

Rapport Final

Effets combinés de la fragmentation de l'habitat et des changements climatiques sur les espèces invasives : micromammifères hôtes et tique vectrice de la bactérie responsable de l'extension de la maladie de Lyme au Québec

Préparé par Virginie Millien
Université McGill
Mars 2013

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



Table des matières

1. Introduction	3
2. Contexte.....	3
3. Objectifs	7
4. Méthodologie / données.....	9
5. Résultats	13
6. Conclusion et recommandations.....	18
7. Références.....	21
Annexes	26

1. Introduction

Les maladies de la faune suscitent des préoccupations de plus en plus importantes à l'échelle globale, aussi bien pour la santé humaine que pour celle des animaux sauvages et domestiques. Près de 75% des maladies infectieuses émergentes ont une origine animale (Taylor et al. 2001). Face à ce constat, le Canada a élaboré la *Stratégie nationale sur les maladies des espèces sauvages au Canada* qui prévoit plusieurs actions en réponse à la problématique des maladies de la faune. Au Québec, c'est par le biais de la *Stratégie québécoise sur la santé des animaux sauvages* que la province identifie les priorités d'intervention quant aux maladies de la faune. Cette stratégie a été élaborée par le ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF—maintenant le MRN puisque le secteur faune a depuis été transféré au MDDEFP), le ministère de la Santé et des Services sociaux (MSSS), le ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation (MAPAQ) et l'Université de Montréal, et sa coordination est assurée par le MRNF.

2. Contexte

Maladies émergentes et réchauffement climatique – le cas de la maladie de Lyme au Québec

La maladie de Lyme figure parmi les maladies suscitant l'attention des autorités au Québec. Cette maladie découverte aux États-Unis au début des années 1980 est causée par la bactérie *Borrelia burgdorferi*, qui est transmise par un vecteur, la tique à pattes noires (*Ixodes scapularis*). Cette tique n'a pas d'hôte spécifique et est portée par plusieurs espèces de vertébrés durant son cycle de vie de deux ans, ce qui facilite la transmission de la bactérie en cause à divers animaux, y compris à l'homme (Ostfeld 2011). La maladie de Lyme affecte aussi bien la faune domestique que sauvage. Par exemple, plusieurs cas d'infection ont été reportés chez les chiens, le bétail ou les chevaux (Burgess & Mattison 1987, Burgess et al. 1987, Chang et al 2001). Actuellement, c'est plus de 30,000 cas de maladie de Lyme qui sont déclarés chez l'homme chaque année aux États-Unis (CDC 2011). Au Canada, le nombre de cas reportés est moindre, mais l'augmentation potentielle et rapide de cas rapportés, notamment au Québec, constitue un problème grandissant de santé publique. De fait, plus de 3% des tiques analysées lors d'une récente étude épidémiologique dans le Sud-Ouest du Québec en 2008 étaient positives pour la bactérie *B. burgdorferi* (Nguon et al. 2008). De plus, le deux premiers cas confirmés chez l'homme de maladie de Lyme acquise au Québec ont été documentés en 2009. En 2012, un total de 15 personnes ont été diagnostiquées comme porteuses de la maladie (Santé et services sociaux Québec 2012).

“The two most influential factors for the establishment of the tick in Canada are warmer temperatures and dispersion of the ticks on animal hosts.”

Cette citation extraite de Ogden et al. (2009) résume bien le cadre de notre projet qui consiste à évaluer les effets combinés des changements climatiques avec la fragmentation de l'habitat sur les populations de petits mammifères pouvant constituer des réservoirs de la maladie de Lyme au Québec, de même que l'effet de ces changements sur les possibilités d'établissement de populations de tiques à pattes noires au Québec. Notre hypothèse est que l'augmentation de la température annuelle moyenne au cours des prochaines décennies favorisera non seulement l'établissement de populations de la tique vectrice de la maladie de Lyme au Québec, mais aussi l'extension vers le nord de l'aire de répartition d'espèces de petits mammifères réservoirs de la maladie, particulièrement de la souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*).

Ce projet fait suite à une récente étude épidémiologique conduite dans le Sud-Ouest du Québec en 2007-2008. Cette étude concluait que la maladie de Lyme est en cours d'émergence dans la région, et qu'il est donc essentiel de poursuivre la surveillance de cette maladie au Québec. Leighton et al. (2012) concluent dans leur étude que le Québec est la province au Canada où les populations de tiques se sont établies le plus récemment. Cependant, l'originalité du présent projet est d'étudier la structure génétique des populations de souris, principales espèces réservoirs de la bactérie responsable de la maladie de Lyme. Avec ces nouvelles données, nous pourrions contribuer à l'établissement de zones à risques pour l'expansion et l'établissement de la maladie de Lyme au Québec, en fonction du mode de dispersion des souris. Nos résultats seront utiles aux décideurs locaux afin d'élaborer des stratégies qui permettront de réduire l'impact de cette maladie en pleine expansion sur les populations humaines du Québec, une expansion directement liée aux changements climatiques.

La migration vers le nord des espèces est en effet une des conséquences directe du réchauffement climatique (Jackson et al. 2009, Pereira et al. 2010). La migration et l'introduction de nouvelles espèces dans les communautés bouleversent entièrement les interactions déjà en place, notamment entre les parasites et leurs hôtes (Githeko et al. 2000, Hellmann et al. 2008, Gilman et al. 2010). Dans ce projet, nous nous concentrons sur l'étude des effets des changements climatiques combinés à une perturbation de l'environnement reliée à l'activité humaine: la fragmentation des habitats naturels. Nous nous intéresserons tout particulièrement à la progression nordique de la maladie de Lyme, une maladie infectieuse émergente au Québec.

Interactions hôtes-parasites et transmission de la maladie de Lyme

La tique à pattes noires, *I. scapularis*, constitue le vecteur de la maladie de Lyme dans le Nord-Est américain. Ce parasite obligatoire dont les hôtes principaux sont les souris du genre *Peromyscus* (au stade larvaire de la tique) et le cerf de Virginie (au stade adulte) ne se déplace pas plus de quelques mètres, et sa dispersion dépend donc exclusivement du mouvement de ses hôtes (Ogden et al. 2008, Tsao 2009). Le cycle naturel de la tique dure au minimum deux ans et implique le passage de la tique sur trois hôtes. Les hôtes préférentiels des deux premiers stades de la tique (larves et nymphes) sont habituellement représentés par différentes espèces de petits mammifères ou d'oiseaux, et l'hôte du dernier stade de la tique est lui plus fréquemment représenté par une espèce de plus grande taille. La souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*) constitue l'hôte préférentiel de la tique au stade larvaire et est aussi connue pour être la plus efficace à transmettre la bactérie *B. burgdorferi* (Hanincová et al. 2006, Bouchard et al. 2011). Les hôtes préférentiels de la tique au stades de nymphe et d'adulte sont principalement le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), lui-même peu susceptible de transmettre la bactérie à la tique, mais aussi à l'occasion des animaux domestiques (chiens, équins). Avant d'atteindre le stade adulte, les larves de tiques auront dû se nourrir avec succès sur des hôtes vertébrés de plus petites tailles, et ce, à deux stades successifs de développement (larve la première année, et nymphe la deuxième année). Pour pouvoir s'établir dans une région et avant d'atteindre le stade adulte et de pouvoir se nourrir et se reproduire sur le cerf de Virginie, la tique aura dû survivre un premier hiver en dormance dans la litière au stade larvaire (Ostfeld 2011).

En résumé, La complexité du cycle naturel de développement de la tique souligne l'importance de la présence d'hôtes au stade larvaire de la tique, mais aussi la nécessité de conditions environnementales favorables à la survie des larves de tiques en hiver. C'est donc sur ces deux points,

hôtes et environnement au stade larvaire de la tique, que nous concentrerons nos efforts dans le cadre du présent projet.

Les souris du genre *Peromyscus* constituent l'un des groupes de mammifère le plus étudié en Amérique du nord et comprend plus de 50 espèces différentes (Wilson & Reeder 2005). Le genre *Peromyscus* comprend aussi les deux espèces de mammifère les plus abondantes en Amérique du Nord : la souris sylvestre (*P. maniculatus*) et la souris à pattes blanches (*P. leucopus*). Ces deux espèces sont sympatriques dans le sud du Québec.

Les deux espèces de *Peromyscus* présentes au Québec sont susceptibles d'être infestées par la tique. Bien que les deux espèces soient difficiles à identifier sur la base de critères morphologiques, il existe une méthode moléculaire pour les différencier (Tessier et al. 2005). La souris à pattes blanches était rare au Québec par le passé mais il semblerait que ce soit maintenant l'espèce la plus abondante dans certains sites forestiers de la Montérégie (Millien et al. non publié). Ces observations sont comparables à celles faites dans la région des Grands Lacs depuis le début des années 2000 où l'expansion de la souris à pattes blanches a été estimée à 15 km par an (Myers et al. 2009). Nous avons mis en évidence dans le cadre de notre projet un phénomène similaire en utilisant les bases de données de collection de musée et celles du ministère. Selon ses données de capture, la souris à pattes blanches aurait migré à un taux d'environ 10 km par an au cours des 40 dernières années (Fig 1, Roy-Dufresne et al. en préparation).

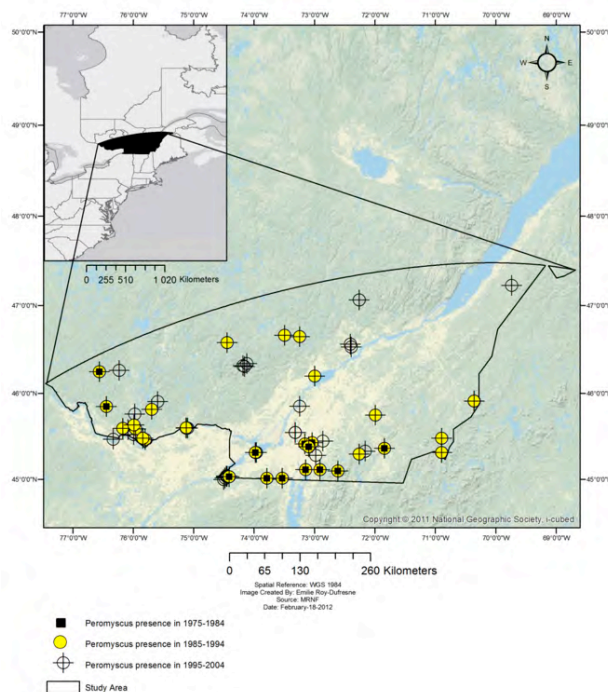


Figure 1. Expansion vers le nord de la souris à pattes blanches *P. leucopus* entre 1975 et 2004 (données de la banque MMACH extraite septembre 2011). D'après Roy-Dufresne et al. manuscrit en préparation.

L'intérêt porté à la souris à pattes blanche réside dans le fait que cette dernière serait particulièrement efficace à transmettre la bactérie *B. burgdorferi* aux larves de tiques (taux de 90%) (Hanincova et al. 2006). Il est donc essentiel de mieux comprendre l'écologie de cette espèce de souris. En particulier, la relation entre l'abondance locale des souris du genre *Peromyscus*, les paramètres climatiques, et le degré de fragmentation ou de connectivité du paysage est inconnue, sauf dans le cas de populations insulaires (Landry et al. 2003). Par ailleurs, une étude de Brisson et collègues (2008) montre que si la souris à patte blanches est en effet très efficace à transmettre *B. burgdorferi* aux larves de tiques, cette efficacité est variable selon les régions. Cette même étude révèle que seulement 10% des larves de tiques parasitent la souris à pattes blanches dans un site de l'État de New York. Les autres espèces hôtes sont notamment les musaraignes (*Blarina brevicauda*), ou les tamias (*Tamias striatus*). Les musaraignes en particulier infecteraient plus de la moitié des larves de tiques (Brisson et al. 2008). Ces résultats doivent cependant être considérés avec prudence, puisque s'appliquant à une seule localité à un temps donné et sur des échantillons réduits. L'identité spécifique des hôtes et leur abondance relative, autant que la diversité des hôtes influencent donc l'incidence de la maladie de Lyme (LoGiudice et al. 2008, Ogden & Tsao 2009).

Effets potentiels des conditions climatiques et de la fragmentation de l'habitat sur l'incidence de la maladie de Lyme

La survie des tiques dépend de nombreux facteurs de leur environnement, notamment la structure et le type de végétation, la température et l'humidité ainsi que de la présence des hôtes aux stades de vie successifs de la tique (Gage et al. 2008, Killilea et al. 2008, Lindsay et al. 1995, Lindgren et al. 2000, Ogden et al. 2004). Jusqu'à récemment, la température moyenne annuelle était trop basse pour permettre aux tiques de s'établir au Québec (Ogden et al. 2004), et la présence de la tique au Québec dépendait presque exclusivement de l'immigration d'hôtes en provenance des États-Unis chaque année, en particulier des oiseaux migrateurs (Ogden et al. 2008). Mais avec l'augmentation de la température moyenne annuelle, l'aire de répartition de la tique à pattes noires est en pleine expansion vers le nord, et en particulier depuis 2007 au Québec. On prévoit ainsi une multiplication par deux de l'abondance des tiques dans le sud du Québec, ainsi qu'une expansion de leur aire de répartition vers le nord (Ogden et al. 2005). Enfin, l'affinité des tiques pour différents hôtes pourrait être affectée par la température (Parola et al. 2008).

Si les paramètres climatiques influencent la présence de la tique localement, ils influencent aussi les espèces animales qui lui servent d'hôte, dont la souris à pattes blanches. L'épaisseur de la couche de neige, l'humidité, l'ouverture et la complexité du milieu, la température et la durée de l'hiver peuvent aider à caractériser l'habitat des souris du genre *Peromyscus* (Anderson et al. 2003, Myers et al. 2005, Myers et al. 2009, Wolf & Batzli 2004). L'évaluation de ces paramètres dans le sud du Québec permettra de mieux connaître l'écologie locale de la souris à pattes blanches, *P. leucopus*, une espèce récemment établie et dont l'aire de répartition est en pleine expansion dans le sud du Québec.

La fragmentation des habitats naturels constitue un stress supplémentaire pour des assemblages fauniques déjà soumis à des changements du climat. Le degré de connectivité de l'habitat pourrait ainsi avoir une influence sur l'incidence de la maladie de Lyme, par le biais de changements au niveau des communautés de petits mammifères (Browstein et al. 2005, Keesing et al. 2006). Mais la présence de la bactérie dans les espèces réservoirs et les tiques n'est pas simple à quantifier. L'effet de dilution stipule qu'une diversité d'espèces réservoirs accrue tendrait à diminuer

le risque de maladie de Lyme (Norman et al. 1999, Ostfeld & Keesing 2000). Cependant, l'abondance relative des espèces hôtes dans une communauté locale peut aussi affecter la prévalence de la bactérie chez les tiques. Ainsi, sur la base de modèles théoriques, il a été suggéré qu'une augmentation locale de diversité des hôtes pourrait conduire à un effet d'amplification et non de dilution (Ogden & Tsao 2009). Les habitats fragmentés de surface réduite ne peuvent abriter autant d'espèces de vertébrés hôtes qu'une zone étendue et non perturbée. De plus, la densité de la souris à pattes blanches augmenterait en milieu fragmenté (Allan et al. 2003, Nupp & Swihart 1998). Dans ce type de milieu, on pourrait donc s'attendre à ce que les tiques aient plus de succès dans leur recherche d'hôte, avec pour conséquence une augmentation de l'incidence de la maladie localement (Allan et al. 2003). Ainsi, on devrait noter un effet d'amplification dans les zones marginales de l'aire de répartition de la souris à pattes blanches (Sexton et al. 2009), par exemple à la limite nord de sa zone de distribution. Le déplacement progressif vers le nord de la souris à pattes blanches devrait donc s'accompagner d'une augmentation de l'incidence de la maladie de Lyme au Québec.

Ainsi, le système des tiques et des micromammifères dans le sud du Québec, une région où la maladie de Lyme est en pleine émergence, apparaît comme idéal pour tester la question des relations entre diversité spécifique des hôtes, changement de l'environnement et fragmentation de l'habitat, et incidence de la maladie de Lyme.

3. Objectifs

L'étude de la biodiversité et des maladies de la faune est identifiée comme une priorité des besoins de recherche du Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec transmis en Décembre 2009 aux membres du Centre de la Science de Biodiversité du Québec (CSBQ). Notre projet s'inscrit dans cet axe de recherche puisque son objectif principal est de **mieux comprendre comment le vecteur de la maladie de Lyme progresse sur le territoire québécois dans le temps et dans l'espace, et d'évaluer dans quelle mesure les changements climatiques favorisent cette expansion**. Pour ce faire, il est impératif de mieux comprendre l'écologie de la tique à pattes noires mais aussi de ses hôtes, afin de mieux prévoir l'expansion de la maladie et de définir les secteurs à haut risque au Québec. Cela permettra d'informer les autorités gouvernementales responsables, notamment les directions de santé publique, de la situation qui prévaut sur leur territoire en ce qui a trait à la maladie de Lyme. Une meilleure connaissance du risque permettra également de sensibiliser la population de façon ciblée et de fournir aux praticiens des outils pour un meilleur diagnostic de cette maladie.

Deux aspects important seront évalués lors de ce projet: le degrés d'infection par la bactérie *B. burgdorferi* des diverses espèces de petits mammifères présents dans le sud du Québec, de même que l'intensité d'infestation de ces différentes espèces par les tiques à pattes noires; et d'autre part, les conditions environnementales et climatiques propices à l'établissement et à la dispersion de ces populations d'espèces réservoirs (notamment la fragmentation de l'habitat, la température hivernale, l'humidité ou la composition végétale).

Notre projet vise donc à vérifier les deux hypothèses suivantes:

Hypothèse 1. La maladie de Lyme est en expansion vers le nord au Québec, en corrélation avec le réchauffement climatique et le déplacement de la limite nord de l'aire de répartition de la souris à

pattes blanches. Notre but était de vérifier si les nouvelles conditions climatiques anticipées au Québec vont créer des conditions plus favorables pour cet hôte préférentiel de la tique à pattes noires, et donc favoriser son expansion au Québec.

Hypothèse 2. Dans un milieu perturbé par l'activité humaine, l'expansion vers le nord des vecteurs de la maladie de Lyme due au réchauffement climatique est favorisée par la fragmentation de l'habitat. Nous avons testé si la prévalence de *B. burgdorferi* chez les petits mammifères, et donc le risque de maladie de Lyme, étaient plus élevés en milieu perturbé, en particulier dans les fragments d'habitat plus ou moins larges ou isolés, et si les changements climatiques étaient un facteur aggravant ce risque.

Notre démarche pour évaluer ces deux hypothèses a donc de combiner les données de l'habitat, de la biologie des espèces, de la composition des populations de micromammifères et du climat observé aujourd'hui pour mieux évaluer le mode d'expansion de la souris à pattes blanches et de la tique à pattes noires au Québec en fonction des changements climatiques anticipés au Québec pour les prochaines décennies. En particulier, notre démarche a été organisée autour des objectifs spécifiques suivants:

Objectif 1. Caractériser la phylogéographie et les patrons et taux d'expansion récente de la souris à pattes blanches au Québec (Hypothèse 1).

Objectif 2. Établir des cartes de distribution favorable à l'établissement de populations de souris, basé sur l'analyse d'images satellites, de données climatiques et de mesures de complexité de l'habitat effectuées à nos sites d'échantillonnage (Hypothèse 1).

Objectif 3. Caractériser l'effet de la fragmentation de l'habitat sur la structure génétique, les flux d'individus et la dispersion des souris à l'échelle du paysage (Hypothèse 2).

Objectif 4. Évaluer l'effet de la fragmentation de l'habitat sur la diversité des micromammifères, ainsi que sur la prévalence de *B. burgdorferi* chez les hôtes et larves de tiques (Hypothèse 2).

4. Méthodologie / données

Echantillonnage sur le terrain

Sites d'échantillonnages. L'effort d'échantillonnage a d'abord été concentré dans onze sites en Montérégie, dont la réserve Gault du Mont Saint-Hilaire, le parc du Mont Saint Bruno, les monts Rougemont et Yamaska (grands fragments, mais avec divers degrés de perturbations), des sites boisés de taille décroissante situés entre ces montagnes, considérées comme un archipel d'îles dans un milieu agricole et urbain, et enfin, des sites plus ouverts de type bordure d'exploitation agricoles. 27 autres sites ont été choisis pour l'échantillonnage dans les régions limitrophes à la zone d'établissement de la tique, dans les régions de l'Estrie, du Centre-du-Québec, de Chaudière Appalaches et de la Mauricie (Fig 2).

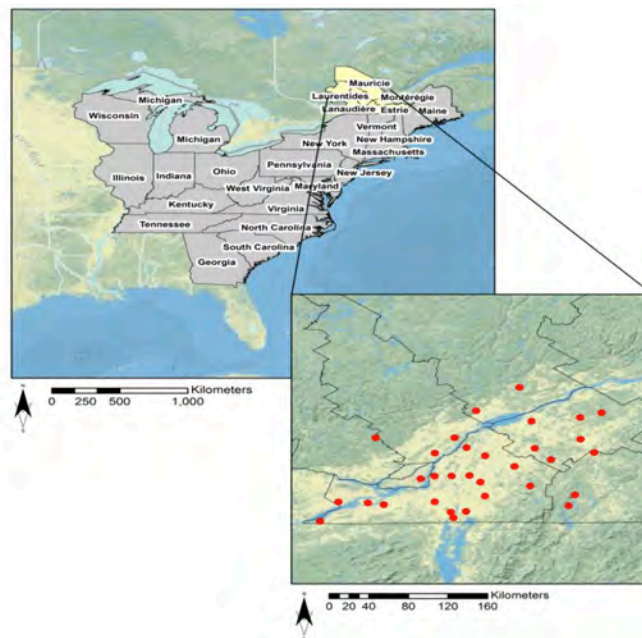


Figure 2. Zone d'étude en gris utilisée pour la calibration du modèle de niche climatique. Les points rouges indiquent les sites de piégeage des petits mammifères et d'échantillonnage des tiques en 2011. D'après Roy-Dufresne et al. en préparation.

Caractéristiques de l'habitat des deux espèces de souris du genre *Peromyscus* au Québec, selon un protocole permettant d'évaluer de manière quantitative la nature et la complexité du couvert végétal. Au total, 35 variables ont été mesurées, permettant de caractériser le type, la diversité et la structure de la végétation, la nature du couvert, le type de sol et l'ouverture de la canopée. Ces variables ont été mesurées à huit quadrants de 2 x 2 mètres (4 m²) à chaque site de piégeage au cours de l'été 2011.

Caractéristiques de l'environnement des deux espèces de souris du genre *Peromyscus* au Québec, en particulier la température et les précipitations hivernales. Un total de 21 variables de température et de précipitation relevées à des stations météorologiques par Environnement Canada et dérivées de la base de données

ANUSPLIN (version 4.3) ont été retenues. Nous avons aussi inclus dans nos modèles la couverture de neige interpolée à partir des stations météorologiques d'Environnement Canada pour le Québec (<http://climate.weatheroffice.gc.ca>) et de la base de données NOAA pour les Etats-Unis (<http://www.noaa.gov/>).

Échantillonnage des petits mammifères. Les petits mammifères ont été capturés à l'aide de pièges Sherman (pièges à capture vivante). A chaque site d'échantillonnage, nous avons placé quatre grilles de piégeage constituées de 28 pièges (4 lignes de 7 pièges) séparés d'une distance de 10 mètres. Les pièges étaient installés en fin de journée et vérifiés le lendemain matin. Les animaux capturés ont été euthanasiés sur le site de capture. Notre méthode de capture des micromammifères suit un protocole approuvé par l'Université McGill (AUP#5420, V. Millien). Par ailleurs, un permis SEG pour la capture d'animaux sauvages au Québec a été obtenu.

Prélèvement des tiques dans la végétation à chaque site d'échantillonnage selon la méthode décrite dans Falco et Fish (1992). Nous avons utilisé la technique de la flanelle pour collecter les tiques dans l'environnement au printemps, à l'été et à l'automne (Fig 3). Une flanelle de 1 m² a été traînée au niveau du sol le long de chacune des lignes de nos grilles de piégeage. La flanelle est traînée sur 20 mètres et inspectée pour la présence de tique. Cela représente environ 60 minutes d'échantillonnage par grille de piégeage. Les tiques sont prélevées avec des pinces et préservées dans l'éthanol à 90%.

Prélèvement des tiques sur les petits mammifères piégés (souris, mais aussi campagnols, musaraignes et le cas échéant, tamias et écureuils). Cette opération a été effectuée manuellement à la loupe binoculaire. Les tiques ont été recherchées en particulier autour des oreilles et des yeux ou sur les pattes des animaux (Fig 3).



Figure 3. Les tiques ont été échantillonnées dans la végétation par la méthode de la flanelle (gauche) ou directement sur les petits mammifères, ici sur une souris à pattes blanches (droite). Photos D. Suter et V. Millien.

Analyses de laboratoire

Identification des souris à l'aide de marqueurs moléculaires. Nous avons adapté la méthode décrite par Tessier et collaborateurs (2005), et utilisé des amorces spécifiques de la région mitochondriale du gène COIII qui produisent des fragments d'ADN de tailles différentes chez chaque espèce de souris du genre *Peromyscus*.

Étude de la variation génétique de marqueurs neutres chez la souris à pattes blanches. La structure et la différenciation génétique des onze populations échantillonnées en Montérégie a été étudiée à l'aide de 11 loci microsatellites. Des méthodes standard de génétique des populations ont été utilisées pour détecter la structure de ces populations et mettre en évidence l'effet de barrières physiques telles les rivières et les routes sur la différenciation génétique entre les populations.

Étude de la variation génétique des souris du genre *Peromyscus* à l'échelle régionale. Afin d'étudier la répartition des souris à plus grande échelle ainsi que les patrons de migration entre les populations, une étude phylogéographique a été réalisée. Au total, cinq séquences de l'ADN mitochondrial ont été utilisées pour caractériser les patrons de différenciation génétique des deux espèces de souris, *P. leucopus* et *P. maniculatus*. Les arbres phylogéographiques permettent de mettre en évidence d'éventuelles divergences ancestrales, tandis que les réseaux d'haplotypes de ces gènes ont été utilisés pour quantifier le degré de connectivité entre nos sites.

Analyse de l'abondance de la tique à pattes noires dans les sites échantillonnés. Les tiques ont été identifiées à l'aide de clés d'identification mises au point par Louise Trudel du laboratoire de santé publique du Québec de l'INSPQ et adaptée à la région du Québec, ainsi qu'une clé publiée et utile pour l'identification des nymphes d'*Ixodes* au niveau spécifique (Durdan & Keirans 1996). Pour chaque site, les catégories d'abondance suivantes ont été utilisées: (1) population établie, soit plus de 6 individus de tiques collectées, et ce à tous les stades de développement larvaire, nymphal et adulte ; (2) population présente, mais non établie : moins de 6 individus collectés, ou individus collectés seulement à un stade de développement ; (3) absence de tiques (Dennis et al. 1998).

Prévalence de la bactérie *B. burgdorferi* chez les souris du genre *Peromyscus* et autres petits mammifères capturés. Des échantillons de tissus (cœur) ont été prélevés sur chaque spécimen de petit mammifère capturé et ont été expédiés pour analyse au Laboratoire National de Microbiologie de l'Agence de la Santé Publique du Canada, à Winnipeg. L'ADN extrait de ces tissus a été analysé par un test d'amplification génique (PCR) pour la recherche de la bactérie *B. burgdorferi* tel que décrit par Courtney et collaborateurs (2004).

Prévalence de l'infection des tiques *Ixodes scapularis* par la bactérie *B. burgdorferi*. Toutes les tiques prélevées soit dans la végétation par la méthode de la flanelle soit sur les petits mammifères après leur capture ont aussi été expédiées au Laboratoire National de Microbiologie de l'Agence de la Santé Publique du Canada, à Winnipeg pour analyse. L'ADN a été extrait de ces tiques pour une recherche de la présence de la bactérie pour chaque individu de tique. Ces analyses ont été réalisées sur les spécimens de tiques entières tel que décrit dans Ogden et al. (2008).

Analyses et modélisation

Modélisation de la niche fondamentale de la souris à pattes blanches selon des scénarios de changements climatiques. La niche fondamentale potentielle (1975-2010) de la souris a été calculée à l'aide de la plateforme BIOMOD (version 1.1.7.00) en utilisant le consensus de sept modèles d'habitats : ANN, CTA, GBM, GLM, GAM, FDA, MARS, et RF (Thuiller et al. 2009, Marmion et al. 2009). Les données obtenues ont par la suite été projetées à l'horizon 2050 (2041-2070) avec des données de scénarios climatiques obtenus à partir de 9 simulations du CRCM4 (Music & Caya 2007) pilotés par un des trois modèles globaux (CGCM3, CNRM, ou ECHAM5) et de 28 simulations globales (MCGs) rendues disponible par la troisième phase du « Coupled Model Intercomparison Project » (CMIP3) (Meehl et al. 2007). Les 37 simulations ont été réparties de façon égale entre trois scénarios d'émissions de gaz à effet de serre (12 A1b, 15 A2, et 10 B1).

Modélisation de l'effet du type d'habitat et de la fragmentation sur la dispersion de *P. leucopus*. Dans un premier temps, nous avons évalué le degré de fragmentation en utilisant plusieurs variables (taille du fragment, distance au fragment le plus proche, distance au fragment de plus grande taille le plus proche, forme du fragment) pour les onze sites en Montérégie. Nous avons aussi pris en compte la présence de barrières physiques potentielles à la dispersion des individus de souris de souris comme les fleuves et rivières (Saint-Laurent, Richelieu et Yamaska) ou les routes (10, 116 et 112). Les résultats de l'analyse génétique ont par la suite été utilisés pour calibrer nos modèles de connectivité entre ces différents sites. Nous avons modélisé la résistance de l'habitat à la dispersion des individus de souris et évalué le flux d'individus entre nos sites.

Analyse des relations entre petits mammifères – tiques – *Borrelia*. Nous avons utilisé des modèles de régression binomiale pour évaluer si les tiques *I. scapularis* avaient une préférence pour la souris à pattes blanches, et ce en fonction du stade de développement de la tique, du site d'échantillonnage et de la présence d'autres espèces de micromammifères.

Analyse de la distribution spatiale des tiques à différents stades de développement et variation en fonction du site d'échantillonnage. Nous avons testé à l'aide de modèles linéaires généralisés les relations entre l'abondance des tiques dans la végétation à un site et différentes variables telles la diversité des petits mammifères, la densité des mammifères, la présence de *P. leucopus* et sa densité.

Prévalence de *B. burgdorferi* chez les tiques et chez les micromammifères. Des tests de comparaison de moyennes ont été réalisés entre les sites où *B. burgdorferi* était présente et les sites où *B. burgdorferi* était absente, afin de tester de tester si ces sites présentaient des différences en terme d'abondance de tiques, de la densité de mammifères, de la densité de *P. leucopus* ou de la diversité en mammifères (estimé par le nombre total d'espèces).

5. Résultats

Un résumé des travaux effectués est donné ci-dessous. Les résultats détaillés sont sous la forme d'articles scientifiques acceptés (objectif 3.1) ou en préparation (objectifs 1, 2, 3.2 et 4). Chacun des objectifs décrits dans la section précédente a été adressé dans le cadre de notre projet.

Objectif 1: Phylogéographie de la souris à pattes blanches, *Peromyscus leucopus*, et de la souris sylvestre, *P. maniculatus*. Le but de ce volet était de construire des arbres phylogéographiques permettant de visualiser les routes et les barrières de dispersion possible entre les différentes populations de souris dans le sud du Québec. Ce volet a porté sur les deux espèces de souris du genre *Peromyscus* (*P. leucopus* et *P. maniculatus*), afin d'en comparer les patrons de divergence. Les 27 sites échantillonnés en 2011 dans le sud-ouest du Québec ont permis de récolter 142 souris du genre *Peromyscus*. L'analyse génétique a révélé la présence des deux espèces de souris sur une grande partie du territoire échantillonné, y compris au nord du fleuve St-Laurent. La distribution spatiale des deux souris ne coïncide pas puisque les deux espèces ont rarement été décelées en sympatrie. Des arbres phylogéographiques ont permis d'observer une divergence entre les populations de *Peromyscus* des rives nord et sud du fleuve chez ces deux espèces. Les groupes obtenus ont été comparés avec ceux d'autres études effectuées aux États-Unis pour identifier les divergences ancestrales (liées à la recolonisation postglaciaire à partir de refuges distincts). Les souris présentes dans le sud du Québec appartiennent à deux clades distincts, correspondant à deux refuges glaciaires distincts (un refuge est, et un refuge central). La divergence entre les populations trouvées au nord et au sud du fleuve Saint-Laurent est donc ancienne, pré-datant largement le réchauffement climatique des dernières décennies. Cependant, une étude des réseaux d'haplotype a révélé une plus grande connectivité entre les sites pour *P. leucopus* par rapport à *P. maniculatus*, pour laquelle le degré de connectivité est très faible (Fig. 4). Notre étude a ainsi permis de **détecter la signature d'une expansion récente chez *P. leucopus***, confirmant ainsi notre hypothèse.

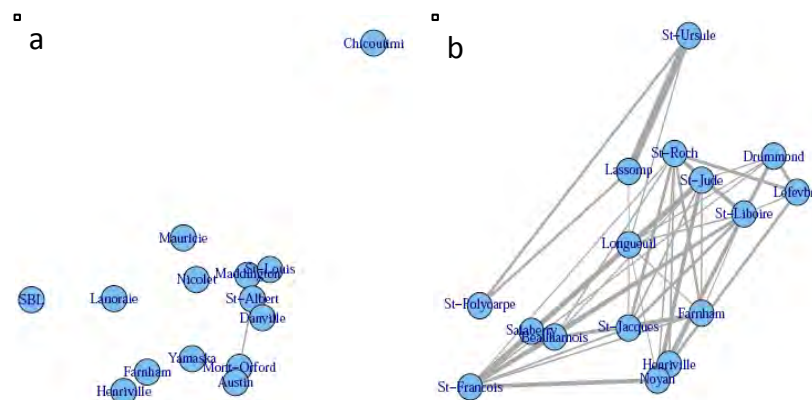


Figure 4. Réseaux de populations construits à partir de la séquence D-Loop de l'ADN mitochondrial pour la souris sylvestre *Peromyscus maniculatus* (a) et la souris à pattes blanches *P. leucopus* (b). Deux sites sont reliés lorsqu'ils partagent au moins un haplotype. La grande densité de liens observés dans le cas de *P. leucopus* est la signature de l'expansion récente de cette espèce (Fiset et al. en préparation).

Objectif 2: Modélisation de la niche de la souris *P. leucopus* en fonction du climat. Des données historiques de présence de la souris à pattes blanches provenant des États-Unis et du Canada ont été utilisées afin d'identifier les facteurs climatiques associés à la présence de *P. leucopus*. Les résultats ont permis de modéliser la distribution de l'habitat fondamental potentiel de la souris au Québec. Cette distribution a ensuite été projetée dans le futur (2050) selon les prédictions de changement climatique. Les principaux facteurs influençant la distribution de *P. leucopus* au Québec sont liés aux conditions hivernales. Un hiver doux et tardif suivi d'un printemps précoce, favorise l'expansion de la souris vers le nord, qui s'avère également très habile à s'adapter à de nouvelles conditions climatiques. Selon ces résultats, la quasi totalité du territoire Québécois, avec pour exceptions les régions montagneuses, serait apte à héberger *P. leucopus* d'ici 2050 (Fig. 5). Ce volet nous a ainsi permis de **faire le lien entre les changements des conditions climatiques et l'expansion de la souris à pattes blanches au Québec.**

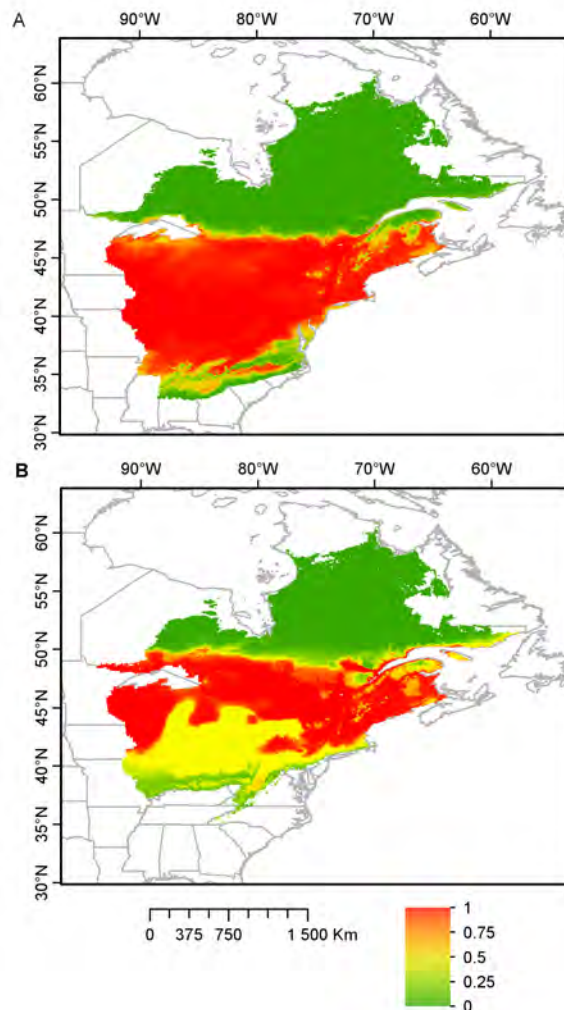


Figure 5. Modèle de distribution de la souris à pattes blanche *P. leucopus* au Québec; A : distribution historique prédite, B: distribution projetée à l'horizon 2050 pour le scenarios d'émission de gaz à effet de serre A2. D'après Roy-Dufresne et al. manuscrit en préparation.

Objectif 3.1: Structure génétique des populations de *P. leucopus* en milieu fragmenté. Pour ce projet, onze sites ont été visités dont quatre montagnes de la Montérégie, quatre fragments situés à la base de chaque montagne, et trois fragments isolés situés entre les montagnes. Au total, 367 souris ont été récoltées et une analyse de la structure génétique de ces populations a été complétée. Cette étude a démontré que la distance entre les fragments explique peu la variabilité génétique des souris. Une évaluation de l'effet de barrières potentielles à la dispersion a permis de déterminer que les champs agricoles ne représentent pas un obstacle pour le flux génétique des populations. Les autoroutes le ralentissent sans toutefois constituer une barrière absolue. Finalement, les rivières, représentent un important obstacle à la dispersion (Fig 6). Ce volet nous a ainsi permis **d'identifier les barrières potentielles à la dispersion de *P. leucopus* à l'échelle du paysage.**

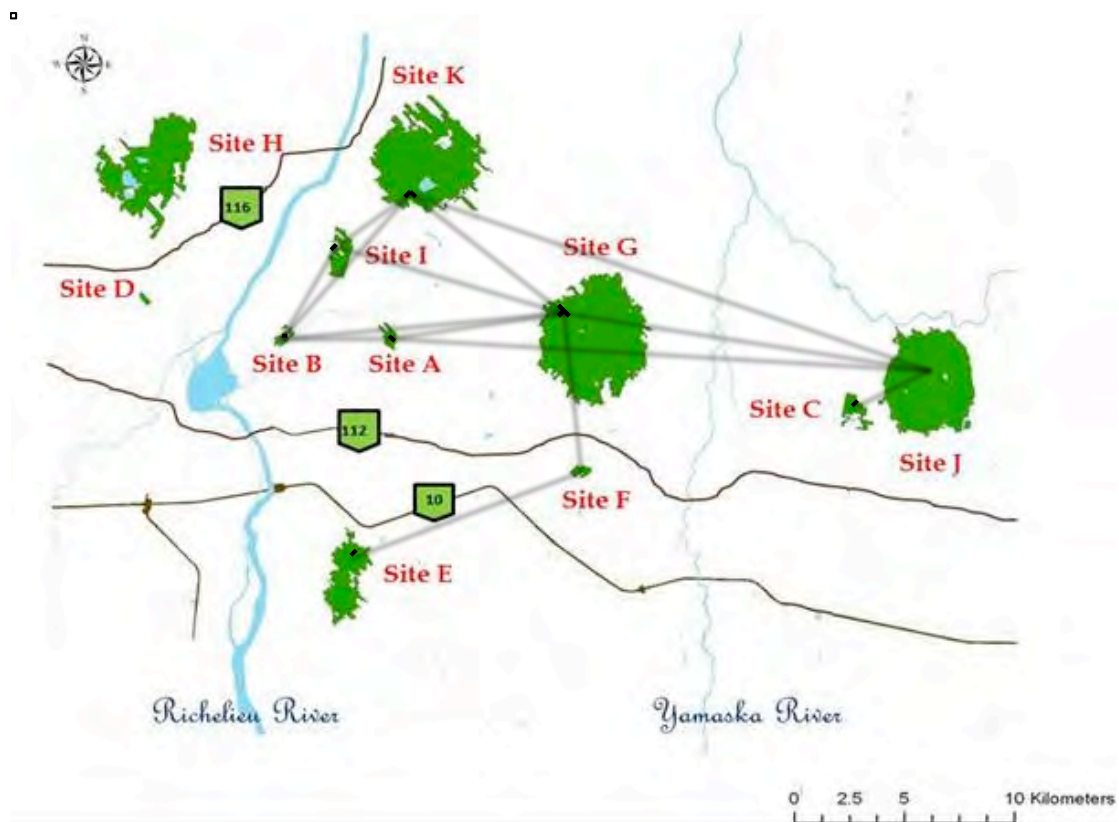


Figure 6. Localisation des sites d'échantillonnage de la souris à pattes blanches en Montérégie. Ces sites comprennent quatre collines Montérégiennes (H : Mont Saint-Bruno, K : Mont Saint-Hilaire, G : Mont Rougemont et J : Mont Yamaska) et sept fragments forestiers de plus petite taille (A-F et I). Une analyse de redondance sur les fréquences d'allèles a permis de détecter des barrières limitant le flux génétique entre les populations échantillonnées : rivière Richelieu ($p = 0.04$), autoroute 116 ($p = 0.02$), autoroute 112 ($p = 0.03$) et rivière Yamaska ($p = 0.01$). Les liens connectent les sites selon la distance génétique (F_{st}) entre ces sites. d'après Rogic et al. 2013.

Objectif 3.2: Effet de la structure du paysage et de la fragmentation sur la distribution de *P. leucopus*. Ce volet vise à modéliser de façon exhaustive les effets combinés de l'habitat et de la matrice entre ces habitats favorables sur la dispersion des individus de *P. leucopus*. Ces modèles ont été validés avec les résultats de l'étude de la structure génétique des onze populations en Montérégie. Nous avons démontré un lien entre la différenciation génétique et certaines variables de l'habitat telles que les communautés d'arbres, la couche arbustive et l'épaisseur de la litière. Une étude plus approfondie des barrières possibles de dispersion est venue confirmer les résultats obtenus dans le volet précédent et ont aussi démontré que les milieux urbains constituent également une barrière importante pour la dispersion de *P. leucopus*. Le milieu forestier constitue l'habitat le plus favorable pour *P. leucopus*, tandis que la résistance du milieu agricole est intermédiaire (Fig 7). Dans ce volet, nous avons pu ainsi mieux **identifier les variables de l'habitat favorables à l'établissement de la souris à pattes blanches**, tout en **quantifiant l'effet de la fragmentation de l'habitat sur la dispersion** de cette espèce à l'échelle du paysage.

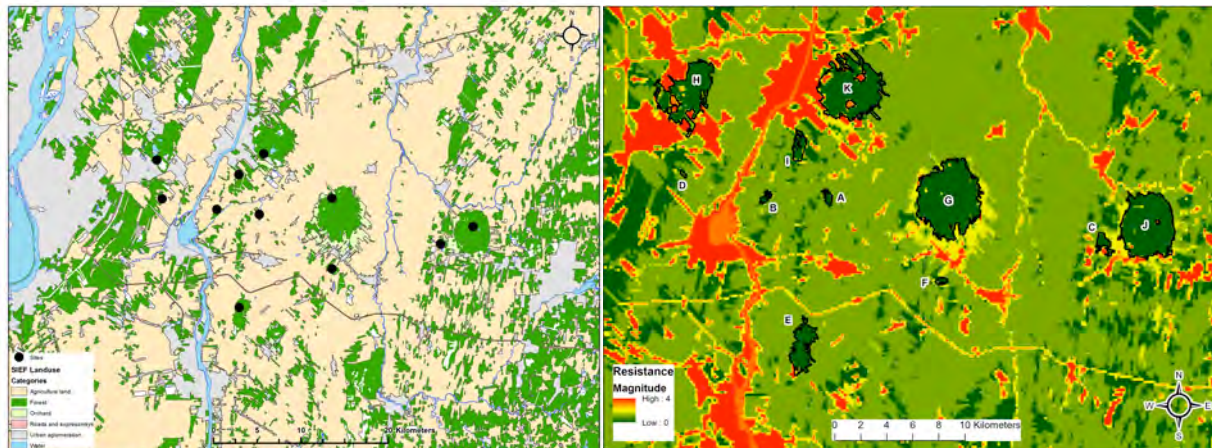


Figure 7. Panneau de gauche : carte d'utilisation des sols en Montérégie comprenant cinq classes d'habitat (forêt, milieu agricole, verger, route, milieu urbain, rivière; données SIEF). Les points indiquent la position des onze sites d'échantillonnage pour notre projet. Panneau de droite : modélisation de la résistance de l'habitat pour la souris à pattes blanches dans cette même région. L'habitat le plus favorable (le moins résistant) est le milieu forestier (en vert foncé); le milieu agricole (en vert clair) a une résistance moindre, suivi par les vergers, les routes et les rivières (en jaune), tandis que le milieu urbain (en rouge) a une résistance maximum. D'après Marrotte et al. manuscrit en préparation.

Objectif 4: Relations entre la diversité des micromammifères, la prévalence de *B. burgdorferi* chez les hôtes, l'abondance et la distribution des tiques. Au total, 753 mammifères appartenant à sept espèces (ou genre pour *Sorex* sp.) ont été capturés durant les années 2011 et 2012. L'espèce la plus capturée est *P. leucopus* (capturés sur 29 sites), suivi de *M. gapperi* (15 sites) et de *P. maniculatus* (20 sites).

Un total de 1335 tiques de sept espèces a été récolté sur 37 sites visités en 2011 et un total de 412 tiques sur 10 sites revisités en 2012. Une vaste majorité de ces tiques appartenaient à l'espèce *I. scapularis* (n=1557) et étaient des larves (1209 individus). Les tiques étaient absentes de cinq sites sur les 37 visités, et une population établie de tique (catégorie 1 d'abondance) a été décelée dans 5 autres sites. Nous avons observé un effet positif de la diversité des mammifères sur l'abondance des tiques dans la végétation ($p < 0.001$) et sur l'abondance des tiques trouvés sur les petits mammifères ($p < 0.001$). Par ailleurs les tiques étaient plus souvent trouvées sur les individus de *P. leucopus* (Fig 8).

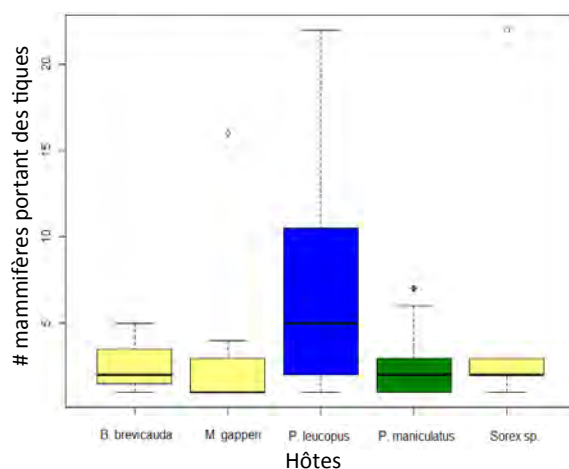


Figure 8. Préférence d'hôte pour les tiques *I. scapularis* : les individus de *P. leucopus* avaient la plus grande charge de tiques dans nos échantillons.

Sept mammifères sur les 515 examinés (2011) étaient positifs à *B. burgdorferi*. Parmi eux, six étaient des *P. leucopus* et un *P. maniculatus*. Parmi les six *P. leucopus* infectés, quatre portaient des tiques, toutes au stade larvaire (respectivement 1, 1, 2 et 3 larves). L'individu de *P. maniculatus* portait 14 larves de tiques. Seules une de ces larves était positive à *B. burgdorferi* sur un individu de *P. leucopus*. Sur les 475 échantillons de tiques prélevés dans la végétation en 2011 et testés (les larves n'ont pas été testées), 61 étaient positifs à *B. burgdorferi*. Sur les 104 tiques récoltées sur les petits mammifères en 2011, 2 étaient positives. Ces deux tiques au stade larvaire ont été récoltées sur deux individus de *P. leucopus*. La prévalence de *B. burgdorferi* étant faible dans nos échantillons (1.4% pour les mammifères et 13% pour les tiques), nous n'avons pu effectuer que des tests préliminaires. Cependant, nos travaux montrent l'existence d'un lien positif entre la densité des tiques et la prévalence de *B. burgdorferi* (Fig. 9). Sur les dix sites où nous avons détecté *B. burgdorferi*, cinq appartenaient à la catégorie 1 d'abondance de tiques (population établie de tique : plus de six individus récoltés, à tous les stades de développement). Par ailleurs, tous les sites où nous avons détectés *B. burgdorferi* étaient situés à l'intérieur de la zone de distribution de *P. leucopus* (Fig. 9).

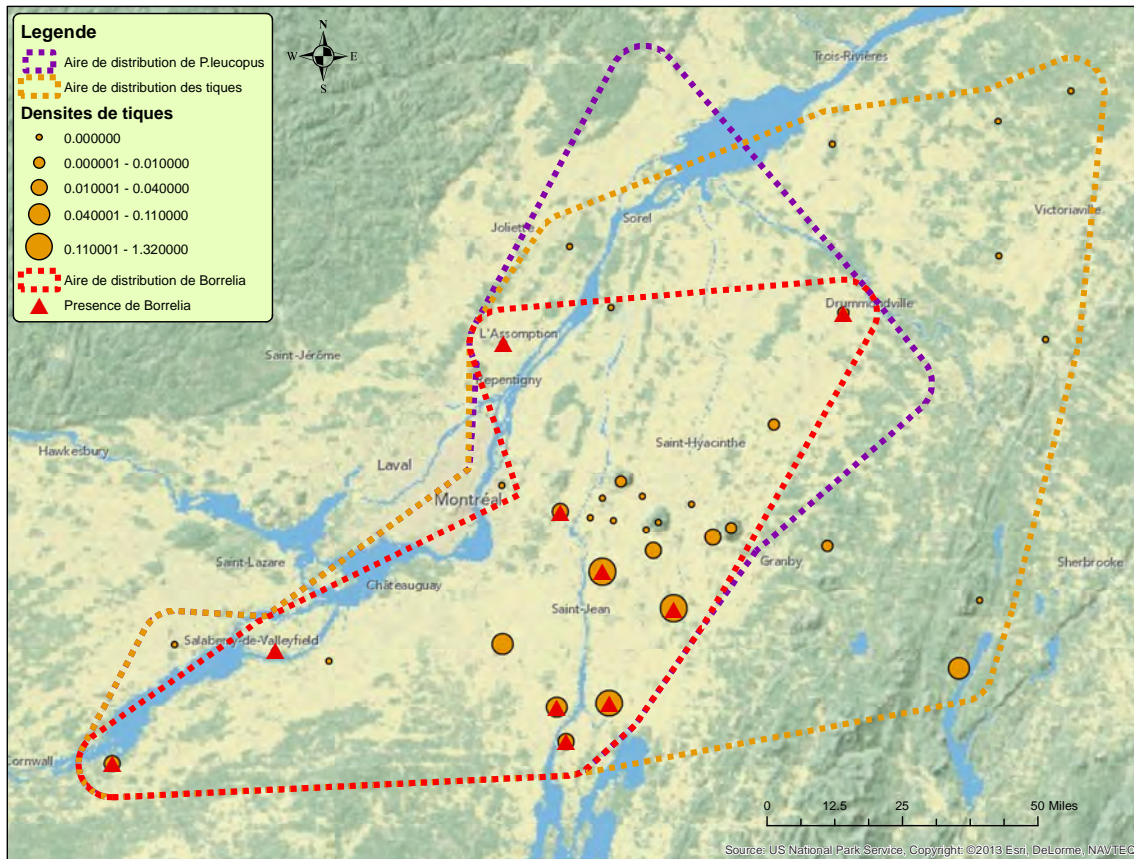


Figure 9. Relations spatiales entre l'abondance des tiques (en orange), la présence de *B. burgdorferi* (triangles rouges) et l'aire de répartition de *P. leucopus* (en violet). *B. burgdorferi* a été décelée uniquement à l'intérieur de cette zone de répartition.

Dans ce dernier volet, nous avons donc détecté l'influence de la diversité des mammifères sur la densité de tiques *I. scapularis*, ainsi qu'un recouvrement des zones de distribution de *P. leucopus*, de *I. scapularis* et de *B. burgdorferi*. **Ces résultats préliminaires confirment ainsi notre hypothèse sur le rôle clef joué par *P. leucopus* dans l'émergence de la maladie de Lyme dans notre région d'étude.**

6. Conclusion et recommandations

Pour finir, nos travaux nous ont permis d'émettre les conclusions suivantes pour notre région d'étude:

1. Le réchauffement climatique favorise l'expansion vers le nord de la souris à pattes blanches,
2. Des marqueurs moléculaires de l'ADN mitochondrial contiennent la signature de ce phénomène récent d'expansion vers le nord,
3. L'existence d'un lien entre la présence de la souris à pattes blanches et l'abondance des tiques,
4. L'existence d'un lien entre la présence de la souris à pattes blanches et la prévalence de la maladie de Lyme,
5. Les barrières géographiques physiques telles les routes ou les rivières limitent, mais n'empêchent pas la dispersion de la souris à pattes blanches,

6. Les habitats modifiés par l'homme tels les milieux urbains, constituent un milieu moins favorable à la dispersion de la souris. Le milieu agricole affecte le mouvement de la souris dans une bien moindre mesure,
7. Les forêts et lisières de forêt sont l'habitat le plus favorable à l'établissement de la souris à pattes blanches, et constituent donc les milieux à plus haut risque pour la maladie de Lyme.

En conclusion, nous fournissons ici une carte de risque de la présence de *B. burgdorferi* dans notre zone d'étude (Fig. 11). Cette carte est le fruit de travaux de modélisation complétés au cours du printemps et été 2013. Le modèle pour établir le risque de présence de *B. burgdorferi* à un site prend en compte :

1. la probabilité de présence de la souris à pattes blanches telle que prédite par notre modèle de niche (Fig. 10A),
2. la qualité de l'habitat pour la souris à pattes blanches—cet index a été établi en corrélant nos mesures d'habitat effectuées sur le terrain avec l'abondance de la souris (Fig. 10B),
3. un index de connectivité de l'habitat qui tient compte du degré d'isolement des fragments forestiers ainsi que du type d'habitat trouvé dans la matrice autour de ces fragments (Fig. 10C),
4. la probabilité de présence de la tique *I. scapularis* à un site, en reprenant simplement le modèle de Ogden et al (2008) qui lie l'abondance de la tique à la température (Fig. 10D).

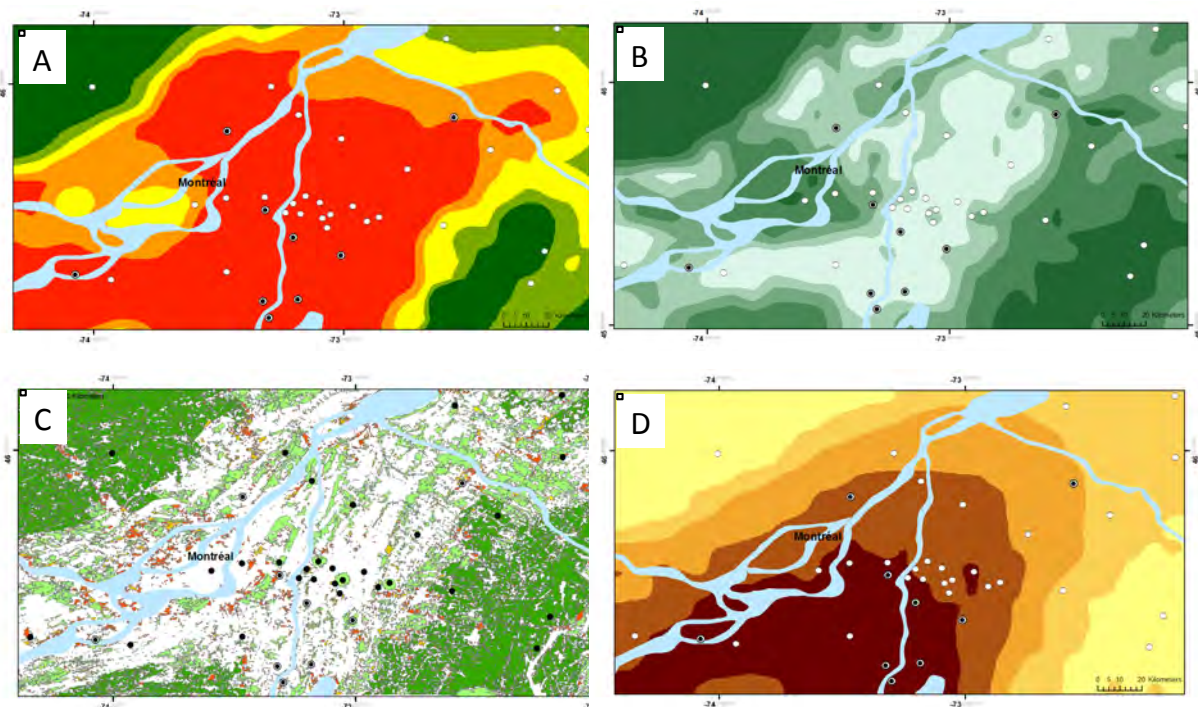


Figure 10. Les différentes couches utilisées pour modéliser la probabilité de présence de *B. burgdorferi* dans notre zone d'étude ; **A** : modèle climatique de niche de la souris à pattes blanches (la probabilité de présence varie de 0 en vert foncé à 1 en rouge) ; **B** : index de qualité de l'habitat pour la souris à pattes blanches (les zones en vert pâle sont des zones agricoles et les zones en vert foncé sont des forêts) ; **C** : degré de connectivité de l'habitat variant du rouge (isolé) au vert foncé (connecté) ; **D** : probabilité de présence de la tique *I. scapularis* selon le modèle de Ogden et al. (2008).

Tous les paramètres de notre modèle sont des prédicteurs robustes (relations statistiquement significatives) de la probabilité de présence de la souris à un site (climat Fig. 10A, habitat Fig. 10B et connectivité Fig. 10C) et de la probabilité de présence de la tique (climat, Fig. 10D) à ce site. Étant donné que nous avons montré avec nos données de terrain que la présence de *B. burgdorferi* est elle-même dépendante de la présence conjointe de la souris et de la tique (Fig. 9), l'étape suivante a donc consisté à combiner les différents paramètres (couches) de notre modèle pour produire une carte de risque de présence de *B. burgdorferi* (Figure 11). Deux points notables sont apparents à l'examen de cette carte :

1. Nous sommes capables de capturer des petites variations locale du risque et de prédire la présence de *B. burgdorferi* à des sites qui sont en dehors de la zone de risque maximale (par ex. Drummondville au nord est de notre zone d'étude qui correspond à la limite de distribution de la souris à pattes blanches à ce jour).
2. Cette carte sera utile pour planifier des futures campagnes de surveillance, puisque nous prévoyons des zones de risque élevé où *B. burgdorferi* n'a pas été détectée (par ex. le sud de l'île de Montréal).

Bien-entendu, compte-tenu du faible taux de prévalence de *B. burgdorferi* à ce jour dans notre zone d'étude, nous considérons cette carte de risque comme étant encore préliminaire. Cependant, nous avons testé la robustesse de nos modèles à chaque étape de la modélisation, et la carte livrée ici dans ce rapport représente donc un produit final optimal compte-tenu des données empiriques de terrain à notre disposition.

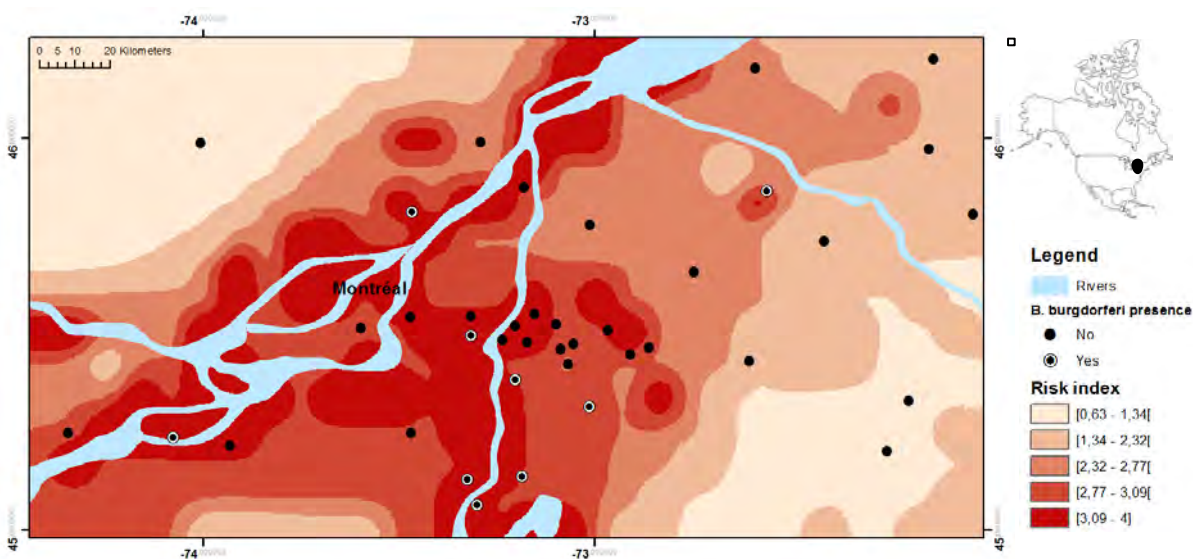


Figure 11. Carte de risque de présence de *B. burgdorferi* dans notre zone d'étude. Le risque a été modélisé en fonction de variables climatiques et de l'habitat qui prédisent la présence de la souris à pattes blanches et de la tique à pattes noires. Nos sites d'étude sont indiqués sur la carte en noir lorsque *B. burgdorferi* n'y a pas été détecté et en noir et blanc lorsque *B. burgdorferi* y a été détecté.

Pour conclure, nous souhaitons émettre des recommandations, en particulier pour les stratégies de surveillance de l'émergence de la maladie au Québec. Compte-tenu de nos résultats et du contexte particulier de l'émergence rapide de la maladie de Lyme dans notre région d'étude, il nous apparaît crucial de continuer l'échantillonnage et l'analyse afin d'améliorer la robustesse de nos conclusions, mais surtout de continuer à observer le mécanisme d'émergence au cours des prochaines années. Ces observations permettront de valider nos résultats préliminaires.

En particulier, nous recommandons de poursuivre l'échantillonnage des tiques et petits mammifères en utilisant notre carte de risque pour établir les sites :

- sites dans notre zone d'étude présentant des taux de risque faibles ou élevés mais qui n'ont pas encore été échantillonnés à ce jour
- sites présentant un risque élevé et déjà échantillonnés mais où nous n'avons pas détecté *B. burgdorferi* (« faux négatifs »)
- sites situés en dehors de notre zone d'étude pour permettre d'extrapoler notre modèle à une région plus large de la province, en particulier le long du fleuve Saint-Laurent (où la présence de la souris est plus probable selon notre modèle de niche)

Il apparaît ainsi évident qu'un maintien des activités de recherche sur l'émergence de la maladie de Lyme dans la région est nécessaire pour mieux caractériser le mécanisme et cadre temporel de cette émergence, et ainsi aider à formuler des recommandations précises pour nos usagers.

7. Références

Allan B. F., Keesing F. & Ostfeld R. 2003. Effect of forest fragmentation on Lyme disease risk. *Conservation Biology* 17: 267-272.

Anderson, C. S., A. B. Cady, et al. 2003. "Effects of vegetation structure and edge habitat on the density and distribution of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) in small and large forest patches." *Canadian Journal of Zoology* 81: 897-904.

Bouchard C., Beauchamp G., Nguon S., Trudel L., Milord F., Lindsay L.R., Bélanger, D., Ogden N.H. 2011. Associations between *Ixodes scapularis* ticks and small mammal hosts in a newly endemic zone in Southeastern Canada: implications for *Borrelia burgdorferi* transmission. *Ticks and Tick-borne Diseases* 2: 183-190.

Brisson D., Dykhuizen D. E. & Ostfeld R. S. 2008. Conspicuous impacts of inconspicuous hosts on the Lyme disease epidemic. *Proc. R. Soc. B* 275 : 227-235.

Brownstein J.S., Skelly D.K., Holford T.R., Fish D. 2005. Forest fragmentation predicts local scale heterogeneity of Lyme disease risk. *Oecologia* 146: 469-475.

Burgess E.C., Mattison M. 1987. Encephalitis associated with *Borrelia burgdorferi* infection in a horse. *J Am Vet Med Assoc.* Dec 1; 191(11): 1457-8.

- Burgess E.C., Gendron-Fitzpatrick A., Wright W.O. 1987. Arthritis and systemic disease caused by *Borrelia burgdorferi* infection in a cow. *J Am Vet Med Assoc.* Dec 1;191(11):1468-70.
- Caya D. and Laprise R. 1999. A Semi-Implicit Semi-Lagrangian Regional Climate Model: The Canadian RCM, *Monthly Weather Review*, 127, 341-362.
- Centers for Disease Control and Prevention (CDC). 2011. Summary of notifiable diseases – United States, 2010. *Morbidity and Mortality Weekly Report.* 59, 1-111.
- Chang Y.F., Novosel V., Chang C.F., Summers B.A., Ma D.P., Chiang Y.W., Acree W.M., Chu H.J., Shin S., Lein D.H.. 2001. Experimental induction of chronic borreliosis in adult dogs exposed to *Borrelia burgdorferi*-infected ticks and treated with dexamethasone. *Am J Vet Res.* Jul;62(7):1104-12.
- Courtney J.W., Kostelnik, L.M., Zeidner N.S. & Massung R.F. 2004. Multiplex real-time PCR for detection of *Anaplasma phagocytophilum* and *Borrelia burgdorferi*. *J. Clin. Microbiol.* 42 : 3164-3168.
- Dennis D.T., Nekomoto T. S., Victor J. C., Paul W. S. & Piesman J. 1998. Reported distribution of *Ixodes scapularis* and *Ixodes pacificus* (Acari : Ixodidae) in the United States. *Journal of Medical Entomology* 35 : 629-638.
- Desrosiers N., Morin R. & Jutras J. 2002. Atlas des micromammifères du Québec. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction du développement de la faune. Québec. 92 p.
- Dragoo J.W., Lackey J.A., Moore K.E., Lessa E.P., Cook J.A. et Yates T.L. 2006. Phylogeography of the deer mouse (*Peromyscus maniculatus*) provides a predictive framework for research on hantaviruses. *Journal of General Virology* 87: 1997-2003.
- Durden, L. A., and J. E. Keirans. 1996. Nymphs of the genus *Ixodes* (Acari: Ixodidae) of the United States: taxonomy, identification key, distribution, hosts and medical/veterinary importance. Entomological Society of America, Lanham, MD.
- Estrada-Pena A. 2002. Increasing habitat suitability in the United States for the tick that transmits Lyme disease: a remote sensing approach. *Environmental Health Perspectives* 110: 635-640.
- Excoffier, L., Smouse, P.E., and Quattro, J.M. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: applications to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131: 479-491.
- Excoffier, L., Laval, G., and Schneider, S. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1:47-50.
- Falco, R.C. and Fish, D. 1992. A comparison of methods for sampling the deer tick, *Ixodes dammini*, in a Lyme disease endemic area. *Exp. Appl. Acarol.*, 14: 165-173.
- Fu Y.X. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics* 147:915–925.
- Gage K.L., Bukot T. R., Eisen R. J. & Hayes E. B. 2008. Climate and vectorborne diseases. *Am. J. Prev. Med.* 35:436-450.
- Gilman S.E., Urban M.C., Tewksbury J., Gilchrist G.W., Holt R.D.(2010. A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 325-331.
- Githeko A.K., Lindsay S.W., Confalonieri U.E., Patz J.A. 2000. Climate change and vector-borne diseases: a regional analysis. *Bulletin of the World Health Organization* 78: 1136-1147.

- Guerra M., Walker E., Cari J., Paskewitz S., Cortinas R., Stancil A., Beck L., Bobo M. & Kitron U. 2002. Predicting the risk of Lyme disease : habitat suitability for *Oxodes scapularis* in the North Central United States. *Emerging Infectious Diseases* 8 : 289-297.
- Hanincova K., Kurtenbach K., Diuk-Wasser M., Brei B., Fish D. 2006. Epidemic spread of Lyme Borreliosis, Northeastern United States. *Emerging Infectious Diseases* 12: 604-611.
- Hellmann J.J., Byers J.E., Bierwagen B.G., Dukes J.S. 2008. Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation Biology* 22: 534-543.
- Huang B., Zhang L. & Wu B. 2009. Spatiotemporal analysis of rural-urban land conversion. *International Journal of Geographical Information Science* 23:379-398.
- Hutchinson M.F. (2004) ANUSPLIN Version 4.3: <http://fennerschool.anu.edu.au/research/software-datasets/anusplin>.
- Jackson S.T., Betancourt J.L., Booth R.K., Gray S.T. 2009. Ecology and the ratchet of events: climate variability, niche dimensions, and species distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 19685-19692.
- Kalluri S. Gilruth P. Rogers D. & Szczur M. 2007. Surveillance of arthropod vector-borne infectious diseases using remote sensing techniques: a review. *PLoS Pathogens* 3:1361-1371.
- Keesing F., Holt R.D. & Ostfeld R.S. 2006. Effects of species diversity on disease risk. *Ecology Letters* 9: 485-498.
- Killilea M.E., Swei A., Lane R.S., Briggs C.J., Ostfeld R.S. 2008. Spatial dynamics of Lyme disease: a review. *EcoHealth*. DOI: 10.1007/s10393-008-0171-3.
- Landry, P.A., S. Noël, N. Tessier, & F.-J. Lapointe. 2003. Landscape-dependent differentiation of deer mouse populations (*Peromyscus maniculatus*): A total-evidence approach using molecular and morphometric data. Pp. 507-512, in *Rats, Mice and People: Rodent Biology and Management* (G. R. Singleton, L. A. Hinds, C. J. Krebs, & D. M. Spratt, eds.), ACIAR Monograph No. 96, Canberra, Australia.
- Lapointe, F.-J., and Rissler, L. J. (2005) Consensus, congruence, and the comparative phylogeography of codistributed species in California. *The American Naturalist*, 166: 290-299.
- Leighton P.A., Koffi J.K., Pelcat Y., Lindsay L.R., Ogden N.H. 2012. Predicting the speed of tick invasion: An empirical model of range expansion for the Lyme disease vector *Ixodes scapularis* in Canada. *Journal of Applied Ecology*, 49, 457-464.
- Lindgren E., Talleklint L. & Polfeldt T. 2000. Impact of climatic change on the Northern latitude limit and population density of the disease-transmitting European tick *Ixodes ricinus*. *Environmental Health Perspectives* 108: 119-123.
- Lindsay L. R., Barker I. K., Surgeoner G. A., McEwen S. A, Gillespie T.J. & Robinson J. T. 1995. Survival and development of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) under various climatic conditions in Ontario, Canada. *Journal of Medical Entomology* 32: 143-152.
- LoGiudice K., Duerr S.T.K., Newhouse M.J., Schmidt K.A., Killilea M. & Ostfeld R. 2008. Impact of host community composition on Lyme disease risk. *Ecology* 89: 2841-2849.
- Marmion M., Parviainen M., Luoto M., Heikkinen R.K., Thuiller W. 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distribution* 15: 59-69.

- Medlock J.M. & Jameson L.J. 2009. Ecological approaches to informing public-health Policy and risk assessments on emerging vector-borne zoonoses. *Emerging Health Threats Journal* 3: el doi: 10.3134/ehjtj.10.001.
- Meehl G.A., Covey C., Delworth T., Latif M., McAvaney B., Mitchell J.F.B, Stouffer R.J. et K.E. Taylor. 2007. *The WCRP CMIP3 Multimodel Dataset, A New Era in Climate Change Research*. Bulletin of American Meteorological Society September 2007: 1383-1394.
- MMACH. 1996. Banque de données sur les micromammifères et les chiroptères du Québec, active depuis 1996. Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'expertise sur la faune et ses habitats. Québec, Québec.
- Myers, P., B. L. Lundrigan, et al. 2005. "Climate change and the distribution of *Peromyscus* in Michigan: is global warming already having an impact?" University of California Publications in Zoology: 101-125.
- Myers P., Lundrigan B. L., Hoffman S. M., Haraminac A. P. & Seto S. H. 2009. Climate-induced changes in the small mammal communities of the Northern Great Lakes Region. *Global Change Biology* (2009) 15, 1434–1454.
- Music B. & Caya D. 2007. Evaluation of the Hydrological Cycle over the Mississippi River Basin as Simulated by the Canadian Regional Climate Model (CRCM). *Journal of Hydrometeorology*, 8: 969-988.
- Nakicenovic N., Alcamo J., Davis G., de Vries B., Fenhann J., Gaffin S., Gregory K., Grübler A., Jung T.Y., Kram T., La Rovere E.L., Michaelis L., Moris S., Morita T., Pepper W., Pitcher H., Price L., Raihi K., Roehrl A., Rogner H.H., Sankovski A., Schlesinger M., Shukla P., Smith S., Swart R., van Rooijen S., Victor N., Dadi Z. 2000. Emissions Scenarios Rapport special du Groupe de Travail III du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. Cambridge: Cambridge University Press. 599 p.
- Nguon S., Milord, F. Trudel, L. Ogden N. Lindsay R. Bouchard, C. & Fournier S. 2008. Etude épidémiologique sur les zoonoses transmises par les tiques au sud-ouest du Québec (année 2008).
- Noël, S., B. Angers, & F.-J. Lapointe. 2005. *Peromyscus* populations and their *Cuterebra* parasites display congruent phylogeographical structure. *Parasitology*, 131: 237-245.
- Norman R., Bowers R.G., Begon M. & Hudson P.J. 1999. Persistence of tick-borne virus in the presence of multiple host species: tick reservoirs and parasite-mediated competition. *J. Theor. Biol.* 200: 111-118.
- Nupp T.E., Swihart R.K. 1998. Effects of forest fragmentation on population attributes of white-footed mice and eastern chipmunks. *Journal of Mammalogy* 79: 1234-1243.
- Ogden N.H. & Tsao J.I. Biodiversity and Lyme disease: dilution or amplification? *Epidemics* 1: 196:206.
- Ogden N.H., Lindsay L. R., Beauchamp G., Charron D.F., Maarouf A., O'Callaghan C.J., Waltner-Toews D. & Barker I. K. 2004. Investigation of relationships between temperature and developmental rates of ticks *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) in the laboratory and field. *Journal of Medical Entomology* 41: 622-633.
- Ogden N.H. , Maarouf A., Barker I.K., Bigras-Poulin M. Lindsay L.R., Morshed M.G., O'Callaghan C.J., Ramay F., Waltner-Toews D. & Charron D.F. 2005. Climate change and the potential for range expansion of the Lyme disease vector *Ixodes scapularis* in Canada. *International Journal of Parasitology* 36: 63-70.

- Ogden N. H., Barker I. K., Beauchamp G., Brazeau S., Charron D.F., Maarouf A., Morshed M.G., O'Callaghan C.J., Thompson R.A., Waltner-Toews D., Waltner-Toews M. & Lindsay L. R. 2006. Investigation of ground level and remote-sensed data for habitat classification and prediction of survival of *Ixodes scapularis* in habitats of Southeastern Canada. *Journal of Medical Entomology* 43: 403-414.
- Ogden N. H., Trudel L., Artsob H., Barker I. K., Beauchamp G., Charron D.F., Drebot M.A., Galloway T.D., O'Handley R., Thompson R.A., & Lindsay L. R. 2006. *Ixodes scapularis* ticks collected by passive surveillance in Canada: analysis of geographic distribution and infection with Lyme Borreliosis agent *Borrelia burgdorferi*. *Journal of Medical Entomology* 43: 600-609.
- Ogden N.H., Lindsay L.R., Hanincova K., Barker I.K., Bigras-Poulin M., Charron D.F., Heagy A., Francis C.M., O'Callaghan C.J., Schwartz I. & Thompson R.A. 2008. Role of migratory birds in introduction and range expansion. *Applied and Environmental Microbiology* 74: 1780-1790.
- Ogden N.H., St-Onge L., Barker I.K., Brazeau S., Bigras-Poulin M., Charron D. F., Francis C. M., Heagy A., Lindsay L. R., Maarouf A., Michel P., Milord F., O'Callaghan C. J., Trudel L., Thompson A. 2008. Risk maps for range expansion of the Lyme disease vector, *Ixodes scapularis*, in Canada now and with climate change. *International Journal of Health Geographics* 7:248.
- Ostfeld R.S. 2011. Lyme disease: the ecology of a complex system, New York, Oxford University Press.
- Ostfeld R. & Keesing F. 2000. The function of biodiversity in the ecology of vector-borne zoonotic diseases. *Can. J. Zool.* 78: 2061-2078.
- Ostfeld R.S., Glass G.E. & Keesing F. 2005. Spatial epidemiology : an emerging (or re-emerging) discipline. *TREE* 20 : 328-336.
- Parola P., Socolovschi C., Jeanjean L., Bitam I., Fournier P.E., Sotto A., Labauge P., Raoult D. 2008. Warmer Weather Linked to Tick Attack and Emergence of Severe Rickettsioses. *PLoS Negl. Trop. Dis.* 2(11): e338.
- Pereira H.M., Leadley P.W., Proença V., Alkemade R., Scharlemann J.P.W., Fernandez-Manjarrés J.F., Araújo M.B., Balvanera P., Biggs R., Cheung W.W.L., Chini L., Cooper H.D., Gilman E.L., Guénette S., Hurtt G.C., Huntington H.P., Mace G.M., Oberdorff T., Revenga C., Rodrigues P., Scholes R.J., Sumaila U.R., Walpole M. (2010) Scenarios of global biodiversity in the 21st century. *Science* 330: 1496-1501.
- Sexton J. P., McIntyre P. J. Angert A. L. & Price K. J. 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40 : 415-436.
- Simmons, A.D., Longmire, J.L., Reeder, T.W., Wichman, H.A. and Baker R.J. 1992. Restriction fragment length polymorphisms satellite DNA distinguish chromosomal races of the white-footed mouse *Peromyscus leucopus*. *Molecular Ecology* 1 : 251-254.
- Sperling J.L.H. & Sperling F.A.H. 2009. Lyme borreliosis in Canada: biological diversity and diagnostic complexity from an entomological perspective. *Can. Entomol.* 141: 521-549.
- Stafford K. C. 2007. Tick Management Handbook. The Connecticut Agricultural Experiment Station. Bulletin No. 1010. 80 pp.
- Tajima F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* 123: 585-595.

Taylor L.H., Lathan S. M. & Woolhouse M. E. 2001. Risk factors for human disease emergence. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 356: 983-989.

Tessier, N., S. Noël, & F.-J. Lapointe. 2005. A new method to discriminate the deer mouse (*Peromyscus maniculatus*) from the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) using species-specific primers in multiplex PCR. *Canadian Journal of Zoology*, 82: 1832-1835.

Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., Araújo M.B. 2009. BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* 32: 369-373.

Tsao J. I. 2009. Reviewing molecular adaptations of Lyme borreliosis spirochetes in the context of reproductive fitness in natural transmission cycles. *Vet. Res.* 40:36.

Wilson, D.E. & Reeder, D.M. 2005. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference* (3rd ed), Johns Hopkins University Press, 2,142 pp. (Available at <http://www.press.jhu.edu>).

Wolf M. & Batzli G. 2004. Forest edge—High or low quality habitat for white-footed mice (*Peromyscus leucopus*)? *Ecology* 85: 756–769.

Annexes