

ÉCOLOGIE DE LA MALADIE DE LYME

JEAN-FRANÇOIS COSSON^a

La maladie de Lyme est la maladie vectorielle la plus répandue en Europe (Vayssier-Taussat *et al.*, 2015). En France, l'incidence moyenne est de 84 [70-98] cas pour 100 000 habitants en 2016, mais elle peut être supérieure à 200 dans certaines régions (réseau Sentinelles, 2018). Cette maladie sévit également en Amérique du Nord et en Asie (Steere *et al.*, 2016). Depuis les vingt dernières années, l'incidence de la maladie de Lyme est en augmentation en Europe et en Amérique et sa distribution géographique s'étend vers le nord en Scandinavie et au Canada (Stone *et al.*, 2017). En France, le nombre de cas reportés est également en augmentation, sans que l'on sache si cela correspond à une augmentation de l'incidence de la maladie ou à une augmentation du nombre de déclarations suite à une meilleure connaissance de cette maladie (réseau Sentinelles, 2018). La distribution géographique des tiques et leur abondance semble également augmenter dans les régions tempérées, mais là encore nous manquons de données objectives. Quelques observatoires ont été mis en place ces dernières années en France et en Europe pour générer des séries temporelles, mais il est trop tôt pour en tirer des conclusions (Cat *et al.*, 2017). Quoi qu'il en soit, l'impact économique des maladies transmises par les tiques, et de la maladie de Lyme en particulier, est considérable. Le coût annuel est estimé à 20 millions d'euros pour les Pays-Bas et 80 millions d'euros pour l'Allemagne (Cees *et al.*, 2017 ; Lohr, 2015).

La lutte contre les maladies transmises par les tiques *Ixodes sp.* est un vrai défi pour les sociétés occidentales. Les vaccins ne sont pas disponibles pour l'éventail des maladies transmises et le contrôle direct des tiques par l'épandage massif d'acaricides dans l'environnement est peu envisageable (Eisen *et al.*, 2018). Dans ce contexte, les recherches se focalisent sur la compréhension des processus qui déterminent les variations spatiales et temporelles du risque de maladie et de l'exposition humaine. Dans cet article, nous proposons une synthèse des connaissances sur l'écologie des maladies à tique, avec un focus spécial sur la plus connue d'entre elles, la maladie de Lyme. Puis nous discutons différents leviers d'action qui permettent d'envisager, dans une logique de gestion écologique des écosystèmes (*ecosystem-based management*) (Slocombe, 1993), de diminuer les risques encourus par les hommes et les animaux domestiques.

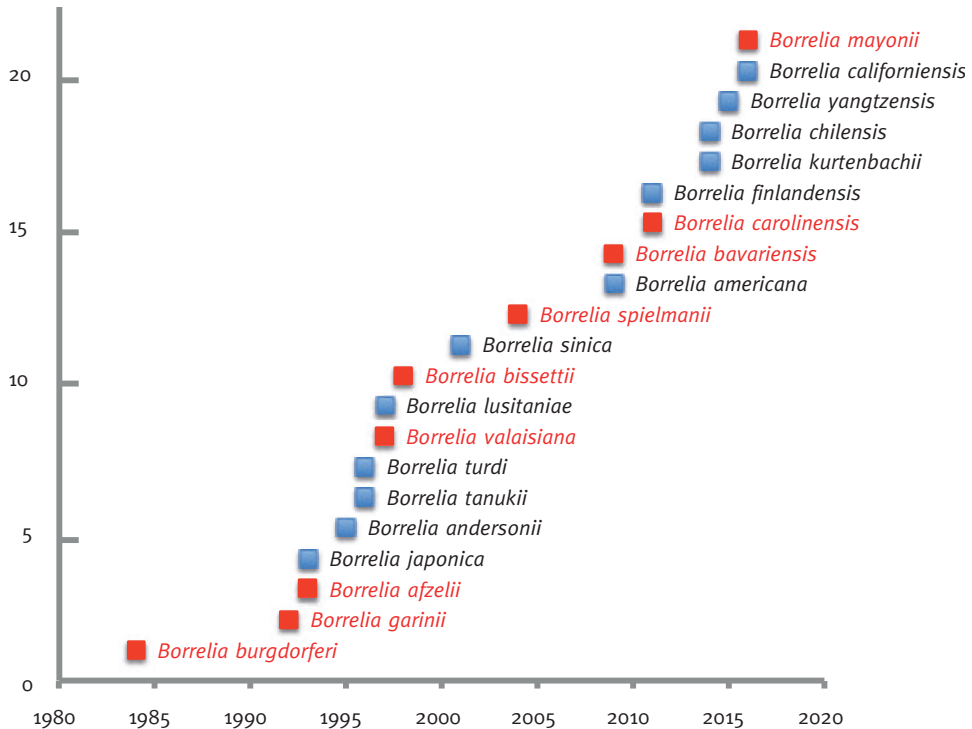
DE NOMBREUX AGENTS PATHOGÈNES

La maladie de Lyme est due à des bactéries, les borrelies, appartenant au complexe d'espèces *Borrelia burgdorferi*. Ce groupe de bactéries est de découverte récente puisque l'espèce type (*Borrelia burgdorferi*) a été isolée dans le village de Lyme (Massachusetts) en 1984 par Willy Burgdorfer. Depuis cette date, 21 espèces ont été décrites dont neuf sont impliquées dans la

^a UMR BIPAR, ANSES, INRA, ENVA, université Paris-Est, F-94700 Maisons-Alfort, France

maladie de Lyme chez l'homme (Cutler *et al.*, 2017) (figure 1, ci-dessous). D'autres bactéries de ce groupe sont en voie d'être caractérisées et nommées. Le potentiel pathogène des espèces nouvellement reconnues reste à établir et la possibilité d'infections mixtes complique cette évaluation.

FIGURE 1 **BACTÉRIES DU COMPLEXE *BORRELIA BURGDORFERI***
Les dates indiquent l'année de description, les espèces en rouge provoquent des maladies chez l'homme (Stone *et al.*, 2017 ; Cutler *et al.*, 2017).



Récemment, le genre *Borrelia* a été divisé et les bactéries du groupe responsable de la maladie de Lyme ont été renommées *Borrelia*, mais cette division est encore très controversée (Cutler *et al.*, 2017 ; Stone *et al.*, 2017).

Malgré leur découverte récente, ces bactéries sont très anciennes. L'ADN de *B. burgdorferi* a été retrouvée dans la momie Ötzi âgée de 5 300 ans découverte dans un glacier des Alpes italiennes (Keller *et al.*, 2012). La reconstitution de l'histoire évolutive de *B. burgdorferi* en Amérique du Nord suggère sa présence depuis au moins 60 000 ans, donc bien avant l'arrivée de l'homme sur ce continent. L'émergence récente de la maladie de Lyme en Amérique du Nord serait due à la propagation de nombreuses lignées très anciennes et distribuée sur une vaste aire géographique (Walter *et al.*, 2017). Cette étude réfute l'hypothèse de l'émergence d'une lignée de bactéries avec des modifications génétiques récentes. L'émergence de la maladie de Lyme résulte plus probablement des perturbations environnementales liées à l'activité humaine ou des changements climatiques qui ont favorisé leur transmission à l'homme *via* des processus écologiques que nous allons détailler plus loin.

Chaque espèce a une distribution géographique et une écologie particulière. Par exemple, *B. burgdorferi* et *B. bissettii* sont plus fréquentes en Amérique du Nord. En Europe, les espèces

les plus impliquées dans la maladie de Lyme sont *B. afzelii* et *B. garinii* (Steere *et al.*, 2016). Certaines espèces sont préférentiellement portées par les reptiles (*B. lusitaniae*), les oiseaux (*B. garinii*, *B. valaisiana*) ou les mammifères (*B. burgdorferi*, *B. afzelii*, *B. spielmanii*, *B. bavariensis*). Elles provoquent des tableaux cliniques différents : *B. afzelii* et *B. spielmanii* sont principalement impliquées dans les manifestations cutanées, *B. garinii* et *B. bavariensis* dans les problèmes neurologiques et *B. burgdorferi* dans les affections articulaires (Stanek *et al.*, 2012). Au sein de ces espèces, les différentes souches (ou variants génétiques) peuvent avoir plus d'affinités pour certaines espèces hôtes, et présenter des cycles épidémiologiques quasiment indépendants (Jacquot *et al.*, 2016). Enfin, certaines souches sont plus pathogènes que d'autres pour l'homme (Coipan *et al.*, 2016).

En Europe, les maladies liées aux piqûres de tiques ne se limitent pas à la maladie de Lyme. Plusieurs dizaines d'agents pathogènes pour l'homme, incluant des bactéries, des virus et des parasites sont transmis par les tiques (Vayssier-Taussat *et al.*, 2015 ; Moutailler *et al.*, 2015 ; Jahfari et Sprong, 2016). Cette liste s'allonge rapidement avec la performance des outils moléculaires de détection (tableau I, p. 188).

Une tique peut porter jusqu'à cinq agents pathogènes différents et donc les transmettre, simultanément ou de façon différée (Moutailler *et al.*, 2016). Des coinfections par plusieurs pathogènes ont été rapportées chez l'homme aux États-Unis, en Europe et en Asie (Diuk-Wasser *et al.*, 2016). Aux États-Unis, de nombreux patients atteints de la maladie de Lyme présentent une infection concomitante par le parasite *Babesia microti* ou par la bactérie *Anaplasma phagocytophilum*. Cette dernière est notamment capable de moduler l'immunité de l'hôte et, par conséquent, sa susceptibilité à d'autres pathogènes. En Europe, les cas de coinfection sont moins documentés. Néanmoins, elle pourrait en partie être responsable de la variabilité de la sévérité et des manifestations cliniques associées à la maladie de Lyme (Johnson *et al.*, 2014). L'impact réel de ces autres pathogènes sur la santé humaine est encore mal connu faute d'information sur leur incidence, leur distribution géographique, et en raison de l'absence de tests de détection (Vayssier-Taussat *et al.*, 2015).

QUELQUES ESPÈCES VECTRICES

À l'échelle mondiale, quatre espèces de tiques appartenant au complexe d'espèces *Ixodes ricinus* transmettent les borrélioses à l'homme (figure 2, p. 189). Ces tiques s'infectent lors d'un repas sanguin sur un animal contaminé. Les bactéries atteignent alors le tube digestif de la tique, passent la barrière intestinale et rejoignent les glandes salivaires. Elles sont ensuite transmises quand la tique injecte sa salive (qui a des propriétés anesthésiante, hémolytique et immunodépressive) lors de la piqûre suivante (Ladislav *et al.*, 2017). La prévalence de l'infection chez les tiques augmente avec le nombre de repas sanguins ; par conséquent, les larves ont une prévalence plus faible que les nymphes, et les nymphes une prévalence plus faible que les adultes. Comme les borrélioses se transmettent très mal de la tique femelle à ses œufs, les larves de tique sont généralement indemnes. On considère que ce sont les nymphes qui jouent un rôle majeur pour la transmission à l'homme.

La transmission par d'autres acariens ou d'autres insectes hématophages, ou l'infection par des modes de transmission alternatifs, comme le sperme, l'urine ou le lait maternel, n'ont jamais été clairement établies (Steere *et al.*, 2016). La transmission maternofœtale est probable, mais son impact réel est encore peu évalué (Haut conseil de la santé publique, 2017). Il est important de préciser que la détection d'ADN de borrélioses dans un insecte ou un acarien hématophage ne signifie pas que celui-ci est capable de transmettre la bactérie. La détection d'ADN ne signifie pas que les bactéries sont vivantes. D'autre part, pour que cette transmission soit effective,

TABLEAU I

**Agents pathogènes pour l'homme transmissibles
par les tiques *Ixodes ricinus* en Europe, et animaux réservoirs**

(Vayssier-Taussat *et al.*, 2015 ; Moutailler *et al.*, 2015 ;
Jahfari et Sprong, 2016 ; Vayssier-Taussat *et al.*, 2016)

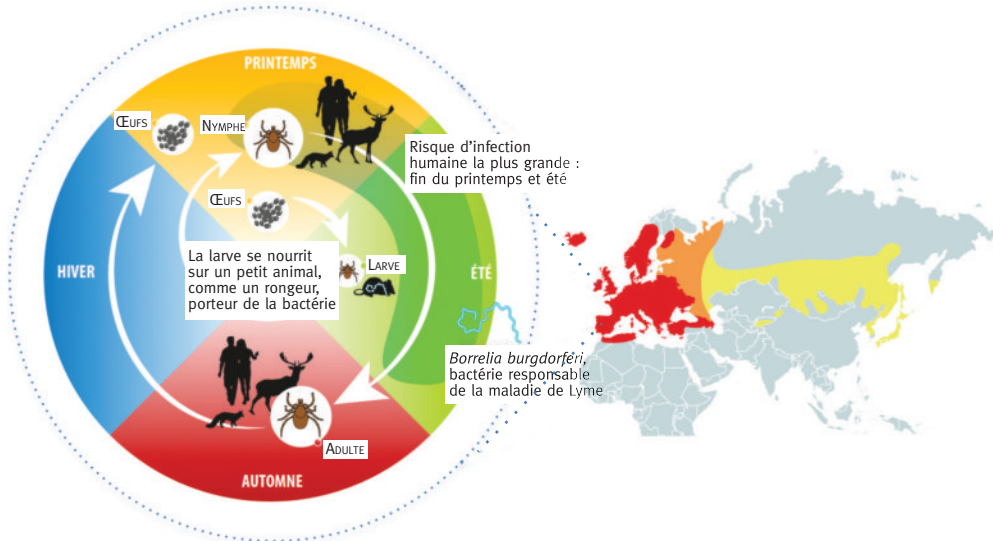
	Pathogènes	Maladies humaines	Hôtes et réservoirs
Bactéries	<i>Anaplasma phagocytophilum</i>	Anaplasmose granulocytaire	Bovins, ovins, chiens, chats, chevaux, rongeurs
	<i>Bartonella doshiae</i>	Bartonellose	Rongeurs
	<i>Bartonella henselae</i>	Bartonellose	Chat
	<i>Bartonella schoenbuchensis</i>	Bartonellose	Cervidés
	<i>Bartonella tribocorum</i>	Bartonellose	Rongeurs
	<i>Borrelia afzelii</i>	Maladie de Lyme	Chien, chat, chevaux, bovins, rongeurs, oiseaux, reptiles
	<i>Borrelia bavariensis</i>	Maladie de Lyme	
	<i>Borrelia bissettii</i>	Maladie de Lyme	
	<i>Borrelia burgdorferi</i>	Maladie de Lyme	
	<i>Borrelia garinii</i>	Maladie de Lyme	
	<i>Borrelia mayonii</i>	Maladie de Lyme	
	<i>Borrelia spielmanii</i>	Maladie de Lyme	
	<i>Borrelia valaisiana</i>	Maladie de Lyme	
	<i>Borrelia miyamotoi</i>	Fièvre récurrente	Rongeurs, oiseaux
	<i>Ca. Neoehrlichia mikurensis</i> *	Fièvre	Chien, rongeurs
	<i>Coxiella burnetii</i>	Fièvre Q	Ovins, rongeurs
	<i>Francisella tularensis</i>	Tularemie	Ovins, rongeurs, lièvres
<i>Rickettsia helvetica</i>	Fièvre	Oiseaux	
<i>Rickettsia monacensis</i>	Fièvre	inconnu	
Parasites	<i>Babesia divergens</i>	Babesiose	Bovins, cervidés
	<i>Babesia microti</i>	Babesiose	Rongeurs, musaraignes
	<i>Babesia veratorum</i>	Babesiose	Cervidés
Virus	Erve	Encéphalite	Mammifères, oiseaux
	Eyach	Encéphalite	Mammifères, oiseaux
	Kemerovo-Tribec-Lipovnik-Kharagyshi	Encéphalite	Mammifères, oiseaux
	Louping hill	Encéphalite	Ovins, lièvres
	TBE	Encéphalite	Rongeurs, chiens

* *Ca.* : *Candidatus*.

il faut que les borrelies soient dans les glandes salivaires et injectées avec la salive. C'est ainsi que de nombreuses espèces hématophages peuvent temporairement abriter les borrelies sans pour autant être capables de les transmettre.

L'écologie de la maladie de Lyme est étroitement liée aux quatre espèces de tiques vectrices du complexe *Ixodes ricinus*. C'est pourquoi une bonne connaissance de la biologie et de l'écologie de ces tiques est importante. Les larves, les nymphes et les adultes sont les principales étapes de la vie de ces tiques (figure 2, ci-dessous). Ces différents stades (appelés stases par les acarologues) se différencient généralement par leur taille et certains détails anatomiques (Plantard *et al.*, 2015). Ces tiques sont strictement hématophages. Elles ne se nourrissent que trois fois au cours de leur vie qui peut durer entre 2 et 3 ans (Sonenshine et Roe, 2014 ; Bonnet *et al.*, 2015). Au cours d'un repas, la tique peut prendre jusqu'à cent fois son poids de sang. Après son repas, elle se détache et tombe au sol où elle se métamorphose vers le stade suivant (ou stase suivante). Chaque repas sanguin prend entre deux et cinq jours au cours desquels la tique reste accrochée à son hôte. Une tique ne change pas d'hôte au cours de son repas sanguin. En d'autres termes, vous n'avez aucun risque d'être piqué par la tique qui est en train de se nourrir sur votre animal de compagnie. Une fois au sol, la tique se hisse sur un brin d'herbe ou un arbuste, à faible hauteur généralement (moins d'un mètre). Une fois en place, elle se met à l'affût, étend ses pattes avant et attend qu'une proie passe à proximité. Sur ses pattes avant, elle possède un organe sensoriel appelé organe de Haller, du nom du scientifique qui l'a décrit en 1881. Ce sont des capteurs olfactifs qui détectent le dioxyde de carbone expiré par les animaux, l'ammoniac, certaines phéromones, et les changements de température liés à la chaleur corporelle. Grâce à cet organe, la tique détecte sa proie qui passe et essaie alors de s'agripper avec ses pattes avant. Une tique ne saute pas. Elle ne peut donc s'accrocher sur un animal ou un homme que s'il frôle la végétation.

FIGURE 2 CYCLE DE VIE DES TIQUES ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE
Tiques du complexe *Ixodes ricinus*, les principaux vecteurs de la maladie de Lyme (Steere *et al.*, 2016)



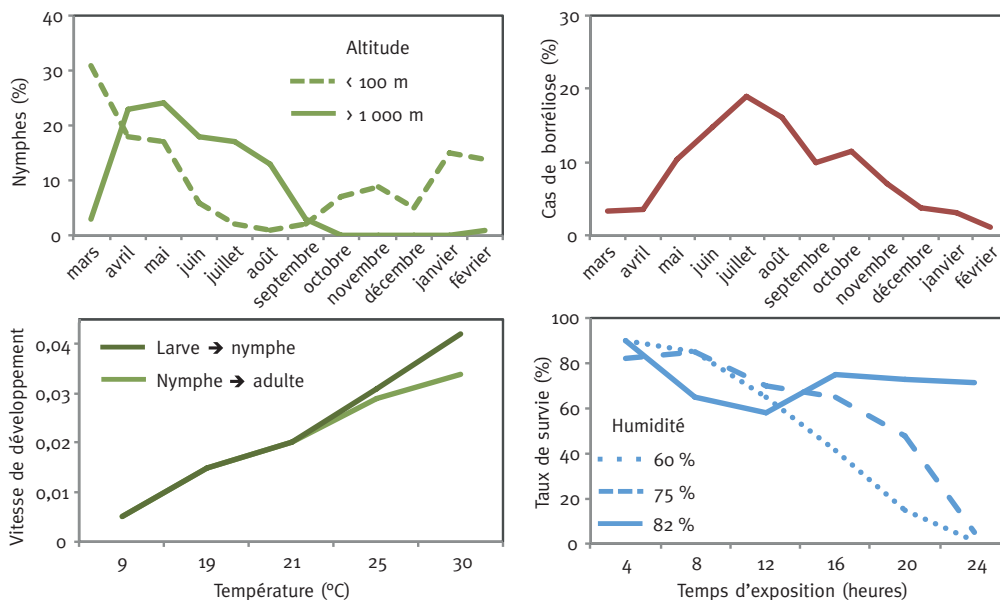
Sur son hôte, la tique peut se déplacer longtemps avant de sélectionner un site où piquer, généralement un endroit bien irrigué, chaud et humide, où la peau est fine. Tous les stades, larves, nymphes et adultes, piquent, sauf le mâle adulte qui ne se nourrit pas mais tente quand même

de grimper sur un hôte (généralement de gros animaux sauvages ou domestiques) pour rechercher et féconder les femelles. Les femelles fécondées tombent au sol, pondent 2 000 à 3 000 œufs qui éclosent quelques semaines plus tard en autant de larves, puis meurent. Les larves sont prêtes à rechercher un animal pour se nourrir au bout de quelques jours. En général elles restent à proximité de l'endroit où les œufs ont été pondus et forment ce qu'on appelle des « nids », ce qui explique qu'on peut parfois se faire piquer par plusieurs dizaines de larves si on a la malchance de se frotter à un nid.

L'écologie des tiques *Ixodes* est fortement influencée par les conditions climatiques, l'altitude et la végétation. Elles sont très sensibles à la sécheresse et se trouvent généralement dans les zones abritées où la végétation est abondante. Leur survie en milieu naturel nécessite une humidité d'au moins 80 %. Les habitats préférentiels dépendent des conditions climatiques. Dans les zones à très forte pluviométrie (Angleterre, Écosse), l'espèce est abondante dans les landes et les pâturages alors qu'en climat plus sec (Europe continentale), on la trouve dans les haies, les bosquets et les forêts. Elles résistent bien aux périodes froides ou chaudes, pendant lesquelles elles se mettent en diapause, c'est-à-dire avec un métabolisme ralenti au maximum. En France, ces tiques sont plus actives au printemps et en automne, lorsque les conditions de température et d'humidité sont favorables. On observe néanmoins des variations régionales. En altitude, les tiques sont plus actives en été ; dans les zones au climat doux et océanique, les tiques maintiennent leur activité en hiver. Le pic d'apparition de maladie de Lyme chez l'homme se situe entre mai et octobre, après le pic d'activité des nymphes (figure 3, ci-dessous).

FIGURE 3 ACTIVITÉ DES TIQUES, SAISONNALITÉ ET MICROCLIMAT

En haut : Saisonnalité de l'activité des nymphes de tiques *Ixodes ricinus* (à gauche, en % collectées) à Gardouch (< 100 m) en rouge, et à Theix (> 1 000 m) en vert, de mars 2014 à février 2015 (Cat *et al.*, 2017) ; et pourcentage de cas de maladie de Lyme (à droite) en France de 2011 à 2015 (réseau Sentinelles, 2018) ; en bas : Influence de la température sur la vitesse de développement (à gauche) et de l'humidité sur la survie (à droite) d'*Ixodes ricinus* (Kilpatrick *et al.*, 2017).



Les tiques *Ixodes* sont présentes sur tout le territoire métropolitain et en Corse. On remarque des variations d'abondance en fonction des zones climatiques et de la végétation. Elles sont peu abondantes sur le littoral méditerranéen (trop sec), dans les grandes plaines agricoles (pas assez de végétation) et en altitude au-delà de 1 500 mètres (trop froid). Au sein de zones géographiques favorables, la répartition des tiques est très hétérogène (Agoulon *et al.*, 2015), en raison de conditions microclimatiques et du mode particulier de dispersion des tiques. En effet, les tiques ne sont pas capables de parcourir de grandes distances par elles-mêmes. Les larves sont donc très agrégées dans des « nids » lors de l'éclosion. Les nymphes et les adultes sont ensuite dispersés à plus ou moins grande distance dans l'environnement par leurs hôtes (reptiles, oiseaux ou mammifères). Enfin, la durée du cycle biologique est elle aussi très variable en fonction des conditions environnementales. La température et l'humidité influencent fortement leur dynamique de population : plus il fait chaud et humide, plus leur cycle biologique est rapide (figure 3, p. 190). Ainsi le cycle biologique de *Ixodes ricinus* peut varier en fonction des conditions environnementales.

RÉSERVOIRS SAUVAGES ET DOMESTIQUES

En Europe, la tique *Ixodes ricinus* se nourrit sur plus de 300 espèces animales, sauvages ou domestiques, mammifères, oiseaux et reptiles. Certaines espèces sont de bons réservoirs pour les borrélioses (on dit qu'elles sont compétentes) et d'autres peu ou pas du tout. Une espèce compétente permet le maintien et la multiplication des borrélioses dans le sang malgré ses défenses immunitaires. Les borrélioses peuvent alors être reprises par une tique et transmises à un autre animal. La compétence varie en fonction des espèces mais aussi des caractéristiques individuelles (âge, sexe, coinfection, état immunitaire, génétique).

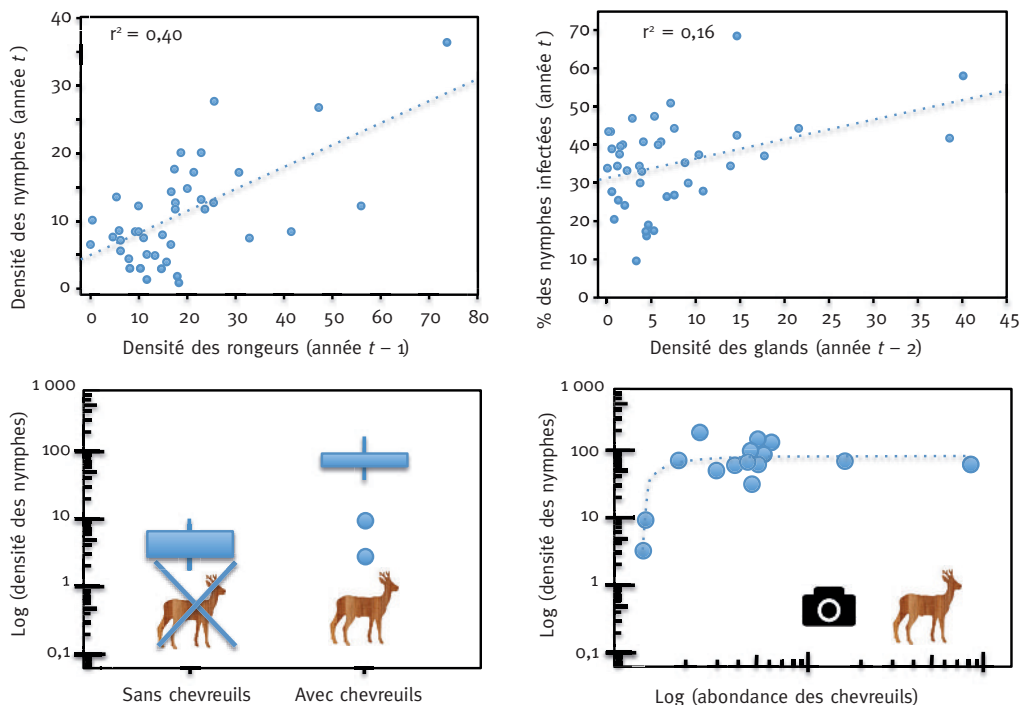
La plupart des rongeurs forestiers sont de très bons réservoirs. Ces espèces sont soumises à de fortes variations d'abondance qui sont liées à la production de glands (appelée « glandée »). Plusieurs études ont montré que les glandées sont suivies d'une pullulation de rongeurs forestiers l'année suivante, puis d'une augmentation de la densité de larves de tiques infectées par les borrélioses deux ans plus tard (Ostfeld *et al.*, 2006) (figure 4, p. 192). L'abondance des glands et des rongeurs est donc un bon prédicteur du risque de la maladie de Lyme.

Les cervidés en revanche sont de mauvais réservoirs pour les borrélioses car leur système immunitaire les élimine rapidement. Ils sont néanmoins les hôtes principaux sur lesquels les tiques *Ixodes ricinus* s'accouplent. Ils jouent donc un rôle central pour la dynamique de population des tiques et, indirectement, pour la circulation des borrélioses. En Europe du Nord, l'émergence de la maladie de Lyme est liée à l'invasion des chevreuils vers le nord (Mysterud *et al.*, 2016). Mais les études sur la relation entre la densité des chevreuils et l'incidence de la maladie de Lyme (ou la densité des tiques infectées) produisent des résultats contradictoires ; on observe tantôt une corrélation positive, tantôt pas de corrélation du tout (Mysterud *et al.*, 2016). En fait, il semble que c'est la présence des cervidés, et non leur abondance, qui est corrélée à l'abondance des tiques et à l'incidence de la maladie de Lyme. Des expérimentations montrent que les tiques *Ixodes* sont plus abondantes dans des enclos forestiers avec des chevreuils que dans des enclos sans chevreuils. En revanche, la densité des tiques et la prévalence des borrélioses n'augmentent pas avec l'abondance des chevreuils (Hofmeester *et al.*, 2017) (figure 4, p. 192). En d'autres termes, la relation entre l'abondance des tiques infectées et l'abondance des chevreuils n'est pas linéaire ; elle plafonne rapidement ; ce qui indique que dans un environnement où on trouve des chevreuils, même en très faible densité, la dynamique des tiques n'est plus régulée par l'abondance des chevreuils mais par d'autres ressources. Les conséquences de ces études sont importantes car elles indiquent que (contrairement à ce que beaucoup croient) le contrôle de la densité

des cervidés (par la chasse) ne semble pas être une méthode efficace pour réduire le risque de la maladie de Lyme (à moins d'arriver à une densité très basse, voire une quasi-disparition locale des cervidés).

FIGURE 4 DENSITÉ DES TIQUES, RONGEURS ET CHEVREUILS

En haut : Relation entre la densité des tiques *Ixodes* et la densité des rongeurs l'année précédente (à gauche) et entre la densité des tiques infectées par *B. burgdorferi s.l.* et la production de glands deux ans auparavant (Ostfeld *et al.*, 2006) ; en bas : Relation entre la densité des tiques *Ixodes ricinus* et la présence-absence des chevreuils (à gauche) et leur abondance (à droite) (Hofmeester *et al.*, 2017).



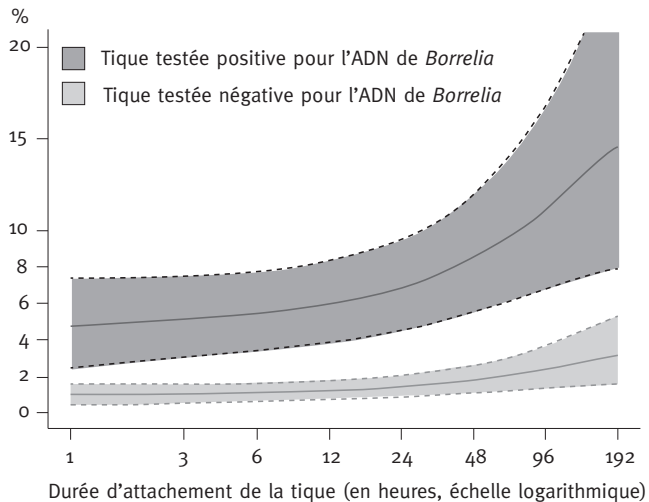
Peu d'études sont disponibles pour le sanglier, mais on considère généralement qu'ils ne sont pas de bons réservoirs pour *Borrelia*. Ils peuvent servir d'hôtes aux tiques *Ixodes*, mais en moins grande proportion que les chevreuils. Dans le contexte actuel d'explosion démographique des sangliers en Europe, il serait utile de préciser leur rôle exact dans l'épidémiologie de la maladie de Lyme (Muders, 2015).

Certains animaux domestiques sont également touchés par la maladie de Lyme : notamment chiens, chevaux, et peut-être bovins, développent des arthrites et des atteintes rénales ou cardiaques (Krupka et Straubinger, 2010). L'homme est généralement considéré comme un hôte accidentel et une impasse pour les borrelies. C'est sans doute vrai aujourd'hui en raison du niveau d'hygiène important qui font que les humains se débarrassent rapidement des tiques, mais cela ne l'était peut-être pas lorsque l'homme vivait en petits groupes dans les milieux forestiers, il y a quelques milliers d'années.

RISQUE POSÉ PAR LES MALADIES À TIQUE POUR L'HOMME

Le risque pour l'homme dépend de l'abondance des tiques infectées, de son exposition aux piqûres, mais aussi probablement de facteurs génétiques et immunitaires. On sait depuis longtemps que certaines personnes infectées par *Borrelia* suite à une piqûre de tique ne développent pas de maladie, soit parce qu'au moment de la piqûre leur système immunitaire a contré l'infection, soit parce que leurs caractéristiques génétiques les rendent naturellement résistantes. La variabilité individuelle n'est pas une spécificité de la maladie de Lyme, elle est observée pour la plupart des maladies infectieuses (Casadevall et Pirofski, 2018). Une étude récente, menée aux Pays-Bas sur une très grande cohorte de personnes piquées par des tiques infectées, a estimé la probabilité de développer une maladie de l'ordre de 7 % si la tique reste accrochée moins de 48 heures (Hofhuis *et al.*, 2017). Cette probabilité passe à 14 % si la tique reste accrochée une semaine (figure 5, ci-dessous). Une grande majorité des personnes (environ 90 %) ne tombent donc pas malades après une piqûre de tique infectée par des borrelies, au moins dans une période de trois mois qui était la période de suivi de cette cohorte. L'existence de symptômes différés reste un sujet très polémique et nécessite des investigations sur le plus long terme (quelques années).

FIGURE 5 PROBABILITÉ DE DÉVELOPPER UNE MALADIE DE LYME APRÈS UNE PIQÛRE DE TIQUE EN FONCTION DE L'INFESTATION DE LA TIQUE ET DE LA DURÉE D'ATTACHEMENT (Hofhuis *et al.*, 2017)
La ligne continue représente la moyenne, les pointillés l'intervalle de confiance à 95 %.

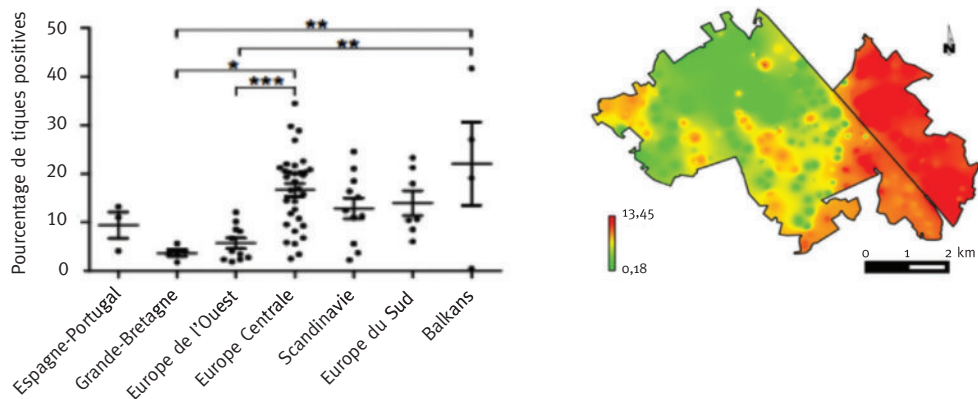


Tester les tiques piqueuses pour la présence de borrelies, suivi d'un traitement antimicrobien préventif en cas de positivité, est une pratique qui a été suggérée à la fin des années 1990 (Maiwald *et al.*, 1998). Cependant, les travaux postérieurs ont tous conclu que cette pratique ne devrait pas être recommandée, en raison du faible taux de maladie observé après une piqûre de tique infectée (Stanek et Kahl, 1999 ; ESCMID, 2018). Cette conclusion est soutenue par des études en Suède (Fryland *et al.*, 2011), en Suisse (Huegli *et al.*, 2011) et aux Pays-Bas (Tijssse-Klasen *et al.*, 2011). De plus, deux études (Hofhuis *et al.*, 2017 ; Fryland *et al.*, 2011) ont rapporté plusieurs cas de maladie alors que la tique avait été testée négative, illustrant le fait que cette approche est sujette à erreur.

Un élément clé du risque de transmission à l'homme est la proportion de tiques infectées (appelée aussi prévalence) par les borrelies. Cette prévalence varie considérablement en Europe

(figure 6, ci-dessous). En Europe de l'Est, elle peut atteindre 30 à 40 %, alors qu'elle est généralement inférieure à 10 % en Europe de l'Ouest, en Grande-Bretagne et dans la péninsule ibérique. Localement, au sein d'une forêt, la densité de tiques infectées est également très hétérogène, en fonction des habitats, des conditions microclimatiques et de l'abondance et la diversité des proies potentielles (mammifères, oiseaux, reptiles). C'est le cas dans la forêt de Sénart en région parisienne, où l'est du massif forestier est très prévalent en raison de l'introduction du tamia rayé (figure 6, ci-dessous).

FIGURE 6 PRÉVALENCE DE *BORRELIA BURGDORFERI SENSUS LATO* DANS LES TIQUES *IXODES RICINUS* EN EUROPE (Strand *et al.*, 2017) (à gauche) ET DENSITÉ DES NYMPHES INFECTÉES DANS LA FORÊT DE SÉNART (Marsot *et al.*, 2013) (à droite)



Un autre facteur, moins étudié, est l'exposition aux piqûres de tiques. Les forêts sont des lieux privilégiés de loisirs, de détente, de tourisme, de découverte de la faune et de la flore. Chaque année, les forêts françaises reçoivent des centaines de millions de visites. Certains comportements, certaines pratiques, certains métiers, comme la chasse, la randonnée, la cueillette des champignons, les travaux forestiers, augmentent le risque d'exposition. Les changements socio-économiques influencent aussi l'exposition parce qu'ils s'accompagnent d'un changement de regard et d'une diminution des pratiques préventives (Randolph, 2011). Les sociétés modernes sont donc confrontées à un dilemme entre la jouissance des activités de plein air et les risques sanitaires des environnements forestiers, ce qui engendre des attitudes marquées, entre inconscience et anxiété irraisonnée. La perception du risque associé aux activités en environnement forestier est un domaine de recherche prioritaire qui doit être compris pour orienter les politiques publiques. Ces études en sciences sociales sont malheureusement encore trop rarement entreprises (Vayssier-Taussat *et al.*, 2015).

FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX ET PROCESSUS ÉCOLOGIQUES

L'écologie de la maladie de Lyme, et plus largement des maladies à tique, est pilotée par l'interaction de nombreux processus écologiques qu'il est important de bien décortiquer si on veut comprendre les facteurs susceptibles d'augmenter ou de diminuer le risque dans l'environnement (Medlock *et al.*, 2013 ; Kilpatrick *et al.*, 2017).

Nous avons vu plus haut que les tiques étaient très sensibles à leur environnement et aux conditions microclimatiques qui influencent leur abondance et leur activité. Les tiques *Ixodes* se mettent à l'affût pour piquer lorsque les conditions météorologiques sont favorables, ni trop chaudes, ni trop froides, ni trop sèches, ni trop humides, de préférence par temps ensoleillé. Avec le changement climatique, l'aire de distribution des tiques *Ixodes ricinus* s'est déplacée vers les contrées nordiques en Suède et en Norvège et vers des altitudes plus élevées en Autriche et en République tchèque (Semenza et Suk, 2018 ; Ostfeld et Brunner, 2015). La plupart des scénarios climatiques projettent un accroissement global de l'ordre de 5 % de l'aire de distribution d'*Ixodes ricinus* dans les dizaines d'années à venir et une augmentation du risque de maladie de Lyme en Europe. Mais ces projections sont très incertaines, car ce risque est également fortement influencé par les changements socioéconomiques qui sont plus difficiles à anticiper et généralement non pris en compte dans ces modèles (Semenza et Suk, 2018).

Les tiques sont très sensibles aux changements environnementaux liés à l'activité humaine. Depuis quelques dizaines d'années, l'Europe de l'Ouest est marquée par la déprise agricole qui ouvre de nouveaux espaces à la recolonisation forestière. En France, la superficie forestière a doublé entre 1830 et 2017. Elle occupe actuellement 31 % du territoire (IGN, 2018). Cette progression s'est accompagnée de la création de corridors forestiers entre les forêts et les zones urbanisées, augmentant ainsi l'exposition humaine et le risque zoonotique. Les tiques infectées sont abondantes dans les forêts périurbaines, les parcs et les jardins (Zeman et Benes, 2014 ; Mulder *et al.*, 2013 ; Zeman *et al.*, 2015 ; Rizzoli *et al.*, 2014). Les petits et moyens mammifères, les oiseaux, les animaux de compagnie (chiens et chats) y maintiennent les populations de tiques et la circulation des borrélioses (Jahfari *et al.*, 2017). Dans différents pays européens (Pays-Bas, Suisse, France), on estime qu'à peu près 30 % des piqûres ont lieu dans les jardins et les parcs autour des habitations (Mulder *et al.*, 2013 ; Uspensky, 2017 ; CITIQUE, 2018). Ces piqûres touchent en particulier les jeunes enfants et les personnes âgées (Mulder *et al.*, 2013). Ce constat doit être pris en compte pour développer des stratégies de prévention ou d'aménagement visant à diminuer l'abondance des tiques dans les zones urbanisées (Cosson, 2017).

Dans les environnements naturels, le risque de maladie de Lyme (mesuré par la prévalence de la borréliose dans les tiques) est influencé par les habitats forestiers, très divers et hétérogènes, dans les forêts matures (chênaies, hêtraies, sapinières), les plantations, et les accrues sur des terres agricoles délaissées (Van Overbeek *et al.*, 2008). La matrice agricole (Ehrmann *et al.*, 2018) ou l'invasion d'espèces végétales introduites, comme le rosier multiflore (Adalsteinsson *et al.*, 2018), modifie également ce risque. Ces caractéristiques peuvent potentiellement être gérées par des politiques environnementales. En pratique, on considère que les modifications environnementales d'origine humaine dépassent les effets du changement climatique pour le risque de maladie de Lyme (Randolph, 2011).

La faune sauvage, notamment les micromammifères (Ostfeld *et al.*, 2006) et les chevreuils (Hofmeester *et al.*, 2017), mais aussi la faune domestique (ovins et bovins) (Van Wieren, 2016a et 2016b), influencent directement l'abondance des tiques infectées. Ces populations animales sont importantes pour la réalisation du cycle de développement des tiques et la circulation des agents pathogènes. L'introduction d'espèces exotiques est susceptible d'amplifier ou de réduire la circulation des borrélioses (Marsot *et al.*, 2013). La dispersion des tiques dans l'environnement et l'invasion de nouveaux espaces sont liées aux déplacements des animaux porteurs de tiques ; les micromammifères et les reptiles pour les déplacements de courte distance ; les gros mammifères, les oiseaux migrateurs ou les transports humains (volontaires ou non) pour les déplacements à longue, voire très longue distance (Ogden, 2008). C'est ainsi que le Canada et le nord de la Scandinavie sont actuellement colonisés par les tiques *Ixodes* et les borrélioses grâce à la dispersion des tiques par les chevreuils et les oiseaux migrateurs.

La circulation des *Borrelia* dans l'environnement dépend également de la diversité des animaux sauvages et domestiques, qui contraint la transmission des pathogènes entre les espèces (Johnson *et al.*, 2015). En effet, toutes les espèces animales ne sont pas identiquement compétentes pour la transmission des borrélioses : certaines peuvent être contaminées par une tique sans pouvoir transmettre l'agent pathogène. Ces espèces, appelées « cul-de-sac », sont généralement plus abondantes dans les écosystèmes d'une grande biodiversité (Roche, 2016). Aux États-Unis, plusieurs études montrent que la présence de nombreuses espèces a pour effet de « diluer » la transmission des borrélioses : une plus grande richesse d'espèces est associée à une plus faible circulation des borrélioses dans l'environnement (Ostfeld et Keesing, 2012 ; Linske *et al.*, 2018). Une étude récente montre cependant que cet effet dilution est très peu perceptible en Europe (Ruyts *et al.*, 2018). Il est donc encore pour le moment prématuré de généraliser la relation entre la biodiversité et le risque de maladie de Lyme.

Enfin, la présence de prédateurs peut, par effet cascade, diminuer le risque de maladie de Lyme (Hofmeester *et al.*, 2017) grâce à la conjonction de deux processus écologiques. D'une part, la prédation entraîne une diminution de la densité des rongeurs. D'autre part, les rongeurs ont un comportement plus discret en présence de prédateurs. Ils réduisent leurs déplacements et sont de ce fait moins exposés à l'infection par les tiques. Au final, l'activité des prédateurs (mustélidés et renards), en régulant les populations de rongeurs et leur comportement, entraîne une diminution du nombre de tiques infectées.

VERS UNE GESTION INTÉGRÉE DU RISQUE DE MALADIE DE LYME

La maladie de Lyme, et plus généralement les maladies à tiques, sont par excellence des maladies *One Health* (Vayssier-Taussat *et al.*, 2015 ; Sprong et Braks, 2016). L'initiative *One Health* (« Une seule santé ») est un mouvement créé au début des années 2000 qui promeut une approche intégrée et unifiée de la santé publique, animale et environnementale. Elle repose sur le constat que 60 % environ des maladies humaines infectieuses ont une origine animale et qu'au moins 70 % des maladies émergentes sont des maladies zoonotiques, ou à vecteurs (comme la maladie de Lyme), qui peuvent être favorisées par des déséquilibres écologiques ou climatiques. Il est donc important de ne pas isoler la santé humaine de la santé animale, ni de celle de l'environnement, et de chercher à mieux comprendre et utiliser les interactions complexes qui existent entre ces trois domaines. Une réponse adéquate à ces types de maladies n'est pas simple : les outils de diagnostic, les stratégies de traitement ou les vaccins sont souvent imparfaits ou manquants. Les mesures conventionnelles visant à éradiquer les sources d'infection sont socialement indésirables ; par exemple, l'éradication des cervidés ou l'application généralisée et répétée d'acaricides sur de larges surfaces pourrait probablement réduire efficacement les populations de tiques et par conséquent le risque de maladie de Lyme, mais leur mise en œuvre et les effets indésirables ne seraient probablement pas acceptés par la société.

Dans ce contexte, des voies alternatives basées sur l'écologie des écosystèmes (*ecosystem-based management*) et l'intégration de différentes approches complémentaires (IPM : *integrated pest management*) (Kogan, 1998) sont expérimentées depuis plusieurs années aux États-Unis (Eisen et Gray, 2016 ; Keesing et Ostfeld, 2018).

Un premier pas de l'approche IPM est de déterminer les zones à risque le plus élevé pour que les gestionnaires des espaces naturels puissent mettre en place des mesures de gestion modifiant soit la densité des tiques infectées (danger), soit la probabilité de contact avec les visiteurs (exposition). La détection de ces zones à risque nécessite un système de surveillance efficace.

La surveillance des maladies à tiques est très hétérogène selon les pays européens, ce qui limite la possibilité d'avoir une perception fine de leur impact sur la santé humaine en fonction de la géographie et du temps (Eisen et Gray, 2016 ; Springer *et al.*, 2016 ; van den Wijngaard Cees *et al.*, 2017). Selon les pays, le recensement des cas repose sur la déclaration obligatoire ou volontaire. Certains pays européens (Pays-Bas, Belgique, Suisse, France, Finlande, Écosse) ont lancé de vastes opérations de surveillance citoyenne par le biais de programmes de recherches participatives (*cf.* l'encadré CiTIQUE, p. 205). La surveillance *via* l'exploitation des informations collectées sur les réseaux sociaux, comme pour d'autres maladies vectorielles (Velasco *et al.*, 2014), est une piste envisageable mais pas encore testée. Enfin, la modélisation spatiale du risque (Vanwambeke *et al.*, 2016 ; Mannelli *et al.*, 2016 ; Marsot *et al.*, 2015) permet aux politiques de la santé de s'adapter et d'anticiper les risques. Une action coordonnée entre les pays européens permettrait notamment de répondre à des questions basiques toujours sans réponse (Van den Wijngaard Cees *et al.*, 2017) : Y a-t-il plus de tiques qu'auparavant ? L'incidence des maladies à tiques augmente-t-elle ?

La seconde étape de l'approche IPM est d'expérimenter différentes mesures de gestion en mobilisant des actions complémentaires, avec le raisonnement qu'aucune action prise isolément n'est vraiment efficace, mais que l'ensemble des actions est efficace. Ces mesures de gestion sont basées sur les connaissances scientifiques et les connaissances *grises* (dires d'experts et observations citoyennes) ; par exemple l'aménagement et le choix des espèces végétales des jardins (Cosson, 2017), la gestion des prédateurs de tiques [opossum (Cary Institute, 2012), oiseaux (D'Estries, 2017), poules (Hassan *et al.*, 1991)], du bétail (van Wieren, 2016a et 2016b), des animaux sauvages (Hofmeister *et al.*, 2017a, 2017b) La gestion intégrée (IPM) des maladies à tiques, menée depuis plus d'une dizaine d'années aux États-Unis, est encore très peu (ou pas) développée en Europe (Eisen et Gray, 2016 ; Stafford *et al.*, 2017). À titre d'exemple, un programme de gestion intégrée de lutte contre les tiques *Ixodes scapularis* a été mis en œuvre dans les espaces verts (parcs et jardins) de la ville de Redding au sud-ouest du Connecticut en 2013 (Scott *et al.*, 2018). Les chercheurs ont engagé plusieurs actions, isolément et en combinaison, notamment l'aspersion d'un champignon entomopathogène (*Metarhizium anisopliae*), le déparasitage des rongeurs avec un acaricide biodégradable (le fipronil) et le contrôle de la densité des chevreuils (*Odocoileus virginianus*). Leurs résultats indiquent que la mesure la plus efficace est la combinaison des aspersion de champignon et du déparasitage des rongeurs ; en trois ans, l'abondance des tiques infectées a été réduite de 66 % par rapport aux zones non traitées. D'autres expérimentations de grande ampleur sont menées par le Cary Institute dans le comté de Dutchess et à Long Island, New York, avec la participation active des citoyens (Keesing et Ostfeld, 2018).

Les aspersion de champignon et le déparasitage des rongeurs ne sont pas applicables aux vastes massifs forestiers. D'autre part, le contrôle des populations de cervidés semble être peu efficace, car il faut atteindre des densités très basses pour diminuer significativement les densités de tiques infectées. Une réduction drastique des grands mammifères dans les forêts serait vraisemblablement en conflit avec d'autres objectifs de gestion, comme le maintien des services écosystémiques, de la biodiversité ou des aménités (valeurs symboliques et éthiques attachées à la forêt). À défaut de réduire le risque de maladie de Lyme (l'abondance des tiques infectées) dans les grands massifs forestiers, on peut réduire le risque d'exposition des humains en canalisant les flux de visiteurs vers des réseaux de sentiers et des endroits aménagés (sites récréatifs, terrains de jeux, aires de pique-nique, de camping, chemins forestiers) où le risque est réduit (Verheyen et Ruyts, 2016). Dans ces endroits les plus fréquentés, l'exclusion ou le déparasitage des chevreuils, l'introduction de grands herbivores domestiques sont envisageables. Les densités de tiques infectées sont considérablement réduites, jusqu'à 90 %, dans des enclos de 0,2 à 1 ha, après deux ans d'exclusion des chevreuils. L'innovation pour des clôtures discrètes (Stafford, 2007) peut être encouragée. Le déparasitage des chevreuils est également possible avec des

postes à appât équipés de rouleaux avec des acaricides. Ces dispositifs réduisent jusqu'à 70 % des populations de tiques en 4 ans (Stafford et Williams, 2017). Enfin, l'introduction d'herbivores domestiques traités régulièrement « dilue » la charge en tique des chevreuils qui vivent en leur compagnie (Van Wieren, 2016). D'autres initiatives ont été testées comme le « ratissage » des tiques par des troupeaux de moutons qui réduit efficacement le nombre de tiques sur une courte période de temps dans de petites zones comme les aires de jeux, de camping ou de pique-nique (Van Wieren, 2016).

Ces différents exemples soulignent l'intérêt d'expérimenter des stratégies de gestion intégrée par des consortiums associant décideurs, gestionnaires, scientifiques et citoyens. Ces approches mériteraient d'être encouragées et mises en place au travers d'une collaboration harmonisée et coordonnée en France et entre les pays européens.

CONCLUSIONS

La maladie de Lyme est une maladie avec une écologie complexe dont l'incidence tend à augmenter dans tout l'hémisphère nord, principalement en Europe et en Amérique. Au vu des problèmes de diagnostic et de thérapie posés par cette maladie (Ursinus *et al.*, 2016), il est essentiel de renforcer la prévention. De grands progrès ont été réalisés au cours des dernières années en France pour sensibiliser et informer les citoyens sur la prévention individuelle (SFP, 2018). La recherche se mobilise également pour mettre au point des vaccins contre la maladie de Lyme (Schuijt, 2011) ou contre les tiques (Klouwens *et al.*, 2016). Ces avancées sont importantes mais n'ont pas réussi à endiguer l'augmentation de l'incidence des maladies à tiques et de l'anxiété des citoyens. Elles sont d'autre part difficiles à appliquer dans un contexte où le risque s'installe dans les endroits très fréquentés quotidiennement, comme les parcs urbains et les jardins. Les récentes recherches en écologie ouvrent une voie complémentaire de prévention, basée sur l'aménagement des milieux par une multitude de mesures envisageables, isolément ou en combinaison. L'efficacité de ces mesures basées sur les recherches scientifiques doit maintenant être validée sur de larges espaces, par la modélisation ou l'expérimentation, grâce à des initiatives de grande ampleur impliquant politiques, gestionnaires, scientifiques et citoyens.

Jean-François COSSON

UMR BIPAR, INRA, ANSES, ENVA
Laboratoire de Santé animale
14 rue Pierre et Marie Curie
F-94701 MAISONS-ALFORT CEDEX
(jean-francois.cosson@inra.fr)

BIBLIOGRAPHIE

- ADALSTEINSSON S.A. *et al.*, 2018. Multiflora rose invasion amplifies prevalence of Lyme disease pathogen, but not necessarily Lyme disease risk. *Parasites & Vectors*, 11, 54. doi: 10.1186/s13071-018-2623-0
- AGOULON A. *et al.*, 2015. Dynamique des populations de tiques et liaison avec les facteurs environnementaux. In : McCoy K.D., Boulanger N., eds. *Tiques et maladies à tiques : Biologie, écologie évolutive, épidémiologie*. IRD Éditions. doi: 10.4000/books.irdeditions.9027
- BONNET S. *et al.*, 2015. Biologie des tiques. In : McCoy K.D., Boulanger N., eds. *Tiques et maladies à tiques : Biologie, écologie évolutive, épidémiologie*. IRD Éditions. doi: 10.4000/books.irdeditions.9020
- CARY INSTITUTE, 2012. *Why you should brake for opossums*. [En ligne] disponible sur : <http://www.caryinstitute.org/discover-ecology/podcasts/why-you-should-brake-opossums>
- CASADEVALL A., PIROFSKI L., 2018. What is a host? Attributes of individual susceptibility. *Infect Immun*, 86, e00636-17. doi: 10.1128/IAI.00636-17
- CAT J. *et al.*, 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. doi: 10.1007/s10493-016-0099-1
- CEES C. VAN DEN WIJNGAARD *et al.*, 2017. The cost of Lyme borreliosis. *European Journal of Public Health*, 27, 3, pp. 538-547. doi: 10.1093/eurpub/ckw269
- CITIQUÉ 2018. Les chiffres de CITIQUÉ. [En ligne] disponible sur : <https://www.citique.fr/les-chiffres-de-citique-juillet-aout-2017/>
- COIPAN E.C. *et al.*, 2016. Imbalanced presence of *Borrelia burgdorferi* s.l. multilocus sequence types in clinical manifestations of Lyme borreliosis. *Infection, Genetics and Evolution*, 42, pp. 66-76. doi: 10.1016/j.meegid.2016.04.019
- COSSON J.F., 2017. Maladie de Lyme : Aménager son jardin pour éviter les proliférations des tiques. *The Conversation*. [En ligne] disponible sur : <https://theconversation.com/lyme-amenager-son-jardin-pour-se-proteger-des-piqures-de-tiques-80931>
- CUTLER S.J. *et al.*, 2017. Emerging borreliae – Expanding beyond Lyme borreliosis. *Molecular and Cellular Probes*, 31, pp. 22-27. doi: 10.1016/j.mcp.2016.08.003
- D'ESTRIES M., 2017. *Long Island deploys bird armies to fight ticks*. [En ligne] disponible sur : <https://www.mnn.com/earth-matters/animals/blogs/long-island-deploys-bobwhite-quail-army-fight-ticks>
- DJUK-WASSER M.A. *et al.*, 2016. Coinfection by *Ixodes* Tick-Borne Pathogens: Ecological, Epidemiological, and Clinical Consequences. *Trends in Ecology and Evolution*, 32, 1, pp. 30-42. doi: 10.1016/j.pt.2015.09.008
- EHRMANN S. *et al.*, 2018. Habitat properties are key drivers of *Borrelia burgdorferi* (s.l.) prevalence in *Ixodes ricinus* populations of deciduous forest fragments. *Parasites & Vectors*, 11, 23. doi: 10.1186/s13071-017-2590-x
- EISEN L., GRAY J.S., 2016. Lyme borreliosis prevention strategies: United States versus Europe. pp. 429-450. In: Braks M.A.H., Van Wieren S.E., Takken W., Sprong H., eds. *Ecology and prevention of Lyme borreliosis. Ecology and Control of Vector-borne diseases*. Volume 4. Wageningen, the Netherlands : Wageningen Academic Publishers. doi: 10.3920/978-90-8686-838-4
- EISEN R.J. *et al.*, 2018. The Blacklegged Tick, *Ixodes scapularis*: An Increasing Public Health Concern. *Trends in Parasitology*, 34, 4, pp. 295-309. doi: 10.1016/j.pt.2017.12.006
- ESCMID. 2018. Tick tests for the detection of *Borrelia* are not recommended by the ESCMID Study Group for Lyme Borreliosis (ESGBOR). [En ligne] disponible sur : <http://tinyurl.com/hux55t5>
- FRYLAND L. *et al.*, 2011. Low risk of developing *Borrelia burgdorferi* infection in the south-east of Sweden after being bitten by a *Borrelia burgdorferi*-infected tick. *International Journal of Infectious Diseases*, 15, 3, e174-e181. doi: 10.1016/j.ijid.2010.10.006
- HASSAN S.M. *et al.*, 1991. Predation on livestock ticks by chickens. *Veterinary Parasitology*, 38, 2-3, pp. 199-204. doi: 10.1016/0304-4017(91)90129-J
- HAUT CONSEIL DE LA SANTÉ PUBLIQUE, 2017. *Maladie de Lyme. Modes de transmission*. [En ligne] disponible sur : <https://www.hcsp.fr/explore.cgi/avisrapportsdomaine?clefr=564>
- HOFHUIS A., VAN DE KASSTEELE J. *et al.*, 2017. Predicting the risk of Lyme borreliosis after a tick bite, using a structural equation model. *PLoS ONE*, 12, 7, e0181807. doi: 10.1371/journal.pone.0181807
- HOFMEESTER T.R. *et al.*, 2017a. Deer presence rather than abundance determines the population density of the sheep tick, *Ixodes ricinus*, in Dutch forests. *Parasites & Vectors*, 10, 433. doi: 10.1186/s13071-017-2370-7

- HOFMEESTER TR. *et al.*, 2017b. Cascading effects of predator activity on tick-borne disease risk. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, 284, 1859. doi: 10.1098/rspb.2017.0453
- HUEGLI D. *et al.*, 2011. Prospective study on the incidence of infection by *Borrelia burgdorferi sensu lato* after a tick bite in a highly endemic area of Switzerland. *Ticks and Tick-borne Diseases*, 2, 3, pp. 129-136. doi: 10.1016/j.ttbdis.2011.05.002
- IGN, 2018. *La Forêt en France métropolitaine*. Saint-Mandé : IGN. [En ligne] disponible sur : <http://education.ign.fr/dossiers/foret-france-metropolitaine>
- JACQUOT M. *et al.*, 2016. Multiple independent transmission cycles of a tick-borne pathogen within a local host community. *Scientific Reports*, 6, 31273. doi: 10.1038/srep31273
- JAHFARI S. *et al.*, 2017. Melting pot of tick-borne zoonoses: the European hedgehog contributes to the maintenance of various tick-borne diseases in natural cycles urban and suburban areas. *Parasites & Vectors*, 10, 134. doi: 10.1186/s13071-017-2065-0
- JAHFARI S., SPRONG H., 2016. Emerging tick-borne pathogens: ticking on Pandora's box. pp. 243-251. In: Braks M.A.H., Van Wieren S.E., Takken W., Sprong H., eds. *Ecology and prevention of Lyme borreliosis. Ecology and Control of Vector-borne diseases*, Volume 4. Wageningen, the Netherlands : Wageningen Academic Publishers. doi: 10.3920/978-90-8686-838-4
- JOHNSON L. *et al.*, 2014. Severity of chronic Lyme disease compared to other chronic conditions: a quality of life survey. *PeerJ*, 2, e322. doi: 10.7717/peerj.322
- JOHNSON P.T. *et al.*, 2015. Frontiers in research on biodiversity and disease. *Ecol Lett*, 18, pp. 1119-1133. doi: 10.1111/ele.12479
- KEESING F., OSTFELD R.S., 2018. The Tick Project: Testing Environmental Methods of Preventing Tick-borne Diseases. *Trends in Parasitology*. doi: 10.1016/j.pt.2018.02.008
- KELLER A. *et al.*, 2012. New insights into the Tyrolean Iceman's origin and phenotype as inferred by whole-genome sequencing. *Nature Communications*, 3, 698. doi: 10.1038/ncomms1701
- KILPATRICK A.M. *et al.*, 2017. Lyme disease ecology in a changing world: consensus, uncertainty and critical gaps for improving control. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. doi: 10.1098/rstb.2016.0117
- KILOUWENS M.J. *et al.*, 2016. Anti-tick vaccines to prevent tick-borne diseases: an overview and a glance at the future. pp. 295-316. In: Braks M.A.H., Van Wieren S.E., Takken W., Sprong H., eds. *Ecology and prevention of Lyme borreliosis. Ecology and Control of Vector-borne diseases*. Volume 4. Wageningen, the Netherlands : Wageningen Academic Publishers. doi: 10.3920/978-90-8686-838-4
- KOGAN M., 1998. Integrated Pest Management: Historical Perspectives and Contemporary Developments. *Annual Review of Entomology*, 43, 1, pp. 243-270.
- KRUPKA I., STRAUBINGER R.K., 2010. Lyme Borreliosis in Dogs and Cats: Background, Diagnosis, Treatment and Prevention of Infections with *Borrelia burgdorferi sensu stricto*. *Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice*, 40, 6, pp. 1103-1119. doi: 10.1016/j.cvsm.2010.07.011
- LADISLAV S. *et al.*, 2017. The Essential Role of Tick Salivary Glands and Saliva in Tick Feeding and Pathogen Transmission. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 7, 281. doi: 10.3389/fcimb.2017.00281
- LINSKE M.A. *et al.*, 2018. *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) Reservoir Host Diversity and Abundance Impacts on Dilution of *Borrelia burgdorferi* (Spirochaetales: Spirochaetaceae) in Residential and Woodland Habitats in Connecticut, United States. *Journal of Medical Entomology*, 55, 3, pp. 681-690. doi: 10.1093/jme/tjx237
- LOHR I.B., 2015. Epidemiology and cost of hospital care for Lyme borreliosis in Germany: Lessons from a health care utilization database analysis. *Ticks and Tick-borne Diseases*, 6, 1, pp. 56-62. doi: 10.1016/j.ttbdis.2014.09.004
- MAIWALD M. *et al.*, 1998. Transmission risk of *Borrelia burgdorferi sensu lato* from *Ixodes vicinus* ticks to humans in southwest Germany. *Epidemiol. Infect.*, 121, pp. 103-108.
- MANNELLI A. *et al.*, 2016. Modelling the ecological dynamics of tick borne pathogens in a risk assessment perspective. pp. 217-229. In: Braks M.A.H., Van Wieren S.E., Takken W., Sprong H., eds. *Ecology and prevention of Lyme borreliosis. Ecology and Control of Vector-borne diseases*. Volume 4. Wageningen, the Netherlands : Wageningen Academic Publishers. doi: 10.3920/978-90-8686-838-4
- MARSOT M. *et al.*, 2013. Introduced Siberian Chipmunks (*Tamias sibiricus barberi*) Contribute More to Lyme Borreliosis Risk than Native Reservoir Rodents. *PLoS ONE*, 8, 1, e55377. doi: 10.1371/journal.pone.0055377
- MARSOT M. *et al.*, 2015. Modification et modélisation du risque de maladies transmises par les tiques. In : McCoy K.D., Boulanger N., eds. *Tiques et maladies à tiques : Biologie, écologie évolutive, épidémiologie*. IRD Éditions. Doi : 10.4000/books.irdeditions.9056
- MEDLOCK J.M. *et al.*, 2013. Driving forces for changes in geographical distribution of *Ixodes ricinus* ticks in Europe. *Parasites & Vectors*, 6, 1. doi: 10.1186/1756-3305-6-1

- MOUTAILLER S. *et al.*, 2015. Principales maladies transmises par les tiques : épidémiologie, clinique et diagnostic. In : McCoy K.D., Boulanger N., eds. *Tiques et maladies à tiques : Biologie, écologie évolutive, épidémiologie*. IRD Éditions. doi: 10.4000/books.irdeditions.9047.
- MOUTAILLER S. *et al.*, 2016. Coinfection of ticks by pathogens: the rule rather than the exception! *Plos Neglected Tropical Disease*, 10, e0004539. doi: 10.1371/journal.pntd.0004539
- MUDERS S.V., 2015. The role of European big game (*Capreolus capreolus* and *Sus scrofa*) as hosts for ticks and in the epidemiological life cycle of tick-borne diseases. PHD dissertation. Karlsruhe Institut für Technologie (KIT) - Universitätsbereich Genehmigte. [En ligne] disponible sur : <https://d-nb.info/1074463714/34>
- MULDER S. *et al.*, 2013. High Risk of Tick Bites in Dutch Gardens. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 13, 12. doi: 10.1089/vbz.2012.1194
- MYSTERUD A. *et al.*, 2016. Contrasting emergence of Lyme disease across ecosystems. *Nature Communications*, 7, 11882. doi: 10.1038/ncomms11882
- OGDEN N.H., 2008. Role of Migratory Birds in Introduction and Range Expansion of *Ixodes scapularis* Ticks and of *Borrelia burgdorferi* and *Anaplasma phagocytophilum* in Canada. *Appl. Environ. Microbiol.*, 74, 6, pp. 1780-1790. doi: 10.1128/AEM.00857-08
- OSTFELD R.S., BRUNNER J.L., 2015. Climate change and *Ixodes* tick-borne diseases of humans. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. doi: 10.1098/rstb.2014.0051
- OSTFELD R.S., KEESING F., 2012. Effects of Host Diversity on Infectious Disease. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 1, pp. 157-182. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-102710-145022
- OSTFELD R.S. *et al.*, 2006. Climate, Deer, Rodents, and Acorns as Determinants of Variation in Lyme-Disease Risk. *PLoS Biol*, 4, 6, e145. doi: 10.1371/journal.pbio.0040145
- PLANTARD O. *et al.*, 2015. Évolution, systématique et diversité des tiques. In : McCoy K.D., Boulanger N., eds. *Tiques et maladies à tiques : Biologie, écologie évolutive, épidémiologie*. IRD Éditions. doi: 10.4000/books.irdeditions.9015
- RANDOLPH S.E. 2011. To what extent has climate change contributed to the recent epidemiology of tick-borne diseases? *Veterinary Parasitology*, 167, 2-4, pp. 92-94. doi: 10.1016/j.vetpar.2009.09.011
- RÉSEAU SENTINELLES, 2018. [En ligne] disponible sur : <https://websenti.u707.jussieu.fr/sentiweb/>
- RIZZOLI A. *et al.*, 2014. *Ixodes ricinus* and its transmitted pathogens in urban and peri-urban areas in Europe: new hazards and relevance for public health. *Front. Public Health*, 01. doi: 10.3389/fpubh.2014.00251
- ROCHE B., 2016. Lyme, fièvre du Nil, Ebola : comment l'érosion de la biodiversité favorise virus et bactéries. *The Conversation*. [En ligne] disponible sur : <https://theconversation.com/lyme-fievre-du-nil-ebola-comment-lerosion-de-la-biodiversite-favorise-virus-et-bacteries-54320>
- RUYTS S.C. *et al.*, 2018. Low probability of a dilution effect for Lyme borreliosis in Belgian forests. *Ticks Tick Borne Dis.*, S1877-959X, 17, 30434-X. doi: 10.1016/j.ttbdis.2018.04.016
- SCHUIJT T.J., 2011. Lyme borreliosis vaccination: the facts, the challenge, the future. *Trends in Parasitology*, 27, 1, pp. 40-47. doi: 10.1016/j.pt.2010.06.006
- SCOTT W.C. *et al.*, 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 and Zoonotic Diseases*, 18, 1. doi: 10.1089/vbz.2017.2146
- SEMENZA J.C., SUK J.E., 2018. Vector-borne diseases and climate change: a European perspective. *FEMS Microbiology Letters*, 365, 2. doi: 10.1093/femsle/fnx244
- SLOCOMBE D.S., 1993. Implementing Ecosystem-based Management: Development of theory, practice, and research for planning and managing a region. *BioScience*, 43, 9, pp. 612-622. doi: 10.2307/1312148
- SONENSHINE D.E., ROE R.M., 2014. *Biology of Ticks*. Volumes 1 and 2. Second Edition. Oxford and New York: Oxford University Press.
- SPF, 2018. *Maladie de Lyme*. [En ligne] disponible sur : <http://invs.santepubliquefrance.fr/fr/Dossiers-thematiques/Maladies-infectieuses/Maladies-a-transmission-vectorielle/Maladie-de-lyme>
- SPRINGER Y.P. *et al.*, 2016. Tick-, mosquito-, and rodent-borne parasite sampling designs for the National Ecological Observatory Network. *Ecosphere*, 7, 5, e01271. doi: 10.1002/ecs2.1271
- SPRONG H., BRAKS M.A.H., 2016. Introduction: choosing a One Health approach for the control of Lyme borreliosis. pp. 11-18. In: Braks M.A.H., Van Wieren S.E., Takken W., Sprong H., eds. *Ecology and prevention of Lyme borreliosis. Ecology and Control of Vector-borne diseases*, Volume 4. Wageningen, the Netherlands : Wageningen Academic Publishers. doi: 10.3920/978-90-8686-838-4
- STAFFORD K.C. *et al.*, 2017. Integrated Pest Management in Controlling Ticks and Tick-Associated Diseases. *Journal of Integrated Pest Management*, 8, 1, 28, doi: 10.1093/jipm/pmx018

- STAFFORD K.C. III, 2007. *Tick Management Handbook*. [En ligne] disponible sur : <http://www.ct.gov/caes/lib/caes/documents/publications/bulletins/b1010.pdf>
- STAFFORD 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. *Journal of Integrated Pest Management*, 8, 1, 19. doi: 10.1093/jipm/pm014
- STANEK G. *et al.*, 2012. Lyme borreliosis. *The Lancet*, 379, 9814, pp. 461-473. doi: 10.1016/S0140-6736(11)60103-7
- STANEK G., KAHL O., 1999. Chemoprophylaxis for Lyme borreliosis? *Zentralblatt für Bakteriologie*, 289, 5-7, pp. 655-665. doi: 10.1016/S0934-8840(99)80025-5
- STEERE A.C. *et al.*, 2016. Lyme borreliosis. *Nature Reviews Disease Primers*, 2, 16090. doi: 10.1038/nrdp.2016.90
- STONE B.L. *et al.*, 2017. Brave New Worlds: The Expanding Universe of Lyme Disease. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*. doi: 10.1089/vbz.2017.2127
- STRNAD M. *et al.*, 2017. Europe-Wide Meta-Analysis of *Borrelia burgdorferi Sensu Lato* Prevalence in Questing *Ixodes ricinus* Tick. *Appl. Environ. Microbiol.*, 83, 15, e00609-17. doi: 10.1128/AEM.00609-17
- TIJSSE-KLASSEN E. *et al.*, 2011. Small risk of developing symptomatic tick-borne diseases following a tick bite in the Netherlands. *Parasites & Vectors*, 4, 17. doi: 10.1186/1756-3305-4-17
- URSINUS J. *et al.*, 2016. The complexity of patients with (suspected) Lyme borreliosis. pp. 19-28. In: Braks M.A.H., Van Wieren S.E., Takken W., Sprong H., eds. *Ecology and prevention of Lyme borreliosis. Ecology and Control of Vector-borne diseases*. Volume 4. Wageningen, the Netherlands : Wageningen Academic Publishers. doi: 10.3920/978-90-8686-838-4
- USPENSKY I.V., 2017. Blood-sucking ticks (*Acarina, Ixodoidea*) as an essential component of the urban environment. *Entomol. Rev.*, 97, 941. doi: 10.1134/S0013873817070107
- VAN DEN WIJNGAARD CEES C. *et al.*, 2017. Surveillance perspective on Lyme borreliosis across the European Union and European Economic Area. *Euro Surveill.*, 22 (27) 30569. doi: 10.2807/1560-7917.ES.2017.22.27.30569
- VAN OVERBEEK L. *et al.*, 2008. Diversity of *Ixodes ricinus* tick-associated bacterial communities from different forests. *FEMS Microbiology Ecology*, 66, 1, pp. 72-84. doi: 10.1111/j.1574-6941.2008.00468.x
- VAN WIEREN S.E., 2016a. The role of large herbivores in tick-reducing intervention schemes. pp. 243-251. In: Braks M.A.H., Van Wieren S.E., Takken W., Sprong H., eds. *Ecology and prevention of Lyme borreliosis. Ecology and Control of Vector-borne diseases*, Volume 4. Wageningen, the Netherlands : Wageningen Academic Publishers. doi: 10.3920/978-90-8686-838-4
- VAN WIEREN S.E., 2016b. Sheep mopping. pp. 253-263. In: Braks M.A.H., Van Wieren S.E., Takken W., Sprong H., eds. *Ecology and prevention of Lyme borreliosis. Ecology and Control of Vector-borne diseases*, Volume 4. Wageningen, the Netherlands : Wageningen Academic Publishers. doi: 10.3920/978-90-8686-838-4
- VANWAMBEKE S.O. *et al.*, 2016. A resource-based habitat concept for tick-borne diseases. pp. 205-216. In: Braks M.A.H., Van Wieren S.E., Takken W., Sprong H., eds. *Ecology and prevention of Lyme borreliosis. Ecology and Control of Vector-borne diseases*. Volume 4. Wageningen, the Netherlands : Wageningen Academic Publishers. doi: 10.3920/978-90-8686-838-4
- VAYSSIER-TAUSSAT M. *et al.*, 2015a. How a multidisciplinary “One Health” approach can combat the tick-borne pathogen threat in Europe. *Future Microbiology*, vol. 10, pp. 809-818. doi: 10.2217/fmb.15.15
- VAYSSIER-TAUSSAT M. *et al.*, 2015b. Emerging horizons for understanding tick-borne pathogens threat: shifting from the “one pathogen-one disease” vision to the pathobiome paradigm. *Future Microbiology*, 10, pp. 2033-2043. doi: 10.2217/fmb.15.114
- VAYSSIER-TAUSSAT M. *et al.*, 2016. Identification of Novel Zoonotic Activity of Bartonella spp., France. *Emerg Infect Dis*, 22, 3, pp. 457-462. doi: 10.3201/eid2203.150269
- VELASCO E. *et al.*, 2014. Social Media and Internet Based Data in Global Systems for Public Health Surveillance: A Systematic Review. *Milbank Quarterly*, 92, pp. 7-33. doi: 10.1111/1468-0009.12038
- VERHEYEN K., RUYTS S.C., 2016. How can forest managers help to reduce the risk for Lyme borreliosis? pp. 233-241. In: Braks M.A.H., Van Wieren S.E., Takken W., Sprong H., eds. *Ecology and prevention of Lyme borreliosis. Ecology and Control of Vector-borne diseases*. Volume 4. Wageningen, the Netherlands : Wageningen Academic Publishers. doi: 10.3920/978-90-8686-838-4
- WALTER K.S. *et al.*, 2017. Genomic insights into the ancient spread of Lyme disease across North America. *Nature Ecology & Evolution*, 1, pp. 1569-1576. doi: 10.1038/s41559-017-0282-8
- ZEMAN P. *et al.*, 2015. Increasing Residential Proximity of Lyme Borreliosis Cases to High-Risk Habitats: A Retrospective Study in Central Bohemia, the Czech Republic, 1987-2010. *EcoHealth*, 12, 519. doi: 10.1007/s10393-015-1016-5
- 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 and Tick-borne Diseases*, 5, 6, pp. 907-916. doi: 10.1016/j.ttbdis.2014.07.006

ÉCOLOGIE DE LA MALADIE DE LYME (Résumé)

Les maladies transmises par les tiques sont complexes et relèvent typiquement d'une approche *One Health*, tant la santé humaine, animale et environnementale y sont intriquées. En Europe et en Amérique du Nord, ces maladies, et notamment l'emblématique maladie de Lyme, sont en constante augmentation. Ces maladies convoient une très forte charge émotionnelle dans les sociétés occidentales, en Amérique du Nord comme en Europe, où les citoyens s'inquiètent de cette recrudescence et interpellent les gouvernements et les services de santé. Il n'existe pas de vaccin contre la maladie de Lyme. Dans ce contexte, les scientifiques cherchent des solutions alternatives basées sur l'identification de facteurs écologiques susceptibles d'aider à mieux contrôler les populations de tiques et la circulation des agents pathogènes dans les écosystèmes. Dans cet article nous décrivons les principales connaissances sur l'écologie de la maladie de Lyme, puis nous listons quelques leviers d'action pour limiter le risque et en améliorer le contrôle.

ECOLOGY OF LYME DISEASE (Abstract)

Diseases spread by ticks are complex and typically come under the *One Health* approach because the implications for human, animal and environmental health are so intricately interconnected. In Europe and North America, these diseases, particularly the emblematic case of Lyme disease, are constantly on the rise. They are associated with a very strong emotional element in Western societies, where citizens are preoccupied by this upsurge and call on governments and health services to act. There is no vaccine against Lyme disease. This is the backdrop against which scientists are looking for alternative solutions based on the identification of ecological factors that are liable to better control tick populations and the movements of pathogens within ecosystems. This article describes the main knowledge already acquired about the ecology of Lyme disease and then provides a list of a number of instruments that can be leveraged to limit the risks and improve control.
