Copulation, nutrition et ponte chez Ixodes ricinus L. (Ixodoidea : Ixodidae) [suite]

Autor(en): **Graf, J.-F.**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society**

Band (Jahr): **51 (1978)**

Heft 2-3

PDF erstellt am: **24.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-401880

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
51, 241-253, 1978

Copulation, nutrition et ponte chez Ixodes ricinus L. (Ixodoidea: Ixodidae) - 2e partie[1]

J.-F. GRAF
Centre Suisse de Recherches Scientifiques en Côte d'Ivoire,
Institut de Zoologie de l'Université, Rue Emile Argand 11, CH-2000 Neuchâtel

Copulation, nutrition and oviposition of Ixodes ricinus L. *(Ixodoidea: Ixodidae) - 2nd part* - The copulation process of *I. ricinus* is described and compared with that of the other groups of ticks. Laboratory experiments and field observations indicate that males can only copulate from the age of about two weeks because the spermatogenesis is not completed before this time and that most of the females copulate in the field before climbing on the host and beginning the blood meal. The meeting of both sexes is made possible by a pheromone which is soluble in aqueous solvants and has a good thermostability. The pheromone is released ventrally by the female and is perceived by the male through both the Haller's organs and the palps. There is a crossed attraction between *I. ricinus* and *I. hexagonus* LEACH.

LA COPULATION

Les différentes phases de la copulation et de l'insémination sont relativement bien connues chez les Argasides (NUTTALL & MERRIMAN, 1911; ROBINSON, 1942; WAGNER-JEVSENKO, 1958; TATCHELL, 1962; FELDMANN-MUHSAM, 1969 et 1971). Chez les Ixodides, les données sont moins nombreuses et parfois plus confuses. Les références sont surtout rares pour la sous-famille des *Prostriata* (SAMSON, 1909; MOOREHOUSE, 1966), alors que celle des *Metastriata* a été étudiée avec un peu plus de détails (BODKIN, 1918; AMMAH-ATTOH, 1965 et 1966; FELDMAN-MUHSAM & BORUT, 1971).

Dans le présent chapitre nous allons d'une part décrire le déroulement de la copulation chez *I. ricinus,* d'autre part essayer d'établir une comparaison entre cette espèce et les représentants des deux autres grands groupes de tiques.

Déroulement de la copulation

Contrairement aux *Metastriata,* où mâle et femelle ne copulent que sur l'hôte, après un début de repas sanguin, *I. ricinus* est une tique copulant très facilement à jeun, donc en dehors de l'hôte, pour peu que l'on respecte certains critères sur lesquels nous reviendront. L'observation de ce processus a été faite sous la loupe binoculaire, les femelles étant collées par leur face dorsale sur une lamelle de verre, elle-même immobilisée dans un bloc de pâte à modeler. Les mâles se déplaçaient librement. Le déroulement complet de la copulation a été ainsi observé à trois

[1] Travail ayant bénéficié partiellement de l'appui du Fonds national suisse de la recherche scientifique, requête no 3.443.70 (AESCHLIMANN, MERMOD).
Ce travail constitue la deuxième partie d'une thèse de doctorat réalisée sous la direction du Prof. A. AESCHLIMANN et soutenue à la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel le 12 mars 1976. La publication du travail complet est prévue en trois parties.

reprises. Les différentes étapes de ce processus ont été représentées schématiquement dans les fig. 1 et 2.

Le mâle grimpe d'abord sur le dos de la femelle, pour peu qu'elle ne soit pas encore collée sur sa lame. Il essaie alors presque immédiatement de se glisser sous sa face ventrale, la contournant de préférence par l'arrière. Il amène ainsi ses pièces buccales au niveau de l'orifice génital de la femelle, dont il explore le pourtour à l'aide de l'extrémité de ses chélicères. Aucune sécrétion salivaire n'ayant pu être observée à ce stade, nous supposons qu'il s'agit là d'une reconnaissance tactile dont la modalité et la signification restent à déterminer. Il enfonce alors rapidement ses pièces buccales, hypostome et chélicères, dans l'orifice génital de sa partenaire. Son capitulum forme à ce moment un angle droit avec son scutum et ses palpes sont posés à plat de part et d'autre de l'orifice de la femelle (fig. 1a).

Ce comportement se situe à mi-chemin entre celui observé chez les Argasides, où le mâle introduit hypostome, chélicères et palpes dans le vagin (NUTTALL & MERRIMAN, 1911), et celui des *Metastriata,* chez lesquels il appuie simplement l'extrémité de son hypostome sur le bord de l'orifice, ne pénétrant la femelle que de ses chélicères rétractiles. L'attitude d'*I. ricinus* est conforme à celle des autres *Prostriata* (ARTHUR, 1962), décrite en particulier chez *Ixodes holocyclus* NEUMANN (MOOREHOUSE, 1966).

La première paire de pattes du mâle est repliée vers l'avant, les tarses reposant sur ou à côté des palpes. A l'aide des pattes 2 et 3, il s'agrippe aux flancs de la femelle, la 2e paire étant placée au niveau des stigma de celle-ci. La 4e paire de pattes enserre la femelle par l'arrière et repose sur sa face dorsale. La femelle ne retient absolument pas le mâle et, dans des conditions normales de laboratoire, elle continue à se déplacer tout au long de l'acte sexuel. Nous ne trouvons pas, chez cette espèce, un embrassement réciproque des pattes du mâle et de la femelle, tel qu'il a été décrit aussi bien chez les Argasides que chez les *Metastriata.* Cette position différente du mâle peut s'expliquer par la situation de l'orifice génital femelle, nettement plus postérieur chez *I. ricinus* que dans les deux autres groupes.

Le couple reste ainsi accolé pendant plusieurs heures. Les signes avant-coureurs de l'insémination sont les suivants: Le mâle commence à effectuer un lent mouvement de va-et-vient de l'hypostome dans le vagin de la femelle, accompagné d'une sécrétion régulière de salive. Simultanément, il entreprend des mouvements d'avant en arrière de tout son corps, prenant appui sur les flancs de la femelle, d'abord très lentement, puis de plus en plus rapidement. On a l'impression qu'il essaie d'élargir l'orifice génital de la femelle, tout en le lubrifiant de sa salive. Son propre orifice génital devient saillant et béant. Ces prémices durent une dizaine de minutes. Le mâle cesse ensuite ses mouvements et écarte sa face ventrale de celle de la femelle, prenant appui sur ses pattes postérieures. On voit apparaître, suspendu à son orifice génital, un petit sac transparent, l'ectospermatophore, qui grandit rapidement et se remplit soudain de spermiophores, devenant opaque (fig. 1b et 1c). Le mâle retire ensuite complètement ses pièces buccales de l'orifice de la femelle, replie ventralement son capitulum vers l'arrière et vient saisir, à l'aide des doigts de ses chélicères, le col du spermatophore fraîchement formé (fig. 1d). Au moment où les chélicères du mâle entrent en contact avec le spermatophore, on voit jaillir à leur extrémité une goutte de liquide. Il s'agit vraisemblablement d'une nouvelle émission de salive produite par le mâle, qui enveloppe alors le spermatophore. Le phénomène a d'ailleurs été décrit chez certains Argasides et *Metastriata* (FELDMAN-MUHSAM *et al.,* 1970). En tenant toujours le spermatophore à l'aide des doigts de ses chélicères, le mâle ramène ses pièces buccales contre la

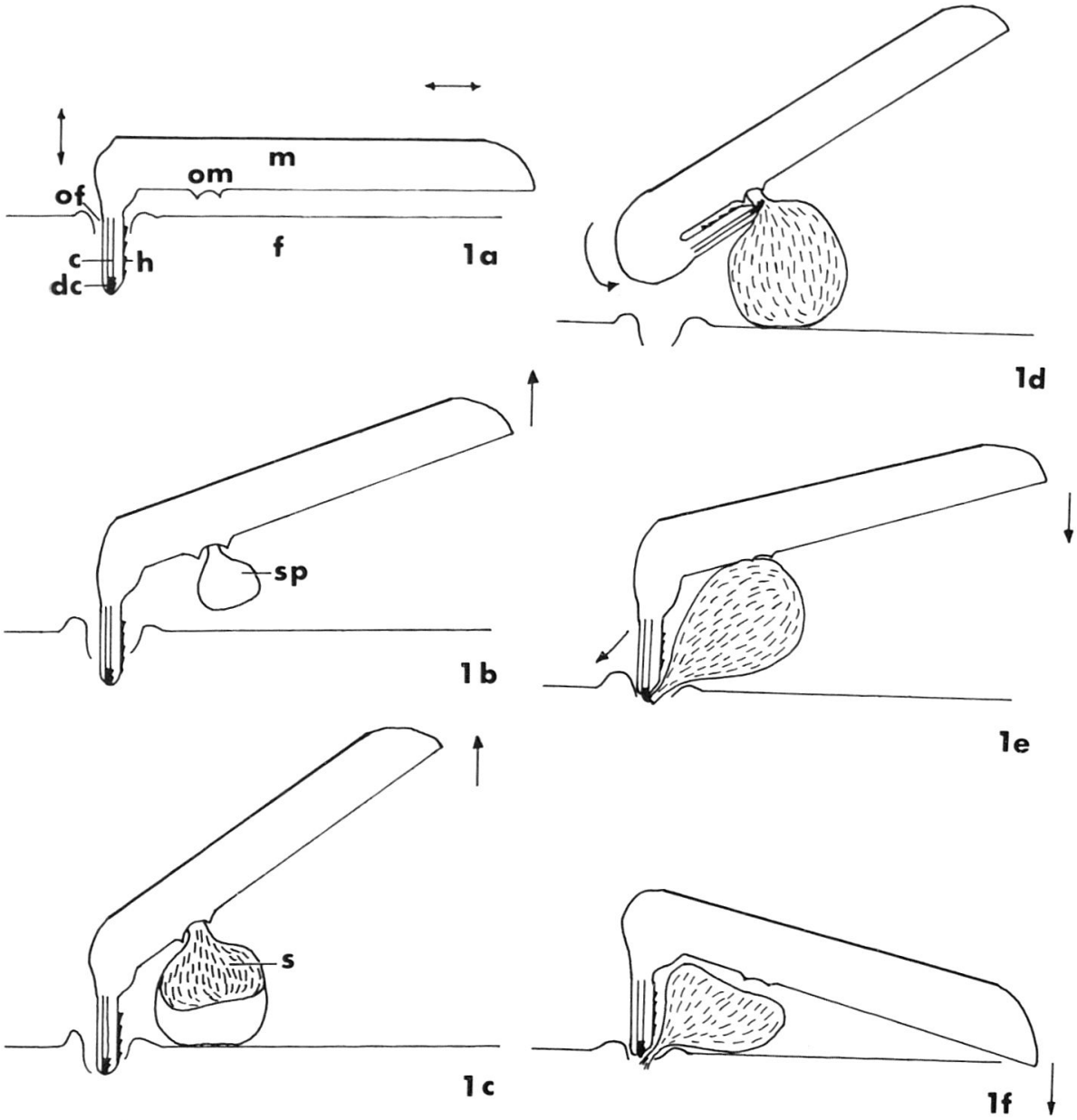

Fig. 1: Représentation schématique de la copulation. m = mâle; f = femelle; h = hypostome; c = chélicères; dc = doigts des chélicères; sp = spermatophore; s = spermiophores; of = orifice génital femelle; om = orifice génital mâle
Les organes latéraux (pattes et palpes) ne sont pas représentés. Les flèches indiquent les mouvements du mâle.

lèvre antérieure de l'orifice génital de la femelle, rendu légèrement saillant par les mouvements de l'hypostome. A l'aide de ses palpes et de son hypostome, il forme alors une gouttière contre laquelle vient s'appuyer le spermatophore. Celui-ci est maintenant inscrit dans un triangle formé par les pièces buccales et les palpes du mâle et les faces ventrales des deux partenaires. A l'aide des doigts de ses chélicères, le mâle introduit alors activement la partie apicale du spermatophore dans l'orifice génital de la femelle (fig. 1e).

Nos observations ne nous permettent pas de dire si le mâle coupe réellement la partie apicale du spermatophore à l'aide de ses chélicères pour lui permettre de se dévaginer, comme le prétendent certains auteurs (Tatchell, 1962; Moorehouse, 1966; Balashov, 1968), ou si cette dévagination peut se faire de manière autonome

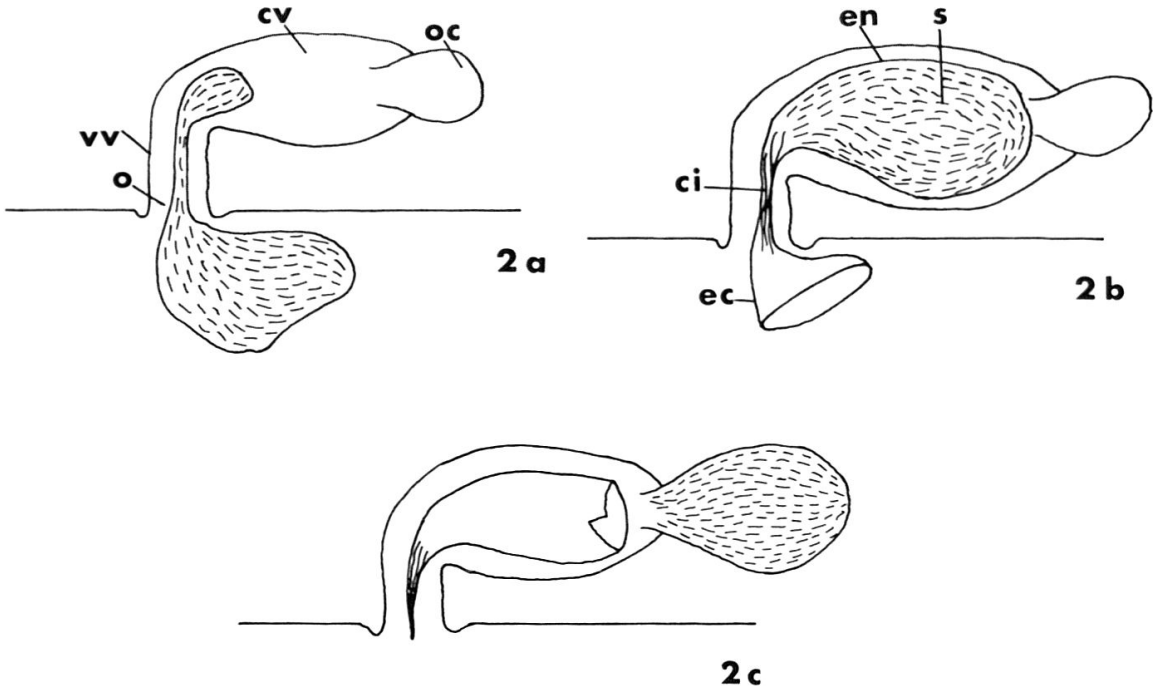

Fig. 2: Représentation schématique de la dévagination du spermatophore et du transfert des spermiophores. o = orifice génital femelle; vv = partie vestibulaire du vagin; cv = partie cervicale du vagin; oc = oviducte commun; ec = ectospermatophore; en = endospermatophore; s = spermiophores; ci = col intermédiaire.

(FELDMAN-MUHSAM, 1967; FELDMAN-MUHSAM & BORUT, 1971). Les spermatophores que l'on trouve de temps à autre au fond des récipients contenant les tiques, provenant vraisemblablement de copulations «ratées», se présentent toujours sous leur forme dévaginée, ce qui tendrait à appuyer la seconde hypothèse.

Dans les conditions normales, le spermatophore se dévagine directement dans l'orifice génital de la femelle, formant un endospermatophore que les spermiophores remplissent lentement (fig. 2a). La face ventrale du mâle se rapproche progressivement de celle de la femelle au fur et à mesure que l'ectospermatophore se vide (fig. 1f). Il n'est cependant guère possible de dire si c'est la pression exercée par le mâle qui chasse les spermiophores vers l'endospermatophore ou si ce transfert se fait d'autre manière. La présence du mâle tout au long de ce processus, ainsi que la dépression que l'on trouve sur l'ectospermatophore à l'endroit où il appuyait contre la face ventrale du mâle nous font pencher pour la première hypothèse. Soulignons cependant que certains auteurs ont observé in vitro la dévagination du spermatophore (FELDMAN-MUHSAM *et al.,* 1973, chez *Ornithodoros savignyi* AUDOUIN).

Une fois le transfert des spermiophores achevé, le mâle quitte la femelle. Celle-ci, durant toute la copulation, reste totalement passive. Elle portera, pour quelques heures encore, l'ectospermatophore vide collé à son orifice génital.

Ainsi, le transfert du spermatophore chez *I. ricinus* ne se fait pas selon le schéma décrit par MOOREHOUSE (1966) chez un autre *Prostriata, I. holocyclus.* Chez cette espèce, le spermatophore serait poussé de l'orifice génital mâle au vagin de la femelle par un mouvement glissant du corps du mâle, les pièces buccales de celui-ci ne quittant pas l'orifice de sa partenaire.

Ce type d'insémination a été décrit également chez deux *Metastriata, Hyalomma excavatum* KOCH et *Rhipicephalus sanguineus* LATR. (FELDMAN-MUHSAM & BORUT, 1971), mais ne semble pas s'appliquer à l'ensemble de cette sous-famille. AMMAH-ATTOH (1965 et 1966) en effet, a observé chez *Amblyomma variegatum* FAB. et *Hyalomma marginatum* KOCH un transfert de spermatophore effectué à l'aide des pièces buccales, donc de type *ricinus*. Le mode de transfert observé chez *I. ricinus* se rapproche par contre de celui décrit chez les Argasides (FELDMAN-MUHSAM, 1967 et 1971), où la participation des pièces buccales semble être la règle. La seule différence réside dans le fait que chez les Argasides, le mâle réintroduit ses pièces buccales dans l'orifice génital de la femelle avec le spermatophore, ce qui n'est pas le cas chez *I. ricinus* (NUTTALL & MERRIMAN, 1911; WAGNER-JEVSENKO, 1958).

Le spermatophore d'*I. ricinus,* une fois dévaginé, est formé d'un bulbe ou ectospermatophore, d'un col intermédiaire et d'un endospermatophore constitué d'une seule capsule. Il diffère en celà du spermatophore des Argasides (endospermatophore à deux capsules, FELDMAN-MUHSAM, 1969) et se rapproche de celui des *Metastriata* (FELDMAN-MUHSAM & BORUT, 1971).

L'endospermatophore, contenant les spermiophores, se trouve dans la partie cervicale du vagin (ROSHDY, 1969), mais reste rattaché à sa partie vestibulaire par son col (fig. 2b). 48 à 72 heures après la fin de la copulation, la capsule s'ouvre dans sa région apicale et les spermiophores envahissent la partie commune des oviductes qui fonctionne ainsi comme un *receptaculum seminis*. L'endospermatophore vide et son col subsisteront dans le conduit génital pratiquement jusqu'à la fin du repas sanguin (fig. 2c). Le *receptaculum seminis* plein de spermatophores voit sa taille augmenter fortement et sa couleur passer du blanc translucide au blanc opaque. A la dissection, son aspect permet de distinguer facilement une femelle fécondée d'une femelle vierge (fig. 3).

Durée et fréquence de la copulation

La durée de la copulation chez *I. ricinus* varie de quelques heures (MACLEOD, 1932) à plusieurs jours (BALASHOV, 1968). Dans nos élevages, nous avons observé des durées variant de 2 heures à 7 jours. Sans avoir pu établir de corrélation précise, nous avons constaté que cette durée augmentait avec l'âge des mâles. Ainsi, âgés de 1 à 3 mois, ils copulent généralement en moins de 24 heures (le plus souvent en 4 à 10 heures), alors que de 6 mois à 1 an, les copulations s'étendant sur plusieurs jours semblent être la règle. L'âge des femelles n'intervient apparemment pas dans cette durée.

La durée des copulations dépend également de leur nombre. Ainsi, chez un mâle ayant copulé avec 4 femelles différentes, les rapports successifs se sont étalés sur 5 heures, 15 heures, 2 jours et 5 jours. Le nombre de copulations pouvant être effectuées par un seul mâle ne fait à notre connaissance l'objet d'aucune donnée bibliographique chez les *Prostriata*. Rappelons que chez les Argasides, un mâle peut féconder jusqu'à 34 femelles, chez les *Metastriata* jusqu'à 37 femelles (OLIVER, 1974). Les femelles de leur côté peuvent copuler jusqu'à 13 fois chez les Argasides (FELDMAN-MUHSAM & BORUT, 1971), ceci étant lié au cycle gonotrophique propre à cette famille. Chez les Ixodides, les femelles ne copulent que 1 à 2 fois.

Le nombre maximum de copulations effectué par 1 mâle dans nos élevages était de 4, la plupart des mâles ne copulant que 2, voire 3 fois. Ensuite, ils meurent assez rapidement, quelque soit leur âge, alors que les mâles vierges, rappelons-le,

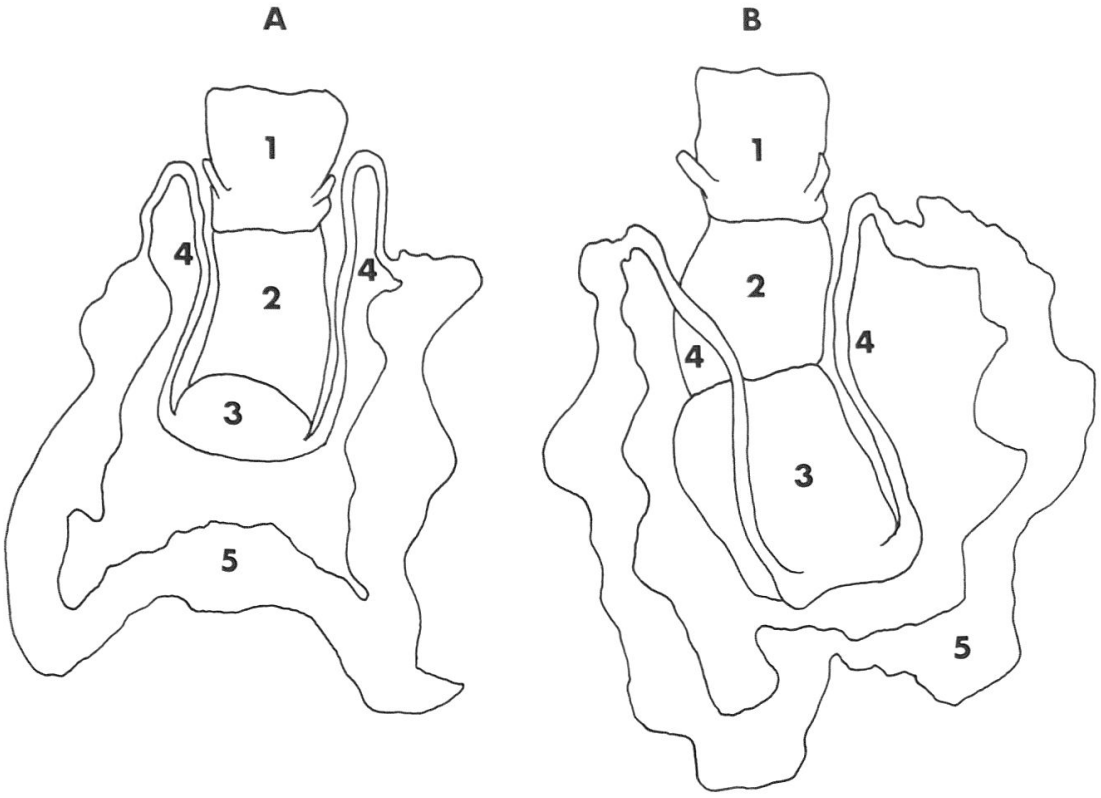

Fig. 3: Système génital femelle chez *Ixodes ricinus* (vue dorsale). A = femelle vierge; B = femelle ayant copulé; 1 = partie vestibulaire du vagin; 2 = partie cervicale du vagin; 3 = oviducte commun, contenant les spermiophores et jouant le rôle d'un réceptacle séminal chez la femelle ayant copulé; 4 = oviductes; 5 = ovaire.

vivent aisément jusqu'à une année dans les conditions du laboratoire. Ce faible pouvoir reproducteur est sans doute lié au fait que les mâles d'*I. ricinus* ne prennent pas de repas sanguin.

La plupart de femelles ne se font féconder qu'une seule fois en laboratoire. Même laissées en présence de mâles actifs pendant plusieurs semaines, elles ne copulent que rarement une seconde fois. Nous n'avons jamais trouvé plus de deux spermatophores dans le conduit génital d'une femelle.

L'intervalle de temps séparant deux copulations successives d'un même mâle n'obéit pas non plus à des règles très strictes. En général, la deuxième copulation peut intervenir quelques heures après la première, alors qu'il faut attendre le plus souvent 2 à 3 jours pour les suivantes.

Influence de l'âge des tiques

Selon une opinion largement répandue dans la littérature, la spermatogenèse chez les mâles d'*I. ricinus* est achevée au stade nymphal déjà et l'adulte peut donc copuler immédiatement après la mue imaginale (Samson, 1909; Balashov, 1956; Arthur, 1962; Gladney & Drummond, 1970a). Or, des essais effectués en laboratoire avec plus de 50 mâles ont permis d'établir qu'en-dessous d'un âge limite, de l'ordre de 15 jours, ceux-ci ne peuvent pas avoir de rapports fécondants avec les femelles. On assiste de temps à autre à des copulations incomplètes de la part de

mâles âgés de quelques jours seulement, se limitant à l'introduction des pièces buccales dans l'orifice génital de la femelle, mais jamais suivis de transfert de spermatophore.

Nous avons essayé d'établir les causes de cette stérilité juvénile chez *I. ricinus,* en examinant des «squash» de testicules prélevés toutes les 24 heures après la mue imaginale du mâle. Ces examens nous obligent à nuancer quelque peu les données de la littérature. Durant les premiers jours suivant la mue imaginale, les testicules sont volumineux et contiennent dans leurs différents cystes tous les stades de la spermatogenèse, les plus jeunes dans la partie antérieure, les suivants se succédant vers l'arrière. Si l'on peut effectivement trouver des spermiophores allongés dans les derniers cystes de mâles relativement jeunes, (2 à 3 jours), il faut attendre le 7e jour pour que ce phénomène se généralise. Nous n'avons par contre jamais trouvé de spermiophores dans les canaux déférents, où ils sont stockés après avoir achevé leur maturation dans les cystes, avant le 15e jour. Chez les mâles sexuellement mûrs, les testicules ont fortement regressés, ont perdu leur ancienne structure et ne contiennent plus que quelques spermiophores épars. La grande masse des spermiophores est stockée dans la partie antérieure du système génital, prête à être évacuée dans les spermatophores.

Les femelles peuvent elles copuler avant même d'avoir achevé complètement leur mue imaginale, comme celà a pu être observé à plusieurs reprises dans nos élevages.

Avec l'âge, la faculté de copuler diminue chez les mâles. Agés d'une année, seul le 30 % environ d'entre eux peuvent encore féconder une femelle. Les femelles âgées peuvent copuler sans restrictions avec des mâles plus jeunes.

Moment et lieu de la copulation

La plupart des auteurs admettent qu'*I. ricinus* peut copuler à jeun, avant de monter sur l'hôte, ceci aussi bien au laboratoire que dans la nature. Le phénomène est cependant considéré comme rare et la copulation passe pour avoir lieu en règle générale sur l'hôte (Pomerantzev, 1950; Babos, 1964; Aeschlimann & Grandjean, 1973a; Morel, *m.c.*). Cette conception peut sans doute s'expliquer par le fait qu'avec des méthodes de capture de tiques libres, telles que celle du drapeau, on ne prend que rarement des couples in copula (Aeschlimann, 1972). Nous n'en avons par exemple trouvé que 3 sur les 428 adultes capturés par cette méthode en 1972 (Mermod *et al.,* 1973).

Cependant, des récoltes effectuées dans deux régions riches en *I. ricinus* avaient montré que le pourcentage de femelles à jeun ayant déjà copulé était très élevé et que la rencontre des sexes devait se faire dans la nature beaucoup plus souvent que sur l'hôte (Graf, 1975). Nous avons repris cet examen sur une période d'une année pour l'une des deux régions, le Staatswald, dont la population d'*I. ricinus* avait fait l'objet d'études approfondies de la part de notre équipe (Mermod *et al.,* 1973 et 1975).

Les fluctuations annuelles de la proportion de femelles ayant copulé ont été examinés en fonction de la population des tiques adultes (tableau 1, fig. 4). Nous voyons que la proportion des femelles fécondées augmente régulièrement en cours d'année, avec toutefois des baisses correspondant aux apparitions massives d'adultes fraichement mués, particulièrement au printemps. Ces adultes doivent

Tableau 1: Etat des femelles capturées dans la nature

Mois	$N_m ff$	$N_m mm$	N ff	N ff_c	% ff_c	i
Janvier	2,33	1	7	3	42,86	9,9 - 81,6
Février	4,33	6	10	5	50	18,7 - 81,3
Mars	27,33	31,11	37	10	27,03	13,8 - 44,1
Avril	34	48,33	30	13	43,33	25,5 - 62,6
Mai	21	26,67	10	7	70	34,8 - 93,3
Juin	23	29	17	9	52,94	27,8 - 77
Juillet	8	11,67	14	8	57,14	28,9 - 82,3
Août	14	14,67	30	20	66,67	47,1 - 82,7
Septembre	7	10	26	21	80,77	60,7 - 93,5
Octobre	13,75	12,50	29	23	79,31	60,3 - 92
Novembre	7	6	9	9	100	66,4 - 100

$N_m ff$ Nombre moyen de femelles capturées en 1971-1974 (Staatswald)

$N_m mm$ Nombre moyen de mâles capturés en 1971-1974 (Staatswald)

N ff Nombre de femelles examinées en 1974

N ff_c Nombre de femelles ayant copulé en 1974

% ff_c Pourcentage de femelles ayant copulé

i Intervallle de confiance du pourcentage pour p = 0,95

séjourner un certain temps dans la nature avant d'avoir la possibilité de copuler. La faible proportion de couples capturés in copula par la méthode du drapeau provient sans doute du fait que l'échantillonnage ainsi constitué se compose surtout de tiques à l'affût d'un hôte, les copulations se faisant dans des couches plus basses de la végétation. L'importance réelle de la copulation sur l'hôte a été estimée à partir de l'examen de deux collections d'*I. ricinus,* l'une mise à notre disposition par le Prof. A. AESCHLIMANN et composée de tiques de toute la Suisse prélevés sur divers hôtes, l'autre fournie par M. QUENET, vétérinaire, et constituée de tiques de bétail. Dans la première de ces collections, nous avons trouvé 35 couples in copula sur 219 femelles recensées (15,98 %), dans la seconde 19 couples sur 125 femelles (15,20 %). Ces chiffres confirment nos précédents résultats et permettent d'affirmer que la copulation chez *I. ricinus* a bien lieu en règle générale dans la nature, la rencontre des sexes sur l'hôte ne touchant qu'une faible partie de la population.

Les femelles capturées dans la nature ne contiennent généralement qu'un seul spermatophore, montrant par là qu'elles n'ont copulé qu'une fois. Lors des mois de septembre à novembre 1974, seules 8 femelles sur les 64 capturées (12,50 %) renfermaient deux spermatophores, montrant par là qu'elles avaient copulé deux fois.

La situation chez les autres *Prostriata* n'est pas très bien connue. Nous avons obtenu expérimentalement des copulations d'adultes à jeun chez *Ixodes hexagonus* LEACH, fait déjà signalé par CHABAUD (1950). On ignore cependant l'importance du phénomène chez cette espèce. Chez *I. trianguliceps* BIRULA, dont le mâle ne se rencontre pratiquement jamais sur l'hôte, les femelles prélevées en cours de repas sanguin contiennent pour la plupart des spermiophores (GRAF *et al.*, en prép.). On peut donc postuler que, chez cette espèce également, la copulation a lieu avant le début du repas sanguin.

LA RENCONTRE DES SEXES

La fréquence élevée de la rencontre des sexes dans la nature montre que celle-ci ne peut pas se faire uniquement «au hasard», mais qu'il existe vraisemblablement un ou des mécanismes d'attraction et de reconnaissance des sexes extrémement efficaces.

L'attraction sexuelle chez les tiques est connue depuis fort longtemps, chez les *Metastriata* surtout. Ce sont généralement les femelles fixées sur l'hôte qui attirent les mâles, comme celà a été signalé chez *Dermacentor albipictus* PACARDE (BISHOP & WOOD, 1913), *D. reticulatus* FAB. (NUTTALL, 1915; BALASHOV, 1956) et *D. venustus* BANKS (MAVER, cité par NUTTALL, 1915), chez *Rhipicephalus sanguineus*

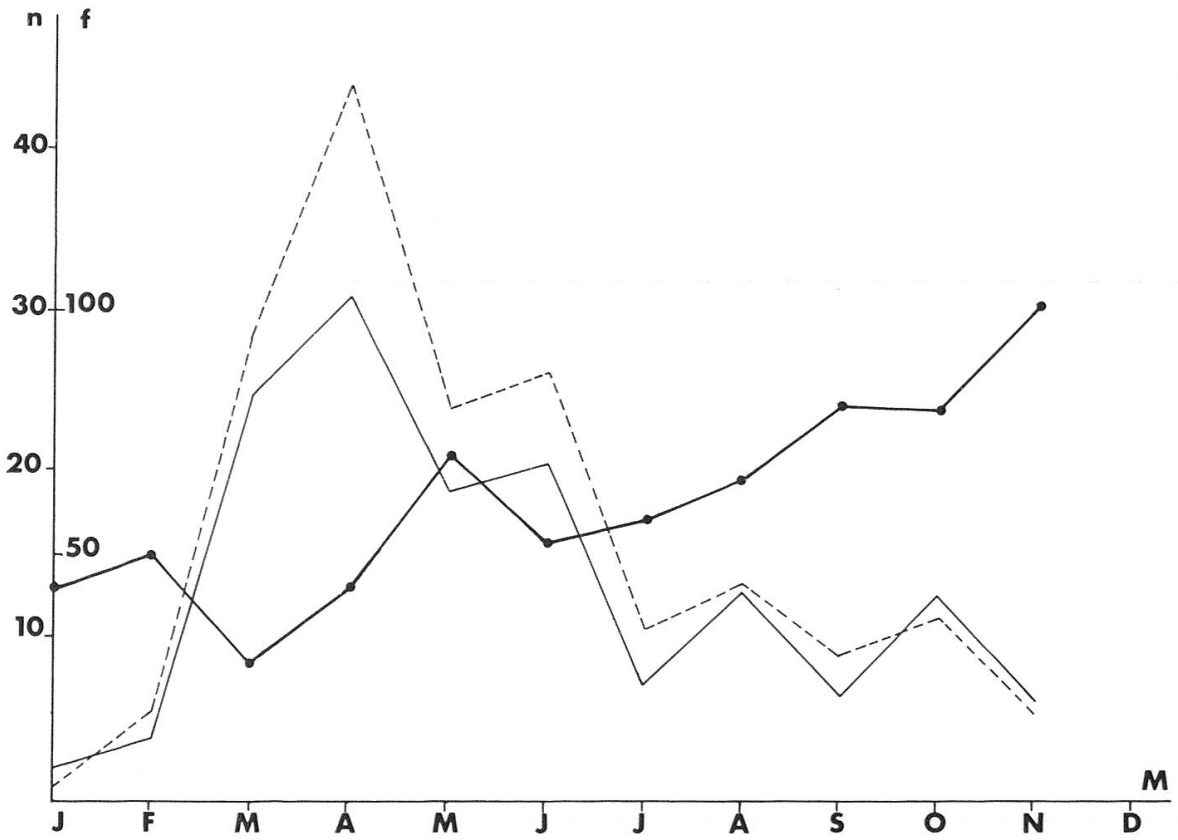

Fig. 4: Importance de la copulation chez les femelles de *Ixodes ricinus* capturées dans la nature. M = Mois de l'année; n = Nombre moyen d'adultes (pointillé: mâles; continu: femelles); f = Pourcentage de femelles ayant copulé (trait continu épais).

(NUTTALL, 1915) et *Rh. turanicus* POMERANCEV-MATIKASVILI (BALASHOV, 1956), chez *Amblyomma americanum* L. (SACKTOR *et al.*, 1948; GLADNEY & DRUMMOND, 1970b), ainsi que chez *Hyalomma plumbeum* PANZER et *Haemaphysalis punctata* CANESTRINI & FANZAGO (BALASHOV, 1956). Dans deux cas cependant, ce sont les mâles fixés qui attirent les femelles. Il s'agit d'*A. hebraeum* KOCH (LOUNSBURY, 1899) et d'*A. maculatum* KOCH (GLADNEY, 1971).

La seule référence au sujet des *Prostriata* concerne *I. ricinus* (MACLEOD, 1932), où ce sont également les mâles qui vont à la recherche des femelles.

La présence de phéromones, substances connues depuis près d'une vingtaine d'années chez les insectes, n'a été mise en évidence que très récemment chez les tiques. CHOW (1970), DUKES (1970) et BERGER *et al.* (1971) ont été les premiers à démontrer chez les femelles d'*A. americanum, A. maculatum* et *Dermacentor variabilis* SAY la sécrétion d'une substance provoquant une excitation et l'apparition d'un comportement sexuel chez les mâles de ces espèces. Depuis, SONENSHINE *et al.* (1974) ont établi que les femelles de *D. variabilis* et *D. andersoni* SPILES émettaient une phéromone sexuelle attirant les mâles, alors que GLADNEY *et al.* (1974a) découvraient que chez *A. maculatum,* ce sont surtout les mâles qui produisent une substance attractive, mais sans grande spécificité sexuelle (GLADNEY *et al.,* 1974b).

Chez les Argasides, la présence de phéromones d'agrégation, sans spécificité sexuelle, a été démontrée chez *Argas persicus* OKEN, *A. brumpti* NEUMANN, *Ornithodoros moubata* MURRAY et *O. tholozani* LAB. & MÉGNIN (LEAHY *et al.,* 1973, 1975a et b). La nature chimique des phéromones de tiques n'est pas encore connue avec certitude. La seule référence à ce sujet est donnée par BERGER (1972), qui a extrait du 2-6-dichlorophénol des femelles d'*A. americanum* et a montré que ce composé provoquait l'apparition du comportement sexuel chez les mâles. Il a ensuite établi que les femelles d'*A. americanum* et *A. maculatum* étaient capables de synthétiser cette substance à partir de précurseurs marqués (BERGER, 1974). Plus récemment, CHOW *et al.* (1975) ont également isolé du 2-6-dichlorophénol à partir des femelles de *Rh. sanguineus* et attribué un rôle de phéromone sexuelle à cette substance.

Chez les *Prostriata,* et en particulier chez *I. ricinus,* où aucune de ces substances n'avait encore été décrite, nous avons montré dans un travail préliminaire (GRAF, 1975) que l'attraction était également due à une substance chimique émise par les femelles. Nous allons brièvement rappeler ci-dessous les premiers résultats déjà obtenus et fournir quelques nouvelles données concernant la nature et le mode d'action de la substance attractive.

Méthode

La méthode de mise en évidence et de mesure de l'attraction sexuelle chez *I. ricinus,* inspirée de celle de LEAHY *et al.* (1973), a été décrite dans le travail préliminaire sus-mentionné. Nous la rappelons ci-dessous: Une boite de Petri de 15 cm de diamètre est divisée en 8 secteurs. Les tiques dont on veut examiner le comportement sont placés, par lots de 10, au centre de la boite et leur distribution dans les différents secteurs est relevée d'heure en heure durant 8 heures. Si les tiques se répartissent «au hasard», cette distribution sera théoriquement de type binomial. On peut ainsi comparer la distribution observée à la distribution théorique et, si elle s'en écarte significativement, déterminer dans quelle mesure l'un des 8 secteurs, par exemple celui contenant une substance à tester, est significativement plus attractif que les autres.

Résultats

Témoins

Dans des conditions expérimentales neutres, c'est-à-dire lorsqu'aucun des 8 secteurs ne contient de substance particulière, la distribution des mâles d'*I. ricinus* ne s'écarte pas significativement de la distribution théorique attendue (χ^2 = 1,29, ddl 3). Les femelles par contre, au bout de 2 à 3 h, s'agglomèrent fortement dans l'un quelconque des 8 secteurs (χ^2 = 33,21, ddl 3).

Attraction exercée par des tiques vivantes

Des lots de 10 femelles vierges, enfermées dans des capsules grillagées, exercent une attraction hautement significative sur les mâles (attraction moyenne = 68,8%, χ^2 = 76,6, ddl 7). La présence de la seule capsule ne perturbe pas le comportement normal des mâles (χ^2 = 1,82, ddl 3). Ces mêmes femelles enfermées attirent également d'autres femelles, mais au bout de 2 à 3 h seulement. Dans de mêmes conditions les mâles n'exercent d'attraction sur aucun des deux sexes.

Mise en évidence d'une phéromone

Des buvards humides, mis en contact avec des femelles vierges pendant des durées de 24 à 48 h, deviennent à leur tour fortement attractifs pour les mâles (attraction moyenne = 73,75%). Ceci nous porte à admettre que l'attraction est due à une substance de type phéromone, émise par les femelles et pouvant être récoltée par contact sur les buvards.

Nous pouvons également recueillir cette substance sous forme d'émanations gazeuses. En faisant passer un courant d'air humide à travers un tube contenant des femelles vierges et en faisant barboter ensuite cet air dans une solution aqueuse de NaCl à 0,9%, des buvards trempés dans ce solvant deviennent à leur tour attractifs.

Propriétés de la substance active

Solubilité: La substance attractive émise par les femelles d'*I. ricinus* est soluble dans les solvants aqueux, mais non dans les solvants organiques. Des buvards «actifs» perdent complètement leur pouvoir d'attraction à la suite d'un lavage prolongé (12 h) par une solution aqueuse de NaCl à 0,9%, alors que des buvards «vierges» récoltant la solution de lavage deviennent eux fortement attractifs (attraction moyenne = 72,5%). Ce «transfert d'activité» a également pu être réalisé, moyennant une baisse sensible, par lavage des buvards «actifs» à l'eau distillée (attraction moyenne des buvards récoltants = 45%). Par contre, à l'aide d'un solvant organique tel que l'hexane, nous n'avons jamais obtenu ni extraction, ni transfert d'activité.

Thermostabilité: A la température du laboratoire (20 °C), un buvard peut rester actif pendant plus d'une semaine sans être remis en contact avec des femelles. Un

traitement thermique de 2 heures à 60 °C ou 10 min à 100 °C n'affecte pas le pouvoir attractif d'un buvard actif (attractions moyennes subsistantes de respectivement 73,33% et 70%). Un traitement de 4 h à 60 °C altère fortement cette activité (attraction moyenne subsistante = 46,67%) et un traitement de 30 min à 100 °C la fait disparaître totalement.

Localisation des organes émetteurs et récepteurs

Chez les mâles: L'amputation ou le masquage bilatéraux des organes de Haller supprime toute faculté de réponse aussi bien vis-à-vis de femelles vivantes que de buvards actifs. Ces mêmes opérations pratiquées unilatéralement font baisser la faculté de réponse des mâles sans la supprimer complètement (attraction moyenne vis-à-vis de femelles vivantes = 58,33%). L'amputation bilatérale des organes de Haller est une opération extrémement traumatisante chez *I. ricinus* (50 à 60% de mortalité post-opératoire). Afin de nous assurer que la suppression de la réponse des mâles amputés était due uniquement à l'absence des organes de Haller et non au choc opératoire, nous avons amputés bilatéralement des mâles des tarses de la troisième paire de pattes. Le traumatisme est du même ordre que pour l'amputation des organes de Haller (mortalité post-opératoire comparable), mais les mâles survivants répondent aux femelles vivantes ou aux buvards actifs dans la même mesure que des mâles normaux (attraction moyenne = 69,23%).

L'amputation bilatérale des palpes, provoquant également une mortalité post-opératoire de l'ordre de 50%, entraine la suppression totale, chez les survivants, de la réponse vis-à-vis de buvards actifs et de femelles vivantes. L'amputation unilatérale de cet organe fait baisser la réponse sans la supprimer (attraction moyenne = 40%).

Chez les femelles: Le masquage dorsal total effectué à l'aide de paraffine ou de vernis à ongles fait baisser le pouvoir d'attraction des femelles sans le supprimer (attraction moyenne = 48,75%). Le masquage ventral total au vernis à ongles, qui n'adhère jamais parfaitement à la cuticule et qui n'est donc pas totalement étanche, fait baisser ce pouvoir d'une manière significativement plus importante que les masquages dorsaux (attraction moyenne = 30,56%). Le masquage ventral total à la paraffine, qui entraine la mortalité de 40% environ des femelles ainsi traitées, supprime complètement leur pouvoir d'attraction sur les mâles. Le masquage du seul orifice génital, possible uniquement au verni à ongles, fait baisser le pouvoir d'attraction des femelles, mais dans une mesure significativement moins importante que le masquage ventral total au même vernis (attraction moyenne = 41,43%, comparaison avec le masquage total: $\chi^2 = 6{,}92$, ddl 1).

La cautérisation de l'orifice génital entraine chez les femelles une mortalité de près de 100%, ce qui rend évidemment cette technique inapplicable.

Spécificité de l'attraction

Nous avons effectué des tests d'attraction croisée avec un autre *Prostriata* élevé en laboratoire, *I. hexagonus.* Nous avons d'abord établi, lors de tests témoins, que la distribution des mâles dans des conditions neutres se faisait selon le modèle préconisé pour *I. ricinus,* puis que des femelles vivantes en capsules exerçaient une attraction sur les mâles de leur espèce, et enfin que des buvards devenaient à leur

tour attractifs après avoir été en contact avec des femelles. Une fois ces contrôles établis, nous avons effectué des essais croisés avec des femelles vivantes et des buvards actifs des deux espèces. Dans tous les cas, l'attraction interspécifique existe (attraction des mâles d'*I. ricinus* vers des femelles d'*I. hexagonus* vivantes = 58,75%, des mâles d'*I. hexagonus* vers des femelles d'*I. ricinus* = 57,5%, des mâles d'*I. ricinus* vers des buvards actifs d'*I. hexagonus* = 56,67%, des mâles d'*I. hexagonus* vers des buvards actifs d'*I. ricinus* = 64%). Cette attraction interspécifique débouche fréquemment, en laboratoire, sur des copulations, accompagnées de transfert de spermatophores, entre les deux espèces.

Conclusion

La rencontre des sexes chez *I. ricinus* est assurée par une phéromone, émise par les femelles, attirant fortement les mâles et provocant également une aggrégation chez les autres femelles.

La substance active, par son caractère hydrosoluble et sa thermostabilité, est proche des phéromones d'association décrites chez les Argasides (LEAHY *et al.*, 1973 et 1975a) et s'écarte nettement des phéromones sexuelles des *Metastriata,* solubles exclusivement dans des solvants organiques tels que hexane, acétone ou chlorure de méthylène (BERGER *et al.*, 1971; GLADNEY *et al.*, 1974a; SONENSHINE *et al.*, 1974). D'ailleurs, des tests effectués avec divers concentrations (10^{-4} à 10^{-7} g) de 2-6-dichlorophénol, la phéromone supposée d'*A. americanum* (BERGER, 1972), ont montré que cette substance n'exerçait jamais la moindre attraction sur les mâles d'*I. ricinus.*

Chez les mâles, la perception de la phéromone se fait à l'aide des organes de Haller et des palpes, ce qui est conforme aux résultats obtenus chez les autres espèces (BERGER *et al.*, 1971, LEAHY *et al.*, 1975a).

Le ou les organe(s) sécréteur(s) de la femelle sont vraisemblablement situés ventralement, mais une localisation plus précise n'est pas possible au vu de nos résultats. Nos observations vont dans le sens de celles de BERGER *et al.* (1971), qui situent les organes sécréteurs au niveau des glandes annexes du système génital chez les femelles d'*A. americanum,* alors que SONENSHINE *et al.* (1974) attribuent cette sécrétion aux *foveae dorsales* des femelles de *D. variabilis* et *D. andersoni.* Notons ici que de telles *foveae dorsales* n'existent pas chez les *Prostriata.*

Enfin, au niveau de la spécificité, les réponses croisées observées entre *I. ricinus* et *I. hexagonus* s'inscrivent dans le cadre des actions interspécifiques décrites aussi bien chez les *Metastriata* (BERGER *et al.*, 1971; SONENSHINE *et al.*, 1974) que chez les Argasides (LEAHY *et al.*, 1975b).

BIBLIOGRAPHIE

Une bibliographie générale sera publiée à la fin de la troisième partie de ce travail.