MODÉLISATION DE LA DYNAMIQUE FUTURE DE LA RAGE DU RENARD ARCTIQUE ET GESTION DU RISQUE ASSOCIÉ

Étude sous la direction de :
Patrick Leighton, Université de Montréal

Mars 2023

Les résultats et opinions présentés dans cette publication sont entièrement la responsabilité des auteurs et n'engagent pas Ouranos ni ses membres.

Ce projet est financé par le gouvernement du Québec et répond aux objectifs du Plan pour une économie verte 2030.

Ouranos

Ressources naturelles Canada Natural Resources Canada

Canada

Québec

Table des matières

1. Introduction **4**

2. Contexte / objectifs **4**

Contexte **4**

Objectifs **4**

3. Cadre théorique / compte-rendu de la revue de la littérature **4**

4. Méthodologie / données **8**

5. Résultats **14**

6. Analyse et discussion **26**

7. Conclusion et recommandations **26**

8. Références **27**

Annexes **31**

Annexe 1 : Exemple de paysage virtuelle pour les simulations présentant les cellules du modèle dans le nord du Québec. 31

Annexe 2 : Tableau des paramètres de ARM pouvant être définis par l'utilisateur. 31

1. Introduction

La faune est appréciée pour des raisons culturelles, nutritionnelles, économiques et écologiques dans les collectivités du Nord du Canada (Chan et al., 2006). Bien que la faune récoltée représente une source importante de sécurité alimentaire, elle peut également être une source d'exposition humaine aux zoonoses (maladies qui se transmettent entre les animaux et les personnes) (Cutler, Fooks, & Van der Poel, 2010). De plus, une interaction fréquente avec la faune dans les communautés du Nord augmente le risque de transmission directe de maladies zoonotiques telles que la rage de la faune infectée aux animaux domestiques et aux humains. Le réchauffement climatique est un moteur particulièrement important du changement des écosystèmes dans l'Arctique, tout comme les activités anthropiques telles que l'augmentation des activités de navigation, le développement des ressources et l'augmentation des populations humaines et d'animaux de compagnie (Cramer, Yohe, & Field, 2014). L'objectif principal de notre projet est de mieux comprendre les risques actuels pour la santé causés par la rage du renard arctique dans les communautés nordiques et comment ils sont susceptibles de changer avec le temps dans un climat qui se réchauffe rapidement.

2. Contexte / objectifs

Contexte :

Le renard arctique (*Vulpes lagopus)* vit dans les régions nordiques. En hiver, il peut voyager sur plusieurs centaines de kilomètres sur la banquise afin de se nourrir (Elmhagen, Tannerfeldt, Verucci, & AngerbjoÈrn, 2000). Une autre espèce de renard, le renard roux (*Vulpes vulpes*), est également présente dans l'Arctique. La présence du renard roux limiterait la distribution au sud du renard arctique (Gallant, Slough, Reid, & Berteaux, 2012). La rage, une maladie mortelle pour l'homme persiste dans sa principale espèce réservoir, le renard arctique, mais les renards roux peuvent aussi être infectés et transmettre la maladie plus au sud, comme cela a déjà été observé (Tabel, Corner, Webster, & Casey, 1974).

Dans les régions arctiques, la banquise ainsi que la couverture neigeuse terrestres sont affectées par les changements climatiques (Berteaux et al., 2016; Laidre et al., 2015). En plus de ces effets physiques, l'ensemble de l'écosystème terrestres et ses chaines trophiques sont affectés (Meltofte et al., 2013). Le réchauffement climatique pourrait donc modifier la disponibilité de nourriture des renards arctiques et affecter leurs déplacements sur la banquise (Lai, Bêty, & Berteaux, 2017). Des températures plus clémentes pourraient également permettre aux renards roux de remonter plus au nord (Gallant, Lecomte, & Berteaux, 2020) et potentiellement de s'infecter au contact de renards arctiques amenant ainsi la rage arctique dans le sud du Québec (Simon et al., 2020; Simon et al., 2019) .

Objectifs :

- Tester les associations entre les variables explicatives climatiques et météorologique et les épisodes de rage en utilisant les séries temporelles disponibles.
- Produire un modèle épidémiologique couplé aux données climatiques.
- Transférer les connaissances ainsi obtenues pour améliorer la gestion de la rage arctique.

3. Cadre théorique / compte-rendu de la revue de la littérature

Depuis ces dernières années, l'ensemble de la Terre subit des changements climatiques de grande ampleur dû à des changements persistants d'origines anthropiques (Blunden, Arndt, & Baringer, 2011). Ces changements se caractérisent à la fois par une augmentation des températures de l'ensemble de la planète mais aussi une variabilité des paramètres climatiques de plus grande amplitude (Cassou & Guilyardi, 2007). Ces changements climatiques varient d'un endroit à l'autre de la planète. Les régions arctiques sont particulièrement impactées par l'augmentation des températures (Descamps et al., 2017). Cette augmentation entraîne différents impacts sur l'écosystème des régions arctiques. Par exemple, au niveau de la glace, la banquise voit son épaisseur s'amincir et les dates d'apparition et de disparition de la banquise sur l'eau libre sont de plus en plus rapprochées (Laidre et al., 2015). Les pluies verglaçantes sont de plus en plus fréquentes, affectant la qualité et la quantité de neige (Berteaux et al., 2016). Les communautés végétales sont impactées par ces changements : la limite des arbres remonte vers le Nord et la productivité primaire des écosystèmes augmente (Meltofte et al., 2013).

En Arctique, le réseau trophique est gouverné par d'importantes forces de prédation (Legagneux et al., 2014) qui impactent les dynamiques de population des herbivores. Par exemple, les lemmings, petits rongeurs vivants dans l'Arctique, présentent des cycles de 4 ans dû à un équilibre prédateur-proie dynamique incluant les lemmings, les renards et les oiseaux de proies (MacPherson, 1959). Les conditions hivernales sont critiques pour les lemmings, une neige épaisse et de bonne qualité les aide à s'abriter et à se reproduire (Kausrud et al., 2008). Avec le réchauffement climatique, les lemmings ont de plus en plus de mal à trouver des conditions de reproduction adéquates et leurs pics de population sont de plus en plus rares (Ims, Henden, & Killengreen, 2008). Cela risque d'affecter par rétrocontrôle l'ensemble de cet équilibre prédateur-proies. En modifiant les écosystèmes et les chaines trophiques, les changements climatiques ont un effet direct sur les espèces animales sauvages (Wookey et al., 2009). Certaines espèces sont ainsi amenées à disparaitre complétement, d'autres tirent avantage de ces changements pour accéder à de nouveau territoires ou de nouvelles ressources (Descamps et al., 2017). Les espèces migrantes vers de nouveaux territoires, peuvent entrer en compétition avec d'autres espèces natives des régions nouvellement colonisées. La compétition peut ainsi être directe : compétition pour des ressources alimentaire, prédation, appropriation de tanières ou indirecte via l'introduction de maladies (Meltofte et al., 2013).

L'augmentation d'interaction entre des espèces auparavant éloignées permettent aux maladies d'entrer en contact avec de nouveaux hôtes (Githeko, Lindsay, Confalonieri, & Patz, 2001). Les maladies vont ainsi voir leurs aires de répartitions modifiées en même temps que celles de leurs vecteurs. Dans l'Arctique, les zoonoses, c'est-à-dire les maladies transmissibles entre les humains et les animaux, représentent des infections émergentes d'importance majeure (Jenkins, Schurer, Simon, Bachand, & Stephen, 2016). La dynamique de ces infections est complexe, comportant souvent de multiples réservoirs, vecteurs ou modes de transmission qui peuvent être influencés par les changements climatiques (Germain et al., 2019).

La maladie la plus préoccupante actuellement dans le nord Québécois est la rage arctique (Aenishaenslin et al., 2014). Il s'agit d'une zoonose transmise par les mammifères. C'est une maladie grave et mortelle pour l'homme, qui est causée par un virus de la famille des Rhabdoviridae et du genre des Lyssavirus (Berche, 2007). Ce virus provoque une encéphalite irréversible. L'incidence de la rage dans l'Arctique canadien varie dans l'espace et le temps : des cycles sont observés dans certaines régions alors que d'autres sont totalement exemptes de la maladie (Hueffer, Parkinson, Gerlach, & Berner, 2013). La rage arctique est un problème de santé publique en grande partie à cause du nombre élevé de chiens en liberté non vaccinés dans les villages Inuits (Aenishaenslin et al., 2014) qui exposent ainsi les humains à un risque de morsure par un animal rabique.

La rage arctique persiste dans sa principale espèce réservoir, le renard arctique (*Vulpes lagopus*) (Mørk & Prestrud, 2004), malgré le fait que la densité de renards arctiques soit plus faible que celle nécessaire aux renards roux pour maintenir l'infection dans la population (Smith, O'Nions, Schilling, Unni, & Bender, 1981). Le renard arctique est un petit canidé se nourrissant principalement de petits rongeurs et de carcasses de plus gros mammifères (Simon et al., 2020). En hiver, il peut voyager sur plusieurs centaines de kilomètres dans la toundra et sur la banquise afin de se nourrir de restes animaux (Lai, Bêty, & Berteaux, 2015). Jusqu'à 40 renards ont ainsi été observés se nourrissant sur la même carcasse (Pamperin, Follmann, & Person, 2008).

L'écologie du renard arctique est complexe et n'est pas encore totalement comprise (Berteaux et al., 2017). La disponibilité de la ressource est primordiale pour expliquer la dynamique de population des renards arctiques mais aussi leurs mouvements (Lai et al., 2015). Les renards qui vivent à proximité d'un point de ressource bougent moins et ont un comportement plutôt résident, alors que les renards qui ont accès à peu de nourriture présentent un comportement exploratoire en hiver et en été s'ils ne sont pas reproducteurs (Lai et al., 2015). Deux écotypes présentant un continuum de comportement sont observés au sein des renards arctiques : ceux se situant à l'intérieur des terres, se nourrissant de lemmings (Elmhagen et al., 2000) et ceux se situant sur les côtes et se nourrissant principalement de restes d'animaux marins (Angerbjörn, Hersteinsson, & Tannerfeldt, 2004).

Le renard roux (*Vulpes vulpes*) est également présent dans l'Arctique canadien. Plus gros et ayant besoin de davantage de calories que le renard arctique, sa distribution est limitée par l'abondance de ressources (Gallant, Lecomte, & Berteaux, 2019). Ces deux espèces entrent en concurrence car elles occupent la même niche écologique, le renard roux excluant localement le renard arctique (Hersteinsson & Macdonald, 1992). La rage arctique peut passer du réservoir renard arctique au renard roux puis se maintenir dans ce réservoir. Des incursions de la rage arctique vers le sud du Québec, via les renards roux, sont ainsi documentées depuis les années 1945 (Tabel et al., 1974). Des températures plus clémentes pourraient permettre aux renards roux de remonter plus au nord. Ces changements auront un impact direct sur les incursions de la rage dans le sud du Québec.

En résumé, on peut faire l'hypothèse que le réchauffement climatique a ou va modifier la qualité de l'habitat du renard, la disponibilité de leurs sources de nourriture et leurs déplacements. La fréquence d'épidémies et la persistance de la rage arctique sont potentiellement expliquées par les mouvements des renards et le nombre de renards présents localement (Hueffer et al., 2013). Avec le réchauffement climatique, la période où la mer est recouverte de glace risque d'être de moins en moins longue (Laidre et al., 2015), ce qui pourrait impacter la connectivité des renards et stopper le cycle d'infection/réinfection à l'échelle de l'Amérique du nord. Ainsi, le réchauffement climatique pourrait avoir, dans les années à venir, une très forte incidence sur la dynamique de rage dans l'Arctique à large et à fine échelle (Figure 1).

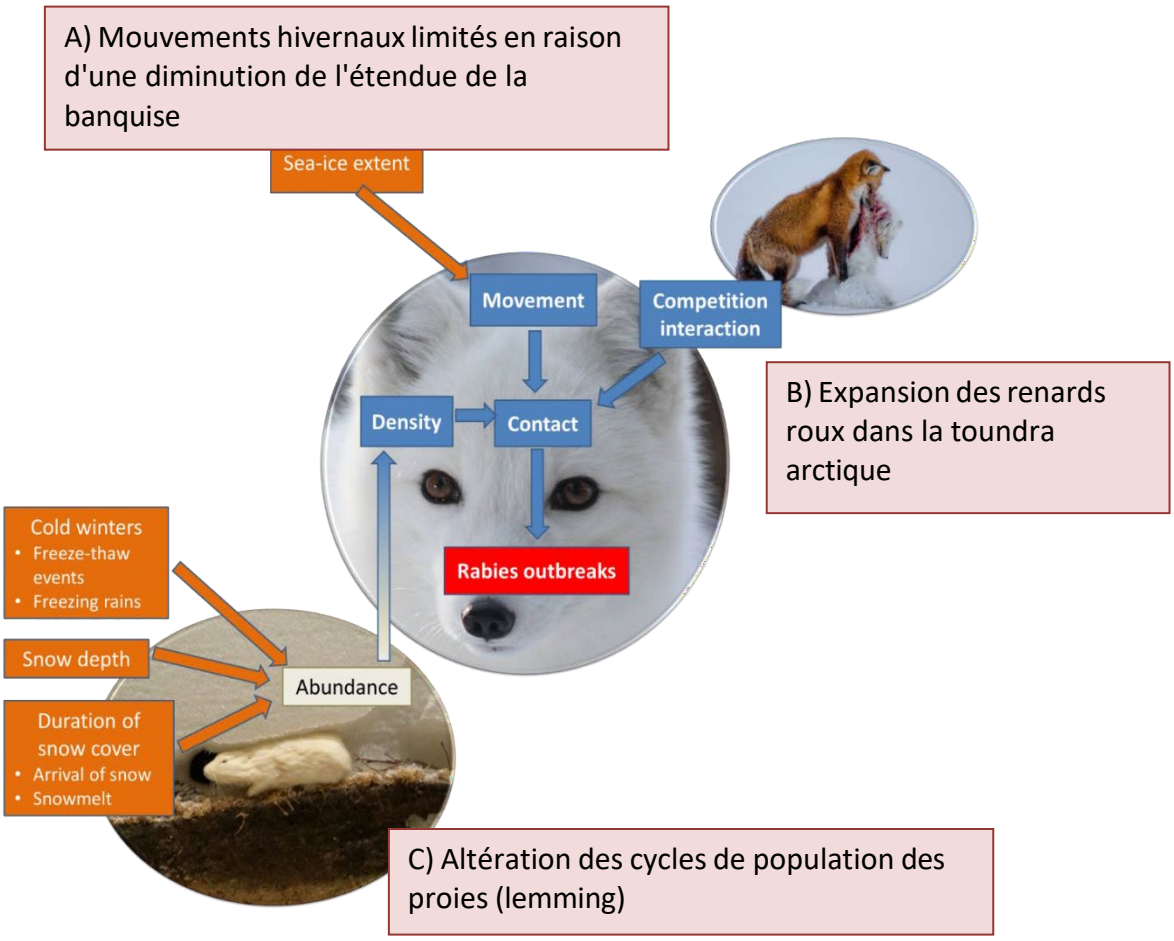


Figure 1 : Les impacts potentiels du réchauffement climatique sur la rage dans l'Arctique comprennent : A) des déplacements hivernaux restreints limitant la transmission de la rage, B) des interactions plus fréquentes entre les renards arctiques et roux menant à des épidémies de rage plus intenses et plus fréquentes, et C) la disparition des cycles de proies résultant en une dynamique de la rage plus stable. Simon *et al.* (2020).

Récolter des données de qualité sur l'écologie des espèces et des épidémies dans le Grand Nord est extrêmement compliqué. En effet, il s'agit de territoires vastes et peu peuplés, difficiles d'accès. Les épidémies y sont donc rarement détectées et le travail de terrain y est complexe et coûteux voire impossible l'hiver (Mørk & Prestrud, 2004). Dans un tel contexte, l'utilisation de modèles mathématiques s'appuyant sur les données existantes est donc une méthode de choix pour étudier les processus écologiques dans ces régions.

4. Méthodologie / données

Le projet a s'est déroulé en 7 grandes étapes.

Étape 1 : Analyse statistique des données de surveillance de la rage.

Cette étape consistait à tester les associations entre les variables explicatives climatiques et météorologique et les épisodes de rage et utilisant les séries temporelles disponible à l'échelle canadienne. Nous avons utilisé la base de données fournie par l'Agence canadienne d'inspection des aliments (ACIA) à travers son système de surveillance passive pour le Nord du Québec, le Labrador, le Nunavut et les Territoires du Nord-Ouest de 1953 à 2012. Les données météorologiques provenant d'Environnement Canada ont été extraites de 1971 à 2008 pour les 10 communautés du Nunavut et des Territoires du Nord-Ouest où il y avait suffisamment de données : précipitations (pluie et neige), température moyenne et écart de température, profondeur de neige. Le Service canadien des glaces a fourni les données de maximum de concentration des glaces de mer pour la période 1971 à 2012.

Nous avons utilisé un modèle de régression logistique pour modéliser le nombre de cas de rage parmi les échantillons soumis par mois et par communauté en fonction des variables météorologiques et de la concentration maximale des glaces de mer. Pour tenir compte de la période d'incubation du virus (période entre l'infection et le développement de symptômes de rage), ces évènements ont été considérées avec un délai de 1 à 6 mois. Afin de corriger pour d'éventuels effets confondants de la densité des renards, de la saison et de l'effort de soumission, nous avons incorporé au modèle les données de trappe des renards arctiques de 1953 à 2010, la saison, ainsi que la taille de la population dans la communauté d'après le recensement de 2006 de Statistiques Canada.

Étape 2 : Modélisation compartimentale dynamique de la rage arctique.

Nous avons ensuite construit un modèle compartimental SEIR (Susceptible, Exposé, Infecté et Résistant) qui visait à 1) identifier les caractéristiques générales de la transmission du virus de la rage et l'importance de différents paramètres dans la persistance de la rage chez les renards arctiques ; et 2) étudier le rôle du cycle des populations de renards arctiques et le degré d'interaction interspécifique qui en résulte avec les renards roux sur la transmission et la persistance de la rage.

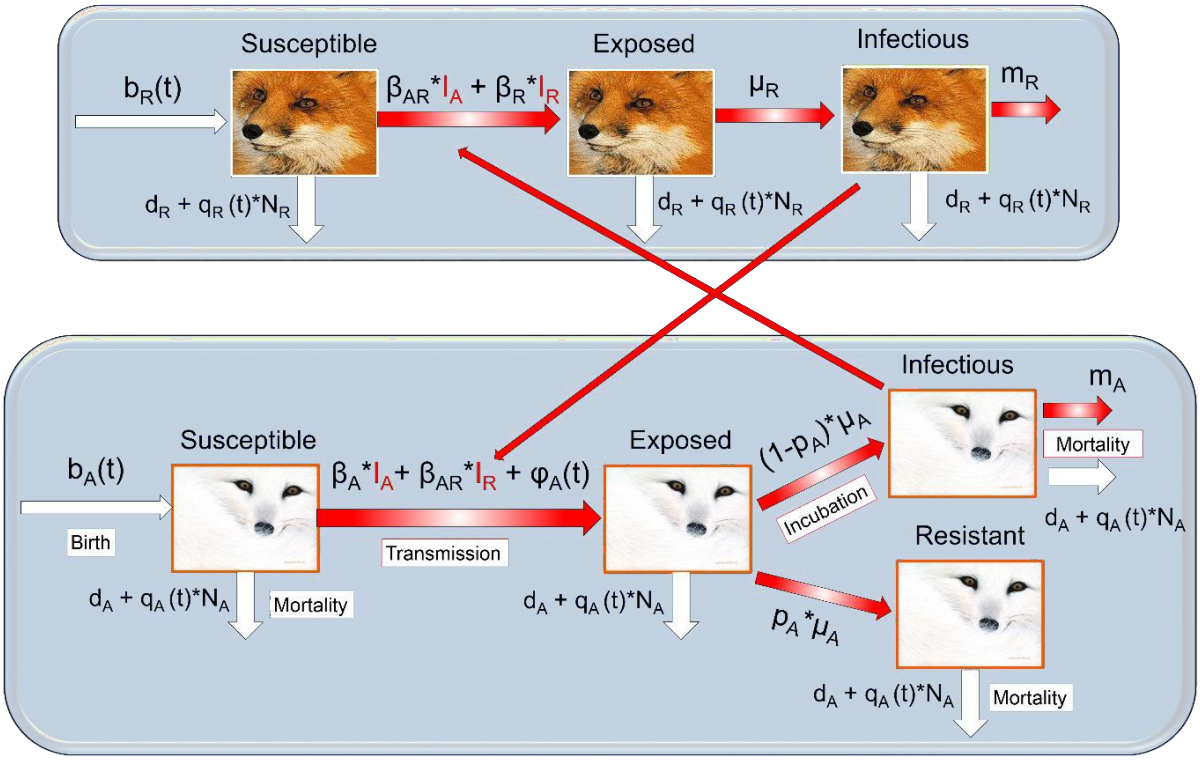


Figure 2 : Un modèle compartimental SEIR (Susceptible, Exposé, Infecté et Résistant) simulant la transmission du virus de la rage dans une population de renards arctiques (*Vulpes lagopus*) interagissant avec une population sympatrique de renards roux (*Vulpes vulpes*), où A et R désignent respectivement le renard arctique et le renard roux. Les débits entre les différents compartiments sont représentés par de larges flèches rouges et blanches, décrivant respectivement les processus infectieux et non infectieux. Les modèles de renard roux et de renard arctique sont reliés par les compartiments infectés (minces flèches rouges) avec la transition entre les renards sensibles et infectés en fonction du nombre d'individus infectés des deux espèces de renards. Simon, Tardy *et al.* (2019)

Les paramètres démographiques et épidémiologiques sont les suivants : le taux de natalité moyen par renard indépendant de la densité (b), le coefficient de transmission (β), le taux de passage par individus de l'état d'incubation à l'état infectieux (μ), le taux de mortalité des renards enragés (m), le taux de mortalité moyen par habitant en fonction de la densité (d), le coefficient de compétition intraspécifique (q) et la taille de la population de renards (N) (Simon, Tardy et al. 2019).

Étape 3 : Modélisation spatialement explicite individu-centré de la rage arctique (ARM).

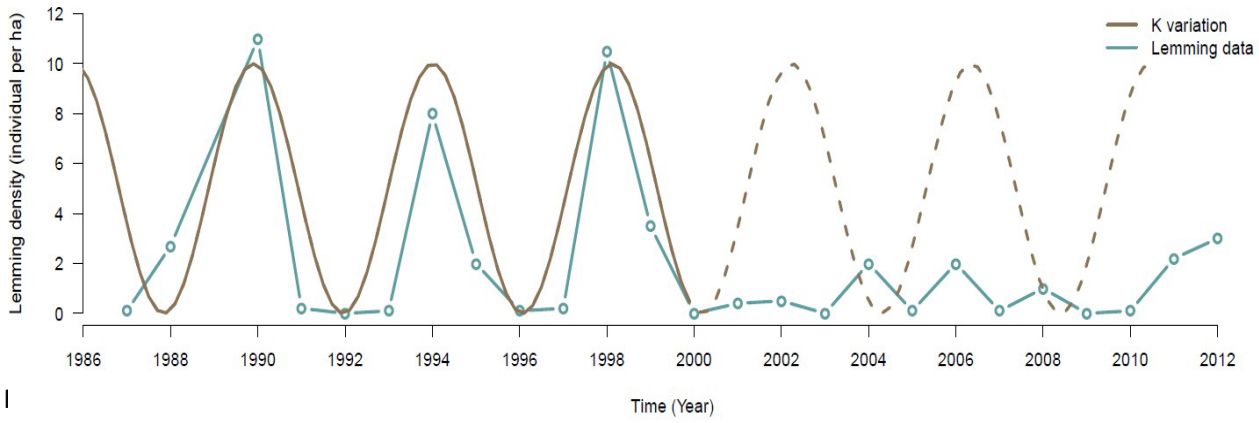
Pour évaluer le risque de rage dans l'arctique canadien de manière fine, nous avons adapté l'Ontario Rabies Model (ORM) (Tinline, Ball, Broadfoot, & Pond, 2007), un modèle utilisé avec succès pour la rage du raton laveur au Canada (Newton et al., 2019) et ayant démontré que l'hétérogénéité spatiale peut créer des refuges démographiques qui facilitent le maintien de la rage (Rees, Pond, Tinline, & Bélanger, 2013), à la situation de la rage du renard. Pour la réalisation des différents objectifs de ce projet, le modèle adapté au renard arctique a été renommé Arctic Rabies Model (ARM). Il s'agit d'un modèle mathématique, stochastique, individu-centré, spatialement et temporellement explicite. Chaque renard est ainsi simulé sur une carte virtuelle représentant notre zone d'étude, par exemple le Nord du Québec (Annexe 1). La carte virtuelle est divisée en cellules hexagonales constituant l'unité spatiale du modèle, qui pour le renard arctique correspond à une aire de vie moyenne haute de 60 km² (Simon et al., 2020). Chaque cellule peut

accueillir un certain nombre de renards selon les ressources disponible. Ce nombre de renards est la capacité d'accueil de la cellule, noté K. Les valeurs de K contrôlent la croissance de la population de chaque cellule par un ajustement hebdomadaire de la probabilité de mortalité. L'unité de temps est la semaine, les renards peuvent effectuer à ce moment-là un certain nombre de comportements, définis par l'utilisateur (Annexe 2). Il est notamment possible de paramétrer le modèle afin de simuler une transmission biparentale d'allèles non soumis à la sélection naturelle afin de suivre les animaux. Le modèle étant stochastique, certains évènements surviennent avec une probabilité tirée dans une loi probabiliste (par exemple, la probabilité de se déplacer sur un certain nombre de cellule lors des mouvements). Chaque simulation est donc unique. Les premières simulations ont eu lieu dans un paysage virtuel circulaire de façon à explorer de manière générale les mécanismes de persistance dans un contexte spatialement explicite.

Étape 4 : Simulation des conséquences des changements écosystémiques sur la rage arctique sur ARM.

Avec le modèle ARM développé et paramétré, nous avons simulé les conséquences de plusieurs changements écosystémiques liés au réchauffement climatique sur la dynamique de la rage au Nunavik/Labrador. Afin de modéliser la capacité d'accueil (K) en termes des ressources alimentaires pour les deux écotypes de renard, nous différencierons deux types de cellule : celles situées au centre dont le K est moins important et fluctue, et celles situées sur l'extérieur dont le K est supérieur et non fluctuant. Les premières cellules correspondent aux renards de l'intérieur se nourrissant de lemmings, les secondes, aux renards de la côte se nourrissant de restes d'animaux marins. Nous paramétrerons la fluctuation du K des cellules centrales en fonctions des données de captures de lemming d'études terrains à long terme (Gilg, Hanski, & Sittler, 2003) (Figure 3).

Les premières simulations effectuées ont été faites sur un écosystème où la ressource fluctue pour les renards de l'intérieur selon les abondances de lemming observées (Gilg et al., 2003) et est stable pour les renards de l'extérieur (Figure 4). Nous avons travaillé dans un deuxième temps sur des simulations où la ressource des renards de l'intérieur devient moins sporadique et diminue en réponse au réchauffement climatique (Kausrud et al., 2008). La structure spatio-temporelle des vagues d'épidémie de rage et de la population de renard a été comparée entre les différentes simulations.



l

Figure 3 : cyclicité observée (en bleu) lors d'étude terrain de capture de lemmings à long terme (Gilg et al., 2003) et simulée (en marron), selon la formule (16+sin((4.8*x)/pi)) dans ARM.

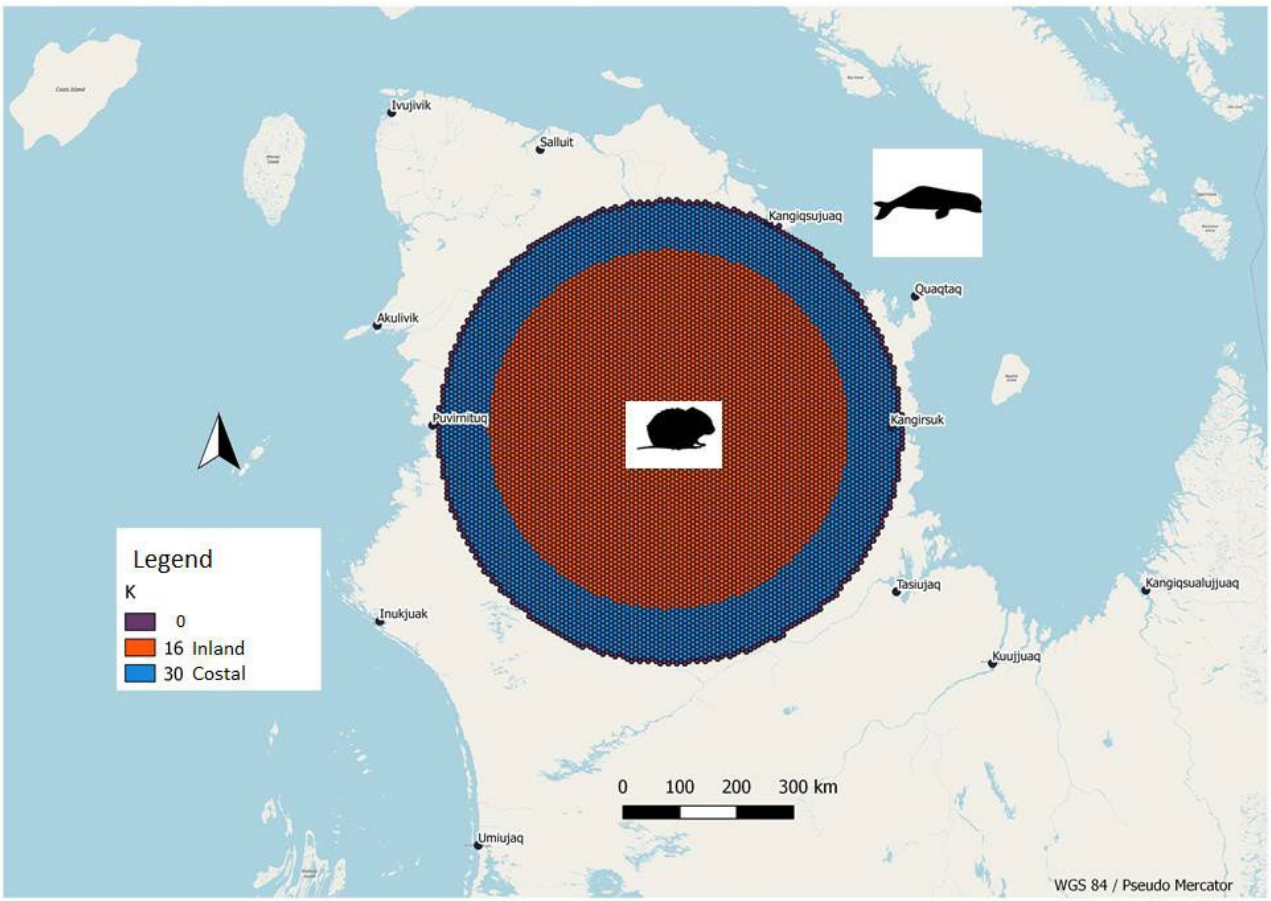


Figure 4 : Carte présentant le paysage virtuel utilisé lors des simulations, les cellules de l'intérieur des terres sont en rouge et celles de l'extérieur en bleu.

Étape 5 : Identification des stratégies de déplacement à large échelle chez le renard arctique

Les déplacements des animaux ont d'importantes répercussions sur la transmission et la propagation de maladies infectieuses (Fèvre, Bronsvoort, Hamilton, & Cleaveland, 2006). Pour incorporer plus de réalisme écologique dans notre modèle ARM, nous devions identifier les stratégies de déplacement à large échelle du renard arctique. Dans l'ancienne version de ORM, les individus simulés se déplaçaient dans des cellules selon une distance de dispersion sans tenir compte de l'influence des caractéristiques du paysage. En se basant sur des approches populaires utilisant le déplacement net élevé au carré (« net squared displacement ») pour caractériser les différentes stratégies de déplacement des animaux à large échelle (Bastille-Rousseau et al., 2016; Bunnefeld et al., 2011), nous avons, dans un premier temps, analysé les déplacements de renards arctiques à partir de données de suivi télémétrique (Lai et al., 2017). Ensuite, nous avons simulé les stratégies de déplacement observées chez les renards arctiques en utilisant des modèles de marches aléatoires corrélées ou biaisées vers un site d'attraction (par exemple, des sites de ressources ou tanières). Les données de suivi télémétrique ont été fournies par l'équipe de recherche du Pr. Dominique Berteaux (Université du Québec à Rimouski) et recueillies sur l'île Bylot, Nunavut, Canada. Les modèles de marches aléatoires corrélées et biaisées vers un site d'attraction qui ont été utilisés pour simuler les différents modes de déplacement seront incorporés dans ARM.

Étape 6 : Développement de modèle permettant la simulation efficace à large échelle.

La sixième partie portant sur l'intégration des résultats des parties précédentes dans un modèle épidémiologique, prenant en compte les scénarios de réchauffement climatique, pour prédire les futures dynamiques de rage et les risques pour la santé publique a nécessité des changements assez importants au niveau de la structure du modèle. Afin d'orienter et de réaliser ces changements nous avons mis en place un plan de développement informatique. Un étudiant spécialisé en programmation informatique, Badr Ihaddouhen a été recruté pour un stage à l'été 2018 pour réaliser certaines modifications au code source du modèle. De nombreuses améliorations ont été réalisées tel que la création d'un « batch runner » permettant de rouler plusieurs simulations en parallèles et en série et la création d'un plugin QGis améliorant la création de carte de risque. Ensuite, de 2018-2019, nous avons intégré à l'équipe Yi Moua, stagiaire postdocotorale qui a retravaillé le code source de ARM en y intégrant la possibilité de modéliser 2 espèces simultanément, un développement nécessaire pour étudier le rôle du renard roux dans l'épidémiologie de la rage arctique. À l'été 2019, nous avons accueilli un stagiaire de maîtrise informatique, Sameer Ahmed, qui a adapté le modèle ARM afin qu'il puisse être utilisé sur les serveurs de Calcul Québec (https://www.calculquebec.ca/) permettant d'optimiser le temps de calcul et de réaliser des analyses de sensibilités.

Finalement, à partir de janvier 2020 nous avons commencé à développer un nouveau modèle en langage Python (Van Rossum & Drake Jr, 1995), en traduisant ORM dans ce nouveau langage, afin d'augmenter les performances et permettre des simulations à l'échelle pan-arctique, ainsi que de faciliter l'intégration de nouvelles fonctionnalités au modèle. Les simulations pan-arcticques dépassaient l'envergure initiale du projet qui visait plûtôt des simulations à l'échelle du Nord du Québec, mais s'avérait nécessaire comme prochaine étape afin de permettre la prise en compte du rôle de l'immigration d'animaux rabiques sur le maintien de cycles endémiques de la rage, un mécanisme qui a été souligné par les résultats de l'étape 2 (voir section Résultats) La nouvelle architecture exploite des concepts avancés de programmation orientée objets (division en classes, héritage et composition) afin d'améliorer la lisibilité du code, ainsi que de rendre plus aisé sa modification. De plus, ce nouveau modèle exploite les nombreuses librairies de calculs scientifiques disponibles en Python, tels NumPy (Oliphant, 2006), SciPy (Virtanen et al., 2020) ou Pandas (McKinney, 2011), afin d'accélérer les calculs. Enfin, certaines portions du code correspondant à des opérations couteuses en termes de temps de calcul et n'ayant pas d'équivalents dans les librairies standards ont été compilées grâce à la librairie Numba (Lam, Pitrou, & Seibert, 2015), toujours dans un souci d'optimisation du temps de calcul.

Étape 7 : Génération de cartes et scénarios de changement climatique à l'échelle panarctique.

Plusieurs études (Carmichael, 2006; Geffen et al., 2007; Norén et al., 2011) indiquent que à l'échelle arctique, la seule limitation au brassage de gène de cette espèce est la présence d'eau libre. La banquise hivernale permet en effet, aux renards de parcourir de longues distances afin de se nourrir (Tarroux, Berteaux, & Bêty, 2010). La rage est présente dans ces territoires, sa persistance peut être expliquée par des processus d'extinction locale des vecteurs, suivis de recolonisation puis de réinfection (Mansfield et al., 2006). Il est attendu que dans un contexte de réchauffement climatique, les renards arctiques auront moins de banquise pour se déplacer l'hiver ce qui pourrait créer des populations isolées (Geffen et al., 2007) et ainsi limiter la propagation de la rage (Norén 2011). Nos avancées récentes en termes de modélisation (écriture du modèle en python) nous permettent de vérifier ces hypothèses sur des cartes à grande échelle et évolutives en fonction des conditions de glace à la semaine. Pour cela nous avons récupéré les conditions de glace passées (issues de modèles historiques) et futures (issues de modèles prédictifs) grâce à une collaboration entre Diane Chaumont et Travis Logan d'Ouranos ainsi que Philippe Gachon et Guillaume Dueymes de l'UQAM. Les modèles utilisés sont : HIRHAM5_v1_ICHEC-EC-EARTH, MGO-RRCM_v1_MPI-M-MPI-ESM-LR, RCA4_v1_ICHEC-EC-EARTH, RCA4_v1_NCC-NorESM1-M, RCA4-SN_v1_ICHEC-EC-EARTH et RCA4-SN_v1_MPI-M-MPI-ESM-LR. Ils couvrent l'ensemble de l'Arctique

5. Résultats

Étape 1 : Analyse statistique des données de surveillance de la rage.

La probabilité de détecter un cas de rage chez les renards est corrélée positivement avec la concentration maximale des glaces de mer. Cette association semble particulièrement importante au Labrador. Des conditions de glace importante pourraient favoriser les mouvements des renards sur de longues distances, et ainsi augmenter la transmission de la rage entre renards quand ils interagissent autour des points d'alimentation en hiver. Le fait que les précipitations soient associées négativement aux cas rabiques soumis suggère que des précipitations importantes pourraient diminuer les mouvements des renards et/ou les ressources alimentaires, possiblement via un impact sur la démographie des lemmings. Ce lien avec les précipitations a été mis en évidence précédemment en Alaska (Kim et al., 2014). Les températures semblent être également importantes comme facteurs climatiques prédisant l'incidence des renards rabiques. Un écart de température important et des températures élevées de 3 à 5 mois avant la soumission du cas pourraient favoriser la détection de cas rabiques.

Tableau 1 : Résultats des modèles de régression logistique du nombre de cas de rage parmi les échantillons soumis par mois et par communauté avec une correction pour la saison, le nombre annuel de renards trappés et la population de la communauté: modèle 1 pour le Nunavik, le Labrador et le Nunavut-Territoires du Nord-Ouest en fonction du maximum annuel de concentration des glaces de mer (boîte orange) ; modèle 2 pour le Nunavut-Territoires du Nord-Ouest en fonction des précipitations, de la température moyenne et de l'écart de la température (boîte verte). Les valeurs de *p* pour chaque variable ainsi que l'intervalle de confiance pour le rapport de côte sont indiqués.

Variables	Nunavik	Labrador	Nunavut-Territoires du Nord-ouest	
Saison	*p = 0.6691*	*p = 0.0013*	*p < 0.0001*	***p = 0.0245***
Trappe	*p < 0.0001*	*p < 0.0001*	*p = 0.0099*	***p = 0.1746***
Population	*p < 0.0001*	*p = 0.0082*	*p < 0.0001*	***p = 0.0267***
Maximum de concentration des glaces (délai de 1 mois)	***p = 0.0182*** **ICRC* = 1.0431 - 1.8614**	***p = 0.0004*** **ICRC* = 1.2119 - 2.2427**	***p = 0.0005*** **ICRC* = 1.0161 - 1.0677**	
Précipitations				*p < 0.0001*
				ICRC* = 0.8974 - 0.9742
Température moyenne (délai de 5 mois)				*p < 0.0001*
				ICRC* = 1.0189 - 1.0519
Écart de température (max – min) (délai de 3 mois)				*p = 0.0210*
				ICRC* = 1.0057 - 1.0704

* ICRC : Intervalle de confiance du rapport de côte

Étape 2 : Modélisation compartimentale dynamique de la rage arctique.

Le modèle SEIR suggère que la rage ne peut pas être maintenue dans les régions pauvres en ressources de l'Arctique, caractérisées par une faible densité de renards arctiques, même en présence d'une réintroduction continue du virus par des renards arctiques infectés des régions voisines. Cependant, dans les populations à densité relativement élevée de renards arctiques, la rage persiste dans des conditions de taux de transmission plus élevé, de période infectieuse prolongée et pendant une large gamme de périodes d'incubation. L'introduction de la forte dynamique cyclique de la disponibilité des proies dans l'Arctique rend les épidémies de rage simulées moins régulières mais plus intenses, avec un début qui ne suit pas parfaitement les pics de densité de renards arctiques. Enfin, une plus grande interaction entre les renards arctiques et roux augmente la fréquence et l'intensité des éclosions de rage dans la population de renards arctiques. Nos travaux suggèrent que la perturbation des cycles des proies et les interactions croissantes entre le renard arctique et le renard roux en raison du changement climatique et du développement nordique peuvent modifier considérablement l'épidémiologie de la rage dans l'Arctique (Simon et al., 2019).

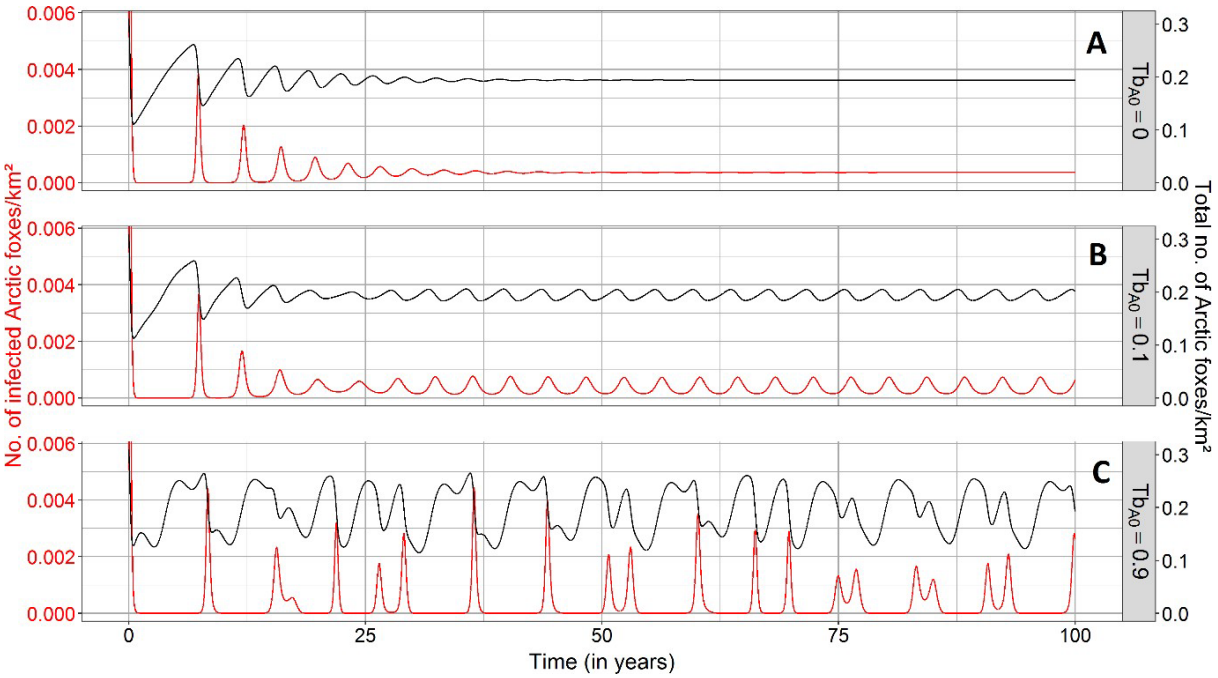


Figure 5 : Effets de la périodicité de la disponibilité alimentaire sur la dynamique de la rage dans une population de renards arctiques (K = 0,3 renards / km2) lorsque les renards roux sont absents du système. Trois valeurs de périodicité du taux de natalité du renard arctique (TB_{A0}) ont été testées : A) aucune périodicité (TB_{A0} = 0), B) faible périodicité (TB_{A0} = 0,1) et C) forte périodicité (TB_{A0} = 0,9). Les lignes noires et rouges indiquent le nombre total de renards arctiques par km² et le nombre de renards arctiques infectés par km², respectivement.

Étape 3 : Modélisation spatialement explicite individu-centré de la rage arctique (ARM).

En ce qui concerne l'expansion de la rage dans notre population virtuelle, on observe un patron en plusieurs temps : d'abord une avancée du front de rage vers le sud du territoire d'étude, à partir des cellules initialement infectées (Figure 6a). Puis le front de rage se scinde en deux fronts : un qui descend toujours vers le sud pour infecter la population non touchée et un qui repart vers le nord afin de réinfecter les renards nouvellement nés après la première vague de rage. Un équilibre dynamique de foyer/infection/réinfection se met ensuite en place dans nos simulations, amenant une persistance de la rage dans le système sous les conditions écologiques actuelles, phénomène qui n'a pas été observé dans les modèles précédents qui n'incluaient pas la dimension spatiale (Allibert *et al.*, *in prep*).

Les résultats de multiples simulations peuvent être présentés sous forme de carte de risque en compilant l'ensemble des cas de rage prédites par le modèle aux alentours des communautés nordiques, pour une période d'intérêt (Figure 2b; exemple d'une période de 50 ans). Cette démarche n'est que préliminaire, car les améliorations du modèle visant à adapter les simulations au contexte particulier de la rage arctique n'ont pas encore été complètement intégrées au processus. Cette intégration, ainsi que les futurs développements du modèle, visent à accroître la précision des prévisions de risque dans l'espace et dans le temps, générant des simulations encore plus robustes concernant le risque de rage dans le nord et le sud du Québec

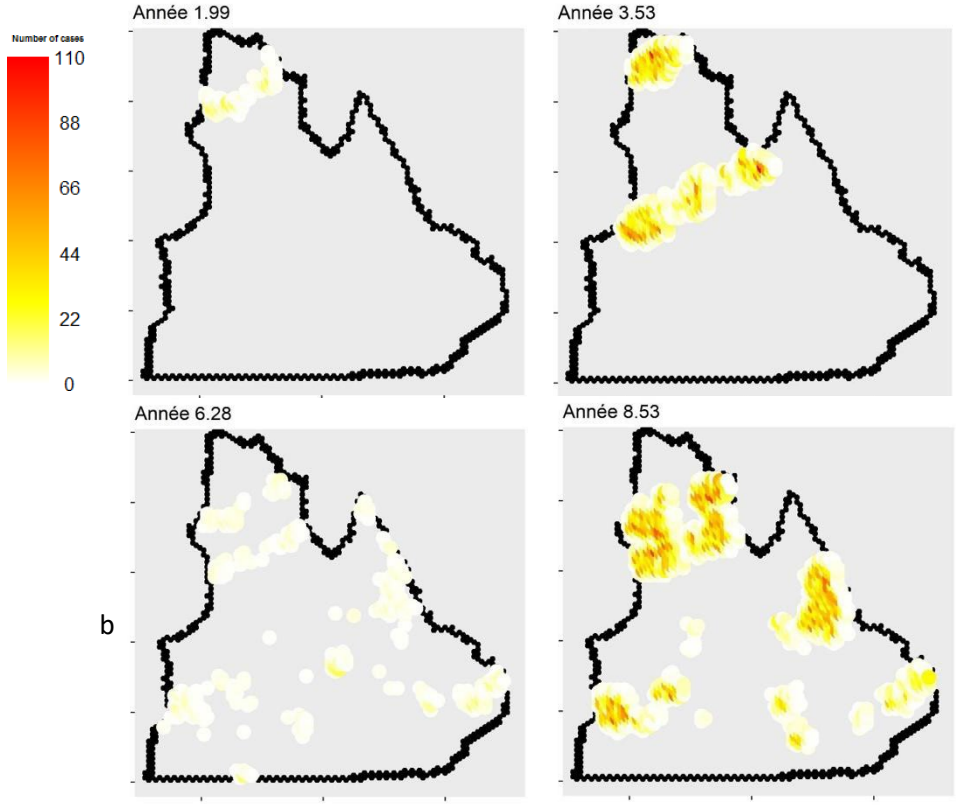


Figure 6a : Exemple de sortie du Arctic Rabies Model : simulation de la dynamique spatiotemporelle de l'expansion de la rage au Nunavik/Labrador sur une période de 9 ans à partir d'un point d'introduction de la rage à l'extrémité nord-ouest de la zone d'étude. L'intensité de couleur de chaque cellule de la carte représente le nombre de cas de rage actifs.

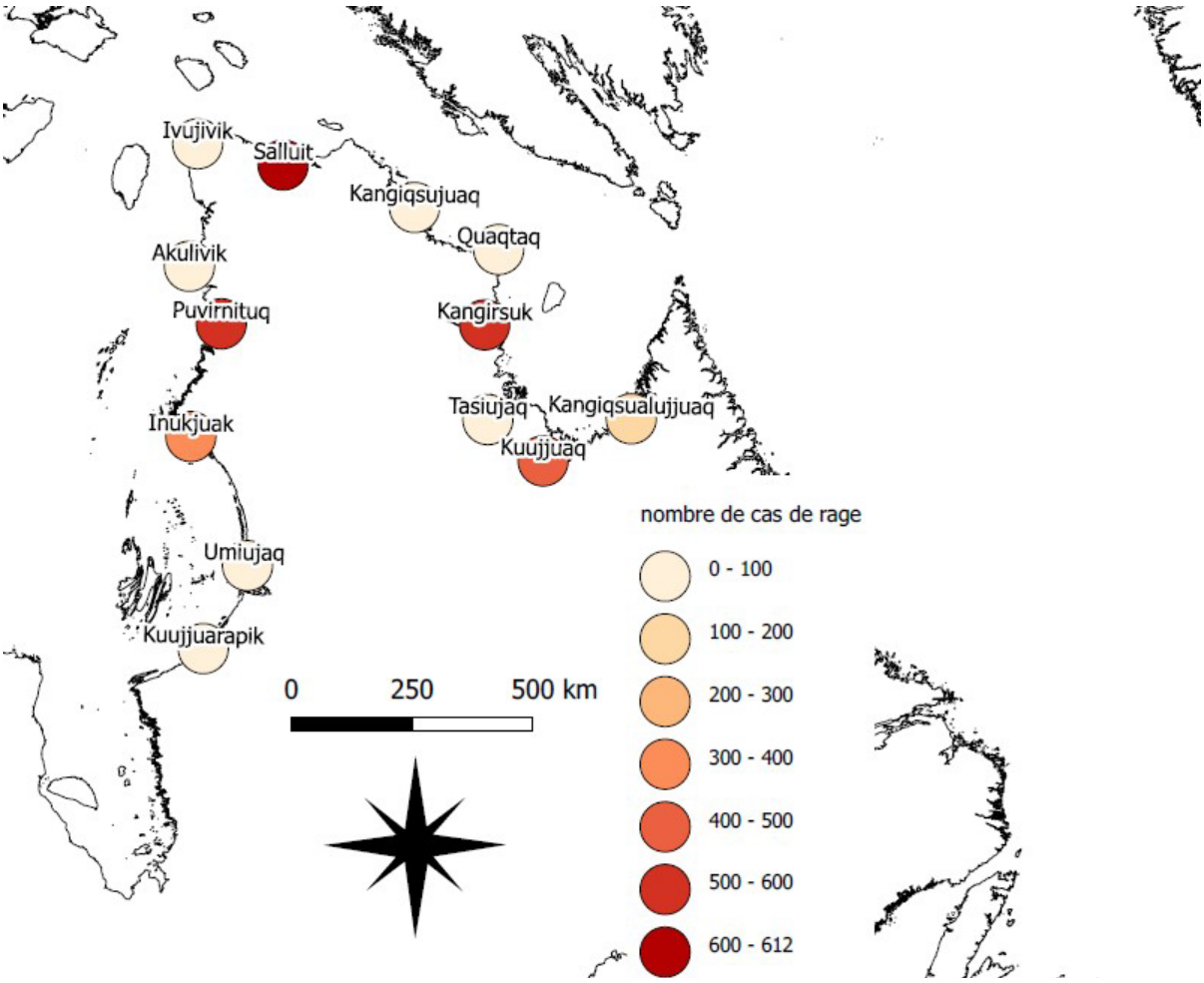


Figure 6b : Exemple de sortie du Arctic Rabies Model : carte du nombre potentiel de cas de rage du renard arctique sur 50 ans à proximité immédiate des villages du Nunavik (résultats illustratifs présentés à titre d'exemple seulement).

Étape 4 : Simulation des conséquences des changements écosystémiques sur la rage arctique sur ARM.

En étudiant la dynamique de la rage sur un paysage virtuel, nous constatons que qu'une population de renards arctiques peut se maintenir dans le système en présence et en l'absence de cyclicité de ressource alimentaires. Lors d'épisodes de cyclicité de la ressource, la population de renards présente elle aussi une cyclicité propre. En revanche, en présence de rage dans le système, la population de renard présente un déclin avec les paramètres choisis (Figure 7). Nous avons également montré lors de ces simulations, que la distribution spatio-temporelle de la ressource avait un impact fort sur la dynamique de rage arctique et que les côtes étaient plus touchées par les épidémies que l'intérieur des terres (Allibert *et al., in prep*).

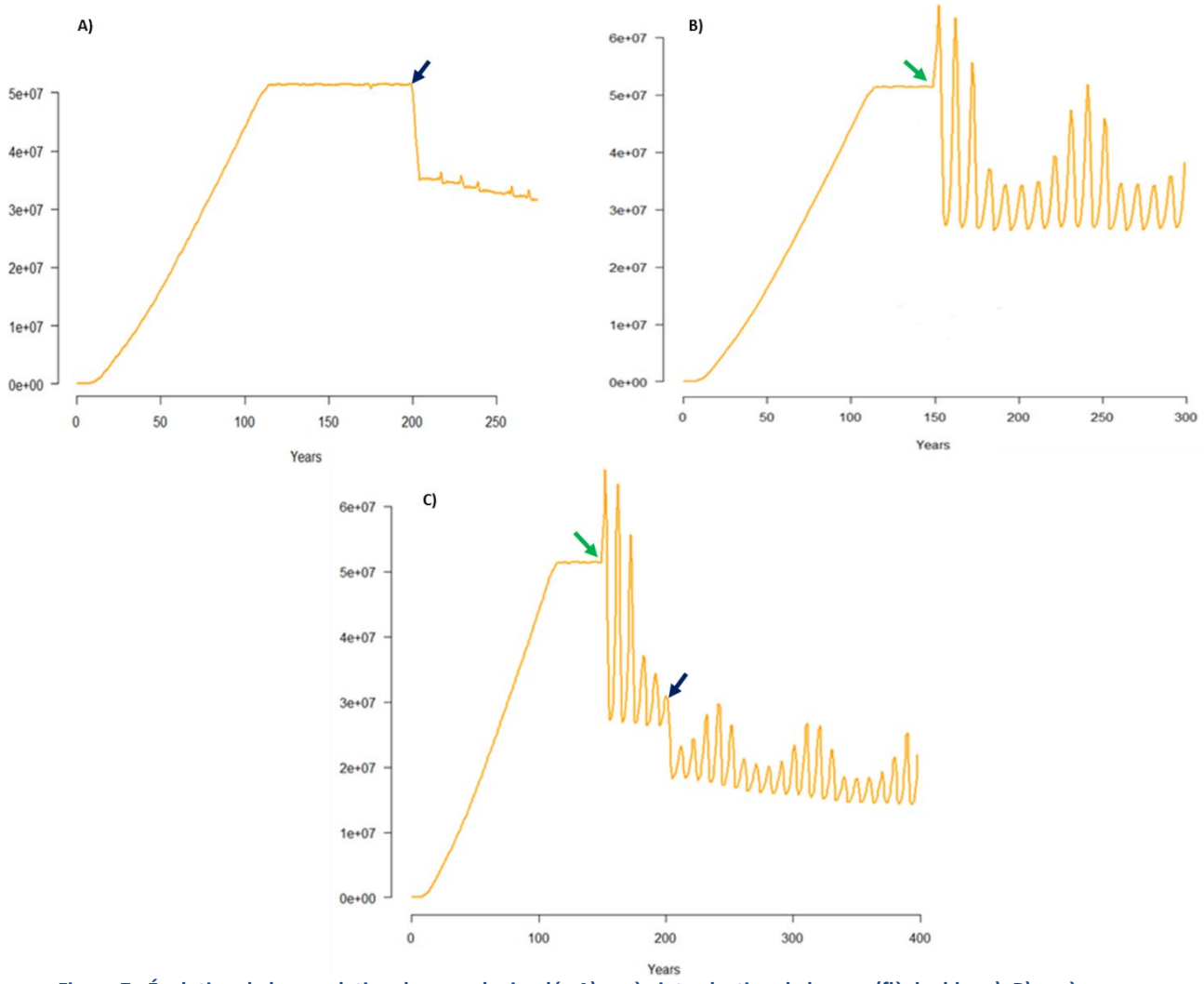


Figure 7 : Évolution de la population de renards simulés A) après introduction de la rage (flèche bleue), B) après introduction de forte cyclicité de la ressource (flèche verte), et C) après introduction de cyclicité de la ressource (flèche verte) et la rage (flèche bleue).

Étape 5 : Identification des stratégies de déplacement à large échelle chez le renard arctique

Les analyses sur les déplacements des renards arctiques qui ont été suivis à l'aide de colliers Argos ont révélé des variations entre les individus dans les stratégies de déplacement. Nous avons trouvé que la majorité des renards (66%) étaient des individus résidents, ce qui concorde avec les travaux de (Lai et al., 2017). Les résultats ont aussi révélé que 12% des renards montraient un patron de déplacement de type « nomade » et 12% avaient un comportement de dispersion (Figure 8). Finalement, 10% des individus affichaient une stratégie de migration (Tardy *et al, in prep.*). Ces quatre stratégies de déplacement du renard arctique seront intégrées dans ARM (Figure 9) à partir d'une combinaison de modèles de ponts browniens (Horne, Garton, Krone, & Lewis, 2007) et de processus bivariés d'Ornstein-Uhlenbeck avec des sites d'attraction (Breed, Golson, & Tinker, 2017).

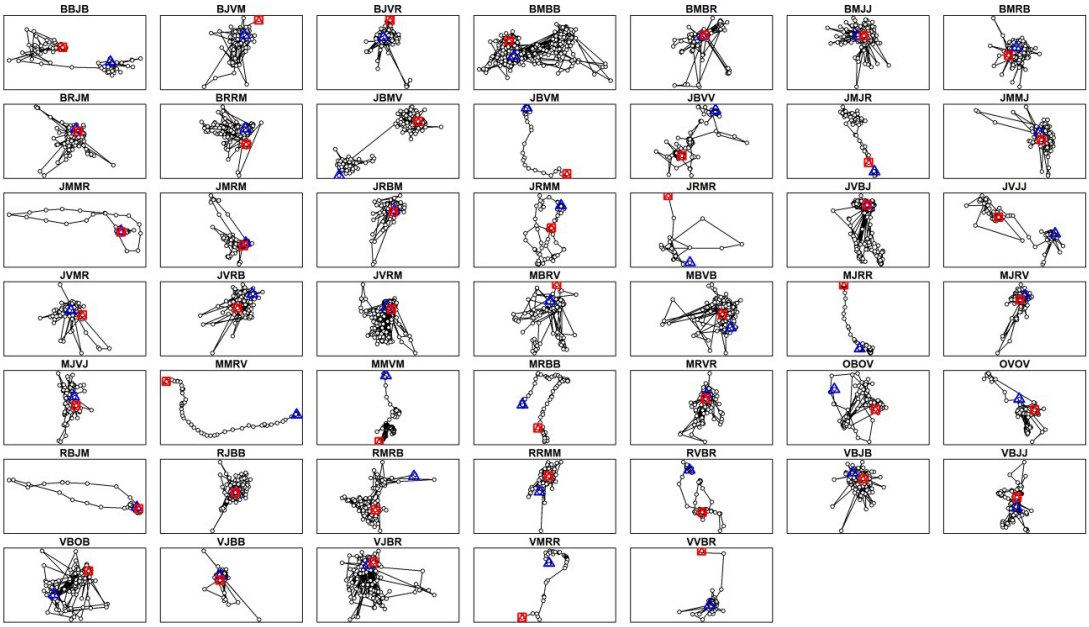


Figure 8 : Trajectoires de déplacement de 47 renards arctiques qui ont été suivis à l'aide de colliers Argos de 2009 à 2015 sur l'île Bylot, Nunavut, Canada. La première et la dernière localisation Argos sont respectivement représentées en bleu et rouge.

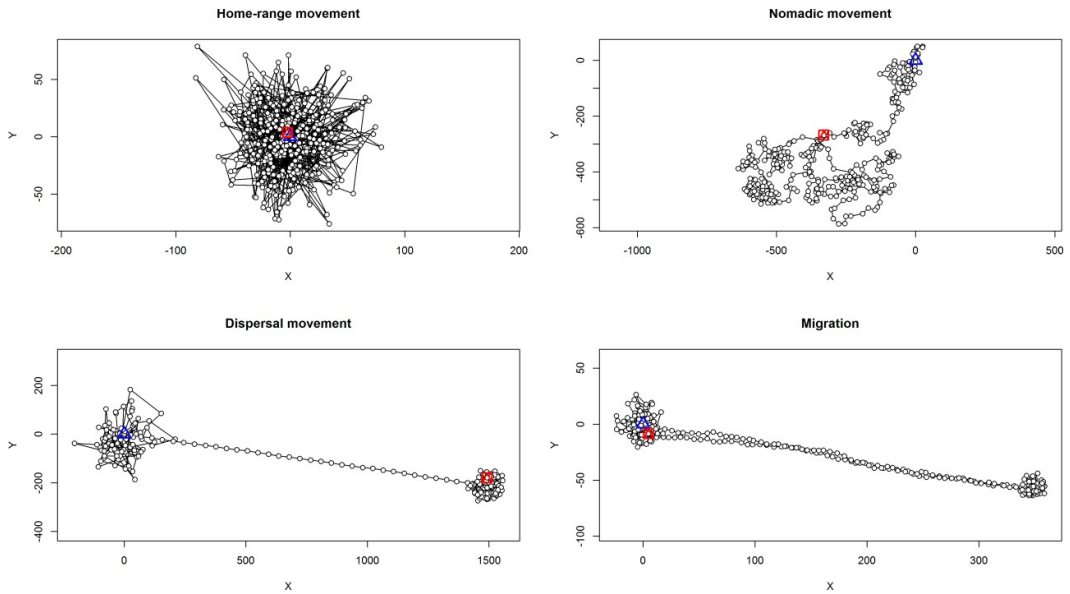


Figure 9 : Simulation des quatre stratégies de déplacement observées chez les renards arctiques suivis par colliers Argos (c'est-à-dire, comportement de déplacement sédentaire, nomade, de dispersion et de migration). La première et la dernière localisation Argos sont respectivement représentées en bleu et rouge.

Étape 6 : Développement de modèle permettant la simulation efficace à large échelle.

La traduction de ARM en Python est, à l'exception de quelques fonctionnalités telle la modélisation de la vaccination, terminé. Après une première vague d'optimisation, le gain de performance est d'environ deux ordres de grandeur. Ceci nous permet donc d'envisager la modélisation de la rage arctique à l'échelle pan-arctique. A cette échelle, la rotondité de la Terre doit être prise en compte. Afin de préserver autant que possible le maillage en cellule hexagonales utilisé dans ORM, ainsi que d'assurer que la taille de chaque cellule reste approximativement constante, nous avons choisi d'utiliser un réseau de cellules inspiré du monde de jeu vidéo, parfois appelé une icosphère (Fauret, Hebeisen, & Saraja, 2016). Celui-ci est obtenu en créant un réseau régulier sur un icosaèdre, puis en projetant ce réseau sur une sphère (Figure 10).

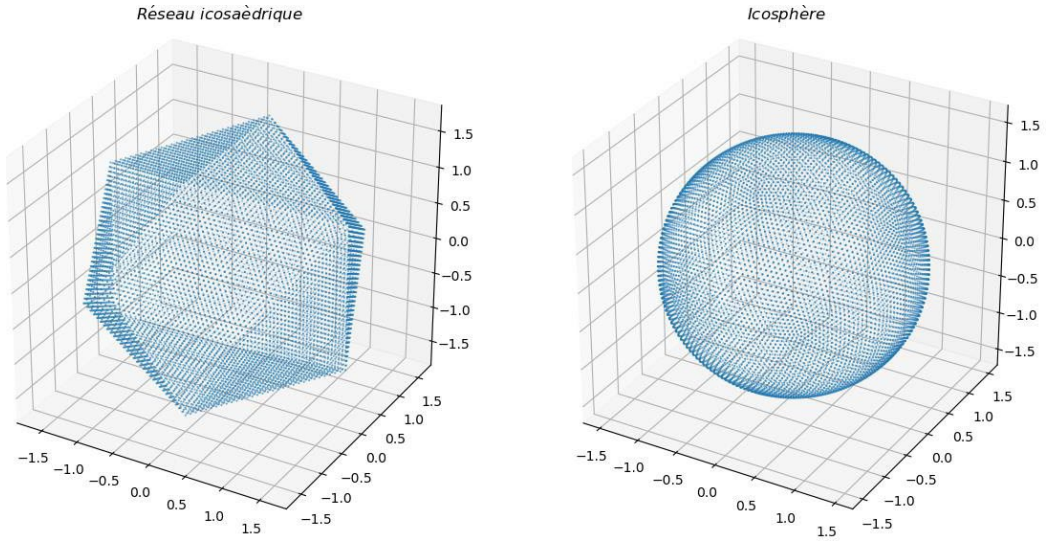


Figure 10 : Illustration de la construction d'un réseau globalement régulier sur une sphère à partir d'un icosaèdre régulier.

Finalement, nous avons recréé une carte de l'aire de répartition du renard polaire à l'échelle pan-arctique (Simon et al., 2020), puis avons restreint le réseau obtenu à cette aire de répartition (Figure 11)

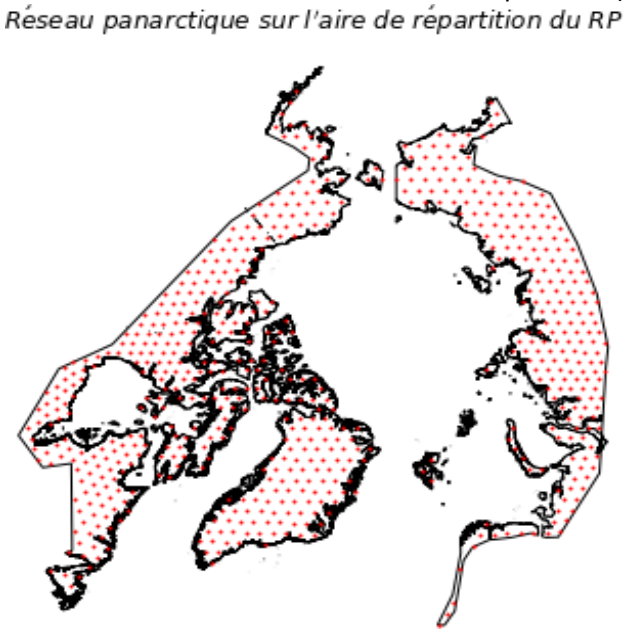


Figure 11 : Illustration des centres des cellules du réseau qui sont inclus dans l'aire de vie du renard polaire. La dimension des cellules a été augmenté visuellement afin de rendre la figure lisible

Étape 7 : Génération de cartes et scénarios de changement climatique à l'échelle panarctique.

Nous avons extrait les variables climatiques passées et futures concernant l'étendue de la banquise à l'échelle du cercle arctique afin de l'intégrer dans le modèle panarctique de la rage vulpine (Figure 12). Nous avons ainsi les englacements de l'arctique, issus de 6 modèles historiques et prédictifs pour les années 1950 à 2100, pour chaque semaine de l'année. Les modèles prédictifs se basent sur un scénario RCP de 8.5, soit une hypothèse haute de changement climatique. Nous travaillons actuellement à l'intégration de ces cartes évolutives dans le modèle Python. Cela nous permettra à la fois de tester des hypothèses sur la dynamique de la rage arctique à grande échelle mais aussi au niveau écologique de mieux connaitre les réponses possibles de l'espèce renard arctique au changement climatique. Les premières simulations de comparaison du pourcentage d'hétérozygotie de la population de renards virtuels entre le scénario historique et le scénario à fort changement climatique (RCP 8.5) nous montrent une différence importante entre les deux scénarios dès l'année 30 de simulations (Figure 13). Dans le scénario historique les renards virtuels, en voyageant sur la banquise se croisent facilement dès l'années 30 avec des renards ayant d'autres allèles. De leur côté, les renards virtuels du scénario RCP 8.5 n'arrivent à se croiser avec des renards présentant d'autres allèles qu'à partir de l'année 75. À la fin de la simulation (année 150), le pourcentage d'hétérozygotie est de 27% pour le scénario historique et de 8% pour le scénario RCP 8.5.

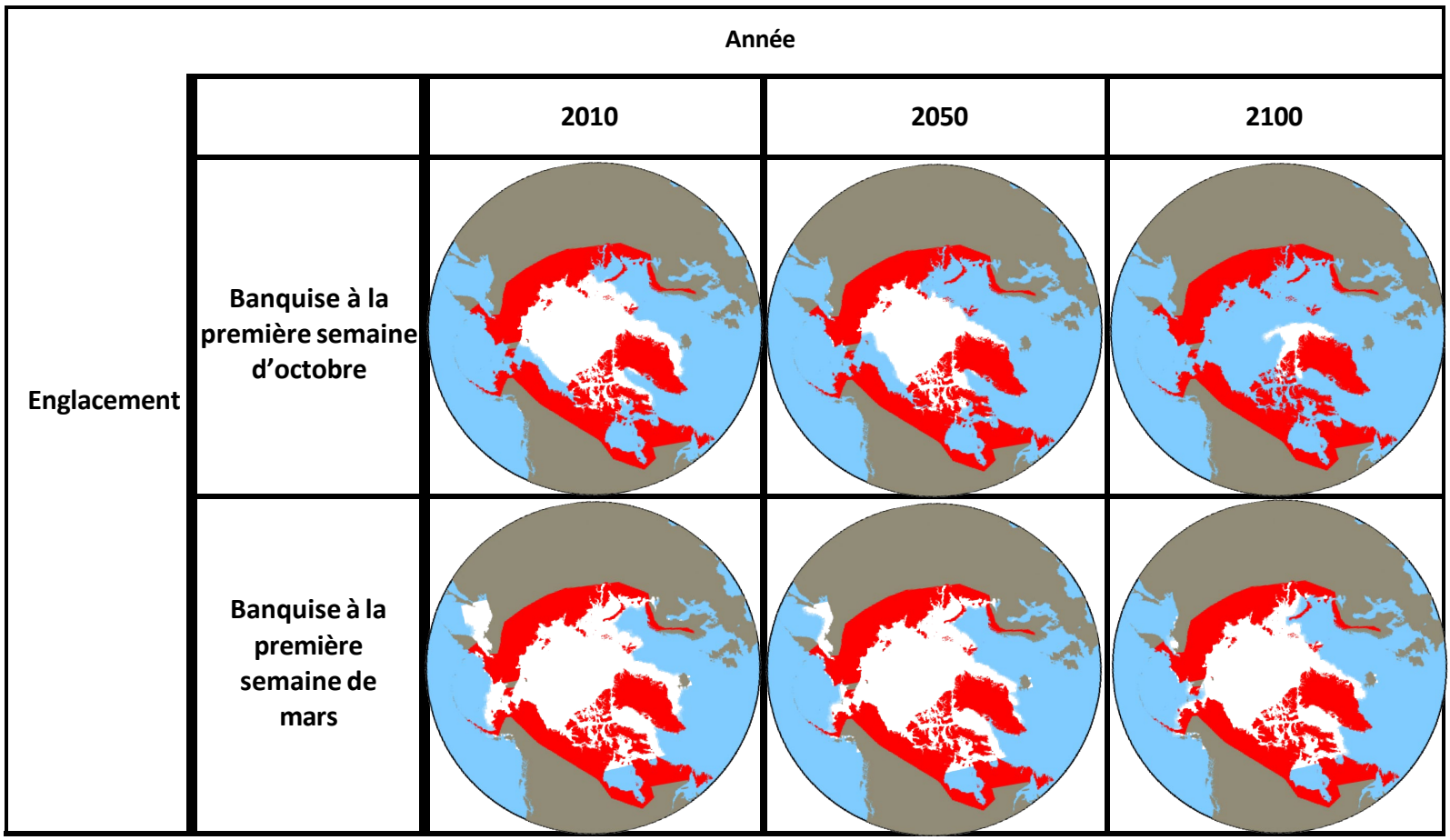


Figure 12 : Englacements de l'Arctique, d'après le modèle SMHI-RCA4_v1_ARC-44_NCC-NorESM1-M présentant la première semaine d'octobre (début de formation de la banquise hivernale) et la première semaine de mars (englacement maximal) pour les années 2010 (modèle historique), 2050 et 2100 (modèle prédictif). L'aire de répartition du renard arctique est en rouge. Une zone est considérée comme englacée si 20 % de sa surface est couverte de glace.

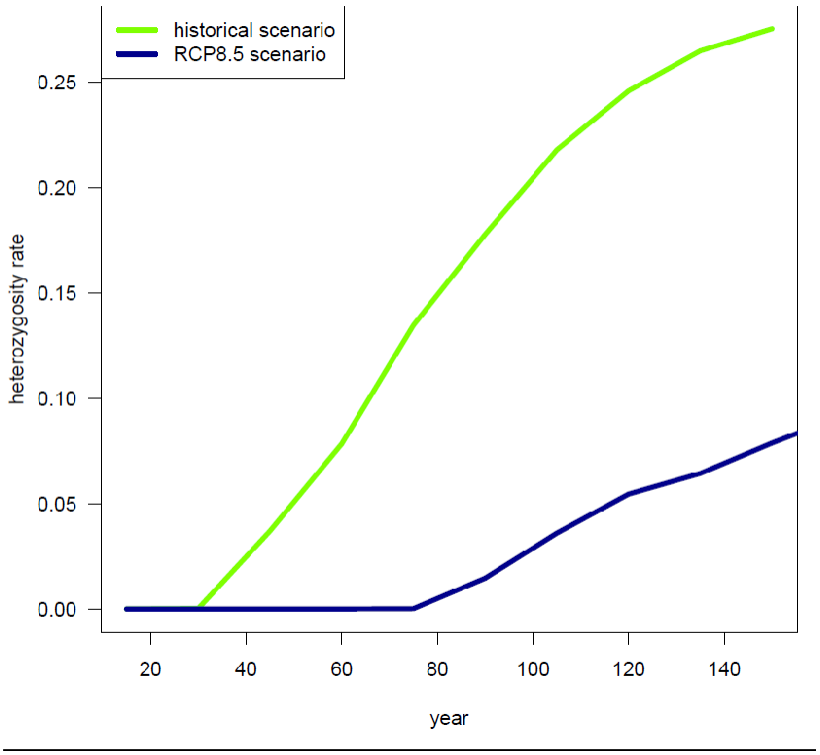


Figure 13 : Comparaison du pourcentage d'hétérozygotie de la population de renards virtuels de l'année 0 (début de la simulation) et l'année 150 (fin de la simulation) entre le scénario historique et le scénario à fort changement climatique (RCP 85). Le modèle climatique utilisé est SMHI-RCA4_v1_ARC-44_NCC-NorESM1-M.

Transferts de connaissances

Le 3e objectif du projet, transférer les connaissances acquises à partir des exercices de modélisation en vue d'améliorer la gestion de rage du renard arctique pour une protection en continue des collectivités du Nord, s'est réalisé en même temps que les autres parties. Nos missions régulières dans le nord québécois nous ont permis un dialogue en continue sur les avancés du projet avec les membres des communautés nordiques. Nous avons déjà organisé différentes rencontres avec les membres des services de santé publique, le comité des chasseurs/trappeur d'Inukjuak, les maires d'Inukjuak et Kuujjuaq afin de mieux cerner les attentes des différentes parties impliquées dans le projet (Tableau 2 et Annexe 3). Pour ce qui est l'intégration du modèle dans la gestion du risque de rage à l'échelle du Québec, le Ministère de la Santé et des Services Sociaux est une partie prenante importante et nous avons eu une réunion 29 mai 2018 pour leur présenter des résultats préliminaires de modélisation afin d'identifier les sorties de modèle qui seront les plus utile pour la gestion du risque en santé publique. Ces activités ont mené à la proposition d'un nouveau volet « application » du projet qui a débuté en 2019, visant l'application des connaissances générés par ce projet pour répondre à des besoins concrets de la santé publique (MSSS et INSPQ) en analyse et cartographie de risque.

Type de valorisation	Forme de la valorisation	Public visé	Nombre de livrables
Valorisations scientifiques lors de congrès	Sous forme de présentations orales	Congrès scientifiques nationaux	2
		Congrès scientifiques internationaux	2
	Sous forme de posters	Congrès scientifiques nationaux	1
		Congrès scientifiques internationaux	2
Restitutions aux partenaires	Sous forme de présentations orales et d'ateliers	Parties prenantes du nord	5
		Partenaires financiers	3
	Sous forme de rapports d'étapes, finaux et fiches projets	Partenaires financiers	11
	En nature	Nouvelle version de ARM pour le Ministère des Ressources naturelles et des Forêts de l'Ontario (OMNRF)	1
Valorisations scientifiques autres	Sous forme de bulletins et webminaires	Via l'observatoire multipartite québécois sur les zoonoses et l'adaptation aux changements climatiques	2
	Sous forme de publications scientifiques avec révision par les pairs	Scientifiques et gestionnaires	3

Tableau 2 : activités de transferts de connaissance et de valorisations scientifiques des résultats et avancés du projet durant la période 2017-2020.

6. Analyse et discussion

Les variables climatiques ayant le plus d'impact sur la survenue d'épidémie de rage arctique au Canada, au sein de l'espèce réservoir principale, le renard arctique, ont été identifiées. Il s'agit de la concentration de glace sur la mer en hiver et des précipitations. Les conditions de glace importantes augmentent le nombre de cas de rage chez les renards et les fortes précipitations sont associées à une baisse du nombre de cas.

Des conditions de glace importante pourraient favoriser les mouvements des renards sur de longues distances, et ainsi augmenter la transmission de la rage entre renards quand ils interagissent autour des points d'alimentation en hiver. Le fait que les précipitations soient associées négativement aux cas rabiques soumis suggère que des précipitations importantes pourraient diminuer les mouvements des renards et/ou les ressources alimentaires, via un impact sur la démographie des lemmings. Ces analyses ont permis de montrer le rôle potentiel complexe du climat sur l'écologie de la rage dans l'Arctique canadien, et fournissent un cadre de simulation pour tester des hypothèses de changements climatiques dans les travaux de modélisation.

Nous avons ensuite testé ces hypothèses par modélisation mathématiques afin de comprendre finement le rôle du réchauffement climatique dans la dynamique de la rage arctique. Nos travaux de modélisation SEIR suggèrent que l'arrêt de la cyclicité de la dynamique de population des proies peut entraîner une dynamique de la rage plus stable, tandis que l'augmentation des interactions entre les renards arctiques et roux pourrait intensifier les épidémies au départ là où ces espèces se chevauchent. Le modèle épidémiologique couplé aux données climatiques indique le rôle primordial de la disponibilité de ressources alimentaires et du mouvement dans le maintien et la dynamique de la rage arctique. Il nous permet également de réaliser des prédictions utiles aux communautés et aux décideurs pour la protection en continue des habitants du nord du Québec.

Nos analyses soulignent la nécessité d'intégrer des informations biologiquement réalistes sur les stratégies de déplacement d'individus hôtes dans la modélisation de la transmission et de la propagation de la rage. Les modifications apportées dans ARM sur le processus de déplacement des hôtes aideront à déterminer les mécanismes écologiques qui régissent la variation saisonnière dans les foyers de rage dans le Nord du Québec et comment ces mécanismes influencent la propagation et la persistance du virus. Ultimement, l'intégration des stratégies de déplacement des hôtes dans ARM apportera de nouvelles perspectives sur la transmission et la propagation de la rage chez le renard arctique et le renard roux, informant le développement éventuel de nouvelles stratégies de prévention et de contrôle pour la rage arctique.

7. Conclusion et recommandations

Le réchauffement climatique modifie l'écologie de la faune, y compris où et quand les épidémies de maladies zoonotiques de la faune se produisent ; notre projet combine des modèles concernant la région subarctique canadienne et pan arctique afin à la fois de mieux comprendre et de prédire comment l'exposition humaine à la rage est susceptible de changer dans les années à venir. Les plateformes de simulation épidémiologique développées pour la rage arctique dans le cadre de ce projet fournissent une gamme de nouveaux outils pour l'analyse du risque de la rage arctique pour les communautés du Nord et du sud du Québec. Nous recommandons pour la suite du projet de poursuivre le développement de l'outil afin d'augmenter la puissance de calcul et de permettre à l'outil de modéliser deux espèces différentes afin de pouvoir de simuler les incursions de rage arctique vers les régions densément peuplées du sud du Québec via le renard roux. En fin de compte, l'utilisation de ces outils de modélisation à des fins de santé publique permettra d'explorer de nouvelles options de gestion et de soutenir la prise de décision en matière de santé au sujet de cette maladie mortelle.

8. Références

Aenishaenslin, C., Simon, A., Forde, T., Ravel, A., Proulx, J.-F., Fehlner-Gardiner, C., . . . Bélanger, D. (2014). Characterizing rabies epidemiology in remote Inuit communities in Québec, Canada: a "one health" approach. *Ecohealth, 11*(3), 343-355.

Angerbjörn, A., Hersteinsson, P., & Tannerfeldt, M. (2004). Consequences of resource predictability in the Arctic fox—two life history strategies. 163-172. *Biology and Conservation of Wild Canids (MacDonald DW & Silliero-Zubiri, C.(red). Oxford University Press 2004. 450pp*.

Berche, P. (2007). *Une histoire des microbes*: John Libbey Eurotext.

Berteaux, D., Gauthier, G., Domine, F., Ims, R. A., Lamoureux, S. F., Lévesque, E., & Yoccoz, N. (2016). Effects of changing permafrost and snow conditions on tundra wildlife: critical places and times. *Arctic Science, 3*(2), 65-90.

Berteaux, D., Thierry, A.-M., Alisauskas, R., Angerbjörn, A., Buchel, E., Doronina, L., . . . Flagstad, Ø. (2017). Harmonizing circumpolar monitoring of Arctic fox: benefits, opportunities, challenges and recommendations. *Polar Research, 36*(sup1), 2.

Blunden, J., Arndt, D. S., & Baringer, M. O. (2011). State of the Climate in 2010. *Bulletin of the American Meteorological Society, 92*(6), S1-S236.

Breed, G. A., Golson, E. A., & Tinker, M. T. (2017). Predicting animal home-range structure and transitions using a multistate Ornstein-Uhlenbeck biased random walk. *Ecology, 98*(1), 32-47.

Carmichael, L. E. (2006). *Ecological Genetics of Northern Wolves and Arctic Foxes* (Vol. 68): Citeseer.

Cassou, C., & Guilyardi, É. (2007). Modes de variabilité et changement climatique: Synthèse du quatrième rapport d'évaluation du Giec. *La Météorologie*.

Chan, H. M., Fediuk, K., Hamilton, S., Rostas, L., Caughey, A., Kuhnlein, H., . . . Loring, E. (2006). Food security in Nunavut, Canada: barriers and recommendations. *International journal of circumpolar health, 65*(5), 416-431.

Cramer, W., Yohe, G., & Field, C. B. (2014). *Detection and attribution of observed impacts*: Cambridge University Press.

Cutler, S. J., Fooks, A. R., & Van der Poel, W. H. (2010). Public health threat of new, reemerging, and neglected zoonoses in the industrialized world. *Emerging infectious diseases, 16*(1), 1.

Descamps, S., Aars, J., Fuglei, E., Kovacs, K. M., Lydersen, C., Pavlova, O., . . . Strøm, H. (2017). Climate change impacts on wildlife in a High Arctic archipelago–Svalbard, Norway. *Global Change Biology, 23*(2), 490-502.

Elmhagen, B., Tannerfeldt, M., Verucci, P., & AngerbjoÈrn, A. (2000). The arctic fox (Alopex lagopus): an opportunistic specialist. *Journal of Zoology, 251*(2), 139-149.

Fauret, B., Hebeisen, H., & Saraja, O. (2016). *La 3D libre avec Blender*: Editions Eyrolles.

Gallant, D., Lecomte, N., & Berteaux, D. (2019). Disentangling the relative influences of global drivers of change in biodiversity: a study of the twentieth-century red fox expansion into the Canadian Arctic. *Journal of Animal Ecology*.

Gallant, D., Lecomte, N., & Berteaux, D. (2020). Disentangling the relative influences of global drivers of change in biodiversity: A study of the twentieth-century red fox expansion into the Canadian Arctic. *Journal of Animal Ecology, 89*(2), 565-576.

Gallant, D., Slough, B. G., Reid, D. G., & Berteaux, D. (2012). Arctic fox versus red fox in the warming Arctic: four decades of den surveys in north Yukon. *Polar Biology, 35*(9), 1421-1431.

Geffen, E., Waidyaratne, S., Dalén, L., Angerbjörn, A., Vila, C., Hersteinsson, P., . . . Kapel, C. M. (2007). Sea ice occurrence predicts genetic isolation in the Arctic fox. *Molecular ecology, 16*(20), 4241-4255.

Germain, G., Simon, A., Arsenault, J., Baron, G., Bouchard, C., Chaumont, D., . . . Massé, A. (2019). L'Observatoire multipartite québécois sur les zoonoses et l'adaptation aux changements climatiques. *CHANGEMENT CLIMATIQUE ET MALADIES INFECTIEUSES, 45*, 159.

Gilg, O., Hanski, I., & Sittler, B. (2003). Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community. *Science, 302*(5646), 866-868.

Githeko, A. K., Lindsay, S. W., Confalonieri, U. E., & Patz, J. A. (2001). Changement climatique et maladies à transmission vectorielle: une analyse régionale.

Hersteinsson, P., & Macdonald, D. W. (1992). Interspecific competition and the geographical distribution of red and arctic foxes Vulpes vulpes and Alopex lagopus. *Oikos*, 505-515.

Horne, J. S., Garton, E. O., Krone, S. M., & Lewis, J. S. (2007). Analyzing animal movements using Brownian bridges. *Ecology, 88*(9), 2354-2363.

Hueffer, K., Parkinson, A. J., Gerlach, R., & Berner, J. (2013). Zoonotic infections in Alaska: disease prevalence, potential impact of climate change and recommended actions for earlier disease detection, research, prevention and control. *International journal of circumpolar health, 72*(1), 19562.

Ims, R. A., Henden, J.-A., & Killengreen, S. T. (2008). Collapsing population cycles. *Trends in Ecology & Evolution, 23*(2), 79-86.

Jenkins, E., Schurer, J., Simon, A., Bachand, N., & Stephen, C. (2016). *One Health in the Canadian North–priorities, perceptions, and programs.* Paper presented at the International journal of circumpolar health.

Kausrud, K. L., Mysterud, A., Steen, H., Vik, J. O., Østbye, E., Cazelles, B., . . . Solhøy, T. (2008). Linking climate change to lemming cycles. *Nature, 456*(7218), 93.

Kim, B. I., Blanton, J. D., Gilbert, A., Castrodale, L., Hueffer, K., Slate, D., & Rupprecht, C. E. (2014). A conceptual model for the impact of climate change on fox rabies in Alaska, 1980-2010. *Zoonoses and Public Health, 61*(1), 72-80. doi:10.1111/zph.12044

Lai, S., Bêty, J., & Berteaux, D. (2015). Spatio–temporal hotspots of satellite–tracked arctic foxes reveal a large detection range in a mammalian predator. *Movement ecology, 3*(1), 37.

Lai, S., Bêty, J., & Berteaux, D. (2017). Movement tactics of a mobile predator in a meta-ecosystem with fluctuating resources: the arctic fox in the High Arctic. *Oikos, 126*(7), 937-947.

Laidre, K. L., Stern, H., Kovacs, K. M., Lowry, L., Moore, S. E., Regehr, E. V., . . . Angliss, R. P. (2015). Arctic marine mammal population status, sea ice habitat loss, and conservation recommendations for the 21st century. *Conservation Biology, 29*(3), 724-737.

Lam, S. K., Pitrou, A., & Seibert, S. (2015). *Numba: A llvm-based python jit compiler.* Paper presented at the Proceedings of the Second Workshop on the LLVM Compiler Infrastructure in HPC.

Legagneux, P., Gauthier, G., Lecomte, N., Schmidt, N. M., Reid, D., Cadieux, M.-c. C., . . . Ims, R. (2014). Arctic ecosystem structure and functioning shaped by climate and herbivore body size. *Nature Climate Change, 4*(5), 379.

MacPherson, A. H. (1959). *The birds and mammals of Adelaide Peninsula*.

Mansfield, K., Racloz, V., McElhinney, L., Marston, D., Johnson, N., Rønsholt, L., . . . Rupprecht, C. (2006). Molecular epidemiological study of Arctic rabies virus isolates from Greenland and comparison with isolates from throughout the Arctic and Baltic regions. *Virus Research, 116*(1-2), 1-10.

McKinney, W. (2011). pandas: a foundational Python library for data analysis and statistics. *Python for High Performance and Scientific Computing, 14*(9).

Meltofte, H., Barry, T., Berteaux, D., Bültmann, H., Christiansen, J. S., Cook, J. A., . . . Fjeldså, J. (2013). *Arctic Biodiversity Assesment. Synthesis*: Conservation of Arctic Flora and Fauna (CAFF).

Mørk, T., & Prestrud, P. (2004). Arctic rabies–a review. *Acta Veterinaria Scandinavica, 45*(1), 1.

Newton, E. J., Pond, B. A., Tinline, R. R., Middel, K., Bélanger, D., & Rees, E. E. (2019). Differential impacts of vaccination on wildlife disease spread during epizootic and enzootic phases. *Journal of Applied Ecology, 56*(3), 526-536.

Norén, K., Carmichael, L., Dalén, L., Hersteinsson, P., Samelius, G., Fuglei, E., . . . Angerbjörn, A. (2011). Arctic fox Vulpes lagopus population structure: circumpolar patterns and processes. *Oikos, 120*(6), 873-885.

Oliphant, T. E. (2006). *A guide to NumPy* (Vol. 1): Trelgol Publishing USA.

Pamperin, N. J., Follmann, E. H., & Person, B. T. (2008). Sea-ice use by arctic foxes in northern Alaska. *Polar Biology, 31*(11), 1421.

Rees, E. E., Pond, B. A., Tinline, R. R., & Bélanger, D. (2013). Modelling the effect of landscape heterogeneity on the efficacy of vaccination for wildlife infectious disease control. *Journal of Applied Ecology, 50*(4), 881-891.

Simon, A., Belanger, D., Berteaux, D., Hueffer, K., Rees, E. E., & Leighton, P. A. (2020). Ecology of rabies in the Arctic fox (Vulpes lagopus). In U. o. T. Press (Ed.), *Taking the Bite out of Rabies: The Evolution of Rabies Management in Canada* (pp. 453): D.J. Gregory and R.R. Tinline.

Simon, A., Tardy, O., Hurford, A., Lecomte, N., Bélanger, D., & Leighton, P. (2019). Dynamics and persistence of rabies in the Arctic. *Polar Research*.

Smith, J., O'Nions, R., Schilling, J., Unni, C., & Bender, M. (1981). Population dynamics of fox rabies in Europe. *Nature, 289*, 765.

Tabel, H., Corner, A., Webster, W., & Casey, C. (1974). History and epizootiology of rabies in Canada. *The Canadian veterinary journal, 15*(10), 271.

Tarroux, A., Berteaux, D., & Bêty, J. (2010). Northern nomads: ability for extensive movements in adult arctic foxes. *Polar Biology, 33*(8), 1021-1026.

Tinline, R., Ball, D., Broadfoot, J., & Pond, B. (2007). The Ontario rabies model. *Queens University, Kingston, Ontario, Canada*.

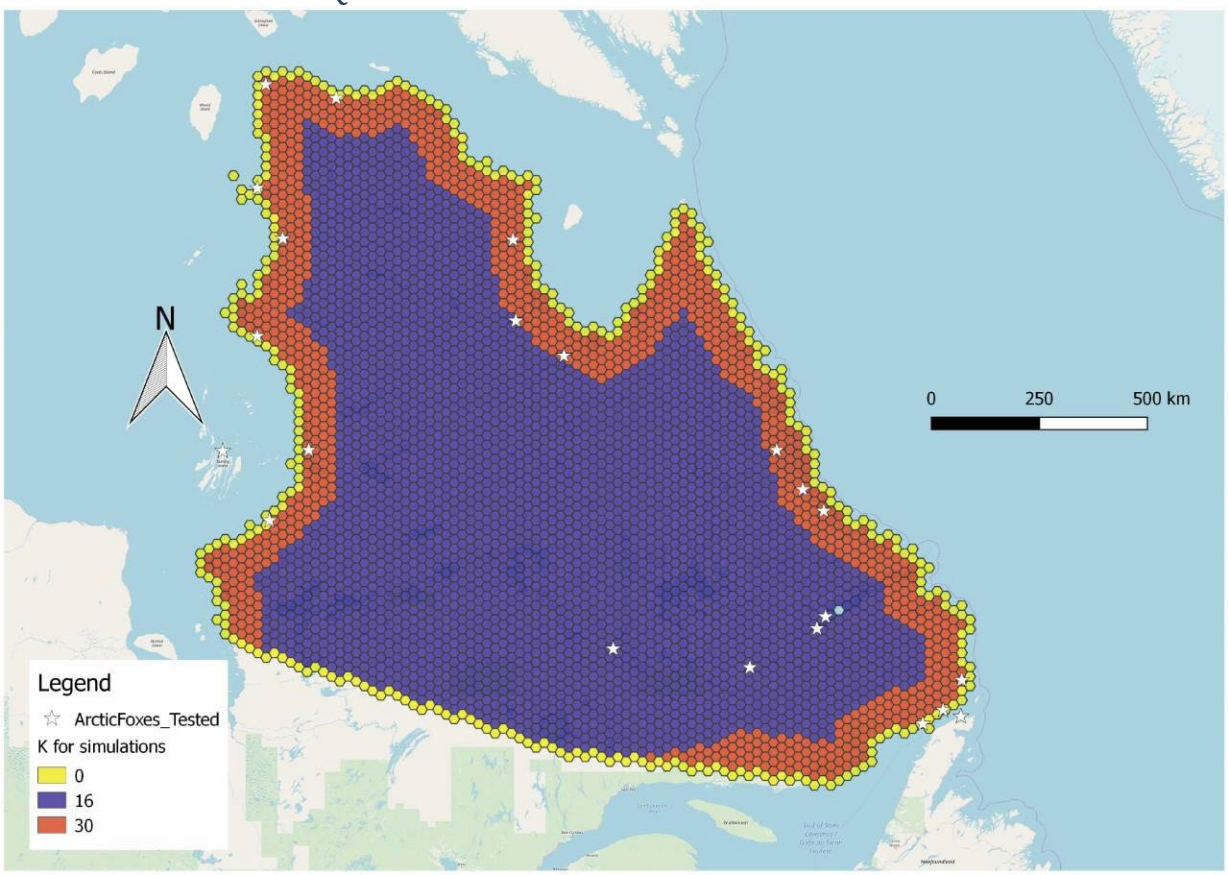
Van Rossum, G., & Drake Jr, F. L. (1995). *Python reference manual*: Centrum voor Wiskunde en Informatica Amsterdam.

Virtanen, P., Gommers, R., Oliphant, T. E., Haberland, M., Reddy, T., Cournapeau, D., . . . Bright, J. (2020). SciPy 1.0: fundamental algorithms for scientific computing in Python. *Nature methods, 17*(3), 261-272.

Wookey, P. A., Aerts, R., Bardgett, R. D., Baptist, F., Bråthen, K. A., Cornelissen, J. H., . . . Lavorel, S. (2009). Ecosystem feedbacks and cascade processes: understanding their role in the responses of Arctic and alpine ecosystems to environmental change. *Global Change Biology, 15*(5), 1153-1172.

Annexes

Annexe 1 : Exemple de paysage virtuelle pour les simulations présentant les cellules du modèle dans le nord du Québec.



Annexe 2 : Tableau des paramètres de ARM pouvant être définis par l'utilisateur.

Paramètres démographiques	
Capacité d'accueil du milieu (K)	Nombre maximal de renard au sein d'une cellule
Mortalité annuelle moyenne (Mâle)	Probabilité de mortalité par âge (en année) pour les renards mâles - probabilité annuelle
Mortalité annuelle moyenne (Femelle)	Probabilité de mortalité par âge (en année) pour les renardes - probabilité annuelle
Semaine d'accouplement	Date d'accouplement - date (nombre de semaine) dans l'année
Semaine de naissance	Date de naissance - date (nombre de naissance) dans l'année

Probabilité de mise bas (Juvénile)	Probabilité pour une femelle juvénile de s'accoupler en période de reproduction - pourcentage
Probabilité de mis bas (Adulte)	Probabilité pour une femelle adulte de s'accoupler en période de reproduction - pourcentage
Effectif moyen de portée	Effectif moyen d'une portée - nombre de renardeaux
Variance de taille de portée	Variance de la taille d'une portée - nombre de renardeaux
Sexe ratio des portées	Fréquence de mâle dans une portée - pourcentage
Age d'indépendance	Âge auquel le renardeau devient juvénile - nombre de semaines après la naissance
Période de dispersion	Nombre de semaines consécutives pendant lesquelles le déplacement est permis - par date (semaine de l'année)
Distance de dispersion	Nombre de cellules traversées durant un mouvement de dispersion - probabilité de déplacement à une distance particulière (en nombre de cellule) selon l'âge et le sexe
Âge adulte	Âge auquel le renard juvénile devient adulte, sexuellement mature - nombre de semaine après la naissance
Paramètres épidémiologiques	
Localisation de l'infection initiale	Permet de localiser le premier renard infecté dans la région d'étude - pourcentage de renards infectés dans la cellule désignée
Aire d'activité (CI)	Représentation de la dimension de l'aire d'activité donnée par le pourcentage d'interaction avec les cellules adjacentes - pourcentage
Probabilité de transmission au sein d'une cellule (SP)	Probabilité que le virus soit transmis lors d'un contact entre un renard infectieux et un renard non infecté - pourcentage
Période d'incubation	Intervalle de temps qui sépare l'exposition au virus d'un renard de la période infectieuse - probabilité d'être infectieux après avoir été infecté, fonction de la durée d'incubation
Période infectieuse	Intervalle de temps entre le début de l'état infectieux d'un renard et sa mort - semaine

Annexe 3 : Détail du transfert de connaissance réalisé dans le cadre du projet.

Valorisations scientifiques lors de congrès, sous forme de présentations orales dans des congrès scientifiques nationaux

A. Allibert, Simon, A., E. Rees, Y. Moua, A. Massé and P. Leighton. 2019. Exploring the effects of Arctic fox ecology on rabies epidemiology in Northern Quebec using a spatially-explicit individual based model. Cavepm, Saint Hyacinthe, QC.

A. Allibert, Simon, A., E. Rees, Y. Moua, A. Massé and P. Leighton. 2019. Exploring the effects of Arctic fox ecology on rabies epidemiology in Northern Quebec using a spatially-explicit individual based model. Journée de la recherche, Saint Hyacinthe, QC.

Valorisations scientifiques lors de congrès, sous forme de présentations orales dans des congrès scientifiques internationaux

A. Allibert, Simon, A., E. Rees, Y. Moua, A. Massé and P. Leighton. 2019. Exploring the effects of Arctic fox ecology on rabies epidemiology in Northern Quebec using a spatially-explicit individual based model. RITA, Kansas city, Missouri.

A. Allibert, Simon, A., E. Rees, Y. Moua, A. Massé and P. Leighton. 2017. Exploring the effects of Arctic fox ecology on rabies epidemiology in Northern Quebec using a spatially-explicit individual based model. ArcticNet ASM, Ottawa, ON.

Valorisations scientifiques lors de congrès sous forme de posters, congrès scientifiques nationaux

cf Patrick

Valorisations scientifiques lors de congrès sous forme de posters, congrès scientifiques internationaux

O. Tardy, A. Allibert, A. Simon, E. E. Rees, P. A. Leighton. 2017 Linking large-scale movement strategies of arctic foxes and epidemiology of rabies: A spatially explicit individual-based approach International Conference in Arctic Fox Biology, Rimouski, Qc, Canada

O. Tardy, A. Allibert, A. Simon, E. E. Rees, P. A. Leighton. 2017 Linking large-scale movement strategies of arctic foxes and epidemiology of rabies: A spatially explicit individual-based approach. Arctic change conference, Québec, Qc, Canada

Restitutions aux partenaires, sous forme de présentations orales et d'ateliers aux parties prenantes du nord

E. Bouchard, MC. Frenette, A. Allibert. 2017 Présentation du projet et mise à jour au bureau du village nordique d'Inukjuak. Inukjuak, Qc, Canada.

E. Bouchard, MC. Frenette, A. Allibert. 2017 Présentation du projet et mise à jour au maire du village nordique de Kuujjuaq. Kuujjuaq, Qc, Canada.

E. Bouchard, MC. Frenette, A. Allibert. 2018 Exposé de clôture de la campagne de terrain aux membres du Nunavik Research Center. société Makivik. Kuujjuaq, Qc, Canada.

E. Bouchard, A. Allibert. 2018 Présentation du projet et mise à jour avec le maire et les membres du LNUK (association des chasseurs locaux) d'Inukjuak. Inukjuak, Qc, Canada.

E. Bouchard, A. Allibert. 2018. Atelier avec des lycéens de Kuujjuaq dans le cadre de projets scientifiques, nécropsies de renards et présentation des zoonoses liées aux renards. Kuujjuaq, Qc, Canada.

Restitutions aux partenaires, sous forme de présentations orales et d'ateliers aux partenaires financiers

2018 Présentation des résultats préliminaires de modélisation aux collaborateurs du MSSS

E. Rees, A. Allibert, Y. Moua, A. Massé, P.A. Leighton. 2018. Modélisation de la rage arctique dans le nord Canadien. Séminaire Ouranos.

A. Allibert, D. Bélanger, D. Berteaux, G. Dueymes, P. Gachon, A. Hurford, E. Jenkins, N. Lecomte, A. Massé, Y. Moua, O. Tardy, E. Rees, A. Simon, F. Viard, P. Leighton. 2020. Dynamique de la rage du renard dans l'Arctique. Symposium Ouranos

Restitutions aux partenaires, sous forme de rapports d'étapes, finaux et fiches projets aux partenaires financiers

2017, 2018 Rapport d'activité MSSS

2020 Rapport final Mitacs accelerate

2017,2018,2019, 2020 Rapport d'étape ArcticNet

P. Leighton. Rabies Ready : Rapport d'étape #1, 2017-2018 Ouranos

P. Leighton. Rabies Ready : Rapport d'étape #2, 2018-2019 Ouranos

Fiche projet Rabies Ready Ouranos, 2017

Restitutions aux partenaires en nature

Nouvelle version de ARM pour le Ministère des Ressources naturelles et des Forêts de l'Ontario (OMNRF)

Valorisations scientifiques autres, sous forme de bulletins et webminaires via l'observatoire multipartite québécois sur les zoonoses et l'adaptation aux changements climatiques

INSPQ. 2019. Bulletin de l'Observatoire multipartite québécois sur les zoonoses et l'adaptation aux changements climatiques. Volume2 – numéro 1.

Webminaires via l'observatoire multipartite québécois sur les zoonoses et l'adaptation aux changements climatiques

Valorisations scientifiques autres, sous forme de publications scientifiques avec révision par les pairs

Simon, A., Tardy, O., Hurford, A., Lecomte N., Bélanger, D., and P.A. Leighton. 2019. Dynamics and persistence of rabies in the Arctic. Polar Research.

Simon, A. Belanger, D. , Berteaux, D. ,Hueffer, K. , Rees, E., E. Leighton, P. A. 2020. Ecology of rabies in the Arctic fox (Vulpes lagopus) in Taking the Bite out of Rabies: The Evolution of Rabies Management in Canada

Simon, A., Beauchamp, G., Belanger, D., Bouchard, C., Fehlner-Gardiner, C., Lecomte, N., ... & Leighton, P. A. (2021). Ecology of Arctic rabies: 60 years of disease surveillance in the warming climate of northern Canada. *Zoonoses and Public Health*, *68*(6), 601-608