

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

MODÉLISATION DE L'AIRES DE DISTRIBUTION ACTUELLE ET FUTURE DE
LA TIQUE ÉTOILÉE D'AMÉRIQUE (*AMBLYOMMA AMERICANUM*)

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN GÉOGRAPHIE

PAR
IRINA SAGUROVA

FÉVRIER 2019

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Ce projet a impliqué la participation d'un nombre de chercheurs et chercheuses passionnés et compétents. J'aimerais remercier en particulier quelques-uns d'entre eux. Tout d'abord, merci à mon directeur de recherche Philippe Gachon qui m'a procuré une aide matérielle, intellectuelle et émotionnelle tout au long de ma Maîtrise. Sans lui ce projet n'aurait, sans doute, jamais vu le jour. Je suis très reconnaissante également à Antoinette Ludwig et Nicholas Ogden, mes codirecteurs de Maîtrise de l'Agence de la santé publique du Canada (ASPC), pour m'avoir guidé dans les champs épidémiologiques. Merci aux chercheurs de ce laboratoire pour tout le soutien apporté, notamment Michel Bigras Poulin pour l'aide dans la compréhension du modèle à la base de ce projet et Patrick Leighton pour la préparation des données climatologiques. Le Centre pour l'étude et la simulation du climat à l'échelle régionale (ESCER) a grandement contribué à ce projet, en procurant les bases de données climatologiques et les têtes qui savent s'en servir (merci Guillaume Dueymes!).

Par ailleurs, j'aimerais remercier la Chaire stratégique de recherche UQAM sur les risques hydrométéorologiques liés aux changements climatiques, le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), l'Agence de la santé publique du Canada (ASPC) et la Faculté des sciences humaines de l'Université du Québec à Montréal, pour les financements sans lesquels ce projet n'aurait pas eu lieu.

Enfin, je ne serai jamais assez reconnaissante à mes proches qui m'ont toujours soutenu dans mes projets.

AVANT-PROPOS

L'attention de la communauté internationale sur les impacts que peuvent avoir les changements climatiques sur la santé humaine dans toutes ses dimensions est de plus en plus prononcée, bien que récente. En 2008, l'Organisation mondiale de la Santé (OMS) a adopté une résolution sur la protection de la santé face au changement climatique qui dresse un plan d'action pour réduire les risques météorologiques et implique une mobilisation de tous les États membres de l'Organisation des Nations Unies (WHO, 2008). En 2015, l'OMS publie un rapport sur l'impact potentiel des changements climatiques sur la santé humaine, en reconnaissant ainsi que la crise environnementale en cours menace le bien-être des populations humaines du monde entier. En effet, les changements climatiques ont deux types d'effets sur la santé, directs et indirects. Si l'intensification et l'augmentation de la fréquence de certains phénomènes météorologiques extrêmes, comme les tempêtes et les vagues de chaleur, ont un impact direct sur la santé et la sécurité des populations humaines, la détérioration des systèmes de santé publique et les pertes économiques qui en découlent représentent des effets indirects. L'augmentation des risques naturels d'origine météorologique et climatique pose ainsi plusieurs défis aux systèmes de santé. Une évaluation de ces causes et conséquences est indispensable pour augmenter la résilience du système de santé publique (OMS, 2015), et ainsi diminuer les coûts financiers et humains pour la société. Ce projet vise à faire une humble contribution à ce défi majeur du 21^e siècle.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	i
AVANT-PROPOS	ii
LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	xii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	xiv
LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS	xv
RÉSUMÉ	xvi
INTRODUCTION	17
CHAPITRE I	
REVUE DE LA LITTÉRATURE.....	22
1.1 Description générale des tiques et de l'espèce <i>A. americanum</i>	22
1.2 Importance épidémiologique	25
1.2.1 Ehrlichiose humaine monocytique	26
1.2.2 Fièvre pourprée des montagnes Rocheuses	26
1.2.3 Tularémie.....	27
1.2.4 Maladie à éruptions cutanées associée aux tiques du Sud.....	28
1.2.5 Virus Heartland	28
1.2.6 Allergie à la viande rouge.....	29
1.3 Facteurs déterminants l'aire de distribution des tiques	29
1.3.1 Facteurs biotiques.....	30
1.3.2 Facteurs abiotiques	32
1.4 Modèles de distribution spatiale de l'espèce	33
1.4.1 Utilité et limites	33
1.4.2 Modèles appliqués aux tiques <i>A. americanum</i>	35
1.5 Évaluation des effets des changements climatiques	38

1.5.1	Les principaux changements anticipés	38
1.5.2	Impacts sur la distribution des maladies vectorielles	40
CHAPITRE II		
MATÉRIELS ET MÉTHODES..... 42		
2.1	Régions d'étude	42
2.1.1	Calibration du modèle	42
2.1.2	Prévision de la distribution future d' <i>A. americanum</i>	46
2.2	Bases de données utilisées	46
2.2.1	Données climatologiques.....	46
2.2.2	Autres données	51
2.3	Calibration du modèle de cycle de vie.....	51
2.3.1	Description du modèle.....	51
2.3.2	Calibration et validation des paramètres de mortalité des stades parasitaires.....	53
2.3.3	Simulations de l'abondance de tiques en repas et validation des résultats	54
2.4	Identification de la limite de survie d' <i>A. americanum</i> au moyen de l'indice de DJ > 0°C.....	58
2.4.1	Mise en relation de l'indice de DJ > 0°C et de la densité de tiques parasitaires	58
2.4.2	Analyse de l'emplacement historique de la limite nord de l'aire de distribution d' <i>A. americanum</i>	60
2.5	Analyse de sensibilité	60
2.5.1	Hypothèses	60
2.5.2	Méthode.....	62
2.6	Projection de l'évolution de l'aire de distribution d' <i>A. americanum</i> dans le contexte du changement climatique.....	65
2.6.1	Changements futurs des températures moyennes annuelles.....	65
2.6.2	Cartographie de la position actuelle et future de la limite nord de l'aire de distribution d' <i>A. americanum</i>	65
2.6.3	Représentation des anomalies futures de DJ > 0°C : exemples des régions d'Ottawa et de Winnipeg.....	67
CHAPITRE III		
RÉSULTATS		
3.1	Calibration et validation des paramètres de mortalité des stades parasitaires	69

3.1.1	Première méthode : multiplication des taux de mortalité.....	69
3.1.2	Deuxième méthode : ajustement des paramètres de mortalité	70
3.2	Simulations de la taille des populations de tiques en repas au moyen du modèle de cycle de vie calibré et validation des résultats.....	73
3.2.1	Définition des populations en équilibre.....	73
3.2.2	Validation qualitative	76
3.3	Limite de survie d' <i>A. americanum</i> basée sur l'indice de DJ >0 °C.....	78
3.3.1	Répartition spatiale historique de l'indice de DJ >0 °C au Canada et aux États-Unis.....	78
3.3.2	Mise en relation de l'indice de DJ > 0°C et du nombre maximal de larves, de nymphes et d'adultes en repas.....	79
3.4	Analyse de sensibilité des paramètres de mortalité	84
3.4.1	Résultats des simulations sur un échantillon initial de quatre sites.....	84
3.4.2	Croissance de la population de nymphes et d'adultes lors de l'augmentation de la mortalité des stades non parasitaires	87
3.4.3	Résultats des simulations sur un échantillon de sept sites.....	89
3.4.4	Sites d'étude classifiés en fonction de la variabilité de l'apport thermique intra-annuel.....	91
3.4.5	Résultats des simulations sur un échantillon de quatre sites	93
3.5	Projection de la limite de distribution d' <i>A. americanum</i> dans le contexte du changement climatique.....	95
3.5.1	Changements futurs des températures moyennes annuelles.....	95
3.5.2	Évolution future de l'emplacement de la limite nord de l'aire de distribution d' <i>A. americanum</i>	97
3.5.3	Changements locaux du nombre de DJ > 0°C et risques associés. Exemple d'Ottawa et de Winnipeg	103

CHAPITRE IV

DISCUSSION	105	
4.1	Avancées des connaissances et limites de l'étude	105
4.1.1	Calibration des paramètres de mortalité des stades parasitaires du modèle de cycle de vie	105
4.1.2	Simulation de la taille des populations de tiques parasitaires dans 36 sites à l'est de l'Amérique du Nord au moyen d'un modèle de cycle de vie	106
4.1.3	Utilisation de l'indice de DJ > 0°C pour résumer les interactions d' <i>A. americanum</i> avec son environnement.....	108

4.1.4	Analyse de sensibilité des paramètres de mortalité du modèle de cycle de vie	108
4.1.5	Projection de la limite de distribution d' <i>A. americanum</i> dans le contexte du changement climatique	109
4.2	Perspectives.....	111
CONCLUSION		113
ANNEXE A		
TEMPÉRATURES MOYENNES MENSUELLES SUR LE CONTINENT NORD-AMÉRICAIN, VALEURS CLIMATOLOGIQUES CALCULÉES SUR LA PÉRIODE 1981-2010 À PARTIR DES BASES DE DONNÉES ANUSPLIN (HUTCHINSON <i>ET AL.</i> , 2009 ; MCKENNEY <i>ET AL.</i> , 2011) ET NLDAS (XIA <i>ET AL.</i> , 2012) DISPONIBLES À UNE RÉOLUTION D'ENVIRON 10 KM		117
ANNEXE B		
CARTES DE LA RÉPARTITION SPATIALE DE DEGRÉS-JOURS CUMULÉS ANNUELS SUPÉRIEURS À 0°C (DJ>0°C) EN AMÉRIQUE DU NORD PENDANT LA PÉRIODE HISTORIQUE (1971-2000) ET TROIS PÉRIODES FUTURES (2011-2040, 2041-2070 ET 2071-2100) PROVENANT DE LA MOYENNE DES SIX SIMULATIONS DE MODÈLES RÉGIONAUX DU CLIMAT (RÉSOLUTION D'ENVIRON 50KM) SELON LES DEUX SCÉNARIOS RCP4.5 ET RCP 8.5.....		121
ANNEXE C		
ÉVOLUTION DU NOMBRE DE DEGRÉS-JOURS CUMULÉS ANNUELS SUPÉRIEURS À 0°C (DJ > 0°C) AU COURS DU 21 ^E SIECLE ESTIMÉE À PARTIR DE LA MOYENNE DES SIX SIMULATIONS DE MODÈLES RÉGIONAUX DU CLIMAT (RÉSOLUTION D'ENVIRON 50 KM) CHACUNE UTILISANT SOIT LE SCÉNARIO RCP4.5, SOIT LE SCÉNARIO RCP 8.5		123
RÉFÉRENCES.....		125

LISTE DES FIGURES

Figure	Page	
2.1	Position géographique des sites d'étude numérotés de 1 à 36 (panneau A; le nom et les coordonnées géographiques de chaque site sont définis au Tableau 2.1) situés en Amérique du Nord (panneau B).....	44
2.2	Schéma explicatif du déroulement des simulations avec les variables d'intérêt et les logiciels employés, dont R (R Foundation for Statistical Computing, 2017) et STELLA (High Performance Systems, Inc., 2014).	55
2.3	Représentation graphique des hypothèses de l'analyse de sensibilité. Les points correspondent aux résultats des simulations réalisées au moyen du modèle de cycle de vie sans modification des paramètres de mortalité pour chaque site d'étude. Les lignes représentent les valeurs obtenues par les modèles linéaires décrivant la relation entre le nombre de degrés-jours cumulés annuels (axe des X) et le nombre de larves en repas (axe des Y) déduits des simulations sans modification des paramètres de mortalité (en noir), avec la modification des taux de mortalité des stades parasitaires (scénario A, en rouge) et non parasitaires (scénario B, en bleu).	61
2.4	Sélection des points de grille autour d'un site d'étude.	67
3.1	Impact de la multiplication des équations de mortalité des stades parasitaires par 1,03, 1,25, 1,33 et 1,50 sur le développement de la population de larves d' <i>A. americanum</i> parasitant un hôte au cours de la période de simulation de 45 ans dans le cas utilisant les données météorologiques de la station de Montréal.	70
3.2	Impact de la modification des équations de mortalité des stades parasitaires à l'exemple d' <i>Ixodes scapularis</i> sur la densité de larves, de nymphes et d'adultes d' <i>A. americanum</i> sur l'hôte dans le cas utilisant les données météorologiques de la station de Montréal.....	71
3.3	Corrélations de Spearman entre les taux de mortalité initiaux des stades parasitaires de larves, de nymphes et de tiques adultes et ceux	

	obtenus en réponse à l'intervention dans les équations du modèle de cycle de vie.	72
3.4	Types de profils de développement des populations <i>d'A. americanum</i> définis à partir des simulations faites sur 36 sites à l'est de l'Amérique du Nord (cf. Tableau 2.1) au moyen du modèle de cycle de vie (Ludwig <i>et al.</i> , 2016) et des taux de mortalité des stades parasites modifiés.....	75
3.5	Distribution spatiale des profils de développement des populations <i>d'A. americanum</i> caractérisant les 36 sites d'étude à l'est de l'Amérique du Nord. La couleur des bulles décrit le profil de développement du site présenté dans la section 3.2.1, les numéros à l'intérieur des bulles correspondent aux identifiants des sites présentés au Tableau 2.1.....	76
3.6	Valeurs moyennes annuelles de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ au Canada et aux États-Unis pendant la période historique 1981-2010 calculées à partir des données d'observation ANUSPLIN-NLDAS disponibles avec une résolution d'environ 10 km.....	78
3.7	Relation entre la moyenne de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ observés en 1981-2010 et le nombre maximal de larves, de nymphes et de tiques adultes prenant un repas sur l'hôte simulé au moyen du modèle de cycle de vie (Ludwig <i>et al.</i> , 2016) pour 36 sites d'études situés à l'est de l'Amérique du Nord.....	83
3.8	Impact de la variation de la mortalité des stades parasite (prise de repas sur l'hôte; panneau A) et non parasites (quête d'hôte, engorgement et mue; panneau B) de 5% sur la population de larves, de nymphes et d'adultes évalué à la base d'un échantillon de quatre sites. L'axe des abscisses correspond au nombre moyen de degrés-jours cumulés annuels observés dans le site d'étude pendant la période climatique 1981-2010. L'axe des ordonnées correspond au nombre maximal de tiques prenant un repas sur l'hôte par stade de développement issu des simulations du modèle de cycle de vie. Chaque point correspond au résultat d'une simulation: sans modification des taux de mortalité (bleu), l'augmentation des taux de mortalité de 5% (rouge), et la diminution des taux de mortalité de 5% (vert). Les barres regroupent les résultats de simulations faites à partir de données climatologiques sur le même site d'étude, dont le nom est représenté par un chiffre.	86

- 3.9 Impact de la variation de la mortalité des stades parasitaire (prise de repas sur l'hôte) et non parasitaires (quête d'hôte, engorgement et mue) de 5% sur la population de nymphes et d'adultes évalué à la base d'un échantillon de onze sites. L'axe des abscisses correspond au nombre moyen de degrés-jours cumulés annuels observés dans le site d'étude pendant la période climatique 1981-2010. L'axe des ordonnées correspond au nombre maximal de tiques prenant un repas sur l'hôte par stade de développement issu des simulations du modèle de cycle de vie. Chaque point correspond au résultat d'une simulation : sans modification des taux de mortalité (bleu), l'augmentation des taux de mortalité de 5% (rouge), et la diminution des taux de mortalité de 5% (vert). Les barres regroupent les résultats de simulations faites à partir de données climatologiques sur le même site d'étude, dont le nom est représenté par un chiffre. 88
- 3.10 Impact de l'augmentation des taux de mortalité des stades non parasitaires de 10, 20, 30 et 40% sur le nombre de nymphes en repas à Lansing (Michigan, États-Unis)..... 89
- 3.11 Impact de la variation de la mortalité des stades parasitaire (prise de repas sur l'hôte) et non parasitaires (quête d'hôte, engorgement et mue) de 5% sur la population de larves, de nymphes et d'adultes évalué à la base d'un échantillon de sept sites. L'axe des abscisses correspond au nombre moyen de degrés-jours cumulés annuels observés dans le site d'étude pendant la période climatique 1981-2010. L'axe des ordonnées correspond au nombre maximal de tiques prenant un repas sur l'hôte par stade de développement issu des simulations du modèle de cycle de vie. Chaque point correspond au résultat d'une simulation : sans modification des taux de mortalité (bleu), l'augmentation des taux de mortalité de 5% (rouge), et la diminution des taux de mortalité de 5% (vert). Les barres regroupent les résultats de simulations faites à partir de données climatologiques sur le même site d'étude, dont le nom est représenté par un chiffre. 90
- 3.12 Regroupement des sites d'étude en fonction de la variation intra-annuelle de degrés-jours cumulés annuels moyens (base 0°C) observés pendant la période historique 1981-2010, à partir de la méthode de Ward (panneau a) et de l'analyse en composantes principales (panneau b). 92
- 3.13 Représentation des variables les plus significativement associées aux groupes des sites d'étude définis par l'analyse en composantes principales sous forme d'un graphique de type "biplot". L'axe des abscisses correspond à la première composante principale, l'axe des

- ordonnées correspond à la deuxième composante principale. Les flèches rouges désignent la proportion mensuelle de degrés-jours cumulés annuels moyens (base 0°C) observés pendant la période historique 1981-2010. 93
- 3.14 Résultats de l'analyse de sensibilité des paramètres de mortalité pour le stade larvaire pour quatre sites (Farnham, Ottawa, Hemmingford et Montréal). Les points représentent les résultats des simulations faites sans modification des paramètres de mortalité (initial, en bleu), avec une diminution de la mortalité des stades parasitaires de 5% (A1, en rouge) et une augmentation de la mortalité des stades parasitaires de 5% (A2, en vert). Les croix correspondent aux résultats des simulations réalisées avec une diminution de la mortalité des stades non parasitaires de 5% (B1, en rouge) et une augmentation de la mortalité des stades non parasitaires de 5% (B2, en vert). Les relations linéaires entre le nombre de larves prenant un repas sur l'hôte et le nombre de DJ > 0°C déduites des résultats de différentes simulations faites dans le cadre de l'analyse de sensibilité sont représentées en pointillé. 94
- 3.15 Moyenne d'ensemble des anomalies de températures moyennes annuelles en Amérique du Nord pour trois périodes futures (2011-2040, 2041-2070 et 2071-2100) par rapport à la période historique (1971-2000) réalisée à partir de la moyenne de 6 simulations de MRCs à une résolution d'environ 50 km pour chaque scénario RCP4.5 et RCP 8.5. Les zones hachurées correspondent aux régions où 60% des modèles sont en accord avec le signe de l'anomalie et ont un signal supérieur à un écart-type de la distribution statistique de la période de référence (1971-2000). Les cartes ont été préparées gracieusement par Guillaume Dueymes du centre ESCER. 96
- 3.16 Évolution de l'emplacement de la limite nord de l'aire de distribution d'*A. americanum* (3 285, 2 DJ > 0°C) projetée pour une période historique (1971-2000) et trois périodes futures (2011-2040, 2041-2070, 2071-2100) à partir de la moyenne des six simulations de MRCs à une résolution de 50 km tenant compte des scénarios RCP4.5 (panneau A) et RCP8.5 (panneau B)..... 100
- 3.17 Variabilité interannuelle des anomalies de l'indice de DJ > 0°C dans les quatre points de grille proches d'Ottawa et de Winnipeg au cours de la période 2010-2100 par rapport à la période de référence 1971-2000 projetées au moyen de six simulations de MRCs. Les lignes bleues et rouges correspondent à la valeur médiane des anomalies moyennes annuelles de DJ > 0°C selon les scénarios RCP4.5 et

RCP8.5, respectivement. Les intervalles bleus et rouges représentent la variabilité inter-modèle des projections climatiques pour chacun des scénarios RCP4.5 et RCP8.5, respectivement. 104

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
2.1	Nom des sites d'étude avec les coordonnées géographiques des stations météorologiques correspondantes, leur altitude et les degrés-jours > 0°C.....	45
2.2	Les différentes bases de données utilisées pour cette étude avec la région couverte, le type de variables, les résolutions spatiales et temporelles, la période de référence et les sources correspondantes.	49
2.3	Modèles climatiques régionaux avec les institutions où les modèles ont été développés (c.-à-d. institutions d'origine), les données de pilotage de la simulation et les références correspondantes.	50
2.4	Composition de l'échantillon utilisée lors de l'analyse de sensibilité des paramètres de mortalité sur différentes étapes de l'étude.....	62
3.1	Prédisposition des sites aux États-Unis à héberger les populations d' <i>A. americanum</i> évaluée à partir des simulations faites au moyen du modèle de cycle de vie (Ludwig <i>et al.</i> , 2016) utilisant les données climatologiques sur la période 1981-2010 et comparée aux données d'observation (Springer <i>et al.</i> , 2014).	77
3.2	Résultats des simulations de l'abondance maximale de larves, de nymphes et d'adultes faites au moyen du modèle de cycle de vie (Ludwig <i>et al.</i> , 2016) dans 36 sites d'études à l'est de l'Amérique du Nord, triés par ordre croissant du nombre de DJ > 0°C.....	81
3.3	Prédisposition historique des 36 sites d'étude à héberger les populations d' <i>A. americanum</i> selon le type et la résolution de données climatologiques utilisées. Les croix correspondent aux sites qui ont un nombre de DJ>0°C égal ou supérieur à 3 285, 2.	82
3.4	Variabilité du nombre maximal de larves parasites simulé pour quatre sites d'étude et de la valeur de x (lorsque y=0) engendrée par la modification des facteurs de mortalité des stades parasites et non parasites dans le cadre d'une analyse de sensibilité.	94

3.5	Prédisposition des 36 sites d'études à héberger des populations d' <i>A. americanum</i> dans les conditions climatiques futures (2011-2040, 2041-2070 et 2071-2100) simulées par six simulations de MRCs pour chaque scénario RCP4.5 et RCP8.5.....	101
-----	---	-----

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

A. americanum	<i>Amblyomma americanum</i>
ASPC	Agence de la Santé Publique du Canada
CORDEX	<i>COordinated Regional climate Downscaling EXperiment</i>
CanESM2	<i>Canadian Earth System Model</i>
CCCma	<i>Canadian Centre for Climate modelling and analysis</i>
CRCM	<i>Canadian Regional Climate Model</i>
EC-EARTH	<i>European Earth System Model</i>
ES CER	Centre pour l'Étude et la Simulation du Climat à l'Échelle Régionale
ECCC	Environnement et Changement climatique Canada
FPMR	Fièvre Pourprée des Montagnes Rocheuses
FRM	Fièvre Récurrente Mondiale
GES	Gaz à Effet de Serre
GIEC	Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat
HIRHAM	<i>High Resolution Limited Area Model</i>
ICHEC	<i>Irish Centre for High End Computing</i>
I. scapularis	<i>Ixodes scapularis</i>
MRC	Modèle Régional du Climat
NLDAS	<i>North American Land Data Assimilation System</i>
OMS	Organisation mondiale de la Santé
RCA	<i>Rosby Centre regional Atmospheric model</i>
RCP	<i>Representative Concentration Pathway</i>
SDM	<i>Species Distribution Model</i>
STARI	<i>Southern Tick-Associated Rash Illness</i>
UQAM	Université du Québec à Montréal

LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS

°	Degré
°C	Degré Celsius
DJ > 0°C	Degrés-jours cumulés annuels supérieurs à 0°C
s.o.	Sans objet
>	Plus que
<	Moins que

RÉSUMÉ

Amblyomma americanum (*A. americanum*), ou tique étoilée d'Amérique, est une espèce de tiques présente à l'origine au sud-est des États-Unis (Bishopp et Trembley, 1945). Elle est un vecteur de plusieurs pathogènes qui provoquent, entre autres, certaines ehrlichioses, la tularémie et la maladie à éruptions cutanées associée aux tiques du Sud (STARI) (Goddard et Varela-Stokes, 2008). Depuis le milieu du 20^e siècle, son aire de distribution a progressé vers le nord et l'ouest de l'Amérique du Nord (Monzón *et al.*, 2016), et la poursuite de cette migration est de plus en plus plausible dans le contexte du réchauffement climatique (Springer *et al.*, 2015). Ce projet vise à déterminer le seuil de température minimal requis (degrés-jours cumulés annuels) pour la survie de l'espèce, et à estimer son évolution potentielle d'ici la fin du siècle selon les scénarios d'émission de gaz à effet de serre disponibles (RCP4.5 et RCP8.5). Le modèle de cycle de vie de Ludwig *et al.* (2016) a été utilisé pour simuler la taille des populations d'*A. americanum* dans 36 sites à l'est de l'Amérique du Nord. Les résultats ont démontré que les populations d'*A. americanum* peuvent s'installer au sud du Québec et au sud-est de l'Ontario dans les conditions climatiques actuelles (1981-2010). Le nombre minimal de degrés-jours cumulés annuels (base 0°C, DJ>0°C) qui permet la croissance et la stabilisation des populations d'*A. americanum* est de 3285.2 (observé à Ottawa). Au cours du 21^e siècle, le réchauffement de l'atmosphère au-dessus du continent nord-américain provoquera une augmentation du nombre de DJ>0°C, et, par conséquent, une extension de la zone géographique possédant les conditions climatiques favorables à la présence de la tique vers le nord. Notre travail démontre que dans les prochaines décennies les territoires méridionaux des provinces canadiennes, telles que le Québec, l'Ontario, la Manitoba et la Saskatchewan, seraient probablement colonisés par *A. americanum*.
Mots-clés : changement climatique, aire de distribution, modélisation, tique, *Amblyomma americanum*, Amérique du Nord.

INTRODUCTION

Aujourd'hui les climatologues sont pratiquement unanimes quant à l'impact des activités anthropiques sur le système climatique (Cook *et al.*, 2013; IPCC, 2013). L'utilisation des sources d'énergie fossile et la modification de l'occupation du sol sont à l'origine d'une augmentation de la concentration des gaz à effet de serre (GES) dans l'atmosphère, dont le dioxyde de carbone et le méthane (IPCC, 2014), qui se produit à une vitesse sans précédent au cours des 800 000 dernières années au moins (Bereiter *et al.*, 2015). Ce phénomène est responsable de l'augmentation de température des basses couches de l'atmosphère et se trouve à l'origine de ce qui est communément appelé « le changement climatique d'origine anthropique ». L'utilisation courante de ce terme au pluriel souligne que les changements climatiques ne sont pas homogènes dans l'espace et dans le temps, et que la variabilité naturelle du climat se combine au changement climatique d'origine purement anthropique. Le réchauffement de l'atmosphère provoqué par la modification de sa composition conduirait, entre autres, à la modification des régimes de précipitations, à l'augmentation du niveau marin, et à la diminution de la neige et de la glace continentale et marine. Selon le cinquième rapport du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC), il est « très probable » que la température moyenne annuelle au Canada augmente de 2 à 4 °C d'ici la fin du présent siècle par rapport à la normale climatique actuelle (IPCC, 2014). Ce réchauffement serait amplifié au Nord et à l'Est du Canada, et les températures hivernales augmenteraient plus que les températures estivales. Selon les simulations climatiques réalisées en utilisant le scénario d'émission de GES le plus pessimiste (RCP8.5), le réchauffement moyen au Canada pourrait atteindre 8,9°C pendant les mois d'hiver pour l'horizon 2081-2100, par rapport à la période de référence 1986-2005 (ECCC,

2016). Dans ce contexte, il est probable que les organismes aussi sensibles aux conditions environnementales que les tiques puissent s'installer dans des régions auparavant épargnées (Ogden *et al.*, 2005; Springer *et al.*, 2015).

Les tiques sont des arthropodes qui se nourrissent exclusivement de sang et qui peuvent transmettre une grande variété de pathogènes à leur hôte animal à travers leur salive (Pérez-Eid, 2007). Ces vingt dernières années, elles font l'objet d'une attention accrue de la part de la communauté scientifique et des gouvernements, notamment américains et canadiens. Premièrement, les progrès scientifiques permettent aujourd'hui une meilleure identification des agents pathogènes transmissibles par les tiques, ainsi que des maladies vectorielles qu'ils engendrent (Sparagano *et al.*, 1999; Pérez-Eid, 2007). Deuxièmement, les contacts entre l'humain et les tiques sont devenus plus fréquents, puisque les populations sont plus nombreuses, mais aussi plus exposées (Pérez-Eid, 2007). Par exemple, la nature s'intègre désormais dans le milieu urbain, l'aménagement étant tourné vers la création des « villes vertes ». Sources de nombreux avantages pour les citoyens, les espaces verts sont également propices à l'installation des tiques (Pérez-Eid, 2007; Rizzoli *et al.*, 2014). La multiplication des contacts entre les êtres humains et les tiques entraîne une hausse des morsures subies par les populations des pays développés (Karmali et Weinstock, 2016). Troisièmement, il est probable que les changements climatiques d'origine anthropique soient responsables de l'augmentation de l'incidence de certaines maladies transmissibles par les tiques (Ostfeld et Brunner, 2015). Ainsi, la multiplication des cas de l'encéphalite virale à tique en Europe de l'Est et du Nord a été associée à la modification de la distribution des tiques à la suite du réchauffement de ces régions au cours des dernières décennies (Lindgren et Gustafson, 2001; Danielova *et al.*, 2008).

Amblyomma americanum (*A. americanum*), ou tique étoilée d'Amérique, est une espèce de tiques dures présente à l'origine au sud-est des États-Unis (Bishopp et Trembley, 1945; Springer *et al.*, 2014). Elle est un vecteur de plusieurs agents

pathogènes qui affectent le bétail, les animaux domestiques et, accidentellement, les humains, notamment ceux qui provoquent certaines formes d'ehrlichiose (ehrlichiose monocytique humaine ou animale), la tularémie et la maladie à éruptions cutanées associée aux tiques du Sud (STARI; Goddard et Varela-Stokes, 2008). Ces maladies sont difficiles à diagnostiquer, entre autres, à cause de la ressemblance des agents pathogènes et de leurs symptômes (Holderman et Kaufman, 2013), et nécessitent une hospitalisation dans une grande partie des cas. Parmi ces maladies, la tularémie fait l'objet d'une surveillance par les autorités de santé publique et se trouve dans la liste des maladies à déclaration obligatoire au Canada, tant au niveau provincial (Gouvernement du Québec, 2018) que fédéral (ASPC, 2017).

Jusqu'aujourd'hui le système de surveillance de la tique à pattes noires (*Ixodes scapularis* en latin; Bouchard *et al.*, 2015), qui est généralement capable de détecter également *A. americanum*, n'a pas permis d'identifier les populations de cette espèce au Canada, bien que quelques spécimens d'*A. americanum* probablement transportés par les oiseaux migrateurs y ont été signalés (Gasmi *et al.*, 2018). Depuis le milieu du 20^e siècle, l'aire de distribution d'*A. americanum* a progressé vers le nord et l'ouest (Monzón *et al.*, 2016), et la poursuite de cette migration est de plus en plus plausible dans le contexte du réchauffement climatique (Springer *et al.*, 2015). En effet, comme les tiques sont sensibles aux variations de la température et de l'humidité à long terme (Ogden et Lindsay, 2016), des températures plus clémentes sont favorables à leur installation sur de nouveaux territoires (Ogden *et al.*, 2006). Or, connaître la distribution d'un vecteur de pathogènes est crucial pour un contrôle épidémiologique efficace. Si le risque d'installation de nouvelles populations de tiques *A. americanum* au Canada se confirmait, il serait nécessaire de mettre en place un système de surveillance de cette espèce (Dufour *et al.*, 2006), tel qu'il existe déjà pour *I. scapularis* (Gouvernement du Canada, 2016), et adapter le système de santé publique responsable de la gestion et du contrôle de ces maladies transmises par les tiques, par exemple en faisant des campagnes de sensibilisation auprès du public et en formant

les acteurs de santé à la reconnaissance des divers syndromes cliniques et biologiques (Dufour *et al.*, 2006) des différentes « maladies à tiques ».

Bien que plusieurs études d'observation et de modélisation de la distribution spatiale d'*A. americanum* aient été réalisées aux États-Unis et au Canada (Bouzek *et al.*, 2013 ; Springer *et al.*, 2014, 2015 ; Ludwig *et al.*, 2016 ; Monzón *et al.*, 2016), cette espèce reste sous-étudiée par rapport à la tique *I. scapularis*, qui est le vecteur principal de la maladie de Lyme (Monzón *et al.*, 2016).

Actuellement aucune estimation de l'aire de distribution actuelle et future d'*A. americanum* au Canada n'a été faite. Le besoin d'une meilleure connaissance du risque de progression du vecteur vers le nord dans le contexte du changement climatique a orienté la formulation de notre question de recherche principale. Comment le changement climatique est-il susceptible de contribuer à l'expansion de l'aire de distribution d'*A. americanum* au cours du 21^e siècle ? Pour répondre à cette question, trois objectifs spécifiques ont été établis :

- 1) Déterminer le seuil de température minimal requis pour la survie et la stabilisation des populations d'*A. americanum* à l'est de l'Amérique du Nord et le valider par les données d'observation des tiques.
- 2) Faire une analyse de sensibilité des paramètres de mortalité du modèle de cycle de vie d'*A. americanum* (Ludwig *et al.*, 2015).
- 3) Estimer l'évolution de l'emplacement de la limite de distribution d'*A. americanum* au cours du 21^e siècle dans le contexte du changement climatique.

Ce projet est multidisciplinaire et nécessite une expertise en climatologie et en épidémiologie, notamment des connaissances en modélisation du changement climatique, en biologie et en bioécologie des tiques. Le premier chapitre présente une revue de la littérature sur ces différents sujets. Dans le deuxième chapitre sont décrits les matériels et les méthodes employés, alors que le troisième chapitre est consacré à la présentation des résultats. Enfin, le quatrième chapitre présente les limites de

l'approche adoptée, les réflexions sur la portée des résultats et les travaux à poursuivre.

CHAPITRE I

REVUE DE LA LITTÉRATURE

1.1 Description générale des tiques et de l'espèce *A. americanum*

Les humains ont toujours côtoyé les tiques qui étaient présentes sur la Terre bien avant les premiers *Homo sapiens* (Peñalver *et al.*, 2017). Les premières preuves de cette cohabitation remontent au temps d'Homère, voire à l'époque de l'Ancien Empire égyptien (Pérez-Eid, 2007). C'est à la fin du 19^e siècle que commencèrent les études systématiques du rôle des tiques dans la transmission des maladies. Au début du 20^e siècle, les tiques sont identifiées en tant que vecteurs de plusieurs zoonoses, qui sont généralement diagnostiquées sous le nom de « fièvre à tique », et les recherches se font sur les bactéries en cause (Ross et Milne, 1904). Les études sur le terrain et en laboratoire sont dominantes jusqu'à l'émergence des premiers modèles numériques à la fin des années 1970 (Sutherst et Dallwitz, 1979 ; Haile et Mount, 1987). Ces dernières années, les tiques suscitent un intérêt croissant du grand public et des autorités de santé publique, en particulier au Canada, à cause de l'émergence de la maladie de Lyme associée à l'expansion de l'aire de répartition de la tique à pattes noires (Ogden *et al.*, 2009).

Les tiques appartiennent à la classe *Arachnida*, soit le même groupe que les araignées et les scorpions (Villeneuve, 2012). Elles sont généralement divisées en deux familles qui se distinguent par leur morphologie et biologie. Les argasides, ou tiques molles regroupent 186 espèces (Villeneuve, 2012) qui sont caractérisées par les tissus de

revêtement de corps souples et les prises de repas rapides et multiples à chaque stade de développement (Pérez-Eid et Gilot, 1998). Elles ne sont pas présentes en terres canadiennes (Villeneuve, 2012). Les ixodidés, ou tiques dures, caractérisés par les tissus de corps durs et lisses (Pérez-Eid et Gilot, 1998), comportent 720 espèces réparties en plusieurs genres, dont les plus importants sont *Amblyomma*, *Ixodes* et *Haemaphysalis* (Villeneuve, 2012). La grande majorité des tiques dures possèdent un cycle de vie triphasique (Pérez-Eid, 2007). Les trois stades de développement sont la larve, la nymphe et l'état adulte, qui se distinguent par la taille des individus, leur morphologie et leurs interactions avec l'environnement. Les larves, qui éclosent en grand nombre à partir des œufs, mesurent de 0,5 à 1 mm de longueur et possèdent six pattes. Après la prise d'un repas sur hôte, elles se transforment en nymphes à huit pattes à la longueur du corps de 1,5 à 2,5 mm. Les nymphes se nourrissent à leur tour sur un hôte et muent en mâles ou femelles adultes dont la taille peut doubler par rapport au stade de développement précédent, atteignant de 3 à 4 mm (Holderman et Kaufman, 2013). La prise de repas sur un troisième hôte est nécessaire à la femelle pour pondre les œufs et au mâle pour pouvoir s'accoupler. L'accouplement a lieu sur l'hôte lorsque la femelle prend son repas. Par la suite, la femelle se détache de l'hôte, pond de 1 000 à 15 000 œufs en fonction de la qualité de son repas sanguin et de son espèce, et meurt (Pérez-Eid et Gilot, 1998). Les mâles meurent après un accouplement avec plusieurs femelles (Holderman et Kaufman, 2013).

Parce qu'elles se nourrissent de sang et sont donc en contact étroit avec l'hôte, les tiques sont capables de transmettre des maladies entre hôtes. Elles parasitent à la fois les humains et les animaux, et elles peuvent transmettre une variété de parasites et de pathogènes plus importante que chez tout autre arthropode (Springer *et al.*, 2015). Ce sont des organismes résistants qui sont capables de survivre sans eau ni nourriture pendant de longues périodes (Smith, 2012). En effet, depuis leur apparition sur terre, les tiques ont développé une grande capacité d'adaptation, tant morphologique que comportementale (Cloudsley-Thompson, 1988), ce qui leur a permis de survivre à

plusieurs bouleversements climatiques majeurs (Pérez-Eid, 2007). Leur succès de survie s'explique, entre autres, par la présence d'un exosquelette, une petite taille des individus, ainsi que par leur adaptabilité génétique (Cloudsley-Thompson, 1988).

Les tiques ont plusieurs prédateurs naturels, dont certaines espèces d'arthropodes (les araignées, les fourmis, les mouches), d'oiseaux (les pique-bœufs, les Hérons garde-bœufs) et de petits mammifères (les musaraignes et les souris). Leur introduction dans le milieu de vie des tiques est envisagée comme une alternative potentielle aux insecticides. Cependant, ce sont leurs propres hôtes qui représentent un des plus grands dangers pour les tiques. Ces hôtes vertébrés pratiquent communément le toilettage qui leur permet d'enlever les parasites qui s'attachent en grand nombre à leur peau. Le temps que l'animal consacre à cette activité est inversement proportionnel au nombre de tiques qui le parasitent (Samish et Rehacek, 1999). Les antilopes de la savane, par exemple, passent un tiers de leur temps à se toiletter (Claude Combes par Bensimon, 2005). Les individus plus faibles sont généralement fortement infestés par les tiques, et représentent des proies plus faciles pour les lions (Samish et Rehacek, 1999).

L'espèce *Amblyomma americanum*, ou la tique étoilée d'Amérique, a été décrite pour la première fois par le naturaliste suédois Carle Linnæus en 1758 sous le nom d'*Acarus americanus* (Holderman et Kaufman, 2013). Elle appartient au genre de tiques dures *Amblyomma* qui est connu pour leur parasitisme des tortues du Jurassique, il y a plus de 150 millions d'années (Pérez-Eid, 2007). En Amérique du Nord, son aire de distribution actuelle est le sud-est des États-Unis. Le long du littoral atlantique, sa présence est rapportée aussi loin au nord que dans l'état du Maine, la limite continentale nord passe par l'état de l'Iowa, alors que l'extrémité ouest de son habitat se situe au Texas occidental (Springer *et al.*, 2014). Le cycle de vie d'*A. americanum* s'étend sur deux à trois ans (Ludwig *et al.*, 2016).

1.2 Importance épidémiologique

La distribution des maladies vectorielles dépend à la fois des facteurs environnementaux, socioéconomiques et culturels (Romero-Lankao *et al.*, 2014). Pour qu'une maladie vectorielle s'installe sur un territoire, trois éléments principaux doivent être réunis. Premièrement, des tiques vectrices compétentes doivent être présentes sur le territoire. Leur survie dépend des conditions climatiques et environnementales du milieu, ainsi que de la présence des hôtes sur lesquels elles peuvent se nourrir. Deuxièmement, l'agent infectieux doit être capable d'infecter l'hôte de la tique. Pour cela, cet agent infectieux doit avoir un pouvoir infectieux suffisamment élevé et être compatible avec les tiques. De plus, les populations humaines ou animales doivent être en contact avec les vecteurs et être sensibles à l'agent infectieux (Guiserix, 2009). Dans certains cas, les rencontres entre les tiques et leurs hôtes conduisent à la contamination de ces derniers par l'agent pathogène et au développement d'une infection (Pérez-Eid, 2007).

A. americanum est capable de transmettre un grand nombre de bactéries qui causent, entre autres, des maladies telles que l'ehrlichiose monocytique humaine, la fièvre pourprée des montagnes Rocheuses et la tularémie. Il y a eu longtemps un débat sur la capacité d'*A. americanum* à transmettre *Borrelia burgdorferi*, l'agent pathogène à la source de la borréliose de Lyme, parce qu'elle est associée à la bactérie *Borrelia lonestari* qui appartient au même genre (Maegli *et al.*, 2016). Les études récentes démontrent, toutefois, que *A. americanum* n'est pas un vecteur compétent de *B. burgdorferi*, donc elle ne peut pas transmettre cette maladie (Stromdahl *et al.*, 2018).

Dans les prochaines sections, les maladies les plus courantes transmissibles par les tiques *A. americanum* sont présentées, avec leurs symptômes et les traitements appropriés, si ces derniers existent.

1.2.1 Ehrlichiose humaine monocytique

Les ehrlichioses sont un groupe de maladies provoquées par les bactéries du genre *Ehrlichia*. Les cas humains existent, bien que les ehrlichioses animales soient plus nombreuses. Le premier cas d'ehrlichiose humaine monocytique a été enregistré en 1987 aux États-Unis. La bactérie *Ehrlichia chaffeensis* qui en est la cause principale a été identifiée en 1991 (Brouqui, 1997). Selon les données de surveillance aux États-Unis, l'incidence de l'ehrlichiose humaine a considérablement augmenté ces dernières années (Heitman *et al.*, 2016). Ainsi, plus de 1 377 cas d'ehrlichiose humaine y ont été rapportés en 2016 contre 200 cas seulement en 2000 (CDC, 2016). Cette maladie relativement grave survient principalement durant les mois d'été et nécessite une hospitalisation dans 40 à 80 % des cas. Elle est, toutefois, rarement mortelle (Brouqui, 1997). Parmi les symptômes on peut observer, entre autres, de la fièvre, une perte d'appétit, des maux de tête et des douleurs musculaires (Brouqui, 1997). Le traitement le plus efficace consiste en une prise de l'antibiotique (doxycycline) dès qu'on soupçonne le développement de la maladie chez le patient (CDC, 2016).

1.2.2 Fièvre pourprée des montagnes Rocheuses

A. americanum est historiquement considérée comme un vecteur approprié de *R. Rickettsii*, l'agent pathogène à la source de la fièvre pourprée des montagnes Rocheuses (FPMR ; Goddard et Varela-Stokes, 2008), et l'augmentation de l'incidence de cette maladie a été associée à l'expansion de l'aire de distribution de cette tique aux États-Unis (Dahlgren *et al.*, 2016). Récemment, la capacité d'*A. americanum* d'acquérir et de transmettre cette bactérie a été démontrée dans des conditions de laboratoire (Levin *et al.*, 2017). Afin de contaminer son hôte, le parasite doit rester attaché à sa peau de quatre à six heures. Les premiers symptômes qui ressemblent aux manifestations de l'ehrlichiose monocytique (la fièvre, la faiblesse généralisée et les maux de tête) apparaissent de deux à quatorze jours après la

morsure. Le développement de la maladie est accompagné par l'apparition d'éruptions maculopapuleuses (taches sur la peau avec ou sans relief) de deux à cinq jours après la manifestation des autres symptômes. En effet, 95 % des enfants et 80 % des adultes infectés développent des rougeurs cutanées, d'abord sur les chevilles et les poignets et se propagent ensuite sur l'intégralité du corps (ASPC, 2010). Dans 40 % des cas, la maladie affecte également le système neurologique, en provoquant notamment un syndrome méningé ou des convulsions (ASPC, 2010). Depuis 1993, l'incidence de la FPMR aux États-Unis a augmenté en atteignant son paroxysme en 2012 avec 4 470 cas rapportés. Cependant, la mortalité de la FPMR est en baisse depuis les années 1970 et atteint aujourd'hui un taux moyen de 1% (CDC, 2017a). Le patient est soigné par un traitement aux antibiotiques, qui est généralement efficace dans les cinq premiers jours après le début de la maladie (Dahlgren *et al.*, 2016). Aucun vaccin n'est actuellement disponible (ASPC, 2010).

1.2.3 Tularémie

La maladie est causée par la bactérie *Francisella tularensis*. Elle affecte autant les humains que les animaux sauvages et domestiques. La tularémie se transmet par la morsure de tiques ou le contact direct avec un animal infecté, notamment par la consommation de sa viande. De ce fait, les chasseurs constituent un groupe à risque élevé. Les symptômes apparaissent généralement de trois à cinq jours après le contact avec la bactérie et varient selon le mode de transmission de la maladie (inhalation, pénétration par la peau ou ingestion). Dans le cas où la bactérie a pénétré l'organisme via la morsure d'une tique, la maladie se manifeste par le développement d'ulcères cutanés (plaies) et le gonflement des ganglions. De même, le malade peut avoir une fièvre allant jusqu'à 40 °C, des frissons, des douleurs musculaires et des maux de tête (CDC, 2015a). Le traitement se fait à l'aide d'antibiotiques (MFFP, 2016), et les vaccins ne sont actuellement pas disponibles. La tularémie est une maladie relativement rare. En 2016, 230 et 7 cas ont été signalés par les autorités de santé publique aux États-Unis et au Canada, respectivement (CDC, 2015a; ASPC, 2018).

La tularémie fait partie de la liste des maladies à déclaration obligatoire au Canada, tant à l'échelle nationale (ASPC, 2017) que provinciale (Gouvernement du Québec, 2018).

1.2.4 Maladie à éruptions cutanées associée aux tiques du Sud

Cette maladie est plus connue sous le nom de « Southern Tick-Associated Rash Illness » ou STARI. L'association entre les piqûres d'*A. americanum* et l'apparition de STARI est forte, mais des études plus poussées sont nécessaires pour mieux identifier l'agent pathogène en cause (Goddard et Varela-Stokes, 2008). Les symptômes de STARI sont très proches de ceux de la maladie de Lyme. Les patients développent des lésions cutanées circulaires de 8 cm de diamètre et plus et éprouvent de la fièvre, des maux de tête, ainsi que des douleurs musculaires. Cependant, plusieurs différences entre la borréliose de Lyme et STARI ont été observées. Ainsi, la maladie n'est pas provoquée par la bactérie *Borrelia burgdorferi*, qui est à la source de la maladie de Lyme. Le déroulement de la maladie s'avère plus léger et le rétablissement est plus rapide. Enfin, les lésions cutanées apparaissent plus tôt, soit environ sept jours après la morsure de tique. À ce jour, il n'existe pas de traitement approprié de la STARI. Puisque l'agent pathogène en cause n'est pas connu, les tests sanguins ne peuvent être effectués pour diagnostiquer la maladie. Par conséquent, la STARI est diagnostiquée à partir des symptômes observés si le patient a eu un contact avec la tique *A. americanum*. Comme dans le cas de la maladie de Lyme, la prise d'antibiotiques est conseillée, bien que leur efficacité ne soit pas confirmée (CDC, 2015b).

1.2.5 Virus Heartland

En 2009, un nouveau virus de genre Phlebovirus a été identifié à l'hôpital de Heartland au Missouri. Les deux patients infectés admis à l'hôpital ont présenté les symptômes typiques des maladies transmissibles par les tiques, notamment la fièvre, la fatigue, les maux de tête, les nausées et les douleurs musculaires. Cette maladie

virale due à un virus surnommé Heartland a été apparentée au syndrome de fièvre sévère avec thrombocytopenie, une maladie qui a récemment émergé en Asie du Sud-Est. Les tiques *A. americanum* sont à ce jour les seuls vecteurs identifiés du virus Heartland (Savage *et al.*, 2016). Bien que la plupart des cas nécessitent une hospitalisation, actuellement seuls les symptômes du virus Heartland peuvent être traités, puisqu'il n'existe pas de vaccin, et les antibiotiques ne sont pas efficaces contre les maladies virales. Des cas mortels ont été enregistrés (CDC, 2017b).

1.2.6 Allergie à la viande rouge

Le lien entre l'apparition d'une allergie à l'Alpha-Gal contenu dans la viande rouge et une morsure de la tique étoilée d'Amérique a été constaté pour la première fois en 2002 (NIAID, 2017). Après la publication d'une étude affirmant que ce nouveau syndrome est provoqué par la morsure d'une tique (Commins *et al.*, 2011), d'autres cas semblables ont été révélés ailleurs dans le monde, notamment en Europe, en Asie et en Afrique (Sanson, 2016). Les symptômes, qui apparaissent généralement quelques heures après le repas, sont variés, allant des rougeurs et des troubles gastro-intestinaux jusqu'au choc anaphylactique et éventuellement la mort dans les cas les plus graves (ACAAI, 2014).

1.3 Facteurs déterminants l'aire de distribution des tiques

Les tiques sont perçues comme des organismes résistants (Smith, 2012), leur répartition mondiale témoigne de leur capacité à s'adapter aux milieux hostiles (Boulangier et McCoy, 2017). Toutefois, les tiques sont fortement dépendantes de leur milieu de vie. Les facteurs qui influencent le comportement et la survie des tiques dures peuvent être divisés en deux groupes, soit les facteurs biotiques et abiotiques. Les facteurs biotiques sont ceux liés à l'action d'un vivant sur un autre vivant (ex. bactéries, animaux, végétation, etc.), alors que les facteurs abiotiques sont ceux liés à

l'action du non-vivant sur le vivant (ex. influences du sol ou du substrat, du climat, de la chimie du milieu, etc.).

1.3.1 Facteurs biotiques

1.3.1.1 Végétation

La couverture végétale est importante pour plusieurs raisons. Premièrement, elle représente un refuge pour les tiques. La litière forestière, protégée par les arbres et les arbustes, possède un microclimat où les variations de température et d'humidité sont limitées (Cloudsley-Thompson, 1988). Deuxièmement, la végétation attire les hôtes potentiels. Les populations d'*A. americanum*, par exemple, s'installent de préférence dans la lisière, à la limite des milieux boisés et broussailleux (Koch et Burg, 2006). La litière y est suffisamment épaisse pour protéger les tiques contre les températures hivernales basses, et les herbacés attirent les cervidés (Willis *et al.*, 2012).

En prenant en considération le rôle que joue la végétation dans la vie de la tique, il n'est pas étonnant que sa modification puisse influencer le nombre de tiques qui s'y abritent. À titre d'exemple, l'introduction aux États-Unis du chèvrefeuille, qui est un arbuste apprécié par les cerfs, a contribué à la prolifération de la tique *A. americanum* puisque ses contacts avec les hôtes sont devenus plus fréquents (Boulanger et McCoy, 2017). Inversement, la détérioration de la végétation par fauchage, le brûlage dirigé ou l'enlèvement de la canopée peuvent nuire à la survie des tiques. Ainsi, une importante réduction des populations de tiques est observée la première année après un feu de forêt. Toutefois, quelques années plus tard le site endommagé qui se végétalise à nouveau abritera plus de tiques qu'un site épargné par l'événement, puisque la litière régénérée y sera plus épaisse (Willis *et al.*, 2012).

1.3.1.2 Hôtes

Les tiques *A. americanum* se nourrissent exclusivement de sang, et elles ont besoin de trois hôtes pour achever leur cycle de développement. Sachant que la tique meurt si

elle est incapable de se nourrir, la présence d'une quantité suffisante d'hôtes est indispensable pour sa survie (Pérez-Eid, 2007). De manière générale, *A. americanum* est considérée comme une espèce peu sélective, ce qui signifie qu'elle a peu ou pas de préférence quant au type d'hôte selon son stade de développement. Ainsi, tous les stades de la tique se nourrissent sur le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), qui est considéré comme son hôte principal (Willis *et al.*, 2012). De même, les tiques de tout âge prennent leur repas sur les rats laveurs, les opossums et les dindes sauvages.

A. americanum est une espèce « chasseur », cela signifie qu'elle recherche activement un hôte sur lequel se nourrir au lieu d'attendre que celui-ci passe à proximité (Slansky Jr. et Rodriguez, 1986). Les tiques possèdent des organes spécifiques pour repérer un hôte grâce à la lumière, les vibrations et l'odeur (Euzéby, 2008). Les tiques *A. americanum*, ainsi que la majorité des arthropodes hématophages, sont stimulées par le dioxyde de carbone (CO₂). C'est pourquoi ce gaz est couramment utilisé sous forme de glace carbonique dans les pièges à tique. Des odorants, tels que l'acétone, l'octénol et l'ammoniac démontrent également leur capacité d'attirer les tiques. En effet, la sensibilité à ces composés chimiques permet aux tiques de repérer un hôte, puisque l'acétone et l'octénol font partie de la composition de l'haleine des ruminants. Quant à l'ammoniac, il est retrouvé, entre autres, sur la peau et dans l'haleine des humains (Carr *et al.*, 2013). Les tiques démontrent une réaction aux sons et aux vibrations, et lorsque non nourries elles sont attirées par les objets chauds (Slansky et Rodriguez, 1986).

La qualité de l'hôte peut varier aussi bien en fonction de son espèce qu'en fonction des caractéristiques de l'individu à l'intérieur de l'espèce même. Ainsi, les différences régionales des propriétés de peaux, de poils et de plumes entre les hôtes de la même espèce peuvent influencer la capacité de la tique à se nourrir sur ceux-ci (Slansky et Rodriguez, 1986). Par ailleurs, un même hôte peut être plus ou moins

approprié au parasitisme au cours de l'année. En effet, les changements saisonniers des caractéristiques de la fourrure et des plumes, de la réponse immunitaire de l'organisme de l'hôte, son âge et son état physiologique semblent avoir un impact sur son exposition en tant qu'hôte (Slansky et Rodriguez, 1986).

1.3.2 Facteurs abiotiques

Les facteurs climatiques, tels que la température et l'humidité de l'air, ainsi que la durée du jour, influencent la durée du cycle de vie, et, par conséquent, la taille de la population des tiques. En effet, lorsque les conditions climatiques deviennent défavorables (ex. seuil critique de températures, d'humidité et de durée d'ensoleillement), les tiques, tout comme d'autres arthropodes, connaissent un état de diapause. Cet état de repos survient généralement en hiver avec la baisse de la luminosité, et s'achève avec l'arrivée du printemps. L'occurrence d'une diapause est possible uniquement pour les organismes qui possèdent des récepteurs de lumière, une « horloge biologique » permettant de mesurer la durée du jour et un système métabolique adapté (Cloudsley-Thompson, 1988).

L'intérêt de la diapause est double. Non seulement elle permet aux organismes de survivre pendant une période climatique défavorable où les sources de nourriture sont réduites, mais également de synchroniser le développement des individus d'une même population (Cloudsley-Thompson, 1988). Un arrêt du développement ou d'activité de recherche d'hôte a pour effet, entre autres, la prolongation du cycle de vie de la tique. Une diapause trop longue diminuerait les chances de survie d'une population (Ogden *et al.*, 2005). C'est ainsi que les conditions météorologiques (court terme) et climatiques (long terme) influencent indirectement la mortalité des tiques et leur aire de distribution. Dans le cas d'*A. americanum*, la quête d'hôte par la nymphe s'arrête lorsque la température extérieure descend en dessous de 13°C environ, et plus aucune activité ne se fait en dessous de 9,6 °C (Clark, 1995). Si la température

influence l'activité de recherche d'hôte pour tous les stades, la durée du jour a un effet uniquement sur les stades nymphal et adulte (Haile et Mount, 1987).

Les tiques sont également sensibles à la variation d'humidité, qui est essentielle pour leur survie (Koch et Burg, 2006). Certaines espèces sont capables d'absorber l'humidité de l'air, d'autres reçoivent la plus grande partie de l'eau nécessaire de leur repas sanguin (Slansky et Rodriguez, 1986). Bien que de manière générale l'endroit dans lequel se retrouvent les tiques dépend des déplacements de leurs hôtes, elles sont davantage attirées par les endroits ombragés où l'évaporation est moindre (Koch et Burg, 2006). Lorsque l'humidité relative de l'air se trouve en dessous de 85 %, la tique *A. americanum* aura tendance à chercher un micro habitat avec une humidité plus élevée (Willis *et al.*, 2012). Par ailleurs, la sensibilité à la variation de l'humidité dépend de l'âge de la tique et même de son genre. Les tiques *A. americanum*, par exemple, sont plus sensibles à la variation de l'humidité de l'air aux stades larvaire et nymphal (Koch, 1983), et les mâles semblent être moins résistants au manque d'humidité et l'exposition au soleil que les femelles (Koch et Burg, 2006).

Enfin, la combinaison des facteurs de température et d'humidité influence la reproduction des tiques femelles adultes. Lorsqu'il fait chaud et sec, le nombre d'œufs pondus par la tique diminue, ainsi que les chances qu'ils éclosent (Koch, 1983).

1.4 Modèles de distribution spatiale de l'espèce

1.4.1 Utilité et limites

Les modèles de distribution spatiale de l'espèce (en anglais SDM : *Species Distribution Modeling*) sont des modèles empiriques qui quantifient les relations entre les espèces et leur environnement à partir des données collectées sur le terrain. Ils reposent sur l'hypothèse qu'il existe un milieu où les conditions environnementales satisfont toutes les exigences d'une espèce. En décrivant les éléments nécessaires à la survie et au développement d'un organisme, les SDM

permettent de produire une cartographie de la qualité de l'habitat (*habitat suitability maps*) qui est utilisée dans différents domaines scientifiques, dont l'écologie et la biogéographie (Miller, 2010; Guisan et Thuiller, 2005).

Les facteurs environnementaux jouent un des trois rôles principaux dans un SDM : 1) Un facteur limitant contrôlant les réponses écophysiologicals de l'espèce (par exemple, la température ou l'eau) ; 2) Un facteur perturbateur correspondant à tout type de perturbation (naturelle ou anthropique) affectant l'écosystème ; 3) Un facteur ressource, soit un des éléments assimilés par l'organisme (énergie ou l'eau). Généralement, à petite échelle, les relations entre ces facteurs environnementaux et les espèces sont régies par le climat. En incluant les données climatologiques projetées, certains SDM ont été utilisés pour estimer les effets possibles des changements climatiques sur la distribution future des espèces (Guisan et Thuiller, 2005).

Cependant, cette approche a ses limites. Premièrement, l'utilisation des SDM est appropriée lorsque l'espèce cible et ses interactions avec l'environnement, notamment les raisons pour lesquelles elle n'est pas présente dans tous les milieux qui lui sont favorables, sont bien étudiées (Carneiro *et al.*, 2016 ; Guisan et Thuiller, 2005). Le manque d'information sur l'espèce empêche en effet de bien calibrer les paramètres du modèle et d'évaluer la validité des résultats produits (Carneiro *et al.*, 2016). Deuxièmement, la véracité et la pertinence des simulations issues d'un modèle dépendent fortement de la manière dont il a été construit. Les différences entre les échelles, les méthodes de modélisation et les techniques d'évaluation des résultats compliquent la comparaison directe des résultats entre les modèles (Guisan et Thuiller, 2005). Ainsi, les différences méthodologiques entre les SDM utilisés pour estimer l'impact des changements climatiques sur l'aire de distribution d'une espèce végétale ou animale peuvent induire une plus grande variabilité dans les résultats que l'utilisation des différents scénarios d'émission de gaz à effet de serre (GES)

(Thuiller, 2004). Troisièmement, le SDM est le type de modèle quasiment unique utilisé pour les projections de l'aire de distribution potentielle des organismes. Une diversification des outils, dont le développement des modèles mécanistes, est nécessaire pour pouvoir évaluer les incertitudes associées à l'utilisation de SDM (Guisan et Thuiller, 2005).

1.4.2 Modèles appliqués aux tiques *A. americanum*

Le premier modèle numérique mécaniste déterministe de type compartimental de cycle de vie d'*A. americanum* a été développé en langage Advanced BASIC sur IBM-PC à la fin des années 1980 (Haile et Mount, 1987) pour étudier l'impact sur ses populations de certains facteurs environnementaux tels que la température, la durée du jour, l'humidité relative et le type d'habitat. À l'époque, un changement dans la densité des populations de l'espèce aux États-Unis avait déjà été constaté. Cependant, il n'avait pas été associé aux changements climatiques, mais à une plus grande densité des hôtes sauvages (cerfs de Virginie) et domestiques (bovins, chevaux) et la modification de l'utilisation des terres (reprise de la forêt sur les friches). Un modèle de cycle de vie a été alors développé afin de mieux surveiller cette « espèce nuisible » à partir des hypothèses suivantes :

- 1) La température influence le taux de développement et, par conséquent, la mortalité des œufs et des stades engorgés de larves, nymphes et tiques adultes.
- 2) Le type d'habitat (basses terres, hautes terres boisées ou pré), l'humidité et la température déterminent le taux de survie des stades de développement non parasitaires.
- 3) La densité des tiques sur hôte influence la mortalité des stades parasitaires.
- 4) Le nombre d'hôtes, la température et la durée du jour influencent la probabilité de trouver un hôte.

L'analyse de sensibilité a démontré que le climat avait le plus grand impact sur la taille de la population simulée, suivi de l'habitat et de la densité d'hôtes. La

validation des résultats des simulations sur les zones boisées en Oklahoma de l'Est à l'aide des données collectées sur le terrain a démontré que le modèle reproduit correctement la fluctuation du nombre de tiques au cours de l'année. Les auteurs ont affirmé que le modèle pouvait être amélioré si les études supplémentaires étaient menées sur la bioécologie d'*A. americanum*, notamment sur la relation entre le taux de succès dans la recherche d'hôte et les facteurs environnementaux (Haile et Mount, 1987).

Ce modèle a été par la suite adapté à d'autres espèces de tiques à trois hôtes, dont la tique américaine du chien (Mount et Haile, 1989), la tique à bétail *Boophilus* (Mount *et al.*, 1991) et la tique à pattes noires (Mount *et al.*, 1997). Quant au modèle appliqué à *A. americanum* (Haile et Mount, 1987), il a été amélioré dans une étude publiée en 1993 (Mount *et al.*, 1993). Les modifications apportées ont permis de préciser les interactions tique-hôte-environnement et d'appliquer le modèle aux zones de fourrage de bœuf. Il a été validé par les données d'observation dans cinq sites géographiques aux États-Unis et utilisé pour étudier la relation entre la densité des tiques et leurs hôtes principaux, soit les cerfs de Virginie (Mount *et al.*, 1993).

Un nouveau modèle mathématique déterministe du cycle de vie d'*A. americanum* a été écrit en langage STELLA en 2016 (Ludwig *et al.*, 2016). Inspiré par les travaux de Haile et Mount (1987), Mount *et al.* (1993) et Ogden *et al.* (2005), ce modèle mécaniste compartimental étudie l'impact des diapauses, entre autres déclenchées par la baisse de la luminosité, sur le profil de développement et l'activité de la population. Il permet de simuler la saisonnalité de l'activité des tiques à partir de certains facteurs environnementaux tels que la température moyenne mensuelle et la durée du jour. Une description plus détaillée de ce modèle se trouve dans le deuxième chapitre de ce mémoire.

En 2015, un modèle statistique basé sur les données d'observation aux États-Unis a été développé afin d'identifier les variables climatiques les mieux corrélées avec la

distribution historique d'*A. americanum* (Springer *et al.*, 2015). Ce travail a permis d'identifier que l'indice de loin le plus important dans la détermination de l'habitat favorable à l'installation des tiques est la pression moyenne de vapeur de l'air (ou humidité de l'air) au mois de juillet. Les autres indices importants sont la température moyenne des quatre mois les plus secs de l'année et la précipitation annuelle. En tout, neuf indices climatiques ont été intégrés dans cinq modèles d'habitat favorable dans le contexte climatique actuel. Par la suite, ces modèles ont été utilisés pour prévoir l'évolution de l'habitat favorable en 2061–2080 selon deux scénarios d'émission de gaz à effet de serre (GES), soit les Representative Concentration Pathways (RCPs) 4.5 et 8.5 (Van Vuuren *et al.*, 2011). Les auteurs (Springer *et al.*, 2015) concluent que dans le contexte du changement climatique, la zone de l'habitat favorable à l'installation d'*A. americanum* va se déplacer vers le nord et l'est des États-Unis. La région des Appalaches serait épargnée en raison de la présence de températures trop froides, dans les secteurs situés au-delà d'une certaine altitude.

La modélisation statistique a été également employée dans le cadre d'une étude récente menée aux États-Unis, qui a eu pour objectif d'évaluer l'impact de certaines variables environnementales sur l'abondance des stades non parasitaires d'*A. americanum* (Mangan *et al.*, 2018). À cette fin, les chercheurs ont capturé les tiques au nord-ouest du Missouri toutes les deux semaines au cours de la période de 2007 à 2013 en utilisant la technique du drapeau et les pièges à glace carbonique. Par la suite, les données collectées ont été analysées à l'aide de sept variables environnementales, soit le nombre de degrés-jours, la précipitation totale, le déficit de saturation de l'air, la vitesse moyenne quotidienne du vent, la durée du jour, le type de végétation et le nombre de tiques sur le stade de développement précédent. Toutes les combinaisons possibles de ces variables ont été traitées au moyen des modèles de régression, tels que la loi de Poisson et la loi binomiale négative, afin de déterminer le rôle de chaque variable dans la prévision de l'activité des tiques. Les résultats de cette étude démontrent que les meilleures variables explicatives varient en fonction du stade

de développement. L'activité des tiques de tout âge est régulée par le nombre de degrés-jours cumulés, le type d'habitat et le nombre de tiques sur le stade de développement précédent.

1.5 Évaluation des effets des changements climatiques

1.5.1 Les principaux changements anticipés

Depuis le premier rapport réalisé en 1990 par le GIEC, toutes leurs projections du climat futur prennent en considération les scénarios d'évolution de la concentration des GES dans l'atmosphère (Burkett *et al.*, 2014). De manière générale, un scénario climatique pourrait être défini comme une représentation plausible du climat futur développée afin d'aider la prise de décisions (IPCC, 2007). Depuis le cinquième rapport du GIEC, les scénarios de concentration de GES sont définis à partir des RCPs. Les RCPs reposent sur des indicateurs des émissions futures de GES tels que la taille de la population, l'activité économique, le mode de vie, la consommation d'énergie, le mode d'utilisation des terres, la technologie et la politique climatique (Burkett *et al.*, 2014). Actuellement les quatre grands types de scénarios les plus utilisés sont les RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0, et RCP8.5, dont les deux derniers chiffres indiquent le forçage radiatif approximatif supplémentaire en W/m^2 qui serait atteint d'ici la fin du 21^e siècle par rapport à l'ère préindustrielle (période de référence 1850-1900) si le scénario se réalisait (Van Vuuren *et al.*, 2011). À chaque prévision ou scénario on attribue un niveau de confiance qui varie de « exceptionnellement improbable » à « pratiquement certain » selon la probabilité d'occurrence de l'événement ou de la variable projetée (Romero-Lankao *et al.*, 2014).

Le scénario RCP 2.6 est le plus optimiste. Cible de l'accord de Paris (FCCC, 2015), il permettrait de limiter le réchauffement de l'atmosphère en dessous de 2 °C (en moyenne annuelle) d'ici 2100 par rapport au niveau préindustriel, grâce à la diminution de l'utilisation des sources d'énergie fossile, l'optimisation de l'utilisation des terres agricoles et le ralentissement de la croissance démographique à l'échelle

mondiale. Pour atteindre cet objectif, les émissions de GES doivent se stabiliser dès maintenant et commencer à diminuer à partir de 2020 (Van Vuuren *et al.*, 2011). L'utilisation du scénario RCP4.5 dans les simulations de modèles climatiques globaux entraîne un réchauffement global de 2.4°C vers la fin du 21^e siècle par rapport au niveau préindustriel (IPCC, 2013), vise la diminution des émissions de GES à partir de 2040 et la stabilisation du forçage radiatif à partir de 2100 grâce à la diminution de la surface des terres agricoles et l'augmentation de leur rendement, la stabilisation des émissions de méthane et la réduction de la consommation de l'énergie (Van Vuuren *et al.*, 2011). L'utilisation du scénario RCP 6.0 entrainerait une hausse de température moyenne globale d'environ 2.8 °C (IPCC, 2013). Il repose sur la continuation de l'utilisation des énergies fossiles, la diminution de l'utilisation des prairies à des fins agricoles et la stabilisation des émissions de méthane (Van Vuuren *et al.*, 2011). Il permettrait de commencer à baisser les émissions à partir de 2060 et de stabiliser le forçage radiatif à partir de 2100. Enfin, le scénario RCP8.5 est le plus pessimiste et décrit le futur où aucun effort n'est employé pour lutter contre les changements climatiques et réduire les émissions de GES. Dans ce cas les émissions de CO₂ tripleraient d'ici 2100 et le réchauffement planétaire pourrait atteindre 4.3 °C (IPCC, 2013) à cause de l'agrandissement des terres agricoles, une consommation importante du charbon et des énergies fossiles, le ralentissement du développement technologique et la croissance de la population mondiale jusqu'à 12 milliards d'individus (Van Vuuren *et al.*, 2011).

L'atteinte des objectifs du scénario RCP2.6 semble peu plausible dans le contexte économique et politique mondial actuel (Raftery *et al.*, 2017). En effet, le succès de la réduction des GES repose essentiellement sur les efforts employés par les pays développés, qui sont les principaux pollueurs depuis la révolution industrielle et ont la capacité financière de lutter contre les changements climatiques. Bien que la plupart des pays développés aient commencé à réduire leurs taux d'émission de GES, aucun d'entre eux ne serait capable de respecter les promesses de l'Accord de Paris à la

vitesse requise pour transformer rapidement les systèmes énergétiques. Ainsi, avant l'annonce du retrait des États-Unis de cet accord, le deuxième émetteur de CO₂ au monde s'était engagé à réduire ses émissions de 26 à 28% d'ici 2025 par rapport au niveau de 2005, mais seulement une réduction de 15 à 19% s'avère réalisable (Victor *et al.*, 2017).

Par ailleurs, les analyses des données d'observation démontrent que les effets des changements climatiques d'origine anthropique ont déjà été sensibles au cours de la deuxième moitié du 20^e siècle, et en particulier au cours des dernières décennies (Stott *et al.*, 2000 ; Crowley, 2000). Dans la deuxième moitié du 20^e siècle, une diminution du nombre de jours de gel et une augmentation de la température moyenne annuelle ont été observées sur une grande partie de l'Amérique du Nord (Romero-Lankao *et al.*, 2014), et le réchauffement de l'atmosphère a été amplifié dans les hautes latitudes. Le Canada, par exemple, a connu un taux de réchauffement deux fois plus important que la moyenne mondiale au cours de la période allant de 1948 à 2013, et trois fois plus important dans les régions situées au-dessus de 60° de latitude nord (ECCC, 2016). Les changements climatiques du siècle passé se sont traduits également par la modification des régimes de précipitations. En effet, au cours du dernier siècle une hausse des précipitations annuelles a été observée à l'est de l'Amérique du Nord (Romero-Lankao *et al.*, 2014), ainsi qu'au Canada en général et dans le Nord en particulier (ECCC, 2016).

1.5.2 Impacts sur la distribution des maladies vectorielles

Malgré les progrès réalisés ces dernières décennies dans la connaissance des agents pathogènes et des vecteurs de maladies vectorielles, l'évaluation de leur évolution future dans le contexte du changement climatique reste délicate et équivaut à « regarder dans une boule en cristal » à cause de la complexité du mécanisme de transmission des agents pathogènes (Bernstein, 2015). On estime que le réchauffement climatique peut influencer l'aire de distribution de certaines maladies

vectérielles à travers la modification de la distribution des vecteurs, dont la reproduction et la quête d'hôte sont régulées par la température (Campbell-Lendrum *et al.*, 2015). L'agressivité des pathogènes et la réceptivité des hôtes sont également influencées par la température (Romero-Lankao *et al.*, 2014).

L'augmentation récente de l'incidence des maladies vectorielles transmissibles par les tiques telles que l'encéphalite virale à tique (Lindgren et Gustafson, 2001; Danielova *et al.*, 2008) et la maladie de Lyme (Monaghan *et al.*, 2015) a été associée à la hausse des températures. Il est probable que dans un futur plus chaud les tiques puissent s'installer dans les plus hautes latitudes, contribuant à la poursuite de l'expansion de ces maladies vers le Nord. Cependant, si dans certaines régions le réchauffement excède le seuil de tolérance des tiques, l'incidence des maladies vectorielles peut y diminuer. La vulnérabilité des populations humaines face aux maladies vectorielles, notamment transmissibles par les tiques, va dépendre de multiples facteurs, dont la stratégie d'adaptation de la société aux changements climatiques adoptée, et le niveau du développement de la société (IPCC, 2014). Aujourd'hui, le taux de mortalité relié aux maladies vectorielles est 300 fois plus élevé dans les pays en développement que dans les pays développés (Campbell-Lendrum *et al.*, 2015). Globalement, les personnes en situation de précarité socio-sanitaire, les enfants, les personnes âgées et ayant des maladies chroniques seront plus à risque que le reste de la société (IPCC, 2014).

CHAPITRE II

MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1 Régions d'étude

2.1.1 Calibration du modèle

La région d'étude est située au nord-est de l'Amérique du Nord (États-Unis et Canada), et s'étend de 35 à 60° de latitude nord, et de 55 à 90° de longitude ouest (Figure 2.1.A). Selon la classification de Köppen–Geiger (Peel *et al.*, 2007), cette région est caractérisée par quatre zones climatiques. Le centre et le nord du Québec et de l'Ontario possèdent un climat subarctique (Dfc), puisque dans cette région la température moyenne du mois le plus chaud est supérieure à 10°C et inférieure à 22°C, celle du mois le plus froid se trouve entre -38 et 0°C, il y a moins de quatre mois dans l'année où les températures sont supérieures à 10°C, et les précipitations sont réparties uniformément dans l'année. Le sud du Québec et de l'Ontario et le nord-est des États-Unis sont caractérisés par un climat continental humide avec un été tempéré (Dfb), la température du mois le plus chaud de l'année y est inférieure à 22°C, mais plus de quatre mois dans l'année présentent des températures supérieures à 10°C. Le centre des États-Unis a un climat continental humide avec un été chaud (Dfa), ce qui signifie que la température du mois le plus chaud y est supérieure à 22°C. Enfin, le sud des États-Unis connaît un climat tempéré humide (Cfa), la température moyenne du mois le plus chaud y est supérieure à 22°C, la température mensuelle minimale se trouve entre 0 et 18°C, et la saison sèche est absente (Peel *et al.*, 2007). Les précipitations sont plus abondantes sur la côte Atlantique au sud-est de

la région d'étude, et leur quantité diminue avec l'augmentation de la latitude et l'éloignement de l'océan. L'est des Grands Lacs reçoit généralement une plus grande quantité de précipitations que les régions environnantes, notamment sous forme de neige en hiver. On observe un net gradient thermique du nord au sud, et d'ouest en est, les côtes Atlantiques possédant un climat plus chaud que plus à l'intérieur du continent (cf. Annexe A).

Du côté canadien, les centres urbains et la majorité des terres cultivées se situent le long du fleuve Saint-Laurent et au nord des lacs Érié et Ontario, le reste du territoire étant occupé par la forêt boréale. Le nord-est des États-Unis est fortement urbanisé, à l'exception de la région des Appalaches. De grandes agglomérations urbaines se situent au bord des Grands Lacs et sur la côte Atlantique (Charlier *et al.*, 2014).

L'ensemble de la région d'étude présente des conditions climatiques qui sont favorables à l'installation d'*A. americanum* ou qui pourraient le devenir dans les prochaines décennies avec le réchauffement climatique. En effet, les résultats des simulations faites précédemment au moyen du modèle de cycle de vie sur cinq sites au Québec ont démontré que Montréal marque la limite nord de la région dont le climat permet actuellement l'installation de cet arthropode (Ludwig *et al.*, 2016). Nous avons choisi 36 sites dans cette région (localisés à la Figure 2.1.A, décrits au Tableau 2.1) afin de simuler la dynamique des populations d'*A. americanum* au moyen du modèle du cycle de vie (Ludwig *et al.*, 2016) en tenant compte d'une large gamme de conditions climatiques, entre autres liées à la présence de grandes surfaces d'eau, et de leurs effets potentiels sur la taille des populations de tiques. Ces sites correspondent généralement aux grandes villes (par exemple, Montréal, Halifax, Ottawa), ainsi qu'aux villes moins peuplées, tels que Farnham ou Hemmingford (Tableau 2.1), qui ont été sélectionnés par leur proximité de la limite hypothétique nord de la distribution d'*A. americanum*.

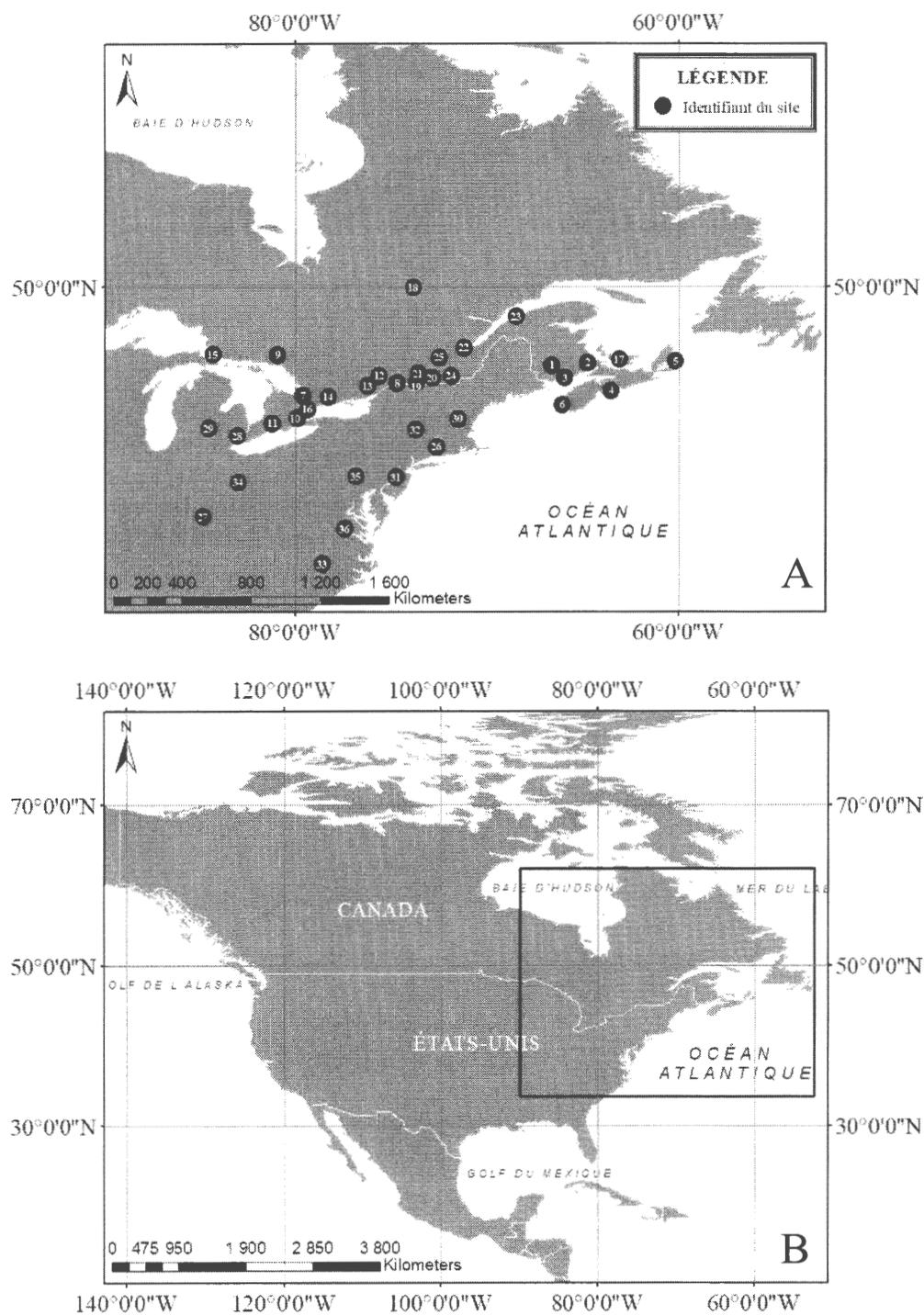


Figure 2.1 Position géographique des sites d'étude numérotés de 1 à 36 (panneau A; le nom et les coordonnées géographiques de chaque site sont définis au Tableau 2.1) situés en Amérique du Nord (panneau B).

Tableau 2.1 Nom des sites d'étude avec les coordonnées géographiques des stations météorologiques correspondantes, leur altitude et les degrés-jours > 0°C.

Pays	Province/État	ID	Site	Position géographique	Altitude (m)	DJ>0°C
Canada ¹	Nouveau-Brunswick	1	Fredericton	45°52'N, 66°31'W	20,7	2933,2
		2	Moncton	46°06'N, 64°41'W	70,7	2830,0
		3	Saint John	45°19'N, 65°53'W	108,8	2682,5
	Nouvelle-Écosse	4	Halifax	44°52'N, 63°30'W	145,4	2994,0
		5	Sydney	46°10'N, 60°02'W	61,9	2727,7
		6	Yarmouth	43°49'N, 66°05'W	43,0	2958,7
	Ontario	7	Barrie	44°22'N, 79°41'W	221,0	3274,9
		8	Cornwall	45°00'N, 74°44'W	64,0	3542,7
		9	Greater Sudbury	46°37'N, 80°47'W	348,4	2786,1
		10	Hamilton	43°10'N, 79°56'W	237,7	3439,7
		11	London	43°01'N, 81°09'W	278,0	3431,6
		12	Ottawa	45°19'N, 75°40'W	114,0	3285,2
		13	Perth	45°01'N, 76°15'W	145,0	3182,9
		14	Peterborough	44°22'N, 78°18'W	198,1	3280,2
		15	Sault-Saint-Marie	46°29'N, 84°30'W	192,0	2725,9
		16	Toronto	43°40'N, 79°37'W	173,4	3530,0
	Île-du-Prince-Édouard	17	Charlottetown	46°17'N, 63°07'W	48,8	2824,9
	Québec	18	Chibougamau	49°47'N, 74°51'W	396,2	2136,4
		19	Farnham	45°18'N, 72°54'W	68,0	3274,3
		20	Hemmingford	45°04'N, 73°43'W	61,0	3289,4
		21	Montréal	45°28'N, 73°45'W	36,0	3349,3
		22	Québec	46°48'N, 71°23'W	74,4	2785,7
		23	Rimouski	48°27'N, 68°31'W	35,7	2651,6
		24	Sherbrooke	45°29'N, 71°57'W	130,0	3052,0
		25	Trois-Rivières	46°23'N, 72°37'W	54,9	3027,1
États-Unis ²		Connecticut	26	Hartford	41°56'N, 72°40'W	53,3
	Kentucky	27	Frankfort	38°11'N, 84°54'W	245,1	4723,6
	Michigan	28	Détroit	42°24'N, 83°00'W	190,8	3924,6
		29	Lansing	42°46'N, 84°34'W	256,3	3623,6
	New Hampshire	30	Concord	43°07'N, 71°17'W	105,5	3343,4
	New Jersey	31	Trenton	40°16'N, 74°48'W	56,1	4377,5
	New York	32	Albany	42°44'N, 73°47'W	85,3	3639,0
	Caroline du Nord	33	Raleigh	35°53'N, 78°46'W	126,8	5849,1
	Ohio	34	Columbus	40°04'N, 83°04'W	275,8	4173,9
	Pennsylvanie	35	Harrisburg	40°13'N, 76°51'W	103,6	4336,1
	Virginia	36	Richmond	37°30'N, 77°19'W	50,0	5457,0

La validation des résultats issus du modèle de cycle de vie a concerné les onze sites situés aux États-Unis (cf. Tableau 2.1), puisque les données d'observation d'*A. americanum* sont disponibles uniquement pour cette région.

2.1.2 Prévision de la distribution future d'*A. americanum*

Les projections de la limite de distribution d'*A. americanum* dans le contexte du changement climatique ont été effectuées sur une région plus vaste de l'Amérique du Nord qui s'étend de 55 °N à la frontière mexicaine et d'un océan à l'autre (Figure 2.1.B).

2.2 Bases de données utilisées

Le Tableau 2.2 présente l'ensemble des bases de données utilisées pour cette étude.

2.2.1 Données climatologiques

2.2.1.1 Données observées (stations et sous forme de grille)

Les données des stations d'observation sur la période climatique normale de 1981 à 2010, qui sert de référence pour le climat actuel, comprennent :

- 1) Les séries homogénéisées de température moyenne mensuelle des stations météorologiques d'Environnement et Changement climatique Canada (ECCC, 2018; Vincent *et al.*, 2012) et les valeurs de degré-jours >0°C issues de ces mêmes stations et fournies par ECCC via le site des archives nationales (ECCC, 2018);
- 2) Les données de température moyenne journalière et mensuelle des stations météorologiques aux États-Unis provenant du *National Centers for Environmental Information* (NCEI, 2018) de la *National Oceanic and Atmospheric Administration*.

Les données observées sous forme de grille comprennent des données de température moyenne journalière sur le Canada (ANUSPLIN; Hutchinson *et al.*, 2009; McKenney *et al.*, 2011) et les États-Unis (NLDAS; Xia *et al.*, 2012). Ces bases de données, disponibles à une résolution spatiale de 10 km, ont été interpolées à 50 km de résolution afin de les rendre compatibles avec les simulations des modèles régionaux du climat (MRC).

2.2.1.2 Simulations de modèles climatiques régionaux

Les simulations des températures moyennes quotidiennes sur la période historique (1971-2000) et les trois périodes futures (2011-2040, 2041-2070 et 2071-2100) (cf. Tableau 2.3) ont été préparées et mises à disposition à une résolution d'environ 50 km sur l'Amérique du Nord par le Centre pour l'Étude et la Simulation du Climat à l'Échelle Régionale (ESCER; <http://www.escer.uqam.ca>). Ces simulations, six au total, font partie du projet *COordinated Regional climate Downscaling EXperiment* (CORDEX ; WCRP CORDEX, 2018) et sont issues des quatre MRCs suivants.

- 1) Le *Canadian Regional Climate Model* version 5 (CRCM5; Hernández-Díaz *et al.*, 2013; Laprise *et al.*, 2013; Martynov *et al.*, 2013; Šeparovic *et al.*, 2013) développé par le centre ESCER (<http://www.escer.uqam.ca/>) à l'UQAM. Deux séries de simulations pilotées aux frontières par deux modèles climatiques globaux ont été utilisées:
 - a) La deuxième génération du *Canadian Earth System Model* (CanESM2) développé par le Centre canadien de la modélisation et de l'analyse climatique (CCmaC) d'ECCE (ECCE, 2017a et 2017b).
 - b) La cinquième version du modèle du *Max Planck Institute Earth System Model* (ECHAM5/MPI-ESM-LR; Giorgetta *et al.*, 2013) développé par le *Max Planck Institute for Meteorology* en Allemagne (MPI-M; <https://www.mpimet.mpg.de/>).

- 2) Le *Canadian Regional Climate Model version 4* (CanRCM4; Scinocca *et al.*, 2016) développé par le CCmaC d'ECCC (ECCC, 2017b) uniquement piloté par le CanESM2 présenté précédemment (ECCC, 2017).
- 3) Le *High Resolution Limited Area Model* (HIRHAM5; Bøssing Christensen *et al.*, 2007) développé par le *Danish Meteorological Institute* au Danemark (<http://www.dmi.dk/>) et piloté par le *European Earth System Model* (EC-EARTH; Hazeleger *et al.*, 2010) du *Irish Centre for High End Computing* en Irlande (ICHEC; <https://www.ichec.ie/>).
- 4) Le *Rosby Centre regional atmospheric model* (RCA4; Kupiainen *et al.*, 2011) développé par le *Rosby Centre* situé au *Swedish Meteorological and Hydrological Institute* (SMHI, 2011) en Suède. Deux séries de simulations pilotées aux frontières par deux modèles climatiques globaux précédemment décrits ont été utilisées:
 - a) Le CanESM2 (ECCC, 2017a).
 - b) Le EC-EARTH du ICHEC.

Chacune de ces simulations utilise deux scénarios d'émission de GES, soit les RCP4.5 et RCP8.5 (Van Vuuren *et al.*, 2011).

Tableau 2.2 Les différentes bases de données utilisées pour cette étude avec la région couverte, le type de variables, les résolutions spatiales et temporelles, la période de référence et les sources correspondantes.

Domaine scientifique	Région couverte	Type de variables	Variable	Résolutions spatiale et temporelle	Période de référence	Sources
Climatologie	Canada	Stations d'observation météorologique	Température moyenne	s.o., mensuelle	1981-2010	Environnement et Changement climatique Canada (ECCC)
			Degrés-jours > 0 °C	s.o., annuelle	1981-2010	
	États-Unis	Stations d'observation météorologique	Température moyenne	s.o., journalière	1981-2010	National Centers for Environmental Information (NCEI)
				s.o., mensuelle	1981-2010	
Astronomie	Canada et États-Unis	Données interpolées sur une grille	Température moyenne	10 km, journalière	1981-2010	ANUSPLIN : Hutchinson <i>et al.</i> (2009), McKenney <i>et al.</i> (2011) ; NLDAS : Xia <i>et al.</i> (2012)
	Canada et États-Unis	Simulations de modèles climatiques régionaux	Température moyenne	50 km, journalière	1971-2000 2011-2100	Détails fournis au Tableau 2.3
	Canada et États-Unis	Résultats de calcul et d'observation	Durée du jour	s.o., minute	2010	The United States Naval Observatory (USNO)
Épidémiologie	Est des États-Unis	Données d'observation	Présence/absence des populations <i>americanum</i> d'A.	comté, cumul	1898-2012	Springer <i>et al.</i> (2014)

Tableau 2.3 Modèles climatiques régionaux avec les institutions où les modèles ont été développés (c.-à-d. institutions d'origine), les données de pilotage de la simulation et les références correspondantes.

Nom du modèle climatique régional	Institution d'origine	Pilotage de la simulation	Références
Canadian Regional Climate Model (CRCM5)	Université du Québec à Montréal, Canada	CanESM2	Hernández-Díaz <i>et al.</i> (2013); Laprise <i>et al.</i> (2013); Martynov <i>et al.</i> (2013); Šeparovic <i>et al.</i> (2013); Winger <i>et al.</i> (2008)
		ECHAM5 MPI-M et MPI-ESM-LR	
Canadian Regional Climate Model (CanRCM4)	Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis, Canada	CanESM2	Scinocca <i>et al.</i> (2016)
High Resolution Limited Area Model (HIRHAM5)	Danish Meteorological Institute, Denmark.	ICHEC-EC-EARTH	Bøssing Christensen <i>et al.</i> (2007)
Rosby Centre regional atmospheric model (RCA4)	Rosby Centre, Suède	CanESM2	Kupiainen <i>et al.</i> (2011)
		ICHEC-EC-EARTH	

2.2.2 Autres données

Les autres données utilisées dans le cadre de ce projet sont :

- 1) Les données ponctuelles sur la durée du jour au Canada et aux États-Unis établie en 2010 (USNO, 2015);
- 2) Les données d'observation d'*A. americanum* aux États-Unis à l'échelle du comté (Springer *et al.*, 2014) pour les villes aux États-Unis ou à proximité de celles-ci (cf. liste fournie au Tableau 2.1).

2.3 Calibration du modèle de cycle de vie

2.3.1 Description du modèle

Le modèle numérique du cycle de vie d'*A. americanum* (Ludwig *et al.*, 2016) a été écrit en STELLA version 10.0.2 (High Performance Systems, Inc., 2014). Ce logiciel commercial conçu en 1985 est utilisé dans une variété de domaines scientifiques, dont l'enseignement et l'ingénierie, pour modéliser la dynamique des systèmes à l'aide d'une interface simple d'utilisation. L'information y est représentée sous forme de réservoirs et de flux (« stock/flow »). Ces unités de base servent à représenter de manière intuitive les relations entre les éléments résumés sous forme d'équations différentielles. Ainsi, un réservoir représente une variable, dont la valeur est modifiée en fonction des flux d'entrée et de sortie. Connaître sa valeur à un moment donné équivaut à la résolution de l'équation différentielle. Un flux est une modification du niveau d'un réservoir donné, exprimé en masse par unité de temps. Un paramètre est une valeur constante de l'équation (Peterson et Richmond, 1996; Richmond, 2004).

Le modèle de Ludwig *et al.* (2016) sert à prévoir l'activité saisonnière des tiques à partir de certains facteurs environnementaux tels que la température moyenne mensuelle et la durée du jour. Il décrit les quatre stades de développement principaux que sont l'œuf, la larve, la nymphe et la tique adulte. Pour chaque stade, à part celui de l'œuf, l'activité de la tique consiste successivement à rechercher l'hôte, à la prise

de repas, à l'engorgement/la mue et au durcissement. La température influence la durée du passage de la tique d'un stade de développement à l'autre. Les équations qui définissent la durée des stades proviennent de l'étude de Koch (1983). Le taux de succès que les tiques ont dans leur quête d'hôte dépend de la température uniquement durant le stade larvaire, et de la température et de la durée du jour durant les stades nymphal et adulte (Haile et Mount, 1987). Deux diapauses ont été incluses dans le modèle. La première, soit la diapause développementale, survient chez la moitié des larves engorgées lors de leur transition vers l'état de nymphes. La deuxième, soit la diapause comportementale, est vécue par les tiques adultes à la suite de leur mue. La durée des autres stades reste invariable. Ainsi, indépendamment des conditions climatiques, le durcissement dure 5, 7 et 14 jours pour les larves, les nymphes et les tiques adultes, respectivement. Le temps nécessaire à la tique femelle adulte pour pondre les œufs après la prise d'un repas est de 15 jours. La mortalité des tiques sur les stades non parasitaires (sur les stades de quête d'hôte, d'engorgement et de durcissement), ainsi que sur le stade d'œuf et pendant les diapauses est un taux quotidien constant calculé par individu. La mortalité des stades parasitaires (tiques prenant un repas sur l'hôte) dépend de la densité des tiques sur l'hôte. En effet, lorsque les tiques sont trop nombreuses sur un hôte, celui-ci peut développer une certaine résistance et commencer à se débarrasser des parasites. Le taux de mortalité parmi les tiques qui prennent un repas est alors plus élevé. Par ailleurs, la fécondité des tiques femelles est réduite jusqu'à 50%, lorsque les tiques adultes sont présentes en trop grand nombre sur l'hôte.

Le modèle exige comme données d'entrée : 1) La température moyenne mensuelle sous forme d'un vecteur où les valeurs moyennes mensuelles sont attribuées à chaque jour du mois correspondant, 2) La durée du jour durant l'année, 3) La durée de développement par jour pour chaque stade de transformation (de l'œuf à la larve, de la larve à la nymphe, de la nymphe à l'état adulte et de l'adulte à l'œuf) calculée en fonction de la température, et 4) Le taux d'activité de recherche d'hôte en fonction de

la durée du jour. Il calcule le nombre de tiques par jour et par stade de développement (Ludwig *et al.*, 2016).

2.3.2 Calibration et validation des paramètres de mortalité des stades parasitaires

Les paramètres de mortalité des stades parasitaires intégrés dans le modèle du cycle de vie d'*A. americanum* sont exprimés sous forme d'équations qui prennent en compte la densité de tiques se nourrissant sur un hôte (cf. équations 1-3; Ludwig *et al.*, 2016). En effet, plus les tiques sont nombreuses à parasiter un hôte, moins elles ont de chances de survivre, puisque leur hôte commence à se toiletter plus intensément. Ces équations sont les suivantes (Ludwig *et al.*, 2016) :

$$\text{Larves} \quad 0,25 + \left(0,015 * \frac{\ln(1,01+FeedL)}{HostL}\right) * \frac{5}{3} \quad (1)$$

$$\text{Nymphes} \quad 0,45 + \left(\frac{0,02*\ln(1,01+FeedN)}{HostN}\right) \quad (2)$$

$$\text{Adultes} \quad 0,35 + \left(0,03 * \frac{\ln(1,01+FeedA)}{HostA}\right) * \frac{12}{10} \quad (3)$$

FeedL Nombre de larves qui prennent un repas

FeedN Nombre de nymphes qui prennent un repas

FeedA Nombre d'adultes qui prennent un repas

HostL Nombre d'hôtes disponibles pour les larves (200)

HostN Nombre d'hôtes disponibles pour les nymphes (200)

HostA Nombre d'hôtes disponibles pour les adultes (40)

Le modèle du cycle de vie (Ludwig *et al.*, 2016) ainsi calibré prévoit correctement les pics d'activité des tiques, mais ne fournit pas un nombre réaliste de tiques par hôte. À titre d'exemple, dans le cas de Montréal, le modèle prévoyait au départ une densité d'environ 17 milliards de larves par hôte. Les équations définissant les taux de mortalité des stades parasitaires nécessitaient donc un ajustement.

Les études en laboratoire sur la mortalité des tiques *A. americanum* sur l'hôte manquent, c'est pourquoi les nouveaux paramètres devaient être déterminés de manière empirique. Pour diminuer la taille de la population parasitaire, deux

méthodes d'augmentation des taux de mortalité ont été testées pour Montréal avec les données d'entrée disponibles sur la période 1981-2010 et une période de simulation de 40 ans.

La première méthode consistait à multiplier les équations initiales définissant les taux de mortalité des stades parasitaires par une variable artificielle surnommée « mortality variation factor », à qui l'on a attribué tour à tour une valeur de 1,03, 1,25, 1,33 et 1,50. L'efficacité de cette méthode a été évaluée au moyen de la densité de larves par hôte, qui a été calculée pour chaque simulation en divisant le nombre de larves prenant un repas sur l'hôte par le nombre d'hôtes disponibles, soit 200.

La deuxième méthode consistait à retranscrire les équations définissant la mortalité des stades parasitaires en s'inspirant de l'exemple de *I. scapularis* de manière à ce que la nouvelle relation entre le taux de mortalité et le nombre de tiques par hôte préserve la forme de l'ancienne relation entre ces variables. Afin d'évaluer l'efficacité de cette méthode, les équations initiales et modifiées ont été résolues en tenant compte des conditions suivantes : 1) On a fait varier le nombre de larves, nymphes et adultes de 0 à 1 130 par incrément de 10 individus; et 2) Le nombre d'hôtes a été fixé à 200 pour les larves et les nymphes et à 40 pour les tiques adultes. La densité de tiques par hôte et les corrélations de Spearman (seuil de significativité de 0,01) entre les anciens et les nouveaux taux de mortalité sur l'hôte ont été calculés pour chaque stade de développement.

2.3.3 Simulations de l'abondance de tiques en repas et validation des résultats

Les simulations de la taille des populations d'*A. americanum* faites au moyen du modèle du cycle de vie (Ludwig *et al.*, 2016) et des paramètres de mortalité modifiés se sont déroulées en trois étapes, soient la préparation des données d'entrée du modèle, la simulation et enfin la définition des populations en équilibre à partir des données de sortie du modèle (cf. Figure 2.2).

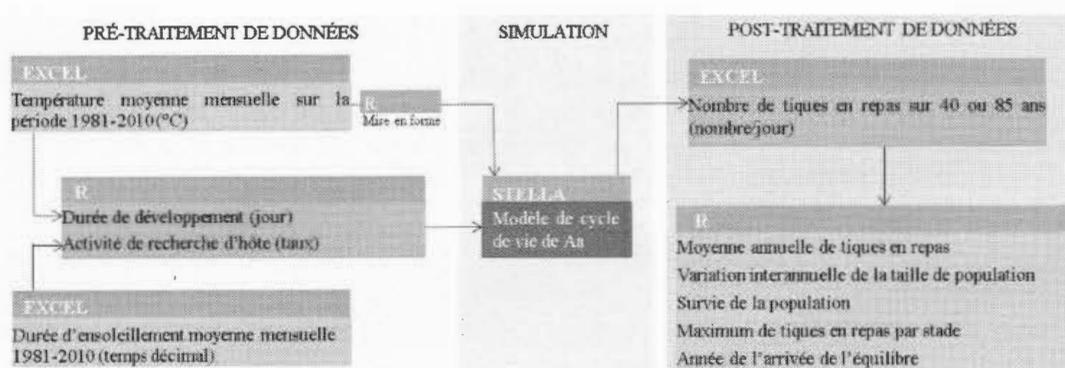


Figure 2.2 Schéma explicatif du déroulement des simulations avec les variables d'intérêt et les logiciels employés, dont R (R Foundation for Statistical Computing, 2017) et STELLA (High Performance Systems, Inc., 2014).

Au cours de ce processus, on a eu recours à trois logiciels. Le stockage de l'information a été réalisé sous forme de tables Excel, puisque ce type de format est commun et n'exige pas l'installation de logiciels supplémentaires de lecture. Cela représente un avantage indiscutable lorsque le travail se fait au sein d'une équipe multidisciplinaire. Le prétraitement des données, ainsi que l'analyse des résultats des simulations s'est fait dans le logiciel R version 3.4.0 (R Foundation for Statistical Computing, 2017), ce qui a permis d'automatiser la procédure et ainsi économiser du temps. Enfin, le modèle du cycle de vie utilise le langage STELLA (Peterson et Richmond, 1996; High Performance Systems, Inc., 2014), dont le fonctionnement a été décrit à la section 2.3.1.

2.3.3.1 Préparation des données d'entrée

Les températures moyennes mensuelles sur la période 1981-2010 pour chaque site d'étude (cf. Tableau 2.1) ont été importées dans le logiciel Excel à partir des données disponibles en ligne (cf. Tableau 2.2). Les données pour les États-Unis ont été converties de degrés Fahrenheit en degrés Celsius, les données sur le Canada ont été enregistrées telles quelles, sans conversion d'unité. L'information sur la durée du jour au Canada et aux États-Unis a été importée et traduite d'heure solaire en temps décimal.

Un code a été développé en R pour faciliter la tâche de préparation des données d'entrée du modèle de cycle de vie. Rappelons que le modèle exige des données d'entrée sur la température moyenne mensuelle, la durée du jour, l'indice de la durée de développement en fonction de la température et l'indice de l'activité de recherche d'hôte en fonction de la durée du jour. L'information sur la durée du jour a été importée dans le modèle sans transformation, les autres variables ont été calculées au moyen du code développé. L'indice de la durée de développement de la tique en fonction de la température a été calculé à partir des équations de l'étude de Koch (1983), alors que les équations de Haile et Mount (1987) ont servi au calcul de l'indice d'activité de recherche d'hôte par la nymphe et la tique adulte en fonction de la durée du jour.

2.3.3.2 Simulations

Initialement le modèle de cycle de vie a été paramétré afin de produire le nombre de tiques en repas par jour sur une période de 40 ans. Dans le cadre de l'étude de Ludwig *et al.* (2016), cette longueur de simulation s'est avérée suffisante pour que les populations de tiques se stabilisent. Cependant, la calibration du modèle de cycle de vie avec les données environnementales (température et degrés-jours) provenant des 36 sites d'étude (cf. Tableau 2.1) a démontré que cette longueur de simulation est souvent insuffisante. En effet, dans 12 cas les populations ont survécu, mais ne se sont pas stabilisées en l'espace de 40 ans. Les simulations ont donc été refaites pour ces sites sur une période de 85 ans, qui est la durée de simulations maximale garantissant un temps de traitement raisonnable.

2.3.3.3 Définition des populations en équilibre à partir des données de sortie du modèle

Chaque simulation a abouti à la création d'une table contenant le nombre de larves, nymphes et tiques adultes prenant un repas sur l'hôte par jour sur 45 ou 85 ans. Les stades parasitaires sont, en effet, les seuls analysés dans le cadre de ce projet, puisque

les tiques ne représentent un risque épidémiologique que lorsqu'elles se nourrissent sur un hôte (Pérez-Eid, 2007).

Un code R a été développé afin de calculer la moyenne annuelle des tiques par stade de développement et sa variation interannuelle. Par la suite, les sites d'études ont été divisés en quatre groupes de profils de développement des populations à partir des variables suivantes: 1) La présence des tiques à la fin de la période de simulation; 2) La variation interannuelle de la moyenne annuelle des tiques; et 3) La longueur des cycles de vie. Une population a été considérée comme ayant atteint l'état de l'équilibre si son taux de variation interannuel a été nul sur les trois stades de développement simultanément à la fin de la période de simulation, et le nombre de ses individus s'est accru avant de se stabiliser. Si l'équilibre est atteint au cours de la période d'étude, le nombre maximal de tiques par stade de développement a été calculé à partir des deux dernières années de la période. Sinon le nombre maximal de tiques est considéré comme égal à 0.

2.3.3.4 Validation des résultats

Les résultats des simulations faites sur les sites situés aux États-Unis ont été associés aux comtés et comparés aux résultats de l'étude de Springer *et al.* (2014). Celle-ci consiste en une revue de la littérature publiée et des bases de données épidémiologiques compilées entre 1898 et 2012. Les populations ont été classifiées comme établies dans les comtés où l'on a signalé six tiques et plus ou deux stades de développement, et rapportées si le nombre de tiques signalé est inférieur ou que le nombre de tiques collectées est inconnu. Si aucune mention du comté ne figure dans la littérature, il est considéré comme exempt d'*A. americanum*. À partir de cette classification a été créée une carte de distribution d'*A. americanum* aux États-Unis à l'échelle du comté qui ne représente pas toutefois la distribution réelle de l'espèce. En effet, l'absence d'information sur la présence de tiques ne signifie pas forcément l'absence réelle de tiques sur le territoire. En effet, la revue de la littérature est une

des méthodes de surveillance passive des vecteurs. Son défaut est que ses résultats sous-estiment souvent la taille réelle des populations établies (Barret *et al.*, 2015). La surveillance active donne une meilleure estimation du nombre de tiques sur le territoire, mais est sensiblement plus coûteuse. En l'absence d'une base de données unique de surveillance d'*A. americanum* aux États-Unis combinant les méthodes passive et active, on fait l'hypothèse que les résultats de l'étude de Springer *et al.* (2014) sont représentatifs de la distribution réelle de l'espèce. En effet, si les endroits classifiés sans tiques peuvent être des faux négatifs, là où les tiques sont établies ou rapportées, elles sont réellement présentes sur le territoire. Par conséquent, les comtés dont les populations d'*A. americanum* sont établies ou signalées selon Springer *et al.* (2014) ont été considérées dans cette étude comme ayant les conditions favorables à l'installation de l'espèce, contrairement aux comtés sans signalement de présence des tiques.

2.4 Identification de la limite de survie d'*A. americanum* au moyen de l'indice de DJ > 0°C

2.4.1 Mise en relation de l'indice de DJ > 0°C et de la densité de tiques parasitaires

Dans les études antérieures effectuées sur la tique *I. scapularis*, ayant un cycle de vie similaire à celui d'*A. americanum*, l'indice de degrés-jours avec une température de base de 0°C (DJ > 0°C) s'est avéré utile pour résumer les relations complexes entre la taille de population des tiques et les conditions climatiques du milieu (Ogden *et al.*, 2005; Ogden *et al.*, 2006). Cet indice, basé sur différents seuils de température, est couramment utilisé en agroclimatologie pour prévoir les périodes de croissance des végétaux et d'activité des insectes (Plouffe *et al.*, 2011) et dans le secteur énergétique pour estimer les besoins en chauffage des bâtiments (Edey, 1980; AQME, 2018). Il représente la somme des différences entre la température moyenne quotidienne et une température seuil de référence (Edey, 1980; équation 4) et permet de synthétiser l'apport thermique annuel sans perdre l'information sur sa variation intra-annuelle,

contrairement à l'usage de la température moyenne annuelle. Dans le cas d'*A. americanum*, la température de référence est de 0°C, puisqu'on considère qu'en dessous de cette température la tique n'effectue aucune activité (Ogden, 2005). Cette température n'est toutefois pas létale, car la tique peut se réfugier dans la litière ou la neige tant que les conditions météorologiques sont défavorables (Lindgren et Gustafson, 2001).

L'indice de $DJ > 0^\circ\text{C}$ a été calculé ponctuellement pour les sites américains à partir des données de stations météorologiques, ainsi qu'à partir des données sous forme de grille pour le Canada et les États-Unis (NCEI, 2018; Hutchinson *et al.*, 2009; McKenney *et al.*, 2011; Xia *et al.*, 2012) sur la période 1981-2010 au moyen de l'équation suivante (Plouffe *et al.*, 2011) :

$$DJ_a = \sum_{j=1}^{365} DJ_j$$

où

(4)

$$DJ_j = \left(\frac{T_{max_j} - T_{min_j}}{2} \right) - T_{base}$$

$$T_{base} = 0^\circ\text{C}$$

DJ_a	Degrés-jours cumulés annuels
DJ_j	Degrés-jours quotidiens
T_{max_j}	Température maximale quotidienne
T_{min_j}	Température minimale quotidienne
T_{base}	Température de référence

La mise en relation de l'indice de $DJ > 0^\circ\text{C}$ et du nombre maximal de larves, de nymphes et de tiques adultes en repas dans l'ensemble des sites a permis de déterminer la valeur minimale de $DJ > 0^\circ\text{C}$ nécessaire pour qu'une population puisse survivre et atteindre l'équilibre. La qualité des modèles linéaires résumant la relation entre le nombre de degrés-jours et le nombre de tiques en repas a été évaluée au

moyen de la corrélation de Spearman (seuil de significativité de 0,01) et du coefficient de détermination.

2.4.2 Analyse de l'emplacement historique de la limite nord de l'aire de distribution d'*A. americanum*

Dans le but d'évaluer la plausibilité des données de simulation et l'impact de l'utilisation des bases de données à diverses résolutions sur la classification des sites d'étude, on a extrait l'information sur le nombre de DJ>0°C au cours de la période de référence 1971-2000 ou 1981-2010 pour chaque site d'étude des bases de données d'observation (stations météorologiques et données sur grille à 10 et 50 km de résolution) et de simulation (la moyenne de six simulations de MRCs à 50 km de résolution). Les conditions environnementales d'un site ont été considérés comme favorables à la tique si le nombre de DJ>0°C y a été égal ou supérieur à la valeur minimale nécessaire pour qu'une population puisse survivre et atteindre l'équilibre, soit 3 285,2.

2.5 Analyse de sensibilité

2.5.1 Hypothèses

Comme il a été mentionné précédemment, l'information disponible dans la littérature sur la mortalité des stades parasitaires d'*A. americanum* est à ce jour incomplète. Réaliser une analyse de sensibilité des paramètres de mortalité a été d'autant plus important qu'il ait fallu ajuster ces facteurs dès le début de ce projet par rapport à ceux présents dans Ludwig *et al.* (2016). En effet, les résultats d'une analyse de sensibilité portée sur le modèle de cycle de vie d'*I. scapularis* suggèrent que la modification des paramètres du modèle peut influencer la relation entre la température et la taille des populations de tiques et, par conséquent, le seuil de survie de l'espèce selon la valeur de température (Ogden *et al.*, 2005).

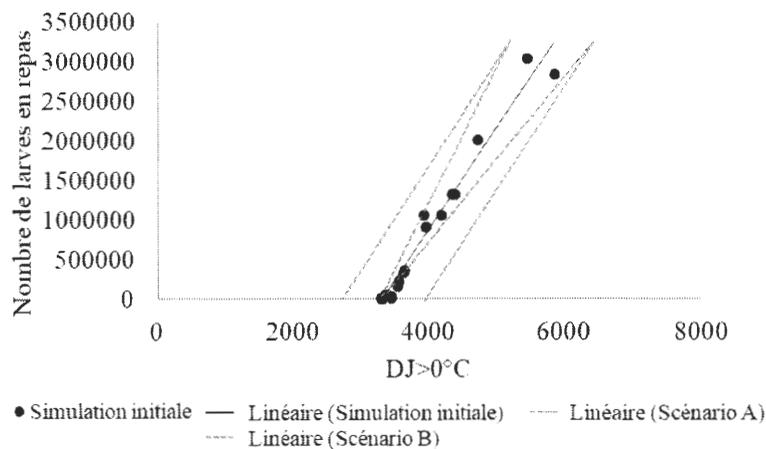


Figure 2.3 Représentation graphique des hypothèses de l'analyse de sensibilité. Les points correspondent aux résultats des simulations réalisées au moyen du modèle de cycle de vie sans modification des paramètres de mortalité pour chaque site d'étude. Les lignes représentent les valeurs obtenues par les modèles linéaires décrivant la relation entre le nombre de degrés-jours cumulés annuels (axe des X) et le nombre de larves en repas (axe des Y) déduits des simulations sans modification des paramètres de mortalité (en noir), avec la modification des taux de mortalité des stades parasitaires (scénario A, en rouge) et non parasitaires (scénario B, en bleu).

Notre hypothèse principale, formulée à partir des résultats de l'étude d'Ogden *et al.* (2005), a été que les paramètres de mortalité des stades parasitaires et non parasitaires influencent différemment la taille de la population. Par conséquent, les tests de sensibilité ont été divisés en deux groupes. Le premier groupe de simulations, surnommé le « scénario de type A », avait pour but de vérifier l'hypothèse secondaire suivante : la modification des taux de mortalité des tiques prenant un repas sur l'hôte (phase parasitaire) peut influencer la pente de la relation entre les degrés-jours cumulés et le nombre maximal des tiques en équilibre. Le deuxième groupe de simulations, ou le « scénario de type B », a eu comme finalité de tester une autre hypothèse secondaire : la modification des taux de mortalité des phases non parasitaires (la quête d'hôte, l'engorgement et le durcissement) peut affecter le seuil de température nécessaire pour la survie des populations d'*A. americanum* (Figure 2.3).

2.5.2 Méthode

Lors de l'analyse de sensibilité des paramètres de mortalité, la taille et la composition de l'échantillon utilisé ont varié en fonction de nouvelles hypothèses posées en cours d'analyse. En effet, l'échantillon initial a été d'abord élargi, puis restreint graduellement afin d'obtenir une sélection de sites homogènes (Tableau 2.4).

Tableau 2.4 Composition de l'échantillon utilisée lors de l'analyse de sensibilité des paramètres de mortalité sur différentes étapes de l'étude.

Sites	DJ>0°C	Section du texte			
		2.5.2.1	2.5.2.2	2.5.2.3	2.5.2.4
Farnham	3274,3		X	X	X
Ottawa	3285,2	X	X	X	X
Hemmingford	3289,4		X	X	X
Concord	3343,4		X	X	
Montréal	3349,3			X	X
London	3431,6		X	X	
Hamilton	3439,7	X	X	X	
Cornwall	3542,7		X		
Lansing	3623,6		X		
Albany	3639,0	X	X		
Détroit	3924,6	X	X		

2.5.2.1 Simulations sur un échantillon de quatre sites

L'échantillon a été composé de quatre sites choisis parmi ceux où les populations peuvent atteindre l'état d'équilibre. Pour chaque site compris dans l'échantillon, quatre simulations, soit deux simulations par scénario d'analyse de sensibilité, ont été faites. Le scénario de type A a consisté à modifier simultanément les paramètres de mortalité des stades parasitaires des larves, nymphes et tiques adultes. À cette fin, une variable supplémentaire a été ajoutée au modèle du cycle de vie dans le logiciel STELLA. Toutes les équations de mortalité des stades parasitaires ont été ensuite multipliées par ce facteur. Une valeur de 0,95 lui a été attribuée lors de la première simulation, ce qui a engendré une diminution simultanée des paramètres de mortalité

de 5%. Lors de la deuxième simulation, une valeur de 1,05 a été utilisée afin d'aboutir à une augmentation de 5% des paramètres de mortalité. Le scénario de type B a consisté à modifier simultanément les paramètres de mortalité des stades non parasitaires des larves, nymphes et tiques adultes. De manière similaire au scénario de type A, la première simulation a abouti à une diminution des paramètres de mortalité de 5%, et la deuxième à leur augmentation de 5%.

Les résultats des simulations ont été traités avec le code R utilisé précédemment lors de l'étape de calibration du modèle, afin de déterminer l'atteinte de l'équilibre par la population et, éventuellement, extraire le nombre maximal de tiques en repas par stade de développement. Par la suite, ce dernier a été mis en relation avec l'indice de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$.

2.5.2.2 Évaluation du phénomène de croissance de la population de nymphes et d'adultes dans le cas d'une augmentation de la mortalité des stades non parasitaires

Afin de mieux comprendre l'impact de l'augmentation de la mortalité des stades non parasitaires sur la population de nymphes et d'adultes, l'échantillon de l'analyse de sensibilité a été agrandi jusqu'à onze sites. Le nouvel échantillon a compris deux sites avec un nombre de degrés-jours proches de la limite de survie, mais qui n'ont pas de populations stables (Farnham et Hemmingford), afin de vérifier si la variation des paramètres de mortalité peut permettre à leurs populations d'atteindre l'équilibre. Les autres sites (Concord, Montréal, London, Hamilton, Cornwall, Lansing, Albany et Détroit) présentent des populations en équilibre et se situent dans l'intervalle entre 3 285,2 à 4 000 $DJ > 0^{\circ}\text{C}$.

Des simulations supplémentaires ont été faites sur le site de Lansing (3 623,6 $DJ > 0^{\circ}\text{C}$) pour mieux comprendre le comportement de sa population de tiques parasitaires, suite à l'augmentation des taux de mortalité des stades non parasitaires de 10, 20, 30 et 40 %. Le nombre de nymphes prenant un repas sur hôte par jour

provenant de ces simulations a été enregistré, et sa variabilité intra-annuelle a été représentée graphiquement (cf. Figure 3.10).

2.5.2.3 Classification des sites d'étude en fonction de la variabilité intra-annuelle de l'apport thermique

La prochaine étape de l'analyse de sensibilité a été restreinte aux sites caractérisés par un nombre de degrés-jours inférieur à 3 500 (cf. section 3.4.2), soit Farnham, Ottawa, Hemmingford, Concord, Montréal, London et Hamilton. Ces sept sites ont été stratifiés afin de contrôler les effets de la variabilité intra-annuelle (proportion mensuelle) de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ sur la relation entre l'indice de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ et le nombre maximal de larves au stade parasite. Deux méthodes d'analyse factorielle, soit la méthode de Ward et l'analyse en composantes principales, ont été employées :

- 1) La méthode de Ward est un des algorithmes les plus couramment utilisés de classification hiérarchique, qui est une méthode statistique d'analyse de données permettant de regrouper les individus à partir de l'ensemble de leurs caractéristiques. Elle s'applique aux individus situés dans un espace euclidien, dont l'objectif est de minimiser la variabilité à l'intérieur des classes d'individus et de maximiser la variabilité interclasse. Un arbre hiérarchique, ou dendrogramme est un mode de représentation graphique des liens de parenté entre les individus. La hauteur à laquelle les individus se regroupent dans un dendrogramme indique le degré de leur ressemblance (Husson *et al.*, 2009).
- 2) L'analyse en composantes principales (ACP) est une technique de description statistique des liaisons entre les variables continues et des ressemblances entre les individus statistiques. Son objectif principal est de résumer les relations complexes entre les éléments d'une série de données multidimensionnelles en un petit nombre de nouvelles variables non corrélées entre elles, appelées « composantes principales », tout en minimisant la perte d'information (Morineau et Aluja-Banet, 2000).

Le groupe contenant le plus grand nombre de sites d'étude a été retenu pour la suite de l'analyse de sensibilité des paramètres de mortalité d'*A. americanum*.

2.5.2.4 Simulations sur un échantillon de quatre sites

Les résultats des simulations tenant compte des quatre scénarios de l'analyse de sensibilité (deux scénarios de type A, soit la diminution et l'augmentation de la mortalité des stades parasitaires de 5%, et deux scénarios de type B, soit la diminution et l'augmentation de la mortalité des stades non parasitaires de 5%) et de la simulation initiale réalisée sans modification des paramètres de mortalité ont été résumés sous forme de 5 modèles linéaires (c.-à-d. $y=ax+b$). Pour chacun d'eux, la valeur de x lorsque y est égal à 0 a été calculé, cette valeur représentant le seuil de survie d'*A. americanum*. Les valeurs ont été comparées entre elles afin de quantifier l'impact d'une faible modification des paramètres de mortalité sur la taille des populations de larves, de nymphes et des tiques adultes.

2.6 Projection de l'évolution de l'aire de distribution d'*A. americanum* dans le contexte du changement climatique

2.6.1 Changements futurs des températures moyennes annuelles

Les anomalies de températures moyennes annuelles à 2 mètres au-dessus du sol ont été établies à partir de douze simulations de MRC à résolution d'environ 50 km, six utilisant le scénario RCP4.5 et six utilisant le RCP8.5, pour chacune des trois périodes climatologiques futures (2011-2040, 2041-2070 et 2071-2100) par rapport aux normales climatologiques de référence (1971-2000). Elles ont servi à évaluer le réchauffement de l'atmosphère au-dessus du continent nord-américain au cours du 21^e siècle.

2.6.2 Cartographie de la position actuelle et future de la limite nord de l'aire de distribution d'*A. americanum*

L'indice de $DJ>0^{\circ}\text{C}$ sur la période 1981-2010 a été calculé au moyen d'un code MATLAB à partir des bases de données d'observation de température moyenne

quotidienne sous forme de grille interpolées à une résolution horizontale d'environ 50 km (ANUSPLIN NLDAS, cf. section 2.2.1). Ce code a été par la suite utilisé afin de calculer l'indice à partir des données de six simulations de MRC pour la période de référence 1971-2000 et les périodes futures en utilisant deux scénarios de concentration de GES, soit les scénarios RCP4.5 et RCP8.5 (Van Vuuren *et al.*, 2011). Le recours à ces deux scénarios, également utilisés dans l'étude de Springer *et al.* (2015), a permis d'évaluer la sensibilité de la limite de survie d'*A. americanum* selon les taux de réchauffement climatique. Enfin, une moyenne d'ensemble des six simulations de modèles a été calculée pour chaque période et pour chaque scénario RCP.

Toutes les bases de données ont été interpolées avec ArcGis version 10.4 (Esri, 2016) selon la méthode de l'inverse de la distance pondérée (IDW), afin de générer un champ d'information continu et spatialement cohérent. IDW est une méthode d'interpolation spatiale qui estime la valeur d'un point à partir de la moyenne des valeurs pondérées de ses voisins, où la pondération est inversement proportionnelle à la distance. Elle est rapide et bien adaptée au grand échantillon de données qui ont une distribution continue dans l'espace (exemple dans l'étude d'Eum *et al.*, 2012), comme c'est le cas pour la variable de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$. Toutefois, cette méthode est à utiliser avec précaution pour les variables hétérogènes, puisqu'elle a le désavantage de produire des maximums et des minimums de valeurs, communément appelés les « œils-de-bœuf », autour des points d'observation (Watson et Philip, 1985; Drouin et Saint-Laurent, 2010).

Par la suite, les bases de données ont été découpées avec l'outil « Calculatrice raster » afin de garder uniquement les cellules avec des valeurs de $3 \text{ } 285,2 \text{ } DJ > 0^{\circ}\text{C}$ et plus, qui, selon les simulations du modèle de cycle de vie, correspondent aux régions favorables à l'installation et la stabilisation des populations d'*A. americanum*.

2.6.3 Représentation des anomalies futures de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$: exemples des régions d'Ottawa et de Winnipeg

Les anomalies futures (par rapport à la période de référence 1971-2000) de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ ont été extraites des six simulations de MRCs, ainsi que de leur moyenne pour les quatre points de grille entourant les villes d'Ottawa et de Winnipeg (Figure 2.4), soit deux importants centres urbains d'intérêt qui représentent les climats du sud-centre et du sud-ouest du Canada. La représentation graphique des variabilités interannuelle et inter-modèle des anomalies de degrés-jours pour ces deux villes a eu pour finalité d'évaluer brièvement les incertitudes des projections climatiques, et, par conséquent, certaines des limites de notre étude quant aux changements anticipés de la limite de survie d'*A. americanum*.

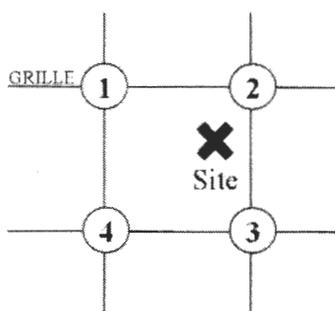


Figure 2.4 Sélection des points de grille autour d'un site d'étude.

CHAPITRE III

RÉSULTATS

Ce chapitre présente les résultats de notre recherche, qui ont été produits en six étapes consécutives. Dans un premier temps, le modèle de cycle de vie (Ludwig *et al.*, 2016) a été calibré empiriquement afin de produire une densité de tiques par hôte plus réaliste. Dans un second temps, ce modèle a servi à estimer l'abondance des tiques dans 36 sites en Amérique du Nord au moyen des séries de température et de durée d'ensoleillement des stations météorologiques environnantes. Les résultats des simulations ont été comparés aux données historiques de surveillance de tiques aux États-Unis (Springer *et al.*, 2014) dans le cadre d'une démarche qualitative. Dans un troisième temps, le nombre maximal de tiques au stade parasitaire a été associé au nombre de DJ > 0°C observés dans les sites d'étude, permettant ainsi de définir le seuil minimal de degrés-jours nécessaire pour la stabilisation d'une population d'*A. americanum*. Les variations de la position géographique de ce seuil en fonction des données climatologiques utilisées ont été analysées afin de discuter des limites de l'approche adoptée. La quatrième étape a consisté à analyser l'impact d'une faible variation des paramètres de mortalité des tiques au stade parasitaire ou non parasitaire sur l'abondance de tiques parasites. Dans la cinquième étape, l'évolution de l'emplacement de la limite nord de l'aire de distribution d'*A. americanum* a été cartographiée en tenant compte des conditions climatiques actuelles et futures. Enfin, la représentation graphique de la variation des anomalies futures de degrés-jours à Ottawa et à Winnipeg a permis d'évaluer brièvement les incertitudes des projections climatiques.

3.1 Calibration et validation des paramètres de mortalité des stades parasitaires

Dans la recherche empirique des paramètres de mortalité des stades parasitaires permettant de réduire la densité de tiques se nourrissant sur les hôtes, deux méthodes ont été testées, soit la multiplication des taux de mortalité existants et l'ajustement des paramètres de mortalité à l'intérieur du modèle de cycle de vie.

3.1.1 Première méthode : multiplication des taux de mortalité

La multiplication des équations de mortalité des stades parasitaires n'a pas permis d'obtenir une population de larves parasitant un hôte d'une taille réaliste. En effet, la multiplication des équations par 1,5 n'a pas permis de réduire suffisamment le nombre maximal de larves parasitaires « irréaliste » atteignant jusqu'à 544 millions d'individus, soit une densité de 2,7 millions de larves par hôte (Figure 3.1). Par ailleurs, la multiplication des équations de mortalité des stades parasitaires par 1,25, 1,33 et 1,5 a entraîné une modification du profil de développement de la population larvaire en retardant sa croissance et l'atteinte de son équilibre.

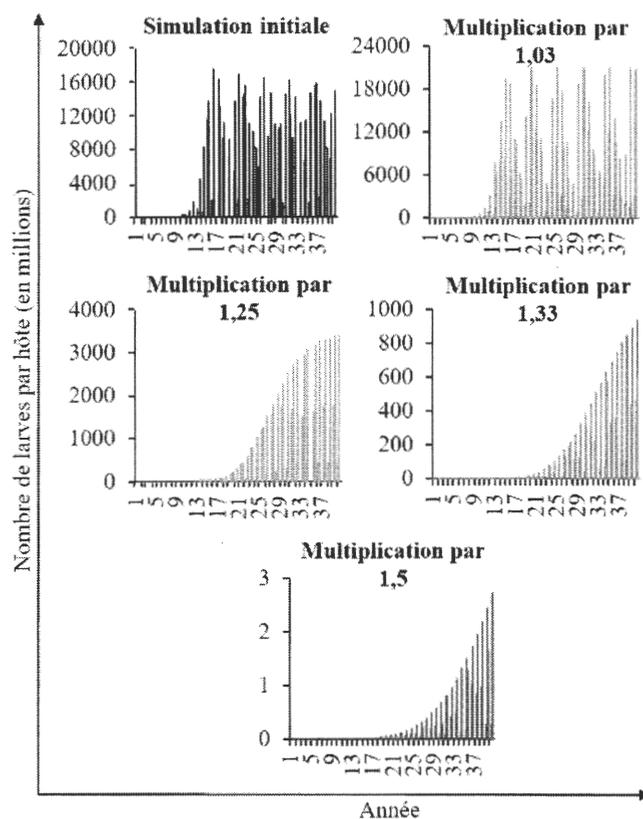


Figure 3.1 Impact de la multiplication des équations de mortalité des stades parasitaires par 1,03, 1,25, 1,33 et 1,50 sur le développement de la population de larves d'*A. americanum* parasitant un hôte au cours de la période de simulation de 45 ans dans le cas utilisant les données météorologiques de la station de Montréal.

3.1.2 Deuxième méthode : ajustement des paramètres de mortalité

Dans le cas utilisant les données météorologiques de la station de Montréal, la modification des paramètres de mortalité à l'intérieur du modèle à l'exemple d'*I. scapularis* (équations 5-7) a permis de réduire le nombre maximal d'individus par hôte à 270, 17 et 67 (Figure 3.2) pour les larves, les nymphes et les tiques adultes, respectivement.

$$\text{Larves} \quad 0,65 + \left(0,049 * \ln \left(1,01 + \frac{\text{FeedL}}{\text{HostL}}\right)\right) \quad (5)$$

$$\text{Nymphes} \quad 0,45 + \left(0,049 * \ln \left(1,01 + \frac{\text{FeedN}}{\text{HostN}}\right)\right) \quad (6)$$

$$\text{Adultes} \quad 0,35 + \left(0,049 * \ln \left(1,01 + \frac{\text{FeedA}}{\text{HostA}}\right)\right) * \frac{12}{10} \quad (7)$$

FeedL Nombre de larves en repas
FeedN Nombre de nymphes en repas
FeedA Nombre d'adultes en repas
HostL Nombre d'hôtes disponibles pour les larves (200)
HostN Nombre d'hôtes disponibles pour les nymphes (200)
HostA Nombre d'hôtes disponibles pour les adultes (40)

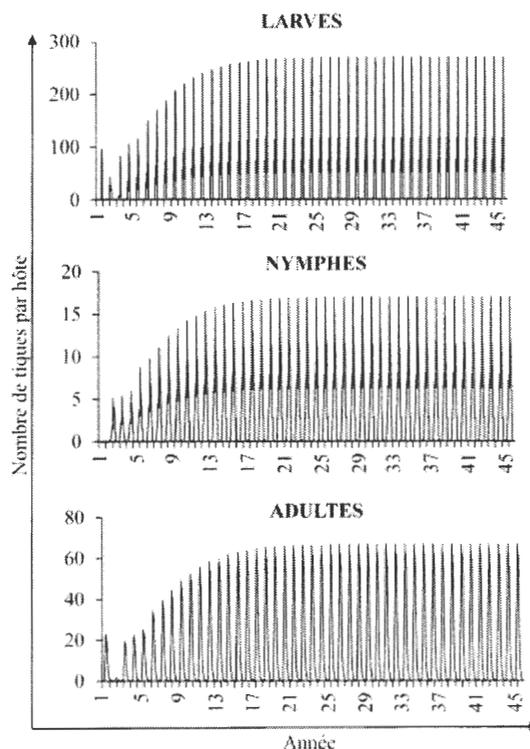


Figure 3.2 Impact de la modification des équations de mortalité des stades parasitaires à l'exemple d'*Ixodes scapularis* sur la densité de larves, de nymphes et d'adultes d'*A. americanum* sur l'hôte dans le cas utilisant les données météorologiques de la station de Montréal.

La comparaison des taux de mortalité calculés à partir des équations initiales (1-3) et modifiées (5-7) a démontré que la nouvelle relation entre le taux de mortalité et le nombre de tiques reproduit le comportement établi avec l'ancienne relation (Figure 3.3). Toutefois, les nouvelles équations représentent moins bien l'accroissement rapide des taux de mortalité lorsque le nombre de tiques est inférieur au nombre d'hôtes. Le coefficient de corrélation de Spearman (seuil de significativité de 0,01) entre les anciens et les nouveaux taux de mortalité des stades parasites est la plus forte dans le cas des tiques adultes (96,29%), elle est légèrement plus faible dans le cas de larves et de nymphes (92,04%).

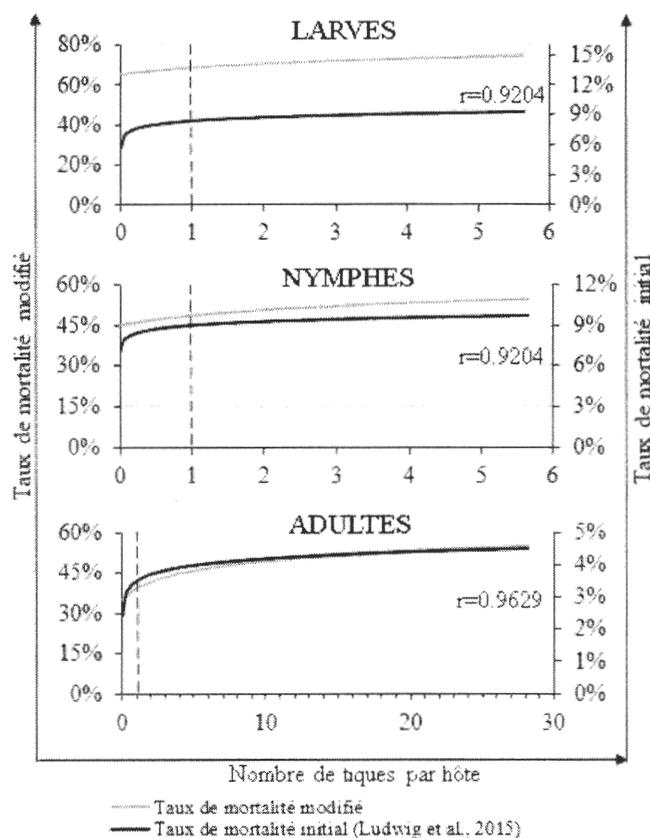


Figure 3.3 Corrélations de Spearman entre les taux de mortalité initiaux des stades parasites de larves, de nymphes et de tiques adultes et ceux obtenus en réponse à l'intervention dans les équations du modèle de cycle de vie.

Chez tous les stades de développement, la mortalité est plus importante lorsque le nombre de tiques se nourrissant sur un hôte augmente (effet de densité de tiques sur l'animal). Ainsi, selon la densité de tiques sur l'hôte, les taux de mortalité quotidiens varient de 65 à 74%, de 45 à 54% et de 35 à 46% dans le cas de larves, de nymphes et de tiques adultes, respectivement. La plus grande densité de tiques par hôte est observée parmi les tiques adultes, qui possèdent un plus petit nombre d'hôtes que les autres stades de développement (40 contre 200).

3.2 Simulations de la taille des populations de tiques en repas au moyen du modèle de cycle de vie calibré et validation des résultats

Dans cette section sont présentés les résultats de classification des sites d'études, selon le type de développement de leurs populations de tiques simulées au moyen du modèle de cycle de vie (Ludwig *et al.*, 2016). Ceci a permis de déterminer la conformité des conditions environnementales des sites d'étude à l'installation d'*A. americanum* et de valider ces résultats par les données d'observation de tiques aux États-Unis.

3.2.1 Définition des populations en équilibre

Suite aux simulations faites au moyen du modèle de cycle de vie à partir des données climatologiques sur la période 1981-2010, dans 16 sites sur 36, les populations étaient mortes au bout de quelques années de simulations. Ainsi, aucune population n'a survécu au Nouveau-Brunswick, en Nouvelle-Écosse, ainsi qu'au nord du Québec et de l'Ontario. Les sites dont les populations ont chuté appartiennent au type de développement de la population surnommé « profil 0 » (Figure 3.4).

Dans 20 sites les populations ont survécu (Figure 3.5), notamment dans tous les sites aux États-Unis, 7 sites en Ontario (Barrie, Cornwall, Hamilton, London, Ottawa, Peterborough et Toronto) et 2 sites au Québec (Montréal et Hemmingford). Dans ces sites, le développement de la population a pris une des trois formes suivantes (Figure 3.4) :

- 1) Une rapide croissance de la population au début de la simulation suivie d'une décroissance progressive qui se poursuit jusqu'à la fin de la période de simulation. Ce type de développement de population surnommé « profil 1 » est caractéristique de trois sites, soit Barrie, Peterborough et Hemmingford (situés en Ontario et au Québec, cf. Tableau 2.1). Il est probable que si les simulations avaient été réalisées sur une période plus longue que 85 ans, leurs populations continueraient à décroître et disparaîtraient à un moment donné. Par conséquent, leurs populations n'ont pas été considérées comme ayant atteint un état d'équilibre.
- 2) La population croît dans les premières années, puis décroît faiblement et se stabilise, mais ses cycles sont d'une durée supérieure à la durée de cycle de vie d'*A. americanum*, soit deux ans (Ludwig *et al.*, 2016). Les sites ayant ce profil de développement surnommé « profil 2 » sont Hartford, Trenton, Raleigh et Harrisburg (situés aux États-Unis, cf. Tableau 2.1).
- 3) Une croissance progressive de la population au début de la simulation et sa stabilisation par la suite avec les cycles de deux ans. Ce profil surnommé « profil 3 » décrit la majorité des sites où les populations ont survécu.

Les profils de développement des populations comportent un caractère régional (Figure 3.5) déterminé, entre autres, par la variabilité intra-annuelle de la température moyenne mensuelle (cf. Annexe A) dans les sites d'étude. En effet, les tiques sont inactives lorsque les températures descendent en-dessous de 0°C. Dans les régions caractérisées par une longue saison froide, telles que le centre et le nord du Québec, la mortalité élevée des tiques due au rallongement de la durée de leur cycle de vie ne permet pas le renouvellement et la croissance de leurs populations.

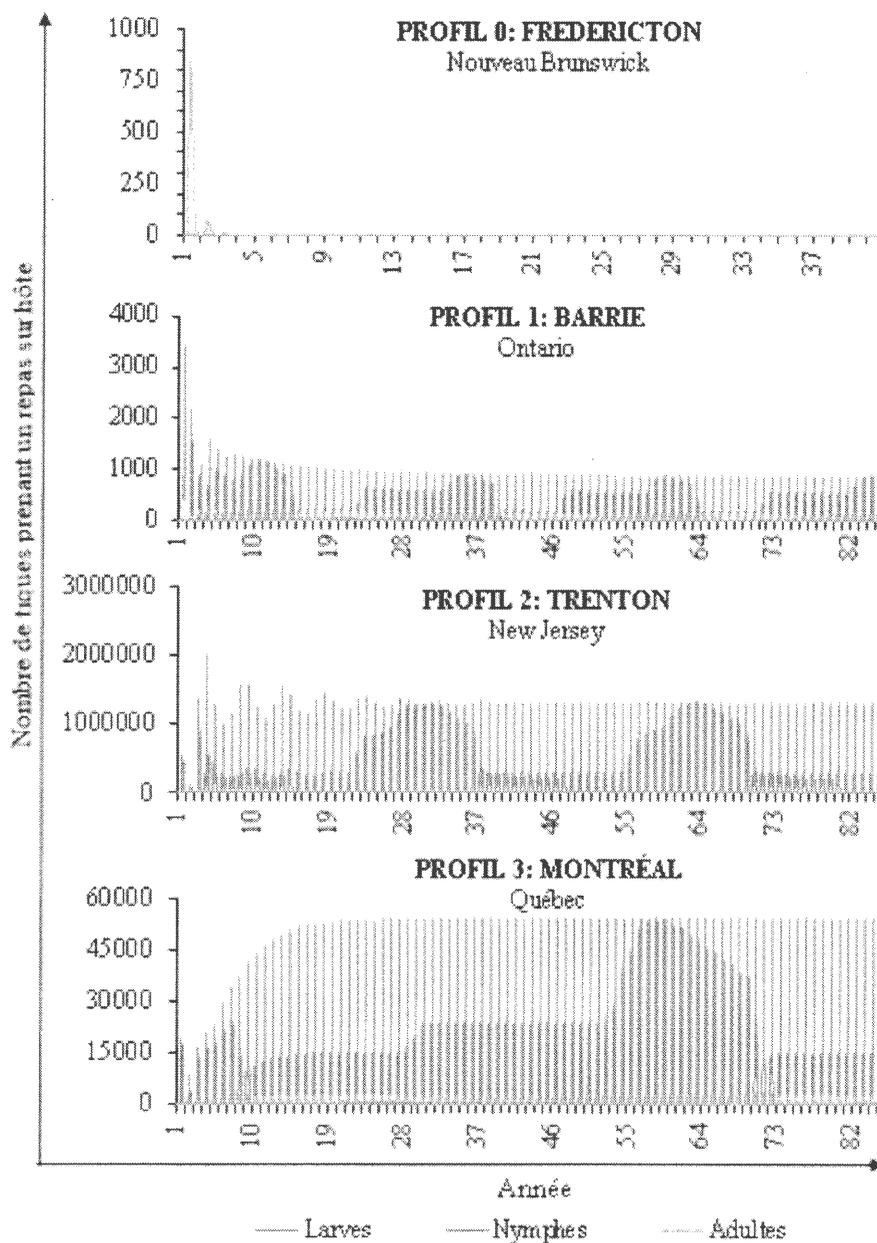


Figure 3.4 Types de profils de développement des populations *d'A. americanum* définis à partir des simulations faites sur 36 sites à l'est de l'Amérique du Nord (cf. Tableau 2.1) au moyen du modèle de cycle de vie (Ludwig *et al.*, 2016) et des taux de mortalité des stades parasitaires modifiés.

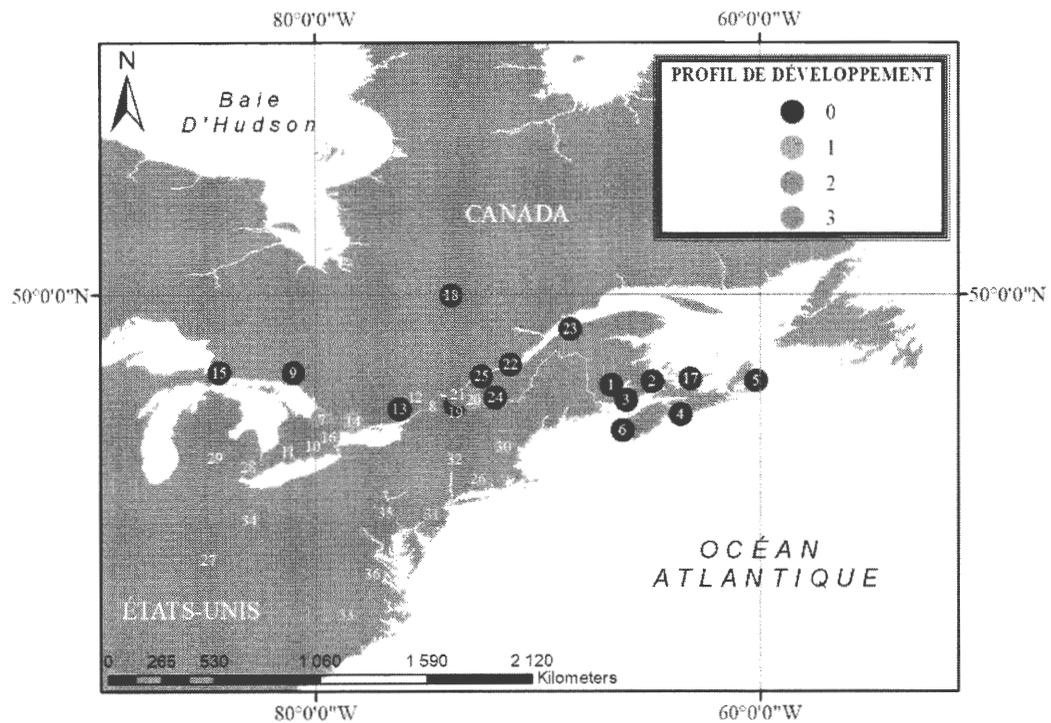


Figure 3.5 Distribution spatiale des profils de développement des populations *d'A. americanum* caractérisant les 36 sites d'étude à l'est de l'Amérique du Nord. La couleur des bulles décrit le profil de développement du site présenté dans la section 3.2.1, les numéros à l'intérieur des bulles correspondent aux identifiants des sites présentés au Tableau 2.1.

Les 17 sites au Canada et aux États-Unis ayant les profils de développement de types 2 et 3 (Figure 3.4) ont été considérés comme ayant des populations vivantes et en équilibre à la fin de la période de simulation, alors que les sites au profil de développement 0 et 1 ont été considérés comme ayant des conditions climatiques (la température et la durée du jour) défavorables à l'installation d'*A. americanum*.

3.2.2 Validation qualitative

La comparaison entre les résultats simulés avec le modèle Stella et les observations disponibles pour les sites aux États-Unis (Springer *et al.*, 2014) a démontré que 8 sites sur 11, soit 73% des sites, confirment une concordance dans les conditions favorables à l'installation d'*A. americanum*. (Tableau 3.1). Cependant, le modèle

s'avère moins conservateur, puisqu'il prévoit une zone d'habitat favorable à l'installation des tiques au-delà de leur aire de distribution observée. En effet, selon les simulations, les conditions sont favorables à l'installation de la tique dans tous les comtés étudiés aux États-Unis, alors que sa présence n'est pas rapportée à Hartford (Connecticut), Franklin (Kentucky) et Franklin (Ohio) selon Springer *et al.* (2014).

Tableau 3.1 Prédiposition des sites aux États-Unis à héberger les populations d'*A. americanum* évaluée à partir des simulations faites au moyen du modèle de cycle de vie (Ludwig *et al.*, 2016) utilisant les données climatologiques sur la période 1981-2010 et comparée aux données d'observation (Springer *et al.*, 2014).

ID	Ville	Comté	État	Simulation (modèle STELLA)	Observation (Springer <i>et al.</i> , 2014)
26	Hartford	Hartford	Connecticut	X	
27	Frankfort	Franklin	Kentucky	X	
28	Détroit	Wayne	Michigan	X	X
29	Lansing	Ingham	Michigan	X	X
30	Concord	Merrimack	New Hampshire	X	X
31	Trenton	Mercer	New Jersey	X	X
32	Albany	Albany	New York	X	X
33	Raleigh	Wake	Caroline du Nord	X	X
34	Colombus	Franklin	Ohio	X	
35	Harrisburg	Dauphin	Pennsylvanie	X	X
36	Richmond	Richmond	Virginie	X	X

Le modèle s'avère, toutefois, capable de reproduire l'installation des populations à proximité de la frontière canadienne, notamment dans les comtés de Wayne et Ingham au Michigan, et Merrimack au New Hampshire. Par conséquent, d'un point de vue qualitatif, la valeur prédictive du modèle est satisfaisante pour définir la limite nord de la distribution d'*A. americanum*.

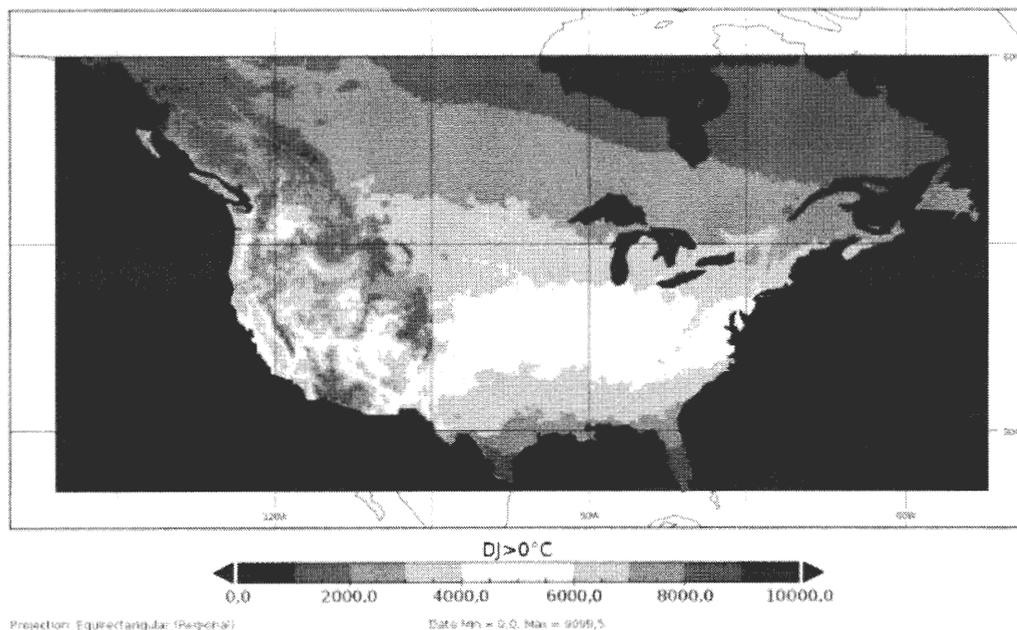


Figure 3.6 Valeurs moyennes annuelles de $DJ > 0\text{ }^{\circ}\text{C}$ au Canada et aux États-Unis pendant la période historique 1981-2010 calculées à partir des données d'observation ANUSPLIN-NLDAS disponibles avec une résolution d'environ 10 km.

3.3 Limite de survie d'*A. americanum* basée sur l'indice de $DJ > 0\text{ }^{\circ}\text{C}$

3.3.1 Répartition spatiale historique de l'indice de $DJ > 0\text{ }^{\circ}\text{C}$ au Canada et aux États-Unis

Les observations (interpolées sur une grille, i.e. ANUSPLIN-NLDAS) sur la période historique 1981-2010 révèlent que le nombre de $DJ > 0\text{ }^{\circ}\text{C}$ diminue du Sud au Nord et avec l'augmentation de l'altitude (Figure 3.6), comme c'est le cas dans les Montagnes Rocheuses et, à moindre degré, dans les Appalaches. La valeur maximale de $DJ > 0\text{ }^{\circ}\text{C}$ se situe au sud de la Floride, du Texas et en Arizona, alors que les valeurs minimales de cet indice s'observent dans les montagnes Rocheuses et au-delà de $50\text{ }^{\circ}\text{N}$ au Canada. La répartition spatiale de l'indice de $DJ > 0\text{ }^{\circ}\text{C}$ sur le continent nord-américain reflète en grande partie celle des températures moyennes mensuelles (cf. Annexe A).

3.3.2 Mise en relation de l'indice de DJ > 0°C et du nombre maximal de larves, de nymphes et d'adultes en repas

La probabilité que la population atteigne l'équilibre est fonction de la valeur de l'indice de DJ > 0 °C (Tableau 3.2). La valeur seuil de DJ > 0 °C requise pour la survie et la stabilisation d'une population d'*A. americanum* est égal à 3 285, 2 (ex. valeur observée à Ottawa). L'exemple d'Hemmingford démontre que dans les sites au nombre de DJ > 0°C proche de ce seuil, l'atteinte de l'équilibre est conditionnelle et dépend vraisemblablement de la variation intra-annuelle de la température moyenne mensuelle (cf. Annexe A). En effet, l'indice de DJ > 0°C représente le cumul annuel des valeurs de températures positives moyennes quotidiennes, et ne permet pas de prendre en compte la répartition de l'apport thermique au cours de l'année (ex. nombre de jours pour lesquels la température moyenne quotidienne > 0°C). Or, dans le cas des tiques, la taille de la population est déterminée par la combinaison des valeurs de la température de l'air au-delà de 0°C (« l'intensité » des températures moyennes), de la durée des températures positives et de l'occurrence de celles-ci (saisonnalité des gels/dégels).

Il est important de noter que la valeur précise de ce seuil dépend du type d'informations utilisées, en particulier de la résolution des données climatologiques (données de stations ponctuelles versus valeurs interpolées sur une grille ou provenant des simulations de MRCs). Par exemple, en utilisant les données observées de stations météorologiques, la ville d'Ottawa obtient un cumul moyen de 3 285, 2 DJ > 0°C (sur 1981-2010). Cependant, lorsque l'on utilise les données d'observation interpolées à 10 et à 50 km, ainsi que la moyenne de six simulations de MRCs, les valeurs de DJ > 0°C obtenues sont plus faibles (Tableau 3.3). Bien que la comparaison des données ponctuelles (stations) avec des données de grille doit se faire avec prudence (von Storch *et al.*, 1993; Eum *et al.*, 2012), le type de données climatologiques utilisées pour déterminer le seuil de survie et de stabilisation d'*A.*

americanum doit donc être pris en considération, l'extrapolation des résultats de cette étude dépendant en partie de la véracité des données sources utilisées.

Dans le cas des larves, l'indice de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ est positivement corrélé ($r = 98,53\%$, coefficient de Spearman, seuil de significativité de 0,01) avec le nombre maximal de tiques prenant un repas sur l'hôte dans les sites ayant une valeur de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ supérieure à 3 285, 2 (Figure 3.7). Pour ce stade, la création d'un modèle linéaire est envisageable ($R^2 = 0,8642$), à condition que l'échantillon étudié soit plus grand. La relation entre le nombre de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ et l'abondance des autres stades développement (nymphe et tique adulte) n'est pas linéaire. En effet, la taille de leurs populations devient inversement proportionnelle à la température à partir d'environ 4 000 $DJ > 0^{\circ}\text{C}$.

Afin d'établir un lien plus robuste entre l'indice de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ et le nombre de nymphes et de tiques adultes, toutes les analyses subséquentes ont été limitées aux sites comportant des valeurs de 4 000 $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ et moins.

Tableau 3.2 Résultats des simulations de l'abondance maximale de larves, de nymphes et d'adultes faites au moyen du modèle de cycle de vie (Ludwig *et al.*, 2016) dans 36 sites d'études à l'est de l'Amérique du Nord, triés par ordre croissant du nombre de DJ > 0°C.

Ville ¹	ID ¹	DJ > 0°C	Survie ²	Équilibre ²	Nombre maximal de tiques en repas		
					Larve	Nymphe	Adulte
Chibougamau	18	2 136,4	0	0	s.o.	s.o.	s.o.
Rimouski	23	2 651,6	0	0	s.o.	s.o.	s.o.
Saint John	3	2 682,5	0	0	s.o.	s.o.	s.o.
Sault-St-Marie	15	2 725,9	0	0	s.o.	s.o.	s.o.
Sydney	5	2 727,7	0	0	s.o.	s.o.	s.o.
Québec	22	2 785,7	0	0	s.o.	s.o.	s.o.
Greater Sudbury	9	2 786,1	0	0	s.o.	s.o.	s.o.
Charlottetown	17	2 824,9	0	0	s.o.	s.o.	s.o.
Moncton	2	2 830,0	0	0	s.o.	s.o.	s.o.
Fredericton	1	2 933,2	0	0	s.o.	s.o.	s.o.
Yarmouth	6	2 958,7	0	0	s.o.	s.o.	s.o.
Halifax	4	2 994,0	0	0	s.o.	s.o.	s.o.
Trois-Rivières	25	3 027,1	0	0	s.o.	s.o.	s.o.
Sherbrooke	24	3 052,0	0	0	s.o.	s.o.	s.o.
Perth	13	3 182,9	0	0	s.o.	s.o.	s.o.
Farnham	19	3 274,3	0	0	s.o.	s.o.	s.o.
Barrie	7	3 274,9	1	0	s.o.	s.o.	s.o.
Peterborough	14	3 280,2	1	0	s.o.	s.o.	s.o.
Ottawa	12	3 285,2	1	1	12 204	1 338	1 115
Hemmingford	20	3 289,4	1	0	s.o.	s.o.	s.o.
Concord	30	3 343,4	1	1	57 345	3 315	2 584
Montréal	21	3 349,3	1	1	54 080	3 404	2 673
London	11	3 431,6	1	1	17 203	1 625	1 384
Hamilton	10	3 439,7	1	1	30 410	2 294	1 878
Toronto	16	3 530,0	1	1	164 968	4 819	3 756
Cornwall	8	3 542,7	1	1	217 154	4 650	3 863
Lansing	29	3 623,6	1	1	330 843	3 366	3 385
Albany	32	3 639,0	1	1	353 952	3 316	3 367
Détroit	28	3 924,6	1	1	1 054 015	4 408	3 491
Hartford	26	3 944,4	1	1	908 993	4 451	3 625
Columbus	34	4 173,9	1	1	1 060 376	3 821	3 168
Harrisburg	35	4 336,1	1	1	1 315 079	2 820	2 610
Trenton	31	4 377,5	1	1	1 320 764	2 532	2 471
Frankfort	27	4 723,6	1	1	2 010 296	2 893	2 905
Richmond	36	5 457,0	1	1	3 020 711	2 633	2 418
Raleigh	33	5 849,1	1	1	2 828 503	2 390	2 100

¹ La description des stations météorologiques se trouve au Tableau 2.1, et leur emplacement à la Figure 2.1.

² 0 : résultat négatif, 1 : résultat positif.

s.o. : sans objet

Tableau 3.3 Prédiposition historique des 36 sites d'étude à héberger les populations d' *A. americanum* selon le type et la résolution de données climatologiques utilisées. Les croix correspondent aux sites qui ont un nombre de DJ>0°C égal ou supérieur à 3 285, 2.

ID	Ville	Station météorologique*	ANUSPLIN NLDAS*		MRC**
			10 km	50 km	50 km
1	Fredericton				
2	Moncton				
3	Saint John				
4	Halifax				X
5	Sydney				
6	Yarmouth				X
7	Barrie	X			X
8	Cornwall	X	X		
9	Greater Sudbury				
10	Hamilton	X	X		X
11	London	X	X		X
12	Ottawa	X			
13	Perth				X
14	Peterborough	X			X
15	Sault-St-Marie				
16	Toronto	X			X
17	Charlottetown				
18	Chibougamau				
19	Farnham	X	X		X
20	Hemmingford	X			
21	Montréal	X	X		
22	Québec				
23	Rimouski				
24	Sherbrooke				
25	Trois-Rivières				
26	Hartford	X	X		X
27	Frankfort	X	X	X	X
28	Détroit	X	X	X	X
29	Lansing	X	X	X	X
30	Concord	X	X		X
31	Trenton	X	X	X	X
32	Albany	X	X		X
33	Raleigh	X	X	X	X
34	Columbus	X	X	X	X
35	Harrisburg	X	X	X	X
36	Richmond	X	X	X	X

*Période de référence : 1981-2010
**Période de référence : 1971-2000

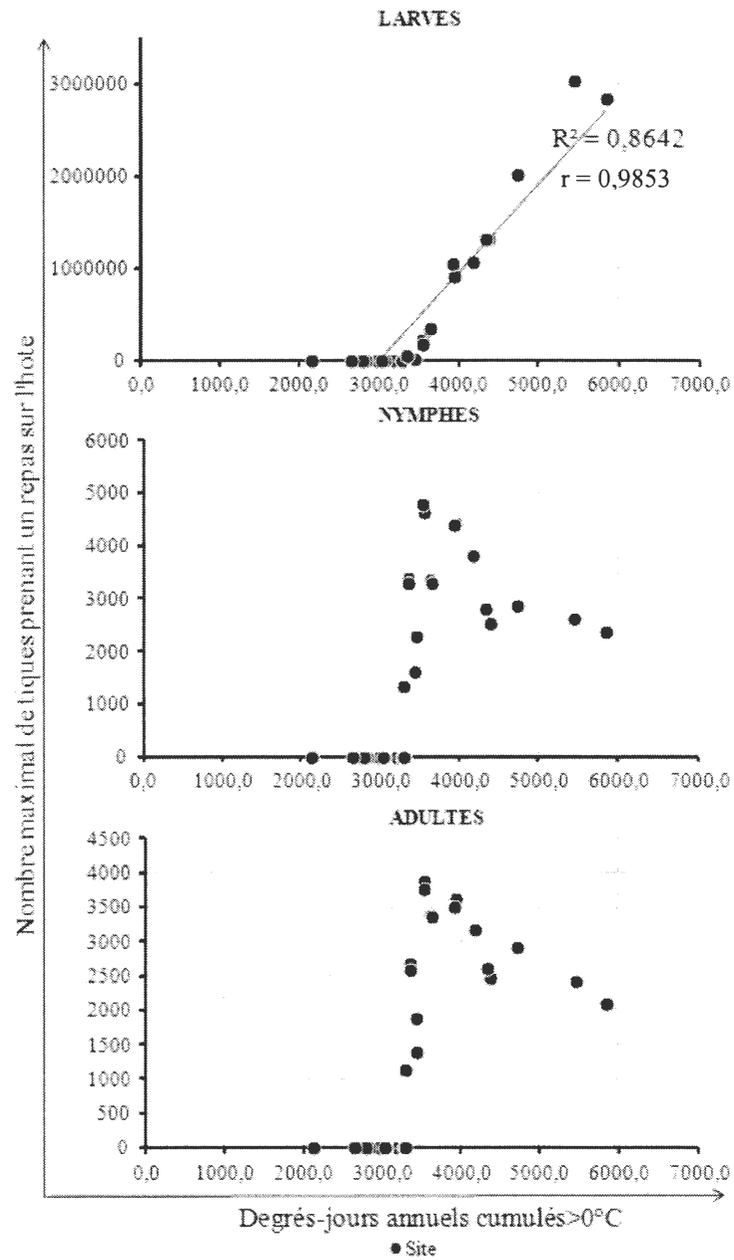


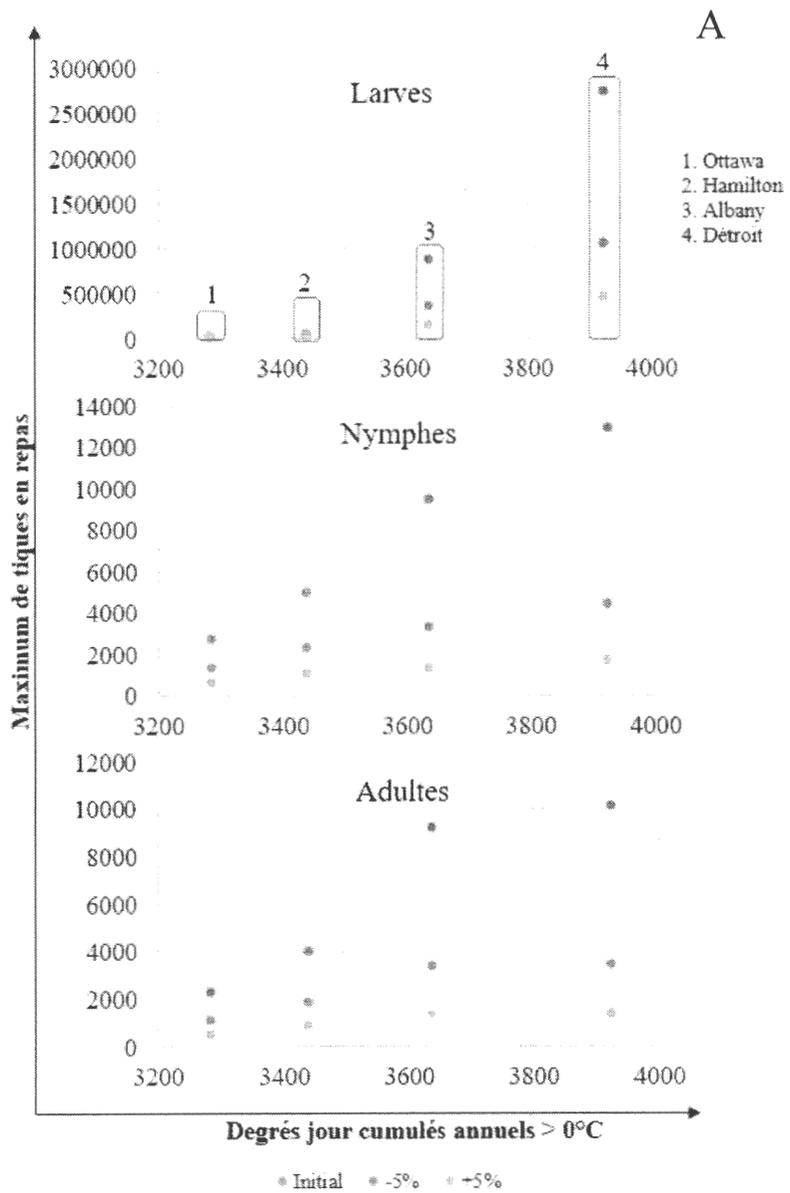
Figure 3.7 Relation entre la moyenne de DJ>0°C observés en 1981-2010 et le nombre maximal de larves, de nymphes et de tiques adultes prenant un repas sur l'hôte simulé au moyen du modèle de cycle de vie (Ludwig *et al.*, 2016) pour 36 sites d'études situés à l'est de l'Amérique du Nord.

3.4 Analyse de sensibilité des paramètres de mortalité

3.4.1 Résultats des simulations sur un échantillon initial de quatre sites

Les quatre sites choisis pour l'analyse de sensibilité des paramètres de mortalité dans l'intervalle de 3 285,2 à 4 000,0 DJ >0°C sont Ottawa, Hamilton, Albany et Détroit. Les simulations ont démontré que la diminution de la mortalité des stades parasites entraîne une plus grande augmentation de l'abondance des tiques sur tous les stades de développement (Figure 3.8) que dans les cas d'une augmentation de la mortalité des stades parasites. De plus, la modification de la mortalité des tiques sur l'hôte influence davantage la taille de leur population, que la modification de la mortalité combinée des autres stades de développement (non parasites; Figure 3.8.a, b).

Dans le cadre de la variation simultanée des taux de mortalité de tous les stades non parasites (Figure 3.8.b), un phénomène contre-intuitif s'est produit sur les stades nymphal et adulte dans les sites aux températures élevées, tels qu'Albany et Détroit. En effet, l'augmentation des taux de mortalité des stades non parasites y a entraîné une légère augmentation de la population des tiques, alors que la population devrait y diminuer.



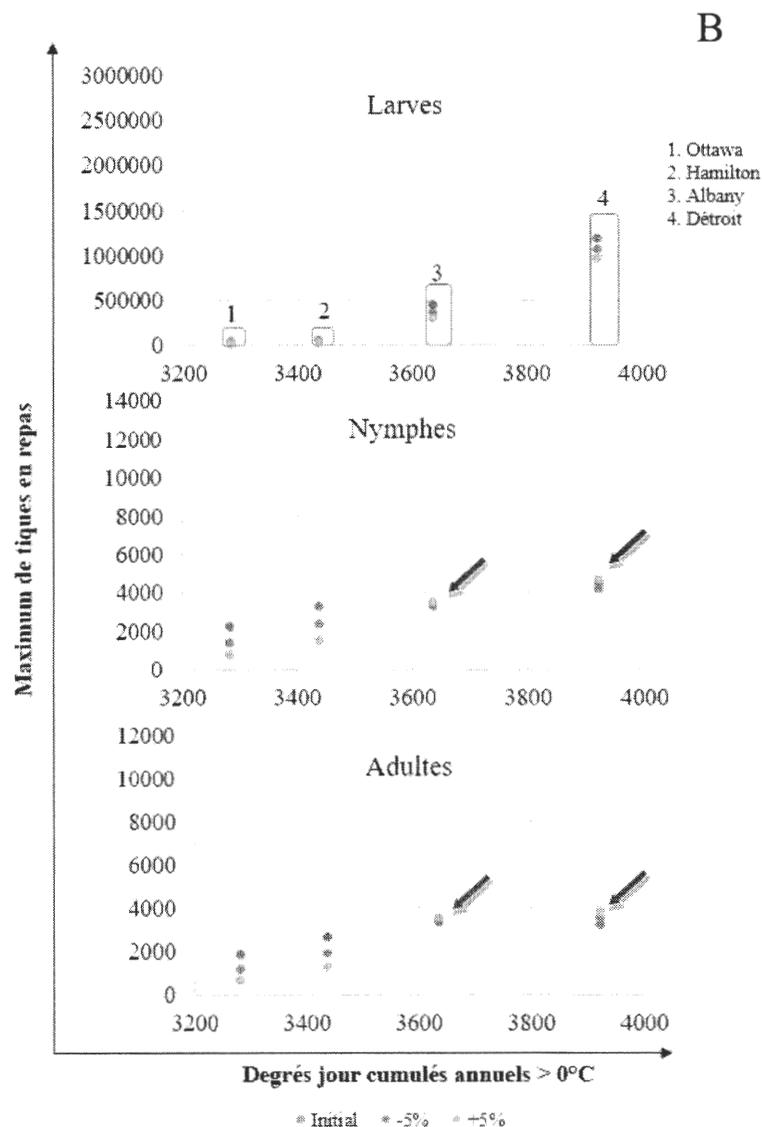


Figure 3.8 Impact de la variation de la mortalité des stades parasite (prise de repas sur l'hôte; panneau A) et non parasites (quête d'hôte, engorgement et mue; panneau B) de 5% sur la population de larves, de nymphes et d'adultes évalué à la base d'un échantillon de quatre sites. L'axe des abscisses correspond au nombre moyen de degrés-jours cumulés annuels observés dans le site d'étude pendant la période climatique 1981-2010. L'axe des ordonnées correspond au nombre maximal de tiques prenant un repas sur l'hôte par stade de développement issu des simulations du modèle de cycle de vie. Chaque point correspond au résultat d'une simulation : sans modification des taux de mortalité (bleu), l'augmentation des taux de mortalité de 5% (rouge), et la diminution des taux de mortalité de 5% (vert). Les barres regroupent les résultats de simulations faites à partir de données climatologiques sur le même site d'étude, dont le nom est représenté par un chiffre.

3.4.2 Croissance de la population de nymphes et d'adultes lors de l'augmentation de la mortalité des stades non parasitaires

Les simulations faites sur un échantillon de onze sites ont confirmé que le phénomène de l'augmentation de la population suite à l'augmentation de mortalité des stades non parasitaires se produit uniquement chez les nymphes et les adultes dans l'intervalle entre 3 500 et 4 000 DJ >0°C (Figure 3.9). Dans le cas de Farnham, aucune modification des paramètres de mortalité n'a permis à sa population d'atteindre l'équilibre. Quant au cas de Hemmingford, la diminution des paramètres de mortalité des stades parasitaires (scénario A) ou non parasitaires (scénario B) de 5% a entraîné la stabilisation de sa population, bien que le nombre d'individus y soit faible par rapport aux autres sites avec une valeur d'indice de DJ >0°C similaire. À titre d'exemple, dans le cadre du scénario A, le nombre de larves qui prennent un repas à Hemmingford est 10,3 fois plus petit qu'à Ottawa et 52 fois plus petit qu'à Concord. Les résultats des simulations faites sur Lansing confirment qu'il y a eu une augmentation du nombre de nymphes en repas à la suite d'une faible augmentation des taux de mortalité (Figure 3.10). Cependant, si l'augmentation des taux de mortalité est supérieure à 30%, la réponse de la population devient normale : la population diminue suite à l'augmentation de la mortalité. Le phénomène observé est donc une particularité du comportement du modèle, probablement liée au facteur de densité des tiques, qui se produit dans les sites au nombre de degrés-jours supérieur à 3 500 DJ >0°C à la suite d'une faible augmentation des taux de mortalité des stades non parasitaires. Puisqu'un tel comportement est une combinaison de plusieurs facteurs qui exige une investigation, les sites au nombre de degrés-jours supérieurs à 3 500 ont été exclus des prochains stades de l'analyse de sensibilité. Cette décision a résulté en une diminution de la taille de l'échantillon à sept sites (Farnham, Ottawa, Hemmingford, Concord, Montréal, London et Hamilton). Par ailleurs, l'analyse de sensibilité des paramètres de mortalité a été restreinte au stade larvaire uniquement, puisque les relations entre l'indice de DJ >0°C et le nombre maximal de nymphes et

de tiques adultes sont complexes et peuvent être influencées par des facteurs environnementaux non considérés dans le cadre de cette étude.

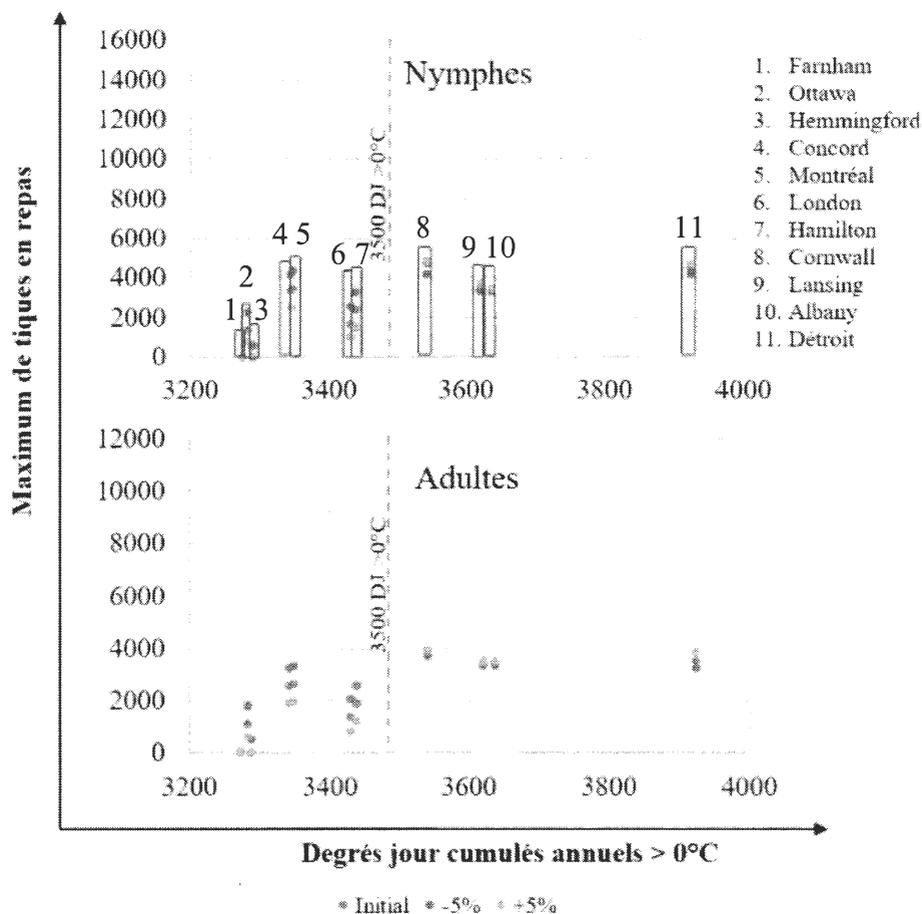


Figure 3.9 Impact de la variation de la mortalité des stades parasite (prise de repas sur l'hôte) et non parasitaire (quête d'hôte, engorgement et mue) de 5% sur la population de nymphes et d'adultes évalué à la base d'un échantillon de onze sites. L'axe des abscisses correspond au nombre moyen de degrés-jours cumulés annuels observés dans le site d'étude pendant la période climatique 1981-2010. L'axe des ordonnées correspond au nombre maximal de tiques prenant un repas sur l'hôte par stade de développement issu des simulations du modèle de cycle de vie. Chaque point correspond au résultat d'une simulation : sans modification des taux de mortalité (bleu), l'augmentation des taux de mortalité de 5% (rouge), et la diminution des taux de mortalité de 5% (vert). Les barres regroupent les résultats de simulations faites à partir de données climatologiques sur le même site d'étude, dont le nom est représenté par un chiffre.

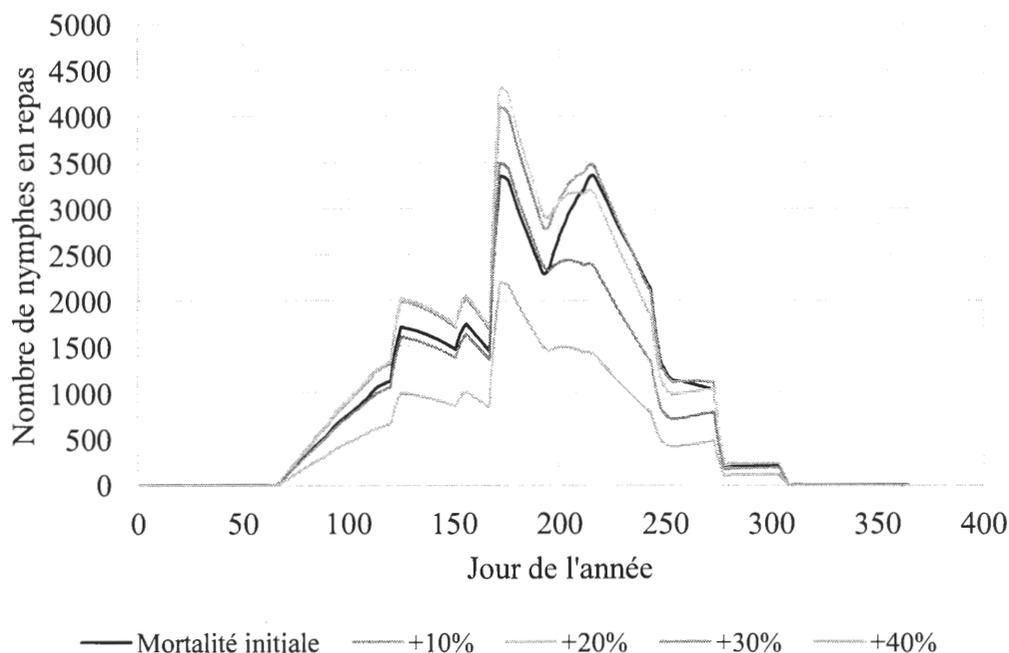


Figure 3.10 Impact de l'augmentation des taux de mortalité des stades non parasitaires de 10, 20, 30 et 40% sur le nombre de nymphes en repas à Lansing (Michigan, États-Unis).

3.4.3 Résultats des simulations sur un échantillon de sept sites

La relation entre la température et le nombre de larves déduite à partir du nouvel échantillon de sept sites semble être non linéaire (Figure 3.11). En effet, la présence des populations de larves plus nombreuses à Concord et Montréal suggère que ces sites possèdent des conditions climatiques particulières. Les résultats de la mise en épreuve de cette hypothèse sont présentés dans la section suivante.

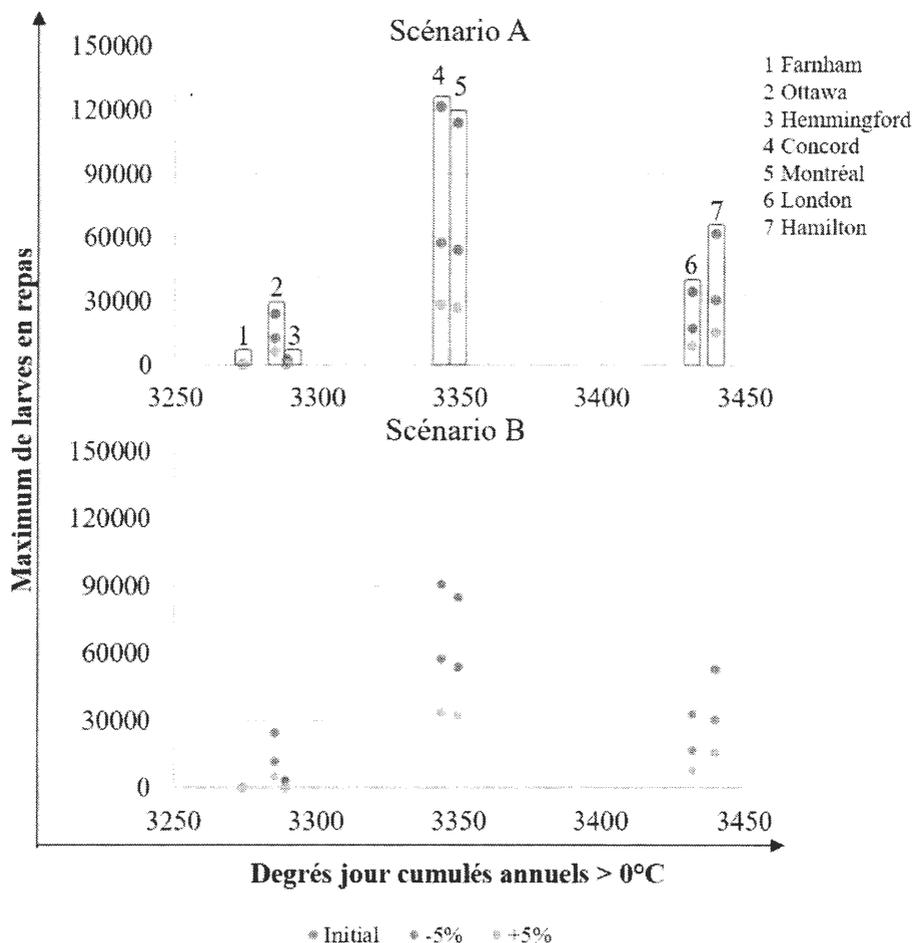


Figure 3.11 Impact de la variation de la mortalité des stades parasite (prise de repas sur l'hôte) et non parasites (quête d'hôte, engorgement et mue) de 5% sur la population de larves, de nymphes et d'adultes évalué à la base d'un échantillon de sept sites. L'axe des abscisses correspond au nombre moyen de degrés-jours cumulés annuels observés dans le site d'étude pendant la période climatique 1981-2010. L'axe des ordonnées correspond au nombre maximal de tiques prenant un repas sur l'hôte par stade de développement issu des simulations du modèle de cycle de vie. Chaque point correspond au résultat d'une simulation : sans modification des taux de mortalité (bleu), l'augmentation des taux de mortalité de 5% (rouge), et la diminution des taux de mortalité de 5% (vert). Les barres regroupent les résultats de simulations faites à partir de données climatologiques sur le même site d'étude, dont le nom est représenté par un chiffre.

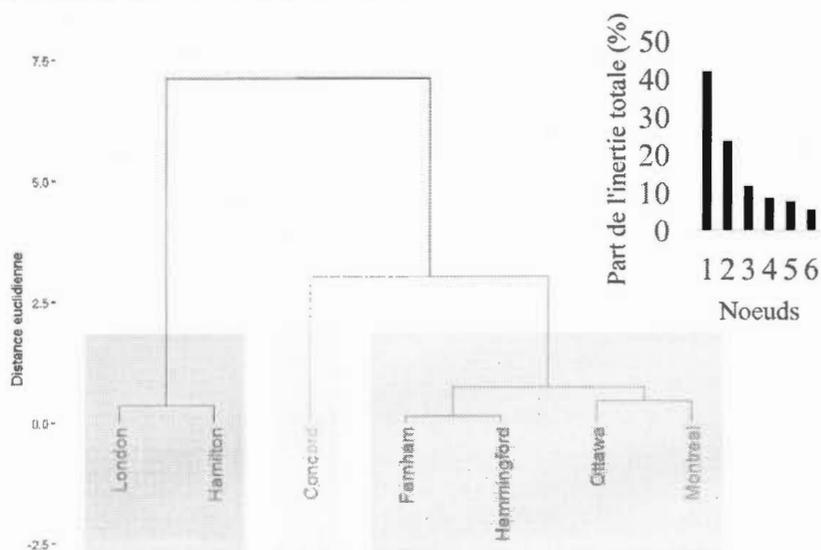
3.4.4 Sites d'étude classifiés en fonction de la variabilité de l'apport thermique intra-annuel

La distance euclidienne entre les sept sites a été calculée à partir de la proportion mensuelle de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ et représentée graphiquement sous forme d'un dendrogramme. Celui-ci permet de regrouper les sites en deux ou trois classes, ces deux options permettant de réduire la variance intra-classe et d'augmenter la variance interclasse (Figure 3.12.a). Finalement, la partition de sites en trois classes permet de minimiser la perte d'inertie intra-classe en restituant plus de 70% de l'inertie totale.

Dans le cadre de l'analyse en composantes principales (ACP), la proportion de degrés-jours cumulés en aout, en juillet, en janvier et en mars contribuent davantage à la construction du premier des axes principaux (ACP1) qui explique 67,5% de la variance totale (Figure 3.12.b, 3.13). Le deuxième des axes principaux (ACP2) est plus fortement associé à la proportion de degrés-jours cumulés au mois d'avril, d'octobre et de septembre et explique 24,6% de la variance totale. L'ACP révèle que le climat de Concord est statistiquement différent des autres groupes de sites, et, par conséquent, il doit être isolé dans une classe à part (comme le suggère aussi le dendrogramme de la Figure 3.12a). En effet, Concord se caractérise par une proportion de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ reçue au mois d'avril et de septembre plus importante, et au mois de février plus faible que dans les autres groupes (Figure 3.13). Ce site est le mieux représenté par les deux premiers axes de l'ACP. La deuxième classe, comprenant Farnham, Hemmingford, Ottawa et Montréal, est associée à une importante proportion de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ cumulée durant les mois de mai à août, le site le plus représentatif de ce groupe étant Farnham. Les sites faisant partie de la troisième classe, soit London et Hamilton, connaissent un climat plus doux caractérisé par une plus petite proportion de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ cumulée durant les mois de mai à août, alors que les mois de mars, de novembre et de janvier contribuent davantage au nombre annuel de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ que dans les autres sites.

La deuxième classe a été retenue en tant qu'échantillon final utilisé dans l'analyse de sensibilité des paramètres de mortalité.

a) Dendrogramme hiérarchique



b) Analyse en composantes principales

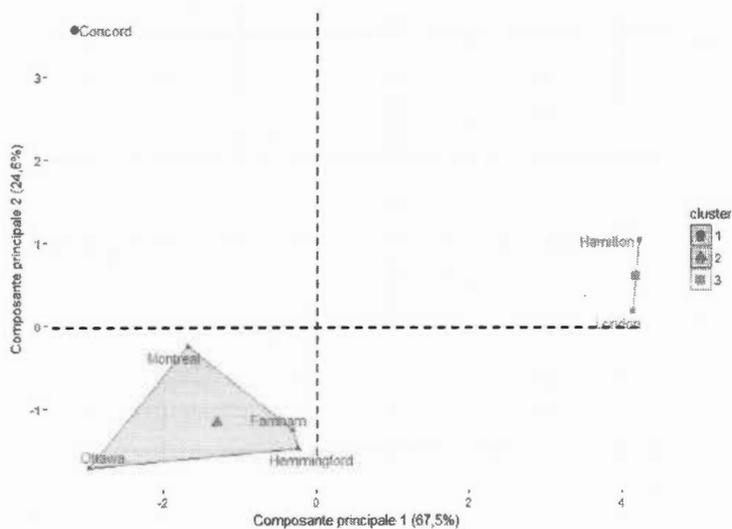


Figure 3.12 Regroupement des sites d'étude en fonction de la variation intra-annuelle de degrés-jours cumulés annuels moyens (base 0°C) observés pendant la période historique 1981-2010, à partir de la méthode de Ward (panneau a) et de l'analyse en composantes principales (panneau b).

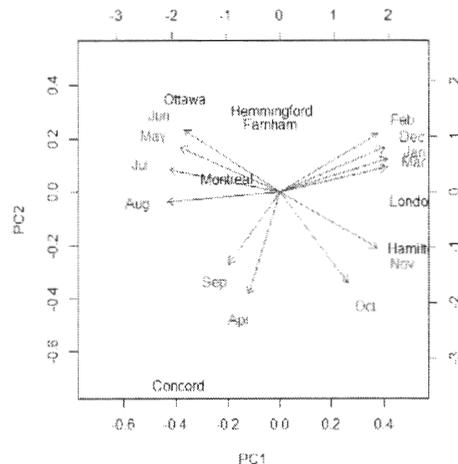


Figure 3.13 Représentation des variables les plus significativement associées aux groupes des sites d'étude définis par l'analyse en composantes principales sous forme d'un graphique de type "biplot". L'axe des abscisses correspond à la première composante principale, l'axe des ordonnées correspond à la deuxième composante principale. Les flèches rouges désignent la proportion mensuelle de degrés-jours cumulés annuels moyens (base 0°C) observés pendant la période historique 1981-2010.

3.4.5 Résultats des simulations sur un échantillon de quatre sites

Bien que la relation entre la température et le nombre maximal de larves ne soit pas décrite de façon pleinement satisfaisante par une simple régression linéaire, en partie à cause de la petite taille de l'échantillon, on peut néanmoins estimer les valeurs de x à $y=0$ pour chaque scénario de modification des paramètres de mortalité. De manière générale, la variation de 5% des taux de mortalité a un impact négligeable sur le seuil de survie d'*A. americanum* (variation de -0,08 à 0,04%; Tableau 3.4). Deux simulations avec une augmentation et une diminution des paramètres de mortalité des stades parasitaires, ainsi qu'une simulation avec une augmentation de mortalité des stades non parasitaires résultent en une légère baisse du seuil de survie. La valeur de x augmente faiblement suite à l'augmentation de la mortalité des stades non parasitaires.

Tableau 3.4 Variabilité du nombre maximal de larves parasites simulé pour quatre sites d'étude et de la valeur de x (lorsque y=0) engendrée par la modification des facteurs de mortalité des stades parasites et non parasites dans le cadre d'une analyse de sensibilité.

Scénario	Nombre maximal de larves parasites				Valeur de x (y=0)
	Farnham	Ottawa	Hemmingford	Montréal	
Initial	0	12 204,37	0	54 080,19	3 277,0
A1	0	23 885,15	2 328,08	113 882,8	3 276,9
A2	0	6 285,36	0	26 601,57	3 276,7
B1	0	24 462,79	3 758,46	85 509,42	3 274,3
B2	0	5 414,86	0	31 901,04	3 278,4

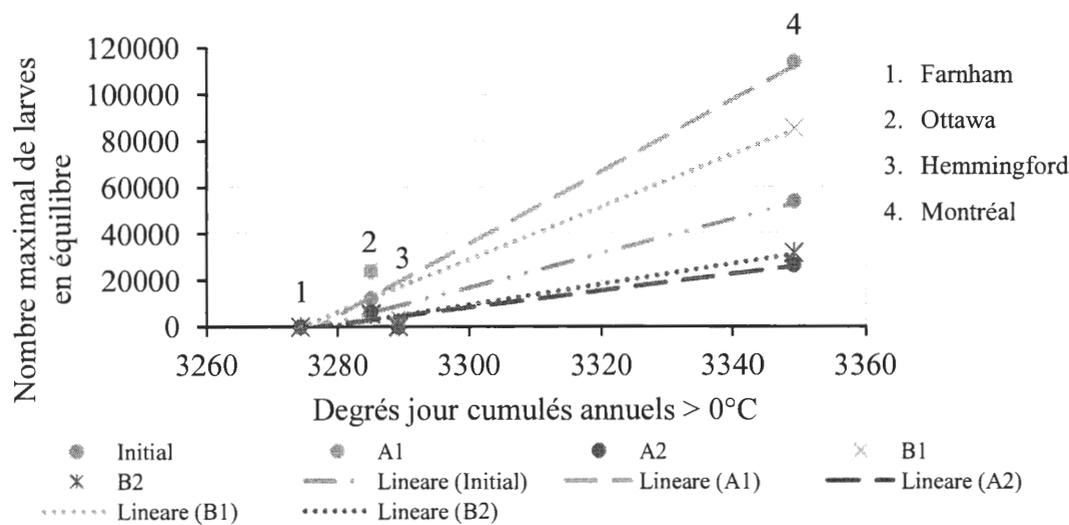


Figure 3.14 Résultats de l'analyse de sensibilité des paramètres de mortalité pour le stade larvaire pour quatre sites (Farnham, Ottawa, Hemmingford et Montréal). Les points représentent les résultats des simulations faites sans modification des paramètres de mortalité (initial, en bleu), avec une diminution de la mortalité des stades parasites de 5% (A1, en rouge) et une augmentation de la mortalité des stades parasites de 5% (A2, en vert). Les croix correspondent aux résultats des simulations réalisées avec une diminution de la mortalité des stades non parasites de 5% (B1, en rouge) et une augmentation de la mortalité des stades non parasites de 5% (B2, en vert). Les relations linéaires entre le nombre de larves prenant un repas sur l'hôte et le nombre de DJ > 0°C déduites des résultats de différentes simulations faites dans le cadre de l'analyse de sensibilité sont représentées en pointillé.

La diminution de la mortalité des stades parasitaires et non parasitaires ne permet pas à la population larvaire d'*A. americanum* de croître et d'atteindre un état d'équilibre dans les conditions climatiques régnant à Farnham, contrairement à ce qui est observé dans le cas d'Hemmingford. Dans les cas d'Ottawa et d'Hemmingford, la variation des paramètres de mortalité des stades parasitaires entraîne une plus grande variabilité de la taille de la population larvaire parasitaire que la variation des paramètres de mortalité des stades non parasitaires.

La modification de la mortalité des stades parasitaires et non parasitaires entraîne une modification de la pente de la relation entre la température et le nombre de tiques (Figure 3.14). Cet effet est amplifié lors de la diminution des taux de mortalité, en particulier chez les stades parasitaires.

3.5 Projection de la limite de distribution d'*A. americanum* dans le contexte du changement climatique

3.5.1 Changements futurs des températures moyennes annuelles

Les valeurs des températures moyennes annuelles ont été établies à partir de la moyenne d'ensemble de six simulations de MRCs pour chaque scénario RCP4.5 et RCP8.5 (cf. section 2.1.1) pour trois périodes futures (2011-2040, 2041-2070 et 2071-2100) et pour la période climatologique de référence (1971-2000). Ensuite, les anomalies futures des températures ont été calculées en soustrayant les moyennes climatologiques futures aux valeurs de la période de référence.

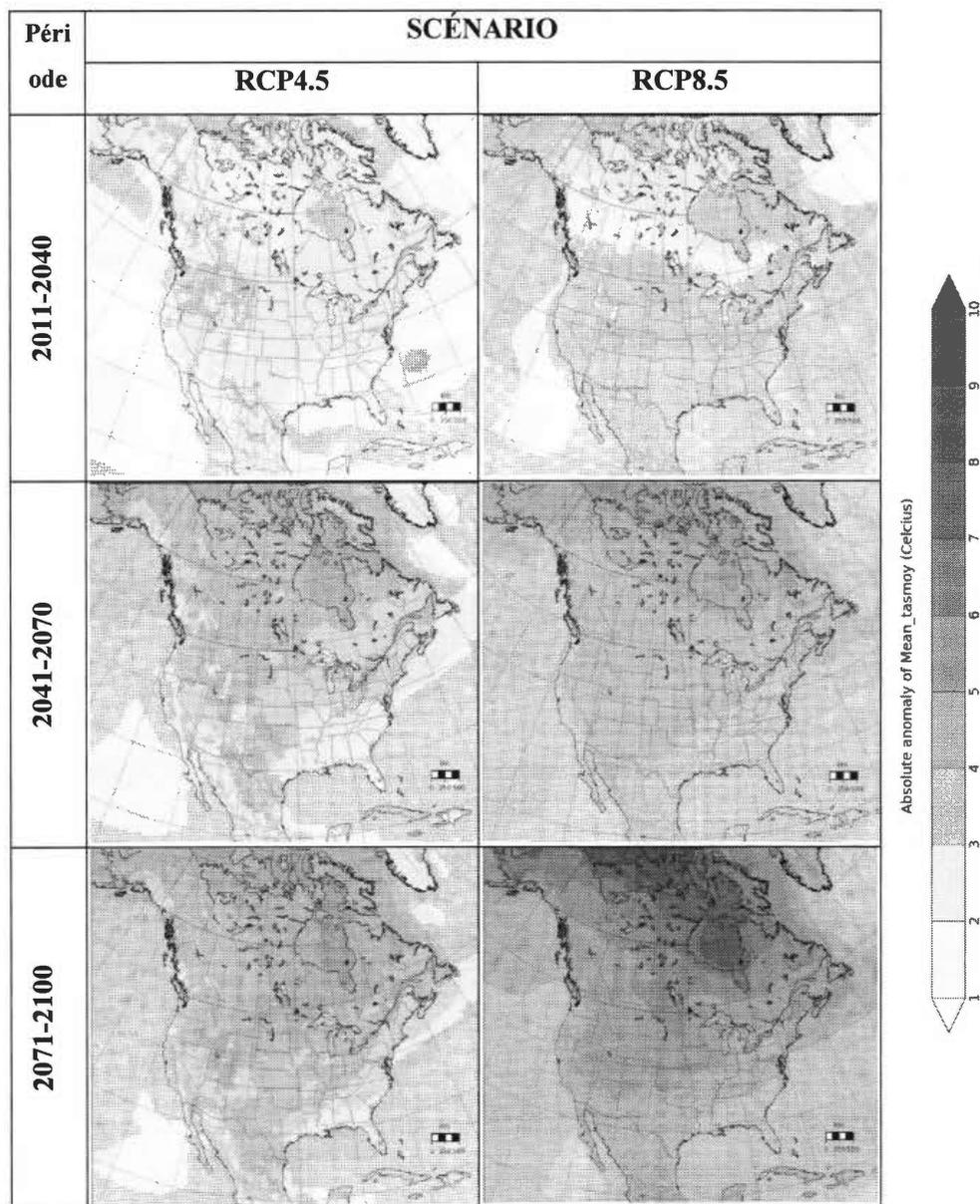


Figure 3.15 Moyenne d'ensemble des anomalies de températures moyennes annuelles en Amérique du Nord pour trois périodes futures (2011-2040, 2041-2070 et 2071-2100) par rapport à la période historique (1971-2000) réalisée à partir de la moyenne de 6 simulations de MRCs à une résolution d'environ 50 km pour chaque scénario RCP4.5 et RCP 8.5. Les zones hachurées correspondent aux régions où 60% des modèles sont en accord avec le signe de l'anomalie et ont un signal supérieur à un écart-type de la distribution statistique de la période de référence (1971-2000). Les cartes ont été préparées gracieusement par Guillaume Dueymes du centre ESCER.

Comme le montre la Figure 3.15, les changements anticipés en Amérique du Nord révèlent un réchauffement qui s'intensifie avec le temps, et qui est le plus marqué dans les régions des hautes latitudes, en particulier au-dessus de la Baie d'Hudson et de l'archipel arctique canadien. En effet, cette région pourrait connaître des anomalies de température moyenne annuelle dépassant les 9 °C au cours de la période 2071-2100 selon le scénario RCP8.5.

Par ailleurs, l'est du Canada serait affecté par un réchauffement plus marqué que la côte ouest, le Québec connaissant des anomalies des températures du même ordre que le Nord canadien. Au sud-est du Canada, les températures moyennes annuelles pourraient augmenter de 3 à 4°C au cours de la période 2041-2070 et jusqu'à 6°C à la fin de ce siècle dans le cadre du scénario RCP8.5.

3.5.2 Évolution future de l'emplacement de la limite nord de l'aire de distribution d'*A. americanum*

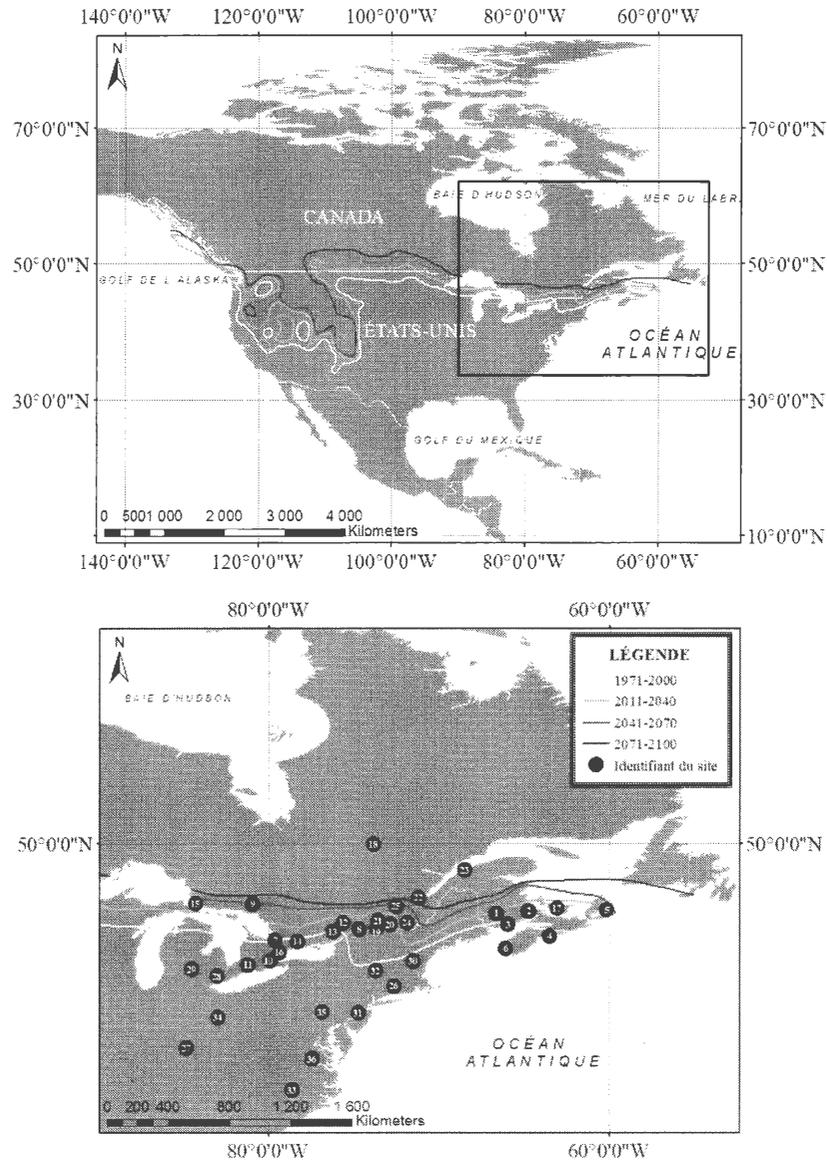
L'indice de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ a été calculé pour l'ensemble de l'Amérique du Nord à partir des températures moyennes quotidiennes simulées par les quatre MRCs (présentés à la section 2.2.1) pour la période historique (1971-2000) et trois périodes futures (2011-2040, 2041-2070, 2071-2100) en utilisant les deux scénarios RCP4.5 et RCP8.5. La moyenne d'ensemble de ces six simulations de MRC a été par la suite utilisée pour cartographier l'emplacement de la limite nord de l'aire de distribution d'*A. americanum* dans le contexte du changement climatique, à partir du seuil de 3 285,2 $DJ > 0^{\circ}\text{C}$.

L'aire de distribution de la tique progressera vers le nord, le nord-est et l'ouest de l'Amérique du Nord au cours du 21^e siècle (Figure 3.16), selon les taux de réchauffement des températures moyennes annuelles analysés précédemment (Figure 3.15) et l'augmentation concomitante du nombre de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$. Bien que de 1971 à 2000 aucune population de la tique étoilée d'Amérique ne se soit installée au Canada, les modèles climatiques régionaux suggèrent que les conditions climatiques lui

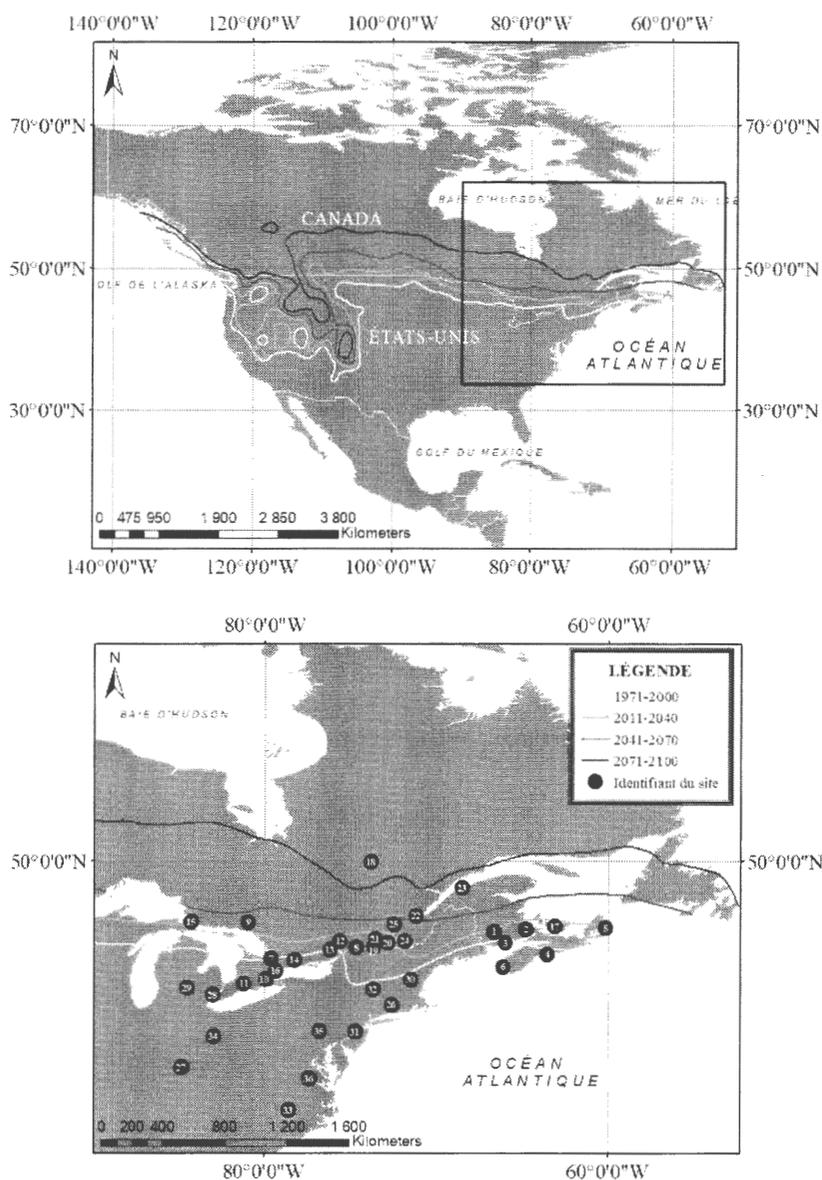
étaient favorables au sud de l'Ontario, du Nouveau-Brunswick et de la Nouvelle-Écosse. Les températures plus froides des régions montagneuses des Appalaches et des Rocheuses empêchaient *A. americanum* d'achever son cycle de développement (comme suggéré à la Figure 3.6). Au nord-est de l'Amérique du Nord, la limite de survie se situait au sud du lac Champlain. De 2011 à 2040, la limite de distribution d'*A. americanum* progressera vers le nord, et elle couvrirait désormais la Montérégie au sud du Québec, le sud du Manitoba et de la Saskatchewan, et le sud-est de l'Alberta. Ainsi, dans les prochaines décennies, des villes comme Montréal, Ottawa, Moncton, Fredericton et Charlottetown auraient potentiellement à faire face à de nouveaux enjeux de santé publique. Vers la fin du 21^e siècle (période 2071-2100), la vitesse de migration de cette espèce vers le nord ralentirait, la limite septentrionale de son expansion maximale se situerait à l'extrémité sud-ouest de la Terre-Neuve, au sud des monts Notre-Dame, et au sud de l'Ontario et du Québec jusqu'à environ 47°N. Les villes de Trois-Rivières, Sherbrooke, Grand Sudbury et Sault-St-Marie posséderont des températures suffisamment élevées pour favoriser l'installation d'*A. americanum*. À l'ouest du continent, la température augmenterait considérablement, mais les conditions ne seront toujours pas réunies pour l'installation d'*A. americanum* dans les Rocheuses.

Dans le cadre du scénario RCP8.5, cette évolution de la région favorable à *A. americanum* prendrait une plus grande ampleur (par rapport au scénario RCP4.5) affectant de larges régions au nord-est et au centre du Canada. La limite nord de survie d'*A. americanum* projetée avec RCP4.5 en 2071-2100 serait atteinte 30 ans plus tôt dans le cadre du scénario RCP8.5. L'utilisation du scénario RCP8.5 suggère qu'à la fin du 21^e siècle la limite nord de distribution potentielle d'*A. americanum* passerait par le sud de la Baie d'Hudson, le nord du lac Saint-Jean, une grande partie de la Côte-Nord et le nord de Terre-Neuve. Ainsi, l'ensemble de l'écoumène québécois serait à risque, ainsi que les territoires les plus densément peuplés du

Manitoba, de la Saskatchewan et de l'Alberta. Par ailleurs, seuls les sommets les plus élevés des Rocheuses seront épargnés.



A) SCÉNARIO RCP4.5



B) SCÉNARIO RCP8.5

Figure 3.16 Évolution de l'emplacement de la limite nord de l'aire de distribution *d'A. americanum* (3 285, 2 DJ > 0°C) projetée pour une période historique (1971-2000) et trois périodes futures (2011-2040, 2041-2070, 2071-2100) à partir de la moyenne des six simulations de MRCs à une résolution de 50 km tenant compte des scénarios RCP4.5 (panneau A) et RCP8.5 (panneau B).

Tableau 3.5 Prédiposition des 36 sites d'études à héberger des populations d'*A. americanum* dans les conditions climatiques futures (2011-2040, 2041-2070 et 2071-2100) simulées par six simulations de MRCs pour chaque scénario RCP4.5 et RCP8.5.

ID ¹	Ville ¹	RCP	Période de simulation (MRC) ²		
			2011-2040	2041-2070	2071-2100
1	Fredericton	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
2	Moncton	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
3	Saint John	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
4	Halifax	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
5	Sydney	4.5		•	•
		8.5		•	•
6	Yarmouth	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
7	Barrie	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
8	Cornwall	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
9	Greater Sudbury	4.5		•	•
		8.5		•	•
10	Hamilton	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
11	London	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
12	Ottawa	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
13	Perth	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
14	Peterborough	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
15	Sault-St-Marie	4.5		•	•
		8.5		•	•
16	Toronto	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
17	Charlottetown	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
18	Chibougamau	4.5			
		8.5			
19	Farnham	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
20	Hemmingford	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
21	Montréal	4.5	•	•	•

		8.5	•	•	•
22	Québec	4.5			
		8.5			•
23	Rimouski	4.5			
		8.5			•
24	Sherbrooke	4.5		•	•
		8.5		•	•
25	Trois-Rivières	4.5		•	•
		8.5		•	•
26	Hartford	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
27	Frankfort	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
28	Détroit	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
29	Lansing	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
30	Concord	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
31	Trenton	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
32	Albany	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
33	Raleigh	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
34	Columbus	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
35	Harrisburg	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•
36	Richmond	4.5	•	•	•
		8.5	•	•	•

¹ Les stations météorologiques sont présentées au Tableau 2.1, et leur emplacement est montré dans la Figure 2.1.

² Les conditions favorables à la survie et la stabilisation des populations d'*A. americanum* sont désignées par un point. Les cases vides correspondent aux conditions climatiques défavorables à l'installation de la tique.

Ainsi, dans un futur proche l'installation de nouvelles populations de tiques deviendrait vraisemblablement un problème pancanadien, quel que soit le scénario d'émission de GES adopté. La stratégie de réduction de GES choisie (selon le scénario RCP) influencerait cependant la distribution de l'aire d'habitat favorable à *A. americanum* dans la deuxième moitié du 21^e siècle. L'adoption des mesures de réduction des émissions de GES permettrait d'éviter l'installation d'*A. americanum* à Québec et Rimouski (Tableau 3.3).

3.5.3 Changements locaux du nombre de DJ > 0°C et risques associés. Exemple d'Ottawa et de Winnipeg

Les six projections de MRC suggèrent que la ville d'Ottawa, qui se situe actuellement à la limite nord de l'aire de distribution potentielle d'*A. americanum* (3 285, 2 DJ>0°C), pourrait connaître des anomalies moyennes annuelles d'environ 1 000 DJ > 0°C dans le cadre du scénario RCP4.5, vers la fin du 21^e siècle par rapport à la période de référence 1971-2000 (Figure 3.17). L'augmentation du nombre de DJ > 0°C favoriserait la prolifération d'*A. americanum* dans la région, notamment en contribuant à l'augmentation de la densité de larves parasitant un hôte. Toutefois, un réchauffement plus marqué dans le cadre du scénario RCP8.5, qui se traduirait par un accroissement jusqu'à 2 000 DJ > 0°C d'ici la fin du siècle, pourrait conduire à la réduction des populations de nymphes et de tiques adultes dans la deuxième moitié de ce siècle, puisque le nombre de DJ > 0°C dépasserait le seuil de 4 000.

Les conditions climatiques actuelles de Winnipeg, située dans la région de Manitoba, ne permettent pas l'installation des populations d'*A. americanum*, puisque cette ville a cumulé seulement 2 820,6 DJ > 0°C au cours de la période 1981-2010 (ECCC, 2018), soit un nombre de DJ > 0°C inférieur au seuil de survie de la tique. Cependant, les simulations de MRCs suggèrent que ce seuil serait atteint au cours de la période 2011-2040, puisque Winnipeg connaîtrait une augmentation de l'ordre de 500 DJ > 0°C dans les prochaines décennies (Figure 3.17).

Tel que suggéré par la distribution spatiale des anomalies futures de température moyenne annuelle (Figure 3.15), les projections tenant compte des deux scénarios d'émission de GES divergent de plus en plus au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la période actuelle. Les moyennes de DJ > 0°C établies à partir des simulations utilisant le scénario RCP8.5 commencent à se différencier sensiblement des projections tenant compte du scénario RCP4.5 à partir de 2050, au fur et à mesure que le réchauffement s'amplifie et s'accélère dans le cas du scénario RCP8.5. Par ailleurs,

l'incertitude des prévisions augmente avec le temps, la variabilité entre les modèles s'accroissant au fur et à mesure que le réchauffement s'intensifie avec les années.

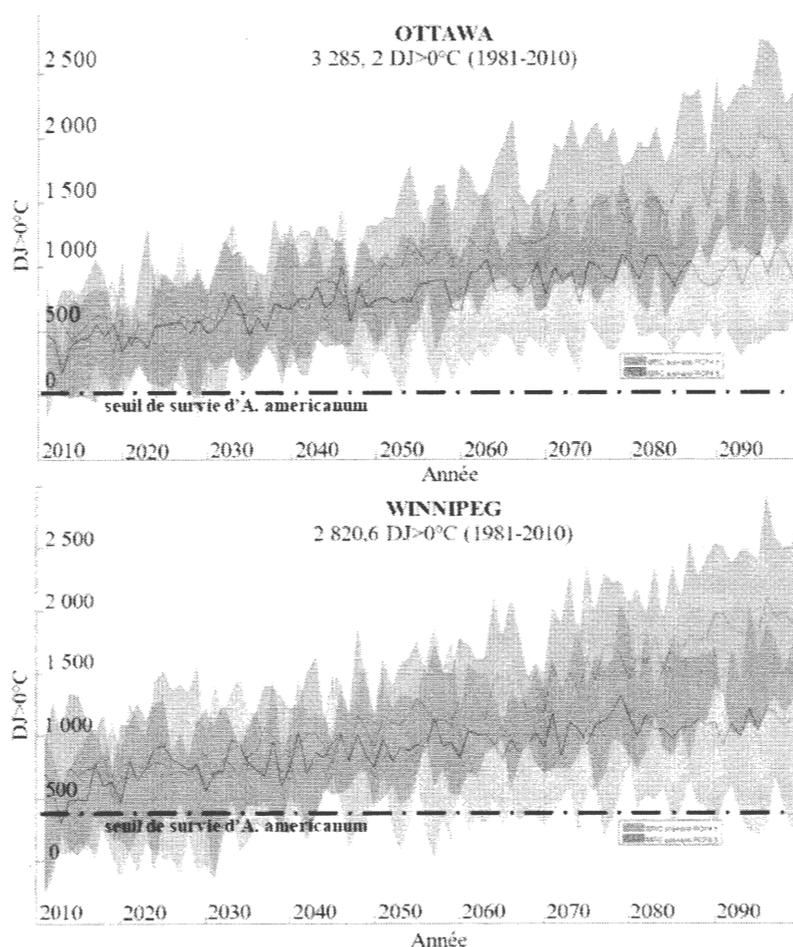


Figure 3. 17 Variabilité interannuelle des anomalies de l'indice de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ dans les quatre points de grille proches d'Ottawa et de Winnipeg au cours de la période 2010-2100 par rapport à la période de référence 1971-2000 projetées au moyen de six simulations de MRCs. Les lignes bleues et rouges correspondent à la valeur médiane des anomalies moyennes annuelles de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ selon les scénarios RCP4.5 et RCP8.5, respectivement. Les intervalles bleus et rouges représentent la variabilité inter-modèle des projections climatiques pour chacun des scénarios RCP4.5 et RCP8.5, respectivement.

CHAPITRE IV

DISCUSSION

La première partie de ce chapitre présente les principales avancées des connaissances obtenues grâce à cette étude, ses limites ainsi que les avenues envisageables pour les dépasser. La deuxième partie est dédiée à des propositions de développements futurs des connaissances des interactions de la tique avec son environnement et aux suggestions d'utilisation des résultats dans les politiques publiques.

4.1 Avancées des connaissances et limites de l'étude

4.1.1 Calibration des paramètres de mortalité des stades parasitaires du modèle de cycle de vie

La modification des équations définissant les paramètres de mortalité des stades parasitaires des tiques du modèle de cycle de vie (Ludwig *et al.*, 2016) a permis de diminuer la population de larves, de nymphes et de tiques adultes se nourrissant sur l'hôte à Montréal. Cette ville a été choisie comme site de référence parce qu'elle a fait partie de l'étude de Ludwig *et al.* (2016). Le modèle a ainsi été adapté à l'estimation de la taille maximale des populations de tiques par stade de développement et à l'analyse de leurs interactions avec l'environnement. Cependant, la calibration des paramètres de mortalité à l'exemple de Montréal s'est avérée moins efficace pour réduire les grandes populations de larves dans les sites au nombre de DJ>0°C supérieur à 4 700. Ainsi, dans les sites tels que Frankfort, Richmond et Raleigh, la densité estimée est supérieure à 10 000 larves par hôte. Bien que les hôtes puissent être fortement infestés par les larves, une telle densité de tiques paraît

invraisemblable. Dans une future étude, la calibration du modèle de cycle de vie devrait se faire à partir des données climatologiques de plusieurs sites, afin de rendre les résultats de simulations plus réalistes.

4.1.2 Simulation de la taille des populations de tiques parasitaires dans 36 sites à l'est de l'Amérique du Nord au moyen d'un modèle de cycle de vie

Les simulations ont été faites au moyen du modèle de cycle de vie (Ludwig *et al.*, 2016) à partir des températures moyennes mensuelles et de la durée du jour observées au cours de la période 1981-2010 dans 36 sites à l'est de l'Amérique du Nord. Elles ont démontré que les tiques *A. americanum* ne sont actuellement pas capables d'achever leur cycle de vie ni dans les climats froids du centre et de l'est du Québec, ni dans la région du centre de l'Ontario. Toutefois, les conditions climatiques actuelles permettent l'installation de la tique au nord-ouest des États-Unis et au sud de la vallée du Saint-Laurent. La comparaison de ces résultats avec des données d'observation disponibles sur les États-Unis (Springer *et al.*, 2014) a démontré que les comtés situés à proximité de la frontière canadienne ont été correctement classés comme favorables à l'installation des populations d'*A. americanum*. Cependant, dans certains sites au centre-nord et au nord-est des États-Unis et au sud-est du Canada, les conditions ont été classées favorables à l'installation de la tique, mais aucune population n'y a été déclarée. Il existe plusieurs manières d'améliorer les projections du modèle de cycle de vie, à savoir :

- 1) Augmenter le nombre de variables environnementales. L'humidité de l'air (Springer *et al.*, 2015) et le type de végétation (Koch, 1984), par exemple, sont reconnus en tant que variables influençant le cycle de vie d'*A. americanum*. Leur inclusion dans le modèle permettrait de mieux définir les relations entre les tiques et leur environnement.
- 2) Calibrer les paramètres de mortalité des tiques à partir des résultats d'études en laboratoire. Les taux de mortalité des stades parasitaires d'*A. americanum*

utilisés dans cette étude ont été déterminés de manière empirique faute de données de laboratoire disponibles. Les résultats de futures études sur la mortalité des tiques lors de la prise de repas pourraient servir à mieux calibrer le modèle.

- 3) Augmenter la résolution des données climatologiques. Les données climatologiques d'observation peuvent ne pas être représentatives des microclimats forestiers dans lesquels vivent les tiques, parce que les stations météorologiques sont généralement situées dans des zones dégagées et faciles d'accès, notamment les aéroports (CRAAQ, 2011), où les variations de température sont plus fortes que sous la canopée (Joly, 2014). L'installation des stations météorologiques dans les lieux de collecte régulière de tiques permettrait d'évaluer la représentativité des données climatologiques et d'en tenir compte lors de l'analyse de simulations du modèle de cycle de vie.

Par ailleurs, l'amélioration des données de validation permettrait de mieux évaluer la qualité des simulations du modèle de cycle de vie. Actuellement les données de surveillance d'*A. americanum* ne sont pas disponibles sur le territoire canadien, alors que celles sur les États-Unis (Springer *et al.*, 2014) sont issues de la surveillance passive, soit une méthode qui sous-estime souvent la taille réelle des populations de tiques (Barret *et al.*, 2015), en particulier des larves qui sont rarement envoyées en laboratoire (INSPQ, 2016b). En effet, la qualité de ces données dépend à la fois de la volonté des professionnels et du public de soumettre les échantillons de tiques aux laboratoires épidémiologiques responsables de la surveillance, et de la capacité de ces derniers de traiter les données reçues (INSPQ, 2016a). Enfin, l'utilisation d'un plus grand échantillon de sites permettrait d'évaluer la validité du modèle à partir des données climatologiques issues de différentes zones climatiques. En outre, la traduction du modèle dans un langage de modélisation courant, tel que R ou Python, permettrait de développer et de contrôler son code source et de diminuer le temps de production des résultats par site d'étude.

4.1.3 Utilisation de l'indice de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ pour résumer les interactions d'*A. americanum* avec son environnement

L'indice de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ pourrait servir à résumer la relation entre la taille maximale de la population larvaire d'*A. americanum* et leur environnement sous forme d'un modèle linéaire. Cependant, contrairement à l'espèce *I. scapularis* (Ogden *et al.*, 2005, 2006), un modèle polynomial serait plus approprié dans le cas des stades nymphal et adulte. En effet, les nymphes et les adultes sont moins tolérants aux températures élevées que les larves lors de leur quête d'hôte (Haile et Mount, 1987), c'est pourquoi à partir de 4 000 $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ leur abondance est inversement proportionnelle au nombre de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$. L'augmentation du nombre de sites à l'étude et leur regroupement en fonction de la variation intra-annuelle de températures mensuelles permettrait de créer des modèles simplifiés qui pourraient servir à établir des seuils de survie plus précis, et à estimer la densité et la saisonnalité de l'activité des tiques à l'échelle régionale.

4.1.4 Analyse de sensibilité des paramètres de mortalité du modèle de cycle de vie

Étant donné que l'échantillon final de l'analyse de sensibilité des paramètres de mortalité a comporté un trop petit nombre de sites, les résultats ne pouvaient être évalués que de manière qualitative. Les observations suivantes ont été faites.

- 1) La modification de la mortalité des stades parasite et non-parasitaires a un impact négligeable sur la valeur de x lorsque $y=0$ de la relation linéaire entre l'indice de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ et le nombre maximal de larves en repas. La calibration des taux de mortalité ne devrait pas avoir d'effet majeur sur l'emplacement de la limite nord de l'aire de distribution d'*A. americanum*.
- 2) La diminution des taux de mortalité entraîne une augmentation de la densité de tiques sur l'hôte et influence davantage le nombre de larves en repas que l'augmentation des taux de mortalité.
- 3) La diminution des taux de mortalité de 5% peut permettre à une population instable (profil de développement 1, voir section 3.2.1), qui se développe dans

un climat au nombre de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ égal ou supérieur à 3 285,2, tel que Hemmingford, d'atteindre un état d'équilibre. La calibration des taux de mortalité définit ainsi le nombre de résultats « faux positifs » produits par le modèle de cycle de vie, soit la quantité de sites qui se situent au sud de la limite de survie d'*A. americanum*, mais qui n'ont pas de populations en équilibre.

Ces résultats sont en accord avec les conclusions de l'étude sur l'espèce *I. scapularis*, dont l'un des objectifs a été d'évaluer l'impact d'une variation de 10% du taux de succès des tiques dans leur quête d'hôte sur la relation entre le nombre de tiques adultes parasites et le nombre de degrés-jours (Ogden *et al.*, 2005). En effet, les auteurs affirment que cette modification des paramètres du modèle de cycle de vie influence la pente de la relation entre l'abondance des tiques et l'indice de degrés-jours, mais n'a qu'un impact limité sur la valeur de x, lorsque y est égal à 0.

Dans de futures études, une analyse de sensibilité basée sur un plus grand échantillon de sites regroupés par type de climat (ex. en tenant compte de la variation intra-annuelle de la température) et une variation individuelle des paramètres de mortalité permettraient de définir à quel stade de développement la mortalité influence le plus l'abondance de tiques.

4.1.5 Projection de la limite de distribution d'*A. americanum* dans le contexte du changement climatique

L'utilisation des six simulations de MRCs sur la période 1971-2000 a permis de confirmer l'hypothèse de Ludwig *et al.* (2016) voulant que le climat actuel au sud du Canada soit favorable à la survie et à la reproduction de la tique étoilée d'Amérique. Ces simulations utilisant chacune soit le scénario RCP4.5, soit le scénario RCP8.5 ont permis d'estimer l'augmentation de la température moyenne annuelle au-dessus du continent nord-américain au cours du 21^e siècle, qui se traduit par une hausse du nombre de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$. Par conséquent, l'aire de distribution d'*A. americanum*

progresserait vers le nord de l'Amérique du Nord dans les prochaines décennies, l'emplacement de sa limite nord dépendant du scénario envisagé.

Notre étude démontre que le risque d'installation d'*A. americanum* au Canada est potentiel voire plausible dans un futur proche. Si, tel que projeté via l'usage des deux scénarios RCP4.5 et RCP8.5, dès la période 2011-2040, 28 sur 36 sites à l'étude présenteraient les conditions climatiques favorables à l'installation de la tique, seul Chibougamau serait épargné à la fin de ce siècle (2071-2100). Quant au risque d'installation de la tique à Rimouski et à Québec, il dépendra, entre autres, des politiques de réduction des émissions de GES qui seront mises en place (i.e. selon le scénario RCP). Par ailleurs, les anomalies futures de DJ > 0°C calculées à partir des simulations de MRCs suggèrent que les populations larvaires pourraient se multiplier dans la région d'Ottawa dans les prochaines décennies, et que Winnipeg serait à risque d'installation d'*A. americanum* au cours de la période 2011-2040.

De manière générale, ces résultats rejoignent les conclusions des études de modélisation récentes, qui prévoient une expansion en latitude de l'aire de distribution d'*A. americanum* (Springer *et al.*, 2015) et d'autres espèces de tiques en Amérique du Nord (Ogden *et al.*, 2006; Minigan *et al.*, 2018). Cependant, notre étude s'avère plus pessimiste quant à l'ampleur de ces changements, puisqu'elle suggère une région favorable à l'installation d'*A. americanum* plus large que celle anticipée par l'étude de Springer *et al.* (2015). En effet, cette dernière suggère qu'à l'horizon 2061-2080, l'aire de distribution de la tique s'étendrait vers le centre et l'est du Canada, mais c'est principalement dans la partie orientale des États-Unis que les conditions environnementales seraient réunies pour la prolifération de cette espèce. La limite de survie que nous avons cartographié est conservatrice puisqu'elle est basée uniquement sur l'indice de degrés-jours, alors que l'étude de Springer *et al.* (2015) tient compte d'autres variables, dont la précipitation et la température moyenne du quartier sec.

Dans de futures études, l'utilisation de simulations de MRCs à une résolution plus fine, par exemple 10 km, permettrait de spatialiser le risque d'installation de nouvelles populations de tiques de façon plus précise. En effet, l'augmentation de la résolution améliore le plus souvent la représentation des facteurs climatiques locaux, non inclus dans les modèles à résolution plus grossière (Cholette *et al.*, 2015). L'utilisation des séries de température à des échelles plus locales permettrait, par exemple, de mieux définir le moment où la tique cesse sa quête d'hôte ou son développement morphologique, afin d'évaluer de manière plus précise la durée de son cycle de vie et ses chances de survie. Une plus grande résolution des données climatologiques aiderait également à mieux identifier le type de végétation dominant sur le territoire, et à juger de sa capacité d'abriter les tiques et d'attirer leurs hôtes.

Par ailleurs, l'intégration des minimums et des maximums moyens de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ dans la cartographie de la limite nord de la distribution d'*A. americanum* pourrait permettre de représenter la variabilité dans les projections issues des MRCs. Enfin, une étude de la distribution annuelle de l'apport thermique (proportion mensuelle de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$) dans le contexte du changement climatique permettrait également d'estimer son impact sur la durée de la saison chaude, pendant laquelle les tiques sont actives.

4.2 Perspectives

La traduction du modèle de cycle de vie en un autre langage de programmation, de préférence « open source », permettrait d'automatiser le processus de production des résultats, et, par conséquent, de faciliter son utilisation et sa diffusion. Elle permettrait, entre autres, de simuler l'abondance des tiques à l'échelle du pays et d'étudier son lien avec le nombre $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ dans diverses zones climatiques. L'impact de la variation intra-annuelle de la température sur le profil de développement d'une population pourrait être étudié plus en détails dans des régions telles que la

Montérégie et le Centre de l'Ontario, où se côtoient des sites aux conditions favorables et défavorables à la stabilisation des populations de tiques (Montréal versus Farnham et Hemmingford, Hamilton et Toronto versus Barrie et Peterborough).

Les résultats de cette étude soulignent l'importance de mettre en place un système de surveillance systématique d'*A. americanum*, tel qu'il existe déjà pour l'espèce *I. scapularis* au Canada, dont les données collectées serviront à améliorer les prévisions du modèle de cycle de vie. Pour bonifier ce modèle, les études des interactions des tiques avec leur environnement, notamment de leur mortalité sur l'hôte, devront également se poursuivre, autant en laboratoire que sur le terrain.

Par ailleurs, il serait intéressant de croiser les connaissances acquises sur l'aire de distribution d'*A. americanum* dans le cadre de cette étude avec les données sociodémographiques sur le Canada, afin d'identifier les populations à risque élevé. Les campagnes de prévention menées auprès d'un large public, entre autres, via des webinaires et des publications sur les médias sociaux, viseraient alors à diminuer l'incidence des maladies vectorielles dans la population. Des initiatives, telles que la déclaration du mois de mars « Le mois national de sensibilisation aux tiques » par l'Association canadienne des médecins vétérinaires (ACMV, 2017) et la campagne « Nouvelle tique en ville » de l'entreprise pharmaceutique vétérinaire Zoetis, qui vise en particulier la tique étoilée d'Amérique (<http://newtickintown.ca>), sont des exemples à suivre de communication ludique et efficace des risques associés aux tiques.

CONCLUSION

L'objectif principal de notre étude était d'évaluer l'impact potentiel du réchauffement climatique sur l'aire de distribution d'*A. americanum* en Amérique du Nord au cours du 21^e siècle. Trois objectifs secondaires ont été formulés, soit :

- 1) Déterminer le seuil de température minimal requis pour la survie et la stabilisation des populations d'*A. americanum* à l'est de l'Amérique du Nord et le valider par les données d'observation des tiques.
- 2) Faire une analyse de sensibilité des paramètres de mortalité du modèle de cycle de vie d'*A. americanum* (Ludwig *et al.*, 2016).
- 3) Estimer l'évolution de l'emplacement de la limite de distribution d'*A. americanum* au cours du 21^e siècle dans le contexte du changement climatique.

Les principaux résultats ont permis de démontrer que :

- 1) Les simulations faites au moyen du modèle de cycle de vie de Ludwig *et al.* (2016) à partir des températures moyennes mensuelles et de la durée du jour observées dans 36 sites à l'est de l'Amérique du Nord au cours de la période 1981-2010 ont démontré que le nombre minimal de degrés-jours cumulés annuels $>0^{\circ}\text{C}$ ($\text{DJ} > 0^{\circ}\text{C}$), qui permet aux populations larvaires, nymphales et adultes d'*A. americanum* de se stabiliser, est observée à Ottawa. La limite nord de la région aux conditions climatiques favorables à l'installation de la tique correspond ainsi à 3 285,2 $\text{DJ} > 0^{\circ}\text{C}$. Toutefois, dans certains sites ayant un nombre de $\text{DJ} > 0^{\circ}\text{C}$ légèrement supérieur à ce seuil (exemple : Hemmingford), les populations de tiques ne peuvent pas se stabiliser, l'atteinte de l'équilibre

étant dépendante de la variation intra-annuelle des températures moyennes mensuelles.

- 2) Les simulations du modèle de cycle de vie (Ludwig *et al.*, 2016) calibré par les températures moyennes mensuelles et la durée du jour observées aux États-Unis au cours de la période 1981-2010 ont fait l'objet d'une comparaison qualitative avec les données d'observation d'*A. americanum* à l'échelle du comté (Springer *et al.*, 2014). Les résultats du modèle de cycle de vie seraient considérés comme convergents avec les données d'observation si le modèle simulait une population de tiques en équilibre et le comté auquel est associé le site à l'étude figure dans la littérature comme abritant les populations de tiques. C'était le cas de 8 sites sur 11 (72,7%), les comtés états-uniens situés à proximité de la frontière canadienne ont été correctement classés comme favorables à l'installation d'*A. americanum*.
- 3) La relation entre l'abondance de tiques parasitant un hôte et le nombre de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ pourrait être résumée sous forme d'un modèle linéaire pour le stade larvaire et d'un modèle polynomial pour les stades nymphal et adulte, si un plus grand nombre de sites au nombre de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ supérieur à 3 285,2 était analysé.
- 4) L'analyse de sensibilité des paramètres de mortalité des stades parasitaires (prise de repas sur l'hôte) et non parasitaires (la quête d'hôte, l'engorgement et la mue) a démontré la nécessité de regrouper les sites en fonction de la variation intra-annuelle de la proportion de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$. Bien que l'échantillon final ait comporté seulement quatre sites, on peut émettre deux hypothèses suivantes:
 - a) L'abondance de larves prenant un repas sur l'hôte est davantage sensible à la diminution de la mortalité qu'à son augmentation.
 - b) Une variation simultanée des paramètres de mortalité des stades parasitaires (prise de repas sur l'hôte) et non parasitaires (la quête d'hôte, l'engorgement et la mue) de 5% ne modifie pas significativement la valeur de x lorsque $y=0$ de la relation linéaire entre l'indice de $DJ > 0^{\circ}\text{C}$ et le nombre maximal de larves en repas.

- 5) Au cours du 21^e siècle, l'aire de distribution d'*A. americanum* progresserait davantage vers le nord de l'Amérique du Nord, puisque dans le contexte du réchauffement climatique l'est de l'Amérique du Nord accumulerait un plus grand nombre de DJ>0°C. L'emplacement de sa limite nord simulé par des modèles régionaux du climat (MRC) diverge de plus en plus à long terme selon le scénario d'émission de gaz à effet de serre envisagé, soit le RCP4.5 ou le RCP8.5. L'extension maximale de l'aire de distribution d'*A. americanum* serait atteinte dans le cadre du scénario RCP8.5 à la fin du 21^e siècle, sa limite septentrionale passerait par le sud de la Baie d'Hudson, le nord du lac Saint-Jean, une grande partie de la Côte-Nord et le nord de Terre-Neuve. Concrètement, cela signifie que dans les prochaines décennies *A. americanum* pourrait représenter un risque épidémiologique au sud des provinces telles que le Québec, l'Ontario, la Manitoba et la Saskatchewan.

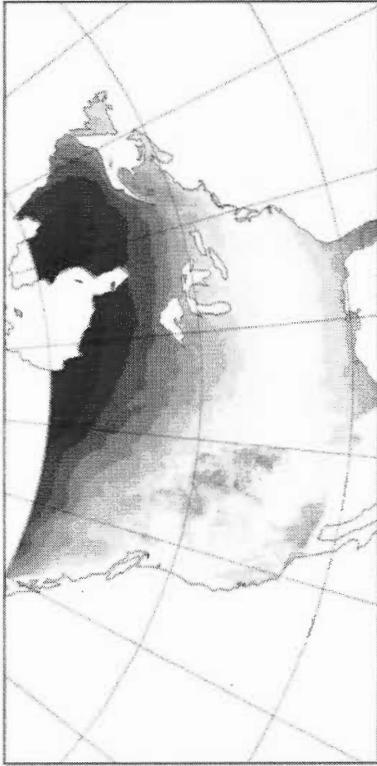
Ces résultats constituent une première évaluation des conditions climatiques actuelles favorables à l'installation d'*A. americanum* au Canada, et de l'évolution potentielle de son aire de distribution dans le contexte du changement climatique. Ils démontrent la nécessité d'une surveillance régulière de ce vecteur de pathogènes à l'échelle du pays, et de la poursuite des études sur les interactions des tiques avec leur environnement. Dans l'avenir, la traduction du modèle de cycle de vie dans un langage de modélisation courant de type « open source », tels que Python ou R, permettrait de diminuer le temps de traitement par site d'étude en automatisant le traitement des données d'entrée et de sortie, et, par conséquent, de faire des analyses sur un plus grand échantillon de sites. La robustesse des simulations pourrait être améliorée en incluant dans le modèle des variables environnementales, telles que l'humidité de l'air et la végétation, puisque les études démontrent leur influence sur la densité de tiques. Les résultats d'études en laboratoire sur la mortalité d'*A. americanum* lors de la prise de repas sur un hôte serviraient à mieux calibrer le modèle du cycle de vie, et, par conséquent, à améliorer la qualité des prévisions.

Enfin, l'utilisation des projections de modèles régionaux du climat à une résolution plus fine, par exemple à 10 km ou plus élevée, permettraient de mieux définir la distribution régionale voire locale des zones à risque d'installation d'*A. americanum*.

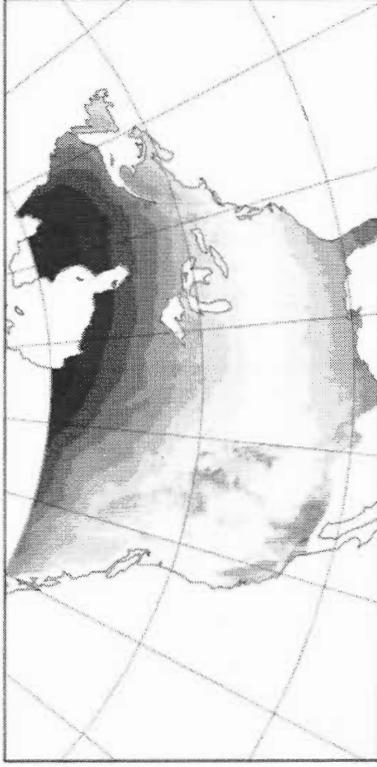
ANNEXE A

TEMPÉRATURES MOYENNES MENSUELLES
SUR LE CONTINENT NORD-AMÉRICAIN, VALEURS CLIMATOLOGIQUES
CALCULÉES SUR LA PÉRIODE 1981-2010 À PARTIR DES BASES DE
DONNÉES ANUSPLIN (HUTCHINSON *ET AL.*, 2009 ; MCKENNEY *ET AL.*,
2011) ET NLDAS (XIA *ET AL.*, 2012) DISPONIBLES À UNE RÉOLUTION
D'ENVIRON 10 KM

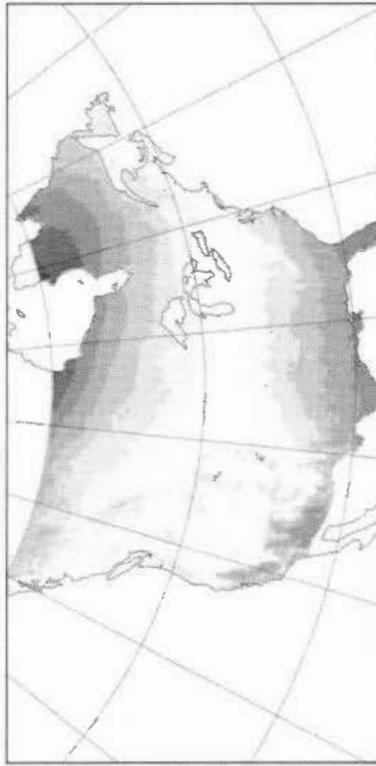
JANVIER



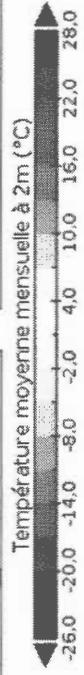
FÉVRIER

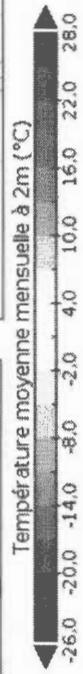
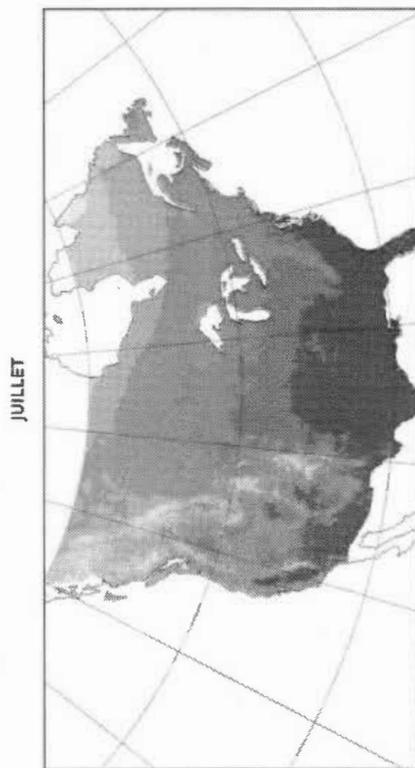
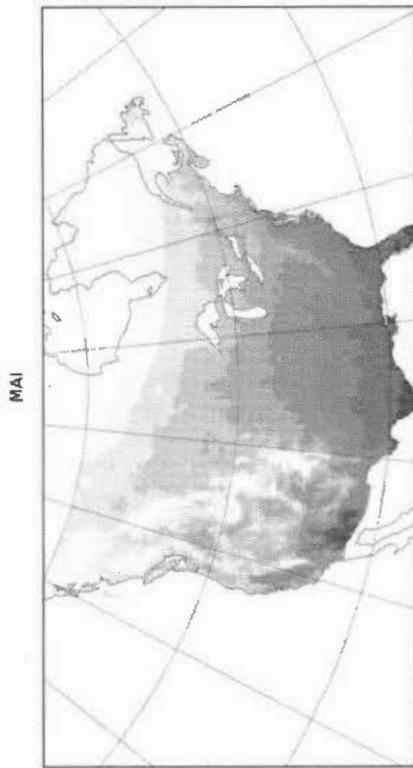
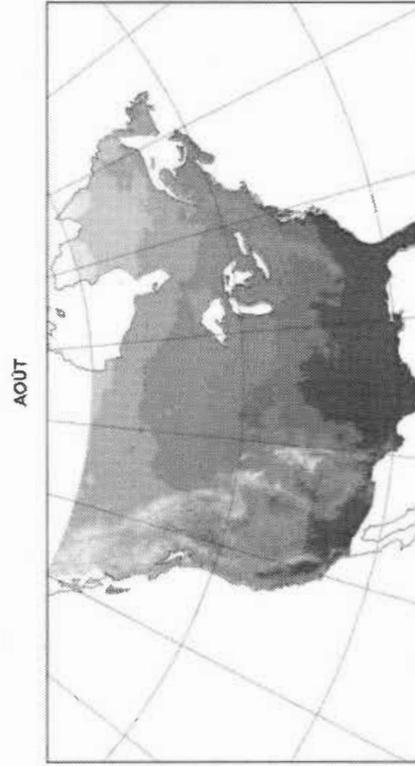
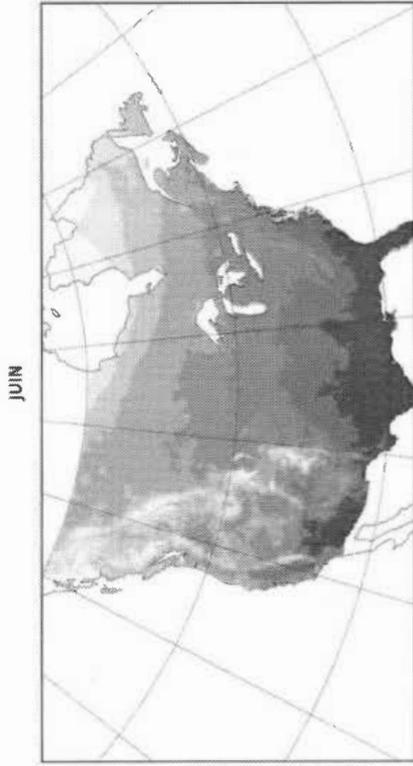


MARS

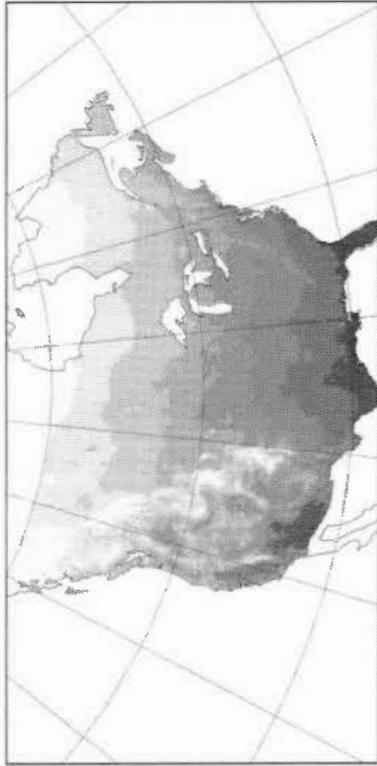


AVRIL

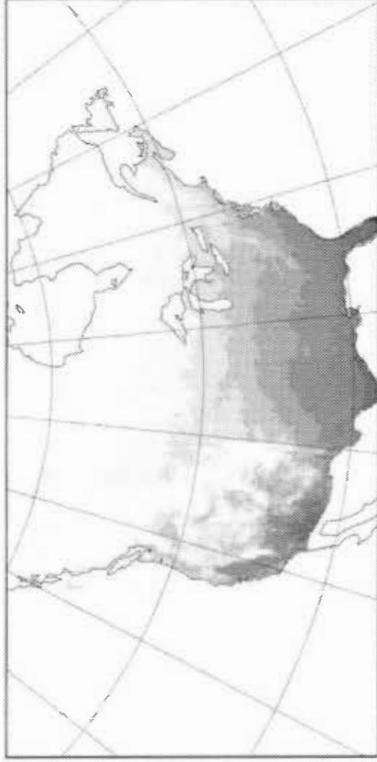




SEPTEMBRE



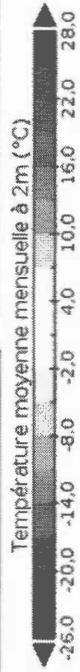
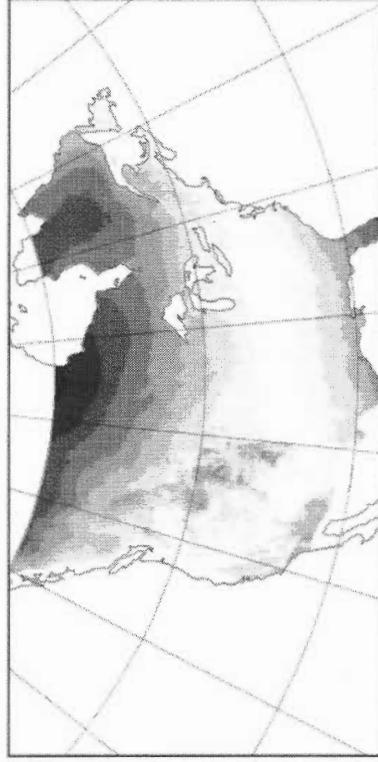
OCTOBRE



NOVEMBRE

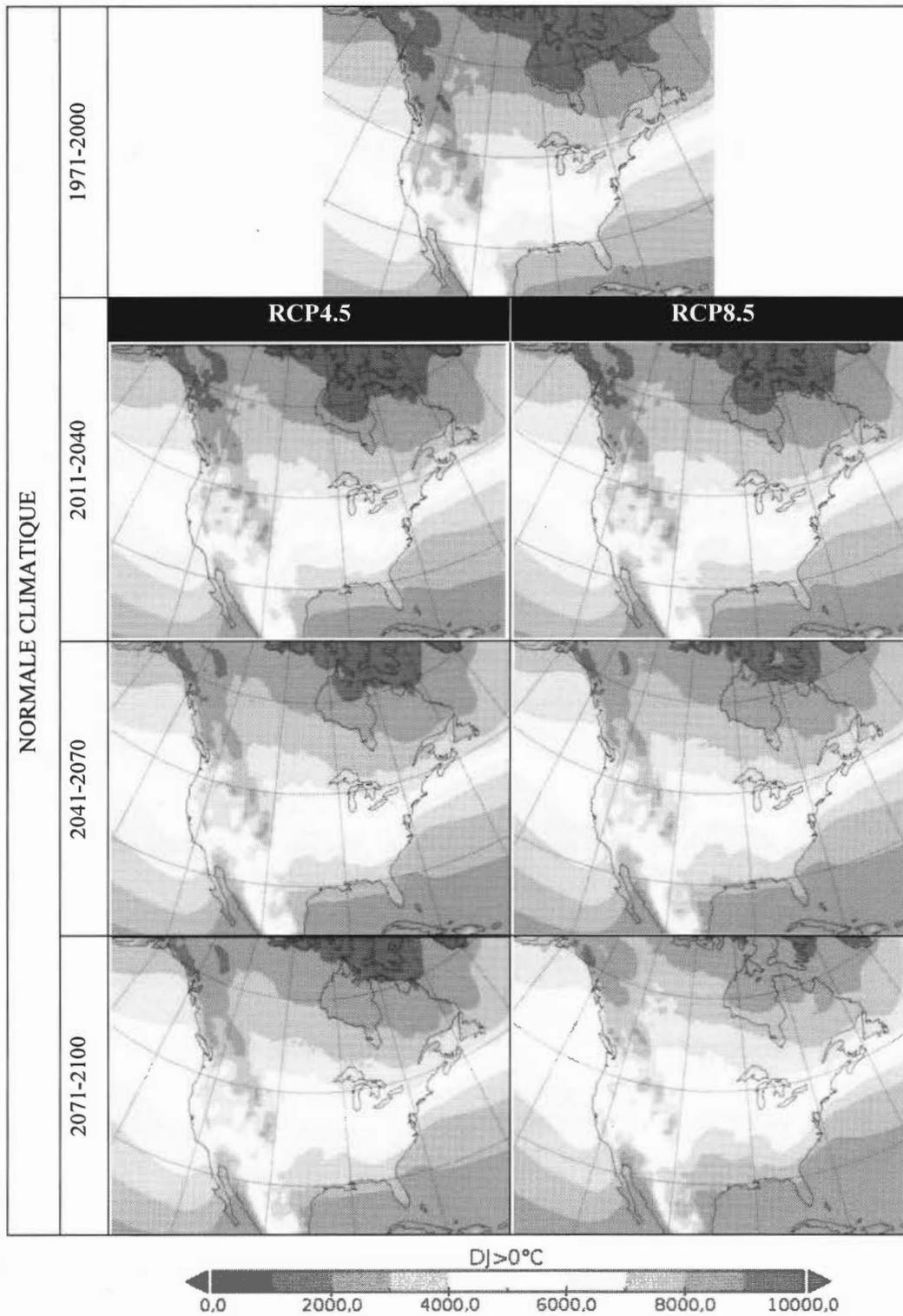


DÉCEMBRE



ANNEXE B

CARTES DE LA RÉPARTITION SPATIALE DE DEGRÉS-JOURS CUMULÉS
ANNUELS SUPÉRIEURS À 0°C (DJ>0°C) EN AMÉRIQUE DU NORD
PENDANT LA PÉRIODE HISTORIQUE (1971-2000) ET TROIS PÉRIODES
FUTURES (2011-2040, 2041-2070 ET 2071-2100) PROVENANT DE LA
MOYENNE DES SIX SIMULATIONS DE MODÈLES RÉGIONAUX DU
CLIMAT (RÉSOLUTION D'ENVIRON 50KM) SELON LES DEUX SCÉNARIOS
RCP4.5 ET RCP 8.5



ANNEXE C

ÉVOLUTION DU NOMBRE DE DEGRÉS-JOURS CUMULÉS ANNUELS SUPÉRIEURS À 0°C (DJ > 0°C) AU COURS DU 21^E SIECLE ESTIMÉE À PARTIR DE LA MOYENNE DES SIX SIMULATIONS DE MODÈLES RÉGIONAUX DU CLIMAT (RÉSOLUTION D'ENVIRON 50 KM) CHACUNE UTILISANT SOIT LE SCÉNARIO RCP4.5, SOIT LE SCÉNARIO RCP 8.5

ID	Ville	Nombre de DJ>0°C						
		1971-2000	RCP4.5			RCP8.5		
			2011-2040	2041-2070	2071-2100	2011-2040	2041-2070	2071-2100
18	Chibougamau	1801,2	2151,4	2395,2	2516,2	2061,2	2393,6	2852,7
23	Rimouski	2293,9	2691,5	2963,8	3093,3	2610,1	2989,8	3493,2
22	Québec	2407,1	2852,8	3129,4	3266,9	2717,7	3104,6	3613,9
9	Greater Sudbury	2604,5	3012,9	3302,5	3452,5	2934,8	3326,7	3850,3
24	Sherbrooke	2670,6	3117,7	3395,5	3534,9	2998,9	3408,7	3927,3
25	Trois-Rivières	2695,4	3169,0	3452,7	3596,7	3019,5	3421,7	3950,9
1	Fredericton	2715,2	3203,9	3485,2	3628,1	3058,9	3464,8	3992,1
5	Sydney	2725,3	3285,9	3594,5	3769,1	3163,1	3656,3	4281,4
15	Sault-Saint-Marie	2726,9	3134,0	3432,6	3587,1	3063,6	3458,5	3994,0
2	Moncton	2887,7	3404,7	3691,8	3844,8	3264,2	3694,7	4255,1
17	Charlottetown	2900,9	3471,0	3787,3	3958,0	3331,0	3806,7	4420,8
12	Ottawa	3000,4	3502,8	3796,3	3951,6	3342,8	3762,2	4304,4
20	Hemmingford	3036,6	3580,7	3874,0	4022,6	3382,1	3809,7	4352,0
21	Montreal	3047,6	3585,0	3886,2	4035,7	3391,2	3817,4	4365,5
19	Farnham	3056,3	3602,2	3899,1	4048,1	3399,3	3827,2	4372,4
8	Cornwall	3079,6	3608,4	3901,5	4056,2	3426,0	3853,7	4398,6
7	Barrie	3096,4	3572,5	3869,4	4029,8	3458,8	3883,2	4426,9
13	Perth	3170,7	3684,9	3979,4	4137,4	3523,3	3952,3	4498,7
3	Saint John	3225,5	3862,6	4159,6	4326,9	3626,9	4085,5	4669,7
14	Peterborough	3247,3	3709,0	4017,1	4177,4	3612,4	4048,4	4598,6
4	Halifax	3248,0	3865,6	4161,5	4326,1	3682,8	4156,4	4752,6
32	Albany	3267,0	3816,3	4103,4	4252,5	3635,0	4074,3	4618,0
30	Concord	3331,4	3883,9	4179,5	4332,1	3708,2	4152,6	4705,5
16	Toronto	3366,4	3848,3	4155,7	4321,1	3742,2	4177,8	4733,7
11	London	3568,1	4061,7	4370,3	4538,0	3949,5	4389,1	4952,7
10	Hamilton	3574,8	4107,4	4415,9	4584,2	3958,0	4401,0	4964,0
29	Lansing	3713,9	4266,4	4567,6	4741,5	4105,4	4552,0	5123,3
6	Yarmouth	3733,5	4413,2	4715,0	4900,0	4203,0	4711,9	5328,0
26	Hartford	3800,9	4409,8	4691,5	4852,7	4189,1	4641,5	5204,3
28	Detroit	3850,6	4360,4	4660,5	4833,9	4240,9	4676,9	5237,9
35	Harrisburg	4101,8	4717,1	4997,6	5158,6	4501,6	4967,4	5534,7
34	Columbus	4190,0	4788,6	5075,8	5244,4	4603,0	5067,8	5629,3
31	Trenton	4458,6	5065,6	5342,0	5509,2	4864,5	5330,8	5910,3
27	Frankfort	4778,2	5408,8	5677,1	5852,8	5199,8	5679,4	6234,6
36	Richmond	5150,7	5818,8	6085,4	6242,8	5564,1	6030,4	6595,6
33	Raleigh	5502,2	6156,2	6409,7	6568,1	5910,7	6370,9	6925,0

RÉFÉRENCES

- ACAAI. American College of Allergy, Asthma & Immunology (2014) (Page consultée le 10 juillet 2018). Meat allergy, [En ligne] (<https://acaai.org/allergies/types/food-allergies/types-food-allergy/meat-allergy>).
- ACMV. Association canadienne des Médecins Vétérinaires (2017) (Page consultée le 27 juillet 2017). *National Tick Awareness Month*, [En ligne] (<https://www.canadianveterinarians.net/practice-economics/practice-tools-national-tick-awareness-month>).
- ASPC. Agence de la santé publique du Canada (2010) (Page consultée le 28 juillet 2017). *Rickettsia Rickettsii*, [En ligne] (<http://www.phac-aspc.gc.ca/lab-bio/res/psds-ftss/rickettsia-rickettsii-fra.php#note11>).
- ASPC. Agence de la santé publique du Canada (2017) (Page consultée le 11 mai 2018). *Liste actuelle des maladies à déclaration obligatoire à l'échelle nationale et année ou années au cours desquelles la maladie a été rendue déclarable*, [En ligne] (<http://maladies.canada.ca/declaration-obligatoire/liste-maladies>).
- ASPC. Agence de la santé publique du Canada (2018) (Page consultée le 2 janvier 2019). *Nombre de cas signalés par groupe d'âge au Canada- maladies à déclaration obligatoire en direct*, [En ligne] (<http://maladies.canada.ca/declaration-obligatoire/graphiques>).
- AQME. Association québécoise pour la maîtrise de l'énergie (2018) (Page consultée le 18 avril 2018). *Programmes et services. Degrés-jours*, [En ligne]. (<https://aqme.org/fr/deg%C3%A9s-jours>).
- Bensimon, C. (2005). Les parasites jouent un rôle moteur dans l'évolution du vivant, entrevue avec Claude Combes, *Libération*, 11 juin, [En ligne]. (http://www.liberation.fr/week-end/2005/06/11/les-parasites-jouent-un-role-moteur-dans-l-evolution-du-vivant_523275).
- Bereiter, B., Eggleston, S., Schmitt, J., Nehrbass-Ahles, C., Stocker, T. F., Fischer, H., ... Chappelaz, J. (2015). Revision of the EPICA Dome C CO₂ record from 800 to 600kyr before present, *Geophysical Research Letters*, 42, 542-549.

- Bernstein, A. (2015). Climate Change and the Crystal Ball of Vector-Borne Disease Forecasts, *Curr.Clim. Change Rep.*, 1, 217–223.
- Bishopp, F. C. et Trembley, H. L. (1945). Distribution and hosts of certain North American ticks, *The Journal of Parasitology*, 31 (1), 1-54.
- Bøssing Christensen, O., Drews, M., Hesselberg Christensen, J., Dethloff, K., Ketelsen, K., Hebestadt, I. et Rinke, A. (2007). The HIRHAM Regional Climate Model. Version 5 (beta), *Danish Meteorological Institute. Technical Report*, 6 (17), 22.
- Bouchard, C., Leonard, E., Konan Koffi, J., Pelcat, Y., Peregrine, A., Chilton, N., ... Ogden, N. H. (2015). The increasing risk of Lyme disease in Canada, *Canadian Veterinary Journal*, 56, 693-699
- Boulanger, N. et McCoy, K. (2017). Les tiques (Acari :Ixodida), in Duvallet, G., Fontenille, D. et Robert, V. (dir.) *Entomologie médicale et vétérinaire* (2017), Marseille : IRD Éditions.
- Bouzek, D. C., Foré, S.A., Bevell, J. G. et H.-J., Kim (2013). A conceptual model of the *Amblyomma americanum* life cycle in Northeast Missouri, *Journal of Vector Ecology*, 38 (1), 74-81.
- Brouqui, P. (1997). L'ehrlichiose humaine. Une maladie infectieuse émergente, *Médecine et Maladies Infectieuses*, 28 (4), 349-353.
- Burkett, V.R., Suarez, A. G., Bindi, M., Conde, C., Mukerji, R., Prather, M. J., ... Yohe, W. (2014). Point of departure, in Field, C.B. et al. (eds.) *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Campbell-Lendrum, D., Manga, L., Bagayoko, M. et Sommerfeld, J. (2015). Climate change and vector-born diseases: what are implications for public health research and policy? *Philosophical transactions B*, 370, 1-8.
- Carneiro, L. R. A., Lima, A. P., Machado, R. B. et Mangnusson, W. E. (2016). Limitations to the use of Species-Distribution Models for environmental-impact assessments in the Amazon, *PLoS One*, 11 (1), 1-17.
- Carr, A., Roe, R., Arellano, C., Sonenshine, D., Schal, C. et Apperson, C. (2013). Responses of *Amblyomma americanum* and *Dermacentor variabilis* to odorants that attract haematophagous insects, *Medical and Veterinary Entomology*, 27 (1), 86-95.

- CDC. Center for Disease Control and Prevention (2015a) (Page consultée le 25 mai 2018). *Tularemia*. [En ligne] (<https://www.cdc.gov/tularemia/signssymptoms/index.html>).
- CDC. Center for Disease Control and Prevention (2015b) (Page consultée le 28 juillet 2017). *STARI or Lyme?* [En ligne] (<https://www.cdc.gov/stari/disease/index.html>).
- CDC. Center for Disease Control and Prevention (2016) (Page consultée le 25 mai 2018). *Ehrlichiosis*. [En ligne] (<https://www.cdc.gov/ehrlichiosis/stats/index.html>).
- CDC. Center for Disease Control and Prevention (2017a). (Page consultée le 25 mai 2018). *Rocky Mountain Spotted Fever (RMSF)*. [En ligne] (<https://www.cdc.gov/rmsf/treatment/index.html>).
- CDC. Center for Disease Control and Prevention (2017b). (Page consultée le 25 mai 2018). *Heartland virus*. [En ligne] (<https://www.cdc.gov/heartland-virus/symptoms-treatment/index.html>).
- Charlier, J., Charlier-Vanderschraege, D., de Koninck, R. et Dorval, G. (2014) *Le grand atlas du Canada et du monde*. Louvain-la-Neuve : De Boeck.
- Cholette, M., Laprise, R. et Thériault, J. M. (2015). Perspectives for very high-resolution climate simulations with nested models: illustration of potential in simulating St. Lawrence river valley channelling winds with the fifth-generation canadian regional climate model, *Climate*, 2(3), 283-307.
- Clark, D.D. (1995). Lower temperature limits for activity of several Ixodid ticks (Acari: Ixodidae): Effects of body size and rate of temperature change, *J. Med. Entomol.*, 32, 449–452.
- Cloudsley-Thompson, J.L. (1988). *Evolution and adaptation of terrestrial arthropods*. New York: Springer-Verlag.
- Commins, S. P., James, H. R., Kelly, L. A., Pochan, S. L., Workman, L. J., Perzanowski, M. S., ... Platts-Mills, T. A. E. (2011). The relevance of tick bites to the production of IgE antibodies to the mammalian oligosaccharide galactose- α -1,3-galactose, *J. Allergy Clin. Immunol.*, 127, 1286–1293.
- Cook, J., Nuccitelli, D., Green, S. A., Richardson, M., Winkler, B., Painting, R., ... Skuce, A. (2013). Quantifying the consensus on anthropogenic global warming in the scientific literature, *Environmental Research Letters*, 8 (2), 1-7.

- CRAAQ. Centre de Référence et Agriculture et Agroalimentaire du Québec (2011) (Page consultée le 28 juin 2018). Le réseau québécois de stations météorologiques et l'information générée pour le secteur agricole, [En ligne].(http://www.agrometeo.org/help/le_reseau_quebecois_de_stations_meteo.pdf).
- Crowley, T. J. (2000). Causes of climate change over the past 1000 years, *Science*, 289 (5477), 270-277.
- Dahlgren, F. S., Paddock, C. D., Springer, Y. P., Eisen, R. J. et Behravesh, C. B. (2016). Expanding range of *Amblyomma americanum* and simultaneous changes in the epidemiology of Spotted Fever Group Rickettsiosis in the United States, *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 94 (1), 35-42.
- Danielova, V., Kliegrova, S., Daniel, M. et Benes, C. (2008) Influence of climate warming on tickborne encephalitis expansion to higher altitudes over the last decade (1997–2006) in the Highland Region (Czech Republic), *Central European Journal Of Public Health*, 16 (1), 4–11.
- Drouin, A. et Saint-Laurent, D. (2010) Comparaison des méthodes d'interpolation pour l'élaboration de modèles numériques d'élévation de haute précision dans la représentation micro-topographique des plaines inondables, *Hydrol. Sci. J.*, 55 (4), 526-539.
- Dufour, B., Hendriks, P et Toma, B. (2006). Élaboration et mise en place de systèmes de surveillance épidémiologique des maladies à haut risque dans les pays développés, *Revue scientifique et technique (International Office of Epizootics)*, 25 (1), 187-198.
- ECCC. Environnement et Changement Climatique Canada (2016). Climate data and scenarios for Canada: Synthesis of recent observation and modelling results, [En ligne], Canada. (http://publications.gc.ca/collections/collection_2016/eccc/En84-132-2016-eng.pdf). Page consultée le 9 août 2018.
- ECCC. Environnement et Changement Climatique Canada (2017a). CanESM2 model data, [En ligne], Canada. (<http://climate-modelling.canada.ca/climatemodeldata/cgcm4/CanESM2/index.shtml>). Page consultée le 6 juin 2018.
- ECCC. Environnement et Changement Climatique Canada (2017b). *Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis*, [En ligne], Canada. (<https://www.canada.ca/en/environment-climate-change/services/climate-change/centre-modelling-analysis.html>). Page consultée le 6 juin 2018.

- ECCC. Environnement et Changement Climatique du Canada (2018). *Normales climatiques canadiennes*, [En ligne], Canada. (http://climat.meteo.gc.ca/climate_normals/index_f.html). Page consultée le 23 mars 2018.
- Edey, S. N. (1980). Degrés-jours de croissance et production des cultures au Canada, Ottawa : Agriculture Canada Production.
- Esri (2016). ArcGIS, version 10.4. [Logiciel, <https://www.esri.com/en-us/arcgis/>]. Toronto : Esri Canada Limited.
- Eum, H.-I., Gachon, P., Laprise, R. et Ouarda, T. (2012). Evaluation of regional climate model simulations versus gridded observed and regional reanalysis products using a combined weighting scheme, *Climate Dynamics*, 38, 1433–1457.
- Euzéby, J. (2008). *Grand dictionnaire illustré de parasitologie médicale et vétérinaire*. Paris : Lavoisier.
- FNCCC. Framework Convention on Climate Change (2015) (Page consultée le 27 mai 2018). *Convention-cadre sur les changements climatiques*, [En ligne] (<https://unfccc.int/resource/docs/2015/cop21/fre/109f.pdf>).
- Gasmi, S., Bouchard, C., Ogden, N. H., Adam-Poupart, A., Pelcat, Y., Rees, E. E., ... Thivierge, K. (2018) Evidence for increasing numbers and geographic ranges of ticks species of public health significance other than *Ixodes scapularis* in Québec, Canada, *Plos One*, 13(8), e0201924.
- Giorgetta, M. A., Jungclaus, J., Reick, C. H., Legutke, S., Bader, J., Böttinger, M., ... Stevens, B. (2013). Climate and carbon cycle changes from 1850 to 2100 in MPI-ESM simulations for the Coupled Model Intercomparison Project phase 5, *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 5 (3), 572-597.
- Goddard, J. et Varela-Stokes, A. S. (2008). Role of the Lone Star tick *Amblyomma americanum* (L.), in human and animal diseases, *Veterinary Parasitology*, 160, 1-12.
- Gouvernement du Québec (2018) (Page consultée le 11 mai 2018). *Liste des maladies, infections et intoxications à déclaration obligatoire (MADO) à l'intention des médecins et autres professionnels de la santé*, [En ligne]. (<http://www.msss.gouv.qc.ca/professionnels/maladies-a-declaration-obligatoire/mado/demarche-pour-les-medecins/#etape-1>).
- Guisan, A. et Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models, *Ecology letters*, 8, 993-1009.

- Guiserix, M. (2009). *Mécanismes d'émergence des maladies infectieuses : étude par la modélisation du rôle de la protection de groupe, dans des populations hôtes homogènes ou structurées spatialement*. [En ligne] (<https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00705295/document>). Page consultée le 2 août 2017.
- Haile, D. G. et Mount, G. A. (1987). Computer simulation of population dynamics of the Lone Star Tick, *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae), *Journal of Medical Entomology*, 24, 356-359.
- Hazeleger, W., Severijns, C., Semmler, T., Ștefănescu, S., Yang, S., Wang, X., ... Bougeault, P. (2010). EC-Earth. A seamless Earth-system prediction approach in action, *Bulletin of American Meteorological Society*, 91(10), 1357-2364.
- Heitman, K. N., Scott Dahlgren, F. S., Drexler, N. A., Massung, R. F. et Behravesh, C. B. (2016). Increasing Incidence of Ehrlichiosis in the United States: A Summary of National Surveillance of Ehrlichia chaffeensis and Ehrlichia ewingii Infections in the United States, 2008–2012, *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 94 (1), 52-60.
- Hernández-Díaz, L., Laprise, R., Sushama, L., Martynov, A., Winger, K., et Dugas, B. (2013). Climate simulation over the CORDEX-Africa domain using the fifth generation Canadian Regional Climate Model (CRCM5), *Climate Dynamics*, 40(5–6), 1415–1433.
- High Performance Systems, Inc. (2014). STELLA version 10.0.2 [Logiciel, <http://www.hps-inc.com/>]. Lebanon: High Performance Systems, Inc.
- Holderman, C. J. et Kaufman, P. E. (2013). Lone star tick *Amblyomma americanum* (Linnaeus) (Acari: Ixodidae), *UF/IFAS extension*. [En ligne] (http://entnemdept.ufl.edu/creatures/urban/medical/lone_star_tick.htm). Page consultée le 17 mars 2017
- Husson, F., Lê, S. et Pagès, J. (2009). *Analyse de données avec R*. Rennes: Presses universitaires de Rennes.
- Hutchinson, M. F., Mckenney, D. W., Lawrence, K., Pedlar, J., Hopkinson, R., Milewska, E., et Papadopol, P. (2009). Development and testing of Canada-wide interpolated spatial models of daily minimum/maximum temperature and precipitation for 1961–2003, *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 48, 725–741.
- INSPQ. Institut National de Santé Publique du Québec (2016a) (Page consultée le 28 juin 2018). *Plan d'analyse de la surveillance intégrée de la maladie de Lyme*, [En ligne].

(https://www.inspq.qc.ca/sites/default/files/publications/2257_plan_analyse_surveillance_lyme.pdf).

- INSPQ. Institut National de Santé Publique du Québec (2016b) (Page consultée le 28 juin 2018). Rapport de surveillance de la maladie de Lyme et des autres maladies transmises par les tiques *Ixodes scapularis* au Québec entre 2004 et 2013, [En ligne]. (https://www.inspq.qc.ca/pdf/publications/2160_surveillance_maladies_ixodes_scapularis_quebec.pdf).
- IPCC. International Panel for Climate Change (2007). *Climate change 2007. Impacts, adaptation and vulnerability*. Cambridge University Press.
- IPCC. International Panel for Climate Change (2013). *Summary for Policymakers*. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press.
- IPCC. International Panel for Climate Change (2014). *Climate change 2014. Synthesis report*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Joly, D. (2014). Étude comparative de la température en forêt et en espace ouvert dans le parc naturel régional du Haut-Jura, *Climatologie*, 11, 19-33.
- Karmali, M. et Weinstock, D. (2016). Présentation de compte-rendu d'ateliers sur des maladies à transmission vectorielle émergentes et les milieux urbains, *Relevé des maladies transmissibles au Canada*, 42 (10), 220.
- Koch, H. (1983). Lone star ticks: Oviposition, egg hatch, and molting under naturally fluctuating ambient temperatures and humidities in the field, *Southwest Entomology*, 8, 1-5.
- Koch, K. et Burg, J. (2006). Relative abundance and survival of the tick *Amblyomma americanum* collected from sunlit and shaded habitats, *Medical and Veterinary Entomology*, 20 (2), 173-176.
- Kollars, T., Oliver, J., Lance A. et Kollars, P. (2000). Host Associations and Seasonal Activity of *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae) in Missouri, *Journal of Parasitology*, 86 (5), 1156-1159.
- Kupiainen, M., Jansson, C., Samuelsson, P., Jones, C., Willén, U., Wang, S. et Döscher, R. (2011). Rossby Centre regional atmospheric model, RCA4, *Climate research at the Rossby Centre*, may, [En ligne]. (<https://www.smhi.se/en/research/research-departments/climate-research-rossby-centre2-552/rossby-centre-regional-atmospheric-model-rca4-1.16562>).

- Laprise, R., Hernández-Díaz, L., Tete, K., Sushama, L., Šeparović, L., Martynov, A., ... Valin, M. (2013). Climate projections over CORDEX Africa domain using the fifth-generation Canadian Regional Climate Model (CRCM5), *Climate Dynamics*, 41(11), 3219–3246.
- Levin, M. L., Zemtsova, G. E., Killmaster, L. F., Snellgrove, A. et Schumacher, L. B. M. (2017). Vector competence of *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae) for *Rickettsia rickettsii*, *Ticks and Tick-borne Diseases*, 8, 615–622.
- Lindgren, E. et Gustafson, R. (2001). Tick-borne encephalitis in Sweden and climate change, *The Lancet*, 358 (9275), 16-18.
- Ludwig, A., Ginsberg, H. S., Hickling, G. J. et Ogden, N. H. (2016). A Dynamic Population Model to Investigate Effects of Climate and Climate-Independent Factors on the Lifecycle of *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae), *Journal of Medical Entomology*, 53 (1), 99-115.
- Maegli, A., Loy, J. D. et Cortinas, R. (2016). Note on *Ehrlichia chaffeensis*, *Ehrlichia ewingii*, and “*Borrelia lonestari*” infection in Lone Star Ticks (Acari: Ixodidae), Nebraska, USA, *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 7 (1), 154–158.
- Mangan, M. J., Foré, S. A et Hyun-Joo, K. (2018). Ecological modeling over seven years to describe the number of host-seeking *Amblyomma americanum* in each life stage in northeastern Missouri, *Journal of Vector Ecology*, 43(2), 271-284.
- Martynov, A., Laprise, R., Sushama, L., Winger, K., Šeparović, L., et Dugas, B. (2013). Reanalysis-driven climate simulation over CORDEX North America domain using the Canadian Regional Climate Model, version 5: Model performance evaluation, *Climate Dynamics*, 41(11–12), 2973–3005.
- McKenney, D. W., Hutchinson, M. F., Papadopol, P., Lawrence, K., Pedlar, J., Campbell, K., ... Owen, T. (2011). Customized spatial climate models for North America, *Bulletin of the American Meteorological Society*, 92, 1611–1622.
- MFFP. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (2016) (Page consultée le 28 juillet 2017). *La tularémie : une maladie qu'on peut éviter*, [En ligne] (<http://www.mffp.gouv.qc.ca/faune/sante-maladies/tularemie.jsp>).
- Miller, J. (2010). Species Distribution Modeling, *Geography Compass*, 4 (6), 490-509.
- Minigan, J. N., Hager, H. A., Peregrine, A. S. et Newman, J. A. (2018). Current and potential future distribution of the American dog tick (*Dermacentor variabilis*, Say) in North America, *Ticks and tick-borne diseases*, 9(2), 354-362.

- Monaghan, A. J., Moore, S. M., Sampson, K. M., Beard, C. B. et Eisen, R. J. (2015). Climate change influences on the annual onset of Lyme disease in the United States, *Ticks and Tick-borne Diseases*, 6 (5), 615-622.
- Monzón J. D., Atkinson, E. G., Henn, B. M. et Benach, J. L. (2016). Population and Evolutionary Genomics of *Amblyomma americanum*, an Expanding Arthropod Disease Vector, *Genome Biol. Evol.*, 8 (5), 1351-1360.
- Morineau, A. et Aluja-Banet, T. (2000). *Analyse en Composantes Principales (avec illustrations SPAD)*. Montreuil: Cisia Ceresta.
- Mount, G. A. et Haile, D. G. (1989). Computer simulation of population dynamics of the American Dog Tick (Acari: Ixodidae), *Journal of Medical Entomology*, 26 (1), 60-76.
- Mount, G. A., Haile, D. G., Davey, R. B. et Cooksey, L. M. (1991). Computer simulation of Boophilus Cattle Tick (Acari: Ixodidae) population dynamics, *Journal of Medical Entomology*, 28 (2), 223-240.
- Mount, G. A., Haile, D. G., Barnard, D. R. et Daniels, E. (1993) New version of LSTSIM for computer simulation of *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae) population dynamics, *Journal of Medical Entomology*, 30 (5), 843-857.
- NCEI. National Centers for Environmental Information (2018). *Data Tools: 1981-2010 Normals*, [En ligne], États-Unis. (<https://www.ncdc.noaa.gov/cdo-web/datatools/normals>). Page consultée le 23 mars 2018.
- NIAID. National Institute of Allergy and Infectious Diseases (2017) (Page consultée le 10 juillet 2018). NIAID Scientists Link Cases of Unexplained Anaphylaxis to Red Meat Allergy, [En ligne]. (<https://www.niaid.nih.gov/news-events/niaid-scientists-link-cases-unexplained-anaphylaxis-red-meat-allergy>).
- Ogden, N. H., Bigras-Poulin, M., O'callaghan, C. J., Barker, I. K., Lindsay, L. R., Maarouf, A., ... Charron, D. (2005). A dynamic population model to investigate effects of climate on geographical range and seasonality of the tick *Ixodes Scapularis*, *International Journal for Parasitology*, 35, 375-389.
- Ogden, N. H., Maarouf, A., Barker, I. K., Bigras-Poulin, M., Lindsay, L. R., Morshed, M. G., ... Charron, D. F. (2006). (2006). Climate change and the potential for range expansion of the Lyme disease vector *Ixodes scapularis* in Canada, *International Journal for Parasitology*, 36, 63-70.
- Ogden, N.H., Lindsay, L.R., Morshed, M., Sockett, P.N. et Artsob, H. (2009). The emergence of Lyme disease in Canada, *CMAJ*, 180 (12), 1221-1222.

- Ogden, N. H et Lindsay, L. R. (2016). Effects of Climate and Climate Change on Vectors and Vector-Borne Diseases: Ticks Are Different, *Trends in Parasitology*, 32 (8), 646-656.
- OMS. Organisation mondiale de la santé (2015) (Page consultée le 20 novembre 2016). *Protéger la santé face au changement climatique : évaluation de la vulnérabilité et de l'adaptation*, [En ligne]. (http://apps.who.int/iris/bitstream/10665/151810/1/9789242564686_fre.pdf?ua=1&etua=1).
- Ostfeld, R. S. et Brunner, J.L. (2015). Climate change and Ixodes tick-borne diseases of humans, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 370 (1665), 1-12.
- Peel, M. C., Finlayson, B. L. et McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification, *Hydrology and Earth System Sciences*, 11, 1633-1644.
- Peñalver, E., Arillo, A., Delclòs, X., Grimaldi, D. A., Anderson, S.R., Nascimbene, P.C. et Pérez-de la Fuente, R. (2017). Ticks parasitised feathered dinosaurs as revealed by Cretaceous amber assemblages, *Nature Communications*, 8, 1924, 1-13.
- Perez-Eid, C. et Gilot, B. (1998). Les tiques : cycles, habitat, hôtes, rôle pathogène, lutte, *Méd Mal Infect.*, 28, 335-43.
- Pérez-Eid, C. (2007). *Les tiques : identification, biologie, importance médicale et vétérinaire*. Paris : Édition Lavoisier.
- Peterson, S., et Richmond, B. (1996). *STELLA Research Technical Documentation*, Hanover: High Performance Systems, Inc.
- Plouffe, D., Bourgeois, G., Audet, R. et Lepage, M. P. (2011). *Indices agroclimatiques pour faciliter la prise de décision en agriculture*. Communication donnée à Hôtel et Suites Le Dauphin, Drummondville.
- Raftery, A. E., Zimmer, A., Frierson, D. M. W., Startz, R. et Liu, P. (2017). Less than 2 C warming by 2100 unlikely, *Nature Climate Change*, 7, 637-640.
- R Foundation for Statistical Computing (2017). R, version 3.4.0 [Logiciel, <https://www.R-project.org>]. Vienna: The R foundation.
- Richmond, B. (2004). *An Introduction to Systems Thinking with STELLA*. Lebanon: isee systems, inc.

- Rizzoli, A., Silaghi, C., Obiegala, A., Rudolf, I., Hubálek, Z., Földvári, G., ... Kazimírová, M. (2014). *Ixodes ricinus* and its transmitted pathogens in urban and peri-urban areas in Europe: new hazards and relevance for public health, *Frontiers in Public Health*, 2 (251), 1-26.
- Romero-Lankao, P., Smith, J. B., Davidson, D. J., Diffenbaugh, N. S., Kinney, P. L., Kirshen, P., ... Villers-Ruiz, L. (2014). North America, in Barros, V.R *et al.* (eds.): *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ross, P. H. et Milne, A. D. (1904) Tick Fever, *Br Med J.*, 2 (2291),1453–1454.
- Samish, M. et Rehacek, J. (1999). Pathogens and predators of ticks and their potential in biological control, *Annu. Rev. Entomol.*, 44, 159-182.
- Sanson, T. G. (2016). *Tick-Borne Diseases*, Medscape, octobre, [En ligne]. (<https://emedicine.medscape.com/article/786652-overview>). Page consultée le 6 février 2018.
- Savage, H. M., Godsey Jr, M. S., Panella, N. A., Burkhalter, K. L., Ashley, D. C., Lash, R. R., ... Nicholson, W. L. (2016). Surveillance for Heartland Virus (Bunyaviridae: *Phlebovirus*) in Missouri during 2013: first detection of virus in adults of *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae), *Journal of Medical Entomology*, 53 (3), 607.
- Scinocca, J. F., Kharin, V. V., Jiao, Y., Qian, M. W., Lazare, M., Solheim, L., et Dugas, B. (2016). Coordinated global and regional climate modelling. *Journal of Climate*, 29, 17 -35.
- Šeparović, L., Alexandru, A., Laprise, R., Martynov, A., Sushama, L., Winger, K., ... Valin, M. (2013). Present climate and climate change over North America as simulated by the fifth-generation Canadian Regional Climate Model (CRCM5), *Climate Dynamics*, 41(11–12), 3167–3201.
- Slansky Jr., F. et Rodriguez, J. G. (1986). *Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates*. USA: John Wiley & Sons.
- SMHI. Swedish Meteorological and Hydrological Institute (2011). About the Rossby Centre, [En ligne]. (<https://www.smhi.se/en/research/research-departments/climate-research-rossby-centre2-552/about-rossby-centre-1.8341>). Page consultée le 6 juin 2018.
- Smith, H.J. (2012). *Tiques. Parasites de l'homme et du chien au Canada*. [En ligne] (<https://archive.org/details/tiquesparasitesd1446smit>). Page consultée le 4 avril 2017.

- Sparagano, O.A.E., Allsopp, M.T.E.P., Mank, R.A., Rijpkema, S.G.T., Figueroa, J.V. et Jongejan, F. (1999). Molecular detection of pathogen DNA in ticks (Acari: Ixodidae): A review, *Experimental & Applied Acarology*, 23 (12), 929–960.
- Springer Y. P., Eisen, L., Beati, L., James, A. M. et Eisen, R. J. (2014). Spatial Distribution of Counties in the Continental United States with Records of Occurrence of *Amblyomma americanum* (Ixodida: Ixodidae), *Journal of Medical Entomology*, 51(2), 342-351.
- Springer Y. P., Jarnevich, C. S., Barnett, D. T., Monaghan, A.J. et Eisen, R. J. (2015). Present-day and future distribution of *Americanum*. Modeling the present and future geographic distribution of the Lone Star Tick, *Amblyomma Americanum* (Ixodida: Ixodae), in the Continental United States, *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 93 (4), 875 – 890.
- Stott, P. A., Tett, S. B. F., Jones, G. S., Allen, M. R., Ingram, W. J. et Mitchell, J. F. B. (2000). Anthropogenic and natural causes of twentieth century temperature change, *Space Science Reviews*, 94, 337–344.
- Stromdahl, E. Y., Nadolny, R. M., Hickling, G. J., Hamer, S. A., Ogden, N. H., Casal, C., ... Pilgard, M. A. (2018). *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae) ticks are not vectors of the Lyme disease agent, *Borrelia burgdorferi* (Spirocheatales: Spirochaetaceae): a review of the evidence, *Journal of Medical Entomology*, 55 (3), 501-514.
- Sutherst, R. W. et M. J. Dallwitz. (1979). Progress in the development of a population model for the cattle tick *Boophilus microplus*, in Piffil, E. (eds.) *Proceedings of the 4th International Congress of Acarology*. Budapest: Akadémiai Kiadó.
- Thuiller, W. (2004). Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change, *Global Change Biology*, 10, 2020-2027.
- USNO. The United States Naval Observatory (2015). *Duration of daylight/ Darkness table for one year*, [En ligne]. (http://aa.usno.navy.mil/data/docs/Dur_OneYear.php#notes). Page consultée le 4 juin 2018.
- Van Vuuren, D. P., Edmonds, J., Kainuma, M., Riahi, K., Thomson, A., Hibbard, K., ... Masui, T. (2011). The representative concentration pathways: an overview, *Climatic Change*, 109, 5-31.
- Victor, D. G., Akimoto, K., Kaya, Y., Yamaguchi, M., Cullenward, D. et Hepburn, C. (2017). Prove Paris was more than paper promises, *Nature*, 548, 25-27.

- Villeneuve, A. (2012) *Les tiques, mieux les connaître, mieux s'en protéger*. [En ligne] (http://servicediagnostic.com/wp-content/uploads/2015/06/labo_parasito_tiques.pdf). Page consultée le 18 novembre 2016.
- Vincent, L. A., Wang, X. L., Milewska, E. J., Wan, H., Yang, F., et Swail, V. (2012). A second generation of homogenized Canadian monthly surface air temperature for climate trend analysis, *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 117(D18).
- von Storch, H., Zorita, E. et Cubasch, U. (1993). Downscaling of global climate change estimates to regional scales: an application to Iberian rainfall in wintertime, *Journal of Climate*, 6, 1161–1171.
- Watson, D.F. et Philip, G.M. (1985) A Refinement of Inverse Distance Weighted Interpolation. *Geoprocessing*, 2, 315-327.
- WCRP CORDEX. World Climate Research Program Coordinates Regional Climate Downscaling Experiment (2018). *What is regional downscaling?* [En ligne]. (<http://www.cordex.org>). Page consultée le 23 mars 2018.
- WHO. World Health Organization (2008) (Page consultée le 10 juillet 2018). *Sixty-first World Health Assembly. Resolutions and decisions*, [En ligne]. (http://apps.who.int/gb/ebwha/pdf_files/WHA61-REC1/A61_REC1-en.pdf).
- Willis, D., Carter, R., Murdock, C. et Blair, B. (2012). Relationship between habitat type, fire frequency, and *Amblyomma americanum* populations in east-central Alabama, *Journal of Vector Ecology*, 37 (3), 373-381.
- Xia, Y., Mitchell, K., Ek, M., Sheffield, J., Cosgrove, B., Wood, E., et Mocko, D. (2012). Continental-scale water and energy flux analysis and validation for the North American Land Data Assimilation System project phase 2 (NLDAS-2): 1. Intercomparison and application of model products, *Journal of Geophysical Research (Atmospheres)*, 117, D03109.