



Synthèse de l'article

Cascading effects of predator activity on tick-borne disease risk

Renards et risque de transmission de la maladie de Lyme : un effet en cascade.

REFERENCE

Hofmeester TR, Jansen PA, Wijnen HJ, Coipan EC, Fonville M, Prins HHT, Sprong H, van Wieren SE. 2017 Cascading effects of predator activity on tick-borne disease risk. Proc. R. Soc. B 284: 20170453 <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5543215>

Les tiques sont des animaux parasites appartenant à l'embranchement des arthropodes, à la classe des arachnides et à la sous-classe des acariens. Ils ont un cycle complexe incluant des phases successives sur le sol (éclosion, métamorphose, quête d'un hôte) et sur différents hôtes comme des rongeurs au stade larvaire (1^{er} stade de développement) et nymphal (second stade), puis des grands herbivores au stade adulte. Ces tiques peuvent être contaminées, à l'occasion de leurs différents repas sanguins, par des agents pathogènes transmissibles à l'homme comme *Borrelia burgdorferi*. La prévalence de la contamination augmente donc avec le nombre de repas sanguin au cours du cycle de vie de la tique. Comme un repas sanguin est pris à chaque stade, les larves, qui constituent la population la plus nombreuse, sont donc moins contaminées que les nymphes, qui sont à leur tour, moins contaminées que les adultes. La densité de populations de nymphes contaminées constitue le paramètre écologique le plus important pour déterminer le risque de transmission de la maladie à l'homme (cette densité dépendant en premier lieu du nombre absolu des larves contaminées, mais aussi de la densité de populations des hôtes potentiels et de leur charge infectieuse). D'autres paramètres interviennent aussi comme le climat et les caractéristiques de l'habitat qui influent sur la survie des tiques.

Des études antérieures avaient déjà démontré des effets en cascades directs (diminution des hôtes) et indirects (changement du comportement des hôtes) dus aux prédateurs sur la réduction du risque de transmission de la maladie de Lyme.

Levi *et al.* ont ainsi établi en 2012 que l'augmentation du réservoir d'hôtes compétents (c'est à dire capables de se contaminer et de transmettre le pathogène) était le facteur explicatif principal la recrudescence de maladie de Lyme en Amérique du nord.

Ainsi, le déclin du renard roux, prédateur spécialiste de l'hôte le plus compétent pour *Borrelia burgdorferi* (le rongeur *Peromyscus leucopus*), était à l'origine de l'augmentation de la maladie de Lyme. En effet, dans quatre Etats des Etats-Unis, des corrélations fortes ont été mises en évidence entre l'incidence de la maladie de Lyme, l'abondance des coyotes (occupant la niche écologique du renard) et la rareté des renards, alors qu'aucune corrélation n'a été établie entre l'abondance des cerfs (hébergeant les tiques adultes) et la maladie. Cependant, cette étude n'a pas été jusqu'à la mise en évidence, sur le terrain, de relations entre le nombre de nymphes contaminées et les densités de rongeurs.

Par ailleurs, dans la même étude, les chercheurs ont montré que les pressions non létales des prédateurs étaient également susceptibles de réduire la densité de nymphes contaminées en

diminuant les chances de rencontre des hôtes avec les tiques par le biais de modifications de comportement : rongeurs plus craintifs, explorant moins l'environnement et passant plus de temps dans leur refuge en présence de prédateurs.

L'étude de Hofmeester *et al.* s'est attaché à mettre en évidence l'existence d'effets en cascades entre l'activité des prédateurs et la densité des nymphes contaminées pour trois agents pathogènes transmissibles par les tiques (*Borrelia afzelii*, apparenté à *B. burgdorferi*, *B. miyamotoi* and *Candidatus Neoehrlichia mikurensis*).

Les chercheurs ont analysé, dans 20 parcelles forestières de un hectare situées dans 19 forêts des Pays-Bas, la densité des rongeurs, leur taux d'infestation par les trois agents pathogènes, la densité totale des nymphes et la densité des nymphes contaminées. Les sites ont été choisis selon un gradient représentatif de végétation et d'abondance de prédateurs (dans un des sites des mesures ont été prises pour exclure les grands herbivores et les prédateurs et des contrôles par caméras ont permis de vérifier la réalité de cette exclusion).

Le renard roux (*Vulpes vulpes*) était présent dans 18 parcelles sur 20, la martre des pins (*Martes martes*) dans 12 parcelles sur 20, la fouine (*Martes foina*) dans 6 parcelles sur 20 et le putois d'Europe (*Mustela putorius*) dans 5 parcelles sur 20.

Différents indicateurs ont été utilisés dans cette étude :

L'activité des prédateurs, c'est à dire la pression exercée par les prédateurs sur les rongeurs, a été estimée en mesurant le taux de passage par espèce dans des trames instrumentées (en théorie 504 jours de piégeage filmé par parcelle. Certaines parcelles n'ont pas pu bénéficier de 504 jours de piégeage en raison de vols de caméras).

La densité de populations de rongeurs a été établie en utilisant les modèles de « capture-marquage-recapture » d'Otis *et al.*, ou en utilisant le nombre minimum d'individus observé en vie comme estimation de la densité des rongeurs.

Leur charge en tiques a été estimée en comptant le nombre moyen de larves et de nymphes sur les deux espèces de rongeurs, le campagnol roussâtre (*Myodes glareolus*) et le mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) capturés sur chaque parcelle (piégeage pendant trois jours et relevé des pièges toutes les 12 heures). Toutes les tiques identifiées à ce stade étaient de l'espèce *I. ricinus*.

L'abondance totale des larves et nymphes de tiques a été estimée par leur ramassage systématique sur 1200 m² par parcelle, une fois toutes les quatre semaines, d'avril à septembre et en conditions optimales (jours secs, température supérieure à 10°C et végétation inférieure à 60cm de hauteur).

Pour déterminer **la densité de nymphes contaminées**, des analyses ont été effectuées sur toutes les nymphes collectées pour détecter et identifier les trois pathogènes ciblés. Un protocole spécial a été mis au point pour détecter *B. afzelii* pour laquelle aucune méthode de détection n'était disponible. Au travers de ces analyses, le rôle du campagnol et du mulot en tant que réservoir pour *B. miyamotoi* et *Ca. N. mikurensis* en co-infections avec *B. afzelii* a été confirmé. Cela suggère que les larves sont infectées par ces trois agents pathogènes probablement à partir du même prélèvement sanguin. Ceci est moins établi pour *B. miyamotoi*, probablement parce que l'infection par les larves et la transmission trans-ovarienne jouent également un rôle dans la maintenance de ce pathogène, mais pas pour les autres.

Les études statistiques ont ensuite été menées pour déterminer les corrélations entre ces différents paramètres. Des corrections ont été apportées pour lisser les effets des différences d'humidité, de végétation et d'années de prélèvement. Enfin, une parcelle où aucun rongeur n'a été

trouvé a été exclu des analyses et deux autres, où aucun campagnol roussâtre n'a été identifié ont été exclues des analyses de charge en tiques.

Résultats :

Les résultats ont tout d'abord montré de grandes variations entre les parcelles en termes de densité de nymphes contaminées et d'activité des prédateurs.

Densité de populations de rongeurs :

- aucune corrélation n'a été mise en évidence dans cette étude entre l'activité du renard roux et de la fouine et les densités de populations du campagnol ou du mulot. Ce résultat, apparemment contre-intuitif, trouve son explication dans le fait que les sites abritant une forte densité de populations de rongeurs attirent les prédateurs et que consécutivement les corrélations à faible échelle spatiale (moins d'un ha) peuvent cacher la relation prédateurs-proies.

Infestation des rongeurs par les larves ou les nymphes :

- la charge nymphale sur les campagnols et les mulots ne dépend pas de l'activité des prédateurs (bien qu'une tendance négative ait été observée entre la charge nymphale des mulots et l'activité des renards)
- la charge larvaire sur les deux hôtes principaux compétents, le campagnol (*M. glareolus*) et le mulot (*A. sylvaticus*), augmente avec l'abondance des larves, mais diminue avec l'activité de deux prédateurs : le renard roux (*V. vulpes*) et la fouine (*M. foina*)
- aucune corrélation n'a été mise en évidence entre l'abondance des rongeurs et leur charge larvaire moyenne

Abondance totale des nymphes et abondance des nymphes contaminées :

- Dans l'ensemble, l'abondance des nymphes ainsi que l'abondance des nymphes infectées par les trois pathogènes transmis par les tiques -*B. Afzelii*, *B. miyamotoi* et *Ca. Neorhlichia mikurensis* - a augmenté avec la charge larvaire sur ces rongeurs
- Une corrélation négative indirecte a également été démontrée entre l'activité du renard roux et de la fouine et l'abondance totale des nymphes et l'abondance des nymphes contaminées pour les trois agents pathogènes transmis par les tiques via des différences dans la charge larvaire moyenne sur les rongeurs
- aucune corrélation n'a été établie entre les densités de populations de rongeurs et l'abondance des nymphes contaminées pour l'un des agents pathogènes
- Parmi les 16 617 nymphes analysées, les pourcentages de co-infection étaient très faibles.

Ces résultats sont conformes aux études antérieures qui ont démontré que plus il y a de nymphes de tiques, plus elles sont infectées par des pathogènes, mais plus il y a de prédateurs, moins les rongeurs sont infestés par les nymphes de tiques. Ils confirment l'hypothèse selon laquelle les prédateurs, en régulant les populations de rongeurs, diminuent la prévalence des maladies qu'ils transmettent via plusieurs phénomènes : d'une part ils éliminent les rongeurs, d'autre part les rongeurs deviennent moins actifs en présence de prédateurs, ce qui réduit leur taux de rencontre avec les tiques et donc les risques de fixation de celles-ci. Par ailleurs, les rongeurs qui se déplacent plus vont être plus infectés par les tiques, tout en subissant une prédation plus importante. Ce phénomène peut conduire à une prédation sélective des carnivores sur des animaux très infestés. Des recherches supplémentaires restent néanmoins nécessaires pour tester cette dernière hypothèse.

Les renards roux et les fouines hébergent aussi quelques tiques, néanmoins, les auteurs concluent qu'il est peu probable que la corrélation négative entre l'activité des prédateurs et la charge larvaire sur les rongeurs soit causée par un effet de dilution où les prédateurs détourneraient vers eux des tiques qui normalement se seraient nourries sur des rongeurs.

Enfin, deux hypothèses peuvent expliquer l'effet en cascade plus fort de l'activité du renard et de la fouine par rapport aux autres prédateurs étudiés. D'une part, même si tous les prédateurs identifiés sont des généralistes qui se nourrissent d'une grande variété d'aliments, c'est le renard roux qui présente la proportion la plus élevée de petits rongeurs dans son alimentation. D'autre part, la fouine et le renard sont les deux plus grands prédateurs de l'étude et leur incidence sur la réduction des déplacements et sur l'augmentation de la tendance à se réfugier dans leurs terriers des rongeurs pourrait de ce fait être plus élevée.

Suite des travaux :

Même si les premiers résultats soulignent l'importance des différences de charges larvaire entre les sites, les analyses se sont principalement intéressées aux relations entre les prédateurs et les nymphes de tiques. Des études similaires pourraient également porter sur les larves, car les prédateurs pourraient notamment modifier le nombre de larves s'alimentant sur les rongeurs et peut-être aussi le nombre de larves se nourrissant d'hôtes non-rongeurs qui sont des proies des mêmes prédateurs. Par ailleurs, il sera nécessaire de corriger ces résultats par des analyses sur plusieurs années consécutives pour mettre en évidence un décalage temporel potentiel des effets des prédateurs sur la densité des rongeurs. Ostfeld *et al.*¹ ont ainsi trouvé une corrélation positive entre la densité des rongeurs de l'année n-1 et la densité des nymphes d'*I. scapularis* de l'année n. Enfin, selon l'échelle spatiale considérée, l'activité des prédateurs peut réduire la densité de population des rongeurs tandis que, simultanément, des sites présentant une forte densité de populations de rongeurs peuvent attirer les prédateurs issus des zones environnantes. Ainsi, les études de corrélation sur une petite échelle spatiale (inférieure ou égale à 1 ha) pourraient ne pas être en mesure de montrer la régulation des rongeurs par les prédateurs. Des études portant sur plusieurs années et sur différentes échelles spatiales sont donc nécessaires pour mieux comprendre les corrélations entre l'activité du prédateur et la densité des rongeurs et des tiques.

Par **Hélène Soubelet**, docteur vétérinaire et directrice de la Fondation pour la recherche sur la biodiversité²

Relecteur : Jean-François Silvain, directeur de recherche à l'IRD et président de la Fondation pour la recherche sur la biodiversité.

¹ Ostfeld RS, Canham CD, Oggenfuss K, Winchcombe RJ, Keesing F. 2006 Climate, deer, rodents, and acorns as determinants of variation in Lyme-disease risk. *PLoS Biol.* 4, 1058– 1068. (doi:10.1371/journal.pbio.0040145)

² Toute erreur de traduction ou d'interprétation du texte original est assumée par l'auteur de la synthèse.