

ÉCOLOGIE ET ÉTHOLOGIE D'*IXODES RICINUS* L. EN SUISSE
(*IXODOIDEA* ; *IXODIDAE*).

SIXIÈME NOTE : LES RYTHMES DE DÉTACHEMENT CHEZ
IXODES RICINUS ET LEURS IMPLICATIONS ÉCOLOGIQUES. ¹

PAR

J.-F. GRAF *, C. MERMOD *, A. AESCHLIMANN *

RÉSUMÉ

Le détachement de l'hôte des trois stades d'*Ixodes ricinus* est soumis à un rythme diurne très prononcé. Ce rythme est extrêmement stable et la durée du repas, qui lui est soumise, peut varier dans une large mesure sans qu'il soit perturbé. Chez les larves, le détachement se fait principalement durant la période d'activité minimale de l'hôte, qui est en général un micromammifère nocturne. Les larves se détachent de l'hôte lorsqu'il séjourne dans son nid, elles quittent cet endroit par leur propres moyens et la mue nymphale s'effectue vraisemblablement dans la nature.

SUMMARY

The detachment from the host of the three stages of *Ixodes ricinus* is dependant on a very strict diurnal rhythm. This drop-off rhythm is extremely stable and is not disturbed by variations in the duration of the feeding-time of the ticks. The larvae detach principally during the period of the host's minimal activity, while the host is in his nest. In general, the host is a nocturnal micro-mammal. It is uncertain whether or not the nymphal moulting occurs in the nest. The detached larvae or the newly moulted nymphs leave the nest on their own accord.

INTRODUCTION

Le détachement des tiques de leur hôte à la fin du repas sanguin est soumis à des rythmes très précis chez de nombreuses espèces (SMITH, 1945 ; SERDYUKOVA, 1945 ; ENIGK et GRITNER, 1953 ; BALASHOV, 1954 ; HITCHCOCK, 1955 ; KITAOKA, 1962 ; GEORGE, 1964 et 1971 ; DARLING, 1969 ; HADANI et REHAV, 1969 et 1970 ; AMIN, 1970 ; WHARTON et UTECH, 1970 ; HADANI et ZIV, 1974 ; DOUBE, 1975).

Chez *Ixodes ricinus*, un rythme de détachement diurne a été décrit par POMERANTZEV et

1. Travail réalisé avec l'appui du Fonds national suisse de la Recherche scientifique, requête no. 3.443.70.

* Institut de Zoologie, Neuchâtel.

ALFEEV (1935), ainsi que par KHEISIN et LAVRENKO (1956), chez des femelles se nourrissant sur du bétail à la pâture. De tels rythmes ne sont pas connus chez les immatures de cette espèce.

L'origine et la nature de ces rythmes de détachement sont encore fort mal connus. Il ressort des travaux les plus récents qu'ils sont vraisemblablement réglés par des rythmes circadiens, soit de la tique, soit de l'hôte, et plus ou moins profondément influencés par un rythme nyctéméral exogène.

L'aspect écologique de ces rythmes, c'est-à-dire leur signification pratique dans le cycle naturel de la tique, n'a fait jusqu'à présent l'objet que de très peu d'études. Dans le présent travail, nous nous proposons de démontrer l'existence de tels rythmes chez les trois stades d'*Ixodes ricinus* et d'examiner, surtout chez les larves, leur signification écologique.

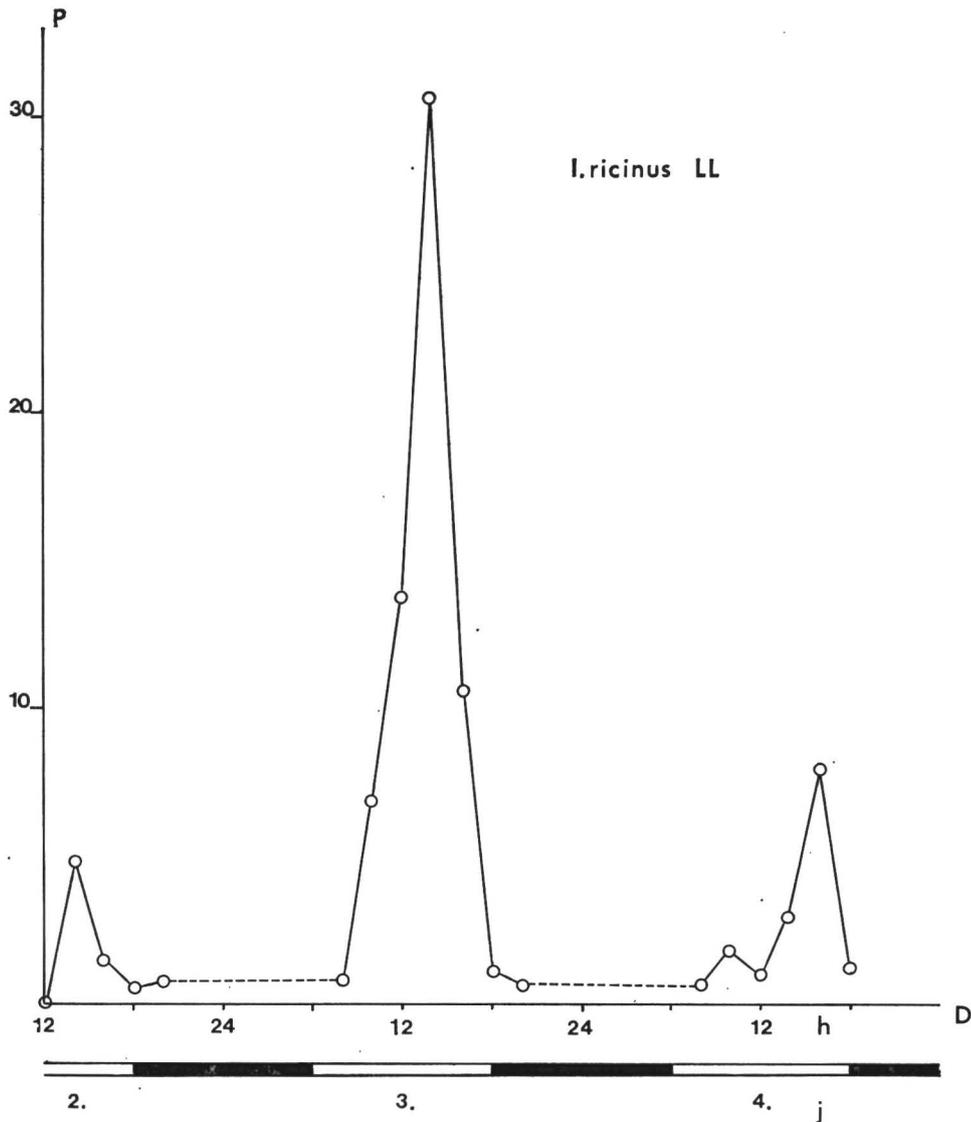


FIG. 1. — P : pourcentage de tiques gorgées tombées ; D : durée du repas sanguin ; h : heure de la journée ; j : nombre de jours du repas sanguin.

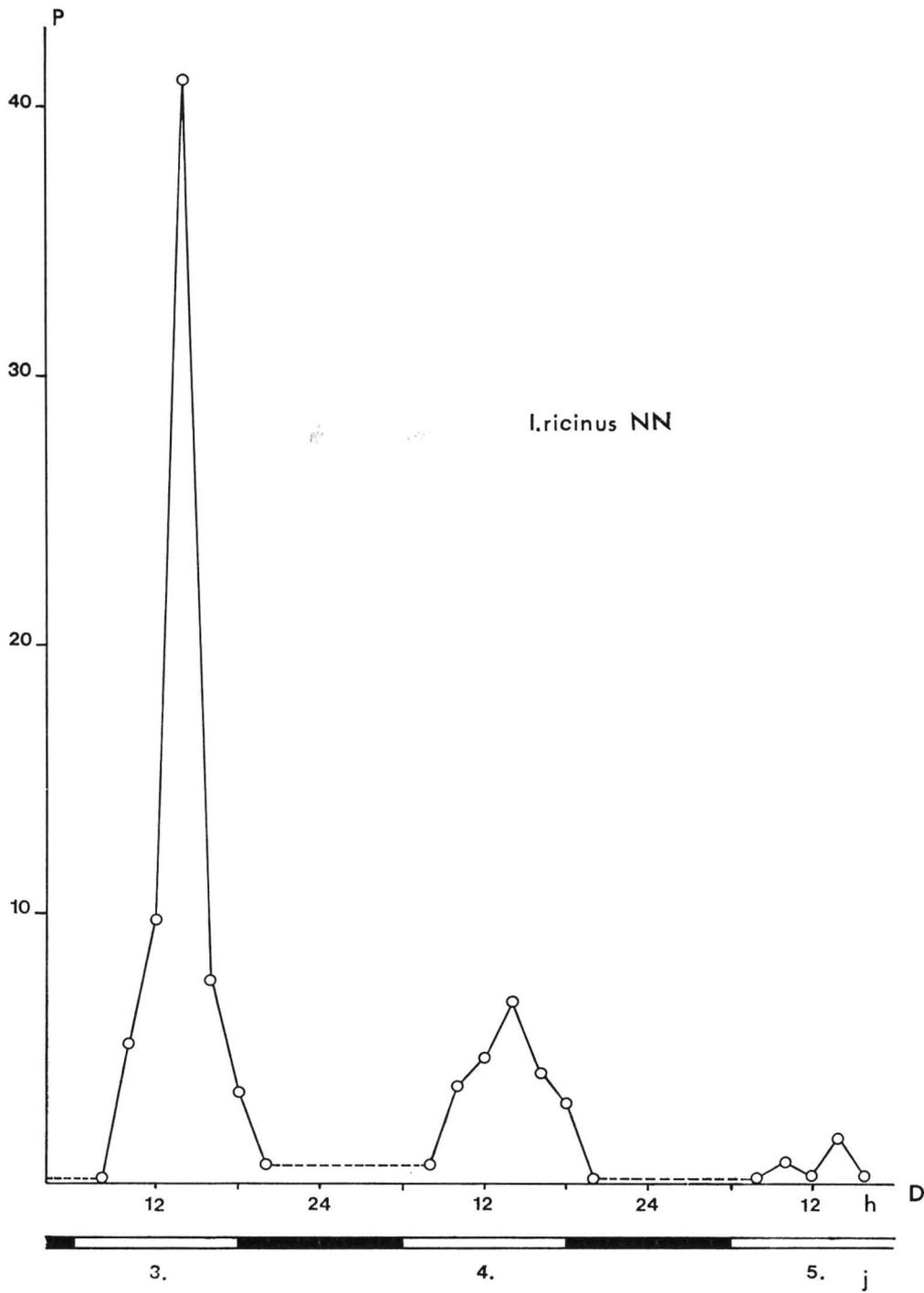


FIG. 2. — P : pourcentage de tiques gorgées tombées ; D : durée du repas sanguin ; h : heure de la journée ; j : nombre de jours du repas sanguin.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des larves et des nymphes d'*Ixodes ricinus*, provenant soit de nos élevages, soit de captures directes dans la nature (méthode du « drapeau », AESCHLIMANN, 1972), sont nourries sur des souris blanches, selon une technique décrite précédemment (GRAF, 1976). Les tiques gorgées sont ramassées toutes les deux heures de 8.00 à 18.00, mais pas durant la nuit.

Les femelles, provenant également soit d'élevages, soit de captures, sont nourries sur des cobayes ou sur des lapins. Elles sont ramassées toutes les deux heures pendant la journée dans le cas du cobaye, matin et soir uniquement dans le cas du lapin.

RÉSULTATS

1. Rythme de détachement chez les immatures d'*Ixodes ricinus*

Les figures 1 et 2 montrent les rythmes de détachement observés chez les larves et les nymphes dans des conditions de laboratoire. Les courbes ont été établies à partir de 1814 larves nourries sur 8 hôtes et 1075 nymphes nourries sur 32 hôtes différents. Les tiques gorgées n'ayant pas été ramassées de nuit, nous avons indiqué pour cette période la moyenne horaire des tiques détachées.

Chez les larves comme chez les nymphes, nous sommes en présence d'un rythme diurne très prononcé, les sommets des pics de détachement se situant pratiquement toujours entre 12.00 et 14.00 h. Pour les deux stades, le pic principal est placé au troisième jour du repas sanguin. Chez les larves, il est entouré de deux pics plus faibles, correspondant à des durées de repas de deux et quatre jours, alors que chez les nymphes, il est suivi de deux pics de moindre importance, représentant les tiques qui se nourrissent en quatre et cinq jours.

2. Rythme de détachement chez les femelles d'*Ixodes ricinus*

Le tableau 1 et la figure 3 représentent le rythme de détachement des femelles gorgées, qui est également diurne. Les femelles nourries sur cobaye et ramassées toutes les deux heures se détachent de préférence entre 12.00 et 14.00 h, comme les immatures. Pour les femelles nourries sur lapin et récoltées uniquement matin et soir, le pic n'a pas pu être localisé de manière précise dans la journée. L'hôte semble jouer un rôle dans la durée du repas des femelles, qui est de six à sept jours pour le lapin, de sept à huit jours pour le cobaye.

3. Régulation du rythme de détachement des immatures

En modifiant l'heure du début du repas sanguin des immatures d'*Ixodes ricinus*, on peut en changer la durée, mais les pics de détachement ne sont pas déplacés. Leurs sommets se situent toujours entre 12.00 et 14.00 h. On peut cependant faire varier l'importance respective des différents pics journaliers en agissant sur l'heure du début du repas (tableau 2 et figure 4).

Chez les larves, le fait de commencer le gorgement dans l'après-midi entraîne la quasi-disparition du pic du deuxième jour, celui du troisième jour est affaibli et celui du quatrième augmente fortement.

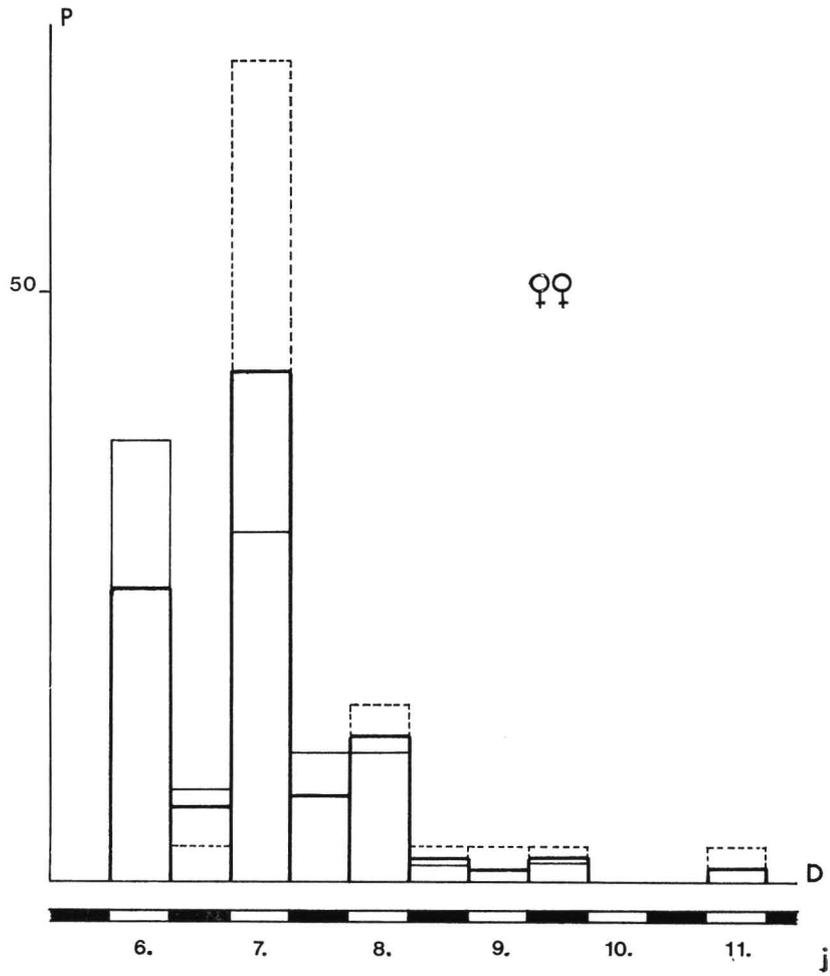


FIG. 3.

- ensemble des tiques
- tiques gorgées sur lapin
- - - - tiques gorgées sur cobaye

TABLEAU I. — Rythme de détachement des femelles gorgées.

Détachement	Cobaye		Lapin		Total	
	N	%	N	%	N	%
6ème jour	-	-	24	37,50	24	24,74
Nuit du 6-7ème jour	1	3,03	5	7,81	6	6,19
7ème jour	23	69,70	19	29,69	42	43,30
Nuit du 7-8ème jour	-	-	7	10,94	7	7,22
8ème jour	5	15,15	7	10,94	12	12,37
Nuit du 8-9ème jour	1	3,03	1	1,56	2	2,06
9ème jour	1	3,03	-	-	1	1,03
Nuit du 9-10ème jour	1	3,03	1	1,56	2	2,06
11ème jour	1	3,03	-	-	1	1,03

33 femelles gorgées sur cobaye

64 femelles gorgées sur lapin

97 femelles gorgées au total

Pourcentage de femelles tombant de jour : 90,91 % sur cobaye

78,13 % sur lapin

82,47 % au total

N Nombre de femelles détachées

% Pourcentage de femelles détachées

Chez les nymphes, nous observons également une diminution du pic du troisième jour et un renforcement de celui du quatrième en fonction du retardement du début du repas. En repoussant le moment de placer les nymphes sur l'hôte jusqu'à la fin de l'après-midi (16.00 à 17.00 h), nous obtenons deux pics numériquement égaux (GRAF, 1976).

4. Le rôle des rythmes de détachement dans l'écologie de la larve

Dans des conditions naturelles, les larves d'*Ixodes ricinus* se nourrissent presque exclusivement sur des micromammifères sylvoles dont les rythmes d'activités sont essentiellement nocturnes. Ces micromammifères quittent leur terrier surtout en début de nuit et dans une moindre mesure en fin de nuit, comme cela a pu être établi par des piégeages systématiques (MERMOD et al., 1973, 1975 et 1976). L'infestation des micromammifères par les larves d'*Ixodes ricinus* se fera donc vraisemblablement surtout entre 20.00 et 24.00 dans la nature.

Ces différents facteurs doivent évidemment être pris en considération dans des expériences de laboratoire si l'on veut que celles-ci nous donne une image satisfaisante du phénomène se déroulant dans des conditions naturelles. Nous avons d'abord mesuré les rythmes d'activité de la souris blanche, hôte expérimental des larves en laboratoire. Ces mesures, effectuées à l'aide d'appareils « Animex » (Farad Electronics, Stockholm), portent sur l'activité moyenne de deux souris blanches durant dix jours (figure 5). D'autres mesures, faites sur des souris blanches isolées ou en groupes,

TABLEAU 2. — Rythme de détachement des LL et NN d'*Ixodes ricinus*. Matin : détachement des tiques dont le repas sanguin a débuté le matin ; Am : détachement des tiques dont le repas sanguin a débuté l'après-midi ; N : nombre de tiques gorgées tombées ; % : pourcentage de tiques gorgées tombées.

1) LL

Durée	matin N	%	am N	%	Total N	%
2 ^{ème} jour	118	10,21	6	0,91	124	6,84
2-3 ^{ème} jour	79	6,83	13	1,98	92	5,07
3 ^{ème} jour	772	66,78	366	55,62	1138	62,73
3-4 ^{ème} jour	75	6,49	7	1,06	82	4,52
4 ^{ème} jour	69	5,97	205	31,16	274	15,10
reste	43	3,72	61	9,27	104	5,73
Total	1156		658		1814	

2) NN

Durée	matin N	%	am N	%	Total N	%
2-3 ^{ème} jour	10	1,60	-	-	10	0,93
3 ^{ème} jour	462	73,92	258	57,33	720	66,98
3-4 ^{ème} jour	42	6,72	13	2,89	55	5,12
4 ^{ème} jour	87	13,92	149	33,11	236	21,95
4-5 ^{ème} jour	7	1,12	10	2,22	17	1,58
5 ^{ème} jour	14	2,24	17	3,78	31	2,88
reste	3	0,48	3	0,67	6	0,56
Total	625		450		1075	

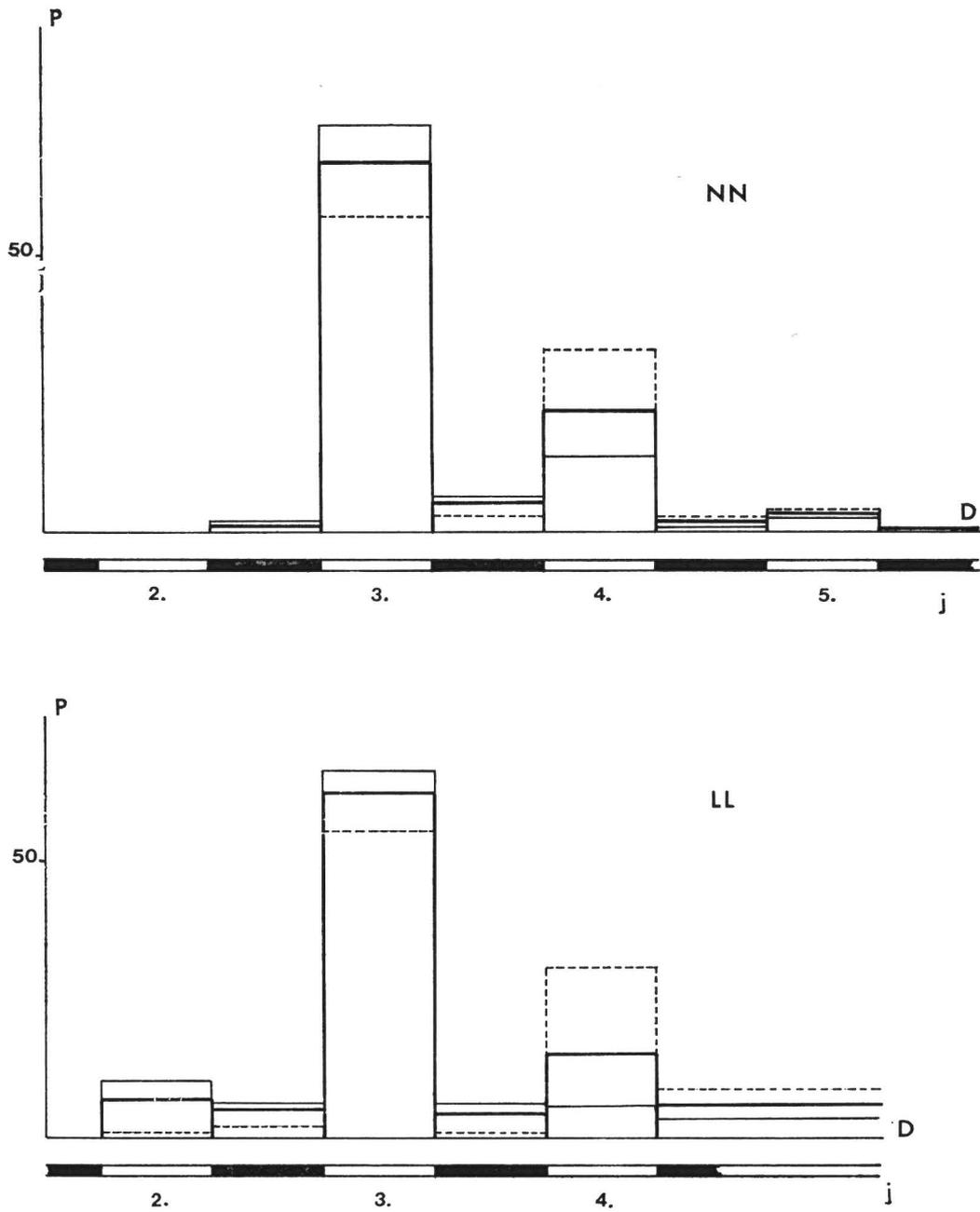


FIG. 4.

- ensemble des tiques
- tiques dont le repas sanguin a débuté le matin
- - - tiques dont le repas sanguin a débuté l'après-midi.

ont donné des courbes semblables à celle de la figure 5. Les rythmes d'activité des souris blanches en laboratoire sont essentiellement nocturnes et sont pratiquement semblables à ceux décrits par ASCHOFF (1964) chez *Apodemus sylvaticus*, l'un des principaux hôtes naturels des larves d'*Ixodes ricinus* dans nos régions.

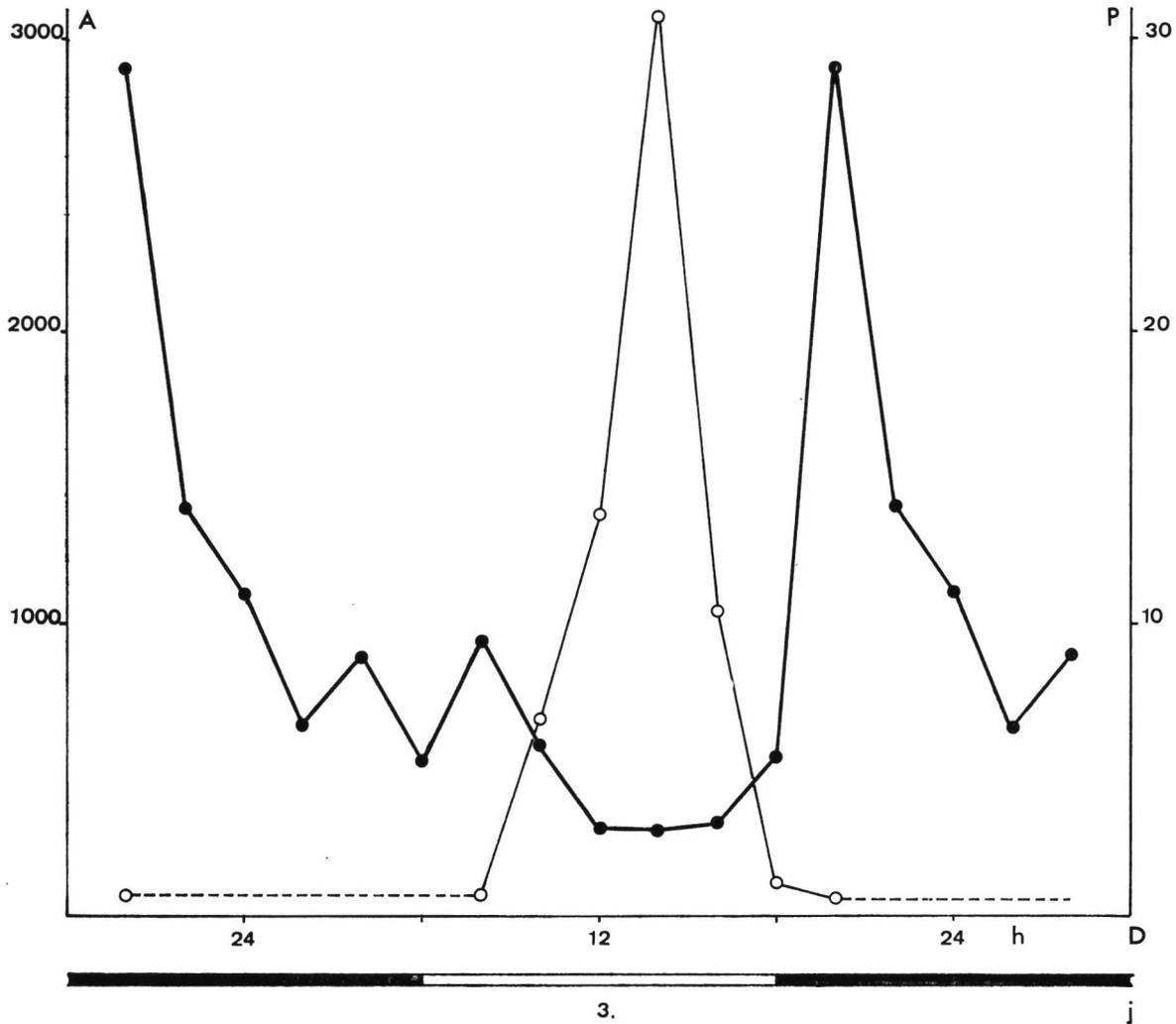


FIG. 5.

A : activité des souris blanches mesurées à l'Animex

— activité des souris blanches

— pic du troisième jour de la chute des larves d'*Ixodes ricinus*.

Afin de reproduire en laboratoire les conditions d'infestations naturelles de l'hôte, des souris blanches ont été placées dans une cellule climatique « Conviron » et leur rythme nyctéméral a été décalé de douze heures. Une fois le nouveau rythme acquis, des infestations ont été faites à différentes heures du début de la nuit (par rapport à l'hôte). Dans ces conditions, les mécanismes de régulation du rythme de détachement continuent à fonctionner et ce détachement reste diurne (toujours par rapport à l'hôte). Le repas sanguin est alors raccourci de 12 heures par rapport

à celui décrit précédemment, le pic du troisième jour se manifestant après deux jours et demi déjà. Le détachement des larves reste donc diurne quelles que soient les conditions d'infestation, et le sommet du pic de détachement coïncide exactement avec la période d'activité minimale de l'hôte (figure 5).

L'ensemble de ces considérations tend à démontrer que le détachement des larves gorgées de leur hôte ne se fait pas au hasard dans la nature, mais bien au nid du micromammifère. Ce fait a pu être confirmé par des expériences effectuées dans des conditions semi-naturelles. Des souris blanches et des mulots sylvestres (*A. sylvaticus*), porteurs de larves d'*Ixodes ricinus*, ont été placés dans des labyrinthes, ayant à leur disposition quelques mètres de tuyaux-galeries, une mangeoire et une boîte-nid. Dans tous les cas, le 90 % environ des larves gorgées se sont détachées dans la boîte-nid, pendant les périodes de repos de l'hôte.

Les nymphes non gorgées d'*Ixodes ricinus* étant très généralement exophiles, on peut se demander à quel moment les tiques vont quitter le nid du micromammifère et à quel endroit la mue nymphale va s'effectuer. Le fait que les larves gorgées sont mobiles durant les deux à trois semaines suivant le détachement de l'hôte et qu'elles réagissent durant cette période à la lumière selon un phototropisme fortement positif, du moins dans les conditions expérimentales du laboratoire, nous incite à penser qu'elles quittent assez rapidement, et par leur propres moyens, le nid de leur hôte pour aller effectuer leur mue nymphale dans la nature, probablement dans la région où la nymphe non gorgée pourra ensuite être capturée.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Des rythmes de détachement diurnes, déjà décrits chez les femelles d'*Ixodes ricinus*, se rencontrent également chez les larves et les nymphes de cette espèce. Dans le cas des larves, une étude minutieuse de ces rythmes, placés dans leur contexte naturel et reliés à d'autres observations et expériences, a permis de mieux comprendre l'étape du cycle de la tique s'étendant du repas sanguin de la larve à la mue nymphale.

Chez les nymphes et les femelles, la relation entre les données de laboratoire et la situation dans la nature est plus difficile à établir, les hôtes utilisés pour les élevages étant généralement assez éloignés des hôtes naturels de ces deux stades. Une bonne connaissance de ces rythmes et l'établissement de liens entre le travail de laboratoire et les observations de terrain sont des éléments indispensables pour la compréhension de certaines parties du cycle de cette tique qui est encore loin d'être connu en profondeur et dans tous ses détails.

BIBLIOGRAPHIE

- AESCHLIMANN (A.), 1972. — *Ixodes ricinus* L. Essai préliminaire de synthèse sur la biologie de cette espèce en Suisse. — Acta Tropica, **29** (4) : 321-340.
- AMIN (O. M.), 1970. — The circadian rhythm of dropping of engorged larvae and nymphs of the american dog tick *Dermacentor variabilis* Say. — J. Med. Ent., **7** (2) : 251-255.
- ASCHOFF (J.), 1964. — Die Tagesperiodik licht- und dunkelaktiver Tiere. — Revue Suisse Zool., **71** (3) : 528-558.
- BALASHOV (Y. S.), 1954. — Peculiarities of diurnal rhythm of detachment of engorged females *Ixodes persulcalus* from cattle. — Dokl. Akad. Nauk. SSSR **98** : 317-319 Trad. : NAMRU-3 T20).

- DARLING (P. G. E.), 1969. — Observations on the relation of light to the dropping of the tick *Ixodes texanus* Banks. — J. Ent. Soc. Brit. Columbia **66** : 26-28.
- DOUBE (B. M.), 1975. — Regulation of the circadian rhythm of detachment of engorged larvae and nymphs of the argasid Kangaroo tick, *Ornithodoros gurneyi*. — J. Med. Ent., **12** (1) : 15-22.
- ENIGK K., GRITNER (I.), 1953. — Zur Zucht und Biologie der Zecken. — Z. f. Parasitenk., **16** : 56-83.
- GEORGE (J. E.), 1964. — The circadian rhythm of " drop-off " of engorged *Haemaphysalis leporispalustris* from rabbits. — Proc. 1st. Int. Cong. Acar., Fort Collins, 1963.
- GEORGE (J. E.), 1971. — Drop-off rhythms of engorged rabbit ticks, *Haemaphysalis leporispalustris*. — J. Med. Ent., **8** (5) : 461-479.
- GRAF (J.-F.), 1976. — Contribution à l'étude de la biologie d'*Ixodes ricinus* L. Copulation, nutrition et ponte. — Thèse, sous presse.
- HADANI (A.), RECHAV (Y.), 1969. — Tick-host relationship. I. The existence of a circadian rhythm of " drop-off " of engorged ticks from their hosts. — Acta Tropica, **26** : 173-179.
- HADANI (A.), RECHAV (Y.), 1970. — Tick-host relationship. II. Factors affecting the circadian rhythm of " drop-off " of engorged preimaginal stages of the tick *Hyalomma excavatum* (Koch) from the gerbil (*Meriones tristrami*). — Acta Tropica, **27** : 184-190.
- HADANI (A.), ZIV (M.), 1974. — Tick-host relationship. III. The effect of photoperiodic pre-conditioning on the circadian rhythm of " drop-off " of engorged preimaginal stages of the tick *Hyalomma excavatum* from the gerbil. — Acta tropica **31** (1) : 89-94.
- HITCHCOCK (L. F.), 1955. — Studies on the parasitic stages of the cattle tick, *Boophilus microplus*. — Aust. J. Zool., **3** : 145-155.
- KITAOKA (S.), 1962. — Physiological and ecological studies on some ticks. VIII. Diurnal and nocturnal changes in feeding activity during the blood-sucking process of *Haemaphysalis bispinosa*. — Nat. Inst. Anim. Hlth. Quart., **2** (2) : 106-111.
- MERMOD (C.), AESCHLIMANN (A.), GRAF (J.-F.), 1973. — Ecologie et éthologie d'*Ixodes ricinus* L. en Suisse. Première note : Fluctuations numériques. — Acarologia, **15** (2) : 197-205.
- MERMOD (C.), AESCHLIMANN (A.), GRAF (J.-F.), 1975. — Écologie et éthologie d'*Ixodes ricinus* L. en Suisse. Deuxième note : Comparaison des populations 1972 et 1973. — Acarologia, **16** (4) : 612-620.
- MERMOD (C.), AESCHLIMANN (A.), GRAF (J.-F.), 1976. — Écologie et éthologie d'*Ixodes ricinus* L. en Suisse. Quatrième note : Comparaison de deux populations d'altitude différente. — Acarologia, **17** (3) : 442-451.
- SMITH (C. N.), 1945. — Biology of *Ixodes dentatus* Neumann. — Ann. Entomol. Soc. Am., **38** : 223-233.
- WHARTON (R. H.), UTECH (K. B.), 1970. — The relation between engorgement and dropping of *Boophilus microplus* to the assessment of tick numbers on cattle. — J. Aust. Ent. Soc., **9** : 171-182.

Paru en Juillet 1979.