Herrejón, E., Mora-Rillo, M., Astray-Mochales, J., Sánchez-Seco, M.P., Lopez, E.B., Menárguez, J., Fernández-Cruz, A., Sánchez-Artola, B., Keough-Delgado, E., De Arellano, E.R., Lasala, F., Milla, J., Fraile, J.L., Gavín, M.O., De La Gándara, A.M., López Perez, L., Diaz-Diaz, D., López-García, M.A., Delgado-Jimenez, P., Martín-Quirós, A., Trigo, E., Figueira, J.C.,

- Manzanares, J., Rodríguez-Baena, E., García-Comas, L., Rodríguez-Fraga, O., García-Arenzana, N., Fernández-Díaz, M. V., Cornejo, V.M., Emmerich, P., Schmidt-Chanasit, J., Arribas, J.R., 2017. Autochthonous Crimean-Congo hemorrhagic fever in Spain. *N. Engl. J. Med.* 377, 154–161.
- Negredo, A., Habela, M.Á., de Arellano, E.R., Diez, F., Lasala, F., López, P., Sarriá, A., Labiod, N., Calero-Bernal, R., Arenas, M., Tenorio, A., Estrada-Peña, A., Sánchez-Seco, M.P., 2019. Survey of Crimean-Congo hemorrhagic fever enzootic focus, Spain, 2011–2015. *Emerg. Infect. Dis.* 25, 1177–1184.
- Noël, V., Leger, E., Gómez-Díaz, E., Risterucci, A.M., McCoy, K.D., 2012. Isolation and characterization of new polymorphic microsatellite markers for the tick *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae). *Acarologia* 52, 123–128.
- Norte, A.C., da Silva, A.A., Alves, J., da Silva, L.P., Nuncio, M.S., Escudero, R., Anda, P., Ramos, J.A., Lopes de Carvalho, I., 2015a. The importance of lizards and small mammals as reservoirs for *Borrelia lusitaniae* in Portugal. *Environ. Microbiol. Rep.* 7, 188–193.
- Norte, A.C., da Silva, L.P., Tenreiro, P.J.Q., Felgueiras, M.S., Araújo, P.M., Lopes, P.B., Matos, C., Rosa, A., Ferreira, P.J.S.G., Encarnação, P., Rocha, A., Escudero, R., Anda, P., Nuncio, M.S., de Carvalho, I., 2015b. Patterns of tick infestation and their *Borrelia burgdorferi* s.l. infection in wild birds in Portugal. *Ticks Tick. Borne. Dis.*
- Norval, R.A.I., Sonenshine, D.E., Allan, S.A., BurrIDGE, M.J., 1996. Efficacy of pheromone-acaricide-impregnated tail-tag decoys for controlling the bont tick, *Amblyomma hebraeum* (Acari: Ixodida), on cattle in Zimbabwe. *Exp. Appl. Acarol.* 20, 31–46.
- Nouredine, R., Chauvin, A., Plantard, O., 2011. Lack of genetic structure among Eurasian populations of the tick *Ixodes ricinus* contrasts with marked divergence from north-African populations. *Int. J. Parasitol.* 41, 183–192.
- Nupp, T.E., Swihart, R.K., 1998. Effects of forest fragmentation on population attributes of white-footed mice and eastern chipmunks. *J. Mammal.* 79, 1234–1243.
- Nupp, T.E., Swihart, R.K., 2000. Landscape-level correlates of small-mammal assemblages in forest fragments of farmland. *J. Mammal.* 81, 512–526.
- O**
- Obregón, D., Bard, E., Abrial, D., Estrada-peña, A., 2019. Sex-specific linkages between taxonomic and functional profiles of tick gut microbiomes. *Front. Cell. Infect. Microbiol.* 9, 1–16.
- Oker-Blom, N., Salminen, A., Brummer-korvenkontio, M., Kaariainen, L., Weckstrom, P., 1964. Isolation of some viruses other than typical tick-borne encephalitis viruses from *Ixodes ricinus* ticks in Finland. *Ann. Med. Exper. Biol. Pennine.* 42, 109–112.
- Olsén, B., Jaenson, T.G.T., Noppa, L., Bunikis, J., Bergström, S., 1993. A Lyme borreliosis cycle in seabirds and *Ixodes uriae* ticks. *Nature* 362, 340–342.
- Olsén, B., Jaenson, T.G., Bergström, S., 1995. Prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato-infected ticks on migrating birds. *Appl. Environ. Microbiol.* 61, 3082–3087.
- Önder, Ö., Shao, W., Kemps, B.D., Lam, H., Brisson, D., 2013. Identifying sources of tick blood meals using unidentified tandem mass spectral libraries. *Nat. Commun.* 4, 1–10.
- Ostfeld, R.S., Keesing, F., 2000. Biodiversity and disease risk: the case of Lyme disease. *Conserv. Biol.* 14, 722–728.
- Ostfeld, R.S., Levi, T., Jolles, A.E., Martin, L.B., Hosseini, P.R., Keesing, F., 2014. Life history and demographic drivers of reservoir competence for three tick-borne zoonotic pathogens. *PLoS One* 9, e107387 (8p).

Ostfeld, R.S., Levi, T., Keesing, F., Oggenfuss, K., Canham, C.D., 2018. Tick-borne disease risk in a forest food web. *Ecology* 99, 1562–1573.

P

- Painter, L.E., Beschta, R.L., Larsen, E.J., Ripple, W.J., 2018. Aspen recruitment in the Yellowstone region linked to reduced herbivory after large carnivore restoration. *Ecosphere* 9, (20 p).
- Palacios, G., Savji, N., Guzman, H., Yu, X., Desai, A., Rosen, E., 2013. Characterization of the Uukuniemi virus group (*Phlebovirus: Bunyaviridae*): evidence for seven distinct species. *Journal Virol.* 87, 3187–3195.
- Palomar, A.M., Portillo, A., Santibáñez, P., Mazuelas, D., Roncero, L., Gutiérrez, Ó., Oteo, J.A., 2017. Presence of *Borrelia turdi* and *Borrelia valaisiana* (Spirochaetales: Spirochaetaceae) in ticks removed from birds in the North of Spain, 2009–2011. *J. Med. Entomol.* 54, 243–246.
- Panas, E., Leger, N., Kretz, J.L., Dumesnil, C., 1976. Ixodidae of the Champagne-Ardennes region. Preliminary study. *Acarologia* 18, 51–55.
- Pardío, V.T., Waliszewski, K.N., Landín, L.A., Bautista, R.G., 2010. Organochlorine pesticide residues in cow's milk from a tropical region of Mexico. *Food Addit. Contam.* 20, 259–269.
- Parola, P., Beati, L., Cambon, M., Raoult, D., 1998a. First isolation of *Rickettsia helvetica* from *Ixodes ricinus* ticks in France. *Eur. J. Clin. Microbiol. Infect. Dis.* 17, 95–100.
- Parola, P., Beati, L., Cambon, M., Brouqui, P., Raoult, D., 1998. Ehrlichial DNA amplified from *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in France. *J. Med. Entomol.* 35, 180–183.
- Paul, R.E.L., Cote, M., Le Naour, E., Bonnet, S.I., 2016. Environmental factors influencing tick densities over seven years in a French suburban forest. *Parasites and Vectors* 9, 1–10.
- Paulauskas, A., Galdikaitė-Brazienė, E., Radzijeuskaja, J., Aleksandravičienė, A., Galdikas, M., 2016. Genetic diversity of *Ixodes ricinus* (Ixodida: Ixodidae) ticks in sympatric and allopatric zones in Baltic countries. *J. Vector Ecol.* 41, 244–253.
- Paulsen, K.M., Stuen, S., das Neves, C.G., Suhel, F., Gurung, D., Soleng, A., Stiasny, K., Vikse, R., Andreassen, Å.K., Granquist, E.G., 2019. Tick-borne encephalitis virus in cows and unpasteurized cow milk from Norway. *Zoonoses Public Health* 66, 216–222.
- Pelletier, J., Rocheleau, J.P., Aenishaenslin, C., Beaudry, F., Masson, G.D., Lindsay, L.R., Ogden, N.H., Bouchard, C., Leighton, P.A., 2020. Evaluation of fluralaner as an oral acaricide to reduce tick infestation in a wild rodent reservoir of Lyme disease. *Parasit. Vectors* 13, 73 (9 p).
- Perez, G., Bastian, S., Agoulon, A., Bouju, A., Durand, A., Faille, F., Lebert, I., Rantier, Y., Plantard, O., Butet, A., 2016. Effect of landscape features on the relationship between *Ixodes ricinus* ticks and their small mammal hosts. *Parasites and Vectors* 9, 1–18.
- Perez, G., Bastian, S., Chastagner, A., Agoulon, A., Plantard, O., Vourc'h, G., Butet, A., 2017. Ecological factors influencing small mammal infection by *Anaplasma phagocytophilum* and *Borrelia burgdorferi* s.l. in agricultural and forest landscapes. *Environ. Microbiol.* 19, 4205–4219.
- Perez, G., Bastian, S., Chastagner, A., Agoulon, A., Rantier, Y., Vourc'h, G., Plantard, O., Butet, A., 2020. Relationships between landscape structure and the prevalence of two tick-borne infectious agents, *Anaplasma phagocytophilum* and *Borrelia burgdorferi* sensu lato, in small mammal communities. *Landsc. Ecol.* 35, 435–451.
- Pérez, C., 1987. La faune des tiques dans le foyer alsacien d'encéphalite à tiques. *Acarologia* 28, 43–47.
- Pérez-Eid, C., 1989. Dynamique saisonnière des nymphes et adultes d'*Ixodes ricinus* en phase libre sur la végétation, dans le foyer alsacien d'encéphalite à tiques. *Acarologia* 30, 355–360.

- Pérez-Eid, C., 1990. Les relations tiques-petits mammifères dans le foyer alsacien d'encéphalite à tiques. *Acarologia* 31, 131–141.
- Pérez-Eid, C., Hannoun, C., Rodhain, F., 1992. The Alsatian tick-borne encephalitis focus: presence of the virus among ticks and small mammals. *Eur. J. Epidemiol.* 8, 178–186.
- Pérez-Eid, C., 2007. Les tiques : Identification, biologie, importance médicale et vétérinaire, Lavoisier. ed. Paris.
- Perkins, S.E., Cattadori, I.M., Tagliapietra, V., Rizzoli, A.P., Hudson, P.J., 2006. Localized deer absence leads to tick amplification. *Ecology* 87, 1981–1986.
- Perlman, S.J., Hunter, M.S., Zchori-fein, E., 2006. The emerging diversity of *Rickettsia*. *Proc. R. Soc. B* 273, 2097–2106.
- Pernetta, J.C., 1976a. Diets of the shrews *Sorex araneus* L. and *Sorex minutus* L. in Wytham grassland. *J. Anim. Ecol.* 45, 899–912.
- Pernetta, J.C., 1976. Bioenergetics of British shrews in grassland. *Acta Theriol. (Warsz)*. 21, 481–497.
- Perret, J.L., Guigoz, E., Rais, O., Gern, L., 2000. Influence of saturation deficit and temperature on *Ixodes ricinus* tick questing activity in a Lyme borreliosis-endemic area (Switzerland). *Parasitol. Res.* 86, 554–557.
- Perret, J.-L., Guerin, P.M., Diehl, P.A., Vlimant, M., Gern, L., 2003. Darkness induces mobility, and saturation deficit limits questing duration, in the tick *Ixodes ricinus*. *J. Exp. Biol.* 206, 1809–1815.
- Perret, J.-L.L., Rais, O., Gern, L., 2004. Influence of climate on the proportion of *Ixodes ricinus* nymphs and adults questing in a tick population. *J. Med. Entomol.* 41, 361–365.
- Petermann, J., Cauquil, L., Hurlin, J.C., Gaia, H., Hübner, T., 2016. Survey of cattle tick, *Rhipicephalus (Boophilus) microplus*, resistance to amitraz and deltamethrin in New Caledonia. *Vet. Parasitol.* 217, 64–70.
- Petersen, J.M., Schriefer, M.E., 2005. Review article Tularemia: emergence/re-emergence. *Vet. Res.* 36, 455–467.
- Petney, T., Moser, E., Littwin, N., Pfäffle, M., Muders, S. V., Taraschewski, H., 2015. Additions to the “Annotated Checklist of the Ticks of Germany”: *Ixodes acuminatus* and *Ixodes inopinatus*. *Syst. Appl. Acarol.* 20, 221–224.
- Peveling, R., Demba, A., 2003. Toxicity and pathogenicity of *Metarhizium anisopliae* var. *acridum* (Deuteromycotina, Hyphomycetes) and fipronil to the fringe-toed lizard *Acanthodactylus dumerili* (Squamata: Lacertidae). *Environ. Toxicol. Chem.* 22, 1437–1447.
- Pexara, A., Solomakos, N., Govaris, A., 2018. Q fever and prevalence of *Coxiella burnetii* in milk. *Trends Food Sci. Technol.* 71, 65–72.
- Pichon, B., Mousson, L., Figureau, C., Rodhain, F., Pérez-Eid, C., 1999. Density of deer in relation to the prevalence of *Borrelia burgdorferi* s.l. in *Ixodes ricinus* nymphs in Rambouillet forest, France. *Exp. Appl. Acarol.* 23, 267–75.
- Pichon, B., Egan, D., Rogers, M., Gray, J., 2003. Detection and identification of pathogens and host DNA in unfed host-seeking *Ixodes ricinus* L. (Acari: Ixodidae). *J. Med. Entomol.* 40, 723–731.
- Pichon, B., Rogers, M., Egan, D., Gray, J., 2005. Blood-meal analysis for the identification of reservoir hosts of tick-borne pathogens in Ireland. *Vector-Borne Zoonotic Dis.* 5, 172–180.
- Pichon, B., Kahl, O., Hammer, B., Gray, J.S., 2006. Pathogens and host DNA in *Ixodes ricinus* nymphal ticks from a German forest. *Vector-borne Zoonotic Dis.* 6, 382–387.

- Pichot, J., Gilot, B., Almiré, N., Polette, K., Degeilh, B., 1997. *Ixodes* populations (*Ixodes ricinus* Linné, 1758; *Ixodes hexagonus* leach, 1815) in the city of Lyon (France) and its outskirts: Preliminary results. *Parasite* 4, 167–171.
- Piesman, J., 2006. Strategies for reducing the risk of Lyme borreliosis in North America. *Int. J. Med. Microbiol.* 296, 17–22.
- Pisanu, B., Marsot, M., Marmet, J., Chapuis, J.-L., Réale, D., Vourc'h, G., 2010. Introduced Siberian chipmunks are more heavily infested by ixodid ticks than are native bank voles in a suburban forest in France. *Int. J. Parasitol.* 40, 1277–1283.
- Pisanu, B., Chapuis, J.L., Dozières, A., Basset, F., Poux, V., Vourc'h, G., 2014. High prevalence of *Borrelia burgdorferi* s.l. in the European red squirrel *Sciurus vulgaris* in France. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 5, 1–6.
- Plantard, O., Bouju-Albert, A., Malard, M.A., Hermouet, A., Capron, G., Verheyden, H., 2012. Detection of *Wolbachia* in the tick *Ixodes ricinus* is due to the presence of the hymenoptera endoparasitoid *Ixodiphagus hookeri*. *PLoS One* 7, e30692 (8 p).
- Plantard, O., Pavel, I., Vial, L., 2016. Évolution, systématique et diversité des tiques, in: McCoy, K., Boulanger, N. (Eds.), *Tiques et Maladies à Tiques. Biologie, Écologie Évolutive, Épidémiologie*. IRD Editions, Marseille, pp. 31–52.
- Platonov, A.E., Karan, L.S., Kolyasnikova, N.M., Makhneva, N.A., Toporkova, M.G., Maleev, V. V., Fish, D., Krause, P.J., 2011. Humans infected with relapsing fever spirochete *Borrelia miyamotoi*, Russia. *Emerg. Infect. Dis.* 17, 1816–1823.
- Poché, D.M., Franckowiak, G., Clarke, T., Tseveenjav, B., Polyakova, L., Poché, R.M., 2020. Efficacy of a low dose fipronil bait against blacklegged tick (*Ixodes scapularis*) larvae feeding on white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) under laboratory conditions. *Parasit. Vectors* 13, 391 (15 p).
- Porretta, D., Mastrantonio, V., Mona, S., Epis, S., Montagna, M., Sasserà, D., Bandi, C., Urbanelli, S., 2013. The integration of multiple independent data reveals an unusual response to Pleistocene climatic changes in the hard tick *Ixodes ricinus*. *Mol. Ecol.* 22, 1666–1682.
- Porter, R., Norman, R.A., Gilbert, L., 2013. An alternative to killing? Treatment of reservoir hosts to control a vector and pathogen in a susceptible species. *Parasitology* 140, 247–257.
- Portier, J., Ryser-Degiorgis, M.-P., Hutchings, M.R., Elodie, M.-L., Richomme, C., Larrat, S., van der Poel, W.H.M., Dominguez, M., Linden, A., Santos, P.T., Warns-Petit, E., Chollet, J.-Y., Cavalerie, L., Bonbon, E., Artois, M., 2019. Multi-host disease management: the why and the how to include wildlife. *BMC Vet. Res.* 15, 1–11.
- Portillo, A., Santibáñez, P., Palomar, A.M., Santibáñez, S., Oteo, J.A., 2018. “*Candidatus* Neoehrlichia mikurensis” in Europe. *New Microbes New Infect.* 22, 30–36.
- Pound, J.M., Miller, J.A., George, J.E., Oehler, D.D., Harmel, D.E., 1996. Systemic treatment of white-tailed deer with ivermectin-medicated bait to control free-living populations of lone star ticks (Acari: Ixodidae). *J. Med. Entomol.* 33, 385–394.
- Presley, S.M., Hair, J.A., 1988. Lone star tick (Acar: Ixodidae) management by host manipulation through habitat modification. *J. Med. Entomol.* 25, 78–81.
- Pugh, J., 2016. Driven to extinction? The ethics of eradicating mosquitoes with gene-drive technologies. *J. Med. Ethics* 42, 578–581.
- Pugliese, A., Rosà, R., 2008. Effect of host populations on the intensity of ticks and the prevalence of tick-borne pathogens: How to interpret the results of deer enclosure experiments. *Parasitology* 135, 1531–1544.

Q

- Quessada, T., Martial-Convert, F., Arnaud, S., Leudet De La Vallee, H., Gilot, B., Pichot, J., 2003. Prevalence of *Borrelia burgdorferi* species and identification of *Borrelia valaisiana* in questing *Ixodes ricinus* in the Lyon region of France as determined by polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism. *Eur. J. Clin. Microbiol. Infect. Dis.* 22, 165–173.
- Quillery, E., 2013. Développement de marqueurs génétiques (SNPs) à partir du génome de la tique *Ixodes ricinus* pour l'étude de la structure génétique de ses populations à l'échelle du paysage. Thèse Dr. Université Nantes Angers Le Mans, France.
- Quillery, E., Quenez, O., Peterlongo, P., Plantard, O., 2014. Development of genomic resources for the tick *Ixodes ricinus*: Isolation and characterization of single nucleotide polymorphisms. *Mol. Ecol. Resour.* 14, 393–400.

R

- Ramos, R.A.N., Campbell, B.E., Whittle, A., Lia, R.P., Montarsi, F., Parisi, A., Dantas-torres, F., Wall, R., Otranto, D., 2015. Occurrence of *Ixodiphagus hookeri* (Hymenoptera: Encyrtidae) in *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in Southern Italy. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 6, 234–236.
- Rand, P.W., Lubelczyk, C., Holman, M.S., Lacombe, E.H., Smith, R.P., 2004. Abundance of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) after the complete removal of deer from an isolated offshore island, endemic for Lyme disease. *J. Med. Entomol.* 41, 779–784.
- Randolph, S. E., & Steele, G.M., 1985. An experimental evaluation of conventional control measures against the sheep tick, *Ixodes ricinus* (L.) (Acari: Ixodidae). II. The dynamics of the tick-host interaction. *Bull. Entomol. Res.* 75, 501–518.
- Randolph, S.E., 1994. Density-dependent acquired resistance to ticks in natural hosts, independent of concurrent infection with *Babesia microti*. *Parasitology* 108, 413–419.
- Randolph, S.E., Gern, L., Nuttall, P.A., 1996. Co-feeding ticks: epidemiological significance for tick-borne pathogen transmission. *Parasitol. Today Pers. ed* 12, 472–479.
- Randolph, S.E., 1998. Ticks are not insects: Consequences of contrasting vector biology for transmission potential. *Parasitol. Today* 14, 186–192.
- Randolph, S.E., Storey, K., 1999. Impact of microclimate on immature tick-rodent host interactions (Acari: Ixodidae): implications for parasite transmission. *J. Med. Entomol.* 36, 741–748.
- Randolph, S.E., Miklisová, D., Lysy, J., Rogers, D.J., Labuda, M., 1999. Incidence from coincidence: patterns of tick infestations on rodents facilitate transmission of tick-borne encephalitis virus. *Parasitology* 118, 177–186.
- Randolph, S.E., Green, R.M., Peacey, M.F., Rogers, D.J., 2000. Seasonal synchrony: the key to tick-borne encephalitis foci identified by satellite data. *Parasitology* 121, 15–23.
- Randolph, S.E., 2001. The shifting landscape of tick-borne zoonoses: Tick-borne encephalitis and Lyme borreliosis in Europe. *Philos. Trans. Biol. Sci.* 356, 1045–1056.
- Randolph, S.E., 2004. Evidence that climate change has caused 'emergence' of tick-borne diseases in Europe? *Int. J. Med. Microbiol. Suppl.* 293, 5–15.
- Randolph, S.E., 2010. To what extent has climate change contributed to the recent epidemiology of tick-borne diseases? *Vet. Parasitol.* 167, 92–4.
- Raoult, D., Fournier, P.E., Drancourt, M., Marrie, T.J., Leclercq, P., Sefton, A.M., 2015. Diagnosis of 22 new cases of *Bartonella endocarditis*. *Ann. Intern. Med.* 125, 646–652.

- Rar, V., Golovljova, I., 2011. *Anaplasma*, *Ehrlichia*, and ‘*Candidatus* Neoehrlichia’ bacteria: Pathogenicity, biodiversity, and molecular genetic characteristics, a review. *Infect. Genet. Evol.* 11, 1842–1861.
- Raši, T., Majláth, I., Bogdziewicz, M., Dudek, K., 2018. Tick distribution along animal tracks: implication for preventative medicine. *Ann. Agric. Environ. Med.* 25, 360–363.
- Rauter, C., Hartung, T., 2005. Prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato genospecies in *Ixodes ricinus* ticks in Europe: a metaanalysis. *Appl. Environ. Microbiol.* 71, 7203–7216.
- Regassa, A., de Castro, J.J., 1993. Tick resistance to acaricides ethiopia in western. *Trop. Anim. Health Prod.* 25, 69–74.
- Rehse-Küpper, B., Casals, J., Rehse, E., Ackermann, R., 1976. Eyach--an arthropod-borne virus related to Colorado tick fever virus in the Federal Republic of Germany. *Acta Virol.* 20, 339–342.
- Reis, C., Cote, M., Le Rhun, D., Lecuelle, B., Levin, M.L., Vayssier-Taussat, M., Bonnet, S.I., 2011a. Vector competence of the tick *Ixodes ricinus* for transmission of *Bartonella birtlesii*. *PLoS Negl. Trop. Dis.* 5, 1–6.
- Reis, C., Cote, M., Paul, R.E.L., Bonnet, S., 2011b. Questing ticks in suburban forest are infected by at least six tick-borne pathogens. *Vector-borne Zoonotic Dis.* 11, 907–916.
- Renwick, A.R., Lambin, X., 2012. Host-parasite interactions in a fragmented landscape. *Int. J. Parasitol.* 43, 27–35.
- Reye, A.L., Huebschen, J.M., Sausy, A., Muller, C.P., 2010. Prevalence and seasonality of tick-borne pathogens in questing *Ixodes ricinus* ticks from Luxembourg. *Appl. Environ. Microbiol.* 76, 2923–2931.
- Richards, S.L., Langley, R., Apperson, C.S., Watson, E., 2017. Do tick attachment times vary between different tick-pathogen systems? *Environments* 4, 37 (14 p).
- Richardson, M., Khouja, C., Sutcliffe, K., 2019. Interventions to prevent Lyme disease in humans: a systematic review. *Prev. Med. Reports J.* 13, 16–22.
- Richter, D., Allgöwer, R., Matuschka, F.-R., Allgower, R., Matuschka, F.-R., 2002. Co-feeding transmission and its contribution to the perpetuation of the Lyme disease spirochete *Borrelia afzelii*. *Emerg. Infect. Dis.* 8, 1421–1425.
- Richter, D., Schlee, D.B., Matuschka, F.R., 2003. Relapsing fever-like spirochetes infecting European vector tick of Lyme disease agent. *Emerg. Infect. Dis.* 9, 697–701.
- Richter, D., Klug, B., Spielman, A., Matuschka, F., 2004a. Adaptation of diverse Lyme disease spirochetes in a natural rodent reservoir host. *Infect. Immun.* 72, 2442–2444.
- Richter, D., Schlee, D.B., Allgo, R., Matuschka, F., 2004b. Relationships of a novel Lyme disease spirochete, *Borrelia spielmani* sp . nov., with its hosts in Central Europe. *Appl. Environ. Microbiol.* 70, 6414–6419.
- Richter, D., Matuschka, F.R., 2012. “*Candidatus* Neoehrlichia mikurensis”, *Anaplasma phagocytophilum*, and Lyme disease spirochetes in questing European vector ticks and in feeding ticks removed from people. *J. Clin. Microbiol.* 50, 943–947.
- Richter, S.H., Eydal, M., Skírnisson, K., Ólafsson, E., 2013. Tick species (Ixodida) identified in Iceland. *Icelandic Agric. Sci.* 26, 3–10.
- Richter, D., Postic, D., Sertour, N., Livey, I., Matuschka, F.-R., Baranton, G., 2006. Delineation of *Borrelia burgdorferi* sensu lato species by multilocus sequence analysis and confirmation of the delineation of *Borrelia spielmanii* sp. nov. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 56, 873–81.
- Richter, D., Matuschka, F.R., 2006. Perpetuation of the Lyme disease spirochete *Borrelia lusitaniae* by lizards. *Appl. Environ. Microbiol.* 72, 4627–4632.

- Richter, D., Schlee, D.B., Matuschka, F.R., 2011. Reservoir competence of various rodents for the Lyme disease spirochete *Borrelia spielmanii*. *Appl. Environ. Microbiol.* 77, 3565–3570.
- Richter, D., Matuschka, F.R., 2012. “*Candidatus* Neoehrlichia mikurensis”, *Anaplasma phagocytophilum*, and Lyme disease spirochetes in questing European vector ticks and in feeding ticks removed from people. *J. Clin. Microbiol.* 50, 943–947.
- Richter, D., Kohn, C., Matuschka, F.R., 2013. Absence of *Borrelia* spp., *Candidatus* Neoehrlichia mikurensis, and *Anaplasma phagocytophilum* in questing adult *Dermacentor reticulatus* ticks. *Parasitol. Res.* 112, 107–111.
- Rigaud, E., Jaulhac, B., Garcia-Bonnet, N., Hunfeld, K.-P.P., Féménia, F., Huet, D., Goulvestre, C., Vaillant, V., Deffontaines, G., Abadia-Benoist, G., 2016. Seroprevalence of seven pathogens transmitted by the *Ixodes ricinus* tick in forestry workers in France. *Clin. Microbiol. Infect.* 22, 735.e1-735.e9.
- Rizzoli, A., Hauffe, H.C., Tagliapietra, V., Neteler, M., Rosà, R., 2009. Forest structure and roe deer abundance predict tick-borne encephalitis risk in Italy. *PLoS One* 4, e4336 (11 p).
- Rizzoli, A., Hauffe, H.C., Carpi, G., Vourc’h, G.I., Neteler, M., Rosà, R., 2011. Lyme borreliosis in Europe. *Eurosurveillance* 16, 19906 (8 p).
- Røed, K.H., Kvie, K.S., Hasle, G., Gilbert, L., Leinaas, H.P., 2016. Phylogenetic lineages and postglacial dispersal dynamics characterize the genetic structure of the tick, *Ixodes ricinus*, in Northwest Europe. *PLoS One* 11, e0167450 (16 p).
- Rojko, T., Ružič-Sabljić, E., Strle, F., Lotrič-Furlan, S., 2005. Prevalence and incidence of Lyme borreliosis among Slovene forestry workers during the period of tick activity. *Wien. Klin. Wochenschr.* 117, 219–225.
- Rojko, T., Duh, D., Avsic-Zupanc, T., Strle, F., Lotric-Furlan, S., 2008. Seroprevalence of *Babesia divergens* infection among forestry workers in Slovenia. *Int. J. Med. Microbiol.* 298, 347–350.
- Rolain, J.-M., Foucault, C., Guieu, R., Scola, B. La, Brouqui, P., Raoult, D., 2002. *Bartonella quintana* in human erythrocytes. *Lancet* 360, 226–228.
- Rollend, L., Fish, D., Childs, J.E., 2013. Transovarial transmission of *Borrelia* spirochetes by *Ixodes scapularis*: A summary of the literature and recent observations. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 4, 46–51.
- Romeo, C., Pisanu, B., Ferrari, N., Basset, F., Tillon, L., Wauters, L.A., Martinoli, A., Saino, N., Chapuis, J.-L., 2013. Macroparasite community of the Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris*): poor species richness and diversity. *Parasitol. Res.* 112, 3527–3536.
- Rónai, Z., Egyed, L., 2020. Survival of tick-borne encephalitis virus in goat cheese and milk. *Food Environ. Virol.* 12, 264–268.
- Rosà, R., Pugliese, A., Norman, R., Hudson, P.J., Rosa, R., Pugliese, A., Norman, R., Hudson, P.J., 2003. Thresholds for disease persistence in models for tick-borne infections including non-viraemic transmission, extended feeding and tick aggregation. *J. Theor. Biol.* 224, 359–376.
- Rosalino, L.M., Rodrigues, M., Santos-Silva, M., Santos-Reis, M., 2007. Unusual findings on host-tick interactions through carnivore scat analysis. *Exp. Appl. Acarol.* 43, 293–302.
- Rosef, O., Paulauskas, A., Radzijeuskaja, J., 2009. Prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato and *Anaplasma phagocytophilum* in questing *Ixodes ricinus* ticks in relation to the density of wild cervids. *Acta Vet. Scand.* 51, 47 (8 p).
- Rowin, K.S., Tanowitz, B., Rubinstein, A., Kunkel, M., Wittner, M., 1984. Babesiosis in asplenic hosts. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* 78, 442–444.
- Roy, M., Holt, R.D., 2008. Effects of predation on host-pathogen dynamics in SIR models. *Theor. Popul. Biol.* 73, 319–331.

- Rudenko, N., Golovchenko, M., Růžek, D., Piskunova, N., Mallátová, N., Grubhoffer, L., 2009. Molecular detection of *Borrelia bissettii* DNA in serum samples from patients in the Czech Republic with suspected borreliosis. *FEMS Microbiol. Lett.* 292, 274–281.
- Ruiz-Fons, F., Fernández-de-Mera, I.G., Acevedo, P., Gortázar, C., de la Fuente, J., 2012. Factors driving the abundance of *Ixodes ricinus* ticks and the prevalence of zoonotic *I. ricinus*-borne pathogens in natural foci. *Appl. Environ. Microbiol.* 78, 2669–2676.
- Rupes, V., Chmela, J., Ledvinka, J., Privora, M., 1977. Effectiveness of fenitrothion for area control of ticks *Ixodes ricinus* (L.). *Folia Parasitol. (Praha)*. 24, 63–72.
- Rymaszewska, A., Grenda, S., 2008. Bacteria of the genus *Anaplasma* – characteristics of *Anaplasma* and their vectors: a review. *Vet. Med. (Praha)*. 53, 573–584.

S

- Saikku, P., Brummer-Korvenkontio, M., 1973. Arbo-viruses in Finland. II. Isolation and characterization of Uukuniemi virus, a virus associated with ticks and birds. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 22, 390–399.
- Saikku, P., 1974. Passerine birds in the ecology of Uukuniemi virus. *Med. Biol.* 52, 98–103.
- Saldaña, M.A., Hegde, S., Hughes, G.L., 2017. Microbial control of arthropod-borne disease. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 112, 81–93.
- Saloña-Bordas, M.I., Bahillo de la Puebla, P., Díaz Martín, B., Sumner, J., Perotti, M.A., 2015. *Ixodes ricinus* (Ixodidae), an occasional phoront on necrophagous and coprophagous beetles in Europe. *Exp. Appl. Acarol.* 65, 243–248.
- Samish, M., Rehacek, J., 1999. Pathogens and predators of ticks and their potential in biological control. *Annu. Rev. Entomol.* 44, 159–182.
- Samish, M., Alekseev, E., 2001. Arthropods as predators of ticks (Ixodoidea). *J. Med. Entomol.* 38, 1–11.
- Samish, M., Glazer, I., 2001. Entomopathogenic nematodes for the biocontrol of ticks. *Trends Parasitol.* 17, 368–371.
- Schettters, T., 2005. Vaccination against canine babesiosis. *Trends Parasitol.* 21, 179–184.
- Schnittger, L., Rodriguez, A.E., Florin-christensen, M., Morrison, D.A., 2012. *Babesia*: a world emerging. *Infect. Genet. Evol.* 12, 1788–1809.
- Schulze, T.L., Jordan, R.A., Oliver, C., 1995. Suppression of subadult *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) following removal of leaf litter. *J. Med. Entomol.* 32, 730–733.
- Schulze, T.L., Jordan, R.A., Williams, M., Dolan, M.C., Schulze, T.L., Ph, D., Court, E., Township, M., Diseases, T., 2017. Evaluation of the SELECT Tick Control System (TCS), a host-targeted bait box, to reduce exposure to *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) in a Lyme disease endemic area of New Jersey. *Vector Control. Pest Manag. Resist. Repellents* 54, 1019–1024.
- Septfons, A., Couturier, E., Goronflot, T., Turbelin, C., Blanchon, T., de Valk, H., 2018. Borréliose de Lyme : estimation de l'incidence hospitalière en France de 2005 à 2006. *Bull. Épidémiologique Hebd.* 19–20, 389–395.
- Serra, V., Cafiso, A., Formenti, N., Verheyden, H., Plantard, O., Bazzocchi, C., Sasser, D., 2018. Molecular and serological evidence of the presence of *Midichloria mitochondrii* in roe deer (*Capreolus capreolus*) in France. *J. Wildl. Dis.* 54, 597–600.
- Shaffer, L., Writer, S., 2019. Lyme disease vaccines face familiar challenges, both societal and scientific. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 116, 19214–19217.

- Short, N.J., Norval, R.A.I., 1982. Tick predation by shrews in Zimbabwe. *J. Parasitol.* 68, 1052.
- Silaghi, C., Beck, R., Oteo, J.A., Pfeffer, M., Sprong, H., 2015. Neoehrlichiosis: an emerging tick-borne zoonosis caused by *Candidatus Neoehrlichia mikurensis*. *Exp. Appl. Acarol.* 68, 279–297.
- Simões, P.B., Cardoso, L., Araújo, M., Yisaschar-Mekuzas, Y., Baneth, G., 2011. Babesiosis due to the canine *Babesia microti*-like small piroplasm in dogs – first report from Portugal and possible vertical transmission. *Parasit. Vectors* 4, 50.
- Siński, E., Welc-Falęciak, R., Poglód, R., 2011. *Babesia* spp. infections transmitted through blood. *Wiadomości Parazytol.* 57, 77–81.
- Sivakumar, T., Hayashida, K., Sugimoto, C., Yokoyama, N., 2014. Evolution and genetic diversity of *Theileria*. *Infect. Genet. Evol. J.* 27, 250–263.
- Skotarczak, B., 2018. The role of companion animals in the environmental circulation of tick-borne bacterial pathogens. *Ann. Agric. Environ. Med.* 25, 473–480.
- Smith, S., Cheatum, E., L., 1944. Role of ticks in decline of an insular cottontail population. *J. Wildl. Manage.* 8, 311–317.
- Smith, F.D., Ballantyne, R., Morgan, E.R., Wall, R., 2012. Diseases estimating Lyme disease risk using pet dogs as sentinels. *Comp. Immunol. Microbiol. Infect. Dis.* 35, 163–167.
- Snellgrove, A.N., Krapivunaya, I., Ford, S.L., Stanley, H.M., Wickson, A.G., Hartzer, K.L., Levin, M.L., 2020. Vector competence of *Rhipicephalus sanguineus sensu stricto* for *Anaplasma platys*. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 11, 101517 (7 p).
- Solano-Gallego, L., Sainz, Á., Roura, X., Estrada-Peña, A., Miró, G., 2016. A review of canine babesiosis: the European perspective. *Parasit. Vectors* 9, 336 (18 p).
- Sonenshine, D., Hamilton, J.G.C., 1989. Methods and apparatus for controlling arthropod populations.
- Sonenshine, D.E., Adams, T., Allan, S.A., Laughlin, J.M.C., Webster, F.X., 2003. Chemical composition of some components of the arrestment pheromone of the black-legged tick, *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) and their use in tick control. *J. Med. Entomol.* 40, 849–859.
- Sonenshine, D.E., 2006. Tick pheromones and their use in tick control. *Annu. Rev. Entomol.* 51, 557–580.
- Sormunen, J.J., Sippola, E., Kaunisto, K.M., Vesterinen, E.J., Sääksjärvi, I.E., 2019. First evidence of *Ixodiphagus hookeri* (Hymenoptera: Encyrtidae) parasitization in Finnish castor bean ticks (*Ixodes ricinus*). *Exp. Appl. Acarol.* 79, 395–404.
- Spang, A., Saw, J.H., Jørgensen, S.L., Zaremba-niedzwiedzka, K., Martijn, J., Lind, A.E., van Eijk, R., Schleper, C., Guy, L., Ettema, T.J.G., 2015. Complex archaea that bridge the gap between prokaryotes and eukaryotes. *Nature* 521, 173–179.
- Spengler, J.R., Estrada-Peña, A., Garrison, A.R., Schmaljohn, C., Spiropoulou, C.F., Bergeron, É., Bente, D.A., 2016. A chronological review of experimental infection studies of the role of wild animals and livestock in the maintenance and transmission of Crimean-Congo hemorrhagic fever virus. *Antiviral Res.* 135, 31–47.
- Špitalská, E., Literak, I., Kocianova, E., Taragel'ova, V., 2011. 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 Zoonotic Dis.* 11, 1235–1241.
- Špitalská, E., Sparagano, O., Stanko, M., Schwarzová, K., Špitalský, Z., Škultéty, Ľ., Havlíková, S.F., 2018. Diversity of *Coxiella*-like and *Francisella*-like endosymbionts, and *Rickettsia* spp., *Coxiella burnetii* as pathogens in the tick populations of Slovakia, Central Europe. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 9, 1207–1211.
- Springer, Y.P., Johnson, P.T.J., 2018. Large-scale health disparities associated with Lyme disease and human monocytic ehrlichiosis in the United States, 2007–2013. *PLoS One* 13, e0204609 (15 p).

- Sprong, H., Wielinga, P.R., Fonville, M., Reusken, C., Brandenburg, A.H., Borgsteede, F., Gaasenbeek, C., van der Giessen, J.W.B., 2009. *Ixodes ricinus* ticks are reservoir hosts for *Rickettsia helvetica* and potentially carry flea-borne *Rickettsia* species. *Parasites and Vectors* 2, 41 (7 p).
- Sprong, H., Fonville, M., van Leeuwen, A.D., Devillers, E., Ibañez-Justicia, A., Stroo, A., Hansford, K., Cull, B., Medlock, J., Heyman, P., Cochez, C., Weis, L., Silaghi, C., Moutailler, S., 2019. Detection of pathogens in *Dermacentor reticulatus* in northwestern Europe: evaluation of a high-throughput array. *Heliyon* 5, e01270 (23 p).
- Sprong, H., Moonen, S., Wieren, S.E. Van, Hofmeester, T.R., 2019. Original article effects of cattle grazing on *Ixodes ricinus*-borne disease risk in forest areas of the Netherlands. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 11, 101355 (5 p).
- Stachurski, F., Vial, L., 2018. Installation de la tique *Hyalomma marginatum*, vectrice du virus de la fièvre hémorragique de Crimée-Congo, en France continentale. *Bull. Epidémiologique Santé Anim. - Aliment.* 84, 1–5.
- Stafford III, K.C., Ward, J.S., Magnarelli, L.A., 1998. Impact of controlled burns on the abundance of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae). *J. Med. Entomol.* 35, 510–513.
- Stafford III, K.C., Denicola, A.J., Kilpatrick, H.J., 2003. Reduced abundance of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) and the tick parasitoid *Ixodiphagus hookeri* (Hymenoptera: Encyrtidae) with reduction of white-tailed deer. *J. Med. Entomol.* 40, 642–652.
- Stafford III, K.C., Williams, S.C., 2017. Deer-targeted methods: a review of the use of topical acaricides for the control of ticks on white-tailed deer. *J. Integr. Pest Manag.* 8, 19 (5 p).
- Stanek, G., Reiter, M., 2011. The expanding Lyme *Borrelia* complex-clinical significance of genomic species? *Clin. Microbiol. Infect.* 17, 487–493.
- Steele, S.E.R.G.M., Steele, G.M., Randolph, S.E., 1985. An experimental evaluation of conventional control measures against the sheep tick, *Ixodes ricinus* (L.) (Acari: Ixodidae). II. The dynamics of the tick-host interaction. *Bull. Entomol. Res.* 75, 489–500.
- Stefanidesova, K., Kocianova, E., 2008. Evidence of *Anaplasma phagocytophilum* and *Rickettsia helvetica* infection in free-ranging ungulates in central Slovakia. *Eur. J. Wildl. Res.* 54, 519–524.
- Strle, F., Ružić-Sabljčić, E., Cimperman, J., Lotrič-Furlan, S., Maraspin, V., 2006. Comparison of findings for patients with *Borrelia garinii* and *Borrelia afzelii* isolated from cerebrospinal fluid. *Clin. Infect. Dis.* 43, 704–710.
- Strnad, M., Hönig, V., Růžek, D., Grubhoffer, L., Rego, R.O.M., 2017. Europe-wide meta-analysis of *Borrelia burgdorferi* sensu lato prevalence in questing *Ixodes ricinus* ticks. *Appl. Environ. Microbiol.* 83.
- Strnad, M., Grubhoffer, L., Rego, R.O.M., 2020. Novel targets and strategies to combat borreliosis. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 104, 1915–1925.
- Stuen, S., 2007. *Anaplasma phagocytophilum* - The most widespread tick-borne infection in animals in Europe. *Vet. Res. Commun.* 31, 79–84.
- Šumilo, D., Bormane, A., Asokliene, L., Lucenko, I., Vasilenko, V., Randolph, S., 2006. Tick-borne encephalitis in the Baltic States: identifying risk factors in space and time. *Int. J. Med. Microbiol.* 296, 76–79.
- Šumilo, D., Asokliene, L., Bormane, A., Vasilenko, V., Golovljova, I., Randolph, S.E., 2007. Climate change cannot explain the upsurge of tick-borne encephalitis in the Baltics. *PLoS One* 2, e500 (11 p).
- Šumilo, D., Bormane, A., Asokliene, L., Vasilenko, V., Golovljova, I., Avsic-Zupanc, T., Hubalek, Z., Randolph, S.E., 2008a. Socio-economic factors in the differential upsurge of tick-borne encephalitis in Central and Eastern Europe. *Rev. Med. Virol.* 18, 81–95.

- Šumilo, D., Asokliene, L., Avsic-Zupanc, T., Bormane, A., Vasilenko, V., Lucenko, I., Golovljova, I., Randolph, S.E., 2008b. Behavioural responses to perceived risk of tick-borne encephalitis: Vaccination and avoidance in the Baltics and Slovenia. *Vaccine* 26, 2580–2588.
- Sunde, P., Forsom, H.M., Al-Sabi, M.N.S., Overskaug, K., 2012. Selective predation of tawny owls (*Strix aluco*) on yellow-necked mice (*Apodemus flavicollis*) and bank voles (*Myodes glareolus*). *Ann. Zool. Fennici* 49, 321–330.
- Sutherst, R.W., Wilson, L.J., Cook, I.M., 2000. Predation of the cattle tick, *Boophilus microplus* (Canestrini) (Acarina: Ixodidae), in three Australian pastures. *Aust. J. Entomol.* 39, 70–77.
- Süss, J., 2008. Tick-borne encephalitis in Europe and beyond—the epidemiological situation as of 2007. *Eurosurveillance* 13, 18916 (8 p).
- Swanepoel, R., Gill, D.E., Shepherd, A.J., Leman, P.A., Mynhardt, J.H., Harvey, S., 1989. The clinical pathology of Crimean-Congo hemorrhagic fever. *Rev. Infect. Dis.* 11, S794–S800.
- Sykes, R.A., Makiello, P., 2017. An estimate of Lyme borreliosis incidence in Western Europe. *J. Public Heal. (United Kingdom)* 39, 74–81.
- Szczepańska, A., Kiewra, D., Lonc, E., 2017. Influence of the fabric colour for the ticks, *Ixodes ricinus* and *Dermacentor reticulatus* attachment. *Infect. Dis. (Auckl.)* 49, 558–560.
- Szekeres, S., Coipan, E.C., Rigó, K., Majoros, G., Jahfari, S., Sprong, H., Földvári, G., 2015. Eco-epidemiology of *Borrelia miyamotoi* and Lyme borreliosis spirochetes in a popular hunting and recreational forest area in Hungary. *Parasites and Vectors* 8, 1–8.
- Szekeres, S., Coipan, C. E., Rigó, K., Majoros, G., Jahfari, S., Sprong, H., Földvári, G., 2015. *Candidatus* *Neoehrlichia mikurensis* and *Anaplasma phagocytophilum* in natural rodent and tick communities in Southern Hungary. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 6, 111–116.

T

- Tack, W., Madder, M., Baeten, L., Vanhellemont, M., Verheyen, K., 2013. Shrub clearing adversely affects the abundance of *Ixodes ricinus* ticks. *Exp. Appl. Acarol.* 60, 411–420.
- Tagliapietra, V., Rosa, R., Arnoldi, D., Cagnacci, F., Capelli, G., Montarsi, F., Hauffe, H.C., Rizzoli, A., Rosà, R., Arnoldi, D., Cagnacci, F., Capelli, G., Montarsi, F., Hauffe, H.C., Rizzoli, A., Rosà, R., Arnoldi, D., Cagnacci, F., Capelli, G., Montarsi, F., Hauffe, H.C., Rizzoli, A., 2011. Saturation deficit and deer density affect questing activity and local abundance of *Ixodes ricinus* (Acari, Ixodidae) in Italy. *Vet. Parasitol.* 183, 114–24.
- Takken, W., van Vliet, A.J.H., Verhulst, N.O., Jacobs, F.H.H., Gassner, F., Hartemink, N., Mulder, S., Sprong, H., 2017. Acarological risk of *Borrelia burgdorferi* sensu lato infections across space and time in the Netherlands. *Vector-borne Zoonotic Dis.* 17, 99–107.
- Takumi, K., Sprong, H., Hofmeester, T.R., 2019. Impact of vertebrate communities on *Ixodes ricinus*-borne disease risk in forest areas. *Parasites and Vectors* 12, 434 (12 p).
- Tälleklint, L., Jaenson, T.G.T., 1996. Seasonal variations in density of questing *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) nymphs and prevalence of infection with *B. burgdorferi* s.l. in south central Sweden. *J. Med. Entomol.* 33, 592–597.
- Tälleklint, L., Jaenson, T.G.T., 1998. Increasing geographical distribution and density of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in central and northern Sweden. *J. Med. Entomol.* 35, 521–526.

- Tijssse-Klasen, E., Braks, M., Scholte, E.J., Sprong, H., 2011. *Ixodiphagus hookeri* and its *Wolbachia* symbionts in ticks in the Netherlands. *Parasites and Vectors* 4, 228 (7 p).
- Theuerkauf, J., Rouys, S., 2008. Habitat selection by ungulates in relation to predation risk by wolves and humans in the Białowieża Forest, Poland. *For. Ecol. Manage.* 256, 1325–1332.
- Thomas, D.B., Klafke, G., Busch, J.D., Olafson, P.U., Miller, R.A., Mosqueda, J., Stone, N.E., Scoles, G., Wagner, D.M., Perez-de-Leon, A., 2020. Tracking the increase of acaricide resistance in an invasive population of cattle fever ticks (Acari: Ixodidae) and implementation of real-time PCR assays to rapidly genotype resistance mutations. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 113, 298–309.
- Thompson, P.B., 2018. The roles of ethics in gene drive research and governance. *J. Responsible Innov.* 5, S159–S179.
- Thorin, C., Rigaud, E., Capek, I., André-Fontaine, G., Oster, B., Gastinger, G., Abadia, G., 2008. Seroprevalence of Lyme Borreliosis and tick-borne encephalitis in workers at risk, in Eastern France. *Médecine Mal. Infect.* 38, 533–542.
- Tkachev, S., Panov, V., Dobler, G., Tikunova, N., 2014. First detection of Kemerovo virus in *Ixodes pavlovskyi* and *Ixodes persulcatus* ticks collected in Novosibirsk region, Russia. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 5, 494–496.
- Tokarz, R., Taglia, T., Samero, S., Cucura, D.M., Oleynik, A., Che, X., Jain, K., Lipkin, W.I., 2019. Microbiome analysis of *Ixodes scapularis* ticks from New York and Connecticut. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 10, 894–900.
- Tomao, P., Ciceroni, L., D'Ovidio, M.C., De Rosa, M., Vonesch, N., Iavicoli, S., Signorini, S., Ciarrocchi, S., Ciufolini, M.G., Fiorentini, C., Papaleo, B., 2005. Prevalence and incidence of antibodies to *Borrelia burgdorferi* and to tick-borne encephalitis virus in agricultural and forestry workers from Tuscany, Italy. *Eur. J. Clin. Microbiol. Infect. Dis.* 24, 457–463.
- Tomkins, J.L., Aungier, J., Hazel, W., Gilbert, L., 2014. Towards an evolutionary understanding of questing behaviour in the tick *Ixodes ricinus*. *PLoS One* 9, e110028 (11 p).

U

- Ulmer, P., Ferté, H., Mercier, A., Richard, S., 1999. Lyme Borreliosis: epidemiological survey carried out in a kennel in north-eastern France. *Rev. Française des Lab.* 1999, 49–56.

V

- van Oosten, A.R., Heylen, D.J.A., Elst, J., Philtjens, S., Matthysen, E., 2016. An experimental test to compare potential and realised specificity in ticks with different ecologies. *Evol. Ecol.* 30, 487–501.
- Vaissière, E., Pillet, S., Cazorla, C., Lefèvre, M., Chapelle, M., Grard, G., Mailles, A., 2019. Encéphalite à tiques: enquête autour des premiers cas d'acquisition locale dans le massif du Livradois-Forez. *Med. Mal. Infect.* 49, S156–S157.
- Vannier, E., Ph, D., Krause, P.J., 2012. Human Babesiosis. *N. Engl. J. Med.* 366, 22–26.
- Varloud, M., Liebenberg, J., Fourie, J., 2018. Early *Babesia canis* transmission in dogs within 24 h and 8 h of infestation with infected pre-activated male *Dermacentor reticulatus* ticks. *Parasites and Vectors* 11, 41 (6 p).

- Vassallo, M., Pichon, B., Cabaret, J., Figureau, C.U., Pérez-Eid, C., 2000. Methodology for sampling questing nymphs of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae), the principal vector of Lyme disease in Europe. *J. Med. Entomol.* 37, 335–339.
- Vassallo, M., Paul, R.E.L., Pérez-Eid, C. 2000. Temporal distribution of the annual nymphal stock of *Ixodes ricinus* ticks. *Exp. Appl. Acarol.* 24, 941–949.
- Vayssier-Taussat, M., le Rhun, D., Buffet, J.-P., Maaoui, N., Galan, M., Guivier, E., Charbonnel, N., Cosson, J.-F., 2012. *Candidatus* Neoehrlichia mikurensis in bank voles, France. *Emerg. Infect. Dis.* 18, 2063–2065.
- Vayssier-Taussat, M., Moutailler, S., Michelet, L., Devillers, E., Bonnet, S., Eloit, M., Cheval, J., He, C., Hébert, C., Eloit, M., 2013. Next generation sequencing uncovers unexpected bacterial pathogens in ticks in Western Europe. *PLoS One* 8, e81439 (7 p).
- Vázquez, M., Muehlenbein, C., Cartter, M., Hayes, E.B., Ertel, S., Shapiro, E.D., 2008. Effectiveness of personal protective measures to prevent Lyme disease. *Emerg. Infect. Dis.* 14, 210–216.
- Velay, A., Solis, M., Kack-Kack, W., Gantner, P., Maquart, M., Martinot, M., Augereau, O., Briel, D. De, Kieffer, P., Lohmann, C., Poveda, J.D., Cart-Tanneur, E., Argemi, X., Leparac-Goffart, I., de Martino, S., Jaulhac, B., Raguét, S., Wendling, M.-J., Hansmann, Y., Fafi-Kremer, S., 2018. A new hot spot for tick-borne encephalitis (TBE): a marked increase of TBE cases in France in 2016. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 9, 120–125.
- Velay, A., Argemi, X., Wendling, M.-J., Martinot, M., Hansmann, Y., Fafi-Kremer, S., 2019. Tick-borne encephalitis in France: what do we know about it today? *Rev. Francoph. des Lab.* 2019, 34–43.
- Velay, A., Delagrèverie, H., Argemi, X., Lohmann, C., Kieffer, P., Wendling, M., Debriel, D., Martinot, M., Hansmann, Y., 2019. Épidémiologie des cas autochtones d'encéphalite à tiques en France: 2013 – 2018. *Med. Mal. Infect.* 49, S5.
- Velay, A., Janssen, C., Gontard, L., Chanzy, B., Wendling, M., Martinot, M., Hansmann, Y., Fafi-Kreme, S., 2020. Emergence du second foyer d'endémie d'encéphalite à tique en 2019. *Médecine Mal. Infect.* 50, S110.
- Vogt, N.A., Sargeant, J.M., Mackinnon, M.C., Versluis, A.M., 2019. Efficacy of *Borrelia burgdorferi* vaccine in dogs in North America: a systematic review and meta-analysis. *J. Vet. Intern. Med.* 33, 23–36.
- Vollack, K., Sodoudi, S., Nevir, P., Muller, K., Richter, D., Névir, P., Müller, K., Richter, D., 2017. Influence of meteorological parameters during the preceding fall and winter on the questing activity of nymphal *Ixodes ricinus* ticks. *Int. J. Biometeorol.* 61, 1787–1795.
- von Loewenich, F.D., Geißdo, W., Disque, C., Matten, J., Schett, G., Sakka, S.G., Bogdan, C., 2010. Detection of “*Candidatus* Neoehrlichia mikurensis” in two patients with severe febrile illnesses: Evidence for a European sequence variant. *J. Clin. Microbiol.* 48, 2630–2635.
- Vor, T., Kiffner, C., Hagedorn, P., Niedrig, M., Rühle, F., 2010. Tick burden on European roe deer (*Capreolus capreolus*). *Exp. Appl. Acarol.* 51, 405–417.
- Vourc'h, G., Marmet, J., Chassagne, M., Bord, S., Chapuis, J.-L., 2007. *Borrelia burgdorferi* sensu lato in Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus*) introduced in suburban forests in France. *Vector-borne Zoonotic Dis.* 7, 637–641.
- Vourc'h, G., Abrial, D., Bord, S., Jacquot, M., Maseglia, S., Poux, V., Pisanu, B., Bailly, X., Chapuis, J.-L., 2016. 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.* 7, 644–652.
- Vudriko, P., Okwee-acai, J., Tayebwa, D.S., Byaruhanga, J., Kakooza, S., Wampande, E., Omara, R., Muhindo, J.B., Tweyongyere, R., Owiny, D.O., Hatta, T., Tsuji, N., Umemiya-shirafuji, R., Xuan, X., Kanameda, M., 2016. Emergence of multi-acaricide resistant *Rhipicephalus* ticks and its implication on chemical tick control in Uganda. *Parasit. Vectors* 9, 4 (13 p).

Vudriko, P., Okwee-Acai, J., Byaruhanga, J., Stuart, D., Omara, R., Bukeka, J., Lagu, C., Umemiya-Shirafuji, R., Xuan, X., Suzuki, H., 2018. Evidence-based tick acaricide resistance intervention strategy in Uganda: concept and feedback of farmers and stakeholders. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 9, 254–265.

W

Wagemakers, A., Staarink, P.J., Sprong, H., Hovius, J.W.R., 2015. *Borrelia miyamotoi*: a widespread tick-borne relapsing fever spirochete. *Trends Parasitol.* 31, 260–269.

Waladde, S.M., Rice, M.J., 1982. The sensory basis of tick feeding behaviour, in: Obenchain, F. D., Galun, R. (Eds.), *Physiology of Ticks*. Pergamon, Pergamon, pp. 71–118.

Walker, A.R., 2001. Age structure of a population of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in relation to its seasonal questing. *Bull. Entomol. Res.* 91, 69–78.

Walker, A.R., Alberdi, M.P., Urquhart, K.A., Rose, H., 2001. Risk factors in habitats of the tick *Ixodes ricinus* influencing human exposure to *Ehrlichia phagocytophila* bacteria. *Med. Vet. Entomol.* 15, 40–49.

Walker, D.H., 2007. Rickettsiae and rickettsial infections : The current state of knowledge. *Clin. Infect. Dis.* 45, 39–44.

Wang, Z.-D., Wang, B., Wei, F., Han, S.-Z., Zhang, L., Yang, Z.-T., Yan, Y., Xiao-Long, Li, L., Wang, S.-C., Song, M.-X., Zhang, H.-J., Huang, S.-J., Chen, J., Huang, F.-Q., Li, S., Liu, H.-H., Hong, J., Jin, Y.-L., Wang, W., Zhou, J.-Y., Liu, Q., 2019a. A new segmented virus associated with human febrile illness in China. *N. Engl. J. Med.* 380, 2116–2125.

Wang, Z.-D., Wang, W., Wang, N.N., Qiu, K., Zhang, X., Tana, G., Liu, Q., Zhu, X., 2019b. Prevalence of the emerging novel Alongshan virus infection in sheep and cattle in Inner Mongolia, northeastern China. *Parasit. Vectors* 12, 450 (7 p).

Wass, L., Grankvist, A., Bell-sakyi, L., Bergström, M., Ulfhammer, E., 2019. Cultivation of the causative agent of human neoehrlichiosis from clinical isolates identifies vascular endothelium as a target of infection. *Emerg. Microbes Infect.* 8, 413–425.

Weeks, E.N.I., Allan, S.A., Gezan, S.A., Kaufman, P.E., 2019. Auto-dissemination of commercially available fungal pathogens in a laboratory assay for management of the brown dog tick *Rhipicephalus sanguineus*. *Med. Vet. Entomol.* 34, 184–191.

Welinder-Olsson, C., Kjellin, E., Vaht, K., Jacobsson, S., Wennerås, C., 2010. First case of human “*Candidatus* Neoehrlichia mikurensis” infection in a febrile patient with chronic lymphocytic leukemia. *J. Clin. Microbiol.* 48, 1956–1959.

Wenger, J.D., Hollis, D.G., Weaver, R.E., Baker, C.N., Brown, G.R., Brenner, D.J., Broome, C. V., 1989. Infection caused by *Francisella philomiragia* (formerly *Yersinia philomiragia*) a newly recognized human pathogen. *Ann. Intern. Med.* 110, 888–892.

Werren, J.H., Baldo, L., Clark, M.E., 2008. *Wolbachia*: master manipulators of invertebrate biology. *Nat. Rev. Microbiol.* 6, 741–751.

White, A., Gaff, H., 2018. Review: application of tick control technologies for blacklegged, lone star, and American dog ticks. *J. Integr. Pest Manag.* 9, 12 (10 p).

Whitehouse, C.A., 2004. Crimean – Congo hemorrhagic fever. *Antiviral Res.* 64, 145–160.

Whitten, M.M.A., 2019. Novel RNAi delivery systems in the control of medical and veterinary pests. *Curr. Opin. Insect Sci.* 34, 1–6.

Wilkinson, P.R., 1970. A preliminary note on predation on free-living engorged female rocky mountain wood ticks. *J. Med. Entomol.* 7, 493–496.

- Williams, S.C., Stafford, K.C., Molaei, G., Linske, G.A., 2018. Integrated control of nymphal *Ixodes scapularis*: effectiveness of white-tailed deer reduction, the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*, and fipronil-based rodent bait boxes. *Vector-borne Zoonotic Dis.* 18, 55–64.
- Wilske, B., Busch, U., Eiffert, H., Fingerle, V., Pfister, H.W., Rössler, D., Preac-Mursic, V., 1996. Diversity of OspA and OspC among cerebrospinal fluid isolates of *Borrelia burgdorferi* sensu lato from patients with neuroborreliosis in Germany. *Med. Microbiol. Immunol.* 184, 195–201.
- Wise, L.N., Kappmeyer, L.S., Mealey, R.H., Knowles, D.P., 2013. Review of equine piroplasmiasis. *J. Vet. Intern. Med.* 27, 1334–1346.
- Witzgall, P., Kirsch, P., Cork, A., 2010. Sex pheromones and their impact on pest management. *J. Chem. Ecol.* 36, 80–100.

Y

- Yeruham, I., Hadani, A., Galker, F., 1998. Some epizootiological and clinical aspects of ovine babesiosis caused by *Babesia ovis* — a review. *Vet. Parasitol.* 74, 153–163.
- Yoder, J.A., Pollack, R.J., Spielman, A., 1993. An ant-diversionary secretion of ticks: First demonstration of an acarine allomone. *J. Insect Physiol.* 39, 429–435.
- Young, K.M., Corrin, T., Wilhelm, B., Uhland, C., Greig, J., Mascarenhas, M., Waddell, L.A., 2019. Zoonotic *Babesia*: A scoping review of the global evidence. *PLoS One* 14, e0226781 (31 p).
- Younsi, H., Fares, W., Cherni, S., Dachraoui, K., Barhoumi, W., Najjar, C., Zhioua, E., 2020. *Ixodes inopinatus* and *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) are sympatric ticks in North Africa. *J. Med. Entomol.* 57, 952–956.

Z

- Zaremba-Niedzwiedzka, K., Caceres, E.F., Saw, J.H., Bäckström, D., Juzokaite, L., Vancaester, E., Seitz, K.W., Anantharaman, K., Starnawski, P., Kjeldsen, K.U., Stott, M.B., Nunoura, T., Banfield, J.F., Schramm, A., Baker, B.J., Spang, A., Ettema, T.J.G., 2017. Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity. *Nature* 541, 353–358.
- Zeman, P., Beneš, C., 2004. A tick-borne encephalitis ceiling in Central Europe has moved upwards during the last 30 years: Possible impact of global warming? *Int. J. Med. Microbiol. Suppl.* 293, 48–54.
- Zeman, P., Benes, C., 2014. Peri-urbanisation, counter-urbanisation, and an extension of residential exposure to ticks: a clue to the trends in Lyme borreliosis incidence in the Czech Republic? *Ticks Tick. Borne. Dis.* 5, 907–916.
- Zimmermann, G., 2007. Review on safety of the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*. *Biocontrol Sci. Technol.* 17, 37–41.
- Zhang, Y., Cui, J., Zhou, Y., Cao, J., Gong, H., Zhang, H., Zhou, J., 2018. Liposome mediated double-stranded RNA delivery to silence ribosomal protein P0 in the tick *Rhipicephalus haemaphysaloides*. *Ticks Tick. Borne. Dis.* 9, 638–644.
- Zhioua, E., Postic, D., Rodhain, F., Perez-Eid, C., 1996. Infection of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) by *Borrelia burgdorferi* in Ile de France. *J. Med. Entomol.* 33, 694–697.
- Zhioua, E., Rodhain, F., Binet, P., Pérez-Eid, C., 1997. Prevalence of antibodies to *Borrelia burgdorferi* in forestry workers of Ile de France, France. *Eur. J. Epidemiol.* 13, 959–962.
- Zhou, Z., Liu, Y., Li, M., 2018. Two or three domains: a new view of tree of life in the genomics era. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 102, 3049–3058.

Résumé

La tique *Ixodes ricinus* est l'espèce de tique la plus répandue en Europe. Elle y est présente jusqu'au cercle polaire, à l'exception des zones arides et d'altitude. Les changements climatiques permettent toutefois une extension de son aire de répartition vers le nord et en altitude. En France, elle est présente sur tout le territoire métropolitain, mais rare sur le pourtour méditerranéen, en Corse, sur les îles de la façade atlantique et en altitude (trouvée jusqu'à 1 800 m dans les Pyrénées). Elle a une large gamme d'hôtes vertébrés. Il est généralement admis que les micromammifères sont piqués surtout par des larves, parfois par des nymphes et rarement par des femelles adultes. Les oiseaux (passereaux) sont piqués surtout par des larves, souvent par des nymphes et rarement par des femelles adultes. Les moyens et grands mammifères sont piqués surtout par des femelles adultes et souvent par des nymphes et des larves. Les lézards peuvent être piqués par des larves et des nymphes. La fréquence relative des stases de tiques se nourrissant sur chaque groupe d'hôtes varie cependant en fonction de la disponibilité de ceux-ci. Les trois stases peuvent piquer les êtres humains. C'est une espèce ubiquiste pouvant abonder dans les habitats boisés, mais sensible à la dessiccation et donc rare dans les habitats trop secs.

Cette espèce de tique peut transmettre une grande diversité d'agents infectieux (virus, bactéries et parasites eucaryotes unicellulaires). Les agents infectieux transmis dépendent pour la plupart des espèces de vertébré hôtes pouvant servir de réservoirs (micromammifères et oiseaux pour *Borrelia burgdorferi* sensu lato, ongulés pour *Anaplasma phagocytophilum* et *Babesia divergens*). Certains agents infectieux s'affranchissent d'une infection systémique d'un hôte en passant d'une tique à l'autre lors d'un repas de sang commun (co-repas, ex. virus de l'encéphalite à tiques) ou s'affranchissent du passage par un hôte en effectuant une transmission trans-ovarienne (ex. *B. divergens*).

La densité de tiques porteuses d'agent infectieux (risque acarologique) dépend de nombreux facteurs jouant à différentes échelles spatiales et temporelles. Ainsi, le climat et les conditions météorologiques semblent fortement influencer la phénologie des tiques. La survie des tiques libres dépendrait aussi de l'exposition, du drainage et de la litière du sol. La structure du paysage et la végétation, par leurs rôles sur les densités d'hôtes et la structure du réseau trophique, sembleraient être des facteurs déterminants de la dynamique des populations de tiques. La structure des communautés d'hôtes et leurs prédateurs influencerait aussi les prévalences dans les tiques des agents infectieux qu'elles transmettent.

Certains aspects de l'écologie d'*I. ricinus* et des agents infectieux qu'elle transmet restent toutefois mal connus. Des études sur le rôle du réseau trophique dans la dynamique des populations et la dispersion des tiques et des agents infectieux dans le paysage manquent. La diversité intraspécifique, la spécialisation aux hôtes et les interactions des agents infectieux dans les tiques, avec les tiques et leur microbiote, et dans les hôtes restent à explorer. Le rôle d'autres vecteurs dans le cycle zoonotique de certains agents infectieux mériterait aussi davantage de recherche. La compréhension des pressions de sélection mises en jeu dans la coévolution entre les tiques, leurs hôtes et les agents infectieux transmis par les tiques donneraient un éclairage intéressant sur leur écologie. Ces connaissances permettraient, entre autres, d'affiner des modèles prédictifs pour la prévention, d'améliorer les méthodes de lutte existantes ou d'en envisager de nouvelles, et d'identifier de nouvelles cibles pour des vaccins.

Diverses méthodes de lutte et de prévention contre les piqûres de tiques existent ou sont en cours de développement : acaricides, lutte biologique, gestion paysagère et de la faune sauvage, développements technologiques (vaccins, OGM) et protections personnelles (répulsifs). Le choix d'appliquer l'une de ces méthodes doit se faire de façon transparente en concertation avec la population et en considérant leur réversibilité. Les sciences sociales doivent être mises à contribution pour optimiser leur acceptation et l'efficacité de la sensibilisation du public, premier rempart contre les maladies à tiques.