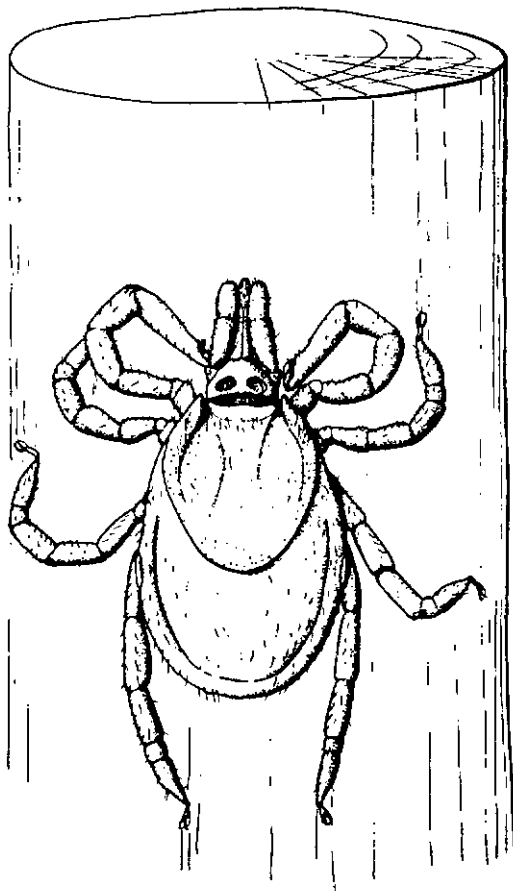


969

Biologie d'*Ixodes ricinus* L. sur le Plateau Suisse

- Une contribution à l'écologie de ce vecteur -



par

FRANCOIS GIGON

*Thèse présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel
pour obtenir le grade de docteur ès sciences*

Biologie d'*Ixodes ricinus* L. sur le Plateau Suisse

- Une contribution à l'écologie de ce vecteur -

par

FRANCOIS GIGON

*Thèse présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel
pour obtenir le grade de docteur ès sciences*

- 1985 -

IMPRIMATUR POUR LA THÈSE

Biologie d'Ixodes ricinus L. sur le plateau suisse. - Une contribution à l'écologie de ce vecteur.
de Monsieur François Gigon

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL
FACULTÉ DES SCIENCES

La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel,
sur le rapport des membres du jury,

Messieurs A. Aeschlimann, E. Hess, B. Hörning
(Berne) et W. Burgdorfer (Hamilton, U.S.A.)

autorise l'impression de la présente thèse.

Neuchâtel, le 9 septembre 1985

Le doyen:



H. Beck

T A B L E D E S M A T I E R E S

I N T R O D U C T I O N

I	<u>S Y S T E M A T I Q U E</u>	1
II	<u>D I S T R I B U T I O N G E O G R A P H I Q U E</u>	1
III	<u>C Y C L E</u>	2
IV	<u>H O T E S</u>	2
V	<u>I N T E R E T E P I D E M I O L O G I Q U E</u>	3
VI	<u>B U T S D U T R A V A I L</u>	3
VII	<u>C O N T E X T E D E L A L I T T E R A T U R E</u>	4
VIII	<u>C O N C E P T I O N G E N E R A L E E T P R E S E N T A T I O N</u>	5

M A T E R I E L E T M E T H O D E S

I	<u>L A T I Q U E (I. ricinus)</u>	13
1.	Capture	13
2.	Elevage	13
3.	Marquage	13

<i>II</i>	<u>LES TERRAINS D'EXPERIMENTATION</u>	15
1.	Choix	15
2.	Situation	15
3.	Historique	16
4.	Climat	16
5.	Végétation et phytosociologie	17
6.	Faune	18
7.	Situation des diverses expérimentations	18
<i>III</i>	<u>L'ACTIVITE DE QUETE</u>	27
1.	Observation	27
2.	Drapeau	27
3.	Battage	27
4.	Systèmes de capture sélectifs en hauteur	27
5.	Lâchers de tiques	30
6.	Sélection du support naturel	30
7.	Supports artificiels	31
8.	Enceintes réelles à hauteur de supports imposée	31
9.	Enceintes virtuelles à choix de hauteurs	32
10.	Interruption provoquée de l'activité de quête	33
11.	Influence de l'état hydrique	34
12.	Modèles de laboratoire	34
13.	Terrarium	36
<i>IV</i>	<u>PHASES ENDOGEEES</u>	51
1.	Hivernage	51
a)	Extraction	51
b)	Flottation	52
c)	Tiques libres	52
d)	Tiques en sacs	52
e)	Coupe de sol en terrarium	54
2.	Estivage	54

<i>II</i>	<u>SELECTION DU SUPPORT</u>	91
1.	Supports naturels	91
2.	Supports artificiels	91
<i>III</i>	<u>HAUTEUR DE QUETE</u>	93
1.	Observation directe	93
2.	θrouette	93
3.	Enceintes à choix de hauteurs (tiquodromes)	94
4.	Enceintes à hauteur imposée	95
5.	Battage	96
<i>IV</i>	<u>POSITION DE QUETE</u>	103
1.	Par rapport au sommet du support	103
2.	Orientation dans le plan vertical	103
3.	Orientation dans le plan horizontal	104
4.	Par rapport aux feuilles	105
<i>V</i>	<u>CARACTERISTIQUES TEMPORELLES DE LA QUETE</u>	109
1.	Journalières	109
2.	Saisonnères	109
3.	Annuelles	112
<i>VI</i>	<u>EVOLUTION DES HAUTEURS DE QUETE</u>	119
1.	Saisonnère	119
2.	Journalière	119

<i>VII</i>	<u><i>INFLUENCE DES FACTEURS METEOROLOGIQUES</i></u>	123
1.	Traitement statistique	123
2.	Cas particulier de la pluviosité	126
<i>VIII</i>	<u><i>INFLUENCE DES FACTEURS INTERNES</i></u>	137
1.	Etat hydrique	137
2.	Perturbation de l'activité	139
<i>IX</i>	<u><i>MIGRATIONS HORIZONTALES</i></u>	143
1.	Lâchers de tiques marquées	143
2.	Tiquodromes	143
3.	Foyers de larves	143
4.	Femelles "en Ariane"	144
<i>X</i>	<u><i>DISTRIBUTION HORIZONTALE</i></u>	145
1.	Dans le sol	145
2.	Durant l'activité	145
<i>XI</i>	<u><i>COMPORTEMENT DE DEBUT ET DE FIN DE QUETE</i></u>	149
<i>XII</i>	<u><i>HIVERNATION</i></u>	151
1.	En terrarium	151
2.	En place (sans lâchers)	151
3.	En sacs	151

<i>XIII</i>	<u>RESISTANCE AU FROID</u>	161
<i>XIV</i>	<u>PHASES ENDOGEES</u>	165
1. En place		165
2. Femelles "en Ariane"		165
3. En sacs		166
<i>XV</i>	<u>PREDATION</u>	171
<u>DISCUSSION</u>		
<i>I</i>	<u>LA QUETE DE L'HOTE</u>	177
1. Le choix du support		177
2. La hauteur de quête		177
3. La position de quête		179
4. Périodes et rythmes de quête		179
<i>II</i>	<u>METEOROLOGIE ET ACTIVITE</u>	183
1. Sélection des facteurs		183
2. Les influences de la météorologie		184
<i>III</i>	<u>INFLUENCE DES FACTEURS INTERNES</u>	189
1. L'état hydrique		189
2. La potentialité de quête et l'âge physiologique		190

IV	<u>LA PHENOLOGIE</u>	193
1.	Les théories de la littérature	193
2.	Les particularités de nos régions	194
3.	L'influence des hôtes	197
V	<u>LES CAUSES DE MORTALITE</u>	190
1.	Le froid hivernal	199
2.	La prédation	201
3.	Le parasitisme	202
4.	Bilan général	203
VI	<u>LA REPARTITION HORIZONTALE</u>	205
1.	Type de distribution	205
2.	La part des phéromones d'agrégation	205
3.	Les migrations	206
VII	<u>METHODOLOGIE</u>	207
VIII	<u>CONCLUSION</u>	209
	<u>SYNTHESE ET RESUME</u>	221
	English summary	225
	<u>REMERCIEMENTS</u>	229
	<u>BIBLIOGRAPHIE</u>	231

T A B L E D E S I L L U S T R A T I O N S
 ++++++

1. Figures

Figure	Page	Figure	Page	Figure	Page
1	8	36	60	71	128
2	10	37	62	72	128
3	10	38	62	73	133
4	14	39	63	74	135
5	19	40	63	75	135
6	20	41	64	76	136
7	25	42	64	77	140
8	37	43	65	78	141
9	38	44	65	79	147
10	38	45	72	80	148
11	39	46	84	81	155
12	39	47	85	82	156
13	40	48	87	83	156
14	41	49	87	84	157
15	41	50	88	85	157
16	42	51	88	86	158
17	42	52	89	87	158
18	43	53	89	88	159
19	43	54	90	89	159
20	44	55	98	90	162
21	44	56	99	91	167
22	46	57	100	92	168
23	47	58	101	93	172
24	47	59	113	94	173
25	48	60	113	95	212
26	48	61	114	96	213
27	49	62	114	97	214
28	49	63	115	98	215
29	50	64	116	99	216
30	50	65	117	100	217
31	57	66	117	101	218
32	58	67	118		
33	59	68	118		
34	59	69	120		
35	60	70	120		

2. Tableaux

Tableau	Page	Tableau	Page
1	7	31	108
2	8	32	108
3	9	33	115
4	14	34	116
5	21	35	121
6	22-23	36	129
7	24	37	130
8	37	38	131
9	40	39	132
10	45	40	133
11	57	41	134
12	58	42	136
13	61	43	140
14	62	44	147
15	72	45	155
16	72	46	160
17	73	47	162
18	83	48	163
19	84	49	167
20	85	50	169
21	86	51	172
22	90	52	210
23	97	53	210
24	97	54	211
25	102	55	211
26	102	56	212
27	106	57	213
28	106	58	219
29	107	59	220
30	107	60	220

INTRODUCTION

INTRODUCTION

I Systématique

La position systématique d'*I. ricinus* est précisée, parmi les Arthropodes, sur le Tableau 1. Cet organisme fait partie de la super-famille des *Ixodoidea*, ou tiques, qui comprend quelque 800 espèces (Hoogstraal et Aeschlimann, 1982). Elles se répartissent en deux familles principales : les *Argasidae*, ou "tiques molles", sans scutum et les *Ixodidae*, ou "tiques dures", dont l'anatomie externe présente toujours un scutum, ou bouclier dorsal. C'est à cette dernière famille qu'appartient le genre *Ixodes*, le plus riche parmi les tiques, avec ses 212 espèces.

II Distribution géographique

I. ricinus est largement réparti dans toute l'Europe, dont il déborde sur l'U.R.S.S. et l'Afrique du Nord (Algérie et Tunisie). Parmi ce large éventail de distribution, cette tique sélectionne rigoureusement les milieux qu'elle occupe. Une fois satisfait le critère des hôtes, qui doivent se trouver en suffisance dans le biotope considéré, météorologie et micrométéorologie seront à la base de cette sélection :

- La température ne doit pas être supérieure à 35°C, dans l'air et le sol, ni s'abaisser au-dessous de -10°C dans les couches superficielles du sol (Mc Lead, 1935a, 1936).

- L'humidité relative de l'air doit excéder 80 % (Mc Lead, 1938), celle du sol se tenir proche de la saturation, à plus de 95 % (Lees, 1946).

Bien que les deux types d'exigences ne soient pas indépendants l'un de l'autre, un léger déficit hydrique pouvant être mieux supporté par une plus basse température (Mc Lead, 1935a), c'est tout de même l'humidité relative qui s'impose en tant que facteur limitant. Dès lors, le rôle de la végétation devient primordial : on peut établir une relation tique/phytosociologie (Gilot et al., 1975). Cette relation va bien entendu varier d'une contrée à l'autre, en fonction du climat général : présente dans les collines pâturées de Grande-Bretagne, la tique ne se rencontre chez nous que dans des milieux couverts. En plaine, les sous-bois sont leurs biotopes de prédilection, mais buissons, haies, bosquets et lisières peuvent aussi les héberger (Aeschlimann, 1972).

III Cycle

I. ricinus est une tique dite "triphase" : elle possède trois stades (larve, nymphe et adulte), chacun devant trouver un hôte, s'y fixer à l'aide du rostre (ensemble formé par les deux chélicères et l'hypostome) et absorber un repas de sang (Fig. 1). Après s'être laissée tomber au sol, elle subit une période de digestion qui sera suivie de la mue (larve et nymphe) ou de la ponte (femelle) donnant naissance au stade suivant. Le cycle est donc la succession de phases libres exogées (recherche de l'hôte), de phases parasitaires (trophiques) et d'un deuxième type de phases libres, les phases endogées (repos, diapause, morphogenèse et développement) : Fig 2.

IV Hôtes

Plutôt que de reprendre la liste exhaustive des espèces animales ayant hébergé l'un ou l'autre des stades d'*I. ricinus* (Arthur, 1963; Aeschlimann, 1972), nous préférons donner ici une idée du rôle que joue la faune vertébrée de notre principal terrain d'étude (le Staatswald, Fig. 5, M.II), en tant qu'hôtes. La liste de ces hôtes potentiels (Tableau 7) doit en effet être commentée, car si *I. ricinus* est une tique remarquablement dépourvue de spécificité parasitaire, les différents stades n'en montrent pas moins des préférences non négligeables, résumées sur le Tableau 2 (Aeschlimann, 1972; Milne, 1949 b). Il faut encore ajouter que le rôle des insectivores (Hérisson mis à part) et des oiseaux est en principe modeste dans la nutrition des larves, mais qu'il peut devenir important en cas de pénurie de petits rongeurs, dont les populations sont soumises à de fortes fluctuations (Nosek et al., 1973). L'Homme est un cas très particulier : quiconque en a fait l'expérience sait qu'il ne laissera pas volontiers une tique se gorger sur lui ! Lorsqu'il intervient dans le cycle biologique de la tique, c'est éventuellement pour en accepter un micro-organisme, mais jamais pour le transmettre. Il représente par conséquent un cul-de-sac épidémiologique.

Une dernière remarque au sujet d'*I. ricinus* adulte : si chaque sexe se rencontre sur l'hôte, seule la femelle est capable de se gorger. Encore qu'il puisse exceptionnellement se fixer et absorber un frugal repas, comme on l'observe en élevage, le mâle n'a pas besoin de se nourrir : contrairement à la plupart des *Ixodidae* (Oliver, 1982), les *Ixodes* sont capables d'élaborer toute la spermatogenèse sans l'intervention d'un repas sanguin, et l'accouplement en est aussi indépendant. De fait, il a lieu dans la végétation, avec la femelle également à jeun, dans 40 à 80 % des cas (Graf, 1975). Le restant des femelles sera fécondé sur l'hôte, d'où la présence des deux sexes sur ce dernier : ce comportement du mâle n'est donc pas que la manifestation d'un atavisme.

V Intérêt épidémiologique

De la simple démangeaison à des maladies dont l'issue peut être fatale, les tiques sont à l'origine de toute une série de désagréments à l'égard de l'Homme et des animaux.

Les lésions mécaniques (déprédation des cuirs, voies d'infections secondaires), l'anémie (grosses pertes de sang dues à une charge parasitaire trop élevée), les réactions allergiques et diverses toxicoses entraînent des baisses de productivité considérables dans les élevages. Plus graves sont encore les maladies dues à un agent pathogène transmis par la tique telles que les tristement célèbres theilerioses et babésioses (Aeschlimann, 1975). Les êtres humains peuvent souffrir de maux comparables qui ne sont, encore aujourd'hui, pas toujours bien connus.

La liste, déjà longue, des agents pathogènes dont les tiques sont vectrices, s'allonge constamment (Aeschlimann et al., 1979). Ainsi, deux affections dermatologiques jusqu'ici imputées à des toxines sont en réalité le fait d'une Borrélie qui vient d'être décrite (Barbour et al., 1983; Burgdorfer et al., 1983; Johnson et al., 1984). Le Tableau 3 ne présente que les quelques organismes pathogènes transmis en Europe par *I. ricinus*.

Dans ces conditions, on comprendra l'intérêt toujours renouvelé que suscite l'étude des tiques au travers de leur incidence économique et de leur rôle épidémiologique.

Un concept aussi vaste que l'épidémiologie englobera donc des domaines de recherche aussi variés que la clinique, l'immunologie, la faunistique, la culture microbienne, l'écologie ou le comportement des tiques, pour n'en citer que quelques uns. C'est précisément dans le cadre de ces deux derniers domaines que se situe la présente étude.

VI Buts du travail

La Fig. 2 révèle qu'une grande partie du cycle se déroule en dehors de l'hôte, dans deux types de milieux différents. Si l'on suit un individu durant l'un de ses stades (Fig. 3), on s'aperçoit qu'il est soumis au climat des couches superficielles du sol dès sa chute de l'hôte ("drop-off"). Il en sera ainsi jusqu'à sa première apparition dans la végétation, peut-être des mois plus tard, ou l'année suivante. A ce moment débute la recherche de l'hôte, que nous désignerons par le terme "quête"¹ (ou activité de quête), qui soumet

1 : Les termes soulignés dans ce chapitre composent une terminologie qui sera désormais régulièrement employée.

la tique aux conditions régnant à l'air libre. La tique gagne alors un promontoire, le support (ou support de quête). La majeure partie de la quête s'y passe sans mouvement, la première paire de pattes repliée ("resting posture", Lees, 1948). La détection d'un hôte de passage engendre une excitation visible sur la première paire de pattes : tout d'abord étendues en "V", elles sont ensuite balancées d'avant en arrière ("waving") si le stimulus se poursuit. Contrairement à d'autres espèces (*O. savignyi*, certains *Amblyomma*; Waladde et Rice, 1982) qui "chassent à courre", *I. ricinus* est "un chasseur à l'affût". Des phases de repos peuvent interrompre la quête, lorsque la tique descend de son support.

Ainsi, dans l'ensemble de son cycle, qui peut s'étendre sur deux à six ans (Donnelly, 1977), la tique ne passera-t-elle que trois semaines au maximum sur l'hôte et sera soumise tout le reste du temps aux conditions du milieu extérieur (air ou sol).

Quantitativement, la vie libre est donc prépondérante dans l'étude épidémiologique de ce vecteur potentiel qu'est *I. ricinus*. L'aspect que nous nous proposons d'étudier peut se résumer en une phrase :

Quelles sont les caractéristiques des différentes phases de quête et de repos, comment s'articulent-elles entre elles et quels sont les éléments qui déterminent ces articulations ?

Plus précisément, l'étude porte sur deux grands volets :

- 1° La quête : déterminisme, temporisation, localisation et mouvements verticaux en corrélation avec le milieu; accent particulier sur la météorologie.
- 2° Le repos : localisation et survie; expérimentation axée principalement sur l'hivernation.

En réalité, le travail s'est émaillé d'un certain nombre de manipulations et de résultats complémentaires qui nous aideront à brosser un portrait un tant soit peu plus fouillé des activités d'*I. ricinus* durant sa vie libre.

VII Contexte de la littérature

Parmi tous les aspects que recouvre l'épidémiologie d'un vecteur d'agents pathogènes, l'écologie et l'éthologie ne bénéficient guère de priorités. Cependant, lorsque ce vecteur est étudié de longue date, comme c'est le cas d'*I. ricinus*, une littérature relativement abondante peut être consultée sur ces sujets. Nous ne citons ici que celle qui est à l'origine de notre étude.

- En Grande-Bretagne, toute une série de travaux ont été menés dans un domaine que nous pourrions désigner par "éco-éthologie" dans le terrain et au

laboratoire : McLeod (1932, 1934 a et b, 1935 a et b, 1936, 1938, 1939), Milne (1943, 1944, 1945 a et b, 1946, 1947 a et b, 1949 a et b, 1950 a et b), Lees (1948, 1969), Lees et Milne (1951), Gray et al. (1978) et finalement Gray (1980, 1981, 1982, 1984) en couvrant la grande majorité.

- En Europe continentale de l'Ouest : Totze (1933), Bauch (1971, 1972), Walter (1979), Gilot et al. (1975) et Perez et Rodhain (1977) ne présentent que des données rares sur les phases libres, à l'exception de la phénologie. Les travaux suisses de Mermod et al. (1973, 1974, 1975), de Graf (1974, 1975, 1976, 1978 a, b et c) et de Graf et al. (1978, 1979) faisant suite à ceux d'Aeschlimann (1972) revêtent un intérêt supplémentaire, dans le sens où ils sont tous issus d'observations menées sur le Plateau Suisse et plus précisément au Staatswald.

- En Europe de l'Est et en U.R.S.S., ce sont surtout Cerny (1959, 1961, 1962), Daniel et al. (1972, 1976, 1977), Daniel (1978), Ousbabek et al. (1971), Slonov (1963) qui ont travaillé sur les phases libres, l'hivernage en particulier, alors que Belozeroz (1982) fournit de précieux renseignements sur les phénomènes de diapause.

Dans le contexte de cette littérature, notre étude s'inscrit donc en parallèle à celles des auteurs de Grande-Bretagne et en complément à celles menées sur le Continent. Elle est la continuation des travaux suisses cités précédemment. Si l'aspect original de travaux complémentaires est évident, il faut préciser ce qu'il en est du caractère "parallèle" : si l'*I. ricinus* des îles Britanniques appartient bien à la même espèce que le nôtre, son habitat est très différent. Toujours inféodé à des milieux couverts en Suisse (Aeschlimann, 1972), il se trouve principalement dans les pâtures collinéennes en Grande-Bretagne. Cette nuance écologique fondamentale entraîne des différences épidémiologiques que nous avons voulu mettre à jour, en ayant plusieurs fois recours à des techniques originales.

Nous ne présenterons pas plus avant cette littérature, qui sera abondamment commentée en relation avec nos résultats dans la partie "discussion" de ce volume.

VIII Conception générale et présentation

De propos délibéré, l'essentiel du travail est axé sur le terrain. Les manipulations strictement de laboratoire n'interviennent qu'en tant que corollaire, destiné à certifier expérimentalement la véracité d'observations réalisées dans le milieu naturel, ou en tant qu'épreuve pour telle hypothèse venue du terrain, mais difficile à tester dans ce dernier.

La fréquentation régulière du milieu naturel mène de soi à l'accumulation d'un certain nombre de petites observations, difficiles à présenter sous forme de résultats, mais qui contribuent, du moins est-ce notre avis, à la compréhension de l'organisme vivant et de son comportement au sein de son biotope. C'est pourquoi le chapitre "Résultats" peut, à l'occasion, prendre des allures de petite "Discussion". Nous avons tenté de maintenir ces digressions au minimum.

La littérature écologique relative à *I. ricinus* est largement évoquée dans le chapitre "Discussion". Il s'agit d'y atteindre deux objectifs :

1° Comparer nos résultats à des données précédemment recueillies, les expliquer grâce à des connaissances précédemment acquises et les intégrer dans ce contexte.

2° Sans faire figurer une bibliographie exhaustive ni aboutir à un travail de compilation, dresser un panorama des connaissances actuelles de "l'éco-éthologie" d'*I. ricinus*.

Dans ce double but, nous présentons la "Discussion" sous forme synthétique, par le biais de quelques thèmes recouvrant naturellement nos propres résultats.

Nota : les renvois en cours de texte mentionnent les numéros figurant dans la Table des Matières, précédés d'une lettre s'il s'agit d'un passage hors chapitre en cours.

- I : Introduction
- M : Matériel et Méthodes
- R : Résultats
- D : Discussion
- C : Conclusion

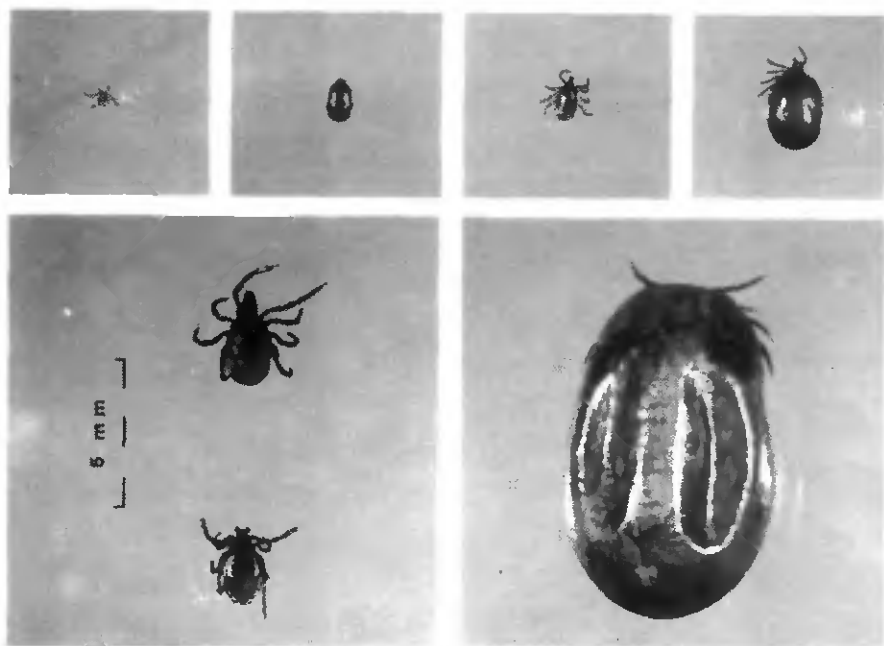


Fig. 1 : Les trois stades d'*I. ricinus*. De gauche à droite et de haut en bas : larve à jeun, larve gorgée, nymphe à jeun, nymphe gorgée, femelle et mâle à jeun, femelle gorgée.

H Ô T E S	Adultes	Nymphes	Larves
Oiseaux		++	
Insectivores			+
Rongeurs		+	+++
Lagomorphes	+	+	+
Carnivores sauvages	+	+	(+)
Ongulés	++	+	(+)
Chien	+	+	+
Homme	+	+	+

Tableau 2 : Fréquentation des hôtes par les divers stades d'*I. ricinus*.

(+) : exceptionnelle ++ : normale
 + : faible +++ : forte

A G E N T S	MALADIES TRANSMISES	H O T E S	
Virus	FSME	Encéphalite ' Homme	
Rickettsies	<i>Rickettsia "helvetica"</i> <i>Coxiella Burnetti</i>	? Fièvre Q	Rongeurs Homme, bovins, ovins, rongeurs, oiseaux
Bactéries	<i>Francisella tularensis</i> <i>Borrelia burgdorferi</i>	Tularémie ECM ¹ Arthrite MPN ² ACA ³ LBC ⁴	Homme, ovins, rongeurs, lagomorphes Homme, (Chien)
Babésies	<i>Babesia sp.</i>	Piroplasmose	Bovins, ovins, rongeurs, Chien; exceptionnellement : Homme
Trypanosomes	<i>Trypanosoma sp.</i>	?	Rongeurs, herbivores ?
Filaires	<i>Dipetalonema rugosicauda</i>	?	Chevreuil

Tableau 3 : Organismes et maladies transmis par *I. ricinus* en Suisse.

1. *Erythema chronicum migrans*
2. Méningo-polynévrite
3. *Acrodermatitis chronica atrophicans*
4. *Lymphadenosis benigna cutis*

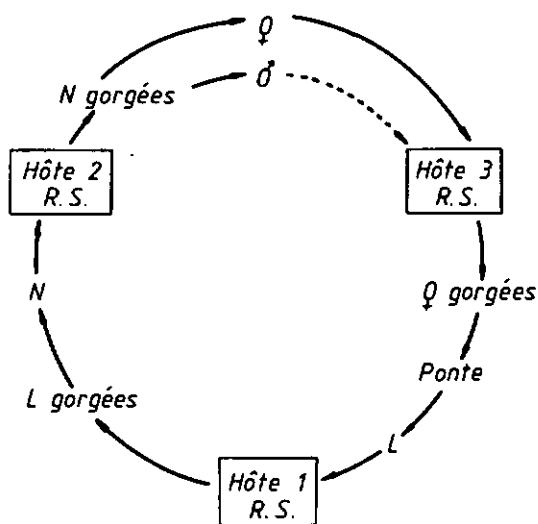


Fig. 2 : Cycle d'*I. ricinus*.

R.S. : repas sanguin

L : larve

N : nymphe

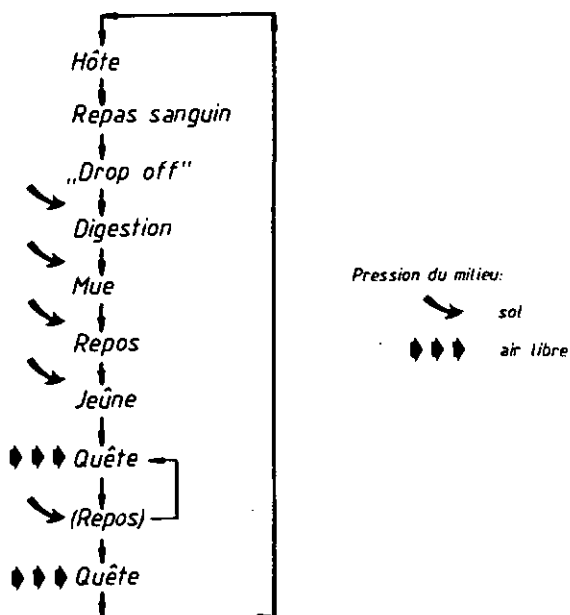


Fig 3 : Déroulement schématique de la vie libre d'un stade d'*I. ricinus*.

MATERIEL ET METHODES

I.1 Capture

Les tiques sont récoltées grâce à la méthode dite "du drapeau" (Aeschlimann, 1972) et transportées dans des tubes de verre ou de plastique (10 cm³) hermétiquement fermés et dont l'atmosphère est saturée en humidité à l'aide d'un simple brin d'herbe.

I.2 Elevage

La technique est reprise de Graf (1976). Nymphes et adultes sont disposés sur les oreilles de lapins (de race "russe"), tandis que les larves se nourrissent sur la tête de souris blanches.

I.3 Marquage

Afin d'assurer la reconnaissance durant l'expérimentation, il a été nécessaire de mettre au point une technique de marquage; différents procédés ont été testés : le Tableau 4 en fait le bilan. Ces essais ont finalement conduit à adopter le système suivant :

Couleurs acryliques (réf. Miocolor) en 7 tons différents aisément repérables.

Adultes : 2 taches permettant de réaliser un code à 49 numéros.

Immatures : 1 tache permettant de réaliser un code à 7 numéros.

La peinture est appliquée à l'aide d'une aiguille coudée et emmanchée (Fig. 4). Etant donné son séchage rapide, elle peut être posée sur les tiques dans la nature, sans prélever celles-ci de leur support et par conséquent, en les dérangeant un minimum.

Nous avons procédé à des essais de marquages en laboratoire sur des lots de 100 individus de chaque stade : la mesure des taux de mortalité (hebdomadaire sur une période de 3 mois) n'a pas montré de différence significative avec l'observation de lots de tiques non marquées placées dans les mêmes conditions (M.I.2) et ceci pour tous les stades.

SYSTEME	AVANTAGES	INCONVENIENTS
Une tache de couleur (peinture cellulosique)	Vite fait, visibilité en fonction de la cou- leur	Pas de reconnaissance individuelle, solvant toxique, sèche trop vite
Idem, peinture acrylique	Idem, non toxique, di- soluble dans l'eau	Pas de reconnaissance individuelle
Code à 9 points d'encre de Chine sur tache de peinture	Marquage individuel	Réalisation délicate dans le terrain, mauvaise ten- ue, décodage pénible
Poudre fluorescente + colle (colle vinylique, cyano-acrylate, peinture acrylique ou cellulosique transparente)	Visible de jour comme de nuit, tenue plus ou moins bonne, selon la fraction collante	Peu de couleurs à dispo- sition, surface trop pe- tite pour être visible la nuit (à l'aide d'une source U.V. "lumière noi- re")

Tableau 4 : Les différents types de marquages testés.

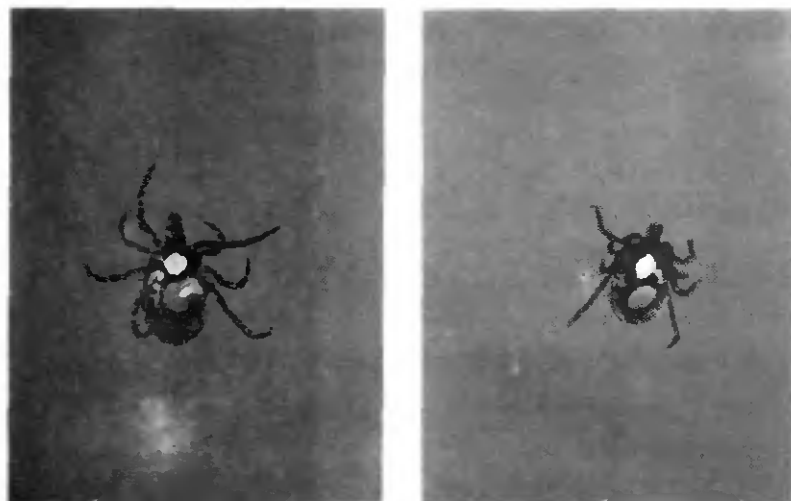


Fig 4 : Tiques adultes marquées à l'aide d'un code à deux couleurs.

II.1 Choix

Le terrain principal devait remplir les conditions suivantes :

- Etre un biotope typique d'*I. ricinus*.
- Abriter une population de tiques nombreuses.
- Se trouver relativement près de l'Institut de Zoologie de Neuchâtel.
- Etre peu perturbé par le tourisme, le trafic routier ou l'exploitation forestière.

Le Staatswald remplissait toutes ces conditions, plus une cinquième très intéressante : il avait déjà servi de milieu d'étude aux travaux de Mermod et al. (1973, 1974, 1975) sur la biologie d'*I. ricinus*. Les présentes recherches pouvaient donc bénéficier des résultats de ces auteurs et, réciproquement, compléter le portrait d'une forêt à tiques du Plateau Suisse.

II.2 Situation

Sise dans le "Grand Marais" (Coord. 203/575-576, près Anet (BE), Fig. 5) sensiblement entre les trois lacs de Neuchâtel, Biennet et Morat, cette forêt peut être considérée comme un biotope typique d'*I. ricinus*. (Altitude : 433 m, centre du Plateau Suisse, végétation et climat idéaux qui seront discutés plus loin).

Afin de prendre un étalon représentatif de la situation des tiques en dehors de ce type de forêt, nous avons choisi d'examiner brièvement la situation sur le flanc de "Chaumont" (Coord. : 563,700/207,100, en-dessus de Haute-rive (NE) Fig. 5), le premier pli du Jura, dont la pente Sud-Ouest domine le lac de Neuchâtel. Les différences peuvent être regroupées selon trois critères :

- 1^o L'altitude (650 m) de 220 m environ supérieure à celle du Staatswald.
- 2^o Le climat : situation de pente, soumis à la réverbération du soleil sur le miroir du lac.
- 3^o La végétation (chênaie buissonnante), conséquence du climat et du sol mince reposent sur une dalle calcaire.

Ce biotope peut donc être mis en opposition avec celui du Staatswald (Fig. 21).

II.3 Historique

Toute la région du Grand Marais et de ses environs repose sur le substrat molassique tertiaire. Son histoire, depuis la dernière glaciation, peut être résumée ainsi (Ludi, 1935) :

Le retrait des glaces a fait place à un lac d'une centaine de kilomètres de long, s'étendant de Soleure, au N-E, au Passage d'Entreroches, au S-O (Fig. 6) et dont le niveau était probablement supérieur d'une vingtaine de mètres au niveau actuel. De grandes quantités d'alluvions fluviales se sont accumulées, préparant le sous-sol du futur Marais que l'abaissement des eaux aurait déjà pu faire apparaître à l'époque romaine. Dès lors, l'alternance de périodes d'émergence et d'immersion a permis l'établissement sporadique de cultures. C'est afin de garantir ces zones contre les perpétuelles inondations que la première correction des eaux du Jura a été entreprise (1868-1880). Par un jeu de canaux de drainage et grâce à un renforcement des berges, les fluctuations des trois lacs ont été ramenées de 4 m à 2,8 m, leur niveau s'abaissant de 1,4 m (lac de Biemme) et 2,4 m (lacs de Neuchâtel et Morat). Ainsi, une grande surface du Marais put être "assainie". Cependant, les drainages effectués entraînent un affaissement du sol de 0,7 à 1 m et comme, d'autre part, toutes les crues ne pouvaient pas être absorbées ou contenues, il a fallu compléter les travaux : une deuxième correction a été nécessaire, celle de 1930.

L'établissement de la forêt actuelle du Staatswald (alors nommée "Kanalwald") date de la première correction. Elle croît sur un sol tourbeux, de 20 à 60 cm d'épaisseur, superposé à une couche de marne : ces deux éléments s'accordent bien pour une rétention durable de l'eau. D'autre part, l'épais couvert arbustif et arborescent (voir ci-dessous) s'oppose efficacement à l'assèchement de l'atmosphère de la forêt durant la période de végétation. Ces deux groupes de facteurs collaborèrent à réaliser un fort "tamponnage" hygrométrique, tant pédologique qu'atmosphérique, dans le sous-bois.

II.4 Climat

Afin d'avoir une bonne vue générale du climat de cette région, nous nous sommes référés aux données de l'Observatoire de Neuchâtel, station météorologique la plus proche de notre terrain (Jornod, 1980 à 1984). Les mesures figurant au Tableau 5 montrent que nous avons à faire à un climat tempéré doux, sur lequel l'influence océanique régularisante est

complétée par celle des lacs.

Les particularités du Staatswald seront présentées plus loin (R.I), mais disons déjà que son climat ne s'écarte guère de celui du Plateau Suisse en général.

II.5 Végétation et phytosociologie

Bien que présentant plusieurs types de végétation, le Staatswald participe entièrement du *Pruno-Fraxinetum* (alliance : *Alno-Padion*). C'est cette frênaie à Merisier qui s'est installée naturellement après la disparition du marais. Actuellement, et selon l'influence de l'homme et des forestiers, différentes zones peuvent être individualisées (Derscheid, 1981) :

- a) Feuillus adultes : la végétation se caractérise par une riche et épaisse strate arbustive (relevés 5, 7, 9; les relevés indiqués figurent sur le Tableau 6).
- b) Jeunes feuillus (relevé 8) à sous-bois d'autant moins fourni que la plantation est serrée et récente.
- c) Forêt mixte (feuillus et conifères) dont les strates arbustive et arborescente sont bien fournies (relevés 1, 4).
- d) Conifères adultes : pessières à sol pratiquement nu ou pinèdes aux épais fourrés de Framboisiers et de Ronciers (relevé 6).
- e) Plantations de jeunes conifères (*Picea abies*), serrées sans sous-bois (pépinières).
- f) Clairières plus ou moins humides, de tailles restreintes (Ronciers dans les plus sèches, faux Roseaux et Iris, dans les plus humides).
- g) Les chemins voient la strate arbustive de la zone qu'ils traversent s'enrichir en graminées à leur contact.

Etant donné le caractère essentiellement labile de la phytosociologie du lieu depuis les corrections des eaux et l'influence continuelle de l'homme, nous sommes en présence d'une mosaïque, très fine, de végétation. Cette mosaïque présente néanmoins une grande communauté de caractères :

- Le sol, tourbeux (20-60 cm), repose sur une couche de marne imperméable : les fortes rétentions d'eau qui s'ensuivent évitent le dessèchement lors de périodes arides, même prolongées (été 83, par exemple).
- L'humus, de type mull (pH 4-5), montre une décomposition rapide.

- L'épaisseur des strates arborescente et arbustive, pour ne pas dire la luxuriance, limite fortement les vents et l'ensoleillement, réalisant ainsi un fort tamponnage hygrométrique du milieu en général, et de ses strates basales en particulier.
- La forte productivité du milieu, en partie due à la présence d'espèces nitrophiles, contribue à maintenir cette situation.

Il faut toutefois relever que les pessières, à plus forte raison les jeunes, n'entrent pas dans ce cadre : un ombrage trop épais ainsi qu'un sol trop acide à litière se décomposant mal, empêchent l'établissement de presque toute végétation de sous-bois.

II.6 Faune

Les caractéristiques physiques de la végétation sont en mesure d'offrir de nombreux abris à une faune mammalienne et avienne riche, compte tenu de la relative exigüité du biotope. Le Tableau 7 présente cette faune, eu égard à son rôle d'hôtes potentiels d'*I. ricinus*. C'est pourquoi seules les espèces d'oiseaux à forte activité au sol sont citées (Derscheid, 1981).

II.7 Situation des diverses expérimentations

Afin de mieux saisir l'utilisation du terrain d'étude, nous faisons figurer sur la carte de la Fig. 7 les lieux de chaque expérimentation. Des rappels à cette carte seront faits dans le courant des présentations des dites expérimentations.

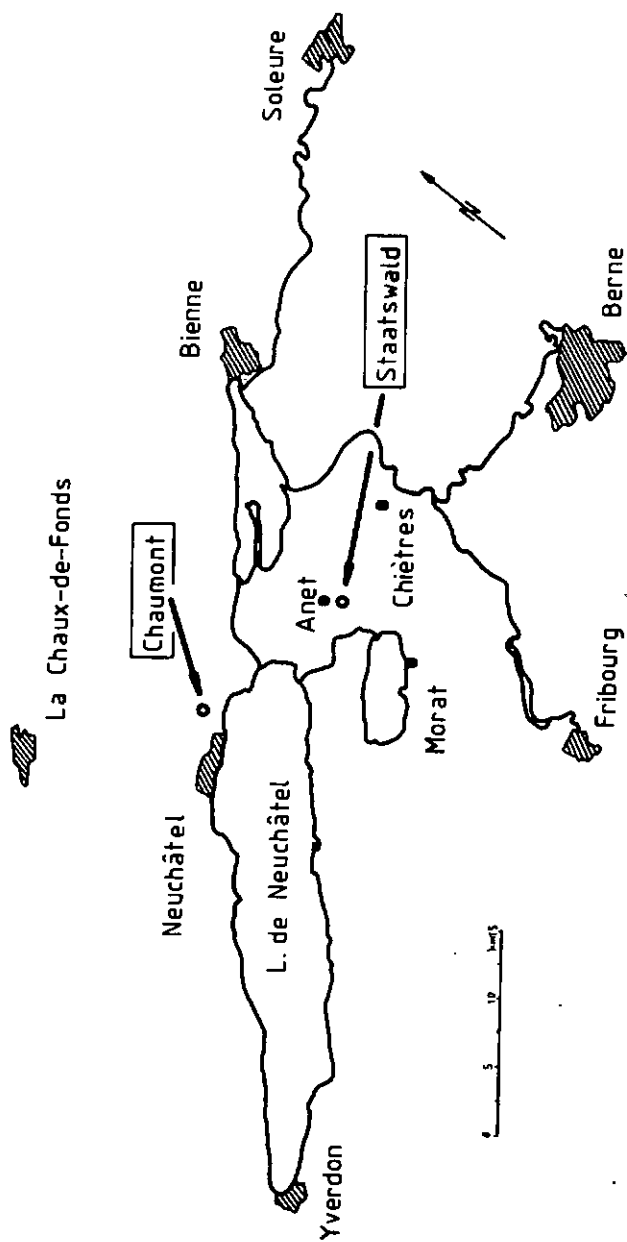


Fig. 5 : Situation des terrains d'étude et des stations météorologiques régionales dans la région des trois grands lacs du Plateau Suisse.

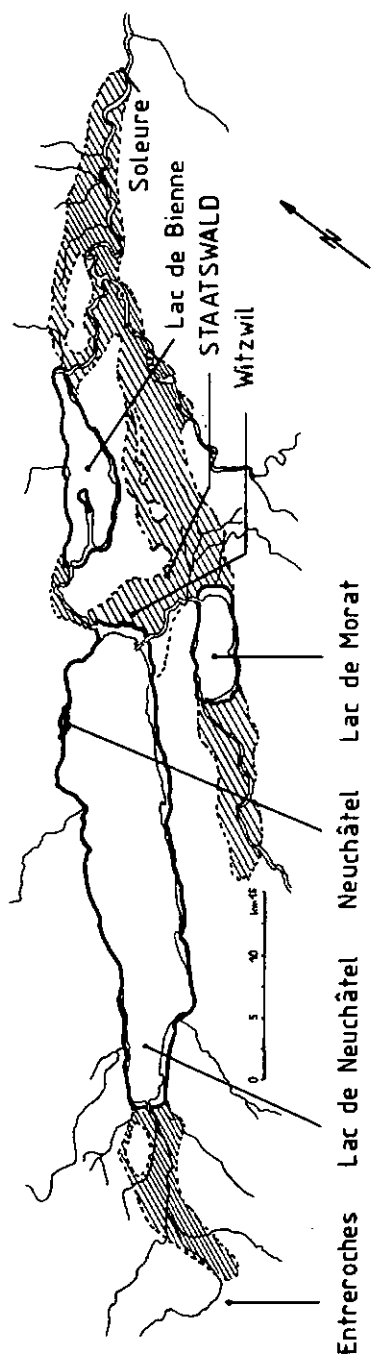




Fig. 6 : La région des Trois Lacs avant les Corrections des Eaux du Jura.

 : Marais

 : Zone de lac exondée par les Corrections

F A C T E U R	Minimum mensuel	Maximum mensuel	Moyenne ou total	Période de calcul
Température [°C]	0,0	18,6	9,2	1901 - 1980
Insolation [h]	31	249	1673	1931 - 1980
Précipitations [mm]	64	104	976	1901 - 1980
Humidité [%]	69	86	77	1901 - 1980
Nb. jours clairs	0	9	48	} 1980 - 1982
Nb. jours couverts	3	25	158	
Nb. jours brouillard	0	6	22	

Tableau 5 : Météorologie régionale annuelle, selon la station de l'Observatoire de Neuchâtel.

RELEVÉS

STRATE	ESPECE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
	Recouvrement total [%]	80		80	60	75	80	75	85	85	
ARBORESCENTE	<i>Acer pseudoplatanus</i>			2	+	+			5		
	<i>Alnus glutinosa</i>	+		2				3		2	
	<i>Alnus incana</i>			2	1	3		3		2	
	<i>Betula pendula</i>	+	3	2	1	2			+		
	<i>Fagus sylvatica</i>					+	+				
	<i>Fraxinus excelsior</i>	4	4	3	4	3		2		2	
	<i>Picea abies</i>	+		r	+		5		+		
	<i>Pinus strobus</i>						1				
	<i>Populus alba</i>				1		1		3		
	<i>Populus nigra</i>										2
	<i>Quercus robur</i>		+				+				
	<i>Sambucus nigra</i>		1								
	<i>Ulmus scabra</i>		2	r					2		1
	Recouvrement total [%]	30		65	40	80	10	10	10	75	
ARBUSTIVE	<i>Acer pseudoplatanus</i>	+		2		+	2	+	1	+	
	<i>Alnus glutinosa</i>							+			
	<i>Alnus incana</i>				+	+			+		
	<i>Corylus avellana</i>									r	
	<i>Crataegus monogyna</i>			+	+	+				1	
	<i>Evonymus europaeus</i>	r	+	r	+	+					
	<i>Frangula alnus</i>	+			+	+					
	<i>Fraxinus excelsior</i>	+	3	4		2	+	2	2	3	
	<i>Humulus lupulus</i>	1		+							
	<i>Ligustrum vulgare</i>	r									
	<i>Rubus caespitosus</i>			1							
	<i>Picea abies</i>	+				+					
	<i>Prunus avium</i>	+	r			1			+		
	<i>Prunus padus</i>				+						
	<i>Prunus spinosa</i>	r		r							
	<i>Quercus robur</i>	+	+	+		+	r			+	
	<i>Ribes sp.</i>		1								
	<i>Rubus idaeus</i>	2		2	2	2					1
	<i>Rubus caesius</i>	2				4	r	+	+		1
<i>Sambucus nigra</i>	2	+	2	2	1	+	+	2		3	
<i>Ulmus scabra</i>	r		1							1	
<i>Viburnum opulus</i>					+		+				
	Recouvrement total [%]	50		10	80	35	5	95	5	30	
HERBACEE	<i>Acer pseudoplatanus</i>									+	
	<i>Aegopodium podagraria</i>					+					
	<i>Angelica sylvestris</i>	2									
	<i>Asperula odorata</i>					1					
	<i>Athyrium filix-femina</i>		+								
	<i>Avena sp.</i>	+		1							
	<i>Brachypodium silvaticum</i>				2		+			2	
	<i>Bryonia dioeca</i>				1	2					
	<i>Carex acutiformis</i>				+	+			1	1	

STRATE	ESPECE	RELEVES								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
	<i>Carex brizoides</i>								5	
	<i>Chaerophyllum hirsutum</i>		+							
	<i>Circaea lutetiana</i>	2		1	+	+				2
	<i>Deschampsia caespitosa</i>					+				
	<i>Deschampsia sp.</i>			+						
	<i>Dryopteris austriaca</i>	1		+	+	1	1	+	1	2
W	<i>Dryopteris filix-mas</i>		+							+
	<i>Epilobium sp.</i>					+				
	<i>Erigeron sp.</i>				3	+				
	<i>Festuca gigantea</i>		+							
W	<i>Filipendula ulmaria</i>	1			3	+				+
	<i>Fraxinus excelsior</i>				+	+	2		2	2
	<i>Galeopsis tetrahit</i>		+	+						
	<i>Galium aparine</i>		1		+	+	1		+	+
U	<i>Galium mollugo</i>				1					
	<i>Geranium robertianum</i>	1	1		2	3	+			r
	<i>Geum urbanum</i>	1	1	+	2	+				1
	<i>Humulus lupulus</i>		1							+
A	<i>Inula salicina</i>	1		2						
	<i>Iris pseudacorus</i>		+		+					
	<i>Lapsana communis</i>		+							
	<i>Lysimachia vulgaris</i>									+
B	<i>Maianthemum bifolium</i>									+
	<i>Moehringia trinervia</i>			+						
	<i>Molinia coerulea</i>				+	+				
	<i>Phalaris arundinacea</i>		+	1	1					
E	<i>Poa nemoralis</i>		1	+					+	+
	<i>Polygonatum multiflorum</i>					+	+			
	<i>Primula elatior</i>						+			
	<i>Prunus avium</i>		+			1				
W	<i>Ribes sp.</i>		1							
	<i>Rubus sp.</i>		5							
	<i>Sambucus nigra</i>		+							
	<i>Solidago canadensis</i>		+							
I	<i>Stellaria media</i>				+	1	+		1	+
	<i>Urtica dioeca</i>	2	1	+	2	+	+	2		+
	<i>Valeriana officinalis</i>		+							

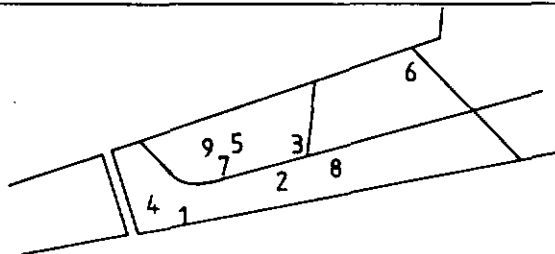


Tableau 6 : Aperçu phytosociologique du Staatswald.

Recouvrement : 5 : 75 - 100 %	1 : < 5 %
4 : 50 - 75 %	+ : rare
3 : 25 - 50 %	r : très rare (1 ou 2 pieds)
2 : 5 - 25 %	

oiseaux	rongeurs	insectivores	lagomorphes	carnivores	ongules
<i>Enithacus rubecula</i>	<i>Clethrionomys glareolus</i>	<i>Sorex sp.</i>	<i>Lepus lepus</i>	<i>Mustela erminea</i>	<i>Capreolus capreolus</i>
<i>Turdus merula</i>	<i>Microtus agrestis</i>	<i>Crocidura sp.</i>		<i>Meles meles</i>	
<i>Turdus philomelos</i>	<i>Apodemus sibiricus</i>	<i>Talpa europaea</i>		<i>Vulpes vulpes</i>	
<i>Turdus pilaris</i>	<i>Apodemus flavicollis</i>	<i>Neomis fodiens</i>			
<i>Passer montanus</i>	<i>Rattus rattus</i>				
<i>Prunella modularis</i>	<i>Mus musculus</i>				
<i>Fringilla coelebs</i>	<i>Elyomys quercinus</i>				
<i>Canduelis chloris</i>	<i>Sciurus vulgaris</i>				
<i>Canduelis spinus</i>					
<i>Serinus serinus</i>					
<i>Gaevulus glandarius</i>					
<i>Sturnus vulgaris</i>					
<i>Columba palumbus</i>					
<i>Motacilla alba</i>					
<i>Sylvia atricapilla</i>					
<i>Troglodytes troglodytes</i>					
<i>Parus major</i>					
<i>Parus coeruleus</i>					

Tableau 7 : Les hôtes potentiels d'*I. ricinus* présents au Staatswald.

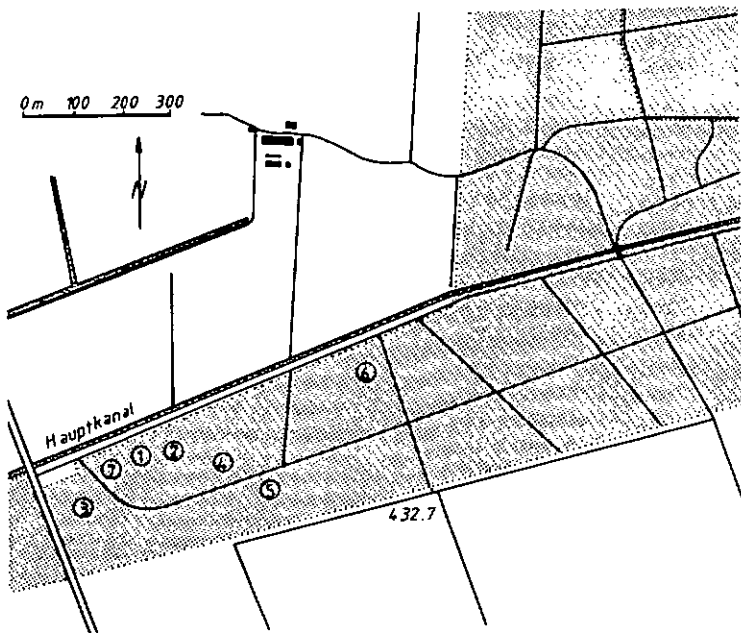


Fig. 7 : Plan du Staatswald et implantation des dispositifs expérimentaux dans les différentes stations.

Station 1 : TqD¹ 1, 2, 3, 11 et 12; influence de l'état hydrique; cabane météorologique (enregistrements locaux permanents).

Station 2 : TqD 13 et 14; femelles "d'Ariane".

Station 3 : TqD 15 et 16.

Station 4 : TqD 17 et 18.

Station 5 : TqD 4, 5, 6, 19, et 20; influence de l'état hydrique; femelles "d'Ariane"; dérangement des phases de quête; piégeage de Carabes.

Station 6 : TqD 21 et 22.

Station 7 : "sacs" pour les phases endogées.

¹ : "tiquodrome"

III.1 Observation directe

Quoique longue et laborieuse, l'observation directe a été pratiquée pour repérer les tiques directement sur leur support de quête, et, partant, s'assurer que les résultats expérimentaux correspondent à la réalité. Les principales difficultés sont dues aux conditions lumineuses et à la nature du substrat sous-forestier. En moyenne, une douzaine de tiques peuvent être repérées en une heure.

Après repérage, l'observation comportementale doit être menée à l'aide de jumelles ou d'une longue-vue, à courtes focales, afin de s'éloigner au maximum du sujet. C'est la seule manière de prolonger le temps de travail auquel la détection de l'observateur par la tique met irrémédiablement fin : ce laps de temps est en effet fonction directe de la distance observateur(= hôte potentiel)/tique.

III.2 Drapeau

La méthode dite "du drapeau" a été utilisée chaque fois qu'il était nécessaire de récolter des tiques pour l'expérimentation ou la mise en élevage. Cette méthode, imaginée par Philip (1937), a été modifiée par de nombreux auteurs. Nous utilisons ici le système décrit par Aeschlimann (1972). Le drapeau doit être relevé tous les 10 à 15 m pour éviter la perte d'individus se laissant tomber peu après leur capture. Ces pertes concernent surtout les adultes et plus particulièrement les femelles, c'est-à-dire les stades gros et lourds, non retenus par la structure bouclée du tissu. Un morcellement du piégeage en plus petits tronçons de capture n'apporte pas d'améliorations. Le rendement est illustré au Tableau 8.

III.3 Battage

Il s'agit de la méthode classique, dite du "parapluie japonais", décrite par Matthey et al. 1984. Dans notre cas, le niveau maximal exploré dans la couronne d'un arbre est de 4 m.

III.4 Systèmes de capture sélectifs en hauteur

Afin de mesurer la hauteur de quête des différents stades d'*I. ricinus*, deux voies peuvent être suivies : l'observation en place et la capture. Trois dispositifs différents ont été imaginés et testés dans cette dernière optique :

a) Le "triangle". C'est une transcription verticale du drapeau : une surface d'interception en tissu-éponge est tendue sur une armature de bambou en forme d'étrave, qui sera poussée à travers la strate herbacée. L'angle d'ouverture de cette étrave peut être modifié en fonction de la densité de la végétation, donc de la difficulté de pénétration. Son angle frontal est renforcé par un empiècement de fort coton. Avec un angle d'ouverture de 60° , la surface frontale d'interception est de 1 m^2 (Fig. B).

Trois critères doivent être satisfaits :

- 1^o On doit pouvoir pousser le dispositif à travers la végétation et au ras du sol, avec une relative facilité.
- 2^o La hauteur de quête des tiques doit être comparable à celle à laquelle elles se fixent sur le tissu-éponge.
- 3^o Le rendement doit être satisfaisant, comparé à celui du drapeau traditionnel.

Des essais pratiques ont été menés dans différents terrains et montrent les lacunes suivantes :

- 1^o La résistance de la végétation peut être très forte (broussailles à *Rubus* sp. par exemple). Il faut donc diminuer l'angle d'ouverture du triangle et ramener ainsi la surface d'interception à $0,5 \text{ m}^2$.
- 2^o Les herbes sont écartées du dispositif par leur base : il y a donc trop peu de chance pour que leurs sommets, au voisinage desquels les tiques se trouvent, entrent en contact avec le tissu.
- 3^o Dans des conditions comparables, le rendement du triangle atteint la moitié de celui du drapeau, ce qui peut être considéré comme suffisant pour échantillonner valablement le biotope concerné.

b) A partir de ces préliminaires, un deuxième projet a pu être dessiné, puis réalisé. Il réunit les modifications suivantes :

- Angle frontal plus faible : meilleure pénétration.
- Flancs inclinés en surplomb : les sommets des plantes touchent le tissu avant les tiges; ils ne sont donc plus écartés, assurant du même coup un meilleur contact végétation/surface de capture. D'autre part, une tique en train de se laisser tomber du tissu ne pourra s'y raccrocher plus bas : la mesure n'est ainsi pas faussée.

- Pour servir de manière répétitive (trois jours par semaine) durant une saison, ce dispositif devait être maniable et résistant : il est donc construit en bois croisé (le tissu-éponge tendu à sa surface) et monté sur une roue pneumatique (Fig. 9 et 10).

Ainsi modifié, le "triangle", devenu "brouette", est au point et accuse un rendement sensiblement égal à celui du drapeau, compte tenu d'une largeur d'interception de moitié inférieure à celle de ce dernier (Tableau 8). Son seul inconvénient réside dans le fait que la tranche de végétation comprise entre 0 et 10 cm n'est pas explorée, le bas de la brouette ne pouvant toucher le sol. Il ne sera donc pas un moyen adéquat pour capturer les larves, ces dernières se trouvant en majorité près du sol.

c) Afin d'améliorer le rendement et de simuler l'hôte d'une manière plus complète, nous avons imaginé un autre dispositif.

Une combinaison (type "over-all" de mécanicien) est réalisée en tissu-éponge. Toutes les coutures latérales sont remplacées par des fermetures-éclair. Les ouvertures (encolure, poignets, chevilles) sont serrées autour du corps par des élastiques (Fig. 11). L'expérimentateur qui la revêt fournit donc sa chaleur et certains facteurs olfactifs à cette "fourrure artificielle". Après avoir cheminé dans le biotope en question, il retire la combinaison et l'étale complètement, grâce à l'ouverture de toutes les fermetures(!)-éclair. Il peut alors relever la hauteur de fixation de chaque tique dans le tissu (Fig. 12).

Or, les résultats escomptés n'ont de loin pas été atteints (Tableau 9). Ce qui laisse supposer que :

- 1^o La largeur du front d'interception (tissu/végétation) est trop faible.
- 2^o Cet inconvénient n'est pas compensé par l'attractivité du système.
- 3^o Cette absence, ou insuffisance de compensation, prouve que les facteurs olfactifs sont marginaux dans la rencontre de l'hôte.
- 4^o Au contraire, les stimuli mécaniques (en particulier de contact) occupent une place primordiale dans cette rencontre.
- 5^o Cette stratégie est tout à fait compatible avec une "chasse à l'affût" telle que la pratique *I. ricinus*, par opposition à la "chasse à courre" de certains *Amblyomma* et *Hyalomma*.

- 6^o L'efficacité étonnante d'un système classique de capture, simulant si grossièrement un hôte, le drapeau, devient alors très compréhensible.

Finalement, la brouette décrite sous b) sera retenue comme moyen de mesure des hauteurs de quête d'*I. ricinus* dans la végétation.

III.5 Lâchers des tiques

Dans les expériences nécessitant le lâcher de tiques, il a été procédé comme suit :

- 1^o Capture des tiques, au drapeau, dans le milieu le plus semblable et le plus proche possible du futur lieu d'expérimentation.
- 2^o Stockage en tubes de verre (40 x 19 mm); l'humidité de l'atmosphère est assurée en enfermant les tiques avec un brin d'herbe.
- 3^o Transport au laboratoire pour le marquage des individus, s'il y a lieu.
- 4^o Lâcher dans le terrain : les tiques sont manipulées avec précaution à l'aide de pincettes fines (No 4); on évitera de les saisir par les pattes antérieures, celles-ci portant de nombreux organes sensoriels susceptibles d'être endommagés (organe de Haller en particulier). Cette manipulation doit être aussi rapide que possible, afin que le comportement des tiques soit influencé un minimum par la présence de l'opérateur.

III.6 Sélection du support naturel

Dans l'optique de définir le support de quête typique, nous avons procédé de trois manières différentes :

- Déposer les tiques sur, ou au pied de supports choisis et observer leur comportement.
- Déposer les tiques dans un périmètre dont la végétation a été tondue et remplacée par les supports à tester. Observer la sélection et le comportement.
- Observation directe dans la végétation. Relever l'espèce et les caractéristiques du support.

III.7 Supports artificiels

L'observation répétée des tiques dans leur phase de quête est trop laborieuse sur les supports naturels qu'offre la végétation. C'est pour-quoi nous avons décidé de réaliser des supports artificiels standards dont voici les caractéristiques :

- Baguettes rondes de hêtre, \varnothing 5 mm, longueur émergée 80 cm.
- Fil de cuivre rond, \varnothing 2 mm, longueur 10 ou 20 cm, peint à la couleur acrylique jaune ou blanche.
- Tiges rondes de PVC dur, \varnothing 3 mm, longueur 10, 20, 30 ou 50 cm.

Tous ces supports sont enfoncés verticalement dans le sol (de 10 ou 20 cm, selon leur longueur); ils sont regroupés sur de petites surfaces, précédemment tondues, de manière à éviter la concurrence supports naturels/ supports artificiels. (Des expériences (R,IX,1) ont montré que les déplacements horizontaux sont suffisamment limités pour qu'une telle surface n'entraîne pas ou peu de pertes en tiques).

Si les tiges de bois peuvent parfois se déformer lors d'intempéries, les deux autres matières ont une tenue parfaite.

Les tiques se détachent bien sur la couleur claire de ces matériaux, qui reste constante malgré son vieillissement. Aucun entretien n'a été nécessaire durant les mesures qui ont duré deux ans.

III.8 Enceintes réelles à hauteur de supports imposée

Dans le premier temps, il nous a semblé utile de réunir ces supports artificiels à l'intérieur de petites palissades (Fig. 13). On obtient alors un système relativement fermé :

- Les tiques observées sont celles qui s'y trouvaient naturellement et qui ont subi leur mue à l'intérieur du périmètre. Il n'y a pas d'immigrations ni d'émigrations actives. Dès leur émergence, elles doivent se satisfaire des supports fournis ou rester sur le sol : on ne peut observer que les tiques sur supports.
- Le passage des hôtes mammaliens est limité par la barrière; on réduit ainsi fortement l'émigration passive des tiques.

En réalité, la palissade est parfois non pas franchie, mais escaladée par les tiques, l'arête leur servant de support. Pour éliminer ce biaisage de nos mesures, nous avons tenté d'enduire le bord supérieur de la barrière de différentes substances anti-fuites : talc, vaseline, lanoline et

finalement glu ont tour à tour été testés, mais les tiques franchissent plus ou moins bien tous ces obstacles. Il a donc fallu se résoudre à admettre ces fuites. Une invasion de l'extérieur n'est pas à redouter : le milieu non modifié fournit tous les genres de supports naturels nécessaires aux tiques.

Ce type d'installation a été utilisé pour tester la nature du support et en sélectionner un succédané (M.III.7). Il a ensuite servi à déterminer la longueur de ces supports artificiels pour chaque stade de *I. ricinus*. A cet effet, nous avons disposé deux batteries de trois enceintes dans deux milieux différents. Les supports proposés sont respectivement de 10 cm, 20 cm (cuivre laqué blanc ou jaune) et 80 cm (bois). Chacun de ces dispositifs, baptisé "tiquodrome" est repéré sur la Fig 7.

Les relevés ont lieu trois fois par semaine et comprennent pour chaque individu les données mentionnées sur le Tableau 10 (TqD 1-6).

III.9 Enceintes virtuelles à choix de hauteurs

Après une année d'utilisation des tiquodromes, certaines modifications se sont imposées :

- Simplification et rapidité d'observation grâce à une géométrie en rectangle étroit.
- Possibilité pour les tiques de choisir le support de hauteur convenable.
- Suppression de la palissade : le choix de support à disposition recouvre les besoins des tiques et leurs migrations horizontales actives se sont révélées très faibles.

On aboutit alors au dispositif épuré de la Fig. 14 : les supports, numérotés de 1 à 49, sont tous réalisés en PVC dur, blanc et rond, \varnothing 3 mm. Douze de ces dispositifs sont répartis par paires dans six stations caractéristiques du Staatswald (Fig. 7, 15-20). Une paire, située sur le flanc de Chaumont (Fig. 21), donne un aperçu du comportement dans une station d'altitude (alt. 650 m).

Les tiques sont marquées, en place, à la peinture acrylique selon M.I.3, lors de leur première apparition.

Les relevés ont lieu trois fois par semaine et comprennent pour chaque individu les données mentionnées sur le Tableau 10 (TqD 11-24).

Ramenées du terrain, elles sont ensuite réduites à une ligne, par individu et par relevé et ainsi introduites dans l'ordinateur grâce à un symbolisme numérique.

III.10 Interruption provoquée de l'activité de quête

Certaines observations directes ont montré que des tiques en quête, mises en présence d'un hôte à très faible distance, le détectent et entrent dans un état d'excitation tel qu'elles peuvent tomber au sol. Mais il semble qu'elles regagnent volontiers rapidement leur poste, puisqu'on peut observer les supports réoccupés peu de temps après (2-3 jours).

Il nous a donc paru intéressant de concevoir une expérience de terrain pour examiner si tel est bien le cas. Il s'agit en fait d'infirmier une des deux hypothèses suivantes :

- 1^o La tique doit être soumise à des conditions externes bien particulières pour que son comportement de recherche de l'hôte (mise en poste de quête) se déclenche.
- 2^o La tique se trouve dans un état physiologique privilégié et durable qui programme de manière permanente son comportement de recherche de l'hôte.

Dans le premier cas, les tiques descendues de leur support y remonteront après des délais variables d'une fois à l'autre.

Dans le second, elles remonteront toujours dans le même délai, le plus court possible et inlassablement tant que dure cet état physiologique.

D'un point de vue collectif, la première hypothèse entraîne des phases de quête synchronisées entre individus; la seconde doit montrer des séries d'apparitions non superposables entre individus.

Remarque : il est très vraisemblable que, même dans le cas de la première hypothèse, la tique doive se trouver dans un état physiologique particulier pour répondre aux stimuli extérieurs. C'est pourquoi il est primordial de travailler avec des tiques en quête au moment de leur capture et de les introduire immédiatement dans l'expérimentation. Cette possibilité est offerte par la capture au drapeau.

Protocole : 50 ♀ et 50 ♂ capturés sont immédiatement marqués (marquage individuel : M.I.3) puis lâchés au centre d'un dispositif comprenant 27 supports de 50 cm de haut (PVC dur, Ø 3 mm) : Fig. 22 (voir carte Fig. 7).

On procède de même pour les nymphes, mais le lâcher a lieu dans un deuxième dispositif dont les supports mesurent 20 cm de haut (Fig. 22). Ces hauteurs correspondent aux préférences des tiques, mises en valeur dans les expériences décrites sous M.III.8 et M.III.9. La petite taille des nymphes contraint à réduire le code de marquage à 28 possibilités : 28 N sont donc lâchées.

A chaque relevé (3 fois par semaine), toutes les tiques en quête sont prélevées sur les supports et relâchées au centre du dispositif, après qu'on ait noté le numéro de l'individu, et sa distance par rapport au centre du dispositif.

III.11 Influence de l'état hydrique

D'après Lees (1948), *I. ricinus* présente une réaction de fuite si elle est plongée dans un environnement à l'humidité relative comparable à celle ayant régné durant une période de préconditionnement : en effet, une tique desséchée pendant 16 h. dans une ambiance à 50 % d'humidité relative restera dans une ambiance à 95 % H.r., mais fuira une ambiance à 34 % H.r. La situation est symétrique pour une tique préconditionnée à 100 % H.r. (évitement de la saturation).

Dans la nature, cette particularité comportementale pourrait être à l'origine des alternances quête-repos observées au cours de la période d'activité. Pour tester cette hypothèse dans le terrain, nous avons lâché dans des dispositifs à supports de PVC dur (\varnothing 3 mm, longueur 10 et 50 cm; Fig. 22), des lots de tiques d'élevage conditionnées et marquées comme suit :

- 1 lot soumis à une perte hydrique par un séjour de 15 h. dans une atmosphère à 50 % H.r. Marquage rouge.
- 1 lot préservé de perte hydrique par conservation en atmosphère saturée. Marquage jaune.

Ces lots comprennent les trois stades. Eu égard à leur fragilité, nous n'avons pas procédé au marquage des larves. Une éventuelle influence du préconditionnement sera néanmoins détectable puisqu'une partie de la population différera sa mise en poste de quête; deux pics se marqueront sur la courbe d'activité totale (Fig. 23 a et b). Dans le cas contraire (indépendance vis-à-vis du préconditionnement), les deux lots montreront deux périodes d'activité confondues, d'où une courbe monomodale (Fig. 23 c et d).

La situation des trois dispositifs de ce type employés au Staatsweld est mentionnée sur la carte de la Fig. 7.

III.12 Modèles de laboratoire

En parallèle aux dispositifs de terrain décrits ci-dessus (M.III.8-11), il faut disposer d'un système de laboratoire pour observer la phase d'activité en atmosphère contrôlée. Dans un premier essai, les tiques (marquées individuellement) se trouvent dans une atmosphère saturée en humidité, à 20° C (Fig. 24). Dans de telles conditions, elles occupent volontiers leur

poste de quête, mais ne l'abandonnent plus guère par la suite. Il est donc souhaitable de pouvoir changer les conditions en cours d'expérience et, en particulier, de renverser les gradients de température et d'humidité relative précédemment établis; ainsi, on peut espérer reproduire les stimuli naturels capables d'induire le mouvement vertical des tiques. Deux types de dispositifs ont finalement été mis au point :

- Le premier (Fig. 25, 26) place les tiques isolément dans des tubes fermés contenant un support de verre (2). Le gradient de température est établi par deux serpentins à circulation d'eau chaude et froide (bains thermostatés) en contact avec chaque extrémité du tube (3, 4). Le gradient d'humidité s'obtient à l'aide de solutions salines saturées (Handbook Ch. Ph., 1974) disposées dans un godet basal entourant la tige de verre (5) et dans un coton suspendu au sommet du tube (6). Neuf de ces tubes sont réunis en batterie, dont un, ne contenant pas de tiques, est muni de trous permettant l'introduction de sondes hygrométriques et thermiques (7, 8) : l'établissement des gradients est ainsi contrôlé et leur allure typique apparaît sur la Fig. 27. Si l'humidité relative montre un gradient quasi linéaire sur toute la longueur du tube, la température en revanche se laisse moins bien manipuler : il faut compléter les pôles froids et chauds du tube par un réglage approprié de la température ambiante. Les tiques employées sont des adultes âgés de 2,5 mois, stockés à 20°C et 95 % H.r.
- Le second dispositif, plus simple, ne peut établir de gradient, mais travaille en atmosphère contrôlée, variable à loisir. Son principal intérêt est l'observation simultanée d'un grand nombre de tiques (Fig. 28). Tout le système expérimental est placé dans une chambre d'environnement réglant la température, l'humidité étant ajustée au moyen de la solution contenue dans les petits bacs. Cette solution sert en outre d'anti-fuites, les tiques étant disposées sur des surfaces de "sagex" portant les tiges de verre. Il est important d'arrondir les bords des pièces de "sagex", les tiques ayant tendance à en suivre l'arête (Fig. 29). Un grand bac recouvert d'une plaque de verre contient le tout et suffit à éliminer les influences de l'observateur.

Les tiques (adultes de 4 mois) sont disposées sur la partie périphérique des disques (Fig. 29), après avoir subi des conditionnements de trois jours à 95, 66 ou 30 % d'humidité relative et à 20,4 ou 37°C. Chaque lot, de conditionnement homogène, est ensuite exposé aux conditions variables symbolisées sur la Fig. 30 : une première période de 48 h., dite de stabilisation (S1), présente un climat "normal" qui devrait permettre l'activité

normale; une période de déstabilisation (D) de 72 h. voit un changement des conditions toutes les 24 h; une autre période de stabilisation (S2) restaure les conditions initiales jusqu'à la fin de l'expérience (24 h).

La position de chaque tique sur les supports (tiers inférieur, médian ou supérieur) est relevée, ainsi que son activité : arrêtée, la première paire de pattes repliée, la tique sera considérée comme "au repos", tandis que le déploiement de ces pattes indique l'"activité".

III.13 Terrarium

Pour suivre facilement et de manière continue l'activité des larves issues d'une ponte, il est désirable de disposer d'un "biotope de laboratoire". Celui-ci est facilement réalisé grâce à une motte de sol forestier (Staatswald) disposée au fond d'un terrarium conventionnel (bac de verre 22 x 20 x 22 cm).

La saturation de l'air en humidité au voisinage du sol que l'on observe en sous-bois est facilement reproduite en recouvrant le bac d'une feuille de plastique transparent. Un léger arrosage est toutefois nécessaire pour le maintien de la végétation de l'échantillon. Des observations de terrain indiquent que le terrarium ainsi conçu restitue bien les conditions naturelles.

Une femelle, gorgée sur un lapin de laboratoire, est déposée à la surface du sol. Ses déplacements sont suivis jusqu'au site de ponte, d'où les futures larves rayonneront par la suite pour trouver leur support.

	Brouette				Drapeau			
	♀	♂	N	L	♀	♂	N	L
Captures tot.	200	227	1062	-	192	139	1237	424
Nb./100 m	185	210	983	-	305	221	1953	673

Tableau 8 : Rendements comparés de la "brouette" et du drapeau.

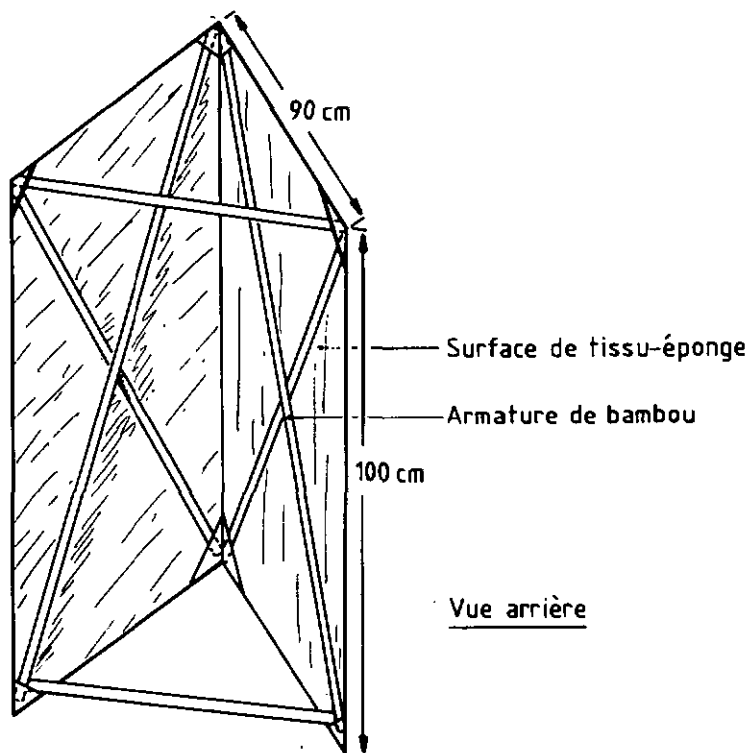


Fig. 8 : Le "triangle" construit pour la capture sélective en hauteur.

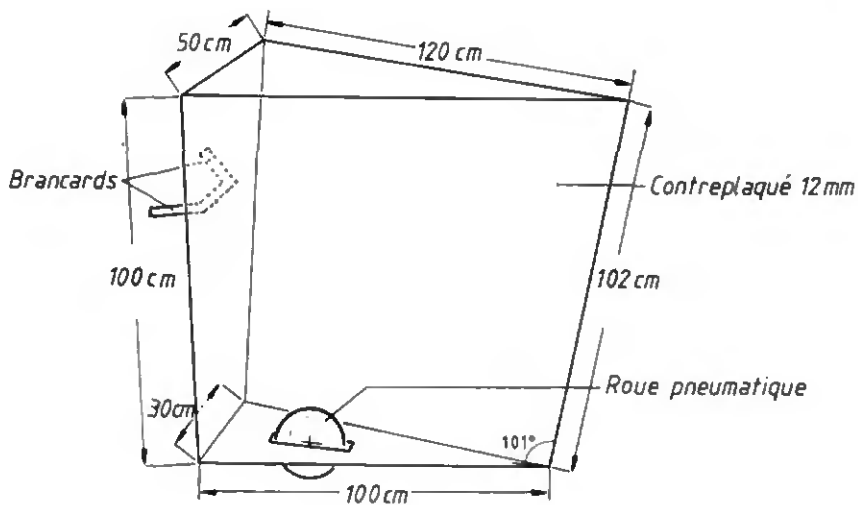


Fig. 9 : La "brouette" construite pour la capture sélective en hauteur.



Fig. 10 : La "brouette" dans le milieu.



Fig. 11 : La combinaison "over-all" de tissu-éponge conçue pour la capture sélective de hauteur.

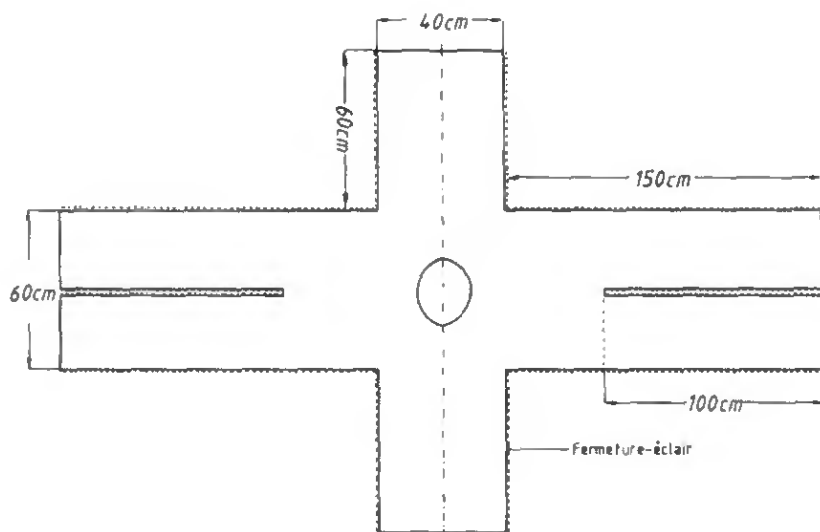


Fig. 12 : Plan de la combinaison, ouverte et étalée.

Distance parcourue	Combinaison over-all				D r a p e a u			
	♀	♂	N	L	♀	♂	N	L
200 m	0	0	2	0	-	-	-	-
200 m	0	1	1	2	1	5	47	5
200 m	1	2	9	1	3	5	36	54
600 m	1	3	12	3	4	10	83	59

Tableau 9 : Rendements comparés de la combinaison en tissu-éponge et du drapeau (parcours parallèles).



Fig. 13 : Un "tliquodrome" à hauteur de supports imposée (ici 80 cm).

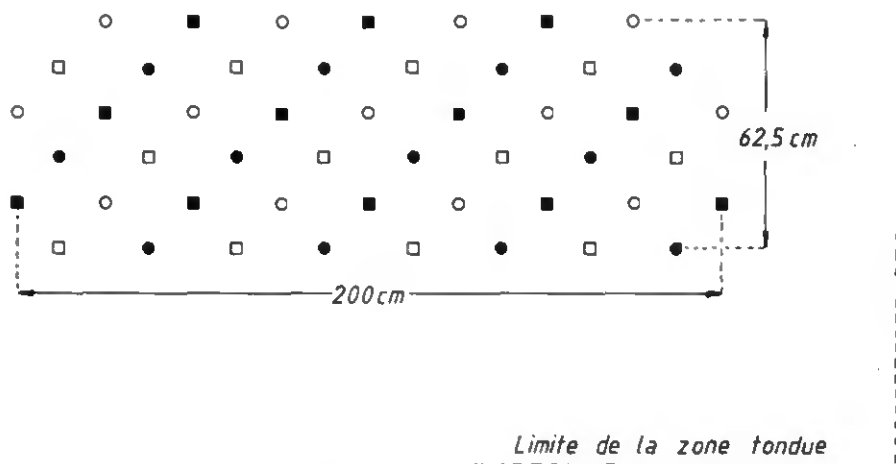


Fig. 14 : Plan d'un "tiquodrome" proposant le choix de la hauteur des supports.

- | | |
|-----------|-----------|
| ○ : 10 cm | ● : 30 cm |
| ■ : 20 cm | □ : 50 cm |



Fig. 15 : Le biotope de la station 1.



Fig. 16 : Le biotope de la station 2.



Fig. 17 : Le biotope de la station 3.



Fig. 18 : Le biotope de la station 4.



Fig. 19 : Le biotope de la station 5.



Fig. 20 : Le biotope de la station 6.



Fig. 21 : Le biotope de la station de Chaumont.

Donnée récoltée	TqD 1-6	TqD 11-24
Date du relevé	+	+
N° du tiquodrome	+	+
Première apparition de l'individu	+	+
Numéro (individuel ou collectif) = marquage	+	+
Sexe ou stade	+	+
N° du support	+	+
Position : capitulum vers le haut ou le bas	+	+
Distance de la tique au sommet du support	+	+
Nb. d'individus de chaque sexe ou stade sur le même support		+

Tableau 10 : Données notées à chaque relevé, dans les expériences menées en "tiquodromes".



A

A

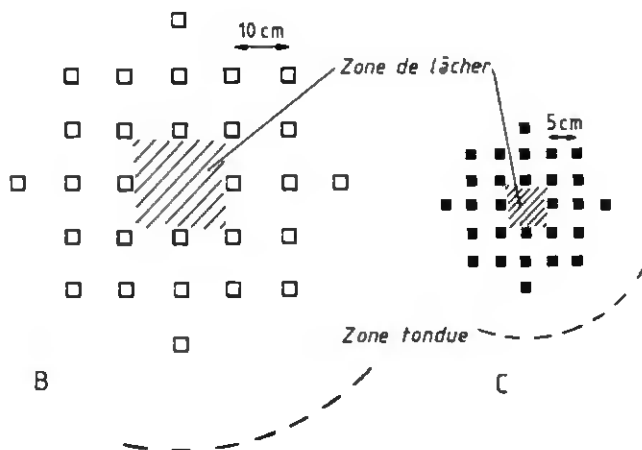


Fig. 22 : Dispositifs de mesure d'influence de l'état hydrique (A) et de la perturbation des phases de quête (B et C).

B : adultes

C : nymphes

□ : 50 cm

■ : 20 cm

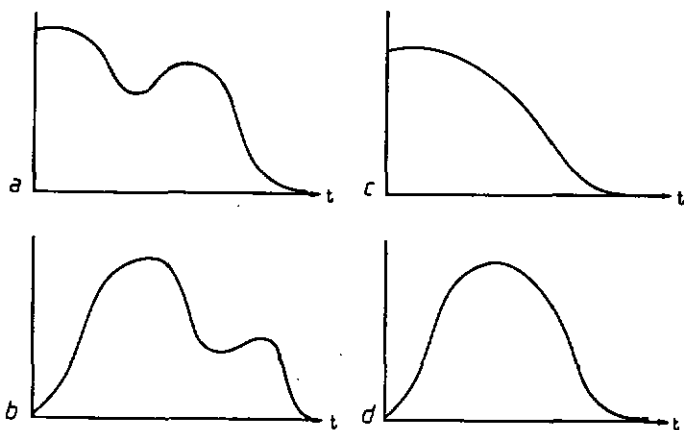


Fig. 23 : Aspects théoriques de la courbe d'activité larvaire en fonction du conditionnement hydrique.

- a et b : courbes bimodales traduisant une influence de l'état hydrique.
- c et d : courbes monomodales attestant l'indépendance vis-à-vis du préconditionnement hydrique.

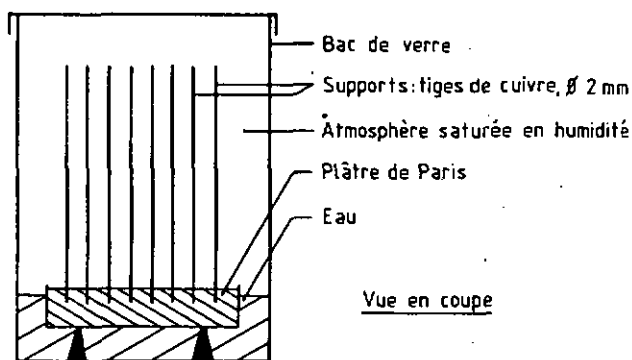


Fig. 24 : Modèle d'étude des phases de quête au laboratoire, version préliminaire.



Fig. 25 : Modèle d'étude des phases de quête en laboratoire, 1^{ère} version.

- 1 : châssis isolant
- 2 : tube de plexiglas
- 3, 4 : serpentins à circulation d'eau pour le contrôle thermique
- 7 : sondes hygrométriques
- 8 : sondes thermiques

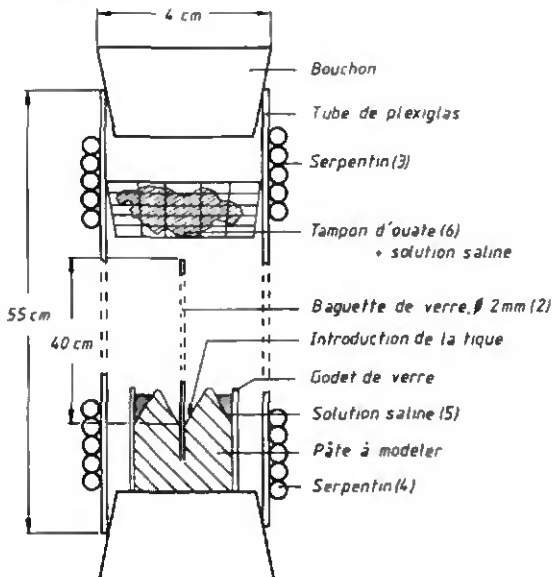


Fig. 26 : Schéma d'un tube du dispositif de la Fig. 25.

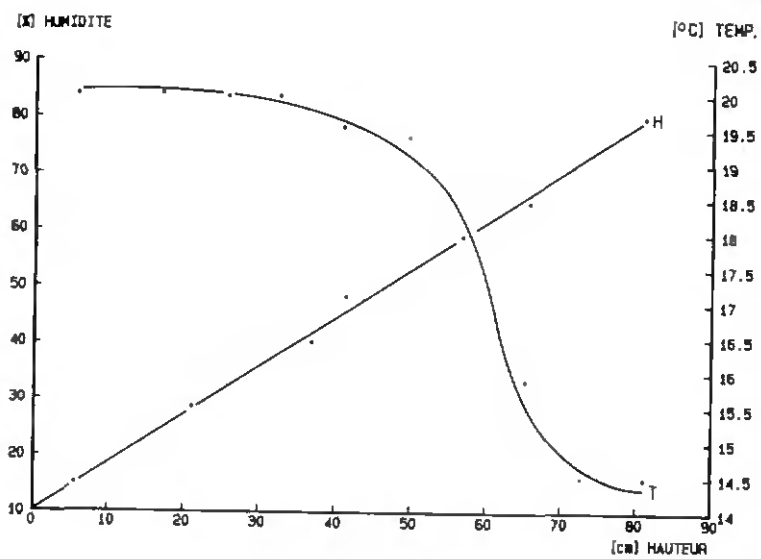


Fig. 27 : Allure typique des gradients hydriques et thermiques tels qu'ils s'établissent dans les tubes de plexiglas.

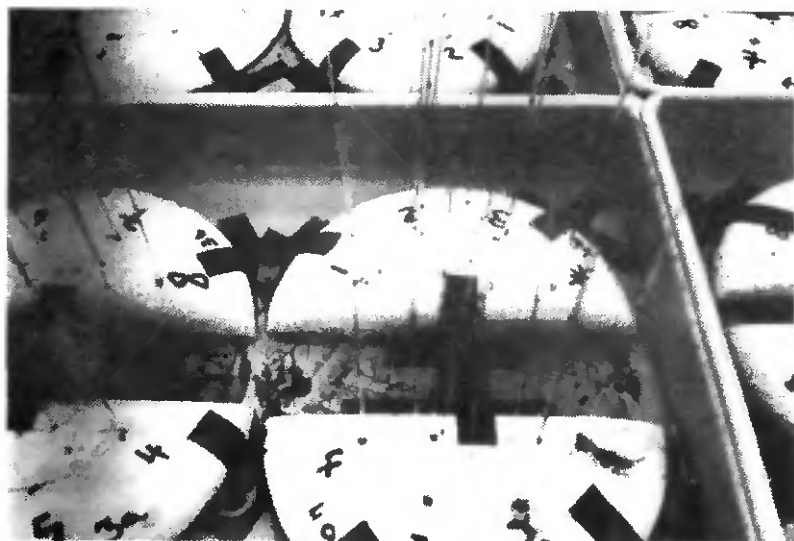


Fig. 28 : Modèle d'étude des phases de quête en laboratoire, seconde version.

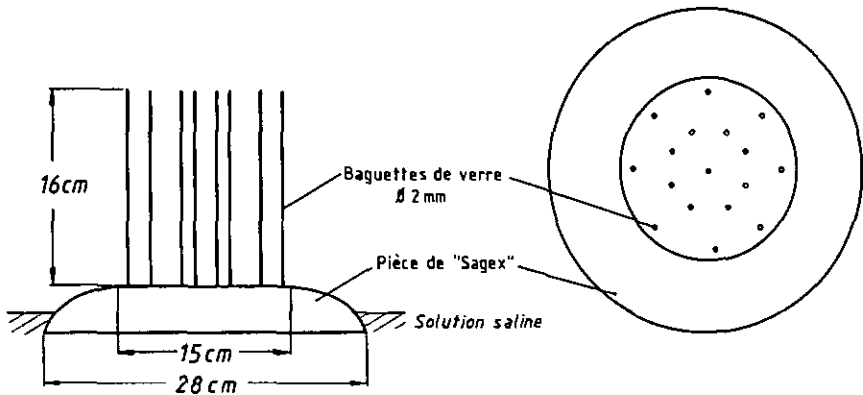


Fig. 29 : Schéma d'une pièce de "sagex" au bords arrondis, portant les tiges de verre.

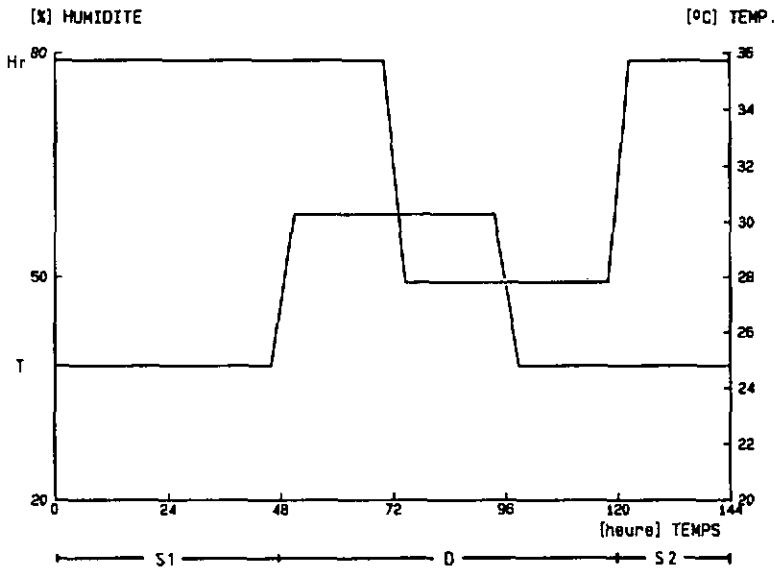


Fig. 30 : Variations des conditions hygrométriques et thermiques régnant dans le dispositif de la fig. 2B en cours d'expérimentation.

M.1 Hivernage

Pour mesurer la profondeur d'enfouissement des tiques en hiver, deux types de méthodes sont envisageables :

- 1^o Retrouver, à l'aveuglette, les tiques de la nature en échantillonnant le sol par petites surfaces, sur une profondeur choisie et par tranches successives.
- 2^o Relâcher des tiques dans le terrain, sur de petites surfaces bien délimitées qui seront analysées par la suite.
- 3^o Placer des tiques dans un dispositif de visualisation verticale d'une tranche de sol. Ce dispositif doit pouvoir être plongé dans des conditions hivernales, soit directement dans le terrain, soit par reconstitution en laboratoire.

Si ce dernier système se contente de l'observation directe, les deux premiers sous-entendent une méthode d'extraction des arthropodes de leur couche de sol; nous avons choisi la méthode de Berlese-Tullgren (Matthey et al. 1984).

M.1.a Extraction

Pour pouvoir traiter les quantités de sol désirées, nous avons construit le dispositif de la Fig. 31 qui fonctionne sur le principe décrit par Tullgren (1917). La température de surface souhaitée est de 30°C (Vannier, 1967). C'est pourquoi nous avons muni la partie supérieure des extracteurs d'un caisson de sagex blanc : combinant les propriétés isolante et réfléchissante de cette matière, nous pouvons fournir au substrat une chaleur suffisante et homogène au moyen d'une simple ampoule blanche mate de 75 W.

L'échantillon de sol prélevé sera fractionné à la main pour faciliter la locomotion des arthropodes, et disposé régulièrement sur le tamis, en couche n'excédant jamais 5 cm. (si possible 3-4 cm.). Dans ces conditions, l'extraction des tiques est assurée en 12 jours au maximum (généralement une semaine). Le rendement, en ce qui concerne les tiques uniquement, est rapporté au Tableau 11.

L'examen de l'extrait en alcool a lieu sous la loupe binoculaire (6 x), par petites portions. Selon la texture de l'échantillon, cette phase peut être très laborieuse, l'extrait étant très chargé en particules de sol. C'est pourquoi nous avons pensé à une technique de flottation :

- 1^o pour le tri de l'extrait de Tullgren
- 2^o pour l'extraction totale à la place du Tullgren.

M.1.b Flottation

Plusieurs essais ont mené à adopter la technique suivante:

- a) Préparation d'une solution saturée de $Mg SO_4$: la densité de 1,2 ainsi obtenue est nécessaire pour faire flotter nettement tous les stades d'*I. ricinus*.
- b) Addition de l'échantillon de sol par saupoudrage à la surface du liquide.
- c) Brassage à l'agitateur magnétique, pendant 5 minutes (vortex aux 2/3 du niveau).
- d) Laisser décanter 30 minutes.
- e) Récolter le surnageant sur un filtre cellulosique grossier.
- f) Rincer à l'eau (pour éviter les floculations de $Mg SO_4$ dans l'alcool).
- g) Trier dans l'alcool, sous la loupe binoculaire.

Cette relative complexité de manipulation ne fournit aucun gain de temps ou de sécurité sur le tri classique du Tullgren.

En ce qui concerne une flottation du prélèvement de sol total, il aurait fallu disposer d'un appareillage capable de traiter rapidement 10 - 20 échantillons de 10 l. de sol chacun.

Nous avons donc préféré en rester à un tri direct de l'extrait des Tullgren, comme mentionné plus haut.

M.1.c Tiques libres

La technique pratiquée durant l'hiver 1979/80 consiste à retrouver les tiques au hasard des échantillons : ceux-ci sont représentés par des parallélépipèdes à base carrée de 50 x 50 x 20-30 cm, coupés en tranches horizontales de 3 cm à l'aide d'une scie. Les résultats obtenus nous ont menés à adopter par la suite une technique différente, celle des tiques "en sacs", décrite ci-dessous (Tableau 12).

M.1.d Tiques en sacs

Pour pallier la maigreur du rendement, une solution s'impose : lâcher des tiques avant l'arrivée de la saison froide, dans un périmètre réduit. Il faut alors prendre les précautions suivantes :

- Effectuer le lâcher suffisamment tôt dans la saison pour être sûr que les tiques aient le temps de gagner leur refuge, avant que le froid ne diminue trop leur motilité.
- Marquer ces tiques, de façon à ne pas mélanger les animaux lâchés

avec les animaux de la nature.

- Limiter la dispersion des tiques lâchées de manière à pouvoir analyser, par la suite, l'ensemble du "territoire d'hivernage".
- S'assurer que les modifications des conditions locales ainsi occasionnées sont minimales.

Trois dispositifs ont été testés :

- 1^o Cloche de plastique, aérée, enfoncée dans le sol.
- 2^o Cylindre ouvert vers le haut, enfoncé dans le sol (tôle zinguée).
- 3^o Sac de fin treillis synthétique (Nybolt réf. ASTM 45-350) contenant un échantillon de sol et remis en place à l'endroit du prélèvement.

Le premier, trop fermé, est soumis à la condensation; le deuxième n'évite pas les fuites et le troisième ne permet pas de respecter la structure originale du sol. Le système définitif est schématisé sur la Fig. 32. Sa mise en place est détaillée sur les Fig. 33-35. Elle a lieu un mois avant le lâcher des tiques, de manière à permettre au sol de reprendre sa structure initiale. Le sac est fermé par une large bande de toile adhésive (Fig. 36).

Toutes les tiques lâchées sont sorties d'élevage de première génération : le stade mis à gorgé pour les obtenir a donc été recueilli dans le Staatswald. On évite ainsi une éventuelle perte des rythmes d'activité naturels par "acclimation" aux conditions de laboratoire. Les individus sont âgés de 1,5 à 3 mois au moment du lâcher.

Afin d'éviter au maximum les déviations de comportement dues à des phénomènes d'agrégation, favorisés par la forte promiscuité (environ 3 dm² de sol par sac), les stades et sexes ne sont pas mélangés. Seuls quelques sacs ont toutefois contenu en commun nymphes gorgées, larves gorgées et larves à jeun (Tableau 13). La Fig. 37 montre la disposition des sacs dans le terrain durant une saison (situation : Fig. 7) et le Tableau 14 donne l'aspect temporel des opérations.

Après l'extraction du sac (Fig. 38) et son ouverture (Fig. 39), la carotte de sol qu'il contient est débitée sur place, chaque rondelle transportée dans un sac plastique fermé (Fig. 40). Ce découpage détermine les strates suivantes :

- 1^o Litière (horizon A₀₀) : couche organique à éléments végétaux reconnaissables, peu fragmentés. Epaisseur : 1-2 cm, prélevée à la main.
- 2^o Sous-litière (horizon A₀) : couche organique à éléments végétaux très fragmentés. Epaisseur : environ 2 cm, sciée au couteau-scie.
- 3^o Sol proprement dit : débité en tranches de 5 cm d'épaisseur, au

couteau-scie, jusqu'au bas de la carotte (4 tranches).

Les rondelles, fractionnées à la main, sont extraites au Tullgren, par séries de 2 ou 4, selon leur épaisseur (M.IV.1.a).

IV.1.e Coupe de sol en terrarium

Un système simple d'observation directe des tiques en hiver a été conçu selon la Fig. 41. Les tiques, marquées (M.I.3), sont posées à la surface de la tranche de sol, puis le dispositif est exposé aux conditions météorologiques naturelles, c'est-à-dire que le terrarium est enterré verticalement, de telle façon que les niveaux de sol correspondent; il peut être retiré à volonté pour observer la progression de chaque tique vers son microhabitat hivernal; malheureusement, la minceur de la tranche (10 mm), nécessaire à la visualisation, ne permet pas d'introduire les horizons A_0 et A_{00} , encore trop structurés.

IV.2 Estivage

Le prélèvement de l'échantillon s'est fait de deux manières :

1^o Procéder comme pour les échantillons d'hiver (M.IV.1.c).

2^o Ne prendre que les deux horizons organiques : A_0 et A_{00} . Le premier est prélevé délicatement à la main; le second peut être enlevé par brossage (brosse raide). De cette manière, 4 m² de sol forestier peuvent être analysés par extraction au Tullgren (M.IV.1.a), les 32 extracteurs contenant chacun 0,25 m² de l'un des deux horizons traités.

Au total, 6 prélèvements du premier type en 1979 et 6 du second en 1980 ont été examinés.

IV.3 Mue et ponte

Pour suivre l'évolution des tiques dès la fin du repas sanguin, deux possibilités sont offertes :

1^o Placer les tiques dans un périmètre étroit et fermé, les laisser muer ou pondre, puis observer l'apparition du stade suivant. Chaque tique n'est ainsi pas suffisamment localisée pour être retrouvée dans la litière du sol forestier. On ne pourra donc pas recueillir de données avant l'activité du stade suivant (M.IV.3.b).

2^o Concevoir un système de repérage permettant de retrouver les tiques individuellement et en tout temps. Elles doivent évidemment conserver toute leur mobilité (M.IV.3.a).

Les deux principes ont été exploités sous les formes suivantes :

M.3.a Tiques en sacs

Les stades gorgés sont simplement enfermés dans des sacs nylon identiques au dispositif d'hiver décrit sous M.IV.1.d. Toutefois, la végétation herbacée sera tondue à l'intérieur du sac, et remplacée par des supports en PVC dur (10 de 10 cm, \emptyset 2 mm pour les futures larves et 5 de 20 cm, \emptyset 3 mm pour les futurs nymphes et adultes). La végétation poussant aussi bien dans le sac qu'à l'extérieur, il sera nécessaire de l'ouvrir quelques fois en cours de saison pour tondre à nouveau. La transparence du treillis nylon est assez bonne pour observer les débuts d'activité sans ouvrir le sac. (Fig. 42)

Nous avons lâché 2 femelles gorgées, 300 nymphes gorgées et 400 larves gorgées le 22.4.1982, puis 400 larves gorgées le 5.5.1982, représentant 6 sacs au total.

M.3.b Technique "d'Ariane"

Chaque individu est muni d'un fil, dont une extrémité est collée au scutum et l'autre attachée à un repère fixe. A partir de ce repère, il est alors facile de retrouver la tique dans la litière en usant de l'astuce du fil d'Ariane. Quelques essais ont montré les modalités pratiques de ce montage (Fig. 43) :

- Repère fixe : baguette de PVC dur, \emptyset 3 mm, longueur 20 cm (plantée dans le sol).
- Attache : sur la baguette à l'aide de toile adhésive; sur la tique grâce à une goutte de colle "adhésive de contact", assez diluée (au toluène), sur le scutum.
- Fil : un seul toron ($\emptyset \approx 50\mu$) d'un fil de nylon qui en comprend deux. Ce mince fil se trouve en mercerie (fil à repriser les bas). Une longueur de 50 cm comprend largement le rayon maximal dans lequel la tique cherche son refuge, tout en l'encombrant au minimum. Cette technique n'est pas applicable aux larves et difficilement aux nymphes (pour des questions de dimensions). Nous avons procédé à trois séries de lâchers de femelles gorgées (24.4.1981, 22.7.1981 et 9.10.1981). La situation de ces expériences est représentée sur la Fig 7.

M.4 Prédation

L'examen des dépouilles abandonnées au bout de leur fil dans la technique "Ariane" (IV.3.b) évoquait fortement la morsure de Coléoptères Carabides ou d'autres Arthropodes à pièces buccales comparables. Une étude complète de la prédation sortant des limites de ce travail, nous nous sommes bornés à vérifier la responsabilité des Carabides dans la prédation constatée lors de différentes expériences de terrain.

Les Carabes sont capturés vivants au Staatswald, grâce à une série de pièges "Barber" (Borcard, 1981) situés selon la carte (Fig. 7), disposés le soir. Le lendemain matin, les pièges sont vidés, les Carabes transférés dans des boîtes de Pétri contenant un papier filtre humide et les proies choisies (Fig. 44). Le comportement du prédateur est alors observé et les restes des tiques examinés, s'il y a lieu.

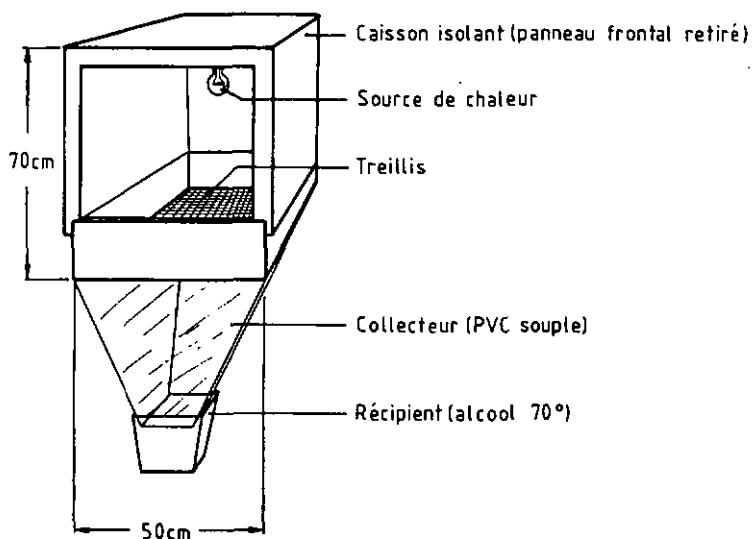


Fig. 31 : Schéma d'un extracteur de Berlese-Tullgren modifié.

	Essais 1980		Essais 1983		Total	
	%	n	%	n	%	n
♀	67	27	64	100	65	127
♂	57	23	58	100	58	123
A	62	50	61	200	61	250
N	51	45	70	100	64	145
L	66	202	61	100	64	302

Tableau 11 : Rendement des extractions en "Tullgren" modifiés.

Profondeur	Volume	Strate positive	Tiques retrouvées
15 cm	38 l	0 - 5 cm 5 - 10 cm	97 *L 1 N
18 cm	23 l	6 - 9 cm	1 N
28 cm	45 l	litière (0-2 cm)	1 N
18 - 30 cm	164 l		
Total	270 l	97 *L + 3 N	

Tableau 12 : Tiques retrouvées dans des échantillons de sol pris au hasard (extraction au "Tullgren" modifié).

* : gorgées

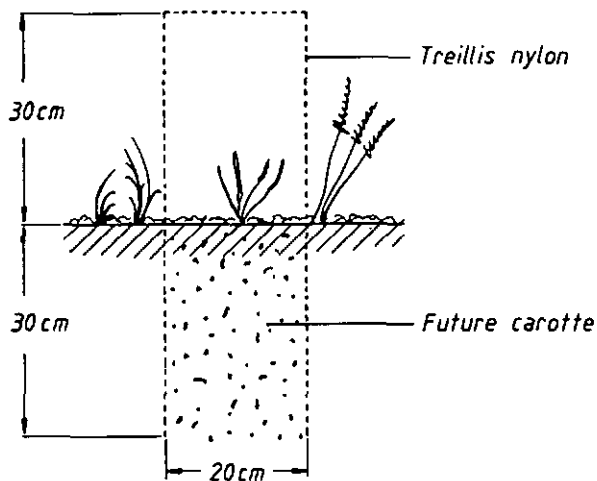


Fig. 32 : Système d'échantillonnage du sol pour déterminer la stratification du gîte hivernal.



Fig. 33 : Le matériel servant à la pose des "sacs".

- 1 : manchons de treillis nylon
- 2 : bêche incurvée
- 3 : tube de mise en place du manchon

Fig. 34 : Le manchon, assujéti au tube, est enfoncé dans la fente cylindrique préforée à l'aide de la bêche spéciale.



Fig. 35 : "Sac" en place, après retrait du tube et fermeture.



Fig. 36 : Un ensemble de "sacs" disposés dans le terrain.

Saison	Stade ou sexe	Nb. individus /sac	Nb. sacs	Nb. individus total	
1980-81	{	♀	20	20	400
		♂	20	22	440
		N	20	22	440
		L	50	22	1100
1982-83	{	♀	20	3	60
		♂	20	3	60
		N	20	3	60
		L	50	3	150
1982-83	{	*L	40	3	120
		*N	30		90
		L	50		150
TOTAL	{	♀		23	460
		♂		25	500
		N		25	500
		L		25	1250
		*N			90
		*L		3	120
		L			150
			Total : 101	3070 individus	

Tableau 13 : Echantillons d'*I. ricinus* placés en sacs pour les différents essais d'hivernage.



Fig. 39 : "Sac" ouvert montrant le treillis nylon et la carotte de sol (côté litière).



Fig. 40 : La carotte de sol est débitée en tranches de 5 cm, selon les différents horizons.

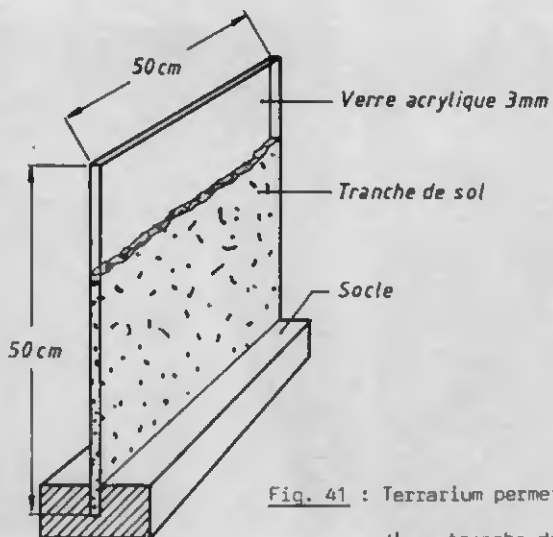


Fig. 41 : Terrarium permettant la visualisation d'une tranche de sol verticale.



Fig. 42 : "Sac" de treillis nylon laissant apparaître les supports en transparence.



Fig. 43 : Femelle gorgée montrant le fil, collé sur le scutum, et un début de ponte.



Fig. 44 : Carabe (ici *Carabus coriaceus*) dans une boîte de Pétri, en présence des trois stades gorgés d'*I. ricinus*.

V.1 Lâchers de tiques marquées

Pour avoir une première idée des déplacements horizontaux des adultes, on a procédé au lâcher de 24 ♀ et 24 ♂, marqués d'une tache bleu vif. Trois fois par semaine, toute la végétation du périmètre est fouillée par observation directe et les adultes prélevés au fur et à mesure, dans un rayon de 3 m.

V.2 "Tiquodromes" (enceintes virtuelles à choix de hauteurs)

Par la suite, le déplacement individuel des adultes a pu être suivi dans les tiquodromes (M.III.9) : les relevés successifs mentionnent en effet chaque support par numérotation (ainsi localisable).

V.3 Femelles "en fil d'Ariane"

La migration des femelles gorgées se limite à la recherche d'un endroit adéquat pour la ponte. Elle a donc pu être suivie grâce au système "Ariane" (M.IV.3.a).

La compréhension de problèmes écologiques en général implique la connaissance du climat à plusieurs échelles : climat régional, local ou microclimat. Nous avons donc cherché à réunir le maximum de données sur ces trois plans qui, dans notre cas, correspondent aux situations suivantes :

- 1^o Climat régional : mesurable sur le Plateau Suisse, dans la région des trois Lacs (Morat, Biennne et Neuchâtel).
- 2^o Climat local : mesuré dans la forêt du Staatswald, selon la technique standard (M.VI.2).
- 3^o Microclimat : met en évidence les variations de facteurs météorologiques, à l'intérieur du Staatswald, selon les strates de la végétation et du sol.

VI.1 Enregistrements officiels

Repris des Annales de l'Institut météorologique suisse et de Jornod (1979 à 1983), ils concernent les stations de Neuchâtel, Witzwil et Chiètres (Fig. 5).

VI.2 Enregistrements personnels permanents

Ils sont recueillis dans une petite station sise en pleine forêt (Fig. 7) qui abrite les éléments suivants :

- 1 hygrographe Haenni (réf. 310).
- 1 barographe Haenni (réf. 565).
- 1 thermo-humectographe Bazier (réf. B3) avec pluviomètre.

Ces trois appareils, placés à 1,5 m du sol, produisent les enregistrements hebdomadaires continus classiques.

VI.3 Mesures microclimatiques sporadiques

- Température du sol : thermomètre électrique Néo-Pyro (réf. Type F) et un enregistreur tri-sonde à mercure Lambrecht (réf. 258 Ua)
- Vitesse du vent : anémomètre thermique Lambrecht (réf. 641 N).
- Humidité relative : sondes Rotronic (réf. LHH et KHH) reliées, pour la lecture directe, à l'hygromètre Rotronic (réf. Type B) ou, en continu, à l'enregistreur Jacquet (réf. KSD 306) par l'entremise d'une boîte de transmission Rotronic (réf. IMST 20). Les sondes, travaillant sur le principe d'un condensateur à capacité dépendant

du degré de saturation de l'air, ont un domaine de mesure limité entre 10 et 95 %, une humidité supérieure entraînant des risques de condensation, mal tolérée par la sonde.

Des enregistrements psychrométriques ont également été réalisés à l'aide d'un enregistreur Grant (réf. D) permettant l'entrée de 28 sondes de température. Le montage employé est décrit en détail dans Auroi (1980).

- Température de l'air : 4 sondes reliées à l'enregistreur Jacquet.
- Enregistreur Jacquet : doté de 6 entrées explorées séquentiellement par cycle d'une durée choisie entre 12 et 216 secondes, il doit être alimenté en 220 V, ce que nous réalisons dans le terrain grâce à un petit groupe électrogène Honda (réf. E 300), situé à bonne distance des sondes. Les résultats sont obtenus sous forme de "courbes" point par point de couleurs différentes pour chaque entrée.

Afin d'obtenir les mesures microclimatiques dans la couche de végétation fréquentée par les tiques, nous disposons les éléments suivants dans le terrain (Fig. 45) :

- 1 enregistreur Jacquet avec 4 sondes de température et 2 d'humidité relative.
- 2 hygromètres Rotronic.
- 1 anémomètre thermique.

VI.4 Stockage des données

Tous les enregistrements sont stockés dans l'ordinateur, sous forme de fichiers qui pourront ensuite être directement traités. Le Tableau 15 présente les données entrées pour chaque type de facteur. Toutes sont directement lues sur les bandes d'enregistrement, à l'exception des moyennes. Afin d'employer le mode de calcul le plus rationnel, nous avons procédé à quelques essais préliminaires sur les échantillons représentatifs des différentes saisons : la comparaison entre les moyennes à 2, 3, 4 et 12 termes journaliers nous a conduits à employer 4 points de mesures à 3, 9, 15 et 21 h, ou 4, 10, 16 et 22 h en heure civile d'été (dès 1981). Des essais de calculs de moyennes à 3 termes pondérés de divers facteurs n'ont jamais égalé le calcul à 4 termes non pondérés. Le Tableau 16 montre les écarts moyens entre les moyennes à 2, 3, 4 et 12 points journaliers : compte tenu de la précision de mesure des appareils employés, l'exactitude de nos moyennes peut être considérée comme tout-à-fait satisfaisante pour la température et l'humidité. Elle le sera à plus forte raison pour la pression, celle-ci présentant des courbes plus régulières (et souvent plus plates).

V.5 Exploitation informatique

Un des buts de base du travail étant de mettre en relation le comportement de quête avec les éléments météorologiques, nous avons dû envisager une méthode statistique capable de prendre en compte les 20 types d'observation concernant les tiques et les 171 facteurs météorologiques mesurés ou calculés (Tableau 17). La sélection de facteurs météorologiques est en effet toujours une tâche ardue et malheureusement non dépourvue d'un caractère arbitraire. C'est pourquoi nous avons décidé d'en tester un maximum, puis d'en extraire les plus significatifs, à l'examen :

- 1^o Des matrices de coefficients de corrélation.
- 2^o Des régressions linéaires multiples "pas à pas".

Nous avons ensuite cherché à expliquer les 20 types d'observations concernant les tiques en fonction de ces facteurs, à l'aide de nouvelles régressions.

Finalement, nous avons retraité certaines observations (nombres d'individus de chaque stade, nouvellement observés ou non) après leur transformation quadratique, logarithmique, ou séparation en deux phases (selon la phénologie de l'espèce : voir R.V.3).



Fig. 45 : Equipement météorologique pour les mesures microclimatiques sporadiques : hygromètre, anémomètre et enregistreur "Jaquet" pour la température et l'humidité relative.

	Temp.	Hr	Pression	Pluie
Moy	+	+	+	
Min	+	+	+	
Max	+	+	+	
Amplitude	+	+	+	
Total				+
Tendance			+	

Tableau 15 : Facteurs météorologiques entrés dans l'ordinateur.

Amplitude = Max - Min

Tendance : croissante, décroissante ou stationnaire

Nb de termes	$\Delta T \pm S [^{\circ}C]$	$\Delta Hr \pm S [\%]$
2	0,35 \pm 0,30	4,65 \pm 1,95
3	0,54 \pm 0,30	2,33 \pm 1,59
4	0,13 \pm 0,19	0,93 \pm 0,80

Précision de

mesure	$\pm 0,5$	$\pm 2,5$
lecture	$\pm 0,5$	± 1

Tableau 16 : Précision du calcul de la moyenne selon le nombre de termes employés.

$\Delta T = |(Moyenne \text{ à } n \text{ termes}) - (Moyenne \text{ à } 12 \text{ termes})|$
 $s = \text{écart-type}$

Intervalle précédant le relevé considéré

1 jour

0-2

0-3 0-7 7-14 14-21 21-28

Nb. facteurs

Mesure Jour du relevé Jour précédant le relevé

T	Mo, Mi, Ma	Stress	Mo, Mi et Ma absolus
Hr	Stress		Mi et Ma journaliers moyens
			Ma journalier le plus petit
			Mi journalier le plus grand
			Mo journalière le plus petite
			Mo journalière le plus grande

T : 59
Hr : 59

P	Mo	Stress	Mo générale
	Écart maximal		Total des écarts maximaux (valeurs absolues)
			Mo des écarts maximaux journaliers
			Écart journalier le plus petit
			Écart journalier le plus grand
			Mo journalière le plus petite
			Mo journalière le plus grande

46

Pl	To	To général	7
----	----	------------	---

Total 171

Tableau 17 : Facteurs météorologiques mesurés et calculés proposés comme variables explicatives du comportement dans l'activité de quête.

Mo : moyenne	T : température [°C]	Stress : coefficient de stress (peut prendre
Mi : minimum	Hr : humidité relative [%]	3 valeurs : courbe plate, courbe
Ma : maximum	P : pression atmosphérique [mb]	sinusoïdale habituelle, courbe
To : total	Pl : pluviosité [mm]	à variation(s) brusque(s)

La résistance aux températures hivernales peut facilement être testée en laboratoire, en fonction des facteurs suivants :

- 1° Température.
- 2° Stade évolutif et sexe des tiques.
- 3° Etat physiologique : gorgé ou à jeun.
- 4° Rythme d'exposition au froid, c'est-à-dire alternance de périodes chaudes et froides.

Les tiques sont obtenues d'élevage de première génération, à partir de femelles récoltées au Staatswald. Elles sont introduites dans l'expérimentation à l'âge d'un mois, ce qui garantit que la période de repos succédant à la mue ou à l'éclosion est révolue.

Les températures moyennes de $-4,5^{\circ}\text{C}$ ($-2,5^{\circ}$ à -6°), $-10,5^{\circ}\text{C}$ (-8° à -14°) et -36°C (-34° à $-37,5^{\circ}$) sont obtenues dans trois congélateurs.

Les tiques sont disposées dans les boîtes d'élevage traditionnelles (M.I.2), par lots de 100 larves à jeun, ou de 50 larves gorgées, ou de 50 nymphes à jeun, ou de 25 nymphes gorgées, ou de 25 adultes, ou de 1 femelle gorgée par tube.

Le rythme est obtenu par l'alternance de la période au congélateur de 1, 4, 16 ou 32 jours, puis d'une période de 6 heures au frigo (4°C) et d'une autre de 6 heures à température ambiante du laboratoire (21°C). A ce moment, toutes les tiques vivantes sont complètement sorties de la léthargie qu'a pu induire le séjour au froid : elles se mettent en mouvement au moindre dérangement (par exemple manipulation du tube), ce qui permet la mesure de la mortalité. Elles sont alors réexposées 1, 4, 16 ou, respectivement 32 jours à basse température. Ainsi, chaque lot ne subit jamais qu'un seul type de rythme ne l'exposant qu'à une seule basse température. Les échantillons testés comprennent chaque fois 100 individus, à l'exception des femelles gorgées pour lesquelles nous nous sommes limités à 10.

RESULTATS

Connaissant le climat régional (voir M.II.4), nous nous attacherons à décrire les années 1980, 81 et 82, qui virent se dérouler l'essentiel de nos expériences de terrain. Ensuite, nous montrerons en quoi le climat local du Staatswald se différencie du climat régional. Finalement, nous tenterons de mettre en évidence les conditions privilégiées régnant dans le sol et les strates basses de la végétation où les tiques séjournent : le microclimat.

I.1 Climat régional

Les mesures effectuées par l'Observatoire de Neuchâtel montrent que les années 80, 81 et 82 se différencient quelque peu de la moyenne : toutes trois présentent une insolation déficitaire et un excès de précipitations. En revanche, 1980 fut une année assez froide à l'inverse de 1981 et 1982, assez chaude et chaude respectivement. Le Tableau 16 indique les valeurs de ces mesures, ainsi que quelques autres, par ailleurs proches de la normale (N.B. : les saisons sont définies avec un mois de retard sur l'usage météorologique conventionnel, cette liberté prise en relation avec la phénologie d'*I. ricinus*.).

I.2 Climat local

Signalons tout d'abord que les mesures de précipitations effectuées à l'intérieur du Staatswald n'ont pu être employées : l'effet alternatif "de déversoir" ou "de parapluie" joué par les arbres a eu pour conséquence une pluviosité évidemment aberrante (Tableau 19). Nous avons adopté les mesures de Witzwil (coord. : 204,0/571,2 Fig. 7), station proche et de géographie comparable.

Les climatogrammes (Fig. 46 et 47) nous montrent que :

- La température est constamment un peu plus faible au Staatswald qu'à Neuchâtel (8,0 au lieu de 9,6°C sur l'année), la différence s'accroît en été, et s'estompant en hiver. La carte des niveaux thermiques de la Suisse (Schreiber, 1977) montre d'ailleurs un déficit annuel de 1°C environ pour la région du Grand Marais en général.
- La pluviosité y est légèrement inférieure en moyenne (1.055 mm au lieu de 1.140 mm) et se distingue, en août, par un excès probablement dû aux orages plus fréquents dès que l'on s'éloigne de la proximité directe du lac.

L'humidité relative sous couvert forestier est nettement supérieure à celle d'un milieu ouvert, comme nous le constatons sur le Tableau 20. L'effet

"saturateur" de la forêt est particulièrement efficace en été où les minima journaliers ne sont guère inférieurs aux moyennes de milieu ouvert.

Dans la chênaie de Chaumont, l'humidité relative est à peine inférieure à celle du Staatswald, bien qu'il s'agisse d'une forêt d'apparence sèche : une période estivale de 40 jours de mesures n'accuse en moyenne que 3 %, respectivement 2 % de déficit sur la moyenne et le minimum journaliers (Tableau 21).

Comme nous l'avons dit plus haut (R.I.1), la pression "régionale" des années 1980-82 ne s'est guère distinguée de la normale. La Fig. 48 indique que la pression locale ne s'écarte de celle de Neuchâtel que de ± 1 mb, en moyenne mensuelle, le Staatswald ne montrant ainsi aucune particularité à cet égard, les amplitudes étant par ailleurs du même ordre de grandeur.

Nous relèverons donc ce fort tamponnage des conditions hydriques de l'air, par un couvert forestier de nature variable, comme un élément clef des conditions météorologiques subies par *I. ricinus* dans ses phases de quête.

I.3 Microclimat

Il s'agit ici d'appréhender les conditions particulières correspondant aux différentes localisations des tiques. Pratiquement, nous avons procédé à des enregistrements compris entre 0 et 150 cm du sol, les enregistrements traditionnels prenant le relais à cette dernière hauteur. Les strates supérieures du sol ont également été prospectées. Les mesures ont porté sur la température, l'humidité et le vent.

Afin de mieux en comprendre l'évolution, nous les examinerons au long d'un jour type :

- La vitesse du vent est évidemment considérablement réduite en milieu forestier, comme en témoigne la Fig 49. Cependant, on peut enregistrer de grandes différences locales de la vitesse du vent, et ceci pour deux raisons : à l'échelle où nous travaillons, toutes les petites turbulences engendrées par la végétation sont ressenties et les courants de convection, pris en compte vu la nature de la sonde, s'y additionnent sans pouvoir être discriminés. Du point de vue quantitatif, nous relevons des vitesses moyennes de l'ordre de 0,2 m/s et plus : dans ces conditions, les psychromètres dans l'enregistreur "Grant", qui ne sont pas ventilés artificiellement, accusent une erreur de 0 à + 10 % (Auroi, 1979), d'autant plus forte que le taux d'humidité est faible.

- La Fig. 50 montre l'évolution de l'humidité relative à différents niveaux : toujours très élevée près du sol, elle diminue rapidement pour se tenir dans

une bande relativement étroite à une hauteur comprise entre 10 et 50 (voire 100) cm. Plus haut, elle marque une seconde étape vers un régime plus contrasté. Il convient donc de distinguer trois zones (Fig. 51):

- 1° La zone voisine du sol (a, quelques cm), sous constante influence de son évaporation : l'humidité y reste supérieure à 90 %.
- 2° La zone de végétation (b, strate herbacée) où l'humidité décroît avec la hauteur, mais reste tamponnée par la densité de la végétation.
- 3° La zone "libre" (c), c'est-à-dire en dehors de la couche végétale continue : en dehors de l'influence du sol et de l'évapo-transpiration, soumise de surcroît à un meilleur brassage de l'air, l'humidité y est nettement inférieure.

Les fluctuations journalières de ces trois zones obéissent au même schéma : décroissance dès 8 à 10 h., minimum après la mi-journée, rétablissement du maximum entre 24 h. et 2 h. du matin (petit matin pour la troisième zone). Cependant, plus on s'éloigne du sol, plus la période sèche s'étale, passant facilement de 8 h. dans la première zone à 16 h. dans la troisième. Compte tenu de la date, ces durées varient, mais restent calquées sur le même schéma.

- La température ne se différencie pas aussi nettement selon la hauteur : La Fig. 52 montre que les mesures de 10 à 150 cm sont voisines, les extrêmes s'accroissant légèrement avec la hauteur. Seule la température à 2 cm s'en distingue; son amplitude est restreinte aux deux bouts par l'influence régularisante du sol : rafraîchissement par évaporation dans l'après-midi, réchauffement par accumulation au cours de la nuit. Les gradients sont donc très plats si l'on exclut le premier point à 2 cm du sol (Fig. 53).

- La température régnant dans les couches superficielles du sol a été suivie en permanence durant 10 mois (janvier à octobre 1982). Les niveaux explorés étaient la litière, la sous-litière (A₀) à 2 cm et le sol proprement dit à 5 cm de profondeur (Tableau 22). A l'inverse de ce que l'on observerait en milieu ouvert, la moyenne générale est légèrement inférieure à celle de l'air; ce décalage s'accroît lorsqu'on s'enfonce. Mais c'est au niveau des amplitudes journalières que l'on peut faire des constatations intéressantes (Fig. 54) : rapidement amorties en profondeur, elles sont inférieures à celles de l'air dès 2 cm. Dans la litière, au contraire, elles prennent de vastes proportions, en moyenne comme en maxima (jusqu'à 25 et 37°C, respectivement !). Autre fait remarquable : si la courbe de l'air est assez amortie, celles de la litière et du sol (2 cm) montrent un pic très accentué en avril-mai : en effet, la végétation peu développée et le fort ensoleillement permettent au sol de capter un maximum de chaleur. Dès juin, les amplitudes sont fortement

réduites, malgré des durées d'ensoleillement plus grandes : le sol est désormais ombragé par le couvert végétal, arborescent en particulier.

- En ce qui concerne l'humidité relative du sol, nous ne présentons pas de graphique ou tableau : en effet elle se tient toujours proche de la saturation, quelles que soient l'heure du jour et la profondeur considérées. Dans la litière, elle est toutefois influencée par la nature du substrat qui peut la faire descendre à 95 % vers 16 h. en été.

En conclusion :

- Du point de vue régional, les années d'études s'écartent peu de la moyenne et ne nécessitent pas une attention particulière à cet égard.
- Du point de vue local, c'est le tamponnage hydrique de l'atmosphère du sous-bois qui est l'élément clef de la météorologie.
- Du point de vue microclimatique, le tamponnage hydrique s'accroît près du sol (strate herbacée). La température montre cette caractéristique uniquement tout près du sol (2 cm). Dans le sol lui-même, l'humidité est toujours proche de la saturation, mais la température présente des variations journalières considérables, dont l'amplitude est maximale dans la litière. Cette strate devra donc être considérée avec une attention particulière, en ce qui concerne la biologie des phases endogées d'*I. ricinus*.

	I	II	III	Hiver	IV	V	VI	Print.	VII	VIII	IX	Été	X	XI	Autom.	Année		
Température moyenne [°C]	80	0.0	4.0	5.5	3.2	7.2	11.9	14.6	11.2	16.3	18.9	15.8	17.0	9.3	3.3	0.0	4.2	8.9
	81	-1.0	-0.3	7.4	2.0	10.7	12.6	16.6	13.3	17.4	19.3	15.5	17.4	10.0	4.8	1.7	5.5	9.6
	82	1.8	1.5	4.7	2.7	8.9	13.8	17.7	14.9	20.3	17.8	16.5	18.2	10.1	5.8	3.8	6.6	10.2
1901-1980	0.0	1.2	4.8	2.0	8.8	13.3	16.6	12.9	18.6	18.0	14.7	17.1	9.4	4.4	1.2	5.0	9.2	
Insolation	80	45	90	106	241	154	187	143	430	170	241	210	621	99	43	42	184	1530
[h] total	81	42	92	90	224	174	135	190	499	152	261	103	516	68	112	29	209	1448
	82	22	65	118	205	246	214	165	625	207	167	164	538	59	39	50	148	1516
1931-1980	38	77	138	253	173	204	228	605	249	224	166	639	100	45	31	176	1673	
Pluviosité	80	101	70	93	264	34	106	157	297	101	98	32	231	138	46	78	262	1054
[mm] total	81	127	43	126	296	11	150	71	232	77	39	112	228	164	59	234	457	1213
	82	94	33	101	228	15	61	147	223	118	159	66	343	161	77	142	380	1174
1901-1980	77	69	68	214	64	79	97	240	89	104	84	277	73	89	83	245	976	
Jours de brouillard	80	1	4	2	2	2	2	2	2	3	3	3	2	5	4	2	21	
[Jour] total	81	1	5	8	8	8	8	8	8	8	8	8	1	4	2	6	17	
	82	9	9	18	18	18	18	18	18	18	18	18	5	5	1	4	5	28
Jours d'été (Tmax ≥ 25°C)	80							3	3	3	7	13	1	21			24	
[Jour] total	81							1	5	6	10	17	1	28			34	
	82							3	11	14	19	8	3	30			44	
Jour de gel (Tmax ≤ 0, Tmin < 0°C)	80	12	6	3	21									7	13	20	41	
[Jour] total	81	13	19	3	35									10	11	21	56	
	82	3	9	4	16									6	6	6	22	

Tableau 18 : Principales caractéristiques météorologiques régionales des années 1980-1982 (mesures de l'Observatoire de Neuchâtel).

	1 9 8 1		1 9 8 2	
[mm]	Witzwil	Staatswald	Witzwil	Staatswald
Janvier	97	» 56	95	» 44
Février	36	» 19	21	= 21
Mars	124	» 82	86	> 62
Avril	8	= 2	7	= 3
Mai	146	» 98	50	> 34
Juin	39	= 41	134	> 115
Juillet	77	= 81	113	= 102
Août	34	> 27	150	= 156
Septembre	89	> 78	52	< 61
Octobre	152	» 67	149	= 141
Novembre	46	» 15	70	> 61
Décembre	171	» 74	121	» 84
Année	1021 » 640		1048 » 884	

Tableau 19 : Pluviométrie comparée entre les mesures de Witzwil, à ciel ouvert et celles du Staatswald, sous couvert forestier.

- ≈ : comparable
- > : plus grand
- » : beaucoup plus grand

(mm) PRECIPITATIONS

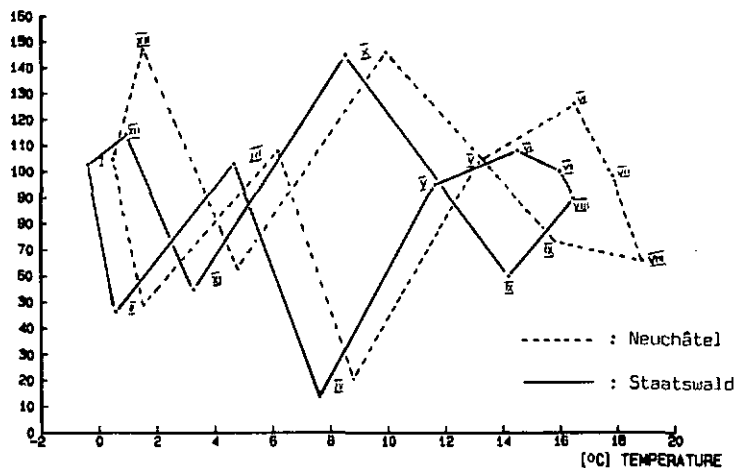


Fig. 46 : Climatogrammes de Neuchâtel et du Staatswald, calculés sur 3 ans (1980-1982).

(mm) PRECIPITATIONS

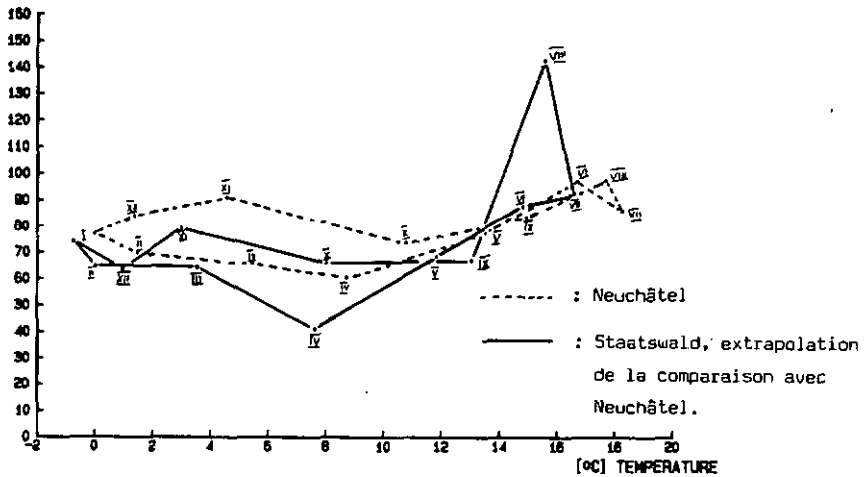


Fig. 47 : Climatogrammes de Neuchâtel et du Staatswald, calculés de 1901-1980.

[%]	1 9 8 0		1 9 8 1		1 9 8 2		Moy. 80-82	
	Neuch.	Staatsw.	Neuch.	Staatsw.	Neuch.	Staatsw.	Neuch.	Staatsw.
Janvier	84	89	79	88	84	94	82	90
Février	82	89	73	84	80	91	78	88
Mars	76	84	68	86	68	83	71	84
<u>HIVER</u>	81	87	73	86	77	89	77	87
Avril	69	75	67	72	53	68	63	72
Mai	68	78	73	84	60	79	67	81
Juin	72	89	68	84	64	89	68	87
<u>PRINT.</u>	70	81	69	80	59	79	66	80
Juillet	69	90	69	89	62	91	67	90
Août	67	89	64	85	64	93	65	89
Septembre	70	91	75	94	68	94	71	93
<u>ETE</u>	69	90	69	86	65	93	68	91
Octobre	76	94	76	92	77	95	76	94
Novembre	80	91	76	90	76	94	77	92
Décembre	82	91	81	92	72	91	78	91
<u>AUTOMNE</u>	79	92	78	91	75	93	77	92
Année	75	88	72	87	69	88	72	88

Tableau 20 : Humidité relative à Neuchâtel, en milieu ouvert et au Staatswald, sous couvert forestier.

Jour	Mois	Moyenne			Minimum		
		Chaumont	Staatswald	Différence	Chaumont	Staatswald	Différence
21	7	89	93	-4	68	72	-4
22	7	93	95	-2	55	69	-4
23	7	93	94	-1	65	71	-6
24	7	100	99	1	100	94	6
25	7	100	100	0	100	99	1
26	7	99	98	1	90	92	-2
27	7	95	93	2	87	80	7
28	7	89	90	-1	72	70	2
29	7	88	94	-6	76	80	-4
30	7	87	95	-8	67	70	-3
31	7	98	96	2	84	85	-1
1	8	85	90	-5	57	64	-7
2	8	90	94	-4	73	78	-5
3	8	98	97	1	90	88	2
4	8	99	98	1	98	98	0
5	8	91	90	1	58	68	0
6	8	99	98	1	86	94	-8
7	8	100	97	3	99	75	24
8	8	98	96	2	93	87	8
9	8	90	94	-4	75	70	5
10	8	82	93	-11	62	67	-5
11	8	88	93	-5	66	71	-5
12	8	78	87	-9	50	69	-19
13	8	82	97	-15	56	88	-32
14	8	71	84	-13	61	66	-5
15	8	92	94	-2	76	81	-5
16	8	99	96	3	98	86	12
17	8	91	90	1	71	65	6
18	8	78	90	-12	45	69	-24
19	8	76	84	-8	53	60	-7
20	8	100	98	2	81	94	-13
21	8	93	88	5	78	62	16
22	8	82	91	-9	58	61	-3
23	8	80	93	-13	58	71	-13
24	8	82	88	-6	64	60	4
25	8	87	96	-9	65	77	-12
26	8	91	96	-5	57	57	0
27	8	100	99	1	99	94	5
28	8	99	98	1	98	94	4
29	8	91	91	0	76	71	5
Moyenne		90.5	93.5	-3.1	74.7	76.7	-2.0

Tableau 21 : Humidité relative de l'air sous deux couverts forestiers différents : à Chaumont et au Staatswald.

(mb) PRESSION

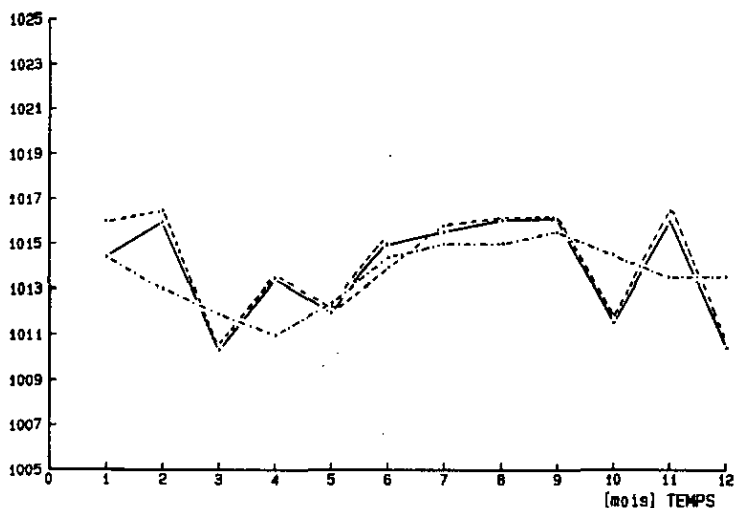


Fig. 48 : Pression atmosphérique à Neuchâtel et au Staatswald, moyennes mensuelles.

..... : Neuchâtel, 1901-1980 ——— : Staatswald, 1980-1982
- - - - : Neuchâtel, 1980-1982

(m/s) VITESSE

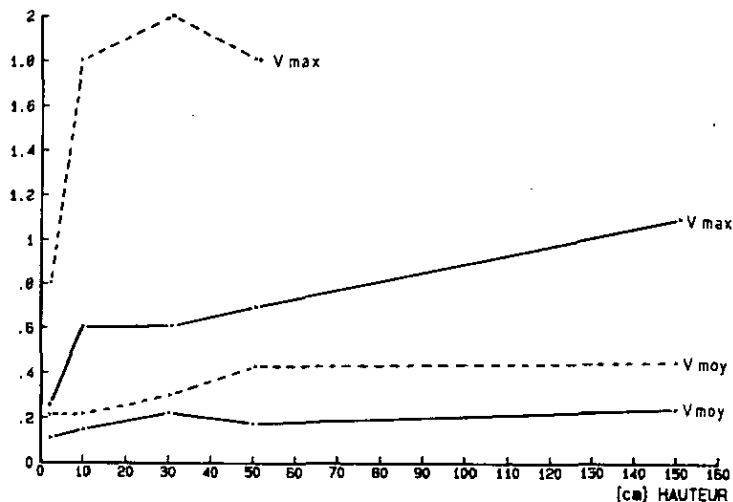


Fig. 49 : Gradients de vent entre 2 et 150 cm au-dessus du sol (7.07.80).

- - - - : milieu ouvert ——— : forêt

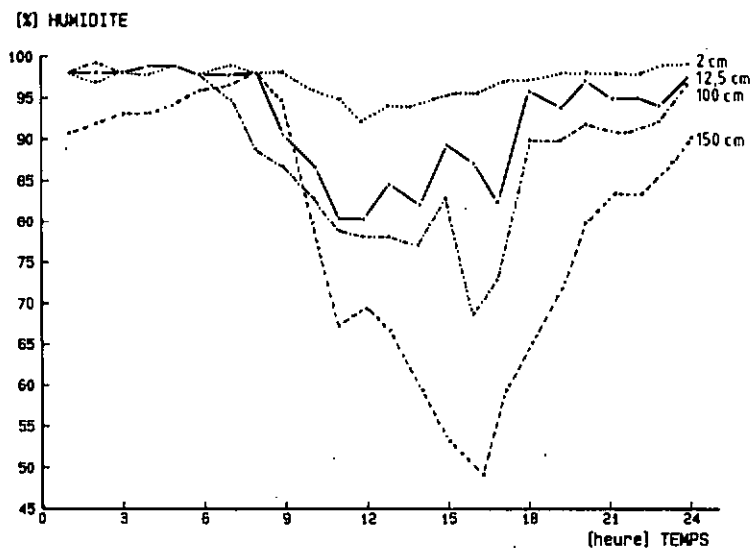


Fig. 50 : Evolution de l'humidité relative dans les strates herbacée et arbustive sur 24 heures (3.06.80).

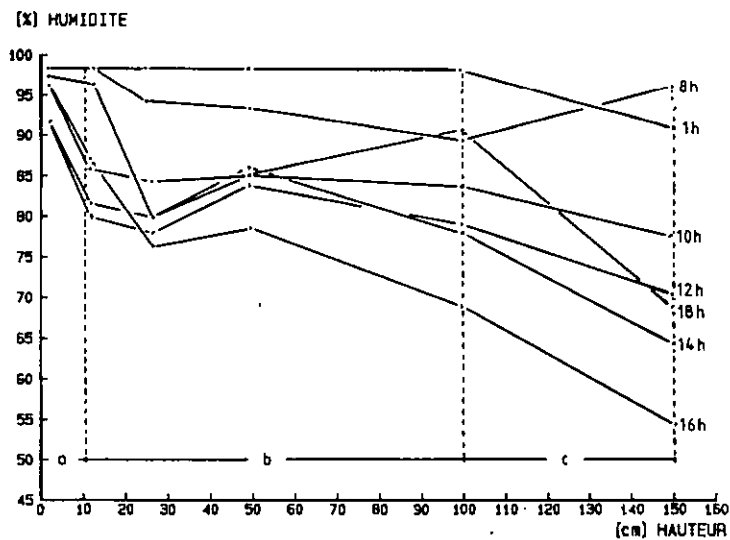


Fig. 51 : Gradients d'humidité relative entre 2 et 150 cm au-dessus du sol (3.06.80; explications dans le texte).

[°C] TEMPERATURE

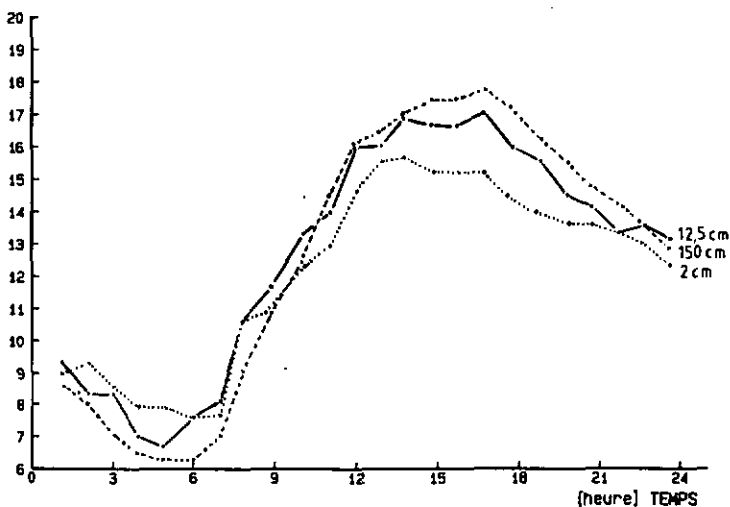


Fig. 52 : Evolution de la température dans les strates herbacée et arbustive sur 24 heures (3.06.80).

[°C] TEMPERATURE

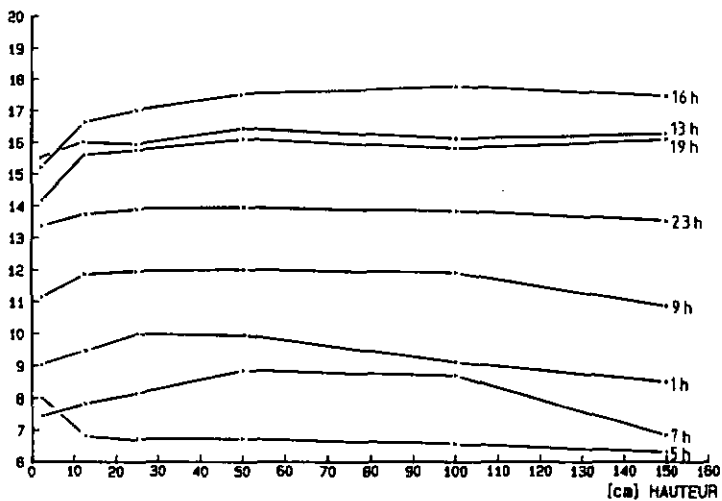


Fig. 53 : Gradients de température entre 2 et 150 cm au-dessus du sol (3.06.80).

[°C]	air	litière	sol 2 cm	sol 5 cm
Janvier	0.8	-1.5	-1.4	-0.9
Février	0.4	-0.6	-0.8	0.1
Mars	3.8	2.1	2.1	2.3
Avril	7.7	7.6	8.2	6.9
Mai	12.4	12.4	12.4	11.0
Juin	15.8	15.7	15.4	14.5
Juillet	17.9	18.1	17.6	16.6
Août	15.8	16.0	15.8	15.2
Septembre	14.9	14.2	14.0	13.6
Octobre	9.1	8.2	8.1	8.4
Moyenne	9.86	9.22	9.14	8.77

Tableau 22 : Température du sol à différents niveaux (moyennes mensuelles).

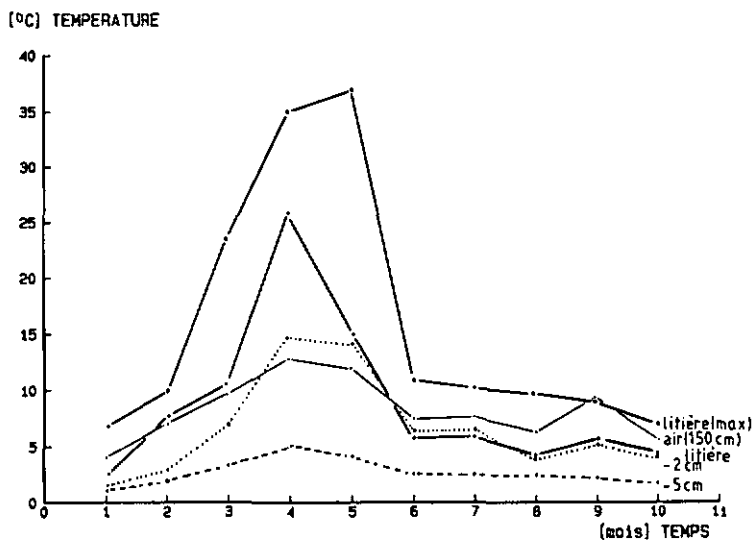


Fig. 54 : Amplitude journalière de la température du sol (moyenne mensuelle).

Nous ne nous étendrons pas sur ce chapitre, puisqu'il est très rapidement apparu que les tiques pouvaient se satisfaire d'à peu près n'importe quel promontoire : c'est précisément ce qui a permis d'employer divers supports artificiels avec succès.

II.1 Supports naturels

Un regard sur les relevés phytosociologiques (M.II.5) montre immédiatement qu'une analyse de chaque espèce en tant que support n'est pas envisageable dans le cadre de cette étude, mais l'observation régulière du terrain a mené aux constatations suivantes :

- Tant les espèces ligneuses que non ligneuses sont exploitées.
- Les champignons ou les mousses peuvent aussi servir de supports.
- La taille totale du végétal n'est pas un critère de choix.
- Ni le stade de végétation (ou de maturité) ni l'état de santé du végétal n'interviennent.
- Une plante morte, même lorsqu'elle n'est plus sur pied, est encore un support valable.

II.2 Supports artificiels

Expérimentalement dans le terrain, les tiques n'ont pas montré de distinction entre les supports proposés suivants :

- Bois morts
- Baguettes de verre
- Baguettes de plastique
- Baguettes de hêtre
- Tiges de cuivre peint ou brut (oxydé)
- Tiges de roseau ($\emptyset \approx 1$ cm)
- Tiges de bambou ($\emptyset \approx 1,5$ cm)
- Hampe (paille) de *Bromus erectus*

Ceci nous a incités à adopter un système de supports universels, peints en couleur claire pour repérer plus facilement la tique. Cette couleur pouvant avoir une influence sur le choix de la tique, nous avons usé d'un lot de montoirs jaunes et d'un autre de montoirs blancs : les tiques occupent les montoirs blancs à 47 % ($\eta = 102$), ce qui n'est pas statistiquement différent de 50 % ($\epsilon = 0,61$, $P > 95$ %). Les deux couleurs testées peuvent donc être considérées comme équivalentes.

En conclusion, tous les supports naturels ou "artificiels" examinés portaient des tiques. Cette affirmation ne signifie toutefois pas que celles-ci choisissent n'importe quel support au hasard, comme nous le verrons plus loin, mais seulement que tous les types de supports sont susceptibles d'être employés par les tiques prises dans leur ensemble.

Ce problème a été examiné grâce à cinq méthodes différentes se basant sur la capture, ou sur l'observation avec ou sans dispositifs expérimentaux.

III.1 Observation directe

Réalisée sur trois zones échantillons non modifiées (A, B et C de 2 m² chacune), elle a lieu sur les tiques en place, non marquées. Le nombre d'observations figurant au Tableau 23 correspond donc à un nombre plus faible d'individus. Deux caractéristiques intéressantes se dégagent :

- 1° Les adultes se trouvent plus haut que les immatures (10 - 50 cm contre 7 - 11).
- 2° Leur altitude de quête varie beaucoup d'une zone à l'autre (les moyennes diffèrent significativement, comme le prouve le test de comparaison : $P < 0,00001$).

III.2 Brouette

Pour étoffer ce panorama, nous présentons immédiatement les résultats obtenus grâce à la "brouette" (M.III.4) : Tableau 24.

- Les adultes sont significativement plus haut que les nymphes ($P < 10^{-9}$) avec les moyennes respectives de 45 et 30 cm environ. Cependant leurs extrema sont pratiquement semblables et correspondent à ceux du domaine de mesure de la brouette : il est donc probable que les extrema réels ne sont pas atteints par l'emploi de cette méthode. En effet, nous avons observé dans la nature 1 ♀ à 130 cm, 1 ♂ à 170 cm et 1 N à 180 cm de hauteur !

- Si les moyennes diffèrent dans chacune des trois zones (D, E et F), la différence n'est significative que dans un cas (nymphes des zones D et E). Compte tenu de l'observation directe (III.1), ceci nous incline à penser que les différences entre biotopes s'estompent d'autant plus que la taille du terrain augmente (à condition qu'il reste homogène). C'est donc l'échantillonnage du biotope, et non celui de la tique, qui est primordial.

Dans une telle situation, il est impossible de savoir si, à l'intérieur d'un biotope, ce sont les variations locales de la hauteur de végétation (strate herbacée) ou des différences de microclimat qui conduisent aux différences de hauteurs de quête. Nous mesurerons en effet, dans un cas comme dans l'autre, des moyennes comparables dans les différentes stations, mais accompagnées d'écart-types considérables. C'est ce qui nous a conduits à

adopter une stratégie d'expérimentation ayant recours à de petites surfaces, avec des tailles de supports connues et constantes. Seul le biotope (donc le microclimat) varie : ce sont nos "tiquodromes" (III.8 et III.9) dont voici les résultats.

III.3 Enceintes à choix de hauteurs (tiquodromes)

Deux manières de calculer les hauteurs de quête s'offrent d'emblée : considérant un stade, on peut les mesurer sur une observation par individu, par exemple la première (celle où le marquage est effectué), ou sur l'ensemble des observations. Dans ce dernier cas, il est clair que les individus sont représentés par des nombres variables d'observations, dépendant de leur durée d'activité totale. La première méthode révèle la hauteur des tiques peu après leur mise en quête, donc susceptible de se modifier. La seconde donne une image de l'occupation verticale de la végétation sur l'ensemble de la saison et de la population. En revanche, si nous voulons caractériser le choix de la hauteur de quête, il nous faut calculer tout d'abord la hauteur moyenne de chaque individu (le marquage nécessaire n'ayant pu être effectué que sur les adultes, les immatures ne sont présentés que par les deux premières méthodes : Fig. 55 à 58). Nous y constatons que :

- 1° Les distributions obtenues diffèrent avec la méthode.
- 2° La distribution au marquage ne correspond pas à celle que l'on observe au cours de la saison et s'en distingue par un aspect plus aléatoire. Les tiques se déplacent par la suite pour trouver la situation qui leur convient, suggérant par là un choix empirique : le support est gravi, la quête entamée. Au cours de cet essai, la tique décide d'abandonner le support ou d'y poursuivre son activité.
- 3° La distribution des moyennes individuelles montre plus de cas de tiques éloignées des sommets des supports que la distribution du total des observations (Fig. 55 et 56), c'est-à-dire que les individus observés bien en-dessous du sommet du support (plus de 5 cm en-dessous) séjournent moins longtemps que les autres. Inversément, nous pouvons dire que les individus d'"altitude" sont prépondérants dans l'occupation de la végétation, ce qui se traduit par une hauteur moyenne globale (\bar{x} : 36 cm, σ : 37 cm) plus élevée que la moyenne individuelle (\bar{x} : 31 cm, σ : 33 cm).
- 4° La distribution des hauteurs au marquage (Fig. 55 et 56) montre également peu de tiques en-dessous du sommet. Les positions relevées par la suite, plus de 5 cm au-dessous du sommet, sont donc celles de tiques en train de descendre de leur support, même si le mouvement n'est pas constaté au moment du relevé.

5° Les mêmes principes aboutissent chez les immatures à des effets inverses : la hauteur préférentielle de ces stades étant la plus faible proposée (10 cm), la sélection progressive du support approprié entraîne la réduction de la hauteur moyenne sur l'ensemble des observations (Fig. S7 et 58), de 26 à 23 cm (nymphe) et 24 à 23 cm (larves).

Pour tous les stades, nous observons donc une convergence empirique vers la hauteur de quête préférentielle (le mode de nos histogrammes).

Remarquons en outre qu'aucune différence ne peut être mise en évidence entre la distribution des femelles et celle des mâles ($\chi^2 = 2.87$ v = 4). Nous pouvons dès lors considérer les adultes globalement (pour ce qui concerne strictement la distribution verticale).

III.4 Enceintes à hauteur imposée

Nous avons ainsi examiné la situation où la tique peut choisir, théoriquement du moins, la taille du support qui lui convient (M.III.9). Nous pouvons procéder à l'inverse en ne fournissant qu'une seule taille de support à la fois puis en examinant la proportion de chaque stade en fonction de la taille imposée (M.III.8). Il faudrait toutefois pour cela que le nombre d'individus de chaque stade soit équivalent. Comme ce n'est pas le cas, nous ramenons la population de chaque stade à 100 au total (6 dispositifs), puis comparons la proportion de ces effectifs (calculés) pour chaque taille de support (Tableau 25). Nous faisons figurer dans le même tableau les résultats des dispositifs à choix recalculés selon le même principe. Seules les différences de pourcentage pour les adultes à 10 et 20 cm sont significatives ($\alpha = 5\%$): ces derniers sont donc capables de s'adapter à de faibles hauteurs de support en cas de besoin (quoique dans une mesure restreinte, puisque les différences sont petites).

Relevons encore que ces chiffres expriment le choix de la tique (selon son stade) et non l'occupation de la végétation, pour laquelle il faut tenir compte des populations relatives de chaque stade et de leur durée d'activité. Cette occupation, résumée au Tableau 26, est particulièrement influencée par les longues périodes d'activité des adultes.

L'équivalent de l'ensemble des données que nous présentons dans ce tableau a été recueilli l'année suivante : aucune différence n'a pu être mise en évidence ni chez les adultes (mâles, femelles ou cumulés), ni chez les nymphes (χ^2 toujours au-dessous du seuil correspondant à $P = 0.85$). Une comparaison des larves n'est pas possible, en raison de la distribution horizontale de ce stade, comme nous le verrons plus loin.

Les essais comparatifs menés à Chaumont ont également montré qu'une distinction entre biotopes ne peut pas être mise en évidence (test de $\chi^2 = 4,73$, $v = 3 \Rightarrow P < 0.85$).

L'analyse différentielle des 6 stations (comprenant les 12 tiquodromes à choix du Staatswald) n'a pas pu mettre en évidence un site privilégié, où les tiques auraient une répartition verticale particulière (aucune valeur du χ^2 n'a dépassé le seuil correspondant à $P = 0.85$).

En d'autres termes, ni les populations d'années différentes, ni celles de régions différentes, ni celles de stations différentes à l'intérieur du même biotope ne peuvent être différenciées. Toutefois, la variabilité des échantillons prélevés interdit de conclure à l'identité de ces populations. Seule une forte augmentation de la taille de ces échantillons nous semblerait en mesure de lever cette incertitude, augmentation guère accessible avec des surfaces devant rester très homogènes, donc petites.

III.5 Battage

Les hauteurs de quête "normales" (ou "modales" si l'on parle en termes de fréquence) et moyennes dans la végétation étant ainsi cernées, il nous faut encore nous faire une opinion sur d'éventuels maxima, non détectables par les techniques employées ci-dessus. C'est pourquoi nous avons procédé à des séries de "battage" (M.III.3) d'arbres et d'arbustes : seuls 8 arbres sur 270 (soit 3 %) ont montré la présence de tiques (4 femelles, 2 mâles et 3 nymphes, soit 9 individus). Compte tenu de la partie explorée de la couronne, nous pouvons estimer la hauteur de quête de ces 9 individus comme comprise entre 1,5 et 4 m.

[cm]	Zone	Hauteur moyenne	Ecart-type	Nombre observations
♀	O	48.3	19.6	72
♂	O	46.3	21.8	80
N	O	32.6	18.5	251
♀	E	43.3	16.5	79
♂	E	40.9	15.4	91
N	E	28.9	15.3	348
♀	F	47.8	18.1	49
♂	F	47.3	21.9	56
N	F	30.1	16.1	463
♀	Total	46.2	18.1	200
♂	Total	44.4	19.6	227
N	Total	30.3	16.5	1062

Tableau 24 : Hauteur de quête des individus capturés dans la végétation au moyen de la brouette.

[cm]	Zone	Hauteur moyenne	Ecart-type	Nombre observations
♀	A	47.8	14.7	12
♂	A	41.9	14.1	21
N	A	9.8	9.2	12
L	A			0
♀	B	28.2	12.0	91
♂	B	37.6	13.3	41
N	B	11.0	8.0	174
L	B	7.9	4.3	4
♀	C	10.7	1.9	31
♂	C	13.3	4.5	22
N	C	7.2	4.1	125
L	C	8.8	4.4	20
♀	Total	25.9	14.8	134
♂	Total	32.3	16.4	84
N	Total	9.4	7.0	311
L	Total	8.6	4.4	24

Tableau 23 : Hauteur de quête des individus observés dans la végétation.

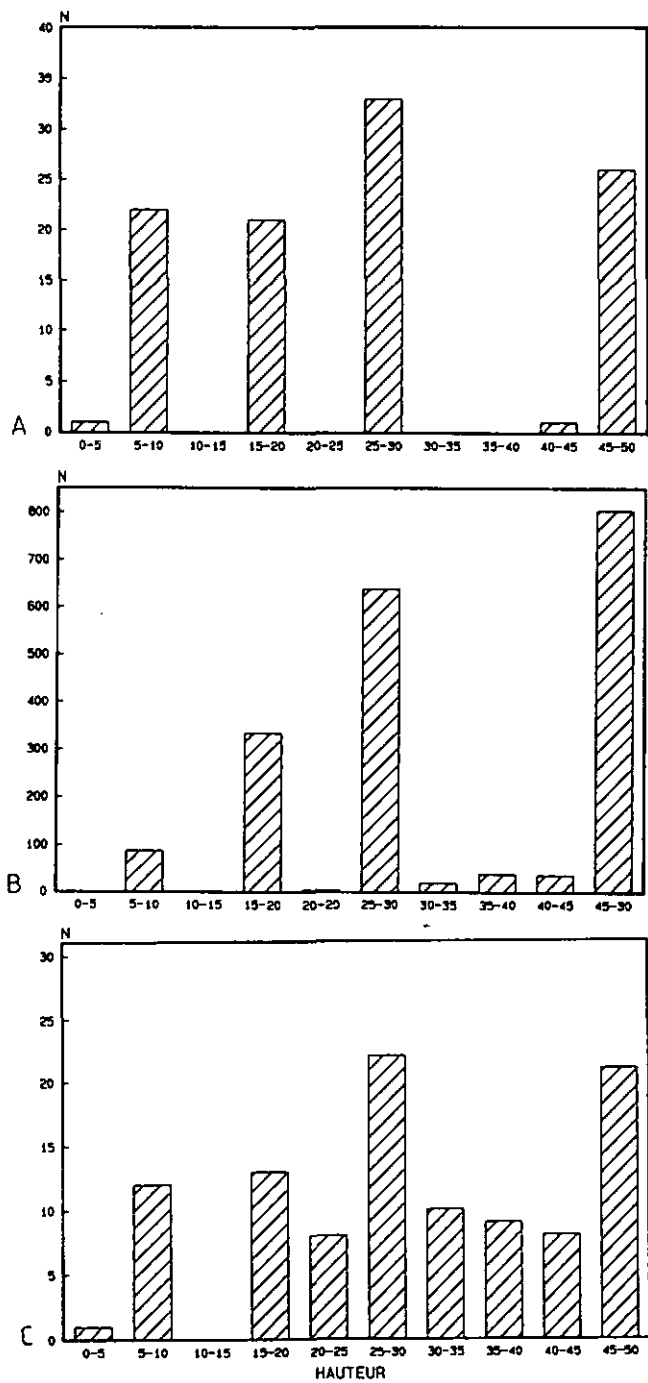


Fig. 55 : Hauteur de quête des femelles ("tiquadromes" à choix).

A : lors du marquage

B : sur l'ensemble des observations

C : Sur l'ensemble des moyennes individuelles

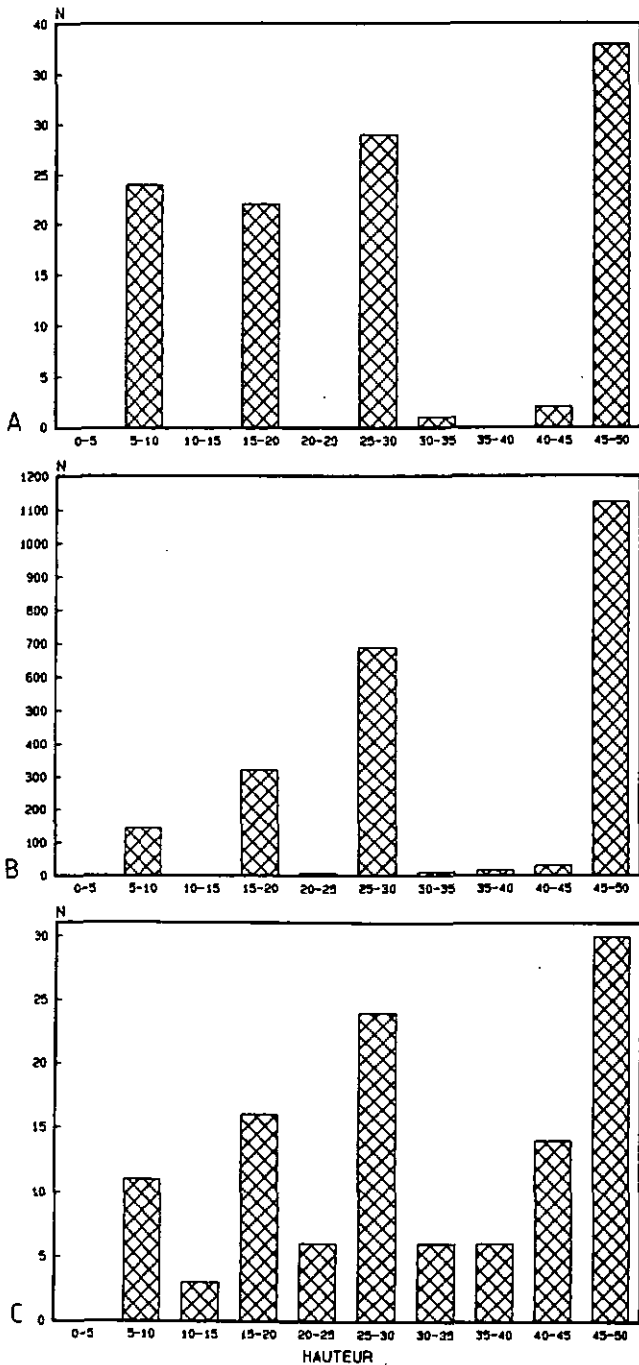


Fig. 56 : Hauteur de quête des mâles ("tiquodromes" à choix).

A : lors du marquage

B : sur l'ensemble des observations

C : sur l'ensemble des moyennes individuelles

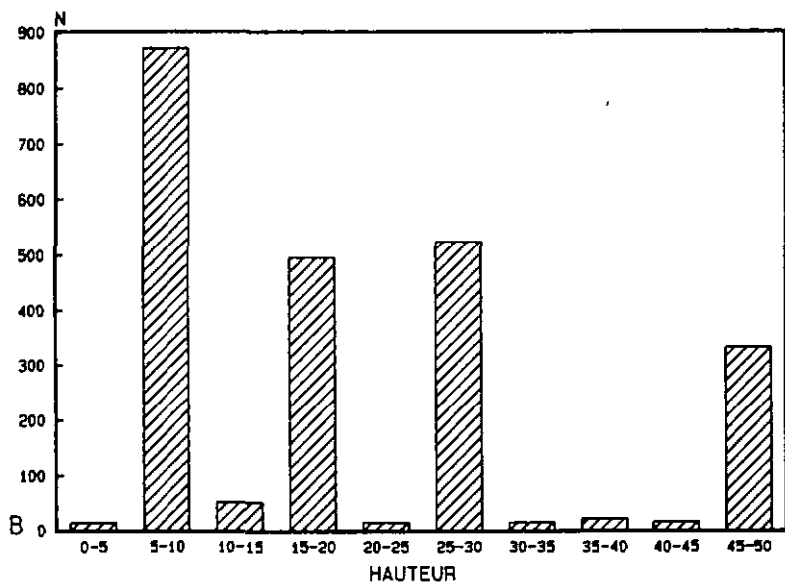
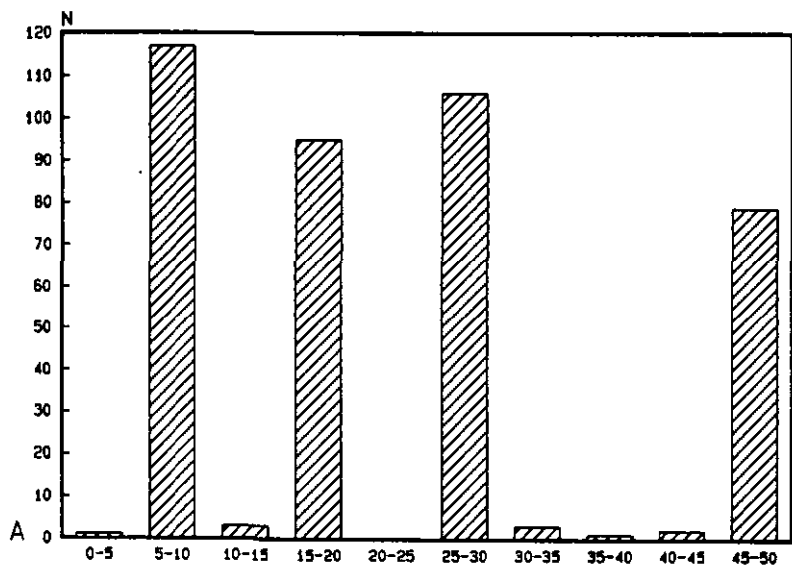


Fig. 57 : Hauteur de quête des nymphes ("tiquodromes" à choix).

A : lors du marquage

B : sur l'ensemble des observations

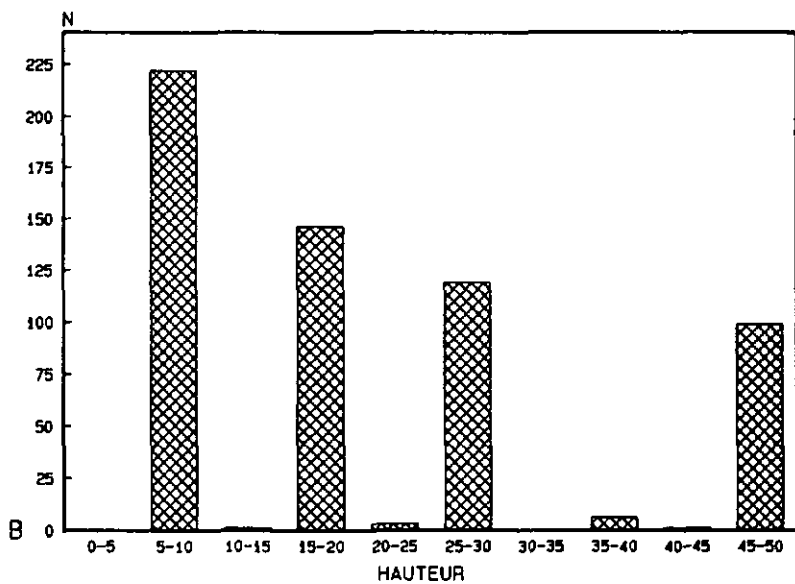
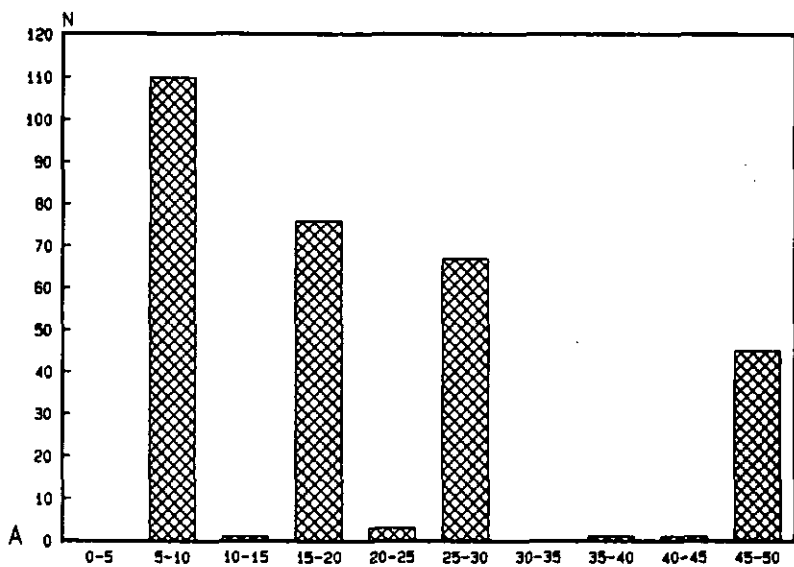


Fig. 58 : Hauteur de quête des larves ("tiquodromes" à choix).

A : lors du marquage

B : sur l'ensemble des observations

	[%] ± I	Adultes	Nymphes	Larves	Total
TqD 1 - 6	10 cm	10.8 ± 3.3	45.5 ± 5.3	43.7 ± 5.3	100
	20 cm	29.0 ± 4.2	33.5 ± 4.4	37.5 ± 4.7	100
	80 cm	93.9 ± 2.6	6.1 ± 2.5		100
	Nb. observations	619	504	2	1125
TqD 11 - 22	10 cm	6.8 ± 1.3	46.1 ± 2.7	47.1 ± 2.7	100
	20 cm	24.1 ± 2.3	36.8 ± 2.6	39.1 ± 2.6	100
	30 cm	41.5 ± 2.7	30.7 ± 2.6	27.8 ± 2.4	100
	50 cm	57.9 ± 2.2	21.1 ± 1.8	21.0 ± 1.8	100
	Nb. observations	4303	2360	508	7260

Tableau 25 : Occupation des diverses tailles de support par chaque stade d'*I. ricinus*

TqD 1-6 : hauteur imposée

TqD 11-22 : hauteur à choix

I : intervalle de confiance ($\alpha = 0.05$)

[%]	0-10 cm	10-20 cm	20-30 cm	30-50 cm
A	17.4	48.8	66.9	80.6
N	66.1	40.4	27.0	15.0
L	16.5	10.6	6.1	4.2
Nb. obs.	1341	1357	1999	2567
Tot.	18.5	18.7	27.5	35.3

Tableau 26 : Occupation théorique de la végétation par les différents stades d'*I. ricinus* (d'après les tiquodromes à choix de hauteurs).

On peut caractériser la position adoptée par la tique en quête selon quatre critères : la distance entre la tique et le sommet de son support, l'orientation dans le plan vertical (ou, plus précisément, en fonction de la gravitation), l'orientation dans le plan horizontal (en référence aux points cardinaux, ou à la direction solaire) et la situation par rapport aux éléments anatomiques du support (feuilles, rameaux divergents, etc...).

IV.1 Par rapport au sommet du support

Distance au sommet du support : les nombres des Tableaux 27 et 28 sont tirés des observations en tiquodromes. La distance est mesurée entre la partie la plus haute de la tique et l'extrémité du support, arrondie au centimètre le plus proche. C'est-à-dire qu'une tique distante de moins de 5 mm du sommet sera enregistrée comme "au sommet".

Au travers de l'ensemble des observations, nous voyons que la proportion de tiques en quête au-dessous du sommet du support est comprise entre 5 et 20 %, selon le stade et le sexe. Si nous considérons les observations séparément selon la hauteur du support occupé, cette proportion varie de 1 à 33 % : le fait d'occuper ou non le sommet du support n'est donc pas indépendant de la taille de celui-ci. Compte tenu des intervalles de confiance des pourcentages (calculés avec un risque de 1 %), il apparaît que :

- Les adultes sont très proches du sommet des supports de 10, 20 et 30 cm (moins de 2 cm en moyenne, à une exception près).
- Les nymphes ne sont très proches du sommet que sur les supports de 10 cm.
- Les larves réagissent pareillement, mais toutes les proportions et les distances sont plus faibles.
- Chez les trois stades, la distance croît avec la proportion.
- Les mâles semblent plus tolérants que les femelles vis-à-vis de la hauteur; ils sont toujours plus proches du sommet que ces dernières, quelle que soit la taille du support.

IV.2 Orientation dans le plan vertical

L'observation des tiques en quête montre que la position adoptée est verticale, ou, plus exactement parallèle à l'axe du support. Dans nos "tiquodromes", nous avons donc pu nous contenter de deux orientations possibles : capitulum vers le haut ou vers le bas. Les résultats sont résumés dans les Tableaux 29 et 30 : la position avec le capitulum en bas est rare (au maximum

6 % des cas, chez les mâles) et ceci d'autant plus que le stade est précoce (0.3 % chez les larves). Les distinctions en rapport avec la taille du support sont plus faibles que celles observées dans la distance au sommet : seul le pourcentage de positions "géo-positives" des tiques sur longs supports (50 cm) est toujours supérieur aux trois autres (quoique faiblement).

Une position au-dessous du sommet est, du point de vue statistique, une exception, tout comme le capitulum tourné vers le bas. On peut donc songer à un état de déstabilisation se manifestant de ces deux manières. Ce serait en particulier le cas si la tique était observée au moment où elle entame sa descente du support pour regagner la litière (ou changer de poste de quête). Le Tableau 31 nous montre les pourcentages de cas où la tique se trouve soit au-dessous du sommet, soit le capitulum tourné vers le bas, soit les deux à la fois (colonne "destabilisées"). Si les deux premières caractéristiques étaient indépendantes l'une de l'autre, leur conjonction devrait avoir lieu dans un pourcentage de cas égal au produit des deux premiers (colonne "proportion théorique"). Or, la fréquence observée est toujours plus élevée que la fréquence théorique (de 3 à 20 fois plus, environ) : les deux positions sont donc liées, dans un certain nombre de cas. Nous avons alors détaillé l'histoire individuelle de tiques au cours de la saison pour voir si les tiques occupant cette position avaient disparu au relevé suivant (en d'autres termes, si elles étaient en train de descendre) : seuls 18 femelles (sur 106 observations) et 15 mâles (sur 133 observations) se trouvaient dans cette situation, ce qui ne peut expliquer la liaison des deux caractéristiques.

Certains individus peuvent adopter deux types de positions inhabituelles liées entre elles, suggérant la fin d'une période de quête sans pour autant que cela en soit le cas dans l'immédiat. Nous examinerons plus loin la chronologie de tels événements et leur éventuelle dépendance de facteurs météorologiques.

IV.3 Orientation dans le plan horizontal

Les relevés effectués dans les dispositifs M.III.10 ont été complétés du 28.5.82 au 18.8.82, par une mesure supplémentaire : la position circulaire des tiques autour du support. Les tiques en question étant déposées sur la litière après chaque relevé rechoisissent chaque fois leur position. Nous pouvons donc examiner l'ensemble des observations comme un lot homogène (Tableau 32) : si les adultes se répartissent "uniformément" (la proportion d'adultes en exposition Sud n'est statistiquement pas distincte : $\chi^2 = 2.65$, $\nu = 1$), les nymphes, en revanche, évitent très nettement une exposition au Sud et à l'Ouest (l'exposition Nord n'est pas distincte de l'exposition Est).

IV.4 Par rapport aux feuilles

Jusqu'ici, les positions de quête ont été examinées sur des supports artificiels, verticaux, dépourvus de ramifications et de feuilles : ce modèle correspond bien à la majorité des observations naturelles. En effet, les tiques sont la plupart du temps sur des petits rameaux morts de plantes vivantes (exemple typique : le framboisier, *Rubus idaeus*, qui présente presque toujours cette particularité) et sur les parties dressées de brindilles et bois mort. On trouve toutefois couramment les tiques sur des supports feuillés : jeunes pousses d'arbres, arbustes de petites tailles et, surtout, *Carex* et Graminées. Les feuilles de ces deux derniers types de plantes, longues, aux bords parallèles et rectilignes, sont assimilables, d'un point de vue morphologique, aux supports décrits plus haut. Les positions adoptées sont les mêmes, le corps aussi proche que possible de l'extrémité, son axe parallèle à l'axe de la feuille, si tant est que celle-ci ne se recourbe pas vers le bas. Dans ce cas, les tiques séjournent au point le plus élevé, dans l'arrondi, comme l'avaient déjà observé Lees et Milne (1951). Ce n'est donc que dans le cas de feuilles à forme ramassée que la situation doit être examinée séparément :

- Les deux faces de la feuille peuvent être utilisées.
- La station en pleine surface n'est pas stable et un déplacement conduit la tique au bord de la feuille.
- Considérant le bord de la feuille, la pointe représente un endroit de prédilection.
- L'aisselle d'une feuille ou d'un rameau est un endroit négligé des tiques.

Ceci se résume à une situation proche de celles que nous avons citées plus haut, la structure clef étant un élément rectiligne ou une bordure. Relevons enfin que les supports artificiels (tout comme une brindille) réunissent les deux caractères, si leur diamètre est assez faible, ce qui est en général le cas : en effet la tique monte dans l'axe du support, ses pattes "embrassant" la forme cylindrique (effet de bord).

	Proportion [%]	Distance moyenne [cm]	Distance maximale [cm]	Ecart-type [cm]	Nombre observations
♀	20.3	4.6	44	6.3	1965
♂	14.9	3.5	23	5.0	2338
N	13.0	8.8	42	8.0	2360
L	4.7	4.8	14	4.6	597

Tableau 27 : Position de quête : distance au sommet du support selon le stade.

	Taille support [cm]	Proportion [%]	Distance moyenne [cm]	Distance maximale [cm]	Ecart-type [cm]	Nombre observations
FEMELLES	10	3.4	3.0	5	2.0	88
	20	10.4	1.9	20	3.4	335
	30	9.8	1.5	6	1.1	625
	50	32.6	5.6	44	6.9	917
MALES	10	6.3	1.3	2	0.5	144
	20	5.0	1.0	1		321
	30	8.8	1.7	8	1.8	681
	50	22.1	4.1	23	5.5	1192
NYMPHES	10	3.8	3.5	31	5.3	861
	20	15.5	6.6	17	4.2	547
	30	13.2	7.0	22	6.3	531
	50	28.3	12.9	42	9.6	421
LARVES	10	1.4	1.3	2	0.6	222
	20	2.7	2.5	6	2.4	147
	30	4.1	4.6	7	3.3	122
	50	15.1	6.1	14	5.4	106

Tableau 28 : Position de quête : proportion d'individus en quête au-dessous du sommet et distance à l'extrémité du support, selon sa taille.

	Proportion [%]	Nombre observations
♀	5.4	1965
♂	5.7	2338
N	2.8	2360
L	0.3	597

Tableau 29 : Orientation verticale des
tiques en quête, selon le stade : indi-
vidus capitulum tourné vers le bas.

	Taille support [cm]	Proportion [%]	Nombre observations
FEMELLES	10	3.4	88
	20	2.1	335
	30	2.2	625
	50	8.9	917
MALES	10	4.9	144
	20	2.2	321
	30	3.8	681
	50	7.8	1192
NYMPHES	10	1.3	861
	20	4.4	547
	30	2.1	531
	50	4.5	421
LARVES	10	0	222
	20	0	147
	30	0.8	122
	50	0.9	106

Tableau 30 : Orientation verticale des
tiques en quête, selon la taille du sup-
port : individus capitulum tourné vers
le bas.

	Hauteur [cm]	En-dessous du sommet [cm]	Capitulum vers le bas [%]	Destabilisées [%]	Proportion théorique [%]	Nombre observations
FEMELLES	10	3.4	3.4	2.3	0.1	88
	20	10.4	2.1	0.9	0.2	335
	30	9.8	2.2	1.3	0.2	625
	50	32.6	8.9	6.9	2.9	917
MALES	10	6.3	4.9	1.4	0.3	144
	20	5.0	2.2	0.6	0.1	321
	30	8.8	3.8	1.9	0.3	681
	50	22.1	7.8	5.3	1.7	1192
NYMPHES	10	3.8	1.3	0.8	0.05	861
	20	15.5	4.4	3.1	0.7	547
	30	13.2	2.1	1.3	0.3	531
	50	28.3	4.5	3.3	1.3	421
LARVES	10	1.4	0	0	0	222
	20	2.7	0	0	0	147
	30	4.1	0.8	0	0.03	122
	50	15.1	0.9	0.9	0.14	106

Tableau 31 : Proportion de tiques observées simultanément au-dessous du sommet du support et capitulum tourné vers le bas.

[%] ± I	Nord	Est	Sud	Ouest	Nombre observations
A	27 ± 7	26 ± 7	20 ± 6	27 ± 7	179
N	51 ± 12	40 ± 12	6 ± 6	3 ± 4	70

Tableau 32 : Orientation des tiques en quête par rapport aux points cardinaux ($\alpha = 0,05$).

Par définition, le terme phase désignera le laps de temps pendant lequel se déroule la quête, en continu. Ainsi, une tique aura probablement plusieurs phases de quête au cours de la saison, leur ensemble couvrant sa période d'activité. Les périodes d'activité de tous les individus définiront alors la phénologie de l'espèce. Les rythmes décrivent la succession des phases.

V.1 Journalières

L'observation d'individus adultes sur 24 h. dans le terrain a montré que la phase de quête est stable, ne montrant aucun cycle lié au nyctémère. Cependant, nous avons constaté, à l'instar de Lees et Milne (1951), que les apparitions ou disparitions se produisaient entre 18 h. et 10 h. du matin suivant. Plus particulièrement, les environs de 9 h. du matin sont un moment privilégié en ce qui concerne les mouvements verticaux des tiques. La proportion de tiques se mettant en mouvement est cependant beaucoup plus basse qu'en Angleterre : nous discuterons plus loin cette différence.

V.2 Saisonnnières

La technique des marquages a permis de suivre individuellement les adultes tout au long de la saison. La Fig. 59 rapporte les évolutions de 42 adultes (18 femelles et 24 mâles), montrant le moment, la durée et le nombre de leurs phases de quête : ces caractères apparaissent comme essentiellement variables, bien qu'il s'agisse d'observations réalisées dans un périmètre très restreint et homogène.

Même en prenant en compte toutes les observations, il a été vain de chercher un rythme dans l'alternance quête/repos. Toute caractéristique s'y rapportant s'est révélée essentiellement individuelle. Nous avons donc regroupé toutes ces observations afin d'en tirer, statistiquement, les caractéristiques des phases de quête, de repos et de leur alternance.

Sur un plan général, il y a une nette prédominance d'adultes (86 %) n'ayant qu'une, deux ou trois phases de quête (Fig. 60) et les phases de quête ne durant qu'un seul jour se révèlent très fréquentes (Fig. 61). Bien que progressivement moins fréquentes, les phases de 2 à 9 jours représentent encore les 46 % de tous les cas, et les phases les plus longues peuvent comprendre jusqu'à 152 et 170 jours (une femelle et un mâle, respectivement).

La décroissance assez parallèle de ces deux histogrammes pourrait laisser

entrevoir une correspondance entre les phases uniques (pour un individu) et les phases d'un seul jour; en d'autres termes, le grand nombre de phases d'un jour serait dû au grand nombre d'individus n'ayant qu'une phase. Or il n'en est rien : des phases plus longues, voire très longues, peuvent tout aussi bien être uniques pour tel ou tel individu. L'examen de la Fig. 59 est à cet égard très éloquent. Nous pourrions ainsi faire cette remarque pour les cas intermédiaires : il n'existe en effet pas de corrélation entre la durée des phases et leur nombre (pour un individu). Ou encore, période de quête et nombre de phases ne sont aucunement liés, dans les biotopes examinés. Ceci nous conduit à étudier ces durées de quêtes, représentées sur la Fig. 62. L'allure de l'histogramme est très différente de ce que nous venons de voir : si la catégorie de faibles durées (1 jour - 1 semaine) est prédominante, les individus à durée de quête de 4 - 5 semaines sont rares, tandis que ceux qui étendent leur activité sur 6 - 10 semaines sont à nouveau nombreux. Cette distribution bimodale ne ressemblant pas aux deux distributions précédemment examinées vient encore confirmer l'indépendance entre la période et le nombre de phases.

Corollaires des phases de quête, les phases de repos ont également été examinées : elles représentent à peu près le quart du temps d'activité total (= période) des individus ayant plus d'une phase d'activité. Leur longueur varie de 1 à 124 et 117 jours (une femelle et un mâle, respectivement), mais avec une forte proportion de phases d'un jour seulement. Les phases de 2 à 9 jours représentent ici le 36 % de tous les cas (Fig. 63).

Comme le suggèrent les Fig. 60 et 61 ainsi que le Tableau 33 résumant les caractéristiques des phases et périodes de quête et de repos, les deux sexes se comportent de la même manière, à une exception toutefois : 62,5 % des phases de repos des mâles durent un jour (11 %, 2-5 jours), alors que 47,5 % seulement des femelles disparaissent de leur support durant un jour (respectivement 18,8 %, 2 - 5 jours). Statistiquement ($\chi^2 = 5.10$, $v = 1$), on confirme cette différence : les mâles interrompent volontiers un seul jour leur activité, les femelles plutôt 1 - 5 jours.

Nous avons également tenté de comparer les 6 différentes stations du Staatswald (Tq0 11-22, Fig. 7). Le Tableau 34 donne les résultats de ces comparaisons, dont il ressort une classification en trois catégories :

- 1° Stations 1 et 2 : périodes de quête longues (environ 90 jours en moyenne).
- 2° Stations 3, 5, 6 et 7 : périodes de quête plus courtes (40 à 50 jours en moyenne).
- 3° Station 4 : périodes intermédiaires (environ 60 jours); cette station

ne peut pas être statistiquement distinguée, ni du premier, ni du second groupe.

Etant donné l'impossibilité de marquer individuellement les immatures, leurs phases de quête (et de repos) ne peuvent pas être examinées dans le même détail. En effet, seule l'indication du mois durant lequel la première apparition d'un individu a eu lieu peut être attachée aux observations. Nous pouvons néanmoins avancer des valeurs pour la période maximale, la période moyenne et le total de phases (activité nette, repos déduit), grâce à des approximations que des essais nous incitent à proposer comme suit :

- Période maximale : l'intervalle de temps écoulé entre les derniers marquages d'un certain mois (c'est-à-dire d'une certaine couleur) et la dernière apparition dans l'année d'un individu au moins issu de ce même mois (c'est-à-dire de la même couleur) ne peut être que plus petit ou égal au maximum réel pour le mois considéré. La plus grande valeur de ces maxima mensuels sera adoptée comme maximum de l'année avec une marge de sécurité raisonnable.
- Période moyenne : comparons la courbe des observations d'immatures ayant débuté leur activité au cours d'un mois (ici le mois de juin) avec celle des adultes du même mois (Fig. 64) : le type de distribution est le même. Or nous connaissons la période moyenne des adultes issus en juin, qui est égale au tiers du maximum pour ce même mois. Compte tenu de la forme des courbes des immatures, cette proportion est vraisemblablement ramenée à 1/4 du maximum pour les nymphes et à 1/5 pour les larves. Nous obtenons ainsi une période moyenne pour chaque mois et la moyenne de ces valeurs, pondérées par le nombre d'individus des mois correspondants, nous fournit notre période moyenne globale recherchée.
- Total des phases (par individu) : nous prenons simplement la valeur :

$$\text{moyenne } (\Sigma \text{ phases}) = \frac{\text{nombre total d'observations}}{\text{nombre total d'individus}} \cdot \frac{7}{3}$$

($\frac{7}{3}$: pour obtenir la valeur en jours, car il y a 3 relevés par semaine).

Ces trois types de valeurs figurent sur le Tableau 33, dont les vides correspondent à des caractéristiques non mesurables ou non calculables pour les immatures. Si toutes les estimations se trouvent en deçà des mesures relatives aux adultes, les périodes maximales sont encore considérables (130 et 160 jours pour larves et nymphes). En revanche, la période moyenne baisse de moitié à chaque stade plus précoce et l'activité nette (total des phases) est réduite dans une mesure beaucoup plus forte : de trois quarts de la période moyenne chez les adultes, elle passe au tiers chez les nymphes et au septième

seulement chez les larves. Il y a donc réduction des phases d'exposition au milieu exogé, réduction d'autant plus forte que le stade est plus précoce.

V.3 Caractéristiques annuelles

Les caractéristiques phénologiques des adultes et des nymphes sont semblables :

- Apparition début avril (bien que quelques observations isolées puissent être faites dès les premiers jours de mars).
- Point culminant fin juin - début juillet.
- Déclin début novembre (faible activité résiduelle jusqu'en décembre).

Les larves s'en distinguent par une activité moins prolongée : débutant en mai, elle atteint son maximum en juin, n'est plus que rare dès septembre.

D'un point de vue dynamique, les stades se regroupent de même :

- Les adultes et nymphes conservent une activité considérable après la première diminution de fin août, elle se tient ensuite constante ou rejaillit, présentant alors une évolution bimodale (Fig. 65, 66).
- Les larves ont une activité strictement monomodale, sans plateau (Fig. 66).

D'un point de vue qualitatif, ces caractéristiques restent semblables d'une année à l'autre (1980-1982), à l'exception des larves (Fig. 67, 68). Ces dernières voient leur pic retardé d'un mois environ en 1982.

En conclusion, nous dirons qu'il n'a pas été possible de mettre en évidence de rythmes de quête nyctéméraux, journaliers ou saisonniers. En effet, chaque individu montre un schéma aléatoire particulier rendant tout synchronisme impossible (Fig. 59). Toutefois, un rythme plus subtil pouvant se cacher à l'intérieur de l'activité de quête elle-même, nous avons encore examiné la variation des hauteurs de quête au cours de la saison.



Fig. 59 : les phases de quête chez 42 adultes marqués dans l'un des tiquodromes.

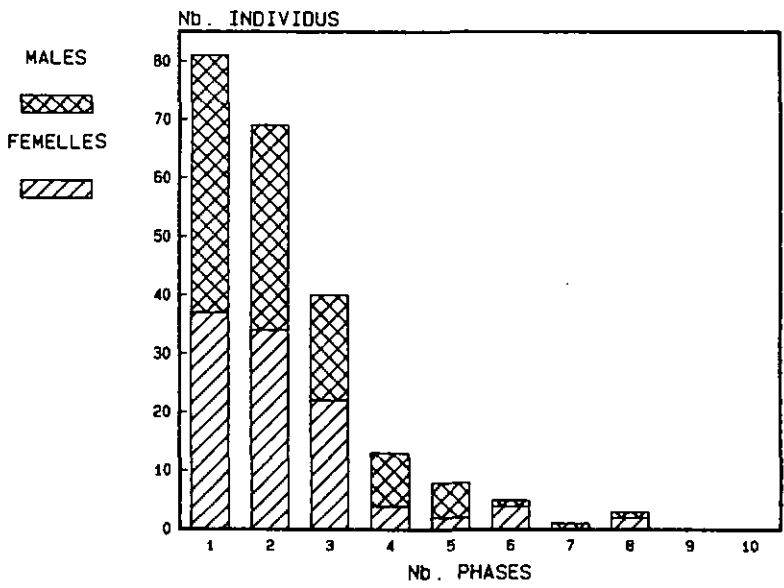


Fig. 60 : Nombre de phases de quête par individu adulte, durant une saison (1981).

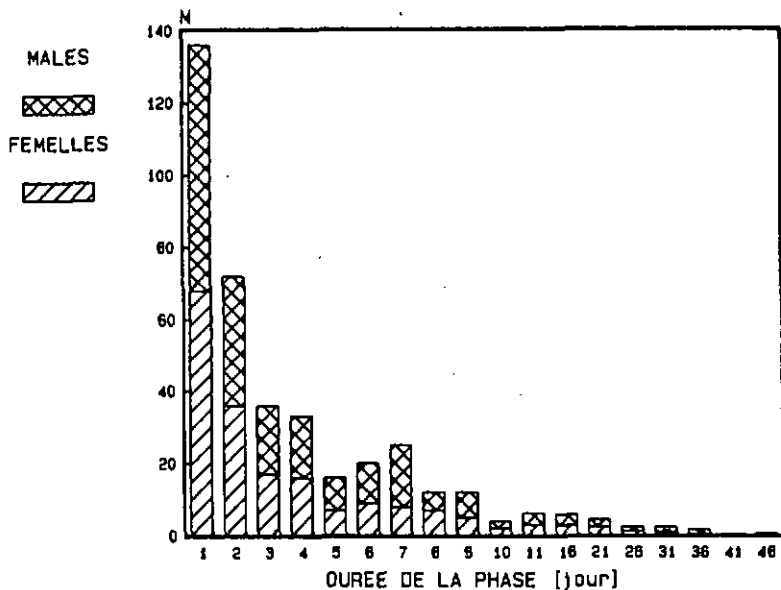


Fig. 61 : Durée des phases de quête des adultes (1981). (A partir de 10 jours, les phases sont regroupées par classes de 5).

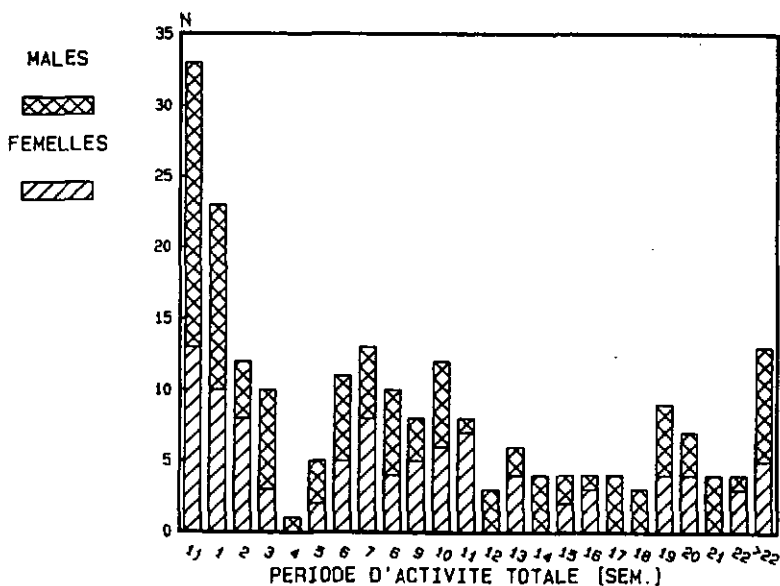


Fig. 62 : Période d'activité totale des adultes (1981).

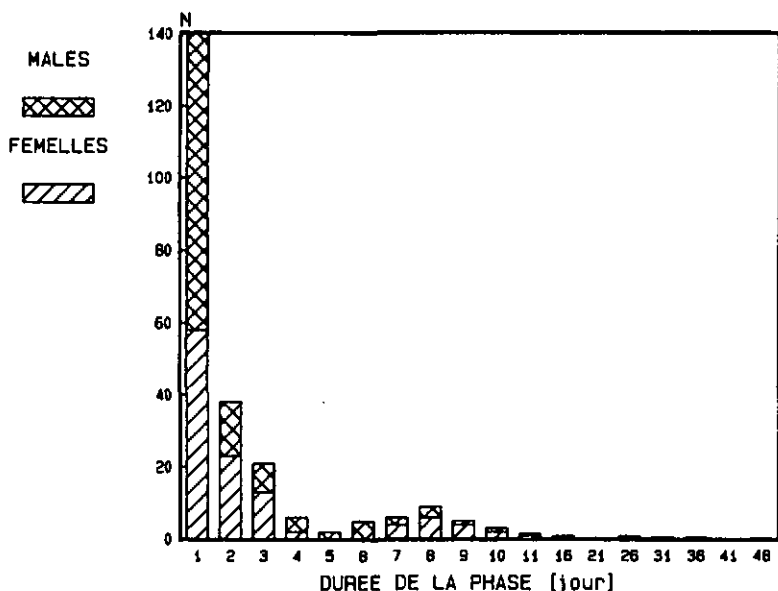


Fig. 63 : Durée des phases de repos des adultes (1981).

[Jour]	♀ (n=105)	♂ (n=116)	N (n=409)	L (n=304)
Phase moyenne	17.0	18.9		
Phase maximale	152	170		
Nb. moy de phases	2.2	2.2		
Nb. max de phases	8	8		
Total phases/individ. moy	39.4	41.9	11.0	2.2
Total phases/individ. max	159	191		
Période moy	60	61	~ 33	~ 15
Période max	200	184	160	130
Phase moy de repos	15.8	13.3		
Phase max de repos	124	117		
Nb. moy de phases de repos	1.2	1.2		
Nb. max de phases de repos	7	7		
Repos total/individ. moy	18.9	16.0		
Repos total/individ. max	124	136		

Tableau 33 : Principales caractéristiques des phases et périodes de quête et de repos.

		S T A T I O N S						Période moyenne [Jour]	
ε		2	1	4	5	6	3	7	
S T A T I O N S	2								92
	1	0.17							89
	4	1.84	1.73						65
	5	3.48	3.02	1.74					47
	6	3.01	2.96	1.69	0.09				46
	3	3.53	3.52	2.39	0.52	0.36			42
	7	3.86	3.89	2.93	0.81	0.62	0.26		40

Tableau 34 : Comparaison des stations en fonction des périodes moyennes de quête.

Le test de comparaison de moyennes (écart réduit) ne permet pas de distinguer une station de l'autre.

(nb) INDIVIDUS

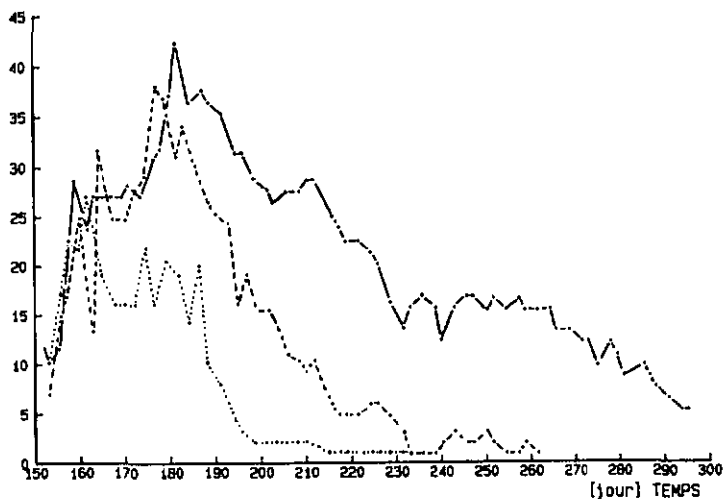


Fig. 64 : Evolution de l'effectif en quête : individus marqués au mois de juin.

— : adultes
 - - - : nymphes
 : larves

(nb) INDIVIDUS

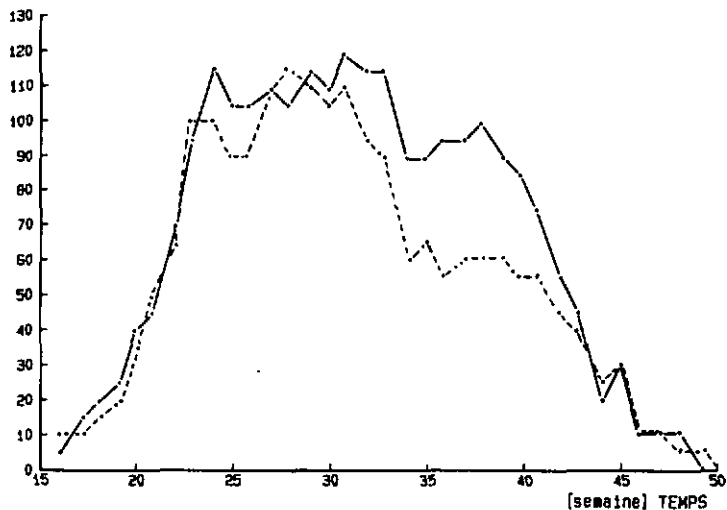


Fig. 65 : Phénologie des adultes en 1981

----- : femelles (n = 1964)

————— : mâles (n = 2338)

(nb) INDIVIDUS

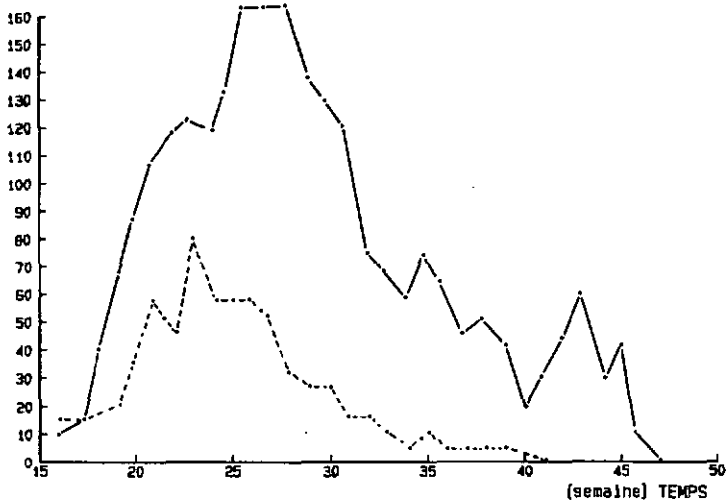


Fig. 66 : Phénologie des immatures en 1981

————— : nymphes (n = 2359)

----- : larves (n = 597)

[nb] INDIVIDUUS

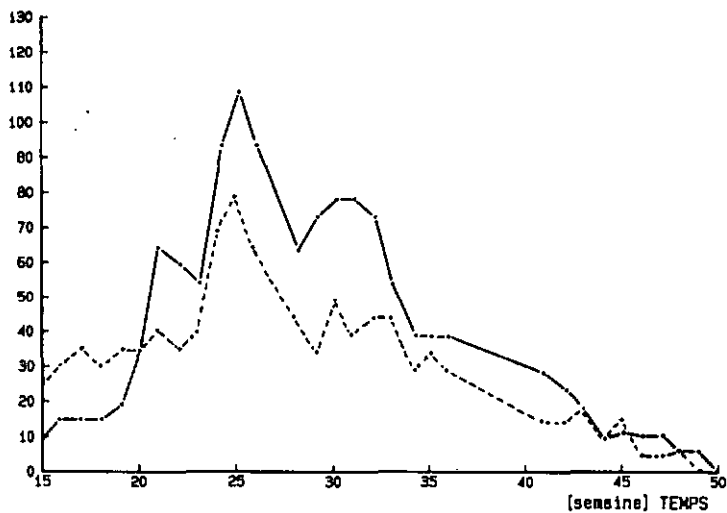


Fig. 67 : Phénologie des adultes en 1982.

----- : femelles (n = 979) ——— : mâles (n = 1284)

[nb] INDIVIDUUS

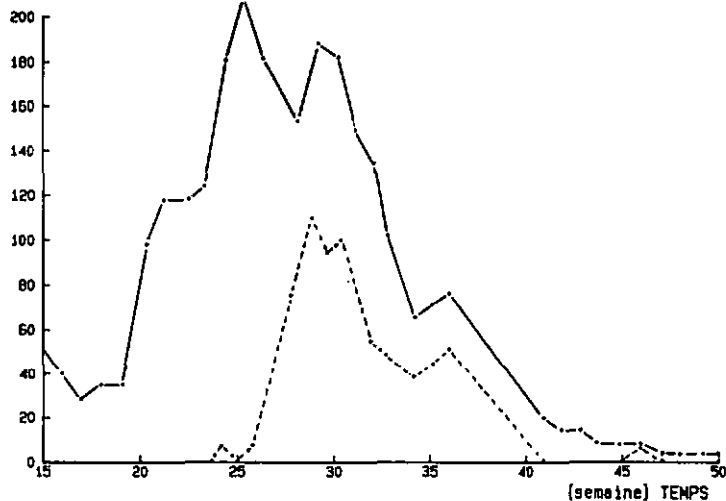


Fig. 68 : Phénologie des immatures en 1982.

———— : nymphes (n = 1982) ----- : larves (n = 625)

Nous pouvons l'envisager sous deux angles :

1° Variation de la hauteur moyenne de quête

2° Variation de la distance au sommet.

VI.1 Saisonnaire

La hauteur de quête subit des fluctuations relativement considérables (15 à 20 cm au maximum, sur les moyennes par relevé), fluctuations qui se présentent comme de simples écarts aléatoires autour de la moyenne. Il n'est pas possible de mettre en évidence ni un rythme, ni une tendance, ou une évolution, en cours de saison. Nous mentionnons à titre d'exemple ces hauteurs moyennes pour les femelles en 1981 (Fig. 69).

L'examen des distances au sommet s'est révélé du même type (Fig. 70). En outre, il n'y a aucune corrélation entre ces mesures et celles de la hauteur elle-même.

VI.2 Journalière

En première analyse, la position des tiques est extrêmement stable sur 24 h, et l'on peut considérer la hauteur de quête comme constante (rappel : la distance au sommet est mesurée et arrondie au cm le plus proche). En revanche si l'on porte la précision de mesure au mm, on s'aperçoit que la tique n'est pas rigoureusement immobile, mais "piétine" quelque peu. Le Tableau 35 nous montre les mouvements de 10 adultes : à une exception près, les déplacements verticaux n'excèdent pas 1 cm, et s'accompagnent de rotations dans le plan vertical n'excédant pas 10 à 20° autour de la verticale. L'exception consiste en une tique en train d'abandonner son activité (elle a ensuite disparu).

Cette dernière investigation nous conduit donc à nier l'existence de rythmes, soit endogènes à la tique, soit calqués sur un phénomène extérieur (par exemple : le nyctémère et ses corollaires météorologiques). Il nous faut maintenant nous intéresser à la dépendance des tiques vis-à-vis des phénomènes non cycliques (au niveau de la saison) : la météorologie en général et la tique elle-même, plus précisément son état d'équilibre hydrique et son âge physiologique.

[cm] HAUTEUR

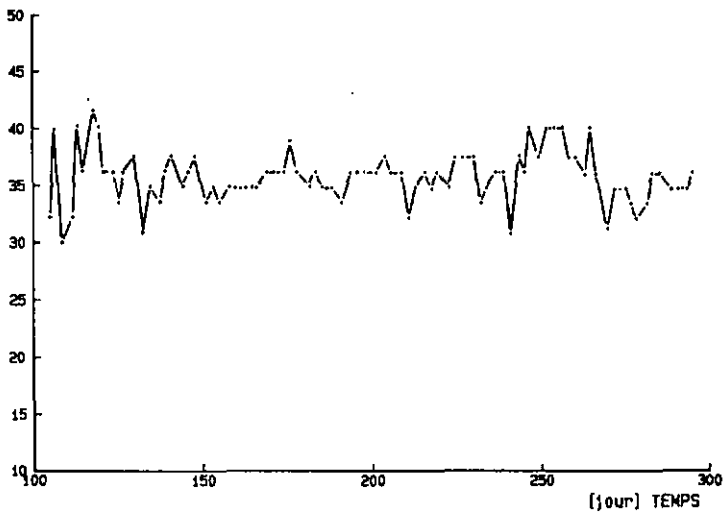


Fig. 69 : Fluctuations de la hauteur de quête moyenne des femelles (1981).

[cm] DISTANCE

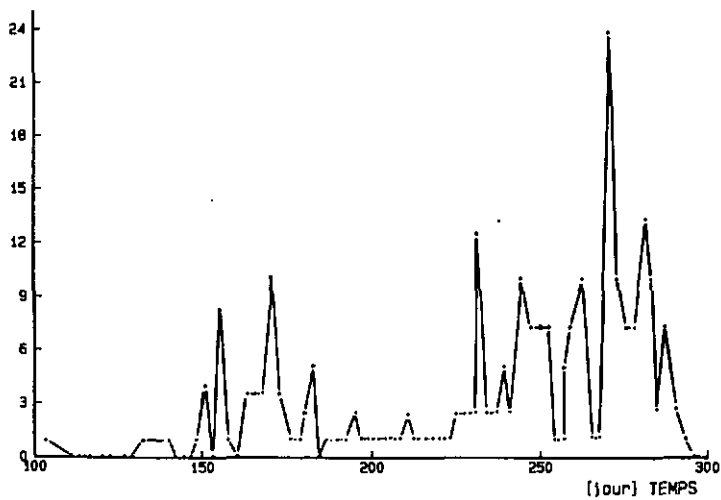


Fig. 70 : Fluctuation de la distance moyenne au sommet chez les femelles (1981).

	[0deg]	9h00	10h00	11h00	12h00	13h00	14h00	15h00	16h00	17h00
♀ n° 33	mm	0			350					
		0					-1			
♀ n° 39		350		0						
		-2	-5	-3						-2
♀ n° 40		180								
		-2	-4			-2				
♀ n° 44		10					20			
		-4			-6		-10		-8	
♀ n° 45		45	0							
		-9	-10							
♂ n° 10		0	10							
		0			-2		-3			
♂ n° 18		80	50	0	170	350	0	Disparaît		
		0	+1	-12	+1	-3	-60	-190		
♂ n° 19		0	10							
		0					-2			
♂ n° 25		350	0				0			350
		-3		-6			-1	0	-1	-2
♂ n° 26		0					10		0	10
		-1	-5	-6						

Tableau 35 : Variations de la position de quête durant une journée.

Ligne du haut : position angulaire par rapport à la verticale (capitulum vers le haut : 0 deg.)

Ligne du bas : distance au sommet du support

VII.1 Traitement statistique

L'examen de l'ensemble des régressions linéaires multiples et des matrices de corrélation a permis de rejeter facilement 112 facteurs explicatifs sur les 171 mis en jeu. La transformation des nombres d'individus observés en leurs carrés ou leurs logarithmes n'a pu que confirmer ce choix, en marquant, de surcroît, une légère diminution des facteurs de corrélation y relatifs : elle a donc été abandonnée.

En outre, les 59 facteurs sélectionnés présentent, entre eux-mêmes, des corrélations suffisamment étroites pour nous autoriser à prendre un seul facteur comme représentant du groupe inter-corrélé (il est clair que seuls des facteurs issus d'un même type de mesure peuvent être ainsi rassemblés; par exemple, différentes expressions de la température hebdomadaire). Cette condensation est, notons-le, obligatoire : sinon, le nombre de mâles, par exemple, va être corrélé le plus à la température moyenne des 7 derniers jours, le nombre de femelles au minimum moyen de la température sur les 7 derniers jours et ainsi de suite, pour des changements de valeur de corrélation minime; l'interprétation biologique deviendrait alors hasardeuse et donnerait une valeur excessive à une variation numérique mineure et non significative.

Ce tri nous a fourni un spectre de 30 facteurs utilisables, auxquels nous ajoutons le numéro du jour (Jour) de l'année, son carré (Jour²) et la valeur $(\sin J) = \sin \left[\left(\text{Jour} - 105 \right) \times \frac{360}{365} \right]$ (en degrés) qui engendre une sinusoïdale de période égale à un an et dont le minimum tombe sur le 15 janvier (voir D.II.2 et Fig. 71). Ces différentes échelles phénologiques permettent d'introduire une notion "de calendrier" nécessaire pour distinguer, par exemple, une journée de printemps d'une journée d'automne de météorologie semblable mais fort différentes pour un organisme vivant comme la tique.

Les valeurs ainsi à disposition ne sont toutefois pas encore satisfaisantes :

Les coefficients de corrélation liés aux nombres de tiques en quête et se rapportant à la température sont élevés, mais ceux se rapportant à la valeur "sin J" sont quasi identiques : l'activité semble donc liée à l'évolution générale de la température (autrement dit l'évolution de la saison, ou du calendrier) et non à ses fluctuations momentanées. Nous nous livrons donc à deux ajouts :

1° Le décalage de la température réelle par rapport à une température normale (moyenne journalière calculée à l'aide d'une régression linéaire

des températures sur la variable sin J) : pour les 1, 2, 3 et 7 jours précédents.

- 2° Le même type de raisonnement sur les tiques en quête elles-mêmes nous pousse à construire des variables "déficit ou bénéfique" de tiques par rapport à leur courbe phénologique normale. Comme on peut l'observer (V.3, Fig. 65 et 66), elle n'est pas sinusoïdale, mais décomposable en deux pics (paraboles inversées), si l'on fait abstraction de l'étroite zone de rencontre de ces deux paraboles (pour les larves, une seule parabole est employée, compte tenu de leur phénologie monomodale).

Nous disposons maintenant de deux types d'éléments utilisables : les différences de tiques et de moyennes journalières de température par rapport aux normales (évolutions théoriques) (Fig. 72).

Le Tableau 36 présente les corrélations (significativement différentes de zéro, $\alpha = 0.01$) calculées pour 1981, à l'aide des facteurs sélectionnés et fabriqués :

- 1° D'excellentes corrélations existent entre le nombre d'individus en quête et la température ou les facteurs "calendrier", comme nous l'avons déjà relevé ci-dessus.
- 2° En revanche, les facteurs "différences de température" interviennent peu dans la variation du nombre d'individus adultes en quête (et pas du tout pour les immatures).
- 3° Le restant des facteurs a des valeurs basses et éparées.

Cherchons maintenant à voir si ces caractéristiques sont suffisamment constantes pour se retrouver d'une année à l'autre. Le Tableau 37, dressé pour 1982, confirme :

- 1° Que les nombres d'individus en quête sont en étroite relation avec les températures et le calendrier, et largement indépendants des écarts de ces dernières à la normale.
- 2° Que les autres corrélations sont à nouveau basses et éparées, mais s'attachent à d'autres mesures (la proportion de mâles postés en-dessous du sommet du support n'est plus corrélée à aucun facteur; celle de nymphes non plus; celle des larves en revanche présente des nouvelles corrélations; la hauteur des femelles semble conditionnée par la température et l'humidité, mais plus par la pression, au contraire des mâles; les facteurs de différences de température disparaissent).

Nous nous trouvons donc dans une situation où les activités et comportements mesurés ne sont corrélables à aucun des facteurs météorologiques mesurés

ou corrélables d'une manière labile d'une année à l'autre. Seul le cours de l'année est, en première analyse, responsable de la phénologie de l'espèce et de ses différents stades, et ceci pareillement d'un an sur l'autre.

Les régressions linéaires multiples réalisées pour les variables "comportement" en fonction de l'ensemble des 34 variables "météorologie" et "calendrier" sont résumées sur les Tableaux 38 pour 1981 et 39 pour 1982. Le carré du coefficient de corrélation multiple (MRS) exprime le pourcentage de la variance qui est expliqué par la régression considérée. L'examen de ces tableaux entraîne les remarques suivantes :

- Les MRS montrent que seules les variables "nombres d'individus en quête" peuvent être bien prédites pour les deux années. La différence de ces derniers par rapport aux nombres théoriques d'individus (Dif), en revanche, est particulièrement mauvaise et irrégulière. Les autres variables, un peu mieux expliquées, le sont tout aussi irrégulièrement.
- Le nombre de variables explicatives employées varie d'une régression à l'autre : le nombre de pas n'est en effet nullement défini d'avance, mais l'opportunité de l'introduction (ou du rejet) des variables est au contraire testée à chaque pas (test du F de Snédécour qui rejette toute amélioration non significative de la régression, compte tenu de la taille de l'échantillon).
- Le choix de ces variables n'est pas constant d'une année à l'autre, ceci pour deux raisons possibles : soit les modèles ainsi calculés varient complètement d'une année à l'autre et sont donc inutilisables et dépourvus de signification biologique (mais non mathématique !); soit les variables explicatives sont encore trop inter-corrélées et peuvent donc se substituer d'une façon quasi aléatoire.

Un dernier essai sera tenté après examen de ces inter-corrélations pour une sélection draconienne de variables explicatives stables d'une année à l'autre : par exemple, si deux variables explicatives (du même groupe) sont corrélées à plus de 0.80, nous n'en garderons qu'une (la plus employée dans les régressions précédentes). Il ne reste alors que 10 facteurs (Jour, Sin J, Dif.Moy.T3, Mo.Mi.T2, Min.H, Mo.Mi.H7, Mo.Mo.P2, Mo.Mo.P7, Pluie et To.Pl.7) qui permettent des régressions quasi aussi "bonnes" qu'avec les 34 précédents.

Compte tenu des constatations faites plus haut (Tableaux 38 et 39), nous ne nous sommes plus intéressés qu'aux nombres de tiques de chaque stade en activité. Le Tableau 40 en présente les résultats : seules sont réellement intéressantes les régressions concernant les tiques en activité, encore que les coefficients de corrélation multiple (MRS) de celles entrant en activité soient

faibles. Les variables sélectionnées peuvent être regroupées en trois catégories :

- 1° Les variables "calendrier" (Sin J et Jour, ce dernier dans une moindre mesure) auxquelles nous adjoindrons Mo.Mi.T2, moyenne de température très corrélée avec le calendrier et pouvant donc être considérée comme une représentation de ce dernier.
- 2° Les facteurs d'humidité relative (Mo.Mi.H7 particulièrement, ainsi que Min.H).
- 3° Le décalage de température par rapport à la normale, qui apparaît chez les nymphes (dans une faible mesure).

Forts de ces considérations, nous avons pensé intéressant de tenter l'élaboration d'un modèle unique pour tous les stades des deux années :

L'universalité de Sin J, facteur clef des nombres de tiques actives, est pris comme élément de départ. Une régression simple sur ce facteur fournit une équation permettant de calculer une prédiction de la phénologie du ou des stades considérés, qui prend alors une forme sinusoïdale (Fig. 73). Il s'agit alors de voir si l'on peut expliquer les différences entre les valeurs ainsi prédites et les valeurs observées à l'aide d'un seul facteur météorologique (respectivement Mo.Mi.H7 ou Dif.Moy.T3) : cet espoir ne se réalise que pour les adultes en 1981 (Tableau 41), dont les performances du modèle sont illustrées sur la Fig. 74. Néanmoins, l'influence de l'humidité sur tous les stades peut être prouvée indirectement; voyons pour quelle Mo.Mi.H7 l'influence de l'humidité relative est nulle :

ex : la différence du nombre de mâles par rapport à la courbe théorique sinusoïdale (Fig. 73), en 1982, est prédite par :

$$\text{Différence mâle} = 0.07 \text{ Mo.Mi.H7} - 4.61$$

et s'annule donc pour Mo.Mi.H7 = 65,8 %

Or, pour tous les stades des deux années, ce seuil ne varie qu'entre 63 et 67 % (!), seuil que l'on peut prendre comme limite en-dessous de laquelle les tiques abandonnent (ou commencent d'abandonner) leur poste de quête. Les Fig. 75 et 76 illustrent ce fait pour un cas où le modèle calculé est bon (femelles 1981) et un autre où il ne l'est pas (mâles 1982, voir Tableau 41) : on constate toujours l'influence restrictive d'une humidité relative (moyenne sur une semaine précédant la mesure) en deçà du seuil de 65 % environ.

VII.2 Cas particulier de la pluviosité

Si nous avons pu enregistrer en permanence la pluviosité, c'est seulement sous deux de ses aspects : le total hebdomadaire et sa répartition au long

de la semaine (chaque quantité de 0,5 mm se marque par un petit trait lors du basculement d'un gobelet récepteur intermédiaire jaugé). On détectera ainsi un jour, ou même une période de l'ordre de l'heure, ayant présenté une pluie particulièrement conséquente. Néanmoins, aucun renseignement ne peut être récolté sur la véritable nature de la précipitation : pluie soutenue ou orageuse, grosseur des gouttes, grêle, voire neige se retrouvent confondues.

Or l'observation directe a mis en évidence un fait particulier : une grosse goutte d'eau, percutant directement une tique sur son support de quête, est capable de l'en déloger, par simple effet mécanique.

Ce fait, malheureusement mal quantifiable, a été remarqué à plusieurs reprises pour les différents stades : tous sont arrachés instantanément.

Le Tableau 42 présente la situation de 12 tiquodromes avant et après de fortes chutes de pluie : le déficit de tiques est clair dans la plupart des stations; la population est au contraire stable lorsque le couvert végétal arbustif et arborescent est particulièrement dense, assurant ainsi un abri contre l'impact violent des gouttes d'eau. L'observation directe est donc confirmée.

D'autre part, il apparaît que le stock de base est rapidement restauré après de telles précipitations : les tiques chassées resteraient potentiellement actives et retrouveraient ainsi rapidement leur situation de départ (voir VIII.2).

Sur l'ensemble des années 1981 et 1982, 21 cas de fortes pluies (plus de 10 mm entre deux relevés) ont été recensés : dans trois cas, il y a une diminution considérable de l'effectif de tiques (plus de 15 %), alors que 5 cas de déficit de tiques ne correspondent pas à des précipitations particulières. C'est donc bien sur la qualité des précipitations et non sur leur quantité qu'il faut rejeter la responsabilité des diminutions de tiques en quête, par chute (effet mécanique) et non influence physiologique.

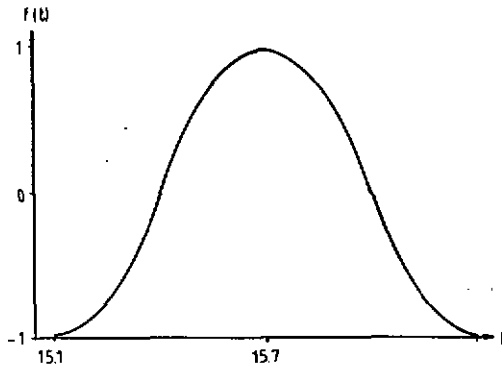


Fig. 71 : La fonction $f(\text{jour}) = \sin\left[\left(\text{jour} - 105\right) \cdot \frac{360}{365}\right]$

qui rend compte du "cours phénologique de l'année", calqué sur la température normale.

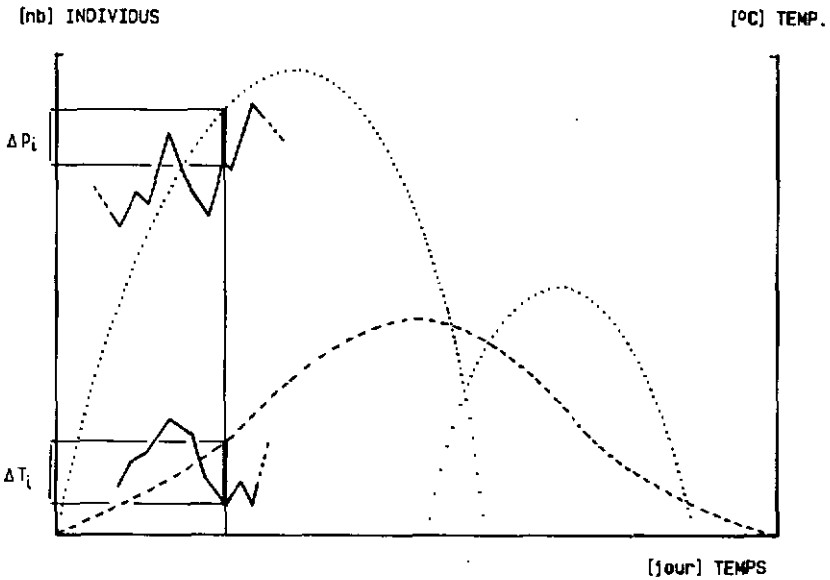


Fig. 72 : Transformation des mesures de population et de température avant les calculs définitifs des coefficients de corrélation. Les couples $(\Delta p_i; \Delta T_i)$ sont pris en considération en lieu et place de $(p_i; T_i)$. Ces écarts, positifs ou négatifs, sont calculés par rapport au modèle parabolique.

- : température normale : population théorique
- : température réelle ——— : population réelle

PAGE= 1, BLANK= 0.30

DOUBLE PRECISION CORRELATIONS OF PROPRER STAGE:

FILE = CORRELATIONS 1982

POSITION	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
LABEL	n.	n.	n.	n.	n.	n.	PROF	PROF	PROF	PROF	PROF	PROF	FE	MA	NY	LA	FE	MA	NY	LA	
	STAGE	ELLIP	n.	MA	NY	LA	SOM	SOM	SOM	SOM	SOM	SOM	T.	MA	NY	LA	FE	MA	NY	LA	
1	JOUR																				
2	JOUR2																				
3	SIMJ		-34										-41								
4	MOY.1	87	87	71	83	85	62						-31								
5	DIF.MOY.1	84	84	59	78	83	63						-51								
6	DIF.MOY.12					30							-50								
7	DIF.MOY.13																				
8	DIF.MOY.17																				
9	MA.1	83	83	52	79	81	64						-60								
10	MO.MO.12	84	84	60	77	82	63						-51								
11	MO.MO.12	93	83	50	70	80	66						-58								
12	MO.MO.13	85	85	60	78	82	64						-48								
13	MO.MO.13	84	84	51	79	80	68						-56								
14	MO.MO.17	86	86	60	80	83	67						-50								
15	MO.MO.17	84	84	50	79	80	71						-56								
16	MOY.H												-33	36							-32
17	MA.H									33			-37								
18	MO.MO.12												-42	37							
19	MO.MO.12												-51								
20	MA.MO.12												-48								
21	MO.MO.13					31							-41	34							-32
22	MO.MO.13	36	36			36							-51								
23	MA.MO.13					34	31	44		30			-56								
24	MO.MO.17	31	31			32	40						-40								-36
25	MO.MO.17	39	39			39				30			-49								
26	MA.MO.17					34	33	47					-55								
27	MOY.P																				41
28	MO.MO.12																				
29	MO.MO.13						31														31
30	MO.MO.17	40	40			37	40														37
31	PLUIE																				
32	TO.PL.2																				
33	TO.PL.3																				
34	TO.PL.7																				

Tableau 37 : Corrélations entre les variables "comportement" et les variables "météorologie et calendrier" en 1982. (Voir Tableau 17. Seuil de signification : $\alpha = 0.01$, couples de 77 valeurs).

MRS	87	52	89	96	99	51	35	33	46	38	4	33	14	06	25	10	28	22	64	25	13	14	6	18
To.P1.7		x					x	x																
To.P1.3																								
To.P1.2																								
Pluie																								
MoMoP7															x	x								
MoMoP3					x													x		x				
MoMoP2												x					x							
Moy P												x												
MiMiH7													x											
MoMiH7		x	x		x										x	x								
MoMoH7		x	x																					
MiMiH3																								
MoMiH3					x																			
MoMoH3																								
MiMiH2																								
MoMiH2																								
MoMoH2																								
Min H											x													
Moy H													x											
MoMiT7		x				x																		
MoMoT7													x											
MoMiT3						x																		
MoMoT3																								
MoMiT2																								
MoMoT2																								
Min T			x		x	x																		
DifMoyT7				x					x													x		
DifMoyT3																							x	
DifMoyT2																								x
DifMoyT			x																				x	
Moy T																								
Sin J		x																						
Jour ²			x				x					x												
Jour				x				x																
n.tiques																								
n.nouvelles																								
n.fe																								
n.Ma																								
n.Ny																								
n.La																								
n.N.fe																								
n.N.Ma																								
n.N.Ny																								
n.N.La																								
prop.som.fe																								
prop.som.Ma																								
prop.som.Ny																								
prop.som.La																								
prop.som.																								
prop.t.basse																								
mean.hau.fe																								
mean.hau.Ma																								
mean.hau.Ny																								
mean.hau.La																								
Dif.n.fe																								
Dif.n.Ma																								
Dif.n.Ny																								
Dif.n.La																								

Tableau 38 : Synoptique des régressions multiples "pas-à-pas" pour 1981 (voir Tableau 17).

+ : variable explicative sélectionnée

MRS : carré du coefficient de régression multiple.

MRS	85	83	75	86	50		03	27	06	15	04	05	55	22	98	59	08	23	40	05
To.P1.7							x			x										
To.P1.3	x																			
To.P1.2																				
Pluie															x				x	
MoMoP7								x					x							
MoMoP3											x									
MoMoP2																				
May P																x				
MiMiH7	x							x									x			
MoMiH7																		x		
MoMoH7													x	x	x				x	
MiMiH3																				
MoMiH3									x				x							
MoMoH3		x																		
MiMiH2																				
MoMiH2																				
MoMoH2														x			x			
Min H	x		x																	
May H																				
MoMiT7	x		x		x															
MoMoT7																				
MoMiT3																				
MoMoT3																				
MoMiT2															x					
MoMoT2																				
Min T													x	x						
DiffMoyT7				x																x
DiffMoyT3																				
DiffMoyT2																				
DiffMoyT																				
May T																				
Sin J	x	x	x	x											x					
Jour ²								x												
Jour	x		x													x				
n.tiques																				
n.nouvelles																				
n.fe																				
n.Ma																				
n.Ny																				
n.La																				
n.N.Fe																				
n.N.Ma																				
n.N.Ny																				
n.N.La																				
prop.som.fe																				
prop.som.Ma																				
prop.som.Ny																				
prop.som.La																				
prop.som.																				
prop.t.basse																				
mean.hau.fe																				
mean.hau.Ma																				
mean.hau.Ny																				
mean.hau.La																				
Dif.n.fe																				
Dif.n.Ma																				
Dif.n.Ny																				
Dif.n.La																				

Tableau 39 : Synoptique des régressions multiples "pas-à-pas" pour 1982 (voir Tableau 17).

+ : variable explicative sélectionnée

MRS : carré du coefficient de régression multiple.

	1 ^{er} rang	2 ^{ème} rang	3 ^{ème} rang	MRS total	
1981	n.Fe	Sin J (.75)	Jour (0.1)	Mo.Mi.H7(.02)	0.87
	n.Ma	Sin J (.74)	Jour (0.2)	Mo.Mi.H7(.01)	0.95
	n.Ny	Sin J (.68)	Dif.Moy.T3(0.03)	-	0.71
	n.La	Sin J (.34)	Jour (.05)	-	0.39
1982	n.N.Fe	Jour (.29)	To.Pl.7(.07)	-	0.36
	n.N.Ma	Jour (.26)	To.Pl.7(.08)	-	0.34
	n.N.Ny	Jour (.34)	Sin J (.06)	To.Pl.7(.03)	0.43
	n.N.La	Jour (.27)	-	-	0.27
1982	n.Fe	Sin J (.51)	Mo.Mi.H7(.07)	-	0.68
	n.Ma	Sin J (.68)	Min.H (.02)	-	0.70
	n.Ny	Sin J (.72)	Min.H (.02)	Dif.Moy.T3(.02)	0.75
	n.La	Mo.Mi.T2(.44)	-	-	0.44

Tableau 40 : Régressions intéressantes pour 1981 et 1982.

x^e rang : variable explicative de x^e rang (coefficient de corrélation)

n : nombre d'individus en quête

n.N : nombre d'individus marqués, c'est-à-dire entrant en quête

(nb) INDIVIDUS

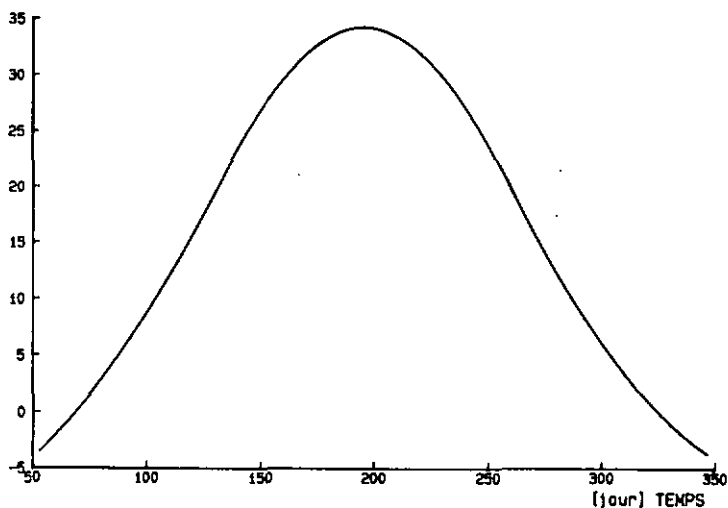


Fig. 73 : Evolution théorique de la population de femelles en quête selon le modèle sinusoïdal pur (1981).

	Facteur météo	R5	Modèle définitif ¹	(MRS)
1981	n.Ad	0.59	41.74 Sin J + 0.79 Mo.Mi.H7 - 25.27	(0.91)
	n.Fe	0.42	19.42 Sin J + 0.33 Mo.Mi.H7 - 9.80	(0.85)
	n.Ma	0.60	22.32 Sin J + 0.46 Mo.Mi.H7 - 15.47	(0.90)
	n.Ny	0.08		
	n.La			
1982	n.Ad	0.002		
	n.Fe	0.14	6.41 Sin J - 0.095 Mo.Mi.H7 + 11.51	0.58
	n.Ma	0.07		
	n.Ny	0.06		
	n.La			

¹ : exprimé seulement si le MRS est satisfaisant (> 0.10)

Tableau 41 : Modèles météorologiques simples utilisables, tirés des observations de 1981 et 1982.

(NB) INDIVIDUUS



Fig. 74 : Population d'adultes en quête en 1981

— : réelle

- - - : théorique, selon le
modèle définitif

(nb) INDIVIDUUS

(%) HUMIDITE

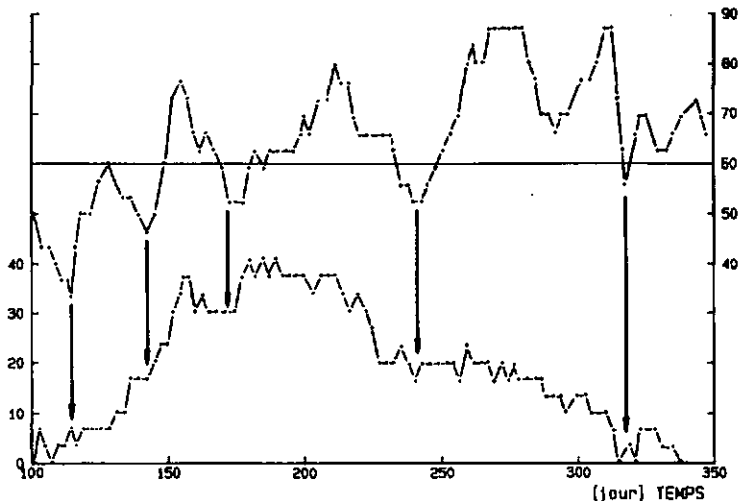


Fig. 75 : Evolution de la population de femelles en quête et humidité de l'air, en 1981.

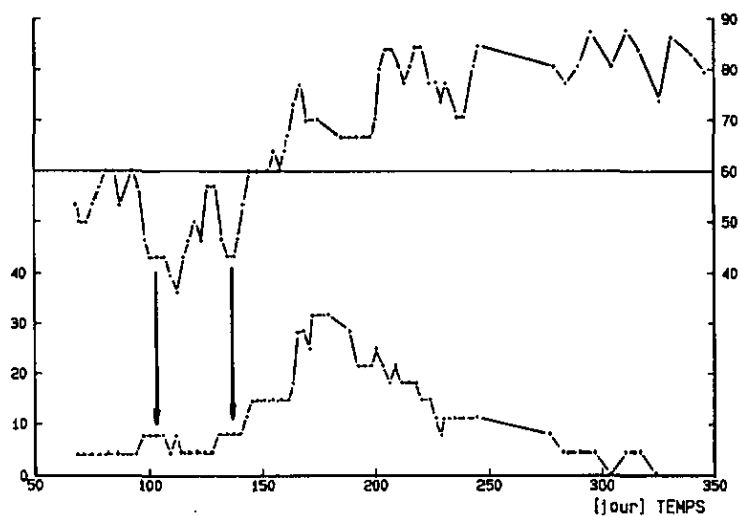


Fig. 76 : Evolution de la population de mâles en quête et humidité de l'air, en 1982.

Station	[n]	1	2	3	4	5	6	Chaumont	Total
Situation très abritée			x				x	x	
Moyenne : 19, 20, 23 VII		12.0	7.3	31.7	47.7	19.0	3.7	14.3	135.7
26 VII		6	7	26	35	14	4	14	106
28 VII		9	5	31	45	14	5	20	129

De la nuit du 23 au 24 juillet à celle du 24 au 25, pluie quasi ininterrompue totalisant 80 mm.

Tableau 42 : Evolution du nombre de tiques en quête après de très fortes précipitations (2 tiquodromes par station).

VIII.1 Etat hydrique

Les expériences de terrain n'ont pas permis de dégager les effets de ce facteur. De fait la méthode employée (M.III.11) n'a mis en évidence aucune différence entre des lots de tiques soumises soit à un déficit soit à une saturation en humidité : qu'il s'agisse de périodes de latence (avant la première phase de quête), de longueur de phase de quête, de durée totale d'activité ou de rythmes, ces deux préconditionnements n'entraînent pas de discrimination.

Des observations plus fines ne pouvant pas être faites dans le terrain, nous avons utilisé la première construction mise au point au laboratoire (M.III.12). Hélas, aucun résultat concernant les relations état hydrique de la tique / humidité de l'air ambiant / activité n'a pu être dégagé. En revanche, des renseignements sur le comportement de mise à l'affût ont été obtenus et seront présentés plus loin (XIII). Les constatations suivantes nous ont menés à élaborer le second dispositif (M.III.12) :

- La pose des tiques sur les baguettes s'est avérée la plupart du temps très difficile. Les tiques, ne s'agrippant pas à la baguette, ou lâchant prise ultérieurement, ou encore explorant de leur première paire de pattes la surface du liquide remplissant l'entonnoir du bouchon de caoutchouc, tombaient dans la solution saline. Celle-ci tuait rapidement les tiques.
- Nous avons alors posé les tiques sur les baguettes après avoir ôté celles-ci des tubes en les tenant horizontalement. Mais les tiques devenaient très excitées et finissaient, ici également, par lâcher prise, au plus tard quand la baguette était remise en position verticale.
- Enfin, nous avons construit différents nouveaux systèmes, destinés à remplacer les bouchons en caoutchouc mentionnés plus haut, qui n'ont pas amélioré les choses.
- En plus de ces problèmes dérivant du comportement d'*I. ricinus*, d'autres ont été provoqués par des pannes, parfois prolongées, d'appareils (exemple : chambre d'environnement, pompes), par des ennuis inattendus (exemple : condensation persistante à l'intérieur des tubes) ou dont l'importance s'est révélée assez grande (exemple : gradients verticaux non rectilignes de température).

L'observation des tiques dans le second dispositif nous a conduits à résumer les caractéristiques de leur comportement à l'aide des mesures suivantes, qui sanctionneront chacune des expériences (n = nombre, $\%$ = proportion) :

- Axe longitudinal de la tique. : horizontal (n, %)
- Actives (n, %)
- Au repos, capitulum vers le bas (n, %)
- Montrant une agrégation (n, %)
- Nombre d'amas formés par agrégation
- Total (n)

Ceci séparément pour les tiers supérieurs, médians et inférieurs des baguettes de verre.

En outre :

- Tiques actives sur le disque de sagex (n, %)
- Tiques au repos sur le disque de sagex (n, %)
- Tiques dans l'eau (n, %)
- Baguettes de verre occupées dans le tiers supérieur (%)
- Nombre de tiques par baguette (moyenne)
- Humidité relative entre deux relevés (moyenne)
- Température entre deux relevés (moyenne)

Les résultats ont été examinés à l'aide de graphiques représentant l'évolution de chacune de ces mesures au cours des différentes expériences; puis des séries de régressions linéaires cherchant à expliquer ces mêmes mesures, à l'aide de la température, de l'humidité relative et du temps écoulé depuis le début de chaque expérience, ont été étudiées.

Les graphiques n'ont pas mis en évidence les relations cherchées, mais, au contraire, éclairé la remarquable indépendance des tiques vis-à-vis des conditions extérieures, se marquant par une absence totale de synchronisme des comportements lors d'une expérience ou par la variabilité de ces mêmes comportements d'une expérience à l'autre. Une illustration en est fournie par la Fig. 77 : la même mesure (ici nombre de tiques en quête sur le tiers supérieur des baguettes de verre) est représentée pour chaque sexe lors de deux expériences, dont les conditions sont strictement identiques. L'examen statistique va dans le même sens (Tableau 43).

Cet exemple est typique de l'ensemble étudié : on pourrait passer ainsi en revue chaque mesure de comportement, observant de-ci de-là des corrélations apparemment intéressantes, mais se révélant essentiellement labiles d'une expérience à l'autre. En d'autres termes, les caractéristiques pouvant apparaître dans une expérience sont affligées d'un manque de reproductibilité constant, quel que soit le facteur variable considéré (température, humidité relative ou temps écoulé).

VIII.2 Perturbation de l'activité

Le dispositif expérimental de terrain (M.III.10) a permis de montrer que, si l'on dépose les tiques sur le sol à chaque relevé, elles ont tendance à retrouver rapidement un support, de manière à poursuivre leur activité inopportunément interrompue. En effet, chez les adultes, le nombre de phases de quête en est augmenté (3 au lieu de 2 en moyenne, avec deux valeurs extrêmes de 15 et 17, Fig. 7B), mais la période d'activité totale moyenne diminue (11 jours au lieu de 60). Pour les nymphes, ces chiffres sont respectivement de 2,6 (sans équivalent mesuré, voir V.2) et 5,6 au lieu de 33 environ.

On peut donc considérer que l'énergie dépensée par les recherches supplémentaires de support entraîne un vieillissement physiologique prématuré, se traduisant ici par une durée de vie active (quête) réduite de deux tiers. Notons que cette dernière proportion n'est qu'une indication, étant donné la taille restreinte des échantillons examinés.

(nb) INDIVIDUS

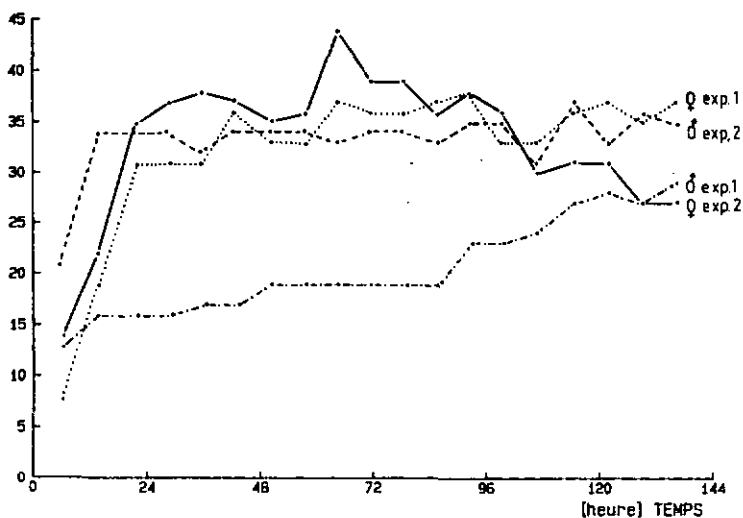


Fig. 77 : Evolution de la population de tiques en quête sur le tiers supérieur des baguettes de verre, en fonction des conditions variant selon la Fig. 30.

	M.R.S		Température		Humidité		Temps	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Expérience								
Femelles	0.55	0.93	moyen	moyen	fort	nul	faible	faible
Mâles	0.53	non sig.	faible	non sig.	moyen	non sig.	nul	non sig.

Tableau 43 : Corrélations entre le nombre de tiques en quête d'une part et la température, l'humidité et le temps d'expérimentation, d'autre part (dispositif de laboratoire).

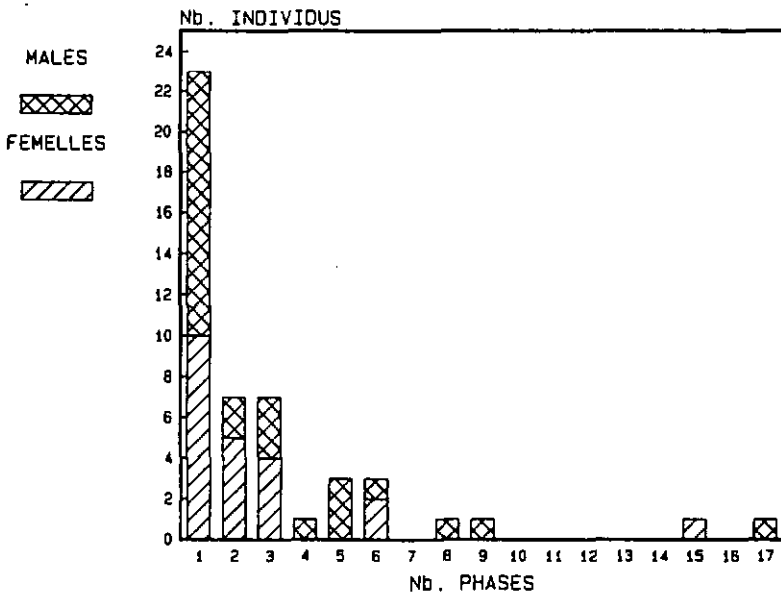


Fig. 78 : Nombre de phases de quête des adultes, en cas d'interruption régulière de leur activité.

IX.1 Lâchers de tiques marquées

La mesure des déplacements horizontaux des adultes après lâchers (M.V.1) montre que ceux-ci sont limités : 28 à 194 cm pour les femelles (moyenne : 112 cm) et 40 à 210 cm pour les mâles (moyenne : 100 cm); il s'agit là du parcours effectué par un adulte à jeun à la recherche d'un support convenable. Chaque adulte exécute donc autant de ces parcours qu'il aura de phases de quête (voir V.2). On peut ainsi s'attacher à déterminer ces déplacements intermédiaires : ici aussi la tique adulte examinée est à jeun, cherchant un autre support.

IX.2 Tiquodromes

Ces mesures étant réalisées dans les tiquodromes (M.III.9), les maxima théoriques en sont donc limités à 2 m environ. En réalité, les déplacements des femelles sont compris entre 17 et 191 cm (moyenne : 68 cm), ceux des mâles entre 17 et 113 cm (moyenne : 41 cm). Il faut bien considérer que, si de plus grands déplacements ne sont perçus, ils doivent tout de même être rares. En effet, la densité des supports à disposition est forte, augmentant la probabilité de rencontre tique / support, ce qui est prouvé par l'abondance de déplacements courts (moins de 50 cm).

La fréquence de ces déplacements (par individu) est légèrement plus faible que ce qui pourrait correspondre au nombre de phases : 1.0 déplacement pour 2.2 phases en moyenne. Deux phases de quête consécutives peuvent ainsi avoir lieu sur le même support. Ce fait est d'ailleurs particulièrement visible chez des adultes présentant une durée d'activité nette particulièrement longue (plus de 100 jours) : il n'y a alors plus que 1.3 déplacement pour 3.3 phases de quête en moyenne.

IX.3 Foyers de larves

Les déplacements des nymphes n'ont pas pu être examinés (problème de marquage). En revanche, ceux des larves peuvent l'être facilement : il suffit de surveiller l'évolution d'un "foyer" de larves, c'est-à-dire des larves à jeun issues d'une ponte (celle-ci est en effet ponctuelle, sauf accident tel que grattage du sol ou fouissement par différents animaux). La dispersion, qui peut être interprétée comme l'ensemble des mouvements de tous les individus, s'étend sur 30 à 50 cm de diamètre (1 m est un maximum, atteint par quelques individus seulement).

IX.4 Femelles "en fil d'Ariane"

Leur déplacements sont encore nettement plus restreints. Grâce à la technique des "tiques en Ariane" (M.IV.3.a), il a été possible de suivre individuellement 35 femelles gorgées qui ont révélé les caractéristiques de cette période erratique :

- Durée variable de 1 à 10 jours, en général 4 - 7 jours
- Rayon journalier : 0 - 5 cm
- Rayon total : 3 - 15 cm
- Parcours total : 3 - 25 cm

Il faut encore indiquer que ces déplacements se produisent le plus souvent dans la litière : les tiques, bien que montrant très peu de propension à s'enfouir, gagnent rapidement l'abri constitué par les feuilles mortes les plus superficielles pour se mouvoir à couvert.

L'observation conduite en laboratoire à l'aide de femelles gorgées, en terrarium (M.III.13), mène exactement aux mêmes conclusions.

X.1 Dans le sol

Si elle n'a pas été spécifiquement examinée, nous avons néanmoins pu l'observer à l'occasion des extractions de sol (horizons superficiels A₀ et A₀₀). Nous faisons donc figurer un de ces schémas de distribution (Fig. 79). Il en ressort clairement que cette distribution n'est ni régulière ni aléatoire, mais grégaire : un seul amas est visible, comprenant larves et nymphes gorgées des deux strates en cause. Cette caractéristique, représentée ici par un nombre record d'individus, a été observée régulièrement sur l'ensemble des prélèvements de ce type.

X.2 Durant l'activité

Initialement, il avait été prévu de mesurer le taux d'association des différents stades (par association, il faut entendre l'agrégation au sens strict, impliquant un contact entre individus et le rassemblement, "assembly" des anglophones; il s'agit en réalité de l'ensemble des tiques occupant un même support). Or, la répartition en taches des tiques dans le sol (digestion, mue puis émergence) va d'évidence influencer leur distribution sur les montoirs (c'est-à-dire lors de leur marquage, dans les expériences TqD 11-22) : ici aussi la distribution, loin d'être aléatoire, se caractérise par des amas de taille suffisamment réduite pour apparaître sur la petite surface d'un "tiquodrome". La Fig. 80 montre cette situation pour chaque stade dans l'expérience TqD 18 (choisie pour sa population suffisamment vaste). Nous avons entouré les amas d'un trait symbolique : cette manière de faire, certes subjective, n'en rend pas moins bien compte de la situation. On regroupe ainsi 63 % des adultes en un amas, 74 % des nymphes en deux amas (30 et 44 %) et 91 % des larves en deux amas également (26 et 65 %). Un optimisme plus tempéré dans le dessin de ces amas restreindrait quelque peu ces pourcentages, sans changer le principe. En outre, leur taille correspond à ce que nous avons constaté sur les extractions de stades gorgés (X.1) et sur la dispersion des "nids" de larves (IX.3); de surcroît, une grande part des tiques situées dans chacune de ces accumulations sont d'apparition contemporaine. Tout concourt donc à confirmer la réalité d'une telle distribution dont l'origine doit être recherchée à l'époque de la mue du stade précédent.

Revenons maintenant aux associations sur l'ensemble de la saison; sachant que :

1° La distribution des stades gorgés est une distribution en taches,

2° Les différents stades ont leur taille de support préférentielle, il devient évident que la distribution va montrer un certain nombre d'associations et que les associations intra-stadiales seront favorisées (à cause du second argument). Les fréquences de ces dernières sont effectivement supérieures, surtout chez les larves, évoquant une fois de plus l'influence des "nids" (Tableau 44).

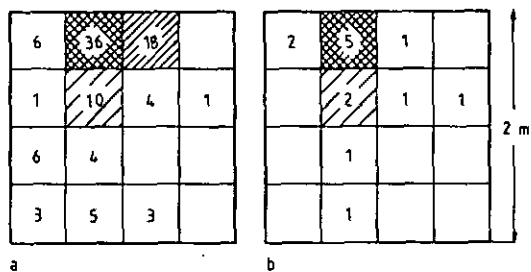



Fig. 79 : Distribution horizontale des larves et nymphes gorgées dans un prélèvement de 4 m² (horizons Ao et Aoo : a et b)

 : > 35 % du total  : ≈ 10 % du total
 : ≈ 20 % du total : < 10 % du total

[%]	Fe	Ma	Ny	La
Fe	22.7			
Ma	23.6	19.7		
Ny	19.8	15.6	21.1	
La	9.0	15.0	13.8	35.2

Tableau 44 : Proportions de tiques impliquées dans les diverses associations intra- et inter-stadiales.

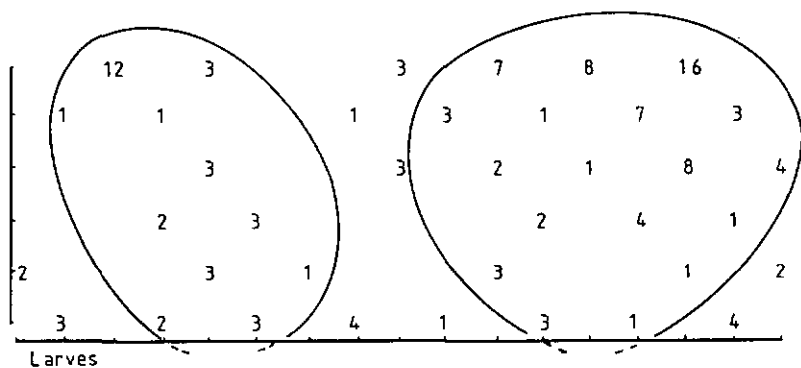
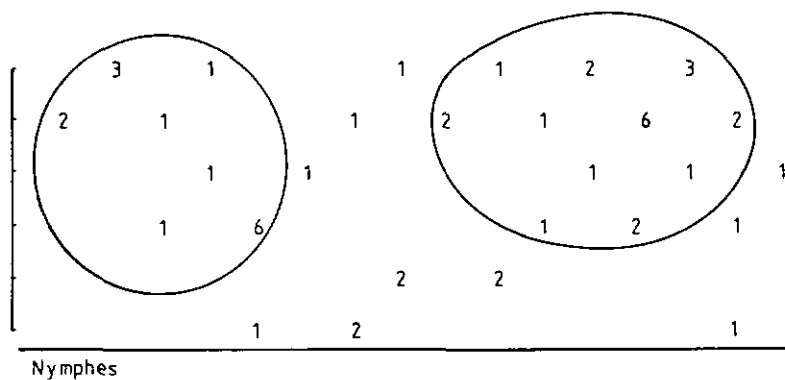
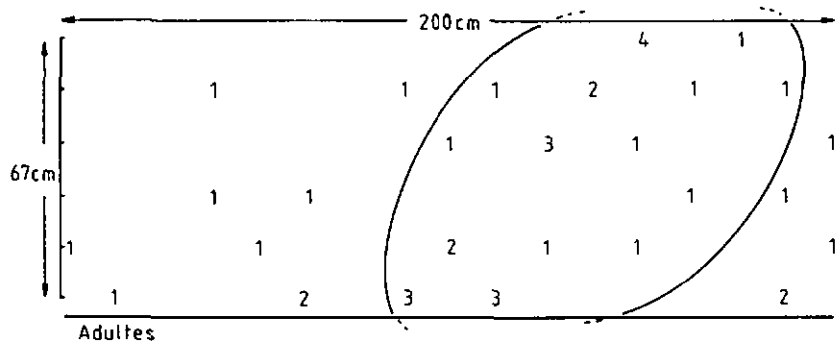


Fig. 80 : Distribution (nb. d'individus) de chaque stade sur les supports d'un tiquodrome, lors de leur première apparition. (Les nombres se trouvent à l'emplacement de chaque support occupé, les trois diagrammes représentant le même tiquodrome).

Il peut facilement être observé directement, que ce soit dans la nature, à l'aide de jumelles à courte focale, ou dans les divers dispositifs de laboratoire (M.III.12, M.III.13).

Une tique abordant un support procède par exploration de ce dernier : une série de va-et-vient (5 à 10) à hauteur variable, entrecoupés de repos, la mène à sa position d'affût, au bout de quelques minutes (voire jusqu'à une heure). Cette activité correspondant en tous points à celle rapportée par Lees et Milne (1951), nous ne la décrivons pas plus avant.

Une tique descendant de son support est plus expéditive : si la manoeuvre n'est pas interrompue pour déboucher sur la prolongation de l'activité de quête (ce qui se produit volontiers sous le stimulus représenté par un observateur trop proche ou trop insistant), elle aboutit rapidement (quelques minutes) à l'abandon du poste. On peut alors observer la tique évoluant sur la litière et ne tardant pas à disparaître, à la faveur de la moindre feuille morte.

Le comportement erratique précédant la sélection d'un support est quasi impossible à observer, sinon d'une manière fractionnaire. Aussi, nous bornons-nous à relever qu'il s'agit là de la seule phase libre se déroulant à la surface du sol et en mouvement : c'est un moment tout à fait particulier du cycle si l'on pense à la prédation possible par des oiseaux (la proie se signale alors par ses déplacements); nous y reviendrons (D.V.2).

Dans un premier temps, nous avons opéré en parallèle extraction de sol au hasard (M.IV.1.a.) et observation en terrarium (M.IV.1.e). Nous espérions ainsi voir où les tiques hivernent et, grâce au terrarium disposé dans le terrain, suivre le cheminement de chaque tique vers son microhabitat d'hiver.

XII.1 En terrarium

Aucune tique n'a jamais pénétré dans l'échantillon de sol, qui rappelons-le, ne comprenait pas les horizons Ao et Aoo. Néanmoins, les tiques ont survécu et se sont déplacées, montrant une motilité même aux basses températures ambiantes. D'autre part, l'échantillon de sol était légèrement moins compact que le sol original, excluant ainsi l'hypothèse d'un obstacle mécanique à la pénétration.

XII.2 En place (sans lâchers)

Les premières recherches de tiques "*in situ*" se sont révélées peu rentables (Tableau 12). Pour obtenir des résultats fiables, il aurait fallu analyser des quantités de sol impliquant un temps de manipulation inacceptable. Cependant, les résultats du terrarium (XII.1) joints aux présentes données nous ont suggéré que les tiques passent peut-être l'hiver dans les couches superficielles du sol. Nous n'avons alors passé au Berlese que les horizons Ao et Aoo de 12 m² de sol, ce qui nous a permis de trouver 1 femelle, 1 mâle, 13 nymphes et 5 larves. Cette densité de 1 à 2 tiques à jeun par m² est encore trop faible pour nous permettre d'obtenir des résultats quantitatifs.

XII.3 En sacs

La technique des sacs (M.IV.1.4) nous a permis d'atteindre facilement cet objectif : la densité des tiques (880/m² au lâcher) est encore de 555/m² à la récupération, sur l'ensemble de la saison ! (Hiver 1980-81, tous les stades à jeun). Le Tableau 45 présente les résultats obtenus au cours de l'hiver 1980-81.

D'un point de vue statistique, on peut montrer qu'il est impossible de distinguer les femelles des mâles ($\chi^2 = 1,69$, $v = 2$). En revanche, larves et nymphes ont chacune leur propre distribution ($\alpha < 0,03$).

Il ne faut toutefois pas oublier que les strates sont contiguës et que leur définition doit quelque peu changer d'un échantillon à l'autre.

D'un point de vue biologique, il faudra donc considérer cette stratification un peu plus globalement : les tiques sont à plus de 95 % dans les horizons organiques et plus particulièrement très en surface, dans la litière proprement dite (Aoo). En ce qui concerne les quelques tiques trouvées à plus de 7 cm, il faut tenir compte de la méthode : il est impossible de garantir qu'aucune tique d'une strate ne sera prise avec une strate inférieure (rappelons que le sciage de la carotte et le transfert en sacs plastiques a lieu directement sur le terrain et que, pour des raisons de structure du sol, nous sommes obligés de prélever les horizons supérieurs en premier lieu : M.IV.1.4. La fréquence réelle des tiques profondément enfouies ne peut donc être que plus faible que celle de nos mesures.

Tout se passe comme si les tiques ne cherchaient pas d'abri particulier, mais se contentaient de cesser leur activité de quête : elles descendent de leur support et parviennent sur la litière; suffisamment grossière, cette dernière peut livrer passage entre ses débris jusqu'à l'horizon Ao, sans impliquer d'activité fouisseuse. Effectivement, l'observation directe nous a maintes fois montré des tiques se frayant un chemin entre, et sous, les débris végétaux, mais il ne nous a jamais été donné de voir une tique creuser, ou même écarter des obstacles.

Nous avons tout de même tenté de déceler une éventuelle évolution en cours de saison : la Fig. 81 prouve, qu'en effet, l'occupation relative des strates varie, mais dans de faibles proportions. Les arguments développés ci-dessus nous interdisent de considérer ces fluctuations comme réelles, sauf s'il s'avérait qu'elles sont synchronisées entre les différents stades. La Fig. 82 prouve à l'évidence qu'il n'en est rien. N'oublions pas que, d'un stade à l'autre et de semaine en semaine, les échantillons de sol sont différents, situés quelques mètres plus loin sur le sol naturel, donc hétérogène, du sous-bois.

Les fluctuations du taux de capture sont représentées sur la Fig. 83. Encore une fois, il n'y a aucun synchronisme entre les différents stades. Il n'y a pas non plus de relation, pour un stade donné, entre le taux de recapture et la profondeur d'enfouissement. Nous nous voyons à nouveau confrontés à de fortes variations locales (spatiales et temporelles). Examinons plutôt les moyennes mensuelles (Fig. 84) : nous constatons une décroissance assez régulière décrivant qualitativement la mortalité hivernale. Les nymphes sont les plus résistantes, précédant les femelles, les mâles et enfin les larves. Quantitativement, la mortalité théorique peut être calculée à partir du rendement de l'extraction mesuré précédemment (M.IV.1.a). Or, ce rendement est inférieur au taux de récupération de l'hiver 1980-81 ! Nous devons donc nous borner à constater l'augmentation de mortalité durant l'hiver et à dire que celle-ci est, quoiqu'il

en soit, faible (Fig. 84).

Ceci est d'autant plus surprenant que les modestes profondeurs d'enfouissement ne sont pas une grande protection vis-à-vis des conditions hivernales : nous avons maintes fois constaté des gels du sol atteignant plusieurs centimètres de profondeur. Nous avons alors mesuré en continu la température du sol à trois niveaux, afin de connaître en détail la météorologie subie par les tiques. Les Fig. 85 à 87 montrent les plages de température hebdomadaires (trois premiers mois de l'année) couvertes dans trois strates; nous nous en tiendrons à deux constatations :

1° Les conditions régnant dans la litière et à 2 cm sont proches : la majorité des tiques, situées à ces profondeurs, subissent donc des météorologies voisines.

2° Il faudrait descendre plus bas que 5 cm pour éviter le gel (Fig. 87) : les tiques sont donc réellement confrontées avec ce problème.

Nous joindrons encore deux documents complétant nos résultats dans ce sens : les températures journalières du mois de janvier 1982 (Fig. 88) et la fréquence des profondeurs de sol gelé mesurée au cours des 22 relevés de l'hiver 1980-1981 (Fig. 89).

Par précaution, nous avons répété ces essais durant l'hiver 1982-83, en y ajoutant deux facteurs :

- Déposer les tiques dans les sacs plus prématurément, alors que la température ambiante élevée garantit la motilité maximale des tiques. On s'assure ainsi que les tiques ne sont pas ralenties dans leur progression verticale (Tableau 14).
- Etendre la mesure aux stades gorgés (Tableau 13).

Les résultats sont résumés sur le Tableau 46 : aucune tique gorgée n'a été retrouvée, mais les séries 2, 4 et 6 ont tout de même fourni des tiques à jeun, c'est-à-dire que dès le relevé No 2, (le 15.11.82, tiques déposées gorgées le 2.9.82), probablement toutes les tiques avaient déjà mué.

Statistiquement, la stratification en 1982-83 ne se distingue pas de celle de 1980-81 en ce qui concerne les larves et les adultes. Les nymphes, elles, semblent plus profondément enfouies. Cependant, compte tenu des remarques faites plus haut, nous devons considérer ces mesures d'un point de vue biologique, et nous confirmons donc les résultats obtenus durant l'hiver 1980-81. La mortalité, en revanche, s'est montrée plus forte pour les femelles, nymphes et larves ($\alpha \ll 0.001$).

I. ricinus, de tout stade et sexe, gorgé ou à jeun, hiverne dans les horizons organiques (Ao et Aoo), c'est-à-dire dans les 2 cm supérieurs du sol. Les taux de recapture suggèrent qu'il est en mesure de résister au gel, ce que nous avons vérifié expérimentalement.

nb [%]	A00	A0	2-7 cm	7-12 cm	12-17 cm	>17 cm	Total
♀	194 70	71 26	11 4	1	1		278
♂	175 68	66 25	19 7				260
N	269 80	63 19	3 1	1	1		337
L	519 87	74 12	3	1		3	600
Total	1157	274	36	3	2	3	1475
[%]	78.4	18.5	2.4	0.2	0.2	0.2	100

Tableau 45 : Stratification hivernale d'*I. ricinus* dans le sol en 1981 (tiques lâchées en "sacs").

(X) REPRISES

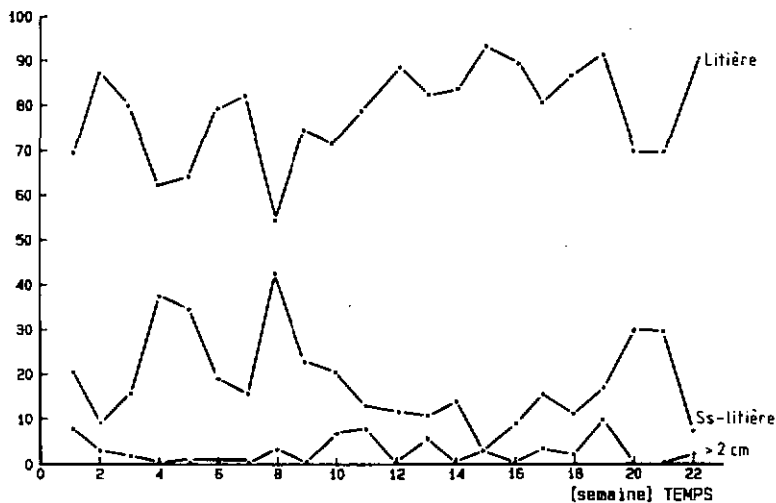


Fig. B1 : Evolution de l'occupation du sol durant l'hiver, tous stades confondus (1980-81).

[mm] PROFONDEUR

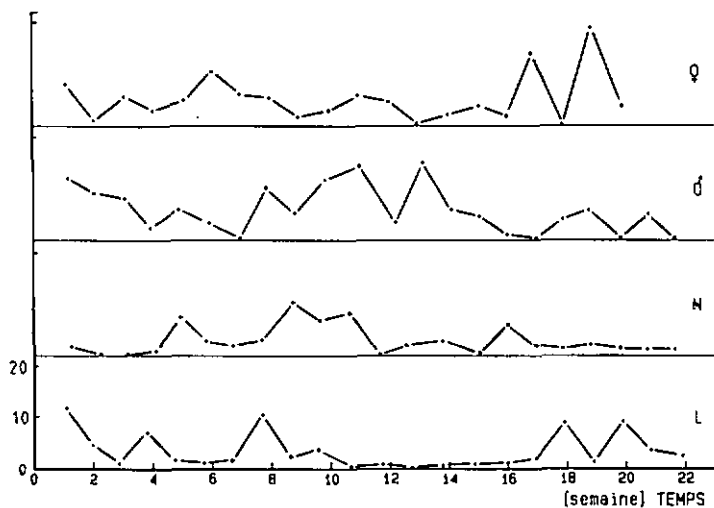


Fig. 82 : Evolution de la profondeur d'enfouissement durant l'hiver 1980-81.

[%] REPRISES

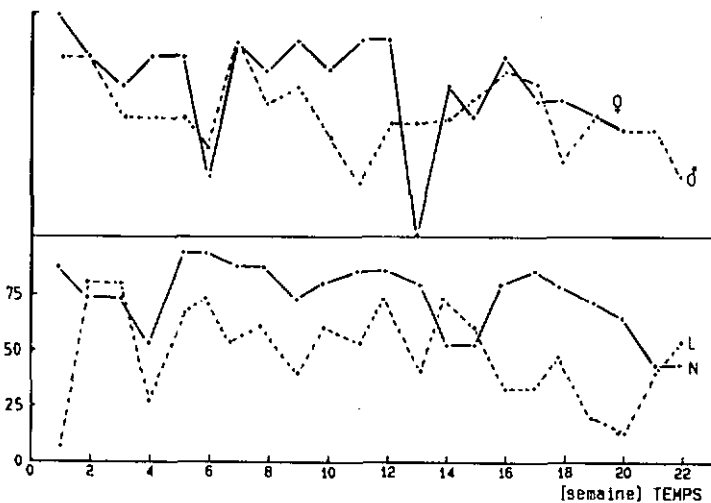


Fig. 83 : Reprises de tiques par extraction des carottes de sol au Berlese-Tullgren (1980-81).

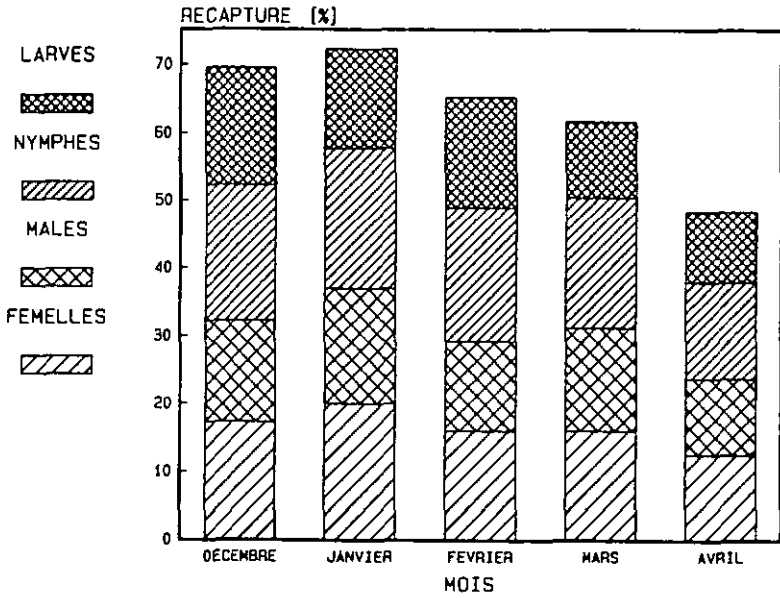


Fig. 84 : Diminution mensuelle des tiques extraites du sol en hiver 1980-81.

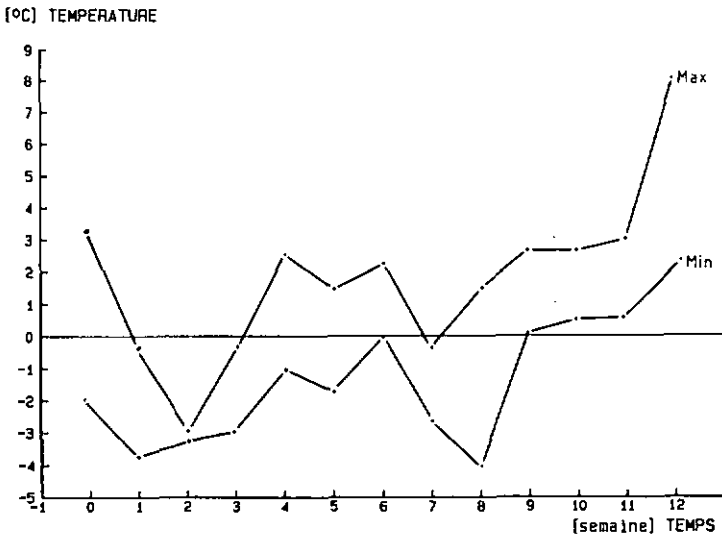


Fig. 85 : Température du sol pour les trois premiers mois de 1982; moyenne hebdomadaire dans la litière.

[°C] TEMPERATURE

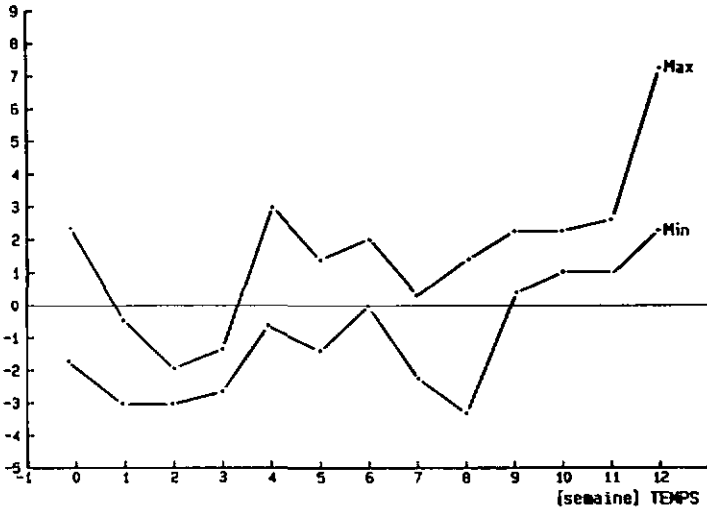


Fig. 86 : Température du sol pour les trois premiers mois de 1982; moyenne hebdomadaire à 2 cm de profondeur.

[°C] TEMPERATURE

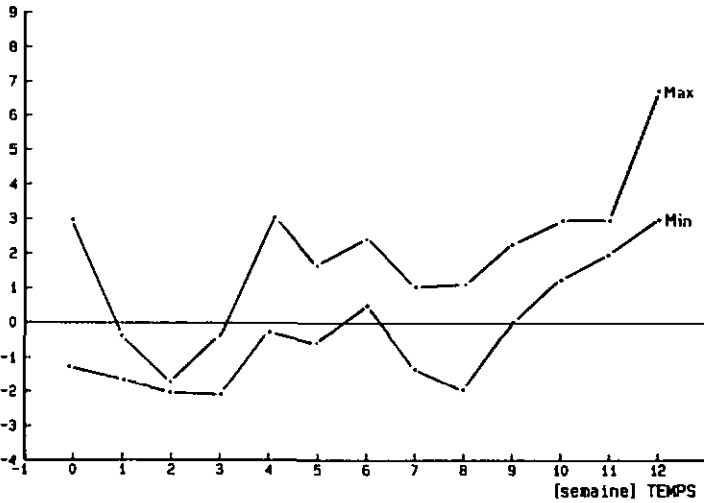


Fig. 87 : Température du sol pour les trois premiers mois de 1982; moyenne hebdomadaire à 5 cm de profondeur.

[°C] TEMPERATURE

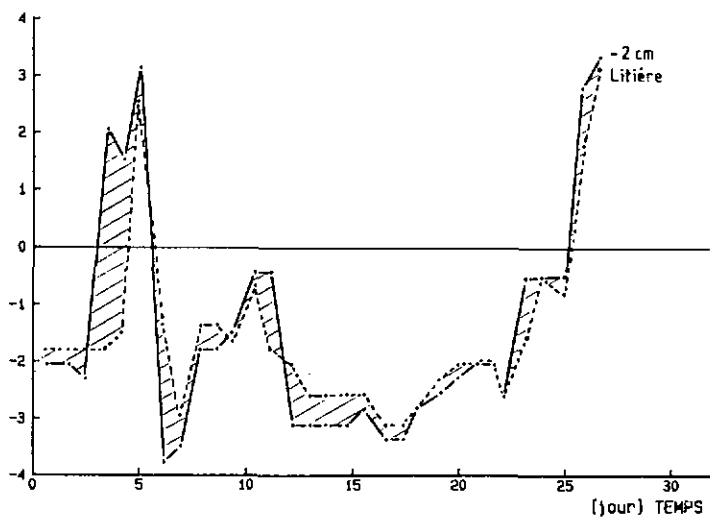


Fig. 88 : Température journalière dans la zone du sol hébergeant les tiques en hiver.

Nb. PRELEVEMENTS

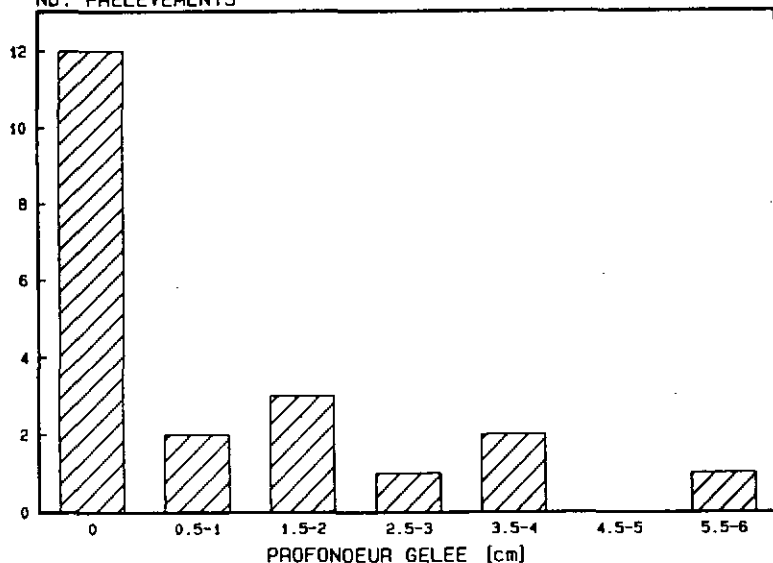


Fig. 89 : Fréquence de gel du sol à différents niveaux, au moment des relevés (novembre 1980 à avril 1981).

nb [%]	Aoo	Ao	2-7 cm	7-12 cm	12-17 cm	>17 cm	Total
♀	24 61.5	12 30.8	2 5.1	1 2.6			39
♂	41 74.9	12 21.8	1 1.8	1 1.8			55
N	19 45.3	15 35.7	3 7.1	5 11.9			42
L	25 73.5	9 26.5					34
Total	109	48	6	7			170
[%]	64.1	28.2	3.5	4.2			100

Tableau 40 : Stratification hivernale d'*I. ricinus* dans le sol en 1982 (tiques lâchés en "sacs").

Les durées moyennes et maximales de survie sont présentées sur le Tableau 47; ces moyennes n'ont pas une valeur biologique bien grande, influencées qu'elles sont par quelques durées extrêmement longues (celles-ci ne sont en effet pas compensées par les durées extrêmement courtes en raison du type de courbe de survie : Fig. 90). Nous adopterons donc la L.D. 50 (dose létale du régime de froid considéré pour 50 % de la population testée) comme représentation de la survie d'*I. ricinus* (Tableau 48). En revanche, nous aurons recours à la moyenne pour le calcul de l'écart-type : celui-ci étant un paramètre de la distribution des durées de vie, nous l'admettons comme une bonne approximation de "l'écart-type de la L.D. 50". Ce raisonnement revient à considérer la L.D. 50 comme une moyenne décalée de la même distribution, principe logiquement admissible.

Les résultats des essais à - 36°C ne figurent pas dans les Tableaux 47 et 48 : aucun individu n'a en effet pu résister plus de 48 h à cette température.

Il ressort quatre faits marquants de ces essais :

- 1° La durée de vie décroît avec la température.
- 2° Elle décroît également si la fréquence de l'alternance thermique augmente.
- 3° Les adultes, particulièrement les femelles, résistent mieux que les nymphes et elles-mêmes mieux que les larves.
- 4° L'état de jeûne n'a pas la même influence selon le stade : si le repas sanguin diminue la résistance des femelles et nymphes, il accroît celle des larves.

La confrontation des résultats exprimés dans les Tableaux 47, 48 et les Fig. 85 - 89 nous permet d'avancer qu'aucun de ces quatre principes ne s'oppose à ce qu'une population de tiques passe l'hiver du Staatswald sans protection particulière, hormis la faible couche de sol (horizons organiques) sous laquelle elle se dissimule.

[Jour]	- 4,5°C				- 10,5°C			
	1	4	16	32	1	4	16	32
♀	158 247	164 314	164 322	209 362	45 75	51 84	96 152	115 164
*♀	54 81	73 84	83 101	99 131	21 29	47 54	58 64	96 98
♂	116 227	138 264	149 288	195 329	30 55	38 64	70 101	104 131
N	100 259	108 269	166 305	203 329	33 54	39 69	60 84	88 131
*N	43 159	54 169	113 186	157 197	25 35	35 59	57 118	70 131
L	29 45	52 74	89 152	127 197	8 13	18 24	31 50	49 65
*L	38 221	77 224	128 237	199 296	14 23	26 39	51 67	81 98

Tableau 47 : Temps de survie d'*I. ricinus* au froid, en laboratoire. Moyennes et maxima en fonction de la température et du rythme d'exposition (rythme n = n jours d'exposition, 12 h à température ambiante et ainsi de suite).

* : stade gorgé

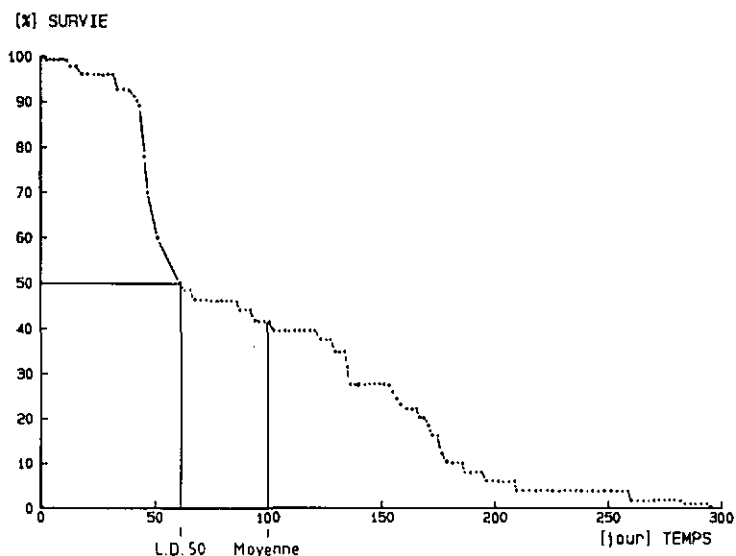


Fig. 90 : Survie des nymphes à -4,5°C (rythme d'exposition : 1 jour/1 jour).

T[°C]	- 4.5°C				- 10.5 °C				
	Rythme [j]	1	4	16	32	1	4	16	32
♀		167	157	182	181	48	47	84	110
*♀		58	75	78	82	20	45	53	80
♂		122	105	138	174	26	33	68	104
N		60	75	154	193	36	37	53	76
*N		18	52	112	162	25	28	47	72
L		27	44	76	124	5	16	23	32
*L		11	68	110	191	12	25	44	71

Tableau 48 : Temps de survie d'*I. ricinus* au froid, en laboratoire.

L.D. 50 en fonction de la température et du rythme d'exposition (rythme n = n jours d'exposition, 12 h à température ambiante et ainsi de suite).

* : stade gorgé

Les tiques se réfugiant dans le sol durant la période d'activité correspondent à trois types d'individus :

- 1° Les tiques gorgées.
- 2° Les tiques à jeun n'ayant pas encore entamé leur activité de quête.
- 3° Les tiques à jeun entre deux phases de quête.

Si les représentants des deux premières catégories peuvent être suivis grâce à la méthode "d'Ariane" (M.V.3), ceux de la troisième ne peuvent être retrouvés que grâce à des prélèvements de sol, extraits en laboratoire.

XIV.1 En place

Tout comme pour les tiques hivernantes, les premiers prélèvements de sol ont montré la prépondérance des couches superficielles en tant que gîte. Nous n'avons alors plus analysé que ces dernières, mais sur des surfaces plus considérables. Le Tableau 49 totalise les captures ainsi effectuées dans les horizons A₀ et A₀₀ sur une surface de 64 m² au total. Malgré une forte quantité de larves gorgées, trouvées groupées dans un prélèvement, la densité totale de tiques n'excède guère 2/m², soit la densité naturelle d'hiver (XII.2). Il s'agit de stades gorgés ou à jeun, pouvant ainsi correspondre aux trois catégories citées plus haut, qui présenteront par conséquent des localisations comparables. La faible proportion de tiques à jeun extraites pendant la saison d'activité (17 %) suggère que ces dernières passent un minimum de temps dans le sol, c'est-à-dire un maximum en activité de quête. Ceci a déjà été démontré (V.2, Tableau 33) : l'activité d'un adulte, comprise comme la période séparant sa première apparition de sa disparition définitive, comprend plus de 75 % d'activité de quête proprement dite.

XIV.2 Femelles "en fil d'Ariane"

Le cheminement des femelles gorgées, suivies dès leur lâcher, correspond bien à cette localisation endogée superficielle : leur première réaction consiste à disparaître sous les feuilles mortes (exceptionnellement, une femelle peut rester en surface, mais demeure alors immobile). Ensuite, les mouvements restent horizontaux et très limités (voir IX.4). S'il y a mouvement vertical, il s'agit de l'exploitation d'une cavité préexistante, ce qui est rare. Quoiqu'il en soit, de telles occasions ne semblent pas être particulièrement recherchées et, comme nous l'avons déjà dit, une activité fouisseuse n'a jamais été constatée. Le rôle primordial joué par la litière pour les phases endogées des nymphes

et des larves (Tableau 49) peut donc être étendu aux femelles gorgées; et si les femelles à jeun n'ont pu être observées que rarement, il est très probable qu'il en soit de même pour elles.

Cette même technique a permis d'observer la ponte et son éclosion jusqu'à l'apparition des premières larves en quête, nous n'aborderons pas ici les problèmes de temps de mue et de latence, mais il faut évoquer la distribution spatiale particulière des larves à jeun : elle ne dépendra pas de la chute ("drop-off") de l'hôte, comme pour les autres stades, puisque toutes les larves sont généralement issues d'une seule ponte.

Nous avons été surpris de constater que, passé l'éclosion, les larves ne se dispersent pas. Ainsi une femelle gorgée déposée dans la nature le 24 avril a pondu dès le 25 mai; les larves écloses entre mi-août et fin août ont été observées, groupées en boule sur les oeufs vides le 4 septembre (Fig. 91), et ne sont pas entrées en activité cette année, bien qu'étant déjà en mesure de détecter un hôte (en l'occurrence l'observateur) et de se mettre en mouvement (Fig. 92). Après une telle stimulation, les larves se remettent en boule, coupant court à toute dispersion. Le même phénomène a encore été constaté, sur la même ponte, le 2 février de l'année suivante, le 16 et le 30 avril, le 6 mai. Ce n'est que le 19 mai que les premières larves actives ont pu être observées, dans un rayon d'une dizaine de centimètres autour de la ponte. L'étalement d'un "nid", ou foyer, de larves n'intervient donc pas avant le début de l'activité.

XIV.3 En sacs

Une fois défini le comportement des divers stades dans les couches superficielles du sol, il s'agit encore d'en cerner l'aspect temporel. Les laps de temps séparant le repas sanguin de la première activité de quête ont été chiffrés grâce à la technique des sacs nylon à demi-enfouis dans le sol (M.IV.3.b). Comme en témoigne le Tableau 50, l'activité peut survenir quatre mois et demi après le repas chez des nymphes et adultes nourris au mois d'avril. Elle se poursuit l'année suivante, dix à onze mois plus tard, et c'est même là l'essentiel de l'activité. Dans des conditions identiques, les larves peuvent attendre douze à treize mois, ou seulement neuf si les femelles se sont nourries en automne (ici, octobre). C'est-à-dire que, quelle que soit la date du repas des femelles, les larves sont en grande majorité actives entre mai et juillet. En revanche, des nymphes et adultes gorgés entre avril et octobre étaleront leur activité de mars à octobre-novembre.

nb	♀	*♀	♂	N	*N	L	*L	Total
Aoo	1	-	-	14	7	3	61	86
Ao	1	-	-	2	8	2	37	50
Total	2	-	-	16	15	5	98	136

Tableau 49 : Liques extraites du sol durant la saison d'activité, sur une surface totale de 64 m².

* : stade gorgé



Fig. 91 : Larves groupées en boule sur les oeufs vides (litière éloignée).



Fig. 92 : Dispersion momentanée des larves sous stimulation due à la proximité d'un hôte.

[date]	Repas sanguin date	Oviposition	Eclosion ou mue début	Stade suivant Période d'activité
♀	24.IV.81	18.V - 15.VI.81	4.IX.81	L : 19.V.82 - 7.X.82
♀	22.VII.81	24.VIII - 5.X.81	12.VII.82	L : 19.VII.82 - 30.VII.82
♀	9.X.81	15.II - 26.III.82	12.VII.82	L : 16.VII.82 - 2.IX.82
♀	21.IV.82			L : 12.VII.82 - 7.X.82; 16.V.83 - 4.VII.83
♀	21.IV.82			L : 3.VIII.82 - 1.XI.82; 25.IV.83 - 27.VI.83
L	27.IV.81			N : 28.IV.83 - 13.VI.83
L	27.IV.81			N : 7.X.82 - 25.X.82; 28.III.83 - 7.VI.83
N	21.IV.81			A : 12.III.83 - 23.V.83
N	21.IV.81			A : 7.X.82 - 15.XI.82; 2.II.83 - 23.V.83

Tableau 50 : Développement d'*J. trichus* dans le terrain.

Parmi les 8 espèces de carabes testées, 6 se sont attaquées aux tiques (Tableau 51). Les résultats positifs ne témoignent pas forcément d'une absorption totale des proies : en général, la basis capituli, le scutum et les pattes ne sont pas ingérées (Fig. 93), si ce n'est dans le cas de larves; d'autres ne sont qu'entamées, mais ne survivent pas pour autant. La Fig. 94 présente quelques cadavres de femelles gorgées dans l'état où ils ont été retrouvés dans la nature, comparés aux dépouilles abandonnées par les carabes des boîtes de Pétri; si les traces des spécimens No 1 - 5 peuvent être comparées à celles des No 10, voire 10 et 11, il est peu probable que celles des No 6 et 7 soient aussi le fait d'un carabe : l'intérieur a été en partie rongé après que la cuticule se soit vu découper une ouverture circulaire, et non déchirée sans ordre, comme il a été observé pour chaque carabe. La dépouille No 8, dilacérée, a en revanche été rigoureusement vidée, la cuticule seule subsistant. Le scutum No 9 est tout ce qu'il reste d'un mâle, forcément à jeun.

Le rôle possible d'un certain nombre d'espèces de carabes dans la prédation d'*I. ricinus* est donc établi, mais évoque du même coup l'existence d'autres types d'ennemis des stades gorgés en particulier.

	G O R G E E S				Fraichement écloses		
	n	♀	N	L	♀	♂	N
<i>Carabus coriaceus</i>	5	+	-	-	+		
<i>problematicus</i>	3	+	+	-			
<i>glabratus</i>	2	-	-	-	+	-	-
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	2	+		+			
<i>niger</i>	7	-	+	+			
<i>Abax parallelopedus (=ater)</i>	6	+	+	+			
<i>Nekria brevicollis</i>	1	-					
<i>Cychnus caraboides</i>	2	-					
	28	+	+	+	+	-	-

Tableau 51 : Prédation exercée expérimentalement par quelques espèces de Carabes sur les stades gorgés d'*I. ricinus*.

+ : proies partiellement ou totalement absorbées

- : proies délaissées



Fig. 93 : Dépouilles de tiques victimes d'un Carabe (ici *Carabus problematicus*) en conditions expérimentales. Les larves n'ont pas été touchées.

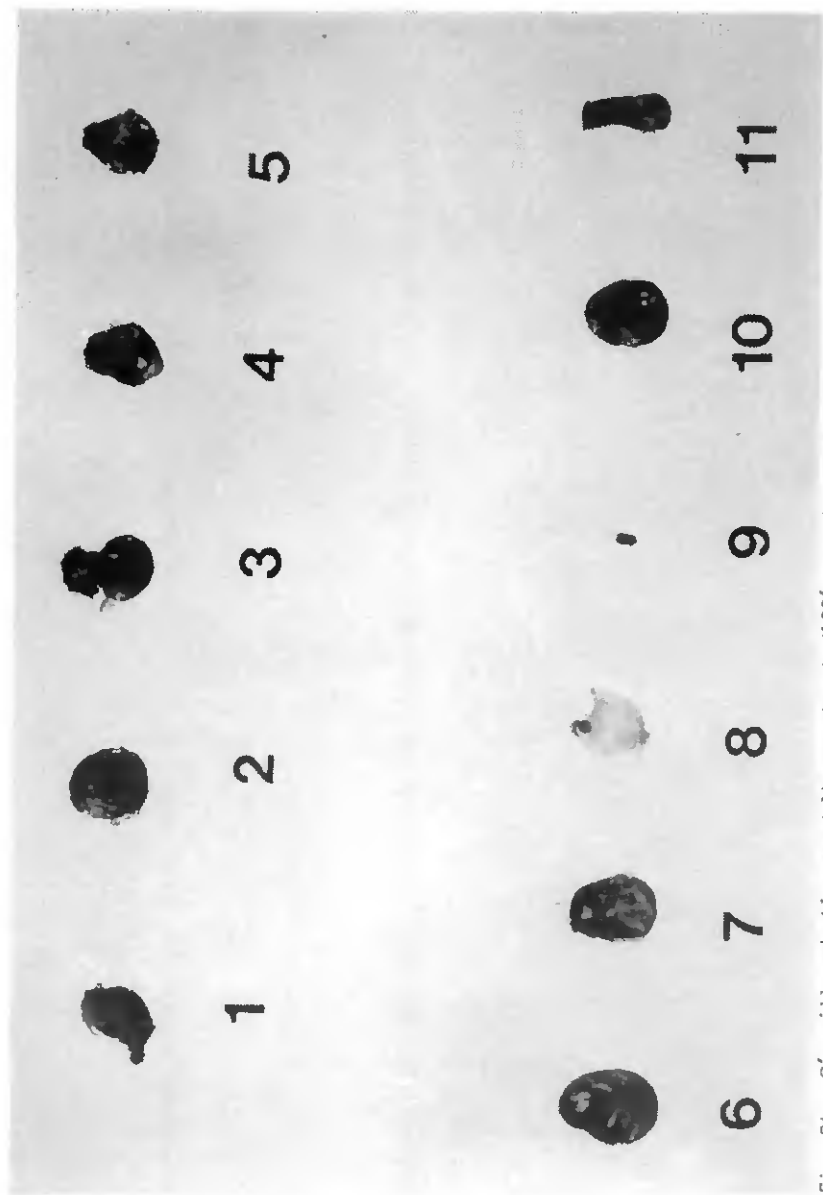


Fig. 94 : Dépouilles de tiques adultes montrant différents types de morsures.
1 - 5 : proies offertes à des Carabes 6 - 10 : dépouilles retrouvées dans la nature

DISCUSSION

I.1 Le choix du support

A priori, tout support peut être employé par tout stade pour attendre son hôte : toutes sortes de végétaux, morts ou vifs, sur pied ou couchés, intacts ou brisés, ont été observés portant des tiques. Aucune caractéristique ne permet, au travers de ce panorama, de discerner les "bons" supports des moins adéquats.

Le fait que les différents auteurs citent des espèces végétales différentes selon les régions ne fait que corroborer cet éclectisme de la tique dans le choix de son support : Lees et Milne (1951) les rencontrent préférentiellement sur des joncs, dans des pâturages humides à joncs ! Gilot et al. (1975) les voient tantôt sur des Graminées et Carex le long des chemins de sous-bois et sur divers arbustes (Frêne, Bouleau, Viorne, Aubépine et Troène) précisément en lisière !

De plus, comme nous avons pu leur faire accepter différents supports artificiels, nous pouvons conclure avec certitude que, toute considération de taille mise à part, la seule qualité exigée d'un support est qu'il se trouve à proximité de la tique.

I.2 La hauteur de quête

Les premières observations (directes ou par capture) ont immédiatement montré la variabilité des hauteurs de quête : si l'on peut mettre en évidence une moyenne typique de chaque stade, il ne s'en trouve pas moins que les événements de mesure se chevauchent largement.

Les données connues à ce jour concordent avec les nôtres (Tableau 52), mais ne disent rien quant à la sélection de la taille du support : est-elle aussi aléatoire que celle du type de support, dans quelle mesure conditionne-t-elle la hauteur de quête, les tiques exploitent-elles toute la longueur pour régler leur position ?

Plus le support est grand, plus la tique a tendance à rester en deçà du sommet : il y a donc tentative d'adaptation de la position pour maintenir une hauteur optimale. Néanmoins, cette adaptation ne compense pas les variations de taille du support (en effet, la tique reste en général proche du sommet, comme le constatent aussi Lees et Milne (1951) et Gilot et al. (1975)); d'autre part, la proportion de tiques qui tente cet ajustement est faible (Tableau 28 et observation directe). Globalement, on peut donc affirmer que la hauteur de

quête est conditionnée par la taille du support. Dès lors, toute l'analyse repose sur le choix du support.

Nous avons vu comment, d'une distribution assez aléatoire des hauteurs à la première apparition des individus, nous passons à une distribution modalisée au cours de l'activité (Fig. 55-58). Le mode correspondant à chaque stade étant différent, il y a donc bien choix. Ce choix a été exercé d'une manière empirique et dans une mesure relativement restreinte, puisque les hauteurs préférentielles montrent une vaste souplesse. Ainsi, des supports trop longs, imposés sans alternative, n'excluent pas l'activité (Tableau 25) mais sélectionnent le stade le plus tolérant (en l'occurrence les adultes).

Cette souplesse comportementale peut être interprétée sur deux plans :

- 1° La tolérance, ou gamme de hauteurs utilisables pour chaque stade permet l'exploitation de divers types de strates herbacées (taille des supports) et l'adaptation aux variations d'un type de végétation au cours de sa croissance. Elle minimise les mouvements de la tique et du même coup son métabolisme, avantage capital pour un organisme devant accomplir son activité à jeun.
- 2° La sélection, même souple, permet d'occuper en priorité les niveaux correspondant à la taille des différents hôtes préférentiels (Tableau 2, 26) : les larves se nourrissant en majorité sur les micromammifères, les nymphes sur les oiseaux à activité au sol et les micromammifères, les adultes sur les "grands" mammifères, la probabilité de rencontre parasite/hôte en est considérablement réhaussée. Cette hypothèse, qui peut paraître excessivement finaliste, se voit confirmée par analyse d'infestation de divers hôtes (Milne, 1949 b) : la taille de ces derniers est nettement en relation avec celle des différents stades d'*I. ricinus* (Tableau 53). Les niveaux de la végétation se caractérisent également par des différences d'humidité relative (Fig. 51) : les strates les plus hautes, qui soumettent les tiques à une plus forte dessiccation, sont les plus riches en adultes, le stade le plus résistant. Inversement, les larves, particulièrement sensibles, sont souvent très proches de la surface du sol (McLeod, 1935 a; Lees, 1946).

L'ensemble de ces caractéristiques, apparemment contradictoires, aboutit à un compromis s'intégrant remarquablement bien dans le cadre d'une stratégie de rencontre de l'hôte, pour un ectoparasite tel qu'*I. ricinus*.

1.3 La position de quête

I. ricinus se présente rarement en quête la tête en bas (moins de 5 % de tous les cas), mais cette caractéristique est souvent doublée d'une position quelque peu distante du sommet, suggérant ainsi que l'observation a lieu lorsque l'individu descend de son support. Si l'observation individuelle a infirmé cette hypothèse (Tableau 31), il ne faut pas perdre de vue qu'une tique peut être troublée durant son activité par le passage d'un hôte, ou, à plus forte raison, par le séjour de l'observateur. Elle réagit alors par des mouvements de la première paire de pattes, puis de tout le corps, s'agite et se déplace le long du support. C'est probablement cet état de déstabilisation que nous avons détecté, tantôt grâce à la distance au sommet, tantôt grâce à une position inversée ou les deux simultanément. Dans certains cas, il s'agit réellement de l'amorce de la descente du support, dans les autres, d'un phénomène passager.

Si l'on pense à la sensibilité particulière d'*I. ricinus* vis-à-vis de la dessiccation, la position de quête autour du support par rapport aux points cardinaux, ou exposition, ne devrait pas être quelconque. Néanmoins, les adultes y sont indifférents. Les nymphes, en revanche, se soustraient à l'influence directe du soleil en se trouvant plus volontiers sur les faces Nord et Est des supports. Compte tenu de leur plus grande fragilité, il est raisonnable qu'elles n'affichent pas l'indépendance des adultes. La question du vent, qui semblait primer celle du soleil chez Lees et Milne (1951), n'entre pas ici en ligne de compte : les courants sont toujours très réduits sous le couvert forestier, et les gradients de vitesse au voisinage du sol montrent qu'ils sont encore plus faibles dans la strate concernée (Fig. 49).

1.4 Périodes et rythmes de quête

Les périodes de quête varient dans une très large mesure, les maxima atteignant 4 à 6 mois, pour tous les stades. Cependant, les moyennes de ces périodes se différencient très bien d'un stade à l'autre (par un facteur 2 environ). On peut aussi mettre en évidence des différences de station à station (Tableau 34) ce qui nous incite à comparer nos données à des mesures réalisées en Angleterre (Lees et Milne, 1951); toutes les caractéristiques de l'activité y sont différentes (Tableau 54), ce décalage allant toujours dans le même sens : la diminution du temps pendant lequel la tique est exposée au milieu aérien. Le séjour dans la strate herbacée d'Angleterre doit être plus contraignant; il restreint la phase moyenne de plus de 85 % (par rapport à nos mesures). Le nombre de ces phases passe de 2.2 à 3.6, ce qui ne compense pas la

perte d'activité. Seul 30 % du temps est passé en quête dans la végétation contre 70 % en phases de repos. Ces proportions sont de 75 % et respectivement 25 % environ sur le Plateau Suisse. Deux questions en découlent immédiatement :

- 1° Quel élément justifie une telle disparité ?
- 2° Comment les tiques parviennent-elles à trouver suffisamment d'hôtes en si peu de temps ?

Les deux réponses ont un dénominateur commun : le biotope.

Rappelons que si chez nous *I. ricinus* ne se rencontre qu'en milieu dit fermé (ou couvert), c'est-à-dire en sous-bois ou éventuellement dans des haies, bosquets ou lisières (Aeschlimann, 1972), ce sont précisément des milieux ouverts qui se voient colonisés en Grande-Bretagne. En particulier, les prairies pâturées à Jonc, Nard, Molinie représentent des terrains de prédilection (Evans, 1951). Dans ces derniers, plus la végétation est épaisse et haute, plus la densité de tiques est élevée (Milne, 1944). Milne (1945 a) a montré que le type de végétation (et l'épaisseur de la litière) joue un rôle prépondérant dans l'établissement et le tamponnage d'une humidité relative propice. C'est ce même rôle que nous attribuons au couvert arborescent de nos sous-bois, mais qui se révèle plus fort chez nous (Tableau 55). Aussi peut-on s'étonner d'une si grande différence de biotopes occupés, les besoins physiologiques de l'espèce devant être semblables dans les deux pays.

D'aucuns arguent d'une éventuelle race, d'une variété ou d'un écotype particulier à la Grande-Bretagne : nous répondrons que, dans ce cas, les tiques anglaises ne devraient pas présenter une telle restriction du temps de quête qui ne peut être que désavantageuse pour elles (probabilité de rencontre).

Nous avançons donc, pour répondre à la première question, l'hypothèse que les conditions micrométéorologiques et tout particulièrement hydriques des pâtures collinéennes restreignent la potentialité de quête d'*I. ricinus*. Nous avons tenté une représentation graphique de ce phénomène en utilisant en commun les données de Milne (1945) et les nôtres (Fig. 95). Il en ressort que, si le manque de données nous interdit l'établissement d'une relation précise humidité relative/activité, le principe de cette relation se voit confirmé, que l'on s'intéresse aux périodes d'activité totale ou à l'activité de quête nette. Une adaptation comportementale permet aux tiques de vaincre des déficits hydriques par une modification de rythme quête/repos. L'apparente rareté de tiques dans les forêts anglaises ne s'explique pas par ce phénomène, mais nous ne disposons pas de données comparables sur ces milieux. Nous ne pouvons donc pas pousser plus avant la discussion dans ce sens.

Nous venons de parler à plusieurs reprises de pâtures; il s'agissait

effectivement de surfaces parcourues par des troupeaux, en l'occurrence de moutons. Voici la réponse à notre deuxième question : la densité de tels hôtes est évidemment bien supérieure à celle des hôtes sauvages impliqués chez nous pour nourrir les tiques adultes. Il est raisonnable d'admettre que dans de telles conditions, l'inconvénient de phases et périodes de quête courtes est largement compensé. Le cas des immatures reste en suspens, Lees et Milne (1951) n'ayant pas abordé le sujet, mais il y a tout lieu de penser qu'il est parallèle. Pour eux aussi, le rôle des moutons doit être pris en compte : Milne (1949 b) considère ces derniers comme les hôtes principaux des nymphes et probablement des larves.

On peut admettre qu'*I. ricinus* réagit de même à son environnement, sur le Plateau Suisse ou en Grande-Bretagne. C'est précisément la constance de ces réactions qui aboutit à des schémas d'activité distincts.

Quels que soient ces schémas, ils sont bien définis dans l'ensemble d'une population. Au niveau des individus, ils sont en revanche extrêmement variables : aucun synchronisme ne peut être mis en évidence. Le nyctémère lui-même n'a pas de répercussion sur l'activité. Tout au plus peut-on avancer que les débuts et fins d'activité se regroupent en partie entre 18 h et 10 h du matin. Cette caractéristique est plus discrète que ne l'avaient observé Lees et Milne (1951), ceci en toute logique. En effet, les phases de quêtes étant plus longues et moins nombreuses chez nous, il s'ensuivra d'autant moins de migrations verticales.

Une approche plus détaillée du comportement ne permet pas non plus la détection d'un rythme dans l'activité de quête : si les tiques n'interrompent pas leur activité, elles pourraient faire varier leur hauteur. C'est bien le cas, puisqu'elles ne restent pas rigoureusement immobiles; mais les déplacements excèdent rarement 1 cm et ne montrent de synchronisme ni entre eux, ni avec l'évolution journalière ou saisonnière.

Ainsi, deux types d'hypothèses classiques peuvent être réfutés :

- 1° Les tiques descendent de leur support aux heures les plus sèches, ou se rapprochent du niveau du sol où l'humidité est plus élevée (de même pour des périodes de relative sécheresse prolongée) : ce n'est pas le cas.
- 2° Les tiques diminuent leur activité au cours de la nuit. Milne (1947 a) constatait, à l'aide du drapeau, une baisse d'activité qu'il imputait à la chute de température. En réalité, le refroidissement entraîne une diminution de motilité, ou de célérité d'un hétérotherme. Le principe même du drapeau requérant la "collaboration" de la tique, qui s'y

accroche activement au passage (en levant sa première paire de pattes), les captures nocturnes seront victimes d'une baisse de rendement. De plus, il est connu qu'un drapeau mouillé, ici par la rosée, fonctionne notablement moins bien. Il y a donc réellement baisse de capture, mais pas baisse d'activité. L'hypothèse est aussi infirmée.

Encore une fois, l'examen du comportement mène à la conclusion qu'*I. ricinus* prolonge son activité de la manière la plus imperturbable possible. L'absence de rythmes montre que cette espèce peut subir un certain nombre de perturbations du milieu sans manifester de réactions (nyctémère en particulier); mais les caractéristiques de l'activité, variables selon le biotope, révèlent une sensibilité à ces mêmes perturbations lorsqu'elles se manifestent sur de plus longs laps de temps.

Nous allons maintenant parler de ces influences, qui ont pu être analysées statistiquement.

II.1 Sélection des facteurs

L'option prise au départ, soit de prendre en compte un nombre maximal de facteurs, s'est révélée riche d'enseignement :

- 1° Plus ces facteurs sont nombreux, plus leur sélection en sera délicate : on a alors toutes les chances pour que plusieurs de ces facteurs soient de significations mathématiques très proches et que l'élimination prenne un caractère aléatoire.
- 2° Nous n'avons pas pu faire parler le facteur "stress", peut-être plus en raison de son expression mathématique que d'une complète absence de signification. Il faudrait donc chercher à l'exprimer sous une autre forme.
- 3° Les facteurs calculés sur de longues durées précédant la mesure comportementale (plus d'une semaine) doivent être rejetés, bien qu'ils présentent volontiers de meilleures corrélations. Ceci provient du fait que l'on se rapproche ainsi du cours moyen de l'année, en s'éloignant simultanément des fluctuations momentanées du climat. Notre mesure tend alors indirectement à exprimer la date, le déroulement général de la saison et non ses irrégularités, que nous soupçonnons d'influencer l'évolution d'une population.

L'ensemble de ces considérations doit pousser à une sélection draconienne des facteurs explicatifs potentiels : dans notre cas, seuls 10 facteurs ont finalement été retenus, des 171 pris en compte au départ.

Une remarque s'impose encore : il faut distinguer une mesure oscillant de jour en jour autour de la même moyenne (humidité relative, pression atmosphérique) d'une mesure évoluant au rythme de l'année (température). Ainsi un organisme actif en été, par exemple, présentera de toute façon une corrélation avec la température, haute en été. Il se peut néanmoins que son abondance dépende étroitement des petits excès ou déficits de température. On fabriquera alors un nouveau facteur de température égal à la différence entre la valeur réelle et la valeur normale à la date considérée. Par le biais de cette différence, la température se voit ramenée à un facteur oscillant autour d'une moyenne (en l'occurrence 0 !), tout comme la pression atmosphérique ou l'humidité relative.

II.2 Les influences de la météorologie

Une fois de plus, *I. ricinus* s'est montré très indépendant des fluctuations de son milieu. Aucune des caractéristiques comportementales enregistrées durant la quête n'a pu être mise en relation avec les éléments météorologiques connus. Seule la population active peut être expliquée, ce par deux facteurs : la date et l'humidité relative. Plus précisément, l'activité d'une population est avant tout déterminée par le calendrier, calquée sur le déroulement des saisons bien plus que sur les variations journalières caractérisant chaque jour de ces saisons. En second ressort, l'humidité relative (ici la moyenne des minima journaliers durant la semaine précédant la mesure) vient moduler le schéma de base fourni par le calendrier. Ces constatations découlent de l'observation des adultes en 1981. En ce qui concerne les nymphes, la situation est moins claire : le facteur correctif n'est plus l'humidité relative, mais une mesure thermique. Pour les larves, il n'y a pas moyen d'introduire d'autre variable que celles ayant trait au calendrier.

Les données de 1982 font intervenir la date et l'humidité pour les adultes et les nymphes, la date seule pour les larves, mais le tout d'une manière un peu plus lâche.

C'est cette communauté de réaction des adultes et des nymphes, sur deux ans d'expérimentation, qui nous a suggéré l'établissement d'un modèle unique. Après une série d'essais, nous sommes enclins à le proposer sous la forme suivante (Tableau 56) :

$$N = C \left[\sin(J-d) \frac{360}{365} + a \cdot H \right] + b$$

où N = nombre d'individus du sexe ou stade choisi.

C = constante de population (dépend de la surface de terrain considérée, du sexe et du stade).

J = numéro du jour de l'année.

d : calque l'évolution du sin sur celle de la température (minimum le 15 janvier, $\Rightarrow d = 105$).

$\frac{360}{365}$: ajuste la longueur d'onde du sin sur une année entière.

sin : calculé sur la valeur en degrés d'angle.

a : constante d'humidité (dépend du sexe et du stade).

H : humidité relative (moyenne des minima des 7 jours précédant la mesure).

b : constante de correction (erreur).

Ce modèle, par trop fruste, n'a de bonnes performances que sur l'année à partir de laquelle il a été calculé. Cependant, s'il n'est pas capable de reconstituer le nombre de tiques en quête une autre année, il peut prévoir, en

fonction de l'humidité relative, les déformations de la courbe sinusoïdale de base.

Notre tentative de modélisation n'est pas la première, puisque Donnelly et Mc Kellar (1970) en proposent deux versions : l'une est basée sur la température uniquement (moyenne mensuelle), l'autre complète l'influence de la température par celle de la pluviosité. Nous avons déjà dit que des moyennes de température calculées sur un certain laps de temps (ici un mois) décrivent plus le cours de l'année que les fluctuations de ses caractéristiques météorologiques. On peut donc considérer cette variable explicative en parallèle avec notre variable "sin J". Dans le modèle incluant la pluviosité, la température explique le 90 % des variations de la population et la pluviosité intervient alors comme un simple correctif : c'est exactement la situation que nous observons avec l'humidité relative et le "Sin J". La Fig. 96 illustre bien le fait que la température mesurée par Donnelly et Mc Kellar n'est pas un réel facteur explicatif : leur modèle appliqué à nos données météorologiques, mesurées 20 ans plus tard, dans un autre pays, fournit des courbes tout à fait comparables aux leurs ! Nous pouvons raisonnablement admettre cette identité comme preuve de l'indépendance d'*I. ricinus* vis-à-vis non de la température en tant que telle, mais de ses fluctuations.

On peut s'étonner du fait que les courbes de la Fig. 96, mesurées ou calculées, présentent une évolution bimodale, à partir d'une variable (Température) à évolution monomodale. Il faut ajouter que le modèle est en réalité double, l'un utilisable de janvier à mai, l'autre prenant le relais dès juin :

Janvier - mai : population = $14.45 \cdot T - 105.6$

Juin - décembre : population = $6.24 \cdot T - 48.1$

Les auteurs sous-entendent ainsi un brusque changement de sensibilité des tiques vis-à-vis de la température, ce qui n'est admissible que si deux populations bien distinctes existent, la seconde prenant le relais en juin. Or il n'en est rien chez nous, comme l'observation individuelle le prouve. Bien que les périodes de quête soient plus courtes en Grande-Bretagne, les tiques peuvent franchir le cap du mois de juin, qui sépare les deux pics (observation individuelle de Lees et Milne, 1951); l'hypothèse de deux populations de physiologies distinctes doit, ici aussi, être rejetée. On peut énoncer les mêmes remarques relativement aux données plus récentes de Gray et al. (1978) et Gray (1984), qui se caractérisent également par des corrélations avec la température, les deux pics étant analysés séparément. Nous envisagerons plus loin les explications possibles d'une évolution bimodale, dans le cadre de la discussion sur la phénologie de l'espèce.

La pluviométrie n'a pas pu être incluse dans nos modèles : bien que soumise à l'analyse, elle n'a jamais prouvé son influence. Seul son effet mécanique a pu être mis en évidence grâce à l'observation directe. Il s'agit là d'une notion pratiquement impossible à quantifier dans le milieu forestier, dont la nature du couvert de chaque strate peut faire varier les caractéristiques pratiquement d'un centimètre à l'autre : c'est l'écoulement ponctuel de l'eau qui est en cause, et non la pluviométrie telle qu'on l'entend généralement. Si Donnelly et Mc Kellar (1970) ont pu en tenir compte, encore que dans une faible mesure, c'est probablement à cause du milieu, ouvert, dans lequel ils ont travaillé.

Sans pousser autant l'analyse statistique, plusieurs auteurs ont mis en évidence des seuils thermiques et hydriques permettant l'activité (Tableau 57). La température requise oscille autour de 6 - 8°C. Nous avons observé des tiques actives à des températures voisines de 0°C (et même légèrement inférieures); cependant il s'agit d'observations exceptionnelles, faites directement sur les supports sans l'intermédiaire du drapeau ou des hôtes. Il est clair que, pour pouvoir aboutir, l'activité doit être complétée d'une capacité motrice que le froid diminue, même s'il n'empêche pas la présence des tiques sur les supports, ni leur faculté de détecter l'hôte, comme nous avons pu le voir. Chez nous, un seuil de 6 - 8°C correspond à des températures régnant au cours des mois de mars et novembre, précisément lors de l'apparition et de la disparition d'*I. ricinus*.

Les seuils d'humidité relative mentionnés égalent 60 % alors que ceux déduits de nos modèles, pour tous les stades et sur deux ans, restent compris entre 63 et 67 %. Il faut relever ici l'étonnante stabilité de cette limite, tirée de modèles qui, eux, varient notablement d'un stade à l'autre et d'une année à l'autre.

Aux différences de méthodes près, il y a donc remarquable concordance de ces déterminants météorologiques, quels que soient les pays et leurs biotopes considérés.

Les marges autorisées par ces déterminants sont donc importantes et, d'un point de vue collectif, une population d'*I. ricinus* est largement émanicipée des fluctuations du milieu. D'autre part, les essais de modélisation de l'activité confirment une indépendance réelle vis-à-vis de tout un ensemble plus vaste de facteurs. Cette autonomie est particulièrement bien marquée chez les immatures, qui doivent donc compenser leur plus grande susceptibilité à la dessiccation par des périodes d'activité sensiblement écourtées par rapport à celle des adultes (Tableaux 57, 33).

En dernière analyse, nous pouvons donc dire que chaque tique, à partir du moment où elle est présente dans un milieu, va en subir les fluctuations sans déviation du comportement. Lorsqu'il y a passage entre quête et repos, il ne faut pas en rechercher la cause dans ces fluctuations, mais dans les modifications du milieu interne de la tique, c'est-à-dire au niveau de son "vécu physiologique".

III.1 L'état hydrique

Lees (1948) a montré comment des tiques desséchées sont attirées par l'humidité et comment elles l'évitent à l'issue d'un séjour en atmosphère saturée. Or nos essais, en laboratoire comme dans le terrain, se sont révélés incapables de mettre en évidence le même phénomène. Les tiques se sont toujours caractérisées par un apparent dédain des variations hydriques, compte tenu de leur préconditionnement (R.VIII.1). De plus, la forte variation individuelle constatée dans le terrain, éventuellement imputable à l'hétérogénéité des conditions extérieures, n'a pas été diminuée, en laboratoire, par le contrôle de l'environnement.

Il faut rappeler que les buts visés sont différents : dans le premier cas, Lees cherche à mettre en évidence les préférences hydriques de la tique, en fonction de son état physiologique (dessiccation); dans le second, nous voulons mettre en évidence les changements du milieu capables de déclencher le déplacement des tiques (mise en mouvement puis sélection d'une nouvelle situation).

Pour ce faire, Lees leur a fourni des choix d'humidité (par paires), créant du même coup des gradients. Ces expériences et les conclusions qu'il en tire indiquent que la tique leur est sensible. Seul le sens du mouvement change avec le préconditionnement hydrique, mais la réaction est toujours fonction du gradient.

Dans notre cas, il n'y a pas variation spatiale, mais changement dans le temps. Il n'y aura donc pas de mouvement, si ce n'est sélection individuelle empirique, sur des laps de temps beaucoup plus grands.

Lorsqu'il s'agit d'interpréter ce phénomène dans la nature, on serait tenté de croire que de tels gradients existent, verticalement, au voisinage du sol. C'est bien le cas en moyenne (Fig. 50), mais si l'on effectue des mesures permanentes, on s'aperçoit que les changements d'humidité relative sont incessants autant que considérables, interdisant ainsi tout établissement de gradient (Fig. 97). Dès lors la tique, qui n'a pas le temps de réagir à ces variations "instantanées", les subit comme une moyenne. Cette moyenne est elle-même soumise aux fluctuations beaucoup plus lentes du rythme journalier. Il s'agit alors de voir si ces dernières fluctuations restent dans une marge physiologiquement supportable, ou si, au contraire, la tique doit se déplacer avec elles.

I. ricinus est capable d'absorber l'humidité atmosphérique ou de perdre de

l'eau, de manière à conserver son équilibre hydrique. Les mesures de gain ou perte de poids qui traduisent ces changements montrent que le seuil de 86 - 92 % correspond à l'environnement où il n'y a pas échange d'eau (Lees, 1946). Si l'humidité moyenne du milieu est comprise dans cette gamme, la tique ne subira pas de contrainte.

En réalité, l'humidité relative moyenne durant les mois d'activité est égale à 86 %, soit la limite inférieure du seuil. Cependant, le processus d'échange hydrique n'est pas un processus passif (Lees, 1946; Knülle et Rudolph 1982) : la perte est plus lente que la restauration. On peut donc en déduire que les pertes subies au-dessous du seuil sont rapidement réparées dès franchissement du seuil. En d'autres termes, les périodes "sèches" peuvent être plus longues que les périodes "humides". Les périodes sèches étant toujours largement plus courtes que la potentialité de survie, ce phénomène permet aux tiques, même immatures et par conséquent plus sensibles (Mc Leod, 1935 a), de subir des moyennes d'humidité quelque peu plus faibles que la valeur du seuil. Ce n'est pas la tique qui se déplace, c'est l'humidité qui la rejoint périodiquement.

En conclusion, le comportement d'*I. ricinus* en période d'activité n'est pas affecté par les variations hydriques telles qu'elles se présentent dans la nature : d'une part, les gradients nécessaires à la stimulation du mouvement ne peuvent s'y établir et, d'autre part, les fluctuations du milieu restent dans des limites ne mettant pas la survie en question.

Il est toutefois vraisemblable que selon leur âge, leur histoire et la variabilité individuelle, certaines tiques se trouvent en déficit hydrique, d'où leur descente du support. La rareté des phases de repos ainsi que leur absence de synchronisme est ainsi expliquée.

III.2 La potentialité de quête et l'âge physiologique

Nous avons vu qu'une fois leur activité de quête entamée, les tiques ne l'abandonnent qu'un minimum de fois au cours de la saison. Si l'on interrompt artificiellement leur quête, elles regagnent rapidement leur poste. Comme toute activité motrice (Lees, 1964), ce comportement est aux dépens de leur espérance de vie, ce qui se traduit expérimentalement par une forte baisse de la période d'activité moyenne. Les mouvements nécessaires à la mise en poste nécessitent donc une énergie considérable, par rapport à celle que la tique peut fournir. Il est par conséquent capital qu'elle puisse rester longtemps en place, ce qui est rendu possible en combinant cette pulsion d'activité avec la

possibilité de rester en poste, malgré les déficits hydriques passagers de l'environnement.

Notons au passage une similitude frappante entre la situation naturelle en Grande-Bretagne et celle de nos expériences de perturbation d'activité, par rapport à la normale dans notre pays : les phases d'activité sont au nombre de trois environ au lieu de deux, mais le temps total d'activité n'atteint qu'une dizaine de jours au lieu d'une quarantaine.

En conclusion, l'interruption d'activité entraîne des pertes d'énergie considérables. Elle est en grande partie évitée par un état d'activité potentiel tenace.

IV.1 Les théories de la littérature

Les recherches bibliographiques nous ont donné l'occasion d'aborder différentes théories de la phénologie. Il est clair que toute approche de la biologie d'un organisme vivant commence par l'établissement de ses périodes d'apparition. Lorsque son activité implique des conséquences pratiques et des incidences économiques, la connaissance précise de son calendrier devient fondamentale. C'est probablement pourquoi *I. ricinus* est à l'origine de nombreuses études phénologiques.

En dressant des courbes de populations - tiques libres à l'aide du drapeau ou tiques fixées comptées sur l'hôte - les différents auteurs se sont aperçus que l'on pouvait avoir affaire à une évolution monomodale (Milne, 1945 a), bimodale (c'est le cas général) ou exceptionnellement trimodale (Bouckova et Dyk, 1968).

Ce sont les courbes bimodales qui ont focalisé l'attention des chercheurs :

- Wheler (1899) songeait à deux séries d'éclosions ou de mues, le stock issu de la première étant épuisé avant l'apparition de la deuxième génération (d'où le "creux d'été"). Le cycle total s'étendrait ainsi sur un an et demi.
- McLeod (1939 b) a réfuté cette théorie, alléguant que les variations du nombre d'hôtes à disposition devraient fortement altérer cette courbe, ce qui n'est pas le cas. Le "creux d'été" serait dû aux températures estivales élevées, contraignant les tiques à descendre de leur support pour se réfugier dans la litière. Il admettait aussi un cycle d'un an et demi, compte tenu de la capacité des tiques à supporter un jeûne d'un an. Il a ensuite lui-même montré (Lees et Milne, 1951) que les tiques n'abandonnent pas leur poste pour franchir les plus grosses chaleurs de l'été.
- Campbell (1950) voyait dans les deux pics deux populations se nourrissant à des moments différents. Chaque stade doit s'étendre sur un an afin que les populations restent distinctes. Le cycle dure ainsi trois ans et peut ne comprendre qu'une population, donc un pic par année.
- Donnelly et Mc Kellar (1970) remettent l'effet de la température au goût du jour grâce à leur modèle mathématique. Nous avons déjà discuté cette démarche et il s'avérait que les deux pics n'étaient pas engendrés par la température, mais par un facteur, lié à la température, différent pour chaque pic. Implicitement, nous serions donc en présence de deux

populations ou d'une population modifiant brusquement sa physiologie, ce qui est peu plausible.

- Pendant ce temps, Chmele (1969) montrait que les tiques issues de stades gorgés dans la seconde moitié de l'année (juillet pour les femelles, septembre pour les immatures) ne sont actives que dès juillet suivant. Ces constatations tchécoslovaques ont été confirmées par Gray (1982) en Irlande. Autrement dit, toutes les tiques auront leur première phase d'activité en automne, que leur mue date du printemps, ou de l'automne précédent.
- De plus, Lees et Milne (1951) notent que les individus ayant mué au printemps et actifs en automne, prolongent leur activité le printemps suivant. Elle prendra fin avant l'été, leur espérance de vie ne permettant pas d'étendre davantage la période d'activité.
- Se basant sur les deux derniers éléments, Donnelly (1978) a établi un modèle phénologique bimodal qui fait entrer en jeu deux types de populations : à mue printanière ou à mue automnale. Comme les individus de printemps ont une activité automnale puis printanière, il en résulte un mélange de ces deux types de populations. Ainsi, le premier pic représente l'activité des tiques qui muent au printemps précédent, le second l'activité de celles qui muent durant l'automne précédent et le printemps même. Le "creux d'été" ne dépend que de la survie, limitée, des tiques de printemps, lors de leur deuxième année d'activité (Fig. 98).

IV.2 Les particularités de nos régions

Cette situation ne correspond pas à celle que nous connaissons chez nous. Nos observations, divergeant sur quatre points, nous permettent de modifier quelque peu ce modèle (Fig. 98) :

- 1° Les tiques actives au printemps prolongent leur activité jusqu'en automne. Comme les périodes d'activité le démontrent (Tableau 54), la longévité des tiques dans la nature est plus grande dans nos milieux forestiers que dans les milieux ouverts de Grande-Bretagne. De ce fait le "creux d'été" est considérablement oblitéré.
- 2° Les tiques actives en automne se retrouvent rarement au printemps suivant. Les essais d'hivernage prouvent que les tiques à jeun franchissent facilement l'hiver, mais sans avoir été actives auparavant. Par contre, les tiques marquées lors de l'activité d'automne ne sont qu'exceptionnellement retrouvées au printemps, bien que les marquages tiennent ! Il doit donc y avoir une forte mortalité hivernale des tiques actives en automne. Cette hypothèse est en accord avec les mesures de Lees (1964)

qui mettent en évidence une forte limitation de l'espérance de vie en fonction du temps d'activité : les individus actifs durant un mois survivent 6-8 mois, au lieu d'un an sans activité. Cette activité, pourtant passive puisqu'il s'agit d'attendre un hôte, met donc fortement à contribution les maigres réserves énergétiques. Le seuil d'équilibre hydrique, équilibre dynamique mettant en jeu des mécanismes actifs, est également affecté par les phases d'activité : de 88 % il monte jusqu'à 96-100 % après un mois d'activité. Ces chiffres, probablement un peu décalés chez nous puisque l'activité a lieu dans un milieu moins éprouvant, n'en indiquent pas moins la fragilité d'une tique abordant l'hiver avec une certaine expérience de quête : nous verrons plus loin qu'en effet, le franchissement de l'hiver avec ses périodes de gel, doit mettre en cause des phénomènes de défense active.

3° Malgré cela, l'activité de printemps est bien fournie. Nous avons vu que gorgées au printemps, les tiques n'apparaissent que très partiellement en automne et que leur majorité n'est présente dans la végétation qu'au printemps suivant (Tableau 50). La plupart des tiques ont ainsi leur première phase d'activité au printemps. Sans quoi, le premier pic serait mineur puisque résiduel de l'activité d'automne.

4° La phénologie est donc intrinsèquement monomodale, et il faut rechercher l'origine de sa forme "pseudo-bimodale", au demeurant variable (Mermod et al., 1974), dans la pression du milieu et la dynamique des hôtes.

Il existe un moyen complémentaire très direct de prouver que la phénologie est d'essence monomodale : il suffit d'observer l'évolution des tiques qui sont pour la première fois de l'année présentes dans la végétation. Nous avons vu que, dans le modèle de Donnelly, il y a "rupture de stock" entre juin et juillet (Fig. 96), d'où le "creux d'été". Au Staatswald, l'afflux de tiques nouvelles est permanent, avec un maximum précisément en juin (Fig. 99). Des nuances doivent être observées pour chaque stade : de nouveaux adultes entrent en quête durant toute la saison, alors que dès juillet, les nouvelles nymphes sont moins nombreuses et les nouvelles larves quasi inexistantes.

Le cycle complet, qui s'étendait sur deux à six ans selon Donnelly, garde ces valeurs extrêmes chez nous, mais a de fortes chances de se boucler en trois ans, soit un par stade.

On peut avancer deux hypothèses climatiques à l'appui de ces différences :

1° Les printemps et étés de chez nous sont moins chauds. Ainsi les stades gorgés en début de saison n'ont que rarement le temps de muer puis d'entamer leur période d'activité la même année. Ce n'est donc pas au climat

général qu'il y a lieu de s'intéresser, mais à celui du sol dans lequel ont lieu les phases intermédiaires de digestion, mue et repos (ou latence de pré-activité).

2° Les hivers, plus rudes, ne sont pas bien supportés par des tiques à jeun après leur première période d'activité.

En réalité, seul l'hiver se démarque en étant moins rigoureux en Grande-Bretagne : la moyenne mensuelle de température du sol (à 2 cm de profondeur, dans l'horizon abritant les tiques) atteint -1 à +2°C au Staatswald pour 6 à 8°C en Irlande (Gray, 1982). Selon Campbell (1950), la levée de diapause hivernale se fait entre 5 et 7°C. Ainsi l'activité anglaise débute en février-mars, mais celle de chez nous doit attendre avril; dans la plupart des cas, le stade suivant n'aura pas le temps d'exercer son activité durant la même saison.

Les mêmes constatations satisfont à la deuxième hypothèse. Il semble donc bien que les différences climatiques hivernales sont à la base de la différenciation phénologique d'un pays à l'autre, la météorologie d'été ne montrant pas de telles nuances.

Il faut encore mentionner deux caractéristiques particulières au "cycle suisse" tel que nous venons de le définir :

1° L'évolution monomodale ne peut pas se décaler fortement au cours de l'année. Un pic unique d'automne, comme on peut parfois l'observer en Grande-Bretagne (Gray et al., 1978; Arthur, 1948) ne sera jamais présent chez nous.

2° La plupart des tiques gorgées, même précocement, n'entrant en activité que l'année suivante, il se produit ainsi un effet tampon : une année plus précoce est en quelque sorte "réajustée" un an plus tard.

La phénologie d'*I. ricinus* sur le Plateau Suisse sera donc particulièrement régulière au cours du temps. Il faut bien se garder d'étendre cette conclusion à d'autres régions : nous avons vu le cas de la Grande-Bretagne, mais Bauch (1972) a montré la grande variabilité de la dynamique saisonnière en Allemagne au travers d'un échantillonnage de milieux pourtant assez proches les uns des autres. Cet auteur reconnaît dans la sécheresse particulière des saisons étudiées le facteur causal d'une bimodalité aussi nette qu'inhabituelle. Compte tenu du tamponnage hydrique particulièrement fort du Staatswald, il est très probable qu'un tel phénomène ne puisse pas être observé. Une de nos années d'étude, très sèche (1982), ne l'a en effet pas mis en évidence.

IV.3 L'influence des hôtes

C'est le dernier élément à examiner dans le panorama d'éléments dont la phénologie d'*I. ricinus* va dépendre. Nous avons vu, à l'aide des essais de modélisation (R.VII.1), que l'ossature de base est indépendante des éléments extérieurs : elle peut être reconstituée par une courbe sinusoïdale que nous avons mise en rapport avec le calendrier. En réalité, ce calendrier doit tout de même être calqué sur des éléments extérieurs. Les études de Belozero (1982) sur les phénomènes de diapause chez *I. ricinus* mettent en évidence les rôles joués par la photopériode et la température. Ainsi le calendrier est plus probablement estimé, par la tique, grâce à la base de temps fournie par la photopériode que par une réelle horloge interne. Comme nous l'avons discuté plus haut (IV.2), les températures printanières relativement basses prolongent quelque peu la diapause hivernale, empêchant ainsi l'existence d'un deuxième pic. La conjugaison des deux facteurs à l'origine de la diapause aboutit ainsi à la génération d'un cycle étonnamment stable, tant du point de vue temporel que dynamique.

Un seul élément de modulation a été mis en évidence : l'humidité relative. Les déformations qu'elle engendre sont beaucoup plus qualitatives que quantitatives (R.VII.1). L'aspect quantitatif ne peut plus être considéré qu'au travers des hôtes : à partir de la courbe théorique modulée par l'humidité, ces derniers vont contracter les effectifs en quête en fonction des prélèvements qu'ils occasionnent. Mesurer réellement ces prélèvements se heurterait à des obstacles pratiques quasi insurmontables : il faudrait disposer d'un périmètre de biotope clos comprenant une population de tiques connue et une population d'hôtes régulièrement recensée et suivie du point de vue de la charge en tiques. Nous pouvons néanmoins étayer cette théorie à l'aide de deux arguments :

- 1° Dans les travaux de Mermod et al. (1973, 1975), qui ont eu lieu au Staatswald également, on peut voir l'illustration du phénomène chez les immatures et les micromammifères. Il faut d'abord savoir que la dynamique de ces hôtes n'est pas superposable à celle des tiques. Leur courbe, qui présente un seul pic, est décalée deux à trois mois plus tard. La croissance printanière de la population d'immatures est ainsi peu soumise à l'influence des hôtes. Dès mai-juin, la présence de ces derniers est fortement accrue, diminuant le nombre de tiques actives. En cas de haute population de micromammifères, l'effectif de tiques est par la suite fortement réduit (1972, dans notre exemple). Sinon, la décroissance de l'activité est plus progressive (1973). La Fig. 100, qui illustre cet exemple, nécessite une précision : on peut y voir un "creux d'été" prononcé en juillet. Cependant, les mesures sont mensuelles

et les auteurs signalent, pour les deux mesures concernées, un temps froid et surtout pluvieux, entraînant une forte baisse de rendement de la méthode employée, le drapeau. Il n'est donc pas abusif de faire abstraction de ce "creux" pour ne s'intéresser qu'à la décroissance générale.

- 2° Dans le cas de nos "tiquodromes", nous avons également observé une chute modérée des effectifs en quête (1981, Fig. 65, 66) et une chute plus brusque (1982, Fig. 57, 68). Nous ne savons rien des hôtes dans cet exemple, sinon que les "tiquodromes" ont été installés en 1981. Il est très plausible qu'ils aient détourné le cheminement des hôtes tant qu'ils se présentaient comme une nouveauté (la première saison) et qu'ils aient moins troublé ces derniers la saison suivante. Cet argument vaut particulièrement pour les adultes : les animaux de plus grande taille communément admis comme leurs hôtes (Tableau 2) ne sont certainement pas soumis à des fluctuations numériques aussi grandes que les hôtes traditionnels des immatures.

Ceci dit, les stades d'*I. ricinus* seront d'autant moins sensibles aux fluctuations de leurs hôtes que le choix de ceux-ci est plus éclectique. Or tous les stades de cette espèce présentent un spectre d'hôtes étonnamment vaste. C'est une raison de plus pour avoir des phénologies relativement constantes d'une année à l'autre et des populations soumises à des fluctuations modérées.

Afin de rendre plus claire cette longue discussion, nous donnons en guise de conclusion le schéma de la Fig. 101 qui résume les éléments de base conditionnant la phénologie, ou plus précisément la courbe d'activité d'une population donnée.

V.1 Le froid hivernal

Grâce à la conjugaison des expériences de terrain et de laboratoire, le sort d'*I. ricinus* durant l'hiver a pu être éclairci. Nous pouvons maintenant répondre à la question que posaient Mermod et al. (1973) : si la couche gelée s'épaissit, les tiques s'enfoncent-elles davantage dans le sol ? Il n'en est rien. Aucune corrélation n'a pu être mise en évidence entre la température régnant dans le sol (ou l'épaisseur de gel qui en découle, s'il y a lieu) et la profondeur d'enfouissement. On peut d'ailleurs confirmer cette constatation à l'aide de deux arguments :

- 1° Daniel et al. (1972) ont enterré des lots de tiques à des profondeurs de 0, 10, 20, 30, 40 et 50 cm : ils n'ont pas pu démontrer de relation entre ces profondeurs et le taux de mortalité. Notons que les relevés de température réalisés dans leur terrain d'étude sont suffisamment proches des nôtres pour nous permettre de considérer leur situation comme comparable à celle que nous connaissons ici. Les tiques ne tireraient ainsi aucun avantage à migrer vers les couches profondes.
- 2° Les mesures de laboratoire prouvent que tous les stades, à jeun ou gorgés, sont capables de résister aux conditions hivernales du Staatswald, telles qu'elles sont ressenties dans les 2 cm supérieurs du sol.

De plus, il est difficile de concevoir comment les tiques migreraient en profondeur devant la progression du gel, car elles seraient alors sous la couche gelée, à une température proche de zéro leur conférant une locomotion extrêmement ralentie, pour ne pas dire inexistante. Les tiques capturées à des profondeurs plus considérables y sont certainement parvenues à la faveur d'une fissure ou d'une excavation quelconque, ceci d'autant plus qu'un comportement fouisseur n'a jamais été observé. Toutes ces caractéristiques sont équivalentes à celles mises en évidence par Gusbabek et al. (1971) lors d'expériences portant sur les larves gorgées.

A l'exception d'une mortalité supérieure, probablement due au fait que le lâcher a été plus précoce de six semaines environ, des résultats similaires ont été obtenus lors d'une deuxième année d'expérimentation. Ne pas avoir retrouvé de stades gorgés suggère que ces derniers avaient eu le temps de muer entre le lâcher et le premier prélèvement : en effet, les expériences de laboratoire prouvent qu'eux aussi sont largement en mesure de résister au froid subi dans le terrain. Il en découle que la grande majorité des tiques passent l'hiver à jeun. Il n'y aurait donc pas blocage de la mue durant la saison :

seuls les individus nourris très tardivement devraient franchir l'hiver à l'état gorgé. Cette hypothèse, particulièrement alléchante à l'égard des nymphes et des femelles, dont la faculté de résister au froid est fortement hypothéquée si leurs mues n'ont pas eu lieu, l'est beaucoup moins pour les larves gorgées qui, elles, accroissent leur résistance dans une proportion voisine (Tableau 47, 48). Le fait serait d'autant plus digne d'être signalé que des phénomènes de diapause interviendraient très tôt dans la saison pour reporter la première phase d'activité à l'année suivante. Cet aspect mériterait d'être exploré, mais nous débouchons là sur des propos physiologiques dépassant le cadre de ce travail. Nous les effleurons néanmoins encore une fois au sujet du mécanisme de résistance aux températures de gel.

Les rythmes d'alternance thermique que nous avons imposés aux échantillons de laboratoire influencent leur résistance : plus le rythme est rapide, plus la mortalité augmente, sur une période totale équivalente. Ce n'est donc pas le froid lui-même (nombre de jours passés au congélateur) qui éprouve les organismes. Deux causes doivent être envisagées :

- 1° Les périodes chaudes raccourcissent l'espérance de vie. Un hétérotherme voit ses fonctions vitales s'accélérer avec la température ambiante; le métabolisme ainsi réhaussé entraîne un vieillissement physiologique prématuré.
- 2° L'alternance thermique (avec passage du zéro) en tant que telle est un phénomène éprouvant pour l'organisme, au travers des adaptations qu'il nécessite.

Les expériences témoins prouvent que l'espérance de vie à 22°C en continu dépasse celle de tous les rythmes d'alternance : la température n'agit donc pas par elle-même. C'est bien la présence de périodes de gel qui est en cause, présupposant l'existence d'un mécanisme de défense actif. A rythme égal, l'augmentation de mortalité est plus forte à -10,5 qu'à -4,5°C (Tableau 48), indiquant la plus forte sollicitation de ce mécanisme, d'où une plus grande sollicitation métabolique et un regain de vieillissement physiologique.

De tels processus sont connus chez un certain nombre d'insectes et participent de deux stratégies différentes (Hoffmann, 1985) :

- 1° La cryo-tolérance, qui permet à l'organisme de supporter la formation de cristaux de glace extracellulaires. La quantité de glace est contrôlée de manière à préserver l'équilibre osmotique des cellules et à en éviter la déshydratation. Le milieu intracellulaire ne présente pas de cristallisation.
- 2° Le principe anti-gel, qui repose sur plusieurs mécanismes : abaissement du point de surfusion, élimination des noyaux de cristallisation poten-

tiels du corps, concentration réhaussée en poly-ols et accumulation de protéines capables de fixer des molécules d'eau dans l'hémolymphe.

Il semblerait que plusieurs de ces processus interviennent en combinaison dans l'organisme. Quoi qu'il en soit, chacun d'eux est une défense active mettant en jeu une dépense d'énergie problématique chez des organismes à jeûne prolongé. Ces adaptations ne sont pas sans limite : des températures de l'ordre de -30°C sont léthales à 100 % et les données de Mc Leod (1935 a) suggèrent l'existence d'un seuil aux alentours de -15°C.

La cause principale de mortalité hivernale, compte tenu du climat, n'est donc pas le froid ni le gel, mais les changements du régime thermique, au travers des mécanismes actifs qu'ils sollicitent. Ces changements sont heureusement plus doux dans la nature que dans les expériences que nous avons montées en laboratoire.

V.2 La prédation

Notre propos n'était pas de faire un inventaire exhaustif des prédateurs d'*I. ricinus*, mais seulement de résoudre un problème incident : découvrir le responsable des pertes en femelles gorgées, retrouvées partiellement dévorées dans nos expériences de terrain (R.XV). La suspicion que nous avons portée sur les Carabes s'est trouvée confirmée avant que nous n'ayons eu vent d'un travail irlandais non publié (Healy, 1973). Cet auteur a mis en évidence un certain nombre d'espèces de Coléoptères Carabides susceptibles d'exercer cette prédation. Le Tableau 58 permet de confronter ses résultats aux nôtres, le tout au niveau du genre. Cette comparaison doit tout de même se faire avec une certaine réserve. Healy n'offre pas de proies aux prédateurs examinés; il procède à une analyse sérologique du contenu intestinal tel qu'il se présente lors de leur capture. La formation d'un précipité entre ce contenu intestinal et un antigène anti-*I. ricinus* (produit pas des Lapins) atteste que l'individu en cause a effectivement absorbé des protéines de tiques. Sa démarche correspond donc à la nôtre en cas de réponse positive, mais un prédateur réel peut très bien présenter une sérologie négative, pour peu que son repas soit trop antérieur au test. Dans notre cas, le choix limité des proies, offertes dans l'environnement confiné des boîtes de Pétri, pêche par excès inverse : on risque d'observer de fausses réactions positives. Il n'en reste pas moins que :

1° Certains de nos Carabides sont potentiellement prédateurs.

2° Certaines dépouilles de tiques recueillies dans la nature présentent le même type de traces que les spécimens donnés expérimentalement en pâture.

3° Les stades gorgés sont préférés aux stades à jeun : ils représentent une nourriture protéique riche (le sang ingéré par une tique est concentré environ cinq fois dans son intestin, selon Aeschlimann, 1976). Dans la nature, ils ne sont pas postés en hauteur dans la végétation, à l'instar des stades à jeun, mais dans la litière, fort parcourue par les Carabes.

Les femelles gorgées qui ont disparu, dans le terrain, ont peut-être été victimes d'autres prédateurs, qui ne laissent pas de traces. L'éventail arthropodien a également été testé par Healy (1973), à qui nous empruntons les résultats des tests de précipitine du Tableau 59. Pour que le panorama soit complet, il convient d'y rattacher les Collemboles qui, selon les observations de Cotton (1910), se nourriraient "des oeufs de tiques sur les herbes", ainsi que quelques oiseaux insectivores qui picorent volontiers au sol (Rouge-gorge et Merle en particulier) et les Musaraignes (*Sorex sp.* et *Crocidura sp.*). A ce sujet, Milne (1950 a) a démontré que les pertes par prédateurs (et disparitions) passent de 94,4 % à 63,3 % chez les femelles gorgées, si l'on interdit l'accès de la zone considérée aux oiseaux. En revanche Walter (1979), en Allemagne du Nord, a vu que Merles, Mésanges charbonnières et Rouges-gorges en présence des différents stades d'*I. ricinus* gorgés ou à jeun, les détectent à leurs mouvements, mais s'en désintéressent sans les avoir touchés. Milne (1950 a) considère en outre le rôle des Carabes et Araignées comme marginal, ce dont on aurait tout lieu de douter en examinant la forme des atteintes à la cuticule des proies. Ses essais de prédation par ces deux derniers types d'Invertébrés, enfermés dans des flacons, n'ont mis en évidence des attaques que sur des femelles semi-gorgées : il estime les mandibules de Carabes trop petites pour entourer et entamer la surface, sphérique, des femelles complètement gorgées. Il en conclut que les Musaraignes jouent le rôle majeur.

Bien que nos observations, comme celles de Healy (1973), aillent plutôt dans l'autre sens, il n'est pas exclu qu'Insectivores et Oiseaux, voire certains Rongeurs, opposent une forte pression à la croissance des populations d'*I. ricinus*, par l'intermédiaire des stades gorgés.

V.3 Le parasitisme

Bien que nous n'ayons mené aucune expérimentation au sujet du parasitisme, nous jugeons utile d'inclure ici quelques données de la littérature, afin de compléter le panorama des facteurs de mortalité.

Les nymphes gorgées peuvent héberger l'Hyménoptère Chalcidien *Hunterellus hookeri* Howard dans un pourcentage de cas très variable : de 1,4 % en Allemagne

du Nord (Walter, 1979) à 10-17 % en France (Brumpt, 1913) ou même 80-90 % également dans le Nord de l'Allemagne (Enigk, 1956).

Un autre type d'attaque est dû à certaines espèces fongiques. Samsinakova et al. (1974) en ont isolé 16 différentes à partir d'adultes à jeun et de femelles gorgées. Parmi elles, cinq sont des parasites obligatoires, cinq des parasites facultatifs et six des saprophytes. Le taux d'infection, très faible en hiver, peut atteindre 45-57 % en été, chez les femelles gorgées. Personnellement, il ne nous a pas été donné de constater un tel phénomène dans la nature. En élevage, en revanche, dans l'environnement extrêmement confiné d'un tube dont l'atmosphère est saturée en humidité et toujours supérieure à 20°C, la présence de champignons est souvent constatée. Cependant, il est probable que la majorité des attaques a lieu sur des individus déjà morts et se trouve donc être le fait d'autres champignons que ceux mis en évidence par Samsinakova et al. (1974).

V.4 Bilan général

Les facteurs de mortalité peuvent être regroupés en deux catégories :

- 1° Les facteurs physiologiques qui, par une sollicitation accrue du métabolisme, entraînent l'épuisement des réserves énergétiques. Ces réserves sont, rappelons-le, faibles et non renouvelables durant l'existence entière de chaque stade. Les processus d'adaptation aux basses températures, les mouvements et les mécanismes d'échanges hydriques sont donc les trois principaux facteurs de "léthalité physiologique".
- 2° Les causes accidentelles, qui recouvrent la prédation, le parasitisme animal et les attaques fongiques.

Les tiques seront ainsi soumises à tout un éventail de facteurs de mortalité, la contribution de ces derniers variant constamment au cours de l'année.

VI.1 Type de distribution

La distribution horizontale des tiques dans le terrain était, au départ, hors de notre propos. Or il se trouve que certains de ses aspects nous ont fortuitement été révélés par des expérimentations destinées à d'autres mesures.

Théoriquement, deux types d'analyse nous sont offerts pour caractériser cette distribution :

- 1° La comparaison à une distribution de Poisson : lorsque la taille des échantillons le permet, elle montre bien que nous n'avons pas affaire à un schéma aléatoire. Comme il ne s'agit d'évidence pas non plus d'un schéma régulier, nous devons être en présence d'"agrégats" ou de "taches", tels qu'ils apparaissent sur nos représentations graphiques (Fig. 80).
- 2° Le "Lloyd's Index of Patchiness" (Pielou, 1974) : il assure la mise en évidence spécifique des taches, mais doit s'appuyer sur des échantillons de dimension encore supérieure. Ne disposant pas d'une large surface d'expérimentation dans nos "tiquodromes", nous devons nous satisfaire de l'examen subjectif de la situation qui, reconnaissons-le, se présente d'une manière claire. Nous admettons la réalité de la distribution en "taches" pour la confronter aux phénomènes de rassemblement d'origine phéromonale.

VI.2 La part des phéromones d'agrégation

Si l'on admet que les phéromones d'agrégation, dont l'existence a été prouvée pour tous les stades à jeun (Hajkova et Leahy, 1982), contribuent aux regroupements observés sur les supports, il faut admettre que la distribution horizontale des stades gorgés, qui montre déjà les "taches", aura finalement les mêmes conséquences. Les deux causes d'un même effet ne peuvent donc pas être isolées. Cependant, le Tableau 6D prouve que des groupes de plus de deux individus sont rares, ce qui ne devrait pas être le cas si l'action des phéromones était prépondérante : l'accumulation d'individus sur un support, en renforçant l'effet attractif local, devrait aboutir plus fréquemment à des rassemblements de trois individus ou plus.

Le seul effet tangible des phéromones en tant que telles réside dans les rencontres inter-sexuelles, plus fréquentes que les associations intra-sexuelles

(Tableau 60), confirmant par là les observations de laboratoire de Graf (1975) et d'Hajkova et Leahy (1982). En revanche les associations mâle-mâle(s), relativement nombreuses, vont à l'encontre des mesures de Graf (1975) qui voit dans les mâles un stade dépourvu d'attraction et ne s'accorde pas sur ce point avec Hajkova et Leahy. Ces derniers auteurs enregistrent les plus fortes réponses de tous les stades précisément à l'égard des mâles !

Comme le suggéraient déjà Mermod et al. (1973), le grand nombre de larves groupées est naturel si l'on considère qu'elles sont issues d'une ponte, émergeant du sol sur une surface particulièrement restreinte. Il n'y a ainsi pas de contradiction avec les faibles réponses larves/larves relevées par Hajkova et Leahy (1982). Ce dernier exemple prouve bien la nécessité de scruter tous les facteurs pouvant influencer la distribution horizontale des tiques avant que les phéromones n'entrent en jeu, en ce qui concerne les phases libres.

VI.3 Les migrations

Si nous négligeons les migrations passives par l'entremise des hôtes, qui ne concernent qu'accidentellement les phases libres, les distances parcourues par les tiques de tous stades (mesurées en ligne droite) restent faibles (de l'ordre du mètre au maximum). Lorsque des supports adaptés se trouvent en suffisance dans un très faible rayon, ces déplacements peuvent même être beaucoup plus réduits (moins de 5 cm, d'après Milne, 1950 a). Dans ces conditions, il est naturel d'imputer à la distribution des stades gorgés un rôle fondamental, en regard duquel les phéromones d'agrégation ne peuvent avoir qu'une influence complémentaire dans la distribution finale des individus en quête.

On peut alors se demander comment la rencontre des sexes a lieu, en phase libre, pour aboutir à une forte proportion de fécondation avant la rencontre de l'hôte (Graf, 1974) ? L'observation régulière des tiques en quête révèle très peu de couples *in copula*, mais ces quelques couples peuvent être observés de la sorte assez longtemps (jusqu'à 7 jours, selon Graf, 1976). La majorité des accouplements doit donc avoir lieu sur le sol, voire dans la litière, et non dans la végétation. Ainsi les phéromones sexuelles, mises en évidence par Graf (1975) puis par Hajkova et Leahy (1982) dans des mesures d'agrégation, joueraient leur rôle au niveau du sol, peut-être lors des faibles migrations horizontales des tiques à la recherche d'un support. Ces trajets horizontaux, qui se montrent fortement sinueux lorsqu'on peut les observer, pourraient être influencés par le jeu des phéromones et aboutir à la rencontre des sexes. Passé ce stade, l'influence de phénomènes d'agrégation ne se ferait plus sentir et les migrations horizontales resteraient modestes.

Les méthodes ayant déjà été largement présentées et commentées dans le deuxième chapitre (M.I-VII), nous n'y reviendrons que sur un plan très général.

- Au laboratoire, tout se passe bien tant que l'on peut travailler sur de grands nombres (mortalité due au gel) avec un critère très simple (survie ou non). Dès qu'il s'agit de mesures comportementales, nous butons perpétuellement sur la déroutante variabilité individuelle. Nous sommes portés à croire que l'observation de terrain sur une vaste échelle, complétée par une étude de l'"étho-physiologie sensorielle" menée au laboratoire, représenterait la meilleure façon d'y remédier.

- L'observation directe dans le terrain se heurte toujours, tôt ou tard, à la détection de l'hôte, en l'occurrence l'observateur lui-même, qui entraîne des modifications de comportement. Nous y avons répondu par une surveillance intermittente, chaque relevé étant aussi bref que possible. Une autre façon de faire peut être envisagée à l'aide d'une transmission vidéo, qui ne pourrait toutefois s'appliquer qu'à un nombre très limité d'individus.

- Les marquages individuels, dont l'observation directe ne peut se passer, sont pleinement satisfaisants pour les adultes, mais d'un usage limité chez les nymphes et très limité chez les larves. Les obstacles pratiques sont dus à la taille des individus, tant lors du marquage que lors de son décodage.

- Les modifications du biotope destinées à faciliter le repérage et à "standardiser" la morphologie du milieu (supports artificiels, aires tondues) sont tout à fait admissibles et ont rendu d'immenses services. Le fractionnement en petites surfaces homogènes se prête bien à l'observation comportementale d'*I. ricinus*. Cependant, une étude de population devra s'appuyer sur un grand nombre de tels dispositifs, étant donné le type de distribution horizontale "en taches".

- De même, la technique des "sacs" a fourni nombre de résultats sans contraindre les tiques, ni par une limitation des mouvements, ni par l'établissement de conditions microclimatiques trop privilégiées telles qu'effet de serre, condensation, bouleversement pédologique, etc.

- Les mesures par captures (hauteur de quête) ont donné pleine satisfaction, mais restent d'un usage limité et ne doivent pas interférer avec d'autres expériences.

- Le choix délibéré de travailler dans un seul milieu bien connu, le

Staatswald (à l'exception de quelques incursions à Chaumont), est judicieux : c'est lui qui nous a permis, avec l'aide de la littérature, de mettre en évidence les répercussions du biotope sur les caractéristiques de l'activité. L'investigation d'un grand nombre de terrains aurait abouti à des données fractionnées, mal exploitables au vu des remarques ci-dessus.

- Cette exploitation a nécessité l'emploi de l'ordinateur. Non qu'il procure un gain de temps, mais il permet de scruter systématiquement des données représentant un tableau d'observations d'une vingtaine de colonnes sur plus de 10'000 lignes, travail rigoureusement inabordable à l'aide de moyens classiques. Son usage n'a pas été généralisé et toutes les données condensables ont été traitées à la main.

C'est donc grâce à un ensemble de techniques éprouvées et de méthodes originales que le travail a pu être mené à bien.

Le but de base du travail, tel qu'il a été défini (I.VI) peut être considéré comme atteint, bien que les résultats obtenus soient souvent des résultats négatifs. En effet, si les caractéristiques de l'activité et de l'hivernage ont pu être cernées, la tique s'est toujours montrée largement indépendante des fluctuations du milieu, dans un cas comme dans l'autre.

C'est précisément cette indépendance qui représente le caractère le plus original de nos résultats. Jusqu'ici, se basant sur sa grande sensibilité à l'environnement, on avait toujours soupçonné qu'*I. ricinus* réagirait dans son comportement, face aux "agressions physiologiques" du milieu. Autrement dit, que les schéma et phases d'activité pourraient être expliqués à l'aide des variations de conditions ambiantes telles que température, illumination, ventilation, pluviosité et, tout particulièrement, humidité.

Or, malgré la labilité des conditions qui concernent les phases libres, le comportement se révèle presque aussi constant que si le milieu était régularisé (ce qui, soit dit en passant, est le cas général pour un endoparasite !).

L'indépendance du comportement ne pouvant être assurée que grâce à des adaptations dynamiques, chaque individu en garde les traces. Ce vieillessement physiologique ne peut s'accumuler que jusqu'à un certain quota, qui correspond au potentiel d'activité de chaque individu. Dès lors, les conditions météorologiques du biotope, durant chaque saison, doivent se tenir à l'intérieur de marges précises afin de ne pas épuiser ce potentiel trop rapidement. En dernière analyse, la pérennité d'une population d'*I. ricinus* dépendra de l'équilibre "potentiel d'activité/potentiel d'hôtes".

L'affinement d'une telle étude repose donc sur l'éclaircissement et la mesure du rôle des hôtes, clef de voûte de tout cet édifice épidémiologique dont la tique est le vecteur.

C'est sur cette perspective de recherche que nous concluons, non sans relever l'aspect passionnant qu'a revêtu l'étude d'un sujet témoin de la réussite biologique remarquable d'un ectoparasite, *I. ricinus*.

Auteurs	Pays	Méthodes	R E S U L T A T S		
			Larves	Nymphes	Adultes
Slonov (1963)	U.R.S.S	Observation directe	2-30 cm	5-30 cm	15-60 cm
Lees et Milne (1951)	Angleterre	"Brossage" de la végétation avec la main	95 %	94 %	80 %
			sur letiers supérieur des tiges herbeuses, hauteur non indiquée		
Gilot et al. (1975)	France	Observation directe	-	-	40-70 cm
Présente étude (de 1979-1983)	Plateau Suisse	Ensemble des méthodes de l'étude	2-50 cm	2-80 cm (jusqu'à 180 cm)	2-80 cm (jusqu'à 170 cm)

Tableau 52 : Hauteur de quête d'*I. ricinus*, selon divers auteurs.

	♀	N	L
Moutons	7,2	1	-
Lapins	0,01	1	3,5
Grands oiseaux	0,02	1	1,5
Micromammifères	0,00	1	54,0
Petits oiseaux	0,00	1	20,3

Tableau 53 : Proportion de chaque stade d'*I. ricinus*, sur des hôtes de différentes tailles (ramenée aux nymphes).

	H e t h p o o l		Staatswald	
	̄	σ	̄	σ
Phase moyenne	2.6	2.3	17.0	18.9
Phase max	— 24 —		152	170
Nb. moy de phases	— 3.6 —		2.2	2.2
Nb max de phases	19	13	8	8
Total des phases moy	10.9	7.3	39.4	41.8
Total des phases max	54	-	159	191
Période moy	32	30	60	61
Période max	— 123 —		200	184
Phase moy de repos	11.2	10.9	15.8	13.3
Phase max de repos	— 121 —		124	117
Nb. moy de phases de repos	— 2.6 —		1.2	1.2
Nb. max de phases de repos	18	12	7	7
Total repos/individ : moy	29.1	18.3	18.9	16.0
Total repos/individ : max	— 121 —		124	136

Tableau 54 : Caractéristiques comparées de l'activité d'*I. ricinus* en Grande-Bretagne et sur le Plateau Suisse.

	Hr moy [%]		Hr min [%]		Hr max [%]		< 80 % [h/j]	
	Hethpool	Staatsw.	Hethpool	Staatsw.	Hethpool	Staatsw.	Hethpool	Staatsw.
IV	} 70.4	72	60	49	95	93	8.6	13.8
V		85	59	68	96	99	10.4	8.0
VI		84	64	66	95	99	10.0	8.8
VII		89	66	67	97	99	8.2	4.5
VIII		85	74	69	97	95	5.3	7.9
IX		94	69	84	96	99	5.3	1.5
X		92	74	78	96	99	4.4	3.6
IV-X	75.3	85.9	66.6	68.7	96.1	97.6	7.5	6.9

Tableau 55 : Conditions hydriques du Staatswald comparées à celles d'une pâture à tiques anglaise.

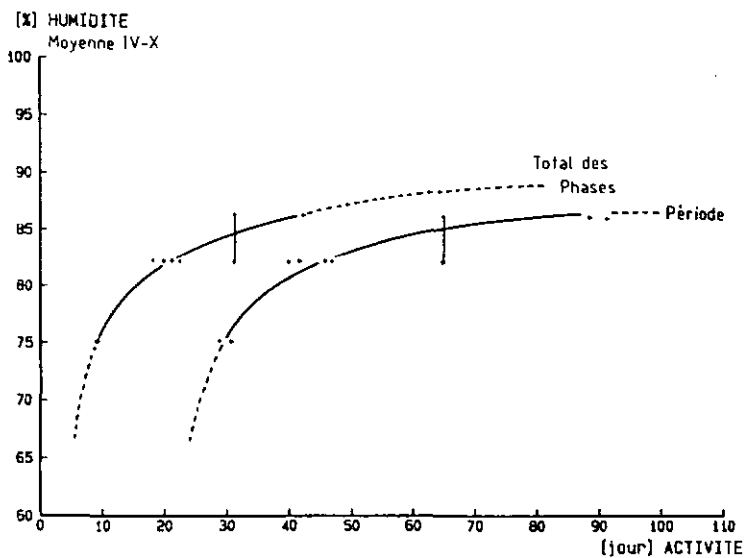


Fig. 35 : Caractéristiques temporelles de l'activité en fonction des conditions hydriques du milieu.

Nb Femelles	=	19.42	(Sin J + 0.02 · H - 0.50)
Nb Mâles	=	22.32	(Sin J + 0.02 · H - 0.69)
Nb Adultes	=	41.36	(Sin J + 0.02 · H - 0.61)
Nb Nymphes	=	24.14	(Sin J + 0.003 · H + 0.36)
Nb Larves	=	7.75	(Sin J - 0.01 · H + 0.98)

Tableau 35 : Equations tirées des régressions multiples.

(nb) INDIVIDUOUS

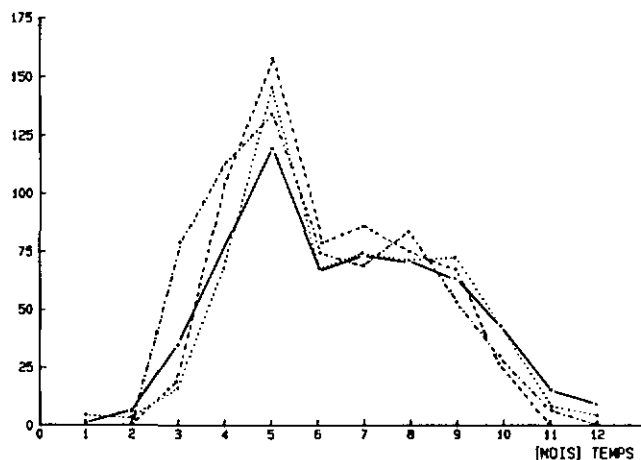
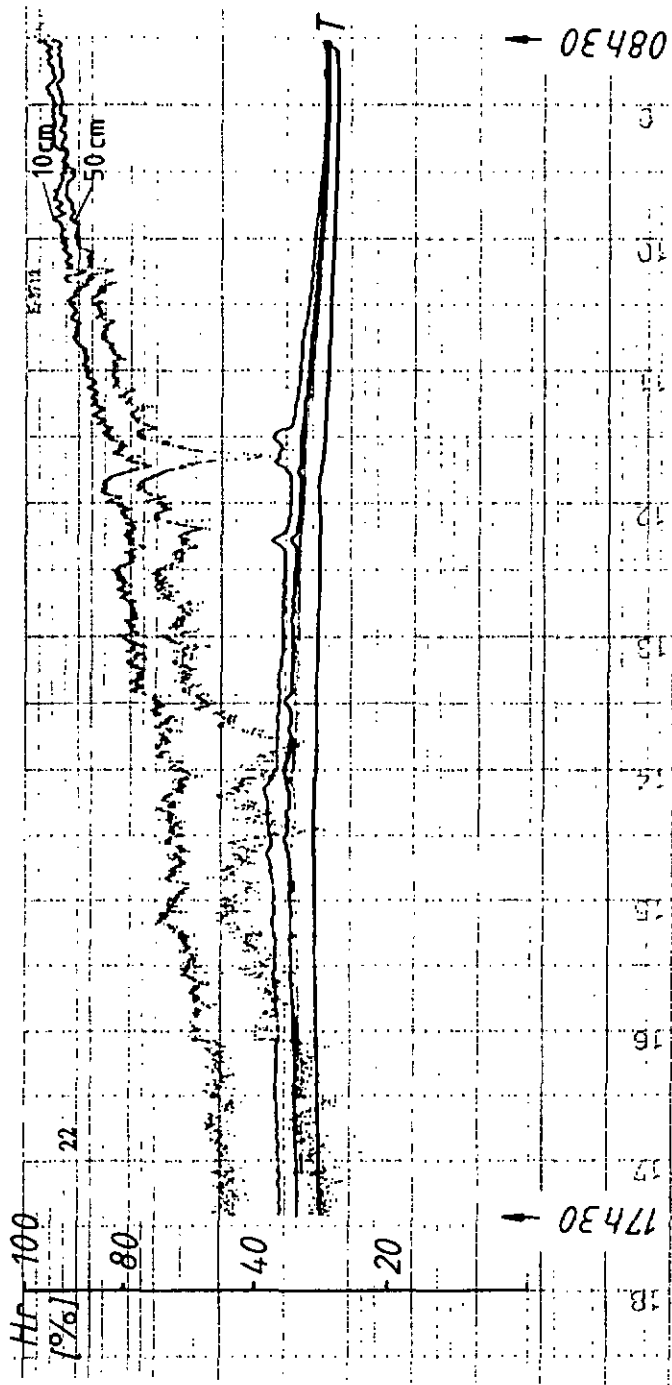


Fig. 96 : Le modèle de Donnelly et Mc Kellar (1970) appliqué à nos données :

- : population observée en Grande-Bretagne
- : population théorique en Grande-Bretagne
- : population théorique au Staatswald en 1981
- . - . - : population théorique au Staatswald en 1982

Auteurs	Pays	Température [°C]	Humidité [%]
Mc Leod (1936, 1939)	Grande-Bretagne	7 + 16	-
Barnett (1965)	Grande-Bretagne	> 7	-
Donnelly et Mc Kellar (1970)	Grande-Bretagne	> 7-8	-
Gray et al. (1978)	Grande-Bretagne	> 7	-
Gray (1984) : mouton drapeau	Grande-Bretagne	> 7 > 10	-
Dyk et Bouckova (1968)	Tchécoslovaquie	< 34	> 60
Bouckova et Dyk (1968)	Tchécoslovaquie	> 8	> 60
Mermod et al. (1974)	Suisse	> 4	-
Sixl et Nosek (1971)	"laboratoire"		
larves		2-5 + 28	-
nymphes		6-10 + 26	-
adultes		5-7 + 28-30	-

Tableau 57 : Seuils thermiques et hydriques de l'activité d'*I. ricinus*, selon divers auteurs.



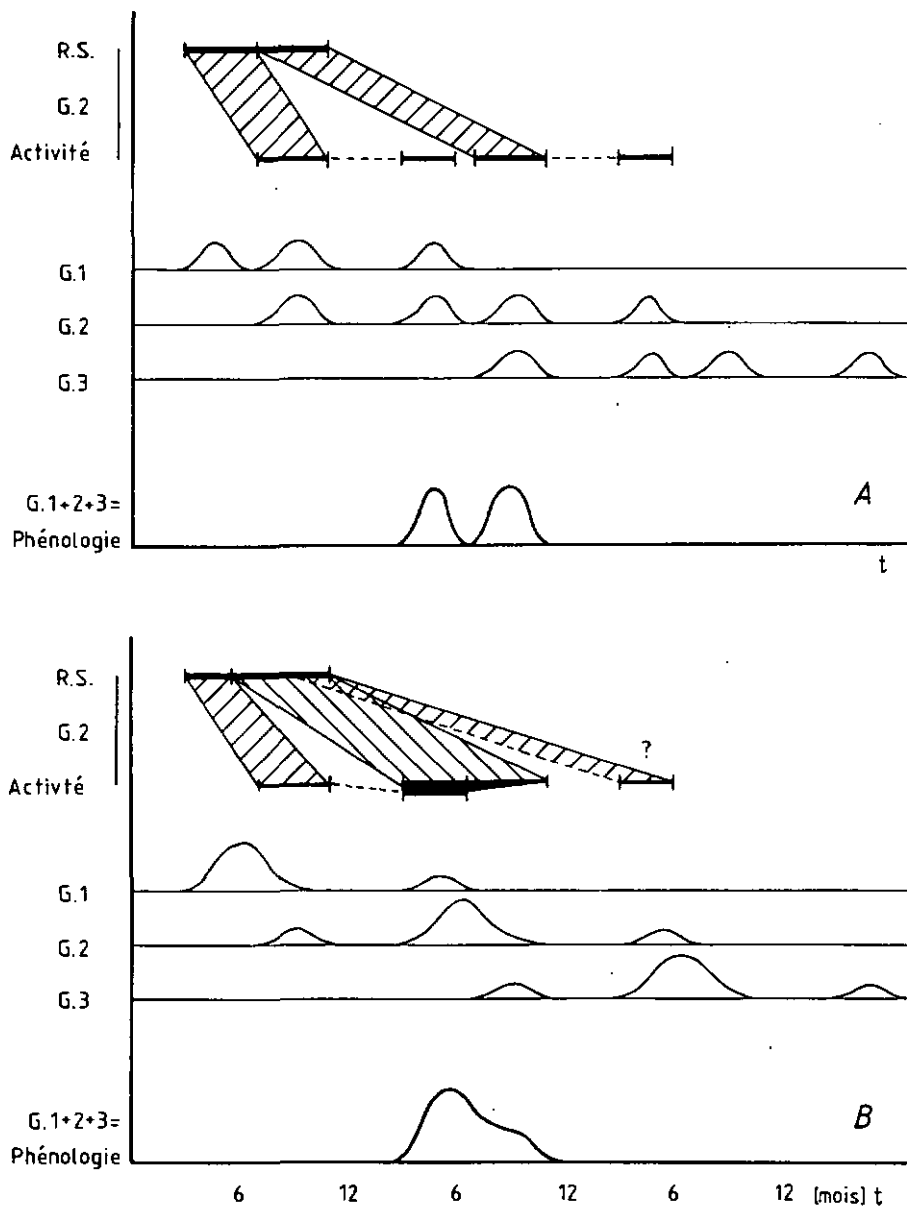


Fig. 98 : Reconstitution théorique de la phénologie à l'aide des populations de trois années successives.

A : en Grande-Bretagne

B : au Staatswald

G : génération

R.S.: repas sanguin

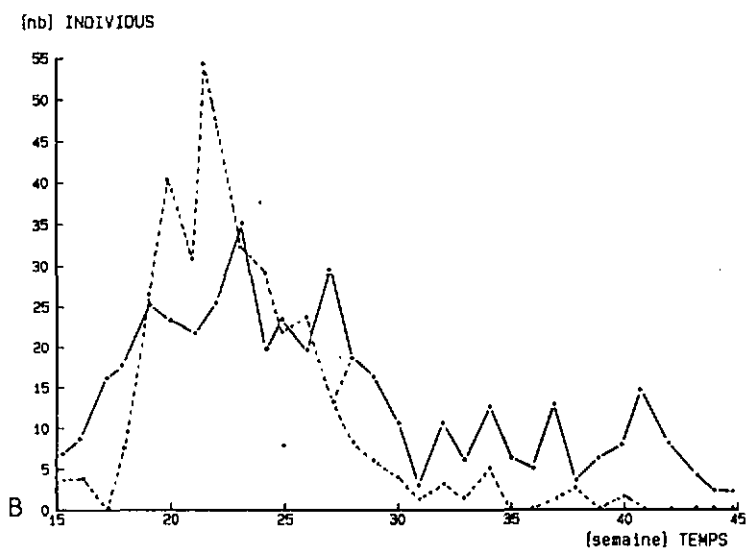
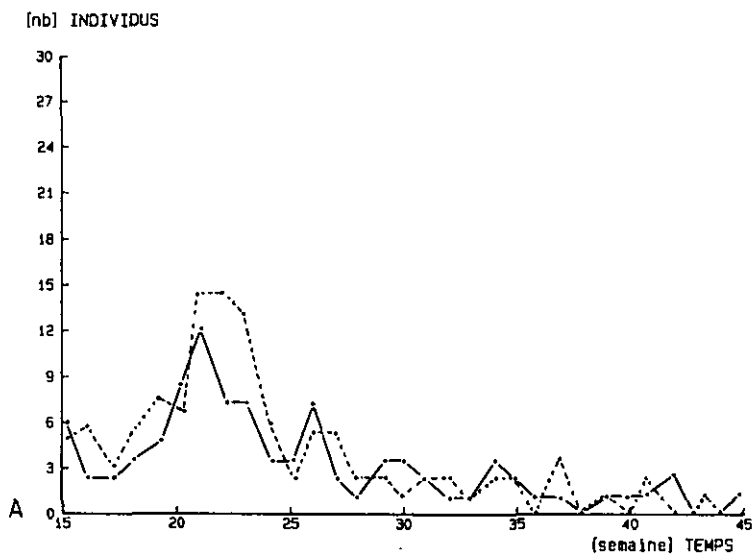


Fig. 99 : Emergence de nouvelles tiques au cours de la saison.

A — : femelles

----- : mâles

B — : nymphes

----- : larves

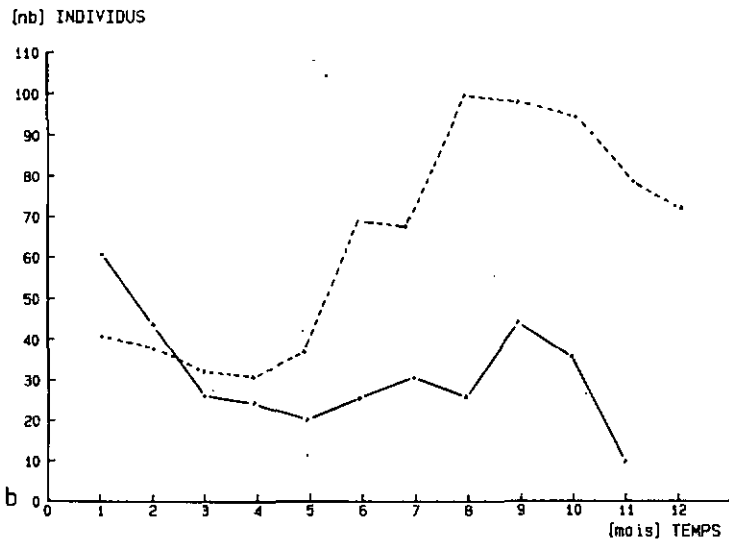
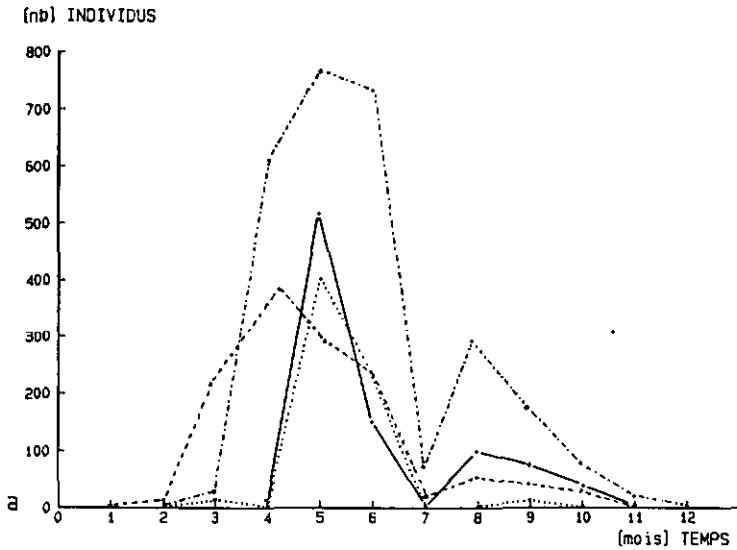


Fig. 100 : Fluctuations numériques des tiques libres et des hôtes à disposition au Staatswald.

a : - - - - - : nymphes en 1972 b : - - - - - : micromammifères en 1972
 - · - · - · : nymphes en 1973 ——— : micromammifères en 1973
 ······ : larves en 1972
 ——— : larves en 1973

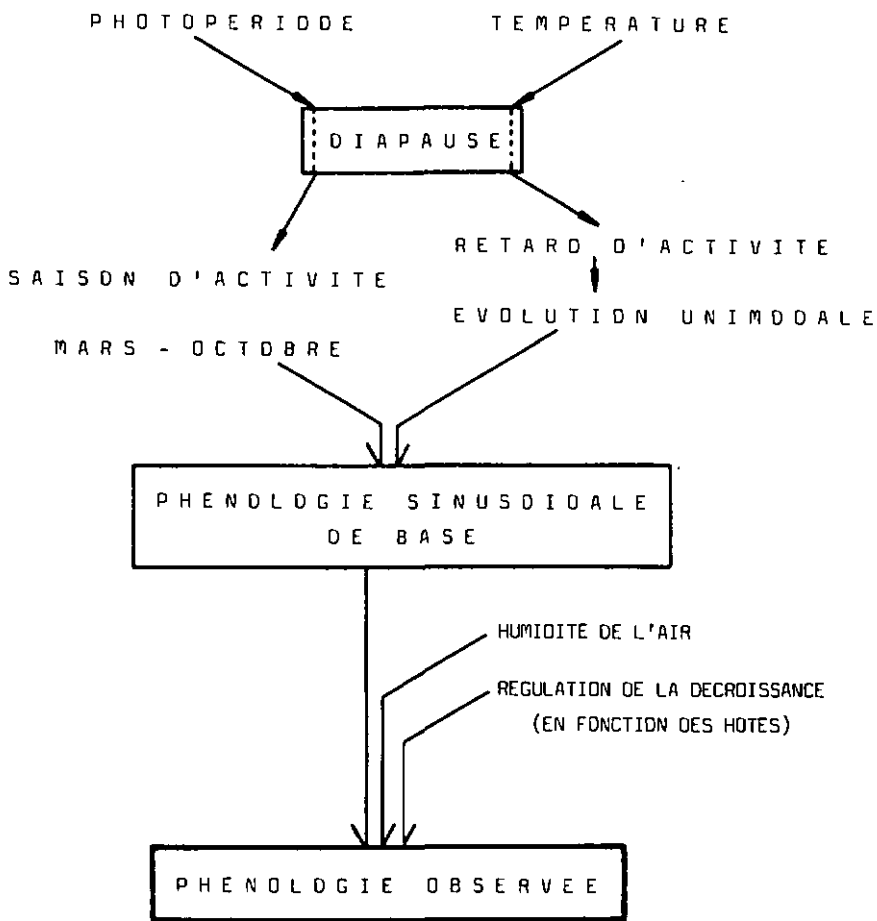


Fig. 101 : Déterminisme de la phénologie d'*I. ricinus*.

Genre	I R L A N D E		S T A A T S W A L D	
	Nb. espèces	Nb. espèces positives	Nb. espèces	Nb. espèces positives
<i>Alax</i>	1	1	1	1
<i>Amara</i>	?	oui	-	-
<i>Bembidion</i>	?	oui	-	-
<i>Calathus</i>	?	oui	-	-
<i>Carabus</i>	2	0	3	3
<i>Clivina</i>	2	2	-	-
<i>Cychrus</i>	1	0	1	0
<i>Dromius</i>	?	0	-	-
<i>Dyschirius</i>	?	0	-	-
<i>Harpalus</i>	1	1	-	-
<i>Harpalus</i>	?	oui	-	-
<i>Licinus</i>	1	1	-	-
<i>Loricera</i>	1	0	-	-
<i>Nebria</i>	?	0	1	0
<i>Notiophilus</i>	?	0	-	-
<i>Pterostichus</i>	?	oui	2	2
Total	≥ 18	≥ 10	8	6

Tableau 58 : Prédation de divers genres de Coléoptères *Carabidae* sur *I. ricinus* (données irlandaises).

Groupe	Nb individus testés	Tests positifs	
		n	(%)
<i>Chilopoda</i>	60	22	37
¹ Larves d'Insectes	25	8	32
<i>Carabidae</i> (larves)	55	15	27
² <i>Coleoptera</i>	15	4	27
<i>Aranei</i>	146	37	25
<i>Opiliones</i>	69	16	23
<i>Carabidae</i> (adultes)	314	38	12
<i>Collembola</i>	19	2	11
<i>Acari</i>	64	5	8
<i>Staphylinidae</i> (adultes)	77	5	6
<i>Diplopoda</i>	34	2	6
<i>Oniscoidea</i>	204	6	3
<i>Staphylinidae</i> (larves)	8	0	0
<i>Dermaptera</i>	15	0	0
<i>Heteroptera</i>	9	0	0
<i>Formicidae</i>	34	0	0
Total	1148	160	14.3

Tableau 59 : Prédation de divers groupes d'Arthropodes sur *I. ricinus* en Irlande.

1 : groupes cités exceptés

2 : *Carabidae* et *Staphylinidae* exceptés

[%]	Solitaire	duo	trio	quartet	quintet
♀	77.3	20.5	2.0	0.2	-
♂	80.3	17.4	2.3	-	-
N	79.1	17.6	2.8	0.5	-
L	64.8	21.1	6.2	5.4	2.5

Tableau 60 : Les différentes associations intra-stadiales et intra-sexuelles.

SYNTHESE ET RESUME

I. ricinus, bien connu sous l'angle des microorganismes qu'il transmet à l'Homme et aux animaux, a été étudié lors de ses phases libres ("off-host") dans une forêt du Plateau Suisse, biotope typique de cet ectoparasite (Fig. 1, p. 8, Fig. 2, p. 10 et Fig. 6, p. 18). La tique passe en effet 98% de sa vie en milieu libre, dans l'attente d'un hôte (quête) ou en périodes de repos intermédiaires (Fig. 3, p. 10).

La quête, qui a lieu dans les strates herbacée et arbustive de la végétation, a été caractérisée (déterminisme, aspects temporels et spatiaux) et ses relations avec les éléments climatiques du milieu ont été mises en évidence.

L'examen des phases de repos (localisation et survie) a été concentré en priorité sur l'hivernation.

L'expérimentation, menée le plus souvent possible en parallèle au laboratoire et sur le terrain, a nécessité la mise au point d'un certain nombre de dispositifs originaux : système de capture sélectif en fonction de la hauteur de quête (Fig. 9 et 10, p. 35), observation suivie du comportement de quête en forêt (Fig. 13, p. 37 et Fig. 14, p. 38) et au laboratoire (Fig. 25, p. 45 et Fig. 28, p. 46), mise en évidence des gîtes et de la mortalité d'hiver (Fig. 32, p. 55), surveillance des pontes et de leur éclosion (Fig. 43, p. 62), etc.

1. Le promontoire utilisé comme poste d'affût peut être de toute nature. La tique s'y tient de préférence à proximité du sommet ou d'une extrémité, le capitulum tourné vers le haut (Figure de la page de couverture). La hauteur par rapport au sol est donc très variable, du moins en début d'activité; mais une sélection empirique du support conduit chaque individu à se trouver dans une plage de hauteurs optimale (Fig. 55-58, p. 89-92). Ces préférences correspondent à la taille des hôtes préférentiels de chaque stade d'*I. ricinus* (Tableau 53, p. 189) et leur permettent en outre de se trouver d'autant plus près du sol, au niveau le moins soumis à la dessiccation diurne de l'air, que les individus sont plus juvénils et par conséquent sensibles à la déshydratation. Du point de vue temporel, la variabilité est encore bien plus grande (Fig. 59, p. 104), une seule phase d'activité ininterrompue pouvant durer d'un jour à six mois (Tableau 33, p. 106).

2. La mise en évidence des influences possibles du microclimat sur l'activité de quête s'appuie sur l'analyse statistique informatisée de 171 facteurs météorologiques, calculés à partir des enregistrements de température, d'humidité

dité relative, de pression barométrique et de pluviosité. *I. ricinus* se révèle extrêmement indépendant des fluctuations de son environnement, mais la sélection progressive des facteurs les plus significatifs permet d'établir un modèle mathématique : la modulation d'une courbe sinusoidale de base par l'humidité relative (moyenne des minima journaliers durant les sept jours précédant la mesure) permet de reconstituer la courbe de population active réellement observée avec une étonnante fidélité (Fig. 74, p. 125). Une hygrométrie persistant au-dessous du seuil de 63-67% entraîne la contraction progressive de l'effectif en quête. Pour le reste, les variations du milieu ne sont pas ressenties au niveau comportemental et n'expliquent pas les alternances activité/repos.

3. Connaissant la sensibilité d'*I. ricinus* vis-à-vis de l'humidité d'une part et son imperturbabilité comportementale d'autre part, il faut admettre l'existence de processus d'équilibre actif, c'est-à-dire tributaires de l'énergie à disposition dans l'organisme. La potentialité de quête est ainsi directement liée à la notion d'âge physiologique et la persistance de l'activité à la quantité d'énergie déjà engagée (adaptation hydrique, alternance quête/repos, déplacements en général, réponses à tout stimulus).

4. D'un point de vue collectif, l'ensemble des éléments examinés ci-dessus définit la phénologie de l'espèce dans le biotope considéré. Dans la forêt étudiée, elle est essentiellement monomodale, le maximum verno-estival étant "calé" par le jeu des diapauses. Tout autre type de phénologie est donc potentiellement possible dans des régions de climats et microclimats différents et justifiable à l'aide de ces mêmes bases théoriques nouvelles (Fig. 98, p. 194 et Fig. 101, p. 197).

5. *I. ricinus* ne cherche pas d'abri particulier contre le froid, puisque 95% des individus passent l'hiver dans les horizons organiques superficiels du sol (Fig. 81, p. 143) sans mortalité importante (Fig. 84, p. 145). Des expériences de laboratoire montrent que les tiques sont capables de résister à des périodes de gel plus rigoureuses que celles auxquelles le climat les soumet dans la nature (Tableau 48, p. 151) et qu'elles résistent mieux aux basses températures qu'à des alternances thermiques.

6. Incidemment, nous avons noté que les Coléoptères *Carabidae* peuvent influencer les populations d'*I. ricinus* par la prédation qu'ils exercent sur les stades gorgés.

7. Négligeant le transport passif par ses hôtes, les migrations d'*I. ricinus* sont très faibles, les déplacements étant limités à l'ordre du mètre. Qu'il s'agisse de la répartition dans le sol ou sur la végétation, la distribution est du type "en taches". Les phéromones, sexuelles ou d'agrégation, ne semblent pas intervenir, mais bien plutôt la répartition des stades gorgés, conséquence d'un synchronisme lors du détachement ("drop/off") de l'hôte (Fig. 79, p. 136).

En conclusion, *I. ricinus* a constamment témoigné d'une remarquable adaptativité, malgré sa sensibilité connue vis-à-vis du milieu ambiant en général et de l'humidité relative en particulier. Comparées à celles d'autres pays, les populations du Plateau Suisse montrent des comportements qualitativement identiques mais quantitativement différents. Cette souplesse permet la colonisation de milieux divers, mais avec des phénologies distinctes. Dès lors, la présence de l'espèce dépendra de l'équilibre 'potentiel d'activité/potentiel d'hôtes'. Abstraction faite des causes de mortalité accidentelles, ce potentiel d'activité est directement conditionné par les réserves énergétiques à disposition pour assumer les mécanismes d'adaptation dynamiques (balance hydrique, tolérance au gel) permettant de supporter les fluctuations externes, à priori défavorables à l'espèce.

Pour un ectoparasite chassant à l'effût, cette dualité 'sensibilité physiologique/constance comportementale' est certainement un élément-clef de la stratégie de rencontre de l'hôte.

S U M M A R Y

I. ricinus, a well known species as transmitter of microorganism to Man and animals, was studied off-host in a typical forest biotope of the "Swiss Plateau" (Fig. 1, p. 8, Fig. 2, p. 10 and Fig. 6, p. 18). The tick spends actually 98% of its life-time in a free environment, waiting for a host or resting during intermediate periods (Fig. 3, p. 10).

The questing activity, which takes place in the lower layers of vegetation (herbs and shrubs), has been described (in space and time) with special references to climate relations.

Resting phases (localisation and survival) have been studied mainly during winter.

As far as possible, laboratory and field experiments were parallely conducted, using specially designed devices : height-selective capture device (Fig. 9 and 10, p. 35), questing behaviour observation in the field (Fig. 13, p. 37 and Fig. 14, p. 38) and in the lab (Fig. 25, p. 45 and Fig. 28, p. 46), winter mortality and hibernation sites investigation (Fig. 32, p. 55), egg-laying and hatching supervision (Fig. 43, p. 62), etc.

1. Any kind of material standing above ground level can be used as a waiting point for questing activity. The tick is located near the top or any extremity, keeping its capitulum upward (Figure on the cover page). So the height above ground level is very variable, especially during the beginning of activity; each individual will then empirically select its optimal questing height (Fig. 55-58, p. 89-92). These preferenda are related to the size of each stage's preferred hosts (Table 53, p. 189). Besides, the more sensitive to dessication they are, i.e. juvenile stages, the closer to the ground they will stay. Time variations are much wider (Fig. 59, p. 104) : one single activity phase can go on for one day to six months, without intermission (Table 33, p. 106).

2. Possible influences of microclimate on questing activity were investigated through computer analysis, taking into account 171 factors on the basis of temperature, relative humidity, barometric pressure and rain records. *I. ricinus* proved to be highly independent from environment fluctuations, nevertheless gradual selection of the most significant factors led to build a mathematical model : a basic sinusoidal curve, modulated by relative humidity (mean

of daily minima during the seven previous days), was able to reproduce the actually observed curve of active population. This model showed a rather surprising reliability (Fig. 74, p. 125). Persisting hygrometry above a threshold from 63-67% is followed by a progressive decrease of the active population. Otherwise, environments fluctuations involved no behaviour's modification and failed to explain activity/resting alternation.

3. Since the sensitivity of *I. ricinus* to humidity was established for a long time and since we showed the constancy of its behaviour, we must admit that an active balance process is acting, depending on the total amount of energy available in the tick's body. So questing potential is directly related to the concept of physiological age and thus the activity persistence will depend on the energy amount already consumed (water balance, questing/resting alternation, motion, response to any stimulus).

4. From a collective point of view, all the elements we described above will define the phenology in each biotope. The one in the studied forest is essentially monomodal, with a spring-summer maximum. This maximum is adjusted by the interplay of diapauses. Therefore, any area with other climate and microclimate can show any type of phenology, though it can be justified by the same newly developed theoretical basis (Fig. 98, p. 194 and Fig. 101, p. 197).

5. *I. ricinus* doesn't look for some shelter against cold. 95% of the population spend winter in superficial organic layers of the soil (Fig. 81, p. 143) without high mortality (Fig. 84, p. 145). Laboratory experiments prove that ticks are able to survive harder freezing periods than the ones that occur in nature (Table 48, p. 151), and that they stand low temperature better than thermic alternations.

6. Incidentally, we have noticed that Coleoptera *Carabidae* have an influence on *I. ricinus* population, because of the predation they can exert on engorged stages.

7. If we neglect passive transportation on its host, *I. ricinus* migrations are limited within one or two meters. Spatial distribution in soil layers as well as on the vegetation is always patchy. Sexual or aggregation pheromones doesn't seem to intervene. The main role is probably played by the distribution of engorged stages subsequent to a synchronized drop-off (Fig. 79, p. 136).

As a conclusion, *I. ricinus* has always proved to be highly adaptative, in spite of its well-known sensitivity to the environment and particularly to humidity. Compared with those of other countries, the populations of the "Swiss Plateau" show the same type of behaviour, differing only quantitatively. So, different kinds of biotopes can be colonized, but the phenology will vary from one to another. That is why the presence of the species will depend on the balance 'activity potential/hosts potential'. If we don't take accidental mortality into consideration, this activity potential is directly conditioned by the available amount of energy, which allows dynamic adaptive mechanisms (water balance, cold hardiness). These mechanisms assume regulation of external fluctuations which, otherwise, would *a priori* be unfavourable to this species.

Regarding an ambushing ectoparasite, this duality 'physiological sensitivity/behavioural constancy' is surely a key point of the host-seeking strategy.

REMERCIEMENTS

Mes vifs remerciements s'adressent au Professeur A. Aeschlimann, Directeur de Thèse, qui a su être l'initiateur d'un travail de terrain s'intégrant dans l'étude d'un vecteur d'agents pathogènes, ainsi qu'au Professeur W. Matthey, particulièrement précieux au travers de ses conseils en matière de méthodes.

Je tiens à exprimer ma vive gratitude à l'égard de toutes les personnes sans qui ce travail n'aurait pas pu être mené à bien :

- Les professeurs B. Hörning et W. Burgdorfer ainsi que le D^r E. Hess, qui ont bien voulu faire partie du Jury de Thèse.

- Madame Moret, mathématicienne, qui nous a soigneusement guidés dans l'exploitation statistique des résultats.

- Messieurs B. Furrer, J. Mouttet et L. Ndagijimana, étudiants en biologie, qui ont participé à l'établissement de certains résultats.

- Monsieur O. Loetscher, technicien, qui a pris part aux manipulations.

- Monsieur W. Reinhard qui a pu nous héberger à proximité immédiate du Staatswald.

- Madame M.-F. Vacheron qui a montré une redoutable efficacité dans son excellente dactylographie.

- Tout mon entourage, beaucoup plus que simplement professionnel, à l'Institut de Zoologie de Neuchâtel.

Finalement, j'adresse un clin d'oeil plein de reconnaissance à ma Famille, qui fut essentiellement à l'origine de cette étude !

BIBLIOGRAPHIE

- AESCHLIMANN, A. (1972) *Ixodes ricinus* L., essai préliminaire de synthèse sur la biologie de cette espèce en Suisse. Acta tropica, 29 : 321-340.
- (1975) Les tiques, leur biologie et les maladies qu'elles transmettent. Ann. Université de Neuchâtel 1975-1976 : 1-27.
- AESCHLIMANN, A., BURGDORFER, W., MATILE, H., PETER, D. & WYLER, R. (1979) Aspects nouveaux du rôle de vecteur joué par *Ixodes ricinus* L. en Suisse. Note préliminaire. Acta Tropica, 36 : 181-191.
- AFFDLTER, F., AURDI, Ch. & MATTHEY, W. (1981) La biocénose des habitats larvaires de *Hyalomitra bimaculata* (Macquart) (Dipt. Tabanidae). Rev. Suisse Zool., 88 : 965-975.
- ARTHUR, D.R. (1948) Some aspects of the ecology of the tick *Ixodes ricinus* L. in Wales. Bull. Ent. Res., 39 : 321-337.
- (1963) British Ticks, Butterworths, London.
- AURDI, Ch. (1979) Recherche sur l'écologie des Tabanidae et de *Hyalomitra bimaculata* (Macquart) en particulier, dans une tourbière du Haut Jura Neuchâtelois. Thèse, faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel (Institut de Zoologie).
- BARBDUR, A.G., BURGDORFER, W., HAYES, S.F., PETER, D. & AESCHLIMANN, A. (1983) Isolation of a cultivable spirochete from *Ixodes ricinus* ticks of Switzerland. Curr. Microbiol., 8 : 123-126.
- BARNETT, S.F. (1965) The ecology of the tick *Ixodes ricinus* L. in East Anglia. Parasitol., 55 : 7P-8P.
- BAUCH, R.J. (1971) Zur Bionomie von *Ixodes ricinus* L. I. Der Entwicklungszyklus im DDR-Bezirk Magdeburg. Angew. Parasitol., 12 : 144-149.
- (1972) Zur Bionomie von *Ixodes ricinus* L. II. Die Population- und Saisondynamik an einigen Lokalitäten des DDR-Bezirktes Magdeburg. Angew. Parasitol., 13 : 141-154.
- BELOZERDV, V.N. (1982) Diapause and biological rhythms in ticks. In : Physiology of ticks, Pergamon Press, Oxford & London : 469-500.
- BORCARD, D. (1981) Utilisation des pièges Barber dans l'étude des Carabides forestiers sur un transecte Grand-Marais-Chasseral. Bull. Soc. Neuch. Sci. Nat., 104 : 107-118.
- BOUCKOVA, I. & DYK, V. (1968) Die sommerliche und herbstliche Tagesaktivität des gemeinen Holzbocks im Waldgebiete von Jezirko bei Brno. Angew. Parasitol., 9 : 36-40.
- BRUMPT, E. (1913) Utilisation des insectes auxiliaires entomophages dans la lutte contre les insectes pathogènes. Presse méd., 35 : 359-361.

- BURGDORFER, W., BARBOUR, A.G., HAYES, S.F., PETER, O. & AESCHLIMANN, A. (1983) Erythema chronicum migrans - a tickborne spirochetosis. Short communication. *Acta tropica*, 40 : 79-83.
- CAMPBELL, J.A. (1950) Recent work on the ecology of the pasture-tick *Ixodes ricinus* L. in Britain. Rep, 14 th Int. Vet. Congr., London, 2 : 113-119.
- CERNY, V. (1959) Significance of bushes for survival of fully engorged females of the common tick (*Ixodes ricinus* L.). *Vet. Cas.* 8 : 455-460.
- (1961) Ueber die Möglichkeit einer Prognose der Anzahlen von *Ixodes ricinus* im Freiland. *Angew. Parasitol.* 2 : 106-109.
 - (1956) Phenology of *Ixodes ricinus* L. in Czechoslovakia. Proc. 1st Int. Congr. Parasitol., Roma, 1964, 2 : 1043-1044.
- CHMELA, J. (1969) On the development cycle of the common tick (*Ixodes ricinus* L.) in the north Moravian focus of tick-borne encephalitis. *Folia Parasitol.*, 16 : 313-319.
- COTTON (1910) Citation. In : Grassé, *Traité de Zoologie*, tome IX Collembolés, p. 149.
- DANIEL, M. (1978) Microclimate as a determining element in the distribution of ticks and their developmental cycles. *Folia Parasitol.*, 25 : 91-94.
- DANIEL, M., CERNY, V., DOUBABEK, F., HONZAKOVA, E. & DLEJNICEK, J. (1976) Influence of microclimate on the life cycle of the common tick *Ixodes ricinus* L. in thermophilic oak forest. *Folia Parasitol.*, 23 : 327-342.
- (1977) Influence of microclimate on the life cycle of the common tick *Ixodes ricinus* L. in an open area in comparison with forest habitats. *Folia Parasitol.*, 24 : 149-160.
- DANIEL, M., HONZAKOVA, E. & CERNY, V. (1972) Overwintering of the tick *Ixodes ricinus* L. under conditions of a field experiment. *Folia Parasitol.*, 19 : 305-314.
- DERSCHIED, J.-M. (1981) Contribution à l'étude des trypanosomiasés chez *Ixodes ricinus* L. et les micromammifères du Staatswäld (BE). Notes concernant l'histoire naturelle de cette région. Travail de licence, faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel (Institut de Zoologie).
- DOONNELLY, J. (1978) The life cycle of *Ixodes ricinus* L. based on recent published findings. In : Tick-borne diseases and their vectors. Ed. Wilde, J.K.H., University Press, Edinburgh : 56-59.
- DOONNELLY, J. & Mc KELLAR, J.C. (1970) The effect of weather and season on the incidence of redwater fever in cattle in Britain. *Agric. Meteorol.*, 7 : 5-17.
- DOUBABEK, F., DANIEL, M. & CERNY, V. (1971) Stratification of engorged *Ixodes ricinus* L. larvae overwintering in soil. *Folia Parasitol.*, 18 : 215-266.

- DYK, V. & ŠOUCKOVÁ, I. (1958) Die Temperatur-Feuchte-Relation in der Aktivität des gemeinen Holzbocks (*Ixodes ricinus* L.). *Angew. Parasitol.*, 9 : 83-87.
- ENIGK, K. (1956) Die Schafpiroplasmose in Deutschland. *Dtsch. Tierärztl. Wschr.*, 63 : 161-162.
- EVANS, G.O. (1951) The distribution and economic importance of *Ixodes ricinus* L. in Wales and the Welsh border counties with special reference to N.W. Cardiganshire. *Bull. Entomol. Res.*, 41 : 469-485.
- GILDT, E., PAUTOU, G., MONCADA, E. & AIN, G. (1975) Première contribution à l'étude écologique d'*Ixodes ricinus* L. (*Acarina, Ixodoidea*) dans le sud-est de la France. *Acta Tropica*, 32 : 232-258.
- GRAF, J.F. (1974) Ecologie et éthologie d'*Ixodes ricinus* L. en Suisse (*Ixodoidea, Ixodidae*). III. Copulation, nutrition et ponte. *Acarologia*, 16 : 636-642.
- (1975) Ecologie et éthologie d'*Ixodes ricinus* L. en Suisse (*Ixodoidea, Ixodidae*) (cinquième note) : Mise en évidence d'une phéromone sexuelle chez *Ixodes ricinus* L. *Acarologia*, 17 : 436-441.
 - (1976) Contribution à l'étude de la biologie d'*Ixodes ricinus*. Copulation, nutrition et ponte. Thèse, Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel (Institut de Zoologie).
 - (1978 a) Copulation, nutrition et ponte chez *Ixodes ricinus* L. (*Ixodoidea, Ixodidae*) 1ère partie. *Bull. Soc. Entomol. Suisse*, 51 : 89-97.
 - (1978 b) Copulation, nutrition et ponte chez *Ixodes ricinus* L. 2ème partie. *Bull. Soc. Entomol. Suisse*, 51 : 241-255.
 - (1978 c) Copulation, nutrition et ponte chez *Ixodes ricinus* L. 3ème partie. *Bull. Soc. Entomol. Suisse*, 51 : 343-361.
- GRAF, J.F., MERMOD, C. & AESCHLIMANN, A. (1978) Ecologie et éthologie d'*Ixodes ricinus* L. en Suisse. Sixième note : les rythmes de détachement et leurs implications écologiques. *Acarologia*, 20 : 327-337.
- GRAY, J.S. (1980) Studies on the activity of *Ixodes ricinus* L. in relation to the epidemiology of babesiosis in Co. Meath, Ireland. *Ir. Vet. J.*, 136 : 427-436.
- (1981) Fecundity of *Ixodes ricinus* L. and the mortality of its developmental stages under field conditions. *Bull. Entomol. Res.*, 71 : 533-542.
 - (1982) The development and questing activity of *Ixodes ricinus* L. under field conditions in Ireland. *Bull. Entomol. Res.*, 72 : 263-270.
 - (1984) Studies on the dynamic of active populations of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. in Co. Wicklow, Ireland. *Acarologia*, 25 : 167-168.
- GRAY, J.S., TURLEY, T. & STRICKLAND, K.L. (1978) Studies on the ecology of sheep tick *Ixodes ricinus* L. in Co. Wicklow, Ireland. *Ir. Vet. J.*, 32 : 25-34.

- HAJKOVA, Z. & LEAHY, M.G. (1982) Pheromone-regulated aggregation in larvae, nymphs and adults of *Ixodes ricinus* L. *Folia Parasitol.*, 29 : 61-67.
- HANDBOOK Ch. Ph. (1974) Handbook of chemistry and physics, constant humidity, Ed. Robert C. Weast, CRC Press, Boca Raton, Florida : E 46.
- HEALY, J.A. (1973) The use of precipitating antisera for the serological identification of natural predators of the sheep tick *Ixodes ricinus* L. Thesis, Department of Zoology, University college, Cork, Ireland (National University).
- HOFFMANN, K.H. (1985) Metabolic and enzyme adaptation to temperature. In : Environmental physiology and biochemistry of insects. Ed. : K.H. Hoffmann, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.
- HODGSTRAL, H. & AESCHLIMANN, A. (1982) Tick-host specificity. *Mitteilungen Schweiz. Entomol. Ges.*, 55 : 5-32.
- JOHNSON, R.C., SCHMID, G.P., HYOE, F.V., STEIGERWALT, A.G. & BRENNER, D.J. (1984) *Borrelia burgdorferi* sp. nov. : Etiologic agent of Lyme Disease. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 34 : 496-497.
- JORNOD, G. (1979) Observations météorologiques faites en 1978 à l'Observatoire Cantonal de Neuchâtel. *Bull. Soc. Sci. Nat. Neuch.*, 102 : 167-174.
- (1980) Observations météorologiques faites en 1979 à l'Observatoire Cantonal de Neuchâtel. *Bull. Soc. Sci. Nat. Neuch.*, 103 : 129-136.
 - (1981) Observations météorologiques faites en 1980 à l'Observatoire Cantonal de Neuchâtel. *Bull. Soc. Sci. Nat. Neuch.*, 104 : 196-202.
 - (1982) Observations météorologiques faites en 1981 à l'Observatoire Cantonal de Neuchâtel. *Bull. Soc. Sci. Nat. Neuch.*, 105 : 209-216.
 - (1983) Observations météorologiques faites en 1982 à l'Observatoire Cantonal de Neuchâtel. *Bull. Soc. Sci. Nat. Neuch.*, 106 : 171-178.
- KNUELLE, W. & RUODLPH, D. (1982) Humidity relationships and water balance of ticks. In : Physiology of ticks, Pergamon Press, Oxford & London : 43-70.
- LEES, A.O. (1946) The water balance in *Ixodes ricinus* L. and certain other species of ticks. *Parasitol.*, 37 : 1-20.
- (1948) The sensory physiology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. *J. Exp. Biol.*, 25 : 145-207.
 - (1964) The effect of aging and locomotor activity on the water transport mechanism of ticks. I. Congr. Intern. Acar., *Acarology*, 5 (fasc. suppl.) : 315-323.
 - (1969) The behaviour and physiology of ticks. *Acarology*, 11 : 397-410.
- LEES, A.O. & MILNE, A. (1951) The seasonal and diurnal activities of individual sheep ticks (*Ixodes ricinus* L.). *Parasitol.*, 41 : 189-208.

- LUOI, W. (1935) Das Grosses Moos im Westschweizerischen Seelande und die Geschichte seiner Entstehung. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich, 11.
- Mc LEOG, J. (1932) The bionomics of *Ixodes ricinus* L., the "Sheep Tick" of Scotland. Parasitol., 24 : 382-400.
- (1934 a) The part played by alternative hosts in maintaining the tick population in hill pastures. J. Anim. Ecol., 3 : 161-164.
 - (1934 b) *Ixodes ricinus* L. in relation to its physical environment. I. The influence of climate on development. Parasitol., 26 : 282-305.
 - (1935 a) *Ixodes ricinus* L. in relation to its physical environment. II. The factors governing survival and activity. Parasitol., 27 : 123-244.
 - (1935 b) *Ixodes ricinus* L. in relation to its physical environment. III. Climate and reproduction. Parasitol., 27 : 489-500.
 - (1936) *Ixodes ricinus* L. in relation to its physical environment. IV. An analysis of the ecological complexes controlling distribution and activities. Parasitol., 28 : 295-319.
 - (1938) The tick problem. Veter. Rec., 50 : 1245-1250.
 - (1939) The seasonal and annual incidence of the sheep-tick, *Ixodes ricinus* L., in Britain. Bull. Entom. Res., 30 : 103-118.
- MATTHEY, W., DELLA SANTA, E. & WANNENMACHER, C. (1984) Manuel pratique d'écologie. Payot, Lausanne.
- MERMOO, C., AESCHLIMANN, A. & GRAF, J.F. (1973) Ecologie et éthologie d'*Ixodes ricinus* L. en Suisse (*Acarina, Ixodoidea*). Première note : fluctuations numériques. Acarologia, 15 : 206-217.
- (1974) Ecologie et éthologie d'*Ixodes ricinus* L. en Suisse. Deuxième note : comparaison des populations 1972 et 1973. Acarologia, 16 : 612-619.
 - (1975) Ecologie et éthologie d'*Ixodes ricinus* L. en Suisse. IV. Comparaison de deux populations d'altitude différente. Acarologia, 17 : 442-451.
- MILNE, A. (1943) The comparison of sheep-tick populations (*Ixodes ricinus* L.) Ann. Appl. Biol., 30 : 240-250.
- (1944) The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. Distribution of the tick in relation to geology, soil and vegetation in northern England. Parasitol., 35 : 196-196.
 - (1945 a) The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. The seasonal activity in Britain with particular references to northern England. Parasitol., 35 : 142-152.
 - (1945 b) The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. Host availability and seasonal activity. Parasitol., 36 : 153-157.
 - (1946) The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. Distribution of the tick in hill pasture. Parasitol., 37 : 75-81.

- MILNE, A. (1947 a) The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. Some further aspects of activity, seasonal and diurnal. *Parasitol.*, 38 : 27-33.
- (1947 b) The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. The infestations of hill sheep. *Parasitol.*, 38 : 34-50.
- (1949 a) The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. Hosts relationships of the tick. Part 1. Review of previous work in Britain. *Parasitol.*, 39 : 167-172.
- (1949 b) The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. Hosts relationships of the tick. Part 2. Observations on hill and moorland grazings in northern England. *Parasitol.*, 39 : 173-197.
- (1950 a) The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. Microhabitat economy of the adult tick. *Parasitol.*, 40 : 14-34.
- (1950 b) The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. Spatial distribution. *Parasitol.*, 40 : 35-45.
- NOSEK, J., CERNY, V., GULYAS, M., MOLNAR, E., ERNEK, E., KOZUCH, O. & LABUDA, M. (1973) Population density of small vertebrates and their role as hosts of ticks. *Parasit. Hungar.*, 6 : 239-246.
- OLIVER, J.H. J^r (1982) Tick reproduction : sperm development and cytogenetics. In : *Physiology of Ticks*, Oxford & London : 245-275.
- PEREZ, C. & ROOHAIN, F. (1977) Biologie d'*Ixodes ricinus* L. 1758. II. Incidence épidémiologique. *Bull. Soc. Pathol. Exotique*, 70 : 193-201.
- PHILIP, C.S. (1937) Six years' intensive observation on the seasonal prevalence of a tick population in Western Montana. *Pub. Health Rep.*, 52 : 16-22.
- PIELOU, E.C. (1974) Population and community ecology : Principles and Methods. Gordon and Breach, New York.
- SAMSINAKOVA, A., KALALOVA, S., DANIEL, M., OUSBABEK, F., HONZAKOVA, E. & CERNY, V. (1974) Entomogenous fungi associated with the tick *Ixodes ricinus* L. *Folia Parasitol.*, 21 : 39-48.
- SCHREIBER, K.F. (1977) Les niveaux thermiques de la Suisse sur la base de levés phénologiques effectués dans les années 1969 à 1973 (1:200'000). Départ. Féd. Justice et Police, le délégué à l'aménagement du territoire (69 p.).
- SIXL, W. & NOSEK, J. (1971) Einfluss von Temperatur und Feuchtigkeit auf das Verhalten von *Ixodes ricinus*, *Dermacentor marginatus* und *Haemaphysalis inermis*. *Arch. Sci.*, 24 : 97-109.
- SLONOV, M.N. (1963) Vertical (storey-wise) distribution of age stages belonging to some species of *Ixodidae* in the herbaceous soil-covering of the South Primorie forests at various time-periods of the season. *Medic. Paraz.*, 32 : 526-533.
- TOTZE, R. (1933) Beiträge zur Sinnesphysiologie der Zecken. *Z. Vergl. Physiol.*, 19 : 110-161.

- TULLGREN, A. (1917) Ein sehr einfacher Ausleseapparat für terricole Tierformen. Z. angew. Ent., 4 : 149-150.
- VANNIER, G. (1967) Aperçu théorique sur l'extraction des microarthropodes du sol par la méthode sélective. Proc. 2nd Int. Congr. Acar. Publishing house of the Hungarian Academy of Sciences, Budapest : 541-552.
- WALAODE, S.M. & RICE, M.J. (1982) The sensory basis of tick feeding behaviour. In : Physiology of ticks, Pergamon Press, Oxford & London : 71-118.
- WALTER, G. (1979) Untersuchungen zur Ökologie und Biologie von *Ixodes ricinus* L. und *Ixodes trianguliceps* (Birula 1894) (*Ixodoidea, Ixodidae*) in Norddeutschland. Thèse Vét., Hannover.
- WHEELER, E.G. (1899) Louping-ill and grass-tick. J. Roy. Agric. Soc. England, 3rd ser., 10 : 626-644.
-

Imprimé par REPRO-SERVICE Marc-A. Bétrix
CH-2034 Pesoux (décembre 85)