



Eco-épidémiologie du système Oiseaux-Tiques-*Borrelia* et impact sur le risque acarologique lié à la maladie de Lyme en France

Rapport de stage

13 janvier 2025 – 27 juin 2025

Master M2 Gestion Intégrée des Zoonoses et des Maladies Animales Tropicales

Présenté par Marianne RENOU

Le 24 juin 2025

Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, Université Paul Sabatier, CIRAD

Réalisé sous la direction de Maud MARSOT, ANSES, LSA, EpiMIM

Laboratoire d'accueil : ANSES (site de Maisons-Alfort, France), Laboratoire de Santé Animale, unité Epidémiologie des Maladies Infectieuses Multi-hôtes

Remerciements

Je tiens à remercier tout d'abord mon encadrante de stage Maud Marsot, pour m'avoir fait confiance dans la construction de ce travail, pour m'avoir guidée et conseillée tout au long de ce projet.

Je remercie également Pierre-Yves Henry pour le temps qu'il nous a accordé, ses précieux conseils et son éclairage sur le sujet ; de même que Colin Fontaine, pour nous avoir fait part de son expertise sur la méthodologie des réseaux écologiques.

Je remercie par ailleurs Amalia Rataud, et toutes les personnes qui ont contribué, de près ou de loin, à la récolte des données pour sa thèse d'Université, données que j'ai pu analyser sous le prisme de mon sujet de stage.

Je remercie toute l'équipe constituant l'unité EpiMIM, pour leur accueil chaleureux et leur bienveillance tout au long de ce projet. Je remercie très chaleureusement Ana et Emmanuel, mes collègues de bureau, mais aussi Quentin, Jonathan, Constance et Patrick, avec qui j'ai eu un grand plaisir à partager ces six mois de stage.

Résumé

La maladie de Lyme est causée par le complexe bactérien *Borrelia burgdorferi* sensu lato (*Bbsl*). En Europe, *Borrelia garinii*, fréquente chez les oiseaux, cause des neuroborrélioses chez l'Homme. Le principal vecteur est la tique *Ixodes ricinus*, dont les stases larvaire et nymphale se nourrissent fréquemment sur l'avifaune sauvage. Les oiseaux peuvent transmettre des agents pathogènes (AP) aux larves qu'ils nourrissent et produire des nymphes infectées à l'affût sur la végétation, reflet du risque acarologique pour l'Homme. L'objectif de l'étude était (i) d'évaluer la contribution des espèces aviaires au risque acarologique en France ; puis (ii) d'explorer la distribution spatiale des larves infectées en lien avec la composition des communautés aviaires et les caractéristiques de l'habitat. Pour cela, des données sur les AP au sein de larves gorgées collectées sur des oiseaux entre 2019 et 2020 ont été analysées avec un réseau biparti oiseaux-agents pathogènes et un modèle à blocs latents. Les résultats montrent une contribution élevée des Turdidés et faible du Rouge-gorge familier à la production de larves infectées par *B. garinii*, soulignant leur rôle central ou non dans la dynamique du risque acarologique. Les variations de proportions de larves infectées entre sites s'expliquaient, pour *B. garinii*, essentiellement par la proportion de Turdidés échantillonnés. Enfin, un effet de l'habitat a été démontré pour *B. garinii*. Cette étude confirme le rôle des Turdidés dans la contribution au risque acarologique, et ouvre des perspectives pour comprendre la dynamique locale de circulation des *Bbsl* chez les oiseaux en période de reproduction.

Mots-clés : oiseaux, *Borrelia*, risque acarologique, *Ixodes ricinus*, larves gorgées, habitat

Abstract

Lyme disease is caused by the *Borrelia burgdorferi* sensu lato (*Bbsl*) bacterial complex. In Europe, *Borrelia garinii*, commonly found in birds, causes neuroborreliosis in humans. The main vector is the tick *Ixodes ricinus*, whose larval and nymphal stages commonly feed on wild birds. Birds can transmit the pathogens to feeding larvae, thereby generating infected nymphs that later quest on vegetation and pose an acarological risk to humans. The objectives of this study were (i) to assess the contribution of avian species to acarological risk in France, and (ii) to explore the spatial distribution of infected larvae in relation to bird community composition and habitat characteristics. To this end, pathogen data from engorged larvae collected from birds between 2019 and 2020 were analyzed through a bipartite bird-pathogen network and a latent block model. The results show a substantial contribution of Turdidae birds and a low contribution of the European robin (*Erithacus rubecula*) to the production of larvae infected by *B. garinii*, highlighting their central or limited role in the dynamics of acarological risk. Site-to-site variation in the proportion of infected larvae were explained, in the case of *B. garinii*, by the proportion of Turdidae sampled. Finally, habitat was found to influence the prevalence of *B. garinii*. This study confirms the role of Turdidae in determining acarological risk and provides novel insights into the local dynamics of *Bbsl* circulation among birds during the breeding season.

Keywords: birds, *Borrelia*, acarological risk, *Ixodes ricinus*, engorged larvae, habitat

Table des matières

1.	Introduction.....	5
1.1.	Les enjeux associés à la maladie de Lyme au sein du compartiment aviaire.....	5
1.2.	Synthèse de l'état de l'art	10
1.3.	Problématique de l'étude.....	16
2.	Matériels et méthodes	17
2.1.	Collecte des tiques sur les oiseaux.....	17
2.2.	Analyse des larves gorgées au laboratoire.....	17
2.3.	Analyses statistiques des données	18
2.3.1.	Variables considérées.....	18
2.3.2.	Etude de la contribution différentielle des espèces aviaires au risque acarologique : analyse de réseau et modèle à blocs latents	20
2.3.3.	Etude de la distribution spatiale des larves infectées : modèles de régression linéaire et analyse de variance	21
3.	Résultats.....	22
3.1.	Etude de la contribution différentielle des espèces aviaires au risque acarologique.....	22
3.2.	Etude de la distribution spatiale des larves infectées.....	24
3.2.1.	Etude de l'effet de la composition spécifique des communautés aviaires échantillonnées sur la proportion de larves gorgées infectées	26
3.2.2.	Etude de l'effet des caractéristiques de l'habitat sur la proportion de larves gorgées infectées	28
4.	Discussion	31
	Bibliographie.....	37

1. Introduction

1.1. Les enjeux associés à la maladie de Lyme au sein du compartiment aviaire

La maladie de Lyme, aussi appelée borréliose de Lyme, est une maladie bactérienne vectorielle transmise par les tiques, causée par le complexe de bactéries *Borrelia burgdorferi sensu lato* et s'exprimant cliniquement chez l'Homme, les chiens, les chevaux et les bovins (Boulouis et al., 2015).

L'**incidence de la maladie de Lyme** tend à croître dans de nombreux pays d'Europe, avec des augmentations annuelles moyennes de 5 à 15% (Hansford et al., 2022; Vandekerckhove et al., 2021). En France, une tendance à l'augmentation des cas diagnostiqués est observée depuis 2009, avec 25 000 à 68 530 cas annuels diagnostiqués sur la période 2009-2020 selon Santé Publique France ([Borréliose de Lyme : données épidémiologiques 2020](#)). Depuis 2005, 842 cas par an en moyenne ont conduit à une hospitalisation. Les hospitalisations dues à la borréliose de Lyme sont plus fréquentes entre juin et octobre, et les groupes d'âge les plus touchés sont les enfants de 5 à 9 ans et les adultes de 70 à 79 ans. Une grande disparité des incidences s'observe au niveau régional (Figure 1), avec les régions de l'Est et du Centre du territoire métropolitain présentant les taux d'incidence annuels les plus élevés (supérieurs à 100 cas pour 100 000 habitants). Au contraire, les régions de l'Ouest et le Sud-Est méditerranéen présentent les taux d'incidence annuels les plus bas, inférieurs à 50 pour 100 000 habitants. Le même gradient est observé pour les hospitalisations.

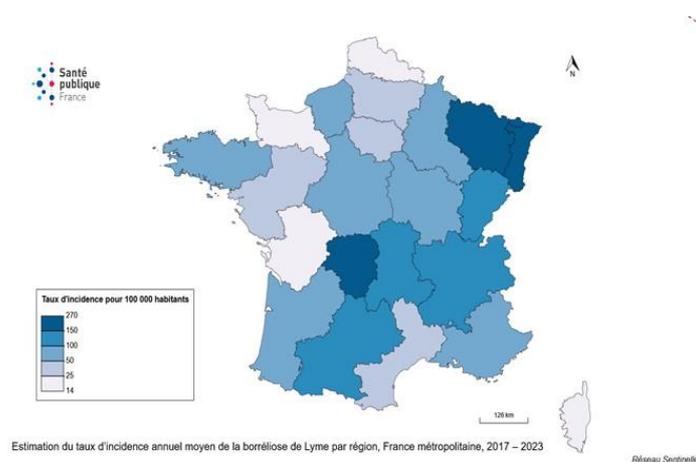


Figure 1 : Estimation du taux d'incidence annuel moyen de la borréliose de Lyme par région, en France métropolitaine, de 2017 à 2023 (Source : Santé Publique France)

Chez l'Homme, la maladie s'exprime par des symptômes qui peuvent être distingués en trois stades : la borréliose de Lyme précoce localisée (avec apparition d'un érythème migrant 3 à 30 jours après la piqûre), puis précoce disséminée (érythèmes migrants multiples, symptômes neurologiques, plus rarement articulaires, cutanés, cardiaques ou ophtalmiques, plusieurs jours à semaines après la piqûre en l'absence de traitement antibiotique) et enfin tardive disséminée (symptômes articulaires, cutanés comme l'acrodermatite chronique atrophiante, neurologiques spécifiques rares, plusieurs mois voire années après la piqûre en l'absence de traitement antibiotique).

La maladie de Lyme, dont les conséquences sanitaires pour l'Homme (et l'animal) sont non négligeables, est causée par la transmission de bactéries appartenant au complexe *B. burgdorferi sensu lato* (*Bbsl*). Ce complexe de bactéries spirochètes, transmises par des tiques dures de la famille

des *Ixodidae* (Stanek et al., 2012), comprend actuellement 23 espèces différentes (Wolcott et al., 2021). En Europe, cinq espèces de *Bbsl* sont reconnues pathogènes pour l'Homme et associées à différentes manifestations cliniques (McCoy and Boulanger, 2015), et trois espèces comme potentiellement pathogènes. Les espèces pathogènes sont *B. burgdorferi* sensu stricto (associée à l'arthrite), *Borrelia afzelii* (atteinte cutanée, acrodermatite chronique atrophiante ou ACA), *Borrelia bavariensis* (neuroborréliose), *Borrelia garinii* (neuroborréliose) et *Borrelia spielmanii* (atteinte cutanée, ACA). Les 3 espèces potentiellement pathogènes incluent *Borrelia bissettii*, *Borrelia valaisiana* et *Borrelia lusitaniae*. Ces espèces de bactéries sont portées par des hôtes réservoirs¹ sauvages. Il existe des associations spécifiques entre hôtes réservoirs et espèces de *Bbsl* en Europe. Certaines espèces de *Bbsl* possèdent pour hôtes réservoirs préférentiels les oiseaux : c'est le cas de *B. garinii* et *B. valaisiana* (McCoy and Boulanger, 2015; Wolcott et al., 2021). L'espèce *B. lusitaniae* est quant à elle associée préférentiellement aux oiseaux marins, ainsi qu'aux lézards et aux rongeurs (McCoy and Boulanger, 2015). Le rôle des oiseaux est plus discuté pour certaines espèces comme *B. afzelii* : certaines études suggèrent qu'en plus des petits rongeurs en tant qu'hôtes réservoirs préférentiels (Hu et al., 1997; Humair et al., 1999, 1995), certaines espèces d'oiseaux comme le Rouge-gorge familier (*Erithacus rubecula*), la Mésange charbonnière (*Parus major*) ou le Pigeon biset (*Columba livia*) constitueraient également des espèces hôtes de cette bactérie (Sürth et al., 2021). Il est à noter que les grands ongulés ne sont pas des hôtes réservoirs de la maladie de Lyme, étant donné que leur système immunitaire détruit les bactéries du complexe *Bbsl*, mais qu'ils participent toutefois à la dynamique de circulation des agents pathogènes par le nourrissage des tiques (Gray et al., 1992; Jaenson and Tälleklint, 1992; McCoy and Boulanger, 2015; Tälleklint and Jaenson, 1994).

La maladie de Lyme étant une maladie vectorisée, la circulation des *Bbsl* entre les différents hôtes dépend d'un vecteur arthropode hématophage, les tiques du genre *Ixodes*. Acariens ectoparasites hématophages stricts de vertébrés, elles présentent trois stases de développement, chacune séparée par une métamorphose, successivement larvaire, nymphale et adulte mâle ou femelle. Au cours des stases, les tiques réalisent leur repas sanguin sur un hôte, d'une durée de quatre à dix jours chez les tiques dures (McCoy and Boulanger, 2015), chaque stase durant environ un an (McCoy and Boulanger, 2015). Dans la suite de ce manuscrit, seule la tique généraliste *Ixodes ricinus*, principal vecteur des bactéries responsables de la maladie de Lyme en Europe (Stanek et al., 2012), sera considérée. Les espèces de tiques ornithophiles *I. frontalis* et *I. arboricola*, qui peuvent participer à la circulation des bactéries *Bbsl* (Heylen et al., 2013b), seront simplement évoquées. *I. ricinus* est dite généraliste car elle peut se nourrir sur un large spectre d'hôtes : oiseaux, micromammifères, cervidés et reptiles (Gray et al., 2021). Cette tique dure est exophile, car elle vit dans des espaces ouverts ou semi-ouverts. Son cycle de vie comprend des alternances entre phases de vie « libres » (métamorphoses, ponte et incubation des œufs) et « parasitaires » (repas sanguin sur l'hôte vertébré). Ce dernier est dit triphasique, c'est-à-dire qu'il implique trois individus hôtes pour les trois stases, les tiques tombant au sol entre chaque stase et se nourrissant sur un nouvel individu hôte. Il est par ailleurs télérope, car les tiques aux différentes stases se gorgent sur plusieurs espèces d'hôtes différentes. Les préférences

¹ Un hôte réservoir est défini par sa capacité de réservoir (aussi appelée le potentiel de réservoir), désignant l'efficacité d'une espèce (ou d'une population d'une espèce) à maintenir l'infection dans un espace spatio-temporel donné. Cette capacité résulte de l'aptitude de la population réservoir à s'infecter, assurer le développement, la multiplication, le maintien de l'agent pathogène et sa transmission à un vecteur (McCoy and Boulanger, 2015).

trophiques des tiques varient selon la stase concernée : les larves et les nymphes se nourrissent sur les oiseaux, rongeurs et reptiles, alors que les adultes privilégient les grands mammifères. Ces préférences varient également selon la méthode de chasse utilisée : chez *I. ricinus*, qui chasse à l'affût, la tique atteint une hauteur sur la végétation différente selon les stases (susceptibilité différente à la déshydratation), ainsi la rencontre avec l'hôte est conditionnée par sa taille. Les effets des tiques sur les hôtes sont à la fois directs et indirects : bien que les effets directs soient délétères et non négligeables (spoliation sanguine, irritations cutanées, allergies pouvant diminuer la survie et le succès reproducteur des hôtes) (Bosch and Figuerola, 1999; Feare and Gill, 1997), ce sont les effets indirects qui seront considérés dans ce manuscrit, avec la transmission possible d'agents pathogènes à l'hôte lors de la piqure. Il est essentiel de considérer le rôle de la tique à toutes les étapes de la transmission d'agent pathogène : pour que la tique soit vectrice d'un agent, elle doit devenir infectieuse en acquérant l'agent pathogène présent chez l'hôte réservoir, en le conservant à la stase suivante et en infectant l'hôte naïf sur lequel elle se nourrit. La conservation de l'agent pathogène d'une stase à la suivante par la tique est appelée transmission transstadiale, et c'est une condition indispensable pour que les tiques soient vectrices d'un agent pathogène, notamment chez les *Ixodidae* qui se gorgent une seule fois à chaque stase. Les stases nymphale et adulte sont les principaux vecteurs d'agents pathogènes, étant donné que les larves sont souvent naïves en agents pathogènes, comme c'est le cas pour les bactéries du complexe *Bbsl* (Richter et al., 2012). La Figure 2 présente le cycle d'infestation d'*I. ricinus* et le cycle de transmission des bactéries du complexe *Bbsl*, dans le cas particulier où un hôte aviaire porteur de *Bbsl* infecte une larve (initialement naïve en *Bbsl*). Dans ce cas, cette dernière conserve l'agent pathogène au cours des mues successives, les stases suivantes pouvant être infectieuses pour l'Homme au cours du repas sanguin. L'intervention de l'Homme en tant qu'hôte accidentel peut survenir à toutes les stases de développement d'*I. ricinus*, même si ce travail se concentre sur l'implication des nymphes infectées (risque acarologique²).

² Le **risque acarologique** désigne la densité de nymphes infectées par un agent pathogène à l'affût sur la végétation, et représente un indicateur du risque pour l'humain (McCoy and Boulanger, 2015).

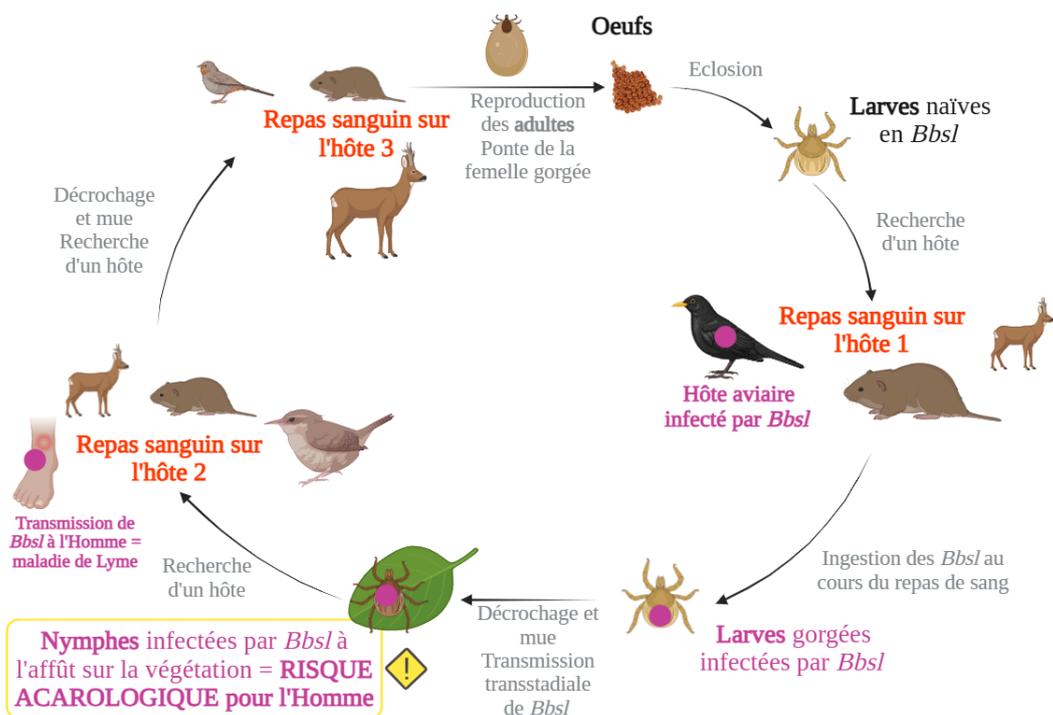


Figure 2 : Cycle d'infestation d'*I. ricinus* et de transmission de *Bbsl* (symbolisé par un point rose). La taille relative des animaux correspond à leur importance en tant qu'hôtes infestés au cours des différentes stases du cycle de vie d'*I. ricinus*.

La tique *I. ricinus* revêt une importance particulière dans la dynamique de circulation des *Bbsl* car elle est la plus fréquente en Europe, ubiquiste, et sa distribution est en pleine expansion (Léger et al., 2013). Ses habitats préférés sont les milieux où la végétation herbacée, arbustive et arborée est abondante (Agoulon et al., 2012). Elle apprécie les zones boisées avec un taux d'humidité élevé, les écotones, la présence d'une litière abondante et d'hôtes vertébrés, dont les oiseaux, pour réaliser ses repas sanguins (Pérez-Eid, 2007). En Europe tempérée, elle présente deux pics d'activité (Figure 3), l'un au printemps et l'autre à l'automne (Kurtenbach et al., 2006) : le pic printanier se superpose avec la période de reproduction des oiseaux communs, qui s'étale d'avril à juillet (König, 1968), ces derniers peuplant alors des milieux favorables aux tiques (Kurtenbach et al., 2006).

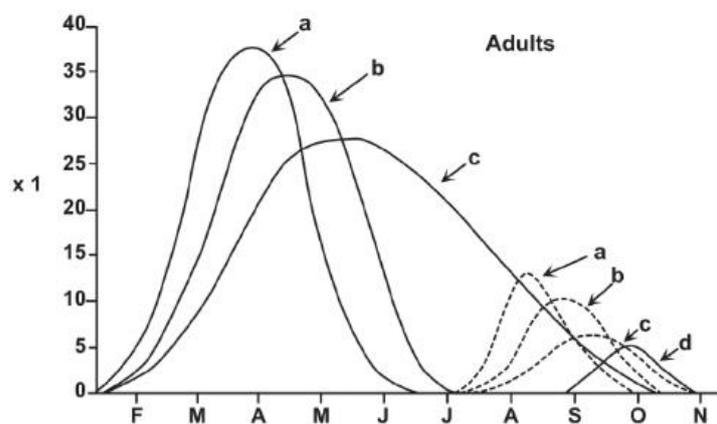


Figure 3 : Activité saisonnière des tiques adultes *I. ricinus* dans différents habitats (a = prairie exposée, b = végétation dense de colline ou bois de feuillus, c = forêt très abritée) en Europe du Nord et Europe centrale, issue de données compilées de comptage sur animaux et dragage (Source : Kahl and Gray, 2023). En ordonné, le nombre de tiques est représenté et en abscisse, les différents mois de l'année. Le pic d'activité au printemps est symbolisé par la ligne en trait continu, et celui à l'automne par la ligne en traits pointillés.

L'activité des tiques concorde avec la période de reproduction des oiseaux, qui présentent de surcroît des comportements favorisant leur infestation, il est donc aisé d'envisager le compartiment de l'avifaune sauvage comme particulièrement exposé aux infestations par les tiques à cette période de l'année, notamment les espèces aviaires présentant des traits d'histoire de vie favorisant l'exposition aux tiques. Ces comportements comprennent le nichage au sol ou dans les strates inférieures de la végétation là où se trouvent les tiques à l'affût, mais aussi le nichage dans des cavités, pouvant exposer à des espèces de tiques arboricoles comme *I. arboricola*. La hauteur d'alimentation semble aussi être déterminante, avec des espèces aviaires se nourrissant au sol, au contact des tiques à l'affût, comme c'est le cas pour le Merle noir (*Turdus merula*), le Rougegorge familier (*Erithacus rubecula*) ou encore l'Accenteur mouchet (*Prunella modularis*) (Marsot et al., 2012a).

Ces considérations biologique et écologique amènent naturellement à considérer le rôle des oiseaux dans la circulation des agents pathogènes responsables de la maladie de Lyme, notamment les espèces aviaires appartenant à l'ordre des Passériformes. Non seulement ces derniers peuvent participer à la dynamique locale des populations de tiques et des agents pathogènes associés lors de la période de reproduction au printemps, car ils se sédentarisent à cette période, mais ils jouent également un rôle de dissémination. En effet, ils sont capables de transporter les tiques et les agents pathogènes (dont *Bbsl*) sur de longues distances lors des périodes de migration au printemps et à l'automne, ralliant aires de reproduction et d'hivernage, identiques chaque année (Dubska et al., 2009; Mysterud et al., 2019; Norte et al., 2020, 2015). L'ordre des Passériformes est d'importance particulière, car il est le plus représenté en France ([France liste d'oiseaux - Avibase - listes d'oiseaux mondiales](#)), peuplant des milieux favorables aux tiques pendant leur période de reproduction au printemps, occupant tous les types de paysages (König, 1968). Les passereaux communs sont très fidèles à leur région de naissance (à quelques dizaines de kilomètres près) et à leur site de reproduction (à quelques centaines de mètres près), pouvant réaliser une dispersion des tiques et agents pathogènes associés sur des axes géographiques stables au cours du temps.

Le **système Oiseaux-Tiques-Borrelia** constitue un système complexe, chaque compartiment étant caractérisé par une grande diversité spécifique. Tout d'abord, celle du compartiment aviaire : l'avifaune sauvage (et plus spécifiquement l'ordre des Passériformes) est caractérisée par une grande richesse spécifique, avec pour chaque espèce une niche écologique particulière (périodes de migration et de reproduction variables pour chaque espèce, habitat particulier, etc.). Les espèces de tiques se nourrissant sur les oiseaux sont également nombreuses et diversifiées (tiques généralistes, spécialistes), bien que ce manuscrit s'intéresse principalement à l'espèce généraliste *I. ricinus*. Les cycles d'infestation sont variables, selon la saison considérée, l'année, etc. Enfin, la diversité des espèces de *Bbsl* portées par les tiques s'ajoute à la complexité du système existant, sachant que chaque espèce de *Bbsl* peut jouer (ou non) un rôle pathogène différent pour l'être humain (par exemple, *Borrelia garinii* pour la neuroborréliose, *Borrelia burgdorferi* sensu stricto pour l'arthrite, etc.). De plus, les bactéries *Bbsl* ne sont pas les seules à pouvoir être transmises par la tique *I. ricinus* : cette dernière peut aussi être vectrice de bactéries appartenant aux genres *Anaplasma*, *Rickettsia*, *Francisella*, *Coxiella* (Ben and Lozynskyi, 2019; Gehringer et al., 2013; Hildebrandt et al., 2011; Stańczak et al., 2018) ou encore de parasites du genre *Babesia* (Welc-Falęciak et al., 2012), mais aussi de virus (qui ne seront pas explorés dans ce manuscrit) comme celui de l'encéphalite à tiques (Fares et al., 2021) ou le louping-ill (Gaunt et al., 1997), et ce parfois de manière simultanée. Cette diversité d'agents pathogènes dont

I. ricinus peut être vectrice, s'explique en partie par le très large spectre d'hôtes qu'elle peut infester. Ces coinfections, aussi bien chez l'oiseau que chez la tique, influencent probablement les dynamiques de transmission des *Bbsl*, cette dernière gagnant à être intégrée dans le contexte systémique d'une communauté d'agents pathogènes transmis des oiseaux aux tiques, ou des tiques aux oiseaux.

L'**analyse de réseau** permet d'examiner un système complexe dans son intégralité, au lieu de considérer une (ou quelques) composante(s) prise(s) individuellement (Poulin, 2010). Le grand nombre d'espèces au sein des communautés naturelles, ainsi que les nombreuses interactions interspécifiques possibles, rendent l'étude de la structure des communautés, de leur dynamique et de leur stabilité, particulièrement délicate. Les réseaux peuvent être utilisés pour représenter tout type d'interaction entre des acteurs (Borgatti et al., 2009). Un réseau peut être défini comme un ensemble d'objets, appelés des nœuds, connectés par des liens, signalant une interaction. Dans le cas d'interactions hôtes-pathogènes, le réseau possède deux types de nœuds, représentant les hôtes ou les agents pathogènes individuels, et est ainsi appelé « réseau biparti » (Barrett et al., 2015). Originellement basés sur une branche des mathématiques appliquées dérivée de la théorie des graphes, les réseaux sont actuellement utilisés dans diverses disciplines afin d'analyser des phénomènes consistant en des données relationnelles et de construire des modèles prédictifs de ces phénomènes (Poulin, 2010). Traiter des interactions entre espèces au travers de réseaux fournit non seulement une représentation visuelle de systèmes écologiques complexes, mais aussi un mécanisme formel pour mesurer les attributs d'espèces particulières et les propriétés de l'ensemble du système, et comment ils fluctuent dans l'espace ou le temps (Poulin, 2010). Les approches en réseau peuvent être utiles pour l'analyse des interactions hôtes-pathogènes, car leur structure offre une méthode de travail standardisée pour décrire et quantifier les schémas de spécialisation au sein des relations entre hôtes et pathogènes (Blüthgen et al., 2006; Vacher et al., 2008; Weitz et al., 2013).

1.2. Synthèse de l'état de l'art

En Europe, six espèces de bactéries du complexe *Bbsl* peuvent infecter les tiques *I. ricinus* (Gern et al., 1999; Habálek and Halouzka, 1997; Kurtenbach et al., 2001), et les espèces les plus prévalentes incluent *B. afzelii*, *B. garinii* et *B. valaisiana* (K. Hanincová et al., 2003; Kurtenbach et al., 2001).

Il existe des associations spécifiques entre les espèces de bactéries du complexe *Bbsl* et les hôtes réservoirs. Le génotypage de bactéries spirochètes infectant des tiques ayant pris leur repas sanguin sur des oiseaux montre que ces derniers constituent des hôtes réservoirs pour *B. garinii* et *B. valaisiana*, mais pas pour *B. afzelii* (Klára Hanincová et al., 2003), plutôt associée aux rongeurs (K. Hanincová et al., 2003). A titre d'exemple, des hôtes réservoirs de *B. valaisiana* sont le Merle noir (*Turdus merula*) et la Grive musicienne (*Turdus philomelos*) (Klára Hanincová et al., 2003), et de *B. garinii* le Merle noir, la Grive musicienne, la Mésange charbonnière (*Parus major*) et le Faisan de Colchide (*Phasianus colchicus*) (Comstedt et al., 2006; Dubska et al., 2011; Humair et al., 1998; Kurtenbach et al., 1998). Certaines espèces aviaires sont ainsi reconnues pour héberger des bactéries du complexe *Bbsl*. Cependant, ces espèces aviaires doivent également être capables d'infecter les tiques du genre *Ixodes* pour assurer un rôle dans la circulation de *Bbsl*. L'infectivité des hôtes aviaires, soit la capacité des oiseaux à infecter une tique initialement saine après le gorgement, est démontrée en laboratoire chez certaines espèces : ainsi, le Merle noir est réservoir compétent pour *B. garinii* (Humair et al., 1998), *B. turdi* (Norte et al., 2013) et *B. valaisiana* (Norte et al., 2013) pour *I. ricinus*. De

même, la Mésange charbonnière est réservoir compétent pour *B. garinii* et *B. valaisiana* (Heylen et al., 2014) pour *I. ricinus*. Il est important de noter que l'infectivité des oiseaux dépend de la triade espèce aviaire-espèce de tique-espèce d'agent pathogène. Connaissant la capacité des oiseaux à infecter des tiques initialement saines, certaines études se sont penchées sur la prévalence en *Bbsl* des larves portées par les oiseaux : ces dernières constituent un bon indicateur de la compétence de réservoir réalisée de l'oiseau car elles sont le plus souvent « naïves » en *Bbsl* (Richter et al., 2012), c'est-à-dire que la transmission verticale transovarienne des bactéries (de la tique femelle à sa descendance) est négligeable. Ainsi, une larve retrouvée infectée sur un hôte aviaire a très probablement acquis l'agent pathogène lors de son repas sanguin sur cet hôte par transmission systémique, ce qui n'est pas le cas pour les stases nymphale et adulte, qui peuvent avoir été infectées au cours du/des repas précédent(s), hébergeant toujours l'agent pathogène à la stase suivante du fait de la transmission transstadiale. Il est à noter que les larves peuvent jouer le rôle de vecteur lorsqu'il existe une transmission transovarienne. Le taux d'infection des larves constitue donc un indicateur de trois paramètres : le statut d'infection de l'oiseau (infecté/non infecté par l'agent pathogène considéré), son infectivité (capacité à infecter une larve saine) et sa capacité à permettre le co-repas, qui est un mode de transmission non systémique (transmission d'agents infectieux entre des tiques se gorgeant à proximité sur un hôte, sans que l'hôte soit nécessairement infecté). Il est à noter que la transmission non systémique par co-repas semble également négligeable pour certaines espèces du complexe *Bbsl*, notamment *B. afzelii* et *B. burgdorferi* sensu stricto (D. J. A. Heylen et al., 2017; Randolph et al., 1996), renforçant l'idée que les larves gorgées infectées donnent une indication sur les oiseaux réellement infectés. En Europe, il a été montré que les taux d'infection des larves gorgées en *Bbsl* sont élevés pour les oiseaux appartenant à la famille des *Turdidae*. Chez le Merle noir et la Grive musicienne, *B. garinii* (Dubska et al., 2012; D. Heylen et al., 2017; Lommano et al., 2014; Mtierová et al., 2020), *B. valaisiana* (Dubska et al., 2012; D. Heylen et al., 2017; Lommano et al., 2014; Mtierová et al., 2020), *B. turdi* (D. Heylen et al., 2017) et *B. bavariensis* (Lommano et al., 2014) ont été identifiés au sein des larves gorgées, avec des taux d'infection des larves (TI ou rapport du nombre de larves gorgées positives pour l'agent pathogène sur le nombre total de larves gorgées collectées) allant de 31 à 66% selon les études (Dubska et al., 2009; D. Heylen et al., 2017; Lommano et al., 2014). D'autres espèces de *Turdidae*, comme la Grive draine et la Grive mauvis, peuvent également porter des larves gorgées infectées en *Bbsl* (D. Heylen et al., 2017; Lommano et al., 2014). Par ailleurs, le Rouge-gorge familier, l'Accenteur mouchet, le Troglodyte mignon (*Troglodytes troglodytes*), la Mésange charbonnière, la Fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*), le Pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) et le Pipit des arbres (*Anthus trivialis*) présentent aussi des larves gorgées infectées par *B. garinii*, *B. valaisiana* et *B. bavariensis* (Dubska et al., 2012; Heylen, 2016; Lommano et al., 2014; Wilhelmsson et al., 2020). *B. afzelii*, plutôt associée aux rongeurs, a néanmoins déjà été identifiée dans des larves gorgées infestant des oiseaux (Dubska et al., 2009; Heylen, 2016; Lommano et al., 2014). Les oiseaux de la famille des *Turdidae*, le Merle noir et la Grive musicienne, ainsi que le Troglodyte mignon et le Pipit des arbres, constitueraient des hôtes réservoirs pour les bactéries *Bbsl* en période de reproduction en France, ces espèces présentant une prévalence d'infection des larves gorgées en *Bbsl* significativement supérieure, par rapport au Rouge-gorge familier (Rataud et al., 2022). Bien que le complexe *Bbsl* semble rassembler les agents pathogènes les plus prévalents retrouvés au sein de larves gorgées de 56 espèces d'oiseaux capturés pendant leur période de reproduction en France (Rataud et al., 2022), avec des TI des larves gorgées atteignant 12%, d'autres genres de pathogènes sont retrouvés au sein des larves : les genres *Rickettsia*

spp. (TI = 7,4%), *Anaplasma* spp. (TI = 5,7%), *Babesia* spp. (TI = 2,3%), *Ehrlichia* spp. (TI = 1,4%) et *Borrelia miyamotoi* (TI = 1%). Le complexe *Bbsl* inclurait ainsi les agents pathogènes infectant majoritairement les larves gorgées retrouvées sur les oiseaux en reproduction en France, avec *B. garinii* comme espèce la plus prévalente, avec un taux d'infection des larves gorgées de 9% (Rataud et al., 2022). D'autres études suggèrent également que les bactéries du genre *Bbsl* sont les plus prévalentes dans les larves gorgées portées par les oiseaux en Europe (Capligina et al., 2014; Dubska et al., 2012; D. Heylen et al., 2017; Lommano et al., 2014; Pajoro et al., 2018; Pedersen et al., 2020).

L'ensemble de ces éléments tend à démontrer d'une part que les oiseaux jouent un rôle dans l'infection en Bbsl des tiques par leur infectivité, d'autre part que ce rôle pourrait être majeur, en particulier pour les Turdidae, produisant de nombreuses larves (et donc de futures nymphes) infectées en Bbsl, mais aussi en d'autres agents pathogènes (genres Rickettsia spp., Anaplasma spp., etc.), faisant du compartiment aviaire un déterminant majeur du risque acarologique. Cette production peut être le reflet de leur statut d'infection, concourant à démontrer leur rôle d'hôtes réservoirs des bactéries du complexe Bbsl et d'autres genres d'agents pathogènes, bactériens comme parasitaires.

La question du rôle d'hôtes réservoirs des oiseaux se pose non seulement pour les bactéries du complexe *Bbsl*, mais aussi pour les genres bactériens ou parasitaires précédemment énoncés : *Rickettsia* spp., *Anaplasma* spp., *Babesia* spp., et *Ehrlichia* spp. Les taux d'infection en *Rickettsia* spp. des larves gorgées collectées sur les oiseaux peuvent varier de 5% à 7,4% selon les études (Berthová et al., 2016; Capligina et al., 2014; Elfving et al., 2010; Rataud et al., 2022). Parmi les espèces de *Rickettsia* spp. recherchées dans l'étude de Rataud et al. (2022), *Rickettsia helvetica* est l'espèce la plus prévalente en France métropolitaine. Il faut noter qu'il existe une transmission verticale transovarienne pour cette espèce (Biernat et al., 2016; Socolovschi et al., 2009), ainsi les larves retrouvées positives pour cet agent pathogène sur les oiseaux ne traduisent pas nécessairement le statut d'infection positif de l'espèce aviaire. En effet, la positivité de la larve peut être consécutive à la transmission de *R. helvetica* de la tique femelle à sa descendance. Par ailleurs, l'espèce *Rickettsia slovaca*, occasionnellement détectée chez les larves gorgées à des taux d'infection de 0,9% (Rataud et al., 2022), peut être transmise par transmission verticale transovarienne chez les tiques *Dermacentor* spp. (Doby, 1998). Aucune preuve de transmission transovarienne n'a été démontrée chez la tique *I. ricinus* pour la bactérie *R. slovaca*. Les taux d'infection en *Anaplasma phagocytophilum* des larves gorgées collectées sur les espèces aviaires varient de 3% à 6% selon les études (Capligina et al., 2014; D. Heylen et al., 2017; Rataud et al., 2022). Sachant que la transmission verticale transovarienne de *A. phagocytophilum* chez la tique *I. ricinus* est négligeable (Hauck et al., 2020), le taux d'infection en *A. phagocytophilum* chez les larves gorgées suggère que les oiseaux jouent un rôle de réservoir compétent pour cette espèce bactérienne (Rataud et al., 2022). Pour l'agent parasite *Babesia* spp., les taux d'infection des larves gorgées fluctuent selon les études de 2% à 5% (Capligina et al., 2014; Rataud et al., 2022). L'espèce *Babesia venatorum* a une transmission verticale transovarienne négligeable chez *I. ricinus* (Bonnet et al., 2009). Enfin, les taux d'infection des larves gorgées en *Ehrlichia* spp. sont faibles dans l'étude de Rataud et al., 2022 (autour de 1%), ce genre étant rarement détecté au sein des tiques portées par les oiseaux en Europe (Monks et al., 2006; Santos-Silva et al., 2006), la transmission transovarienne étant également négligeable chez *I. ricinus* (Stich et al., 2008).

Ainsi, le compartiment aviaire participe à la circulation de nombreux agents pathogènes vectorisés par les tiques, avec *B. garinii*, *A. phagocytophilum* et *R. helvetica* constituant les trois espèces les plus prévalentes chez les larves gorgées collectées sur les oiseaux en France dans l'étude de Rataud et al. (2022). Les oiseaux de la famille des *Turdidae* semblent davantage impliqués dans la circulation des agents pathogènes transmis par les tiques, par rapport aux autres espèces de passereaux (Rataud et al., 2022).

Les oiseaux constituent des hôtes réservoirs de certains agents pathogènes car ils nourrissent les tiques qui vectorisent ces agents. Cependant, toutes les espèces aviaires ne contribuent pas de la même manière à la production locale de tiques à l'affût sur la végétation, car ces dernières ne participent pas de manière équitable au nourrissage des tiques. La contribution des *Turdidae* à cette production semble élevée en Europe : le Merle noir et la Grive musicienne présentent des prévalences d'infestation variant selon les études entre 33,5 et 100%, entre 13,5 et 97% respectivement (Dubska et al., 2009; Falchi et al., 2012; Humair et al., 1993; Klaus et al., 2016; Klitgaard et al., 2019; Lommano et al., 2014; Michalik et al., 2008; Norte et al., 2012; Wilhelmsson et al., 2020), avec des intensités d'infestation moyennes comprises entre 2,3 et 20,7 tiques, et 1,93 et 6,4 tiques respectivement (Dubska et al., 2009; Falchi et al., 2012; D. Heylen et al., 2017; Klaus et al., 2016; Klitgaard et al., 2019; Lommano et al., 2014; Norte et al., 2015, 2012; Sormunen et al., 2022; Wilhelmsson et al., 2020). Le Rouge-gorge familier constituerait également une des espèces les plus infestées, avec des prévalences d'infestation variant entre 12,5 et 83,3% (Falchi et al., 2012; Humair et al., 1993; Klaus et al., 2016; Klitgaard et al., 2019; Lommano et al., 2014). Le Troglodyte mignon et la Mésange charbonnière sont également très infestés, les prévalences d'infestation étant comprises entre 34,2 et 75,8%, et entre 19 et 58% respectivement (Dubska et al., 2009; Falchi et al., 2012; Humair et al., 1993; Michalik et al., 2008; Norte et al., 2015, 2012; Wilhelmsson et al., 2020). La contribution élevée au nourrissage des tiques de quatre espèces aviaires précédemment citées est confirmée par l'étude menée par Marsot et al. (2012) en France, dans laquelle le Merle noir, la Grive musicienne, le Rouge-gorge familier et le Troglodyte mignon portent plus de 90% des tiques retrouvées au sein de la communauté aviaire locale. D'autres espèces de *Turdidae*, comme la Grive mauvis (*Turdus iliacus*) et la Grive draine (*Turdus viscivorus*), sont mises en avant pour leur niveau d'infestation élevé dans la littérature scientifique (Falchi et al., 2012; D. Heylen et al., 2017; Lommano et al., 2014), de même que l'Accenteur mouchet (Dubska et al., 2009; D. Heylen et al., 2017; Marsot et al., 2012a), le Pipit des arbres (Lommano et al., 2014; Norte et al., 2015; Wilhelmsson et al., 2020) et le Rossignol philomèle (*Luscinia megarhynchos*) (Norte et al., 2015). Enfin, les espèces suivantes sont aussi décrites pour participer aux dynamiques de population des tiques : le Pinson des arbres, le Verdier d'Europe (*Carduelis chloris*), le Moineau domestique (*Passer domesticus*), la Fauvette à tête noire et le Rougequeue à front blanc (*Phoenicurus phoenicurus*) (Falchi et al., 2012; Klitgaard et al., 2019; Wilhelmsson et al., 2020). L'étude menée par Rataud et al. (2024) recense sept espèces aviaires contribuant significativement au nourrissage des tiques au sein d'une forêt périurbaine d'Île-de-France : le Merle noir, la Grive musicienne, le Rouge-gorge familier, l'Accenteur mouchet, la Fauvette à tête noire, la Mésange charbonnière et le Rossignol philomèle, ce qui renforce à nouveau le rôle majeur de ces espèces dans la production locale de tiques. La Mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) et la Sittelle torchepot (*Sitta europaea*) constitueraient, au contraire, deux espèces contribuant peu au nourrissage des tiques (Heylen, 2016). Ces différences interspécifiques dans la contribution au nourrissage des tiques peuvent s'expliquer par certains traits

d'histoire de vie des hôtes aviaires, tels que la masse des espèces aviaires, leur utilisation verticale de l'espace, leur niveau d'immunité innée et acquise (Marsot et al., 2012a). Il a en effet été démontré que les espèces aviaires présentant les charges en tiques les plus élevées étaient celles associées à une masse élevée, une utilisation des strates inférieures de la végétation, une réponse immunitaire innée et acquise fortes (Marsot et al., 2012a). Une autre étude confirme que les oiseaux se nourrissant au sol sont significativement plus infestés que les oiseaux exploitant des strates supérieures, mais montre aussi que les oiseaux sédentaires sont plus infestés que les oiseaux migrateurs, et que les migrateurs de courte distance le sont plus que les migrateurs longue distance (Klaus et al., 2016). La charge en tiques des hôtes pourrait aussi, en plus de différer selon les espèces aviaires, dépendre du sexe de l'individu, les mâles étant plus souvent infestés que les femelles (Ciebiera et al., 2019; Heylen et al., 2013a), de l'âge (Gryczynska et al., 2000; Scharf, 2009), du comportement exploratoire de l'hôte (Rollins et al., 2021), mais aussi de facteurs extrinsèques aux hôtes comme les saisons (Kiffner et al., 2011), l'année (Elias et al., 2019; Gryczyńska and Welc-Falęciak, 2016) et l'habitat (Kiffner et al., 2011). En termes d'espèces de tiques infestant le compartiment aviaire, il semble que celles appartenant au genre *Ixodes* soient majoritaires : en effet, sur les 3114 tiques collectées sur les oiseaux dans l'étude de Rataud et al. (2022), l'espèce *I. ricinus* était la plus prévalente (89,5%), suivie de *I. frontalis* (0,8%), *I. arboricola* (0,7%), et d'autres genres comme *Haemaphysalis* avec *Haemaphysalis concinna* (0,5%), *Haemaphysalis punctata* (0,5%), *Hyalomma* spp. (0,2%) et *Rhipicephalus* spp. (0,06%). D'autres études menées en Europe tendent à confirmer que le genre *Ixodes* est prédominant, et que la tique la plus fréquemment détectée sur les oiseaux est *I. ricinus* (Klaus et al., 2016) sous nos latitudes, en considérant que cette prédominance vaut pour les pays situés au Nord de 58 degrés de latitude, et que pour les pays au Sud de 42 degrés de latitude, ce sont les tiques du groupe *Hyalomma marginatum* qui deviennent plus prévalentes sur les oiseaux (Buczek et al., 2020). Par ailleurs, il a été démontré que les stases larvaire et nymphale sont prédominantes sur les oiseaux (par rapport à la stase adulte, moins fréquemment retrouvée) pour *I. ricinus* (Keve et al., 2022). Il semble même que les oiseaux nourrissent davantage les larves (78% des tiques) que les nymphes (22% des tiques), ce qui suggère que les oiseaux contribuent plus à la production de nymphes à l'affût sur la végétation, par rapport à la production d'adultes (Marsot et al., 2012a). Ce résultat est à nuancer car d'autres conclusions sont accessibles dans la littérature scientifique, montrant que les oiseaux sont majoritairement infestés par des nymphes (65,1%), suivies des larves (32,96%) (Klaus et al., 2016).

*Les espèces aviaires contribuent ainsi au nourrissage des tiques de façon différentielle : celles qui possèdent des masses élevées, qui exploitent les strates inférieures de la végétation et celles qui démontrent des réponses immunitaires innée et acquise fortes, semblent participer davantage au nourrissage des tiques. Cinq espèces aviaires pourraient jouer un rôle non négligeable en France dans la dynamique locale des populations de tiques : le Merle Noir, la Grive musicienne, le Rouge-gorge familier, le Troglodyte mignon et la Mésange charbonnière. Par ailleurs, la tique *I. ricinus* est l'espèce la plus prévalente sur les oiseaux, sous des latitudes tempérées.*

Dans de nombreuses branches de la science, l'analyse de réseau s'est récemment révélée comme un outil intéressant pour décrire et quantifier des systèmes complexes (Newman, 2003; Wasserman and Faust, 1994). Les approches en réseau peuvent servir à l'analyse des interactions écologiques entre espèces, et sont de plus en plus utilisées dans cet objectif (Anderson and Sukhdeo, 2011). Elles offrent une méthode de travail permettant de comprendre les schémas structurels, les rôles fonctionnels et

complémentaires des espèces au sein des écosystèmes (Bersier et al., 2002; Clauset et al., 2008). Parmi les différents systèmes d'étude possibles, les réseaux parasites sont plutôt sous-étudiés, et les tentatives d'utiliser la topologie des communautés d'hôtes sauvages pour décrire les dynamiques parasites sont peu nombreuses (Hernandez and Sukhdeo, 2008; Lafferty et al., 2008). Un réseau consiste en la représentation d'un système donné et de ses composantes (symbolisées par des nœuds), ainsi que des relations entre les composantes (symbolisées par des liens) (Estrada-Peña et al., 2015). De la même manière que les réseaux trophiques renseignent sur les couples prédateurs-prédatés au sein des écosystèmes (en se posant la question de « qui consomme qui ? »), les réseaux parasites apportent des réponses sur les couples parasites-hôtes parasités (en se posant la question équivalente de « qui parasite qui ? ») (Estrada-Peña et al., 2015), en représentant les hôtes porteurs d'agents pathogènes, vectorisés ou non. Les couples parasites-hôtes parasités définissent naturellement deux types de nœuds, avec des interactions possibles uniquement entre deux nœuds de types différents (absence de lien possible entre les parasites, ainsi qu'entre les hôtes parasités). Cette typologie de réseau correspond à la définition des réseaux bipartis (Liew et al., 2023), construits à partir d'une matrice d'incidence, dans laquelle un groupe d'espèces est représenté en lignes (par exemple les hôtes) et l'autre groupe (par exemple les agents pathogènes) en colonnes, où « 0 » signale une absence d'interaction et « 1 » la présence d'une interaction (Poulin, 2010) (Figure 4).

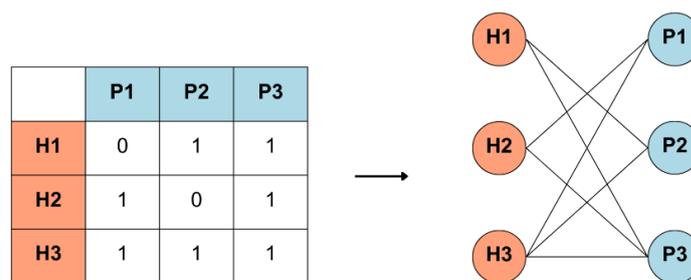


Figure 4 : Exemple d'un réseau biparti fictif d'interactions (à droite) entre hôtes (en orange) et agents pathogènes (en bleu), construit à partir d'une matrice d'incidence (à gauche)

Des études récentes suggèrent que les réseaux possèdent une organisation hiérarchique, dans laquelle les sommets se divisent en groupes qui se subdivisent eux-mêmes en sous-groupes, et ce à de multiples échelles (Clauset et al., 2008). Ces groupes correspondent souvent à des unités fonctionnelles connues, pouvant être par exemple des niches écologiques dans les réseaux trophiques, des modules dans les réseaux biochimiques (réseaux d'interactions protéiques par exemple), ou encore des communautés dans les réseaux sociaux (Clauset et al., 2004; Cosentino Lagomarsino et al., 2007; Guimerà and Nunes Amaral, 2005; Ravasz et al., 2002). Afin de quantifier les propriétés d'un réseau, des mesures de centralité peuvent être calculées. La centralité des nœuds, à savoir l'identification des nœuds qui sont plus « centraux » que les autres, est l'une des clefs de voûte de l'analyse de réseau (Borgatti et al., 2006). Les nœuds centraux constituent selon Freeman (1978) des points focaux, et pour illustrer les différentes caractéristiques attachées à la centralité, il prend l'exemple d'un réseau à cinq nœuds en étoile, avec un nœud central relié à 4 nœuds périphériques adjacents, non reliés entre eux. Le nœud du milieu présente trois avantages par rapport aux autres nœuds : il possède plus de liens, il peut atteindre les autres nœuds plus rapidement et il contrôle le flux entre les autres nœuds (Opsahl et al., 2010). Partant de ces trois caractéristiques, Freeman (1978) définit trois mesures de centralité d'un nœud : le degré (*degree centrality*), la proximité (*closeness*

centrality) et l'intermédiarité (*betweenness centrality*). Le degré de centralité d'un nœud (focal) est défini comme le nombre de nœuds auxquels ce nœud focal est connecté (Opsahl et al., 2010) ; autrement dit, il réfère au nombre de liens qu'un nœud possède. La centralité de proximité d'un nœud a été définie comme l'inverse de la somme des plus courts chemins menant aux autres nœuds depuis un nœud focal (Opsahl et al., 2010). Enfin, la centralité d'intermédiarité compte le nombre de fois où un nœud agit comme point de passage le long du plus court chemin entre deux autres nœuds ; autrement dit, à quel point un nœud peut contrôler le flux au sein du réseau (Opsahl et al., 2010). Ainsi, les trois mesures de centralité (de degré, de proximité et d'intermédiarité) permettent de rendre compte de l'importance relative d'un nœud au sein d'un réseau, comme étant respectivement directement connecté aux autres, accessible aux autres, et constituant un intermédiaire pour les autres nœuds (Wang et al., 2011). Ces mesures, appliquées aux réseaux hôtes-parasites (ou hôtes-pathogènes), permettent de représenter la manière dont une espèce hôte est directement connectée aux parasites (degré de centralité) et dont les espèces hôtes relient d'autres espèces de manière indirecte (centralité d'intermédiarité) (Perrin et al., 2025).

Le recours aux **modèles à blocs latents**, récemment développés, fournit de nouvelles perspectives pour comprendre la structure des réseaux écologiques (Durand-Bessart et al., 2023). Ils constituent des méthodes de *clustering* paramétriques, permettant de regrouper les espèces selon des blocs (ou *clusters*) latents en fonction de leurs schémas d'interaction, avec des blocs distincts pour les deux types de nœuds au sein d'un réseau biparti. Contrairement aux autres approches d'analyse de réseau mobilisant l'emboîtement (*nestedness*) ou la modularité (*modularity*) en tant que structure prédéfinie du réseau, les modèles à blocs latents recherchent la structure expliquant le mieux les données (Durand-Bessart et al., 2023). Les espèces au sein des blocs peuvent ainsi être considérées comme fonctionnellement redondantes, étant donné qu'elles possèdent les mêmes schémas d'interaction. Les modèles à blocs latents, en plus de pouvoir révéler des structures emboîtées ou modulaires, sont capables de mettre en évidence des structures plus complexes ; ils peuvent estimer un nombre de blocs latents différents selon le type de nœuds, et fournissent également les probabilités d'interaction pour chaque couple de blocs (Durand-Bessart et al., 2023). Les probabilités d'interaction reliant les blocs permettent de dire si un bloc, par exemple d'hôtes, possède une interaction spécifique et/ou forte avec un bloc particulier d'agents pathogènes, plutôt qu'avec d'autres blocs d'agents pathogènes.

L'approche en réseau peut donc se révéler pertinente pour l'analyse des interactions hôtes-pathogènes : dans le cadre d'une communauté plurispécifique d'hôtes interagissant elle-même avec une communauté plurispécifique d'agents pathogènes, l'approche en réseau et les modèles à blocs latents offrent une méthode permettant de démêler la complexité des événements d'infection.

1.3. Problématique de l'étude

A la lumière des enjeux présentés et de la synthèse de l'état de l'art énoncés précédemment, l'objectif de ce travail était de déterminer s'il existait des interactions spécifiques entre espèces aviaires et agents pathogènes identifiés au sein des larves gorgées d'*I. ricinus* se nourrissant sur ces espèces, afin d'évaluer **(i) la contribution différentielle des espèces aviaires au risque acarologique**. Un second objectif était d'**explorer (ii) la distribution spatiale des larves infectées**, afin d'une part de **déterminer si cette distribution pouvait être associée à la composition spécifique des communautés aviaires échantillonnées** et d'autre part **aux caractéristiques de leur habitat**.

Afin de comparer la contribution des espèces aviaires au risque acarologique, un réseau biparti entre hôtes aviaires et agents pathogènes identifiés au sein des larves gorgées se nourrissant sur ces hôtes, incluant certaines espèces de bactéries appartenant au complexe *Bbsl*, ainsi que d'autres genres bactériens comme *Anaplasma*, *Ehrlichia* ou parasites comme *Babesia*, a été représenté. Un modèle à blocs latents a été appliqué afin de quantifier les interactions entre espèces aviaires et agents pathogènes.

Afin d'explorer la distribution spatiale des larves infectées, les proportions de larves infectées (par agent pathogène) ont été représentées par site d'échantillonnage. Dans un premier temps, ces proportions ont été analysées en lien avec la composition spécifique des communautés aviaires échantillonnées sur chaque site, à l'aide de modèles de régression linéaire. Dans un second temps, ces proportions ont été mises en relation avec les caractéristiques de l'habitat des oiseaux, catégorisé par classification ascendante hiérarchique selon les principaux types d'occupation du sol autour des sites d'échantillonnage, grâce à une analyse de variance.

2. Matériels et méthodes

2.1. Collecte des tiques sur les oiseaux

Les données d'échantillonnage des oiseaux sont issues du Suivi Temporel des Oiseaux Communs nicheurs par Capture (STOC-Capture) en France, programme mis en place par le Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO) au sein du Muséum National d'Histoire Naturelle et s'appuyant sur la participation de bagueurs bénévoles. Ce programme a historiquement pour objectif de documenter et quantifier sur le long terme les variations démographiques des populations de passereaux communs de France. Il s'appuie sur une méthode de Capture-Marquage-Recapture, permettant le suivi des communautés aviaires sur un site donné au cours du temps, avec un effort de capture constant d'une année sur l'autre (Robinson et al., 2009). Les captures ont lieu au printemps, entre mai et juillet, au cours de plusieurs sessions (au minimum trois par an, de l'aube à midi) et sont réalisées à l'aide de filets japonais (entre 10 et 15 filets). Le protocole de capture est fixe pour une même station STOC en termes de moyens (par exemple, nombre fixe de filets d'une année sur l'autre), d'emplacement des filets, de durée et de dates de sessions. Les stations STOC (environ 250 sites en France) sont situées sur des habitats homogènes et stables dans le temps, de forme circulaire ou carrée afin de limiter les effets de bordure. Les oiseaux capturés sont marqués ou contrôlés via une bague portant un numéro unique, et les variables suivantes sont relevées : l'espèce, le sexe, l'âge ainsi que des mesures biométriques telles que la masse, la longueur d'aile et la longueur du tarse. Les relâchés ont lieu à proximité immédiate du filet de capture, et ainsi sur le territoire de reproduction des oiseaux. En plus du recueil de ces différentes variables, entre 2019 et 2020, un protocole de collecte de tiques a été appliqué et consistait au prélèvement d'un maximum de 10 tiques (toutes stases confondues) se nourrissant sur un même oiseau à l'aide de pinces fines, sur l'ensemble du corps de l'oiseau. Les tiques par oiseau étaient conservées dans des tubes Eppendorf remplis d'éthanol à 70%, puis transmises à l'ANSES (site de Maisons-Alfort) pour analyse.

2.2. Analyse des larves gorgées au laboratoire

Une diagnose des tiques a été réalisée afin d'obtenir l'identification des individus selon l'espèce et la stase. Ainsi, seules les larves gorgées ont été retenues pour la détection des agents pathogènes, sachant que, comme indiqué précédemment, seule cette stase peut être considérée comme « naïve » en *Bbsl* (et autres agents pathogènes sans transmission transovarienne ou avec une transmission transovarienne pouvant être négligée), et indiquer par sa positivité post-repas sanguin un statut d'infection positif de l'oiseau pour l'agent pathogène détecté. La détection des agents pathogènes au sein des larves gorgées a suivi différentes étapes : tout d'abord, l'extraction et la pré-amplification de l'ADN des larves gorgées, puis le criblage à haut débit des agents pathogènes chez les tiques et enfin, la confirmation de l'espèce des tiques et des agents pathogènes. L'ADN des larves gorgées individuelles a été extrait à l'aide du kit « Nucleospin Tissue Genomic DNA from tissue » (Machery Nagel, Düren, Allemagne), puis conservé à -20°C. Il a ensuite été préamplifié avec le kit « PreAmp Master Mix » (Fluidigm, San Francisco, CA, USA). Le but de cette étape de pré-amplification était d'augmenter le signal du matériel génétique des agents pathogènes par rapport à celui de la tique. La technique de PCR microfluidique en temps réel (Biomark™ dynamic array, Fluidigm) a été appliquée sur les produits de pré-amplification. Le principe de cette technique repose sur l'utilisation d'une puce microfluidique, permettant de tester un large éventail d'agents pathogènes et de mettre en évidence des co-infections (pour cinq genres de bactéries, incluant 27 espèces et deux genres de parasites, incluant 8 espèces). Tous les échantillons apparaissant positifs en *Bbsl* par la puce microfluidique ont été confirmés pour les espèces d'agents pathogènes et les espèces de tiques, à l'aide de PCR réalisées avec le kit « PCR phusion ». Pour les échantillons positifs aux agents pathogènes autres que *Bbsl*, cinq échantillons par genre d'agent pathogène étaient sélectionnés aléatoirement afin de confirmer l'espèce de l'agent pathogène détecté.

2.3. Analyses statistiques des données

2.3.1. Variables considérées

L'ensemble des analyses réalisées s'est appuyé sur le jeu de données issu de la thèse d'Université d'Amalia Rataud (Rataud, 2022), rassemblant les informations sur les larves gorgées collectées sur les oiseaux entre 2019 et 2020 dans les différentes stations STOC de France métropolitaine. L'unité épidémiologique correspondait à une larve gorgée, associée aux variables suivantes :

- La bague de l'oiseau sur lequel la larve gorgée a été collectée ;
- Le sexe et l'âge de l'oiseau sur lequel la larve a été collectée ;
- L'année de capture de l'oiseau sur lequel la larve a été collectée (2019 ou 2020) ;
- Le nom et prénom du bagueur ayant prélevé la larve gorgée ;
- L'espèce de tique de la larve gorgée (*I. ricinus*, *I. frontalis*, *I. arboricola*, *Haemaphysalis concinna* et *Haemaphysalis punctata*) ;
- L'espèce de l'oiseau sur lequel la larve gorgée a été collectée, parmi 33 espèces aviaires appartenant à l'ordre des Passériformes ;
- Le numéro de la station STOC sur laquelle la larve a été prélevée, associé à la latitude et à la longitude ;
- Les résultats d'analyse de présence (1) ou absence (0) d'agent pathogène mis en évidence au sein de la larve gorgée par la puce microfluidique, pour les espèces suivantes : *A. phagocytophilum*, *B. venatorum*, *B. afzelii*, *B. burgdorferi* sensu stricto, *B. garinii*, *B. turdi*, *B. valaisiana*, *B. miyamotoi*, *Ehrlichia* spp., *R. aeschlimannii*, *R. slovaca*, *R. helvetica*.

Le jeu de données comprenait 1106 larves gorgées. Parmi ces 1106 larves, 968 appartenaient à l'espèce *I. ricinus*. Cette espèce étant majoritaire, et de surcroît la principale vectrice des bactéries *Bbsl* en Europe (Kurtenbach et al., 2006), **seules les 968 larves d'*I. ricinus* ont été conservées dans les analyses**. Concernant la mise en évidence des agents pathogènes au sein des larves gorgées, **seuls les agents pathogènes sans transmission transovarienne ou avec une transmission transovarienne négligeable chez *I. ricinus* ont été sélectionnés pour les analyses, incluant les 9 espèces suivantes : *A. phagocytophilum*, *B. venatorum*, *B. garinii*, *B. burgdorferi* sensu stricto, *B. afzelii*, *B. valaisiana*, *B. turdi*, *B. miyamotoi*, *Ehrlichia* spp.**, dont la positivité au sein des larves reflétait un statut d'infection positif de l'oiseau (ainsi qu'une infectivité suffisante), l'objectif étant d'étudier la contribution des espèces aviaires au risque acarologique en lien avec leur statut d'infection (production de futures nymphes infectées par transmission systémique de l'agent pathogène de l'oiseau aux larves). **Seules les espèces aviaires suffisamment représentées, c'est-à-dire rassemblant plus de 10 individus, ont été conservées** (12 espèces de passereaux sur les 33 espèces disponibles au départ).

Afin de caractériser la composition de l'habitat autour des sites d'échantillonnage, la base de données CORINE Land Cover 2018 a été utilisée. Cette base de données est produite dans le cadre du programme européen CORINE, de coordination de l'information sur l'environnement. Il s'agit d'un inventaire biophysique de l'occupation des terres, fournissant une information géographique de référence pour 38 Etats européens, dont la France métropolitaine. Ce programme repose sur une nomenclature hiérarchisée en 3 niveaux, comprenant 44 postes répartis selon 5 grands types d'occupation du territoire (niveau 1) : les territoires artificialisés, les territoires agricoles, les forêts et milieux semi-naturels, les zones humides et les surfaces en eau. Ce premier niveau se subdivise en 15 postes de second niveau, et en 44 postes de troisième niveau. Les codes d'occupation du sol sont construits par juxtaposition des numéros de postes de chaque niveau de la nomenclature (par exemple, 312 correspond aux forêts de conifères, avec 3 : forêts et milieux semi-naturels, 1 : forêts et 2 : forêts de conifères). La base CORINE Land Cover est obtenue par photo-interprétation humaine d'images satellites de précision 20 mètres. Les données de type raster (ensemble de pixels de même taille) sont transformées en données vectorielles, c'est-à-dire en une partition du territoire en polygones ayant une taille supérieure à 25 hectares et un code d'occupation du sol ([CORINE Land Cover | Données et études statistiques](#)).

Le jeu de données contenait des données spatialisées, chaque larve étant individuellement associée à un site d'échantillonnage STOC-Capture, caractérisé par une latitude et une longitude. **Seuls les sites de France métropolitaine où plus de 10 larves étaient échantillonnées ont été conservés pour l'analyse** (22 sites sur 70 sites). Pour obtenir la composition de l'habitat autour du site de capture, un périmètre circulaire de 200 mètres a été créé autour de chaque point, permettant de rassembler la proportion de chaque type d'occupation du territoire (niveau 3) dans ce périmètre de 200 mètres de rayon. Ce dernier a été défini en accord avec le périmètre d'usage du territoire des passereaux lors de leur période de reproduction, pendant laquelle ils se sédentarisent (Barg et al., 2005). Pour chaque site échantillonné, la proportion de type d'occupation du territoire dans un périmètre de 200 mètres était ainsi connue (15 types d'occupation du territoire). Une classification ascendante hiérarchique a été effectuée sur les compositions de ces périmètres, afin de regrouper les sites présentant une composition paysagère similaire.

2.3.2. Etude de la contribution différentielle des espèces aviaires au risque acarologique : analyse de réseau et modèle à blocs latents

Le **premier objectif** était de déterminer s'il existait des interactions spécifiques entre espèces aviaires et agents pathogènes identifiés au sein des larves gorgées se nourrissant sur ces espèces, afin d'évaluer la **contribution différentielle des espèces de passereaux au risque acarologique**. Pour ce faire, le réseau biparti liant les espèces aviaires aux espèces d'agents pathogènes, un lien signifiant une larve retrouvée positive pour un agent pathogène sur l'espèce aviaire, a été représenté, et un modèle à blocs latents a été appliqué afin de définir si certains blocs d'espèces aviaires possédaient une interaction spécifique et/ou forte avec certains blocs particuliers d'agents pathogènes, plutôt qu'avec d'autres blocs d'agents pathogènes.

Etant donné que le Merle noir, la Grive musicienne, le Rouge-gorge familier et le Troglodyte mignon possèdent des charges en tiques élevées en portant plus de 90% des tiques retrouvées au sein d'une communauté aviaire en France (Marsot et al., 2012), qui sont vectrices des bactéries *Bbs1* mais aussi d'autres genres bactéries et parasitaires, il était possible d'émettre l'**hypothèse** suivante concernant les interactions spécifiques entre espèces aviaires et agents pathogènes : ces quatre espèces aviaires pourraient être davantage infectées, étant davantage infestées par les tiques et ainsi plus exposées aux agents pathogènes que les tiques transmettent, et pourraient appartenir à un même bloc (ou *cluster*) latent, car présentant des schémas d'interaction similaires avec les agents pathogènes.

Les **réseaux d'interaction**, qui ont pour objectif de mesurer les relations au sein d'un ou de plusieurs groupes d'acteurs, sont communément représentés sous la forme de graphes. Les graphes sont composés de nœuds (ou sommets) reliés par des liens (ou arêtes) (Pecout et al., 2023). Ils peuvent être construits à partir de matrices d'adjacence, communément utilisées en écologie pour rassembler l'information contenue dans un réseau d'interaction. Les matrices d'adjacence constituent des objets dans lesquels les colonnes et les lignes représentent les nœuds (espèces) du réseau, et un lien entre deux nœuds est représenté par la variable « 1 », alors que l'absence de lien est traduite dans la matrice par la variable « 0 ». L'équivalent de la matrice d'adjacence pour un réseau biparti est la matrice d'incidence, dans laquelle un groupe d'espèces (par exemple, les hôtes) est représenté en ligne, l'autre groupe (par exemple, les agents pathogènes) en colonne. Un réseau, ainsi construit à partir d'une matrice d'adjacence (ou d'incidence si le réseau est biparti), peut être (Pecout et al., 2023) :

- Dirigé (lien orienté depuis un émetteur vers un récepteur) ou non dirigé (lien représentant une connexion entre individus, de manière symétrique) ;
- Non pondéré (en décrivant uniquement la présence ou absence de lien entre les individus) ou pondéré (lorsqu'un poids est attribué aux liens entre les individus) ;
- Unimodal (les acteurs du réseau appartiennent à un seul groupe) ou biparti ;
- Simple ou avec des boucles et/ou liens multiples.

Les **modèles à blocs latents** constituent une méthode paramétrique, basée sur des modèles de régression (et des variables latentes), utilisant l'inférence statistique pour rassembler les espèces avec des schémas d'interaction similaires dans des groupes appelés blocs (ou *clusters*) latents ; le nombre de blocs défini pour chaque type de nœuds, les probabilités d'appartenance des espèces à un bloc et les probabilités d'interaction des espèces entre les différents blocs sont estimés par la maximisation

du critère ICL (*Integrated Complete-data Likelihood*). L'avantage de cette méthode est la mise en évidence d'une structure de réseau d'une manière flexible, sans prédéfinir une structure *a priori*, à l'exception de l'existence de blocs (Durand-Bessart et al., 2023).

Le jeu de données présenté précédemment a été utilisé pour construire la matrice d'incidence du réseau biparti espèces d'oiseaux-espèces d'agents pathogènes. La matrice d'incidence comprenait ainsi les différentes espèces aviaires rassemblées en ligne, les espèces de pathogènes rassemblées en colonne, avec une colonne supplémentaire pour les larves saines. Chaque espèce aviaire était associée au nombre de liens que les larves qu'elle nourrissait partageaient avec chaque espèce d'agent pathogène, ou avec le statut « Aucun agent pathogène ». Le réseau construit à partir de cette matrice était non dirigé et pondéré, permettant de visualiser par l'épaisseur des liens la quantité d'interactions entre une espèce aviaire et une espèce d'agent pathogène, sachant qu'il existe une relation proportionnelle entre cette épaisseur et le nombre d'interactions partagées. Un modèle à blocs latents a été appliqué sur la matrice d'incidence, permettant de définir des blocs d'espèces aviaires et d'espèces d'agents pathogènes ayant des schémas d'interaction similaires, et d'obtenir des taux d'interaction entre les blocs ainsi définis. Les taux d'interaction entre les couples de blocs ont permis de construire une matrice de taux d'interaction, avec une échelle colorimétrique (sur le même principe qu'une *heatmap*), un taux élevé d'interaction signifiant une interaction forte entre une espèce aviaire et une espèce d'agent pathogène. Cette matrice, combinée à la représentation du réseau sur lequel apparaissent les espèces et leur appartenance aux différents blocs, permettait de visualiser les interactions préférentielles entre espèces aviaires et espèces d'agents pathogènes.

L'ensemble des analyses statistiques a été implémenté sous R (version 4.4.1), en utilisant le package *igraph* et la fonction `graph_from_bijacency_matrix()` pour la représentation du réseau. Pour l'analyse du réseau par la méthode des modèles à blocs latents, le package `blockmodels` a été utilisé, ainsi que la fonction `BM_poisson()` pour des données de comptage de larves infectées.

2.3.3. Etude de la distribution spatiale des larves infectées : modèles de régression linéaire et analyse de variance

Le **second objectif** était d'**explorer la distribution spatiale des larves infectées**, afin d'une part de **déterminer si cette distribution pouvait être associée à la composition spécifique des communautés aviaires échantillonnées** et d'autre part **aux caractéristiques de leur habitat**.

Pour étudier l'**effet de la composition spécifique des communautés aviaires échantillonnées sur la proportion de larves infectées par site**, des modèles de régression linéaire ont été utilisés. Plus précisément, la proportion de larves infectées par *B. garinii*, *A. phagocytophilum* et *B. valaisiana* sur chaque site, a été analysée en lien avec la proportion de larves gorgées échantillonnées sur les Turdidés par site. L'**hypothèse** sous-jacente était reliée aux résultats suggérés par le modèle à blocs latents utilisé pour répondre à l'objectif précédent : plus les larves échantillonnées sont collectées sur des Turdidés sur un site d'échantillonnage, plus ces larves pourraient être infectées par *B. garinii* et *A. phagocytophilum*. La proportion de larves saines a par ailleurs été analysée en lien avec la proportion de larves gorgées échantillonnées sur les espèces aviaires suivantes : le Rouge-gorge familier, l'Accenteur mouchet, le Rossignol philomèle, la Mésange charbonnière et la Fauvette à tête noire. Toujours suite aux résultats du modèle à blocs latents, l'**hypothèse** avancée était la suivante : plus les

larves échantillonnées sont collectées sur ces cinq espèces aviaires, moins ces larves pourraient être infectées (tous agents pathogènes confondus).

Afin d'explorer l'effet des caractéristiques de l'habitat autour du site d'échantillonnage sur la proportion de larves infectées par site, une analyse de variance a été réalisée. La proportion de larves infectées par *B. garinii*, *A. phagocytophilum* et *B. valaisiana* sur chaque site, a été analysée en lien avec la catégorisation des habitats aviaires. Un test de Tukey HSD a été réalisé pour les analyses de variance significatives, afin de comparer les proportions de larves infectées entre les catégories d'habitat détectées par la classification ascendante hiérarchique. L'hypothèse sous-jacente était qu'il pourrait exister un gradient environnemental expliquant la proportion de larves infectées. Certains types d'habitats (notamment les habitats les plus favorables aux tiques) pourraient être susceptibles de favoriser l'infection des larves gorgées (à titre d'exemple : les forêts de feuillus pourraient receler davantage de tiques infectées par *B. garinii*, ainsi les larves gorgées retrouvées sur des oiseaux vivant dans des forêts de feuillus pourraient être davantage infectées par cet agent pathogène).

3. Résultats

3.1. Etude de la contribution différentielle des espèces aviaires au risque acarologique

Le réseau biparti entre les espèces aviaires et les espèces d'agents pathogènes comportait 22 nœuds (12 espèces aviaires, 9 espèces d'agents pathogènes et un nœud supplémentaire « Aucun agent pathogène ») et 889 liens au total, répartis dans 64 liens pondérés (Figure 5).

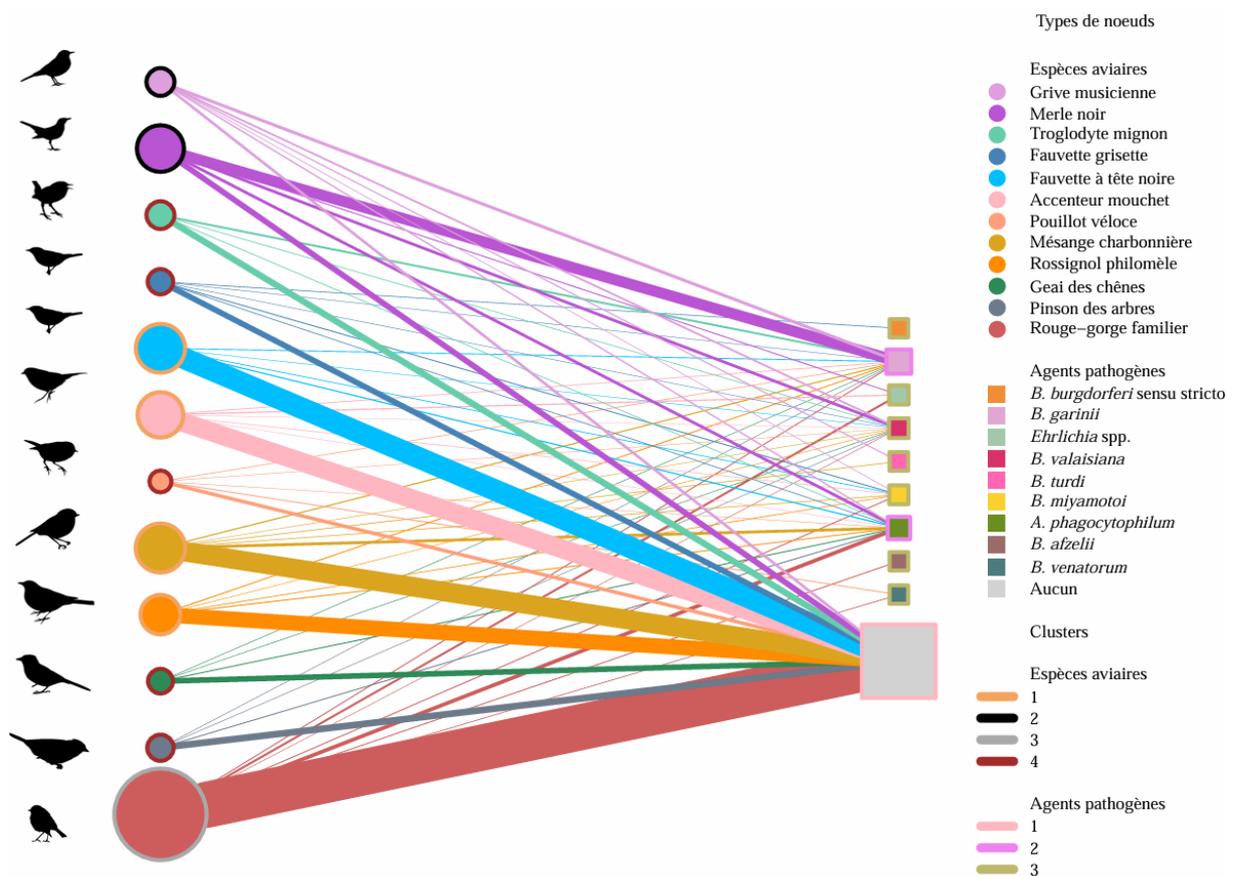


Figure 5 : Représentation du réseau biparti espèces d'oiseaux-espèces d'agents pathogènes identifiés au sein des larves gorgées se nourrissant sur les espèces aviaires. La taille des différents nœuds est proportionnelle au nombre d'oiseaux ou de

larves échantillonnées. L'épaisseur des liens pondérés est proportionnelle au nombre de liens partagés entre l'espèce aviaire et l'espèce d'agent pathogène. L'appartenance aux blocs latents est signalée par la couleur du trait entourant les nœuds.

Le modèle à blocs latents a mis en évidence sept blocs au total, rassemblant des espèces aux schémas d'interaction similaires : quatre blocs au sein des espèces aviaires, et trois blocs au sein des agents pathogènes. Les blocs d'espèces aviaires rassemblaient respectivement les espèces suivantes :

- Bloc 1 : Fauvette à tête noire, Accenteur mouchet, Mésange charbonnière et Rossignol philomèle ;
- Bloc 2 : Merle noir et Grive musicienne (Turdidés) ;
- Bloc 3 : Rouge-gorge familier ;
- Bloc 4 : Troglodyte mignon, Fauvette grisette (*Sylvia communis*), Pouillot véloce (*Phylloscopus collybita*), Geai des chênes (*Garrulus glandarius*), Pinson des arbres.

Les blocs d'agents pathogènes rassemblaient respectivement les espèces suivantes :

- Bloc 1 : Aucun agent pathogène (larves dites saines dans la suite de ce manuscrit par commodité, mais qui sont en réalité des larves détectées négatives pour les 9 agents pathogènes analysés) ;
- Bloc 2 : *B. garinii* et *A. phagocytophilum* ;
- Bloc 3 : *B. burgdorferi* sensu stricto, *Ehrlichia* spp., *B. valaisiana*, *B. turdi*, *B. miyamotoi*, *B. afzelii*, *B. venatorum*.

La Figure 5 informe sur les interactions préférentielles entre espèces aviaires et espèces d'agents pathogènes. Certaines espèces aviaires, particulièrement le Rouge-gorge familier, semblaient partager la plus grande partie de leurs interactions (voire quasiment toutes leurs interactions) avec le nœud « Aucun agent pathogène ». C'était également le cas pour la Mésange charbonnière, le Rossignol philomèle, l'Accenteur mouchet et la Fauvette à tête noire. Les espèces aviaires les moins échantillonnées (appartenant au bloc 4) semblaient également partager la majorité de leurs interactions avec le nœud « Aucun agent pathogène ». Au contraire, les espèces aviaires de la famille des Turdidés présentaient des schémas d'interaction très différents : le Merle noir partageait la plus grande partie de ses interactions avec l'agent pathogène *B. garinii*. Il partageait également, dans une plus faible mesure, des interactions avec le nœud « Aucun agent pathogène », et plus rarement encore des interactions avec *B. valaisiana* et *A. phagocytophilum*. Quant à la Grive musicienne, la majorité de ses interactions était également partagée avec *B. garinii*. Si on considère les interactions partant des nœuds d'agents pathogènes, le nœud *B. garinii* présentait un schéma particulier : c'était la seule espèce d'agent pathogène qui partageait, dans une proportion aussi marquée, la majorité de ses interactions avec une seule espèce aviaire prédominante (le Merle noir). Par ailleurs, il est important de noter que *B. garinii* était l'agent pathogène le plus prévalent au sein des larves gorgées collectées, avec 80 larves positives sur 889 larves collectées au total (9%, IC = [7,2-11,1], avec IC l'intervalle de confiance à 95%), suivi de *A. phagocytophilum*, avec 52 larves positives (6%, IC = [4,4-7,6]) et de *B. valaisiana*, avec 18 larves positives (2%, IC = [1,2-3,2]).

Afin de visualiser les taux d'interaction entre les blocs, la matrice des taux d'interaction est présentée en Figure 6.

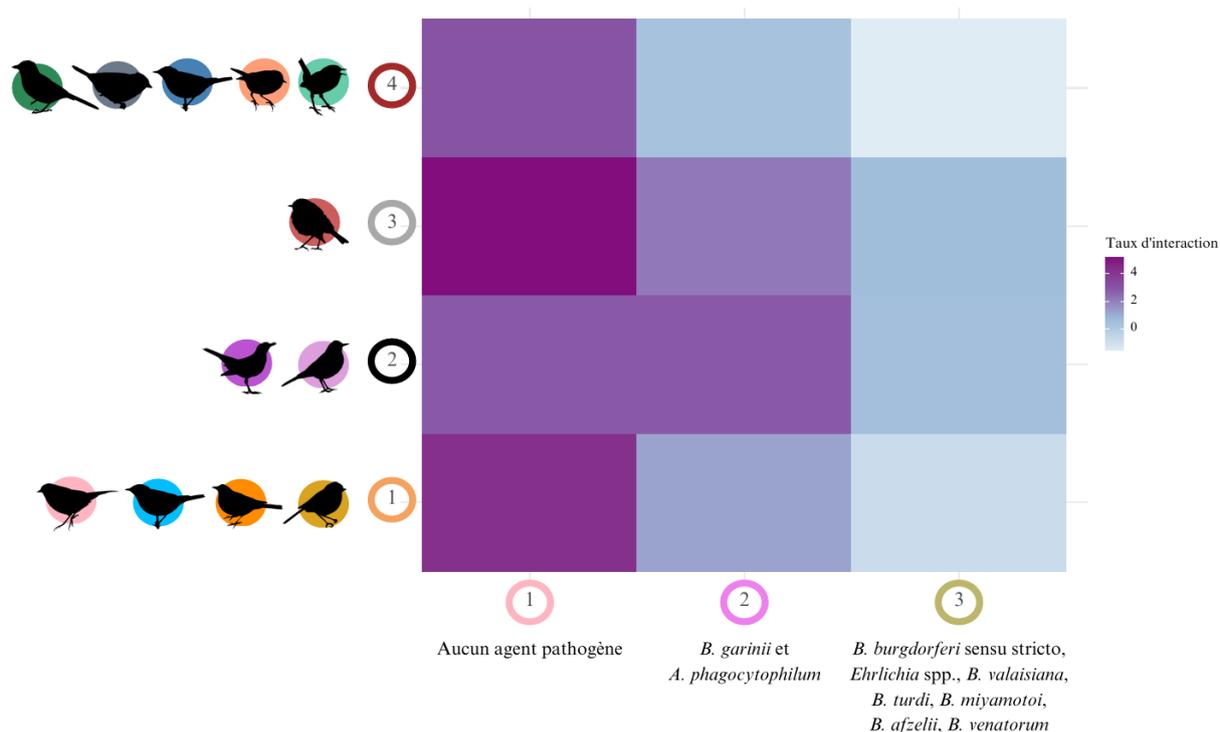


Figure 6 : Matrice des taux d'interaction entre les blocs latents. Les blocs d'espèces aviaires sont représentés en ligne, avec les numéros et les couleurs correspondant à ceux de la Figure 3. Les blocs d'agents pathogènes sont représentés en colonne. Les taux d'interaction s'échelonnent sur une échelle colorimétrique allant du bleu clair (pour de faibles taux) au violet foncé (pour de forts taux).

D'après la Figure 6, le bloc latent aviaire contenant le Rouge-gorge familier était celui qui interagissait le plus fortement avec le bloc « Aucun agent pathogène » ; le bloc aviaire 1 interagissait un peu moins fortement avec le bloc « Aucun agent pathogène », suivis des blocs aviaires 4, puis 2. Le bloc des Turdidés était donc, parmi les blocs aviaires, celui qui interagissait le plus faiblement avec le bloc « Aucun agent pathogène ». Le bloc latent aviaire contenant le Merle noir et la Grive musicienne était celui qui présentait le taux d'interaction le plus élevé avec le bloc réunissant *B. garinii* et *A. phagocytophilum*. Le Rouge-gorge familier interagissait un peu moins fortement avec ce bloc d'agents pathogènes, suivis des blocs aviaires 1, puis 4. Le bloc comprenant tous les agents pathogènes considérés sauf *B. garinii* et *A. phagocytophilum* interagissait faiblement avec l'ensemble des blocs aviaires (le plus fortement avec les blocs aviaires 3 et 2, puis 1 et 4).

Pour faire la synthèse des résultats du réseau biparti et de la matrice des taux d'interaction entre blocs, certaines espèces aviaires semblaient partager des interactions fortes avec le bloc « Aucun agent pathogène », notamment le Rouge-gorge familier, la Mésange charbonnière, le Rossignol philomèle, l'Accenteur mouchet et la Fauvette à tête noire, par rapport aux autres espèces aviaires étudiées. Le Merle noir et la Grive musicienne semblaient être les espèces les plus associées à *B. garinii* et *A. phagocytophilum*, en comparaison avec les autres espèces aviaires.

3.2. Etude de la distribution spatiale des larves infectées

La localisation des 22 sites (sur les 70 sites au départ), numérotés de 1 à 22, retenus pour l'analyse ($n_{\text{larves}} > 10$) en France métropolitaine, est représentée sur une carte en Figure 7. Les proportions de larves gorgées infectées (par agent pathogène) par site d'échantillonnage sont représentées en Figure 8.

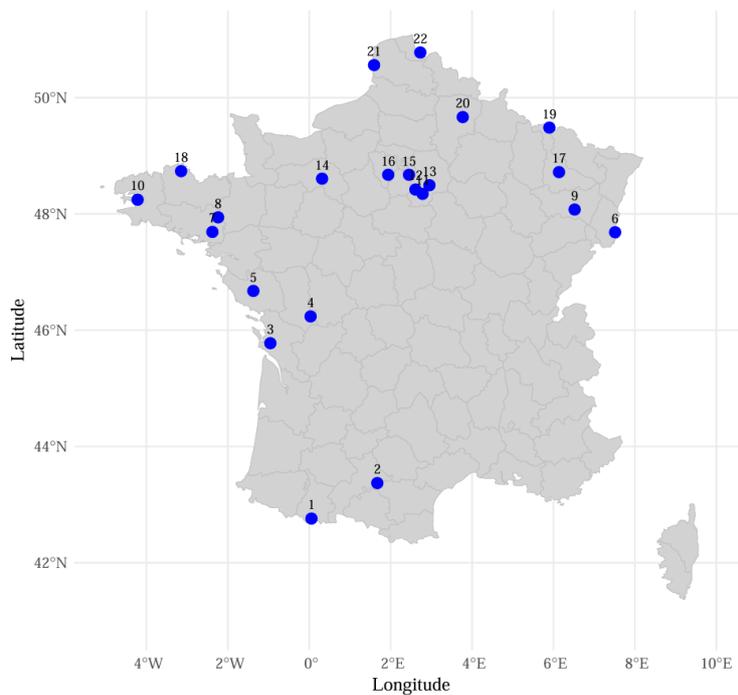


Figure 7 : Carte de France métropolitaine représentant la localisation des 22 sites d'échantillonnage des larves (stations STOC-Capture) retenus pour l'analyse

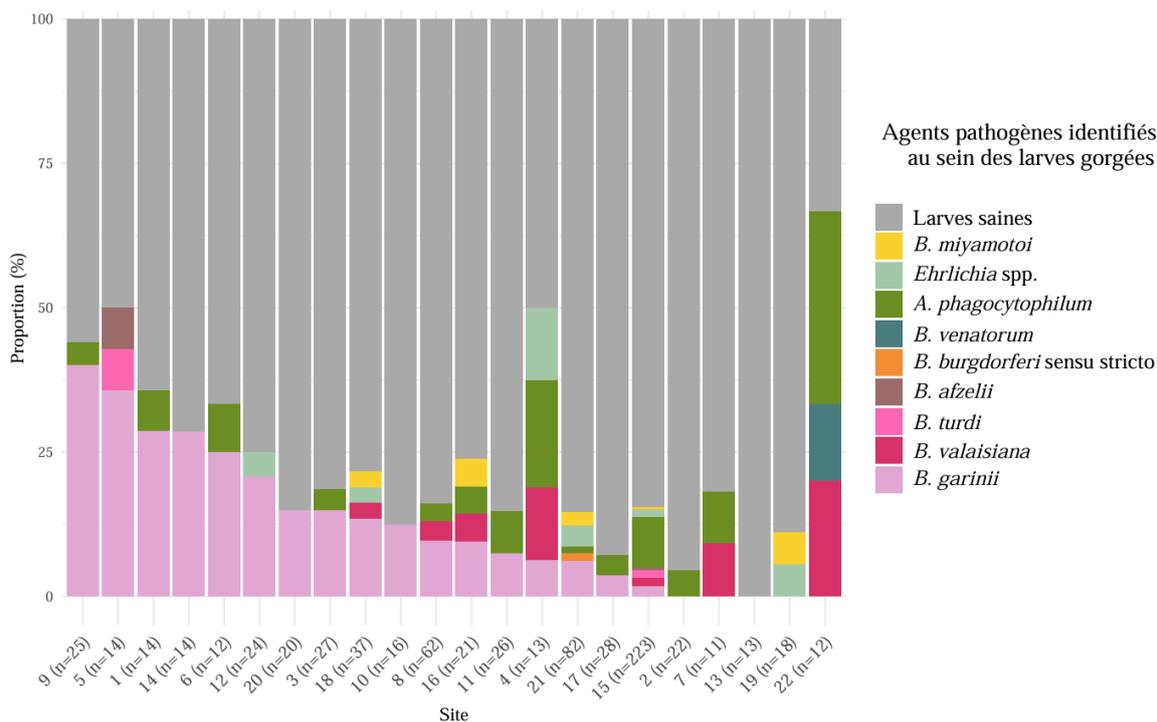


Figure 8 : Proportions de larves gorgées infectées selon les sites, numérotés de 1 à 22, pour les 9 agents pathogènes d'intérêt. Les n associés à chaque site correspondent au nombre de larves échantillonnées sur chaque site. De gauche à droite, les sites sont classés par proportion décroissante de larves infectées par *B. garinii*.

La Figure 8 met en évidence plusieurs résultats : tout d'abord, plus de la moitié des larves collectées sur les oiseaux en un site étaient saines pour la majorité des sites, sauf pour le 5 (14 larves échantillonnées), le 4 (13 larves échantillonnées) et le 22 (12 larves échantillonnées). Le site 13 (13 larves échantillonnées) était le seul site pour lequel la totalité des larves échantillonnées étaient saines. L'agent pathogène *B. garinii*, le plus prévalent tous sites confondus, était également le plus largement

distribué entre les sites : il était détecté au sein des larves gorgées collectées sur 17 sites (77% des sites analysés), alors que l'agent pathogène *A. phagocytophilum* était détecté sur 14 sites (64% des sites), *B. valaisiana* sur 7 sites (32% des sites), *Ehrlichia* spp. sur 6 sites (27% des sites) et *B. miyamotoi* sur 5 sites (23% des sites). Certains agents pathogènes semblaient rarement détectés (*B. turdi* en deux sites, *B. afzelii* et *B. burgdorferi* sensu stricto en un site). *B. garinii* était également l'agent pathogène qui atteignait la plus haute prévalence d'infection par site, avec 40% de larves infectées par *B. garinii* collectées sur le site 9 (25 larves échantillonnées). Par ailleurs, plusieurs agents pathogènes étaient souvent détectés au sein des larves en un seul site, et il semblait peu fréquent de ne retrouver qu'un agent pathogène au sein des larves d'un site, sauf pour les sites 14, 20, 10 (pour lesquels seul l'agent pathogène *B. garinii* était détecté) et 2 (pour lequel seul l'agent pathogène *A. phagocytophilum* était détecté). Il est intéressant de noter que la détection simultanée des agents pathogènes *B. garinii* et *A. phagocytophilum* en un site concernait 6 sites (les sites 9, 1, 6, 3, 11 et 17), soit 27% des sites analysés, et qu'il s'agissait du profil de détection d'agents pathogènes le plus largement répandu entre les sites.

3.2.1. Etude de l'effet de la composition spécifique des communautés aviaires échantillonnées sur la proportion de larves gorgées infectées

La Figure 9 présente la proportion de larves collectées par espèce aviaire sur chaque site d'échantillonnage.

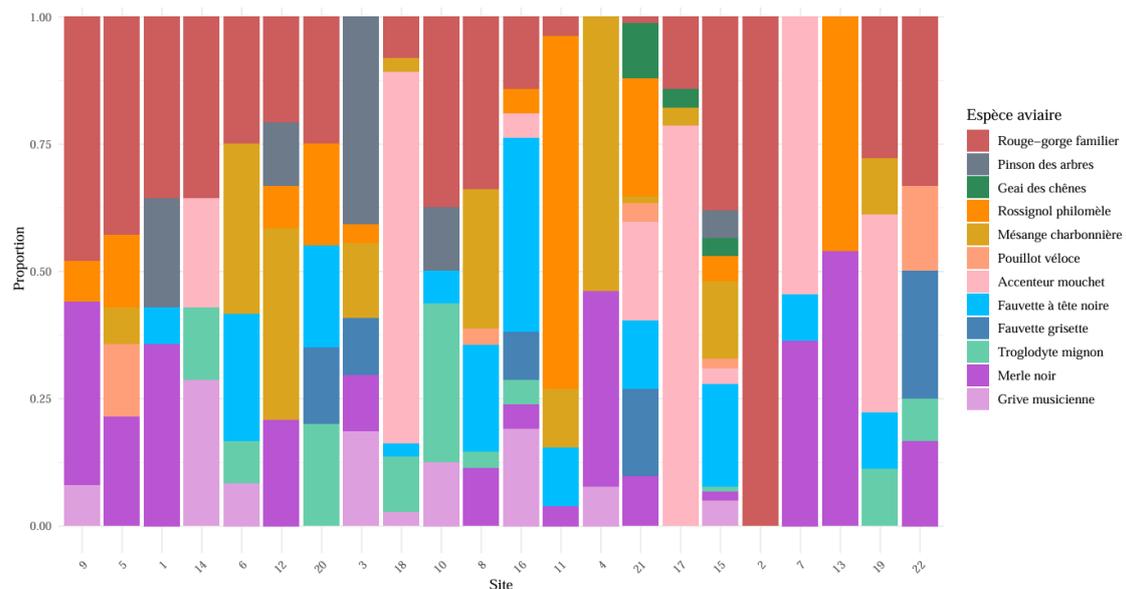


Figure 9 : Proportion de larves collectées par espèce aviaire par site. De gauche à droite, les sites sont dans le même ordre que ceux de la Figure 6 (classement par proportion décroissante de larves infectées par *B. garinii*).

La Figure 9 permet de mettre en évidence les sites où les larves ont le plus été échantillonnées sur des Turdidés (Merle noir et Grive musicienne, en violet et en rose respectivement). Les sites 13, 4 et 9 constituaient les trois sites où la proportion de larves échantillonnées sur des Turdidés était la plus élevée (respectivement 54%, 46% et 44% de larves échantillonnées sur Merle noir/Grive musicienne sur ces sites). Sur chaque site, une grande diversité d'espèces aviaires était échantillonnée, sauf pour le site 2, où seules des larves collectées sur des Rouges-gorges familiaux ont été échantillonnées.

La Figure 10 présente les proportions de larves gorgées infectées par *B. garinii*, *A. phagocytophilum* et *B. valaisiana* par site en fonction de la proportion de larves échantillonnées sur les Turdidés pour

chaque site. Il semble qu'il existait une association linéaire entre la proportion de larves infectées par *B. garinii* par site et la proportion de larves échantillonnées sur les Turdidés par site, association significative d'après le modèle de régression linéaire (Tableau 1). Aucune association linéaire significative n'a été mise en évidence pour les agents pathogènes *A. phagocytophilum* et *B. valaisiana*.

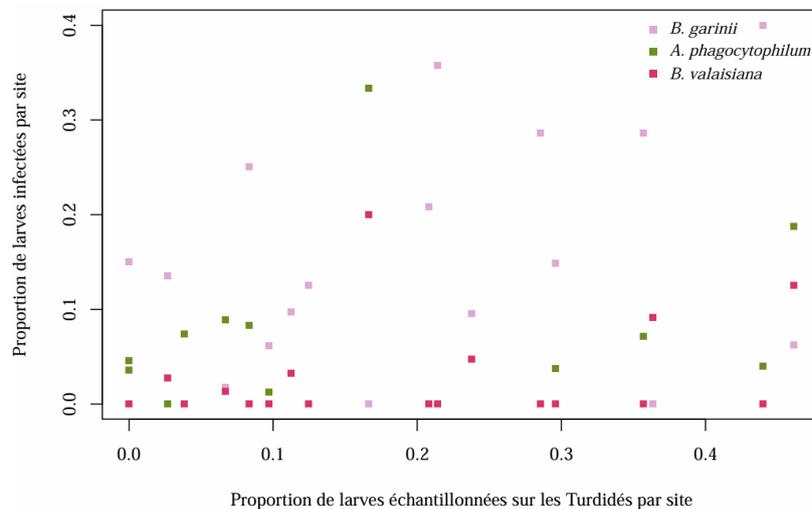


Figure 10 : Proportions de larves gorgées infectées par *B. garinii*, *A. phagocytophilum* et *B. valaisiana* en fonction de la proportion de larves échantillonnées sur les Turdidés. Le site 13, présentant un comportement aberrant, avec des larves exclusivement négatives (13 larves au total) contrairement à tous les autres sites, a été exclu de l'analyse.

Tableau 1 : Modèles de régression linéaire de la proportion de larves infectées par *B. garinii*, *A. phagocytophilum* et *B. valaisiana* par site en fonction de la proportion de larves échantillonnées sur les Turdidés par site

Modèle de régression linéaire 1 (<i>B. garinii</i>)			
variable	Estimation des coefficients	Erreur standard	p-value
Intercept	0.07196	0.03774	0.0718 (.)
Proportion de larves échantillonnées sur les Turdidés	0.35639	0.16789	0.0471 (*)
Modèle de régression linéaire 2 (<i>A. phagocytophilum</i>)			
variable	Estimation des coefficients	Erreur standard	p-value
Intercept	0.03346	0.02613	0.216
Proportion de larves échantillonnées sur les Turdidés	0.13313	0.11625	0.266
Modèle de régression linéaire 3 (<i>B. valaisiana</i>)			
variable	Estimation des coefficients	Erreur standard	p-value
Intercept	0.006863	0.017028	0.691
Proportion de larves échantillonnées sur les Turdidés	0.109407	0.075749	0.165

La Figure 11 présente la proportion de larves négatives par site en fonction de la proportion de larves échantillonnées sur les espèces : Rouge-gorge familier, Accenteur mouchet, Rossignol philomèle, Mésange charbonnière et Fauvette à tête noire. Il semble qu'il existait une association

linéaire entre la proportion de larves saines par site et la proportion de larves échantillonnées sur ces cinq espèces aviaires, association significative d'après le modèle de régression linéaire (Tableau 2).

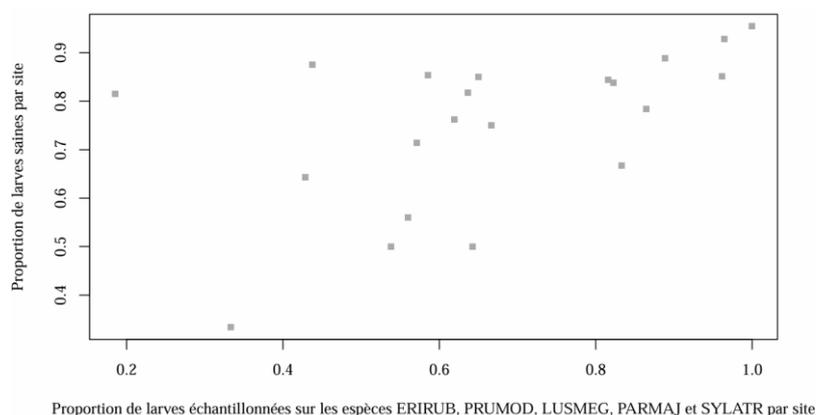


Figure 11 : Proportion de larves saines par site en fonction de la proportion de larves échantillonnées sur le Rouge-gorge familial (ERIRUB), l'Accenteur mouchet (PRUMOD), le Rossignol philomèle (LUSMEG), la Mésange charbonnière (PARMAJ) et la Fauvette à tête noire (SYLATR)

Tableau 2 : Modèle de régression linéaire de la proportion de larves saines par site en fonction de la proportion de larves échantillonnées sur les cinq espèces aviaires précédemment citées

Modèle de régression linéaire 4 (larves saines)			
Variabile	Estimation des coefficients	Erreur standard	p-value
Intercept	0.4987	0.1026	0.000108 (***)
Proportion de larves échantillonnées sur les cinq espèces aviaires : ERIRUB, PRUMOD, LUSMEG, PARMAJ, SYLATR	0.3755	0.1465	0.019038 (*)

3.2.2. Etude de l'effet des caractéristiques de l'habitat sur la proportion de larves gorgées infectées

La Figure 12 présente la composition paysagère autour des sites d'échantillonnage. Cette composition a permis de discriminer des sites à dominante « territoires agricoles » (niveau 1 de la classification CORINE Land Cover, incluant les terres arables, prairies, systèmes culturaux et surfaces essentiellement agricoles) de sites à dominante « forêts et milieux semi-naturels » (incluant les forêts de feuillus, conifères, mélangées, les pelouses et pâturages naturels, landes et broussailles, forêt et végétation arbustive en mutation, végétation clairsemée), et plus rarement, de sites à dominante « zones humides » (incluant les marais intérieurs) et « surfaces en eau » (regroupant les cours et voies d'eau, les plans d'eau et estuaires). Certains sites présentaient des compositions paysagères uniques, et ne pouvaient pas être regroupés avec d'autres sites sur la base de cette composition : c'était le cas du site 9, seul site à présenter comme type d'habitat dominant les forêts de conifères, ou du site 20, caractérisé uniquement par des marais intérieurs. C'était aussi le cas du site 1, caractérisé par une dominance de pelouses et pâturages naturels, et du site 12, pour lequel prédominaient les forêts et la végétation arbustive en mutation. Au contraire, d'autres sites présentaient des compositions paysagères similaires, permettant d'être regroupés : c'était le cas des sites 5, 14 et 3, présentant tous une dominance de prairies et autres surfaces toujours en herbe à usage agricole. C'était aussi le cas des sites 6, 11, 15 et 17, caractérisés par une large dominance de forêts de feuillus. Les sites 2, 13, 19 et 22 étaient particuliers car ils regroupaient des territoires présentant une grande partie de terres

arables, parfois entrecoupées de forêts de feuillus (2, 19, 22) ou de surfaces essentiellement agricoles (22). Les sites 8 et 21 étaient dominés par des landes et broussailles, alors que sur les sites 10, 16 et 7 prédominaient les systèmes culturaux et parcellaires complexes.

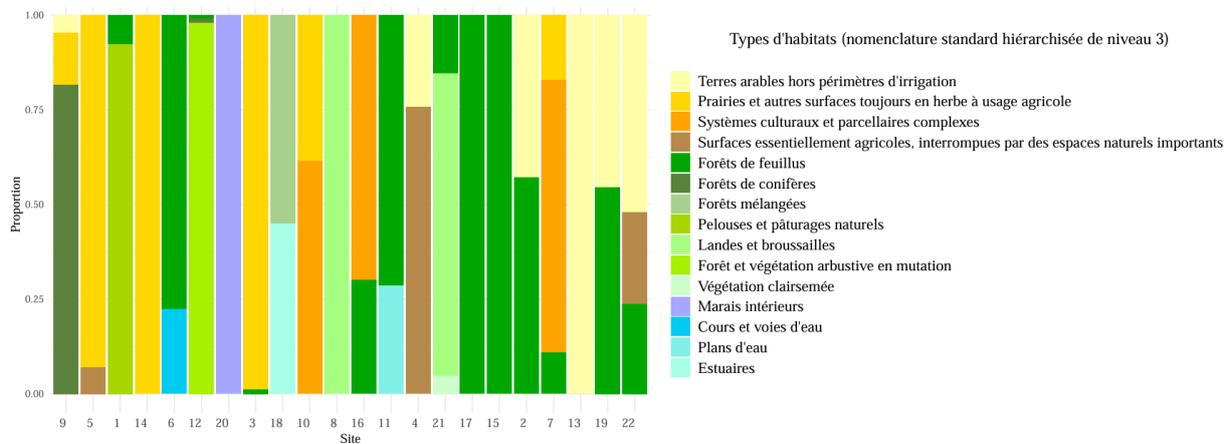


Figure 12 : Caractéristiques de l'habitat autour des sites d'échantillonnage (nomenclature CORINE Land Cover 2018). De gauche à droite, les sites sont présentés dans le même ordre que précédemment (proportion décroissante des larves infectées par *B. garinii*). Les couleurs déterminent les grands types de territoire : les « territoires agricoles » apparaissent dans des tons chauds allant du jaune clair au marron, les « forêts et milieux semi-naturels » se déclinent en teintes de vert, les « zones humides » et « surfaces en eau » en teintes de bleu.

La Figure 13 présente le résultat de la classification ascendante hiérarchique effectuée sur la composition paysagère autour des sites d'échantillonnage. Cette classification a permis de discriminer dix *clusters*, rassemblant les sites d'échantillonnage suivants :

- Le *cluster* 1 : avec le site 1 ;
- Le *cluster* 2 : avec les sites 2, 13, 19 et 22 ;
- Le *cluster* 3 : avec les sites 3, 5 et 14 ;
- Le *cluster* 4 : avec les sites 4 et 18 ;
- Le *cluster* 5 : avec les sites 6, 11, 15 et 17 ;
- Le *cluster* 6 : avec les sites 7, 10 et 16 ;
- Le *cluster* 7 : avec les sites 8 et 21 ;
- Le *cluster* 8 : avec le site 9 ;
- Le *cluster* 9 : avec le site 12 ;
- Le *cluster* 10 : avec le site 20.

Ces *clusters*, et les sites qu'ils contenaient, correspondaient à la catégorisation faite à partir de la Figure 12, ce qui montrait que la classification ascendante hiérarchique sur les types d'habitat des sites concordait avec la réalité biologique de composition paysagère.

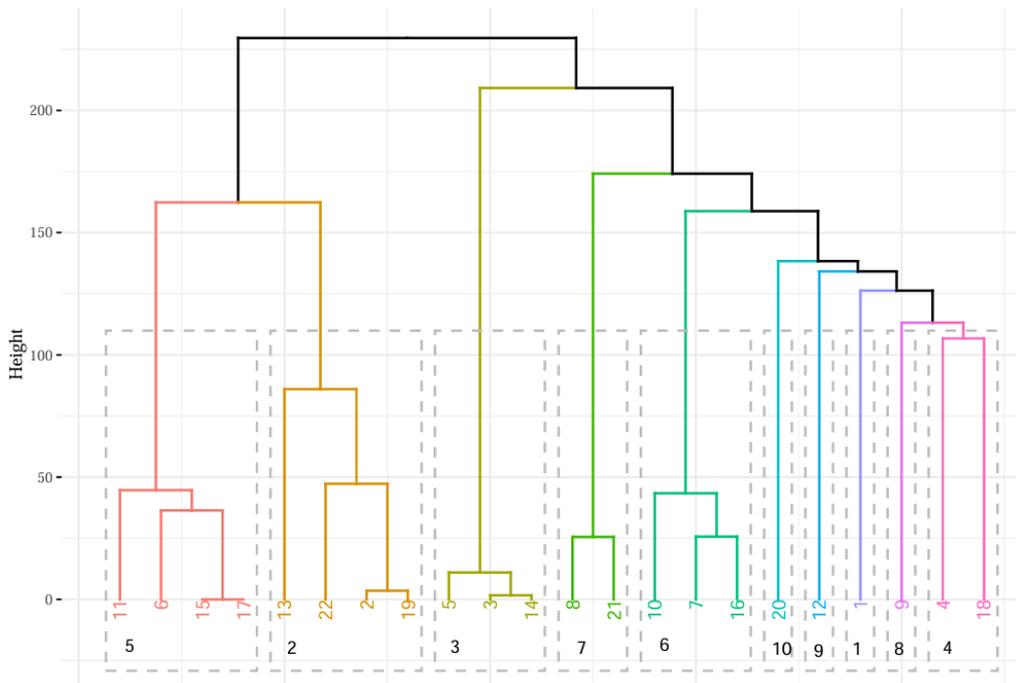


Figure 13 : Résultat de la classification ascendante hiérarchique sur la composition paysagère autour des sites d'échantillonnage. Chaque couleur est associée à un cluster, avec les numéros des sites de la couleur du cluster correspondant. Les numéros des clusters sont indiqués en noir, à l'intérieur des rectangles en pointillés gris délimitant les groupes.

Suite à l'analyse de variance mettant en lien la proportion de larves infectées sur chaque site par *B. garinii*, *A. phagocytophilum* et *B. valaisiana*, avec la catégorisation des habitats obtenue par classification ascendante hiérarchique, seule la p-value du modèle pour *B. garinii* était statistiquement significative, égale à 0.006908 (**).

La Figure 14 représente le boxplot des proportions de larves infectées par *B. garinii* en fonction des 10 clusters d'habitats définis précédemment.

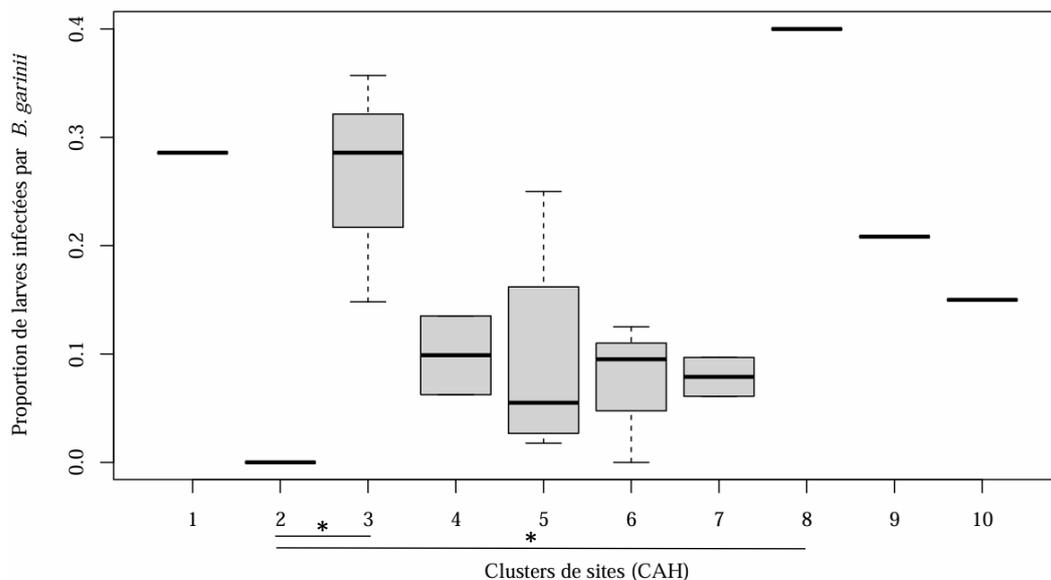


Figure 14 : Proportion de larves infectées par *B. garinii* en fonction des clusters définis par la classification ascendante hiérarchique. Les différences significatives détectées par le test de Tukey HSD entre clusters sont signalées par un trait et un astérisque (*).

Il est possible de constater, à partir de la Figure 14, que le *cluster* 2 (contenant les sites 2, 13, 19 et 22) regroupait des sites sur lesquels les larves gorgées collectées étaient toutes indemnes de l'agent pathogène *B. garinii*. Les *clusters* 4, 5, 6 et 7 semblaient équivalents en termes de proportion de larves infectées par *B. garinii* collectées sur les sites (autour de 10% de larves collectées infectées). Le *cluster* 3 rassemblait des sites sur lesquels la proportion de larves infectées par *B. garinii* était supérieure (autour de 30% de larves collectées infectées) par rapport aux autres *clusters*. Le *cluster* 8 rassemblait un seul site, le 9, qui comptait le plus de larves gorgées infectées par *B. garinii* (40%).

Le test de Tukey HSD, comparant les paires de moyennes des *clusters*, a mis en évidence une différence statistiquement significative entre les *clusters* 2 et 3 (p-value de 0.0147123) et entre les *clusters* 2 et 8 (p-value de 0.0112845). Cela signifie que les *clusters* 3 et 8 rassemblaient des sites pour lesquels les larves collectées étaient significativement plus infectées par *B. garinii*, par rapport au *cluster* 2. Les sites caractérisés par une dominante de prairies et autres surfaces toujours en herbe à usage agricole (*cluster* 3) et le site caractérisé par une dominante de forêts de conifères (*cluster* 8) étaient donc des sites sur lesquels les larves échantillonnées étaient plus infectées par *B. garinii*, par rapport à des sites caractérisés par une grande partie de terres arables.

Pour faire la synthèse de l'étude de la distribution spatiale des larves gorgées, l'agent pathogène B. garinii était le plus largement distribué entre les sites d'échantillonnage, avec une détection au sein des larves gorgées dans 77% des sites analysés, suivi de l'agent pathogène A. phagocytophilum, avec une détection dans 64% des sites analysés et de B. valaisiana, détecté dans 32% des sites. B. garinii présentait la plus haute prévalence d'infection par site, avec jusqu'à 40% des larves gorgées infectées sur un site. B. garinii et A. phagocytophilum étaient détectés simultanément au sein des sites dans 27% des cas. Par ailleurs, il existait une association linéaire entre la proportion de larves infectées par B. garinii par site et la proportion de larves échantillonnées sur les Turdidés par site. De même, une association linéaire a été mise en évidence entre la proportion de larves négatives par site et la proportion de larves échantillonnées sur le Rouge-gorge familier, la Mésange charbonnière, le Rossignol philomèle, l'Accenteur mouchet et la Fauvette à tête noire par site. D'autre part, en comparaison avec des sites caractérisés par une grande partie de terres arables, les sites avec une dominante de prairies (et autres surfaces toujours en herbe à usage agricole) et le site avec une dominante de forêts de conifères étaient des sites sur lesquels les larves échantillonnées étaient davantage positives pour B. garinii.

4. Discussion

Le premier objectif de l'étude était d'évaluer la contribution différentielle des espèces aviaires au risque acarologique, à partir de l'analyse de larves gorgées collectées sur 12 espèces de passereaux communs de France métropolitaine entre 2019 et 2020. Les résultats de cette étude suggèrent que **les oiseaux appartenant à la famille des Turdidés se démarquent des autres espèces aviaires par leur production élevée de larves infectées par *B. garinii***, lesquelles constituent de potentielles futures nymphes à l'affût sur la végétation infectées par cet agent pathogène d'importance médicale en santé humaine. Ces résultats confirment la compétence du Merle noir et de la Grive musicienne pour *B. garinii* pour le vecteur *I. ricinus*, ces espèces aviaires étant capables d'infecter une tique saine par *B. garinii* au cours de son repas sanguin ; cette compétence avait déjà été démontrée par plusieurs études

(Klára Hanincová et al., 2003; Humair et al., 1998). Par ailleurs, l'originalité de cette étude réside dans l'apport d'un éclairage comparatif sur la production de larves infectées par *Bbsl* (et autres agents pathogènes transmis par *I. ricinus*) par les différentes espèces de passereaux communs de France métropolitaine, dans la perspective de comparer des contributions différentielles au risque acarologique. Il apparaît ainsi important de souligner que les Turdidés pourraient contribuer davantage au risque acarologique pour *B. garinii* par rapport aux autres espèces de passereaux étudiées. Au contraire, d'autres espèces aviaires pourraient jouer un rôle plus négligeable dans cette contribution : en effet, **le Rouge-gorge familier semble se démarquer des autres espèces aviaires par sa production élevée de larves négatives**. Il convient alors de discuter du rôle de cette espèce, en tenant compte de l'hypothèse de départ, qui était qu'étant donné la forte contribution du Rouge-gorge familier au nourrissage local des tiques (une des quatre espèces aviaires portant plus de 90% des tiques collectées sur les communautés aviaires locales, échantillonnées dans deux forêts de France métropolitaine d'après les travaux de Marsot et al., 2012), il était fortement probable que celui-ci soit par voie de conséquence un producteur efficace de larves infectées par *Bbsl* et d'autres agents pathogènes transmis par *I. ricinus* ; ce qui ne semble finalement pas être le cas. Il semble alors pertinent de s'interroger sur les mécanismes qui sous-tendent cette production élevée de larves saines, malgré un fort niveau d'infestation. Pour expliquer pourquoi le Rouge-gorge familier ne produit pas de larves infectées par *Bbsl*, deux hypothèses distinctes peuvent être envisagées : soit le Rouge-gorge familier n'est pas infecté par *Bbsl* (et présente donc un statut d'infection négatif vis-à-vis de ces agents pathogènes), soit il est infecté par *Bbsl* mais son infectivité n'est pas suffisamment efficace pour permettre une transmission systémique des *Bbsl* à une tique saine. Dans l'hypothèse où le Rouge-gorge familier présenterait un statut d'infection négatif pour *Bbsl*, il est possible d'envisager plusieurs causes : une compétence vectorielle peu efficace de la tique *I. ricinus* pour les *Bbsl* pour le Rouge-gorge familier (soit une faible capacité des tiques infectées à transmettre *Bbsl* à un Rouge-gorge sain) empêchant l'infection, une barrière immunitaire efficace à l'infection du Rouge-gorge (système immunitaire de l'espèce détruisant efficacement les bactéries *Bbsl* par exemple). Dans l'hypothèse où l'infection chez le Rouge-gorge aurait lieu, l'infectivité pourrait alors expliquer la production élevée de larves saines : il est envisageable que cette infectivité soit mauvaise, avec une faible capacité de transmission des *Bbsl* de l'oiseau aux larves, ou que la durée d'infectivité du Rouge-gorge familier soit courte, de sorte qu'en dépit d'une infection, il ne dispose pas d'une fenêtre temporelle suffisante pour transmettre les *Bbsl* aux tiques, entraînant ainsi une production majoritairement composée de larves saines. Pour faire la part des choses entre ces différentes hypothèses, il serait intéressant de réaliser des xénodiagnoses pour caractériser la compétence du Rouge-gorge familier vis-à-vis des principales espèces de *Bbsl* : *B. garinii*, *B. valaisiana* et *B. afzelii*. Il s'agit d'infester l'hôte infecté avec des tiques non infectées, puis de démontrer la présence ou l'absence d'agents pathogènes dans ces tiques après le gorgement. D'autre part, **la Mésange charbonnière, le Rossignol philomèle, l'Accenteur mouchet et la Fauvette à tête noire participent fortement à la production de larves saines, par rapport aux autres espèces aviaires**. Tout comme le Rouge-gorge familier, ces espèces aviaires comptent parmi les plus infestées dans l'étude menée par Rataud et al. (2024) sur des oiseaux échantillonnés de 2007 à 2019 dans une forêt en France métropolitaine. Les hypothèses émises pour le Rouge-gorge familier sont ainsi également valables pour ces espèces. Par ailleurs, il est intéressant de relever que la compétence de réservoir de la Mésange charbonnière a été démontrée pour *B. garinii* et *B. valaisiana*, pour *I. ricinus* (Heylen et al., 2014). La Mésange charbonnière est ainsi capable de transmettre ces

bactéries à une tique saine ; ce qui suggère une infectivité efficace, et que, en mettant de côté la question de la durée d'infectivité, la production de larves saines par cette espèce pourrait plutôt s'expliquer par un statut d'infection négatif de l'espèce vis-à-vis de *B. garinii* et *B. valaisiana* au sein des sites sur lesquels cette espèce a été échantillonnée dans l'étude. L'étude de la durée d'infectivité de ces espèces aviaires pour les bactéries du complexe *Bbsl*, peu documentée dans la littérature scientifique jusqu'alors, combinée aux xénodiagnoses, pourrait apporter un éclairage sur la compréhension de la faible contribution de ces espèces au risque acarologique, en comparaison avec les Turdidés.

Par ailleurs, la contribution au risque acarologique des différentes espèces aviaires en lien avec leur statut positif d'infection par *Bbsl* (et autres agents pathogènes transmis par les tiques *I. ricinus*) est évaluée par la production de larves gorgées infectées par les oiseaux. Or, il n'est pas exclu que la positivité d'une larve gorgée ne soit pas le résultat d'une transmission systémique d'un agent pathogène depuis un hôte aviaire infecté vers une larve ; en effet, d'autres types de transmission (non systémique) sont documentés, et les résultats de l'étude seraient à nuancer à la lumière de ces autres modes de transmission. C'est par exemple le cas de la transmission transovarienne, mode de transmission verticale dans lequel une femelle tique infectée peut transmettre les agents pathogènes à sa descendance. Bien que la transmission transovarienne des bactéries *Bbsl* est considérée comme négligeable, elle peut dans certains cas atteindre 9,1% (Hauck et al., 2020), introduisant un biais dans les conclusions à propos du rôle de réservoir compétent d'une espèce aviaire. En effet, notamment dans le cas d'oiseaux très infestés, étant donné que la probabilité de retrouver une larve infectée en *Bbsl* par transmission transovarienne augmente avec l'infestation par les larves, il est délicat de tirer des conclusions sur le rôle d'hôte réservoir compétent de ces oiseaux lorsque des larves gorgées qu'ils nourrissent apparaissent infectées par *Bbsl*. Ce chiffre constitue cependant une limite haute. De même, la transmission non systémique par co-repas serait à considérer : lors du gorgement simultané de nymphes et de larves sur un même hôte, si une nymphe est infectée par un agent pathogène, elle peut transmettre ce dernier aux larves sans pour autant que l'hôte soit porteur de l'agent pathogène au niveau sanguin. Pour ce type de transmission, la contribution de l'hôte aviaire dans la production de larves infectées dépend de la capacité des larves et nymphes à s'agréger entre elles et réaliser simultanément leur repas sanguin sur cet hôte ; l'événement de transmission non systémique d'un agent pathogène entre larves est influencé par la distance entre les tiques et la durée de leur repas sanguin. Il est à noter que ce phénomène peut intervenir après que les tiques infectées se soient détachées (Voordouw, 2015). Certaines études montrent néanmoins que les bactéries *Bbsl* sont rarement transmises verticalement ou par co-repas (Comstedt et al., 2006), ce qui suggère que la production de larves infectées par une espèce aviaire est le reflet de son statut d'infection (positif pour l'agent pathogène considéré). Ainsi, il est possible de conclure que la production élevée de larves infectées par *B. garinii* par les Turdidés en France métropolitaine est directement associée à leur statut d'infection ; les Turdidés pourraient donc être davantage infectés par *B. garinii*, par rapport aux autres espèces de passereaux de l'étude.

Il est important de relever que cette étude constitue une première étape dans l'évaluation de la contribution différentielle des espèces aviaires au risque acarologique pour l'Homme, par l'apport du rôle de ces espèces dans la production de larves infectées, étape préalable et indispensable à l'obtention de futures nymphes infectées (par mue et transmission transstadiale des larves infectées).

Cependant, il existe de nombreuses étapes à considérer pour qu'une larve infectée puisse aboutir à une nymphe infectée, non étudiées dans ce travail. Il s'agit en premier lieu, par ordre chronologique, de la survie des larves. Il est possible de s'interroger sur l'impact de l'infection par un agent pathogène sur cette dernière. Ensuite, il faut prendre en compte le succès de mue des larves, puis le succès de repas de la jeune nymphe infectée, ainsi que sa compétence vectorielle pour les bactéries *BbsI* (capacité à transmettre ces bactéries à un nouvel hôte au cours du repas sanguin, soit l'Homme dans cette étude). Ces considérations offrent des perspectives intéressantes pour des études complémentaires, qui pourraient évaluer la production de nymphes infectées par les oiseaux : il faudrait être en mesure d'obtenir la prévalence d'infection en *BbsI* réelle de la stase nymphale, ce qui peut être envisagé par la conservation des larves vivantes après leur collecte sur des hôtes aviaires, jusqu'à leur mue en nymphes par exemple, ou l'analyse des restes de repas sanguin des nymphes à l'affût.

Le second objectif de l'étude était d'explorer la distribution spatiale des larves infectées, afin d'une part de déterminer si cette distribution pouvait être associée à la composition spécifique des communautés aviaires échantillonnées et d'autre part aux caractéristiques de leur habitat, à partir de l'analyse de larves gorgées collectées par site sur des espèces de passereaux communs de France métropolitaine entre 2019 et 2020. Pour l'effet de la composition spécifique des communautés aviaires échantillonnées, les résultats suggèrent que **les différences de prévalence d'infection des larves en *B. garinii* entre les sites sont associées à la présence de Turdidés**, échantillonnés sur ces sites ; ce qui semble conforter l'interaction forte précédemment relevée entre les Turdidés et *B. garinii*. Ceci pourrait également suggérer que les infections des larves gorgées par *B. garinii* en un site sont plutôt déterminées par les espèces aviaires échantillonnées, et ce quel que soit le site, donc qu'il pourrait exister un effet spatial limité par rapport à l'effet espèce aviaire. Par ailleurs, **il n'existe pas de lien entre la présence de Turdidés (échantillonnés sur les sites) et la prévalence d'infection des larves gorgées en *A. phagocytophilum*** entre les sites, ce qui montre qu'il pourrait exister une variabilité inter-sites dans les prévalences d'infection des larves en cet agent pathogène. Ce résultat semble aller à l'encontre de ce qui était attendu, étant donné l'interaction mise en évidence précédemment entre les Turdidés et *A. phagocytophilum*. Cette association pourrait exister sur seulement quelques sites ; il serait ainsi intéressant d'explorer, site par site, à quelles espèces aviaires appartiennent les larves infectées par *A. phagocytophilum*. **Il n'existe pas non plus de lien entre la présence de Turdidés (échantillonnés sur les sites) et la prévalence d'infection des larves gorgées en *B. valaisiana*** entre les sites, suggérant à nouveau une variabilité inter-sites dans les prévalences d'infection, résultat qui est à nuancer étant donné la faible prévalence d'infection des larves en *B. valaisiana*. Par ailleurs, il est intéressant de rappeler que l'agent pathogène *B. valaisiana* est une espèce pour laquelle le Merle noir est réservoir compétent pour *I. ricinus* (Norte et al., 2013), ce qui laisse à penser que le Merle noir pourrait être caractérisé par une faible prévalence d'infection en *B. valaisiana*. D'autre part, **les différences entre les proportions de larves saines échantillonnées sur les sites sont associées à la présence de Rouges-gorges familiers, Rossignols philomèles, Mésanges charbonnières, Accenteurs mouchets et Fauvettes à tête noire** (échantillonnés sur les sites). Ce résultat conforte l'interaction forte précédemment mise en évidence entre l'absence d'agents pathogènes au sein des larves et ces cinq espèces aviaires, et ce quel que soit le site d'échantillonnage considéré. Pour l'effet des caractéristiques de l'habitat, les résultats suggèrent qu'**il existe un lien entre le type d'habitat et la proportion de larves gorgées infectées par *B. garinii* collectées sur les**

oiseaux peuplant ce type d'habitat, au moment de leur période de reproduction. Plus précisément, **les sites avec un profil paysager majoritairement prairial sont associés à une plus forte prévalence d'infection des larves en *B. garinii* par rapport à des sites composés en grande partie de terres arables.** Un autre type d'habitat, caractérisé par un site unique dominé par des forêts de conifères, présentait également une prévalence plus élevée d'infection des larves gorgées par *B. garinii*. Toutefois, en raison de la taille limitée de l'échantillon (un seul site), il reste difficile de tirer des conclusions définitives concernant cet habitat. De nombreuses études se sont intéressées aux habitats préférentiels de la tique *I. ricinus*, qui peuple en Europe plutôt les habitats composés principalement de forêts de feuillus et mixtes, plus rarement de conifères, avec une épaisse couche de litière. Elle a aussi été retrouvée dans des pâturages, landes et parcs urbains, offrant un niveau d'humidité optimal (Zajac et al., 2021). Néanmoins, la présente étude s'intéresse plutôt à caractériser un habitat préférentiel des tiques infectées par *B. garinii*, en utilisant les oiseaux comme témoins de l'infection par *B. garinii*, ce qui constitue son originalité. Il semble assez complexe d'expliquer la plus forte prévalence d'infection des larves par *B. garinii* au sein des sites présentant un profil majoritairement prairial, par rapport aux sites composés de terres arables. Parmi les hypothèses envisageables, il est tout d'abord possible de citer la présence d'un microclimat plus favorable à l'activité des tiques dans les prairies, avec une meilleure couverture herbacée (garantissant un certain niveau d'humidité) et une litière plus stable que pour les terres arables. L'abondance des tiques, supérieure dans les prairies, pourrait expliquer la probabilité plus élevée de retrouver des tiques infectées. Il est également possible de s'interroger sur les hôtes réservoirs peuplant ces habitats : les écosystèmes prairiaux pourraient peut-être favoriser une grande diversité d'hôtes réservoirs de *Bbsl* (rongeurs, oiseaux...), amplifiant les opportunités de transmission de *Bbsl* entre ces hôtes (à la condition d'avoir la présence des vecteurs *I. ricinus* dans ces écosystèmes), dont *B. garinii*. Pour aller plus loin dans l'exploration du risque d'apparition de maladie de Lyme en lien avec l'habitat, une étude menée en 2020 en Europe de l'Est a démontré une corrélation positive entre la couverture forestière et le nombre de cas de maladie de Lyme signalés, et cependant une absence de corrélation entre le nombre de tiques *I. ricinus* collectées dans des zones définies et l'incidence de la maladie de Lyme. Ceci amène à faire remarquer la difficulté de faire le lien entre des larves gorgées retrouvées infectées (par *B. garinii* par exemple) sur des oiseaux et le risque de maladie de Lyme associé. Par ailleurs, **cette association** entre type d'habitat et proportion de larves gorgées infectées collectées sur les oiseaux peuplant cet habitat **ne semble cependant pas vérifiée pour les agents pathogènes *A. phagocytophilum* et *B. valaisiana*.**

Les résultats de ce travail apportent un éclairage supplémentaire dans la **détermination des communautés aviaires et des habitats les plus associés à la production de larves infectées par *Bbsl*, précédant le risque acarologique lié à la maladie de Lyme en France métropolitaine.** Il pourrait être complété par la caractérisation du passage des larves des oiseaux en nymphes à l'affût sur la végétation infectées. Il s'inscrit dans une démarche d'identification des milieux les plus à risque pour la maladie de Lyme en France en fonction des communautés aviaires présentes, pour la mise en place d'une prévention adaptée. Par exemple, dans les zones à risque, il serait important d'informer les populations exposées aux tiques *I. ricinus*, comme les promeneurs. Les résultats seraient à confronter aux abondances relatives des différentes espèces aviaires sur le territoire français, mais aussi à l'abondance des tiques dans l'environnement (densité de nymphes *I. ricinus* à l'affût sur la végétation), au type d'habitat, aux conditions météorologiques et aux abondances des autres hôtes (rongeurs,

chevreuils...), afin de définir un risque global et intégratif des facteurs pouvant expliquer l'apparition de cas de maladie de Lyme.

Bibliographie

- Agoulon, A., Malandrin, L., Lepigeon, F., Vénisse, M., Bonnet, S., Becker, C.A.M., Hoch, T., Bastian, S., Plantard, O., Beaudeau, F., 2012. A Vegetation Index qualifying pasture edges is related to *Ixodes ricinus* density and to *Babesia divergens* seroprevalence in dairy cattle herds. *Vet Parasitol* 185, 101–109. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2011.10.022>
- Anderson, T.K., Sukhdeo, M.V.K., 2011. Host Centrality in Food Web Networks Determines Parasite Diversity. *PLOS ONE* 6, e26798. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026798>
- Barg, J.J., Jones, J., Robertson, R.J., 2005. Describing Breeding Territories of Migratory Passerines: Suggestions for Sampling, Choice of Estimator, and Delineation of Core Areas. *Journal of Animal Ecology* 74, 139–149.
- Barrett, L., Encinas-Viso, F., Thrall, P.H., Burdon, J., 2015. Specialization for resistance in wild host-pathogen interaction networks. *Front. Plant Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00761>
- Ben, I., Lozynskiy, I., 2019. Prevalence of *Anaplasma phagocytophilum* in *Ixodes ricinus* and *Dermacentor reticulatus* and Coinfection with *Borrelia burgdorferi* and Tick-Borne Encephalitis Virus in Western Ukraine. *Vector Borne Zoonotic Dis* 19, 793–801. <https://doi.org/10.1089/vbz.2019.2450>
- Bersier, L.-F., Banašek-Richter, C., Cattin, M.-F., 2002. Quantitative Descriptors of Food-Web Matrices. *Ecology* 83, 2394–2407. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2394:QDOFWM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2394:QDOFWM]2.0.CO;2)
- Berthová, L., Slobodník, V., Slobodník, R., Olekšák, M., Sekeyová, Z., Svitálková, Z., Kazimírová, M., Špitalská, E., 2016. The natural infection of birds and ticks feeding on birds with *Rickettsia* spp. and *Coxiella burnetii* in Slovakia. *Exp Appl Acarol* 68, 299–314. <https://doi.org/10.1007/s10493-015-9975-3>
- Biernat, B., Stańczak, J., Michalik, J., Sikora, B., Wierzbička, A., 2016. Prevalence of infection with *Rickettsia helvetica* in *Ixodes ricinus* ticks feeding on non-rickettsiemic rodent hosts in sylvatic habitats of west-central Poland. *Ticks Tick Borne Dis* 7, 135–141. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2015.10.001>
- Blüthgen, Nico, Menzel, F., Blüthgen, Nils, 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecol* 6, 9. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>
- Bonnet, S., Brisseau, N., Hermouet, A., Jouglin, M., Chauvin, A., 2009. Experimental in vitro transmission of *Babesia* sp. (EU1) by *Ixodes ricinus*. *Vet Res* 40, 21. <https://doi.org/10.1051/vetres/2009004>
- Borgatti, S.P., Carley, K.M., Krackhardt, D., 2006. On the robustness of centrality measures under conditions of imperfect data. *Social Networks* 28, 124–136. <https://doi.org/10.1016/j.socnet.2005.05.001>
- Borgatti, S.P., Mehra, A., Brass, D.J., Labianca, G., 2009. Network Analysis in the Social Sciences. *Science* 323, 892–895. <https://doi.org/10.1126/science.1165821>
- Bosch, M., Figuerola, J., 1999. Detrimental effects of ticks *Ornithodoros maritimus* on the growth of Yellow-legged Gull *Larus michahellis* chicks. *Ardea*.
- Boulouis, H.-J., Lagrée, A.-C., Dugat, T., Haddad, N., 2015. Les animaux vertébrés et les maladies dues à des bactéries vectorisées par les tiques. *Revue Francophone des Laboratoires* 2015, 77–87. [https://doi.org/10.1016/S1773-035X\(15\)30115-5](https://doi.org/10.1016/S1773-035X(15)30115-5)
- Buczek, A.M., Buczek, W., Buczek, A., Bartosik, K., 2020. The Potential Role of Migratory Birds in the Rapid Spread of Ticks and Tick-Borne Pathogens in the Changing Climatic and Environmental Conditions in Europe. *International Journal of Environmental Research and Public Health* 17, 2117. <https://doi.org/10.3390/ijerph17062117>
- Capligina, V., Salmane, I., Keišs, O., Vilks, K., Japina, K., Baumanis, V., Ranka, R., 2014. Prevalence of tick-borne pathogens in ticks collected from migratory birds in Latvia. *Ticks Tick Borne Dis* 5, 75–81. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2013.08.007>
- Ciebia, O., Jerzak, L., Nowak-Chmura, M., Bocheński, M., 2019. Ticks (Acari: Ixodida) on birds (Aves) migrating through the Polish Baltic coast. *Exp Appl Acarol* 77, 241–251. <https://doi.org/10.1007/s10493-019-00341-z>
- Clauset, A., Moore, C., Newman, M.E.J., 2008. Hierarchical structure and the prediction of missing links in networks. *Nature* 453, 98–101. <https://doi.org/10.1038/nature06830>

- Clauset, A., Newman, M.E.J., Moore, C., 2004. Finding community structure in very large networks. *Phys Rev E Stat Nonlin Soft Matter Phys* 70, 066111. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.70.066111>
- Comstedt, P., Bergström, S., Olsen, B., Garpmo, U., Marjavaara, L., Mejlom, H., Barbour, A.G., Bunikis, J., 2006. Migratory passerine birds as reservoirs of Lyme borreliosis in Europe. *Emerg Infect Dis* 12, 1087–1095. <https://doi.org/10.3201/eid1207.060127>
- Cosentino Lagomarsino, M., Jona, P., Bassetti, B., Isambert, H., 2007. Hierarchy and feedback in the evolution of the *Escherichia coli* transcription network. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104, 5516–5520. <https://doi.org/10.1073/pnas.0609023104>
- Doby, J., 1998. Contribution à la connaissance de la biologie de *Ixodes (Trichotoixodes) parisi* Leach (= *I. frontalis* (Panzer)) (Acari : Ixodidae), tique spécifique des oiseaux. *Acarologia*.
- Dubska, L., Literak, I., Kocianova, E., Taragelova, V., Sverakova, V., Sychra, O., Hromadko, M., 2011. Synanthropic birds influence the distribution of *Borrelia* species: analysis of *Ixodes ricinus* ticks feeding on passerine birds. *Appl Environ Microbiol* 77, 1115–1117. <https://doi.org/10.1128/AEM.02278-10>
- Dubska, L., Literak, I., Kocianova, E., Taragelova, V., Sychra, O., 2009. 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* 75, 596–602. <https://doi.org/10.1128/AEM.01674-08>
- Dubska, L., Literak, I., Kverek, P., Roubalova, E., Kocianova, E., Taragelova, V., 2012. Tick-borne zoonotic pathogens in ticks feeding on the common nightingale including a novel strain of *Rickettsia* sp. *Ticks Tick Borne Dis* 3, 265–268. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2012.06.001>
- Durand-Bessart, C., Cordeiro, N.J., Chapman, C.A., Abernethy, K., Forget, P.-M., Fontaine, C., Bretagnolle, F., 2023. Trait matching and sampling effort shape the structure of the frugivory network in Afrotropical forests. *New Phytologist* 237, 1446–1462. <https://doi.org/10.1111/nph.18619>
- Elfving, K., Olsen, B., Bergström, S., Waldenström, J., Lundkvist, A., Sjöstedt, A., Mejlom, H., Nilsson, K., 2010. Dissemination of spotted fever rickettsia agents in Europe by migrating birds. *PLoS One* 5, e8572. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008572>
- Elias, S., Maasch, K., Anderson, N., Rand, P., Lacombe, E., Robich, R., Lubelczyk, C., Smith, R., 2019. Decoupling of Blacklegged Tick Abundance and Lyme Disease Incidence in Southern Maine, USA. *Journal of Medical Entomology* 57. <https://doi.org/10.1093/jme/tjz218>
- Estrada-Peña, A., de la Fuente, J., Ostfeld, R.S., Cabezas-Cruz, A., 2015. Interactions between tick and transmitted pathogens evolved to minimise competition through nested and coherent networks. *Sci Rep* 5, 10361. <https://doi.org/10.1038/srep10361>
- Falchi, A., Dantas-Torres, F., Lorusso, V., Malia, E., Lia, R.P., Otranto, D., 2012. Autochthonous and migratory birds as a dispersion source for *Ixodes ricinus* in southern Italy. *Exp Appl Acarol* 58, 167–174. <https://doi.org/10.1007/s10493-012-9571-8>
- Fares, W., Dachraoui, K., Cherni, S., Barhoumi, W., Slimane, T.B., Younsi, H., Zhioua, E., 2021. Tick-borne encephalitis virus in *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) ticks, Tunisia. *Ticks Tick Borne Dis* 12, 101606. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2020.101606>
- Feare, C.J., Gill, E.L., 1997. The life cycle of the tick *Amblyomma loculosum* in a sooty tern *Sterna fuscata* colony in the Seychelles. *Journal of Zoology* 241, 643–648. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb05738.x>
- Freeman, L.C., 1978. Centrality in social networks conceptual clarification. *Social Networks* 1, 215–239. [https://doi.org/10.1016/0378-8733\(78\)90021-7](https://doi.org/10.1016/0378-8733(78)90021-7)
- Gaunt, M.W., Jones, L.D., Laurenson, K., Hudson, P.J., Reid, H.W., Gould, E.A., 1997. Definitive identification of louping ill virus by RT-PCR and sequencing in field populations of *Ixodes ricinus* on the Lochindorb estate. *Arch Virol* 142, 1181–1191. <https://doi.org/10.1007/s007050050151>
- Gehring, H., Schacht, E., Maylaender, N., Zeman, E., Kaysser, P., Oehme, R., Pluta, S., Splettstoesser, W.D., 2013. Presence of an emerging subclone of *Francisella tularensis holarctica* in *Ixodes ricinus* ticks from south-western Germany. *Ticks Tick Borne Dis* 4, 93–100. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2012.09.001>

- Gern, L., Hu, C.M., Kocianova, E., Vyrostekova, V., Rehacek, J., 1999. Genetic diversity of *Borrelia burgdorferi* sensu lato isolates obtained from *Ixodes ricinus* ticks collected in Slovakia. *Eur J Epidemiol* 15, 665–669. <https://doi.org/10.1023/A:1007660430664>
- Gray, J., Kahl, O., Zintl, A., 2021. What do we still need to know about *Ixodes ricinus*? *Ticks Tick Borne Dis* 12, 101682. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2021.101682>
- Gray, J.S., Kahl, O., Janetzki, C., Stein, J., 1992. Studies on the ecology of Lyme disease in a deer forest in County Galway, Ireland. *J Med Entomol* 29, 915–920. <https://doi.org/10.1093/jmedent/29.6.915>
- Gryczynska, A., Dolnik, O., Pawelczyk, A., Mazgajski, T., Siemiatkowski, M., 2000. Parasites and pathogens in population of Chaffinch *Fringilla coelebs* from Masurian Lakeland, NE Poland. *Acta Ornithologica* 35, 79–83.
- Gryczyńska, A., Welc-Falęciak, R., 2016. Long-term study of the prevalence of *Borrelia burgdorferi* s.l. infection in ticks (*Ixodes ricinus*) feeding on blackbirds (*Turdus merula*) in NE Poland. *Exp Appl Acarol* 70, 381–394. <https://doi.org/10.1007/s10493-016-0082-x>
- Guimerà, R., Nunes Amaral, L.A., 2005. Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature* 433, 895–900. <https://doi.org/10.1038/nature03288>
- Habálek, Z., Halouzka, J., 1997. Distribution of *Borrelia burgdorferi* sensu lato genomic groups in Europe, a review. *Eur J Epidemiol* 13, 951–957. <https://doi.org/10.1023/A:1007426304900>
- Hanincová, K., Schäfer, S.M., Etti, S., Sewell, H.S., Taragelová, V., Ziak, D., Labuda, M., Kurtenbach, K., 2003. Association of *Borrelia afzelii* with rodents in Europe. *Parasitology* 126, 11–20. <https://doi.org/10.1017/s0031182002002548>
- Hanincová, Klára, Taragelová, V., Koci, J., Schäfer, S.M., Hails, R., Ullmann, A.J., Piesman, J., Labuda, M., Kurtenbach, K., 2003. Association of *Borrelia garinii* and *B. valaisiana* with songbirds in Slovakia. *Appl Environ Microbiol* 69, 2825–2830. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.5.2825-2830.2003>
- Hansford, K.M., Wheeler, B.W., Tschirren, B., Medlock, J.M., 2022. Questing *Ixodes ricinus* ticks and *Borrelia* spp. in urban green space across Europe: A review. *Zoonoses Public Health* 69, 153–166. <https://doi.org/10.1111/zph.12913>
- Hauck, D., Jordan, D., Springer, A., Schunack, B., Pachnicke, S., Fingerle, V., 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. *Parasit Vectors* 13, 176. <https://doi.org/10.1186/s13071-020-04049-7>
- Hernandez, A.D., Sukhdeo, M.V.K., 2008. Parasites alter the topology of a stream food web across seasons. *Oecologia* 156, 613–624. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-0999-9>
- Heylen, D., Adriaensen, F., Van Dongen, S., Sprong, H., Matthysen, E., 2013a. Ecological factors that determine *Ixodes ricinus* tick burdens in the great tit (*Parus major*), an avian reservoir of *Borrelia burgdorferi* s.l. *Int J Parasitol* 43, 603–611. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2013.02.007>
- Heylen, D., Fonville, M., Docters van Leeuwen, A., Stroo, A., Duisterwinkel, M., van Wieren, S., Diuk-Wasser, M., de Bruin, A., Sprong, H., 2017. Pathogen communities of songbird-derived ticks in Europe's low countries. *Parasit Vectors* 10, 497. <https://doi.org/10.1186/s13071-017-2423-y>
- Heylen, D., Matthysen, E., Fonville, M., Sprong, H., 2014. Songbirds as general transmitters but selective amplifiers of *Borrelia burgdorferi* sensu lato genotypes in *Ixodes ricinus* ticks. *Environmental Microbiology* 16, 2859–2868. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12304>
- Heylen, D., Tijssse, E., Fonville, M., Matthysen, E., Sprong, H., 2013b. Transmission dynamics of *Borrelia burgdorferi* s.l. in a bird tick community. *Environ Microbiol* 15, 663–673. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12059>
- Heylen, D.J.A., 2016. 7. Ecological interactions between songbirds, ticks, and *Borrelia burgdorferi* s.l. in Europe, in: *Ecology and Prevention of Lyme Borreliosis*. Wageningen Academic, pp. 91–101. https://doi.org/10.3920/978-90-8686-838-4_7
- Heylen, D.J.A., Sprong, H., Krawczyk, A., Van Houtte, N., Genné, D., Gomez-Chamorro, A., van Oers, K., Voordouw, M.J., 2017. Inefficient co-feeding transmission of *Borrelia afzelii* in two common European songbirds. *Sci Rep* 7, 39596. <https://doi.org/10.1038/srep39596>
- Hildebrandt, A., Straube, E., Neubauer, H., Schmoock, G., 2011. *Coxiella burnetii* and coinfections in *Ixodes ricinus* ticks in Central Germany. *Vector Borne Zoonotic Dis* 11, 1205–1207. <https://doi.org/10.1089/vbz.2010.0180>

- Hu, C.M., Humair, P.-F., Wallich, R., Gern, L., 1997. *Apodemus* sp. Rodents, Reservoir Hosts for *Borrelia afzelii* in an Endemic Area in Switzerland. *Zentralblatt für Bakteriologie* 285, 558–564. [https://doi.org/10.1016/S0934-8840\(97\)80117-X](https://doi.org/10.1016/S0934-8840(97)80117-X)
- Humair, P.F., Peter, O., Wallich, R., Gern, L., 1995. Strain variation of Lyme disease spirochetes isolated from *Ixodes ricinus* ticks and rodents collected in two endemic areas in Switzerland. *J Med Entomol* 32, 433–438. <https://doi.org/10.1093/jmedent/32.4.433>
- Humair, P.F., Postic, D., Wallich, R., Gern, L., 1998. An avian reservoir (*Turdus merula*) of the Lyme borreliosis spirochetes. *Zentralbl Bakteriol* 287, 521–538.
- Humair, P.F., Rais, O., Gern, L., 1999. Transmission of *Borrelia afzelii* from *Apodemus* mice and *Clethrionomys voles* to *Ixodes ricinus* ticks: differential transmission pattern and overwintering maintenance. *Parasitology* 118 (Pt 1), 33–42. <https://doi.org/10.1017/s0031182098003564>
- Humair, P.F., Turrian, N., Aeschlimann, A., Gern, L., 1993. *Ixodes ricinus* immatures on birds in a focus of Lyme borreliosis. *Folia Parasitol (Praha)* 40, 237–242.
- Jaenson, T.G.T., Tälleklint, L., 1992. Incompetence of Roe Deer as Reservoirs of the Lyme Borreliosis Spirochete. *Journal of Medical Entomology* 29, 813–817. <https://doi.org/10.1093/jmedent/29.5.813>
- Kahl, O., Gray, J.S., 2023. The biology of *Ixodes ricinus* with emphasis on its ecology. *Ticks Tick Borne Dis* 14, 102114. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2022.102114>
- Keve, G., Sándor, A.D., Hornok, S., 2022. Hard ticks (Acari: Ixodidae) associated with birds in Europe: Review of literature data. *Front. Vet. Sci.* 9. <https://doi.org/10.3389/fvets.2022.928756>
- Kiffner, C., Vor, T., Hagedorn, P., Niedrig, M., Rühle, F., 2011. Factors affecting patterns of tick parasitism on forest rodents in tick-borne encephalitis risk areas, Germany. *Parasitol Res* 108, 323–335. <https://doi.org/10.1007/s00436-010-2065-x>
- Klaus, C., Gethmann, J., Hoffmann, B., Ziegler, U., Heller, M., Beer, M., 2016. Tick infestation in birds and prevalence of pathogens in ticks collected from different places in Germany. *Parasitol Res* 115, 2729–2740. <https://doi.org/10.1007/s00436-016-5022-5>
- Klitgaard, K., Højgaard, J., Isbrand, A., Madsen, J.J., Thorup, K., Bødker, R., 2019. Screening for multiple tick-borne pathogens in *Ixodes ricinus* ticks from birds in Denmark during spring and autumn migration seasons. *Ticks Tick Borne Dis* 10, 546–552. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2019.01.007>
- König, C.A., 1968. *Oiseaux d'Europe*. Hatier. Paris.
- Kurtenbach, K., Carey, D., Hoodless, A.N., Nuttall, P.A., Randolph, S.E., 1998. Competence of pheasants as reservoirs for Lyme disease spirochetes. *J Med Entomol* 35, 77–81. <https://doi.org/10.1093/jmedent/35.1.77>
- Kurtenbach, K., De Michelis, S., Sewell, H.-S., Etti, S., Schäfer, S.M., Hails, R., Collares-Pereira, M., Santos-Reis, M., Haninčová, K., Labuda, M., Bormane, A., Donaghy, M., 2001. Distinct Combinations of *Borrelia burgdorferi* Sensu Lato Genospecies Found in Individual Questing Ticks from Europe. *Applied and Environmental Microbiology* 67, 4926–4929. <https://doi.org/10.1128/AEM.67.10.4926-4929.2001>
- Kurtenbach, K., Haninčová, K., Tsao, J.I., Margos, G., Fish, D., Ogden, N.H., 2006. Fundamental processes in the evolutionary ecology of Lyme borreliosis. *Nat Rev Microbiol* 4, 660–669. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1475>
- Lafferty, K.D., Allesina, S., Arim, M., Briggs, C.J., De Leo, G., Dobson, A.P., Dunne, J.A., Johnson, P.T.J., Kuris, A.M., Marcogliese, D.J., Martinez, N.D., Memmott, J., Marquet, P.A., McLaughlin, J.P., Mordecai, E.A., Pascual, M., Poulin, R., Thielges, D.W., 2008. Parasites in food webs: the ultimate missing links. *Ecol Lett* 11, 533–546. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01174.x>
- Léger, E., Vourc'h, G., Vial, L., Chevillon, C., McCoy, K.D., 2013. Changing distributions of ticks: causes and consequences. *Exp Appl Acarol* 59, 219–244. <https://doi.org/10.1007/s10493-012-9615-0>
- Liew, C.Y., Labadin, J., Kok, W.C., Eze, M.O., 2023. A methodology framework for bipartite network modeling. *Appl Netw Sci* 8, 1–34. <https://doi.org/10.1007/s41109-023-00533-y>
- Lommano, E., Dvořák, C., Vallotton, L., Jenni, L., Gern, L., 2014. Tick-borne pathogens in ticks collected from breeding and migratory birds in Switzerland. *Ticks Tick Borne Dis* 5, 871–882. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2014.07.001>

- Marsot, M., Henry, P.-Y., Vourc'h, G., Gasqui, P., Ferquel, E., Laignel, J., Grysan, M., Chapuis, J.-L., 2012a. Which forest bird species are the main hosts of the tick, *Ixodes ricinus*, the vector of *Borrelia burgdorferi* sensu lato, during the breeding season? *Int J Parasitol* 42, 781–788. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2012.05.010>
- Marsot, M., Henry, P.-Y., Vourc'h, G., Gasqui, P., Ferquel, E., Laignel, J., Grysan, M., Chapuis, J.-L., 2012b. Which forest bird species are the main hosts of the tick, *Ixodes ricinus*, the vector of *Borrelia burgdorferi* sensu lato, during the breeding season? *International Journal for Parasitology* 42, 781–788. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2012.05.010>
- McCoy, K.D., Boulanger, N. (Eds.), 2015. Tiques et maladies à tiques : Biologie, écologie évolutive, épidémiologie, Tiques et maladies à tiques : Biologie, écologie évolutive, épidémiologie, Didactiques. IRD Éditions, Marseille.
- Michalik, J., Wodecka, B., Skoracki, M., Sikora, B., Stańczak, J., 2008. Prevalence of avian-associated *Borrelia burgdorferi* s.l. genospecies in *Ixodes ricinus* ticks collected from blackbirds (*Turdus merula*) and song thrushes (*T. philomelos*). *International Journal of Medical Microbiology, Proceedings IX. International Jena Symposium on Tick-borne Diseases (formerly IPS) March 15-17, 2007* 298, 129–138. <https://doi.org/10.1016/j.ijmm.2008.03.004>
- Monks, D., Fisher, M., Forbes, N.A., 2006. *Ixodes frontalis* and avian tick-related syndrome in the United Kingdom. *J Small Anim Pract* 47, 451–455. <https://doi.org/10.1111/j.1748-5827.2006.00031.x>
- Mtierová, Z., Derdáková, M., Chvostáč, M., Didyk, Y.M., Mangová, B., Rusňáková Tarageľová, V., Selyemová, D., Šujanová, A., Václav, R., 2020. Local Population Structure and Seasonal Variability of *Borrelia garinii* Genotypes in *Ixodes ricinus* Ticks, Slovakia. *Int J Environ Res Public Health* 17, 3607. <https://doi.org/10.3390/ijerph17103607>
- Mysterud, A., Heylen, D.J.A., Matthysen, E., Garcia, A.L., Jore, S., Viljugrein, H., 2019. Lyme neuroborreliosis and bird populations in northern Europe. *Proc Biol Sci* 286, 20190759. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0759>
- Newman, M.E.J., 2003. The Structure and Function of Complex Networks. *SIAM Rev.* 45, 167–256. <https://doi.org/10.1137/S003614450342480>
- Norte, A.C., da Silva, L.P., Tenreiro, P.J.Q., Felgueiras, M.S., Araújo, P.M., Lopes, P.B., Matos, C., Rosa, A., Ferreira, P.J.S.G., Encarnação, P., Rocha, A., Escudero, R., Anda, P., Nuncio, M.S., Lopes de Carvalho, I., 2015. Patterns of tick infestation and their *Borrelia burgdorferi* s.l. infection in wild birds in Portugal. *Ticks Tick Borne Dis* 6, 743–750. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2015.06.010>
- Norte, A.C., de Carvalho, I.L., Ramos, J.A., Gonçalves, M., Gern, L., Nuncio, M.S., 2012. Diversity and seasonal patterns of ticks parasitizing wild birds in western Portugal. *Exp Appl Acarol* 58, 327–339. <https://doi.org/10.1007/s10493-012-9583-4>
- Norte, A.C., Lopes de Carvalho, I., Nuncio, M.S., Ramos, J.A., Gern, L., 2013. Blackbirds *urdus merula* as competent reservoirs for *orrelia turdi* and *orrelia valaisiana* in Portugal: evidence from a xenodiagnostic experiment. *Environmental Microbiology Reports* 5, 604–607. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12058>
- Norte, A.C., Margos, G., Becker, N.S., Albino Ramos, J., Nuncio, M.S., Fingerle, V., Araújo, P.M., Adamík, P., Alivizatos, H., Barba, E., Barrientos, R., Cauchard, L., Csörgő, T., Diakou, A., Dingemans, N.J., Doligez, B., Dubiec, A., Eeva, T., Flaisz, B., Grim, T., Hau, M., Heylen, D., Hornok, S., Kazantzidis, S., Kováts, D., Krause, F., Literak, I., Mänd, R., Montesana, L., Morinay, J., Mutanen, M., Neto, J.M., Nováková, M., Sanz, J.J., Pascoal da Silva, L., Sprong, H., Tirri, I.-S., Török, J., Trilar, T., Tyller, Z., Visser, M.E., Lopes de Carvalho, I., 2020. Host dispersal shapes the population structure of a tick-borne bacterial pathogen. *Mol Ecol* 29, 485–501. <https://doi.org/10.1111/mec.15336>
- Opsahl, T., Agneessens, F., Skvoretz, J., 2010. Node centrality in weighted networks: Generalizing degree and shortest paths. *Social Networks* 32, 245–251. <https://doi.org/10.1016/j.socnet.2010.03.006>
- Pajoro, M., Pistone, D., Varotto Boccuzzi, I., Mereghetti, V., Bandi, C., Fabbri, M., Scattorin, F., Sasseria, D., Montagna, M., 2018. Molecular screening for bacterial pathogens in ticks (*Ixodes ricinus*) collected on migratory birds captured in northern Italy. *Folia Parasitol (Praha)* 65, 2018.008. <https://doi.org/10.14411/fp.2018.008>
- Pecout, H., Beauguitte, L., Fernandez, M., 2023. Analyse de réseau avec igrph.
- Pedersen, B.N., Jenkins, A., Kjelland, V., 2020. Tick-borne pathogens in *Ixodes ricinus* ticks collected from migratory birds in southern Norway. *PLoS One* 15, e0230579. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230579>
- Pérez-Eid, C., 2007. Les Tiques : identification, biologie, importance médicale et vétérinaire.
- Perrin, A., Glazot, O., Christe, P., 2025. Migratory birds spread their haemosporidian parasites along the world's major migratory flyways. *Oikos* e11012. <https://doi.org/10.1111/oik.11012>

- Poulin, R., 2010. Network analysis shining light on parasite ecology and diversity. *Trends in Parasitology* 26, 492–498. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2010.05.008>
- Randolph, S.E., Gern, L., Nuttall, P.A., 1996. Co-feeding ticks: Epidemiological significance for tick-borne pathogen transmission. *Parasitology Today* 12, 472–479. [https://doi.org/10.1016/S0169-4758\(96\)10072-7](https://doi.org/10.1016/S0169-4758(96)10072-7)
- Rataud, A., 2022. Eco-épidémiologie du système Oiseaux-Tiques-Borrelia (These de doctorat). Paris Est.
- Rataud, A., Drouin, A., Bournez, L., Pisanu, B., Moutailler, S., Henry, P.-Y., Marsot, M., 2024. Contributions of birds to the feeding of ticks at host community level: Effects of tick burden, host density and yearly fluctuations. *Ticks Tick Borne Dis* 15, 102390. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2024.102390>
- Rataud, A., Galon, C., Bournez, L., Henry, P.-Y., Marsot, M., Moutailler, S., 2022. Diversity of Tick-Borne Pathogens in Tick Larvae Feeding on Breeding Birds in France. *Pathogens* 11, 946. <https://doi.org/10.3390/pathogens11080946>
- Ravasz, E., Somera, A.L., Mongru, D.A., Oltvai, Z.N., Barabási, A.-L., 2002. Hierarchical Organization of Modularity in Metabolic Networks. *Science* 297, 1551–1555. <https://doi.org/10.1126/science.1073374>
- Richter, D., Debski, A., Hubalek, Z., Matuschka, F.-R., 2012. Absence of Lyme disease spirochetes in larval *Ixodes ricinus* ticks. *Vector Borne Zoonotic Dis* 12, 21–27. <https://doi.org/10.1089/vbz.2011.0668>
- Robinson, R., Julliard, R., Saracco, J., 2009. Constant effort: Studying avian population processes using standardised ringing. *Ringin & Migration* 24, 199–204. <https://doi.org/10.1080/03078698.2009.9674392>
- Rollins, R.E., Mouchet, A., Margos, G., Chitimia-Dobler, L., Fingerle, V., Becker, N.S., Dingemans, N.J., 2021. Repeatable differences in exploratory behaviour predict tick infestation probability in wild great tits. *Behav Ecol Sociobiol* 75, 48. <https://doi.org/10.1007/s00265-021-02972-y>
- Santos-Silva, M.M., Sousa, R., Santos, A.S., Melo, P., Encarnação, V., Bacellar, F., 2006. Ticks parasitizing wild birds in Portugal: detection of *Rickettsia aeschlimannii*, *R. helvetica* and *R. massiliae*. *Exp Appl Acarol* 39, 331–338. <https://doi.org/10.1007/s10493-006-9008-3>
- Scharf, W., 2009. Immature Ticks on Birds: Temporal Abundance and Reinfestation. *Northeastern Naturalist* 11, 143–150. [https://doi.org/10.1656/1092-6194\(2004\)011\[0143:ITOBTA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1656/1092-6194(2004)011[0143:ITOBTA]2.0.CO;2)
- Socolovschi, C., Mediannikov, O., Raoult, D., Parola, P., 2009. The relationship between spotted fever group *Rickettsiae* and ixodid ticks. *Vet Res* 40, 34. <https://doi.org/10.1051/vetres/2009017>
- Sormunen, J.J., Klemola, T., Vesterinen, E.J., 2022. Ticks (Acari: Ixodidae) parasitizing migrating and local breeding birds in Finland. *Exp Appl Acarol* 86, 145–156. <https://doi.org/10.1007/s10493-021-00679-3>
- Stańczak, J., Biernat, B., Racewicz, M., Zalewska, M., Matyjasek, A., 2018. Prevalence of different *Rickettsia* spp. in *Ixodes ricinus* and *Dermacentor reticulatus* ticks (Acari: Ixodidae) in north-eastern Poland. *Ticks Tick Borne Dis* 9, 427–434. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2017.12.010>
- Stanek, G., Wormser, G.P., Gray, J., Strle, F., 2012. Lyme borreliosis. *Lancet* 379, 461–473. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(11\)60103-7](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(11)60103-7)
- Stich, R.W., Schaefer, J.J., Bremer, W.G., Needham, G.R., Jittapalpong, S., 2008. Host surveys, ixodid tick biology and transmission scenarios as related to the tick-borne pathogen, *Ehrlichia canis*. *Veterinary Parasitology* 158, 256–273. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2008.09.013>
- Sürth, V., Lopes de Carvalho, I., Núncio, M.S., Norte, A.C., Kraiczy, P., 2021. Bactericidal activity of avian complement: a contribution to understand avian-host tropism of Lyme borreliae. *Parasit Vectors* 14, 451. <https://doi.org/10.1186/s13071-021-04959-0>
- Tälleklint, L., Jaenson, T.G., 1994. Transmission of *Borrelia burgdorferi* s.l. from mammal reservoirs to the primary vector of Lyme borreliosis, *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae), in Sweden. *J Med Entomol* 31, 880–886. <https://doi.org/10.1093/jmedent/31.6.880>
- Vacher, C., Piou, D., Desprez-Loustau, M.-L., 2008. Architecture of an Antagonistic Tree/Fungus Network: The Asymmetric Influence of Past Evolutionary History. *PLOS ONE* 3, e1740. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001740>
- Vandekerckhove, O., De Buck, E., Van Wijngaerden, E., 2021. Lyme disease in Western Europe: an emerging problem? A systematic review. *Acta Clin Belg* 76, 244–252. <https://doi.org/10.1080/17843286.2019.1694293>

- Voordouw, M.J., 2015. Co-feeding transmission in Lyme disease pathogens. *Parasitology* 142, 290–302. <https://doi.org/10.1017/S0031182014001486>
- Wang, J., Mo, H., Wang, F., Jin, F., 2011. Exploring the network structure and nodal centrality of China's air transport network: A complex network approach. *Journal of Transport Geography* 19, 712–721. <https://doi.org/10.1016/j.jtrangeo.2010.08.012>
- Wasserman, S., Faust, K., 1994. *Social Network Analysis: Methods and Applications*. Cambridge University Press.
- Weitz, J.S., Poisot, T., Meyer, J.R., Flores, C.O., Valverde, S., Sullivan, M.B., Hochberg, M.E., 2013. Phage–bacteria infection networks. *Trends in Microbiology* 21, 82–91. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2012.11.003>
- Welc-Fałęciak, R., Bajer, A., Paziewska-Harris, A., Baumann-Popczyk, A., Siński, E., 2012. Diversity of *Babesia* in *Ixodes ricinus* ticks in Poland. *Adv Med Sci* 57, 364–369. <https://doi.org/10.2478/v10039-012-0023-9>
- Wilhelmsson, P., Jaenson, T.G.T., Olsen, B., Waldenström, J., Lindgren, P.-E., 2020. Migratory birds as disseminators of ticks and the tick-borne pathogens *Borrelia* bacteria and tick-borne encephalitis (TBE) virus: a seasonal study at Ottenby Bird Observatory in South-eastern Sweden. *Parasit Vectors* 13, 607. <https://doi.org/10.1186/s13071-020-04493-5>
- Wolcott, K.A., Margos, G., Fingerle, V., Becker, N.S., 2021. Host association of *Borrelia burgdorferi* sensu lato: A review. *Ticks Tick Borne Dis* 12, 101766. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2021.101766>
- Zajac, Z., Kulisz, J., Bartosik, K., Woźniak, A., Dzierżak, M., Khan, A., 2021. Environmental determinants of the occurrence and activity of *Ixodes ricinus* ticks and the prevalence of tick-borne diseases in eastern Poland. *Sci Rep* 11, 15472. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-95079-3>