

## MODELISATION DE LA DYNAMIQUE DE POPULATION D'*IXODES RICINUS* : INFLUENCE DE LA MIGRATION DES HÔTES \*

Thierry Hoch<sup>1,2</sup>, Yannick Monnet<sup>1,2,3</sup> et Albert Agoulon<sup>1,2</sup>

### RESUME

Les tiques jouent un rôle majeur dans la propagation des maladies vectorielles car elles peuvent transmettre de nombreux agents pathogènes (virus, bactéries, protozoaires), potentiellement dangereux pour l'animal et/ou l'Homme. La modélisation épidémiologique est un outil puissant pour tester des stratégies de maîtrise des maladies. Dans le cas des maladies vectorielles, elle nécessite de modéliser dans un premier temps la dynamique de population du vecteur, en l'occurrence la tique *Ixodes ricinus*. Ce travail présente le modèle développé qui permet de simuler le cycle de cette tique en fonction de facteurs biotique (densité d'hôtes) et abiotique (température). Ce modèle a ensuite été appliqué à différents habitats (zone boisée et prairie, séparées par un écotone) entre lesquels les hôtes migrent. Les résultats montrent une simulation réaliste de l'évolution des densités de tiques. De plus, les résultats du modèle multi-habitats soulignent la forte influence de la migration des hôtes entre habitats. Le bois apparaît comme une source de tiques pour la prairie, qui peut être considérée comme un puits. Ce modèle doit par la suite intégrer la propagation des agents pathogènes.

**Mots-clés** : Tique, dynamique de population, modèle, migration.

### SUMMARY

Ticks play a major role in the spread of vector-borne diseases since they can transmit various pathogens (viruses, bacteria, protozoa) potentially harmful to animals and/or humans. Epidemiological modelling is a powerful tool to evaluate strategies of disease control. For vector-borne diseases, it requires to first develop a model of the vector's population dynamics, in our case that of the tick *Ixodes ricinus*. This work presents a model that makes it possible to simulate the cycle of the tick depending on biotic (host density) or abiotic (temperature) factors. This model was applied to various habitats (woodland and meadows, separated by an ecotone) between which hosts migrate. The results show a realistic simulation of changes in tick density. Furthermore, the results from the multi-habitat model underline the strong influence of host migration between habitats. Woodland appears as a source of ticks for the meadows, which in turn can be considered as a sink. The spread of pathogens is to be included in this model in the future.

**Keywords** : Tick, Population dynamics, Model, Migration.



\* Texte de la communication orale présentée lors des Journées AEEMA, 22-23 mai 2008

<sup>1</sup> INRA, UMR1300 Unité Bio-Agression, Epidémiologie et analyse de risque, BP 40706, F-44307 Nantes, France

<sup>2</sup> ENVN, UMR1300 Unité Bio-Agression, Epidémiologie et analyse de risque, BP 40706, F-44307 Nantes, France

<sup>3</sup> Adresse actuelle : UMR INRA-AgroCampus Bio3P, BP 35327, F-35653 Le Rheu, France

---

## I - INTRODUCTION

---

Les tiques sont vectrices de nombreux agents pathogènes (bactéries, virus, protozoaires) qui peuvent affecter la santé humaine et/ou animale. A titre d'exemple, les tiques sont les vecteurs de la maladie de Lyme et de l'encéphalite à tiques pour l'Homme, ainsi que des babésioses animales.

La modélisation en épidémiologie, discipline en développement, permet de synthétiser et de comprendre les processus intervenant dans la propagation des agents pathogènes, mais aussi de tester des scénarios de maîtrise de cette propagation. Dans le cas particulier des maladies à transmission vectorielle, le développement de modèles nécessite de prendre en compte l'écologie et la dynamique de population du vecteur impliqué dans le cycle hôte - vecteur - parasite. Ainsi, les modèles développés aux Etats-Unis pour simuler la propagation de *Borrelia burgdorferi*, agent de la maladie de Lyme, sont fondés sur un modèle de dynamique de population de la tique vectrice, *Ixodes scapularis* [Mount *et al.*, 1997]. Concernant *Ixodes ricinus*, espèce de tique la plus répandue en Europe, certains auteurs ont recensé ou proposé des formalisations mathématiques concernant certains processus du cycle de développement

[Gardiner *et al.*, 1981 ; Randolph, 2004]. Néanmoins, la simulation complète de la dynamique de population de tiques réalisée par Gardiner et Gettinby [1983] ne prend pas en compte l'influence de la densité d'hôtes et du type de végétation sur les processus respectifs d'attachement à l'hôte et de mortalité.

L'essentiel des modèles développés jusqu'à présent est appliqué à des zones homogènes, principalement des zones boisées. Toutefois, l'hétérogénéité intrinsèque du paysage doit être prise en compte, d'autant plus lorsque l'on s'intéresse à des agents transmissibles aux bovins dans les prairies, tels que *Babesia divergens*, responsable de la babésiose bovine. Il apparaît donc important d'étudier pour *I. ricinus* l'influence des connections entre les habitats, *via* la migration des hôtes, sur l'évolution des densités de tiques au cours du temps.

Ce travail vise donc à présenter un modèle de simulation du cycle d'*I. ricinus*, puis de spatialiser ce modèle afin de tester l'influence de la migration des hôtes entre les différents habitats pris en compte.

---

## II - DESCRIPTION DU MODELE ET DES SIMULATIONS

---

Nous distinguerons la description du modèle démographique, qui décrit l'évolution temporelle des différentes variables considérées dans la dynamique de population, du modèle multi-habitats, qui prend en compte la spatialisation du modèle démographique.

### 1. MODELE DEMOGRAPHIQUE

#### 1.1. STRUCTURE DU MODELE

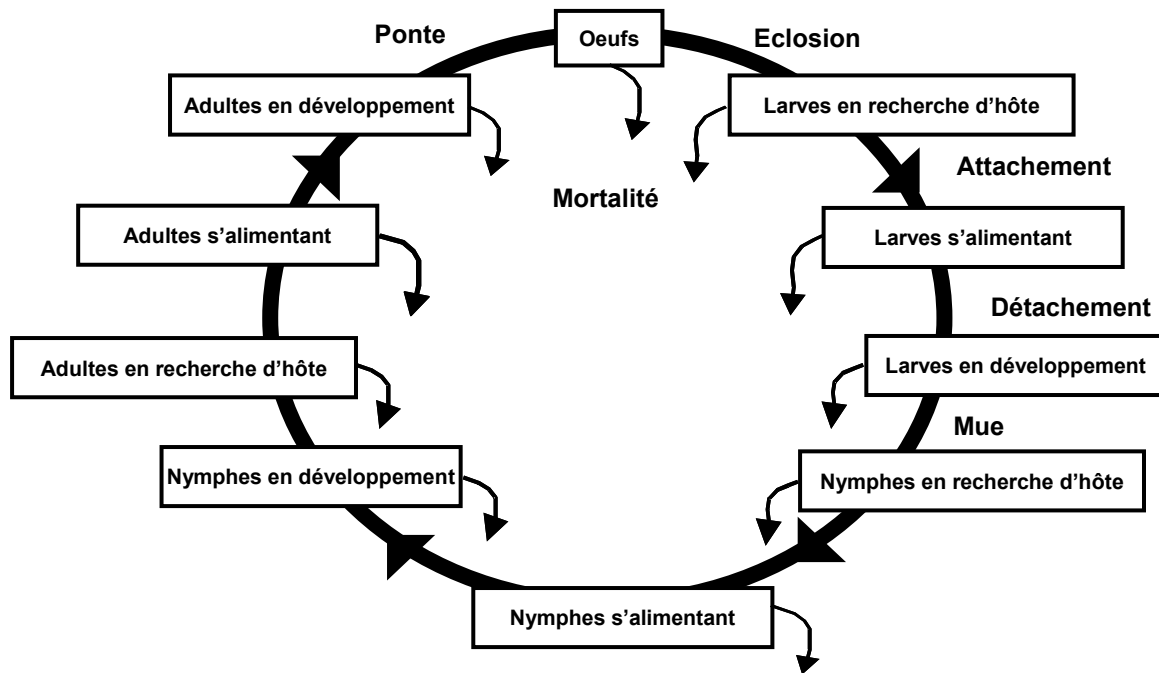
Le schéma conceptuel détaillé à la figure 1 s'inspire des travaux réalisés pour *Rhipicephalus appendiculatus* [Randolph et Rogers, 1997] et *I. scapularis* [Ogden *et al.*, 2005]. La biologie de cette dernière espèce, triphasique et télotrope, est proche de celle d'*I.*

*ricinus*. La structure du modèle est régie par les principes suivants :

- nous avons distingué quatre stades dans le cycle de la tique : œuf, larve, nymphe et adulte,
- pour les stades larvaire, nymphal et adulte, nous avons considéré trois phases : en développement, en recherche d'hôte et en alimentation.

Nous avons par ailleurs considéré que les larves et les nymphes pouvaient se nourrir sur des Micro-Mammifères (MM) ou sur des Grands Mammifères (GM), tandis que les adultes ne se fixaient que sur des GM.

Figure 1  
Schéma conceptuel du modèle de dynamique de population



1.2. EQUATIONS DU MODELE

Le modèle est déterministe en temps discret, avec un pas de temps d'un jour. Les différentes variables sont exprimées en densité (en ind.100 m<sup>-2</sup>, où ind indique le nombre d'individus). Si on se focalise sur le stade nymphal, le système d'équations est le suivant :

$$\begin{cases} N_{RH}(t+1) - N_{RH}(t) = L_{D_{k>1}}(t) - N_{RH}(t) \cdot (P_{RHN} + \mu_{NRH}) \\ N_A(t+1) - N_A(t) = N_{RH}(t) \cdot P_{RHN} - N_G(t) - N_A(t) \cdot \mu_{NA} \\ N_D(t+1) - N_D(t) = N_G(t) - N_D(t) \cdot \mu_{ND} - N_{D_{k>1}}(t) \end{cases} \quad (1)$$

Les variables  $N_{D_{k>1}}(t)$ ,  $N_{RH}(t)$  et  $N_A(t)$  représentent respectivement la densité de nymphes qui ont terminé leur développement, les individus en recherche d'hôtes et en alimentation.  $N_G(t)$  représente les nymphes gorgées, qui ont donc fini leur phase d'alimentation. Les paramètres  $\mu$  appliqués à chaque variable figurent les taux de mortalité et  $P_{RHN}$  la probabilité pour un individu de trouver un hôte.

Les différents processus pris en compte dans le modèle et les formalisations associées sont décrits plus loin.

1.2.1. Ponte

Le nombre maximal d'œufs pondus par femelle diffère suivant les saisons (2 000 œufs en hiver et au printemps, 1 000 œufs sinon). Ce nombre maximal est modulé par un facteur densité-dépendant, fonction du nombre de femelles par hôte, suivant l'équation suivante :

$$f_p = 1 - \left( \alpha + \left( \beta \cdot \ln \left( 1 + \frac{Ad_A}{DH_{GM}} \right) \right) \right) \quad (2)$$

où  $DH_{GM}$  et  $Ad_A$  sont respectivement la densité d'hôtes (GM dans ce cas) et les adultes en alimentation,  $\alpha$  et  $\beta$  sont des paramètres.

1.2.2. Développement

Des taux de développement journaliers température-dépendants sont appliqués aux individus. Lorsque la somme des taux de développement appliquée à une cohorte journalière atteint 1, le développement des individus concernés est considéré comme achevé. Les taux de développement journaliers varient selon les stades et les saisons et sont dépendants de la température (T) suivant une équation du second degré

[Randolph *et al.*, 2002]. Par exemple, l'équation est la suivante au printemps pour les nymphes :

$$K_{N\text{printemps}}(T) = 4 \cdot 10^{-5} \cdot T^2 + 0,0002 \cdot T - 0,0026 \quad (3)$$

### 1.2.3. Recherche d'hôtes

La probabilité de trouver un hôte est dépendante de la densité d'hôtes, suivant l'équation décrite par Mount *et al.* [1997]. La probabilité globale est la somme des probabilités de rencontre d'un hôte MM et GM.

$$P_{RHN} = a_1 \cdot DH_{MM}^b + a_2 \cdot DH_{GM}^b \quad (4)$$

où  $a_1$  et  $a_2$  sont des paramètres spécifiques au stade, tandis que  $b$  est constant.

### 1.2.4. Mortalité

Les taux de mortalité diffèrent suivant le stade et la phase considérée. De plus, pendant la phase d'alimentation, le taux dépend de la densité des individus sur l'hôte. Soit, pour les nymphes :

$$\mu_{NjA} = \mu_{NjA0} + \gamma \cdot \ln \left( 1 + \frac{N_{Aj}}{100 \cdot DH_j} \right) \quad (5)$$

L'indice  $j$  représente le type d'hôte (1 pour MM, 2 pour GM). Le taux de mortalité basal  $\mu_{A0}$  dépend du stade et de l'hôte.

La valeur des paramètres utilisés dans ce modèle démographique provient d'études réalisées pour *I. scapularis* [Mount *et al.*, 1997 ; Ogden *et al.*, 2005]. Des valeurs concernant le développement [Gardiner et Gray, 1986 ; Randolph *et al.*, 2002] et la mortalité [Daniel *et al.*, 1976] d'*I. ricinus* ont été prises en compte.

## 2. MODELE MULTI-HABITATS

L'application du modèle démographique décrit ci-dessus a été réalisée sur trois habitats en connexion : une zone boisée, une prairie et une zone intermédiaire entre les deux, l'écotone. La figure 2 synthétise le schéma conceptuel du modèle multi-habitats, qui indique les migrations d'hôtes ainsi que les surfaces associées à chacun des habitats.

### 2.1. EQUATION DE MIGRATION

L'équation est identique pour MM et GM. Soit, pour les nymphes :

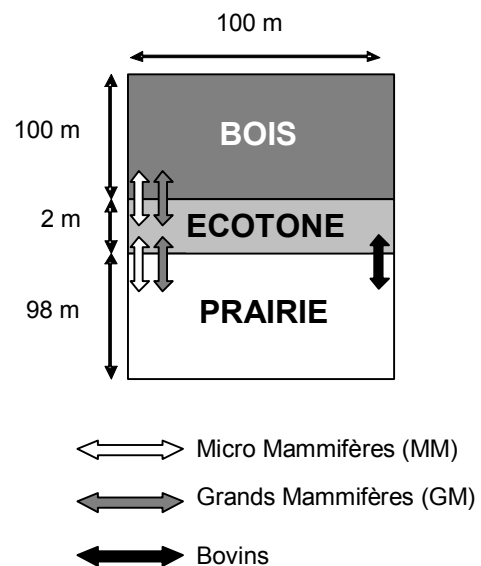
$$N_{Abj}(t+1) - N_{Abj}(t) = N_{RHb}(t) \cdot PRH_{Nj} - N_{Gb}(t) \cdot N_{Abj}(t) \cdot \mu_{NAj} + M_{ebj} \cdot N_{Aej}(t) - M_{bej} \cdot N_{Abj}(t) \quad (6)$$

$M_{ebj}$  représente le taux de migration des MM ( $j=1$ ) ou GM ( $j=2$ ) entre l'écotone et le bois. Le taux de migration du bois vers l'écotone  $M_{bej}$  est calculé à partir de  $M_{ebj}$  de façon à ce que le nombre d'hôtes passant d'un habitat à l'autre soit identique.

En ce qui concerne les bovins, les densités de tiques présentes sur ces hôtes sont homogénéisées à chaque pas de temps entre l'écotone et la prairie.

Figure 2

Schéma décrivant le modèle multi-habitats



### 2.2. PARAMETRES APPLIQUES AUX HABITATS

Les habitats considérés diffèrent, d'une part, selon le taux de mortalité qui y est appliqué (aux tiques en développement et en recherche d'hôtes), d'autre part, suivant la densité des hôtes. Un facteur multiplicatif a été appliqué aux taux de mortalité employés pour le bois. Ce facteur, qui découle des valeurs de taux de survie dans les différents milieux [Mount *et al.*, 1997], vaut respectivement 1,25 et 4 pour l'écotone et la prairie. Nous avons considéré que les chevreuils constituaient l'essentiel des GM et que leur densité était de  $0,1 \text{ ind. ha}^{-1}$  quel que soit le milieu, soit une valeur intermédiaire par rapport à celles reportées dans la littérature (de  $0,03$  à  $0,2 \text{ ha}^{-1}$  [Boisauvert et Boutin, 1990]). Pour les MM, les valeurs de densité valent respectivement 90,

60 et 30 ind.ha<sup>-1</sup> dans le bois, l'écotone et la prairie, d'après Mermod *et al.* [1973]. La densité de bovins a été fixée à 1,3 ind. ha<sup>-1</sup>, soit une valeur moyenne observée dans le cas de systèmes laitiers herbagers [Chatellier et Vérité, 2003].

### 3. SIMULATIONS

Le modèle a été étudié de manière théorique, d'une part, en considérant l'évolution de la densité de tiques dans un milieu homogène (modèle démographique), d'autre part, en prenant en compte l'hétérogénéité du milieu (modèle multi-habitats). Dans le premier cas, nous avons simulé l'évolution des densités pour les différents stades au cours du temps en introduisant une ponte de 2 000 œufs au printemps (début juin). Il s'agissait de pouvoir simuler le cycle de la tique et l'apparition des différents pics pour les stades en recherche d'hôte.

Concernant le modèle multi-habitats, nous avons testé l'influence, dans le modèle précédemment décrit, de différentes valeurs du taux de migration : 0 (soit aucune migration), 0,2 et 0,4 j<sup>-1</sup>. Cette influence a été évaluée à partir de simulations de la densité de nymphes en recherche d'hôtes, sans prendre en compte les bovins. L'influence des bovins dans le système a été étudiée par la suite en comparant la densité de nymphes au pic avec ou sans la présence de bovins, dans les trois habitats.

La température considérée dans le modèle est issue d'une équation sinusoïdale :

$$T(t) = \theta_0 + \theta_1 \cdot \sin\left(\frac{2}{365} \cdot \pi \cdot t - \frac{3}{5} \cdot \pi\right) \quad (7)$$

Les valeurs de  $\theta_0$  et  $\theta_1$  (10°C dans chacun des cas) ont été choisies afin de simuler des densités de tiques en milieu tempéré.

---

## III - RESULTATS

---

### 1. RESULTATS DU MODELE DEMOGRAPHIQUE

A la suite d'une ponte printanière de 2 000 œufs, la simulation fait apparaître une succession de pics d'activité pour les individus en recherche d'hôte (figure 3). Un premier pic de larves en recherche d'hôte apparaît au cours du premier été. On constate par la suite deux pics de larves qui apparaissent respectivement deux et trois ans après la ponte, correspondant à une deuxième génération. Nous avons prolongé la simulation jusqu'à obtention d'un équilibre dans le cycle annuel des différentes phases. A l'équilibre, les pics de larves, de nymphes et d'adultes en recherche d'hôte valent respectivement 683,4, 61,9 et 7,4 ind.100m<sup>-2</sup>.

### 2. RESULTATS DU MODELE MULTI-HABITATS

#### 2.1. INFLUENCE DU TAUX DE MIGRATION

Afin de montrer l'influence du taux de migration, nous avons représenté sur la figure 4 l'évolution de la densité de nymphes en recherche d'hôte au cours du temps, pour les trois taux de migration considérés (0, 0,2 et 0,4 j<sup>-1</sup>), et ce dans le bois et la prairie. D'après le

modèle, il apparaît donc que sans migration, les tiques ne peuvent être présentes dans la prairie. Dans cette dernière zone, les densités de nymphes en recherche d'hôte sont par ailleurs d'autant plus élevées que le taux de migration est important. En revanche, la migration des hôtes n'a pas d'influence sur les densités simulées dans les zones boisées. Ceci est dû au fait que les densités de tiques dans le bois sont beaucoup plus importantes que dans les prairies et que la migration n'y a donc que peu d'impact.

#### 2.2. INFLUENCE DES BOVINS

Les hôtes bovins ont été introduits dans le système, dans la prairie et l'écotone, et leur influence a été testée en comparant le pic maximal de densité de nymphes en recherche d'hôte dans les trois habitats considérés (tableau 1). Cette comparaison fait apparaître que les bovins font décroître les densités de nymphes dans tous les milieux considérés. Les bovins enlèvent des nymphes de l'écotone, qui se détachent dans la prairie, où le taux de mortalité est plus fort. De plus, l'équilibre entre le bois et l'écotone se fait à des niveaux de densité plus faibles du fait de la diminution des densités dans l'écotone.

Figure 3

Evolution simulée des densités de larves, nymphes et adultes en recherche d'hôte, à partir d'une ponte ayant lieu au temps 0, correspondant à une ponte de 2000 œufs, au mois de juin

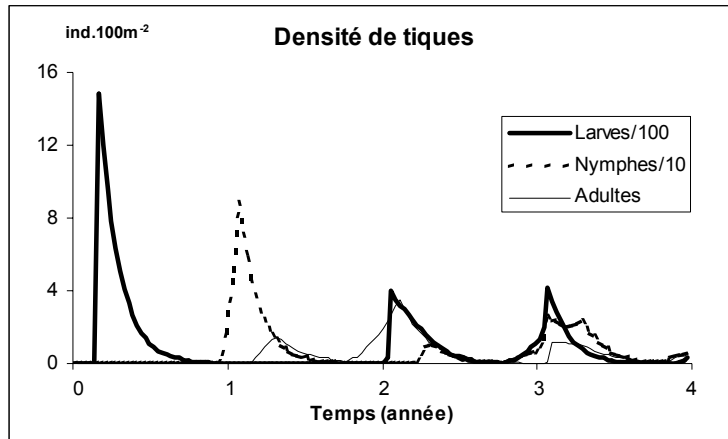


Figure 4

Test de l'influence du taux de migration ( $m$ , en  $j^{-1}$ ), sur l'évolution des densités de nymphes en recherche d'hôte dans le bois (a), pour lequel les trois courbes sont confondues, et la prairie (b)

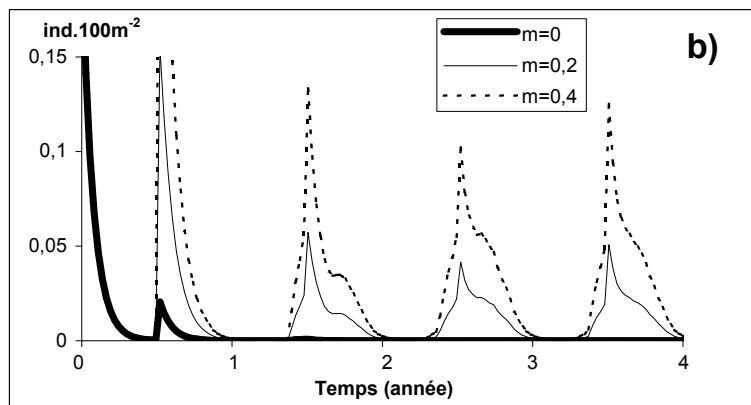
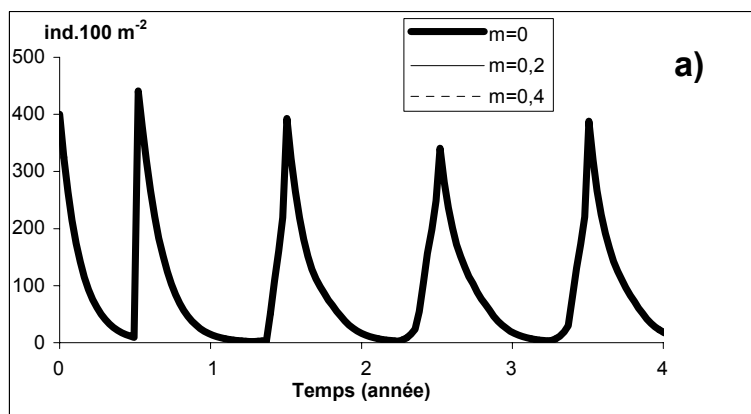


Tableau 1

Densité maximale de nymphes en recherche d'hôte (ind.100 m<sup>-2</sup>) à l'équilibre, simulée pour les différents habitats, en considérant ou non la présence des bovins

	Sans bovins	Avec bovins
Bois	435,36	434,93
Ecotone	100,82	84,15
Prairie (x 1000)	57,65	49,25

#### IV - DISCUSSION

Le modèle démographique développé dans cette étude permet de simuler la dynamique de population d'*I. ricinus* en prenant en compte les principaux processus biologiques intervenant et en considérant l'influence de facteurs biotique (densités d'hôtes) et abiotique (température) sur cette dynamique. Afin de pouvoir par la suite intégrer des processus de propagation d'agents pathogènes, nous avons choisi de concevoir un modèle aussi simple que possible. Ainsi, nous n'avons pas considéré de diapause au cours du développement, ce qui paraît pertinent dans le cadre d'une application à un milieu tempéré [Gray, 1991]. Ce modèle a permis une description réaliste du cycle de la tique. En effet, d'après Gray [1991], le cycle d'*I. ricinus* varie entre deux et six ans, mais se situe souvent aux alentours de trois ans. Les cycles simulés, de l'ordre de deux à trois ans se situent dans cet intervalle. Par ailleurs, les taux de survie simulés entre les stades larvaires et nymphaux, puis entre les stades nymphaux et adultes valent respectivement environ 8 et 11%. Des pourcentages de cet ordre ont été rapportés par Mount *et al.* [1993] pour *Amblyomma americanum*, et Randolph et Craine [1995] pour *I. ricinus*.

A la suite de cette validation qualitative du modèle démographique, la prise en compte de plusieurs habitats et des migrations d'hôtes entre ces habitats a mis en évidence l'importance de ces migrations sur la dynamique de population d'*I. ricinus* et sur leur présence dans des milieux défavorables tels que les prairies. En effet, d'après le modèle multi-habitats, les bois jouent le rôle de source de tiques pour les prairies, qui forment un

puits. Ces résultats corroborent les données publiées par Boyard *et al.* [2007], qui montrent une relation statistique entre la densité de nymphes dans une prairie et (i) la présence d'un bois à proximité, (ii) la densité de nymphes dans ce bois. La modélisation permet de simuler de manière dynamique les densités de tiques et les résultats issus de ce modèle sont en concordance avec ceux de Gaff et Gross [2007], dont le modèle théorique n'est pas appliqué à une espèce particulière. Dans ce modèle comme dans le nôtre, la migration a été considérée de manière simple *via* des taux de migration constants et l'une des perspectives de notre travail serait de prendre en compte explicitement les mouvements d'animaux, par le biais par exemple de modèles individus-centrés.

L'influence des bovins sur les densités de tiques globales dans le système est faible, mais ces densités diminuent quel que soit l'habitat considéré. Cette diminution est liée au fait que les bovins occupent des habitats peu favorables au développement des tiques.

Cette étude de modélisation souligne la nécessité de prendre en compte l'hétérogénéité des milieux et des habitats en épidémiologie, particulièrement dans le cas des maladies à transmission vectorielle. Pour ces dernières, l'écologie et la dynamique de population du vecteur peuvent fortement varier dans l'espace. Ce type d'approche s'intègre par conséquent dans le cadre de l'épidémiologie spatiale qui étudie les variations spatiales des risques et de l'incidence des maladies [Ostfeld *et al.*, 2005].

## BIBLIOGRAPHIE

- Boisaubert B., Boutin J.M. - Le chevreuil. Hatier Faune Sauvage, Paris, France, 1990, 228 pp.
- Boyard C., Barnouin J., Gasqui P., Vourc'h G. - Local environmental factors characterizing *Ixodes ricinus* nymph abundance in grazed permanent pastures for cattle. *Parasitology*, 2007, **134**, 987-994.
- Chatellier V., Vérité R. - L'élevage bovin et l'environnement en France : le diagnostic justifie-t-il des alternatives techniques ? *INRA Prod. Anim.*, 2003, **19**, 231-249.
- Daniel M., Cerny V., Dusbabek F., Honzakova E., Olejnicek J. - Influence of microclimate on the life cycle of the common tick *Ixodes ricinus* (L.) in thermophilic oak forest. *Folia Parasit.*, 1976, **23**, 327-342.
- Gaff H., Gross L. - Modeling tick-borne disease: a metapopulation model. *B. Math. Biol.*, 2007, **69**, 265-288.
- Gardiner W.P., Gettinby G. - A weather-based prediction model for the life-cycle of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. *Vet. Parasitol.*, 1983, **13**, 77-84.
- Gardiner W.P., Gray J.S. - A computer simulation of the effects of specific environmental factors on the development of the sheep tick *Ixodes ricinus* L. *Vet. Parasitol.*, 1986, **19**, 133-144.
- Gardiner W.P., Gettinby G., Gray J.S. - Models based on weather for the development phases of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. *Vet. Parasitol.*, 1981, **9**, 75-86.
- Gray J.S. - The development and seasonal activity of the tick *Ixodes ricinus*: a vector of Lyme borreliosis. *Rev. Med. Vet. Entomol.*, 1991, **79**, 323-333.
- Mermod C., Aeschlimann A., Graf J.F. - Ecologie et éthologie d'*Ixodes ricinus* Linné 1758, en Suisse (Acarina, Ixodoidea). Première note : fluctuations numériques. *Acarologia*, 1973, **15**, 197-204.
- Mount G.A., Haile D.G., Barnard D.R., Daniels E. - New version of LSTSIM for computer simulation of *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae) population dynamics. *J. Med. Entomol.*, 1993, **30**, 843-857.
- Mount G.A., Haile D.G., Daniels E. - Simulation of blacklegged tick (Acari: Ixodidae) population dynamics and transmission of *Borrelia burgdorferi*. *J. Med. Entomol.*, 1997, **34**, 461-484.
- Ogden N.H., Bigras-Poulin M., O'Callaghan C.J., Barker I.K., Lindsay L.R., Maarouf A., Smoyer-Tomic K.E., Waltner-Toews D., Charron D. - A dynamic population model to investigate effects of climate on geographic range and seasonality of the tick *Ixodes scapularis*. *Int. J. Parasitol.*, 2005, **35**, 375-389.
- Ostfeld R.S., Glass G.E., Keesing F. - Spatial epidemiology: an emerging (or re-emerging) discipline. *Trends Ecol. Evol.*, 2005, **20**, 328-336.
- Randolph S.E. - Tick ecology : processes and patterns behind the epidemiological risk posed by ixodid ticks as vectors. *Parasitology*, 2004, **129**, S37-S65.
- Randolph S.E., Craine N.G. - General framework for comparative quantitative studies on transmission of tick-borne diseases using lyme borreliosis in Europe as an exemple. *J. Med. Entomol.*, 1995, **32**, 765-777.
- Randolph S.E., Rogers D.J. - A generic population model for the African tick *Rhipicephalus appendiculatus*. *Parasitology*, 1997, **115**, 265-279.
- Randolph S.E., Green R.M., Hoodless A.N., Peacey M.F. - An empirical quantitative framework for the seasonal population dynamics of the tick *Ixodes ricinus*. *Int. J. Parasitol.*, 2002, **32**, 979-989.

