

Université catholique de Louvain
École de biologie



Université de Namur

Département de biologie



L'Écologie d'*Ixodes ricinus* : l'Influence de la Température et du Déficit de Pression de Vapeur sur l'Activité de Quête

Borms Marine

Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme
de Master en Biologie des Organismes et Ecologie

Promoteur(s) : Sophie Vanwambeke (UCLouvain)
Prénom & nom (Institution)

Année académique 2024 – 2025

RESUME

L'Écologie d'*Ixodes ricinus* : l'Influence de la Température et du Déficit de Pression de Vapeur sur l'Activité de Quête

La tique *Ixodes ricinus*, vecteur de pathogènes comme la borréliose de Lyme et l'encéphalite à tiques, suscite un intérêt croissant depuis plusieurs décennies. Si de nombreuses études se sont concentrées sur leur rôle de vecteurs, nos connaissances sur l'écologie de cette espèce et l'impact des facteurs environnementaux sur son activité de quête restent superficielles. Dans un contexte de changement climatique, où les hivers tendent à s'adoucir et les cycles biologiques des tiques pourraient se modifier, il est essentiel d'approfondir notre compréhension des dynamiques saisonnières.

Ce mémoire vise à explorer les interactions entre *I. ricinus* et son environnement en analysant l'influence de la température, du déficit de pression de vapeur (VPD) et de la saisonnalité sur l'abondance des tiques en activité de quête. Les données ont été collectées en 2024 dans la réserve des Trois Fontaines (Forêt de Soignes), avec une comparaison aux données de 2022. Les résultats révèlent une relation positive entre la température et l'abondance de nymphes, bien que modulée par des interactions complexes avec la saison et le VPD. Une relation positive entre le VPD et l'abondance a également été observée, suggérant un rôle potentiel des conditions favorables aux champignons entomopathogènes, susceptibles d'influencer la mortalité des tiques.

Cependant, plusieurs limites méthodologiques, comme l'absence de collecte durant le pic printanier et le faible nombre de collectes estivales, réduisent la portée de ces conclusions. Ces limites soulignent la nécessité d'études futures intégrant un échantillonnage annuel complet et des modèles analytiques plus complexes. Comprendre ces interactions est essentiel non seulement pour prédire les effets du changement climatique sur les populations de tiques, mais également pour développer des stratégies de prévention et de gestion des risques sanitaires associés à ces arthropodes vecteurs.

The Ecology of *Ixodes ricinus* : The Influence of Temperature and Vapor Pressure Deficit on the Questing Activity

Ixodes ricinus ticks, vectors of pathogens such as Lyme borreliosis and tick-borne encephalitis, have attracted growing interest for several decades. While many studies have focused on their role as vectors, our knowledge of the ecology of this species and the impact of environmental factors on its questing activity remains limited. In the context of climate change, where winters are tending to become milder and tick life cycles are likely to evolve, it is important to gain a better understanding of their seasonal dynamics.

This thesis aims to explore the interactions between *I. ricinus* and its environment by analysing the influence of temperature, vapour pressure deficit (VPD) and seasonality on the abundance of questing ticks. The data were collected in 2024 in the Trois Fontaines reserve (Forêt de Soignes), and compared with data from 2022. The results show a positive relationship between temperature and nymph abundance, although modulated by complex interactions with season and VPD. A positive relationship between VPD and abundance was also observed, suggesting a potential role of favourable conditions to entomopathogenic fungi, which may influence tick mortality.

However, a number of methodological limitations, such as the absence of data collection during the spring peak and the low number of summer data collections, limit the scope of these conclusions. These limitations underline the need for future studies to incorporate full annual sampling and more complex analytical models. Understanding these interactions is essential for predicting the effects of climate change on tick populations, but also for developing strategies for preventing and managing the health risks associated with these arthropod vectors.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier chaleureusement toutes les personnes m'ayant permis de mener à bien ce mémoire.

Je remercie ma promotrice, Sophie Vanwambeke de l'école de Géographie à l'UCLouvain. Merci pour votre disponibilité, votre encadrement et vos conseils tout au long de ce travail. Vos remarques constructives et votre expertise ont été précieuses pour guider mes réflexions et structurer ce mémoire.

Je remercie l'ensemble du corps professorale de l'école de Biologique qui m'a permis de reprendre mes études après un parcours tumultueux. Une mention spéciale à André Lejeune et Stanley Lutts. Merci pour votre soutien, votre bienveillance et votre confiance en mes capacités qui m'ont permis de maintenir le cap et d'arriver au terme de cette aventure académique.

Je remercie Lucie Gineste avec qui j'ai réalisé l'ensemble des collectes de terrain. Merci pour ta bonne humeur, ta gentillesse et nos moments réflexion qui ont rendu la réalisation de ce mémoire bien plus agréable.

Je remercie l'ensemble des gardes forestiers de la Forêt de Soignes pour leur disponibilité et leur intérêt, qui ont facilité la mise en œuvre de mes recherches.

Je remercie Maddalena Casarin pour son soutien indéfectible. Merci pour tes nombreuses relectures, tes précieux conseils et ton appui moral. Sans toi ce mémoire n'aurait pas eu la même saveur.

Je remercie mon compagnon pour son soutien moral tout au long de ce travail, dans les bons comme dans les mauvais moments. Merci d'avoir été là pour moi.

Je remercie mes proches pour leurs relectures, leur patience et leur soutien. Merci à vous, Pascal Borms, Laurence Botin et Louise Lestarquy pour votre présence attentive tout au long de ce travail. Une pensée particulière à ma collègue de cours, Clémence Bouteiller, avec qui j'ai pu partager cette expérience, merci pour ta présence, ton intérêt et nos discussions enrichissantes.

Enfin, un immense merci à toutes les autres personnes qui, bien que non citées ici, m'ont soutenue d'une manière ou d'une autre au cours de cette aventure. Votre présence et votre soutien ont été essentiels tout au long de ce périple.

TABLE DES MATIERES

Résumé	1
L'Écologie d' <i>Ixodes ricinus</i> : l'Influence de la Température et du Déficit de Pression de Vapeur sur l'Activité de Quête	1
The Ecology of <i>Ixodes ricinus</i> : The Influence of Temperature and Vapor Pressure Deficit on the Questing Activity	2
Remerciements	3
I. Introduction.....	8
I.1. Contexte	8
I.2. <i>Ixodes ricinus</i>	9
I.2.1. Morphologie générale des Ixodidae	9
I.2.2. Répartition géographique	11
I.2.3. Habitat	11
I.2.4. Cycle de vie	12
I.2.5. Cycle saisonnier.....	14
I.2.6. Activité saisonnière : diapause ou quiescence ?	16
I.2.7. Les conditions environnementales influençant l'activité saisonnière	18
I.3. La Forêt de Soignes.....	19
I.3.1. Le Vallon des Trois Fontaines.....	20
I.3.2. Mot sur les études précédentes menées en Forêt de Soignes	20
I.4. Objectif et Questions	20
I.4.1. Le microclimat affecte-t-il l'abondance de tiques en activité de quête ?	21
I.4.2. La température affecte-t-elle l'abondance de tiques en activité de quête ?	22
I.4.3. Le déficit de pression de vapeur (VPD) affecte-t-il l'abondance de tiques en activité de quête ?	22
I.4.4. La saisonnalité (phénologie) affecte-t-elle l'abondance de tiques en activité de quête ?	22

II.	Matériel et Méthode	24
II.1.	Zone de collecte	24
II.2.	Récolte des données	27
II.2.1.	Abondance des tiques	27
II.2.2.	Facteurs environnementaux	28
II.3.	Analyse des données	29
II.3.1.	Le microclimat	30
II.3.2.	Les facteurs environnementaux et l'abondance	30
II.3.3.	La saisonnalité et l'abondance	32
II.3.4.	Comparaison entre 2022 et 2024	32
III.	Résultats	33
III.1.	Description du jeu de données	33
III.2.	Le microclimat affecte-t-il l'abondance de tiques en activité ?	34
III.2.1.	La température	34
III.2.2.	Le déficit de pression de vapeur (VPD)	36
III.2.3.	L'abondance des tiques	38
III.3.	La température affecte-t-elle l'abondance de tiques en activité de quête ?	39
III.4.	Le déficit de pression de vapeur affecte-t-il l'abondance de tiques en activité de quête ?	40
III.4.	La saisonnalité affecte-t-elle l'abondance de tiques en activité de quête ?	41
	Les saisons	41
III.4.1.	La température et la saison	41
III.4.2.	Le déficit de pression de vapeur et la saison	43
III.5.	Comparaison entre 2022 et 2024	45
IV.	Discussion	47
IV.1.	Le microclimat affecte-t-il l'abondance de tiques en activité de quête ?	47
IV.2.	La température affecte-t-elle l'abondance de tiques en activité de quête ?	48

IV.3. Le déficit de pression de vapeur affecte-t-il l'abondance de tiques en activité de quête ?	49
IV.4. La saisonnalité affecte-t-elle l'abondance de tiques en activité de quête ?	50
IV.5. Comparaison entre 2022 et 2024	51
IV.6. Limites et Perspectives	52
IV.6.1. Biais méthodologiques	52
IV.6.2. Limites analytiques	52
IV.6.3. Perspectives	53
V. Conclusion	55
VI. Bibliographie	56
VII. Annexes	61
Annexe 1 : coefficient de corrélation de Pearson.	61
Annexe 2 : comparaison des différentes méthodes de mesure des facteurs environnementaux.	61
Annexe 3 : Variation de la température (°C) prise toutes les 20 minutes par sites en 2024.	63
Annexe 4 : Boxplots des distributions de la température (A) et du VPD (B) en fonction de la saison. Les données proviennent de l'appareil portable.	64
Annexe 5 : Variation du nombre de nymphes par m ² en fonction de la température (provenant de l'appareil portable) pour chaque site.	65
Annexe 6 : Variation du nombre de nymphes par m ² en fonction du VPD (provenant de l'appareil portable) pour chaque site.	65
Annexe 7 : Relation entre la température, le VPD et l'abondance de nymphes exprimée par la densité (nymphes/m ²) en 2024 (A) et 2022 (B).	66
Annexe 8 : Variation lissée du nombre de nymphes par mètre carré au cours du temps en 2024. La ligne verte représente une courbe de tendance obtenue par lissage (méthode LOESS), entourée d'une bande grise indiquant l'intervalle de confiance. Les points noirs représentent les données brutes collectées à chaque date.	68

I. INTRODUCTION

I.1. Contexte

Bien que ces 20 dernières années, la tique *Ixodes ricinus* soit largement plus étudiée, cet intérêt s'est d'abord principalement porté sur son rôle en tant que parasite du mouton, avant de s'étendre à son rôle de vecteur de pathogènes, tels que l'encéphalite à tiques et la borréliose de Lyme. Malgré ces avancées, nos connaissances concernant l'écologie de *I. ricinus* possèdent encore des lacunes. En effet, peu d'études se sont concentrées sur l'impact des facteurs environnementaux et microclimatiques sur leur activité de quête ^{1,2}.

Ce mémoire vise à éclairer les interactions entre *I. ricinus* et son environnement, en mettant en avant des facteurs susceptibles d'influencer son activité de quête, tels que la température, le déficit de pression de vapeur (VPD) et la saisonnalité. Ces dynamiques sont particulièrement intéressantes à explorer dans un contexte de changement climatique. La modification des conditions environnementales engendrée par le changement climatique pourrait impacter le cycle biologique des tiques. La question centrale de ce mémoire est : « Comment la température, le déficit de pression de vapeur et la saisonnalité peuvent influencer l'activité de quête de la tique *I. ricinus* ? ».

Cette question s'inscrit d'abord dans un manque de données sur le démarrage de l'activité des tiques à la fin de l'hiver et ce qui influence majoritairement leur cycle saisonnier. Elle est également liée aux répercussions potentielles du changement climatique qui tend, entre autres, à adoucir les hivers ³⁻⁶, pouvant non seulement engendrer un déplacement des zones de répartition d'*I. ricinus*, mais aussi modifier les périodes d'activités de quête. Par exemple, les pics d'activité pourraient être déplacés, allongés ou réduits.

Finalement, étudier le cycle saisonnier de la tique et les facteurs qui l'influencent peut s'avérer utile et nécessaire dans un cadre de santé publique. En effet, la tique est un vecteur de nombreuses zoonoses. Comprendre les mécanismes sous-jacents à son activité permet de mettre en place de meilleures mesures de prévention ainsi qu'une meilleure prédiction de l'effet du changement climatique sur la population de tiques.

I.2. Ixodes ricinus

Les tiques sont des arthropodes arachnides appartenant à la sous-classe des acariens. Ce sont également des ectoparasites hématophages des vertébrés, ce qui les classe au sein de l'ordre des parasitiformes, lui-même divisé en quatre sous-ordres ⁷.

Les tiques composent le sous-ordre des Ixodida avec environ 900 espèces. 700 d'entre elles constituent la famille des Ixodidae dont fait partie *I. ricinus* (sous-famille *Ixodinae*, sous-genre *Ixodes*), qui est la tique la plus courante (couramment rencontrée) en Europe ^{2,7}.

I.2.1. MORPHOLOGIE GENERALE DES IXODIDAE

Les Ixodidés, dont fait partie *I. ricinus* sont des tiques dites « dures » car elles possèdent une plaque dorsale chitinisée contrairement aux tiques dites « molles » (Argasidés) ⁷. De plus, les Ixodidés se distinguent également des Argasidés par la position du capitulum. Alors qu'il se situe en position ventrale chez les tiques molles, il se trouve en position antérieure chez les Ixodidés.

Morphologiquement parlant, la tique, étant un acarien, ne présente pas de division anatomique qu'on connaît classiquement chez les arthropodes : tête, thorax et abdomen. Son corps se compose de deux parties distinctes : le capitulum (ou gnathosome) et l'idiosome (voir Fig. 1) ⁷. Le capitulum présente les pièces buccales, très représentatives des hématophages. Elles se composent de deux chélicères mobiles permettant l'attache/pénétration dans l'hôte et d'un hypostome composé d'un tube permettant l'excrétion de la salive ainsi que l'ingestion du

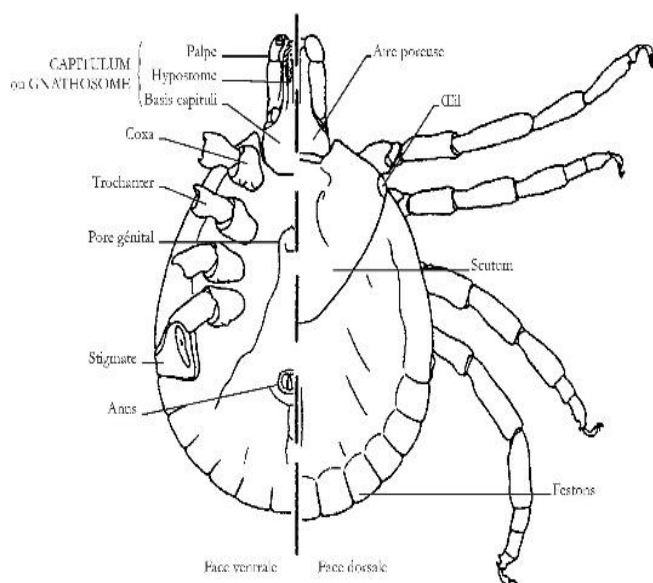


Figure 1 : morphologie générale schématique d'une tique Ixodidé⁸

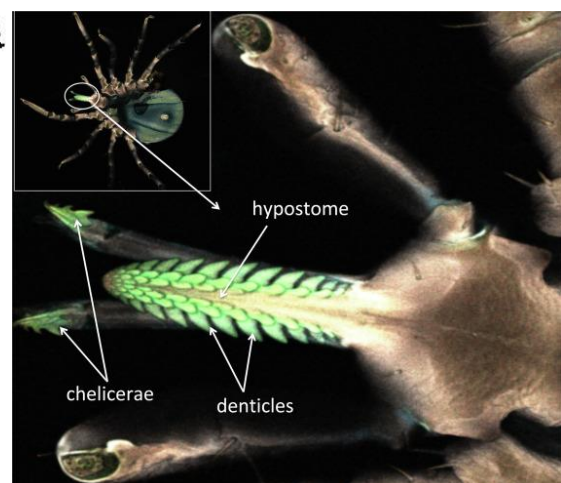


Figure 2 : Les pièces buccales d'*Ixodes ricinus* avec les deux chélicères et l'hypostome²

sang (voir Fig. 2) ^{2,7}. L'idiosome quant à lui, est la partie sur laquelle sont fixées les pattes (voir Fig. 1).

Les tiques Ixodidés sont des arthropodes présentant une dimorphie sexuelle mais également une dimorphie selon leur stade de développement. Il y en a 3 distincts : larvaire, nymphal et adulte (voir I.2.1. Cycle de vie). Chacun de ces stades est caractérisé par une



Figure 3: dimorphisme de la tique *Ixodes ricinus* ⁹

morphologie propre (voir Fig. 3) ⁷. La taille est le premier facteur permettant de les différencier. Il est également à noter que la larve ne possède que trois paires de pattes contrairement aux autres stades ⁷. L'entièreté de la face dorsale de l'idiosome du mâle adulte est recouvert par une structure rigide, le scutum (voir Fig. 1 et 3) ⁷. A l'inverse, le scutum de la femelle ne recouvre pas entièrement son dos, permettant l'élargissement de l'idiosome pour se gorger de sang ⁷.

I. ricinus possède également des cellules sensibles à la lumière sur le dos ainsi qu'un organe sensoriel particulier : l'organe de Haller ^{7,8}. Cela lui permet de détecter les variations au sein de l'environnement, comme la lumière, la température, l'humidité entre autres ^{7,8}. En ayant ces informations, il peut adapter son comportement pour quêter aux moments favorables et détecter un hôte qui passe ⁸.

I.2.2. REPARTITION GEOGRAPHIQUE

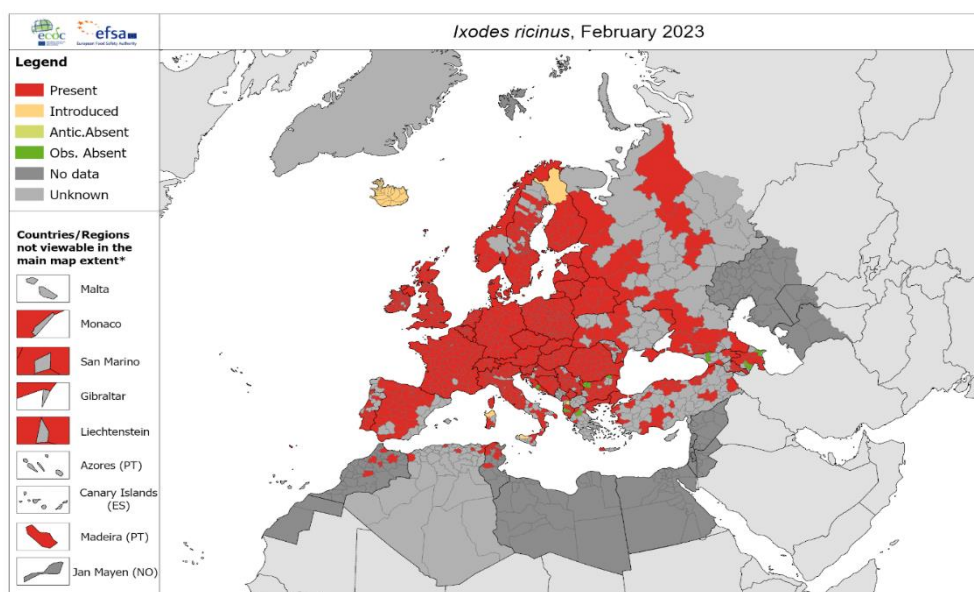


Figure 4 : carte de la distribution de *Ixodes ricinus* connue en février 2023⁸

Ixodes ricinus, espèce ubiquiste, est la tique européenne par excellence. Elle se retrouve sur l'ensemble du continent, d'est en ouest de l'Oural à l'Irlande et du nord au sud, de la Suède à l'Afrique du Nord ^{2,7,9}. Sa distribution au sein du continent n'est pas uniforme et varie en fonction des conditions climatiques (température et hygrométrie) et de son environnement (milieu, végétations).

I.2.3. HABITAT

Les tiques dures sont exophiles, c'est-à-dire qu'elles prospèrent dans divers habitats extérieurs, majoritairement semi-ouverts ou ouverts, tels que les forêts et les prairies ⁷.

La tique, dans sa phase non parasitaire, n'est pas capable de survivre en dehors de certaines conditions environnementales : une fois gorgée de sang, elle ne peut pas survivre à une période prolongée dans un environnement où l'humidité relative est inférieure à 80% ^{2,10-13}.

Cependant, même quand le temps s'assèche, en se retirant dans la litière la tique peut retrouver des conditions favorables ^{2,10}. En effet, la litière offre une humidité relative stable dans le temps. C'est le cas pour les forêts de caduques, mixte ou pas, en particulier pour des essences comme le chêne (*Quercus* spp.) et le hêtre commun (*Fagus sylvatica*) car leurs feuilles mettent du temps à se décomposer et offrent donc une litière épaisse, permanente et stable ^{2,10}. C'est principalement le cas pour des régions à faibles précipitations. La présence de petits

mammifères et de cervidés est également nécessaire pour offrir un habitat optimal ¹⁰. Concernant les régions où les précipitations sont abondantes, des populations importantes de tiques peuvent être observées dans des milieux ouverts tels que les prairies ou les landes, dans ce cas, les tiques se nourrissent principalement sur le bétail ¹⁰.

En plus des milieux naturels, la tique *I. ricinus* peut se trouver dans un nombre considérable de milieux urbains et péri-urbains tels que les parcs, les jardins, les cimetières, en particulier s'ils sont proches d'une forêt^{14,15}.

La Forêt de Soignes est donc un lieu hautement favorable aux tiques avec sa forêt cathédrale de hêtres et ses nombreuses réserves naturelles, offrant un ensemble d'habitats variés et propices à leur développement (voir I.3. Forêt de Soignes).

I.2.4. CYCLE DE VIE

Ixodes ricinus, à l'instar des autres tiques, possède trois stades de développement : larve, nymphe et adulte (mâle et femelle). Chacun de ces stades, hormis l'adulte mâle, est parasitaire. Cela signifie qu'au cours de sa vie *I. ricinus* va parasiter trois hôtes différents, chacun pour une durée de quelques jours ^{2,10}. Cependant, cela ne représente que 1 à 2% de la vie de la tique. Effectivement, la majeure partie de son temps est dédiée à la quête d'un hôte et à la diapause, qu'elle soit comportementale ou morphogénétique (voir I.2.5. Cycle saisonnier) ¹⁰.

Une particularité des tiques est la variation des hôtes parasités selon leur stade de développement. Les larves peuvent parasiter une large gamme d'hôtes à sang chaud, bien que cela soit principalement des petits mammifères ¹⁰. En revanche, les tiques adultes parasitent exclusivement de grands mammifères. Les nymphes se situent entre ces deux stades, ayant plus de difficulté que les larves à parasiter de petits mammifères (voir Fig. 5) ¹⁰.

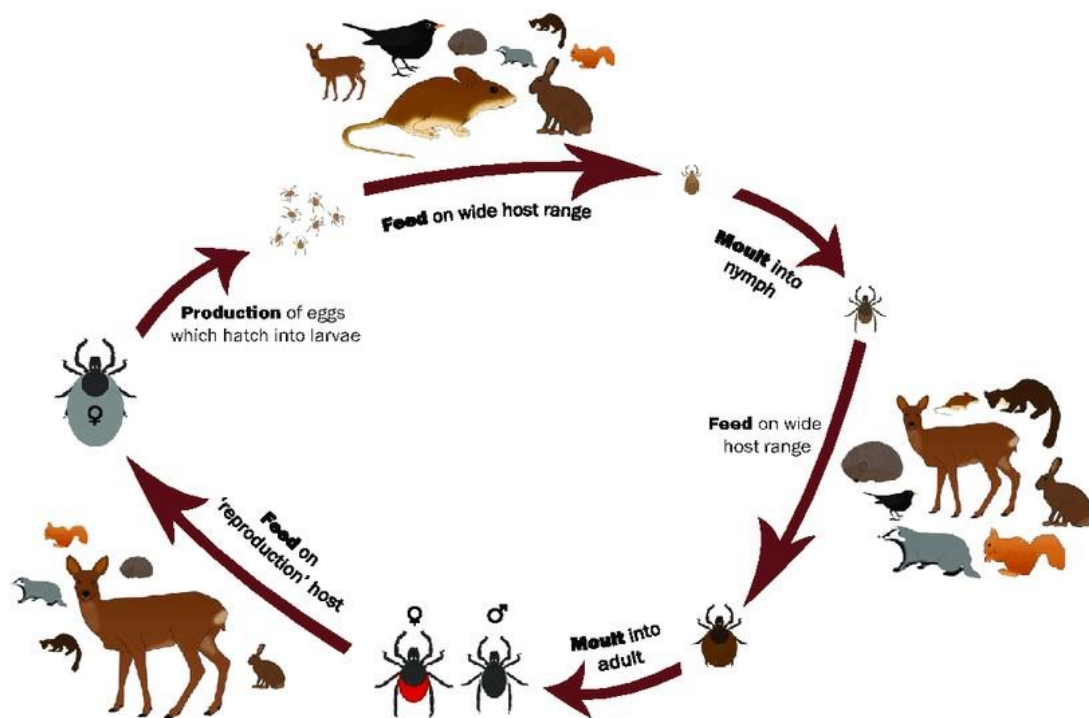


Figure 5 : représentation schématique du cycle de vie de *Ixodes ricinus* du stage larvaire au stade adulte en représentant la variété d'espèces d'hôtes qu'elle parasite durant chacun des stades. La taille des hôtes sur l'illustration représente l'importance théorique du taxon de l'hôte pour ce stade de vie de *I. ricinus*¹⁵

La phase parasitaire est essentielle pour la tique pour passer au stade suivant. En effet, après s'être gorgée de sang, la tique va chercher une litière de feuilles afin de s'y réfugier (humidité, t° +/- stable, évite dessiccation) et de muer (voir Fig. 6)². La tique se nourrit et mue généralement une fois par an, ce qui lui donne à priori une durée de vie de 3 ans. Cependant, elle peut varier de 2 à 7 ans en fonction des conditions environnementales et de son histoire de vie (par exemple, la chance de rencontre d'un hôte).

Le mâle adulte ne possède pas de phase parasitaire mais il peut se retrouver sur un hôte afin de féconder la femelle en train de se nourrir. Néanmoins, il leur est également possible de féconder une femelle en phase libre (en opposition à la phase parasitaire)^{2,7}. Il a la capacité de féconder plusieurs femelles avant de mourir⁷. Une fois la femelle complètement gorgée, elle va lâcher l'hôte et trouver un endroit propice (litière de feuilles, voir I.2.3. Habitat) où déposer ses œufs^{2,7}. L'oviposition commence si la température dépasse 4-5°C. Ce processus, continu et ininterrompu, aboutit finalement à la mort de la tique^{2,16}. Si la température chute en dessous de 4-5°C, l'oviposition s'interrompt et ne reprend qu'à la remontée de la température^{11,16}. En moyenne, la femelle *Ixodes ricinus* pond entre 2000 et 3000 œufs^{2,7}.

À chaque stade de développement, *Ixodes ricinus* traverse plusieurs phases et événements (voir Fig. 6). La durée de ces phases dépend en partie du microclimat et des

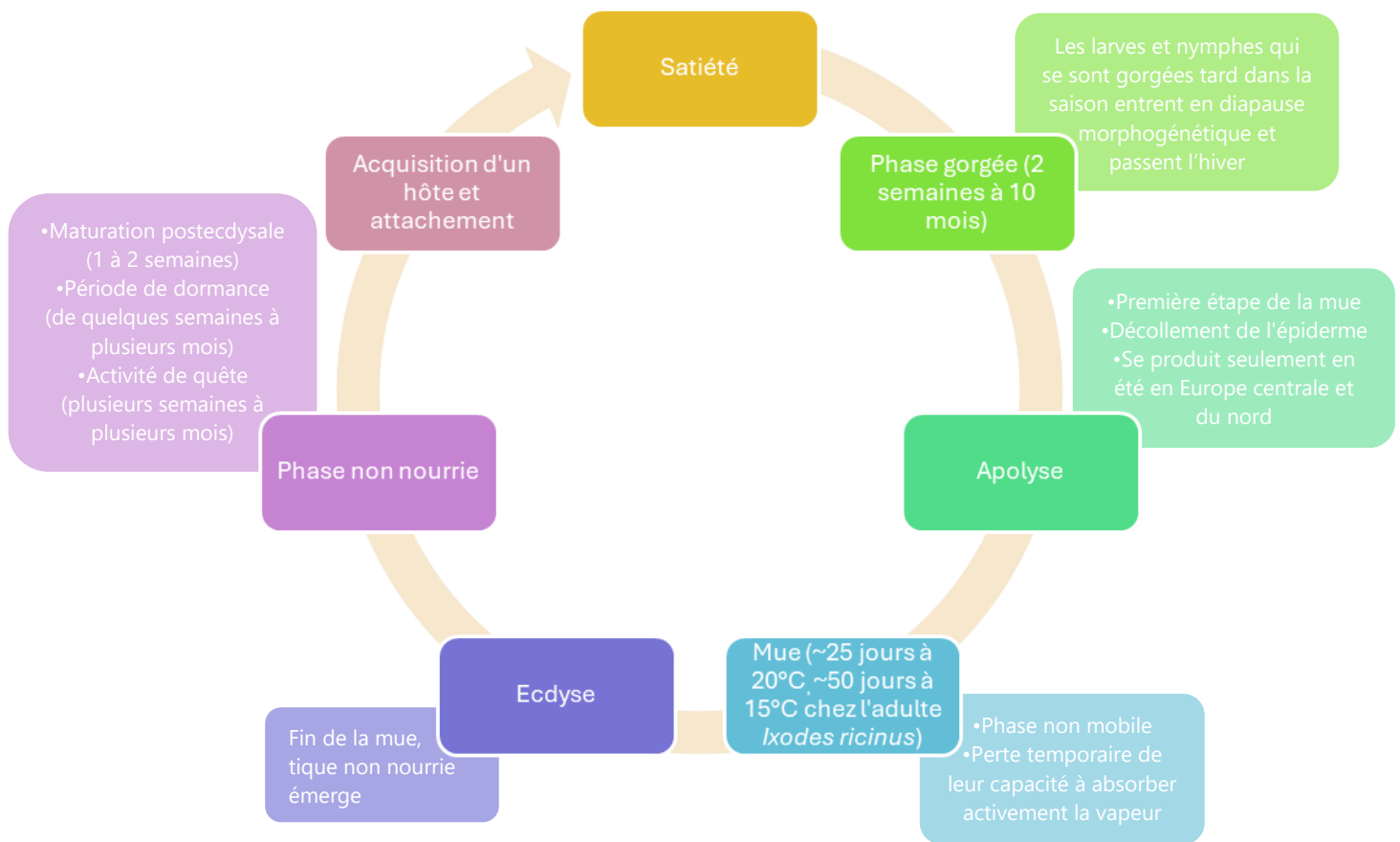


Figure 6: Séquence d'événements et de phases développementales entre chaque repas de la tique^{2,9}. Mise en forme du tableau 2 de l'article « The biology of *Ixodes ricinus* with emphasis on its ecology » de Kahl O., Gray JS. 2023

conditions environnementales. En phase libre, la tique nécessite une humidité relative minimale (ou un faible déficit de pression de vapeur) pour éviter la dessiccation, ce qui influence son comportement et potentiellement la durée de la phase dans laquelle elle se trouve ^{2,11}. La température est également un facteur crucial, affectant directement la mue (voir Fig. 6) et influençant le déficit de pression de vapeur. En cas de conditions défavorables, la tique peut entrer en diapause jusqu'à ce que les conditions redeviennent favorables (voir 1.2.6. Activité saisonnière : diapause ou quiescence ?). Tous ces facteurs affectent également le cycle saisonnier de *I. ricinus* (voir 1.2.5. Cycle saisonnier)

1.2.5. CYCLE SAISONNIER

Le cycle saisonnier d'*I. ricinus* varie selon la répartition géographique. Face à divers climats et types de milieu, la tique ne réagit pas de la même manière. Dans ce mémoire, nous nous concentrons principalement sur les régions d'Europe centrale. Au sein de ces régions, le

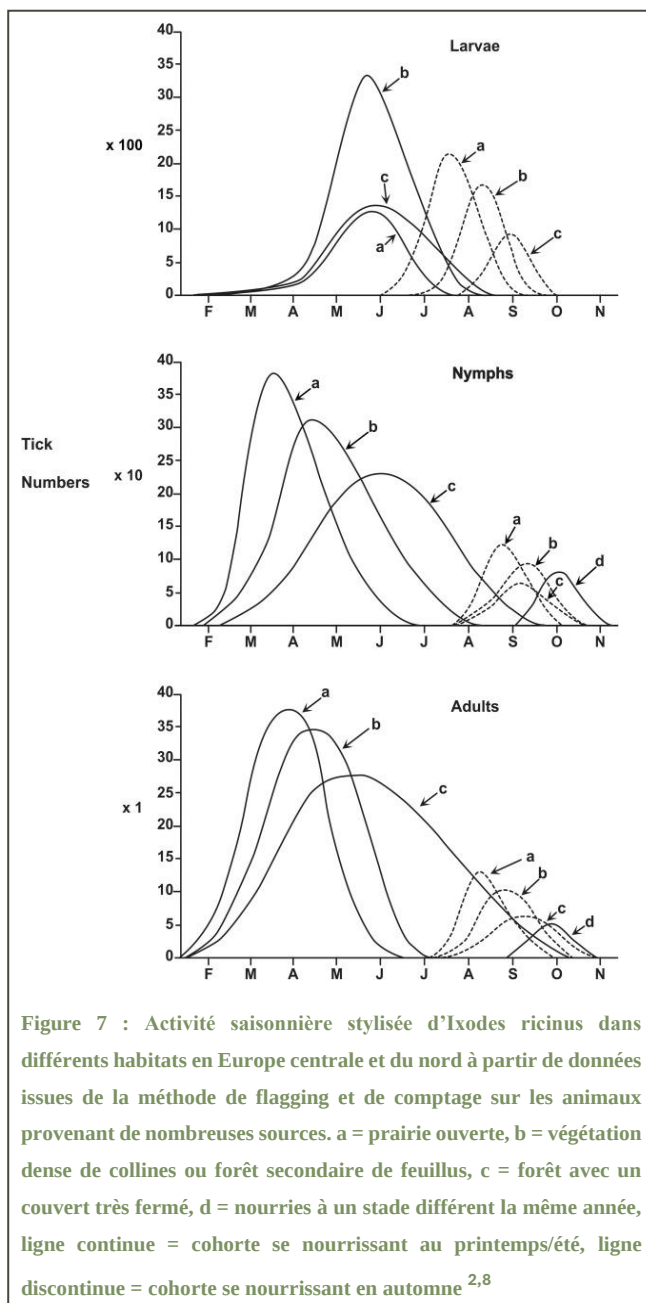
cycle commence à la fin de l'hiver ou au début du printemps (aux environs de février à mars)¹⁰. Deux pics d'activité majeurs sont observés au cours de l'année : le premier, le plus important, se produit au printemps (avril-mai) et le second vers la fin de l'été (août-septembre)^{2,10,13}.

Il est intéressant de noter que la durée de leur activité de quête varie également en fonction de leur habitat. Effectivement, dans un milieu ouvert, la période d'activité ne se limite qu'à quelques semaines, tandis qu'en milieu fermé elle peut durer jusqu'à plusieurs mois¹⁰.

L'activité de la tique peut également être influencée par le déficit de pression de vapeur et son équilibre hydrique^{2,11,17}. Enfin, elle peut dépendre également du stade de développement : larves, nymphes et adultes (voir Fig. 7).

Historiquement, il a d'abord été suggéré que le cycle saisonnier de l'activité de quête de la tique était uniquement influencé par la photopériode et, par la suite, également par la température, ce qui permettait d'expliquer les deux pics d'activité par la succession des stades de développement^{2,10,18}. Cependant comme nous l'avons vu dans la

partie « cycle de vie », plusieurs études ont ensuite démontré qu'une fois qu'une tique s'est nourrie, il peut y avoir une période de latence avant la mue. Dès lors, il a été établi que le cycle saisonnier de l'activité de quête de la tique dépend de mécanismes plus complexes. Il serait dû à des stratégies biologiques afin de faire face aux conditions environnementales non favorables : la diapause comportementale et la diapause morphogénétique (voir I.2.6. Activité saisonnière : diapause ou quiescence).



I.2.6. ACTIVITE SAISONNIERE : DIAPAUSE OU QUIESCENCE ?

Diapause = état dynamique de faible activité métabolique à médiation neurohormonale. Cela peut se manifester par : une morphogenèse retardée, une augmentation de la résistance aux extrêmes environnementaux et altération ou diminution de l'activité comportementale. Elle se produit durant une (ou plusieurs) étape de développement déterminée génétiquement¹⁹. La diapause commence avant l'arrivée des conditions non favorables et prend fin bien après qu'elles se soient achevées⁸.

La diapause serait présente chez différentes espèces de tiques sous cinq catégories ¹⁰ :

- 1. Inactivité des tiques non nourries
 - 2. Retard d'engorgement après attachement
 - 3. Retard dans l'embryogenèse des œufs
 - 4. Retard dans la métamorphose des larves et des nymphes
 - 5. Retard dans l'ovogenèse des femelles gorgées
- } Diapause comportementale
- } Diapause morphogénétique

Au sein de la littérature, deux types de diapause se distinguent ^{10,13,19} :

Diapause comportementale : appliquée aux tiques non nourries et se manifeste comme une réticence à quêter pour un hôte et même à se nourrir quand la tique est placée directement sur un hôte.

Diapause morphogénétique : appliquée aux tiques gorgées et aux œufs. Elle se manifeste comme un retard dans leur développement.

Cependant, des débats persistent quant à la nature de la diapause comportementale, certains suggérant qu'il pourrait plutôt s'agir d'une quiescence ^{10,13}. Celle-ci ne serait donc pas définie génétiquement mais dépendante des conditions environnementales. En ce qui concerne *I. ricinus*, il semblerait que les deux formes de diapauses se produisent ¹⁰.

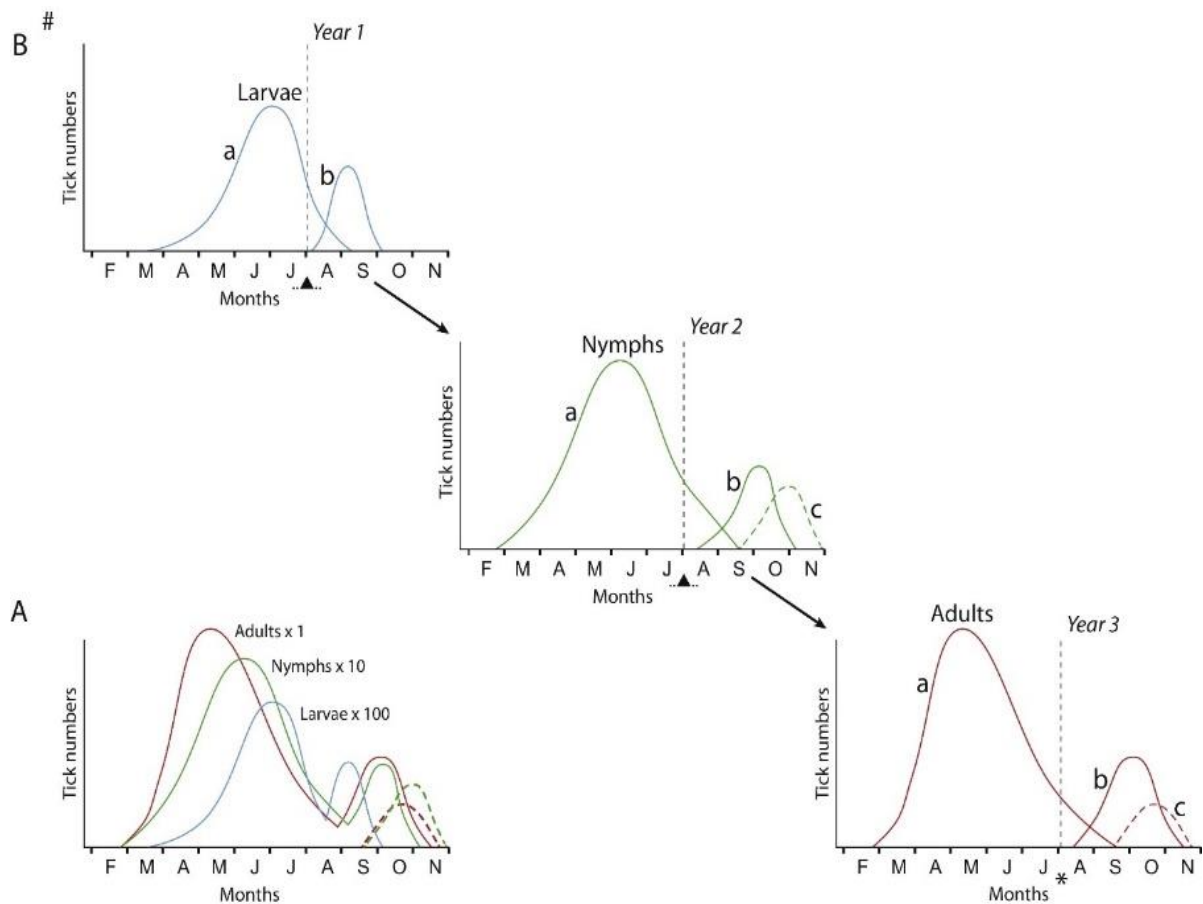


Figure 8 : Représentation stylisée de l'activité de quête de *Ixodes ricinus* dans des forêts de feuillus dans une zone où une activité de quête non négligeable se produit en automne (en Europe centrale et du nord), décrivant les relations entre les pics saisonniers des larves, des nymphes et des adultes ainsi que la période critique de la diapause (▲). A = pic d'activité saisonnier pour les trois stades actifs observés en un an, B = représentation chronologique de la régulation de l'activité saisonnière par la diapause montrant l'origine du pic d'activité des différents stades. a = les tiques hivernant en phase non nourrie ou les œufs qui ne sont pas en diapause, la plupart des nymphes et des adultes sont en diapause comportementale ; b = les tiques hivernant en phase gorgée (nourrie) ou les œufs qui sont en diapause morphogénétique ; c = les tiques dérivées du stade de vie précédent, qui se sont nourries au printemps/été de la même année et qui ont déjà fait leur mue¹¹

Le cycle saisonnier d'*I. ricinus* se déroule généralement tel que décrit ci-dessous. Les tiques qui se nourrissent au printemps font leur mue ou pondent des œufs dont la majorité va éclore en automne de la même année^{10,13}. Ensuite la majorité des tiques rentrent dans une diapause comportementale et se nourrissent à nouveau seulement au printemps suivant (Fig. 8 B a)^{10,13}. Les larves et les nymphes qui se nourrissent fin de l'été entrent en diapause morphogénétique après leur engorgement^{10,13}. Elles passent donc l'hiver en phase gorgée et ne commencent pas la mue avant le milieu de l'été de l'année suivante (Fig. 8 B b)^{10,13}. Les nymphes et les adultes commencent leur activité au début du printemps dès que les températures sont suffisamment élevées^{10,13}. Néanmoins, la plupart des larves restent inactives jusqu'à mi-mai, ce qui pourrait également représenter une forme de diapause comportementale^{10,13}.

Il est important de noter que tout ne se déroule pas en trois ans ou moins comme peut l'indiquer ces explications ainsi que la figure 7, cela varie d'un individu à l'autre, la mue ne se fait pas toujours directement ¹³. Les tiques peuvent être une année dans le cycle a (voir Fig. 7 B a) et l'année d'après dans le cycle b (voir Fig. 8 B b) ¹³. Les conditions environnementales et l'histoire de vie influencent fortement la durée de vie de la tique et les variations du cycle saisonnier.

I.2.7. LES CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES INFLUENÇANT L'ACTIVITE SAISONNIERE

Belozerov a mené plusieurs études autour des facteurs environnementaux déclenchant et mettant fin à la diapause ^{19,20}. La photopériode joue un rôle crucial dans l'initiation de l'activité à la fin de l'hiver ou au début du printemps, ainsi que dans la mise en place de la diapause hivernale. La température est également déterminante pour le démarrage de l'activité. Il initialement admis que les tiques n'étaient actives que l'activité des tiques se limitait à une plage de températures comprise entre 7 et 18 °C ^{10,16,18,21}. Cependant, des études ultérieures ont observé une activité de quête en dehors de cette plage ^{18,22-24}. Effectivement, un autre facteur à prendre en compte en corrélation avec la température est l'humidité relative, afin de calculer le déficit de pression de vapeur ^{10,11,21}.

Pour survivre, la tique requiert un environnement à forte humidité relative (ou à faible déficit de pression de vapeur) afin de maintenir son équilibre hydrique. Puisqu'elle absorbe l'eau principalement sous forme de vapeur, le déficit de pression de vapeur s'avère déterminant pour assurer sa présence et son activité à un moment donné ^{8,11,17,21,25,26}.

En prenant tout cela en compte, il devient évident que l'humidité est l'un des facteurs les plus importants pour expliquer les périodes d'activité de la tique. Cependant, elle ne détermine pas seulement cela mais également leur distribution ^{1,26}.

Le changement climatique a un impact significatif sur ces facteurs environnementaux et donc sur la distribution des tiques en Europe ²⁶⁻²⁸. Les températures plus chaudes prolongent la période d'activité des tiques, permettent leur établissement à des altitudes plus élevée et facilitent leur survie durant l'hiver ^{1,9}. Les variations climatiques altèrent également les habitats naturels, créant des environnements propices à la survie des tiques et de leurs hôtes ⁹. Enfin, les changements climatiques influent sur la répartition des espèces hôtes des tiques, impactant ainsi leur distribution et leur abondance à travers l'Europe ^{1,9}. Cependant, ce n'est pas qu'en faveur

de la tique. En effet, le changement climatique affecte également la pluviométrie. Dans certaines régions cela se manifestera comme des grandes périodes de sécheresse, ce qui impactera négativement la survie des tiques ¹.

I.3. La Forêt de Soignes

La Forêt de Soignes est un massif forestier qui s'étend sur 4383 Ha, réparti entre les trois régions belges : Bruxelles-Capitale, la Flandre et la Wallonie. La Forêt de Soignes représente 10 % du territoire de la Région Bruxelles-Capitale et 60% de ses espaces verts ²⁹. C'est une forêt urbaine par excellence. Elle remplit diverses fonctions (sociale, écologique, économique) et comporte un plan de gestion multifonctionnel certifié durable dont l'objectif est « de transmettre ce patrimoine naturel exceptionnel aux générations futures ³⁰» ^{29,31}.

La fréquentation de la forêt est estimée à 242 visiteurs/km/jour ou 9464 visiteurs/ha/an ²⁹. Elle n'a jamais été défrichée depuis 10 000 ans et fait partie du Réseau Natura 2000 ³⁰.

La Forêt de Soignes comprend ²⁹ :

- 5 réserves naturelles
- 2 réserves forestières
- 9 types d'habitat Natura 2000
- 3 types d'habitat d'intérêt régional
- 539 espèces de plantes supérieures et fougères
- 195 espèces de bryophytes identifiées
- 71 espèces de lichens
- 959 espèces de champignons
- 52 espèces de mammifères observées
- 132 espèces d'oiseaux
- 3 espèces de reptiles
- 6 espèces d'amphibiens
- 13 espèces de poissons
- 786 espèces d'insectes
- 137 espèces d'arachnides

I.3.1. LE VALLON DES TROIS FONTAINES

Dans le cadre de ce mémoire, les collectes de tiques se sont concentrées sur la réserve naturelle des Trois Fontaines située à Auderghem. Elle se trouve en lisière de la Forêt de Soignes et est délimitée par une infrastructure routière imposante (E411). Une mosaïque de différents milieux la compose offrant une grande biodiversité. La présence des vestiges historiques souligne aussi le rapport entre l'humain et la Forêt de Soignes ³². La réserve abrite principalement deux grands types de milieux : des versants bien drainés et un fond de vallon humide.

Les versants sont caractérisés par une grande diversité de sols. Malgré la dominance du hêtre, cette diversité s'observe via la strate herbacée, ce qui est peu fréquent pour la Forêt de Soignes et justifie la protection de ce milieu.

Finalement, le fond de vallon humide est traversé par un petit ruisseau nommé les Trois Fontaines car il possède trois sources différentes, notamment une nappe phréatique ³². Celle-ci inonde parfois le vallon créant un marais et offrant une zone humide constituant une aulnaie-frênaie ³². Il y a également la présence d'un étang qui entourait le château des Trois Fontaines mais qui aujourd'hui est réduit à un quart de sa surface initiale. Une prairie de fauche le remplace ³².

I.3.2. MOT SUR LES ETUDES PRECEDENTES MENEES EN FORET DE SOIGNES

Deux mémoires ont précédemment pris cours dans la forêt de Soignes concernant *I. ricinus* ^{33,34}. La présence de tiques a bien été établie grâce à ces travaux. Les collectes ont été faites de mai à septembre 2022. Les données recueillies seront également exploitées dans le cadre de ce mémoire.

I.4. Objectif et Questions

L'objectif de ce mémoire est de faire une étude spatiale et temporelle sur l'écologie de la tique en tenant compte du milieu (type de végétation) et des conditions environnementales (t°, humidité, couvert nuageux, pluviométrie) tant à l'échelle de l'habitat que de la région afin d'étudier les facteurs influençant son activité saisonnière. De plus, les données collectées d'une autre année seront prises en compte et analysées afin de comprendre l'impact interannuel des conditions météorologiques et d'avoir une meilleure vision du cycle saisonnier de la tique.

Cependant, les données des années précédentes ne commencent qu'à partir du pic d'activité au printemps. Notre jeu de données sera le premier à commencer en février et à prendre en compte les conditions en dehors du pic d'activité et de la fin de l'hiver. La majorité de ce mémoire sera consacrée à l'analyse des données récoltées en 2024. Il comprendra une section comparant les résultats obtenus en 2024 avec ceux de 2022.

Bruxelles Environnement et les gardes forestiers de la Forêt de Soignes ont permis la réalisation de ce mémoire grâce à leur collaboration. Ces travaux constituent les seules activités de surveillance des tiques en Forêt de Soignes bruxelloise et sont à ce titre précieuses. La collecte de données a été faite conjointement avec Lucie Gineste, travaillant sur le même sujet au Bois de Lauzelle.

La question principale de ce mémoire est : « Comment la température, le déficit de pression de vapeur et la saisonnalité peuvent influencer l'activité de quête de la tique ? ». Elle peut être subdivisée en plusieurs sous-questions. En combinant l'analyse des effets du microclimat, de la température, du VPD et de la saisonnalité, ce mémoire vise à mieux comprendre les facteurs influençant l'activité de quête des tiques. Ces différentes dimensions offrent une perspective intégrative pour étudier l'écologie d'*I. ricinus* dans un contexte de changement climatique.

I.4.1. LE MICROCLIMAT AFFECTE-T-IL L'ABONDANCE DE TIQUES EN ACTIVITE DE QUÊTE ?

Cette question est subdivisée en deux questions :

1. L'abondance de tiques en activité de quête diffère-t-elle entre les sites ?
2. L'abondance de tiques en activité de quête diffère-t-elle entre 2022 et 2024 pour un même site ?

Afin d'évaluer l'effet du microclimat, il est d'abord nécessaire de caractériser les différents sites en fonction de leurs variations de température et de VPD. Nous supposons que le microclimat influence l'abondance de tiques en activité de quête, certains sites présentant des conditions plus favorables à leur présence. Nous anticipons également une constance entre 2022 et 2024 dans la classification des sites favorables et défavorables.

I.4.2. LA TEMPÉRATURE AFFECTE-T-ELLE L'ABONDANCE DE TIQUES EN ACTIVITÉ DE QUÊTE ?

Nous supposons que l'activité de la tique augmente avec la température jusqu'à un seuil estimé à 32°C ³⁵, au-delà duquel elle devrait diminuer ou se stabiliser. Cette relation reflète l'influence de la température sur la physiologie et le comportement des tiques, notamment en lien avec les risques de dessiccation (voir I.2.7. Les conditions environnementales influençant l'activité saisonnière).

I.4.3. LE DÉFICIT DE PRESSION DE VAPEUR (VPD) AFFECTE-T-IL L'ABONDANCE DE TIQUES EN ACTIVITÉ DE QUÊTE ?

Nous supposons que l'abondance de tiques en activité de quête diminue avec l'augmentation du VPD. Un déficit de pression de vapeur plus élevé correspond à un air plus sec doté d'une plus grande capacité à absorber l'humidité, ce qui augmente les risques de dessiccation pour les tiques et limite leur activité.

I.4.4. LA SAISONNALITÉ (PHÉNOLOGIE) AFFECTE-T-ELLE L'ABONDANCE DE TIQUES EN ACTIVITÉ DE QUÊTE ?

Nous nous attendons à observer un effet significatif de la saison sur l'abondance des tiques en activité de quête. Nous supposons une abondance plus élevée au printemps, suivie de l'été, et enfin de l'hiver. En effet, selon Gray ^{2,10,13}, la première phase d'activité se concentrerait principalement au printemps avant de diminuer progressivement durant l'été, moment où une seconde phase pourrait débuter. Cette dernière se terminerait généralement à la fin de l'automne ou début de l'hiver. Enfin, en hiver, l'activité serait quasi nulle (voir Fig. 7 et 8)

I.4.4.1. LA TEMPÉRATURE ET LA SAISON

Nous supposons que l'influence de la température sur l'abondance de tiques en activité de quête varie en fonction de la saison. En hiver, nous nous attendons à un impact modéré et positif de la température, principalement limité par la diapause comportementale ou morphogénétique. La température ne devrait impacter l'activité de quête que lorsque les conditions environnementales nécessaires à la sortie de diapause sont atteintes. Cependant, si la diapause comportementale se rapproche davantage d'une quiescence, une augmentation de la température pourrait avoir un effet plus immédiat sur l'activité de quête (voir I.2.6. Activité saisonnière : diapause ou quiescence ?).

Au printemps, nous prévoyons une forte corrélation positive entre l'abondance des tiques en quête et la température. La diapause n'est plus aussi limitante à l'activité de quête et, dans nos régions tempérées, cette saison est marquée par des conditions climatiques généralement humides et clémentes ³⁶, favorisant la quête.

En été, nous supposons que l'influence de la température sur l'activité de quête serait plus modérée. Les températures plus élevées et l'environnement plus sec qu'en hiver ou au printemps, augmenteraient les risques de dessiccation, limitant ainsi l'activité de quête. Cette période correspond également, dans le cycle saisonnier de la tique, à une phase de déclin de l'activité (voir Figure 8).

I.4.4.2. LE VPD ET LA SAISON

L'impact du VPD sur l'activité de quête pourrait également varier en fonction des saisons. En hiver, nous prévoyons un impact minimal du VPD, car les tiques sont généralement en diapause. De plus, le VPD serait souvent plus faible en cette saison dans les forêts tempérées ³⁷, ce qui en fait un facteur peu limitant à l'activité de quête.

Au printemps, avec la hausse des températures et une humidité moins élevée, nous prévoyons qu'une augmentation du VPD soit associée à une diminution de l'activité de quête, le VPD devenant un facteur limitant. Enfin, en été, nous anticipons que l'influence négative du VPD serait encore plus marquée, les conditions climatiques favorisant la dessiccation.

I.4.4.3. LE VPD ET LA TEMPÉRATURE

Nous supposons que l'activité de quête augmente avec la température jusqu'à un certain seuil critique, au-delà duquel un VPD élevé va contraindre les tiques à retourner dans la litière afin d'éviter la dessiccation ³⁸.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODE

II.1. Zone de collecte

Dans le cadre de ce mémoire, nous avons travaillé au sein de la Forêt de Soignes (voir I.3. Forêt de Soignes). La sélection des sites s'est basée sur les travaux réalisés en 2022 afin de permettre une comparaison interannuelle. Les critères de sélection incluaient une hétérogénéité entre les sites, notamment en termes de sous-végétation, et la présence ou absence de tamias.

Site	Type de végétation principale en 2022	Type de végétation principale en 2024	Présence de tamias	Topographie
3F	NA	Herbe	Absent	Fond de vallée
A3	Régénération	Feuilles mortes	Absent	Fond de vallée
B3	Poacées	Poacées	Absent	Fond de vallée
C3	Ronces	Feuilles mortes	Absent	Haut de vallée
D2	Feuilles mortes	Feuilles mortes	Absent	Haut de vallée
D3	Feuilles mortes	Feuilles mortes	Absent	Haut de vallée
E2	Herbe	Herbe	Absent	Haut de vallée
E3	Herbe	Herbe	Absent	Fond de vallée
F3	Fougères	Feuilles mortes	Absent	Fond de vallée

Tableau 1 : Caractéristiques des sites de collecte en 2022 et 2024.

Au total, neuf sites ont été inclus dans cette étude (voir Tab. 1), dont huit provenaient des mémoires précédents. En tout 18 sites avaient été sélectionnés sur deux zones de la Forêt de Soigne. Nous avons conservé huit de ces 18 sites, correspondant à ceux situés au sein de la Réserve Naturelle des Trois Fontaines (voir Fig. 9). Nous y avons ajouté un site supplémentaire, le 3F, afin d'élargir la diversité des sites. Les chiffres 2 et 3 indiquent l'absence de tamias sur les sites, alors que le chiffre 1 indique la présence de tamias³³. Cependant dans la Réserve Naturelle des Trois Fontaines, aucun des sites étudiés n'enregistre la présence de tamias. Les lettres quant à elles désignent la sous végétation principale des sites en 2022 (voir Tab. 1).

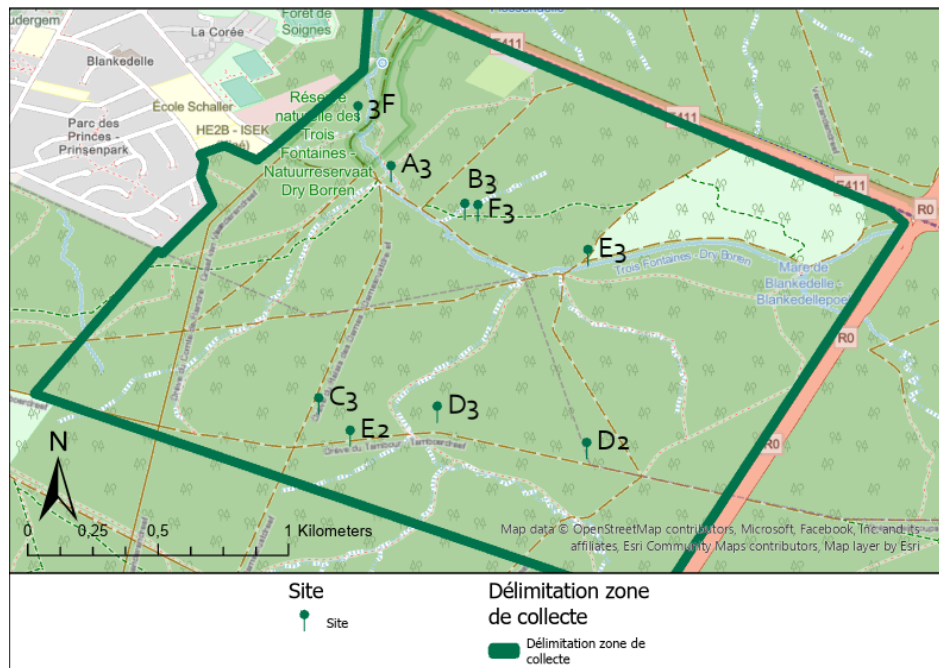


Figure 9 : Localisation des sites de collecte dans la Forêt de Soignes au niveau de la Réserve de Trois Fontaines. La carte illustre la répartition des sites au sein de la zone de travail (épingles vertes). Chaque site est identifié par son code. La carte a été réalisée à l'aide du logiciel ArcGis

Entre 2022 et 2024, des changements notables ont été observés dans la sous-végétation principale de plusieurs sites. Par exemple, le site C3 autrefois dominé par les ronces, est désormais principalement recouvert par des feuilles mortes, reléguant les ronces en sous-végétation secondaire. Globalement, les feuilles mortes dominent sur les sites étudiés en 2024. Cette domination pourrait être liée au choix des emplacements au sein des sites où le drapeau a été utilisé, ou aux variations naturelles de la végétation dans le temps. Ces évolutions sont illustrées dans la Figure 11.

Les sites étudiés couvrent une variété de topographies, allant du fond de la vallée à ses sommets. Bien que l'altitude ne soit pas un facteur déterminant pour le microclimat des sites au vu de sa faible variation, la pente, l'orientation, la proximité au ruisseau des Trois Fontaines quant à eux sont déterminants. La Figure 10 donne un aperçu général du relief, tandis que la Figure 9 montre leur position au sein de la zone d'étude.

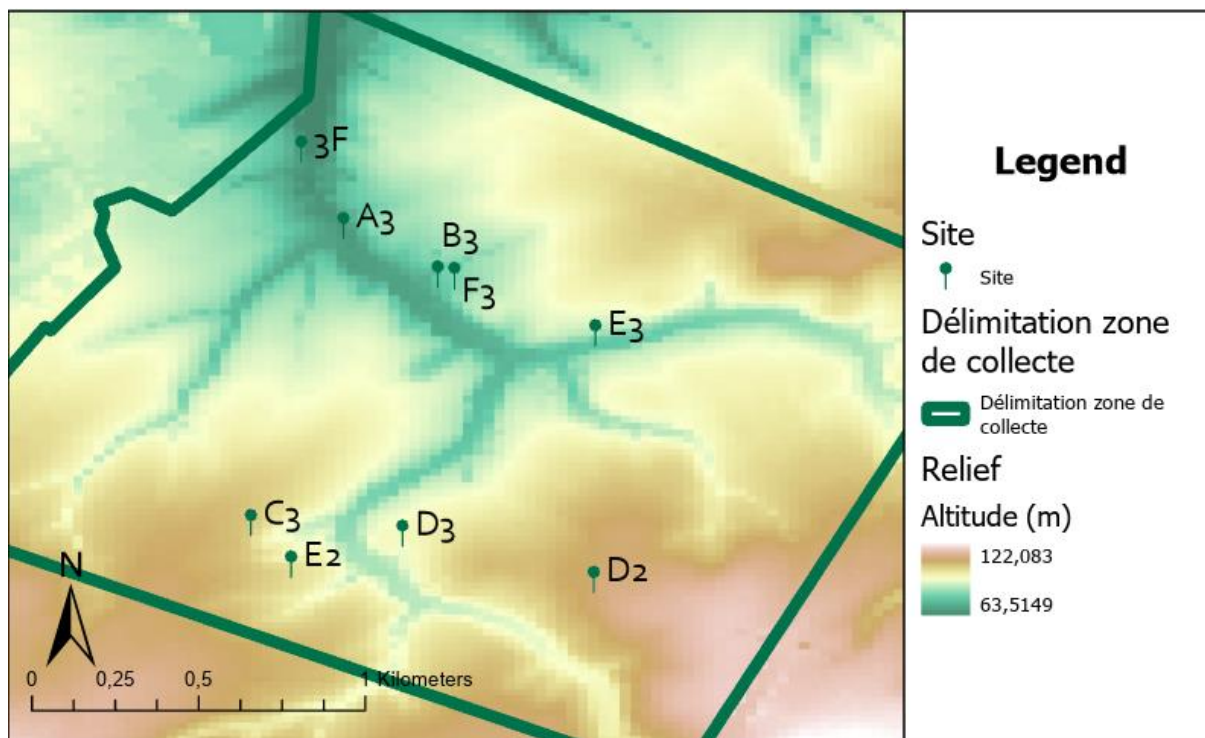


Figure 11 : Carte altimétrique de la zone de collecte. La relief varie de 63,51m à 122,08m. Carte réalisée avec ArcGis

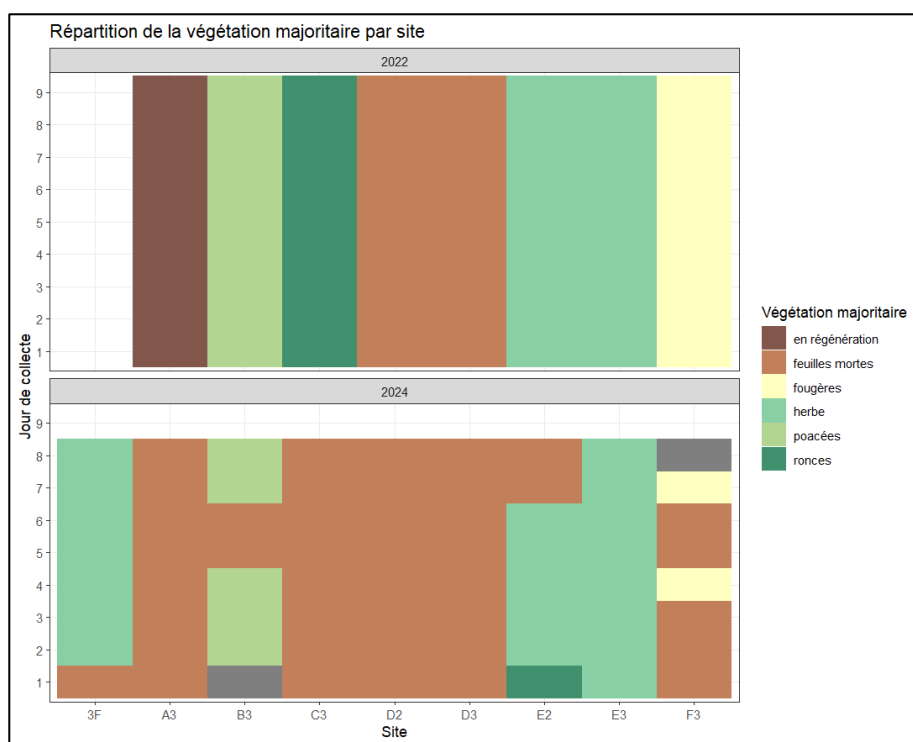


Figure 10 : Répartition de la végétation majoritaire par site en 2022 et 2024. La figure montre les types de végétation majoritaire observés pour chaque site, différenciés par année. L'abscisse représente les différents sites. En ordonnée, nous retrouvons les jours de collecte classés par ordre chronologique de 1 à 8 ou 9. Les couleurs correspondent aux différents types de végétation comme l'indique la légende à droite.

II.2. Récolte des données

La question de recherche supposait une collecte tout au long de l'année. Au vu des restrictions de temps et faisabilité, la période de collecte a été restreinte à février-août afin de capter les débuts de l'activité d'*I. ricinus* et les variations entre l'activité au printemps et en été. Les collectes se sont déroulées en une demi-journée : toutes les deux semaines de février à mi-avril, puis une collecte par mois en mai, juillet et août à la suite de contraintes liées à d'autres activités d'apprentissage. Au total, 8 collectes ont été réalisées donnant 72 données de comptage.

Lors de chaque collecte, plusieurs données ont été relevées : la date, l'heure de début et de fin, le nombre de larves, de nymphes et d'adultes récoltés, la température, l'humidité relative, le type et la hauteur des végétations principale et secondaire, ainsi que le couvert nuageux au début et à la fin de la collecte.

II.2.1. ABONDANCE DES TIQUES

L'abondance de tiques a été mesurée à l'aide de la « flagging method », ou la méthode du drapeau. Cette technique consiste à tirer un drap en flanelle sur une distance donnée. Nous avons utilisé un drap de 1m² tiré sur une distance de 10m, couvrant ainsi une surface de 10 m² par passage. Les tiques en activité de quête sont à l'affût en hauteur de la végétation et vont s'accrocher au drap qui imite le passage d'un hôte. Ce processus a été répété six fois pour maximiser la collecte. *I. ricinus* serait capable de percevoir les mouvements dans la végétation, déclenchant son activité de quête ^{39,40}. En procédant à plusieurs passages, nous pouvons capturer les tiques répondant à ce stimulus. Les six passages correspondent au meilleur compromis temps/résolution ⁴¹. Les tiques présentes sur le drap après chaque passage ont été comptées, collectées à l'aide d'une pince, puis transférées dans des flacons contenant de l'éthanol.

Les données de comptage ont été standardisées en densité (tiques/m²). En effet, pour chaque date, site et stade de vie, le nombre total de tiques collectées lors des 6 passages a été divisé par la surface totale échantillonnée (10 m²). Par exemple, un total de 30 tiques équivaut à une densité de 3 tiques/m². Ce calcul permet de standardiser les données de comptage en fonction de la surface échantillonnée, facilitant ainsi l'interprétation de l'abondance.

Pour répondre à la question de recherche, seules les données concernant les nymphes ont été utilisées. Les larves ont été exclues en raison de leur distribution aléatoire, dépendante de la ponte localisée d'une femelle. De plus, elles se déplacent très peu et donc se retrouvent en clusters hasardeux au sein du paysage. Les adultes quant à eux ont été exclus dû à leur faible taux de survie limitant considérablement leur abondance (voir Fig. 12). Le nombre d'individus adultes observés ne dépasse généralement pas une ou deux tiques par site et par collecte. Les nymphes représentent donc un meilleur indicateur de la distribution des tiques au sein de l'environnement (voir Fig. 12).

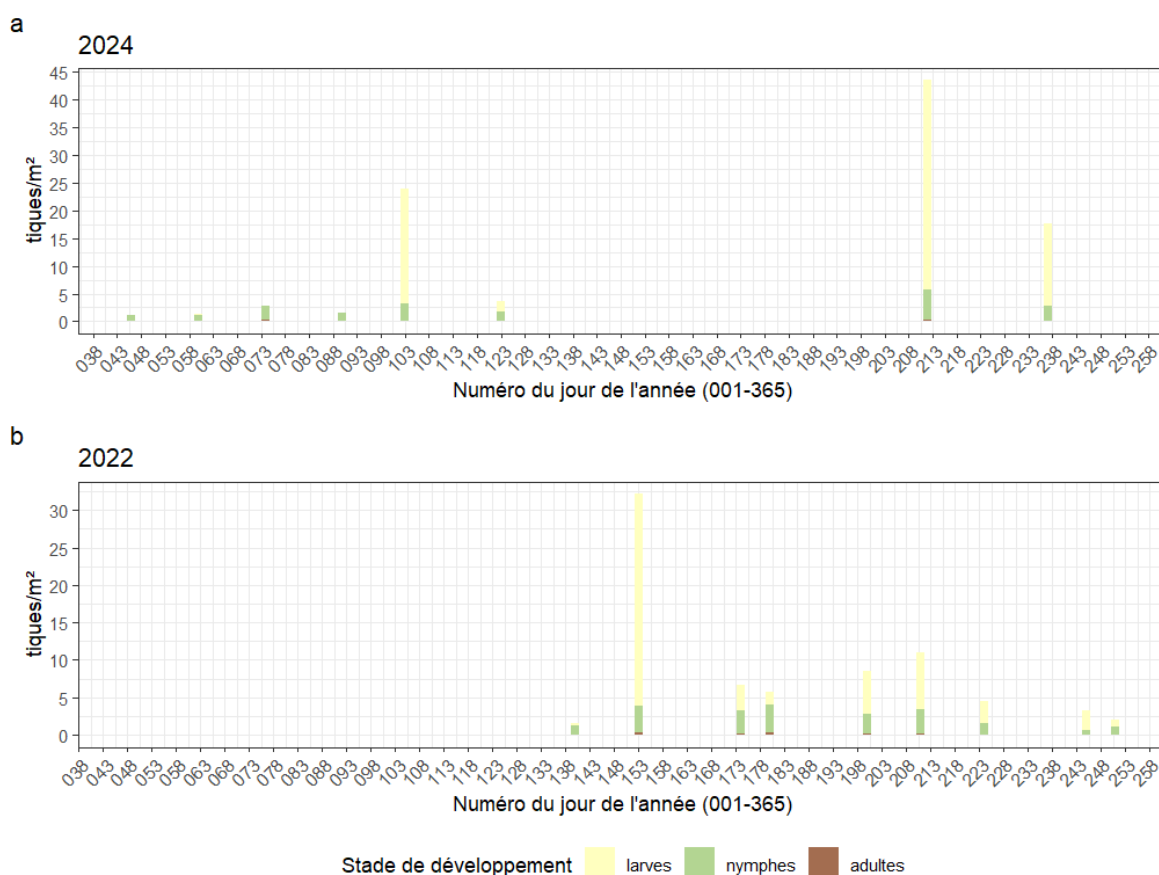


Figure 12 : Répartition des tiques par stade de développement au cours de l'année, pour 2024 (a) et 2022 (b). Les graphiques présentent le nombre de tiques collectées par mètre carré (tiques/m²) en fonction du jour de l'année, réparti par stade de développement (larves, nymphes, adultes). Chaque point correspond à une date de collecte. Les données de 2024 couvrent principalement la fin de l'hiver, le printemps et l'été, tandis que celles de 2022 incluent principalement le printemps et l'été. La représentation met en évidence les variations de densité selon les stades et les périodes de collecte pour chaque année.

II.2.2. FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX

Les facteurs environnementaux ont été prélevés via différentes méthodes. Lors des collectes, la température et l'humidité relative ont été mesurées grâce à un appareil portatif placé au sol. En début et fin de collecte, le couvert nuageux a été estimé visuellement et exprimé sous forme de gamme (absent, 0-19%, 20-39%, etc.). Chaque site a été équipé d'un data logger

(TinyTag) qui a relevé la température, l'humidité relative et le point de rosée toutes les 20 minutes. Enfin, les données météorologiques de la station de Uccle issues de l'Institut Royal de Météo (IRM) ont été utilisées pour les comparaisons entre les jeux de données de 2022 et 2024. Nous avons repris les données journalières de la température (maximum, minimum et moyenne) et de l'humidité relative (moyenne).

Nous avons également travaillé avec des données de déficit de pression vapeur ou VPD (Vapor Deficit Pressure). Le **VPD** a été calculé à partir des données de température et d'humidité à l'aide des formules suivantes, où **SVP** est la pression de vapeur saturante (Saturation Vapor Pressure), **AVP** la pression de vapeur réelle (Actual Vapor Pressure), **H** l'humidité relative (%), et **T** la température (°C) :

$$SVP (hPa) = 6,1094 \times e^{17,625 \times \frac{T}{243,04 + T} - 42}$$

$$AVP (hPa) = H \times \frac{SVP}{100}$$

$$VPD (hPa) = SVP - AVP$$

II.3. Analyse des données

Pour commencer, nous avons sélectionné les variables à garder pour nos analyses statistiques. Les coefficients de corrélation de Pearson ainsi que des tables de contingence avec des test de Chi² ont permis d'identifier les corrélations entre les différentes variables. Cela nous permet de sélectionner celles que nous utiliserons dans les différents modèles et ainsi éviter des problèmes de colinéarité (voir Annexe 1). Les variables suivantes ont été retenues pour nos analyses :

- **Site** (en lien avec la végétation et la hauteur de la végétation)
- **Température**
- **VPD** (en lien avec l'humidité)
- **Saison** (en lien avec la date)

Pour chaque modèle testé, les valeurs AIC ont été comparées afin de sélectionner le modèle le plus ajusté.

II.3.1. LE MICROCLIMAT

Afin de tester la différence de microclimat entre les sites, nous avons utilisé les données des data logger. Ces données relevées toutes les 20min, nous offrent une mesure robuste afin d'évaluer les différences de température et de VPD entre les sites. Des tests de Kruskal-Wallis ont été utilisés pour évaluer ces différences, car les résidus des données ne respectaient pas les postulats d'une ANOVA (distribution non normale et variance hétérogène). En cas d'une p-val inférieure à 0.05, des comparaisons multiples ont été réalisées via un test de Dunn.

Pour finir, nous avons comparé l'abondance, exprimée en nymphes/m², entre les différents sites mais également entre 2022 et 2024. Pour ce faire, nous avons fait un test de Kruskal-Wallis et des représentations boxplots.

II.3.2. LES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX ET L'ABONDANCE

Nous avons comparé les données provenant des data loggers, de l'IRM et de l'appareil portatif afin de déterminer lesquelles seraient utilisées pour la suite des analyses (voir Annexe 2). Voici les observations principales :

- **Appareil portatif** : mesure instantanée des conditions à la surface de la litière au moment de la collecte. L'appareil portatif a enregistré des valeurs de températures significativement plus élevées que celles des data loggers ou l'IRM (voir Annexe 2). Cependant, cette différence peut facilement s'expliquer car l'appareil portatif présente des données instantanées alors que pour les data loggers ou l'IRM ce sont des moyennes journalières.
- **Data loggers** : une moyenne journalière a été faite pour faciliter l'utilisation du jeu de données. Certains data loggers étaient enfoncés dans la litière et donc représenteraient plus l'environnement de la litière. Avec la comparaison des jeux de données provenant de l'appareil portatif, des data loggers et de l'IRM, nous pouvons observer que les données provenant des data loggers sont significativement inférieures aux deux autres jeux de données (voir Annexe 2). Cela semble confirmer l'hypothèse selon laquelle les data loggers représenteraient plus les conditions au sein de la litière et non à la surface, ce qui est moins pertinent pour l'activité de quête.

- **IRM** : les moyennes journalières provenant de la station météo de Uccle offrent une base utile pour les comparaisons interannuelles mais manquent de précisions au niveau local.

En conséquence, nous avons choisi de présenter les données provenant de l'appareil portatif pour analyser les relations entre la température, le VPD et l'abondance de nymphes. Elles représentent mieux les conditions réelles au moment de la collecte et à la surface de la litière.

Afin de tester l'effet des variables environnementales sur l'abondance de nymphes, plusieurs modèles linéaires mixtes ont été construits, avec les sites en effet aléatoires :

- **Effet de la température** :

$$\text{Nymphes}/\text{m}^2 \sim \text{Température} + (1|\text{Site})$$

- **Effet du VPD** :

$$\text{Nymphes}/\text{m}^2 \sim \text{VPD} + (1|\text{Site})$$

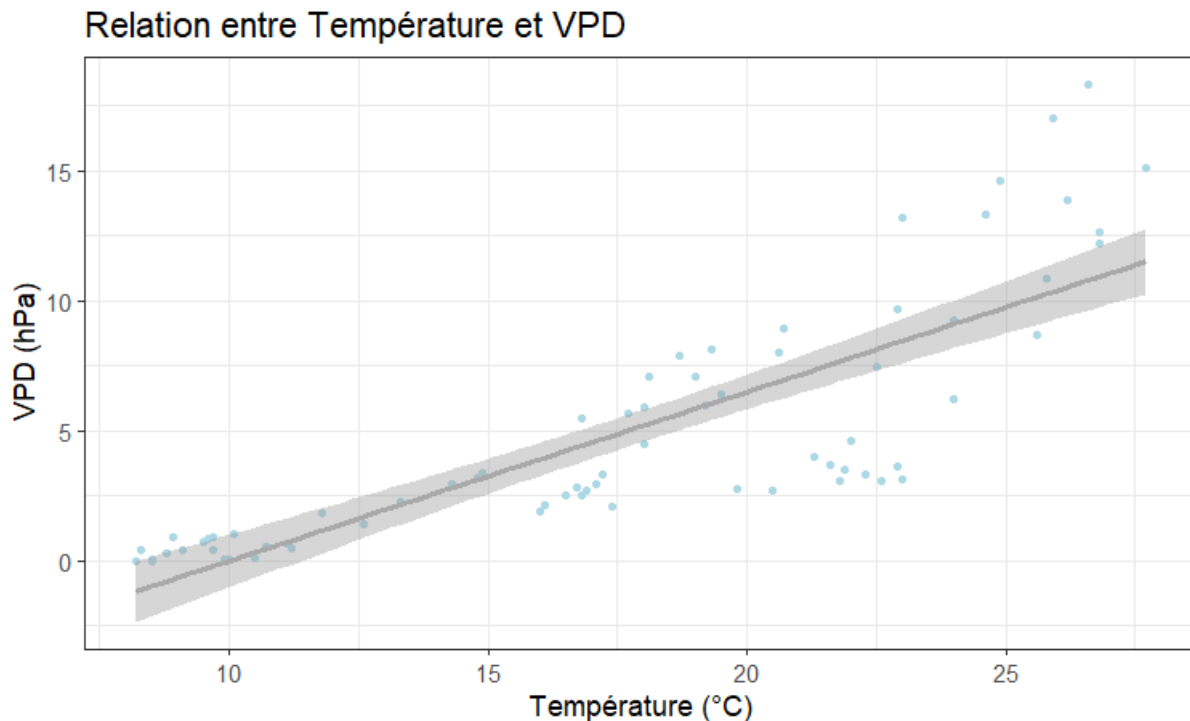


Figure 13 : Relation entre la température et le déficit de pression de vapeur (VPD). Les points représentent les valeurs mesurées du VPD (hPa) en fonction de la température enregistrée (°C). Ces données proviennent de l'appareil portatif. La ligne de régression linéaire (avec intervalle de confiance en gris) met en évidence une corrélation positive entre ces deux variables.

Bien qu'il aurait été intéressant de modéliser l'interaction entre la température et le VPD, la forte colinéarité entre ces deux variables compromet la fiabilité d'un tel modèle (voir Annexe 1 et Fig. 13).

II.3.3. LA SAISONNALITÉ ET L'ABONDANCE

L'effet de la saison sur l'abondance des nymphes a été étudié à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis, suivi de modèles linéaires mixtes. Les relations entre la saison, la température ou le VPD, et l'abondance ont été analysées avec les modèles suivants :

- **Avec la température et la saison :**

$$Nymphes/m^2 \sim Température + saison + (1|Site)$$

$$Nymphes/m^2 \sim Température + saison + Température:saison + (1|Site)$$

- **Avec le VPD et la saison :**

$$Nymphes/m^2 \sim VPD + saison + (1|Site)$$

$$Nymphes/m^2 \sim VPD + saison + VPD:saison + (1|Site)$$

Bien que des modèles intégrant le VPD et la température, avec ou sans interaction, aient été testés, la forte colinéarité (0.824) entre ces variables compromet la fiabilité des modèles. Ces résultats ne sont donc pas inclus dans l'analyse (voir Fig. 13).

II.3.4. COMPARAISON ENTRE 2022 ET 2024

Pour la comparaison des données entre 2022 et 2024, nous avons utilisé les données météorologiques provenant de l'IRM comme base commune. L'objectif initial était d'appliquer les mêmes modèles aux deux années. Cependant, le jeu de données de 2022 ne respectait pas les conditions essentielles du modèle linéaire, notamment l'homogénéité des résidus et la normalité de la distribution (voir ANNEXE XX). Malgré plusieurs tentatives de transformation des données, ces problèmes n'ont pas pu être résolus. En conséquence, nous avons décidé de ne pas comparer directement les modèles des deux années. La comparaison se limitera donc à une analyse graphique.

III. RÉSULTATS

III.1. Description du jeu de données

Le jeu de données 2024 se compose de **72 observations** différentes collectées sur **8 dates**, entre le 12 février et le 28 août, et sur **9 sites**. Au total, **956 tiques** ont été récoltées, dont **752 larves**, **196 nymphes** et **8 adultes**. La Figure XX illustre la répartition spatiale de l'abondance totale pour chaque stade de développement. Pour 2022, nous avons également **72 observations** réparties sur **9 dates** de collecte du 20 mai 2022 au 8 septembre 2022. Sur cette période, ils ont collecté **755 tiques**, parmi lesquelles il y avait **536 larves**, **210 nymphes** et **9 adultes**.



Figure 14 : Répartition du total des tiques collectées (larves, nymphes et adultes) par site en 2024. (A) Total des larves collectées par site. (B) Total des nymphes collectées par site. (C) Total des adultes collectés par site.

Ces chiffres mettent en évidence la proportion notable des nymphes parmi les tiques récoltées, justifiant leur utilisation comme indicateur principal de l’activité de quête pour les analyses suivantes.

III.2. Le microclimat affecte-t-il l’abondance de tiques en activité ?

Les données météorologiques utilisées dans cette analyse proviennent des data loggers, que cela soit pour la température ou le VPD car elles offrent une résolution temporelle élevée (mesures toutes les 20 minutes) tout au long de la période de collecte. Les données de l’appareil portable, bien qu’utiles pour le reste des analyses, ne capturent pas les variations fines et continues, car elles sont prises au moment des collectes.

III.2.1. LA TEMPÉRATURE

L’analyse montre que si les températures ne diffèrent pas significativement entre les sites, les maxima et minima enregistrés varient notablement. Cette observation, illustrée dans le Tableau 2, met en évidence une hétérogénéité des conditions climatiques extrêmes entre les sites.

Tableau récapitulatif des données de températures enregistrées par les data logger tout au long de la collecte				
Site	Température maximale (°C)	Température minimale (°C)	Température moyenne (°C)	Température médiane (°C)
3F	29.19	-1.26	13.30	13.61
A3	27.24	-1.34	13.23	13.49
B3	29.59	-2.46	13.39	13.66
C3	28.83	-0.78	13.39	13.63
D2	33.72	-0.98	13.28	13.54
D3	28.78	-1.21	13.30	13.55
E2	28.90	-1.14	13.30	13.64
E3	27.11	-0.41	13.32	13.63
F3	27.39	-1.52	13.24	13.51

Tableau 2 : Résumé des températures enregistrées par les data loggers tout au long de la période de collecte en 2024.

Deux tests de Kruskal-Wallis ont été effectués pour comparer les températures entre les sites. Le premier, basé sur les moyennes journalières calculées sur base des données des data loggers, donne une p-valeur de 1 (arrondi de 0.9999947), indiquant l'absence de différences significatives. Le second, qui s'appuie sur les données relevées toutes les 20 minutes, génère une p-valeur de 0.09, indiquant une tendance vers une différence, bien que cela ne soit pas significatif (seuil défini à 0.05) (voir Annexe 3). Ces résultats sont complétés par la Figure 15, qui ne montre pas de variations évidentes des températures moyennes entre les sites.

Cependant, l'examen des maxima et minima révèle des différences importantes. Par exemple, le site **D2** a enregistré une température maximale de 33.72°C, alors que sur le site **E2**, le maximum enregistré était de 27.11°C, soit une différence de plus de 6°C. Pour les minima, le site **B3** a enregistré une température de -2.46°C, tandis que pour le site **E3** la température n'est descendue qu'à -0.41°C, soit une différence de 2°C. Ces écarts indiquent que les sites se ressemblent globalement en termes de moyennes, mais que les conditions extrêmes varient d'un site à l'autre.

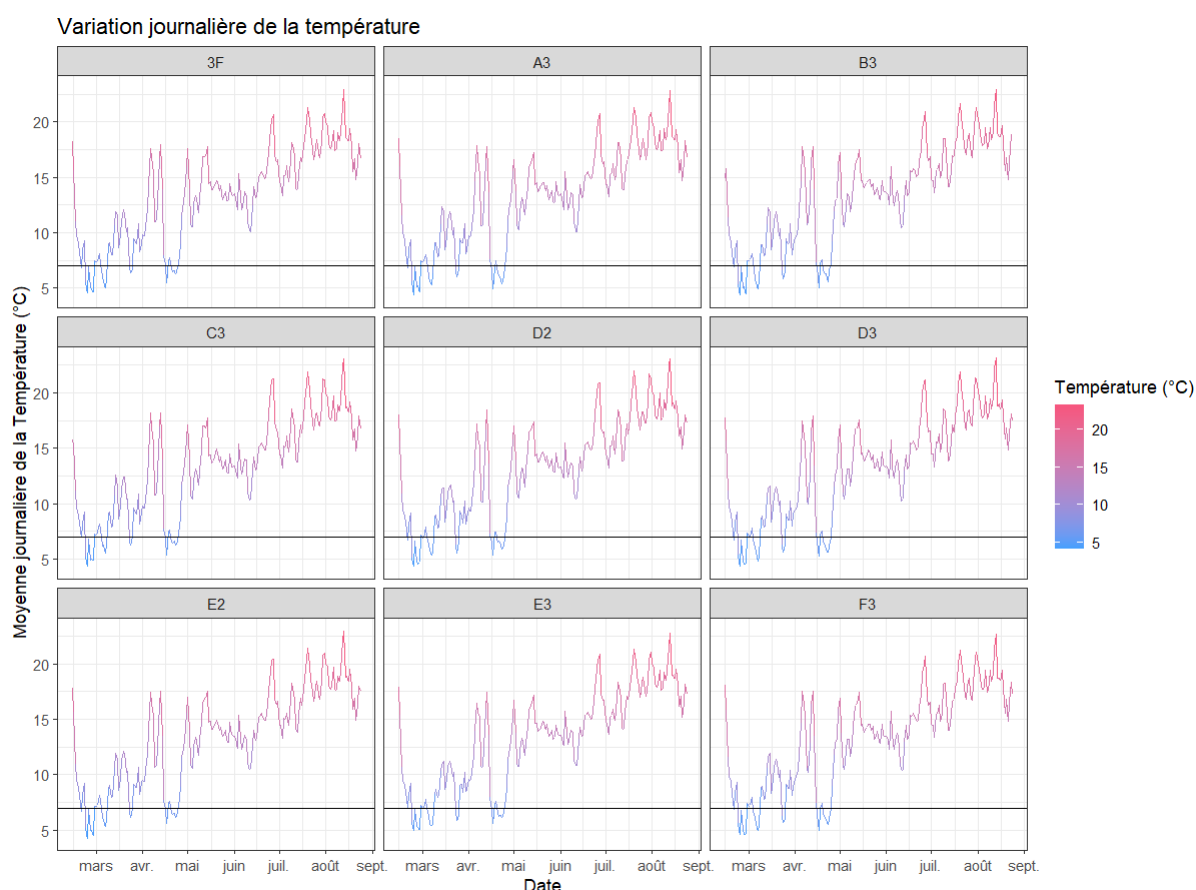


Figure 15 : Variation journalière de la température moyenne (°C) enregistrée sur les neuf sites de collecte en 2024 par les data loggers. Chaque panneau correspond à un site spécifique et montre l'évolution journalière de la température moyenne tout au long de la période de collecte, de février à septembre. La ligne horizontale noire correspond au seuil historique des 7°C en-dessous duquel l'activité de la tique serait nulle.

III.2.2. LE DÉFICIT DE PRESSION DE VAPEUR (VPD)

Les tests de Kruskal-Wallis réalisés montrent des différences significatives de VPD entre les sites avec des p-val inférieures à $2,2 \times 10^{-16}$. Ces différences sont mises en avant, d'une part par les variations des moyennes et des médianes dans le Tableau 3 et, d'autre part par les Figures 16 et 17.

Tableau récapitulatif des données de déficit de pression vapeur (VPD) enregistrés par les data logger tout au long de la collecte				
Site	VPD maximal (hPa)	VPD minimal (hPa)	VPD moyen (hPa)	VPD médian (hPa)
3F	22.28	0	1.30	0
A3	22.85	0	1.31	0
B3	28.18	0	1.26	0
C3	23.97	0	1.37	0
D2	36.66	0	2.05	0.02
D3	22.93	0	1.49	0.29
E2	19.33	0	0.66	0
E3	17.55	0	0.95	0
F3	20.69	0	1.58	0.44

Tableau 3 : Résumé des VPD calculés grâce aux données des data loggers tout au long de la période de collecte en 2024.

La Figure 16 illustre ces différences de manière synthétique. Les sites **D2**, **D3** et **F3** se distinguent par des valeurs de VPD significativement plus élevées par rapport aux autres sites. A l'inverse, le site **E2** montre des valeurs significativement plus faibles. Pour les autres sites, aucune différence significative n'a été relevée.

En observant les variations journalières (voir Fig. 17), principalement pour l'été, le site **D2** se démarque des autres en atteignant des valeurs particulièrement élevées, pouvant aller jusqu'à 12 hPa. Nous percevons une variabilité de VPD entre les sites.

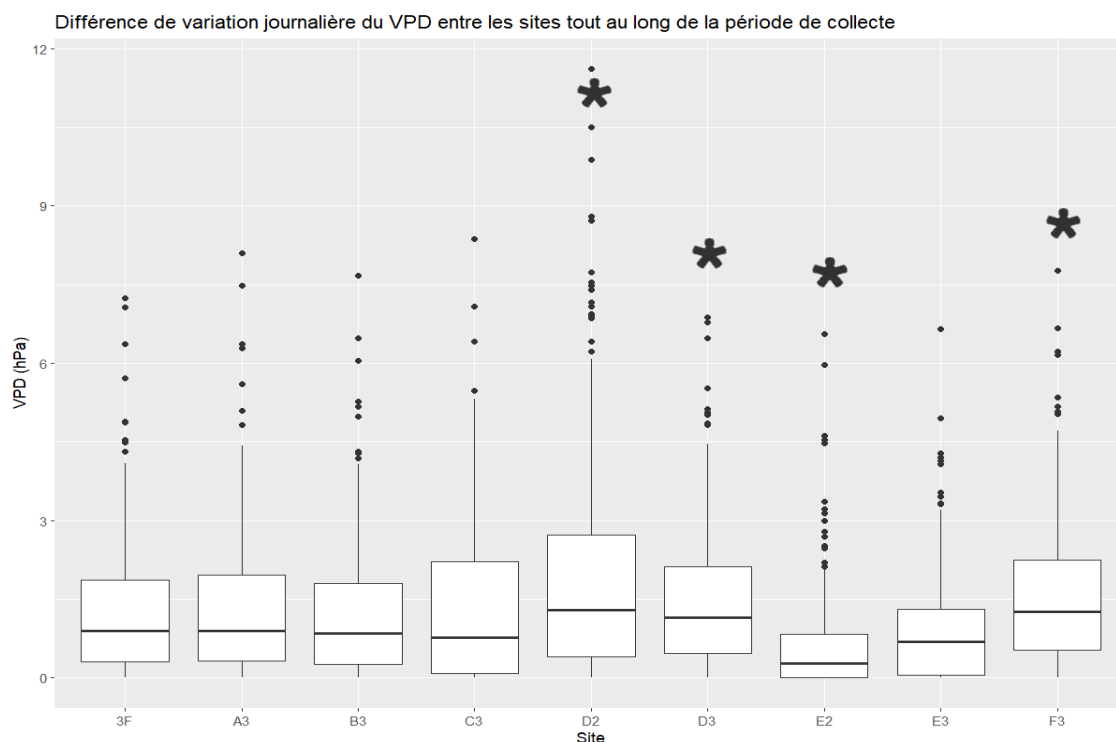


Figure 16 : Boxplot des différences de variation journalière du déficit de pression de vapeur (VPD, hPa), selon les données des data loggers, entre les sites tout au long de la période de collecte en 2024. L'étoile (*) représente une différence significative par rapport aux autres sites.



Figure 17 : Variation journalière du VPD moyen (°C) enregistré sur les neuf sites de collecte en 2024 par les data loggers. Chaque panneau correspond à un site spécifique et montre l'évolution journalière du VPD moyen tout au long de la période de collecte, de février à septembre.

III.2.3. L'ABONDANCE DES TIQUES

En ce qui concerne la différence d'abondance de nymphes entre les sites, que cela soit pour 2024 ou 2022, le test de Kruskal Wallis est significatif avec, respectivement, des p-valeur de 0.0001 et de 1.49e-6. En observant la Figure 18, une variance d'abondance entre les sites est perceptible pour chaque année. En 2024 nous pouvons voir que le site **E2** présente une abondance nettement plus élevée, tandis que le site **A3** semble avoir une abondance bien plus faible, voire inexistante. De plus, lorsque nous comparons d'une année à l'autre, l'abondance semble être relativement similaire pour un même site. Les sites **E2** et **A3** semblent conserver leur position de maximum et minimum.

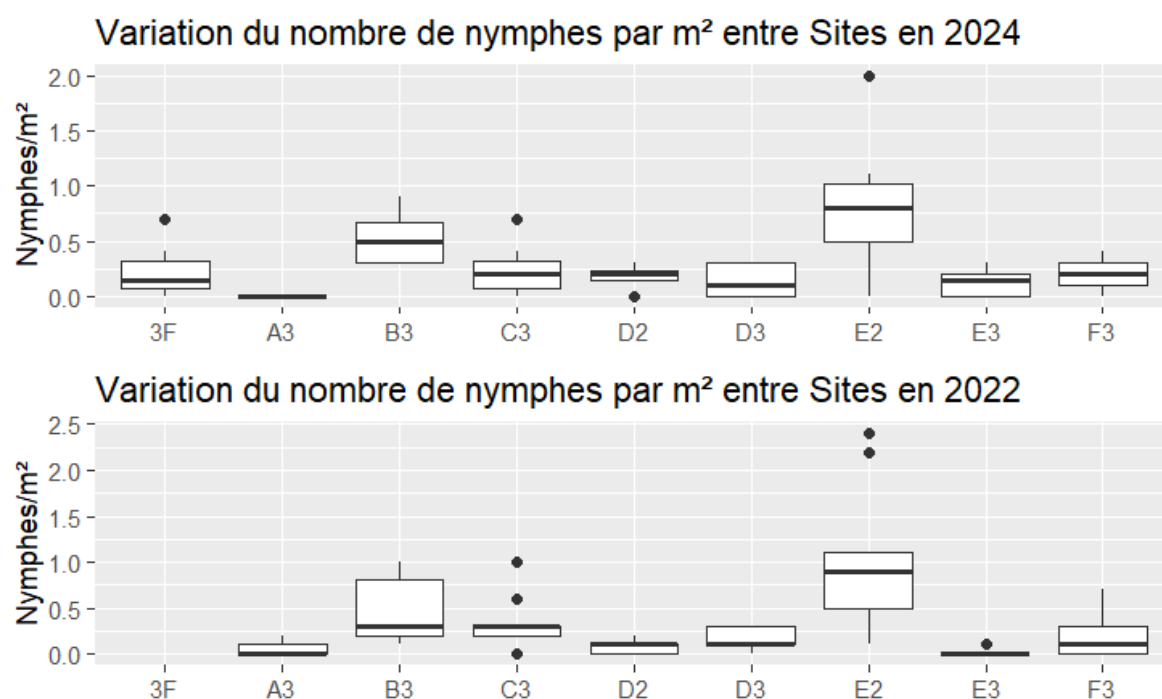


Figure 18 : : Variation du nombre de nymphes par m² entre les sites en 2024 (en haut) et en 2022 (en bas). Les boxplots illustrent les variations d'abondance de nymphes par m² sur les différents sites étudiés pour chaque année.

III.3. La température affecte-t-elle l'abondance de tiques en activité de quête ?

Les analyses montrent une relation positive entre la température et l'abondance de nymphes en activité de quête. Selon le modèle linéaire mixte (voir Tab. 4), une augmentation de 1°C s'accompagnerait d'une augmentation de 0.021 nymphes/m².

<i>Modèle</i>	Intercept	Effet de la température	Effet aléatoire : site	Variance résiduelle
<i>Nymphes/m² ~ Température + (1 Site)</i>	-0.098	0.021 (***)	0.052	0.054

Tableau 4 : Résultats du modèle linéaire mixte évaluant l'effet de la température sur l'abondance de nymphes par m².

Cette relation est illustrée par la Figure 19. De plus, la variance de l'effet aléatoire estimée par le modèle est de 0.052. Les sites expliquent une légère partie de la variation de nymphes/m² (voir Annexe 5).

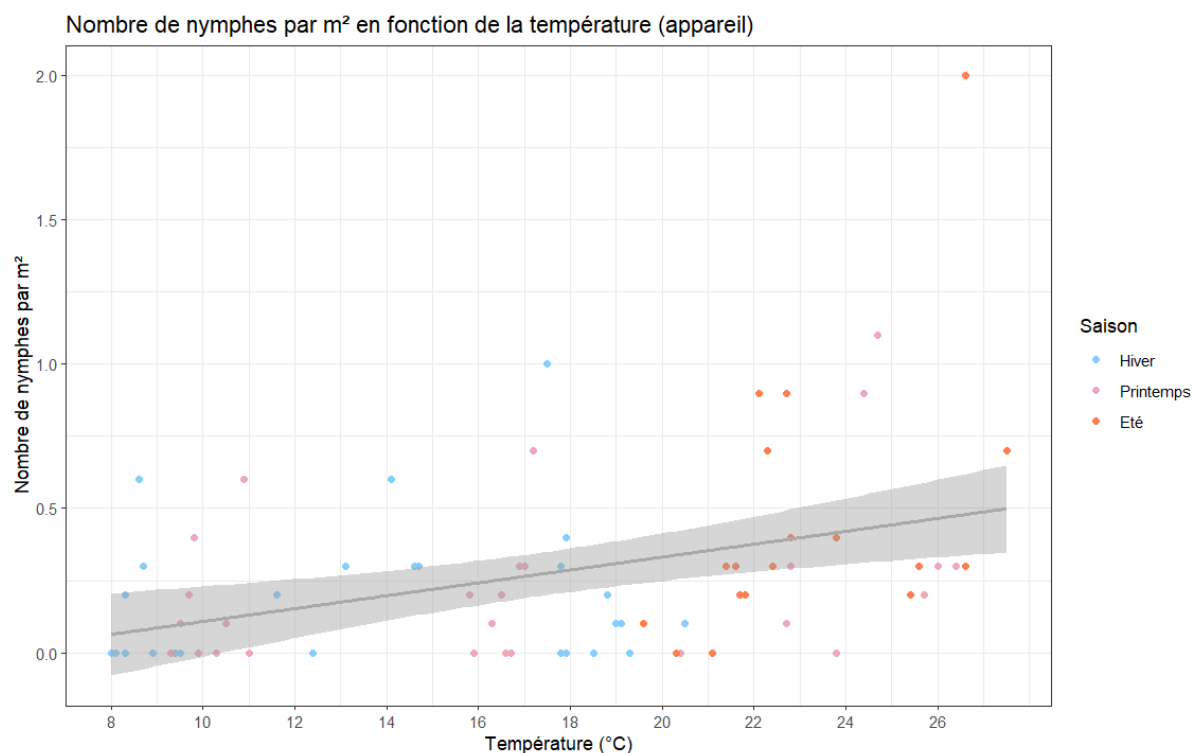


Figure 19 : Relation entre le nombre de nymphes par m² et la température enregistrée par l'appareil portatif.

III.4. Le déficit de pression de vapeur affecte-t-il l'abondance de tiques en activité de quête ?

Les analyses montrent une relation positive entre l'abondance de nymphes en activité de quête et le déficit de pression vapeur. Selon le modèle linéaire mixte, une augmentation de 1 hPa s'accompagnerait d'une augmentation de 0.024 nymphes/m² (voir Tab. 5).

Modèle	Intercept	Effet du VPD	Effet aléatoire : site	Variance résiduelle
$Nymphes/m^2 \sim VPD + (1 Site)$	0.153	0.024 (***)	0.053	0.057

Tableau 5 : Résultats du modèle linéaire mixte évaluant l'effet du VPD sur l'abondance de nymphes par m².

Cette relation est illustrée par la Figure 20. Nous pouvons également noter la variance de l'effet aléatoire du site qui est de 0.053. Cela signifie que les sites expliquent une petite partie de la variation de l'abondance de nymphes (voir Annexe 6).

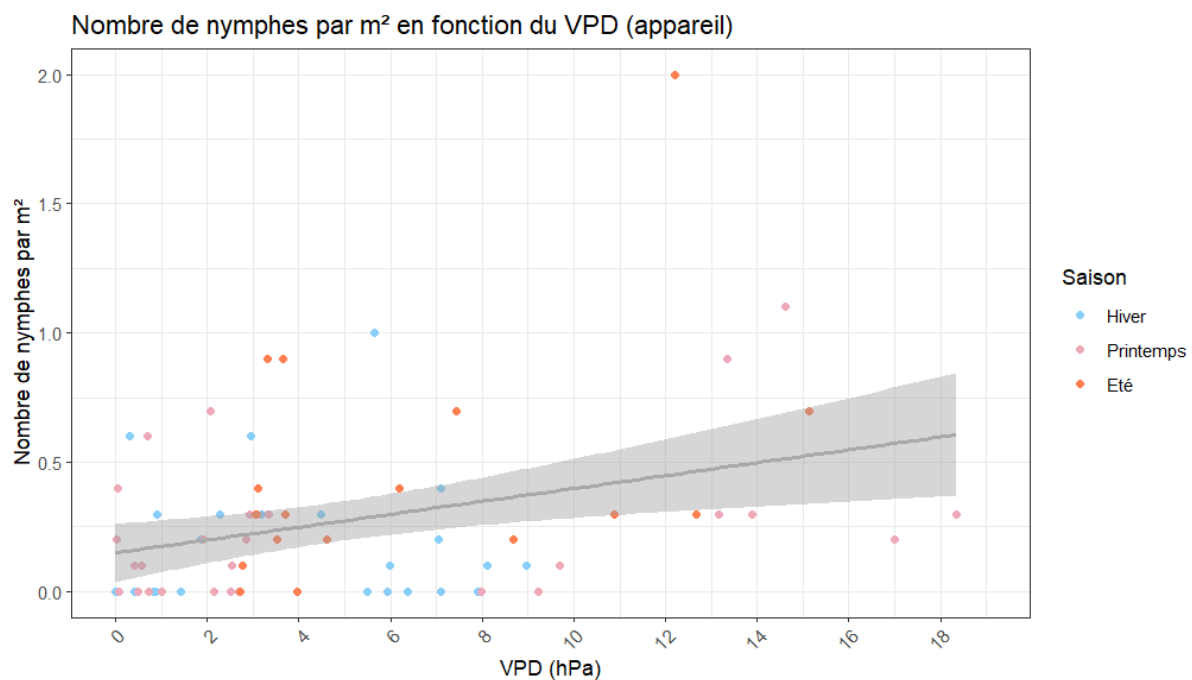


Figure 20 : Relation entre le nombre de nymphes par m² et le VPD calculé grâce aux données de l'appareil portatif.

III.4. La saisonnalité affecte-t-elle l'abondance de tiques en activité de quête ?

LES SAISONS

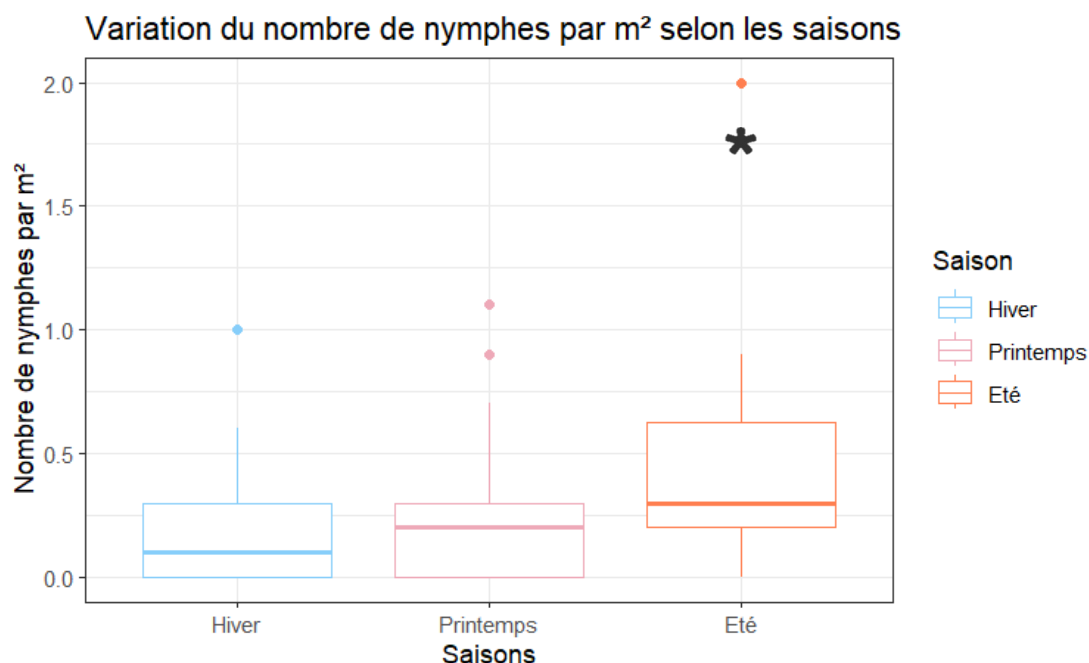


Figure 21 : Boxplot des variations du nombre de nymphes par m² en fonction des saisons en 2024. L'étoile (*) représente une différence significative par rapport aux autres saisons.

Le test de Kruskal Wallis effectué afin de visualiser s'il y a un potentiel effet de la saison sur l'abondance de tiques est significatif avec un p-valeur de 0.02. Les comparaisons multiples effectuée à l'aide d'un test de Dunn et d'une représentation graphique en boxplot (voir Fig. 21), montrent qu'en été, l'abondance de nymphes/m² s'avère significativement plus élevée par rapport aux autres saisons.

III.4.1. LA TEMPÉRATURE ET LA SAISON

Pour explorer l'effet combiné de la température et de la saison, deux modèles linéaires mixtes ont été utilisé : l'un sans interaction entre les variables et l'autre avec interaction. Ces analyses nous permettent de déterminer si la température, seule ou en interaction avec la saison, influence significativement la densité de nymphes.

Le modèle sans interaction (**nymphes/m² ~ Température + Saison + (1|Site)**) montre que seule la température a un effet significatif et positif sur l'abondance de nymphes, tandis que

les saisons n'ont pas d'effet significatif (voir Tab. 6). Selon ce modèle, une augmentation de 1°C entraîne une augmentation moyenne de 0.015 nymphes/m².

CRITÈRES	MODÈLE SANS INTERACTION	MODÈLE AVEC INTERACTION
FORMULE	<i>Nymphes/m² ~ Température + Saison + (1 Site)</i>	<i>Nymphes/m² ~ Température * Saison + (1 Site)</i>
AIC	39.8	45.6
EFFET ALÉATOIRE : SITE	Variance : 0.053 SD : 0.231	Variance : 0.052 SD : 0.228
EFFET RÉSIDUEL	Variance : 0.053 SD : 0.231	Variance : 0.046 SD : 0.215
EFFETS FIXES :	Coef (pval)	Coef (pval)
INTERCEPT	-0.034 (0.785)	0.121 (0.456)
TEMPÉRATURE	0.015 (0.013 *)	0.005 (0.637)
SAISON (PRINTEMPS)	0.008 (0.908)	-0.147 (0.444)
SAISON (ÉTÉ)	0.131 (0.144)	-1.759 (0.003 **)
TEMPÉRATURE : PRINTEMPS	Non applicable	0.011 (0.363)
TEMPÉRATURE : ÉTÉ	Non applicable	0.085 (0.001 **)

Tableau 6 : Comparaison des résultats des modèles linéaires mixtes avec et sans interaction entre la température et la saison.
Les résultats ont été obtenus grâce aux données de l'appareil portable.

Le modèle avec interaction (**nymphes/m² ~ Température * Saison + (1|Site)**) montre que l'interaction entre la température et l'été est significative. Dans ce modèle l'été présente initialement un effet négatif significatif (-1,759 nymphes/m² à 0°C), (voir le Tab. 6). Cependant cet effet devient positif avec l'augmentation de la température : en été une augmentation de 1°C s'accompagne d'une augmentation de 0.085 nymphes/m². Cette interaction est illustrée par la Figure 22. Nous y voyons que le nombre de nymphes/m² augmente plus rapidement avec la température en été que pour les autres saisons.

Les deux modèles montrent des variances similaires pour les sites et les résidus, suggérant que l'ajout de l'interaction n'améliore pas substantiellement la structure aléatoire. De plus le modèle sans interaction a un meilleur AIC. L'ajout de la complexité au sein de notre modèle ne semble pas mieux expliquer notre jeu de données. Enfin, si nous comparons avec le modèle le plus simple **nymphes/m² ~ Température + (1|Site)**, avec un AIC de 31.6, il semble être le plus adapté pour expliquer les variations d'abondance dans notre jeu de données, en particulier compte tenu de sa taille réduite.

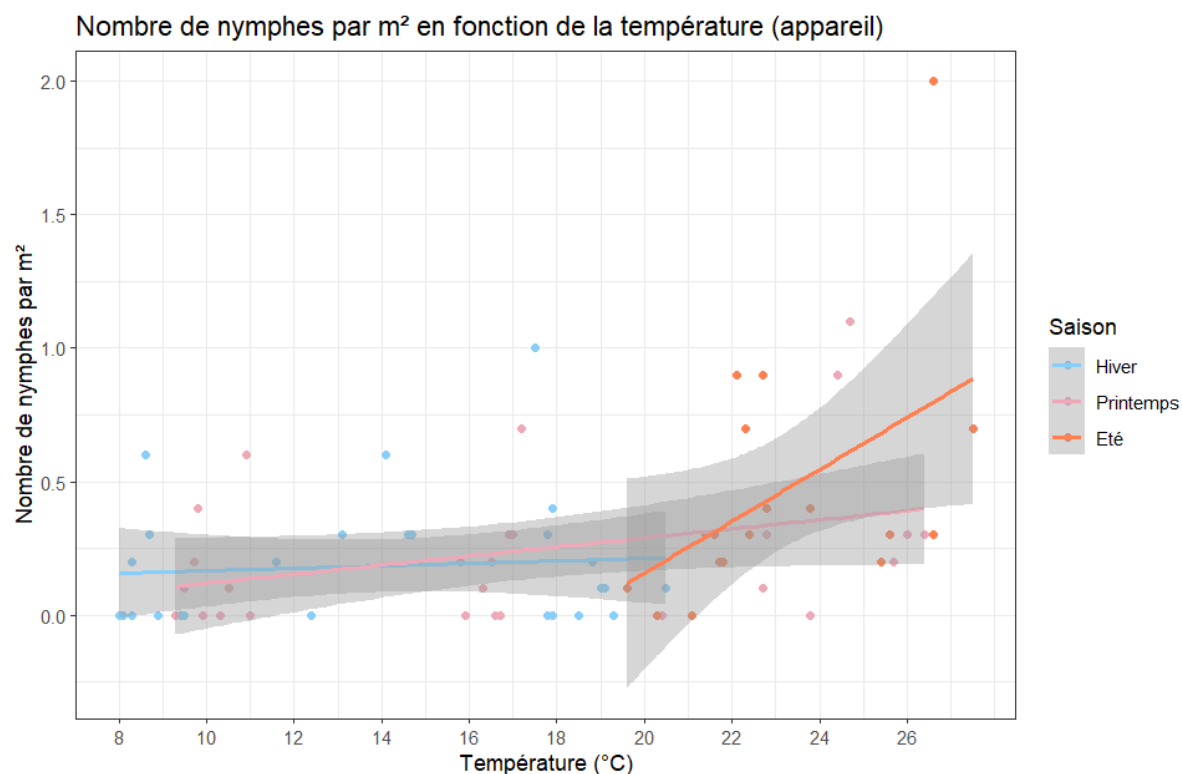


Figure 22 : Nombre de nymphes par m² en fonction de la température selon la saison. La température provient des données de l'appareil portatif.

III.4.2. LE DÉFICIT DE PRESSION DE VAPEUR ET LA SAISON

Ces analyses visent à explorer l'effet combiné du déficit de pression de vapeur (VPD) et de la saison sur l'abondance de nymphes, exprimée en nymphes/m². Deux modèles linéaires mixtes ont été testés : l'un sans interaction et l'autre avec interaction

CRITÈRES	MODÈLE SANS INTERACTION	MODÈLE AVEC INTERACTION
FORMULE	<i>Nymphes/m² ~ VPD + Saison + (1 Site)</i>	<i>Nymphes/m² ~ VPD * Saison + (1 Site)</i>
AIC	35.1	46.7
CRITÈRE REML	23.1	30.7
EFFET ALÉATOIRE : SITE	Variance : 0.054 SD : 0.233	Variance : 0.054 SD : 0.232
EFFET RÉSIDUEL	Variance : 0.049 SD : 0.221	Variance : 0.046 SD : 0.215
EFFETS FIXES :	Coef (pval)	Coef (pval)
INTERCEPT	0.109 (0.254)	0.166 (0.121)
VPD	0.021 (0.001 **)	0.005 (0.716)
SAISON (PRINTEMPS)	0.017 (0.780)	-0.02 (0.816)
SAISON (ÉTÉ)	0.219 (0.002 **)	-0.002 (0.985)
VPD : PRINTEMPS	Non applicable	0.012 (0.46)
VPD : ÉTÉ	Non applicable	0.042 (0.032 *)

Tableau 7 : Comparaison des résultats des modèles linéaires mixtes avec et sans interaction entre le VPD et la saison. Les résultats ont été obtenus grâce aux données de l'appareil portatif.

Le modèle sans interaction (**nymphes/m² ~ VPD + Saison + (1|Site)**) (voir Tab. 7), montre un effet positif significatif du VPD. Une augmentation de 1 hPa s'accompagne d'une augmentation de 0.021 nymphes/m². De plus, ce modèle montre également un effet positif de la saison été sur l'abondance de nymphes en activité : en été, il y aurait 0.219 fois plus de nymphes/m² qu'en hiver. Ces résultats sont visibles sur la Figure 23.

En revanche, le modèle avec interaction (**nymphes/m² ~ VPD * Saison + (1|Site)**) révèle des résultats plus complexes. À un VPD de 0, l'été présente un effet significatif négatif sur l'abondance (-0.002 nymphes/m²), mais cet effet devient positif avec l'augmentation du VPD (interaction significative, $p = 0.032$). Cependant, le VPD en lui-même n'a pas d'effet significatif dans ce modèle (voir Tab. 7).

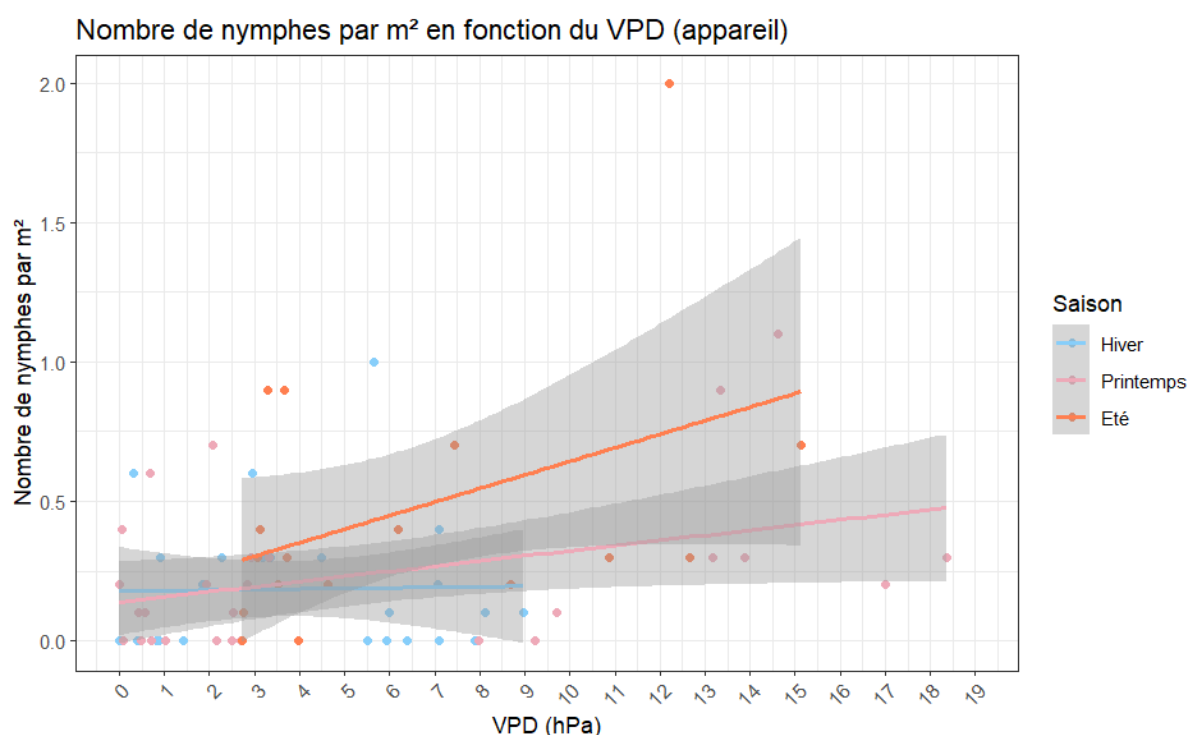


Figure 23 : Nombre de nymphes par m² en fonction du VPD selon la saison. Le VPD a été calculé grâce aux données de l'appareil portatif.

Les deux modèles montrent des variances similaires pour les sites et les résidus, indiquant que l'ajout de l'interaction n'améliore pas la structure aléatoire. De plus, le modèle sans interaction présente un AIC inférieur (35.1 contre 46.7), le rendant plus adapté. La différence d'AIC avec le modèle le plus simple (**nymphes/m² ~ VPD + (1|Site)**, AIC = 34.8) est négligeable (0.3), et l'ajout de la variable saison peut être justifié. Cependant, au vu de l'étendue limitée du jeu de données, il reste toutefois prudent de privilégier le modèle le plus simple, tout en discutant ces résultats dans un contexte plus large.

III.5. Comparaison entre 2022 et 2024

Pour l'année 2024, nous observons les mêmes relations entre les mesures de l'IRM et de l'appareil portatif, que cela soit pour la température (voir Fig. 19 et 24a) ou pour le déficit de pression de vapeur (VPD) (voir Fig. 20 et 25a). Cela suggère que les effets observés sur l'abondance des nymphes en activité de quête sont cohérents entre les deux sources de données.

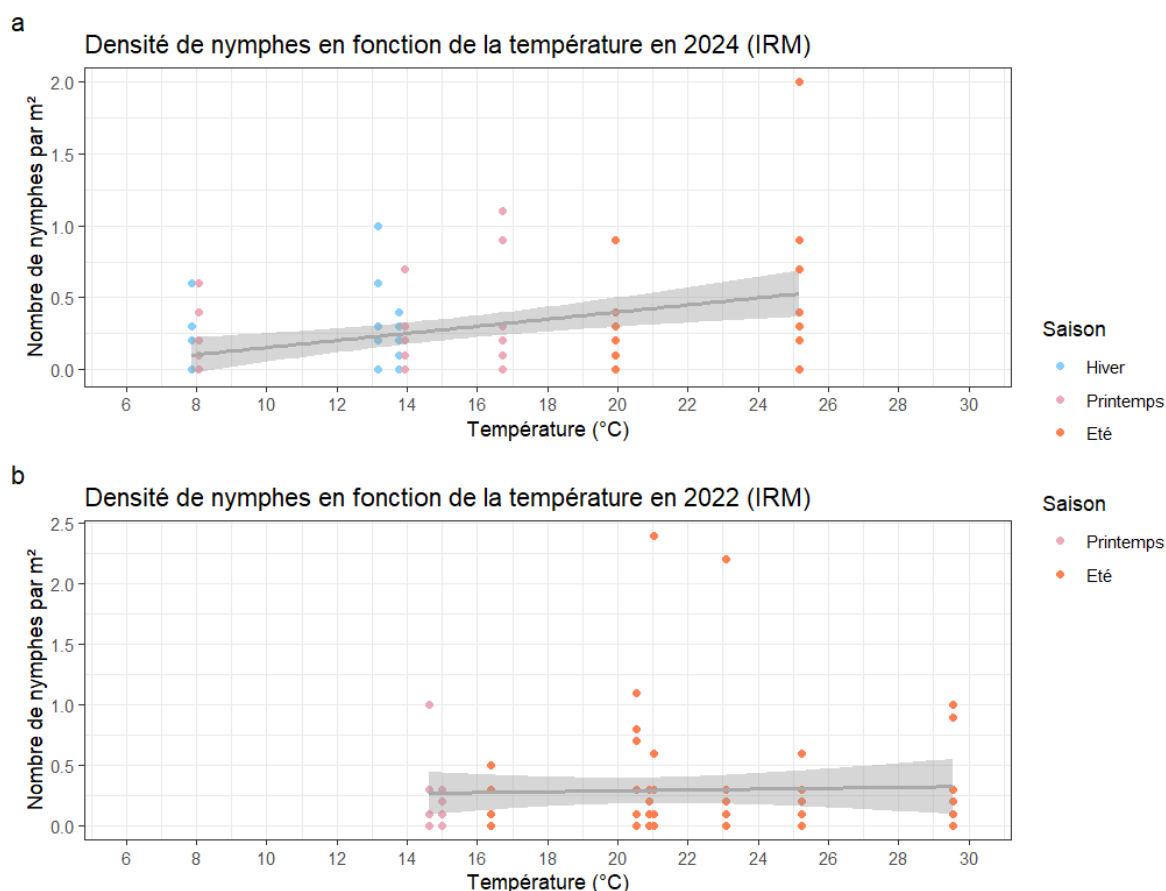


Figure 24 : Nombre de nymphes par m² en fonction de la température enregistrée par l'IRM pour 2024 (a) et 2022 (b) selon les saisons.

Cependant, en ce qui concerne l'année 2022, aucun effet de la température ou du VPD sur l'abondance des nymphes n'est observé (voir Fig. 24b et 25b). Ces résultats peuvent s'expliquer en partie par les différences dans les plages de température et de VPD auxquelles les tiques ont été exposées. L'année 2024 montre des plages plus larges de variations de ces paramètres environnementaux, ce qui pourrait contribuer à une meilleure détection des effets.

Il est également important de noter que les périodes de collecte diffèrent entre les deux années. En 2024, les données couvrent une période allant de février à août, ce qui inclut les débuts de l'activité des tiques au printemps. En revanche, la collecte de 2022 s'étend de mai à septembre, capturant principalement le sommet de l'activité. Ces différences méthodologiques

doivent être prises en compte dans l'interprétation des résultats, notamment en ce qui concerne l'humidité et le VPD, qui semblent refléter une année 2024 plus humide par rapport à 2022.

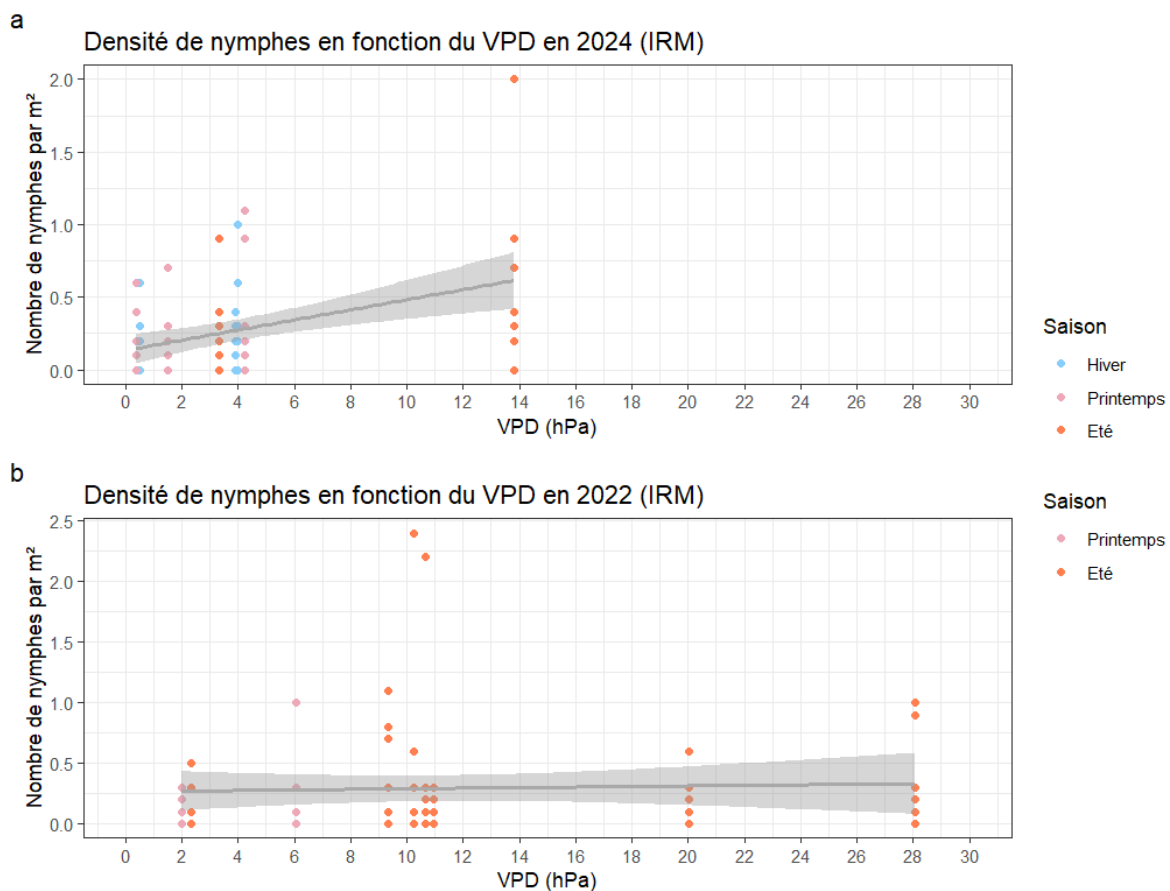


Figure 25 : : Nombre de nymphes par m² en fonction du VPD calculé grâce aux données de l'IRM pour 2024 (a) et 2022 (b) selon les saisons.

IV. DISCUSSION

Cette étude explore l'influence de facteurs environnementaux, comme la température et le déficit de pression de vapeur, ainsi que l'effet de la saisonnalité sur l'abondance de nymphes en activité de quête au sein d'un même massif forestier. Nos résultats montrent des relations complexes entre ces facteurs.

IV.1. Le microclimat affecte-t-il l'abondance de tiques en activité de quête ?

Nos résultats suggèrent qu'il pourrait bien exister des différences de microclimat, en termes de température et de VPD, entre les différents sites. Bien que la température ne varie pas significativement d'un site à l'autre, les analyses montrent une variation significative du VPD entre certains sites (voir Fig. 18), notamment avec des sites plus secs et un site plus humide.

Cependant, les variations de microclimat observées (voir Fig. 18) n'expliquent pas entièrement les différences d'abondance de nymphes observées entre les sites. Par exemple, le site E2, qui présente les valeurs de VPD les plus faibles et donc des conditions à priori favorables à la survie des tiques grâce à la réduction du risque de dessiccation^{8,21}, est également celui avec l'abondance la plus élevée de nymphes/m² en 2022 et 2024 (Fig. 18). Cette observation pourrait suggérer un lien entre le microclimat et l'abondance des tiques. Cependant, cette relation n'est pas généralisable à l'ensemble des sites. En effet, plusieurs sites ayant des VPD similaires présentent des abondances de tiques très différentes, ce qui souligne la complexité des interactions entre microclimat et biologie des tiques.

Les variations de VPD observées peuvent s'expliquer par des différences de topographies tels que l'exposition, la pente, la proximité d'un cours d'eau ou la localisation au sein de la vallée (haut ou fond) mais également par des facteurs biotiques comme le type de végétation ou l'ouverture du milieu⁴³⁻⁴⁵ (voir Fig. 9 et 10).

Par ailleurs, nous avons constaté que l'hétérogénéité du microclimat était mieux mise en évidence avec une échelle temporelle plus fine. En effet, les mesures prises toutes les 20 minutes révèlent plus de variations entre les sites qui ne sont pas visibles si nous ne prenons que les moyennes journalières (voir Fig. 15 et Annexe 3), comme le montre les tests de Kruskal-Wallis. Cette observation souligne l'importance d'une haute résolution temporelle pour

caractériser les microclimats de manière précise et de détecter les différences subtiles mais significatives. D'autres études ont pu également montrer l'importance de la résolution temporelle lors de l'étude du microclimat ^{46,47}. De plus, il est important que l'appareil de mesure, ici les data loggers, soit placé de manière à bien percevoir l'umwelt de l'espèce étudiée. Si ce n'est pas le cas, cela pourrait générer des biais méthodologiques, qui seront discutés en détail dans une section dédiée.

En résumé, bien que les différences de microclimat (notamment le VPD) puissent contribuer à expliquer en partie la variation d'abondance de tiques entre les sites, elles ne suffisent pas à elles seules. D'autres facteurs, tels que la présence d'hôtes, la végétation, la topographie ou encore des variables environnementales non mesurées, pourraient également jouer un rôle. Cette hypothèse est renforcée par la constance entre l'abondance de nymphes/m² entre 2022 et 2024. En effet, cela suggère qu'il y aurait bien des sites plus ou moins favorables à la présence de nymphes.

IV.2. La température affecte-t-elle l'abondance de tiques en activité de quête ?

Nos résultats suggèrent un effet positif de la température sur l'activité de quête des nymphes (voir Fig. 19 et Tab. 4). Plusieurs études ont également démontré un effet positif de la température sur l'abondance des tiques ^{38,48-50}. Cependant, cette relation reste plus complexe qu'une simple corrélation linéaire positive. En effet, selon ces études, l'activité des tiques augmente avec la température jusqu'à un certain point où elle commence à diminuer. Par exemple, Eisen et al. (2016), ont identifié un point critique de température aux alentours de 32°C ³⁵, tandis que d'autres études mettent en avant une limite influencée également par le déficit de pression de vapeur ou l'humidité relative ^{38,50}. Lorsque la température et le VPD sont élevés (ou une humidité relative basse), la tique devient d'avantage sujette à la dessiccation.

Nous avons voulu étudier plus en détail ces relations complexes entre température, VPD et abondance de tiques en activité de quête (voir Annexe 7). La corrélation entre VPD et température est évidente (voir Annexe 1 et Fig. 13). Cependant, en 2024, il est difficile de discerner une interaction claire entre ces variables et l'abondance des tiques à l'affût. Cela pourrait s'expliquer par une année particulièrement humide ⁵¹, au cours de laquelle le VPD a rarement dépassé les seuils critiques. Pour les plantes, ces seuils sont généralement définis entre 2 et 3 kPa^{52,53}. Concernant les tiques, bien que les informations soient limitées, une étude situe

leur seuil critique autour de 3 kPa ⁵⁴. En revanche, en 2022, le VPD présentait une gamme de valeurs beaucoup plus étendue, pouvant atteindre 28 hPa. Bien que ces variations soient légèrement visibles dans l'Annexe 7B, elles ne permettent pas de tirer des conclusions solides, mais offrent un aperçu préliminaire de ces relations.

Au niveau des collectes hivernales, aucune température n'est descendue sous le seuil historique des 7°C, qui a longtemps été considéré comme limite en dessous de laquelle les tiques cessent toute activité de quête. Nous n'avons pas pu tester si ce seuil était bien effectif mais d'autres études plus récentes l'ont remis en question en détectant des tiques actives sous ce seuil ^{22-24,48}.

IV.3. Le déficit de pression de vapeur affecte-t-il l'abondance de tiques en activité de quête ?

Selon nos résultats, le déficit de pression de vapeur a un effet positif sur l'abondance de nymphes (voir Fig. 20 et Tab. 5). Ce constat semble aller à l'encontre de ce que nous retrouvons dans la majorité de la littérature, qui suggère qu'un VPD faible est plus favorable à l'activité de quête de la tique en réduisant les risques de dessiccation ^{21,38,49,50}. Cependant, une hypothèse alternative est avancée par Bregnard et al. (2020), qui proposent que des niveaux élevés d'humidité relative pourraient favoriser le développement de champignons entomopathogènes responsables d'une mortalité accrue chez les tiques ⁵⁵⁻⁵⁷. Par exemple, certaines souches, comme *Beauveria bassiana*, présentent une sporulation optimale entre 25 et 30 °C, couplée à une humidité relative supérieure ou égale à 95 % ^{58,59}. Un taux d'humidité relative de 100 % peut, par exemple, entraîner un taux de mortalité atteignant 91,6 % chez *Sitophilus oryzae* ⁶⁰. Ces conditions, caractéristiques d'une année particulièrement humide comme celle de 2024 ⁵¹, pourraient avoir favorisé la prolifération de ce type d'entomopathogènes.

Par conséquent, un VPD plus élevé, reflétant un environnement moins saturé en humidité, pourrait paradoxalement être plus favorable aux tiques, malgré les risques accrus de dessiccation. Il serait donc intéressant d'explorer plus en détail le double rôle du VPD : un effet positif sur l'abondance des tiques en leur permettant d'éviter la dessiccation, et un effet négatif en favorisant la prolifération d'entomopathogènes susceptibles d'engendrer des taux élevés de mortalité.

Dans notre étude, les conditions particulièrement humides de 2024 ⁵¹ pourraient également avoir influencé la relation positive détectée entre le VPD et l'abondance de tiques en

activité de quête d'une autre manière. En effet, il est nécessaire de rappeler que le VPD enregistré cette année est resté bien en deçà des seuils critiques identifiés dans la littérature : 2-3 kPa pour les plantes et environ 3-4 kPa pour les tiques ⁵²⁻⁵⁴. Ces valeurs reflètent un environnement où le stress hydrique est peu probable, même pour des espèces sensibles comme les tiques.

En résumé, la relation entre le déficit de pression de vapeur et l'activité des tiques semble plus complexe qu'une simple relation linéaire. Si un déficit faible est nécessaire pour la survie des tiques, il pourrait également induire la présence accrue de pathogènes susceptibles d'accroître la mortalité de nombreuses tiques ^{38,56}. De plus, dans la section précédente, il a été établi que la température joue un rôle complémentaire, avec un effet positif sur l'abondance jusqu'à un certain seuil, probablement modulé par le VPD ^{21,38}. Ces observations soulignent, à nouveau, la nécessité d'étudier conjointement ces deux facteurs pour mieux comprendre les variations de l'abondance des tiques, indépendamment des effets de la phénologie.

IV.4. La saisonnalité affecte-t-elle l'abondance de tiques en activité de quête ?

Nos résultats suggèrent que l'abondance de tiques est influencée par la température et le VPD, avec une interaction probable entre ces deux facteurs. Cette interaction pourrait également être modulée par la saisonnalité, elle-même associée à la phénologie des tiques.

Le test de Kruskal-Wallis montre une abondance significativement plus élevée en été par rapport au printemps et à l'hiver (voir Fig. 21). Bien que notre jeu de données soit limité, il est intéressant de noter que des tiques, bien que moins abondantes, sont présentes à la fin de l'hiver et au début du printemps. Cela semble concorder avec de la littérature récente qui met plus d'emphasis sur l'activité hivernale d'*I. ricinus* ^{1,2,23,24,48}, avec l'intérêt croissant des effets du changement climatique sur la distribution spatio-temporelle d'*Ixodes ricinus*.

Les modèles linéaires mixtes confirment que la température joue un rôle prépondérant par rapport à la saison. Les modèles qui excluent la température montrent un effet significatif de la saison, particulièrement en été (voir Tab. 7). Toutefois, cet effet pourrait simplement refléter les variations de température entre les saisons. En effet, les températures plus élevées observées en été (voir Annexe 2A) pourraient expliquer l'abondance accrue des tiques, plutôt qu'un effet direct de la saisonnalité. De plus, dans les modèles linéaires mixtes incluant la

température et la saison (voir Tab. 6), l'effet positif significatif principal sur l'abondance de tiques à l'affût provient de la température.

L'analyse des modèles incluant le VPD et la saison, montrent également des tendances intéressantes. Tout d'abord, si nous considérons la variable saison comme une représentation catégorielle de la température (voir Annexe 2), les résultats du modèle incluant l'interaction montrent que la température aurait un effet négatif sur l'abondance en été, effet qui serait compensé par un effet positif du VPD. Cela pourrait soutenir l'hypothèse des champignons entomopathogènes⁵⁶. Un environnement plus sec et moins chaud est défavorable au développement de ces entomopathogènes, comme *Beauveria bassiana*⁵⁶⁻⁵⁸.

Pour résumer, nos résultats mettent en lumière des interactions complexes entre la saisonnalité, la température et le VPD, mais les limites de notre échantillonnage restreignent notre capacité à tirer des conclusions définitives. Des études futures, avec un échantillonnage plus dense et réparti sur l'ensemble de l'année, permettraient de mieux comprendre l'impact de ces facteurs environnementaux ainsi que leurs variations saisonnières.

IV.5. Comparaison entre 2022 et 2024

En comparant les Figures 24 et 25, une différence majeure apparaît entre les effets de la température et du VPD sur l'abondance des tiques entre les deux années. En 2024, un effet positif clair de ces deux variables est observé, tandis qu'en 2022, aucun effet notable n'est détecté. Cette divergence semble étroitement liée à l'étendue des périodes de collecte spécifiques à chaque année.

En 2022, les collectes ont été limitées à la période allant de mai à début septembre, couvrant principalement le pic printanier et le début du pic automnal (voir Fig. 7). Dans le cadre de la Forêt de Soignes, la dynamique observée semble refléter une situation intermédiaire entre la courbe b et c de la Figure 7. Donc, à priori, une représentation linéaire ne permet pas de capter ces dynamiques d'autant plus que les données ne couvrent pas entièrement les pics observés. La comparaison entre 2022 et 2024 suggère que l'effet de la température et du VPD observé en 2024 inclut très probablement un effet saisonnier. En effet, l'absence d'effet notable pour ces variables en 2022 pourrait indiquer que la saisonnalité et la phénologie jouent un rôle plus déterminant dans l'abondance des tiques au cours de l'année que la température ou le VPD. Cependant, ces deux variables pourraient malgré tout avoir un effet modulateur qui dépendrait de la saison.

En résumé, cette comparaison souligne la nécessité de recherches plus approfondies pour clarifier l'interaction entre la température, le VPD et la saisonnalité, ainsi que leur impact conjoint sur l'abondance des tiques en activité de quête. Un échantillonnage plus complet et régulier, couvrant l'ensemble de l'année, serait essentiel pour capturer ces dynamiques complexes et mieux informer les modèles prédictifs.

IV.6. Limites et Perspectives

IV.6.1. BIAIS MÉTHODOLOGIQUES

Plusieurs biais méthodologiques pour la collecte de données en 2024 peuvent avoir influencé nos résultats. L'absence de collecte pendant le pic printanier en constitue une limite majeure, réduisant notre capacité à capturer les variations saisonnières complètes (voir Figure 8). En 2024, les deux pics de température enregistrés se situent en été, période où l'abondance des tiques est également élevée, ce qui pourrait renforcer artificiellement l'effet observé de la température. De plus, le faible nombre de collectes estivales (deux dates seulement) compromet la robustesse des conclusions sur cette saison. Nos données couvrent principalement la fin de l'hiver et le début du printemps, des périodes où l'abondance des tiques est naturellement faible, limitant notre capacité à observer des relations complexes entre la température, le VPD et l'abondance. Enfin, l'année 2024 a été une des années les plus humides enregistrées depuis 1833, ce qui rend également la perception de l'effet du VPD complexe.

Concernant les mesures du VPD, le faible VPD enregistré sur le site E2 pourrait être influencé par un biais lié à l'enfouissement progressif du data logger sous la litière. Ce positionnement aurait modifié les mesures en reflétant davantage le microclimat interne de la litière plutôt que les conditions à sa surface, où les tiques en quête sont actives. Ce biais limite la fiabilité des mesures de VPD pour ce site, ce qui pourrait affecter les conclusions concernant l'effet du microclimat sur l'abondance de tiques à l'affût. Ce type de biais méthodologique souligne l'importance d'un placement précis des équipements pour représenter fidèlement l'environnement des organismes étudiés.

IV.6.2. LIMITES ANALYTIQUES

Le choix de modèles linéaires pour analyser les relations entre les facteurs environnementaux et l'abondance des tiques répond à la contrainte de simplicité imposée par le faible nombre de collectes. Cependant, cette approche limite la détection d'effets non

linéaires ou d'interactions plus complexes. Par exemple, des modèles non linéaires ou intégrant des interactions multiples pourraient mieux capturer les effets croisés de la température, du VPD et de la saisonnalité.

De plus, les représentations linéaires utilisées ne permettent pas de capter les dynamiques phénologiques complexes observées au cours des pics d'activité. Cela est particulièrement notable dans la comparaison entre 2022 et 2024, où les périodes de collecte très différentes compliquent l'interprétation des effets de la température et du VPD.

Enfin, l'analyse saisonnière pourrait être enrichie par une agrégation des données de tous les sites afin de mieux observer les tendances globales. La Figure 12, présentant les abondances de tiques par jour de l'année pour 2022 et 2024, offre une première visualisation de cette approche. Bien que l'agrégation des données puisse être une approche utile pour examiner les dynamiques saisonnières globales, nous avons choisi de ne pas la privilégier dans notre analyse principale pour plusieurs raisons méthodologiques. Tout d'abord, la lacune majeure de notre jeu de données réside dans l'absence de collecte durant la majorité du pic printanier et le faible nombre de dates en été (voir Fig. 12). Cette période non échantillonnée biaise toute tentative de lissage ou d'analyse globale. Par exemple, l'utilisation de méthodes de lissage, comme `geom_smooth(loess)` (voir Annexe 8), produit des courbes qui pourraient donner une fausse impression de continuité temporelle, alors qu'une grande partie de la dynamique saisonnière est manquante dans les périodes clés.

IV.6.3. PERSPECTIVES

Ces biais méthodologiques et analytiques mettent en évidence plusieurs pistes d'amélioration pour les recherches futures. Tout d'abord, un échantillonnage plus dense et réparti sur l'ensemble de l'année, incluant les pics printaniers et automnaux, permettrait de mieux capturer les variations saisonnières et phénologiques. Un tel échantillonnage serait essentiel pour évaluer pleinement l'effet de la température et du VPD sur l'abondance des tiques.

Ensuite, des modèles intégrant des interactions complexes entre facteurs environnementaux devraient être privilégiés. Par exemple, des approches multivariées ou des modèles mixtes non linéaires pourraient offrir une meilleure résolution des relations entre température, VPD, saisonnalité et phénologie. Ces modèles pourraient également intégrer des

facteurs non mesurés, tels que la densité des hôtes ou la diversité végétale, qui pourraient influencer l'abondance des tiques.

Enfin, il serait pertinent de standardiser les protocoles de placement des équipements de mesure, tels que les data loggers, pour éviter des biais comme ceux observés sur le site E2. Une attention particulière devrait être portée à la résolution temporelle des données, car des mesures plus fréquentes, comme celles réalisées toutes les 20 minutes, offrent une meilleure capacité à détecter les variations subtiles du microclimat.

En résumé, bien que notre étude mette en évidence certaines tendances intéressantes, elle souligne également les limites méthodologiques et analytiques qui restreignent la portée des conclusions. Ces observations renforcent l'importance de recherches futures intégrant un échantillonnage élargi, des modèles plus complexes, et une standardisation des méthodes de collecte et de mesure pour mieux comprendre les interactions complexes entre les facteurs environnementaux et l'abondance des tiques.

V. CONCLUSION

Ce mémoire avait pour objectif d'étudier l'influence de divers facteurs environnementaux sur l'abondance des tiques en activité de quête, en prenant les nymphes comme modèle principal. Nos résultats révèlent une relation positive entre la température et l'abondance de nymphes, bien que cette relation soit complexe et modulée par la saisonnalité ainsi que par le déficit de pression de vapeur (VPD). Par ailleurs, nos données suggèrent une relation positive entre le VPD et l'abondance de nymphes, potentiellement liée à des conditions favorables à la prolifération de champignons entomopathogènes, qui pourraient affecter les populations de tiques.

Cependant, les limites de notre jeu de données, notamment l'absence de collecte pendant le pic printanier et le faible nombre de dates estivales, réduisent la portée et la généralisation de nos conclusions. De plus, nos résultats sont spécifiques à la réserve des Trois Fontaines, au sein de la Forêt de Soignes, et ne peuvent être extrapolés à d'autres environnements sans validations supplémentaires. Il serait pertinent d'élargir ces travaux en incluant d'autres écosystèmes forestiers, tels que le Bois de Lauzelle, où des études similaires ont déjà été menées^{33,34}.

Malgré ces limites, cette étude souligne l'importance d'explorer les interactions entre les facteurs environnementaux dans un cadre spatio-temporel élargi. À l'avenir, des collectes régulières et systématiques couvrant l'ensemble des saisons permettraient de mieux comprendre la dynamique des populations de tiques et l'influence combinée de la température, du VPD et de la phénologie sur leur abondance. Ces travaux pourraient constituer une base précieuse pour la gestion et la prévention des risques sanitaires associés aux tiques, particulièrement dans un contexte de changement climatique.

VI. BIBLIOGRAPHIE

1. Gray J, Kahl O, Zintl A. What do we still need to know about *Ixodes ricinus*? *Ticks Tick-Borne Dis.* 2021;12(3):101682. doi:10.1016/j.ttbdis.2021.101682
2. Kahl O, Gray JS. The biology of *Ixodes ricinus* with emphasis on its ecology. *Ticks Tick-Borne Dis.* 2023;14(2):102114. doi:10.1016/j.ttbdis.2022.102114
3. Gädeke A, Langer M, Boike J, et al. Climate change reduces winter overland travel across the Pan-Arctic even under low-end global warming scenarios. *Environ Res Lett.* 2021;16(2):024049. doi:10.1088/1748-9326/abdcf2
4. Wieder WR, Kennedy D, Lehner F, et al. Pervasive alterations to snow-dominated ecosystem functions under climate change. *Proc Natl Acad Sci.* 2022;119(30):e2202393119. doi:10.1073/pnas.2202393119
5. Northern forest winters have lost cold, snowy conditions that are important for ecosystems and human communities - Contosta - 2019 - Ecological Applications - Wiley Online Library. Accessed January 5, 2025. <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/eap.1974>
6. Kreyling J. Winter climate change: a critical factor for temperate vegetation performance. *Ecology.* 2010;91(7):1939-1948. doi:10.1890/09-1160.1
7. McCoy KD, Boulanger N, eds. *Tiques et maladies à tiques : Biologie, écologie évolutive, épidémiologie.* IRD Éditions; 2015. Accessed April 13, 2024. <https://books.openedition.org/irdeditions/9001>
8. Perret JL, Guerin PM, Diehl PA, Vlimant M, Gern L. Darkness induces mobility, and saturation deficit limits questing duration, in the tick *Ixodes ricinus*. *J Exp Biol.* 2003;206(11):1809-1815. doi:10.1242/jeb.00345
9. Medlock JM, Hansford KM, Bormane A, et al. Driving forces for changes in geographical distribution of *Ixodes ricinus* ticks in Europe. *Parasit Vectors.* 2013;6(1):1. doi:10.1186/1756-3305-6-1
10. Gray JS. The development and seasonal activity of the tick *Ixodes ricinus* : a vector of Lyme Borreliosis. *Rev Med Vet Entomol.* 1991;79(6):323-333.
11. Kahl O. *Investigations on the Water Balance of Ticks (Acari: Ixodoidea) in the Course of Their Postembryonic Development with Special Reference to Active Water Vapour Uptake of the Engorged Phases.* Freie Universitaet Berlin; 1989. Accessed May 5, 2024. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=6846502>
12. Gray JS. Review The ecology of ticks transmitting Lyme borreliosis. *Exp Appl Acarol.* 1998;22(5):249-258. doi:10.1023/A:1006070416135
13. Gray JS, Kahl O, Lane RS, Levin ML, Tsao JI. Diapause in ticks of the medically important *Ixodes ricinus* species complex. *Ticks Tick-Borne Dis.* 2016;7(5):992-1003. doi:10.1016/j.ttbdis.2016.05.006

14. Hansford KM, Wheeler BW, Tschirren B, Medlock JM. Questing *Ixodes ricinus* ticks and *Borrelia* spp. in urban green space across Europe: A review. *Zoonoses Public Health*. 2022;69(3):153-166. doi:10.1111/zph.12913
15. Rizzoli A, Silaghi C, Obiegala A, et al. *Ixodes ricinus* and Its Transmitted Pathogens in Urban and Peri-Urban Areas in Europe: New Hazards and Relevance for Public Health. *Front Public Health*. 2014;2. doi:10.3389/fpubh.2014.00251
16. Campbell JA. *Life History and Development of the Sheep Tick Ixodes Ricinus Linnaeus in Scotland, under Natural and Controlled Conditions*. The University of Edinburgh; 1948. Accessed May 5, 2024. <https://era.ed.ac.uk/handle/1842/19467>
17. Knülle W, Rudolph D. Chapter 2 - Humidity Relationships and Water Balance of Ticks*. In: Obenchain FD, Galun R, eds. *Physiology of Ticks*. Pergamon; 1982:43-70. doi:10.1016/B978-0-08-024937-7.50007-X
18. Milne A. The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. The seasonal activity in Britain with particular reference to Northern England. *Parasitology*. 1945;36(3-4):142-152. doi:10.1017/S0031182000012105
19. Belozarov VN. Chapter 13 - Diapause and Biological Rhythms in Ticks. In: Obenchain FD, Galun R, eds. *Physiology of Ticks*. Pergamon; 1982:469-500. doi:10.1016/B978-0-08-024937-7.50018-4
20. Belozarov VN, Fourie LJ, Kok DJ. Photoperiodic Control of Developmental Diapause in Nymphs of Prostriate Ixodid Ticks (Acari: Ixodidae). *Exp Appl Acarol*. 2002;28(1):163-168. doi:10.1023/A:1025377829119
21. Perret JL, Guigoz E, Rais O, Gern L. Influence of saturation deficit and temperature on *Ixodes ricinus* tick questing activity in a Lyme borreliosis-endemic area (Switzerland). *Parasitol Res*. 2000;86(7):554-557. doi:10.1007/s004360000209
22. Dautel H, Dippel C, Kämmer D, Werkhausen A, Kahl O. Winter activity of *Ixodes ricinus* in a Berlin forest. *Int J Med Microbiol*. 2008;298:50-54. doi:10.1016/j.ijmm.2008.01.010
23. Kjellander P, Bergvall UA, Chirico J, Ullman K, Christensson M, Lindgren PE. Winter activity of *Ixodes ricinus* in Sweden. *Parasit Vectors*. 2023;16(1):229. doi:10.1186/s13071-023-05843-9
24. Probst J, Springer A, Topp AK, et al. Winter activity of questing ticks (*Ixodes ricinus* and *Dermacentor reticulatus*) in Germany - Evidence from quasi-natural tick plots, field studies and a tick submission study. *Ticks Tick-Borne Dis*. 2023;14(6):102225. doi:10.1016/j.ttbdis.2023.102225
25. Gaede K, Knülle W. On the Mechanism of Water Vapour Sorption From Unsaturated Atmospheres by Ticks. *J Exp Biol*. 1997;200(10):1491-1498. doi:10.1242/jeb.200.10.1491
26. Gray JS. *Ixodes ricinus* seasonal activity: Implications of global warming indicated by revisiting tick and weather data. *Int J Med Microbiol*. 2008;298:19-24. doi:10.1016/j.ijmm.2007.09.005

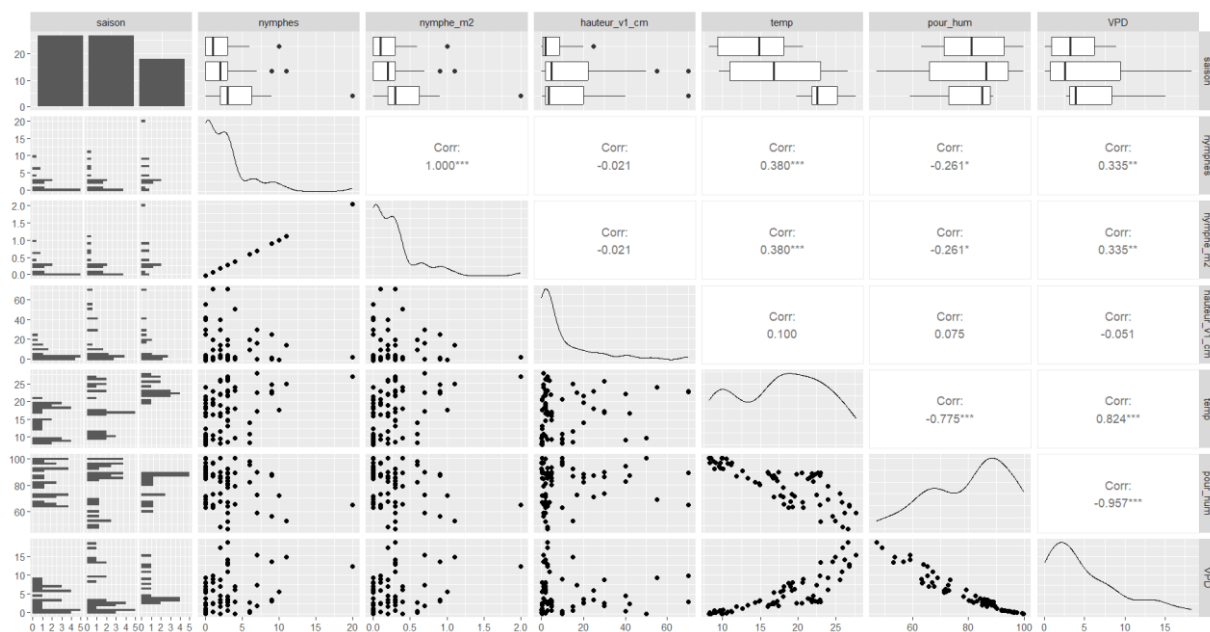
27. Porretta D, Mastrantonio V, Amendolia S, et al. Effects of global changes on the climatic niche of the tick *Ixodes ricinus* inferred by species distribution modelling. *Parasit Vectors*. 2013;6(1):271. doi:10.1186/1756-3305-6-271
28. Alkishe AA, Peterson AT, Samy AM. Climate change influences on the potential geographic distribution of the disease vector tick *Ixodes ricinus*. *PLOS ONE*. 2017;12(12):e0189092. doi:10.1371/journal.pone.0189092
29. Vanwijnsberghe S, Reinbold G, Vaes F, et al. *Plan de Gestion de La Forêt de Soignes Bruxelloise - Livre I*. Bruxelles Environnement; 2019.
30. La forêt de Soignes. September 23, 2021. Accessed April 16, 2024. <https://environnement.brussels/citoyen/lenvironnement-bruxelles/preserver-la-nature-en-ville/la-foret-de-soignes>
31. Gestion – La Forêt de Soignes. Accessed April 14, 2024. <https://www.foret-de-soignes.be/la-foret-de-soignes/gestion/>
32. IBGE. La réserve naturelle des Trois Fontaines - Info fiche espace vert. *Brux Environ - IBGE*. Published online January 4, 2011.
33. Hella E, UCL, Vanwambeke S. *Influence d'une Espèce Invasive Tamia de Sibérie (Tamias sibiricus) sur les Tiques (Ixodes ricinus) et la Maladie de Lyme dans la Forêt de Soignes à Bruxelles*. UCLouvain; 2023. Accessed January 31, 2024. <https://hdl.handle.net/2078.1/thesis:38672>
34. Salembier C. *Ecologie de La Tique Ixodes Ricinus et Prévalence de Borrelia Burgdorferi En Forêt de Soignes Bruxelloise*. 2023.
35. Eisen RJ, Eisen L, Ogden NH, Beard CB. Linkages of Weather and Climate With *Ixodes scapularis* and *Ixodes pacificus* (Acari: Ixodidae), *Enzootic Transmission of Borrelia burgdorferi*, and Lyme Disease in North America. *J Med Entomol*. 2016;53(2):250-261. doi:10.1093/jme/tjv199
36. Le printemps approche à grands pas. Météo & Radar. March 1, 2024. Accessed January 5, 2025. <https://www.meteoetradar.be/actualites-meteo/le-printemps-approche-a-grands-pas-8fd98670-ab69-4fbe-9452-64bf011b0c7b>
37. Wright TE, Kasel S, Tausz M, Bennett LT. Edge microclimate of temperate woodlands as affected by adjoining land use. *Agric For Meteorol*. 2010;150(7):1138-1146. doi:10.1016/j.agrformet.2010.04.016
38. Tomkins JL, Aungier J, Hazel W, Gilbert L. Towards an Evolutionary Understanding of Questing Behaviour in the Tick *Ixodes ricinus*. *PLOS ONE*. 2014;9(10):e110028. doi:10.1371/journal.pone.0110028
39. Benelli G, Romano D, Rocchigiani G, et al. Behavioral asymmetries in ticks – Lateralized questing of *Ixodes ricinus* to a mechatronic apparatus delivering host-borne cues. *Acta Trop*. 2018;178:176-181. doi:10.1016/j.actatropica.2017.11.024
40. Lees AD. The Sensory Physiology of the Sheep Tick, *Ixodes Ricinus* L. *J Exp Biol*. 1948;25(2):145-207. doi:10.1242/jeb.25.2.145

41. Rousseau R, Mori M, Kabamba B, Vanwambeke SO. Tick abundance and infection with three zoonotic bacteria are heterogeneous in a Belgian peri-urban forest. *Exp Appl Acarol*. 2024;93(1):49-69. doi:10.1007/s10493-024-00919-2
42. Alduchov OA, Eskridge RE. *Improved Magnus` Form Approximation of Saturation Vapor Pressure*. Department of Commerce, Asheville, NC (United States); 1997. doi:10.2172/548871
43. Wei L, Zhou H, Link TE, et al. Forest productivity varies with soil moisture more than temperature in a small montane watershed. *Agric For Meteorol*. 2018;259:211-221. doi:10.1016/j.agrformet.2018.05.012
44. Burton JE, Pickering BJ, Penman TD, Cawson JG. Downscaling Vapor Pressure Deficit across Complex Forested Terrain. *J Appl Meteorol Climatol*. 2024;63(9):963-979. doi:10.1175/JAMC-D-23-0200.1
45. Hoyalman ZH, Jencso KG, Hu J, Holden ZA, Martin JT, Gardner WP. The Climatic Water Balance and Topography Control Spatial Patterns of Atmospheric Demand, Soil Moisture, and Shallow Subsurface Flow. *Water Resour Res*. 2019;55(3):2370-2389. doi:10.1029/2018WR023302
46. Maclean IMD. Predicting future climate at high spatial and temporal resolution. *Glob Change Biol*. 2020;26(2):1003-1011. doi:10.1111/gcb.14876
47. Rebaudo F, Soulard T, Condori B, et al. A low-cost IoT network to monitor microclimate variables in ecosystems. *Methods Ecol Evol*. 2023;14(4):1025-1034. doi:10.1111/2041-210X.14062
48. Furness RW, Furness EN. Ixodes ricinus parasitism of birds increases at higher winter temperatures. *J Vector Ecol*. 2018;43(1):59-62. doi:10.1111/jvec.12283
49. Gethmann J, Hoffmann B, Kasbohm E, et al. Research paper on abiotic factors and their influence on Ixodes ricinus activity—observations over a two-year period at several tick collection sites in Germany. *Parasitol Res*. 2020;119(5):1455-1466. doi:10.1007/s00436-020-06666-8
50. Hoch T, Madouasse A, Jacquot M, et al. Seasonality of host-seeking Ixodes ricinus nymph abundance in relation to climate. Published online October 3, 2023:2022.07.25.501416. doi:10.1101/2022.07.25.501416
51. IRM - 2024 sera l'année la plus humide à Uccle. KMI. Accessed January 4, 2025. <https://www.meteo.be/fr/infos/actualite/2024-sera-lannee-la-plus-humide-a-uccle>
52. Grossiord C, Buckley TN, Cernusak LA, et al. Plant responses to rising vapor pressure deficit. *New Phytol*. 2020;226(6):1550-1566. doi:10.1111/nph.16485
53. Shirke PA, Pathre UV. Influence of leaf-to-air vapour pressure deficit (VPD) on the biochemistry and physiology of photosynthesis in Prosopis juliflora*. *J Exp Bot*. 2004;55(405):2111-2120. doi:10.1093/jxb/erh229
54. Teel PD, Fleetwood SC, Huebner GL. An integrated sensing and data acquisition system designed for unattended continuous monitoring of microclimate relative humidity and its

- use to determine the influence of vapor pressure deficits on tick (Acari: Ixodoidea) activity. *Agric Meteorol.* 1982;27(3):145-154. doi:10.1016/0002-1571(82)90002-4
55. Benjamin MA, Zhioua E, Ostfeld RS. Laboratory and Field Evaluation of the Entomopathogenic Fungus *Metarhizium anisopliae* (Deuteromycetes) for Controlling Questing Adult *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae). *J Med Entomol.* 2002;39(5):723-728. doi:10.1603/0022-2585-39.5.723
 56. Bregnard C, Rais O, Voordouw MJ. Climate and tree seed production predict the abundance of the European Lyme disease vector over a 15-year period. *Parasit Vectors.* 2020;13(1):408. doi:10.1186/s13071-020-04291-z
 57. Hartelt K, Wurst E, Collatz J, et al. Biological control of the tick *Ixodes ricinus* with entomopathogenic fungi and nematodes: Preliminary results from laboratory experiments. *Int J Med Microbiol.* 2008;298:314-320. doi:10.1016/j.ijmm.2007.10.003
 58. James RR, Croft BA, Shaffer BT, Lighthart B. Impact of Temperature and Humidity on Host–Pathogen Interactions Between *Beauveria bassiana* and a Coccinellid. *Environ Entomol.* 1998;27(6):1506-1513. doi:10.1093/ee/27.6.1506
 59. Luz C, Fargues J. Temperature and moisture requirements for conidial germination of an isolate of *Beauveria bassiana*, pathogenic to *Rhodnius prolixus*. *Mycopathologia.* 1997;138(3):117-125. doi:10.1023/A:1006803812504
 60. Taylan ZŞ, Er MK. Pathogenicity of *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin F7-1 on *Sitophilus oryzae* L. (Coleoptera: Curculionidae) Adults and the Effect of Ambient Humidity. *J Agric.* 2024;7(1):10-16. doi:10.46876/ja.1402159

VII. ANNEXES

Annexe 1 : coefficient de corrélation de Pearson.

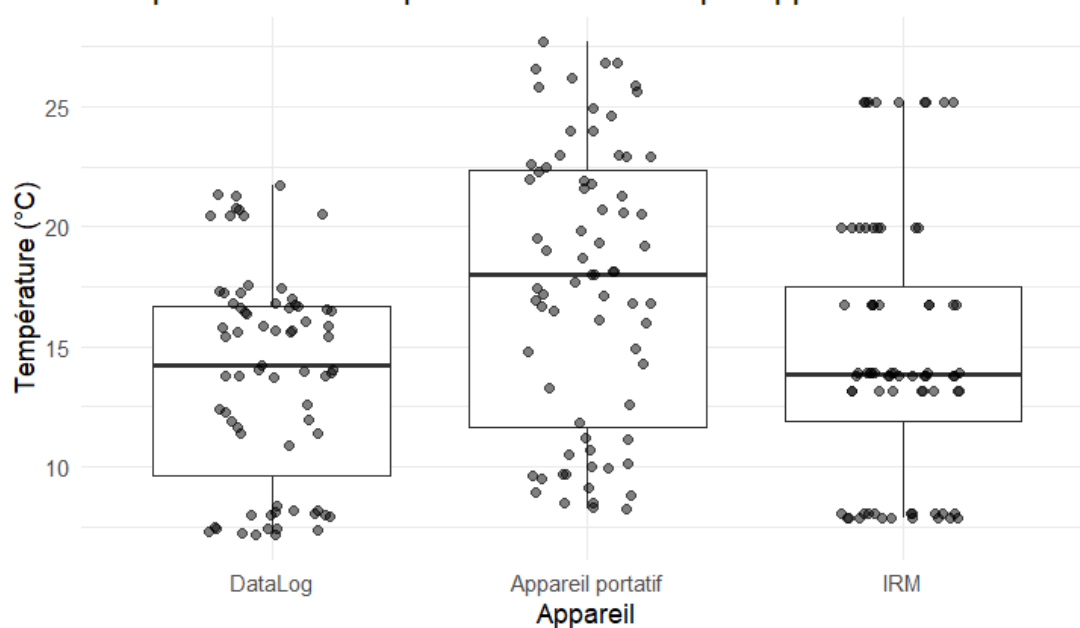


Annexe 2 : comparaison des différentes méthodes de mesure des facteurs environnementaux.

Annexe 2 – A : Comparaison des différentes méthodes de mesure en fonction de la température.

(a) Boxplot, (b) test de Dunn.

a Comparaison des températures mesurées par appareil



⇒ Test de Kruskal Wallis : $p\text{-val} = 6.571\text{e-}05 \rightarrow$ significatif

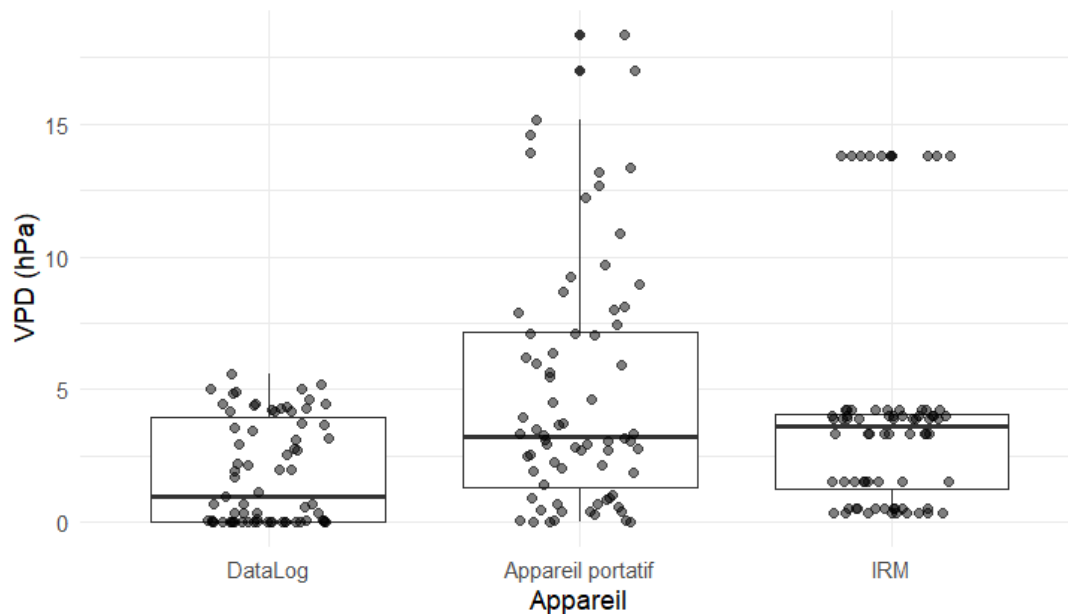
⇒ Test de Dunn :

b Comparaison	Différence moyenne	<i>p</i> -value
<i>DataLog vs Appareil</i>	4.08	0.0001 *
<i>IRM vs Appareil</i>	3.43	0.0009 *
<i>IRM vs DataLog</i>	-0.66	0.76

Annexe 2 – B : Comparaison des différentes méthodes de mesure en fonction du VPD calculé.

(a) Boxplot, (b) test de Dunn.

a Comparaison des VPD mesurés par appareil



⇒ Test de Kruskal Wallis : $p\text{-val} = 1.334\text{e-}05$

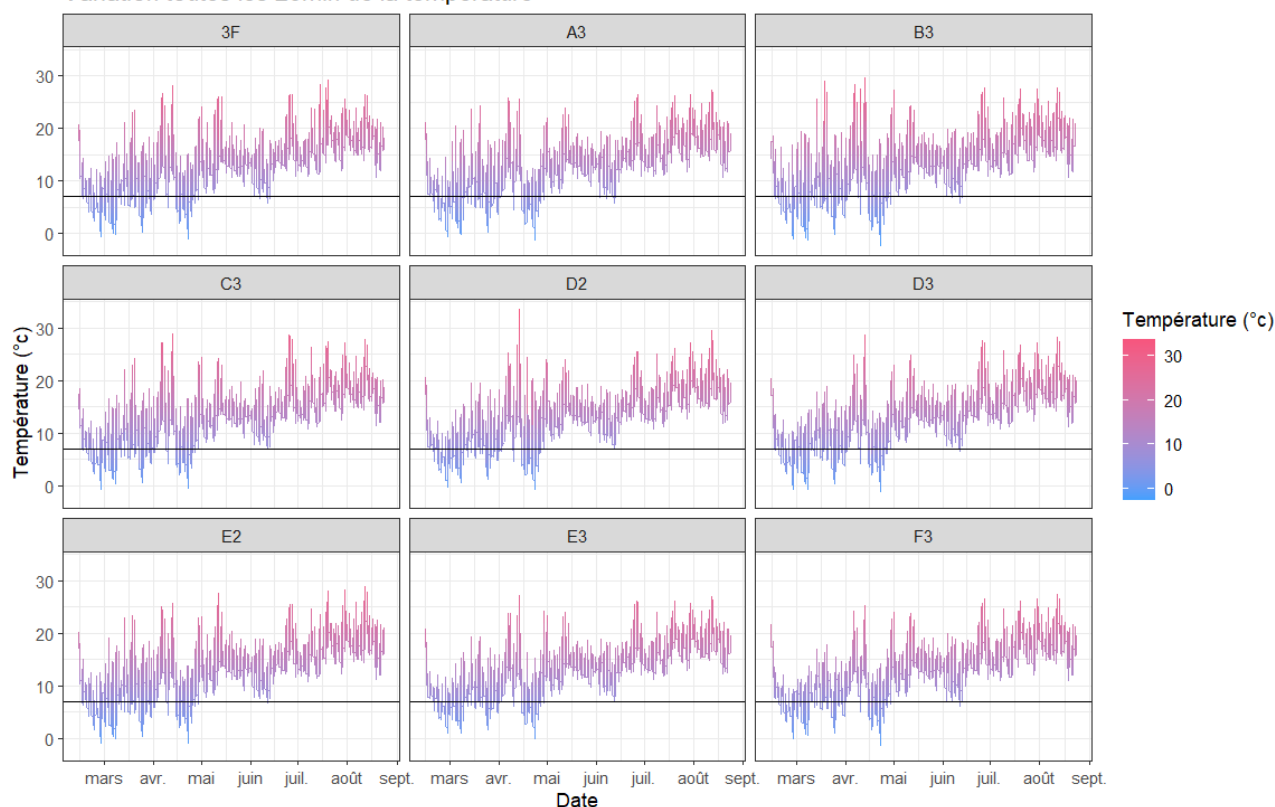
⇒ Test de Dunn :

b Comparaison	Différence moyenne	<i>p</i> -value
<i>DataLog vs Appareil</i>	4.46	0.0000 *
<i>IRM vs Appareil</i>	0.82	0.61
<i>IRM vs DataLog</i>	-3.63	0.0004 *

Annexe 3 : Variation de la température (°C) prise toutes les 20 minutes par sites en 2024.

Données provenant des data loggers. La ligne horizontale noire correspond au seuil historique des 7°C en-dessous duquel l'activité de quête de la tique serait nulle.

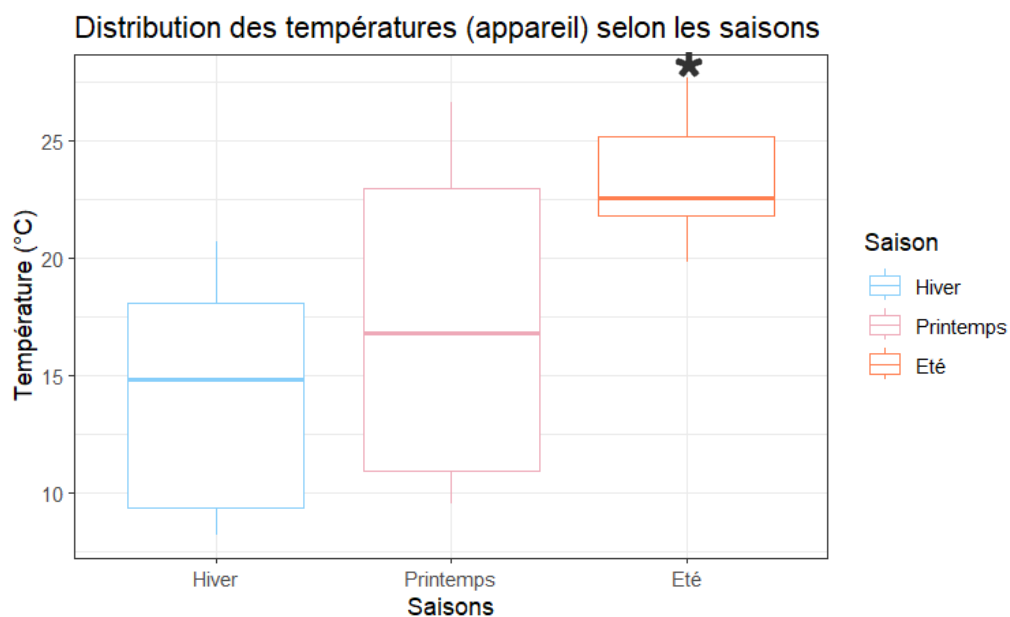
Variation toutes les 20min de la température



Annexe 4 : Boxplots des distributions de la température (A) et du VPD (B) en fonction de la saison. Les données proviennent de l'appareil portatif.

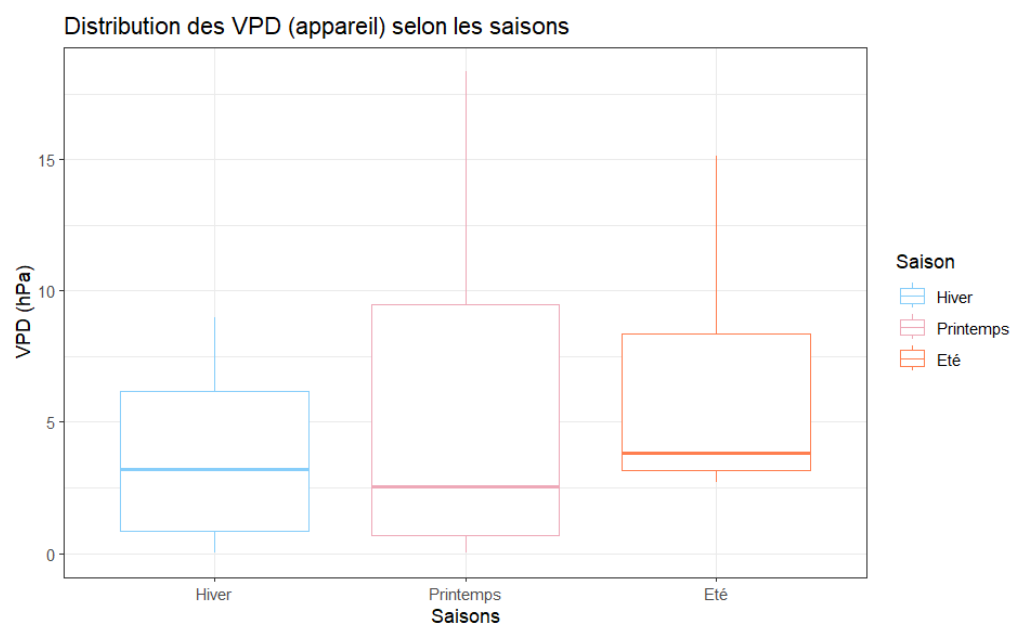
Annexe 4 –A : l'étoile (*) représente une différence significative par rapport aux autres saisons.

Test de Kruskal Wallis : $p\text{-val} = 9.691e-07$.

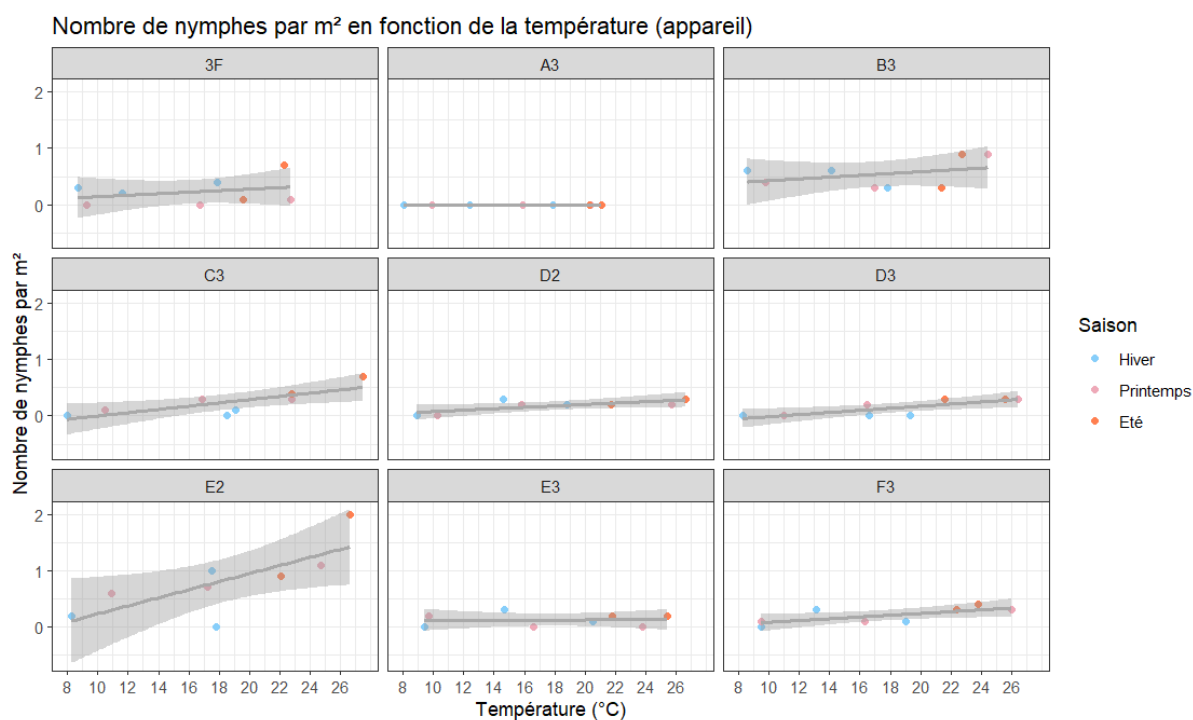


Annexe 4 – B :

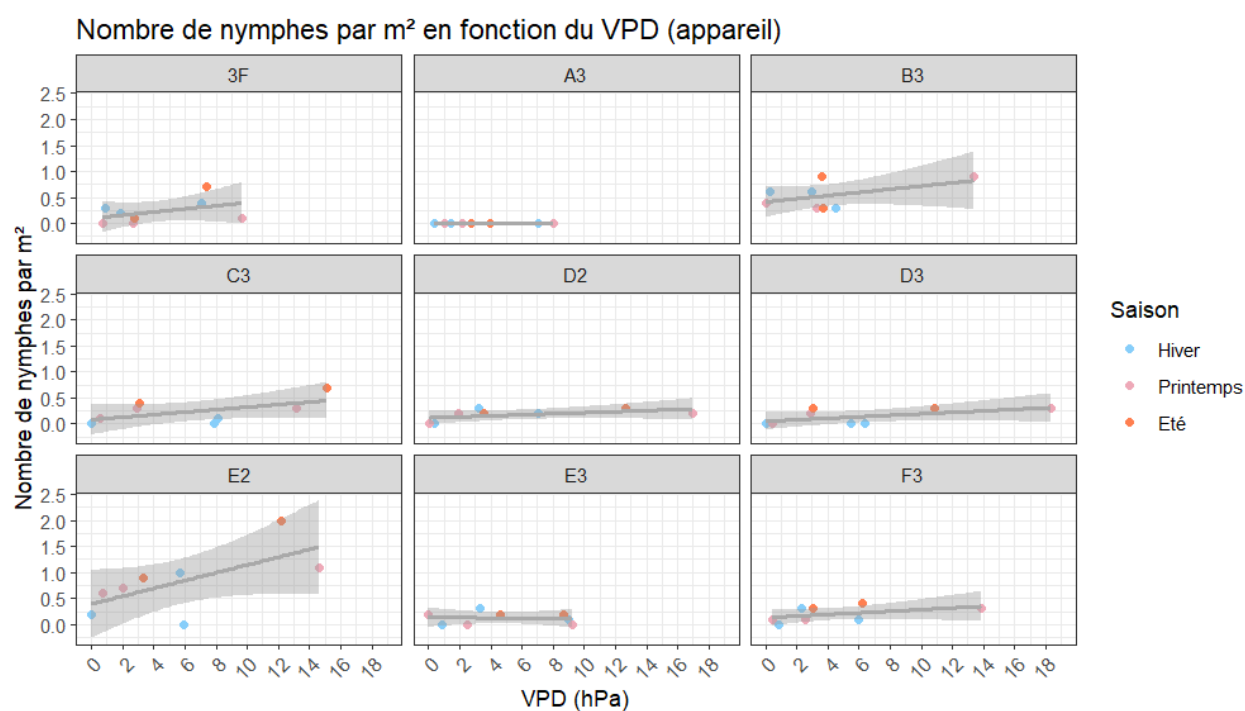
⇒ Test de Kruskal Wallis : $p\text{-val} = 0.067$



Annexe 5 : Variation du nombre de nymphes par m² en fonction de la température (provenant de l'appareil portatif) pour chaque site.



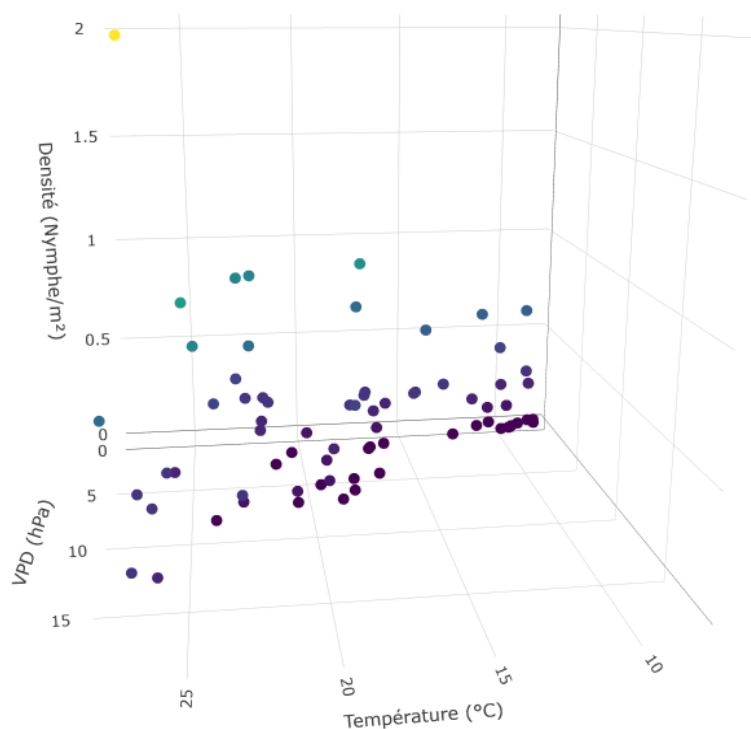
Annexe 6 : Variation du nombre de nymphes par m² en fonction du VPD (provenant de l'appareil portatif) pour chaque site.



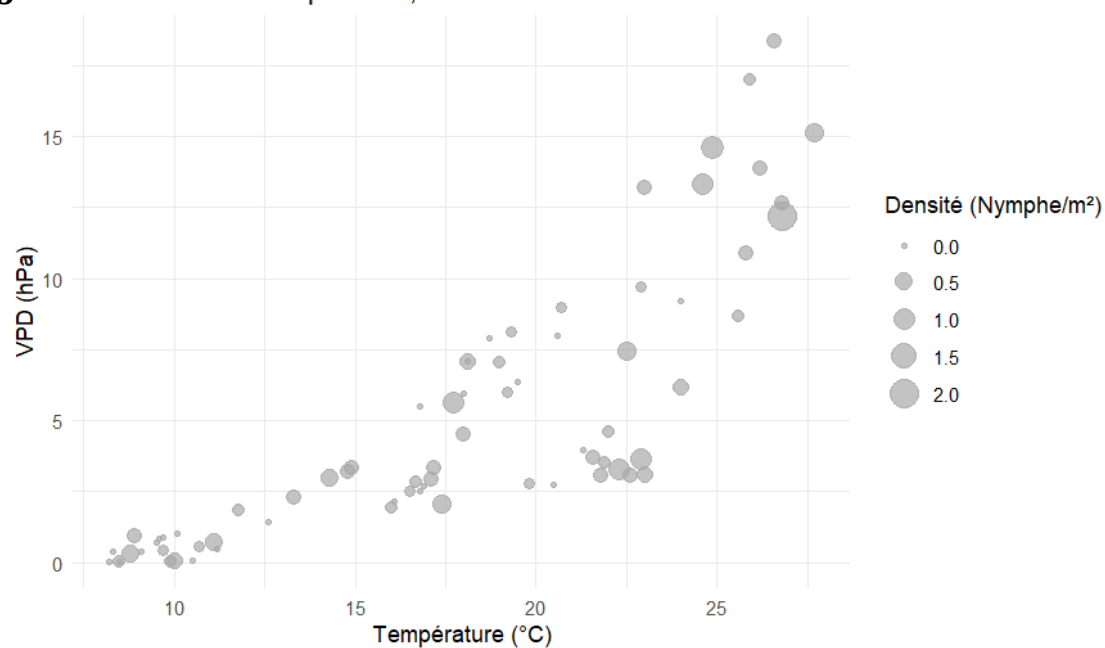
Annexe 7 : Relation entre la température, le VPD et l'abondance de nymphes exprimée par la densité (nymphes/m²) en 2024 (A) et 2022 (B).

Annexe 7 – A : Visualisation (a) 3D et (b) 2D de la relation entre la température, le VPD et nombre de nymphes par m² en **2024**.

a Graphique 3D : Température, VPD et Abondance

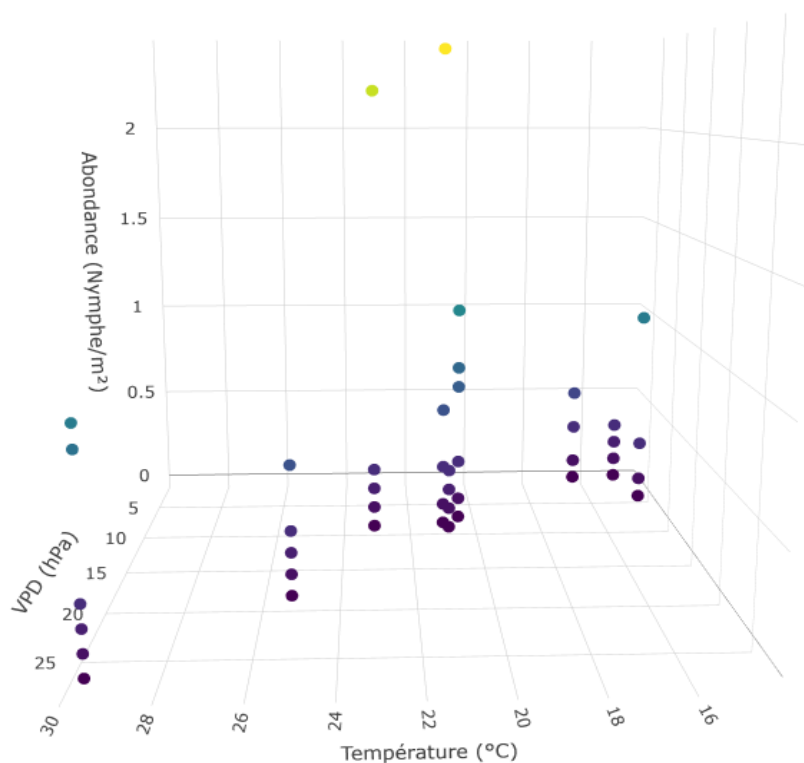


b Relation entre Température, VPD et Abondance

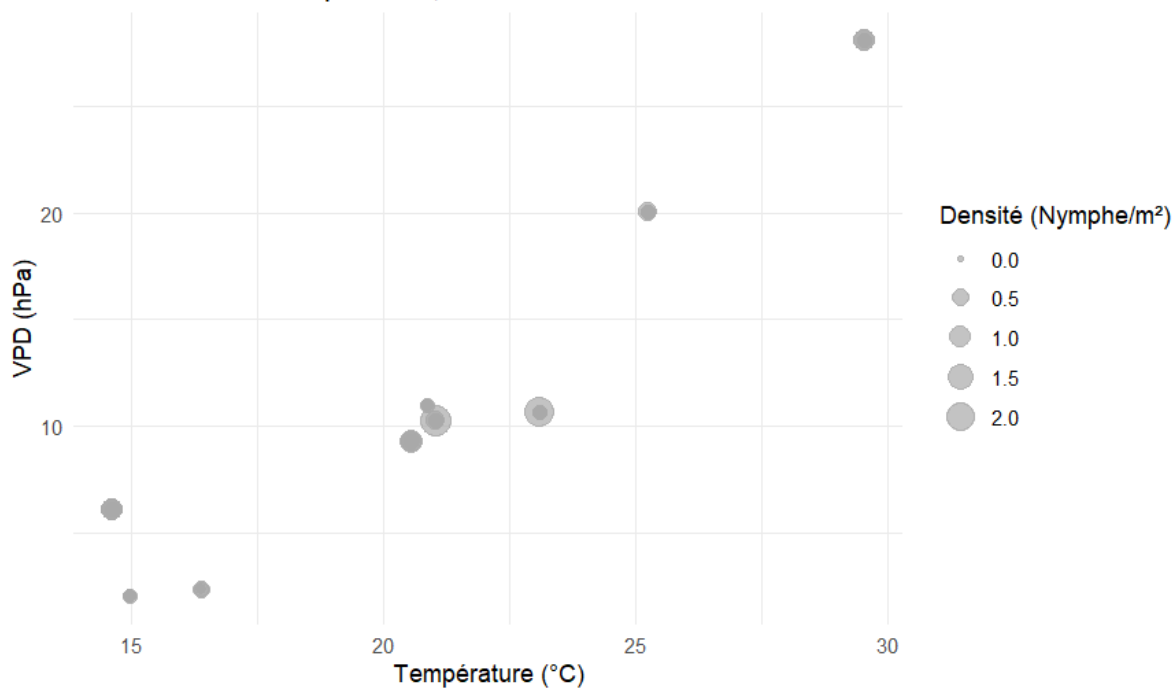


Annexe 7 – B : Visualisation (a) 3D et (b) 2D de la relation entre la température, le VPD et nombre de nymphes par m² en 2022.

a Graphique 3D : Température, VPD et Abondance



b Relation entre Température, VPD et Abondance



Annexe 8 : Variation lissée du nombre de nymphes par mètre carré au cours du temps en 2024. La ligne verte représente une courbe de tendance obtenue par lissage (méthode LOESS), entourée d'une bande grise indiquant l'intervalle de confiance. Les points noirs représentent les données brutes collectées à chaque date.

