

Université de Montréal

**Éco-épidémiologie spatiale de la tique à pattes noires et de ses pathogènes dans un parc naturel du
Sud du Québec**

Par

Ariane Dumas

Département de pathologie et microbiologie

Faculté de médecine vétérinaire

Thèse présentée à la Faculté de médecine vétérinaire
en vue de l'obtention du grade de *Philosophiae doctor* (Ph. D.)

en sciences vétérinaires, option épidémiologie

Août 2022

© Ariane Dumas, 2022

Université de Montréal

Département de pathologie et microbiologie, Faculté de médecine vétérinaire

Cette thèse intitulée

Éco-épidémiologie spatiale de la tique à pattes noires et de ses pathogènes dans un parc naturel du Sud du Québec

Présentée par

Ariane Dumas

A été évaluée par un jury composé des personnes suivantes

Cécile Aenishaenslin

Présidente-rapporteuse

Patrick A. Leighton

Directeur de recherche

Nicholas H. Ogden

Codirecteur

Jean-Philippe Rocheleau

Membre du jury

Sophie Vanwanbeke

Examinatrice externe

Résumé

Cette thèse est une investigation de l'écologie et de l'épidémiologie spatiale fine de la tique à pattes noires (*Ixodes scapularis*) et du risque associé aux pathogènes transmis par cette tique dans une forêt du sud du Québec, au Canada. Sous l'influence de changements climatiques et environnementaux, la répartition spatiale de cette tique s'étend actuellement à travers la province, et son abondance augmente dans la plupart des régions. Il en résulte une préoccupation croissante en matière de santé publique liée à l'émergence de maladies transmises par les tiques (MTT) dans la province. Ainsi, plusieurs besoins de recherche ont vu le jour, y compris l'amélioration de la compréhension des facteurs dictant où et quand le risque émergera, et l'identification des composantes sur lesquelles les autorités régionales, locales et les individus pourraient agir afin réduire ce risque.

Le site d'étude pour ce projet était le parc National du Mont-Saint-Bruno. De 2016 à 2018, à 32 sites répartis dans les habitats forestiers du parc, les tiques ont été collectées par la technique de la flanelle, la communauté d'hôtes de la tique a été inventoriée (grands et petits mammifères, et oiseaux nicheurs) et les micro-habitats ont été caractérisés (en termes de structure, de composition et de conditions microclimatiques). La densité des tiques dans la zone d'étude était particulièrement élevée par rapport aux autres régions environnantes. Les analyses spatiales ont montré des patrons d'abondance des tiques, persistants sur trois ans, avec un effet significatif des conditions locales de températures et d'humidité relatives. Un effet significatif de la densité du stade de développement précédent lors de l'année précédente a également été noté, suggérant une dispersion lente des tiques par les hôtes et une dynamique d'invasion caractérisée par plusieurs événements d'introduction et d'expansion opérant à une échelle locale.

En 2017 et 2018, un dispositif d'échantillonnage plus extensif a visé la communauté d'hôtes des stades immatures d'*I. scapularis*, afin de documenter le rôle de ces espèces dans la circulation des agents pathogènes. 849 oiseaux nicheurs appartenant à 50 espèces et 694 petits mammifères appartenant à 4 espèces ont été examinés pour la présence des tiques et des pathogènes. Les souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*) contribuaient à la majorité (80%) des cas d'infection des nymphes par *Borrelia burgdorferi* dans l'échantillon, alors que les 20% restants étaient attribuables à des oiseaux. Ce résultat confirme la proposition de certains auteurs à savoir que l'importance des hôtes alternatifs (autres que *P.*

leucopus) aient été sous-estimée dans les études précédentes, et souligne l'importance de poursuivre les travaux pour documenter l'impact de ces hôtes dans l'épidémiologie des MTT.

Finalement, la caractérisation des patrons de risque associés aux MTT dans la zone d'étude a été complétée par un échantillonnage de l'intensité d'utilisation des sentiers par les visiteurs du parc en 2017 et 2018. D'abord, les prélèvements de tiques dans l'environnement et sur les hôtes ont permis de détecter la présence de trois pathogènes représentant un risque de santé publique pour la population locale, soit en ordre du plus au moins prévalent : *B. burgdorferi*, *Anaplasma phagocytophylum* et *Borrelia miyamotoi*. Ensuite, l'intégration des patrons spatiaux de l'utilisation du parc par les visiteurs a mis en évidence le rôle des facteurs comportementaux des utilisateurs et des attributs du paysage local dans la détermination des patrons de risque de contacts entre les visiteurs et les nymphes infectées par *B. burgdorferi*. Le risque de contact était associé à certaines périodes et zones de forte fréquentation du parc, mais pas aux indicateurs locaux de fragmentation de l'habitat, comme le suggèrent d'autres études. En outre, les zones où la densité de la couverture forestière et des points d'intérêt (infrastructures) étaient les plus élevés présentaient les niveaux de risque les plus élevés.

Cette thèse contribue à l'avancement des connaissances fondamentales reliées à la biologie des tiques, aux relations écologiques entre ces ectoparasites et leurs hôtes et à l'écologie des pathogènes qu'elles transmettent. Ces connaissances trouveront de multiples applications concrètes, principalement dans le domaine de la santé publique où elles permettront notamment de parfaire les outils existants d'évaluation du risque et de prévention des MTT. En reliant l'écologie à la santé publique, cette thèse répond à un besoin de recherche et de développement d'expertise qui devient de plus en plus important dans le contexte actuel des changements climatiques et de l'émergence des maladies zoonotiques qui s'en trouvent facilitées au Canada.

Mots-clés : Répartition des tiques, *Ixodes scapularis*, pathogènes transmis par les tiques, *Borrelia burgdorferi*, échelle locale, parc national, hôtes, analyse spatiale, éco-épidémiologie, Québec.

Abstract

This thesis is an investigation of the ecology and fine-scale spatial epidemiology of the blacklegged tick (*Ixodes scapularis*) and the risk associated with pathogens transmitted by this tick in a forest of southern Quebec, Canada. Under the influence of climate and environmental changes, the spatial distribution of this tick is currently expanding across the province, and its abundance is increasing in most regions. This has resulted in a growing public health threat associated with the emergence of tick-borne diseases (TBDs) in the province. Thus, several research needs have emerged, including improving understanding of the factors determining where and when risk will arise, and identifying what regional and local health authorities and individuals can do to reduce that risk.

The study site for this project was Mont-Saint-Bruno National Park. From 2016 to 2018, at 32 sites distributed in the park's forest habitats, ticks were collected by drag sampling, the host community was inventoried (large and small mammals, and nesting birds), and microhabitats were characterized (in terms of structure, composition, and microclimatic conditions). The density of ticks in the study area was particularly high compared to other surrounding areas. Spatial analyses showed patterns of tick abundance, persistent over three years, with a significant effect of local microclimatic conditions (relative temperature and humidity). A significant effect of the density of the previous developmental stage in the previous year was also noted, suggesting slow host dispersal of ticks and invasion dynamics characterized by several introduction and expansion events operating at a local scale.

In 2017 and 2018, a more extensive sampling scheme targeted the host community of immature stages of *I. scapularis*, to document the role of these species in pathogen circulation. 849 breeding birds belonging to 50 species and 694 small mammals belonging to 4 species were examined for the presence of ticks and pathogens. White-footed mice (*Peromyscus leucopus*) contributed to the majority (80%) of *Borrelia burgdorferi* nymph infections in the sample, while the remaining 20% were attributable to birds. This result confirms the suggestion by some authors that the importance of alternative hosts (other than *P. leucopus*) may have been underestimated in previous studies and underscores the importance of further work to document the impact of these hosts in the epidemiology of TBDs.

Finally, characterization of risk patterns associated with TBDs in the study area was completed by sampling trail use by park visitors in 2017 and 2018. First, the analysis of ticks collected from the environment and on hosts demonstrated the presence of three pathogens representing a public health risk to the local

population, in order from the most to the least prevalent: *B. burgdorferi*, *Anaplasma phagocytophylum* and *Borrelia miyamotoi*. Second, integration of spatial patterns of visitor use of the park highlighted the role of visitor behaviour and local landscape attributes in determining patterns of risk of contact between visitors and *B. burgdorferi*-infected nymphs. Risk was associated with certain times and areas of increased park use, but not with local indicators of habitat fragmentation, in contrast with the results of previous studies. In addition, areas with the highest densities of forest cover and points of interest (infrastructure) had the highest levels of risk.

This thesis contributes to the advancement of fundamental knowledge related to the biology of ticks, the ecological relationships between these ectoparasites and their hosts, and the ecology of the pathogens they transmit. This knowledge will have multiple applications, mainly in the field of public health, where it will allow the refinement of existing tools for risk assessment and prevention of TBDs. By linking ecology to public health, this thesis responds to a need for research and development of expertise that is becoming increasingly important in the current context of climate change and the emergence of zoonotic diseases that it facilitates in Canada.

Keywords: tick distribution, *Ixodes scapularis*, tick-borne pathogens, *Borrelia burgdorferi*, local scale, national park, hosts, spatial analysis, eco-epidemiology, Quebec.

Table des matières

Résumé.....	3
Abstract	5
Table des matières	7
Liste des tableaux.....	10
Liste des figures.....	11
Liste des sigles et abréviations.....	12
Remerciements	14
Contributions des personnes impliquées dans le projet	16
Introduction.....	17
Questions de recherche.....	21
Revue de la littérature.....	22
La dynamique écologique des maladies transmises par les tiques.....	22
L'éco-épidémiologie spatiale.....	27
Le système à l'étude : l'émergence des populations de tiques à pattes noires au Québec	34
Conclusion et hypothèses	47
Présentation des études.....	50
Chapitre 1 – Fine-scale determinants of the spatiotemporal distribution of <i>Ixodes scapularis</i> in Quebec (Canada)	52
Abstract	53
Key words	53
Introduction.....	54
Methods	56
Results	63
Discussion.....	67

Conclusion	72
Funding sources.....	72
Acknowledgements	73
Author Contributions	73
Declarations of interest.....	73
References.....	74
Chapitre 2 – Transmission patterns of tick-borne pathogens among birds and rodents in a forested park in southeastern Canada	81
Abstract	82
Introduction.....	83
Materials and Methods	85
Results	94
Discussion.....	106
Conclusion	111
Acknowledgments.....	111
References.....	112
Chapitre 3 – The risk of contact between visitors and <i>Borrelia burgdorferi</i>-infected ticks is associated with fine-scale landscape features in a southeastern Canadian nature park	119
Abstract	120
Keywords.....	120
Introduction.....	121
Methods	124
Results	130
Discussion.....	138
Conclusion	142
References.....	143

Discussion générale	150
Les patrons de risque associés aux maladies transmises par les tiques	151
Biodiversité et émergence des maladies transmises par les tiques.....	159
Recommandations pour la gestion du risque de maladies transmises par les tiques dans les parcs naturels.....	166
Retombées des travaux et perspectives pour les recherches futures	168
Limites	170
Conclusion	171
Références bibliographiques	173

Liste des tableaux

Tableau 1. – Espèces de vertébrés forestiers présents dans le sud du Québec documentés comme hôtes de <i>I. scapularis</i> et leur niveau de compétence pour les agents pathogènes transmis par les tiques.....	38
Tableau 2. – Description of the variables tested in the questing tick density models.	61
Tableau 3. – A comparison of the number of ticks collected annually, combining all sampling visits except those in May and September, which were not performed in 2016.....	63
Tableau 4. – Fixed effect estimates for the best generalised additive mixed models of tick count in 2017 and 2018.	64
Tableau 5. – Description of variables tested in host infestation and infectivity models.....	90
Tableau 6. – Summary of <i>Ixodes scapularis</i> infestation and <i>Borrelia burgdorferi</i> , <i>Borrelia miyamotoi</i> and <i>Anaplasma phagocytophilum</i> infection detected in ticks feeding on breeding birds captured and censused at Mont-Saint-Bruno National Park in 2017 and 2018.....	95
Tableau 7. – Prevalence (%) of <i>B. burgdorferi</i> , <i>B. miyamotoi</i> and <i>A. phagocytophilum</i> in questing nymphs and larvae removed from hosts with -95% confidence intervals of exact binomial tests.	101
Tableau 8. – Fixed effect parameter estimates for the best generalized mixed models of larval abundance on hosts (models 1 and 2) and the probability of transmission of <i>B. burgdorferi</i> from host to feeding larva (models 3 and 4) in 2017 and 2018.....	103
Tableau 9. – A comparison of the reservoir potential for the hosts individuals in which we detected <i>B. burgdorferi</i> , grouped by species and by family.....	105
Tableau 10. – Description of the variables tested in the tick hazard, population exposure and risk of tick-human contacts models.	129
Tableau 11. – Parameter estimates for the best spatial trend surface models of population exposure (model 1), tick hazard (model 2) and risk (model 3) indices, in 2017 and 2018.	136

Liste des figures

Figure 1. –	The location of the study site, and of sampling sites within the study site.	57
Figure 2. –	Tick densities measured by drag sampling throughout the seasonal activity period for <i>Ixodes scapularis</i> in southern Quebec.	65
Figure 3. –	Seasonal abundance of immature ticks collected in 2017 and 2018.	66
Figure 4. –	Mean tick densities (ticks/100 m ²) within Mont Saint-Bruno National Park, predicted by GAMMs	67
Figure 5. –	The location of the study site and sampling localities in Quebec Canada.	86
Figure 6. –	The location of the study site, Mont-Saint-Bruno National Park, in relation to the city of Montreal, Quebec, Canada (a). The location of the sampling sites, landcover types and infrastructures within the park (b).	125
Figure 7. –	Seasonal distribution of the risk index and its components.	131
Figure 8. –	Spatial distribution of the entomological hazard index (density of infected <i>I. scapularis</i> nymphs; DIN) in the study site in 2017 (A) and 2018 (B).	131
Figure 9. –	Spatio-temporal distribution of park attendance.	133
Figure 10. –	Spatial distribution of risk levels classified by quantile breaks and high-risk areas based on cluster analyses for 2017 (A) and 2018 (B).	135

Liste des sigles et abréviations

AIC : Akaike information criterion

ASPC / PHAC : Agence de la Santé Publique du Canada / Public Health Agency of Canada

CI : Confidence interval

CCN: Commission de la Capitale-Nationale

CDC: Center for Disease Control (États-Unis)

CLyDRN : Canadian Lyme Disease Research Network

CRSNG : Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada

DEH : Dilution Effect Hypothesis (hypothèse de la dilution)

DIN : Density of infected nymphs

DON: Density of nymphs

DSP : Direction de la Santé Publique

FDR : False Discovery Rate

FRQNT : Fonds de Recherche du Québec – Nature et Technologie

GAMM : Generalised additive mixed model

GREZOSP : Groupe de Recherche en Épidémiologie des Zoonoses et Santé Publique

INSPQ : Institut de la Santé Publique du Québec

LD : Lyme disease

LNM/NML : Laboratoire National de Microbiologie / National Microbiology Laboratory

MFFP : Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (Québec)

MSSS : Ministère de la Santé et des Services Sociaux (Québec)

MTT : Maladie(s) transmise(s) par les tiques

NIP : Nymphal infection prevalence

OR : Odds ratio

PPE : Prophylactie post-exposition

RH : Relative Humidity

(RT)-PCR : (Real-time) Polymerase chain reaction

RRP : Relative reservoir potential

RP : Reservoir potential

SE : Standard error

SÉPAQ : Société des Établissements de Plein Air du Québec

TAME: Tick adverse moisture event

TBD : Tick-borne disease(s)

VIF: Variance inflation factor

Remerciements

D'abord, un très grand merci à Patrick pour ton enthousiasme et ta confiance envers mes idées dès notre premier contact téléphonique au sujet d'un éventuel projet de recherche sur l'écologie des tiques. Je suis reconnaissante que nos parcours scientifiques se soient ainsi croisés et m'estime chanceuse d'avoir pu élaborer avec toi mon projet de maîtrise à partir de rien, qui est devenu un projet de doctorat à force de nouvelles idées et d'enthousiasme.

Ensuite merci à Nick pour t'être impliqué dans mon projet malgré ton horaire très chargé. Merci pour ta rigueur et ta bienveillance tout au long du processus.

Vous formiez tous deux une excellente équipe de direction qui se complétait bien, et j'ai eu la chance de pouvoir bénéficier de vos forces respectives tout au long du projet. Merci à vous deux de m'avoir donné confiance et de voir la qualité de mes résultats là où je ne la voyais pas toujours. Je suis convaincu que cela m'a permis de me développer énormément en tant que scientifique et future chercheure.

Aux autres membres de mon comité-conseil, Catherine et Pierre, merci d'avoir pris le temps de vous impliquer également dans la supervision de ce projet. Vos conseils ont été judicieux et utiles tout au long de mon cheminement. À toutes les personnes de ce comité, merci de m'avoir accordé votre confiance en recommandant mon passage accéléré au doctorat. Je suis fière d'avoir relevé le défi et suis convaincue que cette décision a été déterminante dans l'atteinte de mes objectifs académiques et professionnels.

Ensuite un grand merci également à toutes les personnes qui ont constitué les équipes de terrain du projet. Votre contribution a été indispensable. Merci d'avoir embarqué avec moi dans ces étés un peu fous, d'y avoir investi autant d'énergie et d'y avoir, au passage, sacrifié plusieurs heures de sommeil. Merci également aux employés estivaux du parc du Mont Saint-Bruno, particulièrement à Donald et à Nathalie, qui m'ont accueillie au sein de l'équipe et m'ont fourni un soutien logistique précieux.

Then, a special thank you to Robbin and Antonia for their hard work with the laboratory analyses, as well as for your much appreciated critical eye when reviewing the articles.

Merci à l'Université de Montréal, au Groupe de Recherche en Épidémiologie et Santé Publique (GREZOSP) et aux organismes subventionnaires québécois (FRQNT) et canadien (CRNSG) qui ont rendu mon projet de doctorat possible, grâce au soutien financier qu'ils ont fourni.

À mes ami(e)s de l'université, merci d'avoir été là, je ne sais pas comment tout cela aurait été possible sans vous. On s'est bien soutenu(e)s les un(e)s les autres et je suis vraiment heureuse d'avoir partagé ces moments de camaraderie et d'amitié avec vous tout au long de ce parcours. Agathe, Camille, Caroline, Carol-Anne, Jérôme et François, pour nommer que vous, vous êtes tous très importants pour moi et j'espère que l'on gardera le contact malgré les distances et nos futurs projets respectifs.

Aussi à mes amies, Caroline, Stéphanie, Marilyne, Jenny, Kathleen, Élyse, merci d'être présentes. C'est grâce aux activités, repas, escapades et aventures partagés avec vous que j'ai pu trouver un équilibre tout au long de ces années. Ces moments et nos discussions ont contribué à me donner la force de continuer dans les moments moins évidents.

À ma famille, vous êtes les meilleurs. Votre présence a été indispensable à la réussite de cette réalisation. Pierre et Ghislaine, vous êtes des modèles incroyables de résilience et de persévérance. Laurie, Guillaume et Jérôme merci d'être présents, d'être mes confidents, de m'écouter et de me donner vos conseils. À Franklin et Mance, votre joie de vivre et votre amour ont illuminé chacune de mes journées, même celles qui étaient initialement ternies par des analyses casse-tête ou interminables. Je vous aime tant.

Contributions des personnes impliquées dans le projet

Pour chacune des études constituant la thèse, j'ai dirigé les étapes de mise en œuvre de projet, notamment la conception de l'étude, l'échantillonnage, l'analyse des données et la rédaction des manuscrits.

Mes superviseurs Patrick Leighton et Nick Ogden m'ont guidée à toutes les étapes du projet. Les membres de mon comité-conseil, Pierre Drapeau et Catherine Bouchard, ont complété cet encadrement lors des rencontres de suivi tout au long de mes études doctorales.

Toutes les données présentées sont des données originales issues de mon propre travail d'échantillonnage, que j'ai réalisé avec l'aide d'assistants de terrain. Pierre Beaudry-Ogden, Caroline Bost, Camille Brochu, Josyane Brouillard, Roxanne Camiré, Stéphanie Carmel, Ariane Chenard, Laurence Gagnon, Caroline Gingras, Alexandra Kateb, Josiane Martel, Sophie Martineau, Jérôme Pelletier, Charles Samoisette-Pilon, Caroline Sauvé, Véronique Sévigny, Audrey Turcotte et Marc-Antoine Tutt-Guérrette sont les personnes qui ont participé à ce travail.

Le travail de capture et d'identification des oiseaux a été supervisé par Dominique Dufault.

Les travaux de laboratoire ont été menés par l'équipe de Robbin Lindsay et Antonia Dibernardo au Laboratoire national de microbiologie (LNM) de l'Agence de la santé publique du Canada (ASPC) à Winnipeg.

Les co-auteurs des articles présentés ici, Catherine Bouchard, Antonia Dibernardo, Pierre Drapeau, Robbin Lindsay, Nick Ogden et Patrick Leighton ont relu les manuscrits et fourni des commentaires pour améliorer leur contenu, points que j'ai moi-même ensuite adressés dans les articles, en vue de leur publication dans des revues scientifique à révision par les pairs.

Cette recherche a été rendue possible grâce au soutien financier de mon directeur de recherche et de l'ASPC, ainsi que de bourses obtenues du GREZOSP, de l'Université de Montréal, du CRSNG et du FRQNT.

Introduction

Les tiques sont parmi les arthropodes les plus anciens et les plus prospères qui soient. En se basant sur les plus récentes découvertes phylogéographiques, on estime que leur présence sur terre sous leur forme actuelle remonte jusqu'à environ 150 millions d'années (Beati et Klompen, 2019). Elles attirent l'attention des scientifiques depuis très longtemps. Selon les écrits, il semble que les dommages causés par les tiques soient reconnus depuis plusieurs siècles (Anderson, 2002). La première mention répertoriée établissant le rôle de ces arthropodes comme vecteurs de maladies affectant l'humain remonte toutefois à 1893, alors que Smith et Kilborne (1893) rapportaient la transmission de *Babesia bigemina*, agent pathogène de la fièvre bovine du Texas, par la tique *Boophilus annulatus*. Aujourd'hui, on sait que les tiques sont vectrices de plusieurs microorganismes, incluant des bactéries, des virus et certains protozoaires (Dennis et Piesman, 2005; Oliver, 1989). Elles sont adaptées à parasiter presque tous les groupes de vertébrés terrestres et sont présentes dans la majorité des régions du monde (De La Fuente, 2003; Sonenshine et Mather, 1994). Elles constituent ainsi un groupe taxonomique d'importance médicale et vétérinaire considérable. C'est dans la famille des *Ixodidae* que l'on retrouve la majorité des espèces vectrices de maladies affectant les humains et les espèces animales qui lui sont proches (Sonenshine et Mather, 1994).

Ainsi, les tiques et les pathogènes qu'elles portent cohabitent vraisemblablement depuis très longtemps avec les populations humaines. Un médecin européen a décrit chez des patients un tableau clinique correspondant à celui de la maladie de Lyme dès 1882 (Buchwald, 1883). Or, ce n'est qu'à partir des années 1980 que l'attention médicale et scientifique s'est accrue au sujet de la biologie des tiques et de l'épidémiologie des maladies qu'elles transmettent, avec la découverte de l'agent étiologique de la maladie de Lyme, lequel est transmis en Amérique du Nord par la tique à pattes noires (Burgdorfer, 1984). Depuis lors, l'incidence et la répartition de cette maladie n'a cessé d'augmenter en Amérique du Nord et en Europe. Il s'agit aujourd'hui de la maladie vectorielle la plus fréquente et répandue dans les régions tempérées du globe (Kurtenbach et al., 2006). À l'instar d'une majorité grandissante de maladies infectieuses, plusieurs facteurs sont associés à cette émergence, tels que des changements d'utilisation ou de couverture du territoire, la fragmentation des habitats, des changements dans les communautés d'hôtes, les changements climatiques et un meilleur diagnostic des cas (Kilpatrick et al., 2017).

C'est dans ce contexte que le sud du Québec et plusieurs autres régions du Canada, ont vu émerger les premières populations de tiques à pattes noires dans les années 1990 à 2000 (Bouchard et al., 2011;

Lindsay et al., 1995; Ogden et al., 2006). Les maladies transmises par cette tique sont suivies par les instances de santé publique, depuis 2003 dans la province du Québec (INSPQ, 2022), et depuis 2009 au niveau du pays. En particulier, la maladie de Lyme représente maintenant un fardeau sanitaire pour la population canadienne (ASPC, 2022). Son incidence dans la population a augmenté de façon exponentielle au cours des années, atteignant en 2019 un sommet de 5,9 cas/100 000 habitants au Québec et de 7,0 cas/100 000 habitants au Canada (ASPC, 2022; INSPQ, 2022). La tique à pattes noires est également vectrice d'autres pathogènes causant des maladies plus rares mais émergentes au Canada, telles que l'anaplasmose granulocytaire, la babésiose, l'encéphalite de Powassan et l'infection à *Borrelia miyamotoi* (Bouchard et al., 2019).

Le fardeau sanitaire que représentent les maladies transmises par la tique à pattes noires est alourdi par le fait que la prise en charge des personnes atteintes présente de nombreux défis, aux niveaux diagnostique et clinique. En matière de prévention, l'essentiel des actions vise actuellement à améliorer les connaissances et pratiques dans la communauté médicale et à promouvoir l'adoption de mesures de protection individuelle contre les tiques dans la population générale (Aenishaenslin et al., 2017). Pour réduire davantage l'incidence de ces maladies dans la population, une autre avenue possible est de viser une réduction du risque dans l'environnement. La mise en oeuvre de ces stratégies demeure actuellement difficile, à cause de la complexité du système auquel elles s'attaquent. En effet, on vise à perturber une chaîne de transmission enzootique complexe, impliquant des hôtes vertébrés et des tiques, lesquels interagissent dans un environnement en constante évolution (Dantas-Torres et al., 2012). Pour ce faire, une très bonne connaissance de l'épidémiologie des maladies et de l'écologie des espèces impliquées est alors nécessaire. Par exemple, les stratégies visant à contrôler les populations de tiques impliquent une connaissance des processus d'invasion, des conditions favorables à l'établissement de nouvelles populations et de la dynamique des populations établies. Les stratégies visant à diminuer la prévalence des agents pathogènes chez les tiques demandent une compréhension détaillée des interactions hôtes-vecteurs-pathogènes, qui est nécessaire pour adéquatement cibler les éléments clés du système sur lesquels intervenir, de même qu'évaluer l'efficacité et la faisabilité des méthodes. Finalement, les approches visant à limiter les occasions de contacts entre les tiques et les populations humaines requièrent la compréhension des conditions dans lesquelles ces contacts sont les plus probables, ce qui permettrait le développement d'outils de sensibilisation ciblant les bonnes personnes aux bons moments et d'interventions environnementales déployées aux endroits clés. À l'heure actuelle, plusieurs stratégies de réduction du risque dans l'environnement ont été testées par des équipes de recherche d'Amérique du Nord et d'Europe, mais l'efficacité de ces méthodes sur la réduction de l'incidence des maladies visées a

été variable. Plusieurs incertitudes dans le système poussent la communauté de chercheurs à poursuivre l'acquisition de connaissances, afin d'améliorer l'efficacité et la durabilité de la mise en oeuvre des méthodes préventives.

Toutefois, toute stratégie d'intervention à l'égard d'espèces jugées indésirables pour l'humain devrait également être faite dans un souci de gestion écosystémique, soit en s'assurant de la santé globale des populations humaines et animales et de la résilience des écosystèmes dans lesquels elles évoluent. Par exemple, une excellente connaissance de la biologie et de l'écologie des organismes visés est requise pour évaluer la durabilité d'interventions ou d'éventuels effets indésirables envers la biodiversité. L'approche Une seule santé conceptualise ces enjeux, en reconnaissant *l'interdépendance entre la santé des humains, des animaux domestiques et sauvages, des plantes et des écosystèmes* (OMS, FAO, OIE, UNEP, 2022). Parmi les grands défis auxquels font face les acteurs qui travaillent en Une Seule Santé, il y a l'équilibre entre la protection des écosystèmes naturels en lien avec les nombreux « services » qu'ils procurent aux sociétés humaines (par exemple, mitigation de chaleur et des précipitations extrêmes, filtration naturelle des eaux, captation de CO₂, bienfaits de la nature sur la santé psychologique et physique des populations, etc.) versus les effets indésirables qu'ils peuvent engendrer, tels que l'émergence de maladies zoonotiques (Ogden et al., 2019). Dans le contexte actuel global de grands bouleversements environnementaux, équilibrer ces enjeux pourrait être plus que jamais primordial, pour assurer une qualité de vie durable à l'humanité, qui soit équitable à travers les régions du monde pour les générations, actuelles et futures. Ces enjeux s'appliquent notamment aux problématiques d'émergence des maladies transmises (MTT) par les tiques dans diverses régions du monde.

À travers le monde, la population humaine est de plus en plus concentrée dans les villes (Seto et al., 2011). La présence d'espaces verts et de zones naturelles protégées à l'intérieur ou à la périphérie des villes remplit de nombreuses fonctions, de la conservation de la biodiversité aux avantages pour la santé physique et psychologique des communautés urbaines (Wolch et al., 2014). Par exemple, les parcs naturels urbains et périurbains permettent aux populations locales de pratiquer des activités sportives de plein air, et leur présence et leur proximité sont associés à une meilleure qualité de vie pour les résidents urbains (Douglas et al., 2017; Wolch et al., 2014). La présence d'un réseau connecté de tels espaces, par exemple via des corridors forestiers préservés à travers la matrice urbaine ou agricole d'un paysage, favorise le maintien de communautés végétales et animales saines, et donc une meilleure préservation de la biodiversité (Aziz et Rasidi, 2014). Cependant, dans de nombreux contextes, ces espaces verts peuvent également réunir les éléments nécessaires à l'émergence de maladies zoonotiques et représenter une

menace pour la santé des populations qui y sont exposées (Marrotte et al., 2017; Tardy et al., 2018; Watts et al., 2018). La circulation des MTT dans les parcs naturels urbains et périurbains en est un exemple (L. Eisen et al., 2013). En effet, il a été suggéré que la présence d'espaces naturels dans les zones urbaines concentre le risque de transmission, en rassemblant les vecteurs, les hôtes réservoirs et les populations qui y sont vulnérables dans des territoires circonscrits (souvent de faible superficie), ce qui entraîne une plus grande probabilité de contact et de transmission éventuelle d'agents pathogènes pour la population humaine (Johnson et al., 2017; Mathews-Martin et al., 2020; Méha et al., 2012). Alors que les villes continuent de se développer et que l'émergence de maladies infectieuses augmente dans la plupart des régions (K. E. Jones et al., 2008), cette problématique doit être prise en compte et intégrée dans les plans locaux et régionaux de gestion du territoire, par exemple par l'utilisation d'approches holistiques de la planification urbaine, de l'aménagement et la gestion des espaces verts, et de la conservation de la biodiversité. Pour ce faire, des connaissances sur les dynamiques écologiques et épidémiologiques au sein de ces espaces naturels sont nécessaires, ainsi que des connaissances permettant une gestion adéquate des risques, tout en étant en accord avec les objectifs de maintien de la biodiversité et de modes de vie sains des populations qui utilisent ces espaces.

Questions de recherche

Face à la problématique décrite ci-dessus, la question de recherche principale autour de laquelle s'articule cette thèse est la suivante :

Quels sont les éléments écologiques qui composent et modulent le risque associé à la présence des tiques et de leurs pathogènes au sein des habitats forestiers fréquentés par la population humaine ?

Cette question sera abordée ici à travers l'investigation des dynamiques écologiques et épidémiologiques entourant la tique à pattes noires et les pathogènes qu'elle transmet, dans un lieu représentatif des habitats à risque d'une zone d'émergence située au Canada, dans le sud du Québec. Plus précisément, cette thèse examine cette question dans le contexte des parcs naturels publics, en se concentrant sur les processus spatiaux, dans le but de proposer des solutions pour une gestion locale adaptative des risques pour la santé publique. De cette question de recherche principale découle les sous-questions suivantes:

1. Comment les tiques se répartissent-elles dans les habitats forestiers? Leur distribution est-elle homogène dans l'ensemble des habitats envahis, ou est-elle hétérogène et confinée à certaines zones plus favorables que d'autres? Dans ce dernier cas, quels facteurs environnementaux déterminent la répartition et l'abondance des tiques au niveau local? Cette question sera posée dans le contexte actuel du sud du Québec, c'est-à-dire une situation situation épidémiologique de nouvelle endémicité pour les populations de tiques à pattes noires.
2. Parmi les agents pathogènes pouvant être transmis par la tique à pattes noires, lesquels circulent actuellement dans les populations d'hôtes sauvages du sud du Québec? Quelle est la contribution relative de chaque espèce hôte aux cycles de transmission enzootique des pathogènes d'*I. scapularis*? Quels facteurs influencent la contribution des espèces?
3. Dans les parcs naturels publics, le risque pour les contacts entre les visiteurs et les tiques infectées par des agents pathogènes est-il réparti de façon homogène à travers le territoire et les saisons? Quels éléments du paysage influencent la répartition des utilisateurs et des tiques infectées à travers le territoire?

Pour répondre à ces questions, nous ferons d'abord le point sur les connaissances scientifiques actuelles concernant le système étudié, à travers une revue de la littérature. Ensuite, nous présenterons les études répondant aux lacunes identifiées dans la littérature et constituant le cœur du travail de cette thèse.

Revue de la littérature

Cette revue de la littérature fera l'état des connaissances actuelles entourant les tiques vectrices de maladies affectant les humains. Des notions de dynamique écologique des MTT seront d'abord introduites comme base de connaissances aux travaux. L'emphase sera mise sur les tiques de la famille *Ixodidae*, à laquelle appartiennent les espèces vectrices de la maladie de Lyme. Ensuite seront abordés des notions d'éco-épidémiologie spatiale, d'échelle géographique et de fragmentation des habitats. L'état des connaissances au sujet des dynamiques spatiales des MTT y sera présenté. Enfin, l'état des connaissances spécifiques au système écologique à l'étude sera présenté, soit celui de la tique à pattes noires au Québec.

La dynamique écologique des maladies transmises par les tiques

Les tiques sont d'importants vecteurs d'agents pathogènes qui affectent les humains, les animaux domestiques et la faune. Parmi les quelque 900 espèces de tiques réparties à travers le monde, environ 25 espèces sont considérées comme importantes médicalement. Les tiques transmettent une grande variété de micro-organismes pathogènes, par exemple les agents de la maladie de Lyme, de la fièvre pourprée des montagnes Rocheuses, de l'anaplasmose granulocytaire humaine, de l'anaplasmose monocytaire humaine, de l'encéphalite à tiques, de la babésiose et de l'ehrlichiose (Sonenshine, 2018). L'identification des agents infectieux et des espèces d'arthropodes qui les transmettent sont les premières étapes essentielles de l'étude des maladies vectorielles. Les cycles de transmission de ces maladies sont souvent complexes, puisqu'ils sont tributaires des interactions entre les vecteurs, les pathogènes et les hôtes, qui prennent place dans des écosystèmes naturels en constante évolution. La connaissance approfondie de ces relations écologiques devient alors essentielle pour la compréhension de l'épidémiologie de ces maladies et la mise en place de mesures de protection optimales des populations qui y sont vulnérables. La première tâche est donc de déterminer quels paramètres écologiques affectent de manière dominante la conservation et la régulation des pathogènes, et quels facteurs influencent leur répartition géographique et saisonnière (Sonenshine et Mather, 1994).

Les déterminants de la répartition géographique et saisonnière des tiques

Les tiques sont des hématophages obligatoires, c'est-à-dire que la complétion de leur cycle vital requiert la prise de repas sanguins sur des hôtes vertébrés. Leur cycle vital se complète sur une période allant de plusieurs mois à plusieurs années, au cours desquelles elles se développent en quatre stades

ontogéniques : l'œuf, la larve, la nymphe et l'adulte. La vie des tiques se découpe en deux grandes phases comportementales, les phases libre et parasitaire (Sonenshine et Mather, 1994).

L'impact des facteurs abiotiques

Les tiques passent la majorité de leur vie dans leur phase libre (Anderson et Magnarelli, 2008). Les principaux facteurs dont on sait qu'ils affectent la survie et le succès de la reproduction des tiques pendant cette phase sont la température, l'humidité relative, la photopériode et les précipitations. Les tiques ont des caractères physiologiques qui les rendent hautement sensibles aux variations de ces facteurs au cours de leurs phases libres. Par exemple, leur haut ratio surface-volume les rend particulièrement vulnérables à la dessiccation induite par des conditions chaudes et sèches. Plusieurs étapes de la mue sont déclenchées selon la longueur des jours. Le développement transtadial requiert un nombre minimal de degrés-jours. Les périodes d'activité, lors desquelles les tiques recherchent un hôte à parasiter, sont inhibées par les précipitations (Ogden et Lindsay, 2016; Randolph, 2004). L'impact du gel sur la survie des tiques dans les régions nordiques est modulé par la présence de strates isolantes au sol (litière de feuilles, couverture neigeuse), où les tiques trouvent refuge (Brunner et al., 2012; Lindsay et al., 1995).

En contrepartie, elles ont développé plusieurs adaptations évolutives qui leur permettent de résister aux conditions environnementales défavorables. Parmi celles-ci, les adaptations comportementales et la capacité d'entrer en diapause sont particulièrement déterminantes de leur succès de survie et de reproduction et influenceront ultimement leurs dynamiques populationnelles (Randolph, 2004). Par exemple, les tiques du genre *Ixodes* quêtent pour leurs hôtes à la surface des parterres forestiers. En cas de conditions météorologiques trop chaudes et sèches, elles modifieront leur comportement de quête en cherchant un refuge, par exemple sous les couches de feuilles mortes, et reprendront leur quête d'hôte à des périodes météorologiquement plus favorables (Estrada-Peña et de la Fuente, 2014). La diapause, un phénomène endocrinien déclenché et terminé par des facteurs comme la longueur du jour, est une période pendant laquelle les tiques réduisent considérablement leurs activités métaboliques afin de conserver l'énergie et les ressources (principalement l'eau). Les diapauses peuvent être comportementales ou morphogénétiques. Dans le premier cas, les tiques retardent leurs activités de quête d'hôtes. Dans le deuxième cas, ce sont plutôt les processus développementaux, tels que la mue et l'oviposition (la ponte d'œufs), qui sont arrêtés. Dans les deux cas, leurs chances de survie sont considérablement améliorées (Gray et al., 2016). Pour certaines espèces de tiques, des études suggèrent que la propension à la diapause est un trait héréditaire et que les populations de tiques peuvent

comprendre un mélange d'individus qui sont et ne sont pas capables de diapause (Belozarov, 1982; Ogden et al., 2018; Pound et al., 1993)

À terme, ces différentes adaptations impactent toutefois la temporalité des étapes du cycle de vie des tiques. Si les conditions favorables ne se présentent pas suffisamment souvent ou longtemps, les chances de mener à bien l'ensemble du cycle de vie, c'est-à-dire les phases d'alimentation sanguine, de mue et de reproduction, sont limitées. C'est ainsi que ces processus influencent les répartitions spatiale et saisonnière des différentes espèces de tiques, de même que leurs dynamiques populationnelles (Estrada-Peña et de la Fuente, 2014). Les mécanismes de dispersion, induits par les mouvements des hôtes des tiques au cours des phases parasitaires, complètent finalement ces processus dans la détermination des aires de répartition des tiques (Ogden et Lindsay, 2016).

Le rôle des hôtes dans les processus de dispersion des tiques

Compte tenu que les tiques ne se déplacent généralement que de quelques mètres par elles-mêmes (Daniels et Fish, 1990), qu'elles ne volent pas et ne sont pas sujettes aux disséminations éoliennes, leur dispersion est alors largement dépendante des mouvements de leurs hôtes (Ogden et al., 2013). Pour compléter leur repas sanguin, les tiques restent généralement accrochées plusieurs jours (la durée est variable en fonction des stades et des espèces de tiques) sur l'hôte. Une fois gorgée de sang, la tique se décroche de l'hôte, s'introduisant alors dans l'habitat où ce dernier l'a transportée. Elle y sera active une fois qu'elle aura complété sa mue, si les conditions météorologiques sont favorables (Anderson et Magnarelli, 2008). Ce mécanisme, répété à maintes reprises, permet l'introduction de nouvelles populations de tiques dans les environnements qui leur sont favorables en termes de conditions biotiques et abiotiques, de même qu'un apport de nouveaux individus dans les environnements déjà colonisés. Les comportements de déplacement des hôtes déterminent la distance et les types d'habitats où les tiques peuvent être déposées. On peut classer ces mouvements en trois catégories : les migrations, la dispersion et les mouvements quotidiens à l'intérieur des domaines vitaux (Tsao et al., 2021).

Les espèces reconnues comme ayant le plus grand potentiel de transport longue-distance des tiques sont les oiseaux migrateurs. Plusieurs observations faites à partir d'observatoires d'oiseaux en Europe et en Amérique du Nord ont permis de documenter la diversité des tiques et des pathogènes transportées, de même qu'estimer l'abondance de tiques introduites annuellement lors des migrations de ces espèces (E. B. Cohen et al., 2015; Hasle, 2013; Loss et al., 2016; Ogden, Lindsay, Hanincová, et al., 2008). Les résultats suggèrent que des espèces de tiques non endémiques peuvent ainsi être transportées dans de nouvelles régions, au-delà des barrières géographiques, et que les oiseaux jouent également un rôle central dans

l'introduction des microorganismes pathogènes associés aux tiques (Léger et al., 2013; Ogden, Mechai, et al., 2013; Palomar et al., 2012)

Les patrons d'expansion des populations de tiques, aux échelles régionales et locales, dépendront également des mouvements des hôtes (Tsao et al., 2021). Ces mouvements sont déterminés par l'ensemble des comportements propres aux espèces et aux individus, et influencés par la configuration du paysage (Madhav et al., 2004; Tardy et al., 2022; Watts et al., 2018). Des changements dans l'aire de répartition de certaines espèces hôtes ont également été documentées et associées à des changements concordants dans les populations de tiques et pathogènes qui les parasitent (Myers et al., 2009; Roy-Dufresne et al., 2013).

Finalement, une fois introduites dans de nouveaux habitats, les tiques dépendront –en plus de la présence d'un climat adéquat– de la présence d'hôtes pour compléter leur cycle vital et établir des populations viables (Ogden, Mechai, et al., 2013). La spécificité de l'espèce de tique aux espèces d'hôtes présentes sera alors déterminante du succès d'établissement (Sonenshine, 2018).

En période d'importants changements environnementaux induits par les pressions anthropiques, les tiques expérimentent des changements dans leurs répartitions historiques, aux niveaux géographiques et temporels. La compréhension extensive des patrons et tendances, ainsi que l'élaboration de scénarios de prédictions, nécessaires à assurer une préparation adéquate des populations aux enjeux que posent ces arthropodes, demeurent à ce jour des défis scientifiques importants.

Les déterminants de la transmission enzootique des agents pathogènes

La transmission enzootique des agents pathogènes associés aux tiques est déterminée par les interactions entre les tiques, les hôtes et les pathogènes.

D'abord au niveau de la tique, la compétence vectorielle se définit comme l'habileté à acquérir, maintenir, et transmettre des agents microbiens (De La Fuente et al., 2017). Elle dépend de facteurs intrinsèques et extrinsèques à la tique. Les facteurs intrinsèques incluent les facteurs physiologiques et comportementaux reliés à la prise de repas sanguin sur l'hôte (par exemple, préférences d'hôtes, durée de l'attachement à l'hôte, succès du repas sanguin, etc.), de même que les mécanismes de conservation et transmission des pathogènes chez les tiques (Sonenshine et Mather, 1994). La plupart des pathogènes transmis par les tiques vont se maintenir dans les tiques au travers de leurs stades de développement (de la larve à l'adulte) et dépendre d'un mode de transmission « horizontal » pour se maintenir enzootiquement (Sonenshine et Mather, 1994; Tsao, 2009). Selon ce mécanisme, la transmission se fait d'abord de la tique vers l'hôte, puis

de l'hôte vers une nouvelle tique. Dans les cas de transmission transovarienne ou « verticale », ce sont plutôt les tiques femelles porteuses de pathogènes qui transmettent les infections à leur progéniture (Rollend et al., 2013). Ce mode de transmission est considéré comme étant plus rare et moins efficace (Hauck et al., 2020; Rollend et al., 2013). Des facteurs extrinsèques à la tique régulent également la capacité vectorielle. Ceux-ci sont essentiellement constitués des facteurs reliés à la biologie des hôtes, mais aussi des conditions climatiques dans lesquels les interactions tiques-hôtes prennent place (Sonenshine et Mather, 1994).

D'abord, le succès de repas sanguin de la tique est déterminant dans la transmission des agents pathogènes que portent les tiques. Ce succès est fortement influencé par les mécanismes de résistance immunitaire (M. L. Levin et Fish, 1998, 2000; Randolph, 1979; Schoeler et Wikel, 2001) et les comportements des hôtes, tels que le toilettage (M. L. Levin et Fish, 1998; Schmidt et al., 1999). Ainsi, si la complétion du repas sanguin de la tique est entravée, l'efficacité de l'échange de pathogènes l'est également. Des recherches ont montré que ces réactions étaient sujettes au phénomène de densité-dépendance, selon lequel l'ampleur des réponses immunitaires et comportementales des hôtes dépendent de la densité de parasites qu'ils portent (M. L. Levin et Fish, 1998; Randolph, 1994a, 1994b). À la suite de la complétion du repas sanguin d'une tique sur un hôte, c'est l'immunité de ce dernier qui viendra influencer le maintien des pathogènes à l'intérieur de la tique, et donc la force d'infection déterminante de l'efficacité de la transmission des pathogènes aux hôtes subséquents de la tique (Randolph, 2004). Ce phénomène est surtout important dans le cas des pathogènes qui sont stockés dans les intestins des tiques sur plusieurs mois.

Ensuite, au niveau des individus hôtes, la force et la durée de l'infectivité est très variable selon les pathogènes qui les infectent, de même que d'une espèce hôte à l'autre pour un même pathogène (Diuk-Wasser et al., 2021; Randolph, 2004; Tsao, 2009). Dans le cas des pathogènes transmis par les tiques, le concept d'espèce réservoir peut se définir comme : un hôte définitif dont l'agent pathogène dépend pour son maintien à long terme dans un environnement et qui sert également de repas sanguin à la tique vectrice de l'agent pathogène (Sonenshine et Mather, 1994). La compétence d'un réservoir dans le cycle de vie est la capacité de cet hôte à transmettre l'agent pathogène à un autre hôte vertébré, par l'intermédiaire du vecteur (Barbour, 2017). Plusieurs facteurs déterminent ensemble la capacité de réservoir, et leur compétence vis-à-vis des cycles de transmission des pathogènes zoonotiques. D'abord, les mécanismes immunitaires innés et acquis des hôtes déterminent leur susceptibilité face aux pathogènes et ainsi leur capacité d'infecter des nouvelles tiques. Ensuite, la durée de leurs périodes

infectieuses, aussi influencée par les réponses immunitaires des hôtes, viennent moduler les dynamiques temporelles de transmission (Randolph, 2004).

À l'échelle d'un écosystème comprenant une population de tiques, ses pathogènes et une communauté d'hôtes, les principaux facteurs biotiques déterminants des dynamiques de transmission des pathogènes seront : la composition de la communauté d'hôtes (espèces et abondances relatives), les interactions entre les espèces (entre les hôtes et entre les tiques et les hôtes) et les dynamiques populationnelles des hôtes et des tiques (Kilpatrick et al., 2017). C'est en mesurant ces facteurs que l'on peut estimer par exemple la contribution relative des espèces hôtes d'une communauté à faire circuler des pathogènes chez une population de tiques avec laquelle ces espèces cohabitent, et ainsi mieux comprendre les dynamiques de transmission des pathogènes (Mather 1981). Alors que pour certaines maladies, on dispose d'une bonne connaissance générale des réservoirs principaux et des dynamiques d'interactions dans les zones géographiques où les maladies sont présentes depuis longtemps, beaucoup plus d'incertitude persiste dans les cas d'émergence de maladies dans de nouvelles zones ou des pathogènes rares.

L'éco-épidémiologie spatiale

Notions d'écologie spatiale appliquées à l'étude des maladies

Tous les aspects de l'écologie prennent place dans un espace géographique donné. Ainsi, la façon dont l'espace affecte la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes est au cœur de plusieurs sous-disciplines en sciences de la vie. L'écologie spatiale est un terme général qui réfère à l'étude et à la modélisation du rôle de l'espace dans les processus écologiques. La section qui suit présentera des concepts clés issus de deux sous-disciplines en écologie spatiale. D'abord, de l'écologie des paysages, selon laquelle l'hétérogénéité spatiale est reliée aux processus écologiques et à la répartition des espèces. Ensuite de l'épidémiologie spatiale, qui consiste en l'étude de la propagation des maladies en relation avec l'espace (Fletcher et Fortin, 2018). Dans les sections qui suivent, deux concepts fondamentaux aux travaux de cette thèse seront d'abord introduits: les notions d'échelle spatiale et de fragmentation du paysage. Ensuite, sur la base de ces connaissances, les travaux récents d'épidémiologie spatiale des MTT seront présentés.

L'échelle

L'échelle réfère à la dimension spatio-temporelle à laquelle un processus ou un patron prend place. Elle est importante à prendre en compte car elle peut profondément affecter les conclusions tirées des observations, notamment dû au fait que plusieurs processus sont occurrence à différentes échelles

géographiques et temporelles. Les dimensions temporelles –courtes ou longues– et spatiales –petites ou grandes– définissent ensemble les niveaux d'organisation des organismes : individus, populations, communautés et écosystèmes (Fletcher et Fortin, 2018).

Au niveau spatial, les composantes de l'échelle sont le grain, soit l'unité de mesure spatiale la plus fine et l'étendue, soit la taille de la zone étudiée. Comme la nature est finement granulée sur de grandes étendues, les chercheurs sont souvent confrontés au dilemme de choisir entre des étendues plus petites, qui leur permettent de maximiser le grain, et des études sur de grandes étendues, qui peuvent au contraire sacrifier le grain pour des raisons logistiques (Levin, 1992). Or, alors que les processus d'invasion des organismes dans de nouvelles régions s'observent et se gèrent à des échelles géographiques étendues, la meilleure compréhension des mécanismes biologiques en cause est le plus souvent obtenue par des études effectuées avec un grain raffiné (Fletcher et Fortin, 2018).

Le choix de l'échelle doit alors être fondé sur la théorie écologique et être guidé par les objectifs de la recherche (Fletcher et Fortin, 2018; Meentemeyer et al., 2012). On peut séparer la notion d'échelle selon trois catégories conceptuelles : (i) l'échelle du phénomène, par exemple la propagation spatiale d'une maladie, (ii) l'échelle d'échantillonnage, utilisée pour mesurer le phénomène et (iii) l'échelle analytique, qui détermine la manière à laquelle les données sont agrégées ou généralisées dans les analyses (Dungan et al., 2002). Un manque de correspondance entre ces trois types d'échelles, peut entraîner différents biais, ou une compréhension erronée des processus ayant cours (Fletcher et Fortin, 2018; Paciorek, 2010).

La fragmentation

L'humain modifie l'environnement terrestre, notamment par la conversion de zones naturelles à d'autres usages. Par exemple, la conversion de forêts en terres agricoles ou en zones urbanisées a augmenté au cours du siècle dernier en Amérique du Nord (Alig et al., 2004; Masek et al., 2011). Lorsque ces modifications dans le paysage entraînent le fractionnement de zones naturelles en parcelles plus petites et isolées, on parle alors de fragmentation de paysage. Bien que ce phénomène soit la plupart du temps accompagné de perte d'habitat naturel, le concept de fragmentation en est indépendant, référant spécifiquement à la configuration des parcelles plutôt qu'à la quantité d'habitat disponible (Fahrig 2003). Plus particulièrement, la fragmentation d'un paysage entraîne trois conséquences : (i) une augmentation de l'isolement des parcelles, (ii) une augmentation du nombre de parcelles et de la quantité de bordures et (iii) une diminution de la taille moyenne des parcelles (Fahrig, 2003; Mitchell et al., 2015). En général, plus le niveau de fragmentation est élevé dans un paysage donné, plus la matrice anthropisée couvre une

grande superficie hautement connectée, ce qui entraîne des conséquences importantes sur les mouvements des espèces présentes (Watling et al., 2011).

La connectivité est la mesure selon laquelle un paysage facilite ou entrave le mouvement des organismes et de la matière (Mitchell et al., 2015). Les conditions environnementales qui influencent la connectivité sont variables en fonction des régions et selon le mode de dispersion des organismes en question (Meentemeyer et al., 2012). Alors que la connectivité structurelle d'un paysage se mesure par des attributs physiques propres au positionnement des fragments ou à la présence d'attributs tels que des couloirs, la connectivité fonctionnelle se situe selon la perspective des espèces à l'étude. Par exemple, le domaine vital, le comportement et les attributs de l'habitat qui sont favorables ou défavorables peuvent être intégrés pour déterminer le niveau de connectivité fonctionnelle d'un paysage pour une espèce donnée (Fortin et al., 2012).

La fragmentation des paysages entraîne des impacts généralement négatifs, mais parfois aussi positifs, sur la biodiversité (Fahrig, 2003). Certaines espèces sont particulièrement sensibles aux effets de la fragmentation de leur habitat, par exemple certains oiseaux forestiers présents en Amérique du Nord (Villard et al., 1999). D'autres espèces peuvent au contraire se trouver favorisées et prospérer dans des habitats fragmentés, notamment ceux qui utilisent plus d'un type d'habitat, qui s'adaptent bien aux habitats transitoires ou dont les prédateurs sont affectés négativement par les effets de la fragmentation (Fahrig, 2003).

La fragmentation des habitats naturels dans les paysages anthropisés impacte également les services, positifs ou négatifs, que les écosystèmes fournissent aux populations humaines. Un niveau de fragmentation accru peut améliorer l'accès des gens aux espaces naturels pour profiter de leurs bienfaits en matière de loisirs et de santé. Par exemple, la construction de routes ou de sentiers peuvent fragmenter les paysages tout en créant une accessibilité accrue aux territoires naturels (Mitchell et al., 2015). En milieu urbain, la présence d'espaces verts à proximité des zones habitées augmente l'accessibilité et peut améliorer la santé et le bien-être des citoyens (Takano et al., 2002; Tzoulas et al., 2007; Wolch et al., 2014). En contrepartie, l'intensification des interactions entre les personnes et les écosystèmes fragmentés peut également engendrer des effets indésirables. La propagation de maladies infectieuses affectant l'humain en est un exemple (Heylen et al., 2019; Mitchell et al., 2015; von Döhren et Haase, 2015).

Dynamiques spatiales du risque associé aux maladies transmises par les tiques

Au cours des dernières décennies, la progression des maladies infectieuses à travers le monde a mis en évidence l'interaction complexe entre les paysages et l'écologie des maladies. Leur émergence ou réémergence dans plusieurs régions du monde a été associée à l'effet de facteurs socio-économiques, environnementaux et écologiques (K. E. Jones et al., 2008). Cette tendance s'observe également dans le cas des MTT. Par exemple, l'émergence de la maladie de Lyme dans le nord-est des États-Unis a été observée à mesure que le reboisement des terres agricoles et le développement résidentiel en bordure de forêt prenaient place (Kilpatrick et al., 2017). Dans la section suivante, nous allons tout d'abord définir la notion du risque et ses composantes, en particulier dans le contexte de l'étude des maladies humaines transmises par les tiques. Nous présenterons ensuite un survol des principaux facteurs humains qui influencent ce risque dans les populations. Nous développerons finalement l'état actuel des connaissances sur les facteurs écologiques qui déterminent la répartition du risque à travers les paysages modifiés par l'humain.

Le risque : composition et facteurs humains

Plusieurs définitions du terme risque existent, en fonction des différentes disciplines qui s'y intéressent. De façon générale, le risque représente la probabilité qu'un événement indésirable se produise, compte tenu des conséquences qu'il entraînerait. Ces conséquences dépendent de la vulnérabilité de la population d'intérêt face au danger et sont déterminées par des facteurs tels que son niveau d'exposition et sa capacité d'adaptation (Braks et al., 2016; Brooks, 2003). En épidémiologie, le risque représente la probabilité qu'une maladie se développe chez un individu ou une population au cours d'une période donnée (Dohoo et al., 2003). Il peut être représenté par des mesures telles que l'incidence des cas dans une population, ou la probabilité d'occurrence des cas. La probabilité d'occurrence des cas peut être estimée en combinant des indicateurs de « danger » et de « vulnérabilité » (Braks et al., 2016).

Dans le contexte des maladies à transmission vectorielle, le niveau « danger » en un lieu ou un moment donné est généralement représenté par le nombre de vecteurs infectés par des agents pathogènes qui y sont présents. La densité de ces vecteurs dans l'environnement dépend d'un ensemble de conditions écologiques qui leur permettent, ainsi qu'à leurs hôtes et aux agents pathogènes qui circulent entre eux, d'accomplir leur cycle de vie (Kilpatrick et Randolph, 2012; Ogden et Lindsay, 2016). L'exposition représente le degré de contact des humains avec les vecteurs. Elle est notamment liée à l'utilisation du territoire, à la capacité d'accéder à des lieux où se trouvent des vecteurs, ainsi qu'à l'attrait de ces lieux pour la population (Zeimes et al., 2014). Les conséquences de l'exposition au danger sont finalement

modulées par un ensemble de facteurs sociaux et comportementaux qui déterminent la capacité d'adaptation de la population (Vanwambeke et Schimit, 2021).

En particulier, le degré d'adoption de comportements préventifs par les individus est un déterminant de cette capacité d'adaptation. Par exemple, les personnes qui ont l'habitude de prendre un bain ou de se doucher et d'effectuer des vérifications corporelles pour la présence des tiques après une visite en forêt sont généralement moins susceptibles de développer une maladie à la suite d'une pique (Connally et al., 2009). Plusieurs études ont montré que le degré d'adoption de comportements préventifs dans les populations varie en fonction de facteurs socioculturels et du niveau d'endémicité des régions (Aenishaenslin et al., 2017, 2022; Bouchard et al., 2018). D'autres études ont démontré l'importance des facteurs individuels, en particulier que l'adoption de comportements de prévention des maladies par les individus dépend de leur niveau de connaissance de la maladie et de leur perception de l'importance des risques qu'elle représente (Bayles et al., 2013; Gould et al., 2008). Dans les populations qui visitent les parcs naturels, très peu d'études ont été menées pour évaluer les comportements des visiteurs face aux risques associés aux MTT. Une étude récente des connaissances, attitudes et pratiques des visiteurs de parcs de l'État de New York a révélé que ceux-ci avaient généralement une faible perception du risque dans les parcs et par conséquent, un faible niveau d'adoption des comportements préventifs recommandés (Hassett et al., 2022).

Écologie spatiale du risque de MTT dans les paysages modifiés par l'humain

À l'intérieur des grandes zones d'émergence, on a documenté que la présence des tiques et des pathogènes qu'elles peuvent transmettre aux humains pouvait varier spatialement et ce, à différentes échelles. Selon la synthèse effectuée par Killilea et al. (2008), la seule variable environnementale systématiquement associée à une augmentation de l'incidence de la maladie de Lyme dans région donnée était la présence de forêts. Toutefois, les raisons pour lesquelles certaines forêts en particulier ont des populations denses de tiques et certaines municipalités des incidences élevées MTT dans leurs populations restent mal comprises (Diuk-Wasser et al., 2021; Killilea et al., 2008).

Aux échelles régionales et locales, plusieurs études ont documenté un impact de la fragmentation des forêts sur les niveaux de danger acarologique. Dans les paysages forestiers fragmentés, des densités de tiques et de tiques infectées par *B. burgdorferi* plus élevées ont généralement été trouvées dans les zones à forte densité forestière. En effet, des paramètres tels que la proportion de couverture forestière totale (Frank et al., 1998; Johnson et al., 2018) et la taille moyenne des parcelles forestières (Frank et al., 1998) ont été associés à ces indicateurs du danger acarologique dans ces paysages. Par contre, des indicateurs

de fragmentation forestière tels que la présence de parcelles plus petites (Allan et al., 2003; Brownstein et al., 2005), un isolement plus important des parcelles (Brownstein et al., 2005) et une densité plus élevée de lisières entre les forêts et d'autres types d'habitats (Finch et al., 2014; Jackson, Hilborn, et al., 2006; Jackson, Levine, et al., 2006; Tran et Waller, 2013) ont également été associés à de plus fortes densités locales de tiques infectées par *B. burgdorferi* ou à une incidence plus élevée de la maladie de Lyme dans des populations rurales aux États-Unis. D'autre part, dans une étude menée à une échelle régionale comprenant tout l'est des États-Unis, Diuk-Wasser et al. (2012) n'ont trouvé aucun indicateur de fragmentation associé aux densités de tiques ou de tiques infectées par *B. burgdorferi*.

Les études effectuées jusqu'à maintenant semblent indiquer que les relations écologiques à la base des liens observés entre les attributs du paysage et l'émergence du danger acarologique prennent place à des échelles spatiales relativement fines (Cohen et al., 2016; Killilea et al., 2008). Une explication théorique avancée pour expliquer ces patrons concerne l'écologie des hôtes et leur utilisation de l'espace. Les principaux hôtes des tiques (par exemple la souris à pattes blanches et le cerf de Virginie pour *I. scapularis*) s'adaptent généralement bien aux habitats perturbés et peuvent y devenir dominants au détriment d'autres espèces sauvages, plus sensibles aux perturbations de l'habitat (Nupp et Swihart, 2001; Wood et Lafferty, 2013). Ainsi, puisque les tiques auraient plus d'opportunités de rencontrer des hôtes reproducteurs et réservoirs, leur survie, leur reproduction et la circulation des agents pathogènes seraient favorisés (Ogden et Tsao, 2009; Randolph et Dobson, 2012; Wood et Lafferty, 2013). Ce même raisonnement est à la base de l'hypothèse de la dilution (Dilution Effect Hypothesis, DEH), qui suggère qu'une forte diversité des espèces dans une communauté écologique peut réduire le risque de maladie infectieuse, à condition que les hôtes présents diffèrent en qualité pour les pathogènes ou les vecteurs (Diuk-Wasser et al., 2021; Ogden et Tsao, 2009; Ostfeld et Keesing, 2000). En effet, la capacité de dilution et d'amplification des pathogènes par les espèces hôtes varie en fonction de leur abondance, de leur sensibilité et de leur potentiel de transmission, et certaines espèces peuvent donc affecter de manière disproportionnée le risque de transmission de pathogène dans leur environnement. La DEH suppose que les communautés les plus diversifiées comprennent des hôtes de moindre qualité qui diminuent l'abondance relative des hôtes de haute qualité ou réduisent les taux de rencontre entre ceux-ci et les vecteurs d'agents pathogènes (Halsey, 2019). Pour que ces tendances s'observent, certaines assomptions doivent être rencontrées, tel que décrit dans cette revue sur l'effet de la dilution dans la transmission de la maladie de Lyme: « (i) que les hôtes réservoirs varient en termes de compétence (c'est-à-dire leur capacité à transmettre l'infection à un vecteur d'alimentation) pour l'agent pathogène ; (ii) qu'une augmentation relative des hôtes non compétents entraîne une prévalence plus faible de l'infection chez

les vecteurs ; et (iii) qu'une biodiversité croissante favorise les hôtes non compétents par rapport aux hôtes compétents » (Wood & Lafferty, 2013; traduction libre).

Par contre, les recherches sur les liens entre le risque associé aux MTT et la biodiversité d'hôtes ont trouvé des résultats très variables, et ce, même en considérant des échelles d'étude similaires. Certaines recherches ont trouvé, au contraire de la théorie de la dilution, que les habitats abritant les communautés d'hôtes les plus diversifiées en espèces arboraient des niveaux de danger acarologique accrus (Bouchard, Beauchamp, et al., 2013; Linske et al., 2018; States et al., 2014). Dans ces études, les auteurs observaient que l'augmentation de la diversité d'hôtes s'accompagnait d'une augmentation de leur abondance générale dans l'habitat et que, nonobstant la qualité des espèces en termes de compétence, le résultat net était une plus grande prolifération des vecteurs et ainsi, une amplification des cycles de transmission (revu par Ogden et Tsao (2009)). En effet, même si la diversité d'hôtes peut, en certaines circonstances, réduire la prévalence d'infections chez les tiques, si l'abondance des tiques augmente, l'abondance des tiques infectées peut également augmenter (Ogden et Tsao, 2009).

De plus, des recherches empiriques et de modélisation ont montré que la connectivité fonctionnelle pour les hôtes entre les parcelles de paysages fragmentés influençait les dynamiques de persistance des tiques et des agents pathogènes (Estrada-Peña, 2003; Heylen et al., 2019; Tardy et al., 2022; Watts et al., 2018), ce qui peut contribuer à expliquer la complexité des relations observées. L'ensemble de ces recherches met en lumière que, même à l'intérieur de leurs aires de répartition et à des échelles spatiales variées, la présence et l'abondance des tiques et de leurs pathogènes sont le plus souvent caractérisés par des patrons spatialement hétérogènes.

En plus de ces dynamiques écologiques, le risque associé aux MTT varie également en fonction du niveau d'urbanisation des régions. En effet, le degré d'urbanisation d'un lieu influence le contexte d'exposition humaine aux tiques. Dans les lieux non urbains, comme les grandes forêts intérieures, l'exposition est associée aux activités de loisirs ou professionnelles (Diuk-Wasser et al., 2021; Piacentino et Schwartz, 2002). À des niveaux intermédiaires d'urbanisation, comme dans les écosystèmes forestiers fragmentés par la présence de propriétés résidentielles, l'exposition est principalement péri-domestique (Connally et al., 2009; Finch et al., 2014; Mead et al., 2018). Et dans les zones fortement urbanisées, l'exposition est limitée aux parcs naturels présents et donc aux activités récréatives qui s'y déroulent, ou absente et liée aux déplacements (Diuk-Wasser et al., 2021; L. Eisen et al., 2013). Dans tous ces contextes, le degré d'exposition des gens et les niveaux de risque résultant sont modulés par des facteurs comportementaux

tels que le type d'activité effectuée, le temps passé dans l'environnement à risque, ainsi que l'adoption de comportements préventifs par la population (Aenishaenslin et al., 2017).

Le système à l'étude : l'émergence des populations de tiques à pattes noires au Québec

La tique à patte noire, *Ixodes scapularis*, est une tique dure de la famille des ixodidés (Anderson et Magnarelli, 2008). Cette tique est biologiquement très semblable à d'autres espèces appartenant à cette famille, mais présentes dans d'autres régions du monde (Gray et al., 2016). *Ixodes pacificus* est présente sur la côte ouest Nord-Américaine, *Ixodes ricinus*, sur le continent européen et *Ixodes persulcatus*, en Eurasie. Ces espèces sont toutes vectrices de pathogènes affectant l'humain et les animaux de compagnie. Le plus commun est la bactérie *Borrelia burgdorferi* sensu lato, agent causal de la maladie de Lyme (Stanek et al., 2012). À cause de leur importance médicale et vétérinaire, ces espèces ont été beaucoup étudiées. *Ixodes scapularis* a été extensivement étudiée par les chercheurs américains depuis la découverte de l'agent étiologique de la maladie de Lyme au début des années 1980 (Burgdorfer, 1984). Au Canada et au Québec, l'arrivée de cette tique et l'accumulation des connaissances à son sujet sont plus récentes. Les premières populations au Canada ont été répertoriées dans le sud de l'Ontario vers 1995 (Lindsay, Artsob, et al., 1998) et celles au sud du Québec, au début des années 2000 (Ogden, St-Onge, Barker, Brazeau, et al., 2008). La section qui suit fera d'abord un survol des connaissances accumulées au sujet de la biologie d'*I. scapularis*. Les enjeux qu'elle pose comme vecteur de maladies affectant les populations humaines seront présentés. Finalement, la situation éco-épidémiologique en lien avec la présence actuelle d'*I. scapularis* dans le nord-est de l'Amérique du Nord et plus particulièrement au Québec sera exposée.

Cycle vital et saisonnalité

Chez les *Ixodidae*, le principal facteur influençant la longueur de la période développementale serait la température, l'élévation de la température étant associée à une accélération du développement transtadial chez les tiques (Lindsay et al., 1995; Ogden et al., 2004). La période de pré-oviposition chez les femelles est aussi accélérée par la chaleur (Lindsay, Barker, et al., 1998). Ainsi, ces tiques peuvent compléter leurs cycles vitaux rapidement (2 ans au minimum) dans les régions au climat chaud ou tempéré (Yuval et Spielman, 1990), alors que dans les régions plus froides, les cycles s'allongent (Ogden et Lindsay, 2016). Par ces effets sur les cycles vitaux, le climat influence également les dynamiques de populations et les patrons d'activité saisonniers des tiques. Par exemple au Québec, en raison du climat froid et de la longueur de l'hiver, on suppose que les tiques *I. scapularis* prennent plus de deux ans pour compléter leurs

cycles vitaux (Ogden et al., 2005). Suivant un gradient longitudinal vers le nord, il est attendu que cet effet soit d'autant plus prononcé (Ogden et al., 2006; Ogden, St-Onge, Barker, Brazeau, et al., 2008)

En effet, l'activité saisonnière des *Ixodidae* varie dans les différentes régions de leur aire de répartition, sous l'influence du climat (Ogden et al., 2018). En Amérique du Nord, les patrons d'activité d'*I. scapularis* varient selon des gradients latitudinaux et longitudinaux. Au nord-est des États-Unis, les adultes sont actives à l'automne et au printemps, avec un pic d'activité généralement plus important à la période automnale. Les nymphes y sont actives au printemps et en début d'été, alors que les larves s'activent en milieu d'été (Ginsberg et al., 2021; Kurtenbach et al., 2006). Dans le mid-ouest américain, les larves et les nymphes sont plutôt actives au cours de la période allant de la fin du printemps au début de l'été. Dans le sud, les adultes sont actives tout l'automne et l'hiver, et les larves et les nymphes, tout le printemps et l'été (Ginsberg et al., 2021; Gray et al., 2016). Les patrons saisonniers d'activité des tiques sont importants puisqu'ils impactent la transmission enzootiques des pathogènes des tiques, et peuvent être déterminants de la pression sélective évolutive des pathogènes qui leur sont associés (Ogden, Bigras-Poulin, Hanincova, Maarouf, et al., 2008). Les patrons de saisonnalité d'*I. scapularis* au Québec ont été moins extensivement documentés, mais des résultats suggèrent qu'ils soient similaires à ceux observés dans le nord-est des États-Unis (Bouchard et al., 2011).

Niche écologique

Domaine bioclimatique

Dans l'est de l'Amérique du Nord, la tique à pattes noires est retrouvée dans les forêts décidues et mixtes, ainsi qu'en lisière de ces habitats (Bouchard, Beauchamp, et al., 2013; Clow, Ogden, et al., 2017; Talbot et al., 2019). Plus spécifiquement, ces tiques s'y retrouvent dans les strates végétales basses et le parterre forestier (Gray et al., 2002). La structure et la composition de ces étages de la forêt deviennent alors déterminantes de la qualité de l'habitat pour la tique. En effet, comme ces tiques sont sensibles à la dessiccation (Stafford, 1994) et aux fluctuations de températures au cours de leur cycle de vie, les zones qui préservent des conditions humides et tempérées leur sont plus favorables (Lindsay et al., 1999; Schulze et Jordan, 2005). Dans différentes zones de l'aire de répartition d'*I. scapularis*, il a été trouvé que la présence de litières de feuilles épaisses au sol (Lindsay et al., 1999; Lubelczyk et al., 2004; Ripoché et al., 2018; Schulze et Jordan, 2005; Stafford, 1994) de plantes herbacées ou d'arbustes (Adalsteinsson et al., 2016; Lubelczyk et al., 2004) et de sols où la rétention d'eau est modérée (Guerra et al., 2002) permettaient l'atteinte et le maintien de telles conditions. De plus, ces forêts et leur parterre accueillent généralement

une variété d'espèces vertébrées, qui peuvent servir d'hôtes aux tiques pour la prise des repas sanguins (Diuk-Wasser et al., 2021).

Au Québec, la répartition d'*I. scapularis* est actuellement limitée à la zone tempérée nordique, avec les populations les plus importantes localisées au sud de la province, dans les régions de la Montérégie, de l'Estrie et du sud de l'Outaouais (INSPQ, 2021). Ces régions font partie, d'ouest en est, des domaines bioclimatiques de l'érablière à caryer cordiforme, de l'érablière à tilleul et de l'érablière à bouleau jaune (Morneau et al., 2021). On observe également des populations émergentes jusqu'à la longitude de la région de Québec, ainsi qu'une population émergente isolée dans la région du Saguenay-Lac-St-Jean (INSPQ, 2021), lesquelles font partie du domaine bioclimatique de la sapinière à bouleaux jaunes.

Ces domaines bioclimatiques offrent actuellement un habitat et un climat permettant aux populations émergentes de tiques de s'implanter. On pense que le réchauffement climatique ayant eu cours dans ces régions au cours des vingt dernières années a permis à ces populations d'y étendre leur aire de répartition (Leighton et al., 2021). Par exemple, l'augmentation du nombre de degrés-jours lors des saisons estivales (hivers généralement plus courts, printemps et étés plus chaud) permet aux tiques introduites de compléter leurs cycles vitaux. La rigueur des hivers ayant généralement diminué, ce facteur de mortalité pour les tiques en hibernation (Ogden et al., 2004; Rand et al., 2004) est devenu par le fait même moins limitant (Ebi et al., 2017). Dans les forêts, où les tiques survivent dans la couche de litière où elles sont protégées du froid lors de l'hiver, c'est plutôt la température moyenne au cours du printemps, de l'automne et de l'été qui détermine le succès d'implantation des tiques, par son effet sur la longueur du cycle de vie (Ogden et al., 2021).

Hôtes

Comme les autres espèces de sa famille, la tique à pattes noires adapte son comportement de quête d'hôte selon le moment de son cycle de vie. Les tiques immatures, puisqu'elles présentent une forte sensibilité à la dessiccation et une faible capacité de locomotion, resteront dans les strates basses de végétation (Hamer et al., 2012; Randolph et Storey, 1999; Yuval et Spielman, 1990). Cette proximité au sol leur permet de trouver refuge dans la litière de feuilles en cas de conditions météorologiques défavorables, et de s'y réhydrater (Ginsberg et al., 2017). Les tiques adultes, moins sensibles à la dessiccation et plus mobiles, se positionneront plus haut sur la végétation (Hamer et al., 2012; Yuval et Spielman, 1990). En se positionnant ainsi plus haut, elles ont accès à des hôtes de plus grande taille, généralement plus mobiles, ce qui favorise la dispersion du parasite au travers des habitats (Estrada-Peña et de la Fuente, 2014; Madhav et al., 2004; Tsao et al., 2021).

Ainsi, les tiques parasitent les animaux vertébrés qui fréquentent le même micro-habitat qu'elles. *Ixodes scapularis* peut parasiter une variété de mammifères, oiseaux et reptiles (Tsao et al., 2021). L'importance du rôle des différentes espèces dans le cycle de vie des tiques dépend i) de leur perméabilité en tant qu'hôte (voir section 1) et ii) de leur abondance dans les habitats partagés avec les tiques. Le Tableau 1 répertorie les mentions d'*I. scapularis* sur les espèces vertébrées présentes au Québec et qui pourraient donc être utilisées par les tiques qui y sont présentes.

À l'instar des états du Nord-Est américain, on considère toutefois au Québec que les hôtes les plus importants dans le cycle de vie d'*I. scapularis* sont le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) et la souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*; (Piesman et Gern, 2004). Ces deux espèces y sont très abondantes et partagent le même type d'habitat que la tique. Ainsi, les tiques adultes parasiteraient majoritairement les cerfs, qui jouent alors un rôle d'hôte de reproduction (Kilpatrick et al., 2017). Les cerfs peuvent supporter un grand nombre de tiques adultes et immatures (Bouchard, Leighton, et al., 2013; Main et al., 1981; Piesman et al., 1979). De plus, l'accouplement peut avoir lieu directement sur l'animal (Piesman et al., 1979). Les cerfs peuvent ainsi contribuer à la répartition de la génération suivante de tiques, suite à la ponte des femelles *I. scapularis* qui se décrochent d'eux après leur repas sanguin (Hartfield et al., 2011; Roome et al., 2017). Les souris à pattes blanches et plusieurs autres mammifères de petite et moyenne taille, ainsi que des oiseaux, sont utilisés par les tiques immatures et contribuent à la transmission enzootique d'agents pathogènes (voir section suivante, « Les pathogènes transmis par *I. scapularis* »).

Tableau 1. – Espèces de vertébrés forestiers présents dans le sud du Québec documentés comme hôtes de *I. scapularis* et leur niveau de compétence pour les agents pathogènes transmis par les tiques.

Ordre	Famille	Espèce nom français	Espèce nom scientifique	Compétence <i>B. burgdorferi</i>	Autres pathogènes transmis par les tiques
Mammifères					
Artiodactyla	<i>Cervidae</i>	Cerf de Virginie	<i>Odocoileus virginianus</i>	I	A.p.
Carnivora	<i>Canidae</i>	Coyote	<i>Canis latrans</i>	MC	
Carnivora	<i>Canidae</i>	Renard roux	<i>Vulpes vulpes</i>		
Carnivora	<i>Mephitidae</i>	Mouffette rayée	<i>Mephitis mephitis</i>		A.p.
Carnivora	<i>Mustelidae</i>	Belette à longue queue	<i>Mustela frenata</i>		
Carnivora	<i>Mustelidae</i>	Belette pygmée	<i>Mustela nivalis</i>		
Carnivora	<i>Mustelidae</i>	Hermine	<i>Mustela erminea</i>		
Carnivora	<i>Procyonidae</i>	Raton laveur	<i>Procyon lotor</i>	MC	A.p.
Carnivora	<i>Ursidae</i>	Ours noir	<i>Ursus americanus</i>		
Didelphimorphia	<i>Didelphidae</i>	Opossum d'Amérique	<i>Didelphis virginiana</i>	MC	
Lagomorpha	<i>Leporidae</i>	Lapin à queue blanche	<i>Sylvilagus floridanus</i>		
Lagomorpha	<i>Leporidae</i>	Lièvre d'Europe	<i>Lepus europaeus</i>	C	
Rodentia	<i>Cricetidae</i>	Campagnol à dos roux de Gapper	<i>Myodes gapperi</i>	C	
Rodentia	<i>Cricetidae</i>	Campagnol des champs	<i>Microtus pennsylvanicus</i>		
Rodentia	<i>Cricetidae</i>	Campagnol sylvestre	<i>Microtus pinetorum</i>		
Rodentia	<i>Cricetidae</i>	Souris à pattes blanches	<i>Peromyscus leucopus</i>	C	Ap, Ba.mi., B.miy., Pow
Rodentia	<i>Cricetidae</i>	Souris sylvestre	<i>Peromyscus maniculatus</i>		

Ordre	Famille	Espèce nom français	Espèce nom scientifique	Compétence <i>B. burgdorferi</i>	Autres pathogènes transmis par les tiques
Rodentia	<i>Dipodidae</i>	Souris sauteuse des bois	<i>Napaeozapus insignis</i>		
Rodentia	<i>Dipodidae</i>	Souris sauteuse des champs	<i>Zapus hudsonius</i>		
Rodentia	<i>Muridae</i>	Rat surmulot	<i>Rattus norvegicus</i>		
Rodentia	<i>Sciuridae</i>	Écureuil gris	<i>Sciurus carolinensis</i>	MC	A.p.
Rodentia	<i>Sciuridae</i>	Écureuil roux	<i>Tamiasciurus hudsonicus</i>		A.p.
Rodentia	<i>Sciuridae</i>	Marmotte commune	<i>Marmota monax</i>		
Rodentia	<i>Sciuridae</i>	Petit polatouche	<i>Glaucomys volans</i>		A.p.
Rodentia	<i>Sciuridae</i>	Tamia rayé	<i>Tamias striatus</i>	C	A.p.
Soricomorpha	<i>Soricidae</i>	Grande musaraigne	<i>Blarina brevicauda</i>	C	A.p.
Soricomorpha	<i>Soricidae</i>	Musaraigne cendrée	<i>Sorex cinereus</i>	C	A.p.
Soricomorpha	<i>Soricidae</i>	Musaraigne fuligineuse	<i>Sorex fumeus</i>	C	
Oiseaux					
Charadriiformes	<i>Scolopacidae</i>	Bécasse d'Amérique	<i>Scolopax minor</i>		
Galliformes	<i>Phasianidae</i>	Dindon sauvage	<i>Meleagris gallopavo</i>		B.miy.
Passeriformes	<i>Bombycillidae</i>	Jaseur d'Amérique	<i>Bombycilla cedrorum</i>	MC	
Passeriformes	<i>Cardinalidae</i>	Cardinal à poitrine rose	<i>Pheucticus ludovicianus</i>	C	
Passeriformes	<i>Cardinalidae</i>	Cardinal rouge	<i>Cardinalis cardinalis</i>	C	
Passeriformes	<i>Cardinalidae</i>	Passerin indigo	<i>Passerina cyanea</i>	C	
Passeriformes	<i>Certhiidae</i>	Grimpereau brun	<i>Certhia americana</i>	MC	
Passeriformes	<i>Corvidae</i>	Geai bleu	<i>Cyanocitta cristata</i>	C	

Ordre	Famille	Espèce nom français	Espèce nom scientifique	Compétence <i>B. burgdorferi</i>	Autres pathogènes transmis par les tiques
Passeriformes	<i>Fringillidae</i>	Roselin familier	<i>Haemorhous mexicanus</i>		
Passeriformes	<i>Fringillidae</i>	Roselin pourpré	<i>Haemorhous purpureus</i>	MC	
Passeriformes	<i>Icteridae</i>	Carouge à épaulettes	<i>Agelaius phoeniceus</i>		
Passeriformes	<i>Icteridae</i>	Quiscale bronzé	<i>Quiscalus quiscula</i>		
Passeriformes	<i>Icteridae</i>	Vacher à tête brune	<i>Molothrus ater</i>	C	
Passeriformes	<i>Mimidae</i>	Moqueur chat	<i>Dumetella carolinensis</i>	C	A.p.
Passeriformes	<i>Mimidae</i>	Moqueur roux	<i>Toxostoma rufum</i>		
Passeriformes	<i>Paridae</i>	Mésange à tête noire	<i>Poecile atricapillus</i>	MC	
Passeriformes	<i>Paridae</i>	Mésange bicolore	<i>Baeolophus bicolor</i>		
Passeriformes	<i>Parulidae</i>	Paruline à ailes bleues	<i>Vermivora cyanoptera</i>		
Passeriformes	<i>Parulidae</i>	Paruline à flancs marron	<i>Setophaga pensylvanica</i>	C	
Passeriformes	<i>Parulidae</i>	Paruline couronnée	<i>Seiurus aurocapilla</i>	C	
Passeriformes	<i>Parulidae</i>	Paruline des pins	<i>Setophaga pinus</i>		
Passeriformes	<i>Parulidae</i>	Paruline des ruisseaux	<i>Parkesia noveboracensis</i>		
Passeriformes	<i>Parulidae</i>	Paruline du Canada	<i>Cardellina canadensis</i>		
Passeriformes	<i>Parulidae</i>	Paruline flamboyante	<i>Setophaga ruticilla</i>	MC	
Passeriformes	<i>Parulidae</i>	Paruline jaune	<i>Setophaga petechia</i>	C	
Passeriformes	<i>Parulidae</i>	Paruline masquée	<i>Geothlypis trichas</i>	C	
Passeriformes	<i>Parulidae</i>	Paruline noir et blanc	<i>Mniotilta varia</i>	C	

Ordre	Famille	Espèce nom français	Espèce nom scientifique	Compétence <i>B. burgdorferi</i>	Autres pathogènes transmis par les tiques
Passeriformes	<i>Passerellidae</i>	Bruant à gorge blanche	<i>Zonotrichia albicollis</i>	C	
Passeriformes	<i>Passerellidae</i>	Bruant chanteur	<i>Melospiza melodia</i>	C	
Passeriformes	<i>Passerellidae</i>	Bruant de Lincoln	<i>Melospiza lincolnii</i>		
Passeriformes	<i>Passerellidae</i>	Bruant des champs	<i>Spizella pusilla</i>	C	
Passeriformes	<i>Passerellidae</i>	Bruant des marais	<i>Melospiza georgiana</i>	C	
Passeriformes	<i>Passerellidae</i>	Bruant familier	<i>Spizella passerina</i>	C	
Passeriformes	<i>Passerellidae</i>	Junco ardoisé	<i>Junco hyemalis</i>	C	
Passeriformes	<i>Passerellidae</i>	Tohi à flancs roux	<i>Pipilo erythrophthalmus</i>		
Passeriformes	<i>Passeridae</i>	Moineau domestique	<i>Passer domesticus</i>		
Passeriformes	<i>Sittidae</i>	Sittelle à poitrine blanche	<i>Sitta carolinensis</i>	MC	
Passeriformes	<i>Sturnidae</i>	Étourneau sansonnet	<i>Sturnus vulgaris</i>		
Passeriformes	<i>Troglodytidae</i>	Troglodyte de Caroline	<i>Thryothorus ludovicianus</i>		
Passeriformes	<i>Troglodytidae</i>	Troglodyte familier	<i>Troglodytes aedon</i>	C	
Passeriformes	<i>Turdidae</i>	Grive à dos olive	<i>Catharus ustulatus</i>	C	
Passeriformes	<i>Turdidae</i>	Grive des bois	<i>Hylocichla mustelina</i>	MC	A.p.
Passeriformes	<i>Turdidae</i>	Grive fauve	<i>Catharus fuscescens</i>	C	A.p.
Passeriformes	<i>Turdidae</i>	Grive solitaire	<i>Catharus guttatus</i>	C	
Passeriformes	<i>Turdidae</i>	Merle d'Amérique	<i>Turdus migratorius</i>	C	A.p.
Passeriformes	<i>Tyrannidae</i>	Moucherolle phébi	<i>Sayornis phoebe</i>	MC	
Passeriformes	<i>Tyrannidae</i>	Moucherolle tchébec	<i>Empidonax minimus</i>	MC	

Ordre	Famille	Espèce nom français	Espèce nom scientifique	Compétence <i>B. burgdorferi</i>	Autres pathogènes transmis par les tiques
Passeriformes	<i>Vireonidae</i>	Viréo aux yeux rouges	<i>Vireo olivaceus</i>	MC	

1. Compétent (C) : transmission efficiente confirmée par l'infection de larves par l'espèce en laboratoire ou collectées en nature, Moins compétent ou compétence soupçonnée (MC) : infection rare, ou mention d'autres sources d'infection (i.e. nymphes, biopsies, etc.), Incompétent (I) : incompétence démontrée.
2. Mentions de compétence confirmées par l'infection de larves par l'espèce en laboratoire ou collectées en nature.

Sources pour les tiques et pathogènes: adapté de Bouchard (2013), incluant (Anderson, 1988; Ginsberg et al., 2005; Ogden, Lindsay, Hanincová, et al., 2008; Tsao, 2009). Complémenté avec (Barbour, 2017; Johnston et al., 2013; Keesing et al., 2012; M. L. Levin et al., 2002; Loss et al., 2016; Scoles et al., 2001; Scott et al., 2014; Trost et al., 2018).

Sources aires de répartition et habitat des espèces vertébrées : (MFFP, 2021; Robert, 2019).

Les pathogènes transmis par *I. scapularis*

Ixodes scapularis est le plus important vecteur de maladies humaines en Amérique du Nord. Actuellement, *I. scapularis* est connu pour transmettre une variété d'agents pathogènes zoonotiques, dont : *Anaplasma phagocytophilum*, *Babesia microti*, *B. burgdorferi* sensu stricto, *Borrelia mayonii*, *Borrelia miyamotoi*, *Ehrlichia muris euclairensis*, et le virus de Powassan (R. J. Eisen et al., 2017). Parmi ces pathogènes, *B. burgdorferi* est généralement le plus prévalent. La transmission inter-espèces efficace de ce micro-organisme généraliste est considérée comme l'une de ses principales caractéristiques ayant permis sa propagation rapide dans le nord-est des États-Unis (Hanincová et al., 2006). Les études effectuées dans le nord-est de l'Amérique du Nord rapportent des prévalences moyennes de cette infection dans les nymphes variant entre 15% et 30% selon les régions (Allen et al., 2019; Diuk-Wasser et al., 2012; INSPQ, 2022; State of New York, 2022; The University of Maine, 2022).

Le Tableau 1 présente la liste des hôtes d'*I. scapularis* présents au Québec, ainsi que l'information relevée dans la littérature quant à leur compétence pour la transmission de ces agents pathogènes. *Borrelia burgdorferi* est le seul pathogène pour lequel les données sont suffisantes pour permettre une classification du degré de compétence des hôtes. Cette classification est basée sur celle de Tsao (2009), élaborée de façon subjective par l'auteure et complétée par les plus récentes données obtenues de la littérature comme suit : compétent (C) : transmission efficiente confirmée par l'infection de larves par l'hôte en laboratoire ou collectées en nature; moins compétent ou compétence soupçonnée (MC) : infection rare, ou mention d'autres sources d'infection (i.e. nymphes infectées récoltées sur l'animal en nature, biopsies, etc.); incompétent (I) : incompétence démontrée. Le cerf de Virginie est le seul hôte pour

lequel l'incompétence pour la transmission de *B. burgdorferi* a été fortement démontrée (Telford et al., 1988). La souris à pattes blanches est très compétente pour la transmission de *B. burgdorferi*, et peut également transmettre *A. phagocytophilum*, *B. microti*, *B. miyamotoi* et le virus de Powassan aux tiques (Tsao et al., 2021).

On constate à la lecture du Tableau 1 que de façon générale, les réservoirs des pathogènes autres que *B. burgdorferi* sont moins bien caractérisés. Aussi, on peut y voir qu'il y a une grande variété d'espèces dont le rôle dans la transmission des agents pathogènes d'*I. scapularis* demeure peu ou pas connu. En particulier, le groupe des oiseaux est hautement diversifié et comprend plusieurs espèces répandues dont le rôle dans les cycles de transmission de ces pathogènes ne semble toujours pas validé par des données extensives.

La situation épidémiologique dans le nord-est de l'Amérique du Nord

Manifestations cliniques, traitements et prévention des maladies causées par les pathogènes d'*I. scapularis*

La maladie de Lyme affecte l'être humain et certains animaux de compagnie, dont les chiens (Bouchard et al., 2015). Un temps d'attachement d'au moins 36 heures est généralement requis pour que la transmission du pathogène ait lieu entre la tique et son hôte (Hojgaard et al., 2008; Sood et al., 1997). Cette période est nécessaire pour que la bactérie se réplique dans l'intestin de la tique engorgée, migre à travers l'hémocoèle puis vers les glandes salivaires, pour être finalement transmise à l'hôte (Tsao, 2009). Dans 70% à 80% des cas, l'infection débute par une éruption cutanée caractéristique, l'érythème migrant, et des symptômes d'allure grippaux (CDC, 2022). À cette phase de la maladie, les traitements par antibiotiques permettent la guérison complète de la majorité des personnes atteintes (Steere et al., 1987; Wormser et al., 2000). En absence de traitements, la maladie peut évoluer vers une deuxième phase, dite disséminée, où elle affecte les systèmes articulaire, neurologique et dans de plus rares cas, cardiaque (Fish et al., 2008; Stanek et al., 2012; Wormser et al., 2000). Le traitement à un stade avancé peut nécessiter une antibiothérapie par voie intraveineuse, et environ 30 % des adultes atteints présentent des symptômes résiduels après le traitement (Wormser et al., 2000)

Les manifestations cliniques et traitements des autres pathogènes transmis par *I. scapularis* ayant été détectés au Québec (*A. phagocytophilum*, *B. microti*, *B. miyamotoi* et le virus de Powassan) présentent des symptomatologies généralement similaires (voir (CDC, 2018) pour plus de détails). Ces maladies sont présentement très rares au Québec, mais leur évolution est à surveiller, puisque leur émergence semble

suivre l'évolution de celle d'*I. scapularis* et de *B. burgdorferi* (INSPQ, 2022). D'autres pathogènes actuellement émergents aux États-Unis tels que *B. mayonii* et *Ehrlichia muris euclairensis* sont également à surveiller. Sous l'influence des changements climatiques, il est possible que ces pathogènes finissent par s'implanter au Québec et que ceux qui y sont actuellement rares poursuivent leur émergence (INSPQ, 2022).

En l'absence d'un vaccin disponible pour les populations humaines, la santé publique concentre ses efforts de lutte aux MTT sur l'amélioration de la prévention primaire, du diagnostic et du traitement pour les personnes atteintes (CLyDRN, 2022; Hayes et Piesman, 2003). En matière de prévention primaire, les stratégies utilisées actuellement consistent à informer le public sur la présence des tiques dans leur région et sur le mode de transmission des maladies, et à encourager l'utilisation de répulsifs, le port de vêtements longs et les vérifications corporelles pour détecter la présence de tiques (ASPC, 2015). Depuis 2017, la prophylaxie post-exposition (PPE), qui consiste en l'administration préventive d'une dose unique d'antibiotique, peut être administrée à la suite de piqûres de tiques survenues dans les municipalités québécoises catégorisées comme étant à risque élevé d'acquisition de la maladie de Lyme (MSSS, 2022).

Tendances spatiales du risque associé aux maladies transmises par *I. scapularis*

En Amérique du Nord, la majorité des cas de MTT se localise au nord-est du continent. Aux États-Unis, cela regroupe les États du nord-est (allant de la Virginie au sud-ouest, jusqu'au Maine au nord-est), d'où proviennent plus de 90% des cas (soit environ 31 000 cas) répertoriés au pays (CDC, 2021b). Au Canada, la zone à risque se situe le long de la frontière avec les États-Unis. Ensemble, les provinces de l'Ontario, de la Nouvelle-Écosse et du Québec regroupent la majorité des cas de maladie de Lyme (95%, environ 2500) déclarés au pays (ASPC, 2022).

Au Québec, des tiques ont été rapportées en surveillance passive (soumissions de tiques par les cliniques de médecine humaine ou vétérinaire) dans toutes les régions, hormis les régions les plus nordiques (territoires cris et Nunavik; INSPQ, 2022). Les efforts de surveillance active montrent toutefois la présence de populations bien établies uniquement dans le sud de la province (caractérisée par la présence des trois stades retrouvés lors d'une même année). Ainsi, les régions de l'Estrie et de la Montérégie sont les plus fortement touchées par la problématique. Entre 2006 et 2019, l'Estrie comptait 53% des cas de maladie de Lyme rapportés au Québec et la Montérégie, 33% (INSPQ, 2022). Le risque à l'intérieur de ces régions est aussi réparti de façon hétérogène, avec certaines municipalités beaucoup plus fortement affectées que d'autres, en termes de densité des tiques que l'on y trouve et de taux d'incidence de la maladie de Lyme dans la population humaine.

L'Estrie est une région où l'on retrouve de grands massifs forestiers et un risque péri-domestique présent pour une large proportion de la population. La Montérégie est située à proximité du principal centre urbain et populationnel de la province, et le paysage y est dominé par les zones urbanisées et agricoles. Dans de tels contextes, il a été suggéré que la présence de d'îlots forestiers aux abords de grandes villes et banlieues peut avoir un effet de concentration en termes d'exposition de la population aux maladies vectorielles (Johnson et al., 2017; Mathews-Martin et al., 2020; Méha et al., 2012).

Tendances temporelles du risque de maladies transmises par *I. scapularis*

La maladie de Lyme dans la population humaine est en augmentation en Amérique du Nord depuis les années 1990. Aux États-Unis, le nombre de cas confirmés rapportés est passé d'approximativement 15 000 cas par an en 1996, à près de 30 000 cas par an à partir de l'année 2007. Cette tendance à l'augmentation de l'incidence de la maladie s'observe également pour les autres MTT, mais dans une moindre mesure, compte tenu de leur rareté (CDC, 2021a). De plus, des études ont montré que le nombre de cas officiellement rapportés était sous-estimé, et celles-ci suggèrent plutôt que 476 000 personnes par années soient affectées par la maladie de Lyme (Kugeler et al., 2021)

Au Canada, l'émergence de cette maladie s'est entamée dans les années 2000, en grande partie sous l'effet du changement climatique (Leighton et al., 2021; Ogden et al., 2009). Plusieurs étapes successives ont eu lieu au cours de ce processus d'émergence, à savoir : l'extension de l'aire de répartition d'*I. scapularis* à de nouveaux territoires, facilitée par le réchauffement climatique (Clow, Leighton, et al., 2017; Leighton et al., 2012; Ogden, St-Onge, Barker, Brazeau, et al., 2008), l'augmentation locale des populations de tiques dans les habitats colonisés en raison de la réunion des éléments nécessaires à la complétion du cycle de vie (Ripoche et al., 2022) et l'introduction et l'augmentation de la circulation de *B. burgdorferi* dans les habitats colonisés par les tiques (Kulkarni et al., 2019; Ogden, Lindsay, et al., 2013).

La déclaration obligatoire des cas humains de maladie de Lyme a commencé en 2009 au Canada, année lors de laquelle 144 cas ont été déclarés à la santé publique. L'incidence de la maladie y a aussi augmenté de façon importante, et approximativement 2000 cas par an ont été rapportés à partir de l'année 2017 (ASPC, 2022).

Au Québec, les cas de maladie de Lyme sont à déclaration obligatoire depuis 2003. Le premier cas acquis localement y a été déclaré en 2006. Une augmentation significative du nombre de cas rapportés a été notée à partir de 2012, année à laquelle la définition nosologique de la maladie a été raffinée. En 2019, 352 cas ont été rapportés. L'Estrie et la Montérégie sont les régions où les augmentations annuelles des

taux d'incidence ont été les plus marquées, selon une analyse effectuée pour la période 2015-2019. Pour la période allant de 2006 à 2019, le taux d'incidence de la maladie dans la population québécoise a été de 1,10 cas (acquis localement) / 100 000 habitants (INSPQ, 2022).

Au Canada et au Québec, la saison à risque pour les MTT se situe entre avril et novembre. La grande majorité des cas de la maladie de Lyme surviennent au cours des mois de juin et de juillet (ASPC, 2022; INSPQ, 2022).

Finalement, il est attendu que la croissance du risque pour les MTT se poursuivent dans les prochaines années au Canada (INSPQ, 2022; Leighton et al., 2021; Ogden, Lindsay, Morshed, et al., 2008). En effet, le réchauffement climatique attendu devrait continuer de faciliter l'étendue de l'aire de répartition des tiques à pattes noires vers le nord et avec elles, le risque de transmission de pathogènes aux populations locales (Leighton et al., 2012, 2021; Ogden et al., 2009).

Conclusion et hypothèses

Divers changements environnementaux et sociaux influencent l'invasion des tiques dans de nouvelles régions et modulent le risque qu'elles représentent en tant que vecteurs de maladies dans les régions déjà endémiques. Bien que l'on ait beaucoup appris sur ces phénomènes au cours des 40 dernières années, de nombreuses questions sur ces phénomènes demeurent. On manque notamment de connaissances sur les conditions qui favorisent les populations de tiques à des échelles spatiales fines, notamment les caractéristiques des microclimats et des microhabitats, ainsi que sur la diversité des hôtes et leur rôle au sein des communautés en tant que contributeurs aux cycles de transmission des micro-organismes pathogènes transmis par les tiques. De plus, selon le contexte écologique, les théories s'opposent, les observations divergent et il y a encore un manque de capacité de généralisation pour comprendre et prédire comment les organismes impliqués évoluent dans de nouveaux environnements. Dans le sud du Québec, la plupart des régions sont en situation épidémiologique émergente ou récemment endémique pour la maladie de Lyme. Le nombre de cas rapportés suit une tendance soutenue à l'augmentation. Une forte hétérogénéité spatiale des niveaux de risque sur le territoire est présente et reste largement inexpliquée. Des patrons hétérogènes sont présents entre plusieurs régions, mais aussi à des échelles plus fines, intrarégionales. Enfin, il manque des outils adaptés pour guider les efforts de gestion des risques en fonction du contexte des régions et des secteurs touchés. Dans les zones urbaines, on pense que l'exposition aux piqûres de tiques se produit principalement dans les parcs naturels. Pourtant, aucun effort de réduction des risques autre que la communication sur les risques et les bons comportements à adopter n'y est mis en place. Il est important de réduire ces risques afin qu'ils ne l'emportent pas sur les avantages des loisirs de plein air pour la santé physique et mentale des populations urbaines. Ainsi, une compréhension approfondie des différents éléments soulevés ici serait primordiale pour protéger adéquatement la population contre le danger émergent que représentent les MTT. En effet, l'efficacité des interventions de réduction des risques serait compromise si elles étaient mal ciblées ou si des éléments importants de la dynamique étaient ignorés en raison de l'insuffisance des informations scientifiques.

Sur la base de l'analyse documentaire présentée ci-dessus, nous sommes en mesure de formuler une série d'hypothèses.

Ensemble d'hypothèses #1 : D'abord, nous supposons qu'à l'échelle d'un habitat forestier, les tiques seront distribuées selon des patrons hétérogènes, qui seront déterminés par une combinaison de conditions biotiques et abiotiques favorables à la complétion du cycle vital d'*I. scapularis* (H1.1). Plus particulièrement, l'abondance locale des tiques d'un stade donné sera positivement associée à

l'abondance locales des tiques du stade précédent et des hôtes sur lesquels elles se nourrissent, à la période correspondant au stade précédent de leur cycle de vie (H1.2). Aussi, pour tous les stades, l'abondance des tiques sera associée positivement à la profondeur de la litière, au pourcentage de couverture de la canopée des arbres et aux sols à drainage modéré (H1.3). Enfin, l'abondance des tiques sera associée négativement aux valeurs moyennes de température et positivement associé aux valeurs moyennes d'humidité relative (H1.4a). La température et l'humidité au moment de la collecte des tiques influenceront négativement et positivement la quantité de tiques collectées, respectivement (H1.4b). Nous nous attendons à ce que l'impact de ces facteurs soient les plus prononcés dans les premiers stades de vie des tiques (H1.4c).

Ensemble d'hypothèses #2: Ensuite, d'après les données de surveillance disponibles, nous nous attendons à ce que *B. burgdorferi* soit l'agent pathogène le plus prévalent dans les populations de tiques et les communautés locales d'hôtes (H2.1). Dans les communautés fauniques présentes dans le sud du Québec, plusieurs espèces de petits mammifères et d'oiseaux nicheurs pourraient contribuer à la transmission des pathogènes d'*I. scapularis*. Ainsi, nous nous attendons à ce qu'une diversité d'espèces d'oiseaux et de petits mammifères contribue à la transmission enzootique de *B. burgdorferi* sur le site de l'étude. En particulier, nous émettons l'hypothèse que le rôle des hôtes alternatifs, autres que la souris à pattes blanches, a été sous-estimé dans les études réalisées jusqu'à présent, et que ceux-ci contribuent de manière significative à la circulation de ces pathogènes (H2.2). Enfin, nous nous attendons à ce que certains facteurs de risque intrinsèques et des traits d'histoire de vie des hôtes déterminent leur susceptibilité à être infestés par *I. scapularis* et à transmettre *B. burgdorferi* aux tiques qui les parasitent (H2.3). Les facteurs intrinsèques attendus pour exercer une influence comprennent le groupe taxonomique, l'âge, le sexe, le poids, et la condition physique des animaux, alors que les traits d'histoire de vie comprennent le comportement de recherche de nourriture, l'habitat général fréquenté par l'espèce et le micro-habitat utilisé pour la nidification.

Ensemble d'hypothèses #3 : Enfin, nous émettons l'hypothèse qu'à travers le réseau de sentiers d'un parc naturel périurbain, les niveaux de risque de contact entre les tiques et les humains (soit la combinaison du danger et de l'exposition) seront distribués selon des patrons hétérogènes (H3.1), caractérisés par la présence de points chauds de risque, c'est-à-dire des zones à fort potentiel d'interactions tiques-humains. Nous nous attendons à ce que ces points chauds se situent dans les zones à dominance forestières (H3.2), puisque la forêt constitue l'habitat favorable aux tiques et un habitat recherché par les visiteurs urbains pour une expérience en nature. Par contre, et comme cela a été observé à des échelles spatiales plus

grandes, nous nous attendons à ce que le degré de fragmentation de la forêt dans ces secteurs forestiers soit associé à des niveaux de risque plus élevés (H3.3). Dans ce contexte de parc, la fragmentation forestière peut être représentée par des indicateurs tels que la densité de sentiers et la présence de zones aménagées. D'abord, ces éléments peuvent générer des zones de transition écologique (écotones) entre deux types d'habitats, soit des zones où les interactions tiques-hôtes réservoirs favorisent la transmission des pathogènes et donc, une augmentation du danger acarologique. Ensuite, une forte densité de sentiers et la présence d'éléments aménagés peuvent favoriser l'attractivité et l'accessibilité des secteurs, paramètres associés à une forte fréquentation par les visiteurs et donc, une augmentation de l'exposition.

Présentation des études

L'approche utilisée ici intègre plusieurs compartiments épidémiologiques qui déterminent le risque posé par la tique à pattes noires en tant que vecteur de maladie pour l'humain, au sein des écosystèmes naturels. Pour ce faire, nous utilisons des concepts et méthodes issues des disciplines de l'écologie des paysages et de l'épidémiologie. Chacune des études de cette thèse est éco-épidémiologique, observationnelle et transversale. Elles se sont déroulées dans le parc national du Mont-Saint-Bruno de 2016 à 2018. Ce parc naturel, localisé à l'intérieur d'une plaine agricole et urbanisée de la banlieue de Montréal, accueille approximativement un million de visiteurs par année. Il a été suivi comme site sentinelle par l'INSPQ dans le cadre du programme provincial de surveillance acarologique active de la maladie de Lyme. Des populations reproductrices d'*I. scapularis* et la transmission de *B. burgdorferi*, agent de la maladie de Lyme, ont été détectés dès 2009 et suit depuis une tendance générale à l'augmentation (INSPQ, 2022). La municipalité de Saint-Bruno-de-Montarville est catégorisée comme endémique pour la maladie de Lyme (INSPQ, 2021).

L'habitat du mont Saint-Bruno (altitude maximale : 218 m au-dessus du niveau de la mer) est principalement une forêt de feuillus dominée par l'érable à sucre (*Acer saccharum*), le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia*) et le chêne rouge (*Quercus rubra*) (Beauvais et al., 2016). On retrouve cinq lacs sur le territoire (Figure 1). La présence anthropique historique a entraîné la modification de l'habitat de certaines zones du parc. Aujourd'hui, on y trouve des prairies, d'anciens vergers, des zones herbeuses et quelques résidences privées. Ce territoire a été protégé en 1985 avec la création du parc national et est maintenant géré par la Société des Établissements de Plein Air du Québec (SÉPAQ). 200 espèces d'oiseaux et 36 mammifères ont été répertoriées sur le territoire du parc, dont 8 de ces espèces ont un statut précaire (SÉPAQ, 2019). Une abondante population de cerfs de Virginie est également présente; la densité de l'espèce a atteint 16 individus par kilomètre carré lors du dénombrement effectué en 2019 (SÉPAQ, 2019).

Ces caractéristiques écologiques faisaient du site un modèle idéal pour l'investigation de nos questions de recherche, tandis que les composantes épidémiologiques (indices de danger acarologique et exposition de la population humaine) en faisaient un site d'intérêt pour la santé publique.

Dans le premier chapitre nous décrivons la distribution de la tique à pattes noires, et examinons les facteurs qui influencent sa répartition spatiale et temporelle à une échelle fine (ensemble d'hypothèses #1). Les résultats de cette étude permettront de mieux comprendre les patrons de distribution de cette tique au sein des habitats forestiers et ses interactions avec son environnement biotique et abiotique.

Dans le deuxième chapitre, nous quantifions les contacts entre les tiques aux stades immatures et une variété d'espèces hôtes afin de mieux comprendre comment les pathogènes transmis par les tiques circulent et persistent dans les communautés d'hôtes des forêts du sud du Québec (ensemble d'hypothèses #2). Nous documentons la présence et la prévalence de trois agents pathogènes d'*I. scapularis*. De plus, nous comparons pour la première fois dans une étude empirique nord-américaine, la contribution relative des oiseaux nicheurs à celle des rongeurs dans la transmission de *B. burgdorferi* aux nymphes. Une telle caractérisation des patrons de transmission entre espèces est essentielle pour comprendre les risques actuels ou émergents dans différents écosystèmes.

Dans le troisième chapitre, nous présentons une étude détaillée de la variation spatiale et temporelle de risque dans le site d'étude. Par notre démarche, nous chercherons à généraliser les relations explicatives de l'abondance des tiques infectées mises en évidence dans les chapitres précédents pour trouver des indicateurs du paysage qui pourraient servir de proxy à ces relations. L'idée est de travailler avec des indicateurs plus faciles à obtenir, qui ne nécessitent pas d'importants efforts de recherche sur le terrain, et qui permettraient aux gestionnaires locaux d'identifier les zones potentiellement à risque sur leur territoire. Nous intégrons des données d'exposition humaine et de danger acarologique pour créer un indicateur de la probabilité de contact humains-tiques à travers le parc. Nous vérifions la présence de points chauds de cet indicateur du risque et étudions les caractéristiques du paysage du parc qui sont associées au risque et à ses deux composantes, le danger et l'exposition (ensemble d'hypothèses #3). Nos résultats seront utiles pour la mise en œuvre de plans locaux de gestion des risques, notamment en améliorant la capacité à identifier les zones à haut risque dans les parcs publics. Cela pourrait permettre par exemple de déployer des interventions à fort impact dans ces zones et ainsi assurer un rapport coût-bénéfice optimisé pour ces interventions.

En conclusion, les travaux de cette thèse visent à améliorer les connaissances fondamentales sur l'éco-épidémiologie des MTT et à proposer des outils de gestion du risque adaptés aux problématiques locales des forêts aménagées publiques québécoises. Les implications des résultats seront discutées en lien avec les principes préconisés par l'approche Une seule santé.

Chapitre 1 – Fine-scale determinants of the spatiotemporal distribution of *Ixodes scapularis* in Quebec (Canada)*

Ariane Dumas^{1,2}, Catherine Bouchard^{2,3}, L. Robbin Lindsay⁴, Nicholas H. Ogden^{2,3} and Patrick A. Leighton¹

Corresponding author at: Department of Pathology and Microbiology, Faculty of Veterinary Medicine, University of Montréal, 3200 Rue Sicotte, Saint-Hyacinthe, QC, J2S 2M2, Canada. Email address: ariane.dumas@umontreal.ca (A. Dumas)

¹Department of Pathology and Microbiology, Faculty of Veterinary Medicine, Université de Montréal, Saint-Hyacinthe, Québec, Canada.

²Epidemiology of Zoonoses and Public Health Research Unit (GREZOSP), Faculty of Veterinary Medicine, Université de Montréal, Saint-Hyacinthe, Québec, Canada.

³Public Health Risk Sciences Division, National Microbiology Laboratory, Public Health Agency of Canada, Saint-Hyacinthe, Québec, Canada.

⁴Zoonotic Diseases and Special Pathogens Division, National Microbiology Laboratory, Public Health Agency of Canada, Winnipeg, Manitoba, Canada.

* Article publié dans la revue *Ticks and Tick-Borne Diseases* (<https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2021.101833>).

Abstract

The tick vector of Lyme disease, *Ixodes scapularis*, is currently expanding its geographical distribution northward into southern Canada driving emergence of Lyme disease in the region. Despite large-scale studies that attributed different factors such as climate change and changes in land use to the geographical expansion of the tick, a comprehensive understanding of local patterns of tick abundance is still lacking in that region. Using a newly endemic periurban nature park located in Quebec (Canada) as a model, we explored intra-habitat patterns in tick distribution and their relationship with biotic and abiotic factors. We verified the hypotheses that (1) there is spatial heterogeneity in tick densities at the scale of the park and (2) these patterns can be explained by host availability, habitat characteristics and microclimatic conditions. During tick activity season in three consecutive years, tick, deer, rodent and bird abundance, as well as habitat characteristics and microclimatic conditions, were estimated at thirty-two sites. Patterns of tick distribution and abundance were investigated by spatial analysis. Generalised additive mixed models were constructed for each developmental stage of the tick and the relative importance of significant drivers on tick abundance were derived from final models. We found fine-scale spatial heterogeneity in densities of all tick stages across the park, with interannual variability in the location of hotspots. For all stages, the local density was related to the density of the previous stage in the previous season, in keeping with the tick's life cycle. Adult tick density was highest where drainage was moderate (neither waterlogged nor dry). Microclimatic conditions influenced the densities of immature ticks, through the effects of weather at the time of tick sampling (ambient temperature and relative humidity) and of the seasonal microclimate at the site level (degree-days and number of tick adverse moisture events). Seasonal phenology patterns were generally consistent with expected curves for the region, with exceptions in some years that may be attributable to founder events. This study highlights fine scale patterns of tick population dynamics thus providing fundamental knowledge in Lyme disease ecology and information applicable to the development of well-targeted prevention and control strategies for public natural areas affected by this growing problem in southern Canada.

Key words

Tick distribution, *Ixodes scapularis*, local scale, park, phenology

Introduction

In North America east of the Rocky Mountains, the blacklegged tick (*Ixodes scapularis*) is the vector of Lyme disease, the most common vector-borne disease of the temperate zone (Kilpatrick et al., 2017). In eastern and central North America, *I. scapularis* is expanding its geographic range northward from the US and establishing new populations in southern Canada. In the Canadian province of Quebec, as in the rest of Canada, the human population is concentrated in the south, where *I. scapularis* ticks are invading, and where the majority of Lyme disease cases occur (Ouhoumane et al., 2018).

In much of northeastern North America, *I. scapularis* is associated with deciduous forests, where environmental conditions are suitable for its survival during the different stages of its life cycle. For this obligate parasite, finding a host is crucial for survival and reproduction. Immature *I. scapularis* take their blood meals on small vertebrates such as rodents and birds, while adults (as well as immature ticks) feed on white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). Deciduous and mixed forests are the main habitat of the tick, supporting the host population and providing the leaf litter that ticks need to survive stressful climatic conditions (drought, and extreme heat and cold) during periods off-host activity (Piesman and Gern, 2004).

As in many other developed countries, forests of southern Quebec are residual habitats located in an anthropized landscape, dominated by agricultural and urban areas, and have been modified by humans throughout modern history. The result is a highly heterogeneous landscape, where forest fragments present a variety of ecological features in terms of vegetation structure and composition, micro-climatic conditions and levels of connectivity for wildlife. Such heterogeneous habitats may vary locally in their suitability for ticks, and generate patchy patterns of tick distribution (Wilson, 1998). Public parks of southern Quebec are part of this ecological context, and they receive thousands of visitors each year, who are potentially exposed to ticks and their associated pathogens.

Eisen et al. (2013) highlighted the lack of systematic surveillance for vector-borne pathogens in national parks. This results in a poorly characterized risk of exposure of park staff and the visiting public to these pathogens, as underlined by studies conducted in Europe and North America (Corrain et al., 2012; Falco and Fish, 1989; Han et al., 2014; Johnson et al., 2017; Mathews-Martin et al., 2020; McBride, 2020; Vourc'h et al., 2016). In urban and peri-urban endemic areas, national parks are, however, likely to be the main source of exposure of the population to tick-borne pathogens. Indeed, these parks act as islands of favorable habitat for tick vectors (Falco and Fish, 1989; Johnson et al., 2017; McBride, 2020), surrounded by urbanized environments that represent habitats less, if at all, favorable for survival of tick populations. Parks often attract large numbers of visitors who engage in outdoor activities during the seasons of tick

activity, creating the conditions that favour a potentially high number of tick-borne disease cases (Han et al., 2014; Johnson et al., 2017; Mathews-Martin et al., 2020; McBride, 2020).

Most of the studies investigating emergence of new *I. scapularis* populations have been carried out at macro- to meso-geographic scales. Factors shown to influence tick invasion and establishment in new regions include landscape features such as elevation (Leighton et al., 2012; Ripoche et al., 2018), vegetation type and cover density (Bouchard et al., 2013; Clow et al., 2017; Talbot et al., 2019), climate features (temperature and rainfall: Bouchard et al., 2013; Clow et al., 2017; Leighton et al., 2012; Ogden et al., 2008b), the distance to established populations (Clow et al., 2017; Leighton et al., 2012) and different indices of host density and rates of immigration of ticks due to host movement (Bouchard et al., 2013; Madhav et al., 2004; Ogden et al., 2008a, 2008b).

Much less research effort has focused on the emergence dynamics of new tick populations at finer spatial scales, even though there is documented heterogeneity, and potential ecological drivers at play at this scale (Diuk-Wasser et al., 2020; Horobik et al., 2006; Ripoche et al., 2018; Wilson, 1998). Ripoche et al. (2018) found spatial heterogeneity in nymph density inside parks of southern Quebec. Considering habitat and microclimatic factors, they found significant associations with the distance from the nearest trail (more nymphs were found in the woods than directly beside the trail) and its composition (fewer nymphs were found in plots located near gravel or asphalt trails than near soil trails) and a negative effect of ambient relative humidity. While investigating the environmental determinants of tick establishment in an island archipelago park in Ontario, Werden et al. (2014) found nymph densities across sites to be positively associated with canopy cover, deer density and daily minimum temperature during the summer. Other fine scale studies performed in the context of long-term established tick populations found somewhat different results. In their studies made in eastern United States, Ginsberg et al. (2020) found a positive effect of tree canopy cover on larva and nymph densities while Adalsteinsson et al. (2016) found that leaf litter availability and presence of invasive plant species constrained local tick abundances.

None of these studies have simultaneously considered all three classes of environmental factors known to be relevant to this organism fitness and life cycle completion: host availability, habitat features and micro-climatic conditions (Kilpatrick et al., 2017). Thus, it remains unclear which of these has the greatest impact on fine-scale patterns of tick abundance. Furthermore, there is still no detailed study documenting spatial and temporal variability of *I. scapularis* abundance within heterogeneous habitats such as nature parks in the emerging regions of southeastern Canada. The studies performed so far have focused on nymph densities, with no information regarding micro-ecological factors affecting densities of the other stages

and thus potentially the population dynamics of this organism. Thus, we currently have a limited understanding of the colonisation process and changes in tick abundance within newly invaded habitats. Filling this knowledge gap is relevant to public health authorities and local park managers, allowing tick-borne disease surveillance, control and prevention efforts to target the riskiest areas within nature parks and other public woodlands.

We undertook a fine-scale study of *I. scapularis* abundance inside a frequently visited nature park in southern Quebec where Lyme disease is newly endemic (Ouhoumane et al., 2018). We sampled ticks and hosts during three consecutive years, monitored local microclimatic conditions and characterised habitat at our sampling sites with the objectives of 1) explaining the tick distribution patterns at fine spatial and temporal scales and 2) identifying the main drivers of local tick abundance. This study aims to improve the knowledge about *I. scapularis* ecology and Lyme disease risk management in parks and other habitats where tick populations and Lyme disease risk are emerging.

Methods

Study area and tick sampling

The study took place in Mont Saint-Bruno National Park (Quebec, Canada, 73°32 N, 45°53 O), located 25 km east of Montreal (Figure 1). This park, located within a densely populated region, has approximately 30 km of hiking trails and attracts nearly one million visitors per year (SÉPAQ, 2018). The municipality of St-Bruno is categorized by the provincial public health as endemic for Lyme disease (INSPQ, 2020a). The incidences have varied between 1.8 and 6.8 reported cases per 100,000 population between 2014 and 2020 (MSSS, 2020; Statistics Canada, 2016), with an increasing trend. Active tick surveillance activities have taken place in the park since 2007 (Bouchard et al., 2011), revealing a recent introduction and a sustained increase in the local tick population (INSPQ, 2020b). This ongoing increase in tick density and the low incidence of human disease compared to long-established endemic areas in the northeast USA (e.g., Maine: 83 cases/100,000, New Hampshire: 68.3 cases/100,000, Vermont: 55.6; CDC, 2019), suggest that although a local tick population and the circulation of *Borrelia burgdorferi* sensu stricto have been present in this newly endemic area for several years, both continue to increase and the system has yet to reach the ecological stability and elevated disease risk seen in neighboring endemic regions.

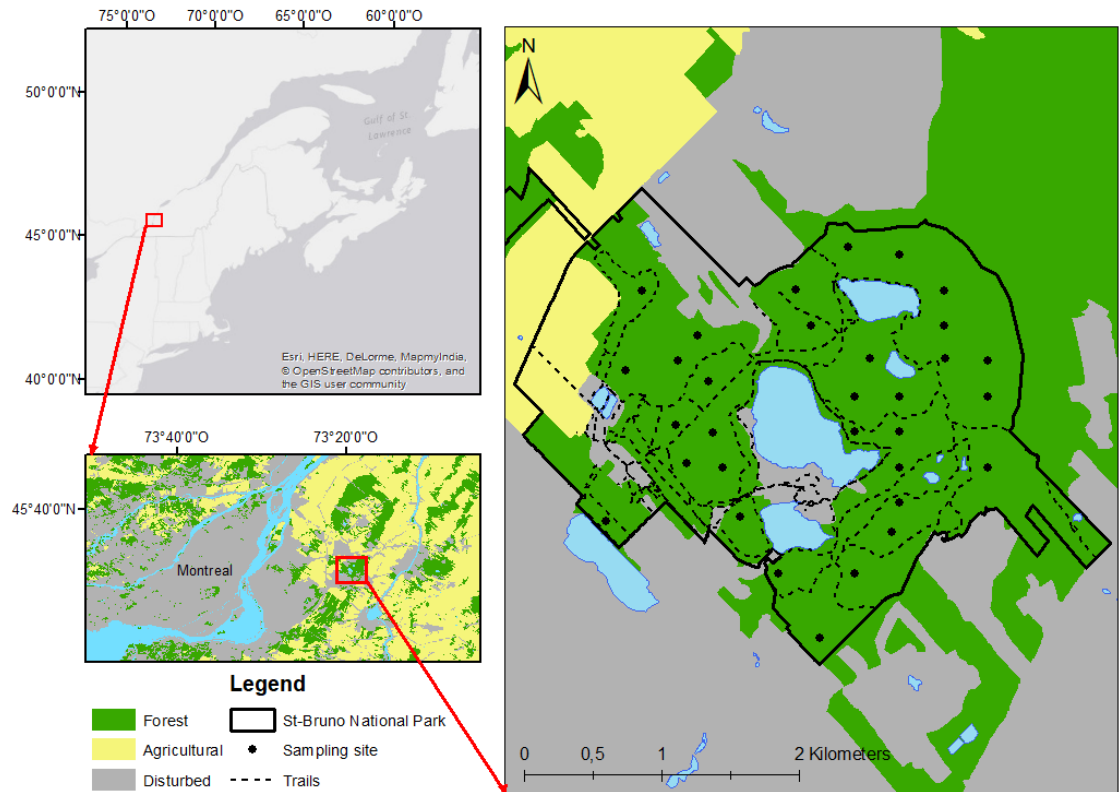


Figure 1. – The location of the study site, and of sampling sites within the study site.

The habitat of Mount Saint-Bruno (maximum elevation: 218m above sea level) is mainly deciduous forest dominated by sugar maple (*Acer saccharum*), American beech (*Fagus grandifolia*) and red oak (*Quercus rubra*) (Beauvais et al., 2016). Thirty-two sampling sites of 5,000 m² each were placed systematically across the forested zones of the park at 325 meters from one another using a grid-based sampling design. Some locations were excluded if they were predominantly wetland areas or open fields, had major obstacles to access (like a cliff or very steep terrain) or were crossed by trails (Figure 1).

Questing ticks were collected by drag sampling at each site. A 1 m² white flannel cloth was dragged across the forest floor along 260 m transects within the site, at each visit. The cloth was examined at approximately 25 m intervals to count and collect all attached ticks. In 2016, the sites were visited three times between June and August, and then once in October. In 2017 and 2018, sampling was conducted each month from May to October, spanning the typical seasonal activity period for ticks in this location (Bouchard et al., 2011). The total number of ticks collected per site was recorded and specimens preserved in vials containing 70% ethanol, with species identification confirmed at the National Microbiology Laboratory (NML) in Winnipeg, Canada using taxonomic keys (Clifford et al., 1961; Keirans and Clifford, 1978, Durden and Keirans, 1996).

Environmental characterisation

Measures of key ecological features affecting tick biology, host community, microclimatic conditions and habitat characteristics were collected at each site.

Hosts

An index of relative abundance of deer was calculated for each site using infra-red camera traps (Spypoint Inc., model Iron10). Cameras were deployed on a tree at the center of each site, 1 m above ground level and oriented toward the least-obstructed view. Cameras were active each year from May to November. Cameras were set to take a single picture per detection, with a maximum of one picture per minute. A deer abundance index was calculated as a function of trapping rate (the number of photographs per unit time) and dimensions of the camera detection zone (radius and angle), accordingly to the random encounter model (Rowcliffe et al., 2008):

$$\text{Deer abundance index} = (\text{No. encounter}/100 \text{ days}) * (\pi / (\text{radius}(2+\text{angle})))$$

Data were aggregated to obtain total numbers of deer detected per week. Camera malfunctions or theft led to missing data (39%, 672 cases out of 1,728 week observations), which were imputed according to linear imputation models with the package *mice* (multivariate imputations by chained equations) in R

(Buuren and Groothuis-Oudshoorn, 2011). In the models, the predictors were values from the four nearest neighbors of the point to estimate during the same week. Predicted values were manually constrained between zero and the maximum value in the observed data.

Small mammals were trapped using 30 Sherman live traps (H.B. Sherman Traps, Tallahassee, FL, USA) per site, during four consecutive nights in July 2016, 2017 and 2018. Captured small mammals were visually inspected for the presence of ticks, and all species on which ticks were detected were included in the abundance index for that host category. In 2016, a problem with mesopredator disturbance of traps led to lower captures and several sites with no recaptures, which prevented us from using a standard capture-mark-recapture estimation method. To generate the index of relative abundance for the three years of the study, we therefore used capture success, calculated as the number of small mammals captured by the number of effective trap nights and where trapping effort is calculated as follows: number of traps set minus $(0.5 \times \text{tripped traps})$, minus the number of empty tripped traps (Beauvais and Buskirk, 1999). This expression assumes that on average, tripped traps were open for half the night but that empty tripped traps were visited by a mesopredator, thus reducing the rodent capture probability to zero. When disturbance by mesopredator was too severe (affecting more than 10 traps), the capture success was not assumed to be comparable (Beauvais and Buskirk, 1999), thus this estimate was considered as a missing data point. Missing data (8%, 39 cases out of 512) were imputed according to linear imputation models described above. In the models, the predictors were values recorded during the same sampling period at the four nearest neighbors of the missing point.

Birds were surveyed by point counts, conducted twice each year at each of the sites, during the bird breeding season (considered to be from April to August in this region; Birds Canada, 2020). The maximal number of individuals detected in a 100 m radius was used to calculate abundance for each species, represented as number of individuals detected per hectare. Trapping of birds with mist nets in the same park was carried out as part of parallel study in which all the birds trapped were inspected for the presence of ticks (Dumas et al., unpublished results). Abundance of all the species found to be parasitized at least once in the bird trapping dataset were summed to create the final bird host abundance variable.

All animal manipulations were approved by Université de Montréal ethics committee for animal experimentation and by the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs of the Province of Quebec.

Microclimatic conditions

Local temperature and relative humidity were recorded every hour, from May to November in both years using a data logger (HOBO H8 Pro series loggers; Onset Computer Corporation, Pocasset, MA) located at the center of each site, about 30 cm above ground level. Knowing that questing height and behavior of ticks is influenced by relative humidity and temperature (Schulze and Jordan, 2003; Schulze et al., 2001; Vail and Smith, 2002) and may be different for each development stage (Mejlon and Jaenson, 1997), data loggers were positioned at a height included in the questing range of all tick stages. Missing data occurred because of logger malfunctions and thefts. Missing data (19%, 58,699 cases out of 310,976 observations) were inferred according to the linear imputation models described above. In the models, the predictors were values recorded from all the other sites at the same time point. Predicted values were checked graphically to ensure consistency with observed meteorological data.

The final database was used to derive the following variables: Degree-days above 0°C, calculated as the cumulative sum of daily mean temperatures, for the entire tick activity season; Tick Adverse Moisture Events (TAMEs), calculated as the number of days in June (the first full month of larval and nymphal activity) in which RH was below 82% for at least 8 consecutive hours (Berger et al., 2014; Ginsberg et al., 2020); and saturation deficit, calculated as $SD = (1 - RH/100) \times 4.9463^{0.0621 \cdot T}$, in which RH is the average daily relative humidity and T is the average daily temperature (Diuk-Wasser et al., 2006; Schulze and Jordan, 2005; Vourc'h et al., 2016).

Habitat

Litter depth, soil drainage and understory vegetation cover were measured as proxies of environmental conditions experienced by ticks when sheltering in the litter layer and near the ground. This is based on the hypothesis that thicker litter, poorly-drained soil and denser understory vegetation create cooler and wetter conditions, which could lessen the impact of adverse weather conditions and favor tick survival (Clow et al., 2017; Ginsberg et al., 2020; Lindsay et al., 1999). Moreover, ticks can use understory vegetation for questing (Prusinski et al., 2006). Thus, at the center of each sampling site, herbaceous plant cover (%) and degree of soil water drainage (ranging 0-6 where 0 is “excessive”, or very dry, and 6 “very bad”, or very wet; (Saucier, 1994)) were estimated and depth of the leaf litter (in cm) was measured.

Analysis

Statistical modeling

Count regression generalize additive mixed models (GAMM) were built in R with package *mgcv* (Wood, 2017) to explore the relationship between tick abundance and environmental factors across all sites (Table 2). Each of the tick life stages (larvae, nymphs and adults) were modeled separately.

Tableau 2. – Description of the variables tested in the questing tick density models.

Variable	Time period	Units	Expected relationship
-Larvae: Relative abundance of deer -Nymphs: Relative abundances of rodents and birds -Adults: Relative abundances of rodents, birds and deer	-Larvae: Previous fall -Nymphs: Previous summer -Adults: Current summer	-Deer: No./100 days - Rodents: No./100 nights-traps -Birds: No./ha	+
Temperature	At tick sampling	°C	+
Relative humidity	At tick sampling	%	+
Degree-days > 0°C	Current year	°C	+
Mean saturation deficit	Current year	mmHg	-
Tick Adverse Moisture Events	In June	No. of days	-
Leaf litter depth	NA	Cm	+
Degree of soil water drainage	NA	0-6	NA
Herbaceous plant density	NA	%	+

Because of the sampling design (repeated measures at different locations) a spatiotemporal dependency was considered in the models. To account for the seasonal pattern of tick abundance, spline functions on the Julian date of sampling were added to the model. Spline complexity (k) was optimized using the Akaike Information Criterion (AIC). Year of sampling was added as a categorical fixed effect. To account for spatial dependency, site identifiers were entered in the models as random effects on the estimated intercepts.

Model construction and selection was carried out using the approach of Zuur et al. (2010). Overdispersion was detected in the response variable for all three models, as indicated by the overdispersion factors and by using the Likelihood Ratio-Test to compare Poisson and Negative Binomial models. Zero inflation was tested, with the Vuong statistic being used to compare the Negative Binomial and Zero-inflated Negative Binomial models (Hilbe, 2011), but this was not retained. All explanatory continuous variables were centered and scaled prior to analysis and log transformations were applied to normalise distributions when necessary. Potential collinearity amongst explanatory variables was avoided by eliminating variables using the criterion of a Pearson correlation >0.7 , and a variance inflation factor >3 (Zuur et al., 2009). Where collinearity between variables occurred, the retained variable was that considered as having the strongest biological plausibility. A backwards selection procedure was performed to determine the best fixed effects covariable structure (Marra and Wood, 2011). Model fits were assessed graphically and residual spatial dependency was verified using Moran's I test on standardised Pearson residuals.

Spatial analysis

Global clustering of each year's tick abundance was tested using Moran's I statistic, with the matrix weight set as the inverse distance between the sites. To determine distance at which spatial dependence occurs, we fit spline correlograms with a bootstrap approach to assess statistical significance (Fletcher and Fortin, 2018).

Variograms were then fitted on predicted values given by the models using the *automap* package in R (Hiemstra et al., 2008). Variogram parameters were used to map and interpolate mean predicted annual tick densities for each stage by Ordinary Kriging (Fletcher and Fortin, 2018).

Monte-Carlo simulations were used on tick density data to determine an optimal number of transects to sample in order to balance representativeness and sampling effort for the study area. For each possible number of sites to sample between 2 and 32, 10 000 samples were simulated, where observations were randomly selected from the dataset and then replaced. The means and standard errors were calculated for each simulated sample and the average relative reductions in standard errors for every number of sites simulated were used in a changepoint analysis (Killick and Eckley, 2014) as the indicator of variability for tick density estimates.

Results

Ticks

A total of 29,559 ticks were collected, comprising 25,150 larvae, 4,177 nymphs and 232 adults. For the sites sampled in all three years, the highest densities were in 2017, during which 39% of all ticks and 61% of nymphs were collected (Table 3). The average tick densities during a single visit were 19.3 larvae/100 m² (range 0 to 263.8, standard deviation: +/-33.0), 3.2 nymphs /100 m² (range: 0 to 42.7, standard deviation: +/-4.8) and 0.2 adults /100 m² (range: 0 to 2.7, standard deviation: +/-0.4).

Tableau 3. – A comparison of the number of ticks collected annually, combining all sampling visits except those in May and September, which were not performed in 2016.

Year	Larvae	Nymphs	Adults	Total
2016	3,680	969	72	4,721
2017	6,506	2,134	68	8,708
2018	7,980	376	54	8,410
Total	18,166	3,479	194	21,839

Hosts

A total of 659 rodents were captured, comprising *Peromyscus leucopus* (white footed mouse, n=637), *Blarina brevicauda* (northern short-tailed shrew, n=11), *Tamias striatus* (eastern chipmunk, n=10) and *Microtus pennsylvanicus* (meadow vole, n=1). For all these species, with the exception of *M. pennsylvanicus*, we found individuals parasitized by at least one *I. scapularis* tick.

Trail cameras collected 14,639 photos, with 5,246 images confirmed as deer (35.8%). The rest of the photos were mainly misfires (59.1%), other wildlife species (2.3%), or humans and/or domestic dogs (1%). Observed wildlife included mesocarnivores (*Procyon lotor*, n=114; *Vulpes vulpes*, n=246; *Canis latrans*, n=4), rodents (*Sciurus carolinensis*, n=283), and raptors (*Strix varia*, n=1; *Buteo platypterus*, n=4).

An average of 5.2 birds/ha (range 1.6-11.1) were detected during the point counts. There were 80 different species identified and of those, 28 species of 16 different families were found to be parasitized by ticks (Dumas et al., unpublished results). The average abundance of each bird species that carried ticks was 3.3 individuals/ha (range: 0.6-7.0).

Tick abundance and environmental factors

The final larval density model explained 48.3% of the deviance and included temperature during sampling, degree-days, TAMEs, year and density of adults during the previous year (Table 4). Density of larvae increased by a factor of 2.05 [CI 95%: 1.34–3.13] for each degree Celsius during sampling and by a factor of 1.87 [CI 95%: 1.02–3.45] for each additional degree-day cumulated throughout the tick season. It decreased by a factor of 0.59 [CI 95%: 0.34–1.01] with each TAME.

Tableau 4. – Fixed effect estimates for the best generalised additive mixed models of tick count in 2017 and 2018. Models were fitted using a negative binomial distribution and site as a random effect.

	β	SE	P
Model 1 : Larvae			
(Intercept)	3.565	0.146	<0.001
Temperature at sampling ^a	0.718	0.216	0.001
Degree-days ^a	0.628	0.312	0.047
Tick adverse moisture events ^a	-0.529	0.275	0.054
Year 2018 (vs 2017)	-1.564	0.444	<0.001
Adult tick density previous year ^a	0.412	0.076	<0.001
Model 2 : Nymphs			
(Intercept)	2.086	0.093	<0.001
Temperature at sampling ^a	0.502	0.110	<0.001
RH at sampling ^a	0.214	0.059	<0.001
Year 2018 (vs 2017)	-1.775	0.121	<0.001
Larval tick density previous year ^{a, b}	0.370	0.066	<0.001
Model 3: Adults			
(Intercept)	-2.403	0.368	<0.001
Soil well drained (vs very rapidly)	0.671	0.408	0.100
Soil moderately drained (vs very rapidly)	0.991	0.373	0.008
Nymphal tick density ^{a, b}	0.375	0.111	0.001

^a Scaled variable; ^b Log-transformed variable

The final nymphal density model explained 74.6% of the deviance and included meteorological conditions during sampling (temperature and relative humidity), year and density of larvae during the previous year (Table 4). Nymph density increased by a factor of 1.65 [CI 95%: 1.33–2.05] for each degree Celsius during sampling and by a factor of 1.24 [CI 95%: 1.10–1.39] for each percent increase in relative humidity during sampling.

The final adult density model explained 36.2% of the deviance and included category of soil water drainage and density of nymphs during the current summer (Table 4). Moderately drained soil was associated with higher adult density compared to dry soils (very rapidly drained).

Densities of larvae and nymphs were higher in 2017 than in 2018. For the three models, tick density of the previous stage, measured at the preceding developmental period according to the *I. scapularis* life cycle, had a positive effect on the density.

For all three models, negative binomial distributions fit better than Poisson distributions. None of the models showed residual spatial dependency, according to Moran's I tests (larva model: $p=0.49$, nymph model: $p=0.39$, adult model: $p=0.38$).

Seasonal patterns of tick abundance

Larval seasonality showed two peaks, the first small peak occurred in mid-June and the second, main peak, in September (Figure 2). Peak densities of larvae were observed in May and in September. Interannual variability was detected: in 2017 peak densities of larvae occurred in June and larvae were active throughout the summer up to September (Figure 3).

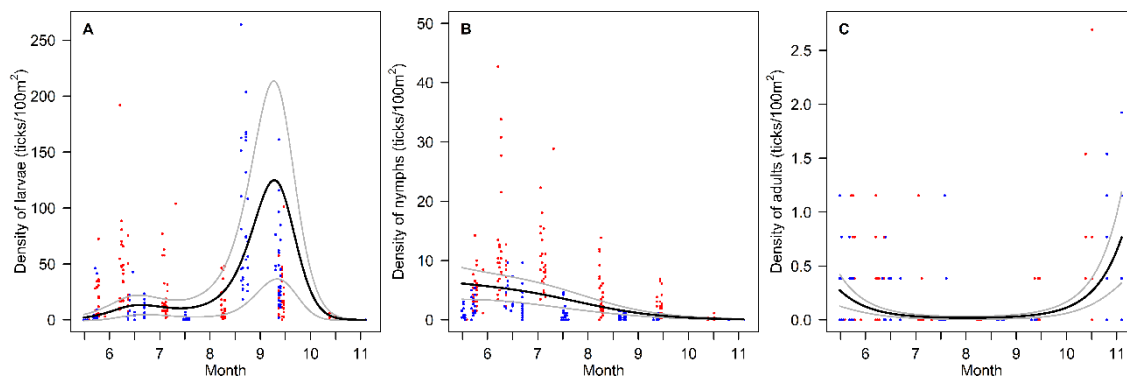


Figure 2. – Tick densities (A: Larvae, B: Nymphs, C: Adults) measured by drag sampling throughout the seasonal activity period for *Ixodes scapularis* in southern Quebec. Dots represent the observations, grouped by year of sampling (n: A= 337, B= 357, C= 367; red=2017, blue=2018). Black lines illustrate predicted values, and grey lines the 95% CI, from a GAMM with Julian date included as a smoothed term.

Nymphal densities were the highest in mid-June (Figure 2), although high densities of nymphs were already observed when visits began in May. Following a June peak, density of nymphs declined through summer up to September.

The interannual variability in timing of peaks of immature tick abundance resulted in different patterns of synchronicity between larvae and nymphs in the two years (Figure 3). Larval and nymphal tick peak abundance was coincident in spring/early summer in 2017, but asynchronous in the following year, with nymphs peaking in spring and larvae peaking in late summer.

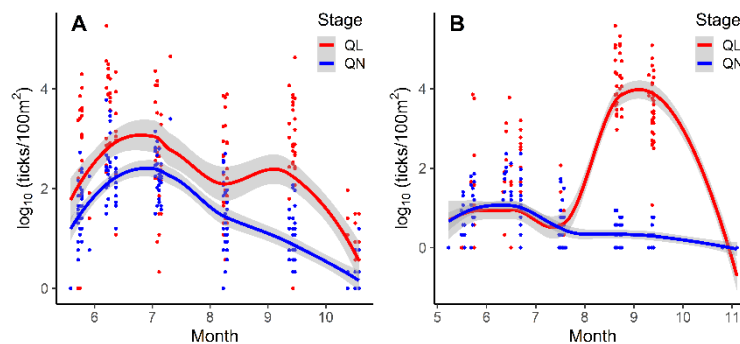


Figure 3. – Seasonal abundance of immature ticks collected in 2017 (A) and 2018 (B). Dots are observations grouped by developmental stage (n: A= 384, B= 380; red=questing larvae, blue=questing nymphs).

Lines are a LOESS trendline with 95% CI indicated by shaded areas.

For adult ticks, there were two peaks of abundance: a first peak in May and a second, larger peak, in late autumn (Figure 2). Adults were observed at low densities between mid-May and mid-July, and none were found in August.

Fine-scale spatiotemporal clustering of tick abundance

Ixodes scapularis ticks were found on all 32 sites sampled in the park. Nymphs were detected at every site, while larvae and adults were absent from one and two sites, respectively. Figure 4 illustrates the spatial distribution of the different tick stages in 2017 and 2018, and the relationship of the densities of ticks found and levels of tick abundance predicted by the GAMM.

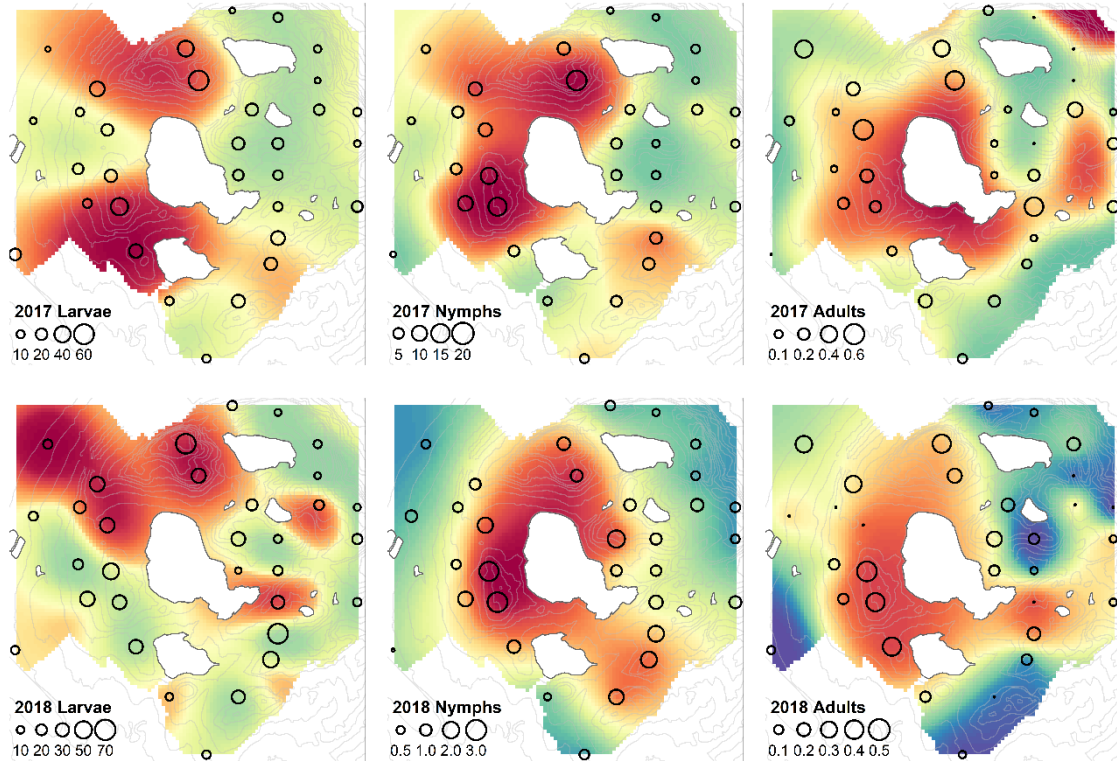


Figure 4. – Mean tick densities (ticks/100 m²) within Mont Saint-Bruno National Park, predicted by GAMMs (ranging from low values in blue to high values in red). Observed densities are shown by open circles while black dots represent zeros.

Global clustering was tested separately for each year using Moran’s I statistics on observed tick abundance. Significant clustering was found in the number of nymphs in 2016 ($p = 0.004$) and 2017 ($p = 0.003$), and in the number of adults in 2016 ($p = 0.001$). Spatial dependency was significant at distances ranging between 740 and 880 meters.

Following Monte-Carlo simulations performed on tick density estimates for 2 to 32 sites distributed across the park, we found mean reductions in standard errors ranging respectively from 19% to 75%. The optimal cutoff point, as determined by the change point analysis performed on these values was 10 sites, with a reduction of the relative standard error of 58%.

Discussion

In this study we characterized the environmental conditions that may determine emerging Lyme disease risk in a national park. By jointly modeling the impact of host availability, habitat characteristics and microclimatic conditions on the local abundance of each stage of the tick vector *I. scapularis*, we

demonstrated that the fitness of these ticks is influenced differently by environmental constraints at different stages of the life cycle. At the fine spatial scale and in the ecological context of our study, we observed that only certain differences in the forest floor environment and local microclimatic conditions influenced tick densities at specific stages of their life cycle. We also found that larvae and nymphs were aggregated in certain areas of the park in each year of the study, but these areas were variable from year to year. In addition, we documented two seasonal activity peaks for each of these instars at our study site located at the northern range limit for *I. scapularis*. These observed spatiotemporal patterns represent important findings as each may influence the disease dynamics of emerging tick-borne pathogens and are relevant for the design of public health interventions that aim to reduce disease risk exposure within nature parks. Interventions could range from signage and other information for park users, landscaping (e.g. widening of paths and situation of picnic areas) to reduce contact of visitors with ticks (e.g. Stafford and Kitron, 2002; Del Fabbro, 2015; Ripoché et al., 2018), to more active tick control on hosts (e.g. Hoen et al., 2009).

Many features of the microhabitat have been shown to affect tick survival (Kilpatrick et al., 2017). Our data demonstrated that these features interact in a complex manner and generate mechanisms driving tick population dynamics that may act differently on the different stages. In Saint-Bruno, the hilly topography offered different soil types and varying degrees of water drainage among sites. We observed that more adults were found in moderately-drained soils compared to dry, rapidly-drained soils. This is consistent with current evidence that tick survival is lower in drier environments (Piesman and Gern, 2004; Randolph, 2004). In contrast, immature ticks did not appear to be affected by the degree of soil drainage, despite their reported higher sensitivity to desiccation compared to adults (Randolph, 2004). We hypothesise that this could be attributable to a seasonal effect: immature ticks were found during the summer months, where soils are generally dry and weather quite stable. Thus, these periods probably did not exhibit sufficient variability in soil moisture conditions to affect ticks. In contrast, adults were found in early spring and late fall, where higher variability in the quantity of water retained at ground level is generally expected, as snow melts in early spring and abundant rains occur frequently in fall (Government of Canada, 2020).

In general, more ticks were found when temperature and relative humidity were higher. Relative humidity at the time of sampling affected only the number of nymphs found, whereas temperature affected numbers of larvae and nymphs. Adults were not affected by the weather at the time of sampling. This is consistent with other studies that reported that adults are more resistant to varying weather conditions

than juvenile ticks (Randolph, 2004). Given that density of infected nymphs is often used as a risk indicator for public health (Diuk-Wasser et al., 2012; McClure and Diuk-Wasser, 2018), this finding highlights the importance of choosing periods with conditions as similar as possible when planning tick surveys, and the need to measure weather conditions during sampling to further control for this variability when estimating tick densities. Larvae were the only instar to be affected by local (plot-level) seasonal microclimatic conditions. Specifically, accumulated degree-days and the number of TAMEs had a positive and negative influence on larval densities, respectively. This result is consistent with current knowledge that i) warmer conditions favour immature tick development and increase questing behavior (Moore et al., 2014; Randolph, 2004) and ii) immature ticks are susceptible to desiccation when questing, because of their high surface to volume ratio (Lindsay et al., 1999; Stafford, 1994). The fact that nymphs were not affected by these same variables is somewhat surprising, since other fine-scale studies have highlighted the impact of these same factors on nymphal development and survival (Lindsay et al., 1999; Ripoche et al., 2018; Werden et al., 2014). This difference may reflect the fact that the sensitivity of ticks to microclimatic conditions decreases as they progress through their life cycle (Kilpatrick et al., 2017) and microclimatic differences among sites and sampling times in this study were simply not large enough to impact nymphal densities.

No association between fine-scale host density and tick abundance were found in our study, even if such associations have been frequently reported in previous studies undertaken at broader spatial scales (Killilea et al., 2008; Kilpatrick et al., 2017). One possible explanation for this is that host abundance is generally high in the area – for example, white-footed mouse density was estimated to nearly 8 mice/ha at our site (Dumas et al., unpublished results) and deer are considered overabundant in the park (nearly 16 deer/ km²; SEPAQ, 2020)– so it seems that even though there are some zones of lower host density, hosts are still present in sufficient numbers that bloodmeals are readily available at all sites and host density is not a limiting factor for tick population growth in this newly endemic area (Kilpatrick et al., 2017; Rosa and Pugliese, 2007). However, for all life stages, tick densities at the preceding stage strongly influenced the density of the subsequent stage, (i.e., local nymph densities were strongly associated with larvae counts, and adults with nymphs). This finding is interesting, as it suggests that fine-scale tick abundance seems to be driven by a dynamic process, originating when female ticks acquire blood meals from the large number of deer roaming the park and drop from these hosts to deposit eggs in the environment. Random dispersal by intermediate hosts and differential survival would then drive the subsequent fine-scale distribution of the tick populations. Such a mechanism could explain the fine-scale changes observed in annual tick densities, and is consistent with the patterns described by Wilson (1998),

who associates irregular distributions of *I. scapularis* with metapopulations, in which local subpopulations expand and proliferate from source populations, more or less uniformly depending on the degree of habitat suitability.

In each of the years, we observed spatial heterogeneity between our sampling sites – and this despite their relative proximity (averaged distance: 1405 ± 643 m) and the overall small extent of our study area (8.9 km²). Larvae showed the highest variability in densities across sites. These patterns could be explained by the limited dispersal ability of this stage around the oviposition sites (Daniels and Fish, 1990), which creates a tendency for this stage to be clustered in space. Despite the fact that nymph and adult densities were not as variable as that of larvae, our spatial analyses revealed the presence of significant clustering for these instars in some of the years of the study. These results are consistent with patterns observed in other studies of fine-scale larval and nymphal *I. scapularis* distribution in northeastern North America (Daniels and Fish, 1990; Kitron and Kazmierczak, 1997; Ostfeld et al., 1996) and *I. ricinus* in Europe (Vourc'h et al., 2016) that were conducted in contexts of endemic, i.e. well-established, tick populations. The clustered distribution of these ticks within endemic woodlands was attributed by authors to the fact that some zones of the habitat are more suitable in terms of environmental features and host activity, thus affecting the number of ticks found locally through the combined effects of these factors on tick development, survival and dispersal. In this context, where high risk areas for ticks occur due to a more stable combination of favorable environmental factors, it is advantageous for managers to have access to accurate risk maps to target control methods and public awareness to known risk areas (Vourc'h et al., 2016). However, in newly established tick populations such as the one at our study site, the fact that not all areas may yet be colonised can add complexity and variability to the tick distribution patterns described (Ripoche et al., 2018). Indeed, in our study, spatial clustering analysis and tick density maps both revealed significant interannual variability in the location of high tick density areas. At this early stage of establishment, it does not appear to be feasible to develop a reliable risk map for long-term risk management, given the observed instability of risk areas. However, our study demonstrates the relevance of regular tick sampling on such a fine scale. For example, local managers could perform annual tick surveys that target larvae in late summer, to generate fine-scale maps of expected nymph hotspots the following year. The present study differs from previous ones by the high spatial and temporal resolution in which the sampling was carried out, providing a unique opportunity to shed light on these dynamic patterns. Additional studies will however be necessary to assess whether these fine-scale dynamics eventually stabilize, yielding more predictable patterns of risk in the long term.

The spatiotemporal heterogeneity in larva and nymph distributions is likely to affect tick detection during field surveillance. In Quebec, the active tick surveillance protocol involves sampling a single plot per year within a target municipality, with detection of one or more tick stages serving as one of the criteria used to determine the potential risk of acquiring Lyme disease for the local population (Adam-Poupart et al., 2019). Our results suggest that sampling a single plot per year may not accurately represent the acarological risk at the scale of a nature park, let alone an entire municipality. Ten transects was the optimal cut-off in order to balance representativeness and sampling effort in our study. Repeating this experiment over several sites would help find an optimal sampling strategy for active surveillance (e.g., number of plots and transects length) to optimize representativity at the municipality level and tick detection sensibility, while minimizing the effort deployed (Eisen and Paddock, 2021).

The patterns of tick seasonality documented in our study are broadly aligned with those documented at other sites in northeastern North America, with peak abundances of nymphs in early summer, larvae in late summer and adults in early spring and late fall (Bouchard et al., 2011; Kurtenbach et al., 2006). However, for one of the years of our study (2017), we observed a different seasonal pattern for larvae, which were abundant from May to September, just like nymphs, a finding that is consistent with a previous observation at this site (Bouchard et al. 2011). In general, in northeastern North America there is a small peak of larval activity in spring, and a main peak in late summer (Ogden et al., 2018), and in the mid-western North America an inversed pattern (Gatewood et al., 2009; Hamer et al., 2012). A recent combined observational and modelling analysis of seasonality of *I. scapularis* suggests that populations of this tick comprise individuals that do and do not possess traits for temperature-independent diapause (Ogden et al. 2018). In the northeast, most of the questing larvae population does not express behavioural diapause after hatching, resulting in a predominantly late summer peak of activity. Some do, however, resulting in a small spring peak due to larvae failing to quest in late summer-early autumn the previous year. In a location such as St-Bruno, which has acquired tick populations in recent years, it is possible that, due to founder events (Ogden et al., 2011), in some years the active larvae may come from founders that do express diapause resulting in a predominantly spring, rather than late summer peak as in 2017. Over time, it would be expected that this effect would diminish. Another possible explanation is that the larvae found in the spring are individuals from the previous cohort, which failed to find a host in the fall, overwintered, and continued their quest for a host in the spring. Under this scenario, climatic conditions may be responsible for the observed interannual variability, affecting for example female feeding success, egg deposition and hatching, and overwintering survival rates of larvae (Lindsay et al., 1998). In general, more synchronous activity between immature tick stages is thought to facilitate pathogen transmission

compared to asynchronous patterns, because larvae must acquire pathogens from an infected reservoir host, which must have been previously infected by a nymph. This mechanism also affects the pathogen selection pressure, as short-lived strains are favoured over long-lived strains when tick activity is synchronous (Kurtenbach et al., 2006). In further research, it would be important to investigate how often synchronous seasonality of nymphs and larvae occurs as this may produce bursts of risk in some years from pathogens such as *Anaplasma phagocytophilum* whose transmission is most favoured by synchronous immature tick activity. As tick phenology is believed to shape the evolution of tick-borne pathogen transmission, these patterns may have important long-term implications for human health.

We explored the environmental determinants of the spatial and temporal distribution of the three stages of *I. scapularis* at a fine spatial scale. Although we found spatial and temporal patterns in tick densities across the park, we did not find a clear spatial pattern in environmental conditions that would allow us to predict tick abundance. In particular, tick abundance depended on the abundance of the previous stage, which was spatially variable between years. There may be other factors, unexplored in this study, that influence tick densities at this scale, such as local abundance of predators or pathogens and fine-scale variation in microclimatic conditions in winter that could alter tick distribution, and further studies would be needed to explore these.

Conclusion

The present study provides a detailed view of ecological processes underlying tick-borne disease risk at fine spatial and temporal resolution within a peri-urban nature park, highlighting important differences in microclimatic and microhabitat requirements of different tick stages at this scale. Spatial clustering of tick density was also evident within the park, but were not stable over time and additional studies are necessary to understand the long-term dynamics of risk at this scale. These fine-scale dynamics are all the more relevant as this is the target scale for many public health interventions aimed at reducing contact between ticks and people, and our work provides recommendations to improve the representativeness of tick surveys and the effectiveness of risk management strategies for local and regional stakeholders.

Funding sources

This work was funded by the Public Health Agency of Canada (PHAC) and a Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) Discovery Grant to P.L. (#03793-2014), with fellowship support for A.D. provided by NSERC, the Fonds de recherche Nature et Technology du Québec (FRQNT) and the Université de Montréal.

Acknowledgements

We would like to thank the employees of the Mont-Saint-Bruno National Park for the logistic support during the sampling. Also a special mention to all those who participated in the field efforts: Pierre Beaudry-Ogden, Caroline Bost, Camille Brochu, Josyane Brouillard, Roxanne Camiré, Stéphanie Carmel, Ariane Chenard, Dominique Dufault, Laurence Gagnon, Caroline Gingras, Alexandra Kateb, Audrey-Anne Laurin, Josiane Martel, Sophie Martineau, Jérôme Pelletier, Charles Samoissette-Pilon, Caroline Sauvé, Véronique Sévigny, Audrey Turcotte, Marc-Antoine Tutt-Guérette and Julie-Pier Viau.

Author Contributions

Study design: A. Dumas, P.A. Leighton, N.H. Ogden, C. Bouchard; Data collection: A. Dumas; Specimen identification: L. R. Lindsay ; Data analysis: A. Dumas; Writing original draft: A. Dumas; Reviewing and editing manuscript: P.A. Leighton, N.H. Ogden, C. Bouchard, L. R. Lindsay.

Declarations of interest

None

References

- Adalsteinsson, S.A., D'Amico, V., Shriver, W.G., Brisson, D., Buler, J.J., 2016. Scale-dependent effects of nonnative plant invasion on host-seeking tick abundance. *Ecosphere* 7, 1–9.
- Adam-Poupart, A., Briand, S., Ouhoummane, N., Ripoche, M., 2019. Consensus d'experts sur la définition de zone endémique et sur les critères des niveaux de risque d'acquisition de la maladie de Lyme. INSPQ, (<https://www.inspq.qc.ca/publications/2567>).
- Beauvais, G.P., Buskirk, S.W., 1999. Modifying estimates of sampling effort to account for sprung traps. *Wildl. Soc. Bull.* 27, 39-43.
- Beauvais, M.-P., Pellerin, S., Lavoie, C., 2016. Beta diversity declines while native plant species richness triples over 35 years in a suburban protected area. *Biol. Conserv.* 195, 73–81.
- Berger, K.A., Ginsberg, H.S., Dugas, K.D., Hamel, L.H., Mather, T.N., 2014. Adverse moisture events predict seasonal abundance of Lyme disease vector ticks (*Ixodes scapularis*). *Parasit. Vectors* 7, 181–188.
- Birds Canada, 2020. Birds Canada nesting calendar query tool. (<https://www.birdscanada.org/apps/rnest/index.jsp>).
- Bouchard, C., Beauchamp, G., Leighton, P.A., Lindsay, R., Bélanger, D., Ogden, N.H., 2013. Does high biodiversity reduce the risk of Lyme disease invasion? *Parasit. Vectors* 6, 195–204.
- Bouchard, C., Beauchamp, G., Nguon, S., Trudel, L., Milord, F., Lindsay, L., Bélanger, D., Ogden, N., 2011. Associations between *Ixodes scapularis* ticks and small mammal hosts in a newly endemic zone in southeastern Canada: implications for *Borrelia burgdorferi* transmission. *Ticks Tick Borne Dis.* 2, 183–190.
- Buuren, S., Groothuis-Oudshoorn, K., 2011. MICE: Multivariate imputation by chained equations in R. *J. Stat. Softw.* 45, 1-67.
- CDC, 2019. Lyme Disease Maps: Most recent year (<https://www.cdc.gov/lyme/datasurveillance/maps-recent.html>).
- Clifford, C.M., Anastos, G., Van der Borgh-Elbl, A., 1961. The larval ixodid ticks of the eastern United States (Acarina-Ixodidae). *Misc. Publ. Entomol. Soc. Am.* 2, 213–237.
- Clow, K.M., Ogden, N.H., Lindsay, L.R., Michel, P., Pearl, D.L., Jardine, C.M., 2017. The influence of abiotic and biotic factors on the invasion of *Ixodes scapularis* in Ontario, Canada. *Ticks Tick Borne Dis.* 8, 554–563.
- Corrain, R., Drigo, M., Fenati, M., Menandro, M.L., Mondin, A., Pasotto, D., Martini, M., 2012. Study on ticks and tick-borne zoonoses in public parks in Italy. *Zoonoses Public Health* 59, 468–476.

- Daniels, T.J., Fish, D., 1990. Spatial distribution and dispersal of unfed larval *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) in southern New York. *Environ. Entomol.* 19, 1029–1033.
- 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.
- Diuk-Wasser, M., Gatewood, A., Cortinas, M.R., Yaremych-Hamer, S., Tsao, J., Kitron, U., Hickling, G., Brownstein, J., Walker, E., Piesman, J., Fish, D., 2006. Spatiotemporal patterns of host-seeking *Ixodes scapularis* nymphs (Acari: Ixodidae) in the United States. *J. Med. Entomol.* 43, 166–176.
- Diuk-Wasser, M.A., Hoen, A.G., Cislo, P., Brinkerhoff, R., Hamer, S.A., Rowland, M., Cortinas, R., Vourc'h, G., Melton, F., Hickling, G.J., Tsao, J.I., Bunikis, J., Barbour, A.G., Kitron, U., Piesman, J., Fish, D., 2012. Human risk of infection with *Borrelia burgdorferi*, the Lyme disease agent, in eastern United States. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 86, 320–327.
- Diuk-Wasser, M.A., VanAcker, M.C., Fernandez, M.P., 2020. Impact of land use changes and habitat fragmentation on the eco-epidemiology of tick-borne diseases. *J. Med. Entomol.* 58, 1546–1564.
- Durden, L. A., J. E. Keirans. 1996. Nymphs of the genus *Ixodes* (Acari: Ixodidae) of the United States: Taxonomy, identification key, distribution, hosts and medical veterinary importance. Lanham, Md, Publ. Entomol. Soc. Am.
- Eisen, L., Wong, D., Shelus, V., Eisen, R.J., 2013. What is the risk for exposure to vector-borne pathogens in United States national parks? *J. Med. Entomol.* 50, 221–230.
- Eisen, R.J., Paddock, C.D., 2021. Tick and tickborne pathogen surveillance as a public health tool in the United States. *J. Med. Entomol.* 58, 1490–1502.
- Falco, R.C., Fish, D., 1989. Potential for exposure to tick bites in recreational parks in a Lyme disease endemic area. *Am. J. Public Health* 79, 12–15.
- Fletcher, R., Fortin, M.-J., 2018. *Spatial Ecology and Conservation Modeling*. Springer.
- Gatewood, A.G., Liebman, K.A., Vourc'h, G., Bunikis, J., Hamer, S.A., Cortinas, R., Melton, F., Cislo, P., Kitron, U., Tsao, J., Barbour, A. G. and Fish, D. and Diuk-Wasser, M. A., 2009. Climate and tick seasonality are predictors of *Borrelia burgdorferi* genotype distribution. *J. Appl. Environ. Microbiol.* 75, 2476–2483.
- Ginsberg, H.S., Rulison, E.L., Miller, J.L., Pang, G., Arsnoe, I.M., Hickling, G.J., Ogden, N.H., LeBrun, R.A., Tsao, J.I., 2020. Local abundance of *Ixodes scapularis* in forests: Effects of environmental moisture, vegetation characteristics, and host abundance. *Ticks Tick Borne Dis.* 11, 101271–101282.
- Government of Canada, 2020. Temperature and precipitation graph for 1981 to 2010 canadian climate normals (https://climate.weather.gc.ca/climate_normals/).

- Hamer, S.A., Hickling, G.J., Sidge, J.L., Walker, E.D., Tsao, J.I., 2012. Synchronous phenology of juvenile *Ixodes scapularis*, vertebrate host relationships, and associated patterns of *Borrelia burgdorferi* ribotypes in the midwestern United States. *Ticks Tick Borne Dis.* 3, 65–74.
- Han, G.S., Stromdahl, E.Y., Wong, D., Weltman, A.C., 2014. Exposure to *Borrelia burgdorferi* and other tick-borne pathogens in Gettysburg National Military Park, south-central Pennsylvania, 2009. *Vector Borne Zoonotic Dis.* 14, 227–233.
- Hiemstra, P.H., Pebesma, E.J., Twenhofel, C.J.W., Heuvelink, G.B.M., 2008. Real-time automatic interpolation of ambient gamma dose rates from the Dutch Radioactivity Monitoring Network. *Comput. Geosci.* 35, 1711–1721.
- Hilbe, J.M., 2011. Negative binomial regression. Cambridge University Press.
- Hoeh, A.G., Rollend, L.G., Papero, M.A., Carroll, J.F., Daniels, T.J., Mather, T.N., Schulze, T.L., Stafford III, K.C., Fish, D., 2009. Effects of tick control by acaricide self-treatment of white-tailed deer on host-seeking tick infection prevalence and entomologic risk for *Ixodes scapularis*-borne pathogens. *Vector Borne Zoonotic Dis.* 9, 431–438.
- Horobik, V., Keesing, F., Ostfeld, R.S., 2006. Abundance and *Borrelia burgdorferi*-infection prevalence of nymphal *Ixodes scapularis* ticks along forest-field edges. *EcoHealth* 3, 262–268.
- INSPQ, 2020a. Liste des municipalités à risque d'acquisition de la maladie de Lyme – Juin 2020 (<https://www.inspq.qc.ca/sites/default/files/documents/zoonoses/niveau-risque-2019-municipalites-Lyme2020.pdf>).
- INSPQ, 2020b. Résultats annuels de surveillance de la maladie de Lyme (<https://www.inspq.qc.ca/zoonoses/maladie-de-lyme/resultats-de-surveillance>).
- Johnson, T.L., Graham, C.B., Boegler, K.A., Cherry, C.C., Maes, S.E., Pilgard, M.A., Hojgaard, A., Buttke, D.E., Eisen, R.J., 2017. Prevalence and diversity of tick-borne pathogens in nymphal *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) in eastern national parks. *J. Med. Entomol.* 54, 742–751.
- Keirans, J. E. and C. M. G. Clifford. 1978. The genus *Ixodes* in the United States: A scanning electron microscope study and key to the adults. *J. Med. Entomol.* Vol. 15 Suppl. 2, 1-149.
- Killick, R., Eckley, I.A., 2014. changepoint: An R Package for Change-point Analysis. *J. Stat. Softw.* 58, 1–19.
- Killalea, M.E., Swee, A., Lane, R.S., Briggs, C.J., Ostfeld, R.S., 2008. Spatial dynamics of Lyme disease: a review. *Ecohealth* 5, 167–95.
- Kilpatrick, A.M., Dobson, A.D., Levi, T., Salkeld, D.J., Swee, A., Ginsberg, H.S., Kjemtrup, A., Padgett, K.A., Jensen, P.M., Fish, D., Ogden, N. H., Diuk-Wasser, M.A., 2017. Lyme disease ecology in a changing

- world: consensus, uncertainty and critical gaps for improving control. *Phil. Trans. R. Soc. B* 372, 20160117–20160131.
- Kitron, U., Kazmierczak, J.J., 1997. Spatial analysis of the distribution of Lyme disease in Wisconsin. *Am. J. Epidemiol.* 145, 558–66.
- Kurtenbach, K., Hanincová, K., Tsao, J.I., Margos, G., D, F., Ogden, N.H., 2006. Fundamental processes in the evolutionary ecology of Lyme borreliosis. *Nat. Rev. Microbiol.* 4, 660–669.
- Leighton, P.A., Koffi, J.K., Pelcat, Y., Lindsay, L.R., Ogden, N.H., 2012. Predicting the speed of tick invasion: an empirical model of range expansion for the Lyme disease vector *Ixodes scapularis* in Canada. *J. Appl. Ecol.* 49, 457–464.
- Lindsay, L., Mathison, S., Barker, I., McEwen, S., Gillespie, T., Surgeoner, G., 1999. Microclimate and habitat in relation to *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) populations on Long Point, Ontario, Canada. *J. Med. Entomol.* 36, 255–262.
- Madhav, N., Brownstein, J., Tsao, J., Fish, D., 2004. A dispersal model for the range expansion of blacklegged tick (Acari: Ixodidae). *J. Med. Entomol.* 41, 842–852.
- Marra, G., Wood, S.N., 2011. Practical variable selection for generalized additive models. *Comput. Stat. Data Anal.* 55, 2372–2387.
- Mathews-Martin, L., Namèche, M., Vourc’h, G., Gasser, S., Lebert, I., Poux, V., Barry, S., Bord, S., Jachacz, J., Chalvet-Monfray, K., Bourdoiseau, G., Pamies, S., Sepúlveda, D., Chambon-Rouvier, S., René-Martellet, M., 2020. Questing tick abundance in urban and peri-urban parks in the French city of Lyon. *Parasit. Vectors* 13, 1–9.
- McBride, S.E., 2020. Patterns and mechanisms of tick-borne disease exposure risk in Acadia National Park. Master’s thesis, The University of Maine (<https://digitalcommons.library.umaine.edu/etd/3178>)
- McClure, M., Diuk-Wasser, M., 2018. Reconciling the entomological hazard and disease risk in the Lyme disease system. *Int. J. Environ. Res. Public Health.* 15, 1048–1062.
- Mejlon, H., Jaenson, T.G., 1997. Questing behaviour of *Ixodes ricinus* ticks (Acari: Ixodidae). *Exp. Appl. Acarol.* 21, 747–754.
- Moore, S.M., Eisen, R.J., Monaghan, A., Mead, P., 2014. Meteorological influences on the seasonality of Lyme disease in the United States. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 90, 486–496.
- MSSS, 2020. Tableau des cas humains - Archives 2014 à 2019 (<https://www.msss.gouv.qc.ca/professionnels/zoonoses/maladie-lyme/tableau-des-cas-humains-lyme-archives/>).

- Ogden, N.H., Lindsay, L., Hanincová, K., Barker, I., Bigras-Poulin, M., Charron, D., Heagy, A., Francis, C., O'Callaghan, C., Schwartz, I., Thompson, R. A., 2008a. Role of migratory birds in introduction and range expansion of *Ixodes scapularis* ticks and of *Borrelia burgdorferi* and *Anaplasma phagocytophilum* in Canada. *J. Appl. Environ. Microbiol.* 74, 1780–1790.
- Ogden, N.H., Margos, G., Aanensen, D.M., Drebot, M.A., Feil, E.J., Hanincová, K., Schwartz, I., Tyler, S., Lindsay, L.R., 2011. Investigation of genotypes of *Borrelia burgdorferi* in *Ixodes scapularis* ticks collected during surveillance in Canada. *J. Appl. Environ. Microbiol.* 77, 3244–3254.
- Ogden, N.H., Pang, G., Ginsberg, H.S., Hickling, G.J., Burke, R.L., Beati, L., Tsao, J.I., 2018. Evidence for geographic variation in life-cycle processes affecting phenology of the Lyme disease vector *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) in the United States. *J. Med. Entomol.* 55, 1386–1401.
- Ogden, N.H., St-Onge, L., Barker, I.K., Brazeau, S., Bigras-Poulin, M., Charron, D.F., Francis, C.M., Heagy, A., Lindsay, L.R., Maarouf, A., Michel, P., Milord, F., O'Callaghan, C. J., Trudel, L., Thompson, R. A., 2008b. Risk maps for range expansion of the Lyme disease vector, *Ixodes scapularis*, in Canada now and with climate change. *Int. J. Health Geogr.* 7, 24–38.
- Ostfeld, R.S., Hazler, K.R., Cepeda, O.M., 1996. Temporal and spatial dynamics of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) in a rural landscape. *J. Med. Entomol.* 33, 90–95.
- Ouhoumane, N., Irace-Cima, A., Thivierge, K., Milord, F., 2018. Rapport de surveillance de la maladie de Lyme: année 2017. INSPQ (<https://www.inspq.qc.ca/publications/2472>)
- Piesman, J., Gern, L., 2004. Lyme borreliosis in Europe and North America. *Parasitology* 129 Suppl, S191–220.
- Prusinski, M.A., Chen, H., Drobnack, J.M., Kogut, S.J., Means, R.G., Howard, J.J., Oliver, J., Lukacik, G., Backenson, P.B., White, D.J., 2006. Habitat structure associated with *Borrelia burgdorferi* prevalence in small mammals in New York State. *Environ. Entomol.* 35, 308–319.
- Randolph, S.E., 2004. Tick ecology: processes and patterns behind the epidemiological risk posed by ixodid ticks as vectors. *Parasitology* 129 Suppl, S37–65.
- Ripoche, M., Lindsay, L.R., Ludwig, A., Ogden, N.H., Thivierge, K., Leighton, P.A., 2018. Multi-scale clustering of Lyme disease risk at the expanding leading edge of the range of *Ixodes scapularis* in Canada. *Int. J. Environ. Res. Public Health* 15, 603–621.
- Rosa, R., Pugliese, A., 2007. Effects of tick population dynamics and host densities on the persistence of tick-borne infections. *Math. Biosci.* 208, 216–240.
- Rowcliffe, J.M., Field, J., Turvey, S.T., Carbone, C., 2008. Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *J. Appl. Ecol.* 45, 1228–1236.

- Saucier, J.-P., 1994. Le point d'observation écologique. Gouvernement du Québec, Ministère des ressources naturelles. ISBN 2-551-13273-8.
- Schulze, T.L., Jordan, R.A., Hung, R.W., 2001. Effects of selected meteorological factors on diurnal questing of *Ixodes scapularis* and *Amblyomma Americanum* (Acari: Ixodidae). J. Med. Entomol. 38, 318–24.
- Schulze, T.L., Jordan, R.A., 2003. Meteorologically mediated diurnal questing of *Ixodes scapularis* and *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae) nymphs. J. Med. Entomol. 40, 395–402.
- Schulze, T.L., Jordan, R.A., 2005. Influence of meso-and microscale habitat structure on focal distribution of sympatric *Ixodes scapularis* and *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae). J. Med. Entomol. 42, 285–294.
- SEPAQ, 2020. Parc National du Mont-Saint-Bruno : Guide du visiteur (<https://www.sepaq.com/pq/msb/>)
- SÉPAQ, 2018. Étude des crédits 2018-2019. Gouvernement du Québec.
- Stafford, K.C., 1994. Survival of immature *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) at different relative humidities. J. Med. Entomol. 31, 310–314.
- Stafford, K., U, K., 2002. Lyme borreliosis biology, epidemiology and control, in: CABI (Ed.), pp. 301–334.
- Statistics Canada, 2016. Census Program (<https://www12.statcan.gc.ca/census-recensement/index-eng.cfm>).
- Talbot, B., Slatculescu, A., Thickstun, C.R., Koffi, J.K., Leighton, P.A., McKay, R., Kulkarni, M.A., 2019. Landscape determinants of density of blacklegged ticks, vectors of Lyme disease, at the northern edge of their distribution in Canada. Sci. Rep. 9, 16652-16664.
- Vail, S.G., Smith, G., 2002. Vertical movement and posture of blacklegged tick (Acari: Ixodidae) nymphs as a function of temperature and relative humidity in laboratory experiments. J. Med. Entomol. 39, 842–846.
- Vourc'h, G., Abrial, D., Bord, S., Jacquot, M., Masségli, S., Poux, V., Pisanu, B., Bailly, X., Chapuis, J., 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.
- Werden, L., Barker, I.K., Bowman, J., Gonzales, E.K., Leighton, P.A., Lindsay, L.R., Jardine, C.M., 2014. Geography, deer, and host biodiversity shape the pattern of Lyme disease emergence in the Thousand Islands Archipelago of Ontario, Canada. PloS one 9, 85640–85653.
- Wilson, M.L., 1998. Distribution and abundance of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) in North America: ecological processes and spatial analysis. J. Med. Entomol. 35, 446–57.
- Wood, S.N., 2017. Generalized additive models: an introduction with R. CRC press.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Elphick, C.S., 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol. Evol.* 1, 3–14.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*, *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer.

Chapitre 2 – Transmission patterns of tick-borne pathogens among birds and rodents in a forested park in southeastern Canada*

Ariane Dumas^{1,2}, Catherine Bouchard^{2,3}, Antonia Dibernardo⁴, Pierre Drapeau⁵, L. Robbin Lindsay⁴, Nicholas H. Ogden^{2,3} and Patrick A. Leighton^{1,2}.

¹Department of Pathology and Microbiology, Faculty of Veterinary Medicine, Université de Montréal, Saint-Hyacinthe, Quebec, Canada.

²Epidemiology of Zoonoses and Public Health Research Unit (GREZOSP), Faculty of Veterinary Medicine, Université de Montréal, Saint-Hyacinthe, Quebec, Canada.

³Public Health Risk Sciences Division, National Microbiology Laboratory, Public Health Agency of Canada, Saint-Hyacinthe, Quebec, Canada.

⁴One Health (Formerly Zoonotic Diseases and Special Pathogens) Division, National Microbiology Laboratory, Public Health Agency of Canada, Winnipeg, Manitoba, Canada.

⁵Department of Biological Sciences, Université du Québec à Montréal, Centre for Forest Research, Montreal, Quebec, Canada.

Corresponding author : ariane.dumas@umontreal.ca (AD)

* Article publié dans la revue *Plos One* (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0266527>).

Abstract

Ixodes scapularis ticks are expanding their range in parts of northeastern North America, bringing with them pathogens of public health concern. While rodents like the white-footed mouse, *Peromyscus leucopus*, are considered the primary reservoir of many emerging tick-borne pathogens, the contribution of birds, as alternative hosts and reservoirs, to local transmission cycles has not yet been firmly established. From 2016 to 2018, we collected host-seeking ticks and examined rodent and bird hosts for ticks at 48 sites in a park where blacklegged ticks are established in Quebec, Canada, in order to characterize the distribution of pathogens in ticks and mammalian and avian hosts. We found nearly one third of captured birds (n=849) and 70% of small mammals (n=694) were infested with *I. scapularis*. Five bird and three mammal species transmitted *Borrelia burgdorferi* to feeding larvae (n larvae tested= 2257) and we estimated that about one fifth of the *B. burgdorferi*-infected questing nymphs in the park acquired their infection from birds, the remaining being attributable to mice. Ground-foraging bird species were more parasitized than other birds, and species that inhabited open habitat were more frequently infested and were more likely to transmit *B. burgdorferi* to larval ticks feeding upon them. Female birds were more likely to transmit infection than males, without age differentiation, whereas in mice, adult males were more likely to transmit infection than juveniles and females. We also detected *Borrelia miyamotoi* in larvae collected from birds, and *Anaplasma phagocytophilum* from a larva collected from a white-footed mouse. This study highlights the importance of characterising the reservoir potential of alternative reservoir hosts and to quantify their contribution to transmission dynamics in different species assemblages. This information is key to identifying the most effective host-targeted risk mitigation actions.

Introduction

Tick-borne pathogens are emerging in many parts of North America, with warming climate and other environmental changes favoring range expansion of ticks and their pathogens into new regions [1]. In Canada, the blacklegged tick, *Ixodes scapularis*, is establishing new populations at higher latitudes bringing with it the risk of transmission of tick-borne pathogens to resident human populations. Among these pathogens, the most common is *Borrelia burgdorferi*, the agent of Lyme disease, but others are emerging and represent public health concerns including the agents of Anaplasmosis, Babesiosis, Powassan disease and *Borrelia miyamotoi* disease [1]. In order to establish enzootic transmission cycles, these pathogens depend on the interaction between tick vectors and vertebrate hosts that are capable of serving as reservoirs. The reservoir competence of a given host species is determined by its capacity to acquire and transmit the pathogen to another vertebrate (in this case via the tick vector), thus perpetuating the pathogen in the environment [2].

Multiple species of small mammals serve as reservoirs for emerging tick-borne pathogens in Canada [1]. Mouse species, chipmunks, squirrels, and shrews has been recognised as reservoirs of the agents of anaplasmosis and Lyme disease [3]. In particular, white-footed mice, *Peromyscus leucopus* are a reservoir for the agents of several tick-borne diseases (e.g. babesiosis, *Borrelia miyamotoi* disease, Powassan encephalitis) and is considered as the most important reservoir host for *Borrelia burgdorferi*, the bacterial cause of Lyme disease [3]. The high level of reservoir competence exhibited by white-footed mice for these pathogens has been attributed to multiple factors. First, this species is very efficient in transmitting infection to ticks. For example, a xenodiagnosis experiment, conducted on small and medium hosts captured in Connecticut forests, highlighted the highest reservoir competency of white-footed mice compared to the other species, using RT-PCR to quantify the number of *B. burgdorferi* bacteria per tick collected after bloodmeal completion and moulting [2]. Also, white-footed mice can remain infected and infectious for ticks life-long for some bacterial strains (reviewed by [4]). Finally, the ubiquity of white-footed mice in natural and anthropized ecosystems in northeastern North America is also thought to accentuate its importance as a reservoir of tick-borne pathogens in this region [5–7]. In numerous studies, birds have been identified as long-distance dispersers of ticks and tick-borne pathogens along their seasonal migration routes [8–11]. In Europe, where different genospecies of *B. burgdorferi* sensu lato circulate, the transmission dynamics of some genospecies (particularly *B. garinii*) are driven by avian reservoirs, and others (*B. afzelii*) by rodents [12]. In North America, multiple bird species are capable of acquiring and efficiently transmitting the species-generalist genospecies *B. burgdorferi* sensu stricto to

feeding ticks [13–17]. Despite these findings, the relative lower density of birds compared to that of rodents is thought to limit their overall contribution as reservoirs [18,19].

At the scale of an ecological community, the contribution of a species to the transmission dynamics of a tick-borne pathogen is determined by the proportion of ticks that acquired the pathogen from individuals of that species, and thus depends on the frequency with which they are fed upon by ticks, their level of infectivity and their abundance in the ecosystem [20]. In a modeling study, Giardina et al. [21] compared the proportion of nymphs that acquired their infection from birds versus rodents and concluded that birds had a negligible contribution to the overall transmission dynamics of *B. burgdorferi* s.s. However, empirical studies and data on the role of birds in local transmission cycles of *B. burgdorferi* s.s. and other tick-borne pathogens in North America are limited [22]. Greater knowledge of the role of birds is therefore needed to assess the risk of Lyme disease, and the potential impact of control measures. In particular, control strategies in which hosts are vaccinated or treated with acaricide are gaining research attention as promising avenues for the reduction of the environmental risk of tick-borne disease [23–25]. Identifying the main reservoirs and their relative importance will be critical to ensuring the efficacy of host-targeted control efforts.

The natural history of tick-borne pathogens other than *B. burgdorferi* has received even less research attention. The reservoir competence of American Robins (*Turdus migratorius*) and Gray Catbirds (*Dumetella carolinensis*) for *A. phagocytophilum* was tested in laboratory assays conducted by Johnston et al. [26] and the results suggested that these species were capable of transmitting the pathogen but were unlikely to play a significant role in transmission in a natural context. Two strains of *A. phagocytophilum* circulate in North America, one that is pathogenic to humans (Ap-ha) with rodents (e.g., white-footed mice, chipmunks, squirrels, and shrews) as the primary reservoir, and the other that is non-pathogenic to humans (Ap-variant 1) with white-tailed deer as the primary reservoir [27]. The reservoirs of *B. miyamotoi* are less well known. The white-footed mouse is a competent reservoir in eastern North America [28,29] and other species, including birds, may also act as reservoirs [30]. In a study conducted in the Netherlands, Wagemakers et al. [31] found similar rates of *B. miyamotoi* infection in biopsies from rodents and birds, while in the USA, a study revealed high prevalence of *B. miyamotoi* in wild turkeys [32]. However, further studies are needed to determine the reservoir hosts of *B. miyamotoi*, which is a challenging task because larvae can acquire infection transovarially from infected adult females and thus testing feeding larvae from hosts may not mean that the host was infected or acting as a reservoir [33].

In this study, we collected ticks and hosts in a forest with newly endemic Lyme disease risk in order to: i) characterize the distribution of three emerging zoonotic pathogens (*B. burgdorferi*, *B. miyamotoi*, and *A. phagocytophylum*) in ticks and tick hosts; ii) compare the contribution of avian hosts to *B. burgdorferi* transmission to that of white-footed mice; and iii) determine risk factors for tick infestation and *B. burgdorferi* infectivity among hosts. By comparing, for the first time in North America, the relative roles of breeding birds and rodents in maintaining enzootic cycles of emerging tick-borne pathogens including *B. burgdorferi*, we aim to provide a more complete picture of local host-vector-pathogen dynamics. This will improve understanding of the ecology of tick-borne pathogens and facilitate accurate risk assessment and development of effective host-targeted control strategies.

Materials and Methods

Field

This study was conducted at Mont Saint-Bruno National Park (Quebec), during the summers of 2016 to 2018 (Figure 5). Mont Saint-Bruno is a forested hill (elevation: 218 m above sea level) where stands of deciduous tree species dominate, mainly sugar maple (*Acer saccharum*), American beech (*Fagus grandifolia*) and red oak (*Quercus rubra*). There are also several open areas attributable to man-made modifications throughout the site's history, including former orchards, mills and cottage lots surrounded by gardens. This diverse habitat constitutes a biodiversity island of nearly 9 km², located in the middle of an urban and agricultural plain. Located just outside of the city of Montréal, it is a popular destination for hikes, and attracts approximately one million visitors each year. A local population of blacklegged ticks, *I. scapularis*, as well as *B. burgdorferi* transmission cycles, has been established at this location for several years [34,35].

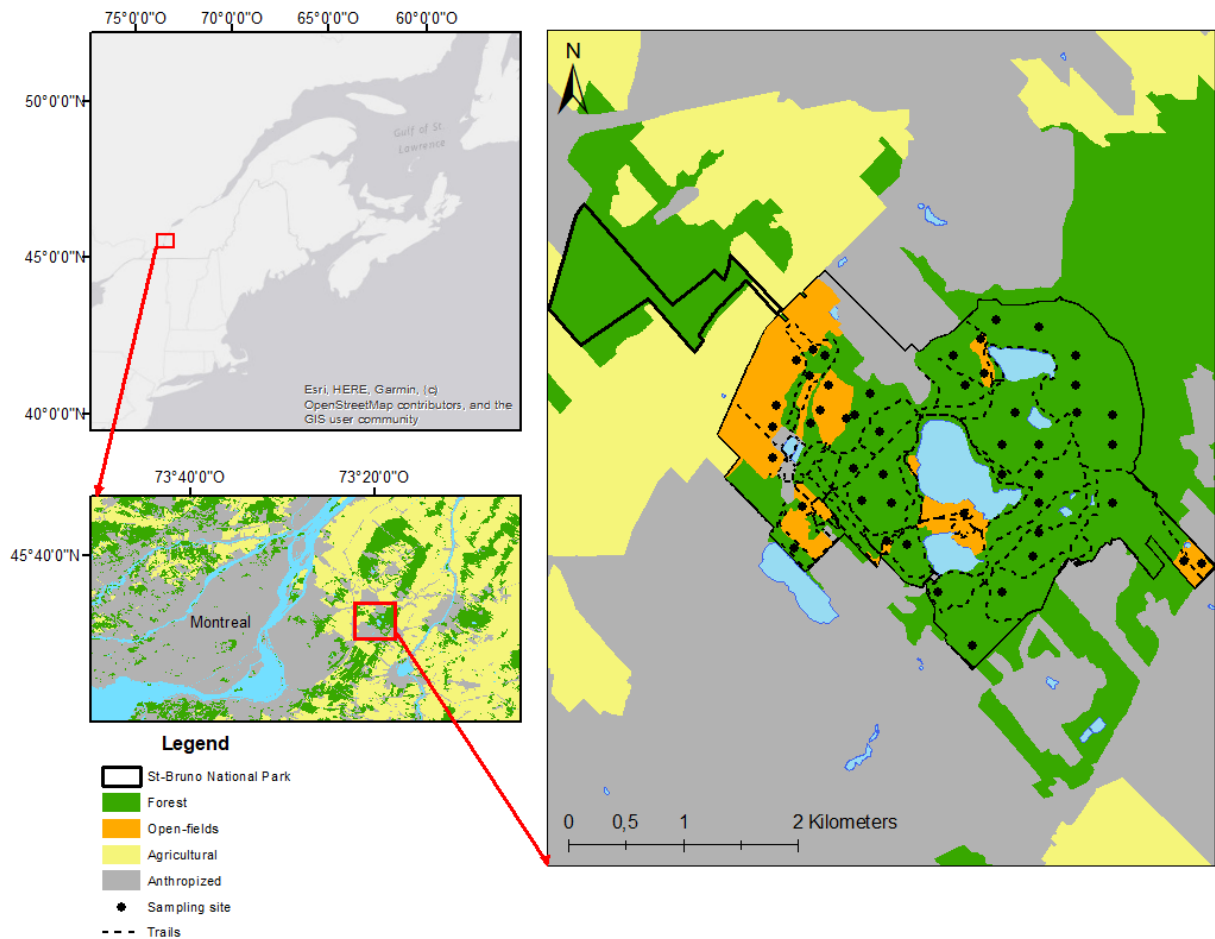


Figure 5. – The location of the study site and sampling localities in Quebec Canada*.

*For illustrative purposes, the map is an aggregated representation of habitat types and land use categories based on ecoforestry inventory data obtained from the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (<https://www.foretouverte.gouv.qc.ca/>). The base map is from OpenStreetMap and OpenStreetMap Foundation.

We collected questing ticks by drag sampling over a total area of 260 m² per visit, at 32 sites distributed throughout the forested areas of the park (Figure 5), once a month between May and October of each year of the study, as described in [36]. In 2018, we added two visits (June and July) at open-fields where the birds were captured (see below), in order to characterize the exposure of captured birds to ticks in their habitat.

We aimed to sample hosts during the main period of the year when they are abundant. These periods also covered the main period of immature tick activity at this site [36]. Small mammals were trapped at each of the 32 forest sites, over a five-week period in July for three consecutive years (2016-2018). Sites were sampled on a rotating basis, with an effort of four capture days per site per year. At each site, 30

Sherman™ live traps were placed in 100 x 40 m rectangular grids, baited with peanut butter and apples and checked twice daily. Captured rodents were anesthetized with isoflurane, each animal was then weighed, and the sex and species of each host was determined. For white-footed mice, the relative age of each individual was determined by a weight classification [37]. All captured rodents were marked individually with subcutaneous PIT tags (model HPT8, BioMark™), and the entire body surface of each host was examined visually for ticks. All attached ticks were removed using fine tipped forceps and ticks were placed into 1.5 ml tubes containing 70% ethanol. A 3 mm ear punch biopsy was collected from each rodent and placed in a 1.5 ml tube containing 70% ethanol and kept at room temperature until laboratory testing.

Birds were collected during 2017 and 2018 using four 12 meter-long mist nets (height= 2.6 m). To maximize diversity of captured birds, we collected birds at 16 open-field sites (Figure 5) in addition to a subset of 16 forest sites. We carried out two capture periods each year: the first one in early summer, during the breeding period, and the second one at the end of the summer, the post-breeding period during which family groups start to disperse [38]. In each trapping period, we censused and captured birds five days per week for five weeks (see below). At each site visit, we first conducted point counts using observation and characteristic bird song during the breeding period. Nets were opened from 5 to 11 a.m., unless adverse meteorological conditions such as heavy rain or extreme heat threatening the birds' well-being occurred. In order to maximise capture success, we lured birds to the nets using playback recordings of conspecific songs of detected species at each site. Studies have found that in addition to increasing the capture success of target species, the use of playbacks while using mist nests could also favor capture [39,40], or response [41] of other species, not targeted by the playback. We checked the nets and removed the birds as quickly as possible, with a maximum delay of 30 minutes. The bander's grip [42] was used in the majority of cases for bird handling and great care was taken with plumage to avoid damage to feathers or unnecessary displacement. Captured birds were processed according to the order of capture and size of birds, with priority given to smaller birds. Species and sex of captured birds were determined and relative age (juveniles corresponding to hatch-year birds (HY) and adults second-year birds (SY) and after second-year (ASY) birds) of each capture was estimated according to molt and plumage [43]. Each bird was weighed, marked individually with unique bands, and examined visually for ticks. Attached ticks and biopsies were collected as described for rodents except a skin biopsy was collected from the prepatagial membrane of each bird using 2 mm a disposable biopsy punch. Biopsy samples were placed in tubes containing saline buffered with glycerin, preserved on ice in the field and frozen in the laboratory [44]. Any bird showing early signs of hypothermia were placed in coolers containing air-activated heat packs until they recovered, after which they were released.

Every captured animal was released at the site of capture following manipulations. All animal manipulation protocols were approved by Université de Montréal ethics committee (certificates no: 16-Rech-1837, 17-Rech-1837 and 18-Rech-1837). Bird captures were authorized by Canadian Wildlife Service (permit no: 10739D) and small mammals captures were authorized by Quebec Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (certificates no: 2016SF2063R16, 20170508222316SF and 2018425241416-SF).

All ticks found on animals or removed from drag cloths were sent to the National Microbiology Laboratory for species identification and pathogen testing.

Diagnostic testing for tick-borne pathogens

All ticks were identified to species using taxonomic keys [45–47]. For ticks collected by drag sampling, only a subset of up to 30 ticks of each stage per location per year were tested. For ticks removed from hosts, we tested all larvae, and a subset of up to 30 nymphs per infested host species for nymphs collected from birds. Nymphs removed from small mammals were not tested. Level of blood engorgement was determined visually and scored as: partially to fully engorged, slightly engorged, and unfed. Unfed larvae from the same individual hosts were pooled together for testing (pool sizes ranged from 2 to 27 ticks). The samples were processed within approximately one year from the date of collection. Extraction of DNA from ticks and biopsy samples was performed according to the manufacturer’s protocol using QIAGEN®DNeasy®96 Tissue kits (QIAGEN Inc., Mississauga, ON, Canada). Real-time PCR was used to detect *B. burgdorferi*, *B. miyamotoi* and *A. phagocytophilum*. Briefly, extracted DNA was screened using a duplex real-time PCR assay targeting the *23S* and *msp2* genes of *Borrelia* spp. and *A. phagocytophilum*, respectively [48]. *Borrelia*-positive samples were subsequently tested for *B. burgdorferi* and *B. miyamotoi* using a second *ospA/flab* duplex assay [49]. Biopsies from birds were taken only in 2017, and since no positive samples were detected (see discussion), we then abandoned this technique in subsequent years. DNA collected from biopsies of *Peromyscus* spp. was also screened using species-specific primers (*CO1*) in multiplex PCR to differentiate between the sympatric and morphologically similar deer mice (*Peromyscus maniculatus*) and white-footed mice (*P. leucopus*) [50].

Statistical analysis

Pathogen prevalence in *I. scapularis* ticks

All analyses were carried out using R v. 4.0.3 [51]. We compared the prevalence of the three pathogens tested in *I. scapularis* ticks using Chi-square tests, according to their origin: questing nymphs in the environment, or feeding larvae on a host. We obtained the proportion of feeding larvae that acquired *B.*

burgdorferi for each host species by combining results of ticks tested individually and pools of unfed ticks in a weighted (by the number of ticks) mean. We estimated the proportion of infected ticks in each pool using the Maximum-Likelihood Estimation Infection Ratio method [52].

Host risk factors for tick infestation and *B. burgdorferi* infectivity

To analyze the risk factors for tick infestation density and the probability of transmission of *B. burgdorferi* to feeding ticks, we constructed generalized mixed models with the package *glmmTMB*, version 1.1.1 [53]. The individual host was used as the analytical level. Infestation density refers to the number of ticks per host examined in our sample, including uninfested hosts [54]. Vertical transmission of *B. burgdorferi* does not occur in *I. scapularis* [33]. We therefore used infection in feeding larvae as an indicator that hosts could infect ticks [6,55], and quantified infectivity as the proportion of larvae infected after feeding on a given host. We used negative binomial distributions for the infestation models, and a binomial distribution with a logit link for the infectivity models. The dependent variables for these two models were: 1) the number of larvae per individual and 2) the proportion of infected versus uninfected larvae. As explanatory variables, we tested a set of variables that could impact the probability of contact between hosts and ticks, and the probability of pathogen transmission between them, as identified in other studies (Table 5).

Tableau 5. – Description of variables tested in host infestation and infectivity models.

Type	Variable	Infestation		Infectivity		Unit	Expected relationship
		Birds	Mice	Birds	Mice		
Intrinsic factors	Age	X	X	X	X	Juvenile / Adult	A > J
	Sex	X	X	X	X	Male / Female	M > F
	Weight	X	X	X	X	Grams	+
	Fat score	X		X		0 - 4	-
Taxonomic	Family			X		8 bird families	Different immune responses
Life-history traits	Nest location	X		X		Low (ground) / High (building, cavity, shrub or tree)	L > H
	Feeding behavior	X		X		Bark Forager, foliage gleaner, ground forager, in flight (flycatching, or hovering)	GF > BF > FG > F
	Main habitat	X		X		Forest / Open-fields (open woodland, scrub, grassland and marshes)	F > O
Corrections	Questing larvae by Julian day and year	X	X			Number of ticks	+
	Year			X	X	2017, 2018	NA
	Site ID	X	X	X	X	48 sites	Random intercept
	Engorged feeding larvae			X	X	Number of ticks	+

Intrinsic individual factors such as age and sex of animals are thought to impact the risk of infestation and infectivity in mice [35,56] and other factors such as weight and body condition in birds [8]. Given the wide diversity of avian species present at the study site and in order to explore ecological factors associated with different levels of risk between species, we also included in the bird models life history traits that are thought to modify the probability of contact with ticks, namely nest placement, foraging behavior, and preferred habitat of the species [22]. The classification of life history traits by species was based on that

of the Cornell Lab of Ornithology [57]. Families were added to the bird infectivity model to account for the fact that different taxonomic groups may have developed different immune responses to tick-borne infections [15]. Next, to account for the spatial and temporal dependence that our infestation data may have, we added a capture site ID as a random intercept term, as well as the average predicted density of questing larvae in the environment on the calendar day of capture as a fixed effect term, which corrects for seasonal variability attributable to tick phenology [36]. This correction is necessary because the infestation density of hosts is driven by the contact rate with vectors, which in turns depends on the density of ticks in the environment [58]. Finally, since *B. burgdorferi* multiplies in the tick as it ingests blood from the infected host [59], we added the proportion of feeding larvae on each host that were engorged as a predictor in the infectivity models. Prior to model building, we verified that there was no collinearity between the explanatory variables, using a variance inflation factor (VIF) threshold of 3 [60]. The final models were selected by backward stepwise elimination. For categorical variables, we compared the levels with the Tukey adjustment for multiple comparisons with a significance level of $p=0.05$. We finally confirmed the absence of residual spatial autocorrelation in the final models using Moran's I tests [61], implemented with package *ape*, version 5.5 [62]. The fit of the models was verified graphically and with the diagnostic tests of the *DHARMA* package, version 0.4.1 [63].

Contribution of hosts to *B. burgdorferi* transmission

We estimated the reservoir potential (RP) of each species for which we detected *B. burgdorferi* according to Equation 1 [6], where the parameter *Infestation_i* represents the average larval infestation density of individuals of species *i*, *Infectivity_i* the average proportion of larvae infected after feeding on individuals of a given species *i*, and *Host density_i* the estimated population density of the species *i* in our study area (number of individuals per hectare).

$$RP_i = Infestation_i * Infectivity_i * Host\ density_i \quad (1).$$

Capture periods for birds and mice did not overlap, so to compare between birds and mice as hosts for larvae, we adjusted observed tick abundance on hosts according to the seasonality of larvae in the environment [35,64]. To do so, we first constructed a model for individual infestation density in reservoir birds and another for white-footed mice (all *Peromyscus* spp. captured were determined to be white-footed mouse and not deer mouse by PCR). Variables included in these models were age, sex and weight of the animal. For birds, we took into account the non-independence of data from individuals of the same species, but grouped them by family, since the highly variable number of observations per species prevented us from using this factor in the models, generating convergence problems. To these variables

we added a predicted value for larval density in the environment on the day of capture according to smoothed seasonality curves as described in Dumas et al. [36]. Capture site was included as a random effect to correct for spatial dependence and repeated measurements at the site [60]. We excluded recaptures in the calculation of infestation density to avoid a possible bias associated with the lack of independence between tick abundance on hosts and their capture status (first capture versus recapture). Ticks were removed from animals as part of processing and the same rodents could be recaptured within the same week. This was not true for birds though because successive capture periods at the same site were spaced a few weeks apart. For both models, we performed backward stepwise model selection and a negative binomial distribution using the package *glmmTMB*, version 1.1.1 [53]. We then calculated the values predicted by the model for a reference date (the 200th day since January 1st), which corresponds to the middle of the capture period of both groups, as the corrected value for calculation of the species reservoir potential.

White-footed mice were the only small mammal species for which we obtained sufficient captures in order to estimate population density. Raccoons in our study area frequently disturbed rodent traps leading to unequal sampling efforts between sites and visits. We therefore used a spatially explicit capture-recapture (package *secr*, version 4.4.1) method, allowing us to account for uneven sampling effort [65]. Disturbed traps were considered to be active at 50%, as the trap may have been sprung at any time during its deployment period. We set the influence distance of the traps to 4 times the spatial scale parameter (representing the tendency for detections to be localised), with a half-normal detection function (detection probability declines with increasing distance from the traps [66]). We estimated density for each site and year then used the average of these values as the overall density of the species in the study area.

We estimated bird density from point count surveys, which we conducted twice each year at each of the sites, during the breeding season. The point counts were all conducted between 5:00 and 9:30 am, on days without rain and with winds below 25 kilometres per hour. At each visit, three replicate blocks of five minutes were performed to maximize detection. Every bird heard or seen was directly identified by trained observers. We used the maximum number of male individuals in a 100-meter radius at any 5 minute listening block as a baseline value for each species, to which we added juvenile and female density estimates, assuming a 1:1 male-to-female ratio [21] and a juvenile-to-adult ratio calculated using capture data from the post-fledging period (August). We then estimated abundance of every species for the entire study area by calculating the mean number of individuals present per site and habitat type (forest vs. open

fields) and weighting this value by the proportion of the study area covered by each habitat. Finally, these estimates were adjusted to account for variable detectability of bird species, which is associated with the average frequency at which individuals of a species produce sound signals, the singing rate (SR), and the average distance at which their song can be detected, the detection distance (DD) [67]. Although these two parameters can be estimated directly from survey data, we detected too few individuals of each species to perform the analysis and we instead used published estimates [67] based on a time-removal model for SR [68] and a distance-sampling model [69] for DD. SR defines the probability that individuals of a given species are available to be perceived, if present (availability, p , Equation 2), and DD defines the probability that an individual of the species will be detected if it produces a sound signal (perceptibility, q , Equation 3). The probability of detection is the product of these two components (pq) [70].

$$p = 1 - \exp(-t * SR) \quad (2)$$

$$q = \frac{DD^2 (1 - \exp(-r^2/DD^2))}{r^2} \quad (3)$$

where t is the duration of the listening period in minutes,

SR is the singing rate of the species,

DD is the detection distance of the species and

r is the radius of the listening area in meters.

We compared the relative contribution of each species and family by calculating their relative reservoir potential (RRP) according to Equation 4 [6] with the numerator being the RP of the species or the sum of the RPs of the family and the denominator being the sum of the RPs of all species considered.

$$RRP = \frac{RP_i}{\sum s (RP_i)} \quad (4)$$

Results

Field sampling of ticks and hosts

We collected 25,150 larvae, 4,177 nymphs and 232 adult blacklegged ticks by drag sampling. The mean density of nymphs (DON) was 3.2/100 m² (s.d. 4.8) and ranged from 0 to 42.7 nymphs/100 m².

Small mammal trapping resulted in the collection of 665 mice (*P. leucopus*), 13 Eastern chipmunks (*Tamias striatus*), 15 Northern short-tailed shrew (*Blarina brevicauda*) and one Red-backed vole (*Myodes gapperi*). Of these, 249 mice and 18 chipmunks were recaptured at least once. We found 470 (70.68%) mice, 12 (92.31%) chipmunks and 2 (13.33%) shrews infested with at least one tick. Ticks were not found on the only vole captured. The abundance of larvae and nymphs per hosts were, respectively, 2.32 and 0.17 for mice, 2.4 and 5.77 for chipmunks and 0.23 and 0 for shrews. Ticks collected from small mammals were predominantly attached to the ears.

We captured 849 birds belonging to 50 different species, and 78 individuals were recaptured at least once. Birds from 8 families accounted for 86% of all captures (from the most to the least common these were: *Parulidae*, *Passerellidae*, *Turdidae*, *Fringillidae*, *Paridae*, *Picidae*, *Vireonidae* and *Tyrannidae*, Table 6). Ticks were found on 245 (28.86%) birds, with the majority of these ticks removed from members of the *Passerellidae* (37.41%), *Turdidae* (31.11%) and *Parulidae* (17.04%) families. Among all the bird species captured, the abundance of larvae and nymphs was 0.50 and 0.65 ticks per individual, respectively (Table 6). Two birds carried *Ixodes muris* nymphs, a Song Sparrow (*Melospiza melodia*) with two ticks and a White-throated Sparrow (*Zonotrichia albicollis*) with one. Ticks collected from birds were predominantly attached around the eyes and beak.

Tableau 6. – Summary of *Ixodes scapularis* infestation and *Borrelia burgdorferi*, *Borrelia miyamotoi* and *Anaplasma phagocytophilum* infection detected in ticks feeding on breeding birds captured and censused at Mont-Saint-Bruno National Park in 2017 and 2018.

Birds			Feeding larvae									Feeding nymphs				
Species	No. captured	Density (ind/ha)	Infestation prevalence	No. ticks collected	Infestation intensity ¹	Mean infectivity ²	Pos. Bb ³ (n)	MLE IR pools ⁴	No. ticks in pools	Pos. Bm ⁵ (n)	Pos. Ap ⁶ (n)	No. ticks collected	Tested (n)	Pos. Bb (n)	Pos. Bm (n)	Pos. Ap (n)
Birds that have infested <i>I. scapularis</i> feeding larvae with <i>B. burgdorferi</i>																
Chipping Sparrow	18	0.57	0.33	19	3.17	0.11	17	0	2	0	0	28	26	1	0	2
Hermit Thrush	39	1.57	0.74	75	2.59	0.19	61	0.08	14	1	0	141	30	6	0	3
House Wren	2	0.19	0.50	10	10.00	0.20	5	0	5	0	0	2	2	0	0	0
Dark-eyed Junco	3	0.27	0.33	1	1.00	1.00	1	-	0	0	0	4	2	1	0	0
Song Sparrow	107	1.16	0.31	181	5.48	0.20	99	0.09	82	1	0	296	34	4	1	0
Subtotal	169	3.77	0.44	286	4.45	0.34	183	0.08	103	2	0	471	94	12	1	5
Birds that were infested with <i>I. scapularis</i> but that did not transmit <i>B. burgdorferi</i> infection																
American Goldfinch	86	9.16	0.01	1	1.00	0.00	0	0.00	0	0	0	2	2	1	0	0
American Redstart	24	6.93	0.04	1	1.00	0.00	0	0.00	0	0	0	4	4	1	0	0
American Robin	1	1.19	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	2	1	1	0	0
Black and white Warbler	10	-	0.30	3	1.00	0.00	0	0.00	0	0	0	8	7	1	0	0

Birds			Feeding larvae									Feeding nymphs				
Species	No. captured	Density (ind/ha)	Infestation prevalence	No. ticks collected	Infestation intensity ¹	Mean infectivity ²	Pos. Bb ³ (n)	MLE IR pools ⁴	No. ticks in pools	Pos. Bm ⁵ (n)	Pos. Ap ⁶ (n)	No. ticks collected	Tested (n)	Pos. Bb (n)	Pos. Bm (n)	Pos. Ap (n)
Black-billed Cuckoo	2	-	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	1	1	0	0	0
Black-capped Chickadee	74	9.09	0.05	10	2.50	0.00	0	0.00	0	0	0	3	3	1	0	0
Brown-headed Cowbird	4	0.27	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	1	1	1	0	0
Blue Jay	1	1.01	1.00	6	6.00	0.00	0	0.00	0	0	0	1	1	1	0	0
Cedar Waxwing	25	11.17	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	11	10	1	0	3
Common Yellowthroat	28	0.93	0.11	10	3.33	0.00	0	0.00	0	0	0	25	24	2	0	2
Eastern Phoebe	15	0.32	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	1	1	1	0	0
Gray Catbird	26	-	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	4	4	1	0	1
Indigo Bunting	13	0.62	0.08	1	1.00	0.00	0	0.00	0	0	0	7	7	0	0	2
Northern cardinal	8	-	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	4	4	2	0	0
Ovenbird	49	3.17	0.31	39	2.60	0.00	0	0.00	0	0	0	10	9	0	0	0
Pileated Woodpecker	3	1.43	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	1	1	0	0	0
Rose-breasted Grosbeak	6	0.86	0.17	2	2.00	0.00	0	0.00	0	0	0	1	1	0	0	0

Birds			Feeding larvae									Feeding nymphs				
Species	No. captured	Density (ind/ha)	Infestation prevalence	No. ticks collected	Infestation intensity ¹	Mean infectivity ²	Pos. Bb ³ (n)	MLE IR pools ⁴	No. ticks in pools	Pos. Bm ⁵ (n)	Pos. Ap ⁶ (n)	No. ticks collected	Tested (n)	Pos. Bb (n)	Pos. Bm (n)	Pos. Ap (n)
Red-eyed Vireo	54	4.92	0.02	1	1.00	0.00	0	0.00	0	0	0	2	2	0	0	0
Scarlet Tanager	2	2.08	0.50	1	1.00	0.00	0	0.00	0	0	0	3	3	2	0	0
Veery	46	2.36	0.20	12	1.33	0.00	0	0.00	0	1	0	57	31	3	0	6
White-breasted Nuthatch	28	2.60	0.11	6	2.00	0.00	0	0.00	0	0	0	6	6	1	0	0
Wood Thrush	17	0.72	0.18	11	3.67	0.00	0	0.00	0	0	0	20	18	0	1	0
White-throated Sparrow	5	0.11	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	3	3	1	0	1
Subtotal	527	58.92	0.13	104	1.28	0.00	0	0.00	0	1	0	177	144	21	1	15
Birds not infested with <i>I. scapularis</i>																
Blue-headed Vireo	1	0.67	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Blackburnian Warbler	6	1.08	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Brown Creeper	1		0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Black-throated Green Warbler	25	4.90	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-

Birds			Feeding larvae									Feeding nymphs				
Species	No. captured	Density (ind/ha)	Infestation prevalence	No. ticks collected	Infestation intensity ¹	Mean infectivity ²	Pos. Bb ³ (n)	MLE IR pools ⁴	No. ticks in pools	Pos. Bm ⁵ (n)	Pos. Ap ⁶ (n)	No. ticks collected	Tested (n)	Pos. Bb (n)	Pos. Bm (n)	Pos. Ap (n)
Chestnut-sided Warbler	4	0.19	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Downy Woodpecker	24	2.95	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Eastern Wood-Pewee	14	2.46	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Field Sparrow	1	-	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Great-crested Flycatcher	7	-	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Hairy Woodpecker	11	2.76	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Least Flycatcher	6	2.34	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Purple Finch	1	0.12	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Red-breasted nuthatch	2	-	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Ruby-throated Hummingbird	1	1.61	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Swamp Sparrow	2	0.03	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Swainson's Thrush	1	-	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-

Birds			Feeding larvae									Feeding nymphs				
Species	No. captured	Density (ind/ha)	Infestation prevalence	No. ticks collected	Infestation intensity ¹	Mean infectivity ²	Pos. Bb ³ (n)	MLE IR pools ⁴	No. ticks in pools	Pos. Bm ⁵ (n)	Pos. Ap ⁶ (n)	No. ticks collected	Tested (n)	Pos. Bb (n)	Pos. Bm (n)	Pos. Ap (n)
Tennessee Warbler	1	-	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Traill's flycatcher	6	-	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Yellow-bellied Flycatcher	4	-	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Yellow-bellied Sapsucker	18	2.41	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Yellow Warbler	13	0.91	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Northern Flicker	4	-	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Subtotal	153	23.52	0.00	0	0.00	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-

¹Mean number of ticks per infested host in our sample

²Weighted mean between results from larvae tested individually and pooled unfed larvae, according to the number of ticks

³Bb : Number of *Borrelia burgdorferi* positive ticks

⁴Maximum-Likelihood Estimation Infection Ratio calculated from pools of unfed larvae

⁵Bm : Number of *Borrelia miyamotoi* positive ticks

⁶Ap : Number of *Anaplasma phagocytophilum* positive ticks

Tick-borne pathogens detected in hosts tissues

We tested 625 biopsies from mice and 212 (33.92%) were positive for *B. burgdorferi*, 3 (0.48%) for *B. miyamotoi* and none for *A. phagocytophilum*. We tested 13 chipmunk biopsies and 11 (84.62%) were positive for *B. burgdorferi*, 2 (15.38%) for *B. miyamotoi* and 1 (7.69%) for *A. phagocytophilum*. The detection of *B. burgdorferi* from biopsy samples and from feeding larvae collected from the same individuals showed good agreement (Cohen's kappa= 0.67, $p < 0.01$). Pathogens were not detected in any of the bird biopsies (n=262).

Pathogen prevalence in *I. scapularis* ticks

We tested 2,210 questing nymphs (63.52% of the total questing nymphs collected) and found an overall prevalence of 9.10% (range: 7.98-10.55%) for *B. burgdorferi* across the three years of the study. The prevalence of infection was lower for other pathogens, with values of 0.77% for *B. miyamotoi* and 2.26% for *A. phagocytophilum*. We did not find any co-infections in the questing nymphs.

We tested all 2,257 *I. scapularis* feeding larvae (including 1,226 ticks tested individually and 1,031 unfed ticks tested in pools), which were collected from 19 bird species and three small mammal species. *Borrelia burgdorferi* prevalence in feeding larvae (26.97%) was higher than in questing nymphs (9.10%, $\chi^2 = 204.19$, $p < 0.001$, Table 7). Similarly, the prevalence of *B. miyamotoi* was higher in feeding larvae (1.47%) than in questing nymphs (0.77%, $\chi^2 = 3.98$, $p = 0.05$). Larvae infected with *B. miyamotoi* were collected from three birds (one Hermit Thrush (*Catharus guttatus*), one Song Sparrow and one Veery (*Catharus fuscescens*); prevalence: 0.77%; Tables 6 –7), 15 mice (prevalence: 1.47%, Table 7) and one chipmunk (prevalence: 13.64%, Table 7). *Anaplasma phagocytophilum* was also present at low levels in our samples, but more prevalent in questing nymphs (2.26%) than in feeding larvae (0.64%, $\chi^2 = 29.04$, $p < 0.001$, Table 7). Co-infections of *B. burgdorferi* and *B. miyamotoi*, were detected in 15/929 larvae tested individually and 4/197 pools (prevalence: 1.04%) feeding on seven white-footed mice and from 2/16 larvae tested individually (prevalence: 9.09%) collected from one chipmunk.

Tableau 7. – Prevalence (%) of *B. burgdorferi*, *B. miyamotoi* and *A. phagocytophilum* in questing nymphs and larvae removed from hosts with -95% confidence intervals of exact binomial tests.

Pathogen	Questing nymphs	Feeding larvae								
		Mice			Chipmunks			Birds all sp.		
		Tested individually	Tested in pools	Combined	Tested individually	Tested in pools	Combined	Tested individually	Tested in pools	Combined
<i>B. burgdorferi</i> (Bb)	9.1 [7.9-10.3] (201)	46.93 [43.68-50.20] (436)	12.22 [9.88-14.87] (85)	29.73 [26.93-32.69] (521)	37.50 [15.20-64.57] (6)	0.00 [0.00-27.39] (0)	27.27 [11.05-54.43] (6)	17.63 [13.33-22.62] (49)	5.67 [2.04-12.05] (5)	14.19 [10.09-19.59] (54)
<i>B. miyamotoi</i> (Bm)	0.8 [0.4-1.2] (17)	2.37 [1.47-3.56] (22)	0.57 [0.20-1.22] (5)	1.47 [0.85-2.40] (27)	18.75 [4.05-45.65] (3)	0.00 [0.00-27.39] (0)	13.64 [2.94-40.67] (3)	1.08 [0.22-3.12] (3)	0.00 [0.00-1.70] (0)	0.77 [0.16-2.71] (3)
<i>A. phagocytophilum</i> (Ap)	2.3 [1.7-3.0] (50)	0.11 [0.00-0.60] (1)	0.00 [0.00-0.21] (0)	0.05 [0.00-0.41] (1)	0.00 [0.00-0.00] (0)	0.00 [0.00-27.39] (0)	0.00 [0.00-7.47] (0)	0.00 [0.00-0.00] (0)	0.00 [0.00-1.70] (0)	0.00 [0.00-0.49] (0)
Coinfections Bb - Bm	0.00 [0.0-0.2] (0)	1.61 [0.91-2.65] (15)	0.45 [0.14-1.04] (4)	1.04 [0.53-1.85] (19)	12.50 [1.55-38.35] (2)	0.00 [0.00-27.39] (0)	9.09 [1.13-35.36] (2)	0.00 [0.00-0.00] (0)	0.00 [0.00-1.70] (0)	0.00 [0.00-0.49] (0)
Coinfections Bb - Ap	0.00 [0.0-0.2] (0)	0.00 [0.00-0.00] (0)	0.00 [0.00-0.21] (0)	0.00 [0.00-0.10] (0)	0 [0.00-0.00] (0)	0.00 [0.00-27.39] (0)	0.00 [0.00-7.47] (0)	0.00 [0.00-0.00] (0)	0.00 [0.00-1.70] (0)	0.00 [0.00-0.49] (0)
Number of ticks	2210	929	197	1126	16	1	17	278	24	302

Ticks partially fed to fully engorged with hosts's blood were tested individually, and unfed ticks were tested in pools per host. The numbers in brackets indicate confidence intervals and the numbers in parenthesis indicate number of positive ticks among those tested, for each category.

The prevalence of *B. burgdorferi* in larvae collected from 138 mice and 2 chipmunks was 29.73% and 27.27%, respectively (Table 7). None of the three larvae collected from shrews were infected with pathogens. The prevalence of *B. burgdorferi*-infected larvae collected from birds was 14.19% (Table 7), ranging from 0 to 100% (1/1 infected larva collected from a Dark-eyed Junco (*Junco hyemalis*)), depending on the species.

Of the three *I. muris* nymphs collected from birds, two were infected with *B. burgdorferi* (prevalence: 66.67%) and the remaining nymph was infected with *A. phagocytophilum* (prevalence: 33.33%).

Hosts risk factors for infestation with blacklegged ticks and infectivity with *B. burgdorferi*

We found a positive relationship between the density of larvae collected by drag sampling and tick infestation density on hosts (Table 8). In birds, open-habitat species carried 2.56 times more [95% CI: 1.45-4.50] larvae than forest species. Ground-nesting species carried 2.86 times more [95% CI: 1.69-4.86] larvae than species that nest in trees or shrubs (Table 5). Feeding behavior was also explanatory in some cases; ground foragers carried 7.74 times more larvae [95% CI: 3.36-17.81] than foliage gleaners, but the differences were not significant when comparing other feeding behaviors with each other (multiple comparisons with Tukey adjustment, $p=0.05$). For mice, sex of the host was the only intrinsic factor to be significantly associated with the number of ticks infesting hosts, where males carried on average 1.51 times more larvae [95% CI: 1.16-1.97] than females. In both cases, the data followed a negative binomial distribution and both models showed no significant residual spatial autocorrelation (bird model: $p=0.52$, mouse model: $p=0.26$).

The factors determining the probability of transmission of *B. burgdorferi* to larvae were different in birds and mice (Table 8). Sex of the host influenced transmission in both cases, but conversely: females were associated with a higher probability of infection in birds (OR: 3.98 [95% CI: 1.48-10.72]), whereas in mice, males were more likely to transmit infection (marginally significant association, $p=0.059$, OR: 1.26 [95% CI: 1.09-1.93]) than females. Age affected this probability only in mice, where adults were at higher risk of transmitting infection than juveniles (OR: 3.67 [95% CI: 2.41-5.58]). As with the tick abundance, birds living in open-habitats were more likely than forest species (OR: 10.42 [95% CI: 1.27-85.38]) to infect feeding ticks. Finally, ticks that fed on a host for longer were more likely to transmit infection but this relationship was only significant for mice. Because of overdispersion in the mouse data (dispersion parameter= 2.09), we fitted the model using a beta binomial distribution [71]. For the bird model, the dispersion was less pronounced (dispersion parameter= 1.86) and the beta-binomial distribution did not improve the fit, so

the binomial distribution was retained. Neither model showed significant residual spatial autocorrelation (bird model: $p=0.97$, mouse model: $p=0.11$).

Tableau 8. – Fixed effect parameter estimates for the best generalized mixed models of larval abundance on hosts (models 1 and 2) and the probability of transmission of *B. burgdorferi* from host to feeding larva (models 3 and 4) in 2017 and 2018*.

Parameters	β	SE	<i>P</i>
Model 1: Birds infestation			
(Intercept)	-2.472	0.379	<0.001
Habitat			
<i>Open fields (vs. Forest)</i>	1.052	0.270	<0.001
Nest location			
<i>Low (vs. High)</i>	0.940	0.288	<0.001
Feeding behavior			
<i>Bark forager (vs. Ground forager)</i>	-1.117	0.591	0.059
<i>In flight (vs. Ground forager)</i>	-0.192	0.006	0.997
<i>Foliage gleaner (vs. Ground forager)</i>	-2.046	0.425	<0.001
Predicted density of questing larvae	0.063	0.010	<0.001
Model 2: Mice infestation			
(Intercept)	-1.123	0.221	<0.001
Sex			
<i>Male (vs. Female)</i>	0.413	0.135	0.002
Predicted density of questing larvae	0.123	0.010	<0.001
Model 3: Birds infectivity			
(Intercept)	-3.472	1.068	0.001
Sex			
<i>Female (vs. Male)</i>	1.382	0.505	0.006
Habitat			
<i>Open fields (vs. Forest)</i>	2.344	1.073	0.029
Model 4: Mice infectivity			
(Intercept)	-1.006	0.228	<0.001
Sex	0.427	0.226	0.059
<i>Female (vs. Male)</i>			
Age	1.299	0.214	<0.001
<i>Adults (vs. Juvenile)</i>			
Number of engorged larvae	0.233	0.079	0.003

*The first models (1 and 2) were fitted with a negative binomial distribution, and the second (3 and 4) with binomial and beta binomial distributions respectively. For all models, the capture site was included as a random effect.

Contribution of hosts to *B. burgdorferi* transmission cycles

We compared *B. burgdorferi* reservoir potential of species for which we found feeding larvae infected by this pathogen, and for which we could obtain population density estimates in our study area. This analysis therefore excluded the Eastern chipmunks, for which we found infected larvae but captured insufficient animals to accurately estimate density.

We found infected larvae on five species of birds: Dark-eyed Junco, Song Sparrow, Chipping Sparrow (*Spizella passerina*), House Wren (*Troglodytes aedon*) and Hermit Thrush. The density of these species ranged from 0.27 to 1.57 individuals per hectare and the most abundant species in our study area were the Song Sparrow (n=60) and Hermit Thrush (n=36). The average abundance of larvae on birds of these five species was 1.47 larvae and ranged from 0.88 to 5.00 larvae, depending on the species (Table 9). The average infectivity of individuals ranged from 11 to 100% (the only larva found on Dark-eyed Juncos was infected) and from 19 to 20% by family. Comparing the species in which we detected *B. burgdorferi* by family, these represented between 1 and 11% of the relative reservoir potential, together totaling 18% of the estimated transmissions in this host community (Table 9).

Tableau 9. – A comparison of the reservoir potential for the hosts individuals in which we detected *B. burgdorferi*, grouped by species and by family.

Species / Family ¹	Infestation			Infectivity		Density	Reservoir potential (RP)		Relative reservoir potential (RRP)	
	No. individuals examined ²	Observed larvae density	Model-adjusted ³	Average individuals infectivity ⁴	No. feeding larvae analysed	Species density (ind/ha)	RP-raw	RP-adjusted	RRP-raw	RRP-adjusted
<i>Passerellidae</i>	78	1.19	0.61	0.20	201	2.00	0.47	0.24	0.08	0.06
Chipping Sparrow	16	0.88	0.70	0.11	19	0.57	0.05	0.04	0.01	0.01
Dark-eyed Junco	2	0.50	0.54	1.00	1	0.27	0.14	0.15	0.02	0.03
Song Sparrow	60	1.30	0.59	0.20	181	1.16	0.31	0.14	0.05	0.03
<i>Turdidae</i>	36	1.86	1.62	0.19	75	1.57	0.55	0.48	0.09	0.11
Hermit Thrush	36	1.86	1.62	0.19	75	1.57	0.55	0.48	0.09	0.11
<i>Troglodytidae</i>	2	5.00	1.64	0.20	10	0.19	0.19	0.06	0.03	0.01
House Wren	2	5.00	1.64	0.20	10	0.19	0.19	0.06	0.03	0.01
<i>Cricetidae</i>	450	2.71	1.99	0.30	1842	6.02	4.87	3.58	0.80	0.82
White-footed mouse	450	2.71	1.99	0.30	1842	6.02	4.87	3.58	0.80	0.80

¹Data are aggregated by species or family. The relative reservoir potential (RRP) indices sum up to 1 in both cases.

²Excludes recaptured individuals and those for whom there was missing data in the variables included in the infestation model.

³ Rates adjusted according to predictions of the number of feeding larvae for Julian day 200 of each sampling year, based on negative binomial GLMMs models of host infestation.

⁴Weighted means of results from larvae tested individually and pools of unfed larvae

A total of 450 individual white-footed mice were included in the analysis of reservoir potential and the estimated density of this species was 6.02 individuals per hectare. The average number of ticks on mice was 2.71 larvae per individual, the observed infectivity in mice was 30% and their reservoir potential, relative to the bird species was 82% of estimated transmissions (Table 9).

Discussion

In this fine-scale field study, we investigated and compared the role of breeding birds to rodents in local transmission dynamics of *B. burgdorferi* s.s., *A. phagocytophilum* and *B. miyamotoi*, which are emerging pathogens in southeastern Canada. We provided a first record of *B. miyamotoi* detected from larvae collected from birds. Our intensive sampling of breeding birds allowed us to highlight the contribution of this host group to the transmission cycle of the most prevalent tick-borne pathogen, *B. burgdorferi*. Nearly one third of captured birds were infested with *I. scapularis*, five species could efficiently transmit *B. burgdorferi* to larvae during their blood meal and based on these data we estimated that birds may account for approximately one fifth of the infected host-seeking *I. scapularis* nymphs in the park. In small mammals, white-footed mice dominated the sample and accounted for the remaining 80% of estimated nymph infections by *B. burgdorferi*. Given that this tick stage is associated with a high risk of disease transmission to humans, this study highlights the importance of acquiring more knowledge about alternative reservoir hosts, the strains they can transmit, and the possible impacts on the ecology and epidemiology of tick-borne diseases.

Pathogen prevalence in *I. scapularis* ticks

We detected *B. burgdorferi*, *B. miyamotoi* and *A. phagocytophilum* in host-seeking *I. scapularis* nymphs, signifying a possible risk of infection for human populations frequenting the park where the study took place. The most prevalent pathogen was *B. burgdorferi*, followed by *A. phagocytophilum* and *B. miyamotoi*, which had prevalence in unfed nymphs comparable to rates reported elsewhere in Canada [72,73].

In feeding *I. scapularis* larvae, *B. burgdorferi* was also the dominant pathogen, followed by *B. miyamotoi*, and was observed in ticks collected from chipmunks, mice, and birds (a Hermit Thrush, a Song Sparrow, and a Veery). Another North American study also detected *B. miyamotoi* from ticks (*I. dentatus*) collected from passerines [74]. Since *B. miyamotoi* can be transmitted transovarially [33] we cannot infer the reservoir competence of chipmunks and birds from these results. A study performed on a sample of hunter-harvested white-tailed deer from Wisconsin, USA suggested that deer may also be a reservoir for *B. miyamotoi* [75]. Future studies considering all these different species, as well as xenodiagnostic

experiments [28], will be necessary to better characterise the reservoirs of this pathogen. Although the prevalence of this pathogen was lower than those reported in endemic areas of the northeastern USA [28,33,74], the fact that it was detected in resident hosts in addition to questing nymphs suggests that it may have begun to circulate locally in this area. In order to establish viable populations into new areas, tick-borne pathogens depend on the local host community to efficiently reproduce [76]. Thus the detection of an emerging pathogen only from questing ticks, as has been the case to date in other published studies in Canada [1,72,73], may be attributable to founder events (e.g. dissemination of immature infected ticks by migratory birds [77]) that do not necessarily demonstrate the establishment of a local transmission cycle.

Anaplasma phagocytophilum was present in larvae collected from hosts in lower proportion than in questing nymphs, with only one tick infected with *A. phagocytophilum* collected from a white-footed mouse. Although our analyses did not attempt to distinguish the Ap-ha strain from the Ap-variant 1 strain, the detection of an infected larva from a mouse suggests the Ap-ha variant, given the demonstrated inability of mice to transmit the Ap-variant 1 [78]. The very low proportion of infected larvae collected from hosts suggests that other hosts not sampled in our study may act as reservoirs for this pathogen, notably white-tailed deer which are associated with the maintenance of Ap-variant 1 [79].

Infestation with blacklegged ticks and *B. burgdorferi* prevalence in ticks collected from birds

Nearly 30% of the birds captured in our study (belonging to 28 species) were infested with *I. scapularis* ticks. Among these, we identified five bird species that can effectively transmit *B. burgdorferi* to naïve larvae, with infectivity rates ranging from 11 to 20%. Comparing these rates by species, they are all at least two times higher than those reported in a recent meta-analysis by Loss et al. [22] on the role of birds in tick-borne pathogens dynamics in North America.

For the remaining 23 infested species, we could not demonstrate that these species were capable of transmitting *B. burgdorferi*. Of these, 14 were parasitized by both larvae and nymphs and for 5 of these, none of the ticks tested positive for *B. burgdorferi*. Since the prevalence of *B. burgdorferi* in questing nymphs is close to 10%, this discrepancy in prevalence in feeding nymphs among hosts could mean that certain species can clear tick infection during a blood meal, for example through activation of the complement pathway by the host's innate immune system [59,80]. It had previously been suggested that certain bird species may act as zooprophylactic hosts [10,16], but more studies are still needed to associate the patterns observed here and the immune mechanisms involved.

For the other nine species for which we could not demonstrate the ability to transmit *B. burgdorferi* via infection of feeding larvae, we did detect the pathogen from feeding nymphs, with prevalence of infection comparable to or higher than that observed in questing nymphs. This was the case for the Black-and-White Warbler (*Mniotilta varia*), Black-capped Chickadee (*Poecile atricapillus*), Common Yellowthroat (*Geothlypis trichas*), Veery and White-breasted Nuthatch (*Sitta carolinensis*), suggesting that these species may be ineffective as reservoirs, but are not zooprophylactic hosts. This may be due to low bacterial loads in the blood of the birds or the infectious periods being too short or variable to allow efficient transmission and enzootic maintenance of the pathogen [59]. While we could not find any mention of bird-to-larva transmission of *B. burgdorferi* for Black-capped Chickadees and White-breasted Nuthatches in the literature, it has been reported that Black-and-White Warblers can infect a small proportion of larvae [22], whereas Common Yellowthroats and Veerys are considered efficient transmitters [18,22]. The differences between our results and those from other parts of North America could be due to regional differences in *B. burgdorferi* strains, which may be more or less well-adapted to certain host species, as observed in Europe with *B. burgdorferi* s.l. [59]. It may also be that we were simply not able to collect enough individuals of these host species and enough larvae from them to allow us to reliably detect the infection in them.

Hosts risk factors for infestation with blacklegged ticks and infectivity with *B. burgdorferi*

Birds associated with open habitats were more densely infested and more likely to infect larvae with *B. burgdorferi* than birds from forested habitats, which contrasts with results from other North American studies that reported higher numbers of ticks per bird when animals were collected in large and dense forest patches [15,81]. However, these studies were conducted in different ecological settings than ours (in terms of climate, plant and wildlife species composition of forests and open habitats), therefore more studies will be needed to explain these divergent results. Ground foragers were more densely infested than other birds, while no such difference between groups was found regarding nest location. This is consistent with the results of several other studies [8,22,81–84] that found foraging behavior to be more important than time spent on the ground per se (e.g., on a nest) for explaining tick acquisition [15,22]. The majority of bird species (80%, 4/5) and individuals (83%, 97/117) for which we could demonstrate reservoir competence were also ground foragers. The effect of this specific behavior on the chances of infecting larvae could not be highlighted by our model for individual bird infectivity (too few observations in the other behavior categories). However, we found high proportions of individuals and species belonging to this group among those in which pathogen transmission to larvae was detected. This suggests that this

behavior may also be determinant in species' contribution to the transmission cycle of *B. burgdorferi*. Indeed, increasing the prevalence of the infested hosts and the intensity of their infestation by ticks generally leads to an increase in their chances of acquiring tick-borne pathogens and retransmitting them to feeding ticks [59].

Adult male mice were both more densely infested and more likely to transmit *B. burgdorferi* to larvae than female and juvenile mice, which is consistent with previous studies and the explanation that males contact ticks more often because they have a larger home range and generally more exploratory behavior than female and juvenile mice [35,56]. In birds, sex of the animal was not a predictor of abundance of ticks, but the probability of infecting larvae was higher in female than in male birds. This may be due to a different energy balance between females and males (e.g. high energy cost of reproductive effort by females), which may in turn affect the strength of immune suppression mechanisms [85]. Age of birds did not influence infestation or infectivity rates, contrary to previous observations that juveniles were more densely infested [86] and transmitted infection more often than adults [16].

Contribution of hosts to *B. burgdorferi* transmission

We estimated that approximately one fifth of infected nymphs in the park would have acquired their infection from a bird, assuming that the survival rate from larvae to nymphs is equivalent regardless of the species used as host. Excluding the Dark-eyed junco for which we obtained a single positive larva, the bird species with the greatest reservoir potential for *B. burgdorferi* was the House Wren, followed by the Hermit Thrush, Song Sparrow and Chipping Sparrow. These are species for which previous studies had already suggested a reservoir competency [15,18,22], but whose contribution was considered low compared to other common reservoir bird species, such as American Robin and Northern Cardinal (*Cardinalis cardinalis*) [18,22]. We estimated that white-footed mice are likely responsible for infecting most of the nymphs in the park, which is in line with current evidence that this species is the principal reservoir of *B. burgdorferi* s.s. in eastern North America [87]. This estimate of species reservoir potential was a function of three parameters: the average number of larvae infesting individual hosts, their ability to transmit *B. burgdorferi* to uninfected ticks, and their density in the habitat. On average, larval abundance on reservoir bird species was slightly lower (1.47 larvae/individual) than that of mice (2.71 larvae/individual). Nevertheless, these data show that birds can be frequently used as a host for immature stages of *I. scapularis*, contrary to what has been found in other studies [21]. Also, the level of infectivity of these reservoir bird species was about 10% lower than that of mice. Finally, the density of mice in the park was much higher than that of the five reservoir bird species. Low relative density therefore appears

to be the most limiting factor in the contribution of birds to transmission dynamics, as suggested by other studies [18,19]. Since the most important avian reservoirs were associated with open-field habitats and these covered only a small proportion of the study site, it would be interesting to repeat this study in different habitats and with different species assemblages to determine how bird's contribution to *B. burgdorferi* transmission cycles varies. Nevertheless, our results underline the fact that multiple host species contribute to the maintenance of *B. burgdorferi* transmission cycles in nature and thus alternative hosts will be important to consider to ensure optimal effectiveness of control efforts targeted to wildlife reservoirs, such as acaricide treatments or vaccines [23–25]. Furthermore, genetic diversity of *B. burgdorferi* maintained by these alternative hosts [18,87] will also have to be investigated, since different strains may cause clinically or diagnostically different disease outcomes for humans [88].

This observational field study has some limitations. This portrait of *B. burgdorferi* transmission patterns is limited to hosts targeted by our sampling design whereas other species, although common in the park and with reservoir capabilities previously shown, were excluded because of their scarcity in our samples. This was the case for birds like American Robins, Blue Jays (*Cyanocitta cristata*), Common Yellowthroats and Northern Cardinals [18,22] and for small mammals like Eastern Gray Squirrel (*Sciurus carolinensis*) and Eastern chipmunk. Also, the duration of host infectiousness could not be accounted for in our study. However, results from laboratory assays suggest temporal variability in the infectiousness of birds for larval ticks [14]. While the long period of infectivity of mice is well documented in some studies [59], more research is needed to explore how this varies in different bird species in natural settings. Finally, the temporality in host availability was not considered. It has been documented that mouse populations exhibit interannual fluctuations [89,90] and shifts in the seasonality of abundance peaks [91]. Thus birds, whose population sizes and seasonal activity patterns are more stable from year to year, could play a stabilizing role in the *B. burgdorferi* enzootic cycle in years when mouse populations are at their lowest levels [16] or asynchronous with the seasonality of questing ticks [91]. Finally, we did not detect any pathogens in biopsies taken from birds, although many larvae feeding upon birds were infected with *B. burgdorferi* or *B. miyamotoi*. Because *B. burgdorferi* is not capable of transovarial transmission in *I. scapularis* ticks [33], infections detected in feeding larvae must have been acquired from the host. There may have been undefined inhibitors in the skin of the birds that somehow inhibited the efficacy of the PCR on skin relative to attached ticks. However it is more likely that the location that the biopsy was taken from influenced the results. For example, we chose this biopsy site because it is minimally invasive when handling animals. However, taking biopsies near the site where ticks attach on the animal but cannot be groomed off (on the head of birds) would be preferable in future studies. It is thought that in infected

hosts, *B. burgdorferi* is attracted to the tick feeding site by tick salivary proteins, and multiplies in the tick feeding lesion (reviewed in [92]). Our findings may be consistent with this as no ticks were found near the biopsy sites we chose, while, biopsies from the heads of birds have been used successfully to detect some genospecies of *B. burgdorferi* s.l. in Portugal [93]. The processes of dissemination of tick-borne pathogens in bird tissues should be further investigated.

Conclusion

This study illustrates the transmission of *B. burgdorferi*, *A. phagocytophilum* and *B. miyamotoi* within a host community typical of the ecological context in which the geographic range expansion of their vector, *I. scapularis*, is currently occurring in northeastern North America. It is the first empirically based quantitative assessment of the contribution of mice and breeding birds as reservoirs of the Lyme disease pathogen in North America. Our results support the relevance of considering the role of hosts other than the white-footed mouse in eco-epidemiological studies of tick-borne diseases. The next steps will be to continue acquiring knowledge on the diversity of reservoir hosts of these emerging pathogens across different locations in North America, and to investigate their genetic diversity and potential strain-host associations. This information will be essential for improving management of the risk associated with emerging tick-borne diseases.

Acknowledgments

We would like to thank the employees of the Mont-Saint-Bruno National Park for the logistic support during the sampling and all those who participated in the field efforts. Also a special mention to Dominique Dufault for the support with the bird captures.

References

1. Bouchard C, Dibernardo A, Koffi J, Wood H, Leighton P, Lindsay L. Increased risk of tick-borne diseases with climate change. *CCDR*. 2019;45(4):81–9.
2. Barbour AG, Bunikis J, Fish D, Hanincová K. Association between body size and reservoir competence of mammals bearing *Borrelia burgdorferi* at an endemic site in the northeastern United States. *Parasit Vectors*. 2015 May 30;8(1):299.
3. Eisen RJ, Kugeler KJ, Eisen L, Beard CB, Paddock CD. Tick-Borne Zoonoses in the United States: Persistent and Emerging Threats to Human Health. *ILAR J*. 2017 Dec 15;58(3):319–35.
4. Barbour AG. Infection resistance and tolerance in *Peromyscus* spp., natural reservoirs of microbes that are virulent for humans. *Semin Cell Dev Biol*. 2017; 61:115–22.
5. LoGiudice K, Duerr STK, Newhouse MJ, Schmidt KA, Killilea ME, Ostfeld RS. Impact of host community composition on Lyme disease risk. *Ecology*. 2008 Oct;89(10):2841–9.
6. Mather TN, Wilson ML, Moore SI, Ribeiro JMC, Spielman A. Comparing the relative potential of rodents as reservoirs of the Lyme disease spirochete (*Borrelia burgdorferi*). *Am J Epidemiol*. 1989;130(1):143–50.
7. Roy-Dufresne E, Logan T, Simon JA, Chmura GL, Millien V. Poleward expansion of the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) under climate change: implications for the spread of Lyme disease. *PLoS One*. 2013;8(11):e80724.
8. Cohen EB, Auckland LD, Marra PP, Hamer SA. Avian migrants facilitate invasions of Neotropical ticks and tick-borne pathogens into the United States. *Appl Environ Microbiol*. 2015;81(24):8366–78.
9. Ogden N, Barker I, Francis C, Heagy A, Lindsay L, Hobson K. How far north are migrant birds transporting the tick *Ixodes scapularis* in Canada? Insights from stable hydrogen isotope analyses of feathers. *Ticks Tick-Borne Dis*. 2015;6(6):715–20.
10. Ogden NH, Lindsay L, Hanincová K, Barker I, Bigras-Poulin M, Charron D, et al. Role of migratory birds in introduction and range expansion of *Ixodes scapularis* ticks and of *Borrelia burgdorferi* and *Anaplasma phagocytophilum* in Canada. *Appl Environ Microbiol*. 2008;74(6):1780–90.
11. Scott JD, Anderson JF, Durden LA. Widespread dispersal of *Borrelia burgdorferi*-infected ticks collected from songbirds across Canada. *J Parasitol*. 2012;98(1):49–59.
12. Kurtenbach K, De Michelis S, Sewell H-S, Etti S, Schäfer SM, Holmes E, et al. The key roles of selection and migration in the ecology of Lyme borreliosis. *Int J Med Microbiol*. 2002;291:152–4.

13. Brinkerhoff RJ, Bent SJ, Folsom-O'Keefe CM, Tsao K, Hoen AG, Barbour AG, et al. Genotypic diversity of *Borrelia burgdorferi* strains detected in *Ixodes scapularis* larvae collected from North American songbirds. *Appl Environ Microbiol.* 2010;76(24):8265–8.
14. Ginsberg HS, Buckley P, Balmforth MG, Zhioua E, Mitra S, Buckley FG. Reservoir competence of native North American birds for the Lyme disease spirochete, *Borrelia burgdorferi*. *J Med Entomol.* 2005;42(3):445–9.
15. Newman EA, Eisen L, Eisen RJ, Fedorova N, Hasty JM, Vaughn C, et al. *Borrelia burgdorferi* Sensitive Spirochetes in Wild Birds in Northwestern California: Associations with Ecological Factors, Bird Behavior and Tick Infestation. *PLoS One.* 2015;10(2):e0118146.
16. Rand PW, Lacombe EH, Smith RP, Ficker J. Participation of birds (Aves) in the emergence of Lyme disease in southern Maine. *J Med Entomol.* 1998 May;35(3):270–6.
17. Richter D, Spielman A, Komar N, Matuschka F-R. Competence of American robins as reservoir hosts for Lyme disease spirochetes. *Emerg Infect Dis.* 2000;6(2):133.
18. Brinkerhoff RJ, Folsom-O'Keefe CM, Tsao K, Diuk-Wasser MA. Do birds affect Lyme disease risk? Range expansion of the vector-borne pathogen *Borrelia burgdorferi*. *Front Ecol Environ.* 2011;9(2):103–10.
19. LoGiudice K, Ostfeld RS, Schmidt KA, Keesing F. The ecology of infectious disease: effects of host diversity and community composition on Lyme disease risk. *Proc Natl Acad Sci.* 2003;100(2):567–71.
20. Sonenshine DE, Mather TN. *Ecological dynamics of tick-borne zoonoses.* New York: Oxford University Press; 1994.
21. Giardina AR, Schmidt KA, Schaubert EM, Ostfeld RS. Modeling the role of songbirds and rodents in the ecology of Lyme disease. *Can J Zool.* 2000;78(12):2184–97.
22. Loss SR, Noden BH, Hamer GL, Hamer SA. A quantitative synthesis of the role of birds in carrying ticks and tick-borne pathogens in North America. *Oecologia.* 2016;182(4):947–59.
23. Tsao JI, Wootton JT, Bunikis J, Luna MG, Fish D, Barbour AG. An ecological approach to preventing human infection: vaccinating wild mouse reservoirs intervenes in the Lyme disease cycle. *Proc Natl Acad Sci.* 2004;101(52):18159–64.
24. Pelletier J, Rocheleau J-P, Aenishaenslin C, Beaudry F, Masson GD, Lindsay LR, et al. Evaluation of fluralaner as an oral acaricide to reduce tick infestation in a wild rodent reservoir of Lyme disease. *Parasit Vectors.* 2020;13(1):1–9.

25. Keesing F, Ostfeld RS. The tick project: testing environmental methods of preventing tick-borne diseases. *Trends Parasitol.* 2018;34(6):447–50.
26. Johnston E, Tsao JI, Muñoz JD, Owen J. *Anaplasma phagocytophilum* infection in American robins and gray catbirds: an assessment of reservoir competence and disease in captive wildlife. *J Med Entomol.* 2013;50(1):163–70.
27. Trost CN, Lindsay LR, Dibernardo A, Chilton NB. Three genetically distinct clades of *Anaplasma phagocytophilum* in *Ixodes scapularis*. *Ticks Tick-Borne Dis.* 2018;9(6):1518–27.
28. Scoles GA, Papero M, Beati L, Fish D. A relapsing fever group spirochete transmitted by *Ixodes scapularis* ticks. *Vector Borne Zoonotic Dis.* 2001;1(1):21–34.
29. Barbour AG, Bunikis J, Travinsky B, Hoen AG, Diuk-Wasser MA, Fish D, et al. Niche partitioning of *Borrelia burgdorferi* and *Borrelia miyamotoi* in the same tick vector and mammalian reservoir species. *Am J Trop Med Hyg.* 2009;81(6):1120–31.
30. Krause PJ, Fish D, Narasimhan S, Barbour AG. *Borrelia miyamotoi* infection in nature and in humans. *Clin Microbiol Infect.* 2015;21(7):631–9.
31. Wagemakers A, Jahfari S, de Wever B, Spanjaard L, Starink MV, de Vries HJ, et al. *Borrelia miyamotoi* in vectors and hosts in The Netherlands. *Ticks Tick-Borne Dis.* 2016;8(3):370–4.
32. Scott M, Rosen M, Hamer S, Baker E, Edwards H, Crowder C, et al. High-prevalence *Borrelia miyamotoi* infection among wild turkeys (*Meleagris gallopavo*) in Tennessee. *J Med Entomol.* 2014;47(6):1238–42.
33. Rollend L, Fish D, Childs JE. Transovarial transmission of *Borrelia* spirochetes by *Ixodes scapularis*: a summary of the literature and recent observations. *Ticks Tick-Borne Dis.* 2013 Feb;4(1–2):46–51.
34. INSPQ. Résultats annuels de surveillance de la maladie de Lyme. 2020 [cited 2022 Jan 28]. Available from: <https://www.inspq.qc.ca/zoonoses/maladie-de-lyme/resultats-de-surveillance>
35. Bouchard C, Beauchamp G, Nguon S, Trudel L, Milord F, Lindsay L, et al. Associations between *Ixodes scapularis* ticks and small mammal hosts in a newly endemic zone in southeastern Canada: implications for *Borrelia burgdorferi* transmission. *Ticks Tick-Borne Dis.* 2011;2(4):183–90.
36. Dumas A, Bouchard C, Lindsay LR, Ogden NH, Leighton PA. Fine-scale determinants of the spatiotemporal distribution of *Ixodes scapularis* in Quebec (Canada). *Ticks Tick-Borne Dis.* 2022;13(1):101833.
37. Linzey AV. Response of the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) to the transition between disturbed and undisturbed habitats. *Can J Zool.* 1989;67(2):505–12.

38. Robert M. Second atlas of the breeding birds of southern Québec. Montréal: Regroupement QuébecOiseaux, Canadian Wildlife Service (Environment and Climate Change Canada), and Bird Studies Canada; 2019.
39. Hera IDL, Fontanilles P, Delalande L, Glad A, Sarraude T. Attraction of other Species by Bluethroat *Luscinia svecica* Song Playback During Autumn Migration: An Experimental Test Using Bird-Ringing Data. *Ardeola*. 2017 Jan;64(1):91–9.
40. Sebastianelli M, Savva G, Moysi M, Kirschel ANG. Tape lures swell bycatch on a Mediterranean island harbouring illegal bird trapping. *Biol Lett*. 2020 Sep 30;16(9):20200458.
41. Møller AP. Interspecific Response to Playback of Bird Song. *Ethology*. 1992;90(4):315–20.
42. Council NAB. The North American banders' study guide. North American Banding Council Point Reyes Station, California, USA; 2001.
43. Pyle P. Identification guide to North American birds: a compendium of information on identifying, ageing, and sexing "near-passerines" and passerines in the hand. Slate Creek Press; 1997.
44. Durden LA, Oliver JH, Kinsey AA. Ticks (Acari: Ixodidae) and spirochetes (spirochaetaceae: spirochaetales) recovered from birds on a Georgia Barrier Island. *J Med Entomol*. 2001 Mar;38(2):231–6.
45. Clifford CM, Anastos G, Van der Borgh-Elbl A. The larval ixodid ticks of the eastern United States (Acarina-Ixodidae). Entomological Society of America; 1961.
46. Keirans JE, Clifford CM. The genus *Ixodes* in the United States: a scanning electron microscope study and key to the adults. *J Med Entomol*. 1978;15(suppl_2):1–38.
47. Durden LA, Keirans JE, others. Nymphs of the genus *Ixodes* (Acari: Ixodidae) of the United States: taxonomy, identification key, distribution, hosts, and medical/veterinary importance. Entomological Society of America; 1996.
48. Courtney JW, Kostelnik LM, Zeidner NS, Massung RF. Multiplex real-time PCR for detection of *Anaplasma phagocytophilum* and *Borrelia burgdorferi*. *J Clin Microbiol*. 2004 Jul;42(7):3164–8.
49. Tokarz R, Tagliafierro T, Cucura DM, Rochlin I, Sameroff S, Lipkin WI. Detection of *Anaplasma phagocytophilum*, *Babesia microti*, *Borrelia burgdorferi*, *Borrelia miyamotoi*, and Powassan virus in ticks by a multiplex real-time reverse transcription-PCR assay. *MSphere*. 2017;2(2):e00151-17.
50. Folmer O, Black M, Wr H, Lutz R, Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial Cytochrome C oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol Mar Biol Biotechnol*. 1994 Nov 1;3:294–9.

51. Team RC. R: A Language and Environment for Statistical Computing [Internet]. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2020. Available from: <https://www.R-project.org/>
52. Williams CJ, Moffitt CM. Estimation of pathogen prevalence in pooled samples using maximum likelihood methods and open-source software. *J Aquat Anim Health*. 2005;17(4):386–91.
53. Brooks ME, Kristensen K, Benthem KJ van, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, et al. *glmmTMB* Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *R J*. 2017;9(2):378–400.
54. Margolis L, Anderson R, Holmes J. Recommended usage of selected terms in ecological and epidemiological parasitology. *Bull Can Soc Zool*. 1982;13:14.
55. Levin M, Levine JF, Apperson CS, Norris DE, Howard PB. Reservoir competence of the rice rat (Rodentia: Cricetidae) for *Borrelia burgdorferi*. *J Med Entomol*. 1995;32(2):138–42.
56. Hamer SA, Hickling GJ, Sidge JL, Walker ED, Tsao JI. Synchronous phenology of juvenile *Ixodes scapularis*, vertebrate host relationships, and associated patterns of *Borrelia burgdorferi* ribotypes in the midwestern United States. *Ticks Tick-Borne Dis*. 2012;3(2):65–74.
57. Cornell Lab of Ornithology. All About Birds. 2022 [cited 2022 Jan 28]. Available from: <https://www.allaboutbirds.org>
58. Dobson AD. History and complexity in tick-host dynamics: discrepancies between ‘real’ and ‘visible’ tick populations. *Parasit Vectors*. 2014;7(1):231.
59. Tsao JI. Reviewing molecular adaptations of Lyme borreliosis spirochetes in the context of reproductive fitness in natural transmission cycles. *Vet Res*. 2009;40(2):1.
60. Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer; 2009.
61. Fletcher R, Fortin M-J. *Spatial Ecology and Conservation Modeling*. Springer; 2018.
62. Paradis E, Schliep K. *ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R*. *Bioinformatics*. 2019;35:526–8.
63. Hartig F. *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models* [Internet]. 2021. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
64. Kurtenbach K, Hanincová K, Tsao JI, Margos G, Fish D, Ogden NH. Fundamental processes in the evolutionary ecology of Lyme borreliosis. *Nat Rev Microbiol*. 2006;4(9):660–9.
65. Efford MG, Borchers DL, Mowat G. Varying effort in capture–recapture studies. *Methods Ecol Evol*. 2013;4(7):629–36.
66. Efford M. Habitat masks in the package *secr*. 2019.

67. Sólymos P, Matsuoka SM, Stralberg D, Barker NK, Bayne EM. Phylogeny and species traits predict bird detectability. *Ecography*. 2018;41(10):1595–603.
68. Farnsworth GL, Pollock KH, Nichols JD, Simons TR, Hines JE, Sauer JR. A removal model for estimating detection probabilities from point-count surveys. *The Auk*. 2002;119(2):414–25.
69. Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, Laake JL, Borchers DL, Thomas L, et al. Introduction to distance sampling: estimating abundance of biological populations. 2001;
70. Sólymos P, Matsuoka SM, Bayne EM, Lele SR, Fontaine P, Cumming SG, et al. Calibrating indices of avian density from non-standardized survey data: making the most of a messy situation. *Methods Ecol Evol*. 2013;4(11):1047–58.
71. Harrison XA. A comparison of observation-level random effect and Beta-Binomial models for modelling overdispersion in Binomial data in ecology & evolution. *PeerJ*. 2015;3:e11114.
72. Guillot C, Badcock J, Clow K, Cram J, Dergousoff S, Dibernardo A, et al. Canadian Lyme Sentinel surveillance report, 2019. *CCDR*. 2020;46(40):354–61.
73. Dibernardo A, Cote T, Ogden NH, Lindsay LR. The prevalence of *Borrelia miyamotoi* infection, and co-infections with other *Borrelia* spp. in *Ixodes scapularis* ticks collected in Canada. *Parasit Vectors*. 2014;7(1):183.
74. Hamer SA, Hickling GJ, Keith R, Sidge JL, Walker ED, Tsao JI. Associations of passerine birds, rabbits, and ticks with *Borrelia miyamotoi* and *Borrelia andersonii* in Michigan, USA. *Parasit Vectors*. 2012;5(1):1–11.
75. Han S, Hickling GJ, Tsao JI. High Prevalence of *Borrelia miyamotoi* among Adult Blacklegged Ticks from White-Tailed Deer. *Emerg Infect Dis*. 2016 Feb;22(2):316–8.
76. Franke J, Hildebrandt A, Dorn W. Exploring gaps in our knowledge on Lyme borreliosis spirochaetes—updates on complex heterogeneity, ecology, and pathogenicity. *Ticks Tick-Borne Dis*. 2013;4(1):11–25.
77. Ogden NH, Robbin Lindsay L, Leighton PA. Predicting the rate of invasion of the agent of Lyme disease *Borrelia burgdorferi*. *J Appl Ecol*. 2013;50(2):510–8.
78. Massung RF, Priestley RA, Miller NJ, Mather TN, Levin ML. Inability of a variant strain of *Anaplasma phagocytophilum* to infect mice. *J Infect Dis*. 2003;188(11):1757–63.
79. Massung RF, Courtney JW, Hiratzka SL, Pitzer VE, Smith G, Dryden RL. *Anaplasma phagocytophilum* in white-tailed deer. *Emerg Infect Dis*. 2005;11(10):1604.
80. Radolf JD, Caimano MJ, Stevenson B, Hu LT. Of ticks, mice and men: understanding the dual-host lifestyle of Lyme disease spirochaetes. *Nat Rev Microbiol*. 2012;10(2):87–99.

81. Parker CM, Miller JR, Allan BF. Avian and habitat characteristics influence tick infestation among birds in Illinois. *J Med Entomol.* 2017;54(3):550–8.
82. Battaly G, Fish D. Relative importance of bird species as hosts for immature *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) in a suburban residential landscape of southern New York State. *J Med Entomol.* 1993;30(4):740.
83. Magnarelli LA, Stafford III KC, Bladen VC. *Borrelia burgdorferi* in *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) feeding on birds in Lyme, Connecticut, USA. *Can J Zool.* 1992;70(12):2322–5.
84. Dubska L, Literak I, Kocianova E, Taragelova V, Sychra O. Differential role of passerine birds in distribution of *Borrelia* spirochetes, based on data from ticks collected from birds during the postbreeding migration period in Central Europe. *Appl Environ Microbiol.* 2009;75(3):596–602.
85. Sheldon BC, Verhulst S. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends Ecol Evol.* 1996 Aug;11(8):317–21.
86. Scharf WC. Immature ticks on birds: temporal abundance and reinfestation. *Northeast Nat.* 2004;11(2):143–50.
87. Mechai S, Margos G, Feil EJ, Barairo N, Lindsay LR, Michel P, et al. Evidence for host-genotype associations of *Borrelia burgdorferi* sensu stricto. *PloS One.* 2016;11(2):e0149345.
88. Ogden NH, Margos G, Aanensen DM, Drebot MA, Feil EJ, Hanincová K, et al. Investigation of genotypes of *Borrelia burgdorferi* in *Ixodes scapularis* ticks collected during surveillance in Canada. *Appl Environ Microbiol.* 2011 May;77(10):3244–54.
89. Elias SP, Witham JW, Hunter ML. *Peromyscus leucopus* abundance and acorn mast: population fluctuation patterns over 20 years. *J Mammal.* 2004;85(4):743–7.
90. Wang G, Wolff JO, Vessey SH, Slade NA, Witham JW, Merritt JF, et al. Comparative population dynamics of *Peromyscus leucopus* in North America: influences of climate, food, and density dependence. *Popul Ecol.* 2009;51(1):133–42.
91. Wang H-H, Grant W, Teel P, Hamer S. Simulation of climate-tick-host-landscape interactions: Effects of shifts in the seasonality of host population fluctuations on tick densities. *J Vector Ecol.* 2015;40(2):247–55.
92. Kurokawa C, Lynn GE, Pedra JHF, Pal U, Narasimhan S, Fikrig E. Interactions between *Borrelia burgdorferi* and ticks. *Nat Rev Microbiol.* 2020 Oct;18(10):587–600.
93. Norte AC, Lopes de Carvalho I, Nuncio MS, Araújo PM, Matthysen E, Albino Ramos J, et al. Getting under the birds' skin: tissue tropism of *Borrelia burgdorferi* s.l. in naturally and experimentally infected avian hosts. *Microb Ecol.* 2020 Apr;79(3):756–69.

Chapitre 3 – The risk of contact between visitors and *Borrelia burgdorferi*-infected ticks is associated with fine-scale landscape features in a southeastern Canadian nature park

Ariane Dumas^{1,2}, Catherine Bouchard^{2,3}, Pierre Drapeau⁴, L. Robbin Lindsay⁵, Nicholas H. Ogden^{2,3} and Patrick A. Leighton^{1,2}.

¹Department of Pathology and Microbiology, Faculty of Veterinary Medicine, Université de Montréal, Saint-Hyacinthe, Quebec, Canada.

²Epidemiology of Zoonoses and Public Health Research Unit (GREZOSP), Faculty of Veterinary Medicine, Université de Montréal, Saint-Hyacinthe, Quebec, Canada.

³Public Health Risk Sciences Division, National Microbiology Laboratory, Public Health Agency of Canada, Saint-Hyacinthe, Quebec, Canada.

⁴Department of Biological Sciences, Université du Québec à Montréal, Centre for Forest Research, Montreal, Quebec, Canada.

⁵One Health Division, National Microbiology Laboratory, Public Health Agency of Canada, Winnipeg, Manitoba, Canada.

Corresponding author: ariane.dumas@umontreal.ca (AD)

Abstract

Infectious diseases are emerging across temperate regions of the world, and, for some, links have been made between landscapes and emergence dynamics. For tick-borne diseases, public parks may be key sites of exposure for people living in urbanized areas of North America and Europe. Mostly, we know more about the ecological processes that determine the hazard posed by ticks as disease vectors than we do about how human population exposure varies in the natural parks of cities. In this study, infrared counters were used to monitor visitor use of a public nature park in southern Quebec, Canada. A risk index representing the probability of encounters between people and infected vectors was created. This was done by combining visitor trail use intensity and density of infected nymph data obtained from field surveillance. Patterns of risk were investigated using spatial cluster analysis. Then digital forest data and park infrastructure data were integrated, via spatially explicit models, to test whether encounter risk levels and their components vary with forest fragmentation indicators and proximity to park infrastructure. Results suggest that, even at a very fine scale, certain landscape features and infrastructure can be predictors of risk levels. Both visitors and *Borrelia burgdorferi*-infected ticks concentrated in areas where forest cover was dominant, so there was a positive association between forest cover and the risk index. However, there were no associations between indicators of forest fragmentation and risk level. Some high-risk clusters contributed disproportionately, relative to their size, to the distribution of risk in the park. Also, there were two high-risk periods, one in early summer coinciding with peak nymph activity, and one in early fall when park visitation was at its highest. These results can be used to target information to the public and help local stakeholders develop practices to minimize the risks associated with exposure to tick-borne pathogens for park visitors.

Keywords

Local scale, *Ixodes scapularis*, Lyme disease, public natural areas, trail network, spatial analysis, epidemiology

Introduction

Shifts in the geographic distributions of infectious diseases are currently being observed in transforming ecosystems, highlighting the complex and dynamic interface between landscapes and disease ecology (Hausermann et al., 2012; Hosseini et al., 2017). For example, tick-borne diseases have been expanding for several years in many parts of the temperate world. In Europe and North America, the distribution and abundance of ixodid ticks and their reservoir hosts has been linked to land use change and climate change (Diuk-Wasser et al., 2021; Ehrmann et al., 2017; Kilpatrick et al., 2017). At the same time, human behavior risk factors are leading to increased contact with ticks (Aenishaenslin et al., 2022; Bron et al., 2020; Garcia-Marti et al., 2017) and as a result, a larger portion of the human population is being exposed to ticks. This is causing an increase in tick-borne disease incidence rates in many regions of the world (Clow et al., 2017; Dantas-Torres, 2015; Gasmi et al., 2019; Sonenshine, 2018). While epidemiologists have emphasized the importance of incorporating landscape characteristics into studies of the ecological dynamics of infectious disease emergence, less attention has been directed to the human factors modulating the risk of being exposed to vectors and eventually developing disease (Hausermann et al., 2012).

To effectively manage the risk associated with diseases in different regions and landscapes, it must first be accurately defined, assessed, and the factors that determine it understood (Braks et al., 2016). Risk represents the likelihood that an adverse event will occur, given the consequences it would cause. These consequences depend on the vulnerability of the population of interest to the hazard and are determined by factors such as its level of exposure and coping capacity (Braks et al., 2016; Brooks, 2003; Vanwambeke & Schimit, 2021). In the context of tick-borne diseases, the hazard level at a given location or time is typically represented by the number of pathogen-infected ticks present (hereafter referred as the “tick hazard”; McClure et Diuk-Wasser, 2018). The density of these ticks in the environment depends on a set of ecological conditions that allow them, their hosts, and the pathogens that circulate between them to complete their life cycles (Kilpatrick & Randolph, 2012; Ogden & Lindsay, 2016). Exposure represents the degree to which humans encounter vectors. It is related to land use, accessibility and attractiveness of places where ticks are present (Zeimes et al., 2014). The consequences of exposure to the hazard are ultimately modulated by a range of social and behavioral factors that determine the coping capacity of the population (Vanwambeke & Schimit, 2021). For example, the use of tick repellents decreases the likelihood that an individual will be bitten by a tick, and tick checking decreases the likelihood that an individual will become infected with a pathogen if bitten by a tick. The degree of awareness and adoption of these personal protective measures in populations may vary according to socioeconomic factors and regional

endemicity (Aenishaenslin et al., 2017). Overall, all these elements –hazard, exposure and coping capacity– and the way they interact are likely to vary across landscapes and populations (Bouchard et al., 2022; Vanwambeke & Schimit, 2021).

Several studies have examined the relationship between the level of forest fragmentation in landscapes and the risk of tick-borne diseases to the human populations present. In North America, this research has been conducted primarily in residential agroforestry landscapes (McClure & Diuk-Wasser, 2018). Several of these studies have shown that the risk of tick-borne diseases is generally higher in areas where the forest is fragmented than in more homogeneous areas, such as large forest stands or urban areas (Kilpatrick et al., 2017; C. L. Wood & Lafferty, 2013). Different mechanisms have been suggested to explain this association. One is that the good adaptation of tick hosts (wildlife species used by ticks for reproduction or serving as reservoirs for pathogen transmission) to the varied habitats present in fragmented landscapes and their concentration in small fragments could enhance enzootic transmission. In addition, the increased presence of areas such as forest-field transition zones (ecotones) are favorable for contacts between human and infected ticks (Diuk-Wasser et al., 2021).

In urban areas, the risk is generally concentrated in smaller portions of the territory, such as publicly accessible green spaces and natural conservation parks (Eisen et al., 2013; Heylen et al., 2019). However, we do not know currently whether similar processes linking forest fragmentation to increased tick-borne disease risk also take place in these environments. Indeed, in public nature parks, the causes of forest fragmentation, its general importance, and the way it impacts ticks, wildlife and people distribution and thus tick-borne diseases risk may be different. The natural or anthropogenic presence of different types of habitats such as herbaceous or shrubby areas, the presence of road and trail networks, or built features (e.g., service buildings, lookouts) are all elements that can lead to forest fragmentation in the context of natural parks (Soverel et al., 2010). These elements could influence the distribution of tick hazard, human exposure, or both. For example, trail networks are generally the principal driver of visitors' spatial distribution across the different areas of a park (Haddad et al., 2014; Korpilo et al., 2018; Meijles et al., 2014). Trails can also create edge effects, causing changes in the adjacent vegetation, altering abiotic conditions such as light and affecting wildlife and tick presence (Ballantyne et al., 2014; Ripoche et al., 2018). The presence of features like viewpoints, waterbodies or facilities like picnic areas and playgrounds can influence landscape attractiveness for people (Meijles et al., 2014; van Marwijk et al., 2007; Wilkins et al., 2021) and therefore influence the level of the park users' exposure.

Limited research has been conducted to characterize the risk associated with tick-borne diseases in the context of public parks of North America. In parks of southern Quebec (Canada), Ripoche et al. (2018) found more nymphs in forest habitat adjacent to park trails (measured at points between 20 and 60 meters from trails) than directly along the trail edges and higher nymph densities near trails with soil surfaces compared to those with gravel surfaces. Hotspots of high nymph densities were observed in less frequented parts of the parks, while cold spots were located in high-traffic areas such as park entries, trailheads and at park edges, close to residential neighborhoods. Falco and Fish (1989) found lower distances to encountering nymphal or adult *I. scapularis* in plots that were randomly sampled throughout parks than in areas of high public use identified by park managers, suggesting that high-use areas were characterized by lower tick densities. In view of these results, the authors proposed that a high human presence could limit the local abundance of tick hosts. Indeed, animals generally respond to human presence in a manner similar to their response to predation, i.e., by avoiding or underutilizing highly disturbed areas (Markovchick-Nicholls et al., 2008). If fewer hosts are available locally, the probability for ticks to complete their life cycle may be reduced, eventually limiting their local abundance. Through these mechanisms, the risk of tick-borne disease transmission could be influenced by the intensity of human presence in public natural areas. However, in these two studies, space use by people and hosts were not directly measured. Overall, quantitative relationships between the tick hazard and population exposure and fine-scale habitat characteristics in parks have not yet been clearly established. In highly used urban natural areas, improving this baseline knowledge would be particularly relevant to inform local tick-borne diseases risk reduction efforts, for both public health and park managers.

Here, we present a case study of the spatial and temporal variation in risk across a periurban nature park with an emerging risk for Lyme disease (LD) transmission. To do so, we integrate population exposure and tick hazard data. These are respectively represented by each trail's usage intensity and the density of infected nymphs (DIN) with the LD agent, *Borrelia burgdorferi*, in the vicinity of the trails. This allows us to create an indicator of the probability of human-tick contact (risk) across the park. We also verify the presence of risk hotspots. From a park risk management perspective, the deployment of risk reduction interventions in these hotspot areas could have a significant positive impact. We explore which features of the park landscape are associated with risk and its two components, hazard and exposure. We hypothesize that forest fragmentation is a determinant of risk distribution across the park. In this park context, the level of forest fragmentation can be represented by indicators such as trail density and the presence of developed areas. First, these elements could generate ecological transition zones (ecotones) between two types of habitats, i.e. zones where tick-host reservoir interactions favour the transmission of

pathogens and therefore an increase in the tick hazard. Secondly, a high density of trails and the presence of developed elements could promote the attractiveness and accessibility of the sectors, parameters associated with high visitor traffic and therefore an increase in exposure. Our results will allow for better management of emerging tick-borne diseases in nature parks and contribute to the body of knowledge on the links between fine-scale landscape ecology and the dynamics of tick-borne diseases.

Methods

Study site

The study took place in Mont Saint-Bruno National Park, located in southern Quebec, Canada. Mount Saint-Bruno (Figure 6), with an altitude of 218 m, is dominated by stands of deciduous forest (mainly sugar maple (*Acer saccharum*), American beech (*Fagus grandifolia*) and red oak (*Quercus rubra*)). Humans have inhabited and transformed this forest over the course of history, and the forest is fragmented by private properties, landscaped gardens, former orchards and open areas where herbaceous and bushy vegetation dominate. Located just outside of the city of Montréal, this small park of less than 10 km² is a popular destination for hikers and attracts approximately one million visitors each year. The park's 27 km trail network includes wide trails where cyclists and authorized vehicles can circulate, and narrow trails reserved for pedestrians. Several facilities are available to visitors, including a visitor center, shelters, picnic areas, a playground and several lookouts. Sampling conducted in the park as part of the provincial tick surveillance program detected the presence *I. scapularis* in 2007 and the first *B. burgdorferi* infected ticks in 2012, with tick density increasing steadily in the park ever since.

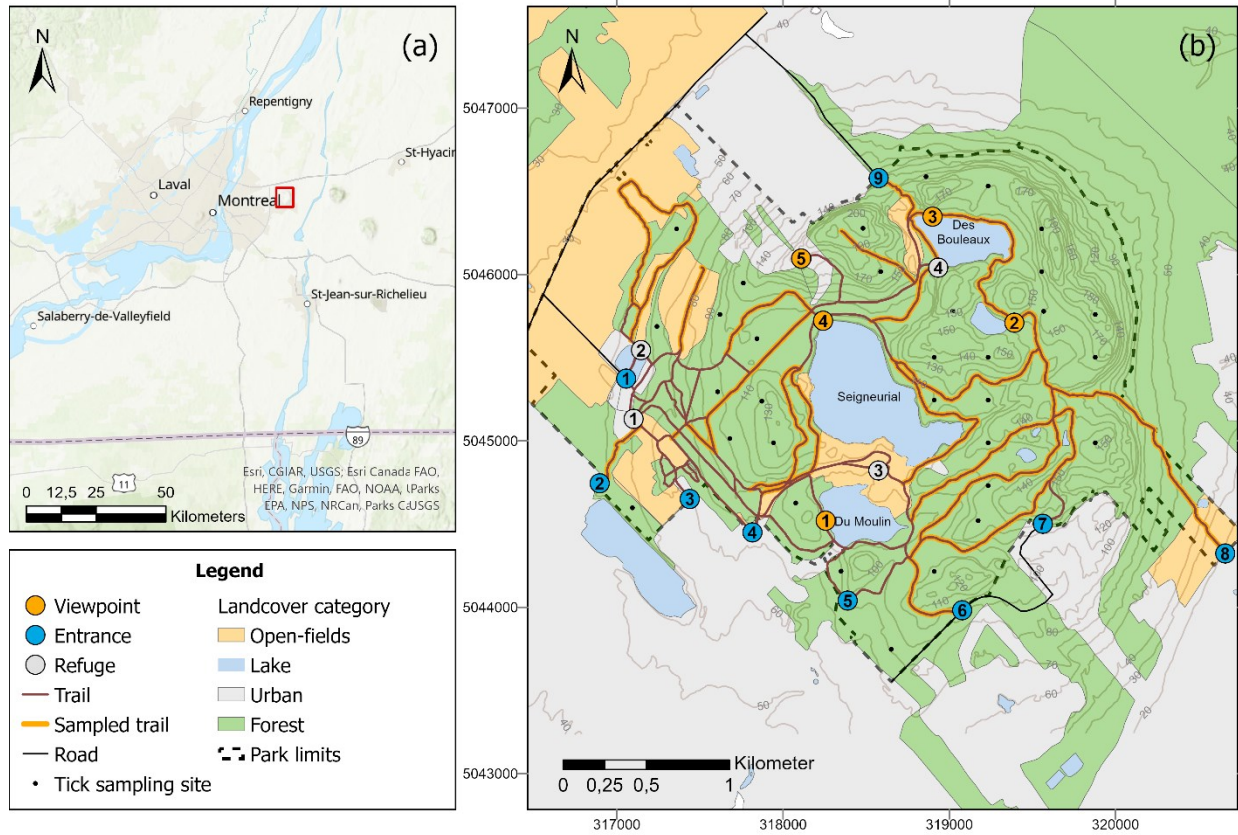


Figure 6. – The location of the study site, Mont-Saint-Bruno National Park, in relation to the city of Montreal, Quebec, Canada (a). The location of the sampling sites, landcover types and infrastructures within the park, designated by the identification numbers in the circles (b).

Tick sampling and diagnostic testing

Questing ticks were collected at 32 forested sites in 2017 and 2018. 1 m² flannel cloth was dragged across the forest floor along 260 m transects, once a month from May to October when ticks are most active. At each 25-meter interval along the transect, the flannel was checked to count and collect all attached ticks. Ticks were preserved in 1.5 ml vials containing 70% ethanol.

Tick species identification was confirmed at the National Microbiology Laboratory (NML) in Winnipeg, Canada using taxonomic keys (Clifford et al., 1961; Durden et al., 1996; Keirans & Clifford, 1978). Then a subset of up to 30 nymphs per location per year were tested using RT-PCR to detect *B. burgdorferi* infection. Extraction of tick DNA was performed according to the manufacturer's protocol using QIAGEN®DNeasy®96 Tissue kits (QIAGEN Inc., Mississauga, ON, Canada). Extracted DNA was screened using a duplex real-time PCR assay targeting the 23S gene of *Borrelia* spp. (Courtney et al., 2004). *Borrelia*-

positive samples were subsequently tested for *B. burgdorferi* sensu stricto using a second *ospA/flab* duplex assay (Tokarz et al., 2017).

For each site-year, the density of nymphs (DON) was calculated as the total number of nymphs collected per 100 m² over the entire tick sampling season. The nymphal infection prevalence (NIP) per site was estimated as the proportion of *B. burgdorferi* positive nymphs among those tested. Lastly, the density of infected nymphs (DIN) at each site-year was estimated by calculating DON*NIP.

Monitoring trail use and park visitation

Passive infrared counters (3 model *TRAFx trail counters*, *TRAFx™*, maximum range 6 m; 6 model *VigilMeter*, *Vigil™*, maximum range 4.5 m) were deployed at 20 trail segments (the portion of trail between two intersections) in 2017 and 10 additional segments in 2018. On a rotating basis, each trail segment received a counter for a period of one to two weeks, during the period from May to October. The counters were placed within 4.5 m of the opposite edge of the trail and recorded the number of passes per hour. To test the agreement of the data collected by the two different types of counters, we positioned one of each type at the same location (control trail) for a period of two days and compared the data collected by each with a Pearson correlation test. Since the correlation was very high (0.99, $p < 0.001$, $n = 30$) it was considered that the detection sensitivity of the two types of counters was comparable.

To characterize the type of detection recorded by the counters, infrared cameras (*Spypoint™*, model *Iron10*) were also deployed on every trail segment sampled in 2017. The cameras were deployed on a tree, within 2 m of the counter and pointed in the same direction. The cameras were programmed to take a single picture per detection, with a maximum of one picture per minute. For each picture, an observer manually counted the number of adults, children, vehicles and animals detected. These data were then used to adjust the counters detection data. First, the data were adjusted to consider only pedestrians and cyclists, which is the population at risk in the study. Therefore, using the camera data, the proportion of all pictures that detected people in each trail segment was calculated. Second, the number of people per counter detection was adjusted using the average size of groups of people on the pictures taken in each segment.

The number of people visiting the park varies across seasons and days of the week. Therefore, the data collected by the trail counters was also adjusted to make them comparable, regardless of the days sampled at each location. This was accomplished using the number of daily passes sold and an estimate of attendance by annual pass holders generated by the park managers (SÉPAQ, 2020). From this, a baseline

daily value of the approximate total visitors to the park on each day was calculated. Then the adjusted count values at each trail segment were divided by the corresponding baseline daily values. Finally, the average value over the sampling period at each trail segment was calculated and interpolated to estimate values at unsampled locations. For this, segment-based ordinary kriging was used. This is a geostatistical interpolation technique that considers the degree of spatial variation of the data as a function of their topological distance in a network (Song et al., 2019). The model was implemented in R using the package *SK*, version 1.1 (Song, 2018).

Spatial analysis of risk levels

Relative risk indices were estimated for each trail segment across the park. Here, the risk was conceptualized as a probability of contact between people and infected ticks, where the highest density of infected nymphs (tick hazard), together with the highest concentration of people (population density, as a proxy for exposure) in some locations and/or time points represent the riskiest situations. The rationale for this is that if aggregates of high-risk are detected in a geographic and/or temporal space, these spaces could be targeted to develop interventions to prevent tick bites for the greatest number of people and potentially reduce LD cases. For this, tick hazard indices were first estimated. Site-year DIN values were used, which were interpolated across the park. Empirical variograms were fit using the package *automap* version 1.0.14 (Hiemstra et al., 2008) and the resulting parameters were then used in kriging models implemented in the package *sp*, version 1.4.5 (Pebesma & Bivand, 2005). Then, the average values at each trail's buffered polygon (circle-shaped 25 meters buffer) were extracted to obtain the trail segment-based tick hazard indices. Next, population exposure in each year was estimated (i.e. an estimate of the number of people who have used each trail segment), by cross-producing the total number of registered visitors to the park in each year with the relative trail use index obtained in previous steps. Finally, the risk indices were calculated by multiplying the tick hazard and population exposure indices, in both years of the study.

Then these risk indices were used to perform spatial cluster analysis for each year of the study. This analysis was performed to detect potential risk hotspots, which could then be targeted for risk management. The unit of analysis was each trail segment of the park and its immediate surroundings, represented by a 25 meters buffer around the trails. For this analysis the Local Moran's I statistics were computed (Anselin, 1995) using the Cluster and Outlier Analysis tool in ArcGIS Pro version 2.8.0. 999 permutations were run to assess the significance of the patterns, polygons were considered as neighbours

if they shared boundaries, and the False Discovery Rate (FDR) correction was applied to account for multiple tests.

Then, to explore the landscape attributes that may be associated with a higher risk, three different models analysing risk index and risk components were built. The dependent variables were the population exposure index (model 1), the tick hazard index (model 2) and the risk index (model 3). The explanatory variables were geographic and landscape variables describing habitat structure and composition, infrastructure and/or attractions in the park and topography (Table 10), and the year of sampling. Variables describing the landscape characteristics and facilities around each trail segment (Table 10) were derived using provincial digital forest cover maps (Government of Quebec, 2021), a georeferenced layer of trails and park infrastructure obtained from the park authorities (unpublished data) and digital terrain model derived from LiDAR (Government of Quebec, 2020). All variables were constructed with *ArcGIS Pro* version 2.8.0.

Description of the variables tested in the tick hazard, population exposure and risk of tick-human contacts models.

Variable	Units	Expected relationship with DIN (tick hazard)	Expected relationship with visitor density (population exposure)
Forest cover	Proportion covered by forest habitat around the trail segment (buffer sizes: 100, 200, 300, 400 & 500 m).	+	+
Forest patch size	m ² (the mean size of patches adjacent to the trail segment).	-	-
Edge density between the forest and another habitat type	m of edges/ m ² around the trail segment (buffer sizes: 100, 200, 300, 400 & 500 m).	+	NA
Trail density	Trail width & length in m. No. of connections to other trail segments.	+	+
Proximity of park entrances	Distance to or identification of the nearest entrance.	NA	+
Proximity of park facilities and attractions	Distance to or identification of the nearest refuge, viewpoint or service area. Presence of a lake along the trail.	+	+
Elevation	Mean elevation along the segment, in m.	-	+

Model selection was performed as follows. First, all variable distributions were checked and normalized by applying log transformations when necessary. Then the effects of each variable were explored graphically and in univariate models using $p < 0.25$ as the criteria for variable retention. The presence of collinearity between the retained explanatory variables was verified, using a variance inflation factor (VIF) threshold of 3 (Zuur et al., 2009). Using the resulting set of covariables, linear models were fitted, in which optimal model structures were selected by backwards stepwise elimination. Residual spatial autocorrelation was tested using Moran's I and correlograms, performed with packages *spdep* version 1.1.11 (Bivand & Wong, 2018) and function *icorrelogram* (Fletcher & Fortin, 2018). Because all models showed strong spatial autocorrelation in their residuals, spatial trend surface models were then fitted. This type of model is used to deal with dependencies arising from environmental gradients, while allowing flexibility in capturing non-linear responses across geographic space (Fletcher & Fortin, 2018). The coordinates of trails segments centroid were used as covariates in these models, to which smoothing functions were fitted using package *mgcv* version 1.8.38 (S. N. Wood, 2017). Lastly, the significance of explanatory variables and the presence of spatial autocorrelation in the model residuals was reassessed, and the fit of final models was verified graphically.

Results

Tick hazard

All collected ticks in this study ($n=24,838$) were identified as *I. scapularis*. On average, we found 19.3 larvae/100 m² (range 0 to 263.8, standard deviation: +/-33.0), 3.2 nymphs /100 m² (range: 0 to 42.7, standard deviation: +/-4.8) and 0.2 adults /100 m² (range: 0 to 2.7, standard deviation: +/-0.4) per site-visit (more details on tick density can be found in Dumas et al. 2022). We found nymphs from May to October in both years, and a peak in density occurring in June (Figure 7). We detected *B. burgdorferi* in 9.5% of nymphs tested (149/1542). The prevalence of infection in nymphs ranged from 0 to 29.4%, with an average of 10.5% in 2017 and 7.4% in 2018. The density of infected nymphs collected at sampling sites ranged from 0.01 to 1.77/ 100 m², with an average of 0.56/ 100 m² in 2017 and 0.08/ 100 m² in 2018 (Figure 8).

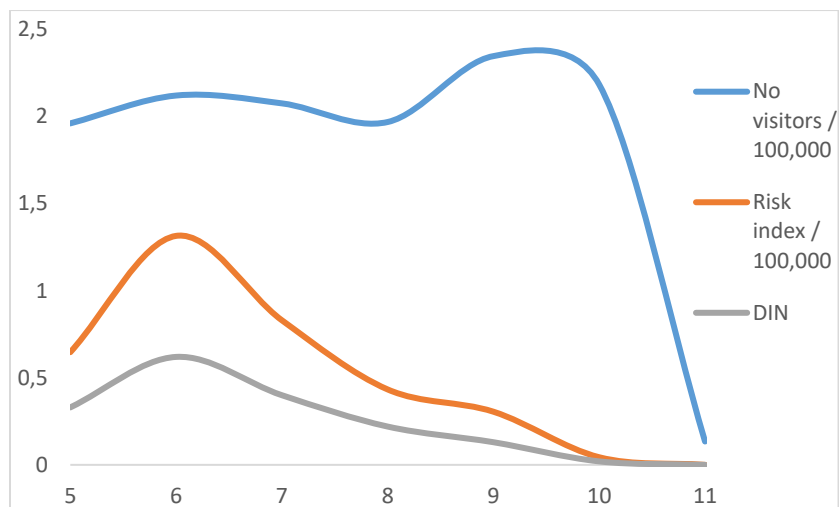


Figure 7. – Seasonal distribution of the risk index and its components, tick hazard (DIN) and exposure (no. of visitors). A loess function was used on the averages of the monthly DIN (no. of infected nymphs/100 m²) data and the number of park visitors in both years. The number of visitors to the park is reported per 100,000, to allow for better graphic visualization. The average risk index over the months was calculated by multiplying the two previous variables and represents the probability of human-tick contacts in the population visiting the park over this period.

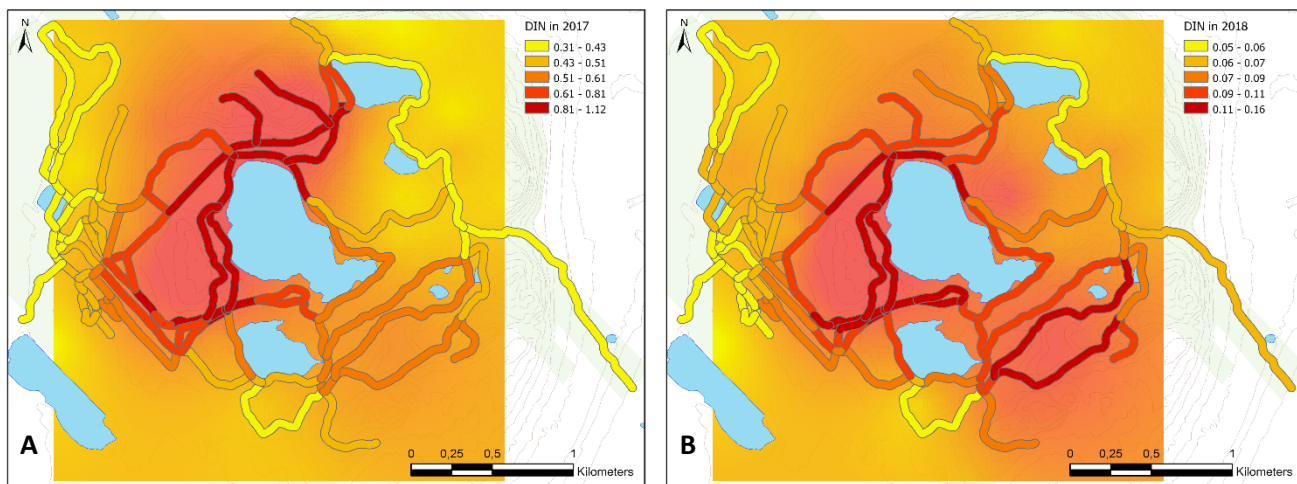


Figure 8. – Spatial distribution of the entomological hazard index (density of infected *I. scapularis* nymphs; DIN) in the study site in 2017 (A) and 2018 (B). Tick data were collected at sites located in the forest and interpolated with ordinary kriging models, then average values were extracted along each trail segment and its immediate surroundings (25 m buffer) and classified by quantile breaks.

Population exposure

With the trail cameras deployed in 2017, we collected 19,639 pictures over 194 sampling days. In these pictures, 82.10% displayed people on foot or bike, 15.90% were misfires, 7.13% displayed wildlife, and 1.29% were vehicles. The majority (91.35%) of the people detected were adults. The average group size of visitors was 1.53 (range: 1-15).

Park visitation varied among seasons and between the two years of the study (Figure 9). There were two peaks in visitation, with the largest peak occurring in early fall (September to October) and a much smaller one in June to July.

The distribution of visitors across the park was heterogeneous, with areas located near the southwestern entrances to the park and trails surrounding lakes most heavily used (Figure 9).

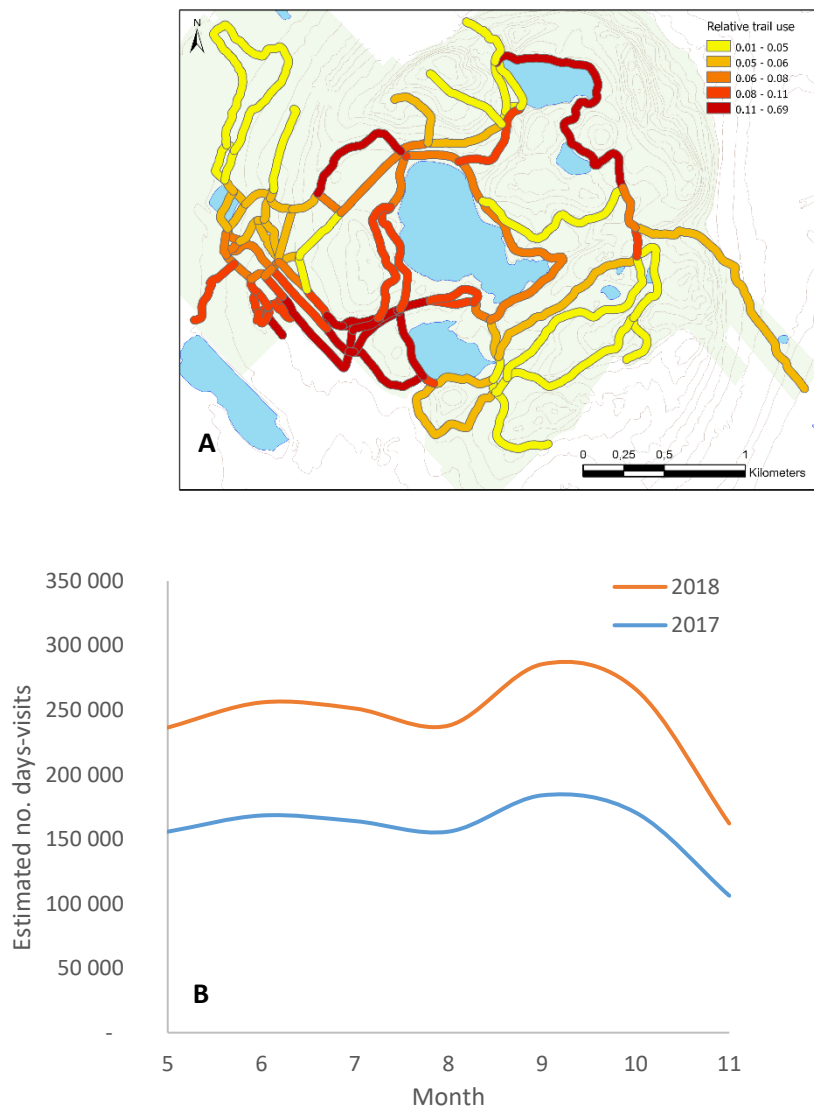


Figure 9. – Spatio-temporal distribution of park attendance. A) Relative trail uses as measured by counters (scaled from 0.01 to 1), interpolated over all trails in the park and classified by quantile breaks. B) Variation in park use (number of visitor-days) throughout the tick activity season in 2017 (blue curve) and 2018 (orange curve), obtained from the number of daily admissions recorded and the estimated number of visits by annual ticket holders.

Spatial and temporal distribution of risk

There was no significant correlation between DIN levels and trail use across the park (Pearson's correlation coefficient=-0.09, $p=0.20$). However, there were specific areas where both indicators were high, resulting in spatial clusters of high risk of tick-human contacts. In both years, high-risk clusters were present around the trails connecting entrance 3 and Lake Seigneurial (Figure 10). Also, the trail north of Lake Des Bouleaux had significantly higher risk index values than the surrounding trails. The rest of the areas did not show significant differences in their risk levels, except for a few areas with overall lower risk values (low-risk clusters, not shown). Significant high-risk areas (including high-risk clusters and outliers) encompassed 41% of the calculated 2017 risk index and 43% of the 2018 risk index, and in both cases covered 11% of the study area. Similar patterns were present in both years of the study, with some variation due to the varying spatial distribution of nymphs in the park in both years. The risk level was highest in June, when nymphs are also at their peak of abundance. A second, lower, peak of risk was present in September, when nymphs are less abundant, but more people used the park (Figure 7).

Using the population exposure model, we found a positive relationship between the proportion of the area covered by forest within 100 meters of the trails and the number of visitors (Table 11). We found the opposite relationship with elevation, where trails at higher elevations attracted fewer people than trails lower on the mountain. The number of visitors on trails also varied with distance from the three types of facilities in the park. Trails near the entrance 1 received 1.43 times more [95% CI: 1.15-1.71] visitors than those near the entrance 2, those near the refuge 4 received 2.23 times more [95% CI: 1.72-2.73] visitors than those near refuges 1 or 2, and those near the viewpoint 1 or 4 received 2.98 times more [95% CI: 2.31-3.65] visitors than those near the viewpoint 2. Differences between the other levels for these variables were not significant.

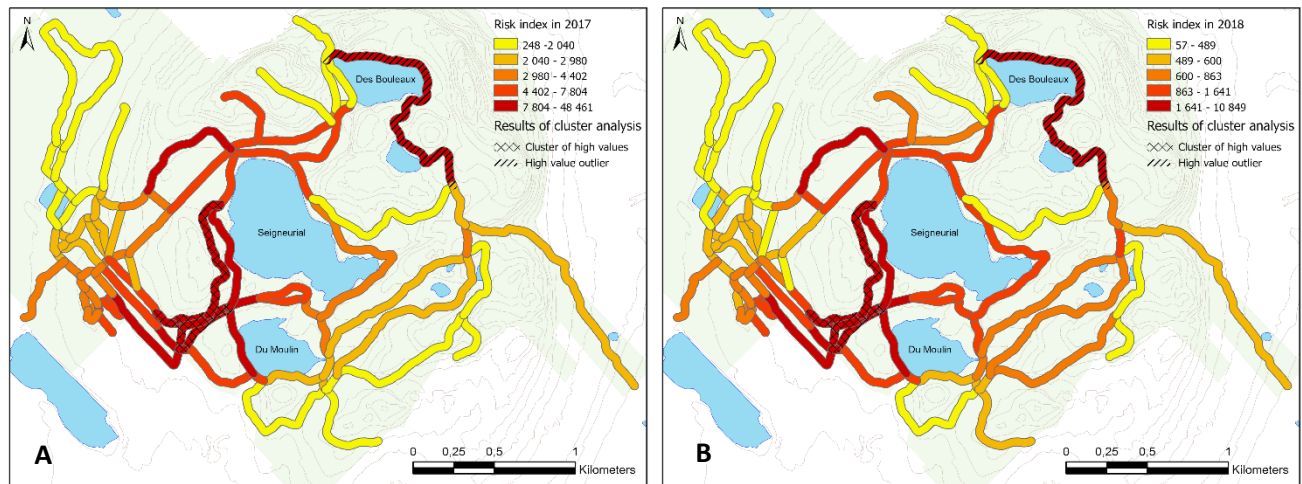


Figure 10. – Spatial distribution of risk levels classified by quantile breaks and high-risk areas based on cluster analyses for 2017 (A) and 2018 (B). The risk index represents the probability of human-tick contacts in the population visiting the park.

Tableau 10. – Parameter estimates for the best spatial trend surface models of population exposure (model 1), tick hazard (model 2) and risk (model 3) indices, in 2017 and 2018. The risk index represents the probability of human-ticks contact in the population visiting the park.

Parameters	β	SE	Edf	P
Model 1: Population exposure (density)¹				
(Intercept)	9.01	0.16		<0.001
Elevation	-0.35	0.15		0.03
Forest proportion (100 m radius)	0.28	0.05		<0.001
Nearest park entrance				
2 vs 1	-0.36	0.14		0.01
3 and 4 vs 1	-0.17	0.27		0.53
5 vs 1	-0.09	0.31		0.77
6 and 7 vs 1	-0.92	0.57		0.10
8 and 9 vs 1	-0.32	0.34		0.35
Nearest refuge				
2 vs 1	-0.02	0.11		0.88
3 vs 1	0.11	0.15		0.50
4 vs 1	0.80	0.26		0.002
Nearest viewpoint				
2 vs 1	-1.09	0.34		0.002
3 vs 1	-0.46	0.25		0.071
4 vs 1	-0.04	0.10		0.679
5 vs 1	-0.10	0.20		0.612
Year				
2018 vs 2017	0.43	0.03		<0.001
Smoothed coordinates of trail segment centroids			27.2	<0.001
Model 2: Tick hazard (DIN)²				
(Intercept)	4.06	0.01		<0.001
Forest proportion (200 m radius)	0.04	0.02		0.026
Year				
2018 vs 2017	-1.99	0.02		<0.001
Smoothed coordinates of trail segment centroids			21.42	<0.001
Model 3: Risk (hazard*exposure)¹				
(Intercept)	8.24	0.10		<0.001
Forest proportion (100 m radius)	0.24	0.05		<0.001
Nearest refuge				
2 vs 1	0.01	0.12		0.95
3 vs 1	0.04	0.16		0.80
4 vs 1	0.84	0.27		0.002
Nearest viewpoint				
2 vs 1	-0.76	0.34		0.03
3 vs 1	-0.53	0.29		0.07
4 vs 1	-0.01	0.11		0.90
5 vs 1	-0.28	0.20		0.17
Year				
2018 vs 2017	-1.56	0.03		<0.001
Smoothed coordinates of trail segment centroids			27.61	<0.001

¹ Logged variables ² Multiplied by 100 and logged variable.

Of the predictors tested in the tick hazard model, only the proportion of the area covered by forest within 200 meters of the trail was positively associated with a greater density of infected nymphs (Table 11).

In the risk model, the proportion of forest within 100 meters of the trail was also associated with higher risk levels. Risk levels also varied with proximity to park facilities (Table 11). Trails near refuge 4 had 2.32 times the risk level [95% CI: 1.80-2.85] as those near the refuges 1 or 2, while those near the viewpoint 1 had 2.13 times the risk level [95% CI: 1.47-2.80] as those near the viewpoint 2. Differences between the other levels for these variables were not significant.

Population density (exposure) was 1.53 times higher in 2018 than in 2017 [95% CI: 1.48-1.59]. On the other hand, the tick hazard was 7.31 times higher in 2017 than in 2018 [95% CI: 1.48-1.59] and the resulting risk level was 4.76 times higher in 2017 than in 2018 [95% CI: 4.70-4.83].

Discussion

While many studies have focused on factors driving tick-borne disease incidence at large geographical scales in North America, very few have investigated simultaneously the ecological and human population factors that may determine risk at finer scales. It is however important to better understand the factors at play at this scale, because it is at this scale that interventions to prevent infections occur. In this study, we demonstrate the applicability and utility of an integrative risk assessment approach to estimate the probability of contacts between visitors and infected ticks, at a local intervention scale in a periurban park environment. The methodology employed allowed for the identification of high-risk areas and periods in park, demonstrating its utility as a planning tool in risk mitigation intervention plans in the context of natural public parks. In addition, we identified biophysical attributes that were associated with the risk levels across a highly visited and newly LD-endemic park. The relationships uncovered between fine scale landscape attributes and spatial variability in risk provide key findings on the ecological determinants of tick-borne disease in recreational parks, which may be a significant source of exposure to tick-borne pathogens for populations in urban areas.

First, we showed that the proportion of forest cover around trails was associated with higher levels of risk and influenced both the visitor density (exposure) and the density of infected nymphs (hazard). These results align with previous research indicating that forested habitats are associated with the population exposure to *B. burgdorferi*-infected ticks and high population incidence rates of Lyme disease cases compared to other habitat types (e.g., herbaceous and shrubby environments, agricultural areas, urban areas, or wetlands; (Jackson, Levine, et al., 2006; McClure & Diuk-Wasser, 2018). Trails located in areas where forest cover was dominant were more popular, consistent with the hypothesis that visitors may be more attracted to undisturbed forest areas in parks (Schägner et al., 2016). Also, infected nymphs were more abundant in areas where forest cover was dominant. This result is consistent with previous observations associating *I. scapularis* density with proportion of forest cover at several geographic scales (Killilea et al., 2008). However, in contrast to what was found in other studies performed at regional scales, we did not find a relationship between the DIN and forest fragmentation indicators or high human presence (Allan et al., 2003; Brownstein et al., 2005; Jackson, Hilborn, et al., 2006; Tran & Waller, 2013). At smaller spatial scales, some studies performed in parks found lower DON or DIN levels in park areas with higher public use (Falco & Fish, 1989; Ripoche et al., 2018). In contrast, here, we did not observe a correlation between estimated DIN and trail use levels. We also found no relationship between DIN and indicators of the territory's accessibility such as distance to entrances, or indicators of forest habitat

fragmentation such as edge and trail density or the size of the forest patches. It has been suggested that human disturbance of habitat may affect host presence and tick survival, and thus, that the lowest tick densities would be found in forested areas with the greatest current or past human presence (Falco & Fish, 1989; Ripoché et al., 2018). The opposite thesis has also been put forward, that the main hosts of blacklegged ticks (white-footed mice, white-tailed deer) adapt well to disturbed habitats and thus may become dominant there at the expense of other wildlife species, which are more sensitive to habitat disturbances (C. L. Wood & Lafferty, 2013). Thus, since ticks would have more opportunity to encounter reproductive and reservoir hosts, their survival and reproduction, as well as the circulation of tick-borne pathogens, would be favored, resulting in a higher level of tick hazard (C. L. Wood & Lafferty, 2013). It appears that in our context, neither of these hypotheses apply. Overall, there is relatively low mammal biodiversity across the park, with mice and deer present and abundant in the majority of areas (Dumas et al., 2022). The lack of relationship between DIN and fragmentation indicators therefore suggests that the main hosts, mice and deer, are not affected by fragmentation at this fine scale, and are present at sufficient abundances in a range of habitats throughout the park (Dumas et al., 2022). However, we did observe a positive relationship between the proportion of forest cover and the DIN. This suggests that in this context, it is the presence of a habitat favorable to the survival of ticks when they are off-host, i.e. a forest floor where the abiotic conditions (temperature, relative humidity, presence of refuges under the leaf litter) necessary for their survival are present, that is the main determinant of their distribution here (Dumas et al., 2022).

Based on these results, we are suggesting approaches to manage the risk associated with ticks in natural parks. We recommend that actions aimed at decreasing the likelihood of human-tick contact be taken in areas of parks where forest cover dominates. For example, more emphasis should be placed on encouraging the adoption of safe behaviors by users, particularly in forested areas of parks. These best practices include staying on trails, using tick repellents, wearing long clothing, and practicing tick checks after a forest activity (Aenishaenslin et al., 2017; Due et al., 2013). These practices could be reminded to visitors directly in the parks, through signage in high-risk forest areas, to reinforce their adoption levels. Second, we recommend that trail edges in high-risk areas be landscaped so that the likelihood of human-tick contact is restricted. Trail maintenance that discourages contact includes regular trimming of vegetation along trails and removal of dead leaves from the ground (Stafford, 2004) and installation of wood chips on the ground along trail borders (McKay et al., 2020). Finally, reducing the probability of human-ticks contact can also be achieved by reducing the tick hazard in high-risk habitats. For this, possible interventions include the selective use of acaricides applied to vegetation in high-risk areas and host-

targeted interventions (e.g., treatments with acaricides; Pelletier et al. 2020; Stafford and Kitron 2002). However, all these interventions are resource-intensive, which currently limits their deployment over large areas such as the territory of natural parks (Eisen & Stafford, 2021). Therefore, we propose here to deploy them first in high-risk areas to optimize the cost-benefit of deployment. Our cluster analyses have shown the presence of risk hotspots. By strategically prioritizing interventions to these hotspots, we could act on 41 to 43% (depending on the year) of the risk in the entire park, while deploying resources to only 11% of the territory. Such hotspots, when present in a park, are therefore places where high impact potential is possible if interventions are deployed. Slight variations in the location of high-risk areas were however present in this study, consistent with previous findings of heterogeneous patterns of tick densities at small spatial scales (Dumas et al., 2022; Ripoche et al., 2018; Vourc'h et al., 2016). Therefore, periodic reassessment of the location of high tick density areas should be included in park risk management plans. This would ensure that interventions are always deployed in areas where their impact is expected to be the highest.

Second, we showed that proximity to certain facilities was associated with elevated risk. Specifically, we found certain park features (refuges, viewpoints and entrances) associated with increased levels of exposure and risk. This result is consistent with other studies that have found these types of elements to be associated with the level of attractiveness or accessibility of public natural areas (Haddad et al., 2014; Meijles et al., 2014; Schägner et al., 2016). This finding offers another opportunity for risk management, that of targeting population exposure patterns. Indeed, parks could be designed so that a mismatch between the location of areas of high population exposure and high tick hazard is induced. This could be accomplished by modifying the attractiveness and accessibility of areas, which are important drivers of visitor distribution across territories (Hassett et al., 2022; Zeimes et al., 2014). As part of this approach, parks could develop trails, refuges, and lookouts in areas with low tick densities, so that people will tend to use these areas more. They could also limit public access to areas with high tick densities, especially during high-risk periods.

The main risk period in this study corresponded with the peak in nymph abundance (Bouchard et al., 2011; Kurtenbach et al., 2006). A second, lower peak in risk was present in early fall, when entomological risk is lower, but when the park receives large number of visitors. We did not, however consider a possible increase in entomological hazard associated with the presence of adult ticks in the fall and thus, the second peak could be underestimated by our analysis. In addition, tick densities were lower in 2018 than in 2017. While it is theoretically possible that tick removal by our sampling efforts could have influenced these

results, it appears more likely that this variation is caused by weather fluctuations during these years (Berger et al., 2014). Indeed, our results are aligned with trends observed in active surveillance which showed higher generalized tick densities in 2017 than in 2018 across the province (INSPQ, 2017, 2018).

Here, we conceptualized different levels of risk based on the presence and abundance of pathogen-infected vectors and the human population at risk, in the same space-time. As illustrated above, the approach developed here could be used as a decision support tool for risk management in the context of public parks. However, we cannot conclude on the link between the observed patterns and the actual incidence of LD in the local population. Several other factors could influence the actual patterns of disease acquisition by the local population, such as individual behaviors (i.e., what people are doing in the natural space and for how long), levels of knowledge and perception of risk in relation to the disease (Aenishaenslin et al., 2017; Bron et al., 2020), use of tick bite prevention methods or availability of medical management following a tick bite (Hayes & Piesman, 2003). In particular, we could not consider how user behavior might influence their level of exposure to ticks in the environment. For example, we could assume that the actual exposure of people using the wide trails is less than for the narrow trails. In the former case, users may come into contact with the vegetation surrounding the trail or leaf litter at the edge of the trail less frequently than when using narrow trails. Since trail edges can be favorable micro-habitats for ticks (Ripoche et al., 2018), different exposure to them could impact users' actual exposure to ticks. In addition, bicycle use was only allowed on the wide trails in the park. If it also turned out that cyclists were less exposed to tick bites than pedestrians, then our estimate of the level of risk on the wide trails could be underestimated. On the other hand, it is also possible that our analysis underestimates risk in some areas of the park. For example, if certain attributes attracted people to go off trails, or to pick things off the ground, these areas could be a source of greater exposure to ticks. Such observations were made in a French park, where areas conducive to picking plants and mushrooms represented the highest risk of exposure to *Ixodes ricinus* ticks for users (Meha, 2012). Further studies would be needed to assess the effect of users' behaviors on their individual risk of exposure to ticks. The risk levels obtained here at the scale of the park would also need to be validated with accurate disease acquisition data. However, the level of detail that would be required on such a fine scale is difficult to obtain in the context of vector-borne diseases. Indeed, the locations of acquisition of infection by vector-borne diseases are often unknown or confidential. Modeling studies could then be used to simulate the dynamics of encounters between the populations described here and the subsequent steps that could lead to the development of the disease in bitten individuals, for example. The proposed strategy of prioritizing intervention in high-risk areas should also be tested in different epidemiological scenarios to demonstrate its effectiveness.

Conclusion

This study demonstrated that the risk of contact between visitors and *Borrelia burgdorferi*-infected ticks within a public park of southern Quebec, Canada, varied with landscape features and infrastructure at a fine geographic scale. We found a positive relationship between forest cover and the risk index, but no other associations could be found regarding other indicators of fine-scale forest fragmentation. This raised questions about the inter-scale generalizability of previous findings –the large majority of which were made at coarser spatial resolutions– about the links between forest fragmentation and tick-borne disease risk in various human-altered ecosystems. Thus, we believe that continued research efforts investigating these relationships remain important and should incorporate more fine-scale data on the distribution of ticks and people in at-risk habitats. Finally, we also demonstrated a practical methodology for integrative risk assessment that can be used to guide risk management efforts by local stakeholders and translated to other contexts as part of One Health approaches to emerging infectious diseases management.

References

- Aenishaenslin, C., Bouchard, C., Koffi, J. K., & Ogden, N. H. (2017). Exposure and preventive behaviours toward ticks and Lyme disease in Canada: Results from a first national survey. *Ticks and Tick-Borne Diseases, 8*(1), 112–118.
- Aenishaenslin, C., Charland, K., Bowser, N., Perez-Trejo, E., Baron, G., Milord, F., & Bouchard, C. (2022). Behavioral risk factors associated with reported tick exposure in a Lyme disease high incidence region in Canada. *BMC Public Health, 22*(1), 807. <https://doi.org/10.1186/s12889-022-13222-9>
- Allan, B. F., Keesing, F., & Ostfeld, R. S. (2003). Effect of forest fragmentation on Lyme disease risk. *Conservation Biology, 17*(1), 267–272.
- Anselin, L. (1995). Local Indicators of Spatial Association—LISA. *Geographical Analysis, 27*(2), 93–115. <https://doi.org/10.1111/j.1538-4632.1995.tb00338.x>
- Ballantyne, M., Gudes, O., & Pickering, C. M. (2014). Recreational trails are an important cause of fragmentation in endangered urban forests: A case-study from Australia. *Landscape and Urban Planning, 130*, 112–124.
- Berger, K. A., Ginsberg, H. S., Gonzalez, L., & Mather, T. N. (2014). Relative humidity and activity patterns of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology, 51*(4), 769–776.
- Bivand, R. S., & Wong, D. W. S. (2018). Comparing implementations of global and local indicators of spatial association. *TEST, 27*(3), 716–748. <https://doi.org/10.1007/s11749-018-0599-x>
- Bouchard, C., Beauchamp, G., Nguon, S., Trudel, L., Milord, F., Lindsay, L. R., Bélanger, D., & Ogden, N. H. (2011). Associations between *Ixodes scapularis* ticks and small mammal hosts in a newly endemic zone in southeastern Canada: Implications for *Borrelia burgdorferi* transmission. *Ticks and Tick-Borne Diseases, 2*(4), 183–190.
- Bouchard, C., Dumas, A., Baron, G., Bowser, N., Leighton, P. A., Lindsay, L. R., Milord, F., Ogden, N. H., & Aenishaenslin, C. (2022). Integrated human behavior and tick risk maps to prioritize Lyme disease interventions using a “One Health” approach. *Ticks and Tick-Borne Diseases, 14*(2), 102083. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2022.102083>
- Braks, M. a. H., Mulder, A., Swart, A., & Wint, W. (2016). *Grasping risk mapping* (Vol. 4). Wageningen Academic Publishers. <https://ora.ox.ac.uk/objects/uuid:9a61519c-8609-41a1-9823-3e4cd2820a48>
- Bron, G. M., Fernandez, M. del P., Larson, S. R., Maus, A., Gustafson, D., Tsao, J. I., Diuk-Wasser, M. A., Bartholomay, L. C., & Paskewitz, S. M. (2020). Context matters: Contrasting behavioral and

- residential risk factors for Lyme disease between high-incidence states in the Northeastern and Midwestern United States. *Ticks and Tick-Borne Diseases*, *11*(6), 1015-15.
- Brooks, N. (2003). Vulnerability, risk and adaptation: A conceptual framework. *Tyndall Centre for Climate Change Research Working Paper*, *38*, 1–16.
- Brownstein, J. S., Skelly, D. K., Holford, T. R., & Fish, D. (2005). Forest fragmentation predicts local scale heterogeneity of Lyme disease risk. *Oecologia*, *146*(3), 469–475.
- Clifford, C. M., Anastos, G., & Van der Borgh-Elbl, A. (1961). *The larval ixodid ticks of the eastern United States (Acarina-Ixodidae)*. Entomological Society of America.
- Clow, K. M., Leighton, P. A., Ogden, N. H., Lindsay, L. R., Michel, P., Pearl, D. L., & Jardine, C. M. (2017). Northward range expansion of *Ixodes scapularis* evident over a short timescale in Ontario, Canada. *PloS One*, *12*(12).
- Courtney, J. W., Kostelnik, L. M., Zeidner, N. S., & Massung, R. F. (2004). Multiplex real-time PCR for detection of *Anaplasma phagocytophilum* and *Borrelia burgdorferi*. *Journal of Clinical Microbiology*, *42*(7), 3164–3168.
- Dantas-Torres, F. (2015). Climate change, biodiversity, ticks and tick-borne diseases: The butterfly effect. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, *4*(3), 452–461.
- Diuk-Wasser, M. A., VanAcker, M. C., & Fernandez, M. P. (2021). Impact of Land Use Changes and Habitat Fragmentation on the Eco-epidemiology of Tick-Borne Diseases. *Journal of Medical Entomology*, *58*(4), 1546–1564. <https://doi.org/10.1093/jme/tjaa209>
- Due, C., Fox, W., Medlock, J. M., Pietzsch, M., & Logan, J. G. (2013). Tick bite prevention and tick removal. *BMJ*, *347*, f7123. <https://doi.org/10.1136/bmj.f7123>
- Dumas, A., Bouchard, C., Lindsay, L. R., Ogden, N. H., & Leighton, P. A. (2022). Fine-scale determinants of the spatiotemporal distribution of *Ixodes scapularis* in Quebec (Canada). *Ticks and Tick-Borne Diseases*, *13*(1), 101833.
- Durden, L. A., Keirans, J. E., & others. (1996). *Nymphs of the genus Ixodes (Acari: Ixodidae) of the United States: Taxonomy, identification key, distribution, hosts, and medical/veterinary importance*. Entomological Society of America.
- Ehrmann, S., Liira, J., Gärtner, S., Hansen, K., Brunet, J., Cousins, S. A., Deconchat, M., Decocq, G., De Frenne, P., De Smedt, P., & others. (2017). Environmental drivers of *Ixodes ricinus* abundance in forest fragments of rural European landscapes. *BMC Ecology*, *17*.

- Eisen, L., & Stafford, K. C. (2021). Barriers to Effective Tick Management and Tick-Bite Prevention in the United States (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology*, 58(4), 1588–1600. <https://doi.org/10.1093/jme/tjaa079>
- Eisen, L., Wong, D., Shelus, V., & Eisen, R. J. (2013). What is the risk for exposure to vector-borne pathogens in United States national parks? *Journal of Medical Entomology*, 50(2), 221–230.
- Falco, R. C., & Fish, D. (1989). Potential for exposure to tick bites in recreational parks in a Lyme disease endemic area. *American Journal of Public Health*, 79(1), 12–15.
- Fletcher, R., & Fortin, M. (2018). *Spatial ecology and conservation modeling*. Springer.
- Garcia-Marti, I., Zurita-Milla, R., Swart, A., van den Wijngaard, K. C., van Vliet, A. J., Bennema, S., & Harms, M. (2017). Identifying environmental and human factors associated with tick bites using volunteered reports and frequent pattern mining. *Transactions in GIS*, 21(2), 277–299.
- Gasmi, S., Ogden, N. H., Ripoche, M., Leighton, P. A., Lindsay, L. R., Nelder, M. P., Rees, E., Bouchard, C., Vrbova, L., Rusk, R., & others. (2019). Detection of municipalities at-risk of Lyme disease using passive surveillance of *Ixodes scapularis* as an early signal: A province-specific indicator in Canada. *PloS One*, 14(2), e0212637.
- Government of Quebec. (2020). *LiDAR - Modèles numériques (terrain, canopée, pente)—Données Québec*. <https://www.donneesquebec.ca/recherche/fr/dataset/produits-derives-de-base-du-lidar>
- Government of Quebec. (2021). *Carte écoforestière originale et résultats d'inventaire—Données Québec*. <https://www.donneesquebec.ca/recherche/fr/dataset/resultats-d-inventaire-et-carte-ecoforestiere>
- Haddad, H., Moulin, B., Manirakiza, F., Méha, C., Godard, V., & Mermet, S. (2014). Web Mapping and Behavior Pattern Extraction Tools to Assess Lyme Disease Risk for Humans in Peri-Urban Forests. *Analyzing and Modeling Spatial and Temporal Dynamics of Infectious Diseases*, 371–402.
- Hassett, E., Diuk-Wasser, M., Harrington, L., & Fernandez, P. (2022). Integrating tick density and park visitor behaviors to assess the risk of tick exposure in urban parks on Staten Island, New York. *BMC Public Health*, 22(1), 1602. <https://doi.org/10.1186/s12889-022-13989-x>
- Hausermann, H., Tschakert, P., Smithwick, E. A., Ferring, D., Amankwah, R., Klutse, E., Hagarty, J., & Kromel, L. (2012). Contours of risk: Spatializing human behaviors to understand disease dynamics in changing landscapes. *EcoHealth*, 9(3), 251–255.
- Hayes, E. B., & Piesman, J. (2003). How Can We Prevent Lyme Disease? *New England Journal of Medicine*, 348(24), 2424–2430. <https://doi.org/10.1056/NEJMra021397>

- Heylen, D., Lasters, R., Adriaensen, F., Fonville, M., Sprong, H., & Matthysen, E. (2019). Ticks and tick-borne diseases in the city: Role of landscape connectivity and green space characteristics in a metropolitan area. *Science of The Total Environment*, *670*, 941–949. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.03.235>
- Hiemstra, P. H., Pebesma, E. J., Twenhöfel, C. J. W., & Heuvelink, G. B. M. (2008). Real-time automatic interpolation of ambient gamma dose rates from the Dutch Radioactivity Monitoring Network. *Computers & Geosciences*.
- Hosseini, P. R., Mills, J. N., Prieur-Richard, A.-H., Ezenwa, V. O., Bailly, X., Rizzoli, A., Suzán, G., Vittecoq, M., García-Peña, G. E., Daszak, P., & others. (2017). Does the impact of biodiversity differ between emerging and endemic pathogens? The need to separate the concepts of hazard and risk. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *372*(1722), 20160129.
- INSPQ. (2017). *Rapport de surveillance de la maladie de Lyme: Année 2017*. 12.
- INSPQ. (2018). *Résultats de surveillance de la maladie de Lyme: Année 2018*. INSPQ. <https://www.inspq.qc.ca/zoonoses/lyme/surveillance/2018>
- Jackson, L. E., Hilborn, E. D., & Thomas, J. C. (2006). Towards landscape design guidelines for reducing Lyme disease risk. *International Journal of Epidemiology*, *35*(2), 315–322.
- Jackson, L. E., Levine, J. F., & Hilborn, E. (2006). A comparison of analysis units for associating Lyme disease with forest-edge habitat. *Community Ecology*, *7*(2), 189–197.
- Keirans, J. E., & Clifford, C. M. (1978). The genus *Ixodes* in the United States: A scanning electron microscope study and key to the adults. *Journal of Medical Entomology*, *15*(suppl_2), 1–38.
- Killilea, M. E., Swei, A., Lane, R. S., Briggs, C. J., & Ostfeld, R. S. (2008). Spatial dynamics of lyme disease: A review. *EcoHealth*, *5*(2), 167–195. <https://doi.org/10.1007/s10393-008-0171-3>
- Kilpatrick, A. M., Dobson, A. D. M., Levi, T., Salkeld, D. J., Swei, A., Ginsberg, H. S., Kjemtrup, A., Padgett, K. A., Jensen, P. M., Fish, D., Ogden, N. H., & Diuk-Wasser, M. A. (2017). Lyme disease ecology in a changing world: Consensus, uncertainty and critical gaps for improving control. *Phil. Trans. R. Soc. B*, *372*(1722), 20160117–20160131.
- Kilpatrick, A. M., & Randolph, S. E. (2012). Drivers, dynamics, and control of emerging vector-borne zoonotic diseases. *Lancet*, *380*(9857), 1946–1955. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(12\)61151-9](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(12)61151-9)
- Korpilo, S., Virtanen, T., Saukkonen, T., & Lehvävirta, S. (2018). More than A to B: Understanding and managing visitor spatial behaviour in urban forests using public participation GIS. *Journal of Environmental Management*, *207*, 124–133.

- Kurtenbach, K., Hanincová, K., Tsao, J. I., Margos, G., Fish, D., & Ogden, N. H. (2006). Fundamental processes in the evolutionary ecology of Lyme borreliosis. *Nature Reviews Microbiology*, *4*(9), 660–669.
- Markovchick-Nicholls, L., Regan, H. M., Deutschman, D. H., Widyanata, A., Martin, B., Noreke, L., & Ann Hunt, T. (2008). Relationships between Human Disturbance and Wildlife Land Use in Urban Habitat Fragments. *Conservation Biology*, *22*(1), 99–109. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00846.x>
- McClure, M., & Diuk-Wasser, M. (2018). Reconciling the entomological hazard and disease risk in the Lyme disease system. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, *15*(5), 1048–1062.
- McKay, R., Talbot, B., Slatculescu, A., Stone, A., & Kulkarni, M. A. (2020). Woodchip borders at the forest ecotone as an environmental control measure to reduce questing tick density along recreational trails in Ottawa, Canada. *Ticks and Tick-Borne Diseases*, *11*(2), 101361.
- Meha, C. (2012). Influence de la structure du paysage forestier sur l'exposition des populations humaines aux tiques. Le cas de la borréliose de Lyme en forêt de Sénart (Île-de-France) (Influence of forest landscape structures on human populations' exposure to ticks. The case of Lyme borreliosis in Sénart forest). *Bulletin de l'Association de Géographes Français*, *89*(2), 255–266. <https://doi.org/10.3406/bagf.2012.8262>
- Meijles, E., De Bakker, M., Groote, P., & Barske, R. (2014). Analysing hiker movement patterns using GPS data: Implications for park management. *Computers, Environment and Urban Systems*, *47*, 44–57.
- Ogden, N. H., & Lindsay, L. R. (2016). Effects of climate and climate change on vectors and vector-borne diseases: Ticks are different. *Trends in Parasitology*, *32*(8), 646–656.
- Pebesma, E., & Bivand, R. S. (2005). Classes and Methods for Spatial Data: The sp Package. *R News*, *5*(2), 9–13.
- Pelletier, J., Rocheleau, J.-P., Aenishaenslin, C., Beaudry, F., Dimitri Masson, G., 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. *Parasites & Vectors*, *13*(1), 73. <https://doi.org/10.1186/s13071-020-3932-7>
- Ripoche, M., Lindsay, L. R., Ludwig, A., Ogden, N. H., Thivierge, K., & Leighton, P. A. (2018). Multi-scale clustering of Lyme disease risk at the expanding leading edge of the range of *Ixodes scapularis* in Canada. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, *15*(4), 603–621.

- Schägner, J. P., Brander, L., Maes, J., Paracchini, M. L., & Hartje, V. (2016). Mapping recreational visits and values of European National Parks by combining statistical modelling and unit value transfer. *Journal for Nature Conservation*, 31, 71–84.
- SÉPAQ. (2020). *Fréquentation en jours-visites au parc national du Mont-Saint-Bruno*.
- Sonenshine. (2018). Range Expansion of Tick Disease Vectors in North America: Implications for Spread of Tick-Borne Disease. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 15(3), Article 3. <https://doi.org/10.3390/ijerph15030478>
- Song, Y. (2018). SK: Segment-Based Ordinary Kriging and segment-Based Regression Kriging for Spatial Prediction. *R Package Version 1.1*.
- Song, Y., Wang, X., Wright, G., Thatcher, D., Wu, P., & Felix, P. (2019). Traffic Volume Prediction With Segment-Based Regression Kriging and its Implementation in Assessing the Impact of Heavy Vehicles. *IEEE Transactions on Intelligent Transportation Systems*, 20(1), 232–243. <https://doi.org/10.1109/TITS.2018.2805817>
- Soverel, N. O., Coops, N. C., White, J. C., & Wulder, M. A. (2010). Characterizing the forest fragmentation of Canada's national parks. *Environmental Monitoring and Assessment*, 164(1–4), 481–499. <https://doi.org/10.1007/s10661-009-0908-7>
- Stafford, K. C. (2004). *Tick management handbook: An integrated guide for homeowners, pest control operators, and public health officials for the prevention of tick-associated disease*. <https://stacks.cdc.gov/view/cdc/11444>
- Stafford, K. C., & Kitron, U. (2002). Environmental management for Lyme borreliosis control. *Lyme Borreliosis: Biology, Epidemiology and Control*. Wallingford (United Kingdom): CABI, 301–334.
- Tokarz, R., Tagliafierro, T., Cucura, D. M., Rochlin, I., Sameroff, S., & Lipkin, W. I. (2017). Detection of *Anaplasma phagocytophilum*, *Babesia microti*, *Borrelia burgdorferi*, *Borrelia miyamotoi*, and Powassan virus in ticks by a multiplex real-time reverse transcription-PCR assay. *MSphere*, 2(2), e00151-17.
- Tran, P. M., & Waller, L. (2013). Effects of landscape fragmentation and climate on Lyme disease incidence in the northeastern United States. *Ecohealth*, 10(4), 394–404.
- van Marwijk, R., Elands, B. H., & Lengkeek, J. (2007). Experiencing nature: The recognition of the symbolic environment within research and management of visitor flows. *Forest Snow and Landscape Research*, 81(1–2), 59–76.

- Vanwambeke, S. O., & Schimit, P. H. T. (2021). Tick bite risk resulting from spatially heterogeneous hazard, exposure and coping capacity. *Ecological Complexity*, 48, 100967. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2021.100967>
- Vourc'h, G., Abrial, D., Bord, S., Jacquot, M., Masségli, S., Poux, V., Pisanu, B., Bailly, X., & Chapuis, J. (2016). Mapping human risk of infection with *Borrelia burgdorferi sensu lato*, the agent of Lyme borreliosis, in a periurban forest in France. *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 7(644–652).
- Wilkins, E. J., Wood, S. A., & Smith, J. W. (2021). Uses and limitations of social media to inform visitor use management in parks and protected areas: A systematic review. *Environmental Management*, 67(1), 120–132.
- Wood, C. L., & Lafferty, K. D. (2013). Biodiversity and disease: A synthesis of ecological perspectives on Lyme disease transmission. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(4), 239–247. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.011>
- Wood, S. N. (2017). *Generalized additive models: An introduction with R*. CRC press.
- Zeimes, C. B., Olsson, G. E., Hjertqvist, M., & Vanwambeke, S. O. (2014). Shaping zoonosis risk: Landscape ecology vs. landscape attractiveness for people, the case of tick-borne encephalitis in Sweden. *Parasites & Vectors*, 7(1), 370. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-7-370>
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R. In Springer (Ed.), *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer.

Discussion générale

L'objectif de cette thèse était de documenter les dynamiques écologiques et épidémiologiques entourant la tique à pattes noires et les pathogènes qu'elle peut transmettre, dans un lieu représentatif des habitats à risque pour la population de la zone d'émergence du sud du Québec. Les travaux ont pris place dans un parc forestier périurbain fortement fréquenté par la population, où des populations tiques à pattes noires qui se reproduisent localement et de *B. burgdorferi* ont été détectées depuis 2009 (INSPQ, 2022). La première étude visait à améliorer la compréhension de la niche écologique de cette tique sous nos latitudes, en examinant les facteurs biotiques et abiotiques susceptibles d'influencer sa répartition à une échelle spatiale et temporelle fine. La deuxième étude visait à documenter les interactions entre ces tiques et leurs hôtes, afin de mieux comprendre comment les pathogènes transmis par les tiques circulent et persistent dans les communautés d'hôtes des forêts du sud du Québec. Enfin, l'objectif de la troisième étude était de mesurer le risque de contact entre les tiques et la population fréquentant les parcs naturels en milieu urbain et périurbain, et d'étudier quels facteurs écologiques et sociaux influencent ce risque.

Ainsi, nous avons rassemblé un ensemble exhaustif de données pour documenter la dynamique éco-épidémiologique de risque de MTT à l'échelle d'un parc forestier. Nous avons pris en compte dans un même lieu les facteurs abiotiques et biotiques pouvant influencer la répartition des tiques, les interactions hôtes-vecteurs-pathogènes déterminants des cycles de transmission de ces derniers, ainsi que la composante de la présence humaine pour l'apparition du risque. De ce fait, nous avons produit un portrait exhaustif de la situation éco-épidémiologique dans ce parc où la problématique est importante et possiblement vouée à continuer d'évoluer, si aucune action de contrôle n'est entreprise. Les trois chapitres se sont complétés pour donner une image aussi complète que possible des facteurs qui ont conduit à la situation éco-épidémiologique observée dans ce parc, et auront généré un ensemble de retombées qui seront discutées dans les sections suivantes. D'abord, nous syntétiserons les conclusions des trois chapitres en dégagant un ensemble de résultats principaux sous deux thèmes : la caractérisation des patrons de risque associés aux MTT et les liens entre la biodiversité et l'écologie de ces maladies transmissibles à l'humain. Ensuite, nous développerons une série de recommandations pour une gestion mieux adaptée de la problématique au contexte des parcs naturels urbains. Enfin, nous discuterons des perspectives de recherches futures qu'offre le travail de cette thèse.

Les patrons de risque associés aux maladies transmises par les tiques

Les analyses de cette thèse ont permis d'identifier où et quand se situe le risque associé aux MTT dans la zone d'étude. En mettant en évidence certains des mécanismes impliqués dans les patrons et tendances observés, il est possible d'identifier des principes généraux pouvant être appliqués à d'autres contextes.

Les patrons spatiaux de répartition des tiques à fine échelle

Résultat principal 1 : Plusieurs patrons spatiaux quant à la densité des tiques, des tiques infectées et des patrons de risque pour la population locale ont été détectés à l'intérieur de la zone d'étude, suggérant que l'invasion des habitats par les tiques et leurs pathogènes prend place grâce à des processus spatialement hétérogènes à l'intérieur des habitats.

D'abord, ces travaux ont permis de constater que les éléments constituant le risque de transmission de MTT à l'humain variaient à une échelle spatiale très fine. En l'occurrence, à l'intérieur de la zone d'étude de seulement 9 km², des patrons spatiaux étaient présents : de la densité des tiques, des tiques infectées par des pathogènes affectant l'humain et même, du risque de contact entre les visiteurs du parc et ces vecteurs de maladies.

Le premier chapitre de la thèse a permis de mieux comprendre les dynamiques spatiales fines de la répartition des tiques dans l'habitat forestier. Conformément à notre hypothèse (H1.1), les tiques étaient effectivement distribuées selon des patrons hétérogènes à l'intérieur même des habitats du parc. Les patrons d'agrégation spatiale observés étaient au plus fort pour les premiers stades du cycle de vie, soit pour les larves, suivies des nymphes. Toutefois, d'une année à l'autre, l'emplacement des patrons a varié à travers la zone d'étude (voir explications plus détaillées ci-bas, Résultat principal 2), mais pour tous les stades, la densité locale était liée à la densité du stade précédent de la saison précédente, conformément au cycle vital (H1.2). D'autre part, les analyses de risque réalisées dans le troisième chapitre ont démontré que les éléments constituant le risque de contact entre ces vecteurs de maladies et les visiteurs du parc variaient spatialement.

Très peu d'études avaient démontré la présence d'hétérogénéité spatiale à une échelle aussi fine, pour les éléments constituant le risque posé par *I. scapularis*, en tant que vecteurs de maladies (Adalsteinsson et al., 2016; Dobson et al., 2011; Ripoche et al., 2018). Les éléments mis en lumière ici permettent de mieux comprendre les dynamiques populationnelles locales des tiques, en plus de permettre développer des recommandations de gestion de risque pour les autorités locales et régionales.

D'abord, il sera important de poursuivre l'acquisition de connaissances à ce sujet, en particulier d'investiguer si les patrons spatiaux décelés ici tendront à se stabiliser à mesure que la région progresse vers l'endémicité des populations de tiques. Ces connaissances pourraient permettre d'ajuster les stratégies d'évaluation et de gestion de risque, selon les niveaux d'endémicité.

Au niveau local, des programmes de surveillance active autogérés pourraient être mis en place dans les espaces naturels publics des municipalités endémiques au Québec. Par exemple, des inventaires ciblant les larves à la fin de l'été permettraient de prédire les zones où de fortes densités de nymphes sont susceptibles d'être trouvées au cours de la saison estivale suivante. Le stade nymphal étant celui associé au plus haut risque de transmission de pathogènes à l'humain (McClure et Diuk-Wasser, 2018), des mesures préventives pourraient être mises en œuvre directement dans ces zones. Les interventions possibles comprennent la gestion des sentiers (par exemple, couper la végétation en bordure des sentiers, enlever la litière de feuilles, installer des copeaux de bois) et la signalisation (par exemple, indiquer la présence d'une zone à forte densité de tiques et recommander la vigilance et la circulation sur les sentiers (Del Fabbro, 2015; McKay et al., 2020; Stafford et Kitron, 2002). Enfin, les résultats présentés ici ont démontré la pertinence de documenter la répartition des visiteurs dans les parcs présentant un risque émergent de MTT. Les travaux du troisième chapitre ont démontré l'utilisation d'une méthode d'évaluation du risque simple et précise. Cette méthode pourrait ensuite être reproduite dans d'autres espaces naturels publics et servir de base à l'élaboration de plans de gestion du risque.

Finalement, à la lumière des résultats d'hétérogénéité spatiale obtenus dans le premier chapitre, certaines recommandations peuvent être émises pour améliorer la précision des efforts de surveillance active des tiques à l'échelle provinciale. Par exemple, plusieurs transects courts devraient être échantillonnés afin de mesurer plus précisément l'abondance des populations de tiques émergentes, plutôt qu'un seul grand transect par site, comme c'est le cas actuellement (INSPQ, 2022).

Les déterminants environnementaux de la répartition spatiale des tiques à l'intérieur des habitats forestiers

Résultat principal 2 : Les conditions microclimatiques étaient les principaux facteurs impliqués dans les variations spatiales de l'abondance des tiques à la fine échelle du parc.

D'abord, différentes caractéristiques environnementales influençaient l'abondance des tiques, aux différentes étapes de leur cycle vital. Mais contrairement à notre hypothèse (H1.1), tous les facteurs biotiques et abiotiques généralement connus pour influencer le cycle vital d'*I. scapularis* (disponibilité des

hôtes, caractéristiques de l'habitat et conditions climatiques) ne semblaient pas la distribution de la tique à travers la zone d'étude. En effet, sur la base des connaissances antérieures de la littérature, nous nous attendions à retrouver des associations positives entre l'abondance des principaux hôtes de la tique (en particulier le cerf de Virginie et la souris à pattes blanches), ainsi qu'avec des caractéristiques locales de l'habitat, tel que la profondeur de la litière de feuilles au sol ou la proportion de couverture de la zone par la canopée des arbres.

En ce qui concerne l'abondance des hôtes susmentionnés, leur association avec l'abondance des tiques a été fréquemment rapportée par des études effectuées à des échelles spatiales plus grandes (Killilea et al., 2008; Kilpatrick et al., 2017). Face à notre résultat divergeant de ces observations et de nos hypothèses (H1.2), nous avons postulé l'explication que l'abondance des hôtes était généralement élevée sur notre site d'étude et donc que la densité des hôtes ne serait pas un facteur limitant pour la croissance des populations de tiques dans cette zone (Kilpatrick et al., 2017; Rosa et Pugliese, 2007). En effet, il semble que, même si nous avons trouvé certaines zones du parc avec des densités d'hôtes plus faibles, les hôtes étaient généralement présents en nombre suffisant pour que les repas sanguins soient facilement disponibles pour les tiques sur tous les sites.

De même, bien que des différences aient été constatées dans les caractéristiques des microhabitats des zones échantillonnées, l'absence d'association entre leur variation et l'abondance des tiques, contraire à l'hypothèse H1.3, suggère que l'étendue de valeurs dans laquelle ces facteurs variaient était également propices aux tiques.

Dans le contexte de nos études, c'étaient plutôt les conditions microclimatiques qui étaient déterminantes des variations spatiales observées de l'abondance des tiques (H1.4). Des recherches antérieures avaient montré que les tiques étaient davantage sensibles à la dessiccation dans les premiers stades de leur cycle de vie (Ginsberg et al., 2020; Lindsay et al., 1995; Moore et al., 2014; Randolph, 2004). Les résultats obtenus au premier chapitre allaient dans le même sens, avec d'importants effets observés des variations microclimatiques sur l'abondance des larves. Globalement, les températures estivales plus chaudes étaient associées à des abondances plus élevées de larves. En revanche, la fréquence d'évènements de sécheresse en début d'été était associée à une diminution de l'abondance des larves. Les conditions météorologiques lors des collectes influençaient également le nombre de spécimens retrouvés de larves et de nymphes; les journées chaudes et humides étant associées aux plus grands nombres de tiques. Ces observations, faites à la limite nordique de l'aire de répartition d'*I. scapularis*, corroborent l'hypothèse à savoir que le climat soit le facteur le plus limitant de l'expansion de cette tique dans la région (Leighton et

al., 2021). Il sera pertinent de répéter le type d'étude présenté ici (chapitre 1) sur une plus grande variété de sites, à mesure que le climat continuera de se réchauffer dans la région. Ainsi, la compréhension des facteurs à l'origine de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des densités de tiques à travers les différentes régions pourra être encore améliorée.

Les facteurs influençant le risque de contacts entre les tiques porteuses de pathogènes et les visiteurs de parcs naturels

Résultat principal 3 : Le risque de contacts entre les visiteurs du parc et les tiques infectées par B. burgdorferi était associé à certains attributs du paysage local et à la proximité des infrastructures du parc.

Conformément à notre hypothèse (H3.1), les niveaux de risque de contact entre les tiques et les humains (soit la combinaison du danger et de l'exposition) étaient distribués selon des patrons hétérogènes. Les choix d'itinéraire par les visiteurs et certains facteurs environnementaux ont influencé la distribution spatiale et temporelle du risque. Des études antérieures ont proposé que les habitats les plus fragmentés soient associés à des niveaux de risque plus élevés de MTT. Dans un contexte de parc naturel périurbain, la fragmentation forestière peut prendre place à une fine échelle spatiale, et être causée par les aménagements du parc. Des éléments aménagés tels que les réseaux de routes et sentiers et les aires de service ou de détente en sont des exemples. D'abord, ces éléments peuvent générer des zones de transition écologique entre deux types d'habitats (par exemple, un écotone forêt-milieu ouvert), soit des zones où les interactions tiques-hôtes réservoirs favorisent la transmission des pathogènes et donc, une augmentation du danger acarologique (Jackson et al., 2006; McClure et Diuk-Wasser, 2018; Wood et Lafferty, 2013) se référer à la section ci-bas traitant de la DEH, résultat principal #7, pour plus de détails sur l'impact de la fragmentation sur les espèces hôtes). Ensuite, une forte densité de sentiers et la présence d'éléments aménagés peuvent favoriser l'attractivité et l'accessibilité des secteurs, paramètres associés à une forte fréquentation par les visiteurs et donc, une augmentation de l'exposition (Haddad et al., 2014; Korpilo et al., 2018; Meijles et al., 2014; Soverel et al., 2010). Cependant, et contrairement à notre hypothèse (H3.3), nous n'avons pas observé dans cette étude de relation entre les indicateurs locaux de fragmentation de l'habitat et le niveau de danger acarologique, ni entre ces indicateurs et les niveaux de risque de contact entre les tiques infectées et les visiteurs du parc (chapitre 3). À l'échelle de ce parc, nous avons vu que les facteurs microclimatiques (chapitre 1) et la densité du couvert forestier (chapitre 3, hypothèse H3.2) influençaient la densité des tiques (infectées ou non). La forêt à l'étude fait cependant partie d'un paysage fragmenté à l'échelle régionale (Doré, 2013) et donc, il est possible que les processus associant le niveau de fragmentation locale à l'émergence des MTT s'opèrent à une échelle spatiale plus

grande. Cette hypothèse pourrait être vérifiée en comparant la vitesse d'implantation de pathogènes émergents, à travers des sites de la région représentant divers niveaux de fragmentation forestière et différentes compositions de communautés fauniques. Pour ce faire, il est recommandé que de telles études adoptent une méthodologie multi-échelle (Dray et al., 2012), afin de bien rendre compte des mécanismes éco-épidémiologiques pouvant prendre part aux différentes échelles spatiales.

D'autre part, nos analyses spatiales de risque (chapitre 3) ont montré l'importance du comportement des usagers du parc dans la détermination des patrons de risque. Les niveaux de risque les plus élevés se trouvaient dans les zones accueillant le plus de visiteurs, et ces dernières étaient associées positivement à la proximité d'attraits et d'infrastructures du parc. C'est ainsi dire que dans un tel contexte, le comportement spatial des usagers devient une composante épidémiologique sur laquelle il pourrait être possible d'agir, dans un souci de prévention des maladies vectorielles. Pour ce faire, nous recommandons que des efforts de recherche soient déployés pour approfondir la compréhension des tendances comportementales des visiteurs des parcs forestiers en contexte urbain et périurbain (paysages fragmentés). En particulier, il convient d'étudier les contextes qui encouragent ou découragent l'adoption de mesures préventives par les utilisateurs des parcs, par exemple en fonction de leur utilisation des secteurs et installations des parcs, du type d'activité qu'ils pratiquent ou de leur profil personnel. Ces connaissances pourraient ensuite être utilisées pour concevoir des interventions préventives visant à lutter contre l'émergence de maladies infectieuses dans les parcs, en ciblant les éléments qui influencent le plus fortement le risque (voir la section des recommandations pour plus de détails).

Les schémas phénologiques observés à la limite nord de l'aire de répartition de la tique à pattes noires

Résultat principal 4 : Les schémas phénologiques du risque étaient généralement conformes aux tendances attendues pour la région du nord-est de l'Amérique du Nord.

Les schémas phénologiques saisonniers d'*I. scapularis* étaient généralement conformes aux courbes attendues pour la région du nord-est de l'Amérique du Nord, à certaines exceptions près. En effet, un schéma saisonnier atypique était présent en 2017, où les pics d'abondances des stades immatures ont été synchronisés, entre les mois de mai et de septembre.

Ces observations mettent en évidence les complexités du cycle de vie, y compris l'impact du climat, ainsi qu'une part d'inconnu dans la compréhension de la composition des populations de tiques nouvellement endémiques telles que celle étudiée ici (voir le chapitre 1). En effet, des études ont proposé que des

schémas tel que celui observé ici, à savoir la présence d'un premier pic de larves au printemps, synchronisé avec celui des nymphes, pourrait être causé par divers mécanismes. Premièrement, que le climat exerce de nombreux effets sur les cycles de vie des tiques, via par exemple l'interaction de la température avec les processus de développement des tiques, de quête et des diapauses induites par les différences de température. Ou encore, que des variations locales dans l'expression des schémas phénologiques existent à l'intérieur des régions bioclimatiques, et que celles-ci sont déterminées par la présence, dans des proportions différentes au sein des différentes populations, d'individus présentant des traits héréditaires qui les font entrer en diapause à certaines périodes de leur cycle de vie, indépendamment de l'effet de la température, et d'autres individus qui ne le font pas (Ogden et al., 2018).

Ainsi, les patrons observés ici pourraient avoir été générés par des particularités régionales liées au climat, plus froid sous nos latitudes que plus au sud, aux États-Unis (Lindsay et al., 1998). Ou bien ils pourraient être liés à des événements fondateurs (par exemple, l'introduction de tiques dotés de la capacité d'entrer en diapause indépendamment de l'effet de la température). Selon cette hypothèse, à certaines années, la population pourrait se constituer d'un mélange d'individus ayant la capacité d'entrer en diapause et d'autres n'ayant pas cette capacité et l'importance des schémas observés ici pourraient tendre à diminuer à mesure que la région progresse vers l'endémicité, et que la population se stabilise selon des patrons similaires à ceux du nord-est américain. Jusqu'à présent, très peu d'études avaient documenté de façon précise les schémas phénologiques pour cette région (Bouchard et al., 2011). Or, les caractéristiques des schémas phénologiques ont généralement d'importantes implications pour l'épidémiologie des pathogènes transmis par les tiques (Kurtenbach et al., 2006). Il sera donc important de continuer à suivre leur évolution, avec de futures études sur ce sujet.

Une variation interannuelle dans l'abondance des tiques collectées sur le site a été observée. Les plus fortes densités ont été observées en 2017, suivies par 2016, puis 2018. Ce même schéma a été signalé dans les données de surveillance des tiques dans le nord-est des États-Unis, où les densités de tiques les plus élevées ont été observées les mêmes années (Allen et al., 2019; State of New York, 2022). Ces tendances, observées à l'échelle macro-régionale, suggèrent un effet des conditions météorologiques annuelles sur les populations de tiques. Par exemple, et comme l'ont démontré les analyses du chapitre 1, les printemps moins secs et les étés plus chauds sont propices à une plus grande activité et/ou prolifération des tiques.

Les analyses effectuées dans le chapitre 3 ont montré que les composantes du risque d'exposition des visiteurs aux tiques variaient selon les saisons. D'une part, davantage de visiteurs étaient présents dans le

parc à l'automne. D'autre part, plus de nymphes porteuses de l'agent pathogène de la maladie de Lyme étaient actives au début de l'été. La combinaison des courbes de ces deux paramètres a montré qu'en plus de l'été, l'automne pouvait être une période à haut risque d'exposition. Cibler ces deux périodes pour mener des campagnes de sensibilisation à la maladie sur le terrain pourrait permettre d'atteindre le plus grand nombre de personnes et d'assurer l'efficacité des efforts.

Les recherches futures sur les variations spatio-temporelles des niveaux de risque pour les maladies à transmission vectorielle dans les parcs publics devraient viser à intégrer des informations sur les taux de contact réels entre la population humaine et les vecteurs. Ces informations pourraient être utilisées pour valider de nouveaux outils d'analyse des risques (par exemple, le chapitre 3) et pour en savoir plus sur le contexte spécifique (par exemple, le lieu, le moment, l'activité, etc.) entourant les contacts à risque.

Le niveau d'endémicité de la population de tiques et de la circulation des pathogènes émergents sur le site d'étude

Résultat principal 5 : Le site présentait une densité moyenne de tiques plus élevée que celles rapportées pour des régions voisines ayant une plus longue histoire d'endémicité. En revanche, la prévalence des agents pathogènes chez les tiques était plus faible que dans ces régions, mais comparable à celle des régions où l'endémicité pour ces agents pathogènes est plus récente.

Dans le cadre de ces travaux, la presque totalité des tiques échantillonnées appartenait à l'espèce *I. scapularis*. Seulement deux spécimens d'une autre espèce (*Ixodes muris*) ont été collectés et ils ont été trouvés sur des oiseaux.

La densité moyenne de tiques en quête récoltées par distance échantillonnée était comparable ou même supérieure (3,2 nymphes/100 m²) à ce qui a été rapporté pendant la même période dans d'autres régions endémiques du nord-est des États-Unis bordant la province de Québec (par exemple 2,15 nymphes/100 m² au Vermont (Allen et al., 2019); 2,3 nymphes/100m² dans l'état de New York (State of New York, 2022); 1,15 nymphes et adultes/100m² dans la région d'Ottawa (McKay et al., 2020)). Ce résultat est surprenant compte tenu de l'endémicité récente du site par rapport aux régions américaines adjacentes. De plus, les densités obtenues ici étaient élevées par rapport à ce qui a été observé dans d'autres régions nouvellement endémiques du Québec et de l'Ontario durant la même période (INSPQ, 2022; Kulkarni et al., 2019).

Les trois pathogènes testés dans le cadre de cette étude ont été détectés dans les échantillons, à savoir *B. burgdorferi*, *A. phagocytophylum* et *B. miyamotoi*. Tel qu'attendu, *B. burgdorferi* était le pathogène le plus

commun (H2.1), avec environ 10% des nymphes recherchées infectées par celui-ci. La prévalence de *B. burgdorferi* chez les nymphes était comparable à ce qui a été rapporté dans d'autres régions endémiques du Québec, mais inférieure à ce qui est observé dans les états américains limitrophes au Québec (20% à 30%; Allen et al., 2019; Diuk-Wasser et al., 2012; State of New York, 2022; The University of Maine, 2022).

Près de 1% et 2% des nymphes en quête étaient infectées par *B. miyamotoi* et *A. phagocytophylum*, respectivement. Ces deux agents pathogènes étaient également présents dans les échantillons prélevés sur les hôtes. Les recherches effectuées au Québec précédemment n'avaient pas encore démontré la présence de ces pathogènes dans les communautés d'hôtes de la faune locale. Il est possible que la détection obtenue dans cette étude démontre la progression attendue de la circulation enzootique de ces pathogènes à la limite nord de l'aire de répartition du vecteur *I. scapularis* (Bouchard et al., 2019 ; Leighton et al., 2021). Il est également possible que ces résultats soient le fruit de l'effort accru d'échantillonnage de la communauté d'hôtes déployé dans l'étude présentée ici (chapitre 2). Dans les deux cas, il s'agit d'une démonstration de la pertinence d'utiliser une approche holistique intégrant des notions de dynamique écologique dans l'étude de l'épidémiologie des maladies, comme le préconisent les principes d'Une seule santé. La population générale, les professionnels de santé et les autorités de santé publique doivent rester vigilants face au risque que représente la présence de vecteurs de ces agents pathogènes dans les milieux naturels de leur région.

Les données recueillies ici suggèrent la présence sur le site d'une population reproductrice locale d'*I. scapularis* et d'une communauté abondante d'hôtes réservoirs pour les pathogènes transmis par cette tique. Cela semble propice à la poursuite de la progression épidémiologique associée aux MTT sur le site d'étude dans les années à venir, comme cela a été observé dans d'autres contextes similaires (Allen et al., 2019). Nous recommandons de mettre en œuvre des programmes de réduction des risques, qui viserait à la fois à réduire la densité des tiques et l'infestation des hôtes réservoirs pour limiter la circulation enzootique des agents pathogènes, en particulier dans les sites où les populations de tiques sont denses ou en augmentation. Par exemple, les traitements visant à réduire l'infestation de l'hôte en administrant des acaricides par le biais d'appâts alimentaires peuvent contribuer à atteindre ces deux objectifs (Keesing et Ostfeld, 2018; Pelletier et al., 2020; Tsao et al., 2004). Ces programmes devraient d'abord poursuivre le développement des connaissances sur la localisation des zones à haut risque et sur l'efficacité des interventions dans différents contextes écologiques (voir la section recommandations ci-bas pour plus de détails).

Biodiversité et émergence des maladies transmises par les tiques

La relation entre l'intégrité écologique des milieux naturels et l'émergence de maladies infectieuses zoonotiques est un sujet d'actualité scientifique. Bien que les travaux de cette thèse n'aient pas abordé directement les problématiques de ce champ d'étude, l'approche utilisée dans cette étude, qui se concentre sur une multitude d'espèces sauvages présentes dans l'habitat partagé par les tiques et les humains, permet néanmoins d'identifier certaines observations intéressantes.

Le parc où s'est déroulée l'étude est un environnement représentatif des fragments forestiers assurant un certain maintien de la biodiversité en zone urbaine et périurbaine. Une forte présence humaine au fil de l'histoire du site a toutefois impacté son intégrité écologique (Beauvais et al., 2016). Dans nos données, deux espèces y dominaient la communauté de la faune vertébrée, soit le cerf de Virginie et la souris à pattes blanches.

Les patrons de transmission des pathogènes au sein d'une communauté d'hôtes composée d'oiseaux nicheurs et de rongeurs

Résultat principal 5 : Une diversité d'espèces a contribué à la transmission enzootique des agents pathogènes d'I. scapularis sur le site de l'étude, dans lequel près de 20% des nymphes auraient acquis B. burgdorferi auprès d'un oiseau. Plusieurs espèces d'oiseaux étaient des hôtes efficaces pour I. scapularis et des réservoirs pour les pathogènes qu'elle transmet, d'autres sont probablement des hôtes incompetents pour cette tique, et d'autres encore sont probablement zoophylactiques pour la transmission de pathogènes lors du repas sanguin des tiques qui les parasitent.

Nous avons échantillonné la communauté d'hôtes susceptible de contribuer à la circulation enzootique des pathogènes transmis par *I. scapularis* sur le site d'étude (chapitre 2). Les efforts de capture déployés ont permis d'examiner un échantillon d'animaux constitué de quatre espèces de petits mammifères, la souris à pattes blanches (*P. leucopus*), le tamia rayé (*Tamias striatus*), la grande musaraigne (*Blarina brevicauda*) et le campagnol à dos roux de Gapper (*Myodes gapperi*), et de 50 espèces d'oiseaux nicheurs.

La souris à pattes blanches était, de loin, l'espèce la plus abondante dans l'échantillon. Des tiques à pattes noires immatures parasitaient la majorité des individus capturés. Les trois pathogènes recherchés (*B. burgdorferi*, *A. phagocytophylum* et *B. miyamotoi*) ont été détectés dans les larves collectées sur les souris. Selon nos estimés, la souris à pattes blanches aurait été l'espèce réservoir la plus importante pour la circulation enzootique de *B. burgdorferi* sur le site d'étude, en étant responsable de l'infection de la majorité (82%) des nymphes. Cette observation concorde avec la proposition généralement acceptée que

cette espèce soit le principal réservoir sauvage du pathogène dans l'est de l'Amérique du Nord (Tsao et al., 2021).

Toutefois, d'autres observations étaient surprenantes et ont corroboré notre hypothèse (H2.2) que plusieurs autres espèces contribuent significativement aux cycles de transmission des pathogènes associés aux tiques. D'abord, les tamias étaient fortement infestés et infectés. C'est sur cette espèce que nous avons retrouvé la plus haute prévalence de larves infectées avec *B. miyamotoi* (19%). En raison du petit nombre d'individus capturés, il n'a pas été possible d'inclure cette espèce dans l'évaluation de la contribution relative des hôtes à la transmission de *B. burgdorferi*. En effet, les pièges utilisés ici n'étaient pas optimaux pour capturer les animaux de cette taille. Compte tenu des données obtenues quant à l'infestation et à l'infectivité chez cette espèce, nous recommandons que de futures études se penchent sur l'évaluation de la contribution des rongeurs de taille moyenne (par exemple, tamias, écureuils), par l'utilisation de pièges plus grands.

Ensuite, une panoplie d'espèces d'oiseaux était infestée par *I. scapularis*. Des tiques ont été retrouvées chez près de 30% des individus examinés et près de 15% des larves prélevées sur les oiseaux étaient infectées par *B. burgdorferi*. Prises ensemble, les cinq espèces pour lesquelles nous avons pu démontrer une capacité de réservoir auraient contribué à près d'un cinquième (18%) des infections de nymphes sur le site d'étude. Cela signifie qu'au niveau du site, plusieurs milliers de tiques acquièrent vraisemblablement leur infection sur un hôte aviaire. Les résultats obtenus pour ce groupe d'hôtes se distinguent par leur originalité. En effet, pour la première fois dans une étude empirique nord-américaine, nous avons pu quantifier le rôle des oiseaux nicheurs par rapport à celui des rongeurs dans la dynamique de transmission locale de *B. burgdorferi*. Aussi, nous avons démontré l'importance de certaines espèces d'oiseaux dont le rôle n'avait pas été caractérisé jusqu'à présent. Enfin, nous avons identifié certaines espèces d'oiseaux comme des hôtes incompetents ou éventuellement zooprophyllactiques.

Les passereaux forestiers nicheurs ont un domaine vital et une capacité de dispersion post-natale beaucoup plus importante que les souris (Whitaker et Warkentin, 2010; Wolff, 1985). Ainsi, le rôle que ces animaux jouent dans la dissémination des tiques et des pathogènes à travers les paysages devrait être investigué. D'autre part, diverses études ont démontré des associations des souches aux hôtes pour les pathogènes transmis par les tiques (Brinkerhoff et al., 2011; Kurtenbach et al., 2002; Mechai et al., 2016). Si c'est le cas dans un système comme celui-ci, la présence d'une diversité d'espèces réservoirs pourrait contribuer à maintenir une diversité génétique des agents pathogènes. La présence de telles associations

et des conséquences que celles-ci pourraient avoir sur l'épidémiologie des maladies chez l'humain sera à investiguer par plus d'études à ce sujet.

En résumé, les souris agissaient comme réservoirs principaux des agents pathogènes transmis par les tiques, mais une diversité d'autres espèces contribuait également de manière substantielle à la transmission des pathogènes étudiés (H2.2). Ces résultats mettent en évidence certains défis à appréhender lors de la planification des interventions de contrôle des risques pour les MTT ciblant les hôtes réservoirs. Dans la littérature nord-américaine, nous n'avons relevé que des exemples d'interventions ciblant les souris et autres petits mammifères (revu par Tsao (2021)). Or, nos résultats pointent le fait que des efforts de caractérisation de la dynamique de transmission enzootique des pathogènes devraient être effectués préalablement au déploiement de telles interventions. Par exemple, dans le contexte de cette étude, près du cinquième de la capacité de réservoir dans la communauté des hôtes seraient manquée par un dispositif de traitement visant exclusivement les petits mammifères. Selon les différents contextes écologiques, ces chiffres devraient varier et affecter en conséquence l'efficacité des interventions. De surcroît, si les tiques peuvent passer à d'autres hôtes en réponse aux mesures de contrôle visant un groupe donné (Tsao et al., 2021), il sera encore plus important de cibler adéquatement la communauté d'hôtes pour assurer l'efficacité des interventions. Nos observations montrent également qu'il y a actuellement un manque de méthodes appropriées pour traiter certains groupes d'hôtes. En l'occurrence, viser les principales espèces aviaires réservoirs serait une voie à explorer. Des traitements acaricides administrés par le biais de mangeoires, dans le contexte d'élevages de poulets, ont démontré leur efficacité contre divers ectoparasites, tout en s'avérant non dommageable pour l'état de santé des oiseaux (Chirico et Tauson, 2002; Temple et al., 2020). Ainsi, des études pourraient viser à adapter des traitements acaricides aux passereaux sauvages par le biais de mangeoires, qui seraient positionnées dans des endroits stratégiques. Cela pourrait inclure des environnements péri-domestiques à haut risque (Mead et al., 2018; Orloski et al., 1998), ou encore des zones à haut potentiel de transmission dans les espaces naturels publics. Ces dispositifs pourraient éventuellement faire partie de programmes de lutte antiparasitaire intégrée (Integrated Pest Management, IPM; Stafford et Kitron, 2002). Toutefois, le développement de la résistance des tiques aux acaricides est une préoccupation sérieuse (Foil et al., 2004), qui devra être prise en compte lors de la conception de telles interventions. Conséquemment, l'utilisation de ces méthodes de contrôle demande la plus grande prudence dans le choix des produits utilisés, ainsi que dans l'opérationnalisation de leur déploiement (par exemple, les espèces visées, l'ampleur de la zone d'intervention ou la fréquence des traitements), pour s'assurer que les traitements visant les hôtes soient

sans danger pour les espèces visées et l'environnement, tout en étant efficaces, à court et à long terme (Sonenshine et al., 2002; Stafford et Kitron, 2002). Plus de recherches seront nécessaires à ce sujet.

L'impact du cerf de Virginie sur la population locale de tiques à pattes noires

Résultat principal 6 : Les cerfs étaient surabondants dans la zone d'étude. Les observations suggèrent une saturation de l'effet de leur présence sur la dynamique d'introduction locale et de reproduction des tiques.

Les cerfs sont considérés comme l'hôte le plus important pour les tiques adultes dans la plupart des régions (Kilpatrick et al., 2017). Le nombre de larves présentes localement étant largement déterminé par l'emplacement des adultes engorgés qui ont précédemment pondu leurs œufs (C. G. Jones et al., 1998), l'utilisation de l'habitat par les cerfs sur un site est susceptible d'influencer la dynamique de la population locale de tiques. En effet, les cerfs utilisent généralement de manière préférentielle différentes zones de leur habitat, selon qu'ils cherchent à se nourrir, à s'abriter des prédateurs ou des perturbations humaines, ou à prendre soin de leurs jeunes (Massé, 2011). De plus, dans un contexte de forte densité de population, la distribution spatiale des ressources peut affecter les déplacements des cerfs au sein de leur domaine vital (Massé et Côté, 2013). Nous nous attendions donc à ce que de tels schémas d'utilisation de l'espace puissent ainsi orienter les patrons d'abondance locale des tiques (H1.2). Cependant, certaines études suggèrent que l'impact des mouvements des cerfs sur la dispersion des tiques est plus important à l'échelle régionale, par le biais de l'impact des migrations saisonnières des cerfs (Myserud et al., 2016), de la dispersion post-natale des juvéniles ou des mouvements des mâles adultes qui s'étendent pendant les périodes de rut (Tsao et al., 2021).

Selon des données récoltées dans le sud-est du Québec, le cerf de Virginie utiliserait un domaine vital estival d'approximativement 11 km² de superficie (Lesage et al., 2000). En positionnant nos sites d'échantillonnage à une distance moyenne de 1400 m les uns des autres à travers la zone d'étude de 9 km², nous nous trouvions donc à échantillonner les déplacements des animaux à l'intérieur même de leurs domaines vitaux. Nous y avons documenté des patrons d'utilisation de l'espace par ces animaux, mis en lumière par le fait que certains secteurs étaient significativement plus fréquentés que d'autres. Or, ces patrons n'étaient pas associés aux patrons d'abondance des tiques. Ce résultat, combiné au fait que l'espèce soit considérée comme surabondante dans l'aire d'étude (environ 16 cerfs/km²; SEPAQ, 2020), suggère une saturation de l'effet des cerfs sur la dynamique populationnelle spatiale des tiques, tel qu'avancé par d'autres auteurs (Kilpatrick et al., 2017). Par exemple, une étude a suggéré que l'impact du cerf pourrait plafonner autour d'une densité de 5 cerfs/km² (Elias et al., 2021). La surabondance du cerf pourrait être un des principaux facteurs ayant favorisé l'implantation de la dense population de tiques

observée sur le site d'étude. L'idée que cette espèce puisse jouer un rôle déterminant dans l'établissement de populations de tiques est généralement acceptée, notamment sur la base de corrélations positives observées entre l'abondance des tiques et la densité des cerfs dans plusieurs régions d'Amérique du Nord (Elias et al., 2021; Rand et al., 2003) et d'études de modélisation (Hartfield et al., 2011; Madhav et al., 2004). Nos données ne nous permettent pas de se prononcer sur un seuil en deçà duquel les populations de cerfs devraient être maintenues pour limiter la poursuite de l'expansion de la population locale de tiques. Dans une étude également effectuée à une échelle locale en situation d'émergence, Rand et al. (2003) ont trouvé une association positive entre les indices de présence des cerfs et l'abondance des tiques, et globalement moins de tiques dans leurs sites abritant moins de 7 cerfs/km². À l'instar d'autres études effectuées à ce sujet (Larson et al., 2022), nos résultats divergents pointent vers un besoin de recherche persistant de documenter la forme de la relation cerfs-tiques dans différents contextes d'émergence et d'endémicité, et vers l'importance de déterminer l'impact global résultant sur le risque de transmission des MTT.

D'autre part, le cerf peut être utilisé comme hôte par tous les stades de la tique (Huang et al., 2019), et est incompetent pour la transmission de *B. burgdorferi* (Telford et al., 1988). Ainsi, si de nombreuses larves se nourrissent de cette espèce, il est possible que sa présence en forte densité sur le site ait également favorisé le maintien de la faible prévalence de *B. burgdorferi* parmi la population de tiques (Huang et al., 2019). D'autres études reliant l'impact du cerf à la densité des tiques et la prévalence des agents pathogènes chez les tiques à différents seuils de densité de cerfs seraient nécessaires pour évaluer les impacts épidémiologiques.

Mais dans plusieurs régions du sud du Québec, les populations de cerf de Virginie sont surabondantes (Lebel et De Bellefeuille, 2021) et les populations de tiques à pattes noires, en émergence (INSPQ, 2022). Dans ce contexte, mettre en œuvre des mesures de contrôle visant les cerfs pourrait limiter l'expansion des populations de tiques à travers la zone d'émergence. Pour ce faire, plusieurs interventions seraient possibles et leur applicabilité devrait être évaluée selon les contextes propres à chaque localisation. L'exclusion des cerfs de certaines zones par l'installation de clôtures pourrait être bénéfique dans certains contextes (Daniels et al., 1993; Stafford, 1993). Des traitements visant les cerfs, par exemple au moyen d'acaricides auto-administrés à l'aide de mangeoires, peuvent aider à réduire le nombre de tiques infectées par *B. burgdorferi* dans l'habitat fréquenté par les animaux traités, via un effet présumé d'une réduction de la densité de leur infestation par les tiques immatures (Hoen et al., 2009). Finalement, la plupart des zones à forte densité de cerfs pourraient bénéficier d'opérations de réduction de l'abondance

des cerfs, notamment par des opérations de chasse contrôlées (Telford, 2017). Compte tenu du caractère multi-systémique associé à cette problématique, nous recommandons que de telles interventions soient toutefois conçues par l'application des principes d'Une seule santé. Les méthodes de contrôle des populations de cervidés souffrent d'une faible acceptabilité sociale dans certains contextes, par exemple celui des aires protégées en milieu urbain (Diefenbach et Shea, 2011; Martínez-Jauregui et al., 2020). Lorsqu'ils sont présents en surabondance, les cerfs exercent une importante pression de broutage sur la végétation et engendrent divers impacts négatifs pour la diversité végétale et la régénération forestière, qui peuvent engendrer à leur tour divers impacts sur l'intégrité écologique des milieux affectés (Côté et al., 2004; Dolman et al., 2008). Pour toutes ces raisons, l'implication de multiples acteurs aux champs d'expertise appropriés pourrait donc être déterminante du succès des interventions adressant ces enjeux.

Des observations quant à l'applicabilité de l'effet de dilution

Résultat principal 7 : Les observations suggèrent que les processus nécessaires pour provoquer l'effet de dilution des pathogènes transmis par les tiques n'auraient pas lieu au sein de la communauté écologique étudiée.

Une synthèse effectuée par Wood et Lafferty (2013) au sujet de la DEH suggérait que, à des résolutions spatiales grossières, le risque associé à la maladie de Lyme augmenterait avec l'accroissement de la couverture forestière (par exemple, le long d'un gradient d'urbanisation d'un paysage, de rural, à suburbain, à urbain). Parallèlement, ces auteurs ont suggéré que ce serait plutôt à l'échelle des forêts que l'effet de dilution pourrait diminuer le risque associé à la maladie de Lyme, suivant une augmentation de la biodiversité (animale et végétale) forestière des secteurs et fragments forestiers.

Selon la DEH, les habitats les moins diversifiés (biodiversité animale et végétale) sont i. plus fortement perturbés par la présence passée ou présente de l'humain qui a altéré, voire fragmenté l'habitat et ii. abritent une communauté d'hôtes peu diversifiée, où les espèces sensibles sont absentes et/ou rares et où les espèces généralistes, comme la souris à pattes blanches, dominent. De plus, l'hypothèse suppose que les souris ont un niveau élevé de compétence pour nourrir des tiques et transmettre *B. burgdorferi*, tandis que les autres espèces auraient des niveaux de compétence variables, mais généralement inférieurs à celui des souris. Dans les habitats peu diversifiés, la majorité des tiques prendraient donc leur repas de sang sur des souris et la transmission de *B. burgdorferi* serait favorisée par la capacité de réservoir élevée de l'espèce, tandis que dans les habitats plus diversifiés, davantage de tiques prendraient leur repas sur des hôtes ayant des capacités de réservoir plus faibles, ce qui entraînerait une prévalence plus faible de *B. burgdorferi* dans la population de tiques.

Les études présentées ici n'avaient pas pour objectif direct de tester la DEH à l'échelle spatiale fine du site d'étude. De plus, le niveau de biodiversité de la communauté d'hôtes vertébrés était assez similaire entre les différentes zones échantillonnées sur le site, rendant impossible le test de cette hypothèse dans le contexte actuel. Cependant, certaines observations nous ont amené à remettre en question l'applicabilité des assomptions sous-jacentes à la DEH.

La diversité des espèces de petits mammifères à travers le site d'étude était limitée, autant en termes de richesse spécifique que de régularité des espèces, un indicateur qui prend en compte le nombre d'espèces et leur abondance relative dans une communauté (Moore, 2013). En effet, 5 espèces de petits mammifères ont été détectées, et la communauté était fortement dominée par la souris à pattes blanches. Cette espèce était en effet répandue à travers la zone d'étude, sans égard au niveau de fragmentation de l'habitat et à des densités qui semblent soutenir la population de tiques et la transmission de *B. burgdorferi*. Cependant, nous avons trouvé qu'un ensemble d'autres espèces agissaient également à titre de réservoirs efficaces pour *B. burgdorferi*. Celles-ci comptaient des tamias, fortement infestés et infectés, et une diversité d'espèces d'oiseaux nicheurs. Ces espèces étaient également bien réparties à travers le territoire, et leur distribution n'était pas corrélée aux indicateurs de fragmentation de l'habitat. En effet, ces espèces sont connues pour avoir des niveaux de tolérance variés aux perturbations anthropiques dans leur habitat. Par exemple chez les oiseaux, nous avons trouvé certaines espèces réservoirs qui sont généralement adaptées aux paysages fragmentés (par exemple, les bruants et les troglodytes familiers) et d'autres qui ne le sont pas (tels que les grives et les juncos; Hobson et Bayne, 2000). Il serait donc difficile d'établir une relation claire entre la biodiversité, la perturbation de l'habitat et le risque associé à la maladie de Lyme, comme le propose la DEH. Il semble plus probable, tel que l'ont proposé certains auteurs, que ce soient plutôt les assemblages d'espèces dans différents écosystèmes, et non la biodiversité comme telle, qui déterminent les niveaux de risque retrouvés et ce, en raison d'une séquence de processus difficiles à prévoir de façon simple et linéaire (Diuk-Wasser et al., 2021).

En outre, de façon générale, les mêmes facteurs de risque influençaient la probabilité des espèces et des individus à être infesté par *I. scapularis* et à transmettre *B. burgdorferi* aux tiques. Ces facteurs sont essentiellement liés au temps d'exposition aux tiques et au pathogène expérimenté par l'hôte, qui peut être déterminé, par exemple, par le temps passé par l'hôte dans le microhabitat où se trouvent les tiques en quête, à l'abondance des tiques dans l'environnement, et/ou à la durée d'attachement de la tique à l'hôte. Cela suggère, comme l'ont fait valoir des recherches antérieures, que *B. burgdorferi* sensu stricto est un pathogène généraliste (Hanincová et al., 2006) et donc, que la transmission peut se produire chez

une gamme d'hôtes, autres que la souris à pattes blanches, tant que l'exposition est suffisante. Un mécanisme proposé lorsqu'une tendance à la dilution est observée dans un échantillon est que certains hôtes, peu ou pas compétents, nourriraient, sans les infecter, une quantité de tiques suffisamment importante pour diluer l'agent pathogène et diminuer sa prévalence dans la population (Ostfeld et Keesing, 2000). Basé sur cette explication, il apparaît donc peu probable que dans le contexte de notre étude, un éventuel effet de dilution prendrait place. Cependant, certaines exceptions à la tendance décrite ci-haut ont également été observées dans notre échantillon. Par exemple, nous avons trouvé certaines espèces d'oiseaux qui semblent contribuer à nourrir des tiques, mais qui ne semblent pas être capables de les infecter, et d'autres espèces encore qui pourraient avoir un pouvoir zooprophyllactique. Cependant, nous n'avons pas retrouvé sur ces espèces un nombre de tiques important et il apparaît donc fort peu probable que leur impact suffirait pour faire diverger un nombre suffisant de tiques des espèces réservoirs et ainsi provoquer un effet de dilution du pathogène dans la population. D'autre part, et comme mentionné à la section précédente, il est possible que les cerfs de Virginie, s'ils nourrissent une quantité importante de tiques immatures, contribuent à maintenir la prévalence de *B. burgdorferi* à un niveau bas, étant donné leur incompétence à transmettre cet agent pathogène. Cependant, cet hôte était répandu dans toute la zone d'étude et il n'a pas été possible ici de tester cette hypothèse et l'impact des différents niveaux de biodiversité sur les relations possibles à cet égard.

Recommandations pour la gestion du risque de maladies transmises par les tiques dans les parcs naturels

Actuellement, au Québec, la gestion du risque associé aux MTT est essentiellement basée sur la sensibilisation du public. Au cours de chaque saison estivale, les autorités de santé publique régionales et nationales lancent des campagnes de communications pour informer le grand public sur la présence des tiques et sur les comportements préventifs à adopter pour s'en protéger (Bouchard et al., 2019; Valderrama, 2018). Dans certains parcs et espaces naturels publics, des panneaux avertissent les visiteurs de la présence des tiques dans l'environnement (Valderrama, 2018). Cependant, comme nous l'avons exposé dans différentes sections de cette thèse, plusieurs autres interventions de réduction des risques pourraient être déployées dans les parcs où le risque émerge, afin de mieux protéger la population qui les fréquente.

Pour assurer le déploiement de tels plans d'interventions, nous recommandons d'abord que les liens soient renforcés entre les gestionnaires de parcs et les intervenants de santé publique. Les interventions à déployer devraient être choisies selon des plans de gestion conçus conjointement par ces acteurs. Ces

plans de gestion devraient être adaptés à la situation propre à chaque parc, selon les enjeux et préoccupations locales. Ils devraient y adresser les enjeux de santé publique, mais également les préoccupations des gestionnaires et des utilisateurs des parcs face à ces enjeux.

Les approches les plus prometteuses pour la réduction du risque associé aux MTT sont celles qui interviennent simultanément sur plusieurs composantes éco-épidémiologiques (Stafford et al., 2017). Tout au long des sections précédentes, nous avons recommandé différentes interventions à mettre en œuvre, en nous basant sur les résultats de chacune de nos études. Nous recommandons donc l'emploi d'une approche intégrée, qui agira simultanément sur plusieurs des éléments soulevés.

En particulier, grâce aux analyses présentées dans le troisième chapitre, nous avons démontré l'utilité d'une approche simple de cartographie du risque à l'échelle des parcs. Nous avons basé notre analyse sur l'idée que la concentration de tiques infectées et de personnes dans le même espace-temps constituait une situation risquée. En effet, la probabilité d'interactions entre les humains et les tiques devrait être plus élevée dans les endroits où il y a plus de personnes de passage et plus de tiques, comparativement aux endroits où l'un de ces éléments (ou les deux) sont de moindre importance. Nous recommandons que ce type d'exercice soit entrepris comme première étape pour l'élaboration des plans de gestion du risque dans les parcs. Les interventions devraient avoir pour objectif de réduire l'importance et les impacts des zones de chevauchement des dangers et des expositions. Pour ce faire, nous suggérons quatre approches sur la base de nos observations (se référer au troisième chapitre pour plus de détails) :

1. Améliorer la capacité d'adaptation de la population, particulièrement dans les zones à haut risque. Pour ce faire, nous recommandons de mettre en œuvre des mesures pour renforcer l'adoption des comportements préventifs de la population qui visite ces zones.
2. Réduire le danger acarologique, particulièrement dans les zones où celui-ci est le plus élevé. Pour ce faire, nous recommandons l'utilisation ciblée de méthodes de contrôle des tiques à faible impact environnemental, tel que les dispositifs de distribution d'acaricides aux hôtes réservoirs et reproducteurs. Nous recommandons également de limiter la taille des populations de cervidés afin de restreindre la capacité reproductive locale des tiques.
3. Modifier la répartition spatiale des visiteurs afin de l'orienter vers les zones les moins dangereuses. Pour ce faire, nous recommandons d'aménager des espaces attractifs pour les visiteurs dans les zones de faible danger acarologique et d'en faciliter l'accès.
4. Diminuer les probabilités de contacts humains-tiques, particulièrement dans les zones à haut risque. Pour ce faire, nous recommandons d'y entretenir les bords des sentiers pour les

rendre inhospitaliers aux tiques. Ceci peut être fait par la coupe régulière de la végétation basse et le retrait de la litière de feuilles au sol pour la remplacer par des copeaux de bois.

Toutefois, nous avons également vu grâce aux analyses du premier chapitre que la répartition des patrons d'abondance des tiques, qui déterminent le niveau de danger acarologique dans les différents secteurs, n'était pas forcément statique au fil des années. Ainsi, nous recommandons également un suivi annuel de la répartition des tiques à travers les parcs et la considération des tendances observées pour le déploiement ciblé des interventions. Finalement, nous recommandons une poursuite des efforts de recherche pour améliorer la compréhension de cette dynamique.

Retombées des travaux et perspectives pour les recherches futures

La présentation de nos résultats a mis en évidence de nouvelles pistes pour les recherches futures sur les tiques et leurs agents pathogènes. L'étude de ces éléments sera pertinente au contexte écologique de plusieurs parcs naturels du sud du Québec et, dans certains cas, plus généralement aux écosystèmes de forêts feuillues et mixtes qu'on y retrouve. Voici un résumé des éléments clés que nous proposons d'évaluer dans le cadre de recherches futures.

Dans le premier chapitre, nous avons trouvé des patrons spatiaux et temporels d'abondance de *I. scapularis*, aux trois stades de développement de son cycle de vie. Nous avons trouvé ces patrons dans le contexte d'un parc où l'endémicité de la présence de cette tique est récente. La découverte des patrons spatiaux et des facteurs qui y sont associés a soulevé une nouvelle question, à savoir si les processus en cause sont spécifiques aux sites d'endémicité récente. Si tel est le cas, il sera nécessaire de documenter leur évolution tout au long de la période d'émergence des populations de tiques. Cela permettra de prendre en compte cette dynamique dans le développement de stratégies de gestion du risque.

Dans le deuxième chapitre, nous avons quantifié la contribution des passereaux dans la transmission d'agents pathogènes aux tiques par rapport à celle des souris à pattes blanches. Nous avons estimé qu'environ un cinquième des nymphes du parc acquerrait la bactérie *B. burgdorferi* après avoir pris un repas de sang d'un oiseau. Dans d'autres systèmes, la recherche a montré que la diversité génétique de *B. burgdorferi* peut être déterminée par des associations hôte-génotype (Brinkerhoff et al., 2011; Kurtenbach et al., 2002; Mechai et al., 2016). Les recherches futures devraient examiner comment les espèces d'oiseaux réservoirs trouvées dans notre étude contribuent ou non à la diversité génétique de *B. burgdorferi*, et l'impact épidémiologique de cette contribution. Nous devons également étudier l'impact

potentiel de la contribution des oiseaux au cycle de transmission du pathogène sur l'efficacité des traitements de réduction des risques ciblant les rongeurs.

Dans le troisième chapitre, nous avons examiné les patrons expliquant la répartition des tiques infectées par *B. burgdorferi* et des personnes dans un parc naturel public. Ce faisant, nous avons trouvé des associations qui suggèrent les éléments sur lesquels on pourrait agir pour gérer le risque de contacts humains-tiques dans le contexte des parcs. Nous avons formulé des recommandations sur la base de ces observations. Cependant, le travail présenté ici n'avait pas pour but d'être une comparaison exhaustive des interventions qui pourraient être déployées dans le contexte d'un parc. Ainsi, pour donner suite à ce travail, des recherches devraient être menées afin de comparer différentes interventions et de tester leur mise en œuvre en situation réelle. En effet, la bonne gestion des parcs publics nécessite de concilier plusieurs aspects écologiques et humains dans un même espace. Il sera donc nécessaire d'évaluer et de comparer l'acceptabilité sociale des interventions proposées, leurs effets négatifs potentiels sur l'environnement et leur efficacité pour réduire l'incidence des MTT dans le contexte des parcs naturels.

Nous avons réalisé ici un important effort de collecte de données empiriques. Les ensembles de données qui rassemblent en un seul lieu autant d'éléments de l'éco-épidémiologie des MTT sont rarement collectés. En effet, nous avons recueilli, à haute résolution spatiale, des données caractérisant la densité des tiques, leur environnement biophysique, la distribution des trois groupes de vertébrés qui constituent leurs principaux hôtes, et la distribution de la population à risque, les visiteurs du parc. En plus des perspectives mentionnées ci-dessus, cet ensemble de données offre la possibilité d'examiner de nouvelles questions de recherche. Par exemple, des travaux sont en cours pour prédire l'invasion des tiques et de leurs pathogènes dans de nouveaux espaces, en intégrant la dynamique spatiale du mouvement des hôtes dans des paysages fragmentés et sous l'effet du changement climatique. De telles questions de recherche, très complexes étant donné la quantité de facteurs en interaction, sont principalement abordées par des simulations utilisant des modèles mathématiques. Des modèles stochastiques axés sur les mouvements individuels ont récemment été développés pour simuler ces dynamiques (Tardy et al., 2021, 2022). Il est attendu que ces modèles soient ensuite paramétrés pour représenter l'environnement du Québec et du Canada et ainsi permettre la prédiction des dynamiques qui auront lieu dans les prochaines années. Afin de favoriser leur validité, il est recommandé de paramétrer ces modèles à l'aide de données empiriques recueillies dans le milieu d'intérêt et de valider les résultats des simulations en les comparant aux patrons qui y sont observés. Un ensemble de données tel que celui collecté ici peut donc être utilisé à ces fins. Le partage des données est prévu dans le cadre de futures collaborations pour des études sur ce sujet.

Limites

Les études constituant cette thèse ont permis de dresser un portrait de la problématique entourant la population de tiques à pattes noires dans le parc du Mont-Saint-Bruno. Les échantillons ont été prélevés auprès des différentes populations sources présentes sur le territoire du parc, soit la population locale d'*I. scapularis* (chapitre 1) la communauté des hôtes de la tique (chapitre 2) et la population des visiteurs du parc (chapitre 3). Ainsi, l'inférence tirée de ces études peut être extrapolée (population externe), d'abord aux communautés écologiques de ce parc dans son ensemble, puis à celles d'autres sites comparables, comme d'autres parcs du Québec ou du Canada situés à la même latitude et présentant des communautés floristiques et fauniques similaires. Cependant, et malgré le fait que l'échantillonnage ait été répété sur trois ans (étés de 2016 à 2018), il s'agit d'une image plutôt statique de la situation au sein de la zone d'étude durant cette période. De plus, l'échelle fine choisie a permis de prendre en compte un grand nombre de facteurs et de relations écologiques, ce qui a certainement contribué à obtenir une bonne validité interne. D'un autre côté, cette échelle spatiale fine a aussi ses limites. La principale concerne probablement le potentiel de généralisation des résultats à d'autres contextes (validité externe), géographiques ou temporels. Par exemple, bien que la communauté écologique étudiée ici puisse bien représenter plusieurs autres écosystèmes du Québec méridional, il est possible que la dynamique diffère légèrement d'un site à l'autre en fonction de leurs caractéristiques écologiques (composition des habitats, communautés fauniques, microclimats). Il faut donc garder cet aspect à l'esprit, par exemple, lors de l'application des connaissances générées ici, et poursuivre l'acquisition de connaissances.

Deuxièmement, l'effort d'échantillonnage a été limité par les ressources disponibles pour mener à bien ce projet. En particulier, il aurait été préférable d'échantillonner les oiseaux et les rongeurs tout au long de la saison d'activité des tiques, afin d'obtenir une image globale de leurs contributions relatives respectives tout au long du cycle de vie des tiques. Nous avons résolu ce problème par des ajustements statistiques intégrant nos données et modèles sur le cycle de vie des tiques. Il serait donc intéressant d'étendre les périodes d'échantillonnage si nous devons répéter ce type d'étude observationnelle à l'avenir.

Enfin, les résultats présentés tout au long de la thèse sont le fruit d'analyses statistiques basées sur des associations corrélatives entre les variables étudiées. Sur la base de connaissances préalables sur la biologie et l'épidémiologie des organismes étudiés, nous avons conçu les études de manière à identifier les liens de causalité possibles entre les variables significativement associées entre elles dans nos modèles et analyses. L'établissement de liens de causalité est toujours un défi majeur dans les systèmes complexes, tels que ceux étudiés en éco-épidémiologie des maladies infectieuses. Dans le contexte de la présente

étude, ce défi pourrait être d'autant plus important que la stabilité éco-épidémiologique du système n'était pas forcément atteinte lors de la période d'étude; la région était peut-être encore dans une situation émergente pour les tiques et leurs pathogènes. Dans ce contexte, il serait souhaitable de poursuivre l'acquisition de connaissances et d'investiguer davantage les processus et mécanismes qui sous-tendent les relations observées ici, en utilisant diverses approches méthodologiques. Celles-ci comprendraient, par exemple, des simulations générées par des modèles mathématiques et des études expérimentales réalisées dans des environnements contrôlés.

Conclusion

Le travail de cette thèse a permis d'élucider plusieurs patrons et processus se produisant à l'échelle de l'habitat de la tique à pattes noires. Nous avons démontré l'importance des processus éco-épidémiologiques fins dans la dynamique des maladies transmises par cette tique. L'approche méthodologique employée a permis d'avoir une vision globale de l'influence des facteurs biotiques et abiotiques tout au long du cycle de vie des tiques. De plus, le problème croissant de l'émergence des tiques dans les espaces naturels publics du sud du Québec a été directement abordé et plusieurs outils de gestion du risque et pistes de recherches futures ont été proposés.

Actuellement, les populations de tiques à pattes noires poursuivent l'expansion de leurs aires de répartition vers le nord du continent nord-américain, et le nombre de personnes affectées par des MTT à travers toute la zone endémique et d'émergence continue d'augmenter. Dans ce contexte, il nous apparaît important de continuer de raffiner nos connaissances de la biologie des organismes impliqués dans les cycles enzootiques de ces maladies. Encore plus, il sera important de porter une attention particulière à la transposition de ces connaissances en actions de prévention et de contrôle bien ciblées, efficaces et durables.

Les paysages naturels de l'est de l'Amérique du Nord ont été fortement modifiés au cours de l'histoire récente par l'urbanisation et d'autres changements d'utilisation des terres. Avec la perte et la fragmentation d'habitat qui en résultent, la faune s'est concentrée de plus en plus dans des habitats résiduels, où les humains sont également plus susceptibles d'entrer en contact avec elle. Plus les interactions (faune-vecteur, humain-vecteur, humain-faune) sont concentrées, plus les conditions idéales sont réunies pour l'émergence de zoonoses et/ou de maladies vectorielles. Dans la majorité des habitats de la zone d'émergence des MTT au Québec, l'intégrité écologique du milieu a été perturbée. Cela semble avoir affecté la résilience des écosystèmes face aux diverses perturbations, dont font maintenant partie

les MTT. Devant un tel constat, une approche holistique de la santé devrait être utilisée. Cela permettrait notamment une meilleure intégration des considérations environnementales dans la gestion des questions de santé publique, dont la pertinence a été démontrée tout au long des travaux de cette thèse. Ainsi, voir la problématique de l'émergence des MTT avec une vision plus globale, qui viserait un retour à des écosystèmes plus équilibrés et résilients devrait être l'approche à adopter pour une gestion durable de l'émergence des MTT et du maintien d'environnements sains pour la population canadienne d'aujourd'hui et de demain.

Références bibliographiques

- Adalsteinsson, S. A., D'Amico, V., Shriver, W. G., Brisson, D. et Buler, J. J. (2016). Scale-dependent effects of nonnative plant invasion on host-seeking tick abundance. *Ecosphere*, 7(3), 1-9.
- Aenishaenslin, C., Bouchard, C., Koffi, J. K. et Ogden, N. H. (2017). Exposure and preventive behaviours toward ticks and Lyme disease in Canada: results from a first national survey. *Ticks and tick-borne diseases*, 8(1), 112-118.
- Aenishaenslin, C., Charland, K., Bowser, N., Perez-Trejo, E., Baron, G., Milord, F. et Bouchard, C. (2022). Behavioral risk factors associated with reported tick exposure in a Lyme disease high incidence region in Canada. *BMC Public Health*, 22(1), 807. <https://doi.org/10.1186/s12889-022-13222-9>
- Alig, R. J., Kline, J. D. et Lichtenstein, M. (2004). Urbanization on the US landscape: looking ahead in the 21st century. *Landscape and Urban Planning*, 69(2), 219-234. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2003.07.004>
- Allan, B. F., Keesing, F. et Ostfeld, R. S. (2003). Effect of forest fragmentation on Lyme disease risk. *Conservation Biology*, 17(1), 267-272.
- Allen, D., Borgmann–Winter, B., Bashor, L. et Ward, J. (2019). The Density of the Lyme Disease Vector, *Ixodes scapularis* (Blacklegged Tick), Differs Between the Champlain Valley and Green Mountains, Vermont. *Northeastern naturalist*, 26(3), 545-560. <https://doi.org/10.1656/045.026.0307>
- Anderson, J. F. (1988). Mammalian and Avian Reservoirs for *Borrelia burgdorferi*. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 539(1), 180-191. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1988.tb31852.x>
- Anderson, J. F. (2002). The natural history of ticks. *Medical Clinics of North America*, 86(2), 205-218. [https://doi.org/10.1016/S0025-7125\(03\)00083-X](https://doi.org/10.1016/S0025-7125(03)00083-X)
- Anderson, J. F. et Magnarelli, L. A. (2008). Biology of ticks. *Infectious disease clinics of North America*, 22(2), 195-215.
- ASPC. (2015). *Maladie de Lyme : Prévention et risques* [éducation et sensibilisation]. <https://www.canada.ca/fr/sante-publique/services/maladies/maladie-lyme/prevention-maladie-lyme.html>
- ASPC. (2022). *Maladie de Lyme : Surveillance* [éducation et sensibilisation]. <https://www.canada.ca/fr/sante-publique/services/maladies/maladie-lyme/surveillance-maladie-lyme.html>

- Aziz, H. A. et Rasidi, M. H. (2014). The role of green corridors for wildlife conservation in urban landscape: A literature review. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 18, 012093. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/18/1/012093>
- Barbour, A. G. (2017). *Infection resistance and tolerance in Peromyscus spp., natural reservoirs of microbes that are virulent for humans* (vol. 61, p. 115-122).
- Bayles, B. R., Evans, G. et Allan, B. F. (2013). Knowledge and prevention of tick-borne diseases vary across an urban-to-rural human land-use gradient. *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 4(4), 352-358. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2013.01.001>
- Beati, L. et Klompen, H. (2019). Phylogeography of Ticks (Acari: Ixodida). *Annual Review of Entomology*, 64(1), 379-397. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043027>
- Beauvais, M.-P., Pellerin, S. et Lavoie, C. (2016). Beta diversity declines while native plant species richness triples over 35 years in a suburban protected area. *Biological Conservation*, 195, 73-81.
- Belozerov, V. N. (1982). CHAPTER 13 - Diapause and Biological Rhythms in Ticks. Dans F. D. Obenchain et R. Galun (dir.), *Physiology of Ticks* (p. 469-500). Pergamon. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-024937-7.50018-4>
- Berger, K. A., Ginsberg, H. S., Dugas, K. D., Hamel, L. H. et Mather, T. N. (2014). Adverse moisture events predict seasonal abundance of Lyme disease vector ticks (*Ixodes scapularis*). *Parasites & vectors*, 7(1), 181-188.
- Bouchard, C. (2013). *Éco-épidémiologie de la maladie de Lyme dans le Sud-Ouest du Québec: étude des facteurs environnementaux associés à son établissement* [thèse de doctorat]. Université de Montréal.
- Bouchard, C., Aenishaenslin, C., Rees, E. E., Koffi, J. K., Pelcat, Y., Ripoché, M., Milord, F., Lindsay, L. R., Ogden, N. H. et Leighton, P. A. (2018). Integrated Social-Behavioral and Ecological Risk Maps to Prioritize Local Public Health Responses to Lyme Disease. *Environmental Health Perspectives (Online)*, 126(4).
- Bouchard, C., Beauchamp, G., Leighton, P. A., Lindsay, L. R., Bélanger, D. et Ogden, N. H. (2013). Does high biodiversity reduce the risk of Lyme disease invasion? *Parasites & vectors*, 6, 195-204. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-6-195>
- Bouchard, C., Beauchamp, G., Nguon, S., Trudel, L., Milord, F., Lindsay, L. R., Bélanger, D. et Ogden, N. H. (2011). Associations between *Ixodes scapularis* ticks and small mammal hosts in a newly endemic zone in southeastern Canada: implications for *Borrelia burgdorferi* transmission. *Ticks and tick-borne Diseases*, 2(4), 183-190.

- Bouchard, C., Dibernardo, A., Koffi, J., Wood, H., Leighton, P. A. et Lindsay, L. R. (2019). Increased risk of tick-borne diseases with climate change. *CCDR*, 45(4), 81-89.
- Bouchard, C., Leighton, P. A., Beauchamp, G., Nguon, S., Trudel, L., Milord, F., Lindsay, L. R., Bélanger, D. et Ogden, N. H. (2013). Harvested white-tailed deer as sentinel hosts for early establishing *Ixodes scapularis* populations and risk from vector-borne zoonoses in southeastern Canada. *Journal of Medical Entomology*, 50(2), 384-393.
- Bouchard, C., Leonard, E., Koffi, J. K., Pelcat, Y., Peregrine, A., Chilton, N., Rochon, K., Lysyk, T., Lindsay, L. R. et Ogden, N. H. (2015). The increasing risk of Lyme disease in Canada. *The Canadian veterinary journal= La revue veterinaire canadienne*, 56(7), 693-699.
- Braks, M. a. H., Mulder, A., Swart, A. et Wint, W. (2016). *Grasping risk mapping* (vol. 4). Wageningen Academic Publishers. <https://ora.ox.ac.uk/objects/uuid:9a61519c-8609-41a1-9823-3e4cd2820a48>
- Brinkerhoff, R. J., Folsom-O'Keefe, C. M., Tsao, K. et Diuk-Wasser, M. A. (2011). Do birds affect Lyme disease risk? Range expansion of the vector-borne pathogen *Borrelia burgdorferi*. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(2), 103-110.
- Brooks, N. (2003). Vulnerability, risk and adaptation: A conceptual framework. *Tyndall Centre for Climate Change Research Working Paper*, 38, 1-16.
- Brownstein, J. S., Skelly, D. K., Holford, T. R. et Fish, D. (2005). Forest fragmentation predicts local scale heterogeneity of Lyme disease risk. *Oecologia*, 146(3), 469-75.
- Brunner, J. L., Killilea, M. et Ostfeld, R. S. (2012). Overwintering Survival of Nymphal *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) Under Natural Conditions. *Journal of Medical Entomology*, 49(5), 981-987. <https://doi.org/10.1603/ME12060>
- Buchwald, A. (1883). Ein Fall von diffuser idiopathischer Haut-Atrophie. *Vierteljahresschrift für Dermatologie und Syphilis*, 10(1), 553-556. <https://doi.org/10.1007/BF01833474>
- Burgdorfer, W. (1984). Discovery of the Lyme disease spirochete and its relation to tick vectors. *The Yale Journal of Biology and Medicine*, 57(4), 515-520.
- CDC. (2018). Tick-borne diseases of the United States - A Reference Manual for Healthcare Providers. Center for Disease Control and Prevention. <https://www.cdc.gov/ticks/tickbornediseases/TickborneDiseases-P.pdf>
- CDC. (2021a). *Lyme Disease Charts and Figures: Historical Data | Lyme Disease | CDC*. <https://www.cdc.gov/lyme/stats/graphs.html>

- CDC. (2021b, 20 mai). *Lyme Disease Maps: Most Recent Year | Lyme Disease | CDC*.
<https://www.cdc.gov/lyme/datasurveillance/maps-recent.html>
- CDC. (2022). *Lyme disease home | CDC*. <https://www.cdc.gov/lyme/index.html>
- Chirico, J. et Tauson, R. (2002). Traps containing acaricides for the control of *Dermanyssus gallinae*.
Veterinary Parasitology, 110(1), 109-116. [https://doi.org/10.1016/S0304-4017\(02\)00310-2](https://doi.org/10.1016/S0304-4017(02)00310-2)
- Clow, K. M., Leighton, P. A., Ogden, N. H., Lindsay, L. R., Michel, P., Pearl, D. L. et Jardine, C. M. (2017).
Northward range expansion of *Ixodes scapularis* evident over a short timescale in Ontario, Canada.
PloS one, 12(12).
- Clow, K. M., Ogden, N. H., Lindsay, L. R., Michel, P., Pearl, D. L. et Jardine, C. M. (2017). The influence of
abiotic and biotic factors on the invasion of *Ixodes scapularis* in Ontario, Canada. *Ticks and tick-
borne diseases*, 8(4), 554-563.
- CLyDRN. (2022). Canadian Lyme Disease Research Network | A multidisciplinary, patient centered research
program, from discovery to implementation, with the ultimate vision of reducing the impact of
lyme disease on the health of Canadians. <https://www.clydrn.ca/>
- Cohen, E. B., Auckland, L. D., Marra, P. P. et Hamer, S. A. (2015). Avian migrants facilitate invasions of
Neotropical ticks and tick-borne pathogens into the United States. *Applied and environmental
microbiology*, 81(24), 8366-8378.
- Cohen, J. M., Civitello, D. J., Brace, A. J., Feichtinger, E. M., Ortega, C. N., Richardson, J. C., Sauer, E. L., Liu,
X. et Rohr, J. R. (2016). Spatial scale modulates the strength of ecological processes driving disease
distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(24), E3359-E3364.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1521657113>
- Connally, N. P., Durante, A. J., Yousey-Hindes, K. M., Meek, J. I., Nelson, R. S. et Heimer, R. (2009).
Peridomestic Lyme disease prevention: results of a population-based case-control study.
American journal of preventive medicine, 37(3), 201-206.
- Côté, S. D., Rooney, T. P., Tremblay, J.-P., Dussault, C. et Waller, D. M. (2004). Ecological Impacts of Deer
Overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 113-147.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105725>
- Daniels, T. J. et Fish, D. (1990). Spatial distribution and dispersal of unfed larval *Ixodes dammini* (Acari:
Ixodidae) in southern New York. *Environmental Entomology*, 19(4), 1029-1033.
- Daniels, T. J., Fish, D. et Schwartz, I. (1993). Reduced Abundance of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) and
Lyme Disease Risk by Deer Exclusion. *Journal of Medical Entomology*, 30(6), 1043-1049.
<https://doi.org/10.1093/jmedent/30.6.1043>

- Dantas-Torres, F., Chomel, B. B. et Otranto, D. (2012). Ticks and tick-borne diseases: a One Health perspective. *Trends in parasitology*, 28(10), 437-46. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2012.07.003>
- De La Fuente, J. (2003). The fossil record and the origin of ticks (Acari: Parasitiformes: Ixodida). *Experimental & applied acarology*, 29(3), 331-344.
- De La Fuente, J., Antunes, S., Bonnet, S., Cabezas-Cruz, A., Domingos, A. G., Estrada-Peña, A., Johnson, N., Kocan, K. M., Mansfield, K. L., Nijhof, A. M., et others. (2017). Tick-pathogen interactions and vector competence: identification of molecular drivers for tick-borne diseases. *Frontiers in cellular and infection microbiology*, 7, 114.
- Del Fabbro, S. (2015). Fencing and mowing as effective methods for reducing tick abundance on very small, infested plots. *Ticks and tick-borne diseases*, 6(2), 167-172.
- Dennis, D. T. et Piesman, J. F. (2005). Overview of Tick-Borne Infections of Humans. Dans *Tick-Borne Diseases of Humans* (p. 1-11). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1128/9781555816490.ch1>
- Diefenbach, D. R. et Shea, S. M. (2011). *Managing White-tailed Deer: Eastern North America. Biology and Management of White-tailed Deer* (p. 494-513). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781482295986-20>
- Diuk-Wasser, M. A., Hoen, A. G., Cislo, P., Brinkerhoff, R., Hamer, S. A., Rowland, M., Cortinas, R., Vourc'h, G., Melton, F., Hickling, G. J., Tsao, J. I., Bunikis, J., Barbour, A. G., Kitron, U., Piesman, J. et Fish, D. (2012). Human risk of infection with *Borrelia burgdorferi*, the Lyme disease agent, in eastern United States. *The American journal of tropical medicine and hygiene*, 86(2), 320-327. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.2012.11-0395>
- Diuk-Wasser, M. A., VanAcker, M. C. et Fernandez, M. P. (2021). Impact of Land Use Changes and Habitat Fragmentation on the Eco-epidemiology of Tick-Borne Diseases. *Journal of Medical Entomology*, 58(4), 1546-1564. <https://doi.org/10.1093/jme/tjaa209>
- Dobson, A. D. M., Taylor, J. L. et Randolph, S. E. (2011). Tick (*Ixodes ricinus*) abundance and seasonality at recreational sites in the UK: hazards in relation to fine-scale habitat types revealed by complementary sampling methods. *Ticks and tick-borne diseases*, 2(2), 67-74.
- Dohoo, I. R., Martin, W. et Stryhn, H. E. (2003). *Veterinary epidemiologic research*. <https://islandscholar.ca/islandora/object/ir:ir-batch6-2657>
- Dolman, P. M., Wäber, K., Dolman, P. M. et Wäber, K. (2008). Ecosystem and competition impacts of introduced deer. *Wildlife Research*, 35(3), 202-214. <https://doi.org/10.1071/WR07114>

- Doré, L. É. (2013). Cadre de référence administratif du Corridor forestier du mont Saint-Bruno | Trame verte et bleue du Grand Montréal, 16 p.
- Douglas, O., Lennon, M. et Scott, M. (2017). Green space benefits for health and well-being: A life-course approach for urban planning, design and management. *Cities*, 66, 53-62. <https://doi.org/10.1016/j.cities.2017.03.011>
- Dray, S., Pélissier, R., Couteron, P., Fortin, M.-J., Legendre, P., Peres-Neto, P. R., Bellier, E., Bivand, R., Blanchet, F. G., De Cáceres, M., et others. (2012). Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs*, 82(3), 257-275.
- Dungan, J. L., Perry, J. N., Dale, M. R. T., Legendre, P., Citron-Pousty, S., Fortin, M.-J., Jakomulska, A., Miriti, M. et Rosenberg, M. S. (2002). A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography*, 25(5), 626-640. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250510.x>
- Ebi, K. L., Ogden, N. H., Semenza, J. C. et Woodward, A. (2017). Detecting and Attributing Health Burdens to Climate Change. *Environmental Health Perspectives*, 125(8), 085004. <https://doi.org/10.1289/EHP1509>
- Eisen, L., Wong, D., Shelus, V. et Eisen, R. J. (2013). What is the risk for exposure to vector-borne pathogens in United States national parks? *Journal of Medical Entomology*, 50(2), 221-230.
- Eisen, R. J., Kugeler, K. J., Eisen, L., Beard, C. B. et Paddock, C. D. (2017). Tick-Borne Zoonoses in the United States: Persistent and Emerging Threats to Human Health. *ILAR journal*, 58(3), 319-335. <https://doi.org/10.1093/ilar/ilx005>
- Elias, S. P., Gardner, A. M., Maasch, K. A., Birkel, S. D., Anderson, N. T., Rand, P. W., Lubelczyk, C. B. et Smith, R. P., Jr. (2021). A Generalized Additive Model Correlating Blacklegged Ticks With White-Tailed Deer Density, Temperature, and Humidity in Maine, USA, 1990–2013. *Journal of Medical Entomology*, 58(1), 125-138. <https://doi.org/10.1093/jme/tjaa180>
- Estrada-Peña, A. (2003). The Relationships between Habitat Topology, Critical Scales of Connectivity and Tick Abundance *Ixodes ricinus* in a Heterogeneous Landscape in Northern Spain. *Ecography*, 26(5), 661-671.
- Estrada-Peña, A. et de la Fuente, J. (2014). The ecology of ticks and epidemiology of tick-borne viral diseases. *Antiviral Research*, (108), 104-128.
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 487-515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>

- Finch, C., Al-Damluji, M. S., Krause, P. J., Niccolai, L., Steeves, T., O'Keefe, C. F. et Diuk-Wasser, M. A. (2014). Integrated assessment of behavioral and environmental risk factors for Lyme disease infection on Block Island, Rhode Island. *PloS one*, *9*(1), e84758. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084758>
- Fish, A. E., Pride, Y. B. et Pinto, D. S. (2008). Lyme Carditis. *Infectious Disease Clinics of North America*, *22*(2), 275-288. <https://doi.org/10.1016/j.idc.2007.12.008>
- Fletcher, R. et Fortin, M. (2018). *Spatial ecology and conservation modeling*. Springer.
- Foil, L. D., Coleman, P., Eisler, M., Fragoso-Sanchez, H., Garcia-Vazquez, Z., Guerrero, F. D., Jonsson, N. N., Langstaff, I. G., Li, A. Y., Machila, N., Miller, R. J., Morton, J., Pruett, J. H. et Torr, S. (2004). Factors that influence the prevalence of acaricide resistance and tick-borne diseases. *Veterinary Parasitology*, *125*(1), 163-181. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2004.05.012>
- Fortin, M.-J., James, P., MacKenzie, A., Melles, S. J. et Rayfield, B. (2012). Spatial statistics, spatial regression, and graph theory in ecology. *Spatial Statistics*, *1*, 100-109.
- Frank, D. H., Fish, D. et Moy, F. H. (1998). Landscape features associated with Lyme disease risk in a suburban residential environment. *Landscape ecology*, *13*(1), 27-36.
- Ginsberg, H. S., Albert, M., Acevedo, L., Dyer, M. C., Arsnoe, I. M., Tsao, J. I., Mather, T. N. et LeBrun, R. A. (2017). Environmental Factors Affecting Survival of Immature Ixodes scapularis and Implications for Geographical Distribution of Lyme Disease: The Climate/Behavior Hypothesis. *PloS one*, *12*(1), e0168723.
- Ginsberg, H. S., Buckley, P., Balmforth, M. G., Zhioua, E., Mitra, S. et Buckley, F. G. (2005). Reservoir competence of native North American birds for the Lyme disease spirochete, Borrelia burgdorferi. *Journal of Medical Entomology*, *42*(3), 445-449.
- Ginsberg, H. S., Hickling, G. J., Burke, R. L., Ogden, N. H., Beati, L., LeBrun, R. A., Arsnoe, I. M., Gerhold, R., Han, S., Jackson, K., Maestas, L., Moody, T., Pang, G., Ross, B., Rulison, E. L. et Tsao, J. I. (2021). Why Lyme disease is common in the northern US, but rare in the south: The roles of host choice, host-seeking behavior, and tick density. *PloS Biology*, *19*(1), e3001066. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001066>
- Ginsberg, H. S., Rulison, E. L., Miller, J. L., Pang, G., Arsnoe, I. M., Hickling, G. J., Ogden, N. H., LeBrun, R. A. et Tsao, J. I. (2020). Local abundance of Ixodes scapularis in forests: Effects of environmental moisture, vegetation characteristics, and host abundance. *Ticks and tick-borne diseases*, *11*(1), 101271-101282.
- Gould, L. H., Nelson, R. S., Griffith, K. S., Hayes, E. B., Piesman, J., Mead, P. S. et Cartter, M. L. (2008). Knowledge, Attitudes, and Behaviors Regarding Lyme Disease Prevention Among Connecticut

- Residents, 1999–2004. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 8(6), 769-776.
<https://doi.org/10.1089/vbz.2007.0221>
- Gray, J. S., Kahl, O., Lane, R. S., Levin, M. L. et Tsao, J. I. (2016). Diapause in ticks of the medically important *Ixodes ricinus* species complex. *Ticks and tick-borne diseases*, 7(5), 992-1003.
- Gray, J. S., Kahl, O., Lane, R. S. et Stanek, G. (2002). *Lyme borreliosis: biology, epidemiology, and control*. CABI.
- Guerra, M., Walker, E., Jones, C., Paskewitz, S., Cortinas, M. R., Stancil, A., Beck, L., Bobo, M. et Kitron, U. (2002). Predicting the risk of Lyme disease: habitat suitability for *Ixodes scapularis* in the north central United States. *Emerging infectious diseases*, 8(3), 289-97.
- Haddad, H., Moulin, B., Manirakiza, F., Méha, C., Godard, V. et Mermet, S. (2014). Web Mapping and Behavior Pattern Extraction Tools to Assess Lyme Disease Risk for Humans in Peri-Urban Forests. *Analyzing and Modeling Spatial and Temporal Dynamics of Infectious Diseases*, 371-402.
- Halsey, S. J. (2019). Defuse the dilution effect debate. *Nature Ecology & Evolution*, 3(2), 145-146.
<https://doi.org/10.1038/s41559-018-0764-3>
- Hamer, S. A., Hickling, G. J., Sidge, J. L., Walker, E. D. et Tsao, J. I. (2012). Synchronous phenology of juvenile *Ixodes scapularis*, vertebrate host relationships, and associated patterns of *Borrelia burgdorferi* ribotypes in the midwestern United States. *Ticks and tick-borne diseases*, 3(2), 65-74.
- Hanincová, K., Kurtenbach, K., Diuk-Wasser, M., Brei, B. et Fish, D. (2006). Epidemic Spread of Lyme Borreliosis, Northeastern United States. *Emerging Infectious Diseases*, 12(4), 604-611.
<https://doi.org/10.3201/eid1204.051016>
- Hartfield, M., White, K. A. J. et Kurtenbach, K. (2011). The role of deer in facilitating the spatial spread of the pathogen *Borrelia burgdorferi*. *Theoretical Ecology*, 4(1), 27-36.
<https://doi.org/10.1007/s12080-010-0072-2>
- Hasle, G. (2013). Transport of ixodid ticks and tick-borne pathogens by migratory birds. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 3. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fcimb.2013.00048>
- Hassett, E., Diuk-Wasser, M., Harrington, L. et Fernandez, P. (2022). Integrating tick density and park visitor behaviors to assess the risk of tick exposure in urban parks on Staten Island, New York. *BMC Public Health*, 22(1), 1602. <https://doi.org/10.1186/s12889-022-13989-x>
- Hauck, D., Jordan, D., Springer, A., Schunack, B., Pachnicke, S., Fingerle, V. et Strube, C. (2020). Transovarial transmission of *Borrelia* spp., *Rickettsia* spp. and *Anaplasma phagocytophilum* in *Ixodes ricinus* under field conditions extrapolated from DNA detection in questing larvae. *Parasites & Vectors*, 13(1), 176. <https://doi.org/10.1186/s13071-020-04049-7>

- Hayes, E. B. et Piesman, J. (2003). How Can We Prevent Lyme Disease? *New England Journal of Medicine*, 348(24), 2424-2430. <https://doi.org/10.1056/NEJMra021397>
- Heylen, D., Lasters, R., Adriaensen, F., Fonville, M., Sprong, H. et Matthysen, E. (2019). Ticks and tick-borne diseases in the city: Role of landscape connectivity and green space characteristics in a metropolitan area. *Science of The Total Environment*, 670, 941-949. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.03.235>
- Hobson, K. A. et Bayne, E. (2000). Effects of forest fragmentation by agriculture on avian communities in the southern boreal mixedwoods of western Canada. *The Wilson Bulletin*, 112(3), 373-387. [https://doi.org/10.1676/0043-5643\(2000\)112\[0373:E0FFBA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1676/0043-5643(2000)112[0373:E0FFBA]2.0.CO;2)
- Hoeh, A. G., Rollend, L. G., Papero, M. A., Carroll, J. F., Daniels, T. J., Mather, T. N., Schulze, T. L., Stafford, K. C. et Fish, D. (2009). Effects of tick control by acaricide self-treatment of white-tailed deer on host-seeking tick infection prevalence and entomologic risk for Ixodes scapularis-borne pathogens. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 9(4), 431-438.
- Hojgaard, A., Eisen, R. J. et Piesman, J. (2008). Transmission dynamics of Borrelia burgdorferi s.s. during the key third day of feeding by nymphal Ixodes scapularis (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology*, 45(4), 732-736. [https://doi.org/10.1603/0022-2585\(2008\)45\[732:TDOBBS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0022-2585(2008)45[732:TDOBBS]2.0.CO;2)
- Huang, C.-I., Kay, S. C., Davis, S., Tufts, D. M., Gaffett, K., Tefft, B. et 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 and tick-borne diseases*, 10(2), 258-268.
- INSPQ. (2021). *Résultats annuels de surveillance de la maladie de Lyme*. INSPQ. <https://www.inspq.qc.ca/zoonoses/maladie-de-lyme/resultats-de-surveillance>
- INSPQ. (2022). Portrait de la maladie de Lyme au Québec : 2006-2019. *Gouvernement du Québec*, 76 p.
- Jackson, L. E., Hilborn, E. D. et Thomas, J. C. (2006). Towards landscape design guidelines for reducing Lyme disease risk. *International journal of epidemiology*, 35(2), 315-22.
- Jackson, L. E., Levine, J. F. et Hilborn, E. (2006). A comparison of analysis units for associating Lyme disease with forest-edge habitat. *Community Ecology*, 7(2), 189-197.
- Johnson, T. L., Boegler, K. A., Clark, R. J., Delorey, M. J., Bjork, J. K., Dorr, F. M., Schiffman, E. K., Neitzel, D. F., Monaghan, A. J. et Eisen, R. J. (2018). An Acarological Risk Model Predicting the Density and Distribution of Host-Seeking Ixodes scapularis Nymphs in Minnesota.
- Johnson, T. L., Graham, C. B., Boegler, K. A., Cherry, C. C., Maes, S. E., Pilgard, M. A., Hojgaard, A., Buttke, D. E. et Eisen, R. J. (2017). Prevalence and diversity of tick-borne pathogens in nymphal Ixodes

- scapularis (Acari: Ixodidae) in eastern national parks. *Journal of Medical Entomology*, 54(3), 742-751.
- Johnston, E., Tsao, J. I., Muñoz, J. D. et Owen, J. (2013). Anaplasma phagocytophilum infection in American robins and gray catbirds: an assessment of reservoir competence and disease in captive wildlife. *Journal of Medical Entomology*, 50(1), 163-170.
- Jones, C. G., Ostfeld, R. S., Richard, M. P., Schaubert, E. M. et Wolff, J. O. (1998). Chain Reactions Linking Acorns to Gypsy Moth Outbreaks and Lyme Disease Risk. *Science*, 279(5353), 1023-1026. <https://doi.org/10.1126/science.279.5353.1023>
- Jones, K. E., Patel, N. G., Levy, M. A., Storeygard, A., Balk, D., Gittleman, J. L. et Daszak, P. (2008). Global trends in emerging infectious diseases. *Nature*, 451(7181), 990.
- Keesing, F., Hersh, M. H., Tibbetts, M., McHenry, D. J., Duerr, S., Brunner, J., Killilea, M., LoGiudice, K., Schmidt, K. A. et Ostfeld, R. S. (2012). Reservoir competence of vertebrate hosts for Anaplasma phagocytophilum. *Emerging Infectious Diseases*, 18(12), 2013.
- Keesing, F. et Ostfeld, R. S. (2018). The tick project: testing environmental methods of preventing tick-borne diseases. *Trends in parasitology*, 34(6), 447-450.
- Killilea, M. E., Swei, A., Lane, R. S., Briggs, C. J. et Ostfeld, R. S. (2008). Spatial dynamics of lyme disease: a review. *EcoHealth*, 5(2), 167-95. <https://doi.org/10.1007/s10393-008-0171-3>
- Kilpatrick, A. M., Dobson, A. D. M., Levi, T., Salkeld, D. J., Swei, A., Ginsberg, H. S., Kjemtrup, A., Padgett, K. A., Jensen, P. M., Fish, D., Ogden, N. H. et Diuk-Wasser, M. A. (2017). Lyme disease ecology in a changing world: consensus, uncertainty and critical gaps for improving control. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 372(1722), 20160117-20160131.
- Kilpatrick, A. M. et Randolph, S. E. (2012). Drivers, dynamics, and control of emerging vector-borne zoonotic diseases. *Lancet*, 380(9857), 1946-55. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(12\)61151-9](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(12)61151-9)
- Korpilo, S., Virtanen, T., Saukkonen, T. et Lehvävirta, S. (2018). More than A to B: Understanding and managing visitor spatial behaviour in urban forests using public participation GIS. *Journal of environmental management*, 207, 124-133.
- Kugeler, K. J., Schwartz, A. M., Delorey, M. J., Mead, P. S. et Hinckley, A. F. (2021). Estimating the Frequency of Lyme Disease Diagnoses, United States, 2010–2018. *Emerging Infectious Diseases Journal - CDC*, 27(2). <https://doi.org/10.3201/eid2702.202731>
- Kulkarni, M. A., Narula, I., Slatculescu, A. M. et Russell, C. (2019). Lyme disease emergence after invasion of the blacklegged tick, Ixodes scapularis, Ontario, Canada, 2010–2016. *Emerging infectious diseases*, 25(2), 328.

- Kurtenbach, K., De Michelis, S., Etti, S., Schäfer, S. M., Sewell, H.-S., Brade, V. et Kraiczy, P. (2002). Host association of *Borrelia burgdorferi* sensu lato – the key role of host complement. *Trends in Microbiology*, 10(2), 74-79. [https://doi.org/10.1016/S0966-842X\(01\)02298-3](https://doi.org/10.1016/S0966-842X(01)02298-3)
- Kurtenbach, K., Hanincová, K., Tsao, J. I., Margos, G., Fish, D. et Ogden, N. H. (2006). Fundamental processes in the evolutionary ecology of Lyme borreliosis. *Nature Reviews Microbiology*, 4(9), 660-669.
- Larson, S. R., Sabo, A. E., Kruger, E., Jones, P. et Paskewitz, S. M. (2022). Ixodes scapularis density in US temperate forests shaped by deer, earthworms, and disparate factors at two scales. *Ecosphere*, 13(2), e3932. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3932>
- Lebel, F. et De Bellefeuille, S. (2021). Plan de gestion du cerf de Virginie 2020-2027. *Direction générale de la gestion de la faune et des habitats, ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Québec*, 60.
- Léger, E., Vourc'h, G., Vial, L., Chevillon, C. et McCoy, K. D. (2013). Changing distributions of ticks: causes and consequences. *Experimental and Applied Acarology*, 59(1-2), 219-244. <https://doi.org/10.1007/s10493-012-9615-0>
- Leighton, P. A., Koffi, J. K., Pelcat, Y., Lindsay, L. R. et Ogden, N. H. (2012). Predicting the speed of tick invasion: an empirical model of range expansion for the Lyme disease vector *Ixodes scapularis* in Canada. *Journal of Applied Ecology*, 49(2), 457-464.
- Leighton, P. A., Lindsay, L. R. et Ogden, N. H. (2021). Climate and the emergence of tick-borne disease in Canada. Dans P. Nuttal (dir.), *Climate, ticks and disease* (p. 507-512). CABI. <https://doi.org/10.1079/9781789249637.0073>
- Lesage, L., Crête, M., Huot, J., Dumont, A. et Ouellet, J.-P. (2000). Seasonal home range size and philopatry in two northern white-tailed deer populations, 78, 11.
- Levin, M. L. et Fish, D. (1998). Density-Dependent Factors Regulating Feeding Success of *Ixodes scapularis* Larvae (Acari: Ixodidae). *The Journal of Parasitology*, 84(1), 36-43. <https://doi.org/10.2307/3284526>
- Levin, M. L. et Fish, D. (2000). Immunity reduces reservoir host competence of *Peromyscus leucopus* for *Ehrlichia phagocytophila*. *Infection and immunity*, 68(3), 1514-1518.
- Levin, M. L., Nicholson, W. L., Massung, R. F., Sumner, J. W. et Fish, D. (2002). Comparison of the reservoir competence of medium-sized mammals and *Peromyscus leucopus* for *Anaplasma phagocytophilum* in Connecticut. *Vector Borne and Zoonotic Diseases*, 2(3), 125-136.
- Levin, S. A. (1992). The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 73(6), 1943-1967. <https://doi.org/10.2307/1941447>

- Lindsay, L. R., Artsob, H. et Barker, I. (1998). Distribution of *Ixodes pacificus* and *Ixodes scapularis* re concurrent babesiosis and Lyme disease. *Canada Communicable Disease Report = Relevé Des Maladies Transmissibles Au Canada*, 24(15), 121-122.
- Lindsay, L. R., Barker, I. K., Surgeoner, G. A., McEwen, S. A., Gillespie, T. J. et Robinson, J. T. (1995). Survival and development of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) under various climatic conditions in Ontario, Canada. *Journal of Medical Entomology*, 32(2), 143-52.
- Lindsay, L. R., Barker, I., Surgeoner, G., McEwen, S., Gillespie, T. et Addison, E. (1998). Survival and development of the different life stages of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) held within four habitats on Long Point, Ontario, Canada. *Journal of Medical Entomology*, 35(3), 189-199.
- Lindsay, L. R., Mathison, S., Barker, I., McEwen, S., Gillespie, T. et Surgeoner, G. (1999). Microclimate and habitat in relation to *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) populations on Long Point, Ontario, Canada. *Journal of Medical Entomology*, 36(3), 255-262.
- Linske, M. A., Williams, S. C., Stafford, K. C. et Ortega, I. M. (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*.
- Loss, S. R., Noden, B. H., Hamer, G. L. et Hamer, S. A. (2016). A quantitative synthesis of the role of birds in carrying ticks and tick-borne pathogens in North America. *Oecologia*, 182(4), 947-959.
- Lubelczyk, C. B., Elias, S. P., Rand, P. W., Holman, M. S., Lacombe, E. H. et Smith Jr, R. P. (2004). Habitat associations of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) in Maine. *Environmental Entomology*, 33(4), 900-906.
- Madhav, N., Brownstein, J., Tsao, J. et Fish, D. (2004). A dispersal model for the range expansion of blacklegged tick (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology*, 41(5), 842-852.
- Main, A. J., Sprance, H. E., Kloter, K. O. et Brown, S. E. (1981). *Ixodes Dammini* (Acari: Ixodidae) on White-Tailed Deer (*Odocoileus Virginianus*) in Connecticut¹. *Journal of Medical Entomology*, 18(6), 487-492. <https://doi.org/10.1093/jmedent/18.6.487>
- Marrotte, R. R., Gonzalez, A. et Millien, V. (2017). Functional connectivity of the white-footed mouse in Southern Quebec, Canada. *Landscape Ecology*, 32(10), 1987-1998.
- Martínez-Jauregui, M., Delibes-Mateos, M., Arroyo, B. et Soliño, M. (2020). Addressing social attitudes toward lethal control of wildlife in national parks. *Conservation Biology*, 34(4), 868-878. <https://doi.org/10.1111/cobi.13468>

- Masek, J. G., Cohen, W. B., Leckie, D., Wulder, M. A., Vargas, R., de Jong, B., Healey, S., Law, B., Birdsey, R., Houghton, R. A., Mildrexler, D., Goward, S. et Smith, W. B. (2011). Recent rates of forest harvest and conversion in North America. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 116(G4). <https://doi.org/10.1029/2010JG001471>
- Massé, A. (2011). *Comportement d'approvisionnement et sélection de l'habitat d'un grand herbivore à haute densité et en absence de prédation: le cerf de Virginie à l'île d'Anticosti* [thèse de doctorat]. Université Laval.
- Massé, A. et Côté, S. D. (2013). Spatiotemporal variations in resources affect activity and movement patterns of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) at high density. *Canadian Journal of Zoology*, 91(4), 252-263. <https://doi.org/10.1139/cjz-2012-0297>
- Mathews-Martin, L., Namèche, M., Vourc'h, G., Gasser, S., Lebert, I., Poux, V., Barry, S., Bord, S., Jachacz, J., Chalvet-Monfray, K., Bourdoiseau, G., Pamies, S., Sepúlveda, D., Chambon-Rouvier, S. et René-Martellet, M. (2020). Questing tick abundance in urban and peri-urban parks in the French city of Lyon. *Parasites & Vectors*, 13(1), 1-9.
- McClure, M. et Diuk-Wasser, M. (2018). Reconciling the entomological hazard and disease risk in the Lyme disease system. *International journal of environmental research and public health*, 15(5), 1048-1062.
- McKay, R., Talbot, B., Slatculescu, A., Stone, A. et Kulkarni, M. A. (2020). Woodchip borders at the forest ecotone as an environmental control measure to reduce questing tick density along recreational trails in Ottawa, Canada. *Ticks and Tick-borne Diseases*, 11(2), 101361.
- Mead, P., Hook, S., Niesobecki, S., Ray, J., Meek, J., Delorey, M., Prue, C. et Hinckley, A. (2018). Risk factors for tick exposure in suburban settings in the Northeastern United States. *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 9(2), 319-324. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2017.11.006>
- Mechai, S., Margos, G., Feil, E. J., Barairo, N., Lindsay, L. R., Michel, P. et Ogden, N. H. (2016). Evidence for host-genotype associations of *Borrelia burgdorferi sensu stricto*. *PloS one*, 11(2), e0149345.
- Meentemeyer, R. K., Haas, S. E. et Václavík, T. (2012). Landscape epidemiology of emerging infectious diseases in natural and human-altered ecosystems. *Annual review of phytopathology*, 50, 379-402. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-081211-172938>
- Méha, C., Godard, V., Moulin, B. et Haddad, H. (2012). La borréliose de Lyme : un risque sanitaire émergent dans les forêts franciliennes ? *Cybergeo: European Journal of Geography*. <https://doi.org/10.4000/cybergeo.25285>

- Meijles, E., De Bakker, M., Groote, P. et Barske, R. (2014). Analysing hiker movement patterns using GPS data: Implications for park management. *Computers, Environment and Urban Systems*, 47, 44-57.
- MFFP. (2021). Aires de répartition des mammifères terrestres, des reptiles, des amphibiens et des poissons d'eau douce - Données Québec. <https://www.donneesquebec.ca/recherche/dataset/aires-de-repartition-faune>
- Mitchell, M. G., Suarez-Castro, A. F., Martinez-Harms, M., Maron, M., McAlpine, C., Gaston, K. J., Johansen, K. et Rhodes, J. R. (2015). Reframing landscape fragmentation's effects on ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(4), 190-198.
- Moore, J. C. (2013). Diversity, Taxonomic versus Functional. Dans S. A. Levin (dir.), *Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition)* (p. 648-656). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00036-8>
- Moore, S. M., Eisen, R. J., Monaghan, A. et Mead, P. (2014). Meteorological influences on the seasonality of Lyme disease in the United States. *The American journal of tropical medicine and hygiene*, 90(3), 486-496.
- Morneau, C., Couillard, P.-L., Laflamme, J. et Major, M. (2021). *Classification écologique du territoire québécois*. https://mffp.gouv.qc.ca/documents/forets/inventaire/classification_ecologique_territoire_quebecois.pdf
- MSSS. (2022). *Risque d'infection post piqûre et prophylaxie postexposition - Maladie de Lyme - Professionnels de la santé - MSSS*. <https://www.msss.gouv.qc.ca/professionnels/zoonoses/maladie-lyme/risque-d-infection-post-piqure-et-prophylaxie-postexposition/>
- Myers, P., Lundrigan, B. L., Hoffman, S. M. G., Haraminac, A. P. et Seto, S. H. (2009). Climate-induced changes in the small mammal communities of the Northern Great Lakes Region. *Global Change Biology*, 15(6), 1434-1454. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01846.x>
- Mysterud, A., Qviller, L., Meisingset, E. L. et Viljugrein, H. (2016). Parasite load and seasonal migration in red deer. *Oecologia*, 180(2), 401-407. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3465-5>
- Nupp, T. et Swihart, R. (2001). Assessing Competition Between Forest Rodents in a Fragmented Landscape of Midwestern USA. *Mammalian Biology*, 66(6), 345-356.
- Ogden, N. H., Beard, C. B., Ginsberg, H. S. et Tsao, J. I. (2021). Possible Effects of Climate Change on Ixodid Ticks and the Pathogens They Transmit: Predictions and Observations. *Journal of Medical Entomology*, 58(4), 1536-1545. <https://doi.org/10.1093/jme/tjaa220>

- Ogden, N. H., Bigras-Poulin, M., Hanincova, K., Maarouf, A., O'callaghan, C. et Kurtenbach, K. (2008). Projected effects of climate change on tick phenology and fitness of pathogens transmitted by the North American tick *Ixodes scapularis*. *Journal of Theoretical Biology*, 254(3), 621-632.
- Ogden, N. H., Bigras-Poulin, M., O'Callaghan, C., Barker, I., Lindsay, L. R., Maarouf, A., Smoyer-Tomic, K., Waltner-Toews, D. et Charron, D. (2005). A dynamic population model to investigate effects of climate on geographic range and seasonality of the tick *Ixodes scapularis*. *International Journal for Parasitology*, 35, 375-389.
- Ogden, N. H. et Lindsay, L. R. (2016). Effects of climate and climate change on vectors and vector-borne diseases: ticks are different. *Trends in parasitology*, 32(8), 646-656.
- Ogden, N. H., Lindsay, L. R., Beauchamp, G., Charron, D., Maarouf, A., O'Callaghan, C. J., Waltner-Toews, D. et Barker, I. K. (2004). Investigation of Relationships Between Temperature and Developmental Rates of Tick *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) in the Laboratory and Field. *Journal of Medical Entomology*, 41(4), 622-633. <https://doi.org/10.1603/0022-2585-41.4.622>
- Ogden, N. H., Lindsay, L. R., Hanincová, K., Barker, I., Bigras-Poulin, M., Charron, D., Heagy, A., Francis, C., O'Callaghan, C., Schwartz, I. et Thompson, R. (2008). Role of migratory birds in introduction and range expansion of *Ixodes scapularis* ticks and of *Borrelia burgdorferi* and *Anaplasma phagocytophilum* in Canada. *Applied and environmental microbiology*, 74(6), 1780-1790.
- Ogden, N. H., Lindsay, L. R. et Leighton, P. A. (2013). Predicting the rate of invasion of the agent of Lyme disease *Borrelia burgdorferi*. *Journal of applied ecology*, 50(2), 510-518.
- Ogden, N. H., Lindsay, L. R., Morshed, M., Sockett, P. N. et Artsob, H. (2008). *The rising challenge of Lyme borreliosis in Canada*. Public Health Agency of Canada.
- Ogden, N. H., Lindsay, L. R., Morshed, M., Sockett, P. N. et Artsob, H. (2009). The emergence of Lyme disease in Canada. *Canadian Medical Association Journal*, 180(12), 1221-1224.
- Ogden, N. H., Mechai, S. et Margos, G. (2013). Changing geographic ranges of ticks and tick-borne pathogens: drivers, mechanisms and consequences for pathogen diversity. *Frontiers in cellular and infection microbiology*, 3, 46. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2013.00046>
- Ogden, N. H., Pang, G., Ginsberg, H. S., Hickling, G. J., Burke, R. L., Beati, L. et Tsao, J. I. (2018). Evidence for geographic variation in life-cycle processes affecting phenology of the lyme disease vector *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) in the United States. *Journal of Medical Entomology*, 55(6), 1386-1401.
- Ogden, N. H., St-Onge, L., Barker, I. K., Brazeau, S., Bigras-Poulin, M., Charron, D. F., Francis, C. M., Heagy, A., Lindsay, L. R., Maarouf, A., Michel, P., Milord, F., O'Callaghan, C. J., Trudel, L. et Thompson, R.

- A. (2008). Risk maps for range expansion of the Lyme disease vector, *Ixodes scapularis*, in Canada now and with climate change. *International journal of health geographics*, 7(1), 24-38.
- Ogden, N. H., Trudel, L., Artsob, H., Barker, I. K., Beauchamp, G., Charron, D. F., Drebot, M. A., Galloway, T. D., O'Handley, R., Thompson, R. A. et Lindsay, L. R. (2006). *Ixodes scapularis* Ticks Collected by Passive Surveillance in Canada: Analysis of Geographic Distribution and Infection with Lyme Borreliosis Agent *Borrelia burgdorferi*. *Journal of Medical Entomology*, 43(3), 10.
- Ogden, N. H. et Tsao, J. I. (2009). Biodiversity and Lyme disease: dilution or amplification? *Epidemics*, 1(3), 196-206. <https://doi.org/10.1016/j.epidem.2009.06.002>
- Ogden, N. H., Wilson, J. R., Richardson, D. M., Hui, C., Davies, S. J., Kumschick, S., Le Roux, J. J., Measey, J., Saul, W.-C. et Pulliam, J. R. (2019). Emerging infectious diseases and biological invasions: a call for a One Health collaboration in science and management. *Royal Society Open Science*, 6(3), 181577.
- Oliver, J. H. (1989). Biology and systematics of ticks (Acari: Ixodida). *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20(1), 397-430.
- OMS, FAO, OIE, UNEP. (2022). *Le Groupe tripartite et le PNUE valident la définition du principe « Une seule santé » formulée par l'OHHLEP*. <https://www.who.int/fr/news/item/01-12-2021-tripartite-and-unep-support-ohhlep-s-definition-of-one-health>
- Orloski, K. A., Campbell, G. L., Genese, C. A., Beckley, J. W., Schriefer, M. E., Spitalny, K. C. et Dennis, D. T. (1998). Emergence of Lyme disease in Hunterdon County, New Jersey, 1993: a case-control study of risk factors and evaluation of reporting patterns. *American Journal of Epidemiology*, 147(4), 391-397. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aje.a009462>
- Ostfeld, R. S. et Keesing, F. (2000). The function of biodiversity in the ecology of vector-borne zoonotic diseases. *Canadian Journal of Zoology*, 78, 18.
- Paciorek, C. J. (2010). The importance of scale for spatial-confounding bias and precision of spatial regression estimators. *Statistical science : a review journal of the Institute of Mathematical Statistics*, 25(1), 107-125. <https://doi.org/10.1214/10-STS326>
- Palomar, A. M., Santibáñez, P., Mazuelas, D., Roncero, L., Santibáñez, S., Portillo, A. et Oteo, J. A. (2012). Role of Birds in Dispersal of Etiologic Agents of Tick-borne Zoonoses, Spain, 2009. *Emerging Infectious Diseases*, 18(7), 1188-1191. <https://doi.org/10.3201/eid1807.111777>
- Pelletier, J., Rocheleau, J.-P., Aenishaenslin, C., Beaudry, F., Masson, G. D., Lindsay, L. R., Ogden, N. H., Bouchard, C. et Leighton, P. A. (2020). Evaluation of fluralaner as an oral acaricide to reduce tick infestation in a wild rodent reservoir of Lyme disease. *Parasites & Vectors*, 13(1), 1-9.

- Piacentino, J. D. et Schwartz, B. S. (2002). Occupational risk of Lyme disease: an epidemiological review. *Occupational and environmental medicine*, 59(2), 75-84.
- Piesman, J. et Gern, L. (2004). Lyme borreliosis in Europe and North America. *Parasitology*, 129 Suppl, S191-220.
- Piesman, J., Spielman, A., Etkind, P., Ruebush, T. K. et Juranek, D. D. (1979). Role of deer in the epizootiology of *Babesia microti* in Massachusetts, USA. *Journal of Medical Entomology*, 15(5-6), 537-40.
- Pound, J. M., Hilburn, L. R. et George, J. E. (1993). Implications of Selection and Hybridization Studies on the Mode of Inheritance of Photoperiodically Induced Developmental Diapause in Laboratory Strains of the Lone Star Tick (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology*, 30(1), 100-106. <https://doi.org/10.1093/jmedent/30.1.100>
- Rand, P. W., Holman, M. S., Lubelczyk, C., Lacombe, E. H., DeGaetano, A. T. et Smith, R. P. (2004). Thermal accumulation and the early development of *Ixodes scapularis*. *Journal of Vector Ecology: Journal of the Society for Vector Ecology*, 29(1), 164-176.
- Rand, P. W., Lubelczyk, C., Lavigne, G. R., Elias, S., Holman, M. S., Lacombe, E. H. et Smith, R. P. (2003). Deer density and the abundance of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology*, 40(2), 179-84.
- Randolph, S. E. (1979). Population regulation in ticks: the role of acquired resistance in natural and unnatural hosts. *Parasitology*, 79(1), 141-156. <https://doi.org/10.1017/S0031182000052033>
- Randolph, S. E. (1994a). Density-dependent acquired resistance to ticks in natural hosts, independent of concurrent infection with *Babesia microti*. *Parasitology*, 108(4), 413-419. <https://doi.org/10.1017/S003118200007596X>
- Randolph, S. E. (1994b). Population dynamics and density-dependent seasonal mortality indices of the tick *Rhipicephalus appendiculatus* in eastern and southern Africa. *Medical and Veterinary Entomology*, 8(4), 351-368. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.1994.tb00099.x>
- Randolph, S. E. (2004). Tick ecology: processes and patterns behind the epidemiological risk posed by ixodid ticks as vectors. *Parasitology*, 129 Suppl, S37-65.
- Randolph, S. E. et Dobson, A. D. M. (2012). Pangloss revisited: a critique of the dilution effect and the biodiversity-buffers-disease paradigm. *Parasitology*, 139(7), 847-63. <https://doi.org/10.1017/S0031182012000200>

- Randolph, S. E. et Storey, K. (1999). Impact of Microclimate on Immature Tick-Rodent Host Interactions (Acari: Ixodidae): Implications for Parasite Transmission. *Journal of Medical Entomology*, 36(6), 741-748. <https://doi.org/10.1093/jmedent/36.6.741>
- Ripoche, M., Bouchard, C., Irace-Cima, A., Leighton, P. et Thivierge, K. (2022). Current and future distribution of Ixodes scapularis ticks in Québec: Field validation of a predictive model. *PloS One*, 17(2), e0263243. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0263243>
- Ripoche, M., Gasmi, S., Adam-Poupart, A., Koffi, J. K., Lindsay, L. R., Ludwig, A., Milord, F., Ogden, N. H., Thivierge, K. et Leighton, P. A. (2018). Passive tick surveillance provides an accurate early signal of emerging Lyme disease risk and human cases in southern Canada. *Journal of Medical Entomology*, 55(4), 1016-1026.
- Robert, M. (2019). *Second atlas of the breeding birds of southern Québec*. Montréal: Regroupement QuébecOiseaux, Canadian Wildlife Service (Environment and Climate Change Canada), and Bird Studies Canada.
- Rollend, L., Fish, D. et Childs, J. E. (2013). Transovarial transmission of Borrelia spirochetes by Ixodes scapularis: a summary of the literature and recent observations. *Ticks and tick-borne diseases*, 4(1-2), 46-51. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2012.06.008>
- Roome, A., Hill, L., Al-Feghali, V., Murnock, C. G., Goodsell, J. A., Spathis, R. et Garruto, R. M. (2017). Impact of white-tailed deer on the spread of Borrelia burgdorferi. *Medical and Veterinary Entomology*, 31(1), 1-5. <https://doi.org/10.1111/mve.12191>
- Rosa, R. et Pugliese, A. (2007). Effects of tick population dynamics and host densities on the persistence of tick-borne infections. *Mathematical biosciences*, 208(1), 216-240.
- Roy-Dufresne, E., Logan, T., Simon, J. A., Chmura, G. L. et Millien, V. (2013). Poleward expansion of the white-footed mouse (Peromyscus leucopus) under climate change: implications for the spread of Lyme disease. *PloS one*, 8(11), e80724.
- Schmidt, K., Ostfeld, R. et Schaubert, E. (1999). Infestation of Peromyscus leucopus and Tamias striatus by Ixodes scapularis (Acari: Ixodidae) in Relation to the Abundance of Hosts and Parasites. *Journal of Medical Entomology*, 36(6), 749-757.
- Schoeler, G. B. et Wikel, S. K. (2001). Modulation of host immunity by haematophagous arthropods. *Annals of Tropical Medicine & Parasitology*, 95(8), 755-771. <https://doi.org/10.1080/00034983.2001.11813695>

- Schulze, T. L. et Jordan, R. A. (2005). Influence of meso-and microscale habitat structure on focal distribution of sympatric *Ixodes scapularis* and *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology*, 42(3), 285-294.
- Scoles, G. A., Papero, M., Beati, L. et Fish, D. (2001). A relapsing fever group spirochete transmitted by *Ixodes scapularis* ticks. *Vector borne and zoonotic diseases*, 1(1), 21-34.
- Scott, M., Rosen, M., Hamer, S., Baker, E., Edwards, H., Crowder, C., Tsao, J. et Hickling, G. (2014). High-prevalence *Borrelia miyamotoi* infection among wild turkeys (*Meleagris gallopavo*) in Tennessee. *Journal of Medical Entomology*, 47(6), 1238-1242.
- SÉPAQ. (2019). *Portrait du parc - Parc National du Mont-Saint-Bruno*. Société des Établissements de Plein Air du Québec. https://www.sepaq.com/pq/msb/decouvrir/portrait.dot?language_id=2
- SEPAQ. (2020). *Parc National du Mont-Saint-Bruno : Guide du visiteur*.
- Seto, K. C., Fragkias, M., Güneralp, B. et Reilly, M. K. (2011). A Meta-Analysis of Global Urban Land Expansion. *PLOS ONE*, 6(8), e23777. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023777>
- Smith, T. et Kilborne, F. L. (1893). Investigations into the nature, causation, and prevention of Texas or southern cattle fever. *USDA*, 301.
- Sonenshine. (2018). Range Expansion of Tick Disease Vectors in North America: Implications for Spread of Tick-Borne Disease. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 15(3), 478. <https://doi.org/10.3390/ijerph15030478>
- Sonenshine, D. E., Lane, R. S. et Nicholson, W. L. (2002). 24 - TICKS (Ixodida). Dans G. Mullen et L. Durden (dir.), *Medical and Veterinary Entomology* (p. 517-558). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012510451-7/50026-8>
- Sonenshine et Mather. (1994). *Ecological dynamics of tick-borne zoonoses*. New York: Oxford University Press.
- Sood, S. K., Salzman, M. B., Johnson, B. J., Happ, C. M., Feig, K., Carmody, L., Rubin, L. G., Hilton, E. et Piesman, J. (1997). Duration of tick attachment as a predictor of the risk of Lyme disease in an area in which Lyme disease is endemic. *The Journal of Infectious Diseases*, 175(4), 996-999. <https://doi.org/10.1086/514009>
- Soverel, N. O., Coops, N. C., White, J. C. et Wulder, M. A. (2010). Characterizing the forest fragmentation of Canada's national parks. *Environmental monitoring and assessment*, 164(1-4), 481-99. <https://doi.org/10.1007/s10661-009-0908-7>

- Stafford, K. C. (1993). Reduced abundance of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) with exclusion of deer by electric fencing. *Journal of Medical Entomology*, 30(6), 986-996. <https://doi.org/10.1093/jmedent/30.6.986>
- Stafford, K. C. (1994). Survival of immature *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) at different relative humidities. *Journal of Medical Entomology*, 31(2), 310-314.
- Stafford, K. C. et Kitron, U. (2002). Environmental management for Lyme borreliosis control. *Lyme Borreliosis: Biology, Epidemiology and Control. Wallingford (United Kingdom): CABI*, 301-334.
- Stafford, K. C., Williams, S. C. et Molaei, G. (2017). Integrated Pest Management in Controlling Ticks and Tick-Associated Diseases. *Journal of Integrated Pest Management*, 8(1). <https://doi.org/10.1093/jipm/pmx018>
- Stanek, G., Wormser, G. P., Gray, J. S. et Strle, F. (2012). Lyme borreliosis. *The Lancet*, 379(9814), 461-473.
- State of New York. (2022). *Access Nymph Deer Tick Collection Data by County (Excluding Powassan Virus). | State of New York*. <https://health.data.ny.gov/Health/Access-Nymph-Deer-Tick-Collection-Data-by-County-E/7qid-kum3>
- States, S. L., Brinkerhoff, R. J., Carpi, G., Steeves, T. K., Folsom-O'Keefe, C., DeVeaux, M. et Diuk-Wasser, M. A. (2014). Lyme disease risk not amplified in a species-poor vertebrate community: Similar *Borrelia burgdorferi* tick infection prevalence and OspC genotype frequencies. *Infection, Genetics and Evolution*, 27, 566-575. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2014.04.014>
- Steere, A. C., Schoen, R. T. et Taylor, E. (1987). The Clinical Evolution of Lyme Arthritis. *Annals of Internal Medicine*, 107(5), 725-731. <https://doi.org/10.7326/0003-4819-107-5-725>
- Takano, T., Nakamura, K. et Watanabe, M. (2002). Urban residential environments and senior citizens' longevity in megacity areas: the importance of walkable green spaces. *Journal of Epidemiology & Community Health*, 56(12), 913-918. <https://doi.org/10.1136/jech.56.12.913>
- Talbot, B., Slatculescu, A., Thickstun, C. R., Koffi, J. K., Leighton, P. A., McKay, R. et Kulkarni, M. A. (2019). Landscape determinants of density of blacklegged ticks, vectors of Lyme disease, at the northern edge of their distribution in Canada. *Scientific reports*, 9, 16652-16664.
- Tardy, O., Bouchard, C., Chamberland, E., Fortin, A., Lamirande, P., Ogden, N. H. et Leighton, P. A. (2021). Mechanistic movement models reveal ecological drivers of tick-borne pathogen spread. *Journal of The Royal Society Interface*, 18(181), 20210134. <https://doi.org/10.1098/rsif.2021.0134>
- Tardy, O., Massé, A., Pelletier, F. et Fortin, D. (2018). Interplay between contact risk, conspecific density, and landscape connectivity: An individual-based modeling framework. *Ecological Modelling*, 373, 25-38. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.02.003>

- Tardy, O., Vincenot, C. E., Bouchard, C., Ogden, N. H. et Leighton, P. A. (2022). Context-dependent host dispersal and habitat fragmentation determine heterogeneity in infected tick burdens: an agent-based modelling study. *Royal Society Open Science*, 9(3), 220245. <https://doi.org/10.1098/rsos.220245>
- Telford, S. R. (2017). Deer Reduction Is a Cornerstone of Integrated Deer Tick Management. *Journal of Integrated Pest Management*, 8(1). <https://doi.org/10.1093/jipm/pmx024>
- Telford, S. R., Mather, T. N., Moore, S. I., Wilson, M. L. et Spielman, A. (1988). Incompetence of Deer as Reservoirs of the Lyme Disease Spirochete. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 39(1), 105-109. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.1988.39.105>
- Temple, D., Manteca, X., Escribano, D., Salas, M., Mainau, E., Zschiesche, E., Petersen, I., Dolz, R. et Thomas, E. (2020). Assessment of laying-bird welfare following acaricidal treatment of a commercial flock naturally infested with the poultry red mite (*Dermanyssus gallinae*). *PloS One*, 15(11), e0241608. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0241608>
- The University of Maine. (2022). *Tick Testing Data Tables*. Cooperative Extension Diagnostic and Research Laboratory. <https://extension.umaine.edu/diagnostic-lab/>
- Tran, P. M. et Waller, L. (2013). Effects of landscape fragmentation and climate on Lyme disease incidence in the northeastern United States. *Ecohealth*, 10(4), 394-404.
- Trost, C. N., Lindsay, L. R., Dibernardo, A. et Chilton, N. B. (2018). Three genetically distinct clades of *Anaplasma phagocytophilum* in *Ixodes scapularis*. *Ticks and tick-borne diseases*, 9(6), 1518-1527.
- Tsao, J. I. (2009). Reviewing molecular adaptations of Lyme borreliosis spirochetes in the context of reproductive fitness in natural transmission cycles. *Veterinary research*, 40(2), 1.
- Tsao, J. I., Hamer, S. A., Han, S., Sidge, J. L. et Hickling, G. J. (2021). The contribution of wildlife hosts to the rise of ticks and tick-borne diseases in North America. *Journal of Medical Entomology*.
- Tsao, J. I., Wootton, J. T., Bunikis, J., Luna, M. G., Fish, D. et Barbour, A. G. (2004). An ecological approach to preventing human infection: vaccinating wild mouse reservoirs intervenes in the Lyme disease cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(52), 18159-18164.
- Tzoulas, K., Korpela, K., Venn, S., Yli-Pelkonen, V., Kaźmierczak, A., Niemela, J. et James, P. (2007). Promoting ecosystem and human health in urban areas using Green Infrastructure: A literature review. *Landscape and Urban Planning*, 81(3), 167-178. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2007.02.001>
- Valderrama, P. S. R. (2018). *La maladie de Lyme au Québec: une analyse des interventions selon une perspective de développement durable*. Université de Sherbrooke.

- Vanwambeke, S. O. et Schimit, P. H. T. (2021). Tick bite risk resulting from spatially heterogeneous hazard, exposure and coping capacity. *Ecological Complexity*, 48, 100967. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2021.100967>
- Villard, M.-A., Trzcinski, M. K. et Merriam, G. (1999). Fragmentation Effects on Forest Birds: Relative Influence of Woodland Cover and Configuration on Landscape Occupancy. *Conservation Biology*, 13(4), 774-783. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.98059.x>
- von Döhren, P. et Haase, D. (2015). Ecosystem disservices research: A review of the state of the art with a focus on cities. *Ecological Indicators*, 52, 490-497. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.12.027>
- Watling, J. I., Nowakowski, A. J., Donnelly, M. A. et Orrock, J. L. (2011). Meta-analysis reveals the importance of matrix composition for animals in fragmented habitat. *Global Ecology and Biogeography*, 20(2), 209-217. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00586.x>
- Watts, A. G., Saura, S., Jardine, C., Leighton, P., Werden, L. et Fortin, M.-J. (2018). Host functional connectivity and the spread potential of Lyme disease. *Landscape ecology*, 33(11), 1925-1938.
- Whitaker, D. M. et Warkentin, I. C. (2010). Spatial Ecology of Migratory Passerines on Temperate and Boreal Forest Breeding Grounds. *The Auk*, 127(3), 471-484. <https://doi.org/10.1525/auk.2010.127.3.471>
- Wolch, J. R., Byrne, J. et Newell, J. P. (2014). Urban green space, public health, and environmental justice: The challenge of making cities 'just green enough'. *Landscape and Urban Planning*, 125, 234-244. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.01.017>
- Wolff, J. O. (1985). The effects of density, food, and interspecific interference on home range size in *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *Canadian Journal of Zoology*, 63(11), 2657-2662.
- Wood, C. L. et Lafferty, K. D. (2013). Biodiversity and disease: a synthesis of ecological perspectives on Lyme disease transmission. *Trends in ecology & evolution*, 28(4), 239-47. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.011>
- Wormser, G. P., Nadelman, R. B., Dattwyler, R. J., Dennis, D. T., Shapiro, E. D., Steere, A. C., Rush, T. J., Rahn, D. W., Coyle, P. K., Persing, D. H., Fish, D. et Luft, B. J. (2000). Practice Guidelines for the Treatment of Lyme Disease. *Clinical Infectious Diseases*, 31(Suppl 1), S1-S14. <https://doi.org/10.1086/314053>
- Yuval, B. et Spielman, A. (1990). Duration and Regulation of the Developmental Cycle of *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology*, 27(2), 196-201. <https://doi.org/10.1093/jmedent/27.2.196>

Zeimes, C. B., Olsson, G. E., Hjertqvist, M. et Vanwambeke, S. O. (2014). Shaping zoonosis risk: landscape ecology vs. landscape attractiveness for people, the case of tick-borne encephalitis in Sweden. *Parasites & Vectors*, 7(1), 370. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-7-370>