Migration des cerfs, densité des cerfs, répartition des tiques et incidence d'une zoonose transmise par les tiques

Received: 5 June 2025 | Accepted: 30 September 2025
DOI: 10.1111/1365-2656.70163
RESEARCH ARTICLE
Journal of Animal Ecology

Deer migration, deer density, tick distribution and incidence of a tick-borne zoonosis

Atle Mysterud[1,2] | Inger Maren Rivrud[3] | Erling L. Meisingset[4] | Solveig Jore[5] | Hildegunn Viljugrein[1,6]

Résumé

1. Notre compréhension de l'influence des populations d'animaux sauvages migrateurs sur l'incidence des maladies infectieuses se transmettant à l'homme reste limitée. Les tiques étendent leur aire de répartition vers les latitudes nordiques, entraînant l'émergence de maladies transmises par les tiques. Les cerfs servent d'hôtes de reproduction aux tiques adultes, contribuant ainsi au maintien des populations de tiques. **Cependant**, dans les régions nordiques, les populations de cerfs sont partiellement migratoires, et les individus migrateurs occupent des aires de répartition estivales en haute altitude qui ne sont pas propices aux tiques. La migration peut donc théoriquement permettre d'échapper à l'exposition aux tiques et réduire le nombre de tiques ingérées par les cerfs, ce qui diminue le risque de maladie pour l'homme.

2. En combinant des données sur l'abondance de la tique *Ixodes ricinus* avec des données de suivi GPS du cerf élaphe (*Cervus elaphus*), nous avons quantifié le **chevauchement** des aires de répartition des tiques et des cerfs élaphes le long de gradients altitudinaux en Norvège. **De plus**, nous avons établi une **corrélation** entre la densité des cerfs et la proportion de cerfs migrateurs, d'une part, et l'incidence de la maladie de Lyme chez l'homme, d'autre part.

3. Nous avons constaté que les aires de répartition estivales des cerfs migrateurs se caractérisaient par un climat plus froid et présentaient un chevauchement moindre avec la répartition des tiques que celles des cerfs sédentaires. La densité des cerfs augmentait systématiquement l'incidence de la maladie de Lyme chez l'homme. **Cependant**, nous n'avons trouvé que de faibles indices suggérant que la migration des cerfs ait un effet négatif sur l'incidence de la maladie de Lyme.

4. Notre étude fournit une quantification rare de la manière dont la disponibilité des hôtes, tant en termes de densité que de mouvements migratoires, influe sur le risque d'une maladie zoonotique.

Mots clés : *Ixodes ricinus*, maladie de Lyme, échappement migratoire, migration partielle, cerf élaphe, amplification sédentaire

1. INTRODUCTION

Le rôle des migrations animales dans les risques sanitaires liés à la faune sauvage a souvent été négligé (Altizer et al., 2011 ; Binning et al., 2022), et l'écologie des maladies, en général, doit être mieux intégrée à l'écologie des déplacements (Dougherty et al., 2018 ; Manlove et al., 2022). Des travaux théoriques ont été menés pour prédire comment la migration peut influencer la transmission d'agents pathogènes et de parasites (Hall et al., 2014, 2016 ; Kim & Shaw, 2021 ; Kürschner et al., 2021 ; Peacock et al., 2018, 2020) et la manière dont le **parasitisme** peut agir comme un facteur de migration (Shaw et al., 2019 ; Shaw & Binning, 2020 ; Shaw & Couzin, 2013). Les études empiriques sur le rôle de la migration dans le parasitisme incluent désormais des exemples chez les amphibiens (Daversa et al., 2018), les oiseaux (Turjeman et al., 2020) et les mammifères (Teitelbaum et al., 2018). Chez les **ongulés**, il a été démontré que la migration influence les agents pathogènes et les parasites transmis par l'environnement, tels que les helminthes gastro-intestinaux chez les gnous (*Connochaetes taurinus*) du Serengeti, en Afrique (Mijele et al., 2016), la douve géante du foie (*Fascioloides magna*) chez le cerf wapiti (*Cervus canadensis*) aux États-Unis (Normandeau et al., 2020 ; Pruvot et al., 2016) et le charbon (*Bacillus anthracis*) chez le zèbre (*Equus burchelli*) en Namibie, en Afrique (Zidon et al., 2017). La transmission des maladies infectieuses de la faune sauvage peut se faire par contact direct entre hôtes, indirectement via l'environnement, ou par l'intermédiaire **d'arthropodes vecteurs**. Le mode de transmission est déterminant pour établir l'interaction prévue entre la migration des hôtes et le parasitisme (Shaw et al., 2019). **Cependant**, les études empiriques établissant un lien entre la migration des ongulés et l'incidence des maladies à transmission vectorielle font défaut. Il s'agit là d'une lacune particulièrement importante en matière de recherche, compte tenu de la nature zoonotique de plusieurs agents pathogènes à transmission vectorielle.

Selon l'Organisation mondiale de la santé (2017), les maladies à transmission vectorielle représentent 17% de la charge mondiale estimée des maladies transmissibles et comptent parmi les plus grandes menaces sanitaires liées aux changements environnementaux. Les changements environnementaux entraînent actuellement une expansion de l'aire de répartition des tiques dures (Ixodidae) vers le nord et vers des altitudes plus élevées (Jaenson & Lindgren, 2011 ; Jore et al., 2011, 2014), ce qui conduit à une augmentation des maladies transmises par les tiques aux limites de leur aire de répartition, tant en Europe qu'en Amérique du Nord (Piesman & Gern, 2004). La maladie de Lyme (ou borréliose de Lyme) est aujourd'hui la maladie à transmission vectorielle la plus courante de l'hémisphère nord, avec plus de 500 000 cas par an (Organisation mondiale de la Santé, 2017), et constitue la maladie transmise par les tiques la plus répandue en Europe (Burn et al., 2023 ; Sykes & Makiello, 2017). En Europe, la tique du mouton (*Ixodes ricinus*) est le principal vecteur des spirochètes du complexe *Borrelia burgdorferi* sensu lato (s.l.), l'agent responsable de la maladie de Lyme (Piesman & Gern, 2004 ; Ruiz-Fons et al., 2012). Ces tiques ont un cycle de vie complexe, nécessitant des hôtes vertébrés de tailles différentes tout au long de leur ontogenèse (Kahl & Gray, 2022). Alors que les larves et les nymphes se nourrissent aussi bien de petits que de grands vertébrés, les tiques adultes ont besoin d'un hôte de grande taille pour se reproduire avec succès. Dans les écosystèmes nordiques tels que ceux de la Norvège, les cerfs constituent les principaux hôtes de grande taille (Mysterud et al., 2021). De ce fait, les cerfs jouent un rôle crucial dans le **maintien** des populations de tiques (James et al., 2013 ; Ruiz-Fons & Gilbert, 2010).

Avec leur expansion vers le nord, les tiques rencontreront des populations de cerfs partiellement migratrices (Mysterud et al., 2011), ce qui signifie qu'une partie de la population se déplace de manière saisonnière entre des aires de répartition distinctes présentant des conditions environnementales différentes. Les cervidés sont des espèces clés dans de nombreux écosystèmes (Côté et al., 2004), et leur migration influe sur toute une série de fonctions écosystémiques (Bauer & Hoye, 2014), notamment celles liées aux maladies et au parasitisme. La **migration saisonnière** implique souvent un déplacement vers des aires d'été situées à plus haute altitude, alors que les populations abondantes de tiques sont généralement associées à des **climats plus chauds** à **plus basse** altitude. Dans les régions montagneuses de Norvège, les cerfs élaphes (*Cervus elaphus*) migrateurs occupent des aires d'été situées à plus haute altitude, où l'abondance des tiques *I. ricinus* en quête d'un hôte par rapport aux cerfs sédentaires (Qviller et al., 2013), ce qui se traduit par une charge en tiques plus faible chez les individus migrateurs (Mysterud, Qviller, et al., 2016) et donc par une forme « d'échappatoire migratoire » (Hall et al., 2016). La présence d'un nombre réduit de cerfs à basse altitude pourrait limiter la reproduction des tiques, et la migration pourrait donc, en théorie, réduire le risque de maladie. **Cependant**, il reste à quantifier empiriquement si ces associations entre la migration et l'abondance des tiques sont suffisamment fortes pour influencer le risque de maladies transmises par les tiques chez l'homme.

Nous présentons ici la première quantification de l'effet de la migration des cerfs sur l'incidence d'une maladie zoonotique à **transmission vectorielle** chez l'homme. Pour ce faire, nous combinons 10 ans de données sur l'abondance des tiques en quête d'hôtes le long de gradients d'altitude, des données exhaustives sur les déplacements de 444 cerfs élaphes équipés d'un GPS provenant de différentes régions (26% à 72% de migrateurs) et des données à long terme (1995-2019) sur l'incidence de la maladie de Lyme chez l'homme en Norvège. Nous testons les prédictions suivantes, dérivées de l'hypothèse de l'échappement migratoire, ainsi que la manière dont celles-ci peuvent à leur tour influencer l'incidence de la maladie : (**a**) les cerfs migrateurs présentent un chevauchement spatial et temporel moindre avec les tiques dans l'environnement par rapport aux cerfs sédentaires, et (**b**) ce chevauchement spatial et temporel réduit entre l'hôte et les tiques, dû à la migration, conduit à une incidence plus faible de la maladie de Lyme chez l'homme (Figure 1).

2. MATERIEL et METHODES

2.1. Zone d'étude

La zone d'étude englobe l'aire de répartition principale du cerf élaphe le long de la côte sud-ouest de la Norvège, comprenant les comtés de Rogaland, Vestland, Møre og Romsdal et Trøndelag (Figure 2). La topographie de cette région se caractérise par des fjords qui entaillent des paysages montagneux, ce qui se traduit par des dénivelés importants sur des distances courtes à moyennes. Le climat local est influencé par des courants océaniques chauds. **Cependant**, la température annuelle moyenne diminue avec l'altitude, la latitude et l'éloignement de la côte.

La géologie est principalement constituée de gneiss précambriens. Les communautés végétales appartiennent à la région boréonémorale et sont très variées : les forêts de pins (*Pinus sylvestris*) dominent les zones plus sèches, tandis que les forêts de feuillus, composées principalement d'aulnes gris (*Alnus incana*), sont plus courantes dans les zones humides. À

plus haute altitude, le bouleau (*Betula* spp.) devient l'essence dominante. **De plus**, de vastes plantations d'épicéas (*Picea abies*) ont été réalisées dans de nombreuses régions. Les infrastructures humaines, notamment les habitations, les routes et les terres agricoles, sont généralement situées au fond des vallées.

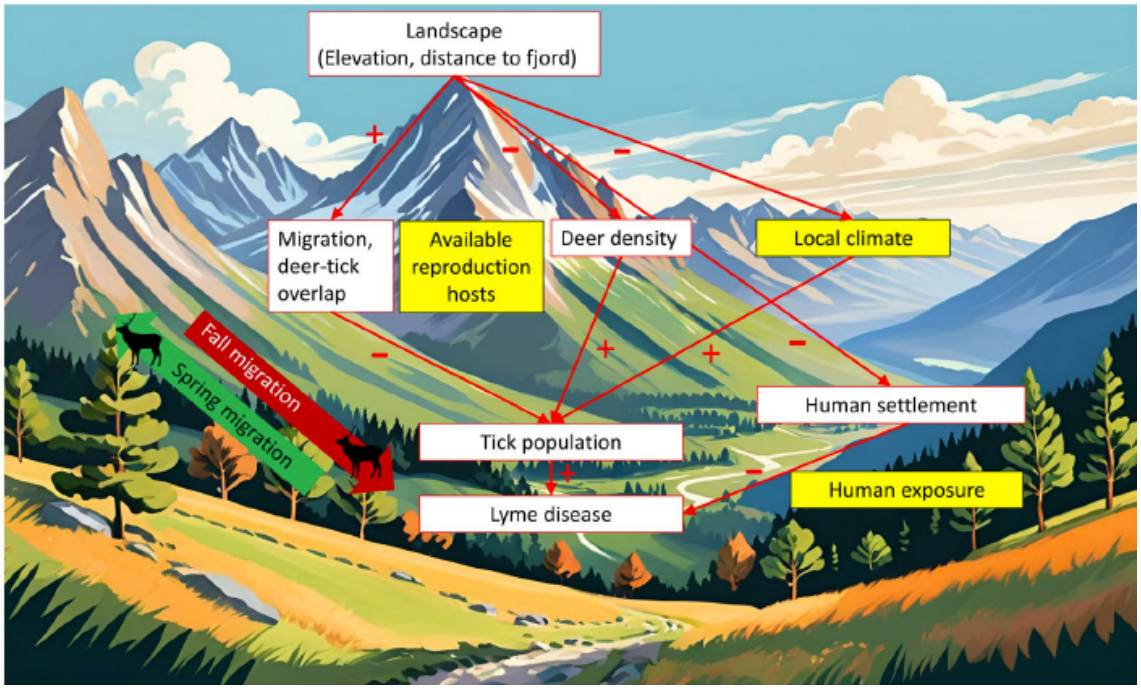


FIG. 1. Vue d'ensemble conceptuelle du lien entre la migration des cerfs et la densité des populations de tiques dans les paysages montagneux. L'image d'arrière-plan a été téléchargée sur AIscribbles. Les variables sont représentées dans des encadrés à fond blanc, tandis que les processus sont indiqués dans des encadrés jaunes. Le signe « + » indique une corrélation positive. Le signe « – » indique une corrélation négative

2.2. Population de cerfs élaphes et d'autres ongulés

En Norvège, les cerfs élaphes sont **partiellement** migrateurs, leurs aires d'hivernage et de résidence étant situées à des altitudes plus basses que les aires estivales des individus migrateurs (Mysterud et al., 2011). Les populations sont régulées par un prélèvement annuel par l'homme, qui a considérablement augmenté au fil du temps, passant de 17 855 individus en 1995 à 52 490 en 2023 (Statistiques de Norvège. www.ssb.no). Cette augmentation reflète principalement une croissance de la densité de population au sein de la région étudiée. Le chevreuil (*Capreolus capreolus*), l'élan (*Alces alces*) et le mouton domestique (*Ovis aries*) constituent d'autres **hôtes potentiels** pour la reproduction d'*I. ricinus* (Gilbert et al., 2017 ; Handeland et al., 2013). Les chevreuils sont présents dans certaines parties de la région, tandis que les élans sont généralement rares et peu nombreux. Les chevreuils ont tendance à vivre à basse altitude, principalement dans les zones agricoles (Mysterud et al., 2012). Les moutons domestiques paissent en liberté dans certaines zones pendant l'été, principalement à haute altitude, ce qui se situe en dehors de la zone principale de répartition des tiques (Qviller et al., 2014).

2.3. Données sur la recherche de proies par les tiques (ensemble de données 1)

Les données sur la recherche de proies par les tiques ont été obtenues grâce à un suivi par balisage le long de 34 **transects** ainsi établis dans les comtés de Vestland et de Møre og Romsdal, respectivement (Figure 2). Les données ont été collectées en mai et en août

entre 2009 et 2018 dans neuf communes du Vestland (à l'exception du mois d'août 2010), complétant ainsi les données des années précédentes issues d'études antérieures (Mysterud et al., 2018 ; Mysterud, Easterday, et al., 2016 ; Qviller et al., 2013). Dans le comté de Møre og Romsdal, les données ont été collectées dans huit communes entre 2011 et 2013 (Mysterud, Easterday et al., 2016). Les transects couvrent une grande diversité environnementale, avec des distances par rapport à la côte allant de 0,1 à 25 km dans le comté de Vestland et de 0,1 à 68 km dans le comté de Møre og Romsdal. L'altitude varie de 7 à 571 m au-dessus du niveau de la mer dans le Vestland et de 9 à 693 m au-dessus du niveau de la mer dans le Møre og Romsdal. Chaque transect se compose de 12 parcelles disposées en ligne droite au sein des domaines de vie saisonniers des cerfs élaphes résidents et migrateurs, représentant un sous-ensemble des individus équipés d'un émetteur GPS (voir ci-dessous). Pour la collecte des tiques, nous avons fixé un morceau de tissu de coton blanc (1 × 0,5 m) à une tige et l'avons fait passer lentement à travers la végétation. Les tiques (nymphes, mâles adultes et femelles adultes) ont été retirées à l'aide d'une pince à épiler tous les 2 mètres après quatre passages, chaque parcelle couvrant environ 20 m^2.

2.4. Données sur la migration des cerfs élaphes (ensemble de données 2)

Au total, 444 cerfs élaphes ont été équipés de colliers GPS dans le cadre de divers projets de recherche menés le long de la côte sud-ouest de la Norvège (dans les communes des comtés de Vestland, Møre og Romsdal et Trendelag), couvrant les années 2005 à 2020 (Hjermann et al., 2025 ; Meisingset et al., 2018 ; Mysterud et al., 2011). Les cerfs ont été marqués dans leurs zones d'hivernage, principalement entre janvier et mars, période durant laquelle les individus sédentaires et migrateurs se rassemblent généralement à des altitudes plus basses. Les populations de cerfs élaphes sont importantes, et les cerfs marqués ne représentent qu'une petite fraction des cerfs présents dans une zone donnée.

Nous avons utilisé la méthode courante du déplacement par carrés de réseau pour classer les stratégies d'occupation de l'espace et en déduire les paramètres de migration (Bunnefeld et al., 2011). Cette méthode repose sur le tracé consécutif des distances parcourues tout au long de l'année à partir d'un point de départ situé dans l'aire d'hivernage. Un animal migrateur sera identifié par un décalage marqué de la distance par rapport au point de départ dans l'aire d'hivernage lorsqu'il part vers l'aire d'été, et de même à l'automne. Une courbe logistique double est ajustée à cette série chronologique de distances par rapport au point de départ.

Comme dans nos travaux précédents (Bischot et al. 2012, nous avons évalué visuellement si les courbes logistiques s'ajustaient aux données pour chaque individu, et nous avons réajusté les courbes lorsque l'ajustement était insuffisant. Nous avons exclu les individus qui avaient été dispersés, dont les données étaient incomplètes ou dont les déplacements ne pouvaient pas être clairement classés comme migratoires ou sédentaires. Il nous restait ainsi un total de 197 cerfs élaphes sédentaires et 247 migrateurs, constituant la base de notre analyse de la propension à la migration (Figure 2). Aucun marquage GPS de cerfs élaphes n'a été effectué dans le cadre de cette étude. Les marquages antérieurs des cerfs élaphes avaient été approuvés par l'Autorité Norvégienne de recherche animale et l'Autorité Norvégienne de sécurité alimentaire (FOTS ID 26077, FOTS ID 29945 et FOTS ID 30049) ainsi que par l'Agence Norvégienne de l'environnement (2013/11149).

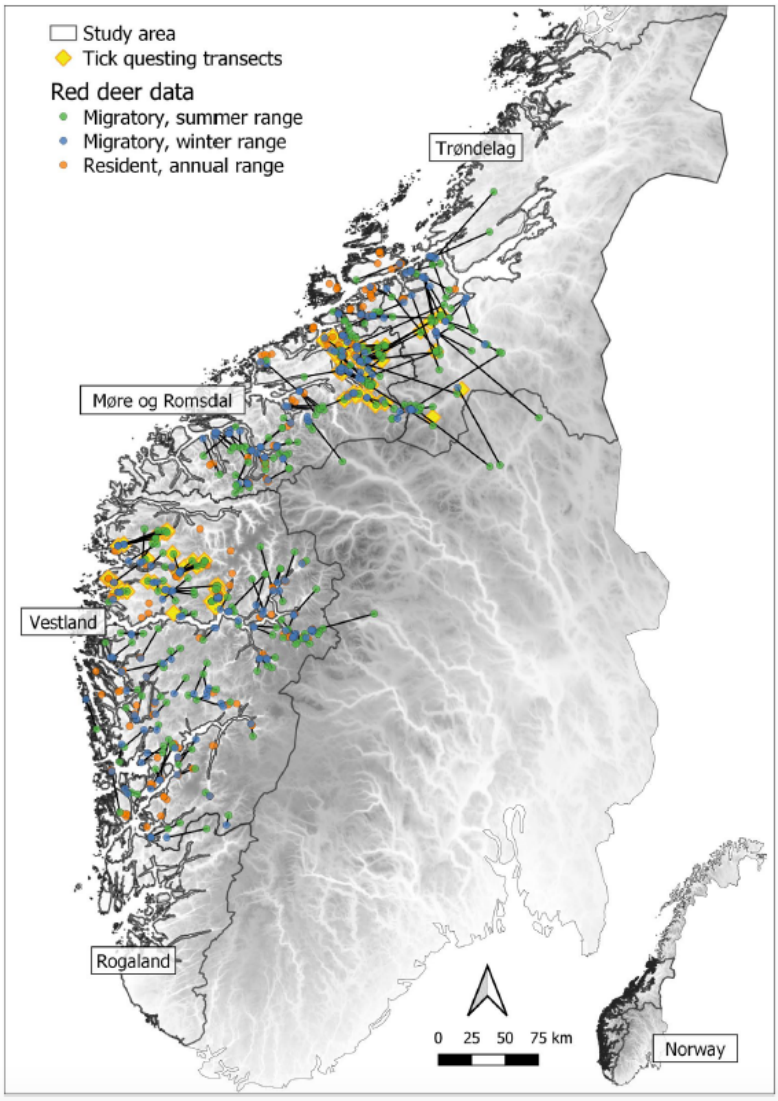


FIG. 2. Carte de la zone d'étude située le long de la côte sud-ouest de la Norvège. Les emplacements indiqués pour les données relatives aux tiques correspondent aux points centraux des transects utilisés pour repérer les tiques en quête d'un hôte. Les données concernant le cerf élaphe correspondent aux points centraux du domaine vital annuel des cerfs sédentaires et des aires d'hivernage et d'estivage des cerfs migrateurs. Les données relatives à la maladie de Lyme proviennent des comtés de Rogaland, Vestland, Møre og Romsdal et Trøndelag

2.5. Données sur la maladie de Lyme (ensemble de données 3)

La maladie de Lyme est une maladie à déclaration obligatoire en Norvège, avec un système de déclaration en place depuis 1995. Les cas d'érythème migrant, premier stade typique de la maladie de Lyme, ne sont pas soumis à déclaration. Les données annuelles de 1995 à 2019 comprenaient les cas disséminés à l'échelle municipale, tels que déclarés au système de surveillance des maladies infectieuses à déclaration obligatoire (MSIS), géré par l'Institut Norvégien de santé publique (MacDonald et al., 2016). La neuroborréliose de Lyme représente environ les deux tiers des cas (Mysterud, Heylen, Matthysen, et al., 2019). Nous n'avons inclus que les cas pour lesquels la commune où la piqûre de tique avait eu lieu était connue avec certitude. Bien que les données soient disponibles pour l'ensemble de la Norvège (Goren et al., 2023 ; Mysterud, Easterday, et al., 2016 ; Mysterud, Heylen, Matthysen, et al., 2019 ; Mysterud, Jore et al., 2017), nous avons limité notre analyse à 144 communes (sur la base des limites administratives antérieures à 2018) de la région occidentale de la Norvège (comtés de Rogaland, Vestland, Møre og Romsdal et Trøndelag), où le cerf

élaphe est le principal hôte reproducteur des tiques (Mysterud et al., 2014 ; Mysterud, Easterday et al., 2016). La superficie médiane des communes où nous avons marqué des cerfs élaphes était de 283 km², ce qui était suffisant pour englober 98% des domaines vitaux annuels des femelles (Meisingset et al., 2018). Les chiffres relatifs à la population humaine à l'échelle communale ont été obtenus auprès de Statistics Norway (https://www.ssb.no/en/befolkning/folketall).

2.6. Indice de densité de la population de cerfs

Nous avons utilisé un indice de densité de population bien établi, basé sur les chiffres de chasse aux cerfs à l'échelle communale. Cet indice de population a été validé à l'aide de données indépendantes sur l'abondance de la population (Mysterud et al., 2007). Les statistiques de chasse se rapportent au nombre annuel de cerfs abattus pendant la saison de chasse d'automne, enregistré à l'échelle communale, ce qui correspond à l'échelle des données sur la maladie de Lyme. Ces données sont fournies par Statistics Norway (https://www.ssb.no/innrapportering/personer-og-husholdning/jakt). Pour obtenir un indice de densité de population, les chiffres de chasse ont été divisés par la superficie de l'habitat des cerfs dans chaque commune, qui sert à fixer les quotas de chasse annuels (appelée « zone éligible »). Cet indice est largement utilisé dans la recherche écologique, notamment dans nos études antérieures sur les tiques et les maladies transmises par les tiques (Mysterud, Easterday, et al., 2016 ; Mysterud, Jore, et al., 2017).

On suppose que la densité de cerfs influence principalement l'alimentation des tiques femelles adultes. Celles-ci pondent des œufs qui éclosent en larves et se développent en nymphes avec un délai d'environ deux ans (Vindenes & Mysterud, 2025). Les données sur la recherche de sang par les tiques proviennent d'une région où prédominent les cerfs élaphes. Dans l'analyse des données sur la recherche de hôtes par les tiques, nous avons donc utilisé la densité de cerfs élaphes enregistrée deux ans auparavant. Les données relatives à la maladie de Lyme proviennent non seulement d'une région géographique plus vaste abritant principalement des cerfs élaphes, mais aussi des chevreuils dans une partie de cette région. Nous avons donc pris en compte la densité des deux espèces. Dans l'analyse des cas de maladie de Lyme, nous avons finalement utilisé la densité spatiale moyenne des cerfs élaphes, car cette variable s'est avérée plus performante que la variable de densité différée des cerfs.

2.7. Covariables environnementales et climatiques

Notre sélection de variables environnementales candidates s'est appuyée sur des analyses antérieures de la propension à la migration du cerf élaphe (Mysterud et al., 2011), de l'abondance des tiques en quête d'hôtes (Mysterud et al., 2018 ; Qviller et al., 2013, 2014) et de l'incidence de la maladie de Lyme chez l'homme (Mysterud, Easterday, et al., 2016). La distance par rapport au fjord et la proportion de zones de haute altitude (> 200 m au-dessus du niveau de la mer) sont liées au climat local. On suppose qu'une proportion plus élevée de forêt et une proportion plus faible d'habitat humain reflètent un habitat plus propice tant pour les tiques que pour les cerfs élaphes.

Pour les données sur les tiques en quête d'hôte (ensemble de données 1), nous nous sommes concentrés sur les tiques au stade nymphal en raison de leur lien direct avec le risque de maladie de Lyme (Ostfeld et al., 2006). Dans notre analyse de l'abondance des nymphes de tiques, nous avons extrait une série de covariables environnementales pour chaque parcelle

située le long des transects. L'altitude, la pente et l'indice de relief ont été dérivés d'un modèle numérique d'altitude maillé à une résolution de 50 × 50 m, tandis que la distance par rapport au littoral ou au fjord le plus proche a été calculée à partir d'un maillage d'une résolution de 100 × 100 m. Les données climatiques, disponibles sous forme de mailles de 1 × 1 km avec une résolution quotidienne, ont été fournies par l'Institut météorologique norvégien (NMI) et la Direction Norvégienne des ressources en eau et de l'énergie. Ces mailles reposaient sur une extrapolation statistique des valeurs observées enregistrées par les stations météorologiques du NMI. Pour chaque parcelle, nous avons extrait les précipitations totales, la température moyenne (Lussana et al., 2019), l'épaisseur de neige (Saloranta, 2016) et la saturation du sol (humidité du sol) (Beldring et al., 2003) pour les mois de mai et d'août. Nous avons également extrait le nombre de jours avec un enneigement et le nombre de jours avec des températures supérieures à 5°C en mai. **De plus**, nous avons calculé le début, la fin et la durée du printemps à partir de l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI), qui mesure le verdissement de la végétation. Les variables NDVI ont été dérivées des données satellitaires MODIS et traitées comme dans des travaux antérieurs (Bischof et al., 2012 ; Rivrud et al., 2016). **Enfin**, nous avons extrait les précipitations et la température du jour de l'échantillonnage à partir des cartes maillées.

Pour l'analyse de la propension à la migration du cerf élaphe (ensemble de données 2), nous avons extrait des variables environnementales à l'échelle du paysage, c'est-à-dire à l'échelle de la commune où les cerfs élaphes marqués avaient leur aire de répartition hivernale. La latitude et la distance par rapport à la côte ont été extraites à partir du point central de chaque commune. **De plus**, nous avons calculé la proportion de zones de haute altitude (> 200 m au-dessus du niveau de la mer) et la diversité topographique [à l'aide de la mesure de diversité de Shannon-Wiener (Mysterud et al., 2001)] à l'intérieur des limites de chaque commune. Pour l'analyse des cas de maladie vésiculeuse de la vache (VMD) dans les communes sélectionnées (ensemble de données 3), nous avons initialement inclus les variables environnementales suivantes : la distance par rapport au gué, comme décrit ci-dessus ; la proportion de forêt ; la proportion de zones d'habitation humaine ; et la proportion de zones de haute altitude (> 200 m au-dessus du niveau de la mer) au sein de chaque commune. Nous avons également inclus l'indice hivernal de l'Oscillation nord-atlantique (NAO) basé sur les stations (Hurrell & National Center for Atmospheric Research Staff, 2021), connu pour être en corrélation avec des hivers chauds et humides et un printemps précoce en Norvège.

2.8. Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées dans R version 4.4.1 (R Development Core Team, 2025).

2.8.1. Chevauchement entre les tiques en quête d'hôtes et les aires de répartition saisonnières du cerf élaphe (ensembles de données 1 et 2)

Nous avons comparé les moyennes des covariables environnementales énumérées ci-dessus, extraites des parcelles de transect, entre les aires de répartition estivales et hivernales (migrateurs) et les aires de répartition annuelles (résidents) à l'aide de tests *t* par paires. Étant donné que certains individus présentaient des aires de répartition hivernales qui se chevauchaient et que certaines de ces aires de répartition hivernales chevauchaient les aires de répartition des résidents, nous avons utilisé une procédure de bootstrap. Nous avons ainsi échantillonné aléatoirement un individu par transect avant de calculer les moyennes des

covariables. Cette procédure a été répétée 100 fois. **De plus**, nous avons représenté graphiquement la répartition des cerfs élaphes migrateurs et résidents le long du gradient d'altitude, ainsi que la répartition de l'abondance des nymphes au printemps et à l'automne, afin d'évaluer le chevauchement spatio-temporel.

2.8.2. Tiques en quête d'hôte (ensemble de données 1)

L'abondance des nymphes de tiques a été analysée à l'aide d'un modèle linéaire généralisé à effets mixtes pour les données à inflation de zéros, ajusté à une distribution binomiale négative, à l'aide du package glmmTMB (Brooks et al., 2017). Nous avons analysé l'abondance des nymphes séparément pour les comtés de Vestland et de Møre og Romsdal afin d'éviter des interactions trop complexes et de garantir que la modélisation soit réalisée dans le contexte temporel approprié à chaque comté, la durée des séries chronologiques étant différente (respectivement 10 et 3 ans). La variable de réponse était le nombre de nymphes par parcelle au sein des transects. Nous avons dans un premier temps ajusté des modèles à intercepte seule, avec des combinaisons de transect, de région et d'année comme variables aléatoires afin de tenir compte des variations spatiales et temporelles. Ces modèles ont fait l'objet d'une sélection basée sur des tests du rapport de vraisemblance.

Les variables prédictives candidates pour les modèles de printemps étaient l'altitude, l'indice de relief, la pente, la distance à la côte, ainsi que toutes les variables relatives à la température, aux précipitations, à l'épaisseur de neige, à la saturation du sol et à la phénologie végétale, telles qu'énumérées à la section 2.7. Certaines parcelles n'étaient pas couvertes par les cartes relatives à la neige, à la saturation du sol et à l'indice NDVI (4,1% à 19,6% des parcelles dans le Vestland et 5,5% à 6,5% des parcelles dans le Møre og Romsdal) ; ces variables ont donc été exclues de l'analyse afin d'éviter toute perte de données. Nous avons vérifié les corrélations entre toutes les variables prédictives avant d'ajuster les modèles, en ne conservant que celles pour lesquelles $r < 0,6$. Les relations non linéaires ont été évaluées à l'aide de modèles additifs généralisés du package « mgev » (Wood, 2011).

Pour le Vestland, le modèle avant sélection comprenait l'année, l'altitude (polynôme du second ordre), l'indice de relief, la densité de population de cerfs élaphes, les précipitations totales en mai (polynôme du second ordre) ainsi que les précipitations et la température le jour de l'échantillonnage, avec des interactions selon la saison (printemps *vs.* automne). Le modèle pour Møre og Romsdal comprenait l'altitude (polynôme du second ordre), l'indice de relief, la densité de population de cerfs élaphes, les précipitations totales en mai, le nombre de jours de neige en mai, ainsi que les précipitations et la température le jour de l'échantillonnage, avec des interactions selon la saison. L'année a été exclue du modèle de Møre og Romsdal en raison de la série chronologique plus courte (3 ans). Le numéro de transect a été ajusté en tant qu'interception aléatoire pour les deux modèles conditionnels. Nous avons effectué une sélection de modèle par régression arrière basée sur des tests du rapport de vraisemblance afin d'identifier le modèle le plus parcimonieux expliquant la variation de l'abondance des nymphes.

2.8.3. Proportion de cerfs élaphes migrateurs (ensemble de données 2)

Pour l'analyse de la propension à la migration, nous avons utilisé une régression logistique à effets mixtes avec le statut migratoire comme variable de réponse, mise en œuvre à l'aide du package Ime4. Nous avons d'abord vérifié, à l'aide de tests du rapport de vraisemblance, si

l'année, le comté ou la commune devaient être inclus en tant que termes aléatoires. Ensuite, nous avons considéré les variables suivantes comme covariables candidates : le sexe, la densité de population de cerfs élaphes, la diversité topographique, la proportion de zones de haute altitude, la distance par rapport à la côte et la latitude. Nous avons appliqué une sélection descendante basée sur des tests du rapport de vraisemblance. Le modèle le plus parcimonieux comprenait la densité de population de cerfs élaphes et la diversité topographique comme prédicteurs, avec la commune comme terme aléatoire. À partir de ce modèle le plus parcimonieux, nous avons ensuite prédit la proportion de migrants pour chaque commune et chaque année (variant de 26% à 72%), qui a été utilisée dans l'analyse de l'incidence de la maladie de Lyme.

2.8.4. Cas de maladie de Lyme (ensemble de données 3)

Pour l'analyse de l'incidence de la maladie de Lyme, nous avons utilisé le package R-INLA (Bakka et al., 2018), particulièrement adapté pour prendre en compte les dépendances spatiales et temporelles des données. L'analyse a été menée au niveau communal. L'incidence de la maladie de Lyme a été modélisée en incluant le nombre d'habitants, transformé en logarithme, comme décalage dans une régression de Poisson du nombre annuel de cas. Le décalage force le coefficient du paramètre à être égal à un, convertissant ainsi le modèle de Poisson des cas annuels en un modèle log-linéaire de l'incidence.

Dans les modèles, nous avons utilisé une structure aléatoire comprenant une marche aléatoire d'ordre deux pour tenir compte d'une tendance annuelle lisse commune, un processus autorégressif de premier ordre au niveau annuel au sein des communes (pour prendre en compte l'autocorrélation temporelle résiduelle) et des effets aléatoires spatialement corrélés au niveau des communes, spécifiés selon le modèle spatial de Besag (Moraga, 2023). Les hyperparamètres de la distribution a priori pour les effets aléatoires structurés spatialement (normalisés à une variance égale à un) ont été spécifiés selon une distribution log-Gamma (1, 0,01).

Nous avons pris en compte les covariables suivantes : la densité spatiale (moyenne par commune) de cerfs élaphes, la densité spatiale de chevreuils, la proportion estimée de cerfs élaphes migrants (moyenne par commune) et des variables paysagères, notamment la distance par rapport à la côte, la proportion de zones d'habitation, la proportion de la superficie située à plus de 200 m d'altitude, la proportion de la superficie forestière et l'indice NAO (indice hivernal) de l'année précédente. Il convient de noter qu'il existe une corrélation entre bon nombre de ces variables spatiales (Figure 1 ; Figure S1). La proportion de la superficie située à plus de 200 m d'altitude n'a pas été retenue pour la sélection du modèle en raison de fortes corrélations avec la proportion de migrateurs ($r = 0{,}84$) et l'étendue des zones d'habitation humaine ($r = -0{,}73$). Lorsque nous avons testé un sous-ensemble de données, en excluant le tiers supérieur des communes présentant la plus forte proportion d'habitat humain, la forte corrélation négative entre l'habitat humain et la proportion de migration a été réduite de $-0{,}60$ ($n = 144$) à $-0{,}36$ ($n = 96$). Afin de réduire l'effet de confusion des variables fortement corrélées, nous avons testé des variables binaires correspondant au tiers supérieur des communes présentant la plus forte densité d'habitat humain (« densité d'habitat élevée »).

Pour la sélection du modèle, nous avons utilisé à la fois le critère d'information de déviance (DICI) et le critère d'information de Watanabe-Akaike (Gelman et al., 2014), qui sont adaptés aux modèles hiérarchiques et constituent des généralisations du critère d'information d'Akaike (AIC) (Spiegelhalter et al., 2014). Nous avons inclus un graphique d'effets à l'aide de la fonction « Explot » du package « ggregplot » afin d'illustrer l'importance relative des paramètres et l'effet de la suppression d'une covariable spatiale à la fois du modèle final (Albery, 2025).

TABLEAU 1. Résumé des caractéristiques environnementales pertinentes des aires de répartition estivales et hivernales (animaux migrateurs) et des aires de répartition annuelles (animaux sédentaires) du cerf élaphe, d'après les emplacements des transects issus de l'échantillonnage des tiques dans les comtés de Vestland (2009-2018) et de Møre og Romsdal (2011-2013), en Norvège

		Vestland county			Møre og Romsdal county		
	Unit	Resident	Winter	Summer	Resident	Winter	Summer
Mean elevation	m a.s.l.	144	142	274	135	125	296
Mean slope	degrees	16.0	16.6	20.0	16.1	13.0	18.0
Mean terrain ruggedness index	tri	12.2	13.3	15.3	12.1	9.5	13.4
Mean distance to coast/ fjord	km	4.98	4.12	8.89	2.21	1.18	19.13
Mean temperature May	°C	9.4	9.3	8.6	9.1	9.7	8.3
Mean temperature August	°C	13.8	13.7	12.8	13.6	14.0	12.8
Mean snowdepth in May	cm	4.1	3.4	13.6	0.9	0.03	6.2
Mean snowdepth in August	cm	0	0	0.1	0	0	0
Total precipitation in May	mm	121.2	124.5	137.9	57.3	56.6	57.1
Total precipitation in August	mm	190.8	192.2	204.0	84.0	100.6	107.4
Days with temp. >5°C in May	days	27.9	27.5	25.4	25.9	27.1	23.3
Snowdays in May	days	2.2	2.0	6.2	1.2	0.2	6.2
Start of spring	date	April 20th	April 10th	May 16th	April 15th	April 12th	May 6th
Length of spring	days	30.3	32.4	22.5	26.0	29.6	25.3
Mean soil saturation in May	%	44.7	47.2	50.5	40.7	48.3	56.1
Mean soil saturation in August	%	34.9	39.7	40.6	30.5	37.4	40.5
Mean red deer density	ind/km^2	0.19	0.19	0.17	0.13	0.12	0.07

3. RESULTATS

3.1. Chevauchement spatio-temporel entre les tiques et les cerfs élaphes

Le Tableau 1 présente un résumé des caractéristiques environnementales des aires de répartition estivales et hivernales (animaux migrateurs) et des aires de répartition annuelles (animaux sédentaires) des cerfs élaphes, d'après les emplacements des transects. Les aires de répartition estivales se distinguaient des aires d'hiver et des aires de résidence par leur altitude plus élevée, un relief plus escarpé et plus varié, une situation plus en intérieur des terres et une densité de cerfs élaphes plus faible. Le climat annuel dans les aires de répartition estivales était plus froid, avec davantage de neige, une couverture neigeuse plus longue et un printemps plus tardif et plus court que dans les aires d'hiver et les aires de résidence (Tableau 1). Tous les tests *t* à deux échantillons comparant les caractéristiques entre les types d'aires de répartition ont révélé des différences significatives (tous $p < 0{,}03$), à l'exception de la comparaison entre les aires de répartition résidentes et hivernales dans le comté de Vestland pour les variables « jours de neige en mai » ($p = 0{,}13$), « précipitations totales en août » ($p =$

0,24) et « altitude » (p = 0,61). Les graphiques descriptifs du chevauchement spatio-temporel entre les nymphes de tiques et les cerfs élaphes le long du gradient altitudinal ont montré que les cerfs élaphes migrateurs fréquentaient des zones de plus haute altitude que les tiques en été, tandis que le chevauchement était plus important entre les cerfs élaphes sédentaires et les tiques (Figure 3). Cette tendance était plus marquée dans le comté de Møre og Romsdal que dans celui de Vestland. Dans le comté de Vestland, caractérisé par des gradients d'altitude plus marqués à l'échelle locale, on observait un chevauchement considérable dans la plage d'altitude entre les cerfs sédentaires et les cerfs migrateurs pendant l'été. On a recensé davantage de tiques dans les zones de haute altitude à l'automne qu'au printemps, période durant laquelle elles se concentraient principalement à basse altitude (Figure 3). Pour plus de détails, voir la Figure S2, qui illustre la variation de la répartition des nymphes de tiques le long du gradient d'altitude au cours de la période d'étude.

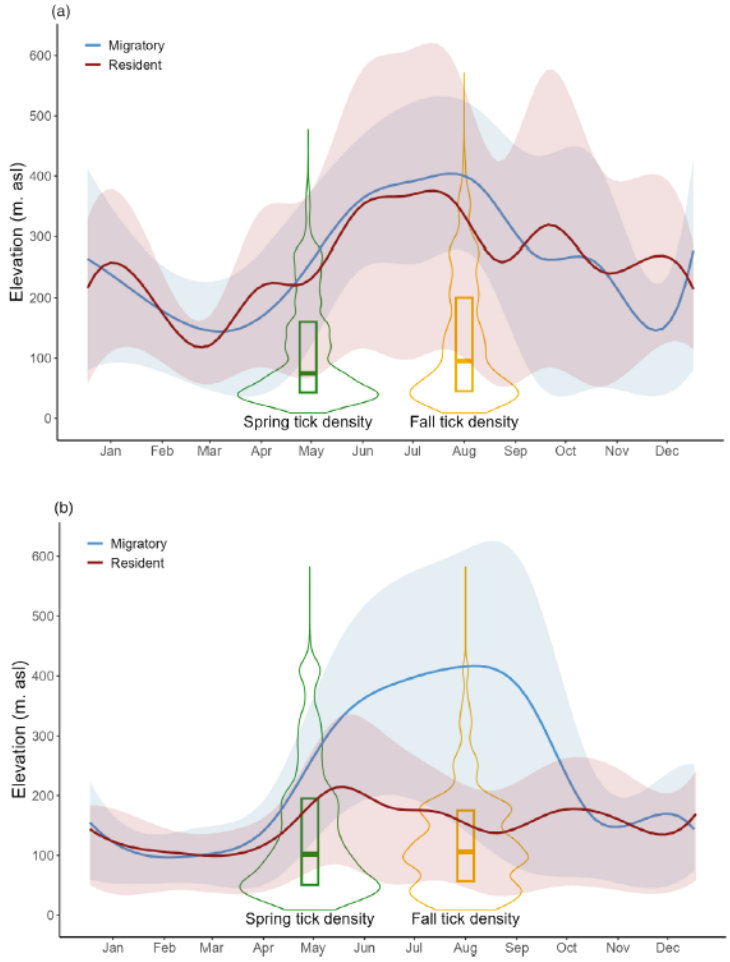


FIG. 3. Répartition des cerfs élaphes le long du gradient d'altitude tout au long de l'année, en fonction de leur stratégie de déplacement (migrateurs et sédentaires, moyenne [IC à 95%]), et chevauchement avec les nymphes de tiques en quête d'un hôte au printemps (mai) et à l'automne (août) dans (**a**) le comté de Vestland et (**b**) le comté de Møre og Romsdal, en Norvège. La taille des violons indique l'abondance relative des nymphes de tiques à une altitude donnée (m au-dessus du niveau de la mer). Les diagrammes en boîte indiquent la médiane ainsi que les 25e et 75e centiles de l'abondance des nymphes pour chaque saison

Les modèles finaux des facteurs influençant l'abondance des nymphes de tiques dans les comtés de Vestland et de Møre og Romsdal sont présentés dans les Tableaux S1 et S2. Dans les deux régions, l'abondance des nymphes diminuait avec l'altitude et augmentait avec un indice de relief plus élevé, cet effet étant plus prononcé au printemps qu'à l'automne (Figure

S3). L'abondance des nymphes de tiques a également augmenté avec la densité de la population de cerfs élaphes dans les deux régions, bien que les effets saisonniers aient varié : une augmentation plus marquée a été observée au printemps dans le Vestland et à l'automne dans le Møre og Romsdal. L'effet des précipitations totales en mai a présenté des différences saisonnières dans le Vestland, où l'abondance des nymphes a diminué avec l'augmentation des précipitations de mai au printemps mais a augmenté à l'automne, tandis que dans le Møre og Romsdal, on a constaté une relation globalement positive entre les précipitations de mai et l'abondance des nymphes. Les deux régions ont montré une relation négative entre les précipitations le jour de l'échantillonnage et l'abondance des nymphes, mais avec des différences saisonnières entre les régions : l'effet était plus marqué dans le Vestland à l'automne et dans le Møre og Romsdal au printemps. L'effet de la température le jour de l'échantillonnage variait également d'une région à l'autre. Dans le Vestland, on observait une relation positive entre l'abondance des nymphes et la température au printemps, mais une relation négative à l'automne, tandis que dans le Møre og Romsdal, c'est l'inverse qui a été observé. **Enfin**, dans le Vestland, l'abondance des nymphes a diminué au fil du temps (au fil des années), avec une baisse plus marquée au printemps qu'à l'automne.

3.2 Incidence de la maladie de Lyme et migration des cerfs

L'incidence de la maladie de Lyme a augmenté au fil des années (Figure S4). Une corrélation a été observée entre les covariables spatiales utilisées pour prédire l'incidence de la maladie de Lyme (Figure S1). Les communes de l'intérieur des terres se caractérisaient par une topographie plus montagneuse (distance plus grande par rapport au fjord, altitude moyenne plus élevée), une proportion plus faible de superficie occupée par des établissements humains, une densité de cerfs élaphes plus faible et une proportion plus élevée de cerfs élaphes migrateurs. **En conséquence**, plusieurs modèles prédisant l'incidence de la maladie de Lyme se sont révélés compétitifs (Tableau S3).

Le modèle le plus parcimonieux, selon les critères DIC et WAIC, incluait à la fois la densité spatiale moyenne des cerfs et la proportion de cerfs élaphes migrateurs, ainsi qu'une tendance annuelle positive, la distance par rapport au fjord et une forte densité de peuplement humain. Nous avons sélectionné le modèle compétitif qui incluait également l'effet positif de l'oscillation nord-atlantique (NAO), car cet effet était significatif, même s'il était quelque peu atténué par le terme aléatoire lié à la tendance annuelle. L'incidence de la maladie de Lyme augmentait de manière constante avec l'augmentation de la densité de population (spatiale moyenne) des cerfs élaphes ; elle était plus élevée à proximité de la côte et plus faible dans les zones à forte densité de peuplement humain (Figure 4 ; Tableau 2). L'effet de la migration des cerfs était non seulement significatif pour expliquer la faible incidence de la maladie de Lyme dans les communes à forte densité de population humaine, mais il s'est également révélé robuste face à d'autres modifications de la structure du modèle (Figure 4). Dans tous les modèles, l'effet de la migration des cerfs rouges était plus faible que celui de la densité des cerfs rouges.

4. DISCUSSION

Le changement climatique mondial entraîne l'émergence de maladies zoonotiques (Jones et al., 2008), ce qui rend indispensable l'identification des facteurs influençant les zoonoses à transmission **vectorielle**, tant du point de vue de la santé animale que de la santé humaine

(Cunningham et al., 2017). Le comportement migratoire des cervidés est plus fréquent dans les environnements saisonniers des latitudes septentrionales (Peters et al., 2019), et avec **l'expansion** des tiques dans ces régions (Jore et al., 2011 ; Medlock et al., 2013), il est devenu urgent de comprendre comment la migration des cerfs influe sur le risque de maladie. La migration des grands herbivores entraîne une **contraction** de l'aire d'altitude en hiver et une **expansion** de l'aire de répartition de la population en été, sous l'effet de la saisonnalité des conditions environnementales (Van Moorter et al., 2021). Cela peut, à son tour, réduire le risque parasitaire chez les individus migrateurs (Hall et al., 2016). Nous avons mis en évidence une réduction du chevauchement saisonnier entre les hôtes migrateurs et les vecteurs par rapport aux hôtes sédentaires. **Cependant**, nous n'avons trouvé que des preuves faibles (plutôt que solides) indiquant que la migration des cerfs réduirait le risque de maladie de Lyme chez l'homme.

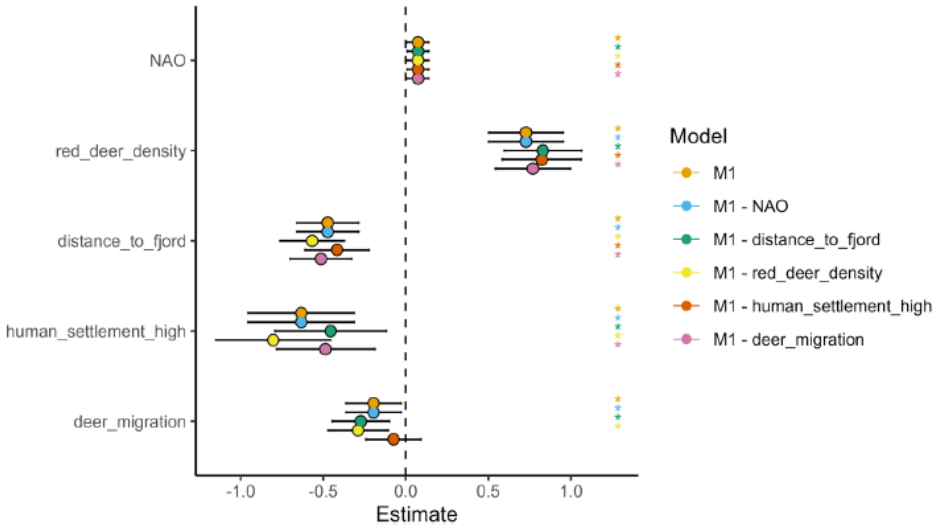


FIG. 4. Graphique d'effet comparant les estimations des paramètres entre le modèle sélectionné (M1) et des modèles dans lesquels une seule covariable a été exclue du modèle sélectionné. Les paramètres non inclus dans les variantes du modèle sont les suivants : NAO, distance par rapport au fjord, densité spatiale du cerf élaphe, niveau élevé d'occupation humaine et migration des cerfs. L'effet de la migration des cerfs n'est significatif que si l'on tient compte de l'incidence plus faible de la maladie de Lyme dans les communes présentant le niveau d'occupation humaine le plus élevé (1/3). La valeur exponentielle des estimations indique la variation relative de la prévalence pour une augmentation d'une unité de la covariable. L'astérisque (*) indique un effet significatif de la variable dans le modèle.

4.1. Répartition des tiques par rapport à la migration des cerfs

Nous avons observé une diminution de l'abondance des tiques *Ixodes ricinus* en quête d'un hôte à mesure que l'altitude augmentait, que les températures baissaient et que les précipitations s'intensifiaient pendant la période de repérage. En tant qu'organismes ectothermes, les arthropodes vecteurs tels que les tiques sont sensibles aux conditions environnementales pendant les périodes où ils ne sont pas fixés sur un hôte (Brunner et al., 2023). *I. ricinus* passe la majeure partie de son cycle de vie hors de l'hôte, avec seulement trois brèves périodes d'attachement à l'hôte (allant de 3 à 5 jours, et jusqu'à 10 jours pour les adultes) entrecoupées de longues périodes hors de l'hôte (pouvant dépasser 1 an) (Kahl & Gray, 2022).

Une **relation inverse** entre l'abondance des tiques et l'altitude a été rapportée dans plusieurs régions d'Europe (Gilbert, 2010 ; Qviller et al., 2013). Nous montrons ici pour la première

fois que la pente de la régression de la densité des nymphes de tiques en fonction de l'altitude était plus raide au printemps qu'à l'automne. L'arrivée du printemps est retardée à des altitudes plus élevées, ce qui retarde à son tour le début de l'activité de recherche d'hôte. **En conséquence**, la répartition des tiques en quête d'hôtes était plus homogène à l'automne qu'au printemps (Figure S3). Les cerfs élaphes migrateurs se déplacent vers des altitudes plus élevées au printemps, à mesure que la végétation reverdit, ce qui prolonge la période d'accès à un fourrage de haute qualité qui vient d'émerger (Bischof et al., 2012 ; Mysterud, Vike, et al., 2017). Cela s'explique par le fait que le climat dans les aires de répartition estivales des cerfs migrateurs était plus froid, avec un enneigement plus long et un printemps plus tardif que dans les aires de répartition résidentes.

TABLEAU 2. Estimations des paramètres pour le modèle de prévalence de la maladie de Lyme dans 144 communes de l'ouest de la Norvège (1995–2017)

Parameters	Mean	SD	0.025 Quantile	0.5 Quantile	0.975 Quantile
Intercept	−10.264	0.083	−10.426	−10.264	−10.101
Spatial red deer density	0.728	0.115	0.502	0.728	0.954
Distance to fjord	−0.473	0.095	−0.659	−0.473	−0.286
Human settlement high[a]	−0.633	0.164	−0.955	−0.633	−0.312
NAO_DJF	0.075	0.033	0.010	0.075	0.139
Prop. migratory red deer	−0.195	0.085	−0.362	−0.195	−0.028
Random effect estimates	**Mean**	**Mode**	**0.025 Quantile**	**0.5 Quantile**	**0.975 Quantile**
Variance for year (RW2)	0.0090	0.1912	0.0014	0.0271	0.4235
Variance for mID (Besag's model)	0.8772	0.9285	0.6124	0.8937	1.3004
GroupRho for mID (AR1)	0.9650	0.9690	0.9380	0.9660	0.9820

Remarque : Le modèle de Poisson log-linéaire inclut le logarithme du nombre d'habitants comme terme constant, ainsi que des effets aléatoires liés à l'année (une tendance lissée modélisée par une marche aléatoire d'ordre 2) et aux communes. Les corrélations spatiales sont prises en compte par le modèle spatial de Besag utilisant des termes aléatoires.
Abréviations : mID, identifiant de la commune ; NAO_DJF, indice NAO pour décembre, janvier et février (NAO hivernal).
a Inclusion de la variable binaire « forte densité d'habitations », dont la valeur TRUE correspond à un niveau élevé pour un tiers des communes présentant la plus forte proportion de surface urbanisée.

Nous avons constaté que les cerfs élaphes migrateurs échappaient aux tiques en se déplaçant vers des altitudes plus élevées, bien que l'ampleur de cette échappatoire présentât des variations locales considérables (Figure 3). On observait une baisse marquée de l'abondance des tiques en quête d'hôtes dès que l'altitude atteignait 200 à 300 m au-dessus du niveau de la mer sur les deux sites d'étude (Figure 3), mais la mesure dans laquelle les cerfs sédentaires et migrateurs restaient au-dessus de cette altitude variait d'un site à l'autre. La différence d'altitude entre les cerfs migrateurs et sédentaires pendant l'été était la plus marquée dans la région nord (Møre og Romsdal). **En revanche**, on observait un chevauchement plus important des altitudes entre les migrateurs et les sédentaires dans la zone d'étude sud (Vestland), probablement en raison d'une topographie très variable à petite échelle, qui permettait même aux cerfs sédentaires d'accéder à des altitudes plus élevées pendant l'été. **De plus**, la date moyenne annuelle de début de la migration des cerfs élaphes dans ces zones variait du 28 avril au 18 mai (Hjermann et al., 2025), ce qui signifie que de nombreux cerfs migrateurs sont restés à des altitudes plus basses pendant une partie de la principale période de recherche de tiques en mai. La migration automnale du cerf élaphe s'étend sur une période plus longue, avec un pic en septembre (Rivrud et al., 2016), période durant laquelle une faible activité de recherche de tiques persiste encore à basse altitude en Norvège (Qviller et al.,

2014). La réduction de la charge parasitaire n'est donc pas un avantage universel de la migration ; son efficacité dépend probablement de la topographie locale et du cycle de vie de la faune parasitaire régionale. Des travaux antérieurs ont également mis en évidence une variation considérable dans le lien entre migration et parasitisme. La relation entre la distance de migration et le risque d'infection par des nématodes chez l'élan variait d'une région à l'autre en Norvège (Anders et al., 2024). Chez le cerf élaphe, l'infection par un nématode (*Elaphostrongylus* spp.) diminuait avec l'altitude, tandis qu'un autre nématode (*Dictyocaulus* spp.) ne présentait pas cette tendance (Handeland et al., 2019). Cette différence s'explique probablement par le fait qu'*Elaphostrongylus* spp. dépend d'hôtes intermédiaires **gastéropodes**, dont la présence est liée à l'altitude, tandis que *Dictyocaulus* spp. possède des larves vivant en liberté. Notre étude met ainsi en évidence une variation quantitative considérable dans l'influence de la migration sur le chevauchement avec les parasites, même pour un même système hôte-parasite.

4.2. Adéquation des hôtes pour les tiques : le rôle de la disponibilité spatiale

Du point de vue de la tique, la migration influe sur l'adéquation d'une espèce en tant qu'hôte. La susceptibilité de l'hôte (probabilité d'infection en cas d'exposition) et sa compétence (notamment sa capacité à transmettre des agents pathogènes) sont des facteurs étroitement liés qui déterminent l'importance d'un hôte particulier dans la circulation d'un agent pathogène ou d'un parasite donné. Les principaux vecteurs de la maladie de Lyme — la tique du mouton en Europe, la tique à pattes noires (de l'Est : *Ixodes scapularis*, de l'Ouest : *Ixodes pacificus*) en Amérique du Nord et la tique de la taïga (*Ixodes persulcatus*) en Asie et dans le nord-est de l'Europe (Franke et al., 2013) — sont tous considérés comme des **généralistes**. Les principaux facteurs déterminant l'adéquation d'un hôte pour les tiques comprennent la variation de la taille et de la forme du corps, le fonctionnement du système immunitaire, l'épaisseur de la peau et le comportement (Mysterud et al., 2021).

Le toilettage est le comportement le plus connu ayant une incidence sur la charge en tiques (Keesing et al., 2009 ; Levi et al., 2016), tandis que le chevauchement spatio-temporel des niches écologiques est rarement pris en compte. Chez les **oiseaux**, il est bien établi que les espèces se nourrissant au sol présentent une charge en tiques plus élevée (Klaus et al., 2016). De nombreuses populations de cervidés ont vu leur densité augmenter de manière marquée au cours des dernières décennies, notamment le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) aux États-Unis (McShea & Underwood, 1997), ainsi que le chevreuil (Andersen et al., 1998), le cerf élaphe (Milner et al., 2006) et l'élan en Europe. Les chevreuils et les cerfs de Virginie sont généralement plus sédentaires que les cerfs élaphes et les élans (Mysterud et al., 2012 ; Peters et al., 2019). Notre étude met en évidence que le niveau de comportement migratoire peut influencer l'aptitude des cerfs à servir d'hôtes aux tiques en modifiant leur chevauchement spatio-temporel avec les tiques en quête d'un hôte, affectant ainsi leur densité effective.

4.3. Migration et risque de maladies chez la faune sauvage

L'échappement migratoire, l'abattage migratoire et la séparation migratoire sont différents mécanismes théoriques expliquant comment la migration peut affecter une espèce hôte cible confrontée à des agents pathogènes virulents (Hall et al., 2016). Chez les oiseaux, la migration sur de longues distances est coûteuse, et les individus infectés ont plus de chances de mourir pendant la migration (élimination migratoire). Dans un tel système, le raccourcissement des

migrations a réduit l'élimination migratoire des hôtes infectés et amplifié la transmission (Hall et al., 2016). Nous nous sommes concentrés sur la **fuite migratoire** plutôt que sur l'élimination migratoire et la séparation migratoire pour les raisons suivantes : **premièrement**, la migration représente un coût énergétique très faible pour le cerf élaphe, avec une distance de migration moyenne de 19 km, 95% des distances se situant entre 3 et 65 km (Hjermann et al., 2025). **Deuxièmement**, les tiques ixodides sont des **parasites généralistes** ayant un faible impact sur leurs hôtes. Une étude de type « capture-marquage-recapture » n'a révélé aucun coût de survie lié à une forte charge en tiques *I. scapularis*, même chez les petits mammifères (Hersh et al., 2014). **Troisièmement**, les agents pathogènes transmis par les tiques sont peu susceptibles d'être virulents pour le cerf élaphe. Le système du complément sérique des cervidés possède une **propriété** borreliacide (Pearson et al., 2023), et les cerfs élaphes de la zone d'étude n'étaient pas infectés par *B. burgdorferi* s.l. (Mysterud, Stigum, Jaarsma et Sprong, 2019**). De plus**, les cerfs élaphes ne développent qu'une infection bénigne lorsqu'ils sont exposés à *Anaplasma phagocytophilum* (Stuen et al., 2001), un autre agent pathogène commun transmis par les tiques dans notre zone d'étude et responsable de la fièvre du bétail chez les moutons (Mysterud, Jore, et al., 2017). **Par conséquent**, l'abattage migratoire est peu probable dans ce système. La séparation migratoire désigne la manière dont la séparation dans l'espace et dans le temps entre les classes hautement sensibles et celles fortement infectées réduit la transmission ; ce mécanisme peut s'avérer important lorsque le vecteur est un moustique au cycle de vie rapide (Hall et al., 2016). Le cycle de vie des insectes et des tiques est très différent (Randolph, 1998), le cycle de vie des tiques étant marqué par de longs délais. La séparation migratoire ne semble pas très pertinente pour un système impliquant des tiques ixodides.

Malgré la relation entre la migration et l'abondance des tiques, nous n'avons constaté qu'un lien faible entre la proportion estimée de migrants (26% à 72%) et l'incidence de la maladie de Lyme chez l'homme. Plusieurs facteurs pourraient expliquer ce phénomène. Les cerfs élaphes migrateurs étaient plus nombreux dans les zones présentant une plus grande diversité topographique, ce qui concorde avec une analyse antérieure de sous-ensembles de données (Mysterud et al., 2011).

Dans notre étude, les prédicteurs de la propension à la migration à l'échelle du paysage ont également servi de prédicteurs tant pour la densité des populations de tiques que pour celle des cerfs élaphes.

Les régions topographiquement diversifiées présentant des taux de migration plus élevés affichaient également des densités de population de tiques et de cerfs plus faibles. **Par conséquent**, une partie de l'effet de la migration pourrait être partiellement prise en compte par d'autres variables corrélées, et certaines variations de la proportion de migrants au fil du temps pourraient ne pas être prises en compte par nos modèles. Les moutons pourraient jouer un rôle d'hôtes de reproduction au niveau local dans certaines régions (Jore et al., 2014 ; Steigedal et al., 2013), mais la plupart des moutons paissent à des altitudes plus élevées, en direction des montagnes. Nous estimons peu probable que la répartition des autres hôtes de reproduction parmi la faune sauvage en Norvège joue un rôle marquant (Mysterud et al., 2021), et la densité de cerfs est restée systématiquement un **puissant** facteur prédictif de l'incidence de la maladie de Lyme.

Les cerfs sont des hôtes de reproduction importants pour les tiques, mais ils constituent des réservoirs incompétents pour les agents pathogènes du genre *Borrelia burgdorferi*. La **recolonisation** du cerf de Virginie aux États-Unis (Leopold et al., 1947) a joué un rôle déterminant dans le rétablissement de la tique à pattes noires (Wood & Lafferty, 2013), mais la relation entre la densité de cerfs et le risque de maladie de Lyme fait l'objet de controverses (Levi et al., 2012 ; Ostfeld et al., 2006). La relation entre la densité des cerfs et le risque de maladie de Lyme ne semble pas être linéaire : on observe un effet plus marqué lors du passage d'une densité nulle à une faible densité (Homester et al., 2017), par rapport aux variations de densité au-delà d'un certain **seuil**. **Par conséquent**, il n'était pas évident que les variations de migration influencent fortement l'incidence de la maladie de Lyme, et nous n'avons constaté qu'un effet faible. Nous pensons que cela reflète principalement les déplacements altitudinaux importants des cerfs sédentaires dans certaines zones (Figure 3), ainsi que le fait que de nombreux cerfs migrateurs sont restés à basse altitude pendant une partie de la période de pic d'activité des tiques (Hjermann et al., 2025). **Par conséquent**, la migration n'induit peut-être pas une variation suffisante de la densité locale à basse altitude pendant la période critique pour que les tiques aient un impact marqué sur le risque de maladie.

4.4. La communauté d'hôtes, l'exposition humaine et les limites des données

La dynamique des populations de tiques est façonnée par des communautés complexes d'hôtes vertébrés (Kahl & Gray, 2022). On a souvent supposé que la circulation des agents pathogènes responsables de la maladie de Lyme se limitait à un nombre relativement restreint d'espèces de vertébrés (Hofmeester et al., 2016), mais des méta-analyses suggèrent que le nombre **d'hôtes réservoirs** est suffisamment élevé pour entraîner une redondance fonctionnelle considérable en réponse aux changements dans la composition de la communauté d'hôtes (Estrada-Peña & de la Fuente, 2017).

Il reste impossible, avec les technologies actuelles, d'obtenir des données à long terme sur l'ensemble des composants hôtes limitant les tiques et les agents pathogènes à des échelles spatiales pertinentes, sur de vastes gradients environnementaux. Cela laisse supposer que la variation d'autres hôtes le long de ces gradients environnementaux pourrait influencer les liens entre les tiques, la migration des cerfs et la maladie de Lyme.

En Norvège, *B. afzelii*, transmise par les petits mammifères, et *B. garinii*, transmise par les oiseaux, sont les principales génospécies pathogènes (Mysterud, Heylen, Matthysen, et al., 2019). *B. garinii*, transmise par les oiseaux, est plus pathogène et est associée à des cas de neuroborréliose (Barstad et al., 2018), qui sont plus susceptibles d'être inclus dans les statistiques sur la maladie de Lyme en Norvège (Mysterud, Helen, Matthysen, et al., 2019). Les données sur l'abondance des oiseaux se nourrissant au sol qui se nourrissent également de larves de tiques, notamment les **grives**, principaux réservoirs de *B. garinii* (Helen et al., 2014), sont limitées. La variation annuelle des communautés de petits mammifères est importante dans ces écosystèmes nordiques (Cornulier et al., 2013), et l'abondance de ces petits mammifères joue un rôle essentiel dans la régulation du nombre de larves en phase d'alimentation (Vindenes & Mysterud, 2025).

Dans la zone d'étude de l'ouest de la Norvège, les principaux **hôtes** des larves de tiques et les hôtes réservoirs de *B. afzeli* étaient le campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*), la souris des bois (*Apodemus sylvaticus*) et la musaraigne commune (*Sorex araneus*) (Mysterud, Stigum,

Jaarsma et Sprong, 2019 ; Mysterud, Stigum, Linlokken et al., 2019). Le campagnol roussâtre et la musaraigne commune sont présents sur l'ensemble des plages d'altitude et de latitude, tandis que la souris des bois est confinée aux basses altitudes à proximité des terres agricoles et est plus courante plus au sud. Dans le comté de Vestland, en Norvège, les campagnols des rives étaient présents à toutes les altitudes comprises entre 100 et 1 000 m au-dessus du niveau de la mer, l'infestation par les tiques diminuant avec l'altitude (De Pelsmaeker et al., 2021). L'abondance des tiques atteignait également son pic bien en dessous de l'altitude où la fréquentation par le cerf élaphe était la plus élevée (Figure 3).

La **corrélation négative** entre les tiques et l'altitude est évidente dans des régions présentant des communautés d'hôtes très différentes (Gilbert, 2010 ; Qviller et al., 2013), et nos résultats ont montré que cette relation variait également selon les saisons. D'après les connaissances actuelles sur la répartition des hôtes, l'effet marqué de l'altitude sur l'abondance des tiques est compatible avec des contraintes liées au climat. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour déterminer si l'abondance des hôtes limite également celle des tiques le long des gradients altitudinaux.

Les facteurs limitant l'abondance des tiques dans le paysage ne sont pas susceptibles d'affecter les principales conclusions tirées ici concernant les tiques, la migration des cerfs, la densité des cerfs et l'incidence de la maladie de Lyme chez l'homme. Une plus grande incertitude réside dans la manière dont les schémas d'exposition humaine influencent l'incidence de la maladie de Lyme. Nous avons constaté une incidence réduite de la maladie de Lyme dans les zones présentant une proportion plus élevée d'habitat humain, ce qui pourrait refléter à la fois une moindre abondance de tiques et une exposition moindre dans les zones plus urbanisées. **Cependant**, l'habitat humain était corrélé au niveau de migration des cerfs, et l'ampleur estimée de l'effet de la migration des cerfs sur l'incidence de la maladie de Lyme a donc été influencée par l'inclusion de l'habitat humain dans les modèles. **Par conséquent**, nous ne pouvons pas estimer de manière fiable la contribution relative et indépendante de ces deux processus.

Les études portant sur l'influence de l'exposition humaine sur le risque de maladies transmises par les tiques le long de la côte ouest de la Norvège sont rares et s'appuient généralement sur des données issues de questionnaires remplis par les participants eux-mêmes. Une enquête menée auprès de donneurs de sang adultes en bonne santé dans le comté de Vestland, en Norvège, a révélé que le nombre d'heures passées à l'extérieur et certaines activités spécifiques, telles que la chasse, augmentaient le risque de piqûres de tiques (Hietland et al., 2013). Le risque d'exposition semblait également varier entre les piqûres subies à domicile et celles survenant lors de déplacements vers une autre commune (Jore et al., 2020). Des mesures directes de l'exposition humaine émergent désormais grâce aux données de localisation des téléphones portables (Wesolowski et al., 2012) et aux applications de suivi d'activité physique telles que Strava. Ces sources détaillées de « mégadonnées » ont le potentiel de fournir des informations inédites sur les schémas d'exposition humaine, bien qu'elles ne soient généralement pas disponibles sous forme d'ensembles de données en libre accès.

5 CONCLUSIONS

La migration peut influencer le parasitisme de diverses manières, notamment en introduisant la contagion dans de nouvelles zones (Bauer & Hoye, 2014) ou en affectant le chevauchement saisonnier entre les hôtes et les sources environnementales d'agents pathogènes (Normandeau et al., 2020). Notre étude souligne l'importance de prendre en compte le chevauchement spatio-temporel des niches écologiques lors de l'évaluation de l'adéquation d'un hôte pour un parasite, un agent pathogène ou une maladie en particulier. Les cerfs **migrateurs** présentaient un chevauchement de niche plus faible avec les tiques que les cerfs sédentaires. **Cependant**, la migration a eu un impact relativement faible sur l'incidence de la maladie de Lyme chez l'homme, et cet effet n'a pas pu être clairement dissocié de la corrélation avec la proportion de zones de haute altitude. Ces relations pourraient évoluer à l'avenir. Le changement climatique pousse les tiques vers des altitudes plus élevées (Medlock et al., 2013). D'après les projections climatiques à long terme du GIEC, les cerfs élaphes bénéficieront d'une meilleure adéquation de leur habitat hivernal, ce qui pourrait entraîner une présence accrue à une plus large gamme d'altitudes (Rivrud et al., 2019). **Par conséquent**, nous anticipons un déclin du comportement migratoire parallèlement à l'extension de l'aire de répartition des tiques vers des altitudes plus élevées. Les changements climatiques peuvent également influencer considérablement les habitudes des activités de loisirs de plein air pratiquées par les humains (Liu et al., 2021). Une autre incertitude concernant l'évolution des maladies transmises par les tiques réside dans la manière dont ces changements pourraient affecter l'exposition. Des recherches supplémentaires sur les rôles relatifs du risque de maladie, défini comme la densité de nymphes infectées (Ostfeld et al., 2006), et de l'exposition humaine dans la détermination du risque de maladie sont essentielles pour approfondir notre compréhension de la dynamique de la maladie de Lyme.

ID 26077, FOTS ID 29945 and FOTS ID 30049) and the Norwegian Environment Agency (2013/11149).

ORCID

Atle Mysterud https://orcid.org/0000-0001-8993-7382
Inger Maren Rivrud https://orcid.org/0000-0002-9778-7422
Erling L. Meisingset https://orcid.org/0000-0001-9145-2480
Solveig Jore https://orcid.org/0000-0001-8527-4892
Hildegunn Viljugrein https://orcid.org/0000-0002-3798-5267

REFERENCES

Albery, G. (2025). *Intro to modelling using INLA. Dealing with spatial autocorrelation in statistical models*. https://ourcodingclub.github.io/tutorials/inla/#selection

Altizer, S., Bartel, R., & Han, B. A. (2011). Animal migration and infectious disease risk. *Science*, *331*, 296–302.

Anders, J. L., Davey, M., Van Moorter, B., Fossøy, F., Boessenkool, S., Solberg, E. J., Meisingset, E. L., Mysterud, A., & Rolandsen, C. M. (2024). Elucidating nematode diversity and prevalence in moose across a wide latitudinal gradient using DNA metabarcoding. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, *24*, 100962.

Andersen, R., Duncan, P., & Linnell, J. D. C. (1998). *The European roe deer: The biology of success*. Scandinavian University Press.

Bakka, H., Rue, H., Fuglstad, G. A., Riebler, A., Bolin, D., Krainski, E., Simpson, D., & Lindgren, F. (2018). *Spatial modelling with R-INLA: A review*. arXiv, 1802.06350.

A., Petty, S. J., Pietiäinen, H., Tkadlec, E., … Lambin, X. (2013). Europe-wide dampening of population cycles in keystone herbivores. *Science*, *340*, 63–66.

Côté, S. D., Rooney, T. P., Tremblay, J.-P., Dussault, C., & Waller, D. M. (2004). Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *35*, 113–147.

Cunningham, A. A., Daszak, P., & Wood, J. L. N. (2017). One Health, emerging infectious diseases and wildlife: two decades of progress? *Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences*, *372*, 20160167.

Daversa, D. R., Monsalve-Carcaño, C., Carrascal, L. M., & Bosch, J. (2018). Seasonal migrations, body temperature fluctuations, and infection dynamics in adult amphibians. *PeerJ*, *6*, e4698. https://doi.org/10.7717/peerj.4698

De Pelsmaeker, N., Korslund, L., & Steifetten, Ø. (2021). High-elevational occurrence of two tick species, *Ixodes ricinus* and *I. trianguliceps*, at their northern distribution range. *Parasites & Vectors*, *14*, 161.

Dougherty, E. R., Seidel, D. P., Carlson, C. J., Spiegel, O., & Getz, W. M. (2018). Going through the motions: incorporating movement analyses into disease research. *Ecology Letters*, *21*, 588–604.

Estrada-Peña, A., & de la Fuente, J. (2017). Host distribution does not limit the range of the tick *Ixodes ricinus* but impacts the circulation of transmitted pathogens. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, *7*, 405.

Franke, J., Hildebrandt, A., & Dorn, W. (2013). Exploring gaps in our knowledge on Lyme borreliosis spirochaetes-updates on complex heterogeneity, ecology, and pathogenicity. *Ticks and Tick-borne Diseases*, *4*, 11–25.

Gelman, A., Hwang, J., & Vehtari, A. (2014). Understanding predictive information criteria for Bayesian models. *Statistics and Computing*, *24*, 997–1016.

Barstad, B., Quarsten, H., Tveitnes, D., Noraas, S., Ask, I. S., Saeed, M., Bosse, F., Vigemyr, G., Huber, I., & Øymar, K. (2018). Direct molecular detection and genotyping of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in the cerebrospinal fluid of children with Lyme neuroborreliosis. *Journal of Clinical Microbiology*, *56*, e01868-17.

Bauer, S., & Hoye, B. J. (2014). Migratory animals couple biodiversity and ecosystem functioning worldwide. *Science*, *344*, 1242552.

Beldring, S., Engeland, K., Roald, L. A., Sælthun, N. R., & Voksø, A. (2003). Estimation of parameters in a distributed precipitation-runoff model for Norway. *Hydrology and Earth System Sciences*, *7*, 304–316.

Binning, S. A., Craft, M. E., Zuk, M., & Shaw, A. K. (2022). How to study parasites and host migration: a roadmap for empiricists. *Biological Reviews*, *97*, 1161–1178.

Bischof, R., Loe, L. E., Meisingset, E. L., Zimmermann, B., Van Moorter, B., & Mysterud, A. (2012). A migratory ungulate in the pursuit of spring: jumping or surfing the green wave? *The American Naturalist*, *180*, 407–424.

Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Mächler, M., & Bolker, B. M. (2017). *Modeling zero-inflated count data with glmmTMB*. bioRxiv. 132753.

Brunner, J. L., LaDeau, S. L., Killilea, M., Valentine, E., Schierer, M., & Ostfeld, R. S. (2023). Off-host survival of blacklegged ticks in eastern North America: A multistage, multiyear, multisite study. *Ecological Monographs*, *93*, e1572.

Bunnefeld, N., Börger, L., Van Moorter, B., Rolandsen, C. M., Dettki, H., Solberg, E. J., & Ericsson, G. (2011). A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences. *Journal of Animal Ecology*, *80*, 466–476.

Burn, L., Vyse, A., Pilz, A., Tran, T. M. P., Fletcher, M. A., Angulo, F. J., Gessner, B. D., Moïsi, J. C., & Stark, J. H. (2023). Incidence of Lyme borreliosis in Europe: A systematic review (2005–2020). *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, *23*, 172–194.

Cornulier, T., Yoccoz, N. G., Bretagnolle, V., Brommer, J. E., Butet, A., Ecke, F., Elston, D. A., Framstad, E., Henttonen, H., Hörnfeldt, B., Huitu, O., Imholt, C., Ims, R. A., Jacob, J., Jedrzejewska, B., Millon, Hjermann, T. K. S., Rivrud, I. M., Meisingset, E. L., & Mysterud, A. (2025). Multiple drivers of spring migration timing for red deer over the past 16 years in Northern Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *292*, 20240842.

Hjetland, R., Eliassen, K. E., Lindbæk, M., Nilsen, R. M., Grude, N., & Ulvestad, E. (2013). Tick bites in healthy adults from western Norway: occurrence, risk factors, and outcomes. *Ticks and Tick-borne Diseases*, *4*, 304–310.

Hofmeester, T. R., Coipan, E. C., Van Wieren, S. E., Prins, H. H. T., Takken, W., & Sprong, H. (2016). Few vertebrate species dominate the *Borrelia burgdorferi* s.l. life cycle. *Environmental Research Letters*, *11*, 043001.

Hofmeester, T. R., Sprong, H., Jansen, P. A., Prins, H. H. T., & Van Wieren, S. E. (2017). Deer presence rather than abundance determines the population density of the sheep tick, *Ixodes ricinus*, in Dutch forests. *Parasites & Vectors*, *10*, 433.

Hurrell, J., & National Center for Atmospheric Research Staff. (2021). *The climate data guide Hurrell North Atlantic Oscillation (NAO) index (station-based).* https://climatedataguide.ucar.edu/climate-data/hurrell-north-atlantic-oscillation-nao-index-station-based

Jaenson, T. G. T., & Lindgren, E. (2011). The range of *Ixodes ricinus* and the risk of contracting Lyme borreliosis will increase northwards when the vegetation period becomes longer. *Ticks and Tick-borne Diseases*, *2*, 44–49.

James, M. C., Bowman, A. S., Forbes, K. J., Lewis, F., McLeod, J. E., & Gilbert, L. (2013). Environmental determinants of *Ixodes ricinus* ticks and the incidence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato, the agent of Lyme borreliosis, in Scotland. *Parasitology*, *140*, 237–246.

Jones, K. E., Patel, N. G., Levy, M. A., Storeygard, A., Balk, D., Gittleman, J. L., & Daszak, P. (2008). Global trends in emerging infectious diseases. *Nature*, *451*, 990–993.

Jore, S., Vanwambeke, S. O., Slunge, D., Boman, A., Krogfelt, K. A., Jepsen, M. T., & Vold, L. (2020). Spatial tick bite exposure and associated risk factors in Scandinavia. *Infection Ecology & Epidemiology*, *10*, 1764693.

Jore, S., Vanwambeke, S. O., Viljugrein, H., Isaksen, K., Kristoffersen, A. B., Woldehiwet, Z., Johansen, B., Brun, E., Brun-Hansen, H., Westerman, S., Larsen, I.-L., Ytrehus, B., & Hofshagen, M. (2014). Climate and environmental change drives *Ixodes ricinus* geographical expansion at the northern range margin. *Parasites & Vectors*, *7*, 11.

Gilbert, L. (2010). Altitudinal patterns of tick and host abundance: a potential role for climate change in regulating tick-borne diseases? *Oecologia*, *162*, 217–225.

Gilbert, L., Brunker, K., Lande, U., Klingen, I., & Grøva, L. (2017). Environmental risk factors for *Ixodes ricinus* ticks and their infestation on lambs in a changing ecosystem: Implications for tick control and the impact of woodland encroachment on tick-borne disease in livestock. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, *237*, 265–273.

Goren, A., Viljugrein, H., Rivrud, I. M., Jore, S., Bakka, H., Vindenes, Y., & Mysterud, A. (2023). The emergence and shift in seasonality of Lyme borreliosis in Northern Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *290*, 20222420.

Hall, R. J., Altizer, S., & Bartel, R. A. (2014). Greater migratory propensity in hosts lowers pathogen transmission and impacts. *Journal of Animal Ecology*, *83*, 1068–1077.

Hall, R. J., Brown, L. M., & Altizer, S. (2016). Modeling vector-borne disease risk in migratory animals under climate change. *Integrative and Comparative Biology*, *56*, 353–364.

Handeland, K., Davidson, R. K., Viljugrein, H., Mossing, A., Meisingset, E. L., Heum, M., Strand, O., & Isaksen, K. (2019). *Elaphostrongylus* and *Dictyocaulus* infections in Norwegian wild reindeer and red deer populations in relation to summer pasture altitude and climate. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, *10*, 188–195.

Handeland, K., Qviller, L., Vikøren, T., Viljugrein, H., Lillehaug, A., & Davidson, R. K. (2013). *Ixodes ricinus* infestation in free-ranging cervids in Norway – A study based upon ear examinations of hunted animals. *Veterinary Parasitology*, *195*, 142–149.

Hersh, M. H., LaDeauS, L., Prevaitali, M. A., & Ostfeld, R. S. (2014). When is a parasite not a parasite? Effects of larval tick burdens on white-footed mouse survival. *Ecology*, *95*, 1360–1369.

Heylen, D., Matthysen, E., Fonville, M., & Sprong, H. (2014). Songbirds as general transmitters but selective amplifiers of *Borrelia burgdorferi* sensu lato genotypes in *Ixodes rinicus* ticks. *Environmental Microbiology*, *16*, 2859–2868.

Levi, T., Keesing, F., Holt, R. D., Barfield, M., & Ostfeld, R. S. (2016). Quantifying dilution and amplification in a community of hosts for tick-borne pathogens. *Ecological Applications*, *26*, 484–498.

Levi, T., Kilpatrick, A. M., Mangel, M., & Wilmers, C. C. (2012). Deer, predators, and the emergence of Lyme disease. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *109*, 10942–10947.

Liu, J., Yang, L., Zhou, H., & Wang, S. (2021). Impact of climate change on hiking: quantitative evidence through big data mining. *Current Issues in Tourism*, *24*, 3040–3056.

Lussana, C., Tveito, O. E., Dobler, A., & Tunheim, K. (2019). seNorge_2018, daily precipitation, and temperature datasets over Norway. *Earth System Science Data*, *11*, 1531–1551.

MacDonald, E., Vestrheim, D. F., White, R. A., Konsmo, K., Lange, H., Aase, A., Nygård, K., Stefanoff, P., Aaberge, I., & Vold, L. (2016). Are the current notification criteria for Lyme borreliosis in Norway suitable? Results of an evaluation of Lyme borreliosis surveillance in Norway, 1995–2013. *BMC Public Health*, *16*, 1–11.

Manlove, K., Wilber, M., White, L., Bastille-Rousseau, G., Yang, A., Gilbertson, M. L. J., Craft, M. E., Cross, P. C., Wittemyer, G., & Pepin, K. M. (2022). Defining an epidemiological landscape that connects movement ecology to pathogen transmission and pace-of-life. *Ecology Letters*, *25*, 1760–1782.

McShea, W. J., & Underwood, H. B. (1997). *The science of overabundance. Deer ecology and population management*. Smithsonian Inst. Press.

Medlock, J. M., Hansford, K. M., Bormane, A., Derdakova, M., Estrada-Peña, A., George, J.-C., Golovljova, I., Jaenson, T. G. T., Jensen, J.-K., Jensen, P. M., Kazimirova, M., Oteo, J. A., Papa, A., Pfister, K., Plantard, O., Randolph, S. E., Rizzoli, A., Santos-Silva, M. M., Sprong, H., … van Bortel, W. (2013). Driving forces for changes in geographical distribution of *Ixodes ricinus* ticks in Europe. *Parasites & Vectors*, *6*, 1.

Meisingset, E. L., Loe, L. E., Brekkum, Ø., Bischof, R., Rivrud, I. M., Lande, U. S., Zimmermann, B., Veiberg, V., & Mysterud, A. (2018). Spatial mismatch between management units and movement ecology of a partially migratory ungulate. *Journal of Applied Ecology*, *55*, 745–753.

Mijele, D., Iwaki, T., Chiyo, P. I., Otiende, M., Obanda, V., Rossi, L., Soriguer, R., & Angelone-Alasaad, S. (2016). Influence of massive and long distance migration on parasite epidemiology: Lessons from the great wildebeest migration. *EcoHealth*, *13*, 708–719.

Jore, S., Viljugrein, H., Hofshagen, M., Brun-Hansen, H., Kristoffersen, A., Nygard, K., Ottesen, P., Saevik, B., Ytrehus, B., & Brun, E. (2011). Multi-source analysis reveals latitudinal and altitudinal shifts in range of *Ixodes ricinus* at its northern distribution limit. *Parasites & Vectors*, *4*, 84.

Kahl, O., & Gray, J. S. (2022). The biology of *Ixodes ricinus* with emphasis on its ecology. *Ticks and Tick-borne Diseases*, *14*, 102114.

Keesing, F., Brunner, J., Duerr, S., Killilea, M., LoGiudice, K., Schmidt, K., Vuong, H., & Ostfeld, R. S. (2009). Hosts as ecological traps for the vector of Lyme disease. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, *276*, 3911–3919.

Kim, D., & Shaw, A. K. (2021). Migration and tolerance shape host behaviour and response to parasite infection. *Journal of Animal Ecology*, *90*, 2315–2324.

Klaus, C., Gethmann, J., Hoffmann, B., Ziegler, U., Heller, M., & Beer, M. (2016). Tick infestation in birds and prevalence of pathogens in ticks collected from different places in Germany. *Parasitology Research*, *115*, 2729–2740.

Kürschner, T., Scherer, C., Radchuk, V., Blaum, N., & Kramer-Schadt, S. (2021). Movement can mediate temporal mismatches between resource availability and biological events in host-pathogen interactions. *Ecology and Evolution*, *11*, 5728–5741.

Leopold, A., Sowls, L. K., & Spencer, D. L. (1947). A survey of overpopulated deer ranges in the United States. *Journal of Wildlife Management*, *11*, 162–177.

Mysterud, A., Langvatn, R., Yoccoz, N. G., & Stenseth, N. C. (2001). Plant phenology, migration and geographic variation in body weight of a large herbivore: the effect of a variable topography. *Journal of Animal Ecology*, *70*, 915–923.

Mysterud, A., Loe, L. E., Zimmermann, B., Bischof, R., Veiberg, V., & Meisingset, E. L. (2011). Partial migration in expanding red deer populations at northern latitudes – A role for density dependence? *Oikos*, *120*, 1817–1825.

Mysterud, A., Meisingset, E. L., Veiberg, V., Langvatn, R., Solberg, E. J., Loe, L. E., & Stenseth, N. C. (2007). Monitoring population size of red deer: an evaluation of two types of census data from Norway. *Wildlife Biology*, *13*, 285–298.

Mysterud, A., Qviller, L., Meisingset, E. L., & Viljugrein, H. (2016). Parasite load and seasonal migration in red deer. *Oecologia*, *180*, 401–407.

Mysterud, A., Rivrud, I. M., Meisingset, E. L., Jore, S., & Viljugrein, H. (2025). Data and figure-scripts for the paper "*Deer migration, deer density, tick distribution and incidence of a tick-borne zoonosis*". Zenodo. https://doi.org/10.5281/zenodo.14935158

Mysterud, A., Stigum, V. M., Jaarsma, R., & Sprong, H. (2019). Genospecies of *Borrelia burgdorferi* detected in 16 mammal species and questing ticks from Norway. *Scientific Reports*, *9*, 5088.

Mysterud, A., Stigum, V. M., Linløkken, H., Herland, A., & Viljugrein, H. (2019). How general is the generalist parasite? The small mammal part of the Lyme disease transmission cycle in two ecosystems in Northern Europe. *Oecologia*, *190*, 115–126.

Mysterud, A., Stigum, V. M., Seland, I. V., Herland, A., Easterday, W. J., Jore, S., Østerås, O., & Viljugrein, H. (2018). Tick abundance, pathogen prevalence, and disease incidence in two contrasting regions at the northern distribution range of Europe. *Parasites & Vectors*, *11*, 309.

Mysterud, A., Vike, B., Meisingset, E. L., & Rivrud, I. M. (2017). The role of landscape characteristics for forage maturation and nutritional benefits of migration in red deer. *Ecology and Evolution*, *7*, 4448–4455.

Normandeau, J., Kutz, S. J., Hebblewhite, M., & Merrill, E. H. (2020). Living with liver flukes: Does migration matter? *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, *12*, 76–84.

Ostfeld, R. S., Canham, C. D., Oggenfuss, K., Winchcombe, R. J., & Keesing, F. (2006). Climate, deer, rodents, and acorns as determinants of variation in Lyme-disease risk. *PLoS Biology*, *4*, 1058–1068.

Milner, J. M., Bonenfant, C., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Csányi, S., & Stenseth, N. C. (2006). Temporal and spatial development of red deer harvesting in Europe – Biological and cultural factors. *Journal of Applied Ecology*, *43*, 721–734.

Moraga, P. (2023). *Spatial statistics for data science: Theory and practice with R*. Chapman & Hall/CRC Data Science Series.

Mysterud, A., Bischof, R., Loe, L. E., Odden, J., & Linnell, J. D. C. (2012). Contrasting migration tendency of sympatric red deer and roe deer suggest multiple causes of migration in ungulates. *Ecosphere*, *3*, e92.

Mysterud, A., Easterday, W. R., Stigum, V. M., Aas, A. B., Meisingset, E. L., & Viljugrein, H. (2016). Contrasting emergence of Lyme disease across ecosystems. *Nature Communications*, *7*, 11882.

Mysterud, A., Hatlegjerde, I. L., & Sørensen, O. J. (2014). Attachment site selection of life stages of *Ixodes ricinus* ticks on a main large host in Europe, the red deer (*Cervus elaphus*). *Parasites & Vectors*, *7*, 510.

Mysterud, A., Heylen, D. J. A., Matthysen, E., Garcia, A. L., Jore, S., & Viljugrein, H. (2019). Lyme neuroborreliosis and bird populations in Northern Europe. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, *286*, 20190759.

Mysterud, A., Hügli, C., & Viljugrein, H. (2021). Tick infestation on medium-large-sized mammalian hosts: are all equally suitable to *Ixodes ricinus* adults? *Parasites & Vectors*, *14*, 254.

Mysterud, A., Jore, S., Østerås, O., & Viljugrein, H. (2017). Emergence of tick-borne diseases at northern latitudes in Europe: a comparative approach. *Scientific Reports*, *7*, 16316.

elevations in the coastal region of western Norway. *Parasites & Vectors*, *7*, 179.

Qviller, L., Risnes-Olsen, N., Bærum, K. M., Meisingset, E. L., Loe, L. E., Ytrehus, B., Viljugrein, H., & Mysterud, A. (2013). Landscape level variation in tick abundance relative to seasonal migration pattern of red deer. *PLoS One*, *8*, e71299.

R Development Core Team. (2025). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing.

Randolph, S. E. (1998). Ticks are not insects: consequences of contracting vector biology for transmission potential. *Parasitology Today*, *14*, 186–192.

Rivrud, I. M., Bischof, R., Meisingset, E. L., Zimmermann, B., Loe, L. E., & Mysterud, A. (2016). Leave before it's too late: Anthropogenic and environmental triggers of autumn migration in a hunted ungulate population. *Ecology*, *97*, 1058–1068.

Rivrud, I. M., Meisingset, E. L., Loe, L. E., & Mysterud, A. (2019). Future suitability of habitat in a migratory ungulate under climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *286*, 20190442.

Ruiz-Fons, F., Fernandez-de-Mera, I. G., Acevedo, P., Gortázar, C., & de la Fuente, J. (2012). Factors driving the abundances of *Ixodes ricinus* ticks and the prevalence of zoonotic *I. ricinus*-borne pathogens in natural foci. *Applied and Environmental Microbiology*, *78*, 2669–2676.

Ruiz-Fons, F., & Gilbert, L. (2010). The role of deer as vehicles to move ticks, *Ixodes ricinus*, between contrasting habitats. *International Journal of Parasitology*, *40*, 1013–1020.

Saloranta, T. M. (2016). Operational snow mapping with simplified data assimilation using the seNorge snow model. *Journal of Hydrology*, *538*, 314–325.

Shaw, A. K., & Binning, S. A. (2020). Recovery from infection is more likely to favor the evolution of migration than social escape from infection. *Journal of Animal Ecology*, *89*, 1448–1457.

Shaw, A. K., & Couzin, I. D. (2013). Migration or residency? The evolution of movement behavior and information usage in seasonal environments. *American Naturalist*, *181*, 114–124.

Shaw, A. K., Craft, M. E., Zuk, M., & Binning, S. A. (2019). Host migration strategy is shaped by forms of parasite transmission and infection cost. *Journal of Animal Ecology*, *88*, 1601–1612.

Spiegelhalter, D. J., Best, N. G., Carlin, B. P., & van der Linde, A. (2014). The deviance information criterion: 12 years on. *Journal of the Royal Statistical Society Series B*, *76*, 485–493.

Peacock, S. J., Bouhours, J., Lewis, M. A., & Molnár, P. K. (2018). Macroparasite dynamics of migratory host populations. *Theoretical Population Biology*, *120*, 29–41.

Peacock, S. J., Krkosek, M., Lewis, M. A., & Molnár, P. K. (2020). A unifying framework for the transient parasite dynamics of migratory hosts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *117*, 10897–10903.

Pearson, P., Rich, C., Feehan, M. J. R., Ditchkoff, S. S., & Rich, S. M. (2023). White-tailed deer serum kills the Lyme disease spirochete, *Borrelia burgdorferi*. *Vector Borne and Zoonotic Diseases*, *23*, 303–305.

Peters, W., Hebblewhite, M., Mysterud, A., Eacker, D., Hewison, A. J. M., Linnell, J. D. C., Focardi, S., Urbano, F., De Groeve, J., Gehr, B., Heurich, M., Jarnemo, A., Kjellander, P., Kröschel, M., Morellet, N., Pedrotti, L., Reinecke, H., Sandfort, R., Sönnichsen, L., … Cagnacci, F. (2019). Large herbivore migration plasticity along environmental gradients in Europe: life-history traits modulate forage effects. *Oikos*, *128*, 416–429.

Piesman, J., & Gern, L. (2004). Lyme borreliosis in Europe and North America. *Parasitology*, *129*, S191–S220.

Pruvot, M., Lejeune, M., Kutz, S., Hutchins, W., Musiani, M., Massolo, A., & Orsel, K. (2016). Better alone or in ill company? The effect of migration and inter-species comingling on *Fascioloides magna* infection in elk. *PLoS One*, *11*, e0159319.

Qviller, L., Grøva, L., Viljugrein, H., Klingen, I., & Mysterud, A. (2014). Temporal pattern of questing tick *Ixodes ricinus* density at differing

Wesolowski, A., Eagle, N., Tatem, A. J., Smith, D. L., Noor, A. M., Snow, R. W., & Buckee, C. O. (2012). Quantifying the impact of human mobility on malaria. *Science*, *338*, 267–270.

Wood, C. L., & Lafferty, K. D. (2013). Biodiversity and disease: a synthesis of ecological perspectives on Lyme disease transmission. *Trends in Ecology & Evolution*, *28*, 239–247.

Wood, S. N. (2011). Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B: Statistical Methodology*, *73*, 3–36.

World Health Organization. (2017). *Global vector control response 2017–2030*. World Health Organization.

Zidon, R., Garti, S., Getz, W. M., & Saltz, D. (2017). Zebra migration strategies and anthrax in Etosha National Park, Namibia. *Ecosphere*, *8*, e01925.

Steigedal, H. H., Loe, L. E., Grøva, L., & Mysterud, A. (2013). The effect of sheep grazing (*Ovis aries*) presence on the abundance of ticks (*Ixodes ricinus*). *Acta Agriculturae Scandinavica Section A Animal Science*, *63*, 111–120.

Stuen, S., Handeland, K., Frammarsvik, T., & Bergstrom, K. (2001). Experimental *Ehrlichia phagocytophilia* infection in red deer (*Cervus elaphus*). *The Veterinary Record*, *149*, 390–392.

Sykes, R. A., & Makiello, P. (2017). An estimate of Lyme borreliosis incidence in Western Europe. *Journal of Public Health*, *39*, 74–81.

Teitelbaum, C. S., Huang, S., Hall, R. J., & Altizer, S. (2018). Migratory behaviour predicts greater parasite diversity in ungulates. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, *285*, 20180089.

Turjeman, S., Corl, A., Wolfenden, A., Tsalyuk, M., Lublin, A., Choi, O., Kamath, P. L., Getz, W. M., Bowie, R. C. K., & Nathan, R. (2020). Migration, pathogens and the avian microbiome: A comparative study in sympatric migrants and residents. *Molecular Ecology*, *29*, 4706–4720.

Van Moorter, B., Singh, N. J., Rolandsen, C. M., Solberg, E. J., Dettki, H., Pusenius, J., Månsson, J., Sand, H., Milner, J. M., Roer, O., Tallian, A., Neumann, W., Ericsson, G., & Mysterud, A. (2021). Seasonal release from competition explains partial migration in European moose. *Oikos*, *130*, 1548–1561.

Vindenes, Y., & Mysterud, A. (2025). A seasonal matrix population model for ixodid ticks with complex life histories and limited host availability. *Ecology*, *106*, e4511.